

*Insectes Sociaux, Paris.*  
1977, Tome 24, n° 2, pp. 117-130.

**APPLICATION DE L'ORDRE PAR FLUCTUATIONS  
A LA DESCRIPTION DE CERTAINES ÉTAPES  
DE LA CONSTRUCTION DU NID CHEZ LES TERMITES**

Par J. L. DENEUBOURG (\*)  
*Université Libre de Bruxelles (\*\*),  
Faculté des Sciences, Bruxelles, Belgique.*

Reçu le 20 décembre 1975.

Accepté le 12 mai 1976.

**RÉSUMÉ**

Nous proposons une méthode mathématique basée sur les équations différentielles non linéaires et le concept d'ordre par fluctuations, visant à la simulation du comportement collectif des sociétés d'insectes. L'exemple traité, les premières phases de la construction du nid chez les termites, montre l'intérêt qu'une telle formulation présente. Les points essentiels que nous retiendrons sont :

1° Connaissant les mécanismes d'interaction entre les éléments du système ou moyennant une série d'hypothèses sur ceux-ci, il est possible de formuler un système d'équations différentielles dont l'étude va nous donner une image du comportement collectif du groupe.

2° Outre les innovations introduites dans le système, les fluctuations de ses éléments (concentrations d'individus, d'odeurs, de matériaux...) constituent un des moteurs essentiels de la structuration des systèmes. Ce point semble être en parfait accord avec les observations expérimentales, qui montrent le rôle que jouent les éléments fluctuants d'une colonie.

**SUMMARY**

**Application to the order by fluctuations  
to the description of some stages in the building of Termites' nest.**

We propose a mathematical method based on non linear differential equations and the concept of order by fluctuations, with the aim of simulating the collective behavior of insect societies. The example studied the first stages in the building of termites' nest show the importance of such a formulation. The essential points are :

1° Knowing the interactions mechanism between the different elements of the system or by making a series of hypotheses it is possible to formulate a system of differential equations the study of which gives an image of the collective behaviour of the group.

(\*) Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique.

(\*\*) Adresse postale : Campus Plaine U.L.B., Service de Chimie-Physique II, Code postal n° 231, boulevard du Triomphe, B-1050 Bruxelles.

2° The innovations and fluctuations of the elements of the system (concentrations of individuals, odor, nest's elements, etc.) constitute an essential element of the structuration of such systems which seems to be in perfect agreement with the experimental observations showing the role of fluctuating elements of a colony.

## INTRODUCTION

Les systèmes physicochimiques peuvent présenter deux types de comportements très distincts. Ils peuvent évoluer dans un premier domaine qui est celui de l'état d'équilibre et des états stationnaires, présentant le même comportement qualitatif. Ce domaine est celui du désordre. Rappelons qu'un état d'équilibre est un état stationnaire qui une fois atteint n'a plus aucun échange avec le monde extérieur. Le second domaine est celui où les systèmes évoluent vers la structuration, par exemple, en passant d'une distribution homogène à une inhomogène. On a pu préciser les conditions nécessaires pour la formation et le maintien d'une structure organisée au sein du système initialement homogène (Glansdorff et Prigogine, 1971). Ces conditions sont que le système doit être soumis à un flux de matière et (ou) d'énergie du monde extérieur et présenter des cinétiques non linéaires.

Ces conditions sont nécessaires mais non suffisantes. Les structures peuvent être atteintes seulement à partir d'une distance critique de l'état d'équilibre thermodynamique, distance que peut franchir le système si les conditions imposées sont adéquates (flux importants). L'état stationnaire qui constituait une extrapolation continue de l'état d'équilibre devient alors instable et le système évolue vers un nouvel état ayant un caractère qualitativement différent de l'équilibre. Le terme de *structures dissipatives* a été proposé pour exprimer le fait que pour maintenir ces configurations organisées, il est nécessaire de dépasser un seuil minimum de dissipation. Sous ce rapport, les structures dissipatives se différencient des structures d'équilibre, tels les cristaux. En effet, la formation de ces dernières nécessite un flux d'énergie. Cependant, ces structures une fois formées peuvent se maintenir indéfiniment en l'absence de contraintes de non-équilibre agissant du monde extérieur.

L'étude de systèmes modèles en physicochimie et en biochimie a permis d'aboutir à un classement de ces structures suivant leur comportement spatio-temporel :

### 1. *Etats multistationnaires.*

Les systèmes ayant ce comportement peuvent présenter plusieurs états de régimes distincts, pour des valeurs de paramètres caractérisant le système identiques. Plusieurs exemples de ce type sont décrits dans GLANSDORFF et PRIGOGINE (1971). Le choix de tel ou tel état de régime étant imposé par la manière dont le système a atteint cet état.

## 2. Oscillations temporelles.

Le système présente un comportement périodique. Les concentrations des différents composants oscillent au cours du temps. Le mécanisme glycolytique engendre de telles oscillations (GOLDBETER et LEFEVER, 1972).

## 3. Structures stationnaires inhomogènes.

Les différents composants du système se distribuent de manière inhomogène dans l'espace. L'agrégation des amibes sociales (KELLER et SEGEL, 1970) ou certains aspects de la morphogenèse sont des phénomènes de ce type (BABLOYANTZ et HIERNAUX, 1975).

## 4. Ondes de propagation.

Des ondes de concentration se propagent dans le système. La propagation de l'influx nerveux est une illustration type.

Les exemples biochimiques signalés illustrent la diversité des problèmes auxquels le concept de structure dissipative peut être appliqué.

Après avoir défini les conditions de structuration, précisons les mécanismes de formation de ces structures. C'est là qu'intervient une notion extrêmement importante : celle de fluctuation. Un système macroscopique présente une composition moyenne. Cependant au cours du temps, il ne reste pas sur cette valeur moyenne, mais évolue autour de celle-ci. Les écarts à cette valeur moyenne, les fluctuations, jouent un rôle fondamental dans la genèse des structures dissipatives. Dans le cas de système se trouvant sur un état stationnaire stable, les fluctuations régressent toujours, le système est toujours aux environs de sa valeur moyenne qui reste inchangée au cours du temps. Dans le cas d'un système se trouvant sur un état stationnaire instable, les fluctuations ne vont plus régresser, mais vont s'amplifier. Le système s'éloignera de plus en plus de son état initial pour atteindre un nouvel état structuré.

Le but de notre travail est d'analyser des modèles mathématiques traduisant divers aspects du comportement des insectes sociaux, à la lumière des concepts de structures dissipatives et d'ordre par fluctuations. Voyons dans ce cas que deviennent les conditions de structuration.

La première condition, flux de matière et (ou) d'énergie, est toujours remplie dans les sociétés. La seconde condition, existence de mécanismes d'interaction entre les différents éléments du système, semble encore plus évidente : la vie sociale implique des communications entre les individus, c'est-à-dire des interactions. Celles-ci constituent, du point de vue mathématique, des termes cinétiques non linéaires. Les méthodes employées permettent notamment de déterminer l'influence des différents paramètres et les mécanismes minimaux pour obtenir une structure, c'est-à-dire un comportement coordonné. Ce sont ces différents points que nous discuterons dans les paragraphes suivants.

On peut classer les différents composants des modèles étudiés, en trois

groupes : les insectes répartis en castes ou suivant leur activité; les objets de travaux (matériaux de construction, proies...) et enfin les moyens de communications.

Théoriquement, un grand nombre de processus physiques sont employés comme support de l'information au sein du règne animal (WYNNE-EDWARDS, 1962) :

- vibrations mécaniques (son dans l'air, vibration du sol);
- ondes électromagnétiques (de l'U.V. à l'I.R.);
- toucher;
- substances chimiques propagées par diffusion, par convection, par échange direct; ce sont ces dernières qui paraissent être surtout utilisées par les insectes sociaux pour l'échange d'information.

Connaissant la manière dont interagissent les composants ou en établissant des hypothèses sur ces interactions, nous pouvons écrire les équations d'évolution du système de manière à vérifier si une structure apparaît, correspondant au comportement collectif observé. Le modèle permet de tester la validité des hypothèses ou de proposer un mécanisme possible conduisant à une tâche coordonnée, susceptible d'être vérifié expérimentalement.

Avec l'exemple traité ici, nous portons notre intérêt sur l'organisation spatio-temporelle. Le modèle étudié est celui des premières étapes de la construction du nid chez les termites.

### I. — CONSTRUCTION DU NID

Le modèle développé est basé sur les observations de GRASSÉ et les hypothèses que celui-ci a été amené à formuler. Notre but n'est pas de discuter la validité biologique de ces hypothèses, mais de montrer mathématiquement que celles-ci sont suffisantes pour permettre au système de se structurer.

L'aspect phénoménologique des observations et l'absence de mesures, nous obligent à rester sur le plan d'une modélisation qualitative.

Les conditions nécessaires de structuration que nous avons décrites dans le paragraphe précédent sont remplies lors de la construction du nid. D'une part, il existe des mécanismes d'interaction entre les insectes et (ou) entre les insectes et le matériel de construction, d'autre part, il existe des flux de matières au sein du système.

Il apparaîtra en conclusion que le nid que les insectes construisent est le résultat d'un comportement coordonné assimilable à une structure dissipative apparaissant spontanément dans le système.

### A. — Données expérimentales.

GRASSÉ (1939, 1959) a étudié les différentes étapes de la reconstruction du nid chez les termites et il s'agit là sans doute d'une des premières observations de l'ordre par fluctuations. Ses études l'ont conduit à formuler la théorie de la

stigmergie qui explicite l'interaction animal-travail. Rappelons brièvement ses observations.

Les insectes dans les expériences sont disposés dans une boîte de Pétri et ont à leur disposition une quantité de terre. Les termites en prennent de petites portions qu'ils vont déposer çà et là.

La première étape consiste en la construction de lames et de piliers. Dans la suite, des arches sont lancées entre ces structures. Dans les étapes qui suivent, les vides laissés sont comblés pour former des chambres. La première étape, c'est à elle que se limite le modèle, a été décomposée par GRASSÉ en deux phases qu'il a nommées respectivement la phase d'incoordination et de coordination. La phase d'incoordination est caractérisée par l'absence de corrélations entre les dépôts et se prolonge tant que l'un de ceux-ci n'a pas atteint une taille critique pour polariser l'activité des ouvrières. A partir du moment où cette condition est remplie, un pilier ou une lame, suivant la forme initiale du dépôt, est élevé. Si deux piliers sont proches, un arc va les relier, si la structure est isolée, la construction s'arrête à une hauteur critique. La stimulation des ouvriers par leurs travaux et le déclenchement de réponses spécifiques a reçu le nom de stigmergie.

Sous un aspect plus quantitatif, GRASSÉ signale que des groupes d'insectes trop peu nombreux n'arrivent pas à élaborer une structure. Nous allons voir au cours de l'analyse du modèle que nous retrouvons un certain nombre de ces résultats expérimentaux.

## B. — Description du modèle.

Le point de départ est basé sur la remarque que l'existence d'un dépôt stimule les insectes à y accumuler d'avantage de matériaux. Ceci constitue donc un mécanisme autocatalytique. Les hypothèses que nous formulerons explicitent l'interaction entre les dépôts et les insectes.

Une fois formulées ces différentes hypothèses, nous pourrions écrire le système d'équations différentielles représentant l'évolution des variables du modèle en chaque point de l'espace. Décrivons ces hypothèses.

a.1) Le matériel constitutif de la termitière, par la manipulation par les insectes, acquiert une odeur. Nous représenterons par  $P(r, t)$  la quantité de ce matériel de construction odorant en  $r$  au temps  $t$ . La substance odorante peut se dissocier de son support solide, soit  $H(r, t)$  la concentration de celle-ci libre en  $r$  au temps  $t$ , et laisser le matériel de construction non odorant.

a.2)  $H$  peut diffuser librement dans le milieu et créer un gradient de concentrations et subir une décomposition ou quitter le milieu réactionnel.

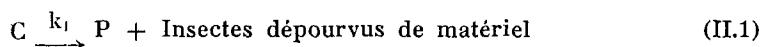
b) Nous supposons que le nombre d'insectes « actifs », c'est-à-dire ceux porteurs de matériel, est petit vis-à-vis du nombre total d'individus d'une part, et d'autre part que la quantité de terre à la disposition des insectes est grande. Grâce à cette hypothèse, nous pouvons postuler qu'il existe un flux constant d'individus actifs  $\Phi$  dans ce système, soit  $C(r, t)$  leur densité.

c) Les insectes porteurs réagissent positivement au gradient d'odeur et remontent celui-ci vers les points de plus haute concentration. Ce terme d'orientation est en compétition avec un terme de déplacement aléatoire.

d) Le dépôt de matériel en un point de l'espace est proportionnel au nombre d'insectes actifs en ce point. Nous supposons qu'il n'existe pas une interaction directe entre le dépôt et les insectes. Hypothèse qui n'est évidemment qu'une simplification.

Recherchons la forme des équations différentielles décrivant l'évolution de P, C et H (1).

Considérons l'expression donnant l'évolution de P. L'hypothèse (d) peut s'écrire :



où  $k_1$  est une constante.

L'hypothèse (a.1) nous donne le terme de perte de P. La forme la plus simple étant de considérer un mécanisme linéaire en P.



A partir de (II.1) et (II.2), nous pouvons écrire l'équation d'évolution de P en un point de l'espace

$$\frac{\partial P}{\partial t} = k_1 C - k_2 P \quad (\text{II.3.a})$$

Le signe  $\frac{\partial}{\partial t}$  (dérivée partielle) est utilisé pour montrer qu'il s'agit de variations au cours du temps, en un point de l'espace.

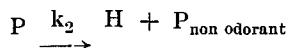
Considérons maintenant l'équation d'évolution de H.

$$\frac{\partial H}{\partial t} = k_2 P - k_4 H + D_H \frac{\partial^2 H}{\partial r^2} \quad (\text{II.3.b})$$

$D_H$  est le coefficient de diffusion caractéristique de la substance odorante.

Trois termes interviennent (hypothèse a) :

— d'une part, un terme de production à partir de P, qui est identique au terme de destruction de P (II.2) au signe près



— d'autre part, un terme de perte de H (décomposition et sortie du milieu) que nous considérons proportionnel à la concentration H



(1) Etant acquis que P, C et H sont fonction de r et t nous n'écrirons plus dans la suite P(r, t), C(r, t), H(r, t), mais simplement P, C, H.

— et, enfin, le terme de déplacement de H dans le milieu. La loi de diffusion de Fick décrit de manière correcte la propagation de l'odeur dans le milieu : la variation de la concentration de H liée à la diffusion, en un point de l'espace est proportionnelle à la dérivée seconde par rapport à l'espace de H

$$\left(\frac{\partial H}{\partial t}\right)_{\text{Diffusion}} = \frac{\partial^2 H}{\partial r^2} \quad (\text{II.5})$$

Considérons enfin l'évolution de C. Celle-ci contient d'une part le terme de flux de C dans le système :  $\Phi$ , d'autre part le terme de dépôt identique au signe près à (II.1) (hypothèses *d* et *c*).

A ces termes nous devons ajouter les variations dues au déplacement de C. Celui-ci est donné par deux termes : la partie aléatoire que nous exprimons par la loi de Fick (1) et un terme de déplacement orienté vers les sources d'odeur (hypothèse *b*). Nous exprimerons ce dernier à l'aide des hypothèses suivantes : la quantité d'insectes qui se déplacent dans le gradient est : *a*) proportionnelle à la densité locale d'insectes; *b*) proportionnelle au gradient d'odeur :  $\frac{\partial H}{\partial r}$ .

Pour tenir compte d'un seuil de détection, il faudrait que le terme de déplacement orienté s'annule pour une valeur de  $\frac{\partial H}{\partial r}$  inférieure à une valeur critique. Nous négligeons l'existence de ce seuil et écrivons pour le terme de déplacement orienté :

$$\gamma \frac{\partial}{\partial r} \left( C \frac{\partial H}{\partial r} \right); \gamma < 0$$

où  $\gamma$  est le « coefficient chimiotactique ».

L'équation d'évolution de C en un point de l'espace s'écrira :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \Phi - k_1 C + D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + \gamma \frac{\partial}{\partial r} \left( C \frac{\partial H}{\partial r} \right) \quad (\text{II.3.c})$$

### C. — Analyse du modèle.

Le système d'équation (II.3) admet une solution stationnaire homogène que nous appellerons S1 caractérisée par

$$\frac{\partial H}{\partial t} = \frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\partial C}{\partial t} = 0 \quad (\text{condition de stationnarité}) \quad (\text{II.6})$$

et

$$\frac{\partial C}{\partial r} = \frac{\partial H}{\partial r} = \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} = 0 \quad (\text{condition d'homogénéité}) \quad (\text{II.7})$$

et dont les valeurs sont

$$\begin{aligned} C_{S1} &= \Phi/k_1 \\ H_{S1} &= \Phi/k_4 \\ P_{S1} &= \Phi/k_2 \end{aligned} \quad (\text{II.8})$$

(1) Cette dernière est l'expression moyenne d'une promenade aléatoire.

Si nous perturbons l'état S1, mathématiquement cela consiste à étudier le système (II.3) pour des petites variations autour de l'état S1. Nous reproduisons ainsi les fluctuations de densité qui se produisent dans le système (voir p. 123). Deux situations peuvent se présenter. Soit, le système retourne vers l'état S1. Dans ce cas l'état stationnaire homogène est stable et toute structuration est impossible. Ceci correspond au maintien infini de la phase d'incoordination. D'autre part, si ces perturbations s'amplifient, le système s'éloigne de plus en plus de S1 et va évoluer vers un état stationnaire inhomogène. Cette structure se présente comme une distribution de pics de P, C, H à intervalle régulier qui correspond aux dépôts de matériel. Nous obtenons ainsi une compartimentation dans notre système.

A la figure 1 est représenté la distribution de P en fonction de l'espace (système unidimensionnel ayant la forme d'un anneau, longueur et variables exprimées en unité arbitraire). Cette structure a été obtenue en perturbant l'état stationnaire (II.8).

Le comportement du système, soit rester inorganisé, soit évoluer vers un état structuré, est déterminé par la valeur des différents paramètres du modèle.

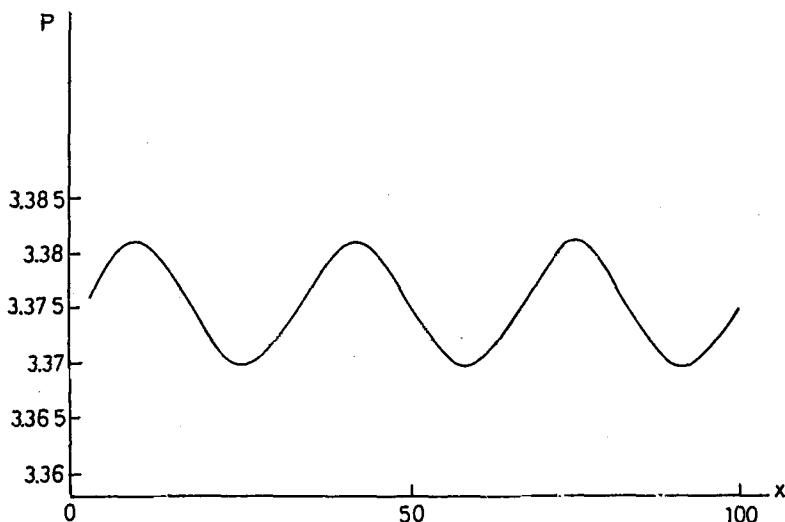


FIG. 1.

— Valeur des paramètres :

$$\Phi = 3; k_1 = k_2 = k_3 = k_4 = 0.8888;$$

$$D = 0.01; D_H = 6.25 \cdot 10^{-4}; \gamma = -0.4629 \cdot 10^{-2}.$$

Conditions aux bords périodiques (anneau).

— Values of parameters :

$$T = 3; k_1 = k_2 = k_3 = k_4 = 0.8888;$$

$$D = 0.01; D_H = 6.25 \cdot 10^{-4}; \gamma = -0.4629 \cdot 10^{-2}.$$

Periodic boundary conditions (ring).

**D. — Conditions de structuration  
en relation avec la valeur des paramètres.**

On peut montrer qu'il existe une valeur critique de  $\gamma$  :  $\gamma_C$  telle que si  $|\gamma| < |\gamma_C|$  le système ne peut se structurer et reste toujours à l'état homogène. La valeur de  $|\gamma_C|$  est d'autant plus grande, c'est-à-dire que la structuration sera difficile, si le nombre d'insectes est petit.  $|\gamma_C|$  étant de l'ordre de

$$|\gamma_C| \simeq \frac{1}{C_{S1}} \simeq \frac{k_1}{\Phi}$$

Ce premier résultat rejoint l'observation de GRASSÉ, signalée au point (II.A) où il montre qu'un nombre minimal d'insectes est nécessaire pour réaliser une construction.

Les termes de diffusion  $D$  et  $D_H$ , qui sont les termes de désordre, impose aussi un  $|\gamma_C|$  grand.

Enfin, les termes de dégradation de l'odeur ( $k_d$ ) et de dépôt ( $k_1$ ) grands défavorisent l'ordre en augmentant  $|\gamma_C|$ , point que l'on peut comprendre intuitivement.

**F. — Relation entre régularité de la structure  
et les paramètres du modèle.**

La structure occupe tout le système. La distance entre chaque pic de densité et ses voisins est constante, et est liée aux paramètres du modèle.

Soit  $L$ , la longueur du système (dans le cas d'un système unidimensionnel). Il existe une relation entre cette longueur et le nombre de pics de densité. Celui-ci subit des variations discrètes lorsque cette dernière atteint des valeurs critiques. Si  $L < L_1$ , toute structure est exclue, pour  $L_1 < L < L_2$ , un pic est possible, pour  $L_2 < L < L_3$ , deux pics sont possibles, etc.

Considérons tous les paramètres fixes et uniquement les variations de  $\gamma$ . Pour  $\gamma \simeq \gamma_C$ , on peut montrer que pour une longueur donnée, il existe une seule solution, c'est-à-dire un nombre de pics déterminés. Si nous considérons des  $|\gamma| > |\gamma_C|$ , il apparaît ainsi une multiplicité des solutions, ce qui signifie que vis-à-vis de telle ou telle perturbation, le système choisira telle solution, telle structure, ce qui confère une plasticité au système. Un résultat intéressant est que la notion de « mesure de distance » entre deux piliers n'est pas nécessaire pour les insectes. La régularité apparaît spontanément dans le système, sans que les insectes en « prennent conscience ». Cette régularité étant déterminée par la valeur des paramètres.

**I. — REMARQUES ET CONCLUSIONS**

L'examen d'une termitière ne montre pas, sauf dans certains cas, une régularité comparable à celle du modèle. Une description stochastique, où l'on utilise la probabilité d'avoir telle densité de matériaux, d'insectes ou de phéromones au

point  $r$  au temps  $t$ , correspondrait mieux à la réalité qu'une description en termes de valeurs moyennes.

En superposant un bruit aux équations (II.3), c'est-à-dire ajouter au comportement déterministe des trois variables, des variations aléatoires continues, nous pourrions obtenir une image plus proche de la réalité.

De telles équations tiendraient compte non seulement de l'action déstabilisante des fluctuations, mais également des écarts spontanés se produisant autour des états stables.

Il est possible que l'ordre dans une termitière soit un ordre à courte portée, ne s'étendant plus à l'ensemble du système. Dans ce cas, la probabilité de trouver un pilier à une distance  $l$  égale à la longueur d'onde ou à un de ses multiples, d'un autre pilier n'est plus égale à 1, mais diminue avec l'écart.

Le modèle n'est applicable que dans un système homogène, ce qui correspond certainement à une situation exceptionnelle résultant des conditions d'expériences, le plus souvent la construction se produit lors de contraintes inhomogènes. Déjà, dans les expériences de GRASSÉ, la reine est un terme d'inhomogénéité. A ce niveau, nous voulons signaler deux points, d'une part, les expériences faites en milieu inhomogène, d'autre part, les simulations à l'ordinateur ou les études théoriques faites dans des systèmes inhomogènes.

HOWSE (1966 *a* et *b*) et STUART (1967) ont montré que la construction était induite par des inhomogénéités du milieu où la construction se produit et que, d'autre part, le dépôt d'un phéromone de piste accompagne la construction. Il est possible d'élaborer un modèle basé sur ces observations, qui peut s'organiser spatialement. Dans PRIGOGINE (1975), il est décrit la structuration des pistes d'exploration sur une aire de récolte (par exemple, dans le cas d'un raid d'Eciton). Un modèle semblable peut être utilisé dans la construction.

HERSCHKOWITZ-KAUFMAN et NICOLIS (1972) ont montré l'existence de structures localisées dans l'espace : le système est ordonné localement de manière comparable à la structure décrite ici, mais en dehors d'un domaine reste inorganisé. De telles structures se produisent lorsque des contraintes inhomogènes mais non dissymétriques sont imposées.

ORTOLEVA et ROSS (1974) étudièrent des systèmes à contraintes inhomogènes asymétriques et ont pu montrer que le système pouvait s'organiser également localement.

Dans le domaine des simulations comportementales, HAMONNO et CHAUVIN (1972) ont analysé les conditions de construction du dôme de brindilles chez *Formica* en imposant une contrainte inhomogène au système. Ils ont pu préciser un certain nombre de relations entre la forme du dôme et la valeur des paramètres du modèle.

Nous voyons que la modélisation d'un phénomène complexe comme la construction de la termitière est réalisable. Malgré le nombre de simplifications, des prédictions sont possibles.

Des analyses statistiques étudiant les corrélations entre les coordonnées des lames et piliers, ou encore les corrélations entre dimensions du système et lon-

gueur d'onde permettraient d'apporter des informations sur la nature des instabilités et de la structure. Les expériences de GRASSÉ pourraient être réalisées sous un aspect plus quantitatif et déterminer les relations entre densité d'insectes, d'odeur... et les propriétés des structures en résultant. Le rôle des fluctuations doit pouvoir être étudié par l'introduction de leurres.

DARCHEN (1959) a étudié la construction des rayons dans une ruche. Il a pu mettre en évidence dans les premières étapes un mécanisme de nature stigmergique et l'existence de fluctuations qui seront amplifiées pour former la structure. De plus, DARCHEN signale l'existence de nombres critiques d'abeilles pour la réalisation de la construction, comme l'avait observé GRASSÉ dans le cas des termites.

Nous retrouvons dans le comportement constructeur de différentes espèces des propriétés qui caractérisent l'ordre par fluctuations.

L'approche que nous proposons ici n'apporte donc pas seulement un langage neuf, mais permet une formulation mathématique de ces différents phénomènes. L'ordre par fluctuations est probablement un mécanisme fréquent d'organisation dans les sociétés animales, c'est pourquoi de nouvelles applications de la méthode proposée ci-dessus sont envisagées, notamment au niveau de l'organisation de la division du travail (J. L. DENEUBOURG et P. M. ALLEN), ou des comportements collectifs (J. L. DENEUBOURG et J. PASTEELS).

## APPENDICE 1

Soit le système d'équations (II.1 à 3) exprimé à une dimension :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \Phi - k_1 C + D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \gamma \frac{\partial}{\partial x} \left( C \frac{\partial H}{\partial x} \right) \quad (\text{A.1.a})$$

$$\frac{\partial H}{\partial t} = k_2 P - k_4 H + D_H \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} \quad (\text{A.1.b})$$

$$\frac{\partial P}{\partial \gamma} = k_1 C - k_2 P \quad (\text{A.1.c})$$

Il présente un état stationnaire homogène (II.8) caractérisé par :

$$\begin{aligned} C_{s1} &= \Phi/k_1 \\ H_{s1} &= \Phi/k_4 \\ P_{s1} &= \Phi/k_2 \end{aligned}$$

(voir conditions II.6 et II.7).

Nous substituons dans (A.1) :

$$\begin{aligned} C &\text{ par } C_s + \delta C \\ H &\text{ par } H_s + \delta H \\ P &\text{ par } P_s + \delta P \end{aligned}$$

$\delta C$ ,  $\delta H$ ,  $\delta P$  constituent la perturbation initiale. En négligeant les termes  $\delta C^2$ ,  $\delta P^2$ , ... et en substituant

$$\delta C \text{ par } \tilde{x} e^{\omega t} e^{ikx}$$

$$\delta H \text{ par } \tilde{n} e^{\omega t} e^{ikx}$$

$$\delta P \text{ par } \tilde{p} e^{\omega t} e^{ikx}$$

Nous obtenons un système d'équations linéarisées :

$$\omega \delta C = (-k_1 - Dk^2) \delta C - \gamma k^2 C_{S1} \delta H \quad (\text{A.2.a})$$

$$\omega \delta H = k_2 \delta P + \delta H (-k_4 - D_H k^2) \quad (\text{A.2.b})$$

$$\omega \delta P = k_1 \delta C - k_2 \delta P \quad (\text{A.2.c})$$

Le déterminant séculaire correspondant s'écrit :

$$\begin{vmatrix} \omega + k_1 + Dk^2 & \gamma k^2 C_{S1} & 0 \\ 0 & \omega + k_4 + D_H k^2 & -k_2 \\ -k_1 & 0 & \omega + k_2 \end{vmatrix} = 0 \quad (\text{A.3})$$

Auquel correspond une équation du troisième ordre :

$$\omega^3 + A\omega^2 + B\omega + E = 0$$

La condition pour que la perturbation s'amplifie et conduise à un état inhomogène structuré est  $E = 0$ , c'est-à-dire :

$$D D_H k^4 + k^2 (D_H k_1 + D k_4 + \gamma \Phi) + k_1 k_4 = 0 \quad (\text{A.4})$$

où  $k$  est égal à  $\frac{2\pi n}{L}$ ,  $n$  est un entier qui donne le nombre de pics observés et  $L$  est la longueur du système. (A.4) peut être réécrit sous la forme :

$$\gamma = - \frac{D D_H k^4 + k^2 (D k_4 + D_H k_1) + k_1 k_4}{\Phi k^2} \quad (\text{A.5})$$

qui présente la valeur maximale (minimale en valeur absolue) pour :

$$k_C = \left( \frac{k_1 k_4}{D D_H} \right)^{1/4}$$

et

$$\gamma(k_C) = \gamma_C = - \frac{((k_4 D)^{1/2} + (k_1 D_H)^{1/2})^2}{\Phi}$$

Cette structure est la première du modèle.

## APPENDICE 2

## SIMULATION SUR L'ORDINATEUR

La figure 1 a été obtenue en approximant le système (A.1) par :

$$\frac{dC(I)}{dt} = \Phi - k_1 C(I) + \frac{D}{(\Delta r)^2} (C(I+1) + C(I-1) - 2C(I)) + \frac{\gamma}{(\Delta r)^2} C(I) H(I+1) + H(I-1) - 2H(I) \quad (\text{A.6})$$

$$\frac{dH(I)}{dt} = k_2 P(I) - k_4 H(I) + \frac{D_H}{(\Delta r)^2} (H(I+1) + H(I-1) - 2H(I)) \quad (\text{A.7})$$

$$\frac{dP(I)}{dt} = k_1 C(I) - k_2 P(I) \quad (\text{A.8})$$

$I = 1 \dots 100; \Delta r = 10^{-2}$

Les valeurs numériques des paramètres utilisées pour cette simulation étaient proches de l'état marginal. L'amplitude des structures obtenues est petite et justifie l'approximation de (A.1) par (A.6-A.8). Des amplitudes plus importantes peuvent être obtenues en nous plaçant dans un domaine de paramètres éloignés de l'état marginal.

L'application du critère de convergence de HANSON (1974) basé sur celui de PRIGOGINE et GLANSORFF (1971) a été appliquée par HANSON et HERSCHKOWITZ-KAUFMAN (1975) à des systèmes inhomogènes. Nous l'avons utilisé de manière identique. Ceci nous a donné la précision de la méthode numérique (de l'ordre de  $3 \cdot 10^{-4}$ ). Pendant le temps de simulation (pour la figure 1,  $t = 152$ ), la structure n'a pas présenté de caractère explosif. Notons que, malgré  $\gamma > 0$ , le système d'équations garde son caractère parabolique, tel qu'on peut le voir en appliquant le critère classique de parabolicité.

REMERCIEMENTS. — Nous remercions MM. les Professeurs G. NICOLIÈS, J. PASTEELS et I. PRIGOGINE pour leur aide, leurs encouragements et suggestions, sans lesquels le présent travail n'aurait pu être réalisé. Nous tenons également à remercier le Docteur P. ALLEN pour les discussions que nous avons eues.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN (P. M.), 1975. — Darwinian evolution and a predator prey ecology. *Bull. Math. Biol.*, 37, 1-17.
- BABLOYANTZ (A.) et HIERNAUX (J.), 1975. — Models for cell differentiation and generation of polarity in diffusion governed morphogenetic fields. *Bull. Math. Biol.*, 37, 637-655.
- DARCHEN (R.), 1959. — Les techniques de construction chez *Apis mellifica*. *Thèse sciences*, Paris.
- DENEUBOURG (J. L.) et ALLEN (P. M.), 1976. — *Bull. Acad. Roy. Sc. Belg. Juin* (à paraître).
- DENEUBOURG (J. L.) et PASTEELS (J. J.), 1976 (en préparation).

- GLANSDORFF (P.) et PRIGOGINE (I.), 1971. — Structure, stabilité et fluctuations. *Masson*, édit., Paris.
- GOLDBETER (A.) et LEFEVER (R.), 1972. — Dissipative structures of an allosteric model. Application to the glycolytic oscillations. *Biophys. J.*, 12, 1302-1315.
- GRASSÉ (P. P.), 1939. — La reconstruction du nid et le travail collectif chez les termites supérieurs *J. Psychol. Pathol. gén.*, 370-396. — 1959. La reconstruction du nid et les coordination interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et cubitermes sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation des termites constructeurs. *Ins. Soc.*, 6, 41-83.
- HAMMONO (F. G.) et CHAUVIN (R.), 1972. — Simulation sur ordinateur de la construction du dôme et du ramassage des brindilles chez une fourmi (*Formica polyctena*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 275, sér. D, 1275-1278.
- HANSON (M. P.), 1974. — Spatial structures in dissipative systems. *J. Chem. Phys.*, 60, 3210-3214.
- HERSCHKOWITZ-KAUFMAN (M.), 1975. — Bifurcation analysis of nonlinear reaction-diffusion. II. Steady state solution and comparaison with numerical simulations. *Bull. Math. Biol.*, 37, 589-636.
- HERSCHKOWITZ-KAUFMAN (M.) et NICOLIS (G.), (1972). — Localized spatial structures and non-linear chemical waves in dissipative system. *J. Chem. Phys.*, 56, 1890-1895.
- HOWSE (P. E.), 1966 a. — Air movement and termite behaviour. *Nature*, 210, 5039, 967-968. — 1966 b. — Nest building behaviour of the termite *zootermopsis Nevadensis*. *Comptes rendus du V<sup>e</sup> Congrès de U.I.E.I.S.*, Toulouse, 5-10 juillet 1966, 143-148.
- KELLER (E. F.) et SEGEL (L. I.), 1970 — Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. *J. Theoret. Biol.*, 26, 399-415.
- PRIGOGINE (I.), 1974. — Ordre par fluctuations et le système social. Colloque interdisciplinaire du Collège de France, décembre 1974 (à paraître).
- STUART (A. M.), 1967. — Alarm, defense, and construction behavior relationships in Termites (Isoptera). *Science*, 156, 3778, 1123-1125.
- WYNNE-EDWARDS (V. C.), 1962. — Animal dispersion in relation with social behavior. *Oliver and Boyd*, Publ. Edinburgh, 653 p.
-