

# Le comportement collectif des insectes

*L'étude expérimentale et la modélisation du transport des cadavres chez les fourmis révèlent que chaque individu suit un ensemble de règles comportementales simples dont la combinaison engendre la complexité au plan collectif.*

G. Théraulaz • J. Gautrais • S. Blanco • R. Fournier • J.-L. Deneubourg

*Va vers la fourmi, paresseux ;  
Considère ses voies, et deviens sage.  
Elle n'a ni chef, ni inspecteur, ni maître ;  
Elle prépare en été sa nourriture,  
Elle amasse pendant la moisson de quoi manger*  
Livre des Proverbes, VI, 6

**L**es fourmilières, les termitières et les ruches sont des chefs-d'œuvre d'architecture. Cependant, les sociétés d'insectes retiennent aussi l'attention par leur aptitude à résoudre collectivement certains problèmes, tel le choix d'une source de nourriture ou d'un site de nidification. La division du travail au sein d'une colonie témoigne également du bel ordonnancement qui semble régir les activités de l'ensemble de ses membres. Pourtant, en regardant de plus près, un tel ordre au niveau collectif ne semble pas être la conséquence directe des activités des individus. En effet, l'observation détaillée d'une fourmilière révèle des comportements individuels aléatoires, conflictuels et *a priori* difficilement compatibles avec de telles performances collectives. Ainsi, au sein d'une même colonie, il n'est pas rare qu'une fourmi détruise le travail qu'une autre a accompli quelques instants auparavant. Comment des comportements individuels apparemment désordonnés et des interactions multiples et non déterminées peuvent-ils aller de pair avec un comportement collectif cohérent ?

Durant des décennies, savants et naturalistes se sont interrogés sur cette question de l'émergence de l'ordre à partir du désordre. Au cours des 30 dernières années, l'étude des systèmes complexes a fourni de nouveaux outils conceptuels qui lèvent un coin du voile sur les mécanismes de coordination

des insectes sociaux. Parmi ces mécanismes, les processus d'auto-organisation ont fait l'objet d'une attention toute particulière, car ils participent à de nombreux comportements collectifs. Ces phénomènes au cours desquels les éléments d'un système s'organisent plus ou moins « spontanément » sont bien connus en physique et en chimie sous le nom de structures dissipatives, découvertes par Ilya Prigogine. L'un des exemples les plus connus de ces structures est celui des cellules de convection, ou cellules de Bénard, du nom de Henri Bénard, qui, en 1900, les a mises en évidence en chauffant la face inférieure d'une couche de liquide visqueux. Dès que la différence de température entre les deux faces du fluide dépasse une valeur critique, des rouleaux de convection apparaissent et s'organisent parallèlement les uns par rapport aux autres, formant d'étonnantes figures géométriques. Les méthodes d'études des structures spatio-temporelles qui apparaissent dans des systèmes physiques ou chimiques permettent aujourd'hui de mieux comprendre l'émergence de la complexité dans les sociétés d'insectes.

## Les nécropoles de fourmis

Nous examinerons la mise en œuvre de ces méthodes en détaillant un comportement collectif que l'on observe chez de très nombreuses espèces de fourmis : l'agrégation des cadavres. Il s'agit de l'un des nombreux exemples de comportements collectifs connus chez les insectes sociaux qui repose sur un mécanisme d'auto-organisation. Chez les fourmis, ces mécanismes interviennent également dans la recherche alimentaire et dans certains aspects de la division du travail et de la construction du nid. Chez les abeilles, ils jouent un rôle dans le choix des sources de nectar et de pol-

len ou d'un nouveau site de nidification. Enfin, chez les termites, ils interviennent dans la construction du nid.

Les fourmis rassemblent les cadavres afin de réduire les risques d'infections dans la colonie. Toute fourmi morte libère des substances chimiques, dont l'acide oléique, qui incitent les ouvrières à s'en emparer et à la rejeter à l'extérieur du nid. Les cadavres sont agrégés et forment des tas que l'on nomme, par abus de langage, des cimetières. Ce comportement ne serait qu'une simple anecdote si une observation, faite dans notre laboratoire, n'avait relancé l'intérêt pour son étude. Lorsque des cadavres de fourmis sont dispersés sur le pourtour d'une arène où ont accès les ouvrières d'une colonie, ces dernières constituent en quelques heures plusieurs petits tas (voir la figure 2). Puis, au cours du temps les fourmis détruisent certains de ces tas et déplacent les cadavres sur d'autres tas jusqu'à ce que, au terme du processus, seul subsiste un petit nombre de tas, régulièrement espacés. Ainsi, un motif spatial régulier à grande échelle émerge des activités individuelles de transport des fourmis. Il s'agit d'un comportement collectif complexe où une structure cohérente émerge des interactions d'un grand nombre d'individus.

La compréhension de ce phénomène nécessite, d'une part, deux niveaux d'observation - individuel et collectif - et, d'autre part, l'étude de sa dynamique sur des échelles de temps compatibles avec le déroulement des différents processus. Pour expliquer et pour prévoir le comportement collectif, on détermine des lois statistiques du comportement d'un animal dans chacune des situations rencontrées. Ces lois relient la nature et l'intensité des signaux environnementaux perçus par un individu et la probabilité qu'un comportement particulier apparaisse chez cet individu. À partir de ces lois, on élabore ensuite un modèle de comportement individuel avec lequel on étudie le rôle des interactions des individus dans l'émergence du comportement collectif.

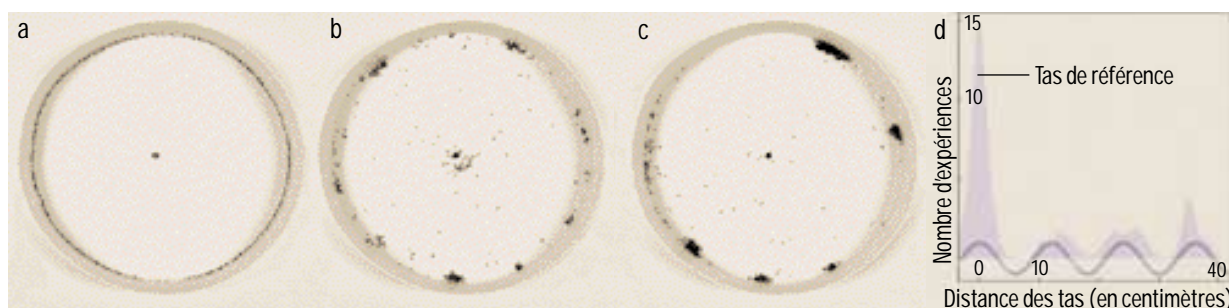
## La naissance d'une nécropole

Revenons à nos cadavres et examinons la naissance des nécropoles. Lorsque le nombre de cadavres initialement disposés dans l'arène est constant au cours de l'expérience, la cinétique de croissance des tas est de type logistique. Une courbe de croissance logistique décrit l'évolution d'un phénomène où une phase de croissance exponentielle est suivie d'une phase où la croissance est auto-inhibée: plus la taille du tas est importante, plus sa vitesse de croissance augmente, mais le processus autocatalytique s'interrompt quand tous les cadavres isolés ont disparu. Ensuite, la taille du tas varie autour d'une valeur moyenne. Comment ce mécanisme de croissance profite-t-il seulement à certains tas?

Pour répondre à cette question, on étudie les comportements individuels de transport des cadavres, c'est-à-dire que l'on segmente les différentes situations rencontrées par une fourmi au cours de ses pérégrinations dans l'arène. Que fait une fourmi lorsqu'elle rencontre des cadavres isolés ou des amas? Sa propension à ramasser les cadavres est-elle constante

**1. Les fourmis ont des comportements complexes** coopératifs. Ici elles s'agglutinent pour former un pont vivant leur permettant d'atteindre une cible hors de portée. Le temps de séjour d'une fourmi dans la chaîne dépend du nombre d'individus qui y sont présents.





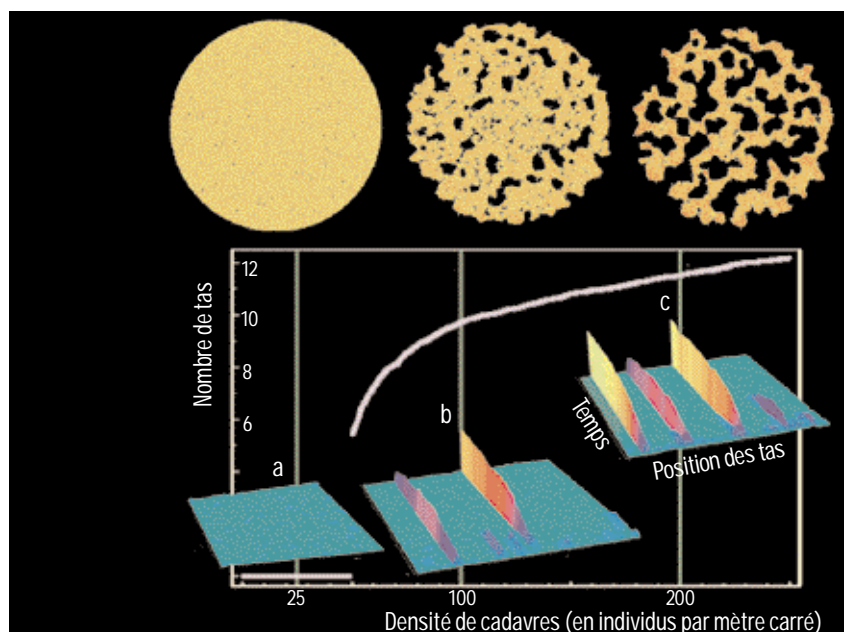
**2. Le transport des cadavres de fourmis** est visualisé par cette expérience. On dépose les cadavres uniformément sur le pourtour d'une arène, à laquelle ont accès des fourmis situées sous l'arène (a). Ensuite on laisse le système évoluer en observant la répartition des cadavres. On constate que les fourmis transportent les cadavres et forment des tas initialement répartis de façon uniforme sur le pourtour (b). Puis certains

tas sont privilégiés, et, au final, les tas les plus gros attirent toujours plus de cadavres, dans un processus auto-catalytique d'amplification (c). En regroupant les résultats obtenus au cours de 15 expériences de ce type, les auteurs ont observé que la distance des tas par rapport à un tas de référence (le tas 0) varie de façon sinusoïdale au cours du temps (d). Ainsi les tas sont répartis régulièrement les uns par rapport aux autres.

ou dépend-elle des conditions rencontrées? Pour chacune de ces situations, on détermine une probabilité d'exécuter une action en observant le comportement moyen des fourmis, puis l'on construit des lois de comportement statistiques qui reflètent le comportement moyen d'un grand nombre de fourmis confrontées à une même situation.

## Les lois du comportement individuel

Une fourmi transportant un cadavre le dépose (même quand aucun tas n'est présent à l'endroit du dépôt) au bout d'une longueur qui suit une loi de décroissance exponentielle. Cette loi indique que ce comportement est un phénomène sans mémoire apparente (on parle de comportement markovien) :



**3. Quand la densité des cadavres de fourmis** est élevée, la répartition diffère notablement de celle que l'on obtient lorsque la densité des cadavres est faible. Au lieu de former des tas isolés qui fluctuent et disparaissent (a), les fourmis forment des tas qui perdurent (b et c). Quand la densité augmente encore (800 cadavres par mètre carré), les fourmis bâtissent des agrégats séparés par des « murs » (en haut à droite).

la probabilité qu'une fourmi dépose le cadavre transporté ne dépend pas de son histoire antérieure, c'est-à-dire du temps déjà passé à le transporter. Durant chaque intervalle de temps, le nombre de fourmis qui déposent leur charge est proportionnel au nombre de fourmis occupées à ce transport. De surcroît, plus un tas de cadavres est important, moins une fourmi est portée à y prélever un cadavre, mais plus elle a tendance à y déposer des cadavres. En revanche, les cadavres isolés sont rapidement emportés. L'activation des dépôts et l'inhibition des prises lorsque la taille des tas augmente sont les deux mécanismes responsables de la croissance autocatalytique des tas.

La fourmi estime-t-elle la taille du tas près duquel elle se trouve? Non, car le rayon de perception des fourmis *Messor* utilisées dans cette expérience est d'environ cinq millimètres alors que les tas sont en moyenne dix fois plus gros. Or, avec un comportement de type markovien, dont le seul paramètre est le nombre de cadavres perçus par la fourmi dans un rayon de perception très petit par rapport à la taille du tas, on peut reconstruire le comportement statistique de prises et de dépôts observé lorsque la taille du tas varie. Pour une fourmi, la différence essentielle entre un tas de petite taille et un tas de grande taille tient à la durée moyenne qu'elle passe dans des zones de forte densité de cadavres associées à une forte probabilité de dépôt. En d'autres termes, plus un tas est grand, plus la fourmi passe du temps à le parcourir et plus elle a de chances d'y déposer un cadavre. Ainsi, il n'est pas nécessaire que la fourmi connaisse la taille d'un tas pour déposer un cadavre.

Outre ces lois de prise et de dépôt d'un cadavre, on identifie les caractéristiques du déplacement des fourmis qui permet aux cadavres de « diffuser » dans l'espace. Grâce à des logiciels, on détermine la vitesse moyenne des fourmis ainsi que la probabilité de changer de direction au cours du temps. Dans une arène, les fourmis se déplacent le plus souvent en suivant les bords internes : ce tropisme naturel est nommé thigmotactisme. Ainsi, le déplacement des fourmis est fortement contraint par le milieu et tout changement de direction se traduit soit par un éloignement du bord de l'enceinte soit par un demi-tour. La distribution des distances parcourues par une fourmi avant qu'elle ne fasse demi-tour suit aussi une loi de décroissance exponentielle similaire à celle que l'on observe pour le dépôt spontané des cadavres.

Nous disposons désormais des lois de comportement individuel pour les prises, les dépôts et les déplacements. Comment ces lois entraînent-elles une organisation spatiale régulière à une échelle qui dépasse largement celle des fourmis? Dans un premier temps, on peut vérifier que ces lois sont suffisantes pour reproduire les structures observées au moyen d'une simulation informatique où des fourmis virtuelles reproduisent les comportements individuels des fourmis réelles. Des simulations conformes (sur les plans qualitatif et quantitatif) aux dynamiques d'agrégation observées expérimentalement attestent de la capacité des éléments pertinents du comportement individuel à reproduire le comportement collectif observé. L'étape suivante consiste à identifier les contributions des différents mécanismes intervenant dans la formation des structures collectives.

Cependant, les propriétés collectives observées se déduisent difficilement de la connaissance des lois statistiques du comportement individuel. Par exemple, ces lois ne nous permettent pas de prédire directement l'évolution du nombre et de l'organisation spatiale des tas. Cette difficulté est liée en grande partie au comportement non linéaire des lois macroscopiques qui résultent des interactions participant à l'agrégation des cadavres. Par conséquent, on doit expliciter ces lois, et un modèle mathématique, à l'échelle macroscopique (par opposition à l'échelle individuelle), améliorer notre compréhension du système en permettant une analyse des situations complexes où de multiples variables sont couplées et sur lesquelles l'intuition est inopérante (voir l'encadré ci-contre).

À partir des lois statistiques de comportement des individus, on peut obtenir les lois régissant les grandeurs observées à l'échelle collective, telles la densité de cadavres ou celle de fourmis vivantes en chaque point de l'espace. On dispose alors d'un modèle mathématique déterministe de l'évolution de ces champs de densité. Grâce aux techniques d'analyse des systèmes non linéaires, on caractérise le rôle des différents paramètres du comportement individuel et de l'environnement dans l'ensemble des propriétés qui émergent au niveau collectif.

## Les surprises du modèle

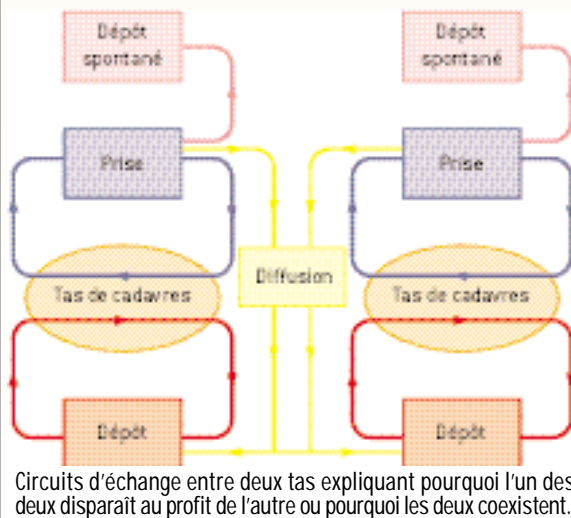
Le principal intérêt d'un modèle mathématique est de déterminer les effets qualitatifs et quantitatifs de chaque paramètre sur la dynamique et les caractéristiques spatiales et temporelles des structures collectives. Un modèle fournit également des explications contre-intuitives et des prédictions surprenantes. Il existe une densité critique de cadavres en deçà de laquelle les fourmis ne peuvent réaliser d'agrégats. Cette prédiction est vérifiée expérimentalement lorsque la densité de cadavres est petite : aussitôt apparu, un petit tas est rapidement détruit. La densité initiale de cadavres joue ici le rôle d'un paramètre dit de bifurcation qui influe sur le comportement qualitatif du système : certains changements de la valeur de ce paramètre entraînent l'apparition de nouvelles solutions. L'augmentation de la densité des cadavres permet de passer d'une répartition homogène des cadavres à une autre solution spatiale caractérisée par un certain nombre de tas régulièrement distribués. Pour des densités supérieures, de nouvelles solutions, notablement différentes des

## La modélisation du comportement

L'agrégation des cadavres chez les fourmis met en jeu plusieurs comportements : le dépôt spontané (*en rose*) d'un cadavre à l'écart d'un tas, le dépôt (*en rouge*) et la prise (*en bleu*) d'un cadavre sur un tas (*en ocre*) déjà constitué, et le déplacement (*en jaune*) des fourmis qui assure la diffusion et l'échange de cadavres entre les tas. Tous ces comportements sont couplés, de sorte qu'il est difficile de prédire les propriétés résultantes. Pour comprendre le lien existant entre les comportements individuels des fourmis et les structures spatiales qui résultent de leurs activités, la modélisation joue un rôle essentiel. À partir des lois statistiques du comportement individuel, la modélisation fournit les lois régissant l'évolution des densités respectives de cadavres ( $c$ ) et de fourmis vivantes dans chaque zone de l'espace. On distingue le nombre de fourmis transporteuses ( $a$ ) et celui de fourmis non transporteuses ( $i$ ) dont le comportement obéit à des lois réciproques. Les évolutions temporelles de ces trois densités obéissent aux équations suivantes :

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &= \underbrace{f[c, a]}_{\text{Dépôt}} - \underbrace{g[c, i]}_{\text{Prise}} \\ \frac{\partial a}{\partial t} &= \underbrace{g[c, i]}_{\text{Prise}} - \underbrace{f[c, a]}_{\text{Dépôt}} + \underbrace{D\nabla^2 a}_{\text{Diffusion}} \\ \frac{\partial i}{\partial t} &= \underbrace{f[c, a]}_{\text{Dépôt}} - \underbrace{g[c, i]}_{\text{Prise}} + \underbrace{D\nabla^2 i}_{\text{Diffusion}} \end{aligned}$$

Les fonctions de prise et de dépôt qui apparaissent dans chacune des trois équations sont la traduction macroscopique des lois statistiques observées expérimentalement. La fonction de dépôt combine à la fois les dépôts spontanés et ceux que déclenche la présence de cadavres déjà agrégés dans la région considérée. Les fonctions de prise et de dépôt déterminent les valeurs des densités de cadavres, de fourmis transporteuses et non-transporteuses en un point de l'espace et à un instant  $t$ . Toute prise augmente la densité de fourmis porteuses alors qu'elle diminue les densités locales de cadavres et de fourmis non-transporteuses. Un dépôt a l'effet inverse. La densité locale de fourmis dépend également de la diffusion des fourmis vers d'autres zones, ce que traduisent les termes  $D\nabla^2 a$  et  $D\nabla^2 i$ . Le coefficient de diffusion  $D$  est directement fonction des statistiques individuelles de déplacement observées expérimentalement.



## L'auto-organisation chez les insectes sociaux

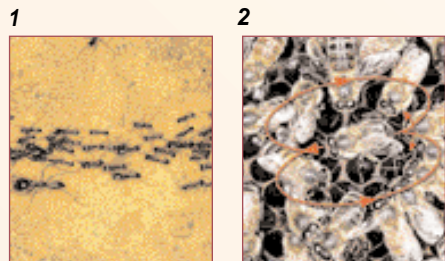
Chez les insectes sociaux, les processus d'auto-organisation conduisent à l'émergence de structures collectives à partir des interactions individuelles, sans que ces structures soient codées explicitement chez les individus. Ces phénomènes sont caractérisés par des boucles de rétroaction positive et négative, des bifurcations et, dans certains cas, plusieurs états stables sont atteints simultanément. Chez les insectes sociaux, les comportements sont souvent associés à des boucles de rétroaction positives. Grâce à ces boucles, les fluctuations sont amplifiées et donnent naissance à une structure. Par exemple, dans le cas d'un comportement d'agrégation, un individu est d'autant plus

attiré vers un groupe d'individus que ce groupe est important : ce processus d'autoamplification entraîne la formation de groupes de plus en plus grands, qui attirent de plus en plus d'autres individus. Les fluctuations sont des écarts qui apparaissent dans la composition moyenne d'un système, telle la densité locale d'individus. Elles jouent un rôle fondamental dans la genèse de structures. Les boucles de rétroaction négative stabilisent les structures en contrebalançant les effets des boucles de rétroaction positive.

Les bifurcations traduisent le changement brutal du comportement d'un système auto-organisé lorsque certains paramètres du système varient. Par exemple, ces bifurcations s'observent dans le

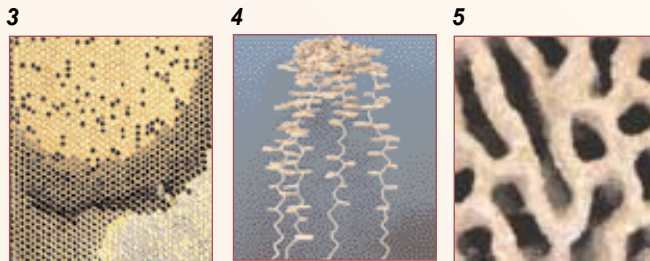
### Décisions collectives

De nombreuses espèces de fourmis et de termites (1), ainsi que les abeilles *Apis mellifera* (2) choisissent collectivement d'exploiter une source de nourriture. Les fourmis et les termites sélectionnent les sources de nourriture en traçant des pistes reliant la source au nid : pour ce faire, elles déposent des phéromones qui indiquent aux autres le chemin à suivre. À mesure que le chemin est emprunté, la quantité de phéromone déposée augmente, et de plus en plus de fourmis sont attirées. Cette boucle de rétroaction engendre un comportement autocatalytique.



### Structures spatiales et constructions collectives

Les abeilles *Apis mellifera*, ainsi que de nombreuses espèces de fourmis et de termites réalisent des nids élaborés dont la construction fait intervenir des comportements collectifs émergents. Ainsi, chez les abeilles *Apis mellifera*, l'organisation des rayons des ruches (3) émerge de la façon dont le pollen et le miel sont déposés et enlevés. Le dépôt et l'enlèvement du pollen et du miel dans une cellule dépendent du contenu des cellules voisines. De nombreuses espèces de fourmis et de termites construisent des galeries souterraines (4) et des nids (5). Dans le cas des galeries, le comportement des insectes est guidé par des pistes de phéromones, et stimulé par le marquage du front de creusement. Dans le cas des nids, l'activité bâtisseuse est stimulée par les dépôts de matériaux de construction.



tas obtenus à faible densité, peuvent apparaître. Ainsi, avec une très haute densité de cadavres, les fourmis élaborent plusieurs « chambres » séparées par des « murs » (voir la figure 3). Ces propriétés résultent des interactions non linéaires des différents processus qui gouvernent l'agrégation des cadavres. Elles sont en quelque sorte « contenues » de façon latente dans les lois du comportement individuel, et seule l'analyse du modèle macroscopique les révèle. Grâce à ces propriétés qui émergent au niveau collectif, une colonie produit des structures spatiales différentes lorsque les conditions environnementales sont modifiées sans que les fourmis changent leur comportement. Une autre propriété est la régularité des structures produites, propriété qui avait initialement retenu notre attention. Le modèle en révèle la cause : les fourmis qui assurent la diffusion des cadavres dans tout l'espace sont des vecteurs de communication entre les agrégats de cadavres. Cette diffusion rend les échanges de cadavres entre deux tas d'autant plus importants que ces tas sont proches l'un de l'autre. Les prises incitant les prises et les dépôts incitant les dépôts, dès qu'une petite fluctuation de taille apparaît sur un tas, elle est amplifiée et conduit à la disparition de l'autre tas. Au-delà d'une certaine distance entre deux tas, l'intensité des échanges devient suffisamment faible pour qu'ils puissent coexister.

Par ailleurs, l'analyse du modèle révèle qu'un changement des valeurs de certains paramètres du comportement des fourmis se traduit par des différences qualitatives importantes des structures collectives. Ainsi, la distance moyenne parcourue par une fourmi avant de faire demi-tour lorsqu'elle longe la paroi interne de l'arène influence notablement sur la dynamique d'agrégation et le nombre de tas produits. Quand cette distance est grande, les fourmis diffusent beaucoup plus rapidement : tous les tas de l'arène échangent des cadavres et seuls un très petit nombre de gros tas subsistent. En revanche, lorsque la distance parcourue avant de changer de direction est petite, l'échange de cadavres entre deux tas voisins devient négligeable, car la diffusion est trop faible, et les tas sont plus nombreux.

Pour analyser le phénomène d'agrégation des cadavres, nous avons d'abord élaboré un modèle statistique individuel qui, par des interactions multiples, engendrait la formation d'agrégats, puis nous avons échafaudé un modèle mathématique déterministe décrivant la même dynamique, mais à une échelle supérieure. Ce modèle appartient à la classe générale des modèles non linéaires de transitions de phase employés en physique pour expliquer des phénomènes tels que la croissance de gouttes de liquide dans un nuage de vapeur. La description de certains phénomènes

recrutement alimentaire de masse chez les fourmis quand une colonie est confrontée à l'exploitation de deux sources de nourriture identiques. Pour assurer le recrutement, les fourmis déposent des phéromones sur la piste quand elles vont de la source de nourriture au nid. Lorsque la taille de la colonie est petite, les deux sources de nourriture sont exploitées de façon identique. En revanche, quand la taille de la colonie et le nombre de récolteuses augmentent, une bifurcation se produit : l'une des sources est plus exploitée que l'autre.

Ce phénomène résulte des fluctuations de concentration de phéromones sur chacune des deux pistes : à mesure que de plus en plus de fourmis choisissent la piste où la concentration est la

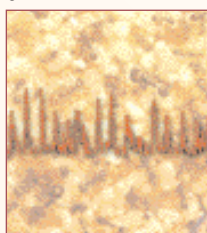
plus élevée, cette concentration ne cesse d'augmenter. Ce processus est auto-catalytique, car les fourmis qui rentrent au nid renforcent toujours davantage la piste la plus marquée. Au final, les récolteuses n'empruntent plus qu'une seule des deux branches. Ce phénomène explique des prises de décisions collectives qui émergent au niveau d'une colonie. Enfin, quand plusieurs états stables coexistent, le système converge vers l'un ou l'autre de ces états selon son histoire.

Plusieurs comportements d'auto-organisation de ce type ont été rassemblés ci-dessous : on a indiqué, pour diverses espèces quelques comportements collectifs émergents.

### Activités rythmiques

Chez les fourmis *Leptothorax* et les abeilles *Apis dorsata*, certaines activités sont synchronisées. Chez *Leptothorax*, cette synchronisation (6) est obtenue par contacts physiques : les déplacements des individus de la colonie sont inhibés ou, au contraire, stimulés par ces contacts interindividuels. Dans le cas de l'abeille *Apis dorsata*, les abeilles émettent des ondes d'excitation (7) engendrées par des vibrations du corps. Ces vibrations activent leurs congénères. Ces activités rythmiques sont des comportements émergents.

6



7



### Structures autoassemblées

Les abeilles *Apis mellifera* forment des essaims (8), structure autoassemblée constituée de l'amas de nombreux individus. La structure émergente a ses propres propriétés : selon sa position dans l'essaim, chaque individu régule sa température pour que celle de l'essaim soit adéquate. Les fourmis *Oecophylla longinoda* et *Eciton burchelli* (9) forment aussi des structures autoassemblées. Elles se recrutent par contacts visuels et physiques et forment des chaînes vivantes qui leur permettent d'atteindre des buts inaccessibles à un individu isolé.

8



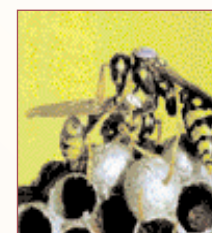
9



### Différenciation sociale

La division du travail et la hiérarchie de dominance chez les fourmis et les guêpes primitives (10) reposent sur la modulation des seuils de réaction des individus qui évoluent en fonction de l'importance des tâches à accomplir et des interactions hiérarchiques.

10



collectifs en biologie et en physique par une même famille de modèles atteste l'existence de principes génériques d'organisation à l'œuvre dans ces systèmes.

Toutefois, par le passé, certains systèmes biologiques ont été décrits en utilisant des résultats obtenus en physique selon une démarche analogique. On identifiait un modèle physique dont la dynamique ressemble aux observations biologiques, puis, en ajustant les paramètres de ce modèle, on cherchait à produire des résultats en accord avec les observations. Plusieurs modèles biologiques, notamment dans l'étude du comportement animal ont été construits selon cette démarche. Hélas, ils sont peu pertinents, car il est difficile de donner un sens biologique aux variables utilisées dans ces modèles.

En éthologie, ce type de démarche a parfois discrédité la modélisation comme outil d'analyse et de compréhension des comportements. Cependant, on peut comprendre de multiples phénomènes collectifs chez les insectes sociaux, et, plus généralement, dans les sociétés animales, en respectant la méthodologie fournie par la théorie des systèmes complexes et en prenant comme point de départ les observations comportementales individuelles. Tous les éléments des modèles ainsi obtenus ont alors un sens biologique effectif, tandis que les modèles eux-mêmes acquièrent une réelle valeur explicative. Ils montrent que dans les processus d'auto-organisa-

tion, la complexité des structures collectives ne résulte pas nécessairement d'une complexité au niveau individuel, mais plutôt des interactions individuelles qui suivent des règles comportementales relativement simples. Aussi, l'éthologie est sans doute un domaine d'investigation où les processus d'auto-organisation peuvent être facilement étudiés d'un point de vue expérimental. En effet, les règles de comportement de chaque unité au sein d'un groupe sont beaucoup plus accessibles que dans bien d'autres systèmes biologiques.

Guy THÉRAULAZ dirige l'équipe Comportements collectifs, éthologie et modélisation, au sein du Centre de recherches sur la cognition animale, à Toulouse, où Jacques GAUTRAIS est chercheur post-doc. Stéphane BLANCO et Richard FOURNIER sont respectivement maître de conférences et professeur au Laboratoire d'énergétique, à Toulouse. Jean-Louis DENEUBOURG, chargé de recherches au FNRS, travaille à l'Université libre de Bruxelles.

G. THERAULAZ, et al., *The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures*, in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A*, vol. 361, pp. 1263-1282, 2003.

G. THERAULAZ, et al., *Spatial Patterns in Ant Colonies*, in *Proceedings of The National Academy of Sciences USA*, vol. 99, pp. 9645-9649, 2002.

S. CAMAZINE et al., *Self-Organization in Biological Systems*, Princeton University Press, 2001.