

Université Libre de Bruxelles
Faculté des Sciences
Service de Chimie Physique

Dynamique du recrutement alimentaire et de l'agrégation chez les insectes sociaux

**Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences**

Stamatios C. Nicolis

Mars 2003

Au bout de plus de cinq années de thèse, la liste des personnes qui ont contribué de près ou de loin à son accomplissement est longue. Et même si j'en oublie dans cette page, qu'elles ne soient pas offensées car je leur serai toujours reconnaissant.

Tout d'abord, je remercie celui sans qui tout cela n'aurait jamais pu avoir lieu : le Professeur Jean Louis Deneubourg. Collaborer avec lui m'a permis de travailler dans un climat de stimulation et d'excitation permanentes, soutenu par son activité frénétique. Par nos discussions et par l'intérêt des problèmes scientifiques auxquels il m'a introduit au fil des années, il reste pour moi la personnalité la plus frappante qu'il m'ait été donné de rencontrer à l'Université.

Ma gratitude va aussi aux membres de l'équipe pour leur gentillesse et ouverture d'esprit. Les pauses café du labo étaient souvent à l'origine de conversations non seulement scientifiques, mais aussi politiques, cinématographiques, ou autres et ma formation a également bénéficié de moments comme ceux là. Je tiens à remercier dans le désordre Philippe, Jésus, Fabrice, Ricardo, Arnaud, Stéphanie, Marcello, Jean Marc et Thierry.

Cette thèse doit beaucoup aux collaborations auxquelles j'ai eu le privilège de participer. Merci à Claire Detrain, Guy Theraulaz et aussi Didier Demolin, grâce à qui j'ai mis un pied dans un domaine des plus passionnants.

Et puis, il y a mes amis.... Je remercie Manuel et ses conversations de bistrot où toute la condition humaine y passait. Mes amis d'enfance, Georges, Nabil, Tarek, Tshimpi et Kouider, et mes amis plus récents, Yannick et Soumaya, merci, sincèrement, à vous tous.

Mes remerciements vont également à mes parents, qui ont su rester patients avec moi jusqu'au bout. Merci également à ma sœur pour son soutien et ses psychanalyses cachées, et à mon beau frère, Fredo.

Le dernier mot est réservé à Cécile.... Merci, tout simplement ...

Table des matières

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | Introduction | 5 |
| 1.1 | Contexte biologique | 6 |
| 1.1.1 | Les insectes sociaux | 6 |
| 1.1.2 | Le recrutement alimentaire | 7 |
| 1.1.3 | L'agrégation | 10 |
| 1.2 | Aperçu général des techniques du non-linéaire : systèmes homogènes | 11 |
| 1.2.1 | Espace des phases et attracteurs | 11 |
| 1.2.2 | Solutions stationnaires/points fixes | 12 |
| 1.2.3 | Analyse de stabilité linéaire | 12 |
| 1.2.4 | Théorie des bifurcations | 14 |
| 1.3 | Brisure de symétrie : Structures de Turing | 15 |
| 1.4 | Approches stochastiques | 16 |
| 2 | Recrutement alimentaire dans un système de choix binaire | 19 |
| 2.1 | Aspects théoriques : Construction du modèle | 19 |
| 2.2 | États stationnaires et stabilité | 21 |
| 2.2.1 | Deux sources identiques | 21 |
| 2.2.2 | Deux sources différentes | 24 |
| 2.3 | Simulations Monte Carlo | 25 |
| 2.3.1 | Chemins et sources identiques | 27 |
| 2.3.2 | Chemins et sources différents | 28 |
| 2.4 | Optimisation de la sélection | 31 |
| 2.4.1 | Le rôle de la taille de la colonie | 32 |
| 2.4.2 | Optimalisation de la sélection | 32 |
| 2.4.3 | Déposer plus versus être nombreux | 34 |
| 2.5 | Discussion | 36 |

| | |
|---|-----------|
| 3 Recrutement alimentaire dans un système multi-choix | 39 |
| 3.1 Introduction | 39 |
| 3.2 Le modèle | 40 |
| 3.3 Cas de sources et de pistes identiques | 41 |
| 3.3.1 Le cas $j = 1$ | 44 |
| 3.3.2 Le cas $j > 1$ | 45 |
| 3.3.3 Relevance biologique | 46 |
| 3.4 Une des sources est différente | 49 |
| 3.4.1 Le cas $C_2 = \dots C_s = C_2$ | 49 |
| 3.4.2 Le cas $C_3 = \frac{1}{C_2}$ | 51 |
| 3.4.3 Relevance biologique | 56 |
| 3.5 Discussion | 58 |
| 4 Cinétique d'agrégation par interactions directes | 63 |
| 4.1 Introduction | 63 |
| 4.2 Formulation | 64 |
| 4.3 Fourmis libres et leur dynamique de rencontres | 67 |
| 4.3.1 Le cas monomère-dimère | 67 |
| 4.3.2 Le cas monomère-dimère-trimère | 69 |
| 4.4 Expériences préliminaires : calibration et première validation du modèle | 70 |
| 4.4.1 Paramètres de l'expérience et du modèle | 70 |
| 4.5 Discussion | 72 |
| 5 Organisation spatiale des agrégats : Un exemple de brisure de symétrie | 75 |
| 5.1 Introduction | 75 |
| 5.2 Méthode expérimentale | 76 |
| 5.3 Résultats expérimentaux | 77 |
| 5.4 Modèle | 79 |
| 5.4.1 Solutions stationnaires et stabilité | 81 |
| 5.5 Discussion | 86 |
| 6 Conclusions et perspectives | 89 |

Chapitre 1

Introduction

L'apparition de comportements spatio-temporels complexes est d'une grande universalité et se retrouve dans des disciplines et des contextes très divers, de la chimie et physique à la biologie, où la non-linéarité traduisant la coopérativité des processus élémentaires constitue le dénominateur commun. Des outils très performants permettant de comprendre les mécanismes nécessaires à l'apparition de ces structures et de les caractériser ont été élaborés.

Les concepts et techniques initialement développés en physico-chimie [Nicolis et Prigogine, 1977, Gray et Scott, 1989] ont pu être étendus à la biologie [Murray, 1990, Goldbeter, 1997, Edelstein-Keshet, 1988] et plus particulièrement à l'étude des insectes sociaux. Les espèces sociales présentent souvent des comportements mettant en jeu des mécanismes amplifiants [Camazine *et al.*, 2001], ce qui fait des techniques issues de la science du non linéaire des outils d'analyse appropriés. Il s'agit donc de construire des modèles phénoménologiques, en étroite liaison avec l'expérience, qui permettent de suivre au cours du temps une variable donnée, par exemple une concentration de phéromone, ou un nombre d'individus dépendant de paramètres comportementaux, tels que leur vitesse ou encore la quantité de phéromone déposée. Ces modèles nous donnent des informations sur l'état macroscopique du système à chaque instant. Leur analyse permet, en particulier, de déterminer dans quelle mesure différentes solutions peuvent être accessibles au système à l'état de régime. Nous pouvons, d'autre part, nous attendre à ce que le caractère fluctuant de l'environnement et/ou le comportement probabiliste des individus doivent jouer un certain rôle dans les processus observés. En effet, l'environnement n'est jamais un milieu homogène et son caractère aléatoire est dû par exemple au fait que les ressources ne s'épuisent pas toutes de manière identique, qu'un prédateur peut se présenter au moment de l'exploitation d'une ressource,... De même, le caractère probabiliste des individus

est notamment lié au fait que, par exemple, ils ne peuvent pas avoir tous la même vitesse de déplacement ou que le choix d'un individu à suivre une piste est entaché d'une certaine erreur [Pasteels *et al.*, 1987, Calenbuhr *et al.*, 1992].

Pour évaluer les rôles relatifs des processus déterministes et des effets stochastiques, il sera nécessaire d'étendre les outils d'analyse classiques, qui sont basés sur une description en valeurs moyennes des phénomènes étudiés. Nous devrons alors utiliser d'autres méthodes d'approche qui confirmeront d'une part la limite de validité des résultats obtenus dans l'étude classique et mettront en évidence d'autre part des propriétés inaccessibles par l'analyse en valeurs moyennes, à laquelle nous nous référerons souvent dans la suite en tant qu'approche « champ moyen ».

On peut se demander comment l'étude d'êtres vivants peut passer par une modélisation initialement développée en sciences physiques, où l'unité de base est l'atome ou la molécule. En fait ces méthodes sont tout à fait adaptées à l'étude des insectes sociaux parce qu'il s'agit de sociétés décentralisées où chaque individu peut correspondre à une entité prise dans un réseau d'interactions, tout comme une molécule ou un atome. Néanmoins, il faut être conscient qu'il s'agit en réalité d'organismes vivants et que les modèles phénoménologiques utilisés occultent une partie de la complexité biologique. Mais il s'agit là d'un choix délibéré qui a donné et donne encore satisfaction.

1.1 Contexte biologique

1.1.1 Les insectes sociaux

Les insectes sociaux, présents dans la majorité des territoires terrestres, peuvent constituer jusqu'à 75% de la biomasse animale dans certaines régions du globe [Hölldobler et Wilson, 1991]. Ce succès écologique témoigne de l'efficacité et de l'adaptabilité de ces espèces, résultant en partie de nombreux comportements coopératifs qui ont été sélectionnés. En effet, qu'il s'agisse d'interactions directes entre individus (p. ex. les abeilles, [Camazine et Sneyd, 1991, Seeley *et al.*, 1991, Seeley, 1995]), ou de communication de type chimique (p. ex. les fourmis, [Sudd, 1957, Wilson, 1962, Wilson, 1971, Hölldobler et Wilson, 1991, Robson et Traniello, 1995]), les individus sont amenés à imiter un comportement qui fait office de stimulus et à renforcer ce signal, la réponse étant dès lors de type collectif.

Il s'agit dans le cadre de cette thèse d'étudier le lien entre deux niveaux de description : l'individuel et l'organisation à l'échelle collective. Cette recherche est centrée sur deux processus, le recrutement alimentaire et l'agrégation, extrêmement répandus chez les insectes sociaux.

Les communications chimiques, qui occupent une place importante dans notre thèse, mettent en jeu des substances qui, émises par un individu, déclenchent chez un congénère une modification de son comportement ou de sa physiologie. Ces substances, que l'on nomme phéromones, sont présentes en grand nombre et ont des fonctions très différentes dans les colonies. C'est ainsi qu'on a mis en évidence des phéromones d'alarme qui, en cas de danger peuvent attirer ou éloigner des congénères, des phéromones de marquage de territoire, des phéromones impliquées dans l'agrégation, dans la construction, ou encore, chez les fourmis et les termites, des phéromones utilisées pour recruter les individus vers une source de nourriture [Hölldobler et Wilson, 1991, Vandermeer *et al.*, 1998]

Dans cette thèse, nous prendrons comme modèle de référence les fourmis. Pour l'étude du recrutement alimentaire nous utiliserons le plus souvent les valeurs de paramètres associés à l'espèce *Lasius niger* (Fig.1.1a.). Cette espèce terricole, de la sous-famille des Formicinae, est abondante dans toute l'Europe [Detrain *et al.*, 1965, Gaspar, 1971] et présente sporadiquement en Afrique du Nord et au Japon. Elle a donc été largement étudiée et sa biologie est relativement bien connue.

Une autre espèce qui nous a été utile pour l'étude expérimentale et théorique de la formation de « cimetières » (chapitre 5) est *Messor sancta* (Fig.1.1b). Les *Messor* (sous-famille des Myrmicinae) sont des fourmis de régions sèches et chaudes qui sont absentes des zones où les gelées sont longues et fortes. La majeure partie du genre se répartit principalement sur le pourtour méditerranéen. Quelques espèces sont néanmoins répertoriées à l'ouest du continent nord-américain [Heredia, 2002].



Fig. 1.1: Individus de genre *Lasius* (a) et *Messor* (b).

1.1.2 Le recrutement alimentaire

Un grand nombre d'expériences a été mené sur différentes espèces pour étudier le recrutement alimentaire par pistes chimiques [Sudd, 1957, Wilson, 1962, Wilson,

1971, Pasteels *et al.*, 1987, Hölldobler et Wilson, 1991, Detrain et Pasteels, 1987, Robinson et Traniello, 1995, Detrain et Deneubourg, 1997]. Ces expériences ont mis en évidence des processus de décision grâce à des dispositifs simplifiés qui permettent d'identifier les comportements individuels (dépôt et suivi de pistes), d'isoler l'influence de certains paramètres (richesse d'une source, quantité de phéromone déposée,...) et de travailler dans des conditions standardisées. Notre objectif dans cette introduction n'est pas de nous étendre sur les différentes variantes de ce processus mais d'en présenter les mécanismes généraux.

Prenons d'abord le cas où une seule source de nourriture (p.ex. solution de saccharose) se trouve à proximité d'un nid (Fig.1.2) : une fourmi-éclaireur, au terme d'une "promenade", découvre la source. Après s'y être nourrie elle retourne au nid en déposant un signal chimique constitué de phéromone de piste, plus ou moins concentrée selon la richesse de la source (la quantité de phéromones déposée est corrélée à la concentration en sucre de la source). Commence alors un processus de recrutement, durant lequel deux types de phénomènes sont en jeu :

- un premier mécanisme où la recruteuse et/ou la piste stimulent les individus inactifs à sortir du nid. Il a été observé que la piste phéromonale est capable à elle seule de stimuler les fourmis à sortir de leur nid [Wilson, 1962, Hölldobler et Wilson, 1991] mais dans la plupart des cas, les deux stimulants sont impliqués dans le processus ;
- un deuxième mécanisme dû à la piste qui guide les individus recrutés vers le lieu où se trouve la source de nourriture. Seule la piste est impliquée et aucune recruteuse n'est nécessaire pour guider les recrutées.

Puisque les recrutées deviennent à leur tour recruteuses, les deux mécanismes sont petit à petit amplifiés et un trafic important s'établit entre le nid et la source de nourriture autour de la piste.

Il est néanmoins évident que la situation à une source est fortement caricaturale et que dans une situation naturelle, la colonie est très souvent confrontée à des choix. Différentes expériences ont montré un comportement de recrutement totalement inattendu lorsque deux sources de nourriture [Pasteels *et al.*, 1987]- ou deux chemins menant à une même source [Beckers *et al.*, 1992a] - étaient simultanément en présence. Nous verrons aussi dans le chapitre 3 une situation plus réaliste où un nombre quelconque de sources est présenté à la colonie [Nicolis et Deneubourg, 1999].

Deux chemins, deux sources Les expériences menées dans cette situation mettent en jeu un dispositif très simple (Fig.1.3) où deux sources identiques sont placées à une même distance de la colonie. Celle-ci est alors quasi systématiquement amenée à l'exploitation préférentielle d'une source, résultat né de la compétition entre les deux

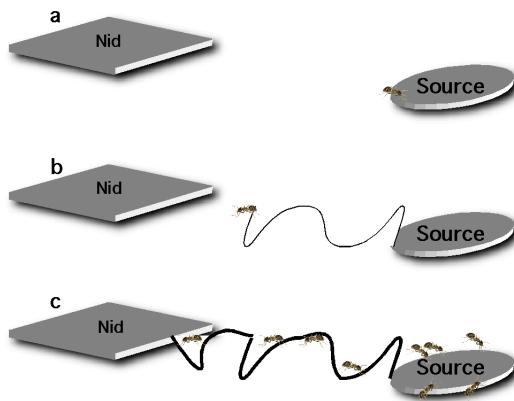


Fig. 1.2: Représentation schématique du processus de recrutement. (a) découverte de la source, (b) retour au nid avec dépôt de phéromone, (c) la piste stimule les individus à sortir du nid et à aller à la source.

pistes conduisant chacune à une source. Le mécanisme de ce résultat surprenant sera élucidé dans le chapitre 2.

Afin de rendre le problème plus réaliste, une asymétrie a été introduite dans le dispositif : la colonie a maintenant le choix entre deux sources dont une est plus riche (par exemple en saccharose) que l'autre. L'expérience montre que, dans ce cas, les fourmis choisissent d'exploiter préférentiellement la source la plus riche.

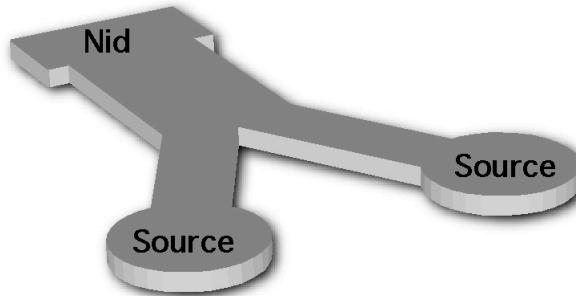


Fig. 1.3: Dispositif expérimental typique mettant en évidence le phénomène de choix binaire.

Deux chemins, une source Ce type d’expérience permet de mettre en évidence l’importance de différents paramètres influençant le choix collectif. Le dispositif met en place deux chemins menant à une même source à partir du nid (Fig.1.4). Comme dans l’expérience précédente, on observe qu’un chemin est choisi préférentiellement suite à la compétition entre les deux pistes formées sur ces deux chemins, et ce, même s’ils sont identiques. Lorsque les chemins sont différents, on observe alors une préférence plus marquée pour un chemin. Ce dispositif a permis de mettre en évidence comment la nature du substrat, la longueur des branches, . . . affectaient les choix collectifs.

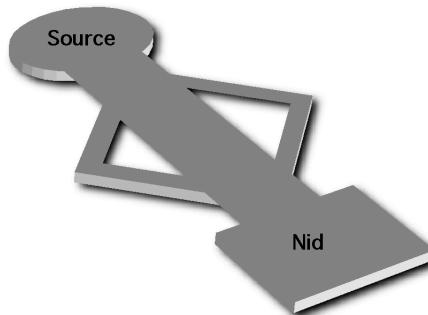


Fig. 1.4: Dispositif en ”pont” permettant d’étudier l’influence du substrat sur la piste.

Ces expériences ont facilité le développement de modèles mathématiques permettant de comprendre les mécanismes sous-jacents et de relier le comportement individuel à la décision collective. Notre travail s’inscrit précisément dans cette logique.

1.1.3 L’agrégation

Les phénomènes d’agrégation occupent également une place des plus importantes chez les insectes sociaux. Chez les fourmis, l’agrégation est à la base de beaucoup d’activités : la formation de greniers ou de chaînes [Lioni *et al.*, 2001], la formation de « cimetières » [Chrétien, 1996]. Ces différents agrégats sont souvent le résultat d’un jeu entre les réponses dues aux hétérogénéités du milieu ou du nid, et de mécanismes amplifiants d’origine interne.

Habituellement, les définitions de l’agrégation proposées dans la littérature [Wilson, 1971] sont conçues selon les caractéristiques fonctionnelles que les différents auteurs attribuent au processus et ont pour cette raison un caractère limitatif. Dans

cette thèse, nous donnerons un sens plus large au processus comme étant un pic de densité d'organismes identiques.

Différentes causes peuvent être à l'origine d'une agrégation. Dans un milieu uniforme, l'agrégat est le résultat d'un phénomène d'amplification résultant de communication et d'interattractions directes entre individus. Dans une telle situation, des structures spatiales plus ou moins complexes peuvent apparaître, dans lesquelles les agrégats sont auto-régulés et sensibles à la densité. A contrario, dans un milieu hétérogène ou dans le cas d'une agrégation répondant à un stimulus extérieur, la proportion d'individus dans une zone favorable est constante et le processus devient indépendant de la densité (en faisant abstraction du problème d'encombrement). Dans la nature, les deux causes coexistent et peuvent conduire à une exploitation optimale des hétérogénéités du milieu [Camazine *et al.*, 2001].

1.2 Aperçu général des techniques du non-linéaire : systèmes homogènes

Comme nous l'avons déjà mentionné, le principal outil de notre étude sera la modélisation. Typiquement, nous construirons des modèles qui suivront l'évolution d'une variable (p. ex. concentration de phéromone, nombre d'individus agrégés...) au cours du temps. Ceci nous amènera tout naturellement à utiliser les techniques de la théorie des systèmes dynamiques.

Un système dynamique est décrit par un ensemble d'équations d'évolution

$$\frac{dX_i}{dt} = F_i(X_1, \dots, X_n; \lambda_1, \dots, \lambda_m) \quad (1.2.1)$$

$$i = 1, \dots, n$$

où $X_{i=1, \dots, n}$ est l'ensemble des variables et $\lambda_{i=1, \dots, m}$ un ensemble des paramètres traduisant la manière dont le système peut être contrôlé par l'observateur. Dans la plupart des cas connus, les fonctions sont non linéaires par rapport à leurs arguments, ouvrant ainsi la voie à des solutions multiples, ingrédient essentiel de comportements complexes.

1.2.1 Espace des phases et attracteurs

Le point de départ de l'étude des éq. (I.2.1) consiste à représenter l'évolution dans l'espace sous-tendu par l'ensemble des variables . On montre [Nicolis, 1995] que la dynamique des variables macroscopiques d'un système est dissipative dans le

sens où les trajectoires de l'espace des phases convergent, pour les temps longs, vers une variété et qu'elles y restent par la suite piégées. Nous appelons un tel objet « attracteur » et l'ensemble des états initiaux qui convergent vers lui, son « bassin d'attraction ».

1.2.2 Solutions stationnaires/points fixes

La solution analytique des éq. (I.2.1) est en général inaccessible. Il est donc intéressant d'identifier des solutions particulières dont nous pourrons nous servir par la suite pour explorer d'autres comportements du système. Les solutions les plus naturelles de cette espèce sont les états stationnaires

$$\frac{dX_{i,st}}{dt} = 0, \text{ soit}$$

$$F_i(X_1, \dots X_n; \lambda_1, \dots \lambda_m) = 0 \quad (1.2.2)$$

Le grand avantage est de réduire ainsi le problème à un problème d'algèbre. Dans la représentation de l'espace des phases $\{X_{1,st}, \dots X_{n,st}\}$ constituent les coordonnées d'un point qui, par construction, n'évolue pas au cours du temps. C'est pourquoi nous appellerons souvent ces états stationnaires, points fixes du système.

Le système algébrique (I.2.2.) étant généralement non linéaire, on s'attend à ce qu'il y ait plusieurs points fixes pour des valeurs données des paramètres. Ceci pose le problème de choix entre ces différentes solutions et nous amène tout naturellement au concept de stabilité.

1.2.3 Analyse de stabilité linéaire

Un système naturel est soumis à des fluctuations de différentes natures. Même s'il est placé initialement sur un point fixe, il peut s'en écarter constamment. En imposant une perturbation x_i à la valeur stationnaire $X_{i,st}$, on a

$$X_i(t) = X_{i,st} + x_i(t) \quad (1.2.3)$$

L'état $\{X_{i,st}\}$ est dit instable si x_i , supposé petit initialement, croît au-delà de certaines limites lorsque t tend vers l'infini. Au contraire, il sera asymptotiquement stable si x_i tend vers zéro lorsque t tend vers l'infini. Seuls les états asymptotiquement stables pourront être sélectionnés par un système naturel. Pour tester la stabilité d'un point fixe on substitue (I.2.3) dans (I.2.1), on développe les membres de droite autour

de $\{X_{i,st}\}$ et on retient les termes de premier ordre par rapport aux perturbations. On arrive ainsi au système linéarisé

$$\frac{dx_i}{dt} = \sum_j L_{ij} X_j \quad (1.2.4)$$

où

$$L_{ij} = \left(\frac{\partial F_i}{\partial X_j} \right)_{st}$$

Comme L_{ij} sont des constantes dépendant uniquement des paramètres, le système (I.2.4.) admet des solutions de la forme

$$x_i = u_i e^{\omega t} \quad (1.2.5)$$

Nous remarquons que l'exposant ω détermine la stabilité, puisque selon que sa partie réelle sera positive ou négative, l'état sera instable ou asymptotiquement stable.

On peut déterminer la valeur de ω en remplaçant (I.2.5.) dans (I.2.4.). On obtient

$$\omega u_i = \sum_j L_{ij} u_j$$

soit

$$\sum_j (L_{ij} - \omega \delta_{ij}^{kr}) u_j = 0 \quad (1.2.6)$$

où $\delta_{ij}^{kr} = 1$ si $i = j$ et 0 si $i \neq j$. Suivant le théorème fondamental de l'algèbre, pour que le système (I.2.6.) admette des solutions non triviales pour u_j , il faut que le déterminant des coefficients de u_j s'annule. Nous obtenons ainsi l'équation caractéristique

$$\begin{vmatrix} L_{11} - \omega & L_{21} & \dots & L_{1n} \\ L_{21} & L_{22} - \omega & \dots & L_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ L_{n1} & L_{n2} & \dots & L_{nn} - \omega \end{vmatrix} = 0 \quad (1.2.7)$$

L'instabilité se déclarera dès que la partie réelle d'une des n solutions de (I.2.7.) passera des valeurs négatives aux valeurs positives, au point critique de transition $\omega_c = 0$. Cette situation se réalisera lorsqu'un des paramètres λ passera lui-même par une valeur critique λ_c , puisque ω_c sera fonction des paramètres. La condition de criticalité (ou de stabilité marginale) est

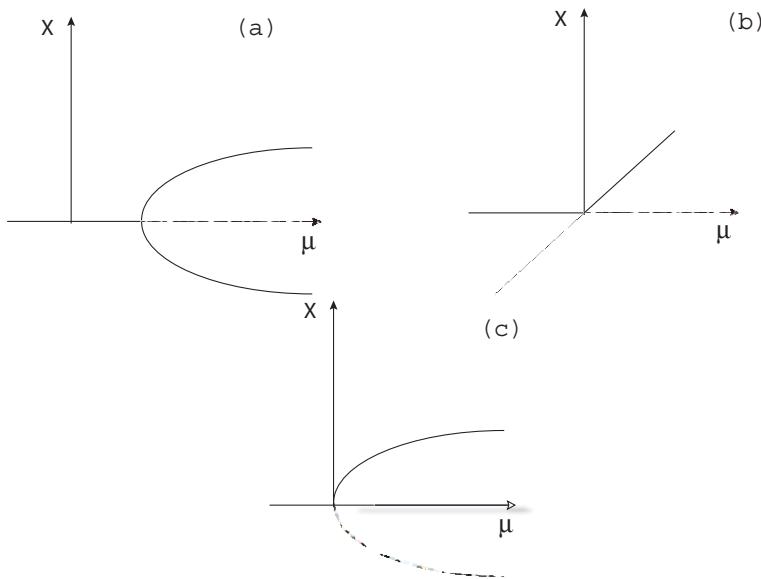


Fig. 1.5: Bifurcations pitchfork (a), transcritique (b) et point limite (c).

$$\operatorname{Re}\omega(\lambda_c) = 0 \quad (1.2.8)$$

1.2.4 Théorie des bifurcations

Dans le domaine de paramètres correspondant à l'instabilité de $X_{i,st}$ les perturbations x_i croissent sans limite au niveau d'une description linéarisée, mais dans un système physique la croissance finira par se saturer et le système aura alors atteint un nouvel état de régime. Un phénomène très important qui se produit à ce niveau au voisinage d'un point critique (I.2.8.) est la naissance de branches de nouvelles solutions par le mécanisme de bifurcation. Les trois bifurcations fondamentales autour d'un point fixe donnant naissance à de nouveaux états stationnaires sont représentées sur la Fig.1.5.

On montre [Nicolis, 1995] que si de surcroît est une racine simple de (1.2.7), les branches supercritiques dans (a) et (b) sont stables et les branches sous-critiques instables. Dans le cas (c), d'autre part, une branche stable et instable collisionnent et s'annihilent. Nous représenterons dorénavant les branches instables par des lignes pointillées.

D'autres bifurcations plus complexes menant à des états périodiques peuvent apparaître dès qu' ω_c a une partie imaginaire non-nulle. Ces solutions peuvent à leur tour devenir instables et cette cascade de transitions peut finalement engendrer des comportements chaotiques. Dans les chapitres 2 à 4 de cette thèse, nous aurons uniquement à considérer les trois bifurcations reprises dans la Fig.1.5.

1.3 Brisure de symétrie : Structures de Turing

Lorsqu'une dépendance spatiale apparaît, la description du § 1.2 doit être augmentée d'un terme de transport. Dans bien des cas, celui-ci peut être assimilé à un processus de diffusion. L'équation (1.2.1) devient

$$\frac{\partial X_i(r, t)}{\partial t} = F_i(X_1, \dots, X_n; \lambda_1, \dots, \lambda_m) + D_i \frac{\partial^2 X_i(r, t)}{\partial r^2} \quad (1.3.1)$$

$$i = 1, \dots, n$$

où r représente la coordonnée spatiale (nous nous limitons ici au cas d'une dimension). Moyennant des conditions aux limites adéquates, les équations (1.3.1) admettent une solution stationnaire et homogène (indépendante du temps et de l'espace). L'apparition de motifs spatiaux se traduira alors par la perte de stabilité de cette solution. Afin de tester ces propriétés, on linéarise les équations autour de l'état homogène :

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = \sum_j \left(\frac{\partial F_i}{\partial X_j} \right) x_j + D_i \frac{\partial^2 x_i}{\partial r^2} \quad (1.3.2)$$

La méthode classique pour mettre en évidence les formes possibles d'une dépendance spatiale consiste à résoudre le problème aux valeurs propres du laplacien

$$\frac{\partial^2 \phi_m(r)}{\partial r^2} = -k_m^2 \phi_m \quad (1.3.3)$$

Les fonctions propres et les valeurs propres ($\phi_m, -k_m^2$) dépendent de la géométrie du système, de sa dimension et des conditions aux bords. Si on résoud l'équation (1.3.3) sur un segment de longueur L , avec des conditions aux limites $\phi_i = 0$ pour, par exemple, $r = 0$ ou L , on aura

$$k_m = \frac{m\pi}{L} \quad (1.3.4)$$

$$\phi_m(r) = \sin\left(\frac{m\pi r}{L}\right)$$

où m est un entier non nul.

La solution de l'équation linéarisée (1.3.2) est alors

$$x_{i,m} = c_i \phi_m(r) e^{\omega_m t} \quad (1.3.5)$$

où c_i tient compte de la différence qui peut exister entre les variables d'état. Si on substitue l'expression (1.3.5) dans l'équation (1.3.2), on obtient le système algébrique

$$\omega_m c_i = \sum_j \left(\frac{\partial F_i}{\partial X_j} \right)_{x_{st}} c_j - D_i k_m^2 c_i \quad (1.3.6)$$

L'équation caractéristique prend alors la forme

$$\det \begin{vmatrix} \left(\frac{\partial F_i}{\partial X_j} \right)_{x_{st}} & -\delta_{ij}^{kr} (D_i k_m^2 + \omega_m) \end{vmatrix} = 0 \quad (1.3.7)$$

Cette équation détermine les valeurs propres ω_m en fonction de celles du laplacien k_m^2 , compte tenu des coefficients de diffusion et des autres paramètres. Nous aborderons ce type de problème dans le chapitre V de la thèse.

1.4 Approches stochastiques

Comme nous l'avons mentionné précédemment, nous serons souvent amenés dans cette thèse à confronter ou à étendre nos résultats à une description élargie tenant compte des effets stochastiques.

Une approche qui sera utilisée abondamment dans cette thèse consiste à simuler directement un processus plutôt qu'à résoudre les équations d'évolution probabilistes rendant compte de ces effets. Plus spécifiquement nous nous attacherons à des « expériences numériques », connues sous le nom de simulations de Monte Carlo [Gillespie, 1992]. Les simulations Monte Carlo sont en fait une méthode numérique permettant de résoudre de nombreux problèmes par l'utilisation de variables aléatoires. Le nom de cette méthode est emprunté à la principauté de Monaco, réputée pour ses casinos et ses jeux de hasard.

L'une des principales utilisations que nous ferons de la méthode de Monte Carlo sera de construire la distribution du résultat des différentes réalisations (expériences) et de faire une moyenne sur toutes ces réalisations. Les résultats obtenus par les simulations Monte Carlo contiennent en effet, par construction, des fluctuations liées

à la nature stochastique du phénomène étudié. En ce sens on peut dire que cette méthode est proche de la réalité expérimentale. On s'attend à ce que pour un grand nombre de simulations la moyenne, ou à défaut la valeur la plus probable soit d'une manière ou d'une autre liée aux valeurs obtenues par le modèle analytique équivalent de la description macroscopique.

Chapitre 2

Recrutement alimentaire dans un système de choix binaire

Dans ce chapitre, nous étudions le recrutement alimentaire chez les sociétés de fourmis dans la situation où la colonie est confrontée à choisir entre deux sources de nourriture (Figs. I.3.). Deux cas seront considérés : le cas où les sources sont équivalentes et/ou les pistes sont identiques, et celui où les sources sont caractérisées par des concentrations en saccharose différentes [Pasteels *et al.*, 1987]. Comme nous l'avons fait remarquer dans l'Introduction générale, notre principal outil de travail sera la modélisation mathématique : dans un premier temps, elle sera développée dans le cadre d'une description en valeurs moyennes, connue aussi sous le nom de « théorie du champ moyen » ; nous aborderons ensuite les aspects stochastiques par la méthode de simulation directe Monte Carlo. La phénoménologie du recrutement ayant été discutée dans l'Introduction, nous nous concentrerons dans ce chapitre à la mise en place d'un modèle, son analyse théorique et la confrontation des résultats avec la réalité biologique.

2.1 Aspects théoriques : Construction du modèle

Les modèles le plus couramment utilisés se rapportent à l'évolution dans le temps des concentrations de phéromones, c_i sur les pistes i menant aux différentes sources. Celles-ci sont à leur tour liées au trafic des fourmis sur les sources et sur les pistes. D'une manière générale, nous pouvons dire que cette évolution mettra en jeu un terme d'apport et un terme de disparition. Le terme d'apport rend compte de l'attractivité relative d'une piste par rapport aux autres. On s'attend à ce qu'il soit décrit par une fonction qui croît avec les valeurs de c_i mais sature à une valeur plateau lorsque c_i

atteint une valeur limite. Il est par ailleurs proportionnel au flux de fourmis sortant du nid et allant vers une piste et à la quantité de phéromone déposée sur les pistes. La forme particulière choisie pour ce terme est [Deneubourg et Goss, 1989].

$$\phi q_i \frac{(k + c_i)^\ell}{\sum_{j=1}^2 (k + c_j)^\ell} \quad (2.1.1)$$

où ϕ , est le flux sortant, q_i , la quantité de phéromone déposée par fourmi et k , une concentration limite au-dessus de laquelle la phéromone déposée devient effective. Le paramètre ℓ est un paramètre de coopérativité qui mesure la sensibilité du processus de choix d'une piste particulière en la concentration de phéromone, c_i . Il est important de signaler qu'en réalité le flux sortant, ϕ est une fonction de la quantité de phéromone et du nombre de recruteuses à l'intérieur du nid. Ces deux variables étant fortement corrélées, ϕ peut prendre la forme d'une équation empirique dépendant uniquement de la concentration de phéromone sur la piste [Beckers *et al.*, 1992a]. L'augmentation de cette concentration au temps t est alors proportionnelle au flux de fourmis. Les délais entre le départ de la source de nourriture, l'augmentation de la concentration de la piste aux abords du nid et dès lors des sorties vers la source sont à l'origine de phénomènes périodiques. On observe dans ces cas là de faibles oscillations [Verhaege et Deneubourg, 1983]. Cependant au niveau des choix, la prise en compte de l'évolution temporelle du flux de sortie ne modifie guère les résultats. De plus, dans un grand nombre de situations expérimentales, le flux de recrutement ne varie qu'au début du phénomène et atteint assez rapidement une valeur de régime qui se maintient ensuite sur l'ensemble de la durée de l'expérience. Par la suite, nous nous contenterons de prendre le paramètre de flux comme une constante puisque le délai (minutes) est négligeable comparé à l'échelle de temps du processus (heures).

La fonction (2.1.1) a été quantifiée pour les espèces *Lasius niger* [Beckers *et al.*, 1992a, Beckers *et al.*, 1992b, Beckers *et al.*, 1993], *Linepitema humile* [Goss et Deneubourg, 1989, Deneubourg et Goss, 1989], et testée dans différentes situations. Nous prendrons par la suite les paramètres de l'espèce *Lasius niger*.

Le terme de perte correspond, enfin à la disparition de la phéromone sur la piste i due notamment, à l'évaporation. Il sera décrit ici par un terme linéaire $\nu_i c_i$, où ν est l'inverse du temps moyen pendant lequel la phéromone est accessible aux fourmis.

En résumé, les équations du modèle complet s'écrivent sous la forme

$$\frac{dc_i}{dt} = \phi q_i \frac{(k + c_i)^\ell}{\sum_{j=1}^2 (k + c_j)^\ell} - \nu_i c_i \quad (2.1.2)$$

Nous voyons que le modèle tient compte de trois types de *feedbacks* :

- Un *feedback* non-linéaire positif de la piste i sur elle-même
- Un *feedback* linéaire négatif de la piste i sur elle-même due à la disparition de la phéromone
- Un *feedback* non linéaire négatif de la piste $j \neq i$ sur la piste i associé à la compétition

Dans la suite, nous analyserons le modèle décrit par l'éq. (2.1.2) dans différentes situations correspondant à différentes valeurs des paramètres.

2.2 États stationnaires et stabilité

2.2.1 Deux sources identiques

Dans le cas où le milieu est uniforme et les deux sources sont présentes, les éqs. (2.1.2) prennent la forme

$$\begin{aligned}\frac{dc_1}{dt} &= \phi q \frac{(k + c_1)^\ell}{(k + c_1)^\ell + (k + c_2)^\ell} - \nu c_1 \\ \frac{dc_2}{dt} &= \phi q \frac{(k + c_2)^\ell}{(k + c_1)^\ell + (k + c_2)^\ell} - \nu c_2\end{aligned}\tag{2.2.1}$$

Elles peuvent être résolues exactement à l'état stationnaire pour des valeurs de paramètres de l'espèce *Lasius niger*. En effet, pour cette espèce la fonction de choix théorique a été ajustée d'après les résultats d'expériences [Beckers *et al.*, 1992a, Beckers *et al.*, 1993] ce qui conduit à une valeur du paramètre ℓ égale à $\ell = 2$. Dans ces conditions, en additionnant et en divisant successivement les équations de (2.2.1) à l'état stationnaire, nous obtenons

$$\begin{aligned}c_1 + c_2 &= \frac{\phi q}{\nu} \\ \left(c_2 - \frac{\phi q}{2\nu}\right) \left(c_2^2 - \frac{\phi q}{\nu} c_2 + k^2\right) &= 0\end{aligned}\tag{2.2.2}$$

Les éqs. (2.2.2) admettent trois solutions :

- une solution homogène

$$c_1 = c_2 = \frac{\phi q}{2\nu}$$

– deux solutions inhomogènes

$$c_1 = \frac{\phi q}{2\nu} \pm \frac{\sqrt{\left(\frac{\phi q}{\nu}\right)^2 - 4k^2}}{2}$$

$$c_2 = \frac{\phi q}{2\nu} \mp \frac{\sqrt{\left(\frac{\phi q}{\nu}\right)^2 - 4k^2}}{2}$$

La condition d'existence de ces dernières solutions est

$$\left(\frac{\phi q}{\nu}\right)^2 - 4k^2 \geq 0$$

Le domaine d'apparition des solutions inhomogènes est donc donné par

$$\frac{\phi q}{\nu} \geq 2k \quad (2.2.3)$$

Plutôt que d'appliquer le formalisme général résumé au chapitre précédent, nous testons ici (profitant de la simplicité du système considéré) la stabilité de ces trois solutions stationnaires en faisant le changement de variables

$$\Omega = c_1 - c_2$$

$$\Xi = c_1 + c_2$$

En termes de ces nouvelles variables, les éqs. (2.2.1) deviennent

$$\begin{aligned} \frac{d\Omega}{dt} &= \phi q \frac{\Omega(2k + \Xi)}{2k^2 + \frac{\Omega^2 + \Xi^2}{2} + 2k\Xi} - \nu\Omega \\ \frac{d\Xi}{dt} &= \phi q - \nu\Xi \end{aligned}$$

Nous remarquons que la deuxième équation devient découpée de la première. La solution homogène devient

$$\begin{aligned} \Omega_s &= 0 \\ \Xi_s &= \frac{\phi q}{\nu} \end{aligned}$$

Quant à l'équation caractéristique, elle se réduit, grâce à la séparation de la variable Ξ , à

$$\left(\frac{2\phi q}{2k + \frac{\phi q}{\nu}} - \nu - \omega \right) (\nu + \omega) = 0 \quad (2.2.4)$$

qui a deux racines :

$$\omega_1 = -\nu$$

qui est toujours négative, traduisant le fait que la variable somme Ξ est toujours stable,

$$\omega_2 = \frac{2\phi q}{2k + \frac{\phi q}{\nu}} - \nu$$

qui à priori n'a pas de signe défini, traduisant le fait que l'instabilité se produit dans un sous-espace de l'espace des phases associé à l'écart à l'homogénéité ($\Omega \neq 0$).

La perte de stabilité de l'état homogène survient lorsque $\omega_2 \geq 0$, soit

$$\frac{\phi q}{\nu} \geq 2k \quad (2.2.5)$$

qui est identique au seuil au-delà duquel les deux solutions inhomogènes peuvent exister (éq. (2.2.3)).

La Fig.2.1 montre les solutions stationnaires et leur stabilité. Nous sommes en présence d'une bifurcation de pitchfork survenant lorsque l'état homogène perd sa stabilité à la valeur critique donnée par le signe d'égalité dans (2.2.5)

$$\frac{\phi q}{\nu} = 2k$$

A cette même valeur, deux nouvelles branches correspondant aux états inhomogènes font leur apparition. En vertu de la théorie des bifurcations [Nicolis, 1995], celles-ci sont stables dans le domaine $\frac{\phi q}{\nu} \geq 2k$ où l'état homogène perd sa stabilité (bifurcation super-critique).

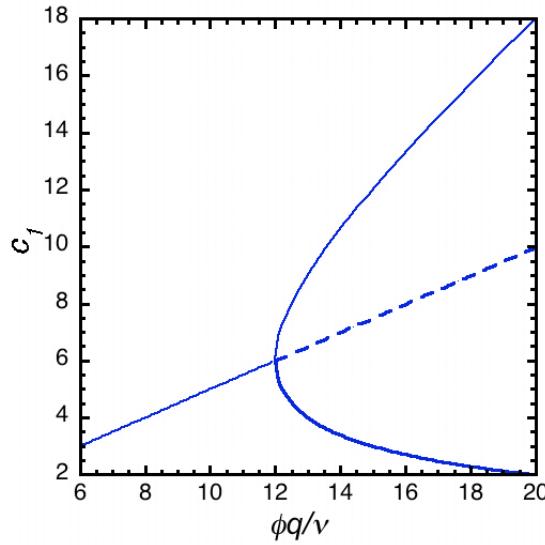


Fig. 2.1: Diagramme de bifurcation pitchfork dans le cas où les deux sources et les deux chemins sont égaux. La valeur du paramètre k est $k = 6$.

2.2.2 Deux sources différentes

Passons à présent au cas plus réaliste d'un milieu non uniforme. Dans la situation stylisée décrite au §1.1 cette non-uniformité peut être exprimée soit par la variabilité du paramètre (les deux sources n'ont pas la même valeur nutritive, *cf.* Fig.1.2) soit par la variabilité du paramètre (le substrat sur lequel se déplacent les fourmis change d'un chemin à l'autre, *cf.* Fig.1.3). On voit aisément qu'au niveau d'une description en valeur moyenne et pour autant qu'on se limite aux états stationnaires, seul le rapport compte, les deux paramètres jouant essentiellement le même rôle. Dans ce qui suit, nous nous limiterons à l'étude du paramètre ν et nous verrons au moment où nous incorporerons des aspects stochastiques comment les rôles de ces deux paramètres q et ν vont se différencier [Detrain *et al.*, 2001].

Les équations du modèle deviennent

$$\begin{aligned} \frac{dc_1}{dt} &= \Phi \frac{(k + c_1)^\ell}{(k + c_1)^\ell + (k + c_2)^\ell} - \nu_1 c_1 \\ \frac{dc_2}{dt} &= \Phi \frac{(k + c_2)^\ell}{(k + c_1)^\ell + (k + c_2)^\ell} - \nu_2 c_2 \end{aligned} \quad (2.2.6)$$

où nous avons effectué pour la facilité un changement de notation

$$\Phi = \phi q$$

En additionnant les deux équations à l'état stationnaire et en divisant par ν_2 , on a

$$c_2 = \frac{\Phi - \nu_1 c_1}{\nu_2} \quad (2.2.7)$$

Par ailleurs, en divisant les équations et en éliminant c_1 , on obtient

$$\begin{aligned} & \left[1 + \left(\frac{\nu_2}{\nu_1} \right)^2 \right] c_2^3 + \left[2k \left(1 - \frac{\nu_2}{\nu_1} \right) - \frac{\Phi}{\nu_2} - 2\Phi \frac{\nu_2}{\nu_1^2} \right] c_2^2 + \\ & \left[2k^2 + \left(\frac{\Phi}{\nu_1} \right)^2 + 2k\Phi \left(\frac{1}{\nu_1} - \frac{1}{\nu_2} \right) \right] c_2 - \frac{\Phi k^2}{\nu_2} = 0 \end{aligned} \quad (2.2.8)$$

On vérifiera que si les taux de disparition de la phéromone sont égaux, l'éq. (2.2.7) se réduit à l'éq. (2.2.2). La Fig.2.2 nous montre le diagramme des solutions stationnaires, déterminées numériquement, ainsi que leur stabilité. Il met en évidence une bifurcation de point limite associée à un phénomène d'hystérèse. La Fig. 2.3. illustre la destruction de la bifurcation pitchfork associée aux valeurs de paramètres $\nu_1 = \nu_2$ pour quatre situations de taux de disparition de la phéromone correspondant à des différences de plus en plus marquées entre les valeurs de ν_1 et ν_2 .

Les résultats des § 2.2.1 et 2.2.2 montrent que la colonie peut être amenée, pour une grande plage de paramètres, à un mode d'exploitation préférentiel d'une source ou à l'emprunt préférentiel d'un chemin menant à la source. De plus, dans le cas asymétrique où les substrats sur les chemins menant aux sources sont différents, la colonie emprunte celui pour lequel la phéromone reste le plus longtemps accessible.

Nous allons examiner dans la prochaine section le rôle du bruit sur un paramètre du modèle et comparer nos résultats avec l'approche analytique. Toutefois, une analyse plus exhaustive des paramètres q et ν va nous révéler les rôles différents de ceux- ci lorsque nous ne sommes plus en valeurs moyennes. Ceci par la méthode de simulation Monte Carlo.

2.3 Simulations Monte Carlo

Principe : Comme nous l'avons souligné au § 1.4., la méthode de Monte Carlo consiste à simuler directement un processus, et non pas à résoudre les équations d'évolution probabilistes des variables sous-jacentes [Gillespie, 1992]. Elle peut être perçue

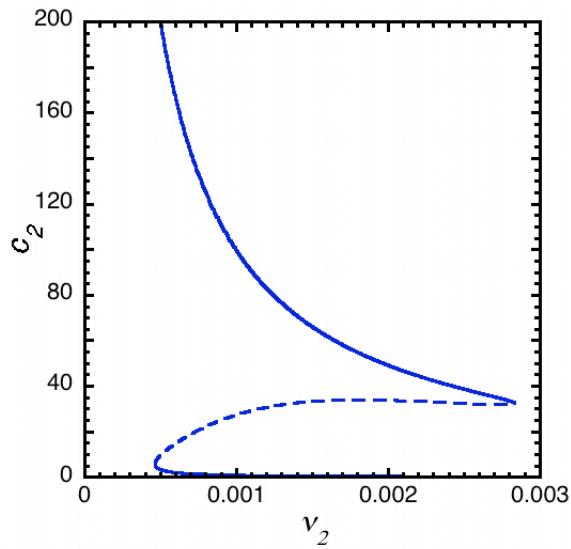


Fig. 2.2: Diagramme de bifurcation point limite donnant lieu à une hystérèse. Les valeurs de paramètres sont $k = 6$, $\nu_1 = 1.510^{-3}$, $\Phi = 0.1$.

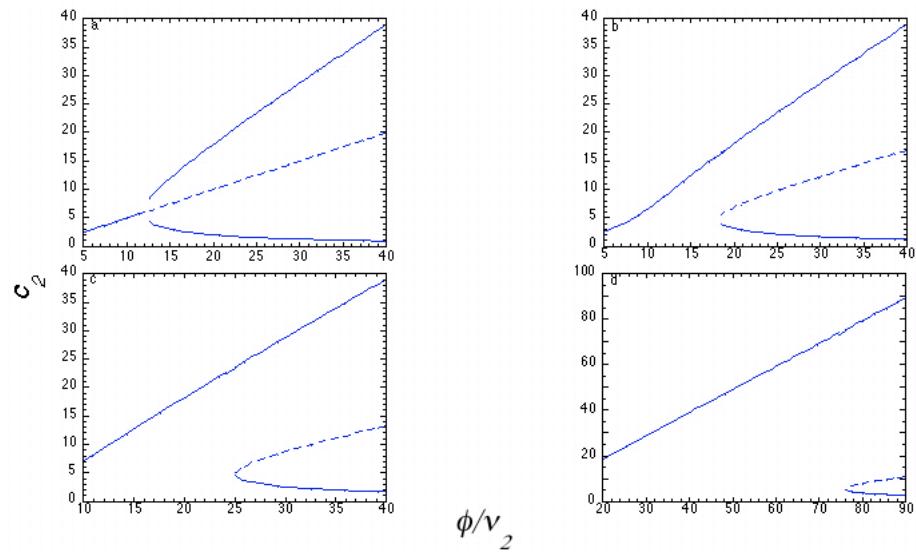


Fig. 2.3: Cassure de la bifurcation de pitchfork. Les valeurs de paramètres sont $k = 6$, $\nu_2/\nu_1 = 1$ (a), $\nu_2/\nu_1 = 0.9$ (b), $\nu_2/\nu_1 = 0.8$ (c), $\nu_2/\nu_1 = 0.5$ (d)

comme complémentaire à l'analyse en valeurs moyennes puisqu'elle tient compte des fluctuations et effets probabilistes. Cette approche est fondamentale si l'on s'intéresse à la fréquence de sélection de l'une ou l'autre solution, information que le modèle déterministe est incapable de nous fournir. Pour le problème qui nous concerne, l'algorithme peut se décomposer en les étapes suivantes :

- Condition initiale : Concentration de phéromone et nombre de fourmis égaux à zéro.
- Processus de décision : Deux processus de décisions sont impliqués : la sortie du nid et le choix de l'une des pistes. Le premier est simulé par une probabilité donnée par la valeur normalisée du paramètre ϕ (flux de sortie). Le second processus de décision est quant à lui simulé par la fonction de choix (2.1.1) : à l'instant initial, l'accès à chaque piste a la même probabilité mais dès qu'un chemin a été marqué, le choix de celui-ci est favorisé.
- Évolution dans le temps : Dès qu'une fourmi choisit un chemin i , elle augmente d'une quantité q la concentration totale de phéromone c_i . Celle-ci subit une disparition de sorte que, à un temps $t + 1$, $c_i(t + 1)$ est proportionnelle à $c_i(t)$ et au facteur $(1 - \nu)$. À chaque pas de temps, les concentrations de phéromone sur chaque piste sont mises à jour et introduites dans la fonction de choix (2.1.1).

Pour chaque condition, le nombre de réalisations a été fixé à 30000. La durée de ces expériences numériques était de deux heures et les tests effectués nous ont montré que l'état de régime a été atteint après environ trente minutes. Par la suite, les résultats obtenus seront analysés à l'aide de deux indices : la fraction des individus ayant emprunté une piste pendant la totalité de l'expérience et la fonction de choix pour une piste i , calculée pendant la phase stationnaire (paramètre R). D'autres indices ont également été testés (p. ex. la proportion de phéromone sur chacune des pistes) et conduisent à des conclusions similaires.

2.3.1 Chemins et sources identiques

Avant la bifurcation, pour une valeur du paramètre $\frac{\phi q}{\nu} < 2k$ nous obtenons une distribution unimodale avec un pic centré en 0.5 (Fig. 2.4). Ceci correspond à une situation homogène stable pour laquelle les deux pistes sont visitées de manière identique, en accord avec les résultats analytiques du §2.1. Nous voyons aussi une dispersion non négligeable autour de ce pic, traduisant l'existence de fluctuations importantes. L'étude déterministe est incapable de rendre compte de ce phénomène.

Après la bifurcation ($\frac{\phi q}{\nu} > 2k$), l'histogramme prend une forme bimodale, avec deux pics principaux égaux (Fig.2.5). Ceci correspond au fait que dans une expérience

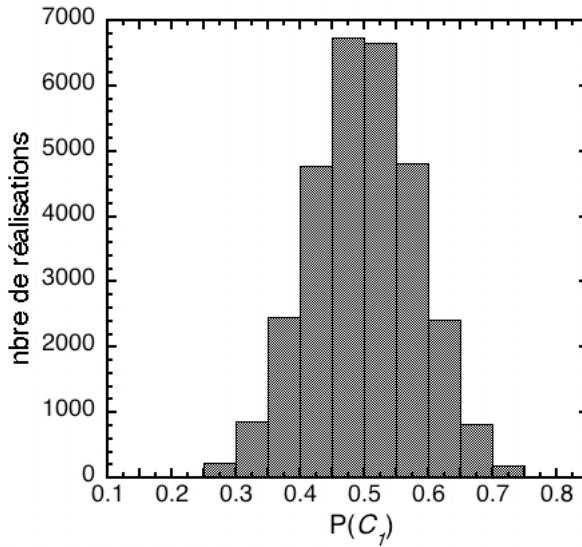


Fig. 2.4: Histogramme associé à la solution homogène stable avant la bifurcation. Les valeurs de paramètres sont $\nu = 1.10^{-2}$, $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$.

donnée une piste particulière sera choisie de manière préférentielle, mais dans un grand nombre d'expériences le nombre de choix effectués en faveur de chaque piste sera le même. Ce résultat est à nouveau en accord avec le calcul analytique. Notons que la valeur moyenne devient à présent non-représenteative, puisqu'elle correspond à l'état instable de l'analyse macroscopique.

2.3.2 Chemins et sources différents

Nous avons vu au § 2.2.2 que lorsque nous travaillions en valeurs moyennes, les paramètres et affectaient de la même manière les états stationnaires du modèle. Lorsque nous passons à une étude stochastique, ce n'est plus vrai. Il est donc utile ici de séparer l'étude de chemins et des sources différentes.

Chemins différents : Dans le cas où les paramètres ν_1 et ν_2 sont différents, les distributions du trafic restent bimodales avec cependant un des deux pics plus important que l'autre, correspondant à l'emprunt plus fréquent par la colonie du chemin où la phéromone reste le plus longtemps (taux de disparition plus petit). L'asymétrie devient plus grande au fur et à mesure que le rapport entre les deux taux de disparition croît (Fig.2.6).

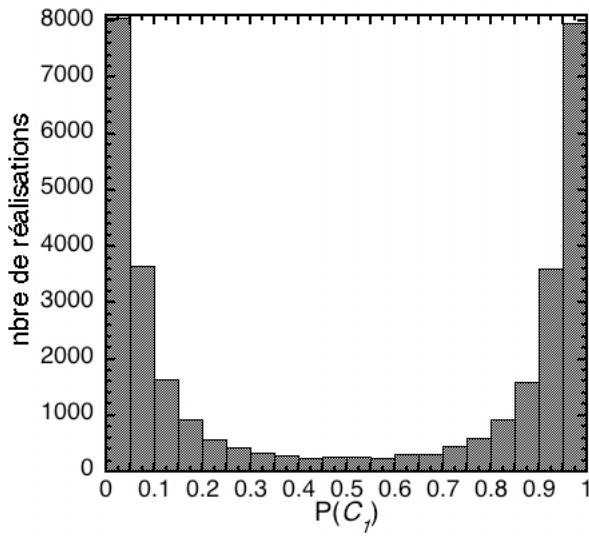


Fig. 2.5: Histogramme au-delà de l'instabilité de l'état homogène. Les valeurs de paramètres sont $\nu = 1.10^{-3}$, $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$.

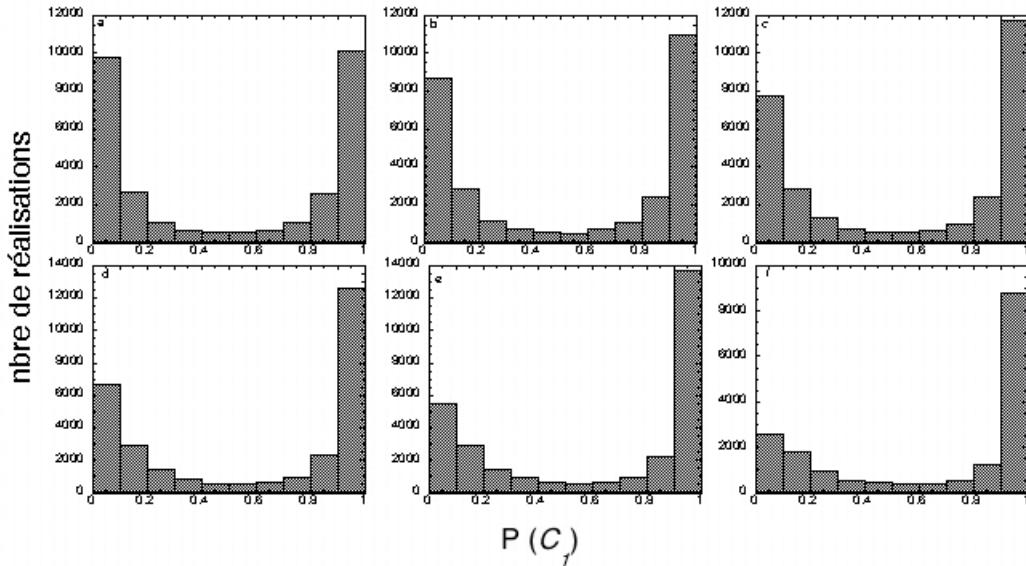


Fig. 2.6: Histogrammes correspondant au cas où $\nu_1 \neq \nu_2$ et où le rapport entre les taux d'évaporation est égal à 0.95 (a), 0.80 (b), 0.65 (c), 0.50 (d), 0.30 (e) et 0.10 (f). Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$, et $\nu_2 = 6.6710^{-4}$.

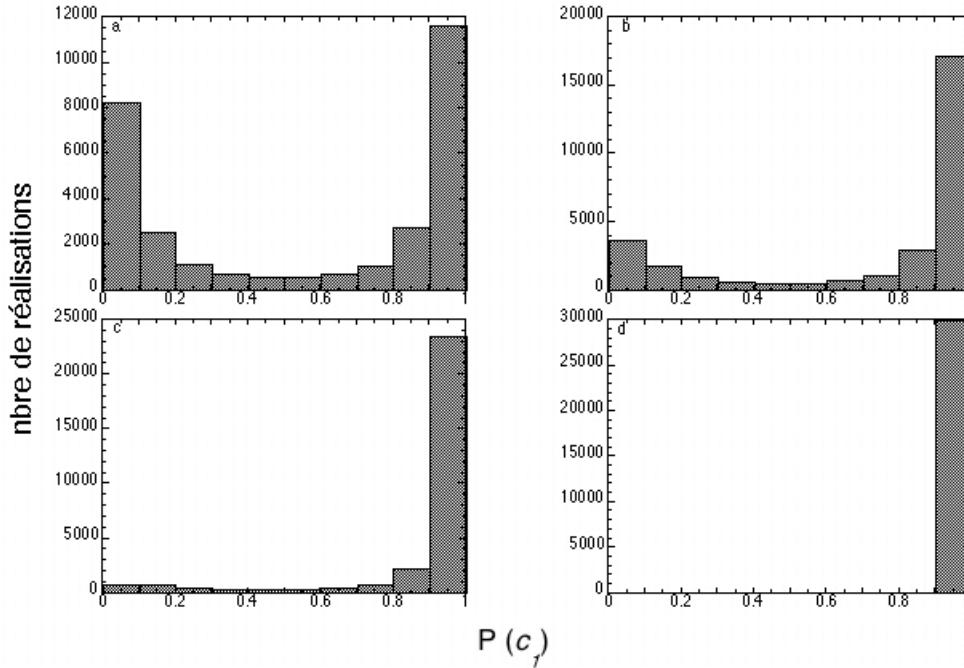


Fig. 2.7: Histogrammes correspondant au cas où $q_1 \neq q_2$ et où le rapport entre les dépôts de phéromone est égal à 0.95 (a), 0.80 (b), 0.65 (c), 0.30 (d). Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q_2 = 1$, et $\nu = 2.410^{-3}$.

Sources différentes : Dans la situation où q_1 est différent de q_2 , l'asymétrie se retrouve d'une manière encore plus marquée. La piste conduisant à la source la plus riche (dépôt de phéromone étroitement lié à la richesse de la source) est de très loin la plus fréquemment empruntée (Fig.2.7).

C'est là un élément nouveau qui apparaît dans le contexte stochastique puisque les équations déterministes conduisent, pour des valeurs de paramètres des q et ν identiques, à une même solution. Nous avons délibérément choisi le pourcentage d'individus choisissant une des deux chemins/sources. En effet, la Fig.2.8 nous montre ce pourcentage de sélection d'une piste en fonction des rapports $\frac{q_1}{q_2}$ et $\frac{\nu_2}{\nu_1}$. Nous constatons que les différences entre les paramètres q sont plus efficaces en terme de sélection.

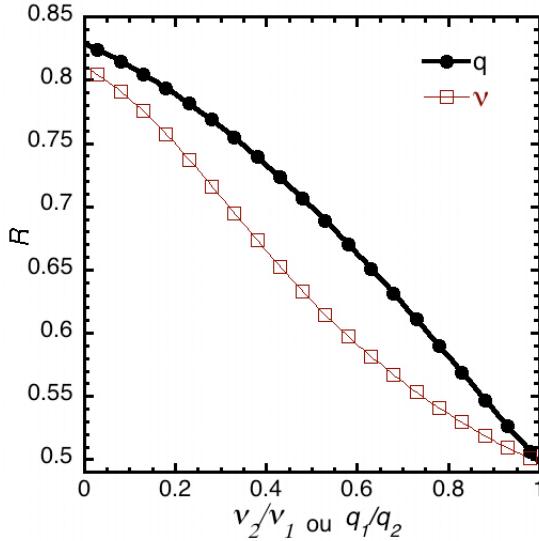


Fig. 2.8: Sélection d'une piste en fonction du rapport des taux de disparition de phéromones sur chaque piste et du rapport des quantités de phéromones déposés sur chaque piste. Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q_2 = 1$, et $\nu = 2.410^{-3}$.

2.4 Optimisation de la sélection

Dans la suite, nous allons analyser l'effet des paramètres de dépôt, q_1 et q_2 et du paramètre de flux ϕ sur les choix collectifs. En explorant ces paramètres, nous serons amenés à identifier des valeurs optimales qui maximisent le taux de sélection [Nicolis *et al.*, 2003, Deneubourg *et al.*, 2004]. Ceci traduira notamment le fait que la sélection (comme nous l'avons vu plus haut) de la source la plus riche se fait, en présence de fluctuations, principalement par une modulation de la quantité de phéromone déposée sur la piste [Hölldobler et Wilson, 1991, Robson et Traniello, 1995].

Nous allons considérer deux cas différents. Premièrement, nous étudierons le rôle de la taille de la colonie dans la sélection de la source la plus riche. Ensuite, nous montrerons qu'il existe une valeur optimale du paramètre q_i dans la sélection de la source la plus riche. Finalement, nous étudierons l'influence des différences de comportements de pistage entre individus d'une même colonie sur le choix collectif.

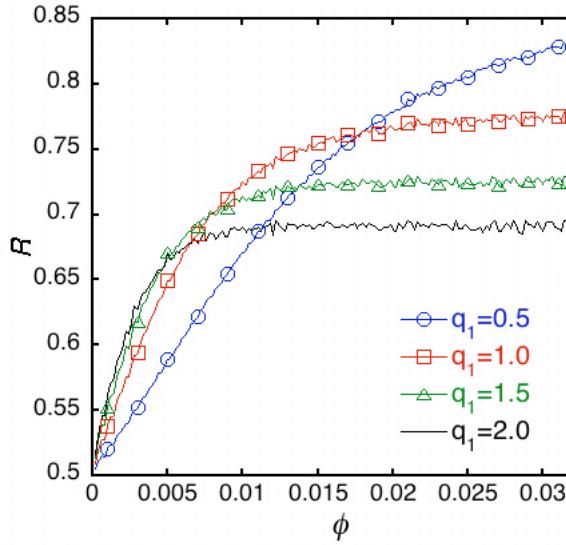


Fig. 2.9: Taux de sélection de la source la plus riche (R) en fonction du paramètre ϕ pour différentes valeurs de q_1 . Le rapport $\frac{q_1}{q_2}$ est fixé à 0.75.

2.4.1 Le rôle de la taille de la colonie

La Fig.2.9 représente le taux de sélection de la piste menant à la source la plus riche en fonction de ϕ pour différentes valeurs absolues de q_1 et pour un rapport $\frac{q_1}{q_2}$ égal à 0.75. Nous voyons d'une part que R augmente avec la taille de colonie (ϕ important). D'autre part, une petite valeur de q_1 favorise la sélection pour des grandes colonies tandis que des petites colonies doivent faire appel à un dépôt par individu plus important. Pour des valeurs intermédiaires de ϕ , aucune relation simple ne peut être mise en évidence. Ces résultats suggèrent l'existence d'une valeur optimale de q dépendant notamment du flux.

2.4.2 Optimisation de la sélection

Prenons à présent un rapport $\frac{q_1}{q_2}$ constant et varions les valeurs absolues de q_1 et q_2 séparément. La Fig.2.10a montre un maximum de sélection, à une valeur optimale de q_1 (et dès lors de q_2). Lorsque ce rapport diminue, c'est-à-dire lorsque la différence de

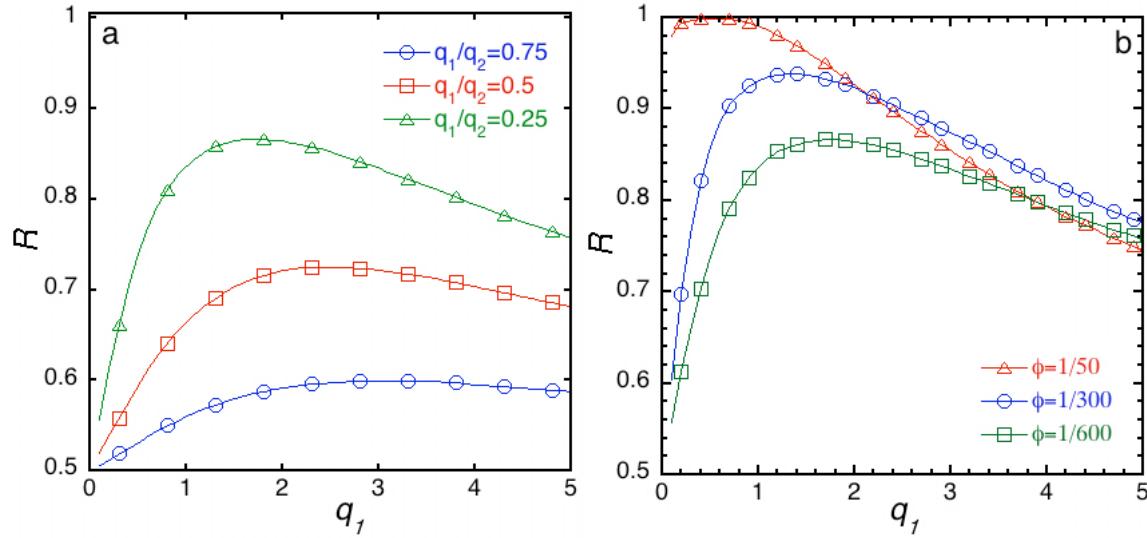


Fig. 2.10: Taux de sélection de la source la plus riche en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de $\frac{q_1}{q_2}$ et pour $\phi = 1/600 s^{-1}$ (a) taux de sélection de la piste gagnante en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de ϕ et pour $\frac{q_1}{q_2} = 0.25$ (b).

richesses augmente, nous voyons d'une part que l'amplitude du maximum augmente et que, d'autre part, la valeur optimale de q_1 diminue. La Fig. 2.10b représente le taux de sélection de la piste gagnante en fonction de q_1 , pour différents flux et pour une valeur donnée de rapport $\frac{q_1}{q_2}$. A nouveau nous voyons que l'amplitude du maximum augmente avec les valeurs de ϕ , et que ce pic est déplacé vers des petites valeurs de q_1 . En d'autres termes, les grandes colonies sont capables de faire des meilleurs choix que les petites colonies et ce, avec des individus déposant de petites quantités de phéromone.

Il paraît donc évident que la sélection optimale d'une source est non seulement due à la richesse relative des sources mais aussi à la capacité intrinsèque des individus à déposer une certaine quantité q de phéromone.

Il est tentant de rattacher l'existence d'un tel maximum à la présence de la bifurcation mise en évidence aux §§ 2.2.1-2.2, mais il n'existe apparemment aucun lien direct entre ces deux phénomènes. On constate néanmoins que la présence d'une bifurcation facilite la présence d'un maximum marqué. Par exemple, dans la situation où le paramètre ℓ est égal à 1 [Camazine *et al.*, 2001, Millor *et al.*, 1999] et où aucune bifurcation n'est observée, le maximum perdure mais à une plus faible amplitude

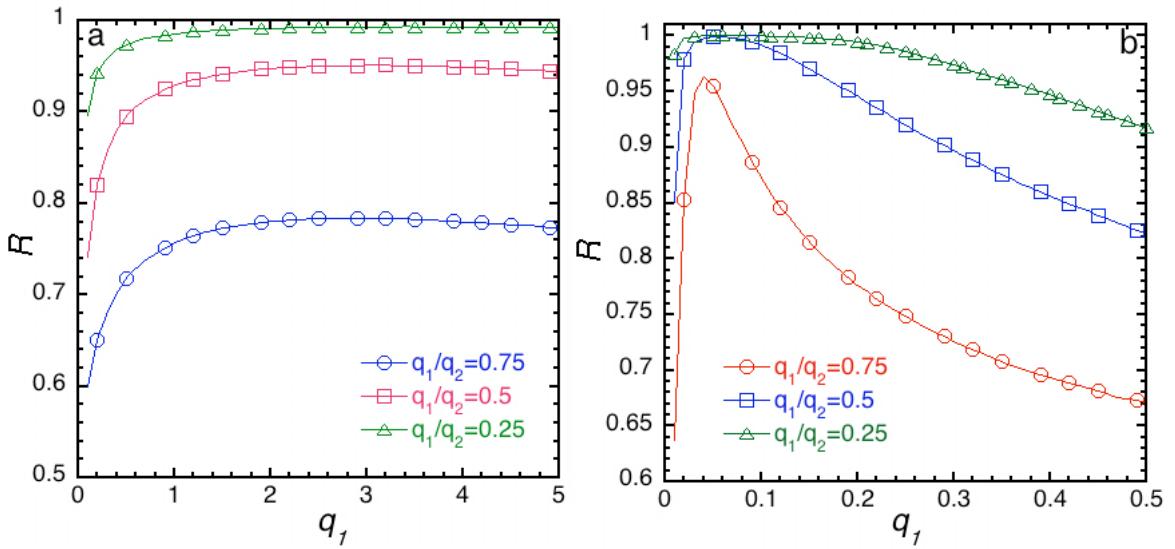


Fig. 2.11: Taux de sélection en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de $\frac{q_1}{q_2}$ dans le cas $\ell = 1$ (a) et dans le cas $\ell = 5$ (b). Dans les deux situations la valeur de ϕ est égale à $1/100\text{s}^{-1}$.

(Fig.2.11a). Au contraire, lorsque $\ell = 5$ (correspondant à une grande sensibilité de sélection), le maximum devient très prononcé (Fig.2.11b).

2.4.3 Déposer plus versus être nombreux

A ce stade, il paraît naturel de s'interroger sur le rôle de la spécialisation des individus dans le processus de recrutement alimentaire. En effet, on sait que la division du travail est à l'œuvre dans beaucoup de phénomènes en biologie et permet la réalisation de tâches spécifiques grâce à l'existence de catégories de fourmis spécialisées [Oster et Wilson, 1978]. Dans la situation du recrutement, cette division du travail peut se réduire à la variabilité des quantités déposées par chacun des individus ou par des différentes sensibilités des fourmis à la phéromone de piste [Detrain et Pasteels, 1987]. Dans cette section, nous nous limitons aux différences inter-individuelles de dépôt de phéromone. Il a été montré expérimentalement que dans une colonie, une proportion des individus déposent une piste alors que d'autres ne déposent pas et participent à ce recrutement uniquement en terme de transport [Mailleux, 2002]. Il est aisément dans notre modèle d'introduire deux catégories d'individus : D'une part, les "fourmis pisteuses" et d'autre part, les "fourmis suiveuses". Le flux total des individus serait alors déterminé par

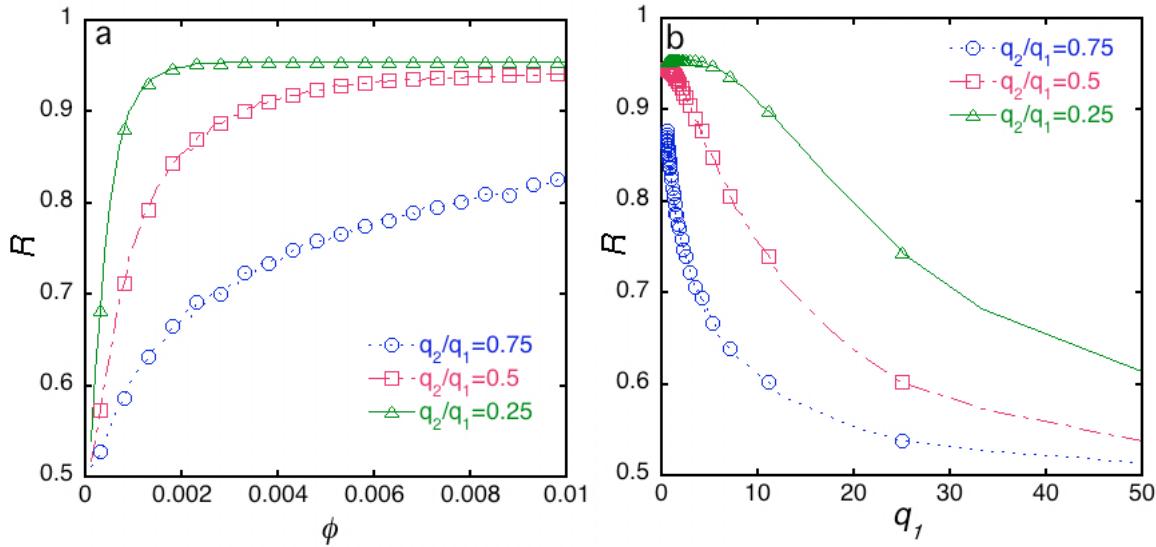


Fig. 2.12: Taux de sélection de la source la plus riche en fonction du paramètre ϕ (a) et q_1 (b) pour différentes valeurs du rapport $\frac{q_1}{q_2}$. La valeur de ϕ dans (b) est fixée à $1/100s^{-1}$.

$$\Phi = \phi_{act} + \phi_{inact} \quad (2.4.1)$$

où ϕ_{act} et ϕ_{inact} représentent respectivement le flux de fourmis actives (pisteuses) et inactives (suiveuses). Le processus du recrutement est déterminé par le nombre de fourmis actives. On tient compte de ce fait au niveau du modèle en suivant l'évolution au cours du temps de la concentration de phéromone sur chaque piste, elle-même affectée par les dépôts successifs des individus. Il paraît donc approprié de garder la forme du modèle, en précisant que le flux mesuré est soit le flux de fourmis actives, soit la fraction de fourmis actives par rapport au flux total. Nous présenterons donc par la suite nos résultats non plus en fonction du flux total, mais en termes du flux de fourmis pisteuses.

Nous considérons ici la situation où le produit des paramètres ϕq_1 (et donc de la quantité totale d'énergie déposée) est constant mais les valeurs absolues de ces deux paramètres sont variées tenant ainsi compte d'une modulation entre le nombre d'individus qui pistent et la quantité de phéromone déposée. Tandis qu'en valeurs moyennes, cette variation ne produirait aucun effet et correspondrait à un seul point, la simulation de Monte Carlo rapportée dans la Fig.2.12 nous montre qu'en présence de fluctuations, la colonie est amenée à exploiter de manière préférentielle une piste pour des grands ϕ et des petits q_1 .

2.5 Discussion

Ce chapitre a été consacré à la modélisation mathématique du recrutement alimentaire chez les fourmis lorsque la colonie dispose de deux sources alimentaires. Nous avons dans un premier temps passé en revue les principaux résultats analytiques au niveau d'une description champ moyen et mis en évidence les paramètres jouant un rôle clé dans le processus. Une seconde approche basée sur des simulations Monte Carlo a également été développée d'une manière systématique, nous a amené à découvrir des comportements souvent inaccessibles par voie analytique.

S'il est vrai que des expériences ont mis en évidence l'effet des paramètres et que notre modèle a réussi à les reproduire sans trop de difficulté [Nathan, 1997], il est évident que notre analyse théorique pourra permettre l'entreprise de nouvelles séries d'expériences afin de vérifier les prédictions que nous avons faites. En effet, Natan a mis en évidence le rôle du substrat dans le choix de la colonie à utiliser l'un ou l'autre chemin menant à la source. Le chemin ayant un substrat le moins absorbant gagnera quasi-systématiquement si la colonie possède assez d'individus. Des expériences similaires pourraient être conduites afin de valider nos prédictions, en présentant à la colonie deux sources de nourriture avec des concentrations en saccharose différentes.

Dans le développement en valeurs moyennes, nous nous sommes principalement intéressés aux rôles des paramètres de disparition de la phéromone et de flux. Plus spécialement, nous avons constaté que ces paramètres intervenaient de manière déterminante sur le mode d'exploitation de la colonie. Plusieurs expériences faites par le passé [Hangartner, 1967] suggèrent fortement la présence de phénomènes d'adsorption dépendant du substrat sur lequel la piste est formée. Ainsi, dans un dispositif de "pont" (Fig.1.4), si les branches sont recouvertes d'un substrat différent, la colonie est quasi-systématiquement amenée à l'exploitation préférentielle d'une piste. Ce comportement est dû à l'amplification de la différence entre les deux branches, ce que les résultats de notre modèle corroborent. Par ailleurs, le flux est amené à jouer un rôle similaire, en ce sens que si le nombre d'individus pisteurs est grand, la colonie peut avec une plus grande probabilité, exploiter une piste préférentiellement.

Dans la simulation du processus par la méthode Monte Carlo, nous nous sommes attachés dans un premier temps à construire les histogrammes de probabilités associés à une piste, en reprenant les paramètres utilisés en valeurs moyennes. L'allure de ces histogrammes confirme les résultats de la méthode en valeurs moyennes, mais soulignent les limites de celle-ci. C'est ainsi qu'en explorant les paramètres de dépôt et de flux, nous avons été amenés à découvrir des régimes d'optimisation de la sélection. Un résultat inattendu a été l'existence d'un maximum de sélection, malgré

une richesse relative des deux sources identiques. Notre interprétation en est que la sélection dépend non seulement de cette richesse relative, mais aussi de la capacité intrinsèque des individus à déposer une certaine quantité de phéromone. De plus la manipulation, en parallèle, du paramètre flux a permis de constater que les grandes colonies peuvent atteindre un meilleur taux de sélection en déposant moins que les petites colonies qui elles déposent plus. Ce résultat contre-intuitif nous a suggéré une analyse plus détaillée. En effet, en adaptant le paradigme de la division du travail au modèle, et en faisant l'hypothèse qu'il existe une modulation entre le nombre d'individus actifs (fourmis pisteuses) et la quantité de phéromone déposée par ceux-ci, nous avons découvert que les colonies ont plus de chance de sélectionner une piste préférentielle en absence de division du travail. Ce résultat constitue, dans une situation "blanc-noir" comme celle-ci, une exception à l'idée bien ancrée en biologie que la division du travail optimise les tâches de la colonie.

Chapitre 3

Recrutement alimentaire dans un système multi-choix

3.1 Introduction

Comme nous l'avons souligné au chapitre précédent, la situation où une colonie de fourmis limite son recrutement à deux sources seulement est une situation de laboratoire, rarement rencontrée dans la nature. Dans le but de nous approcher de la réalité biologique, nous allons étudier dans ce chapitre l'effet de la présence d'un grand nombre de sources sur la réponse coloniale. Nous allons aborder ce problème dans le seul cadre de la théorie de champ moyen. Nous nous étendrons de manière exhaustive sur le développement analytique et sur l'interprétation biologique des résultats. Peu d'expériences ont mis en évidence le rôle du nombre de sources sur le comportement collectif et nous espérons ici motiver les biologistes à entreprendre de telles expériences afin de confirmer nos résultats théoriques. D'ailleurs, comme nous le verrons plus tard, ces derniers sont d'ores et déjà validés par les quelques données expérimentales disponibles dans la littérature.

De toute évidence, les mécanismes individuels impliqués dans un système multi-choix restent identiques à ceux présents dans le système de choix binaire. Le modèle en valeurs moyennes aura donc la même structure logique, si ce n'est quelques ajouts dus à un nombre de choix plus grand.

Le modèle est introduit dans la sect. 2 où le problème de stabilité est formulé dans le cas le plus général. Dans la sect. 3, les solutions stationnaires et leur stabilité sont établies dans le cas où les caractéristiques chimiques et physiques des pistes et des sources sont identiques. Dans la sect. 4, le cas où les caractéristiques d'une

source et de la piste correspondante différente des autres est considéré. Les principales conclusions sont résumées dans la sect. 5.

3.2 Le modèle

Comme nous l'avons fait remarquer dans notre introduction, les mécanismes qui engendrent le processus étudié ici sont identiques à ceux du chapitre précédent. La structure mathématique reste donc donnée par l'éq. (2.1.2) où cette fois l'indice i prend un nombre de valeurs égal au nombre de sources que l'on présente à la colonie. De plus, pour des raisons de simplicité de calcul, nous introduisons une nouvelle échelle pour les variables et paramètres à travers la transformation

$$C_i = \frac{c_i}{k}, \Phi = \frac{\phi}{\nu}, i = 1, \dots, s$$

où s est le nombre total de sources. De plus, nous normalisons le paramètre q_i par la constante k : $q_i \rightarrow \frac{q_i}{k}$.

Nous supposerons que l'environnement et le substrat sont homogènes. En normalisant le temps, nous pouvons alors mettre la valeur du paramètre ν égal à 1. Les équations du modèle se réduisent ainsi à la forme

$$\frac{dC_i}{dt} = \phi q_i \frac{(1 + C_i)^\ell}{\sum_{j=1}^s (1 + C_j)^\ell} - C_i \quad i = 1, \dots, s \quad (3.2.1)$$

Par la suite, nous fixerons le paramètre ℓ à la valeur 2, correspondant encore une fois à la valeur expérimentale de l'espèce *Lasius niger* [Beckers *et al.*, 1992b, Beckers *et al.*, 1993]. Les solutions des éqs. (3.2.1) dépendront alors des seuls paramètres Φq et s . Nous rechercherons systématiquement les états stationnaires. En mettant la dérivée par rapport au temps égale à zéro dans les éqs. (3.2.1) et en divisant les équations appliquées aux pistes i et j , nous obtenons les relations

$$\begin{aligned} \frac{q_i (1 + C_i)^2}{q_j (1 + C_j)^2} &= \frac{C_i}{C_j} \\ \sum_{j=1}^s (1 + C_j)^2 &= \Phi q_i \frac{(1 + C_i)^2}{C_i} \end{aligned} \quad (3.2.2)$$

Typiquement, ces équations admettent des solutions multiples $\{C_{i,st}\}$. Nous serons donc amenés à tester la stabilité de ces différentes solutions pour déterminer quel état sera choisi par le système. En linéarisant les éqs. (3.2.1) autour des valeurs stationnaires en fonction des perturbations δC_i nous obtenons après quelques transformations standard les équations suivantes

$$\frac{d\delta C_i}{dt} = \sum_j A_{ij} \delta C_j \quad (3.2.3a)$$

où

$$A_{ij} = -\frac{2C_i^2(1+C_k)}{\Phi q_i (1+C_i)^2} + \frac{C_i - 1}{1+C_i} \delta_{ij}^{kr} \quad (3.2.3b)$$

Pour la simplicité, nous avons enlevé l'indice "st" des variables C_i puisqu'il sera entendu que ces coefficients doivent être évalués à l'état stationnaire. Comme nous l'avons vu au premier chapitre, les exposants caractéristiques déterminant la stabilité des états stationnaires sont donnés par les valeurs propres de la matrice Jacobienne $\{A_{ij}\}$ ou, de manière équivalente, par les racines de l'équation caractéristique

$$\det |A_{ij} - \omega \delta_{ij}^{kr}| \quad (3.2.3c)$$

La condition de stabilité est $R\omega_i < 0$ pour tout ω . Notons que pour $\ell = 1$, seul un état stationnaire existe, qui est toujours stable.

3.3 Cas de sources et de pistes identiques

Nous allons tout d'abord traiter le cas où les sources de nourriture présentées à la colonie sont identiques et où les pistes menant à celles-ci ont les mêmes caractéristiques physiques ($q_i = q$ pour tous les i). A l'état stationnaire, les éqs. (3.2.1) admettent un premier type de solution, la solution homogène, où toutes les sources sont exploitées de manière identique

$$C_i = C = \frac{\Phi q}{s} \quad (3.3.1)$$

Afin de tester la stabilité de cette solution, nous introduisons cette relation dans les éq. (3.2.3a,b,c). La matrice Jacobienne se compose alors à partir de deux éléments (diagonal et non-diagonal)

$$A = \begin{pmatrix} a & b & \dots & b \\ b & a & \dots & b \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ b & b & \dots & a \end{pmatrix}$$

où (*cf.* éqs. (3.2.3b) et (3.3.1.)

$$\begin{aligned} a &= -\frac{2\Phi q}{s(\Phi q + s)} + \frac{\Phi q - s}{\Phi q + s} \\ b &= -\frac{2\Phi q}{s(\Phi q + s)} \end{aligned}$$

On constate que toutes les lignes du déterminant caractéristique $|A - \omega I|$ (I étant la matrice identité) deviennent identiques pour $\omega = a - b$. Sachant qu'un déterminant s'annule si deux de ses lignes sont égales, on en déduit que $\omega = a - b$ est une racine ($s - 1$) fois dégénérée. Par ailleurs, en additionnant toutes les lignes à la dernière, on s'aperçoit que celle-ci devient $a - \omega + (s - 1)b$ et s'annule donc pour $\omega = a + (s - 1)b$. L'équation caractéristique (3.2.3c) prend ainsi la forme

$$[\omega - (a + b(s - 1))] [\omega - (a - b)]^{s-1} = 0$$

Nous obtenons une première solution

$$\omega_1 = a + b(s - 1) = -1 < 0 \quad (3.3.2a)$$

qui est toujours stable, et un groupe de $(s - 1)$ solutions dégénérées

$$\omega_2 = a - b = \frac{\Phi q - s}{\Phi q + s} \quad (3.3.2b)$$

La solution homogène perd donc sa stabilité à la valeur Φq du paramètre $\Phi q = s$. À cette valeur, de nouvelles solutions stationnaires doivent apparaître, qui sont nécessairement non-homogènes.

On peut facilement montrer d'après les éq. (3.2.1) que seules des solutions semi-inhomogènes peuvent apparaître, où j pistes ayant une concentration C_1 sont exploitées de manière différente des $(s - j)$ autres ayant une concentration C_2 . Dans ces conditions, nous avons à l'état stationnaire

$$\begin{aligned}\Phi q \frac{(1+C_1)^2}{j(1+C_1)^2 + (s-1)(1+C_2)^2} - C_1 &= 0 \\ \Phi q \frac{(1+C_2)^2}{j(1+C_1)^2 + (s-1)(1+C_2)^2} - C_2 &= 0\end{aligned}\quad (3.3.3)$$

La somme des concentrations étant toujours égale à Φq , nous avons d'autre part

$$jC_1 + (s-j)C_2 = \Phi q \quad (3.3.4)$$

En divisant le système d'équation (3.3.3), on a

$$C_1 C_2 = 1 \quad (3.3.5)$$

En combinant les éqs. (3.3.3), (3.3.4) et (3.3.5), on obtient l'équation pour C_1

$$C_1^2 - \frac{\Phi q}{j} C_1 + \frac{s-j}{j} = 0$$

et les états stationnaires semi-inhomogènes sont

$$C_1^\pm = \frac{\Phi q}{2j} \pm \frac{\sqrt{\left(\frac{\Phi q}{j}\right)^2 - 4\left(\frac{s-j}{j}\right)}}{2} \quad (3.3.6a)$$

avec

$$C_2^\mp = \frac{1}{C_1^\pm} = \frac{\Phi q - jC_1^\pm}{s-j} \quad (3.3.6b)$$

avec $j = 1, \dots, \frac{s}{2}$ pour s pair ou $j = 1, \dots, \frac{s+1}{2}$ pour s impair.

Les indices + et - correspondent respectivement à une piste qui est plus ou moins marquée par les individus. Ces solutions existent tant que le discriminant dans (3.3.6a) est positif,

$$\Phi q \geq 2\sqrt{(s-j)j} \quad (3.3.7)$$

Afin de déterminer la stabilité de ces solutions semi-inhomogènes, considérons séparément les cas $j = 1$ et $j > 1$.

3.3.1 Le cas $j = 1$

La forme des équations linéarisées est maintenant plus complexe. En effet, pour chaque i , on doit singulariser, outre le terme diagonal en δC_i , le terme en δC_1 . Les éléments de la matrice Jacobienne $\{A_{ik}\}$ de l'éq. (3.2.3a) peuvent prendre cinq valeurs distinctes

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & b_1 & \dots & b_1 \\ b_2 & a_2 & \dots & c \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ b_2 & c & \dots & a_2 \end{pmatrix}$$

où

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{2(s-1)}{\Phi q(1+C_1)} - 1 \\ a_2 &= \frac{2\left(C_1 + \frac{s-2}{C_1}\right)}{\Phi q(1+C_1)} - 1 \\ b_1 &= -\frac{2C_1}{\Phi q(1+C_1)} \\ b_2 &= \frac{b_1}{C_1} \\ c &= \frac{2}{\Phi q(1+C_1)C_1} \end{aligned} \tag{3.3.8}$$

On constate que les $(s-1)$ dernières lignes du déterminant caractéristique associé à A deviennent identiques pour $\omega = a_2 - c$, qui est donc une solution de l'équation caractéristique $(s-2)$ fois dégénérée. Par quelques autres astuces de calcul semblables au cas précédent, nous pouvons écrire l'équation caractéristique complète sous la forme

$$[\omega - a_2 + c]^{s-2} [\omega^2 - (a_1 + a_2 + (s-2)c)\omega + a_1a_2 + a_1c(s-2) - (s-1)b_1b_2] = 0 \tag{3.3.9}$$

Une évaluation numérique des racines de cette équation révèle que la concentration C_1^+ est toujours stable tandis que C_1^- est toujours instable.

3.3.2 Le cas $j > 1$

Montrons maintenant que les autres solutions correspondant aux cas $C_1 = C_2 = \dots C_j \neq C_{j+1} = \dots C_s$ sont toutes instables. Pour ce faire, nous devons grouper les termes des membres de droite des équations linéarisées en trois catégories : termes diagonaux, termes non-diagonaux faisant partie du groupe 1 à j , et les autres. La matrice Jacobienne contient alors six éléments distincts (vu le nombre d'éléments nous ne visualiserons pas la matrice) :

$$\begin{aligned}
A_{ii} = a_1 &= -\frac{2C_1^2}{\Phi q(1+C_1)} + \frac{C_1 - 1}{1+C_1} \\
A_{kk} = a_2 &= -\frac{2}{\Phi q C_1 (1+C_1)} + \frac{1-C_1}{1+C_1} \\
A_{ik} = b_1 &= -\frac{2C_1}{\Phi q (1+C_1)} \\
A_{ki} = b_2 &= -\frac{2}{\Phi q (1+C_1)} \\
A_{ii'} = c_1 &= -\frac{2C_1^2}{\Phi q (1+C_1)} \\
A_{kk'} = a_2 &= -\frac{2}{\Phi q C_1 (1+C_1)} \\
&\quad 1 \leq i \quad i' \leq j \quad j+i \leq k \\
&\quad k' \leq s \quad i \neq i' \quad k \neq k' \tag{3.3.10}
\end{aligned}$$

Cette matrice étant à quatre blocs, si nous soustrayons au niveau du déterminant caractéristique la j^{eme} colonne à la première et la sième à la $(j+1)^{eme}$, elle devient

$$\left(\begin{array}{cccccc}
\omega - a_1 + c_1 & \dots & -c_1 & 0 & \dots & -b_1 \\
\dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\
-(\omega - a_1 + c_1) & \dots & \omega - a_1 & 0 & \dots & -b_1 \\
0 & \dots & -b_2 & \omega - a_2 + c_2 & \dots & -c_2 \\
\dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\
0 & \dots & -b_2 & -(\omega - a_2 + c_2) & \dots & \omega - a_2
\end{array} \right)$$

On remarque qu'il y a déjà deux racines qui apparaissent : la première est égale à $a_1 - c_1$ puisqu'elle annule la première colonne et la deuxième est $a_2 - c_2$ puisqu'elle annule la $(j+1)^{eme}$ colonne

$$\begin{aligned}\omega_1 = a_1 - c_1 &= \frac{C_1 - 1}{1 + C_1} \\ \omega_2 = a_2 - c_2 &= \frac{1 - C_1}{1 + C_1}\end{aligned}\tag{3.3.11}$$

Les conditions de stabilité $\omega < 0$ pour chacune de ces racines sont, clairement, mutuellement incompatibles. Il apparaît donc qu'au moins une des racines de l'équation caractéristique est positive : les solutions inhomogènes avec $j > 1$ sont toujours instables.

En résumé, la solution homogène (éq. (3.3.1)) perd sa stabilité à une valeur critique du paramètre $\Phi q = s$. En ce qui concerne les solutions inhomogènes, seule la branche C_1^+ et la branche correspondante C_2^- du cas $j = 1$ sont stables. Ces solutions émergent à une valeur critique du paramètre donnée par l'éq. (3.3.7). Pour $j = 1$ et $s > 2$, chacune de ces valeurs correspond à une bifurcation point limite. Pour s pair et $j = \frac{s}{2}$, des branches instables émergent d'une bifurcation pitchfork à une valeur critique $\Phi q = s$. Toutes les autres bifurcations sont des points limites qui naissent à des plus petites valeurs de cette criticalité.

En guise d'illustration, la Fig.3.1 montre le diagramme de bifurcation dans le cas $s = 4$. L'état homogène perd sa stabilité à $(\Phi q)_c = 4$, qui correspond également à la naissance de la bifurcation de pitchfork de deux états instables (branches correspondant au cas $j = 2$). Les points limites sont localisés à $(\Phi q)'_c = 3.5$, générant quatre solutions semi-inhomogènes, deux d'entre elles étant stables (branches inférieure et supérieure).

La Fig.3.2 montre le "diagramme d'état" du système, et plus particulièrement, les valeurs de paramètres où l'on peut retrouver une ou plusieurs solutions. Dans la partie supérieure de la figure, la solution homogène est stable et les solutions semi-inhomogènes n'existent pas, indiquant que nous avons une égale exploitation de toutes les sources. Dans la partie inférieure, la solution homogène est instable et les solutions semi-inhomogènes existent : la colonie exploite préférentiellement une source parmi les s présentes, les autres étant visitées d'une manière égale, mais néanmoins dominées par la source gagnante. Enfin, la partie du milieu correspond à la coexistence des deux types de mode d'exploitation.

3.3.3 Relevance biologique

Nous nous proposons maintenant d'exploiter les résultats obtenus dans les § 3.1 et 3.2 pour proposer des expériences pouvant mener à l'observation des motifs d'exploitation prédits par notre analyse et résumés dans les Fig.3.1-2.

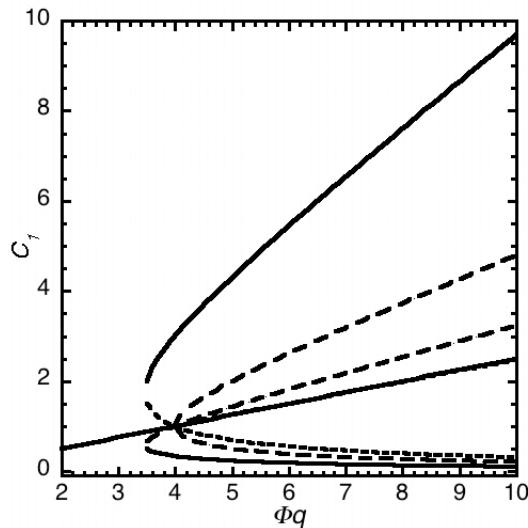


Fig. 3.1: Diagramme de bifurcation des solutions stationnaires de l'éq. (3.2.1) en fonction du paramètre Φq dans le cas de quatre sources en présence.

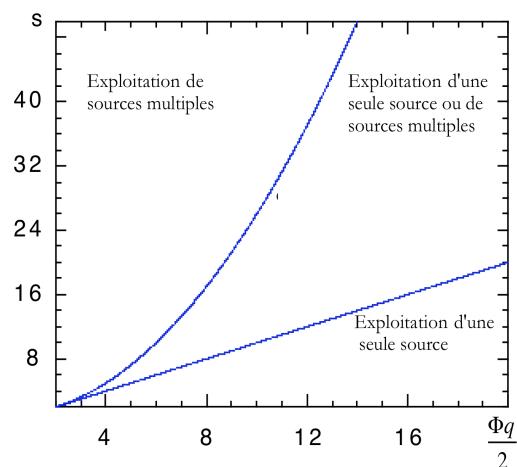


Fig. 3.2: Diagramme d'état représentant les régions de paramètres des différents modes d'exploitation des ressources.

Hahn et Maschwitz [Hahn et Maschwitz, 1985] ont montré que l'espèce *Messor rufitarsis* change son mode d'exploitation avec le nombre de sources et leurs distributions. En effet, ils ont observé que les individus étaient capables soit de sélectionner une seule piste très marquée soit d'adopter un mode d'exploitation plus diffus lorsque plusieurs sources sont présentes. Ces résultats sont qualitativement en accord avec nos prédictions, mais les situations décrites ne sont pas identiques aux nôtres. Il serait dès lors important d'entreprendre des expériences de laboratoire correspondant aux conditions du modèle. Une première question serait alors de se demander s'il existe un nombre critique s_c signalant le passage d'une exploitation uniforme à une exploitation inhomogène. En termes de paramètres et variables du modèle, ce nombre est donné par (*cf.* eq.(3.3.2))

$$s_c = \frac{\phi q}{\nu k}$$

Pour les valeurs caractéristiques de *Lasius niger* [Beckers *et al.*, 1993] ($k = 6$, $q = 1$, $\frac{1}{\nu} = 2000s$, pour une concentration en saccharose de $1M$, $\phi = 0.1s^{-1}$) cela donne $s_c \simeq 33$, indiquant que l'exploitation inhomogène sera observée jusqu'à cette valeur. Sur la Fig.3.2, cette valeur de s_c est l'intersection de l'abscisse avec la courbe inférieure. Cette intersection marque la limite entre l'exploitation d'une source unique et l'exploitation mixte. L'intersection de cette même abscisse avec la courbe supérieure de la figure donne (*cf.* eq. (3.3.6a))

$$s_c = \left(\frac{\phi q}{2\nu k} \right)^2 + 1 \simeq 279$$

qui est une valeur très haute. En conclusion, pour les valeurs utilisées de Φq , la transition entre l'exploitation préférentielle d'une seule source et l'exploitation mixte est accessible expérimentalement tandis que la transition entre l'exploitation mixte et l'exploitation égale de sources multiples ne l'est pas. Ajoutons que pour un même nombre de sources, la transition est facilitée en diminuant la taille de la colonie (paramètre ϕ) ou la qualité des sources (paramètre q). Pour les valeurs de paramètres $\phi = 0.05s^{-1}$ et $q = 0.5$ (ce qui correspond à une source de nourriture avec une concentration en sucre de $0.1M$), nous voyons que les valeurs critiques correspondantes sont respectivement de $s_c = 6$ et $s_c = 11$. Cette dernière valeur correspondant à la transition à travers l'exploitation homogène devient maintenant accessible.

Regardons à présent plus en détail le mode d'exploitation mixte. D'après la Fig. III.2, l'exploitation mixte se produit quand est entre la bifurcation point limite et le

point de perte de stabilité de l'état homogène. Pour ces points critiques nous avons (éqs.3.3.1-III.3.3)

- Perte de stabilité de l'état homogène : $\begin{cases} C = \frac{\Phi q}{s} \\ (\Phi q)_c = s \end{cases}$
- Solutions semi inhomogènes : $\begin{cases} C_1 = \frac{\Phi q}{\frac{2}{\Phi q}} \\ C_2 = \frac{\frac{2}{\Phi q}}{\Phi q} \\ (\Phi q)'_c = 2\sqrt{s-1} \end{cases}$

Nous observons qu'au fur et à mesure que s augmente, C décroît et C_1 et C_2 restent inchangés. Ce qui implique que la distance entre la branche homogène et la branche semi- inhomogène à grande concentration augmente tandis que celle à petite concentration diminue. D'un autre côté, lorsque s augmente, $(\Phi q)_c$ croît plus vite que $(\Phi q)'_c$. Par conséquent, la région des valeurs de Φq où il y a coexistence entre les deux modes d'exploitation augmente. Néanmoins, comme nous l'avons dit plus haut, la branche homogène et la branche semi inhomogène la plus basse tendent à se confondre. En d'autres mots, le passage d'un mode d'exploitation d'une source préférentielle à une exploitation égale de toutes les sources est floue.

En conclusion, dans le cas de l'espèce *Lasius niger*, l'exploitation homogène ne sera pas observée souvent sauf dans les petites colonies induisant une faible activité de marquage.

3.4 Une des sources est différente

Passons maintenant à la situation plus réaliste où les sources de nourriture et/ou les caractéristiques physiques des pistes menant aux sources ne sont plus identiques. Afin d'identifier les nouveaux motifs induits par ce changement, nous limiterons notre analyse au cas où seule une des pistes (disons 1) est différente des $s - 1$ autres étant identiques $q_2 = \dots = q_s = q$, $q_1 \neq q$. Il s'ensuit immédiatement de l'éq. (3.2.2) que deux types de différentes concentrations de phéromone, C_2, \dots, C_s dans les $s - 1$ sources identiques peuvent être envisagés, comme dans Sect.3.3, eqs. (3.3.1) et (3.3.3) : soit toutes sont identiques, $C_2 = \dots = C_s = C_2$; soit il y a j pistes ayant une concentration $C_2 = \dots = C_{j+1} = C_2$ et $s - j - 1$ pistes ayant une concentration $C_{j+2} = \dots = C_s = C_3$, avec $C_3 = \frac{1}{C_2}$. Nous analyserons ci-après les deux cas séparément.

3.4.1 Le cas $C_2 = \dots = C_s = C_2$

Nous obtenons après quelques manipulations une équation cubique pour C_1 ,

$$\begin{aligned} & \left[1 + \frac{q^2}{(s-1)q_1^2} \right] C_1^3 + \left[2 - \Phi q_1 - \frac{2\Phi q^2}{(s-1)q_1} - \frac{2q}{q_1} \right] C_1^2 + \\ & \left[2\Phi q + s - 2\Phi q_1 + \frac{\Phi q^2}{s-1} \right] - \Phi q_1 = 0 \end{aligned} \quad (3.4.1)$$

avec pour C_2 ,

$$C_2 = \dots C_s = \left(\Phi - \frac{C_1}{q_1} \right) \frac{q}{s-1} \quad (3.4.2)$$

En ce qui concerne la stabilité, nous voyons que la matrice Jacobienne a seulement cinq éléments différents, comme dans le cas $j = 1$ de la Sec. 3 :

$$\begin{aligned} A_{11} = a_1 &= \frac{C_1 - 1}{1 + C_1} - \frac{2C_1^2}{\Phi q_1 (1 + C_1)} \\ A_{kk} = a_2 &= \frac{C_2 - 1}{1 + C_2} - \frac{2C_2^2}{\Phi q (1 + C_2)} \\ A_{1k} = b &= -\frac{(1 + C_2) 2C_1^2}{(1 + C_1)^2 \Phi q_1} \\ A_{k1} = c &= -\frac{(1 + C_1) 2C_2^2}{(1 + C_2)^2 \Phi q} \\ A_{kj} = d &= -\frac{2C_2^2}{(1 + C_2) \Phi q} \\ k, \quad j > 1 \quad k \neq j & \end{aligned} \quad (3.4.3)$$

L'équation caractéristique a la même structure que l'éq. (3.3.9). Nous devons recourir à une évaluation numérique dans laquelle la valeur explicite de C_1 donnée par l'éq. (3.4.1) est insérée dans les expressions (3.4.3) desquelles les pourront être calculés. Ceci peut être fait explicitement pour $s = 3$ et $s = 4$. Pour $s > 4$ l'étude sera complétée par l'intégration des équations dans le temps. Dans toutes les situations considérées, seule la branche correspondant à la solution où C_1 est dominante se révèle être stable.

Les Figs.3.3.Ia-d décrivent le diagramme de bifurcation de C_1 en fonction du paramètre $\epsilon = \frac{q}{q_1}$ pour des nombres de sources égaux à $s = 3, 5, 10$ et 20 et pour des valeurs de paramètres égales à $q_1 = 1$. Nous pouvons observer une courbe en s, sans

bi-stabilité et hystérèse, vu que une seule branche (supérieure) est stable. Lorsque le paramètre s croît, la courbe en s tend à s'écraser et finit par disparaître pour des très grandes valeurs de s . Nous observerons alors une dépendance monotone de C_1 par rapport à ϵ : cette branche unique de solutions est stable pour toutes les valeurs de ϵ , impliquant que la source la plus riche est toujours gagnante. Curieusement, sous les mêmes conditions, la valeur de C_1 décroît de manière significative, pour un ϵ donné. Une analyse poussée montre qu'il n'existe pas de valeur optimale de s pour laquelle la source la plus riche d'une part gagne et d'autre part est visitée par une majeure partie de population totale.

3.4.2 Le cas $C_3 = \frac{1}{C_2}$

Nous obtenons maintenant une équation quartique qui peut être plus facilement exprimée en terme de C_2

$$\begin{aligned} & \left[j^2 + j \frac{q^2}{q_1^2} \right] C_2^4 - \left[2j \frac{q}{q_1} \left(\Phi q_1 + 1 - \frac{q}{q_1} \right) + \Phi \frac{q^3}{q_1^2} \right] C_2^3 + \\ & \left[\frac{q^2}{q_1^2} (s + \Phi^2 q_1^2) + 2j(s - j - 1) + 2\Phi \frac{q^2}{q_1} \left(1 - \frac{q}{q_1} \right) \right] C_2^2 - \\ & \left[2 \frac{q}{q_1} (s - j - 1) \left(\frac{q}{q_1} - 1 + \Phi q_1 \right) - \Phi \frac{q^3}{q_1^2} \right] C_2 + \\ & (s - j - 1) \left(s - j - 1 + \frac{q^2}{q_1^2} \right) = 0 \end{aligned} \quad (3.4.4)$$

avec, pour C_1 ,

$$C_1 = q_1 \left(\Phi - j \frac{C_2}{q} - \frac{s - j - 1}{q C_2} \right) \quad (3.4.5)$$

En ce qui concerne la stabilité, nous avons maintenant onze éléments différents dans la matrice Jacobienne :

$$\begin{aligned}
A_{11} = a_1 &= -\frac{2C_1^2}{(1+C_1)\Phi q_1} + \frac{C_1 - 1}{1+C_1} \\
A_{k'k'} = a_2 &= -\frac{2C_2^2}{(1+C_2)\Phi q} + \frac{C_2 - 1}{1+C_2} \\
A_{k''k''} = a_3 &= -\frac{2}{(1+C_2)\Phi q} + \frac{1-C_2}{1+C_2} \\
A_{1k'} = b_1 &= -\frac{2C_1^2(1+C_2)}{(1+C_1)^2\Phi q_1} \\
A_{1k''} = b_2 &= -\frac{2C_1^2(1+C_2)}{(1+C_1)^2C_2\Phi q_1} \\
A_{k'1} = c_1 &= -\frac{2C_2^2(1+C_1)}{(1+C_2)^2\Phi q} \\
A_{k''1} = c_2 &= -\frac{2(1+C_1)}{(1+C_2)^2\Phi q} \\
A_{k'l'} = d_1 &= -\frac{2C_2^2}{(1+C_2)\Phi q} \\
A_{k''l''} = d_2 &= -\frac{2}{(1+C_2)\Phi q} \\
A_{k'l''} = e_1 &= -\frac{2C_2}{(1+C_2)\Phi q} \\
A_{k''l'} = e_2 &= -\frac{2}{(1+C_2)\Phi q}
\end{aligned}$$

$2 \leq k', \quad l' \leq j+1, \quad k' \neq l'$
 $j+2 \leq k'', \quad l'' \leq s, \quad k'' \neq l''$
(3.4.6)

Comme dans la Sec.3.3, nous devons maintenant distinguer les cas $j > 1$ et $j = 1$. Dans le premier cas, en effectuant le même type de transformation que dans la Sec.3.2, nous pouvons identifier deux racines de signes opposés de l'équation caractéristique, ce qui nous permet de dire que ce type de solution est toujours instable. Nous pouvons donc nous restreindre à l'analyse du $j = 1$. Dans ce cas, nous avons zéro, deux ou quatre solutions physiquement acceptables (réelles positives). De plus, nous pouvons identifier une racine de l'équation caractéristique par des transformations similaires que plus haut :

$$\omega = a_3 - d_2 = \frac{1 - C_2}{1 + C - 2}$$

Les branches avec $C_2 < 1$ et C_1 grand sont donc toujours instables, mais cette information ne suffit malheureusement pas pour garantir que les branches avec $C_2 > 1$ sont stables. Nous devons donc recourir une nouvelle fois à une évaluation numérique qui va nous montrer que de toutes les branches présentes, seule une avec le plus petit C_1 (le plus grand C_2) est stable.

Les Figs.3.3.IIa-d décrivent pour la valeur de paramètre $q_1 = 1$, quatre diagrammes de bifurcation représentatifs illustrant ce comportement correspondant respectivement à $s = 3, 5, 10$ et 20 . Lorsque s croît, le diagramme de bifurcation se réduit à un seul point limite commençant à $\epsilon > 1$ avec la branche supérieure instable et la branche inférieure stable.

La Fig.3.4 représente le « diagramme d'état » du système en fonction des paramètres s et ϵ . Les quatre courbes dessinées pour quatre valeurs différentes de Φ séparent la région d'existence d'une seule solution de l'équation cubique (éq.(3.4.1)) et aucune solution de l'équation quartique (éq.(3.4.4)) (partie gauche des courbes) de la région où une solution physiquement acceptable de l'équation quartique existe (partie droite des courbes). En termes plus biologiques, ces régions correspondent respectivement à l'exploitation préférentielle d'une source (une seule solution stable) et l'exploitation simultanée de sources multiples (deux solutions stables coexistantes). Nous voyons que lorsque Φ croît, la région d'exploitation d'une source préférentielle se déplace vers des valeurs croissantes de ϵ .

Comme nous l'avons fait remarquer plus haut, afin de confirmer la stabilité des branches inférieures et supérieures de C_1 des Figs.3.3I-II dans le cas de plusieurs sources, l'intégration des eqs.(3.2.1) dans le temps est nécessaire. La Fig.3.5. illustre deux situations typiques d'une telle intégration (méthode Runge - Kutta de second ordre) pour le cas $s = 5$. L'intégration commence avec des conditions initiales telles que C_1, C_2 et C_3 sont proches. Dans la figure de gauche, le ϵ est tel que la solution $C_2 = C_3$ est favorisée. Nous voyons qu'après un court laps de temps C_1 prend le dessus et tend vers une valeur importante tandis que C_2 et C_3 tendent tous les deux vers la même valeur faible après une légère augmentation dans les temps intermédiaires. À l'opposé, dans la figure de droite, le paramètre ϵ est tel que $C_3 = \frac{1}{C_2}$ est favorisé. Nous voyons que C_2 prend maintenant le dessus tandis que C_1 décroît vers une très petite valeur, même plus petite que la valeur atteinte par C_3 après une augmentation dans les temps intermédiaires. Ces résultats montrent que la sélection est très marquée, dans le sens où il n'existe aucune période d'induction durant laquelle le choix des pistes est incertain.

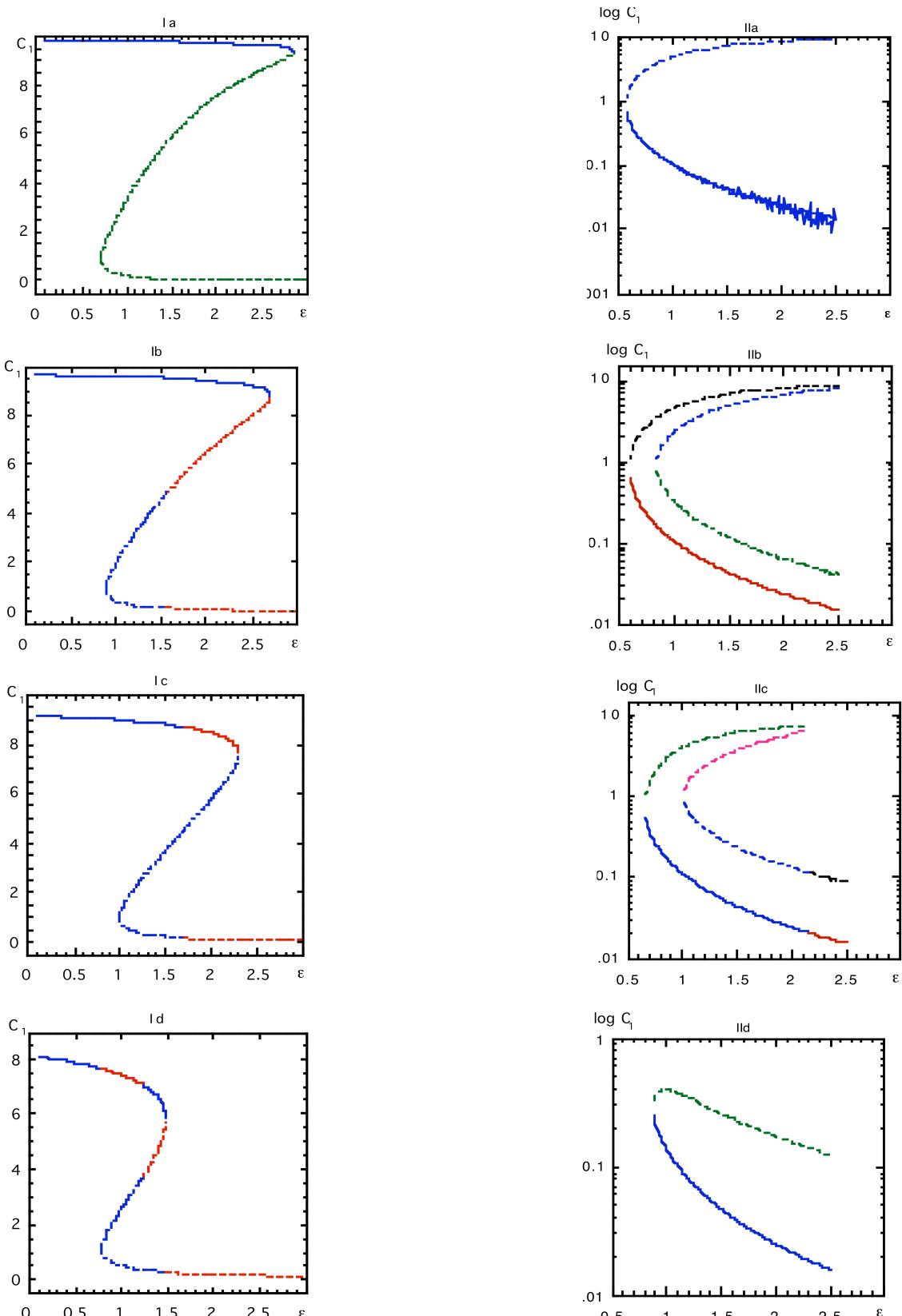


Fig. 3.3: Diagramme de bifurcation de C_1 (éq.(3.4.1), (3.4.4)), en fonction du paramètre $\epsilon = \frac{q}{q_1}$ pour 3 sources (a) ; 5 sources (b) ; 10 sources (c) ; et 20 sources (d). Le cas $C_2 = C_3$ (I) et $C_2 = \frac{1}{C_3}$ (II) sont représentés respectivement à gauche et à droite. Le paramètre Φq est égal à 10.

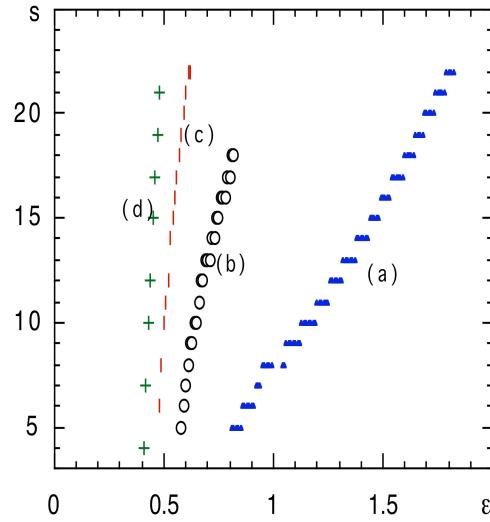


Fig. 3.4: Diagramme d'état représentant les régions de paramètres des différents modes d'exploitation des ressources dans le cas $\Phi = 5$ (a), $\Phi = 10$ (b), $\Phi = 15$ (c) et $\Phi = 20$ (d). La région dans la partie droite des courbes correspond à l'exploitation de sources multiples et la partie gauche à l'exploitation préférentielle d'une source.

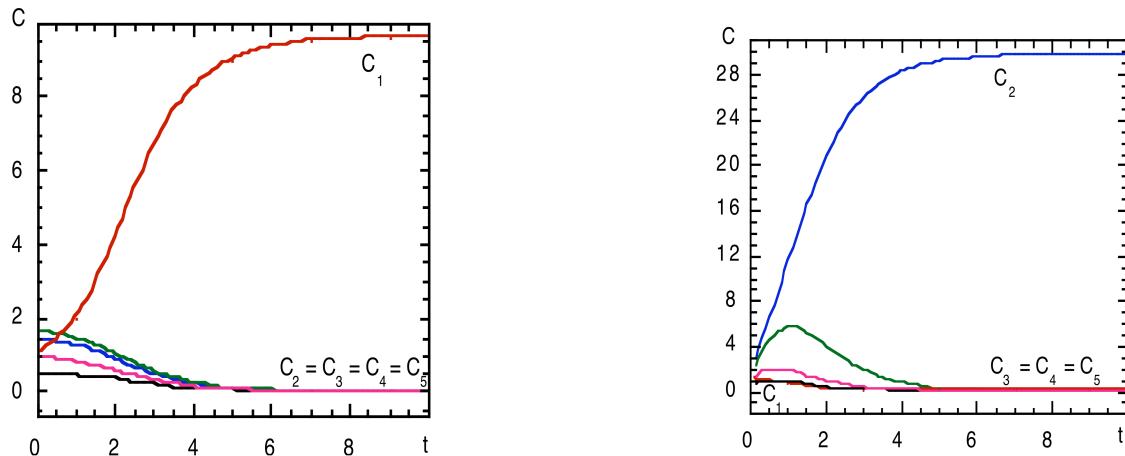


Fig. 3.5: Evolution dans le temps des concentrations de phéromone obtenue de l'intégration des éqs.(3.2.1) dans le cas $s = 5$. La figure de gauche correspond au cas $C_2 = C_3$ (avec $\epsilon = 0.5$) et la figure de droite, au cas $C_3 = \frac{1}{C_2}$ ($\epsilon = 3$).

Dans l'analyse ci-dessus, nous avons pris la valeur du paramètre $q_1 = 1$, une valeur correspondant, dans le cas des sources identiques, à l'exploitation préférentielle d'une source (solutions inhomogènes, éqs.(3.3.3)). En fait, les éqs.(3.4.1) et (3.4.4) ne dépendent pas seulement du rapport $\frac{q}{q_1}$ mais aussi de q_1 lui-même. Nous pouvons dès lors nous demander comment la situation pourrait changer en mettant q_1 dans le domaine de valeurs correspondant, dans le cas des sources identiques, à une exploitation mixte, c'est-à-dire à une exploitation d'une seule source (solutions semi-inhomogènes, éq. III.3.3) ou à une exploitation de multiples sources (solution homogène, éq.(3.3.1)). La Fig.3.6a représente le diagramme de bifurcation dans le cas de trois sources sous ces conditions. Nous avons pris le paramètre $q_1 = 0.291$ et fait varier q dans le voisinage de cette valeur. Nous pouvons observer une situation où trois solutions stables coexistent, bien que le domaine soit restreint. Lorsque q_1 décroît encore plus, la situation change à nouveau. En effet, considérons la valeur associée à *Lasius niger* en présence d'une source de $1M$ en sucrose. La solution numérique des éqs.(3.4.1) et (3.4.4) complétée par une analyse de stabilité linéaire conduit, pour $s = 5$, au diagramme de bifurcation décrit à la Fig.3.6b. Nous observons que la branche supérieure de C_1 continue à être stable au-delà de $q = q_1$. Pour la valeur critique de ϵ correspondant à la perte de stabilité, nous observons une bifurcation sous-critique d'une solution instable qui est stabilisée à travers une bifurcation point limite. Dans la région entre le point limite et le point d'instabilité de la branche supérieure de C_1 deux états stables existent simultanément. Remarquons aussi que le point limite est déplacé vers des valeurs plus grandes de ϵ lorsque s croît.

Les diagrammes de bifurcation des Figs.3.3-6 ont été obtenus en gardant Φ à une valeur de 10. Pour *Lasius niger* où ν est égal à $\frac{1}{1500}s^{-1}$, ceci correspond à un flux réel de $\phi = \Phi\nu = 0.0067$ (une fourmi par 150s). En augmentant cette valeur à 0.1, on arriverait alors à une modification de la Fig.3.6b, ressemblant à la situation décrite dans les Figs.3.3.

3.4.3 Relevance biologique

Une des prédictions de l'analyse des Sec. 4.1 et 4.2 est que la branche où C_1 est important peut rester stable, même pour des valeurs de paramètres pour lesquelles la source 1 est plus pauvre et que la branche où C_1 est faible peut rester stable, même pour des valeurs de paramètres pour lesquelles la source 1 est plus pauvre. Néanmoins, il y a des limites à cette inertie, définies par des valeurs critiques de s et Φq (Figs.3.3I-II et Fig.3.6). Cette prédition devrait aussi suggérer des tests expérimentaux. Notons toutefois que ces résultats concernent l'état final du système. Avant d'atteindre cet état, une variété de motifs d'exploitation transitoires peut être

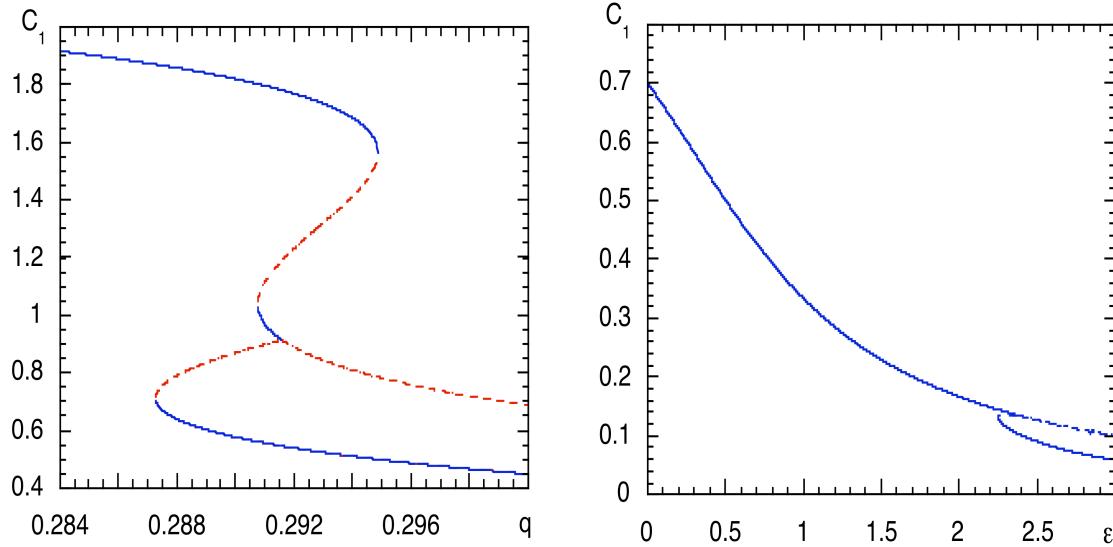


Fig. 3.6: (a) Diagramme de bifurcation de C_1 (éqs.(3.4.1), (3.4.4), (3.4.5)) en fonction du paramètre q_1 pour $s = 3$ et $q_1 = 0,291$. (b) Comme dans (a) mais en fonction de $\epsilon = \frac{q}{q_1}$ et pour $s = 5$ et $q_1 = 0,167$ (correspondant à l'espèce *Lasius niger*).

réalisée. Ils pourront être observés sous des conditions initiales correspondant aux diverses distributions de fourmis dans les pistes.

Concentrons nous maintenant sur le cas de la relevance biologique du système où une source est plus riche que les autres. La prédiction qu'il existe pour ces valeurs de paramètres correspondant à *Lasius niger* différents modes d'exploitation des sources présentes selon que le flux des individus est varié, conduit directement à une proposition de validation expérimentale. Nous avons vu (Fig.3.6b) que, pour de petites valeurs de flux, la colonie exploite préférentiellement la source la plus riche. Afin de montrer cela expérimentalement, il suffirait de présenter à une petite colonie quelques sources pauvres en sucre ainsi qu'une source riche. La prédiction est alors que, quelle que soit la séquence d'introduction des sources, la source la plus riche sera la plus exploitée.

D'un autre côté, nous avons vu que si on augmente le flux, le système atteint différentes solutions. La colonie a le choix entre l'exploitation préférentielle de la source riche ou d'une des sources pauvres. Afin d'observer ceci, nous suggérons d'introduire un délai dans la découverte de certaines sources. Plus particulièrement, la colonie pourrait exploiter pendant quelques minutes quelques sources pauvres avant d'introduire la source riche. La prédiction est alors que une des sources pauvres sera encore

exploitée de manière préférentielle. Si nous introduisons à nouveau quelques sources pauvres, nous observerons alors, après une période transitoire (Sect. 4.1, le rôle du paramètre s), un changement de mode et la source la plus riche sera exploitée de manière préférentielle. Notons que dans ce dernier exemple, la séquence temporelle d'introduction des sources est cruciale, contrairement au cas précédent.

3.5 Discussion

Dans ce chapitre, un modèle mathématique de recrutement alimentaire en présence d'un nombre de sources arbitraire, applicable aux fourmis pisteuses, a été développé et analysé en détail. Deux cas ont été considérés : toutes les sources sont identiques, et une des sources est différente de toutes les autres. Dans ces deux situations, il a été possible de réduire le problème en termes de deux paramètres clés, le taux de dépôt de phéromone sur les pistes et le nombre de sources. Nous avons identifié le rôle de ces paramètres sur le comportement global, particulièrement en rapport avec la possibilité de différents modes d'exploitation des ressources par la colonie.

Un autre paramètre qui s'est avéré important est le flux Φ , fournissant une mesure de la taille de la colonie. En fait, comme nous l'avons fait remarquer dans l'introduction, Φ devrait être dépendant du temps, au vu de l'existence d'un laps de temps entre la découverte de la source et le recrutement au nid. Mais si nous nous limitons à l'état de régime, nous pouvons remplacer Φ par une valeur constante, la seule différence étant une légère modification du comportement transitoire précédant l'état stationnaire (*cf.* Introduction). Parmi les autres paramètres présents, le taux de disparition de la phéromone ν a joué un rôle trivial, servant avant tout à normaliser l'échelle de temps. Le modèle peut être appliqué à toutes les espèces pratiquant le marquage de pistes, à condition de fournir les valeurs de paramètres appropriées. En guise d'exemple, nous avons illustré nos prédictions pour les valeurs de paramètres de l'espèce *Lasius niger*.

Dans le cas où toutes les sources sont identiques, le résultat le plus surprenant a été sans nul doute la possibilité d'une compétition entre les pistes, conduisant à une distribution semi-inhomogène de la phéromone. Selon les hypothèses du modèle, il s'est avéré qu'au plus, deux groupes de sources pouvaient être exploités d'une manière différente : l'exploitation préférentielle d'une source et l'exploitation identique de toutes les sources.

Ces résultats montrent que les individus de la colonie peuvent focaliser leur activité sur une source particulière plutôt que sur une autre, même si les sources sont identiques. Ce type de réponse collective pourrait partiellement expliquer quelques

comportements complexes de fouragement produits par des espèces présentes en grande colonie et étant individuellement de bonnes pisteuses, telles que *Solenopsis*, *Pheidole*, *Messor*, ... [Hölldobler et Wilson, 1991, Beckers *et al.*, 1993]. Confrontées à de multiples choix, ces espèces ont la capacité de se focaliser sur une activité. On s'attend à ce que de telles stratégies soient sélectionnées par des espèces ayant besoin de coopération entre les fourageuses ou composées d'individus différents, spécialisés comme les minors et les majors, comme c'est le cas de *Pheidole* (*cf.* par exemple [Detrain et Deneubourg, 1997]).

Tout au long de notre analyse, nous avons fait l'hypothèse que les sources de nourriture ne s'épuisaient pas durant le recrutement. Dans les conditions naturelles, certaines sources, comme les colonies de pucerons ou *Lycaneid caterpillars* [Hölldobler et Wilson, 1991], sont proches de cette situation. *Lycaneid caterpillar* fournit de la nourriture aux fourmis qui, en retour, leur fournit une protection vis-à-vis des prédateurs [Pierce *et al.*, 1987]. Il est aussi connu que les chenilles *Lycaenid* préfèrent oviposer sur des buissons contenant déjà des chenilles et leurs fourmis gardiennes. Notre modèle suggère qu'une colonie de fourmis locale peut sélectionner, avec une certaine probabilité une de ces colonies d'aphides ou un de ces buissons (qui seraient tous identiques) et que cette probabilité augmente avec la population d'aphides ou de chenilles. Par conséquent une petite colonie peut être ignorée et exposée à des prédateurs. De plus, la production de substances attractives ou nutritives peut augmenter avec le nombre d'insectes, comme montré chez *Lycaneid caterpillars* [Leimar et Axen, 1993]. De telles situations où la productivité de la source dépend du nombre de fourmis introduit un nouveau feedback positif qui accentuerait le phénomène.

Nos résultats fournissent également une justification partielle de l'idée avancée dans la littérature que l'utilisation d'un nombre limité de chemins préférentiels plutôt que de nombreux chemins diffus, a une signification adaptative. Une piste phéromonale fortement marquée est plus facile à suivre et donc que moins d'individus perdent leurs chemins [Pasteels *et al.*, 1987]. De plus, la compétition avec d'autres fourmis peut influencer le profit effectif d'une source de nourriture et donc une supériorité numérique peut être favorable à la défense contre des forageuses d'une autre colonie potentielle [Hunt, 1983, Franks et Partridge, 1993]. Une colonne de trafic, dense est aussi probablement plus capable de se défendre contre des prédateurs plutôt qu'une colonne diffuse, puisque les individus isolés peuvent plus facilement tomber sur un prédateur. La défense des individus sur une piste ou la défense d'une source de nourriture peuvent donc être vues comme un phénomène de coopérativité, et une exploitation semi-inhomogène de sources identiques peut faciliter une telle défense coopérative (la probabilité de gagner croît avec le nombre d'individus impliqués).

De la même manière que la défense, l'attaque peut également être vue comme un exemple d'exploitation inhomogène des ressources induite par la coopérativité. Un exemple est donné par les fourmis légionnaires [Franks, 1986] qui pistent beaucoup et utilisent le recrutement par pistes [Chadab et Rettenmeyer, 1974, Franks *et al.*, 1991]. Elles sont présentes dans de larges colonies et sont capables d'attaquer et d'immobiliser de grandes proies, se focalisant donc collectivement sur une activité.

Intuitivement, nous pouvons nous attendre à une forte corrélation entre la capacité à changer la stratégie de défense et les paramètres environnementaux. Nos résultats corroborent pleinement cette idée en montrant que si le nombre de sources augmente, la colonie bascule vers une exploitation homogène (toutes les sources sont exploitées de manière identique), ce mode d'exploitation étant également observé chez les petites colonies. En d'autres mots, la colonie change sa stratégie d'exploitation quand un paramètre environnemental ou social change. Hahn & Maschwitz [Hahn et Maschwitz, 1985] ont montré que *Messor rufitarsis* change son mode d'exploitation quand le nombre de sources augmente. Une manière plus efficace de se défendre et d'éviter des conflits lorsque la taille de la colonie est petite ou le nombre de sources présentes est grand, est la dispersion puisqu'une petite colonie n'a pas la capacité d'avoir une coopérativité suffisante pour se défendre. Notre modèle tient compte de ces différentes situations sans évoquer des changements dans le comportement individuel. Nous pouvons nous attendre que la sélection naturelle favorisera les espèces capables de se défendre et donc de favoriser l'exploitation asymétrique.

Dans la situation où une source est différente, nous avons montré l'existence de fortes règles de sélection. Pour s petit, soit la concentration des $s-1$ pistes autres que celle menant à la source différente (disons 1) sont identiques et, dans ce cas, l'état stable correspond à une grande concentration C_1 ; soit il y a une piste parmi celles menant aux $s-1$ sources identiques qui a une concentration de phéromone différente et dans ce cas l'état stable correspond à une faible C_1 , que la source différenciée soit plus riche ou plus pauvre que les $s-1$ autres.

D'un autre côté, en deçà d'une certaine valeur de s , la source la plus riche gagne toujours. Le modèle prédit alors qu'une augmentation du nombre de sources pauvres facilitera l'exploitation de la source la plus riche. Ce résultat nous permet de comprendre les situations où il y a un grand choix entre différentes sources et la colonie se focalise sur l'une d'entre elles [Vasconcelos, 1997]. Cette préférence résulte d'une amplification de la piste : une petite différence entre les paramètres de dépôt de phéromone q et q_1 , fortement corrélées à la richesse des sources, est suffisante pour focaliser l'activité. Remarquons que d'autres caractéristiques affectant le dépôt de phéromone (décroissance du nombre de pisteuses retournant au nid, temps de retour et de découverte) peut mener au même résultat.

Nous avons vu dans ce chapitre un exemple typique de compétition entre pistes induit par des interactions amplifiantes, mais beaucoup d'autres phénomènes observés chez les insectes sociaux, tels que le déménagement ou la construction [Rasse, 1999] suivent la même logique. De plus, l'agrégation spatiale peut être vue comme le résultat d'une compétition entre différents sites attractifs. La sélection d'un site dépend de la taille de la population, du nombre de sites présents et de leurs caractéristiques. En particulier, si la taille de la colonie est grande, un seul site sera sélectionné. Au contraire, si elle est petite, la colonie n'aura pas la capacité d'être coopérative et sera dispersée, aucun site n'étant préféré.

Un problème théorique important encore inexploré est la prise en compte de la variabilité du système. Cette variabilité peut être d'origine interne, la découverte des sources étant aléatoire plutôt que déterministe. Des facteurs externes constituent une source additionnelle de variabilité, aussi bien dans l'espace (terrain hétérogène) que dans le temps (variabilités des températures ou de l'humidité, prédatation, ...). Une manière de prendre en compte ces effets est de voir le processus comme un jeu de probabilités et d'assimiler le choix de chaque piste à des probabilités de transition. Ceci peut être implémenté numériquement par des simulations de type Monte Carlo.

Comme indiqué plus haut, le taux de disparition de la phéromone ν joue un rôle trivial dans le modèle. Ceci constitue une simplification puisque, après tout, la nature du substrat influence le processus (*cf.* Chapitre 2). L'analyse probabiliste et des simulations de Monte Carlo constituent encore une fois des outils idéaux pour attaquer ce problème.

Notre modèle simplifié (toutes les sources sont identiques ou une source est différente) est facile à tester en laboratoire et nous permet de ressortir les mécanismes déterminants et d'analyser l'influence des paramètres. D'un autre côté, des conditions naturelles, les paramètres en rapport avec les sources de nourriture sont, typiquement, différents. Nous pouvons raisonnablement nous attendre que dans le monde réel (p.ex. les paramètres associés aux sources sont différents), le comportement, bien que plus complexe, sera décrit suivant les mêmes mécanismes.

Finalement, à travers cette étude, il a été postulé tacitement qu'une concentration croissante de phéromone avait invariablement un effet attractif et que le pistage est constant pour chaque source. Il y a de nombreuses évidences que beaucoup d'autres effets influencent le pistage durant le recrutement comme la surpopulation autour de la source [Wilson, 1971, Verhaeghe et Deneubourg, 1983], l'arrêt de pistage après un certain nombre de voyages [Beckers *et al.*, 1993] ou l'effet de saturation [Aron *et al.*, 1989]. Néanmoins, ces feedbacks négatifs affectent principalement le recrutement dans une phase tardive. Ils freinent l'action amplifiante de la phéromone et leur contribution majeure est de réduire l'échelle des paramètres ou les conditions pour

lesquelles les hétérogénéités ou les exploitations asymétriques sont observées. En incorporant ces effets, nous obtiendrons des dynamiques plus complexes que celles trouvées ici.

Chapitre 4

Cinétique d'agrégation par interactions directes

4.1 Introduction

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes intéressés à des problèmes d'organisation collective où les communications entre insectes étaient basées sur des interactions indirectes faisant appel à des phéromones de pistes. Cependant, dans ces sociétés, il est bien établi que les contacts directs entre les individus jouent un rôle important dans leur organisation [Hölldobler et Wilson, 1991].

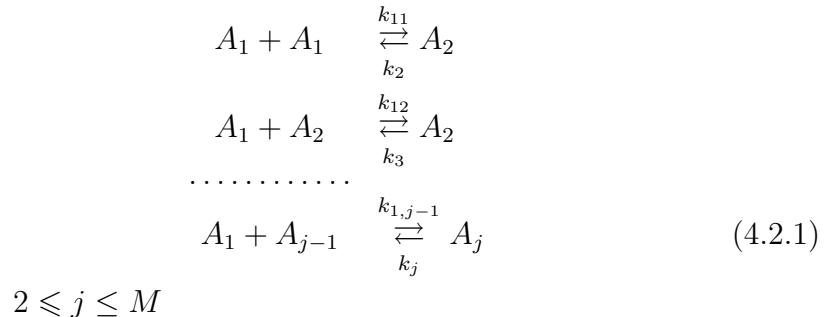
Ces contacts interviennent dans de nombreuses activités telles que les soins mutuels (allogrooming), l'échange de nourriture (trophallaxie) ou l'échange d'informations. Il a également été suggéré que ces contacts en eux-mêmes sont sources d'information pour estimer une densité d'individus. Ainsi certains auteurs [Hölldobler et Lumdsen, 1980] ont proposé que le déclenchement d'un comportement de recrutement défensif était sous le contrôle du nombre de rencontres d'un éclaireur avec des fourmis appartenant à une autre colonie. Ces interactions, comme nous le verrons tout au long de ce chapitre, sont également une étape essentielle du processus d'agrégation. Signalons que ces comportements d'interaction et d'agrégation sont largement sous contrôle d'odeurs caractérisant les individus d'une colonie. Cependant, à la différence des phéromones de pistes, ces signaux chimiques restent « attachés » à l'individu [Lenoir, 1979, Vandermeer *et al.*, 1998].

Gordon et collaborateurs [Gordon *et al.*, 1993] ont proposé que ces rencontres pouvaient permettre d'une part d'estimer la densité de population dans un nid ou sur un territoire et, d'autre part, de réguler cette densité. Ces auteurs ont étudié la fréquence des contacts en fonction de la densité et ont constaté que le nombre de

collisions par unité de temps était une loi en puissance de la densité mais dont l'exposant était inférieur à deux. Ils en concluent que les déplacements des individus (libre parcours moyen, vitesse) étaient modifiés par ces rencontres. Cependant, d'autres hypothèses peuvent être avancées et en particulier que la durée de vie limitée des rencontres est suffisante pour expliquer cette loi en puissance. C'est ce que montre le modèle cinétique et les premiers résultats expérimentaux présentés dans ce chapitre.

4.2 Formulation

Considérons N fourmis sur une surface S . En absence de stimuli spécifiques, les individus vont passer la plupart de leur temps soit sous forme isolée, soit dans un agrégat A_j , impliquant au moins deux fourmis ($j \geq 2$).



M est le plus grand agrégat observé, $k_{1,j-1}$ la constante cinétique de la formation des agrégats contenant j individus par l'ajout d'un individu isolé. k_j^{-1} est la durée de vie moyenne des agrégats de taille j .

L'évolution des différents agrégats A_j au cours du temps sera déterminée par la fréquence de collision entre (A_1, A_{j-1}) et par la durée de vie de cet agrégat. Si σ_{j-1} est la dimension caractéristique linéaire de A_{j-1} , les fourmis libres A_1 qui seront amenées à rencontrer cet agrégat pendant un intervalle Δt seront nécessairement confinées dans un rectangle dont un côté est $\frac{\sigma_{j-1} + \sigma_1}{2}$ et l'autre égal à $\bar{v}\Delta t$. Il est à remarquer que lorsque nous sommes en présence de deux fourmis libres, le côté le plus grand du rectangle est égal à $\sqrt{2}\bar{v}\Delta t$ où le facteur $\sqrt{2}$ est lié au passage de la vitesse moyenne \bar{v} d'un individu à la vitesse relative des individus d'une paire (*cf. Fig.4.*).

Le nombre de collisions entre A_1 et $A_{j-1}, \dots, I_{\Delta S, \Delta t}^{(1,j-1)}$ dans une surface ΔS sera alors donné par

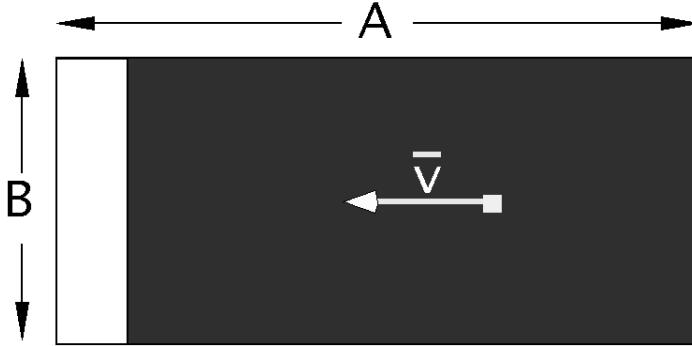


Fig. 4.1: Surface effective d'interaction dans une collision fourmi-fourmi, où $A = \bar{v}\Delta t$ et $B = \frac{\sigma_{j-1} + \sigma_1}{2}$.

$$\begin{aligned} I_{\Delta S, \Delta t}^{(1,j-1)} &= N_{\Delta S}^{(j-1)} \left[\frac{\sigma_{j-1} + \sigma_1}{2} \right] \frac{\bar{v}\Delta t}{\Delta S} N_{\Delta S}^{(1)} \\ I_{\Delta S}^{(1,1)} &= \frac{1}{2} N_{\Delta S}^{(1)2} \sigma_1 \frac{\sqrt{2}\bar{v}\Delta t}{\Delta S} \end{aligned} \quad (4.2.2)$$

où $N_{\Delta S}^{(1)}$ est le nombre de fourmis libres dans ΔS , $N_{\Delta S}^{(j-1)}$, le nombre de A_{j-1} dans ΔS , et le facteur $\frac{1}{2}$ dans la seconde équation est introduit afin d'éviter un double comptage d'une paire donnée d'individus libres (supposés identiques).

Par la suite, nous serons intéressés par l'évolution au cours du temps et le comportement à l'état stationnaire des densités moyennes n de A_1, \dots, A_j, \dots dans un milieu supposé homogène.

$$n_j = \frac{N_{\Delta S}^{(j)}}{\Delta S} \quad (4.2.3)$$

Le taux de changement de n_j associé à la formation d'un agrégat j est alors donné par (éq. (4.2.2))

$$\left(\frac{dn_j}{dt} \right)_{j-1 \rightarrow j} = k_{1,j-1} n_1 n_j \quad (4.2.4)$$

où le taux effectif $k_{1,j-1}$ est donné par

$$\begin{aligned} k_{1,j-1} &= \left[\frac{\sigma_{j-1} + \sigma_1}{2} \right] \bar{v} \\ k_{11} &= \sqrt{2} \frac{\sigma_1 \bar{v}}{2} \end{aligned} \quad (4.2.5)$$

En combinant ces processus à ceux liés aux étapes inverses du schéma (4.2.1), nous pouvons écrire les équations suivantes

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= -2k_{11}n_1^2 + 2k_2n_2 - n_1 \sum_{j=2}^{M-1} k_{1,j}n_j + \sum_{j=3}^M k_j n_j \\ \frac{dn_j}{dt} &= k_{1,j-1}n_1n_{j-1} + k_{j+1}n_{j+1} - k_j n_j - k_{1,j}n_1n_j \\ \frac{dn_M}{dt} &= k_{1,M-1}n_1n_{M-1} - k_M n_M \\ 2 \leq j \leq M-1 \end{aligned} \quad (4.2.6)$$

Ces équations satisfont la relation de conservation

$$\sum_{i=1}^M i n_i = n = \frac{N}{S} \quad (4.2.7)$$

où N est le nombre total de fourmis. A l'état stationnaire où $\frac{dn_j}{dt} = 0$ (où $j = 1, \dots, M$) tous les processus directs de (4.2.1) sont annulés par les processus inverses. Nous obtenons ainsi

$$n_j = \frac{k_{1,j-1}}{k_j} n_{j-1} n_1 \quad (4.2.8)$$

En substituant l'éq. (4.2.8) on a l'équation suivante pour n_1 ,

$$n_1 + 2 \frac{k_{11}}{k_2} n_1^2 + \dots + M \frac{k_{11} \dots k_{1,M-1}}{k_2 \dots k_M} n_1^M = n \quad (4.2.9)$$

Le nombre total d'interactions par unité de temps au sein de la population, I_{tot} peut être évalué à partir de cette dernière équation

$$\begin{aligned} I_{tot} &= n_1 (k_{11}n_1 + k_{12}n_2 + \dots + k_{1,M-1}n_{M-1}) \\ &= n_1 \left(k_{11}n_1 + \frac{k_{11}}{k_2}k_{12}n_1^2 + \dots + \frac{k_{11}\dots k_{1,M-1}}{k_2\dots k_{M-1}}n_1^{M-1} \right) \end{aligned} \quad (4.2.10)$$

On s'intéressera également au « taux local de contact » défini comme le nombre de contacts dans une certaine région, divisé par le nombre de fourmis présentes dans cette région

$$C_r = \frac{I_{tot}}{n} \quad (4.2.11)$$

Dans la section suivante, les éqs. (4.2.9)-(4.2.11) seront résolues pour des cas représentatifs et nous comparerons nos résultats à quelques expériences préliminaires.

4.3 Fourmis libres et leur dynamique de rencontres

4.3.1 Le cas monomère-dimère

L'exemple le plus simple où les rencontres entre individus conduisent à une solution non-triviale est lorsque $M = 2$ dans les éqs. (4.2.1), (4.2.6), (4.2.9) et (4.2.10). Une fourmi donnée partage alors son temps entre un parcours libre et un état dans lequel elle fait partie d'un dimère. Les pourcentages à l'état stationnaire de ces deux formes peuvent être déduits de l'éq.(4.2.10), qui devient dans cette limite

$$n_1^2 + \frac{k_2}{2k_{11}}n_1 - \frac{k_2}{2k_{11}}n = 0 \quad (4.3.1)$$

La seule solution physiquement acceptable (positive) de cette équation est

$$n_1 = \frac{k_2}{4k_{11}} \left(-1 + \sqrt{1 + 8\frac{k_{11}}{k_2}n} \right) \quad (4.3.2a)$$

et le nombre d'interactions de fourmis libres par unité de temps correspondant (taux local de contacts) est donnée par (*cf.* éq. (4.2.10))

$$I_{tot} = \frac{k_2^2}{16k_{11}} \left(2 + 8\frac{k_{11}}{k_2}n - 2\sqrt{1 + 8\frac{k_{11}}{k_2}n} \right) \quad (4.3.2b)$$

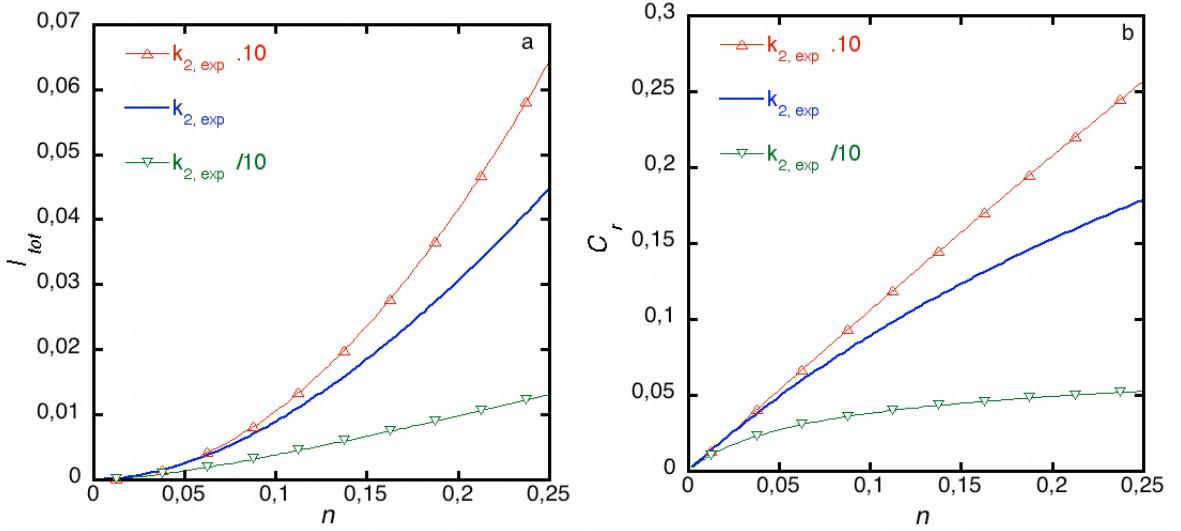


Fig. 4.2: Nombre de collisions (a) et taux local de collisions (b) en fonction de la densité dans le cas de la limite aux dimères. Les paramètres sont $k_{11} = 1.08 \text{ cm}^2 \text{s}^{-1}$ et $k_2 = 1.881 \text{ s}^{-1}$.

En ce qui concerne la relation (IV.2.11), on a

$$C_r = \frac{k_2^2}{16k_{11}} \left(2n^{-1} + 8\frac{k_{11}}{k_2} - 2\sqrt{n^{-2} + 8\frac{k_{11}}{k_2}n^{-1}} \right) \quad (4.3.2c)$$

En développant (4.3.2b) en série de n dans le domaine de faibles densités, on voit aisément que I_{tot} démarre avec une loi quadratique. Ce comportement change pour des densités autour de la valeur $\frac{k_2}{8k_{11}}$ pour tendre asymptotiquement vers une fonction linéaire de n . Il n'y a donc aucune trace de dépendance quadratique à haute densité. Cependant, si le paramètre k_2 augmente (c'est-à-dire si le nombre de dimères diminue), alors la loi suivie se rapprochera de la loi quadratique puisque le paramètre de développement $\frac{k_2}{8k_{11}}n$ reste alors petit pour des densités pas excessivement élevées. En ce qui concerne C_r (cf. éq. (IV.3.2c), dans la limite des faibles densités, il croît linéairement en fonction de n , pour finalement saturer à une valeur plateau pour des n élevés.

Les Fig.4.2 représentent les résultats d'une évaluation numérique des éqs. (4.3.2a-b) où les paramètres ont été ajustés avec les expériences préliminaires (*cf.* § 4.4). Deux cas purement théoriques sont également illustrés. Nous observons que plus la durée de vie du duo est petite (k_2 grand), plus grande doit être la valeur de n pour que C_r sature.

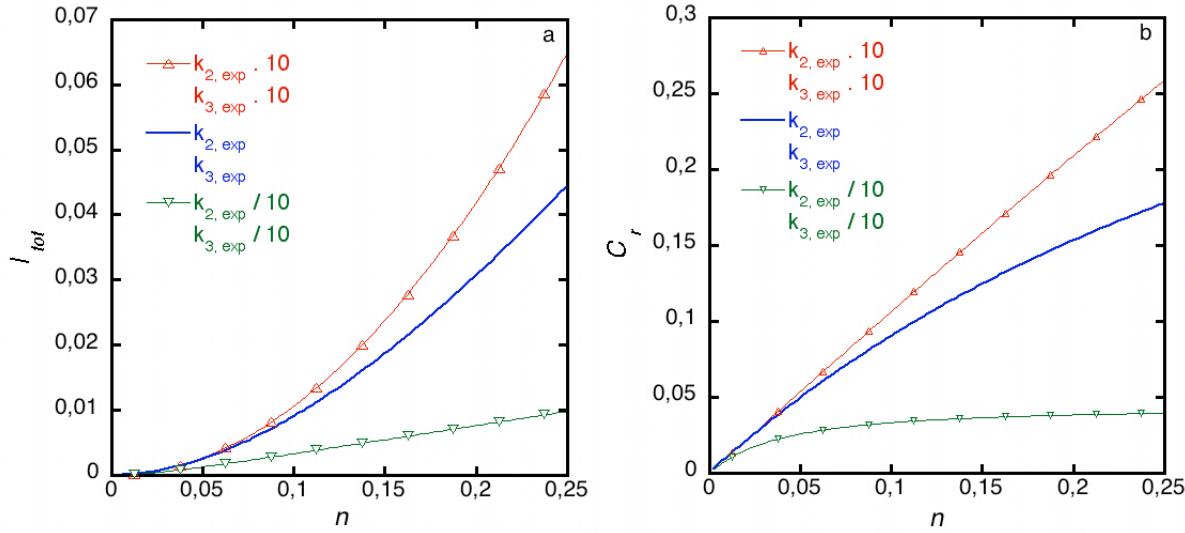


Fig. 4.3: Nombre de collisions (a) et taux local de collisions (b) en fonction de la densité dans le cas de la limite aux trimères. Les paramètres sont $k_{11} = 1.08 \text{ cm}^2 \text{s}^{-1}$, $k_{12} = 0.768 \text{ cm}^2 \text{s}^{-1}$, $k_2 = 1.881 \text{ s}^{-1}$ et $k_3 = 0.883 \text{ s}^{-1}$.

4.3.2 Le cas monomère-dimère-trimère

Introduisons maintenant le fait qu'un individu peut, avec une probabilité non-négligeable, rencontrer un dimère et par conséquent former pendant un laps de temps, un trimère. Cette situation correspond à mettre $M = 3$ dans les éqs. (4.2.1), (4.2.6), (4.2.9) et (4.2.10). L'éq. (4.2.9) devient

$$n_1^3 + \frac{2k_3}{3k_{12}}n_1^2 + \frac{k_2k_3}{3k_{11}k_{12}}n_1 - \frac{k_2k_3}{3k_{11}k_{12}}n = 0 \quad (4.3.3a)$$

et le nombre d'interactions par unité de temps correspondant est

$$I_{tot} = n_1 \left(k_{11}n_1 + \frac{k_{11}k_{12}}{k_2}n_1^2 \right) \quad (4.3.3b)$$

Quant à l'éq. (4.2.11), elle prend maintenant la forme

$$C_r = \frac{n_1}{n} \left(k_{11}n_1 + \frac{k_{11}k_{12}}{k_2}n_1^2 \right) \quad (4.3.3c)$$

Les Fig.4.3 résument le résultat de l'évaluation pour I_{tot} et C_r .

4.4 Expériences préliminaires : calibration et première validation du modèle

Nous avons entrepris des expériences (août 98) avec des valeurs différentes de densité d'individus d'ouvrières de l'espèce *Lasius niger*. Les individus provenaient d'une même colonie. Le dispositif expérimental consiste à disposer dans une arène circulaire de diamètre égal à 30cm un nombre croissant de fourmis. Le substrat était du papier cartonné. La température était de $T = 25^{\circ}\text{C}$ et l'éclairage fourni par une ampoule de 40W. Les fourmis testées, préalablement affamées depuis quatre jours étaient prélevées à l'intérieur du nid et étaient déposées directement dans le dispositif. Après deux heures, alors que l'état de régime était atteint, nous commençons les mesures. L'expérience était filmée pendant 45 minutes. Le nombre d'individus isolés (arrêtés ou en mouvement) et les agrégats, arrêtés, (dimères, trimères) sont répertoriés sur une durée de deux minutes avant la fin de la manipulation. Les comptages étaient limités dans quatre cercles de 9 cm de diamètre dont les centres sont situés à 10 cm du bord de l'arène. Trois densités ont été testées : 0.03, 0.07 et 0.22 fourmis cm^{-2} .

4.4.1 Paramètres de l'expérience et du modèle

Dans cette partie nous présentons les résultats expérimentaux qui nous permettent d'estimer les différentes constantes cinétiques du modèle.

Dans le modèle, nous avons fait l'hypothèse que la probabilité qu'un agrégat perde un individu était constante et indépendante du temps. Ceci implique que la courbe de survie des agrégats de taille j doit être une exponentielle, dont l'exposant est la durée de vie des agrégats. Nous avons vérifié expérimentalement cette hypothèse pour les dimères et les trimères. La Fig. 4.4 décrit cette distribution des durées de vie des dimères et des trimères et nous constatons que notre hypothèse est une bonne approximation le désaccord principal étant l'existence, au début, d'un laps de temps de l'ordre de quelques dizièmes de secondes (0.2s pour les dimères et 0.5s pour les trimères) avant que l'on puisse observer la décroissance exponentielle. Toutefois, en dépit du bon ajustement avec une courbe exponentielle, le laps de temps ainsi déterminé surestime les durées de vie des agrégats. Nous prendrons dès lors les moyennes des durées de vie des dimères et des trimères pour déterminer les valeurs des constantes k_2 et k_3 . Nous constatons que le trimère a un temps de vie deux à trois fois plus grand que le dimère. Ceci est tout à fait en accord avec d'autres observations où l'on constate que plus un agrégat est important, plus il est stable [Depickère *et al.*, 2004]. Pour compléter la comparaison avec le modèle, le nombre

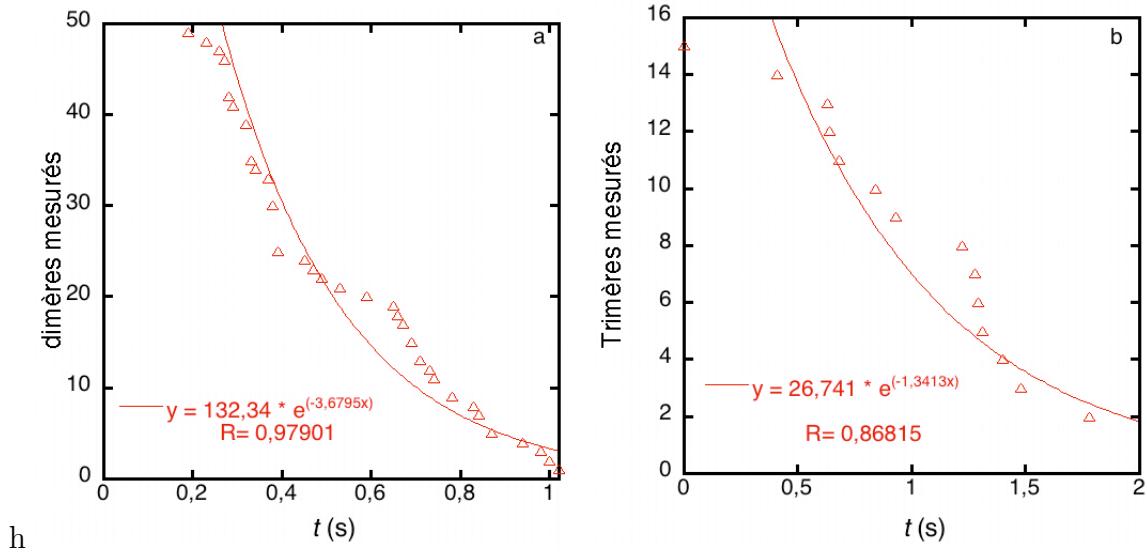


Fig. 4.4: Distribution des durées de vie des dimères (a) et des trimères (b). Une courbe de tendance exponentielle (trait plein) est superposée aux données expérimentales.

de collisions et la vitesse des individus sont mesurés dans les quatre régions (Tables IV.1). Pour estimer cette vitesse, nous avons mesuré la distance parcourue de vingt individus sur une durée de une minute. Le résultat est identique à celui trouvé dans d'autres expériences réalisées dans les mêmes conditions [Depickère *et al.*, 2004].

| Densité et écart type | Monomères | Dimères | Trimères | Collisions |
|--------------------------|------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|
| 0.030128 ± 0.0068819 | 0.02894165 | 0.00107373 ± 0.000035 | 0.0001119 ± 0.0000357 | 0.00194917 ± 0.0000636 |
| 0.069614 ± 0.011279 | 0.06450746 | 0.0038731 ± 0.00047648 | 0.0008952 ± 0.00019971 | 0.00752249 ± 0.001009 |
| 0.221755 ± 0.021508 | 0.2058297 | 0.0122712 ± 0.0003094 | 0.0026855 ± 0.00010101 | $0.02368297 \pm 0.00057093$ |

Tab. 4.1: Nombre de monomères, de dimères, de trimères et de collisions par unité de temps pour trois densités différentes. La vitesse moyenne des individus est de 2.56 cm s^{-1} .

Les probabilités de collisions sont calculées avec les formules (éq. (4.2.5)),

$$\begin{aligned} k_{11} &= \sigma_1 \frac{\sqrt{2}}{2} \bar{v} \\ k^{-12} &= \sigma_1 \bar{v} \end{aligned}$$

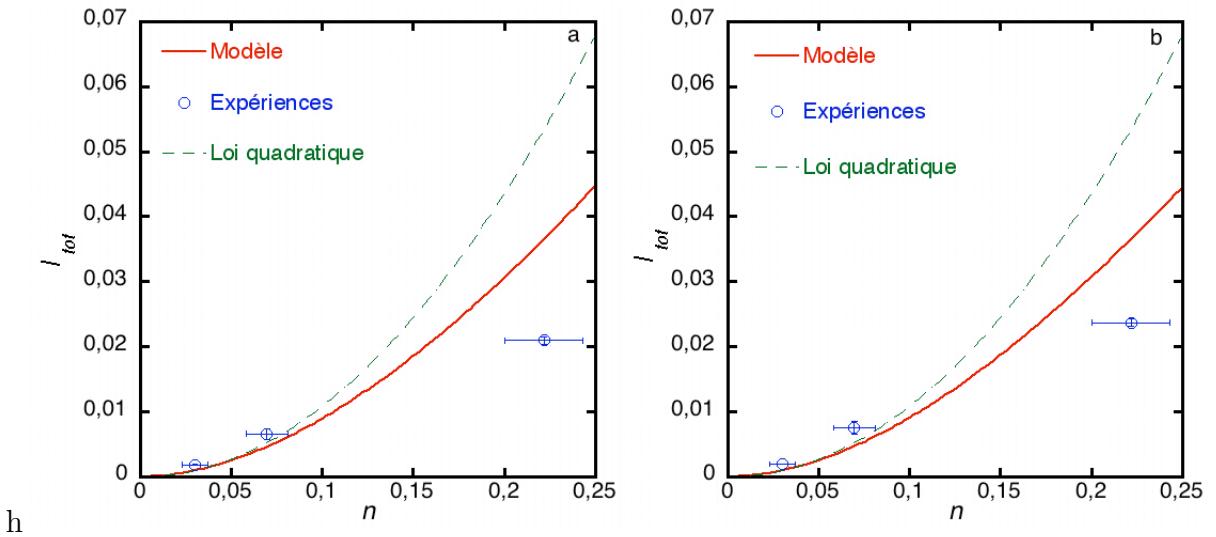


Fig. 4.5: Nombre de collisions théoriques et expérimentales impliquées dans la formation des dimères (a) et dans les dimères et trimères (b). Les valeurs de paramètres comme dans la Fig.4.3

où σ_1 , le diamètre d'un individu est égal à 0.3 cm . L'évaluation du paramètre k_{12} a été approximé en posant $\sigma_2 = \sigma_1$.

Il est à préciser que, dans nos conditions expérimentales, le nombre de quadrimères est toujours petit, ce qui justifie nos approximations du modèle qui s'arrêtent aux trimères.

Les Figs.4.5 représentent les évolutions du nombre total de collisions (impliquées dans la formation des dimères et des trimères) expérimentales et théoriques. Nous voyons dans la Fig.4.5a que l'accord est satisfaisant dans les petites densités. De plus, comme on le voit sur la Fig.4.5b, tout en donnant un assez bon accord pour les petites densités, la théorie se rapproche de la valeur expérimentale, même à haute densité. Notons que dans les deux cas la loi suivie n'est en aucune manière de type quadratique (courbe en pointillé sur les figures). Comme nous l'avons précédemment anticipé, ceci est dû aux temps de vie non négligeables des dimères et des trimères.

4.5 Discussion

Nous avons développé dans ce chapitre un modèle simple d'interactions entre individus, qui pourrait constituer l'un des mécanismes à la base du phénomène d'agrégation. Nous avons effectué des expériences qui ont mis en jeu différentes densités

de fourmis et nous avons calculé le nombre d'interactions entre deux et trois et la durée de vie de ces interactions. Un des premiers résultats de cette étude a été le fait que les interactions étaient de longue portée, à mesure que la durée de vie des agrégats était longue. Ceci a pour conséquence directe que la dépendance du nombre total d'agrégats en fonction de la densité d'individus ne suit pas une loi quadratique mais est régie par une loi en puissance. Ce phénomène est amplifié à mesure que le nombre d'individus impliqués dans les agrégats augmente. Parallèlement, un modèle cinétique a été développé afin de préciser cette loi. Les paramètres du modèle ont été ajustés grâce à l'expérience et les résultats ont donné satisfaction dans la limite du trimère.

Précédemment, Gordon développa des expériences afin de déterminer le taux de contacts antennaires entre individus en fonction de leur densité [Adler et Gordon, 1992, Gordon *et al.*, 1993, Gordon, 1995] et observé une dépendance non-quadratique de la fréquence de contacts en fonction de la densité. Elle en a conclu que, s'il y avait modification des trajectoires en fonction des collisions, la cause devrait être une modification du comportement des individus en fonction de la densité. Son principal (et correct) argument [Gordon, 1996] est que si les individus ont le même comportement exploratoire (en l'occurrence une même marche aléatoire qui n'est pas modifiée au cours du temps et est indépendante de la population) le nombre de contacts est proportionnel à N^2 . Dans ses expériences, cette relation n'est pas vérifiée et elle suggère que le taux de contacts change la trajectoire des individus participant aux collisions.

Bien que cette explication soit attrayante- et nous restons persuadés qu'une telle modulation existe- notre modèle et les quelques observations expérimentales suggèrent que le fait que le taux de collision sature à haute densité n'est pas dû à la régulation active des fourmis mais plutôt à la cinétique du processus collisionnel et, en particulier, à la présence d'agrégats. Une manière équivalente d'exprimer l'effet de ceux-ci est de se rendre compte que le processus collisionnel dure un certain temps, disons τ en moyenne, donc le nombre maximum d'interactions durant une période expérimentale T est limité à la valeur $\frac{T}{\tau}$. Le taux collisionnel ne peut ainsi pas croître avec la densité de fourmis au-delà de cette limite.

Le modèle développé ici ne rend pas compte de façon satisfaisante de la dépendance spatiale des différents processus en jeu. Il serait donc utile dans ce contexte de passer à un modèle étendu tenant compte des degrés de liberté spatiaux. En effet, plusieurs facteurs peuvent affecter les trajectoires (et donc le taux de collision) sans aucune régulation active des individus. Par exemple, il est bien connu que les fourmis ont une tendance naturelle à suivre les hétérogénéités (thigmotactisme) et que les pistes phéromonales et le marquage de territoire ont une forte influence sur les

trajectoires. Le rôle des inhomogénéités spatiales dans certains aspects du processus d'agrégation est abordé dans le chapitre suivant. _____

Chapitre 5

Organisation spatiale des agrégats : Un exemple de brisure de symétrie

5.1 Introduction

De nombreux systèmes biologiques peuvent engendrer des structures macroskopiques mettant en jeu une longueur caractéristique beaucoup plus grande que la taille des unités constitutives [Murray, 1990, Meinhardt, 1995, Ball, 1998]. Ces structures sont observées dans une large gamme de domaines et d'échelles, des motifs des coquillages à la distribution spatiale des individus dans les écosystèmes. Elles reflètent l'acquisition d'une fonctionnalité et d'une capacité d'adaptation nouvelles, et fournissent généralement des indices quant aux règles qui peuvent les générer.

La première tentative d'explication de ce type de structure est due à Alan Turing [Turing, 1952]. L'idée de base est que l'apparition d'une structure à grande échelle est due à l'amplification de petites fluctuations qui accompagnent la perte de stabilité de l'état spatialement uniforme [Glansdorff et Prigogine, 1971, Nicolis et Prigogine, 1977]. Une classe générale de mécanismes donnant lieu à une telle instabilité combine une activation à courte portée à une inhibition à grande portée [Gierer et Meinhardt, 1972, Segel et Jackson, 1972, Meinhardt, 1982, Oster, 1988]. Ces structures ont depuis lors été observées expérimentalement en physique [Manneville, 1990] et chimie [Castets *et al.*, 1990]. Il a été suggéré qu'elles sont présentes dans les écosystèmes [Murray, 1990, Bascompte et Solé, 1998, Segel et Jackson, 1972, Lefever et Lejeune, 1997] et dans la morphogenèse [Keller et Segel, 1971, Swindale, 1980, Meinhardt, 1982, Ermentrout *et al.*, 1986, Nijhout, 1990, Murray, 1990, Kondo et Asai, 1995, Meinhardt,

1995, K.J. *et al.*, 1999]. Dans le domaine de la biologie, peu de travaux ont réussi à identifier les mécanismes microscopiques en jeu. La situation est plus satisfaisante en ce qui concerne les comportements spatio-temporels, notamment chez les amibes sociales [Lauzeral *et al.*, 1997].

Dans ce contexte, il a été précédemment suggéré que les insectes sociaux peuvent utiliser ces types de mécanismes pour construire leur nid [Deneubourg, 1977, Bonabeau *et al.*, 1998] et produire une large variété de structures spatio-temporelles [Camazine *et al.*, 1990, Cole et Cheshire, 1996, Edelstein-Keshet, 1994, Edelstein-Keshet *et al.*, 1995]. Nous montrerons que la formation des cimetières chez les fourmis [Haskins et Haskins, 1974, Howard, 1976, Ataya et Lenoir, 1984, Gordon, 1983] correspond à la famille des processus d'activation locale- inhibition grande portée (LALI) suggérée initialement par Gierer et Meinhardt [Gierer et Meinhardt, 1972], l'inhibition résultant de la diminution du matériel intervenant dans la formation de la structure (ici, les cadavres isolés). Au départ d'expériences réalisées avec la fourmi *Messor Sancta*, nous confirmerons qu'une dynamique d'auto organisation est responsable des structures régulières générées par un processus d'agrégation. Un modèle mathématique sera présenté, qui reproduit de manière satisfaisante les observations expérimentales [Theraulaz *et al.*, 2002].

5.2 Méthode expérimentale

Les expériences ont été effectuées sur des colonies de fourmis de l'espèce méditerranéenne *Messor sancta* (pour détails de l'élevage, *cf.* [Theraulaz *et al.*, 2002]).

L'arène expérimentale a une structure circulaire (diamètres $\emptyset = 25\text{ cm}$ ou 50 cm) en dessous de laquelle se trouve la boîte contenant le nid. Les individus peuvent accéder à l'arène en grimpant sur une baguette en bois placée dans un trou au centre de l'arène (*cf.* Fig.5.1). Le dispositif expérimental a été conçu afin de réduire le problème à un système à une dimension avec des conditions aux bords périodiques. En effet, les fourmis montrent un comportement thigmotactique (une tendance à suivre les hétérogénéités) et finissent ainsi par circuler aléatoirement, essentiellement sur la périphérie. Les cadavres sont initialement distribués de manière homogène autour de la périphérie, près du mur interne (Fig.5.2a).

Deux nombres de cadavres sont utilisés dans les deux tailles d'arène : 100 et 200 pour la petite et 200 et 400 pour la grande, ce qui correspond respectivement à une densité de 127 et 255 cadavres m^{-1} . La taille moyenne de cadavres étant de 3 mm , la distance moyenne initiale entre eux est de l'ordre de 5 mm et 1 mm pour la petite et la grande densité. La durée des expériences est fixée à $24h$ avec la petite arène et $48h$ pour la grande.

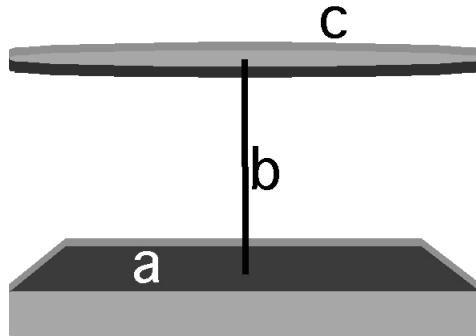


Fig. 5.1: Dispositif expérimental. La région a correspond au nid, la région b est celle de l’arène où sont placés les cadavres. Les individus vont du nid à l’arène grâce à une tige en bois placée au milieu de l’arène (c).

Les expériences avec la petite arène ont été reproduites 15 fois alors que celles avec une grande arène ont été reproduites 25 fois. Une autre série de 10 expériences a été faite avec la grande arène et un petit nombre initial de cadavres correspondant à une densité de $13 \text{ cadavres } m^{-1}$ afin de tester l’éventuelle existence d’une densité critique de cadavres. La durée de ces expériences a été fixée à 24 heures. Enfin le sol de l’arène a été lavé avant chaque expérience avec de l’alcool dilué et de l’hexane.

5.3 Résultats expérimentaux

Après quelques heures, plusieurs agrégats sont observés et un processus de compétition se met en place. Certains agrégats s’agrandissent et d’autres disparaissent, conduisant finalement à un état stationnaire avec un nombre stable d’agrégats, du moins à l’échelle de temps expérimentale (Fig.5.2b-d).

La Fig.5.3 représente l’évolution temporelle de la taille d’un agrégat. Elle montre clairement le caractère auto-catalytique de la dynamique d’agrégation. Cette croissance est de type logistique avec une augmentation exponentielle pendant les 6-7 premières heures. L’évolution du nombre d’agrégats par rapport au temps pour les quatre situations expérimentales sera analysée plus loin, en même temps que la présentation des résultats théoriques (Fig.5.6).

Les résultats ci-dessus suggèrent l’existence d’un mécanisme de brisure de symétrie. Dans le but de confirmer cette idée, les règles microscopiques à l’origine du processus vont être identifiées. Une observation détaillée du comportement des fourmis

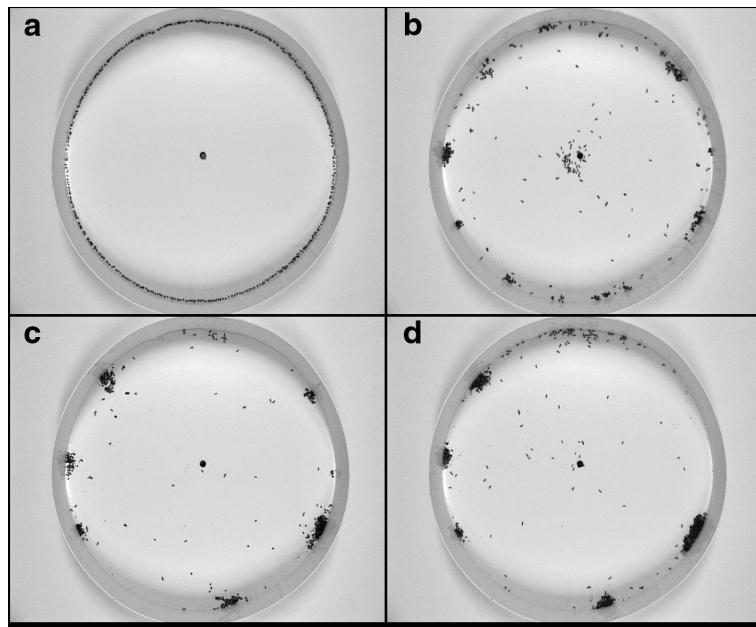


Fig. 5.2: Exemple de dynamique d’agrégation observée dans une arène de $\emptyset = 50$ avec un nombre de cadavres égal à $N = 400$ à (a) $t = 0$, (b) après 6h, (c) après 12h, (d) après 45h.

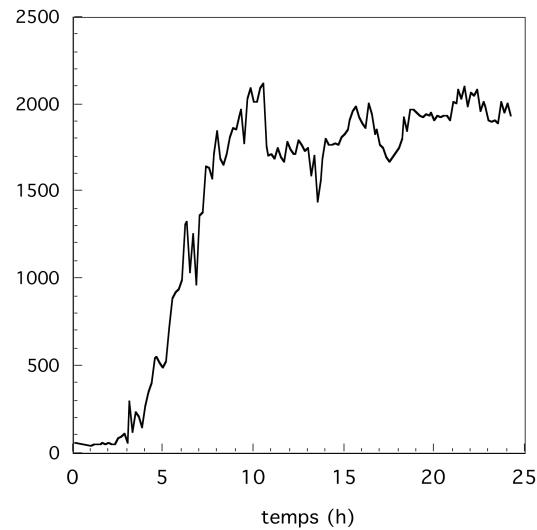


Fig. 5.3: Exemple d’évolution d’un agrégat de cadavres dans une arène $\emptyset = 0.25$ avec $N = 100$ cadavres.

montre que nous avons deux processus en jeu. En effet, les fourmis ont une certaine probabilité de prendre et de déposer les cadavres. Ces probabilités ont été estimées en fonction de la taille de l'agrégat, à partir des données expérimentales (Figs.5.4a, b, cercles et barres d'erreur). D'après ces courbes, il est évident que le développement des agrégats incite les fourmis portant les cadavres à les déposer près de l'agrégat en développement, mais en même temps inhibe le processus de prise. Les fourmis sont aussi caractérisées par une probabilité spontanée de déposer le cadavre qu'elles portent qui a également été estimée d'après les données expérimentales (Fig.5.4c). Finalement, l'analyse des trajectoires des fourmis nous a permis d'identifier deux autres paramètres microscopiques : la vitesse des individus ($v = 1.6 \pm 0.7 \text{ cms}^{-1}$) et le libre parcours moyen ($l = 15.8 \text{ cm}$) [Fourcassié *et al.*, 2003]). Remarquons enfin que pour de tels paramètres, nous pouvons montrer que le caractère aléatoire de la trajectoire n'est que très peu influencé par la variabilité des vitesses. Par la suite nous considérerons donc une vitesse constante des individus.

5.4 Modèle

Les paramètres comportementaux microscopiques seront à présent inclus dans un modèle mathématique qui sera utilisé afin de confirmer l'intuition que nous sommes bien en présence d'un processus de brisure de symétrie. Le modèle comporte deux variables : la densité de fourmis porteuses de cadavres, $a(x, t)$ et la densité de cadavres, $c(x, t)$, où x et t sont respectivement l'espace et le temps.

Nous considérons que les fourmis se déplacent de manière aléatoire et que leur comportement peut être approximé par les équations de réaction-diffusion suivantes :

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \Omega(c, a) \quad (5.4.1)$$

$$\frac{\partial a}{\partial t} = -\Omega(c, a) + D \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} \quad (5.4.2)$$

où $\Omega(c, a)$, qui contient les termes de dépôt et de prise, est donné par la somme :

$$\Omega(c, a) = v \left[k_d a + \frac{\alpha_1 a \phi_c}{\alpha_2 + \phi_c} - \frac{\rho c}{\alpha_3 + \alpha_4 \phi_c} \right] \quad (5.4.3)$$

Dans cette relation, v est la vitesse linéaire des individus. Le premier terme du membre de droite représente le dépôt spontané (k_d est le taux de dépôt spontané). Les deux autres termes correspondent respectivement aux taux (dépendants de la

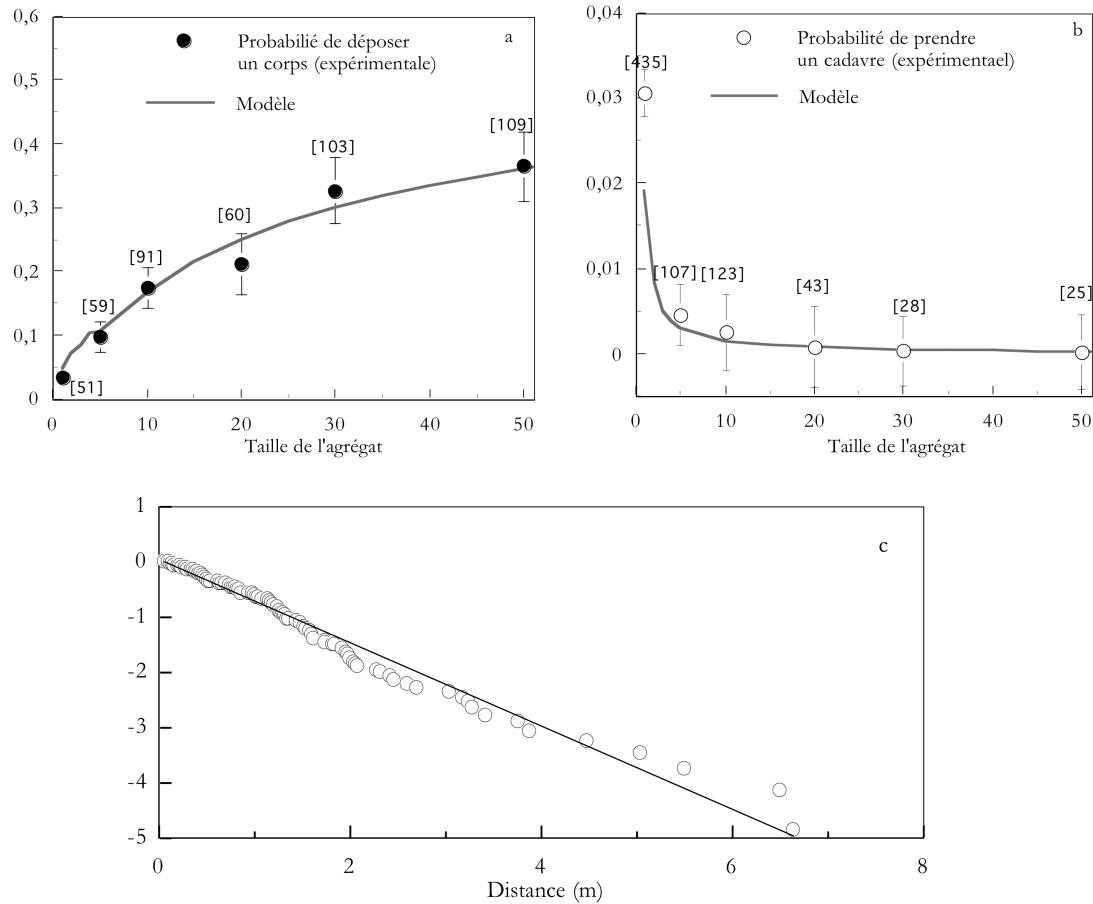


Fig. 5.4: . Probabilités de déposer (a) et de prendre (b) un cadavre, estimées d'après les expériences (cercles et barres d'erreurs) et les ajustements théoriques (lignes pleines) des taux de dépôts et de prises (éq. (5.1)-(5.3)). Le nombre total de fourmis déposant et prenant un cadavre pour chaque taille de l'agrégat est indiqué entre crochets. Les valeurs de paramètres sont : $k_d = 0.75m^{-1}$, $\alpha_1 = 31.75m^{-1}$, $\alpha_2 = 1000m^{-1}$, $\alpha_3 = 3.125m^{-1}$, $\alpha_4 = 50m^{-1}$, $D = 1.310^{-3}m^2s^{-1}$. (c) Logarithme de la proportion de fourmis ($N = 127$) portant encore un cadavre en fonction de la distance parcourue depuis la prise.

densité) de dépôt et de prise. Les deux premiers termes sont proportionnels aux fourmis porteuses (a) et le troisième terme est proportionnel au nombre de fourmis libres (ρ) et au nombre de cadavres. α_1 , α_2 , α_3 et α_4 sont des constantes empiriques et ϕ_c est un terme non local :

$$\phi_c = \frac{1}{2\Delta} \int_{x-\Delta}^{x+\Delta} dz c(z)$$

qui introduit une interaction à courte portée entre les fourmis vivantes et les cadavres (une estimation expérimentale nous conduit à une valeur de radian de $0.5\text{cm} < \Delta < 10\text{cm}$).

Pour estimer les fonctions et les paramètres de prise et de dépôt, nous avons utilisé une méthode empirique qui consiste à introduire une pile de cadavres dans un programme d'intégration pour reproduire la procédure expérimentale. La fraction de fourmis porteuses traversant l'agrégat et déposant le cadavre donne le taux de dépôt pour cet agrégat. Cette fraction est calculée dans le programme pour différentes tailles d'agrégats. La comparaison entre cette fraction théorique et celle correspondant à l'expérience nous donne une estimation des paramètres α_1 et α_2 , qui sont les paramètres de la fonction de dépôt. La même procédure a été effectuée pour ajuster le taux de prise : la fraction des fourmis libres qui traversent un agrégat en le quittant avec un cadavre (α_3 et α_4) est ainsi mesurée.

Nous avons d'autre part approximé la densité de fourmis libres, ρ , comme étant constante, puisque l'observation a montré que celle-ci est grande ($0.94 \pm 0.07\text{cm}^{-1}$, $N = 135$) par rapport aux fourmis porteuses.

5.4.1 Solutions stationnaires et stabilité

A l'état homogène, nous avons la relation de conservation

$$a + c = N$$

En injectant dans (5.4.1) nous obtenons, à l'état stationnaire, une équation cubique pour c

$$\begin{aligned}
& [k_d + \alpha_1 \alpha_2] c^3 + \\
& \left[k_d \alpha_2 - k_d (0) N + k_d \frac{\alpha_4}{\alpha_5} - \alpha_1 \alpha_2 N + \alpha_1 \alpha_2 \frac{\alpha_4}{\alpha_5} + \rho \frac{\alpha_3}{\alpha_5} \right] c^2 + \\
& \left[-k_d \alpha_2 N + k_d (0) \alpha_2 \frac{\alpha_4}{\alpha_5} - k_d N \frac{\alpha_4}{\alpha_5} - \alpha_1 \alpha_2 N \frac{\alpha_4}{\alpha_5} + \rho \alpha_2 \frac{\alpha_3}{\alpha_5} \right] c - \\
& k_d \alpha_2 N \frac{\alpha_4}{\alpha_5} = 0
\end{aligned} \tag{5.4.4}$$

Sa résolution numérique montre que, pour les valeurs expérimentales obtenues ici, elle n'a qu'une solution biologiquement acceptable.

Afin de tester la stabilité de cette solution nous linéarisons les équations différentielles (5.4.1-2) autour de l'état stationnaire par rapport aux perturbations δc et δa :

$$\begin{aligned}
\frac{\partial \delta c}{\partial t} &= v \left(k_d + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s} \right) \delta a + \frac{v \frac{\alpha_1 a_s}{2\Delta} \int_{x-\Delta}^{x+\Delta} dz \delta c}{\alpha_2 + c_s} - \frac{v \alpha_1 c_s a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} \frac{\int_{x-\Delta}^{x+\Delta} dz \delta c}{2\Delta} - \\
& \frac{v \alpha_3 \rho \delta c}{\alpha_4 + c_s} + \frac{v \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \frac{\int_{x-\Delta}^{x+\Delta} dz \delta c}{2\Delta} \\
\frac{\partial \delta a}{\partial t} &= -\frac{\partial \delta c}{\partial t} + D \frac{d^2 a}{dx^2}
\end{aligned} \tag{5.4.5}$$

Les perturbations autour de l'état stationnaire ont une dépendance spatiale en onde plane, de manière à respecter les conditions aux bords (*cf.* § 1.3.) :

$$\begin{aligned}
c &= c_s + \delta c_0 e^{\omega t + i \lambda x} \\
a &= a_s + \delta a_0 e^{\omega t + i \lambda x}
\end{aligned}$$

L'exposant caractéristique ω va déterminer la stabilité de la solution. En tenant compte de la relation

$$\frac{1}{2\Delta} \int_{x-\Delta}^{x+\Delta} dz e^{i \lambda z} = e^{i \lambda x} \frac{\sin \lambda \Delta}{\lambda \Delta}$$

Nous obtenons

$$\begin{aligned}\omega \delta c &= v \left[k_d(0) + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s} \right] \delta a + \\ &\quad v \left[\frac{\sin(\lambda\Delta)}{\lambda\Delta} \left(\frac{\alpha_2 \alpha_1 a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} + \frac{\alpha_3 \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \right) - \frac{\alpha_3 \rho}{\alpha_4 + c_s} \right] \delta c \\ \omega \delta a &= -v \left[k_d(0) + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s} + D\lambda^2 \right] \delta a - \\ &\quad v \left[\frac{\sin(\lambda\Delta)}{\lambda\Delta} \left(\frac{\alpha_2 \alpha_1 a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} + \frac{\alpha_3 - \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \right) - \frac{\alpha_3 \rho}{\alpha_4 + c_s} \right] \delta c\end{aligned}$$

L'équation caractéristique se réduit alors à :

$$\begin{aligned}- &\quad v \left[\frac{\sin(\lambda\Delta)}{\lambda\Delta} \left(\frac{\alpha_2 \alpha_1 a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} + \frac{\alpha_3 \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \right) - \frac{\rho \alpha_3}{\alpha_4 + c_s} - \omega \right] \\ &\quad \left[k_d + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s} + D\lambda^2 + \omega \right] \\ + &\quad v \left[\frac{\sin(\lambda\Delta)}{\lambda\Delta} \left(\frac{\alpha_2 \alpha_1 a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} + \frac{\alpha_3 \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \right) - \frac{\rho \alpha_3}{\alpha_4 + c_s} \right] \\ &\quad \left[k_d + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s} \right] = 0\end{aligned}$$

soit

$$\omega^2 + (-\Gamma + \Phi + D\lambda^2) \omega - \Gamma D\lambda^2 = 0 \quad (5.4.6)$$

où

$$\begin{aligned}\Gamma &= \frac{\sin(\lambda\Delta)}{\lambda\Delta} \left(\frac{\alpha_2 \alpha_1 a_s}{(\alpha_2 + c_s)^2} + \frac{\alpha_3 \rho c_s}{(\alpha_4 + c_s)^2} \right) - \frac{\rho \alpha_3}{\alpha_4 + c_s} \\ \Phi &= k_d + \frac{\alpha_1 c_s}{\alpha_2 + c_s}\end{aligned}$$

La Fig.5.5 montre la dépendance de ω en fonction de λ . Nous constatons l'existence d'une bande de modes instables qui démarre par le mode homogène ($\lambda = 0$) marginal suite à l'existence d'une relation de conservation dans les éqs.(5.4.1-2). Le nombre d'onde du mode le plus instable, correspondant au maximum de $\omega(\lambda)$, est

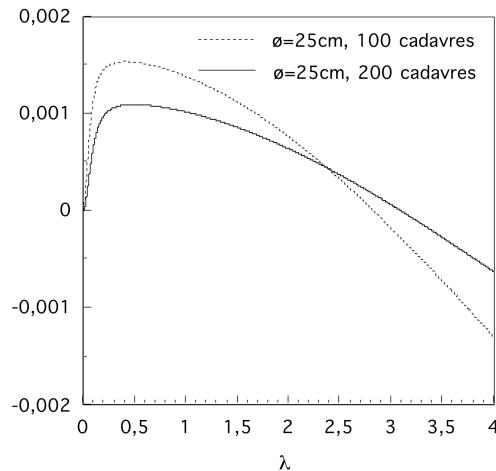


Fig. 5.5: Analyse de stabilité linéaire de l'état homogène. Solution de l'équation caractéristique (eq.5.4.6)) en fonction du nombre d'onde λ pour les conditions expérimentales $\theta = 25\text{cm}$, 100 et 200 cadavres. Les valeurs de paramètres sont identiques que pour la figure 5.5.4.

proportionnel à la densité de cadavres. En d'autres termes, l'analyse prédit d'une part que dans le voisinage de l'état homogène, doubler le nombre de cadavres devrait conduire à deux fois plus d'agrégats (la situation pourrait changer au cours du temps quand le système s'éloigne de l'état homogène et que des longueurs d'ondes instables s'amplifient) et que d'autre part, doubler le diamètre de l'arène en gardant constante la densité des corps devrait conduire également à deux fois plus d'agrégats. Finalement, il existe une densité critique de cadavres ($c_c = 46\text{m}^{-1}$) en dessous de laquelle l'agrégation n'apparaît pas.

Nous passons maintenant à l'intégration numérique des éq. (5.4.1-3). Nous avons incorporé un caractère aléatoire au niveau de la distribution initiale des cadavres (distribution aléatoire autour de c_s). Les Fig.5.6a-d décrivent la variation du nombre moyen d'agrégats en fonction du temps. Nous voyons qu'il y a un accord entre l'expérience et le modèle pour les quatre conditions étudiées. Plus particulièrement, comme nous l'avons anticipé précédemment, doublant la densité de cadavres ou doublant le diamètre de l'arène (en gardant constante la densité de cadavres) mène à deux fois plus d'agrégats. Dans des expériences faites avec un nombre initial de cadavres ($13\text{cadavres}\text{m}^{-1}$) en dessous de c_c , aucun agrégat stable n'a été observé. Dans les situations où plusieurs agrégats coexistent après 24 ou 48h (loin de l'état homogène), une distance critique existe entre deux agrégats consécutifs en dessous

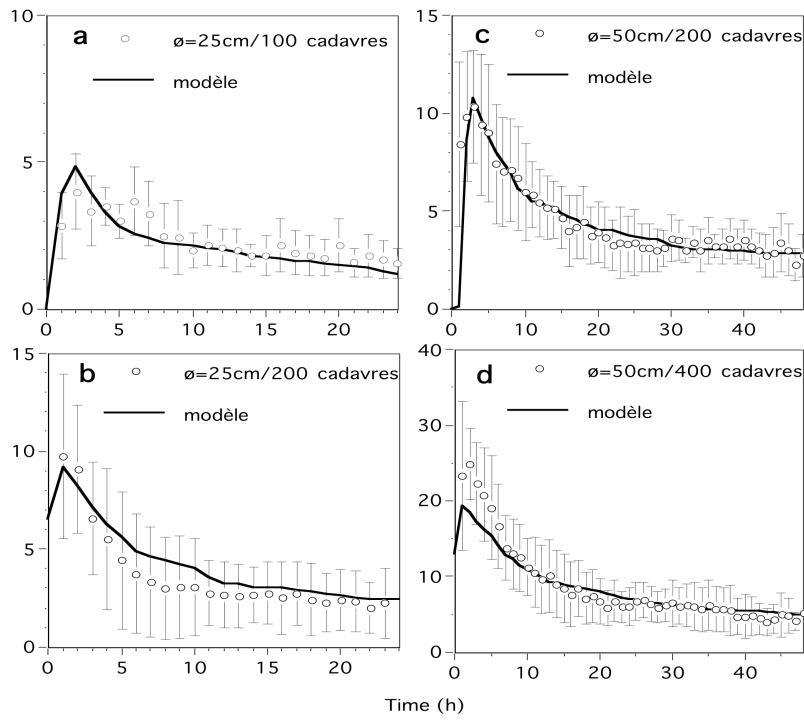


Fig. 5.6: Évolution au cours du temps du nombre moyen d'agrégats (un agrégat contient au moins 5cadavres) obtenus pour 20 intégrations des équations du modèle (lignes pleines) et expérimentalement (cercles, moyenne et déviation standard donnés pour six expériences par conditions) pour quatre conditions expérimentales. (a) : $\emptyset = 25\text{cm}$, 100cadavres, (b) : $\emptyset = 25\text{cm}$, 200cadavres, (c) : $\emptyset = 50\text{cm}$, 200cadavres, (d) : $\emptyset = 50\text{cm}$, 400cadavres. Les valeurs de paramètres sont identiques que pour la Fig. 4

de laquelle seul un peut survivre à long terme (Fig.5.7). La distribution théorique correspondant n'est pas significativement différente de celle expérimentale comme le montre un test de Kolmogorov-Smirnov sur les distances, $P > 0.334$, $Z = 0.945$. Par ailleurs, une distribution aléatoire est générée comme suit : les positions de deux agrégats sont indépendantes les unes des autres sauf s'ils se chevauchent. La probabilité que la distance soit plus petite que la longueur de l'agrégat ($L = 4\text{cm}$) est 0 et la probabilité $P(l)$ d'avoir une distance l plus grande que L et plus petite que $0.5\pi\emptyset$ est $P(l) = \frac{1}{(0.5\pi\emptyset - L)}$. On constate alors que les distributions expérimentale et théorique diffèrent d'une distribution aléatoire (test de Kolmogorov- Smirnov utilisé sur les distances, $P < 0.05$, $Z = 1.543$ et $P < 0.001$, $Z = 3.636$ respectivement). —

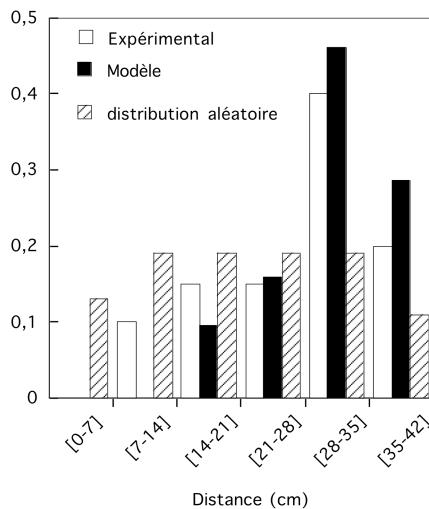


Fig. 5.7: Comparaison entre les distributions théoriques ($N = 47$) et expérimentales ($N = 21$) des distances entre deux agrégats consécutifs dans les conditions $\emptyset = 25\text{cm}$, 100cadavres et $\emptyset = 25\text{cm}$, 200cadavres , dans le cas où seuls deux agrégats subsistent après 24h .

5.5 Discussion

La formation de cimetières dans les colonies de fourmis suggère un mécanisme de type activation locale - inhibition grande portée (LALI), basé sur le comportement individuel des fourmis. Il s'agit d'un exemple nouveau d'un tel mécanisme puisqu'il implique un comportement animal plutôt que des processus physico-chimiques. Tous les paramètres comportementaux du modèle développé dans ce chapitre ont été quantifiés grâce aux expériences entreprises. La résolution du modèle mène non seulement à la formation de motifs qui reproduisent les propriétés expérimentales de la formation des cimetières, mais prédit également les paramètres qui vont affecter ces motifs, comme la densité des cadavres ou la taille de l'arène. L'accord satisfaisant entre les expériences et les résultats du modèle indique fortement que la formation de cimetières chez les fourmis est un exemple de morphogenèse correspondant à la famille des processus d'activation locale-inhibition grande portée (LALI), ce qui constitue un des premiers exemples convaincants impliquant des organismes supérieurs. Nos résultats peuvent encourager à regarder de plus près l'existence de tels mécanismes dans d'autres comportements collectifs chez les insectes sociaux. En effet, dans le phénomène d'agrégation, nous constatons que les mécanismes d'activation et d'inhibitions sous-jacents sont similaires. D'autres phénomènes, comme la formation de

réseaux [Edelstein-Keshet, 1994, Edelstein-Keshet *et al.*, 1995], la construction du nid [Deneubourg, 1977, Camazine *et al.*, 1990, Skarka *et al.*, 1990, Bonabeau *et al.*, 1998] pourraient être plus faciles à identifier. Des travaux théoriques ont également suggéré que ces mécanismes étaient à l'œuvre dans les mouvements d'autres espèces sociales (mammifères, poissons,...) [Gueron et Levin, 1994, Parrish et Hamner, 1997]. —

Chapitre 6

Conclusions et perspectives

Dans cette thèse, nous avons étudié deux phénomènes représentatifs de la biologie des insectes sociaux : le recrutement alimentaire par pistes chimiques et l'agrégation. Plus précisément, nous avons développé des modèles mathématiques décrivant les mécanismes sous jacents à ces phénomènes et étudié la dynamique associée à l'émergence de propriétés collectives. Ce travail théorique était largement basé sur les données expérimentales.

Pour le recrutement alimentaire, un modèle mathématique analytique et déterministe a été développé dans le cas où deux sources étaient présentes (Chapitre 2) et le modèle a été étendu au cas où un grand nombre de sources étaient offertes à la colonie (Chapitre 3). Ce modèle a mis en évidence que différents modes d'exploitation pouvaient être adoptés par la colonie en fonction de sa taille, de la richesse des différentes sources ou encore de la durée de vie de la phéromone. Dans ces analyses, nous nous sommes inspirés d'un ensemble d'expériences qui ont permis de quantifier les différents paramètres liés à l'espèce *Lasius niger*, mais - rappelons le - le modèle développé est générique et la même approche peut être appliquée à d'autres espèces en ajustant les valeurs des paramètres. De plus, nous avons entrepris des simulations de Monte Carlo qui ont, d'une part confirmé nos résultats analytiques et, d'autre part nous ont permis de mettre en évidence des propriétés nouvelles. Ainsi, nous avons constaté qu'il existe une quantité de dépôt de phéromone optimale qui maximise les gains énergétiques de la colonie. Ces études ont conduit à différentes prédictions théoriques et nous ont amené à suggérer un ensemble d'expériences.

Dans les phénomènes d'agrégation, nous avons en premier lieu pris le parti de développer un modèle cinétique de base, moyenné dans l'espace, en parallèle avec des expériences préliminaires afin de rendre compte d'un des mécanismes primaires à l'origine de l'agrégation (Chapitre 4). Nous avons évalué le nombre de collisions

entre individus et/ou groupes d'individus et les durées de vie des groupes résultant et montré que le nombre d'agrégats en fonction de la densité ne suivait pas une loi quadratique mais une loi en puissance inférieure à deux.

Dans le Chapitre 5, des expériences de laboratoire ainsi qu'un modèle mathématique déterministe incorporant la dynamique dans l'espace ont été développés afin d'étudier la création de « cimetières » chez les fourmis. Le modèle a suggéré que ce phénomène était de type réaction – diffusion, et plus spécifiquement faisait partie de la famille des processus d'activation locale - inhibition grande portée (LALI). Ce phénomène d'agrégation constitue l'un des premiers exemples de formation de structures spatiales dans les sociétés animales pour lequel les différents mécanismes ont été identifiés et quantifiés.

Qu'il s'agisse du recrutement alimentaire ou de l'agrégation, nous avons montré dans cette thèse que des mécanismes similaires étaient à la base des deux phénomènes : une compétition entre différents stimuli extérieurs, l'amplification d'un de ces stimuli et la réponse collective qui en résulte. De tels mécanismes sont à l'œuvre dans de nombreuses sociétés animales [Deneubourg et Goss, 1989]. La plupart des décisions et structures résultent de la compétition entre différentes sources d'information qui sont amplifiées grâce à des comportements correspondant à des boucles positives. Quant aux boucles négatives, très souvent, elles résultent « automatiquement » des limites du système.

Une pléthore de phénomènes sociaux sont construits sur les schémas de compétition et d'amplification développés ici. Ainsi de nombreuses espèces animales font appel à des recrutements notamment pour coordonner leurs déplacements et activités [Parrish et Hamner, 1997, Camazine *et al.*, 2001, Krause et Ruxton, 2002]. Chez les insectes sociaux, des recrutements de défense, de déménagement, d'exploration sont connus et étudiés depuis longtemps [Hölldobler et Wilson, 1991, Seeley, 1995]. Enfin, l'utilisation de pistes chimiques ou mécaniques est également largement répandue [Helbing *et al.*, 1997, Vicsek, 2001].

Au niveau des processus conduisant à des ruptures de symétrie, les travaux de Jeanson [Jeanson *et al.*, 2001] et Depickère [Depickère *et al.*, 2004] sur les motifs d'agrégation, de Rasse [Rasse, 1999] et Turner [Turner, 2000] sur la construction chez les fourmis et les termites ou de Meinhardt [Meinhardt, 1982] pour certains aspects de la morphogenèse suggèrent que des systèmes très différents sont susceptibles de se ramener à des systèmes réaction- diffusion de type LALI (local activation, long range inhibition). Des agrégats d'individus ou de matériel de construction (correspondant par exemple à des piliers) se développent et sont plus ou moins régulièrement distribués dans l'espace. Ces agrégats résultent de la stimulation des dépôts ou des arrêts par les agrégats déjà présents et/ou de l'inhibition des prises ou des départs.

Par exemple, plus un pilier est important, plus il y a de chances qu'un nouveau dépôt soit effectué sur ce pilier et plus petite est la probabilité qu'il soit détruit.

Cependant, relativement peu de situations ont été étudiées rigoureusement et quantitativement. Les modèles décrivant ces phénomènes de structuration spatiale sont essentiellement qualitatifs et simplement basés sur des hypothèses « raisonnables. » [Gueron *et al.*, 1996]. Il serait donc intéressant d'étendre notre approche à l'étude de ces différents systèmes non seulement pour vérifier des convergences sur le plan méthodologique mais également étudier si certaines propriétés qui apparaissent au niveau collectif des recrutements ou de l'agrégation s'y retrouvent.

L'un des thèmes récurrents de notre travail fut que l'existence de différentes réponses et motifs ne nécessite pas de différences comportementales des individus mais peut se comprendre via un changement de caractéristiques environnementales ou sociales. Outre les exemples que nous avons abordés, différents auteurs ont montré le rôle de l'environnement dans la plasticité collective des sociétés [Detrain et Deneubourg, 2002]. Parmi les différents exemples, nous pouvons citer la diversité des formes que peuvent présenter les termitières d'une même espèce selon l'environnement [Turner, 2000], ou encore les différents réseaux de pistes chez les fourmis légionnaires en fonction de la distribution des ressources alimentaires [Franks *et al.*, 1991].

Un aspect qui mériterait l'attention est le rôle de l'aléatoire dans le fonctionnement de ces sociétés. Nous avons montré que le caractère aléatoire des communications joue un rôle prépondérant sur le traitement de l'information au niveau individuel et l'optimisation de la réponse collective. Le résultat inattendu obtenu nous encourage à poursuivre le développement de simulations Monte Carlo et, plus généralement, d'études stochastiques afin d'explorer des situations inaccessibles par les outils déterministes. Une question qui nous semble particulièrement intéressante est l'aléatoire comme source d'innovation et de nouvelles découvertes ainsi que le lien entre cette stochasticité au niveau du comportement et celle du milieu exploité.

Il est évident que d'autres mécanismes coexistent avec ceux décrits dans la thèse. Par exemple, des phénomènes de saturation de la phéromone ou d'encombrement d'individus peuvent être à l'origine de dynamiques différentes [Wilson, 1962]. De même, nous avons négligé des facteurs caractérisant la colonie comme l'importance des réserves [Mailleux, 2002], l'affamement ou des processus se déroulant dans le nid tels que la trophallaxie [Hölldobler et Wilson, 1991], qui peuvent fortement altérer les dynamiques observées ici. Nous pourrions également introduire dans nos modèles un comportement individuel plus complexe et en particulier d'étudier la synergie ou la compétition entre la mémoire individuelle et les différents processus d'amplification ainsi que les dynamiques collectives qui pourraient en résulter.

Un dernier aspect, essentiel dans les sociétés d'insectes, que nous n'avons que peu abordé dans cette thèse, est celui de la spécialisation des individus. Il est bien établi qu'une partie de la spécialisation des individus dans une société d'insectes est basée sur la diversité des seuils de réponse des individus à un même stimulus (par exemple à la concentration de la phéromone de piste, [Detrain et Pasteels, 1987]). Ces seuils sont modulés par une multitude de facteurs génétiques, ontogénétiques, physiologiques, ou encore sur l'histoire individuelle. Ce rôle des seuils et leur modulation a été étudié par différents auteurs dans le cadre de la division du travail (voir par exemple [Page et Erber, 2002, Beshers et Fewell, 2000]). Il serait dès lors intéressant d'étudier le couplage entre des populations caractérisées par différents seuils de réponses et les dynamiques collectives.

Nos résultats théoriques et, par extension, la méthode utilisée, suggèrent que les processus étudiés sont génériques et peuvent être non seulement étendus à d'autres phénomènes en biologie mais aussi à des situations relevant des sciences humaines, où l'imitation et autres mécanismes d'amplification jouent un rôle essentiel. Un nombre impressionnant de travaux théoriques a été consacré à ces questions au cours de ces vingt dernières années. Cependant force est de constater que la quasi-totalité de ces travaux porte sur des modèles à valeur purement heuristique et que pratiquement aucun d'entre eux ne fait référence à une démarche rigoureuse tentant de coupler théorie et expérience. Un exemple dans cette dernière direction est cependant mené actuellement à l'ULB (Institut de Phonétique). Une étude menée sur le langage [Nicolis *et al.*, 2000] a montré que l'émergence de phonèmes désignant préférentiellement des objets bien définis est régie par les mêmes phénomènes de compétition et d'auto organisation que ceux étudiés dans cette thèse. Il en a découlé un travail expérimental, actuellement en cours qui vise à quantifier les interactions entre individus et comment celles-ci conduisent à des changements comportementaux.

A la lumière de notre travail, des résultats obtenus mais également des obstacles rencontrés, il nous semble essentiel de poursuivre en synergie un travail expérimental axé sur les mécanismes et les modélisations de type non-linéaire. En effet, une étroite collaboration entre les expérimentateurs et les théoriciens peut être envisagée à partir du moment où les objectifs de chacun se rejoignent. Un modèle minimal et son exploration peuvent être comparés à des expériences qui par la suite peuvent servir à le complexifier. A l'inverse, des expériences donnant des résultats beaucoup trop riches ou trop complexes ne peuvent que bénéficier d'une modélisation qui vise à identifier un groupe de mécanismes limités, à l'origine d'une diversité de réponses collectives.

Table des figures

| | | |
|-----|---|----|
| 1.1 | Individus de genre Lasius (a) et Messor (b). | 7 |
| 1.2 | Représentation schématique du processus de recrutement. (a) découverte de la source, (b) retour au nid avec dépôt de phéromone, (c) la piste stimule les individus à sortir du nid et à aller à la source. | 9 |
| 1.3 | Dispositif expérimental typique mettant en évidence le phénomène de choix binaire. | 9 |
| 1.4 | Dispositif en "pont" permettant d'étudier l'influence du substrat sur la piste. | 10 |
| 1.5 | Bifurcations pitchfork (a), transcritique (b) et point limite (c). | 14 |
| 2.1 | Diagramme de bifurcation pitchfork dans le cas où les deux sources et les deux chemins sont égaux. La valeur du paramètre k est $k = 6$ | 24 |
| 2.2 | Diagramme de bifurcation point limite donnant lieu à une hystérèse. Les valeurs de paramètres sont $k = 6$, $\nu_1 = 1.510^{-3}$, $\Phi = 0.1$ | 26 |
| 2.3 | Cassure de la bifurcation de pitchfork. Les valeurs de paramètres sont $k = 6$, $\frac{\nu_2}{\nu_1} = 1$ (a), $\frac{\nu_2}{\nu_1} = 0.9$ (b), $\frac{\nu_2}{\nu_1} = 0.8$ (c), $\frac{\nu_2}{\nu_1} = 0.5$ (d) | 26 |
| 2.4 | Histogramme associé à la solution homogène stable avant la bifurcation. Les valeurs de paramètres sont $\nu = 1.10^{-2}$, $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$ | 28 |
| 2.5 | Histogramme au-delà de l'instabilité de l'état homogène. Les valeurs de paramètres sont $\nu = 1.10^{-3}$, $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$ | 29 |
| 2.6 | Histogrammes correspondant au cas où $\nu_1 \neq \nu_2$ et où le rapport entre les taux d'évaporation est égal à 0.95 (a), 0.80 (b), 0.65 (c), 0.50 (d), 0.30 (e) et 0.10 (f). Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q = 1$, et $\nu_2 = 6.6710^{-4}$ | 29 |
| 2.7 | Histogrammes correspondant au cas où $q_1 \neq q_2$ et où le rapport entre les dépôts de phéromone est égal à 0.95 (a), 0.80 (b), 0.65 (c), 0.30 (d). Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q_2 = 1$, et $\nu = 2.410^{-3}$. | 30 |

| | |
|--|----|
| 2.8 Sélection d'une piste en fonction du rapport des taux de disparition de phéromones sur chaque piste et du rapport des quantités de phéromones déposés sur chaque piste. Les valeurs de paramètres sont $\phi = 0.1$, $k = 6$, $q_2 = 1$, et $\nu = 2.410^{-3}$ | 31 |
| 2.9 Taux de sélection de la source la plus riche (R) en fonction du paramètre ϕ pour différentes valeurs de q_1 . Le rapport $\frac{q_1}{q_2}$ est fixé à 0.75. | 32 |
| 2.10 Taux de sélection de la source la plus riche en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de $\frac{q_1}{q_2}$ et pour $\phi = 1/600s^{-1}$ (a) taux de sélection de la piste gagnante en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de ϕ et pour $\frac{q_1}{q_2} = 0.25$ (b). | 33 |
| 2.11 Taux de sélection en fonction du paramètre q_1 pour différentes valeurs de $\frac{q_1}{q_2}$ dans le cas $\ell = 1$ (a) et dans le cas $\ell = 5$ (b). Dans les deux situations la valeur de ϕ est égale à $1/100s^{-1}$ | 34 |
| 2.12 Taux de sélection de la source la plus riche en fonction du paramètre ϕ (a) et q_1 (b) pour différentes valeurs du rapport $\frac{q_1}{q_2}$. La valeur de ϕ dans (b) est fixée à $1/100s^{-1}$ | 35 |
| | |
| 3.1 Diagramme de bifurcation des solutions stationnaires de l'éq. (3.2.1) en fonction du paramètre Φq dans le cas de quatre sources en présence. | 47 |
| 3.2 Diagramme d'état représentant les régions de paramètres des différents modes d'exploitation des ressources. | 47 |
| 3.3 Diagramme de bifurcation de C_1 (éqs.(3.4.1), (3.4.4)), en fonction du paramètre $\epsilon = \frac{q}{q_1}$ pour 3 sources (a); 5 sources (b); 10 sources (c); et 20 sources (d). Le cas $C_2 = C_3$ (I) et $C_2 = \frac{1}{C_3}$ (II) sont représentés respectivement à gauche et à droite. Le paramètre Φq est égal à 10. | 54 |
| 3.4 Diagramme d'état représentant les régions de paramètres des différents modes d'exploitation des ressources dans le cas $\Phi = 5$ (a), $\Phi = 10$ (b), $\Phi = 15$ (c) et $\Phi = 20$ (d). La région dans la partie droite des courbes correspond à l'exploitation de sources multiples et la partie gauche à l'exploitation préférentielle d'une source. | 55 |
| 3.5 Evolution dans le temps des concentrations de phéromone obtenue de l'intégration des éqs.(3.2.1) dans le cas $s = 5$. La figure de gauche correspond au cas $C_2 = C_3$ (avec $\epsilon = 0.5$) et la figure de droite, au cas $C_3 = \frac{1}{C_2}$ ($\epsilon = 3$). | 55 |
| 3.6 (a) Diagramme de bifurcation de C_1 (éqs.(3.4.1), (3.4.4), (3.4.5)) en fonction du paramètre q_1 pour $s = 3$ et $q_1 = 0,291$. (b) Comme dans (a) mais en fonction de $\epsilon = \frac{q}{q_1}$ et pour $s = 5$ et $q_1 = 0.167$ (correspondant à l'espèce <i>Lasius niger</i>). | 57 |

| | | |
|-----|---|----|
| 4.1 | Surface effective d'interaction dans une collision fourmi-fourmi, où $A = \bar{v}\Delta t$ et $B = \frac{\sigma_{j-1} + \sigma_1}{2}$ | 65 |
| 4.2 | Nombre de collisions (a) et taux local de collisions (b) en fonction de la densité dans le cas de la limite aux dimères. Les paramètres sont $k_{11} = 1.08cm^2s^{-1}$ et $k_2 = 1.881s^{-1}$ | 68 |
| 4.3 | Nombre de collisions (a) et taux local de collisions (b) en fonction de la densité dans le cas de la limite aux trimères. Les paramètres sont $k_{11} = 1.08cm^2s^{-1}$, $k_{12} = 0.768cm^2s^{-1}$, $k_2 = 1.881s^{-1}$ et $k_3 = 0.883s^{-1}$ | 69 |
| 4.4 | Distribution des durées de vie des dimères (a) et des trimères (b). Une courbe de tendance exponentielle (trait plein) est superposée aux données expérimentales. | 71 |
| 4.5 | Nombre de collisions théoriques et expérimentales impliquées dans la formation des dimères (a) et dans les dimères et trimères (b). Les valeurs de paramètres comme dans la Fig.4.3 | 72 |
| 5.1 | Dispositif expérimental. La région a correspond au nid, la région b est celle de l'arène où sont placés les cadavres. Les individus vont du nid à l'arène grâce à une tige en bois placée au milieu de l'arène (c). | 77 |
| 5.2 | Exemple de dynamique d'agrégation observée dans une arène de $\emptyset = 50$ avec un nombre de cadavres égal à $N = 400$ à (a) $t = 0$, (b) après $6h$, (c) après $12h$, (d) après $45h$ | 78 |
| 5.3 | Exemple d'évolution d'un agrégat de cadavres dans une arène $\emptyset = 0.25$ avec $N = 100$ cadavres. | 78 |
| 5.4 | Probabilités de déposer (a) et de prendre (b) un cadavre, estimées d'après les expériences (cercles et barres d'erreurs) et les ajustements théoriques (lignes pleines) des taux de dépôts et de prises (éq. (5.1)-(5.3)). Le nombre total de fourmis déposant et prenant un cadavre pour chaque taille de l'agréagat est indiqué entre crochet. Les valeurs de paramètres sont : $k_d = 0.75m^{-1}$, $\alpha_1 = 31.75m^{-1}$, $\alpha_2 = 1000m^{-1}$, $\alpha_3 = 3.125m^{-1}$, $\alpha_4 = 50m^{-1}$, $D = 1.310^{-3}m^2s^{-1}$. (c) Logarithme de la proportion de fourmis ($N = 127$) portant encore un cadavre en fonction de la distance parcourue depuis la prise. | 80 |
| 5.5 | Analyse de stabilité linéaire de l'état homogène. Solution de l'équation caractéristique (eq.5.4.6)) en fonction du nombre d'onde λ pour les conditions expérimentales $\emptyset = 25cm$, 100 et 200 cadavres. Les valeurs de paramètres sont identiques que pour la figure 5.5.4. | 84 |

| | | |
|-----|--|----|
| 5.6 | Évolution au cours du temps du nombre moyen d'agrégats (un agrégat contient au moins 5cadavres) obtenus pour 20 intégrations des équations du modèle (lignes pleines) et expérimentalement (cercles, moyenne et déviation standard donnés pour six expériences par conditions) pour quatre conditions expérimentales. (a) : $\emptyset = 25cm$, 100cadavres, (b) : $\emptyset = 25cm$, 200cadavres, (c) : $\emptyset = 50cm$, 200cadavres, (d) : $\emptyset = 50cm$, 400cadavres. Les valeurs de paramètres sont identiques que pour la Fig. 4 | 85 |
| 5.7 | Comparaison entre les distributions théoriques ($N = 47$) et expérimentales ($N = 21$) des distances entre deux agrégats consécutifs dans les conditions $\emptyset = 25cm$, 100cadavres et $\emptyset = 25cm$, 200cadavres, dans le cas où seuls deux agrégats subsistent après 24h. | 86 |

Liste des tableaux

| | |
|--|----|
| 4.1 Nombre de monomères, de dimères, de trimères et de collisions par unité de temps pour trois densités différentes. La vitesse moyenne des individus est de 2.56 cm s^{-1} | 71 |
|--|----|

Bibliographie

- F.R. Adler et D.M. Gordon. Information collection and spread by networks of patrolling ants. *American Naturalist*, pages 373–400, 1992.
- S. Aron, J.L. Deneubourg, S. Goss, et J.M. Pasteels. *Functional self-organisation illustrated by inter-nest traffic in the argentine ant Iridomyrmex humilis*. Springer Verlag, in biological motion eds. w. alt and g. hoffman édition, 1989.
- H. Ataya et A. Lenoir. Le comportement nécrophorique chez la fourmi textitLasius niger (l). *Insectes Sociaux*, 31 :20–33, 1984.
- P. Ball. *The Self-Made Tapestry*. Oxford University Press, 1998.
- J. Bascompte et R.V. Solé. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends Ecol. Evol.*, 13 :173–174, 1998.
- R. Beckers, J. L. Deneubourg, et S. Goss. Trail laying behavior during food recruitment in the ant textitLasius niger (l). *Insectes Sociaux*, 39 :59–72, 1992.
- R. Beckers, J. L. Deneubourg, et S. Goss. Trails and u-turns in the selection of a path by the ant textitLasius niger. *Journal of Theoretical Biology*, 159 :397–415, 1992.
- R. Beckers, J.L. Deneubourg, et S. Goss. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (hymenoptera : Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behavior*, 6 :751–759, 1993.
- S. N. Beshers et J. H. Fewell. Models of division of labor in social insects. In *Annual Review of Entomology*, volume 46, pages 413–440, 2000.
- E. Bonabeau, J.L. Deneubourg, et G. Theraulaz. Within- brood competition and the optimal partitioning of parental investment. *American Naturalist*, 152(3) :419–427, 1998.
- V. Calenbuhr, L. Chrétien, J.L. Deneubourg, et C. Detrain. A model for osmotro-potactic orientation (ii). *Journal of Theoretical Biology*, 158 :395–407, 1992.

- S. Camazine, J. Sneyd, M.J. Jenkins, et J.D. Murray. A mathematical model of self-organized pattern formation on the combs of honeybee colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 147 :553–571, 1990.
- S. Camazine, J.L. Deneubourg, N.R. Franks, J. Sneyd, E. Bonabeau, et G. Theraulaz. *Self-organized Biological Superstructures*. Princeton University press, 2001.
- S. Camazine et J. Sneyd. A model of collective nectar source selection by honey bees. self-organization through simple rules. *Journal of Theoretical Biology*, 149 :547–571, 1991.
- V. Castets, E. Dulos, J. Boissonade, et P. De Kepper. Experimental evidence of a sustained turing-type nonequilibrium chemical patten. *Phys. Rev. Lett*, 64 :2953–2957, 1990.
- R. Chadab et C.W. Rettenmeyer. Mass recruitment by army ants. *Science*, 188 :1124–1124, 1974.
- L. Chrétien. *Organisation spatiale du matériel provenant de l'excavation du nid chez Messor barbarus et des cadavres d'ouvrières chez Lasius niger (Hymenopterae : Formicidae)*. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles., 1996.
- B.J. Cole et D. Cheshire. Mobile cellular automata models of ant behavior : Movement activity of *Leptothorax allardycei*. *American Naturalist*, 148 :1, 1996.
- J.L. Deneubourg, S. C. Nicolis, et C. Detrain. Optimality of communication in self-organized social behaviour. in press, 2004.
- J.L. Deneubourg et S. Goss. Collective patterns and decision making. *Ethol. Ecol. Evol*, 1 :295–311, 1989.
- J.L. Deneubourg. Application de l'ordre par fluctuations à la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites. *Insectes Sociaux*, 2 :117–130, 1977.
- S. Depickère, D. Freneau, et J.L. Deneubourg. A basis for spatial and social patterns in ant species : dynamics and mechanisms of aggregation. *Journal of Insect Behavior*, 1(17), 2004.
- C. Detrain, C. Nathan, et J.L. Deneubourg. Notes sur l'écologie et l'éthologie des espèces du genre *Lasius* (hymenoptera formicidae). *Insectes Sociaux*, 12 :219–230, 1965.
- C. Detrain, C. Nathan, et J.L. Deneubourg. The influence of the physical environment on the self-organized foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, 88 :171–174, 2001.
- C. Detrain et J.L. Deneubourg. Scavenging by *Pheidole Pallidula* : a key word for understanding decision-making systems in ants. *Animal Behavior*, 53 :537–547, 1997.

- C. Detrain et J.L. Deneubourg. Complexity of environment and parsimony of decision rules in self-organized ant societies. *The Biological Bulletin*, 202 :268–274, 2002.
- C. Detrain et J.M. Pasteels. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant *Pheidole pallidula* (nyl.) hymenoptera : Myrmicinae). *Journal of Insect Behavior*, 4 :157–176, 1987.
- L. Edelstein-Keshet, J. Watmough, et G. B. Ermentrout. Trail following in social insects : Individual properties determine population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(36), 1995.
- L. Edelstein-Keshet. *Mathematical Models in Biology*. Random House, 1988.
- L. Edelstein-Keshet. Simple models for trail-following behavior : Trunk trails versus individual foragers. *Journal of Mathematical Biology*, 32 :303–328, 1994.
- B. Ermentrout, J. Campbell, et G.F. Oster. A model for shell patterns based on neural activity. *Veliger*, 28(4) :369–388, 1986.
- V. Fourcassié, C. Brédard, K. Volpatti, et G. Theraulaz. Dispersion movements in ants : spatial structuring and density-dependent effects. *Behavioural Processes*, 2003.
- N.R. Franks, N. Gomez, S. Goss, et J.L. Deneubourg. The blind leading the blind in army ant raid patterns : testing a model of self-organization (hymenoptera : Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 4 :583– 607, 1991.
- N.R. Franks et L.W. Partridge. Lanchester battles and the evolution of combat in ants. *Animal Behavior*, 1(45) :197–199, 1993.
- N.R. Franks. Teams in social insects : group retrieval of prey by army ants (*Ectiton Burchelli* hymenoptera : Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(18) :425–429, 1986.
- C. Gaspar. Les fourmis de la famenne. iv. une étude éthologique. *Bull. Inst. R. Soc. Nat. Belg.*, 47 :1–23, 1971.
- A. Gierer et H. Meinhardt. A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*, 12(1) :30–39, 1972.
- D.T. Gillespie. *Markov processes*. Academic Press, 1992.
- P. Glansdorff et I. Prigogine. *Thermodynamics of Structure, Stability, and Fluctuations*. Wiley, London, 1971.
- A. Goldbeter. *Biochemical Oscillations and Cellular Rhythms*. Cambridge University Press., 1997.

- D.M. Gordon, R.E. Paul, et K. Thorpe. What is the function of encounter patterns in ant colonies ? *Animal Behaviour*, 45 :1083–1100, 1993.
- D.M. Gordon. Dependence of necrophoric response to oleic acid on social context in the ant *Pogonomyrmex badius*. *Journal of Chemical Ecology*, 9 :105–111, 1983.
- D.M. Gordon. The expandable network of ant exploration. *Animal Behaviour*, 1995.
- D.M. Gordon. The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380 :121–124, 1996.
- S. Goss et J.L. Deneubourg. The self-organising clock pattern of *Messor pergandei*. *Social Insects*, 36 :339–346, 1989.
- Gray et Scott. *Chemical Oscillations and Instabilities : Nonlinear Chemical Kinetics*. Oxford University Press, 1989.
- S. Gueron, S.A. Levin, et D.I. Rubinstein. The dynamics of herds : From individuals to aggregation. *Journal of Theoretical Biology*, 182 :85–98, 1996.
- S. Gueron et S.A. Levin. Self organization of front patterns in large wildebeest herds. *Journal of Theoretical Biology*, 165 :541–552, 1994.
- M. Hahn et U. Maschwitz. Foraging strategies and recruitment behaviour in the european harvester ant *Messor rufitarsis*. *Oecologia*, 68 :45–51, 1985.
- W. Hangartner. Spezifität und inaktivierung des spurpheromons von *Lasius fuliginosus* latr. und orientierung der arbeiterinnen im duftfeld. *Z. Vgl. Physiol.*, 57 :103–136, 1967.
- C.P. Haskins et E.F. Haskins. Notes on necrophoric behavior in the archaic ant *Myrmecia vindex* (formicidae : Myrmicinae). *Psyche*, 81 :258–267, 1974.
- D. Helbing, J. Keltsch, et P. Molnár. Modelling the evolution of human trail systems. *Nature*, 388 :47–50, 1997.
- A. Heredia. *Polyéthisme et réponse collective lors de la récolte de graines et la défense du territoire chez la fourmi moissonneuse polymorphe Messor barbarus (Hymenoptera : formicidae)*. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles, 2002.
- W.R. Howard, D.F. & Tschinkel. Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Behaviour*, 56 :157–180, 1976.
- J.H. Hunt. *Foraging and morphology in ants : The role of vertebrate predators as agents of natural selection*. Social Insects in the Tropics, volume 2. Presses de l'Université Paris XIII, Paris, France, 1983.
- B. Hölldobler et C.J. Lumdseen. Territorial strategies in ants. *Science*, 210 :732–739, 1980.

- B. Hölldobler et E. O. Wilson. *The ants*. Springer Verlag, 1991.
- R. Jeanson, C. Rivault, J.L. Deneubourg, et G. Theraulaz. Dynamique d'agrégation chez *Blattella germanica* (l). In *Actes des colloques. Insectes Sociaux*, volume 14, pages 57–60, 2001.
- E.F. Keller et L.A. Segel. Travelling bands of chemotactic bacteria : a theoretical analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 30 :235–248, 1971.
- Painter K.J., P.K. Maini, et H.G. Othmer. Stripe formation in juvenile pomacanthus explained by a generalized turing mechanism with chemotaxis. *Proceedings of the National Academy of Science 1999*, 96(10) :5549–5554, 1999.
- A. Kondo et R. Asai. A reaction-diffusion wave on the skin of the marine angelfish pomacanthus. *Nature*, 376 :765–768, 1995.
- J. Krause et G.D. Ruxton. *Living in group*. Oxford University Press, 2002.
- J. Lauzeral, J. Halloy, et A. Goldbeter. Desynchronization of cells on the developmental path triggers the formation of spiral waves of camp during dictyostelium aggragation. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 94 :9153–9158, 1997.
- R. Lefever et O. Lejeune. On the origin of tiger bush. *Bulletin of Mathematecial Biology*, 59 :263–294, 1997.
- O. Leimar et A.H. Axen. Strategic behaviour in an interspecific mutualism : interaction between lycaenid larvae and ants. *Animal Behaviour*, 46 :1172–1182, 1993.
- A. Lenoir. Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmis *Lasius niger* (l). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 113 :79–314, 1979.
- C. Lioni, A. and Sauwens, G. Theraulaz, et J.L. Deneubourg. Chain formation in *Oecophylla longinoda*. *Journal of Insect Behavior*, 14 :679–696, 2001.
- A.C. Mailleux. *Les règles de comportements à l'origine des stratégies alimentaires chez Lasius niger*. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles, 2002.
- P. Manneville. *Dissipative Structures and Weak Turbulence*. Academic, San Diego, 1990.
- H. Meinhardt. *Models of Biological Pattern Formation*. Academic Press, 1982.
- H. Meinhardt. *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*. Springer-Verlag, 1995.
- J. Millor, M. Pham-Delegue, J.L. Deneubourg, et S. Camazine. Self-organized defensive behavior in honeybees. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 96(150) :12611–12615, 1999.
- J.D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer Verlag, 1990.

- C. Nathan. Rôle de l'exploration et du substrat dans l'organisation du réseau de pistes chez *Lasius niger*. Master's thesis, Université Libre de Bruxelles, 1997.
- S.C. Nicolis, D. Demolin, A. Soquet, et J.L Deneubourg. Auto organisation induite par des fluctuations dans les systèmes phonologiques. In *Acte des XIIIèmes Journées sur la Parole*, Aussoy, France, 2000.
- S.C. Nicolis, C. Detrain, D. Demolin, et J.L. Deneubourg. Optimality in collective choices : a stochastic approach. *Bulletin of Mathematical Biology*, 65(5) :795–808, 2003.
- S.C. Nicolis et J.L. Deneubourg. Emerging patterns and food recruitments in ants : an analytical study. *Journal of Theoretical Biology*, 198 :575–592, 1999.
- G. Nicolis et I. Prigogine. *Self-organization in Non-Equilibrium Systems*. John Wiley, 1977.
- G. Nicolis. *Introduction to non-linear science*. Cambridge University Press., 1995.
- H.F. Nijhout. A comprehensive model for color pattern formation in butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 239 :81–113, 1990.
- G.F. Oster et E.O. Wilson. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, 1978.
- G.F. Oster. Lateral inhibition models of developmental processes. *Mathematical Biosciences*, 90(1-2) :265–286, 1988.
- R.E. Page et J. Erber. Levels of behavioral organization and the evolution of division of labor. *Naturwissenschaften*, 89 :91–106, 2002.
- J.K. Parrish et W.M. Hamner. *Animal Groups in Three Dimensions*. Cambridge University Press, 1997.
- J.M. Pasteels, J.L. Deneubourg, et S. Goss. *Self-organisation mechanisms in ant societies (I) : the example of food recruitment. From individual characteristics to collective organisation in social insects*. In : J. M. Pasteels and J. L. Deneubourg (eds), 1987.
- N.E. Pierce, R.L. Kitching, R.C. Buckley, et K. F. Taylor, M.F. J. and Benbow. The costs and benefits of cooperation between the australian lycaneid butterfly *Jalmenus evagoras* and its attendant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21 :237–248, 1987.
- Ph. Rasse. *Etude sur la régulation de la taille et sur la régulation du nid souterrain de la fourmi Lasius niger*. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles, 1999.
- J.F.A. Robson et S.K. Tranillo. Trail and territorial communication in social insects. *The Chemical Ecology of Insects*, II, 1995.

- T.D. Seeley, S. Camazine, et J. Sneyd. Collective decision making in honey bees : how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28 :277–290, 1991.
- T.D. Seeley. *The wisdom of the hive*. Harvard University Press, 1995.
- L.A. Segel et J.L. Jackson. Dissipative structure : an explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology*, 37(3) :545–559, 1972.
- V. Skarka, J.L. Deneubourg, et M.R. Belic. Mathematical model of building behavior of *Apis mellifera*. *Journal of Theoretical Biology*, 147 :1–16, 1990.
- J.H. Sudd. Communication and recruitment in *Monomorium pharaonis*. *Animal Behavior*, 5 :104–109, 1957.
- N.V. Swindale. A model for the formation of ocular dominance stripes. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 208(1171) :243–264, 1980.
- G. Theraulaz, E. Bonabeau, S.C. Nicolis, R.V. Sol, V. Fourcassié, S. Blanco, R. Fournier, J.L. Joly, P. Fernàndez, A. Grimal, P. Dalle, et J.L. Deneubourg. Pattern formation by turing instabilities in experimental ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99(15) :9645–9649, 2002.
- A. Turing. On the chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 237 :37–72, 1952.
- J.S. Turner. *The Extended Organism. The Physiology of Animal-Built Structures*. Harvard University Press, 2000.
- R.K. Vandermeer, M.D. Breed, M. Winston, et K.E. Espeli. *Pheromone Communication in Social Insects*. Westview Press, 1998.
- H.L. Vasconcelos. Foraging activity of an amazonian leaf-cutting ant : responses to changes in the availability of woody plants and to previous plant damage. *Oecologia*, 112 :370–378, 1997.
- J.C. Verhaege et J.L. Deneubourg. Experimental study and modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (hym. form.). *Insectes Sociaux*, 303 :47–360, 1983.
- T. Vicsek. *Fluctuations and Scaling in Biology*. Oxford University Press, 2001.
- E.O. Wilson. Chemical communication among workers of the fire-ant solenopsis saevissima (fr. smith). 1. the organization of mass foraging. 2. an information analysis of the odour trail. 3. the experimental induction of social response. *Animal Behavior*, 10 :134–164, 1962.
- E.O. Wilson. *The insect societies*. Harvard University Press, 1971.