



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Toulouse III - Paul Sabatier*

Discipline ou spécialité :

Présentée et soutenue par :

Sbai Chaker

Le *05/10/2012*

Titre :

Etude expérimentale et modélisation des processus de morphogenèse de structures complexes chez les insectes sociaux

Ecole doctorale et discipline ou spécialité :

ED MITT : Domaine Mathématiques : Mathématiques appliquées

Unité de recherche :

Institut de Mathématiques de Toulouse et Centre de Recherche sur la Cognition Animale

Directeur(s) de Thèse :

Dr Pierre Degond, Christian Jost et Giacomo Dimarco

Rapporteurs :

Stéphane Cordier, Université d'Orléans

José Halloy, Université Paris Diderot

Autres membres du jury :

Professeur d'université : Claudia Negulescu, Institut de Mathématiques de Toulouse.

Co-directeur de thèse : Christian Jost, Centre de Recherche sur la Cognition Animale, Toulouse.

Co-directeur de thèse, Invité : Giacomo Dimarco, Institut de Mathématiques de Toulouse.

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'**Université Toulouse III - Paul Sabatier**

Discipline : **Mathématiques Appliquées**

Titre : **Étude expérimentale et modélisation des processus de morphogenèse
de structures complexes chez les insectes sociaux**

Soutenue le 05/10/2012 par : **Chaker Sbai**

Jury

Rapporteur : **Stéphane Cordier**, Université d'Orléans.

Rapporteur : **José Halloy**, Université Paris Diderot.

Professeur d'université : **Claudia Negulescu**, Institut de Mathématiques de Toulouse.

Co-directeur de thèse : **Christian Jost**, Centre de Recherche sur la Cognition Animale, Toulouse.

Co-directeur de thèse, Invité : **Giacomo Dimarco**, Institut de Mathématiques de Toulouse.

Ecole doctorale : **EDMITT**

Unité de recherche : **Institut de Mathématiques de Toulouse**

et

Centre de Recherche sur la Cognition Animale

Directeur(s) de thèse : **Dr Pierre Degond**, **Mc Christian Jost** et **Mc Giacomo Dimarco**

Table des matières

REMERCIEMENT	1
RÉSUMÉ	3
SUMMARY	5
Chapitre 1. INTRODUCTION	7
Chapitre 2. CONSTRUCTION CHEZ LASIUS NIGER	13
1. Introduction :	14
2. Matériels et Méthodes :	17
2.1. Protocole expérimental :	17
2.2. Récupération et traitement des données :	19
3. Résultats et discussions :	20
3.1. Dynamique spatio-temporelle (Volumes construits et creusés) :	20
3.2. Identification des piliers :	21
3.3. Distances caractéristiques entre piliers :	22
3.4. Influence de la rugosité du substrat sur la vitesse de construction :	25
3.5. Influence de la rugosité du substrat sur la distance au plus proche pilier :	27
Chapitre 3. MODÈLE DE PISTES	31
1. Introduction :	32
2. Modèle Mathématiques (modèle de pistes) :	32
2.1. Variables du modèle :	33
2.2. Équations du modèle :	33
2.2.1. Cas de recrutement :	34
2.2.2. Cas de changement de direction aléatoire :	36
2.3. Modèle cinétique :	36
2.4. Simulations Numériques :	37
2.4.1. Collision de recrutement :	38
2.4.2. Collision aléatoire :	38
2.4.3. Dépôt de phéromones :	39
2.4.4. Évaporation de phéromones :	39
2.5. Estimation des paramètres et résultats numériques :	39
3. Modèle de pistes avec angle de perception :	41
3.1. Collision de recrutement :	42
3.2. Résultats numériques :	43
3.3. Influence de l'angle de perception sur l'apparition des pistes :	46

3.4. Influence du taux de dépôt et d'évaporation des phéromones sur l'apparitions des pistes :	48
4. Modèle de pistes avec diffusion de phéromones :	51
4.1. Résultats numériques :	52
Chapitre 4. MODÈLE DE SUIVI DU BORD ET D'AGRÉGATION DE <i>LASIUS NIGER</i>	55
1. Introduction :	56
2. Matériels et Méthodes :	56
2.1. Questions posées, espèce étudiée et protocole expérimental :	56
2.2. Récupération et traitement de données :	58
2.3. Analyse du comportement individuel :	60
3. Résultats et discussion :	60
3.1. Analyse de densité des fourmis :	60
3.2. Analyse du comportement individuel :	63
4. Modèles :	65
4.1. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique :	65
4.1.1. Modélisation du mouvement au centre de l'arène :	65
4.1.2. Modélisation du mouvement au bord de l'arène et au bord des obstacles :	67
4.1.3. Estimation des paramètres du modèle de déplacement avec comportement thigmotactique :	69
4.1.3.1. Estimation de la vitesse V :	69
4.1.3.2. Estimation du taux de changements de direction ν_{Ch} :	69
4.1.3.3. Estimation du taux de quitter le bord ν_Q :	75
4.1.4. Résultats numériques :	77
4.2. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel :	80
4.2.1. Modélisation du mouvement au centre et au bord de l'arène et des obstacles :	80
4.2.2. Estimation des paramètres :	81
4.2.3. Résultats numériques :	87
4.3. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et interactions sociales (agrégation) :	90
4.3.1. Modélisation du mouvement au centre et au bord de l'arène et des obstacles :	90
4.3.2. Estimation des paramètres :	90
4.3.3. Résultats numériques :	98
4.4. Critère d'information d'Akaike :	101
4.4.1. Introduction :	101
4.4.2. Critère d'information d'Akaike :	103
4.4.3. Développement de la fonction de vraisemblance (likelihood) pour le premier modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique) :	104

4.4.4.	Développement de la fonction de vraisemblance (likelihood) pour le deuxième modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique et arrêt individuel) :	107
4.4.5.	Développement de la fonction de probabilité (likelihood) pour le troisième modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et agrégation) :	110
	DISCUSSIONS GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	113
	ANNEXES	
	Description de l'espèce <i>Lasius niger</i>	115
	Bibliographie	117

REMERCIEMENT

Je voudrais en premier lieu remercier Pierre Degond et Christian Jost de m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse et de m'avoir accordé leur confiance sur ce sujet. Ils ont dirigé cette thèse avec sérieux et ont toujours apporté leur soutien pendant ces quatre ans.

Merci également à Guy Théraulaz et à toute l'équipe du CRCA pour leur contribution et leur aide précieuse dans la partie biologique de ces recherches.

Je n'oublie pas toute l'équipe de l'Institut Mathématiques, en particulier l'équipe MIP pour les échanges constructifs et nécessaires à l'avancée du sujet.

Je tiens aussi à exprimer ma gratitude à Serge Blanco et Richard Fournier pour leurs connaissances partagées en statistiques physiques et biologiques.

Je voudrais dire ma reconnaissance au jury : Stéphane Cordier, José Halloy, Christian Jost, Giacomo Dimarco et Claudia Negulescu pour avoir lu ma thèse et d'être présents à la soutenance.

Une pensée particulière pour mes parents et grands-parents qui m'ont inculqués l'importance des études et m'ont toujours poussés à aller plus loin dans mes études je pense aussi à mes frères et soeurs ainsi qu'à mes tantes toujours soucieux de ma réussite.

Merci à mes beaux parents pour leur soutien et leur confiance.

Je salue la patience de ma femme et merci pour son aide.

Enfin un grand merci à ma fille pour son sourire qui me fait tout oublier à mon retour du bureau.

RÉSUMÉ

La construction d'un nid est un comportement que l'on rencontre dans tout le règne animal. Ce nid aura en particulier le rôle de protéger l'animal, sa progéniture et la nourriture, des conditions extérieures et des éventuels prédateurs. Les nids les plus spectaculaires résultant d'activités collectives.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à l'effet d'une variation environnementale, la rugosité du substrat, sur les structures résultant de l'activité de construction chez la fourmi *Lasius niger*, notamment des piliers dont nous avons observé la dynamique spatio-temporelle grâce à un scanneur de surface. Nous n'avons trouvé aucun effet de la rugosité sur les variables étudiées (vitesse de construction, distances inter-pilier).

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés au phénomène de déplacement chez la fourmi *Lasius niger*. Nous avons construit un modèle de pistes avec angle de perception et un autre modèle avec diffusion de phéromones. Une analyse de sensibilité a montré que la vitesse d'apparition de pistes est fortement influencé par le taux de dépôt et d'évaporation de phéromones, moins fortement par l'angle de perception et qu'elle est quasiment indépendante de la diffusion de phéromones.

Enfin, nos recherches ont porté sur le phénomène thigmotactique chez la fourmi *Lasius niger*. On a d'abord confirmé que les fourmis *Lasius niger* ne déposent pas de phéromones pendant la phase exploratoire. Pour comprendre la distribution spatiale durant l'exploration, nous analysons les comportements thigmotactiques de *Lasius niger* et identifions les règles comportementales pendant le déplacement et les arrêts des fourmis. On a construit une hiérarchie de modèles individus-centrés de mouvements individuels pour vérifier si ces règles comportementales peuvent expliquer la distribution spatiale des fourmis. On a trouvé une bonne cohérence qualitative, mais une nouvelle méthode de sélection de modèle indique que tous nos modèles sont quantitativement différents des observations.

Mots clés : *Lasius niger*, construction, substrat, rugosité, modèle, phéromone de piste, thigmotactisme, déplacement.

SUMMARY

Nests and the related construction behaviors can be found throughout the animal kingdom. Nests should protect the animal, its descendants and its food from environmental conditions and predators. The most spectacular nests can be found in social animals where they result from collective activities.

In the first chapter we ask whether an environmental variable (roughness of the surface) influences the structures built by the black garden ant *Lasius niger*, in particular pillar formation. The spatiotemporal dynamics of this activity had been observed in the laboratory with a surface scanner. We did not find any significant effect of surface roughness on the studied variables (construction speed, inter-pillar distances).

In the second chapter we focus on the movement of *Lasius niger* during exploration. We built a model with a perception angle and another model with diffusion of the pheromone traces. A sensitivity analysis showed that trail appearance speed is strongly influenced by pheromone deposition or evaporation rates, less strongly by the perception angle and that seems to be independent of pheromone diffusion.

Finally, our research focused on the thigmotactic behavior in the ant *Lasius Niger* and the resulting ant densities in an experimental setup with borders. We at first confirmed that *Lasius Niger* ants do not lay pheromone trails during the exploration phase. In order to understand their spatial distribution during exploration, we analyzed their thigmotactic behavior and identified the behavioral rules underlying movement and stopping. We built a hierarchy of individual based models to test if the identified behavioral rules can explain the ants' spatial distribution. We find a good qualitative coherence, but a new model selection method shows that all our models differ quantitatively from the observations.

Key word : *Lasius Niger*, construction, substrate roughness, trail models, pheromone, thigmotactism, moving.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

Pour comprendre certains phénomènes biologiques, la relation entre mathématiques et biologie est indispensable. Plusieurs méthodes mathématiques, statistiques, numériques et physiques participent à la compréhension d'un phénomène biologique.

Souvent, pour comprendre ces phénomènes, on utilise un modèle (système d'équation mathématiques). Dans la littérature on trouve plusieurs modèles, citons par exemple la croissance bactérienne (Cherruault, 1998), la dynamique des population (Lotka-Volterra, 1925) et l'organisation spatiale et morphogénèse (A. Turing, 1952).

Les chercheurs ont trouvé dans de tels modèles, phénomènes qui ont fasciné les naturalistes depuis des siècles, une nouvelle approche fertile comprenant les systèmes biologiques : l'étude de l'auto-organisation (Camazine et coll. 2002).

L'auto-organisation se réfère à plusieurs processus de formation de modèles dans le monde physique et biologique. Des grains de sables assemblés en dunes ondulées, aux cellules combinées pour créer des tissus de structures hautes, aux insectes individuels travaillant pour créer des sociétés sophistiquées. Ce que ces différents systèmes possèdent en commun les moyens proximaux par lesquels ils acquièrent l'ordre et la structure. Dans les systèmes d'auto-organisation, le modèle au niveau global émerge seulement des interactions parmi les composants de niveau inférieur (Camazine et coll. 2002).

Plusieurs facteurs ont renforcé la collaboration entre les mathématiciens et les biologistes tel que l'intérêt croissant sur la recherche humaine et animale.

C'est dans ce contexte que s'inscrit ma thèse « Étude expérimentales et modélisation des processus de morphogénèse des structures complexes chez les insectes sociaux », elle est en synergie entre mathématiques et biologie.

La construction d'un nid est un comportement que l'on rencontre dans tout le règne animal que se soit chez les individus grégaires ou solitaires. Ce nid aura en particulier le rôle de protéger l'animal, sa progéniture, et la nourriture, des conditions extérieures (température, humidité...), et des éventuels prédateurs. Les nids les plus spectaculaires résultent d'activités collectives (Hansell 2005). En effet chez les insectes sociaux les structures produites sont extrêmement grandes en comparaison des individus qui les construisent. Par exemple chez les termites (Grassé 1984) le rapport (taille du nid / taille de l'individu) peut atteindre des valeurs comprises entre 10^4 et 10^5 . De plus ces structures sont souvent très complexes mais organisées au niveau fonctionnel avec des réseaux de communications efficaces entre l'extérieur et l'intérieur du nid, et même entre les différents compartiments du nid. D'un côté, les individus semblent "utiliser" les hétérogénéités des conditions physiques à l'intérieur du nid et organiser les activités (réserves de nourriture, soins de champignon ou de couvain...) dans les endroits aux conditions favorables (Grassé 1984 ; Rocés et Kleineidam 2000 ; Scholes, Sendova-Franks et coll. 2006). De l'autre côté, des structures telles que des trous et des tunnels d'aération

assurent un certain contrôle sur les conditions intérieures du nid (température, humidité, oxygénation, ... Kleineidam, Ernst et coll. 2001 ; Turner 2000 ; Korb 2003).

Beaucoup d'études menées depuis une quarantaine d'années ont montré que la construction de ces édifices reposait en grande partie sur des processus d'auto-organisation. Les membres d'une colonie sont donc capables de réaliser ces structures sans qu'il existe un unique insecte ou un petit groupe d'individus possédant une vue d'ensemble de la construction et coordonnant les efforts des autres membres de la colonie. La coordination se fait par des interactions directes ou indirectes entre insectes et notamment à travers la construction de la structure elle-même. Les individus obéissent ainsi à des règles de comportement simples, basées sur un jeu de rétroactions positives et négatives qui permettent de réguler leurs activités d'excavation ou de construction de manière complètement décentralisée. Ainsi, ce sont des règles telles que « je dépose là où du matériel a déjà été déposé » ou « je creuse là où il y a déjà eu excavation » qui sont appliquées par les insectes. Dans ce cas, nous comprenons bien que la construction de la structure dépend entièrement du travail précédemment réalisé. Ce processus est appelé stigmergie (Grassé 1959, Theraulaz et Bonabeau 1999, Camazine et coll. 2001).

Mais, la plupart du temps, les processus d'auto-organisation sont également associés à d'autres mécanismes comme l'utilisation de gabarits dans la construction d'un nid (Theraulaz et coll., 2003). Ce mécanisme repose sur une modulation des probabilités de dépôt de matériaux ou d'excavation en fonction du gradient d'un facteur physique ou chimique présent dans l'environnement. C'est le cas notamment de la construction de la chambre royale chez les termites *Macrotermes subhyalinus* (Bruinsma, 1979). Les ouvriers de termites construisent cette chambre autour de la reine en apportant des boulettes de terre mélangées à des sécrétions salivaires. Plusieurs étapes peuvent être identifiées. Tout d'abord des piliers émergent à une distance caractéristique autour de la reine. Puis, lorsque ces piliers atteignent une taille critique, les ouvriers déposent des boulettes de matériel à l'apex du pilier mais dans une direction plus latérale formant ainsi des arcs latéraux en direction de la reine. On voit donc par la suite apparaître une arche au dessus de la reine reliant deux piliers. Par la suite des murs apparaîtront entre les piliers jusqu'à ce que la reine soit complètement enfermée dans cette chambre. Cette phase d'émergence de piliers, suivi par la formation de lames latérales pour finir en arche lorsque deux piliers sont reliés avait également été remarquée par Grassé (1959). Bruinsma (1979) a réussi à identifier le mécanisme qui coordonne cette activité de construction au niveau individuel. En fait, la reine émet constamment une phéromone qui s'éloigne d'elle par diffusion. La concentration de phéromone diminue donc avec la distance de la reine. Il s'est avéré que les termites construisent préférentiellement à une concentration précise, définissant ainsi la distance entre les piliers et la reine. La construction de la chambre nuptiale semble donc être guidé par ce gabarit de concentration de phéromone.

Un mécanisme identique est également employé dans la construction du nid chez la fourmi *Leptothorax tubero-interruptus*. En effet, la construction du mur d'enceinte entourant la colonie est guidée par le gradient d'une phéromone émise par le couvain (Franks et Deneubourg, 1997). En revanche, chez la fourmi *Lasius niger*, c'est un seuil dans un gradient d'humidité du sol qui va stimuler l'excavation chez les ouvrières (Theraulaz et coll. 1998).

D'une manière générale ces mécanismes ont été largement étudiés chez les termites, mais sont encore méconnus chez la fourmi. Le but du premier chapitre est de mettre

en évidence de tels phénomènes, en particulier chez *Lasius niger*. L'extraction de dynamiques de construction à différentes échelles permettrait de construire des hypothèses sur ces mécanismes, afin de trouver un modèle satisfaisant.

Si les effets que produisent ces constructions sur l'environnement sont de plus en plus étudiés, l'influence des caractéristiques physiques du milieu sur la capacité à construire des organismes est encore assez peu connue. Nous nous sommes interrogés dans le premier chapitre sur les statistiques générales caractérisant la dynamique spatio-temporelle, puis sur l'influence que pouvait avoir la rugosité du substrat sur la dynamique de construction de piliers impliqués dans la formation de structures épigées chez la fourmi *Lasius niger*.

En suivant une piste chimique déposée par leurs congénères, les fourmis sont capables de se déplacer en un chemin coordonné en tant que groupe. Le marqueur chimique, appelé phéromone, est une substance volatile déposée sur le chemin des déplacements des fourmis. Comme une substance diffusée dans l'air, cela crée un couloir d'odeur auquel les autres fourmis répondent et s'orientent.

Au niveau de la société, une réponse coordonnée face à la menace des prédateurs, un effort collectif pour nourrir la colonie, et des mouvements migratoires organisés sont essentiels pour la survie. Pourtant, la coordination des mouvements de milliers d'individus n'est pas gouvernée par des leaders ou des preneurs de décisions centraux. Plutôt, le comportement collectif émerge à partir des comportements individuels et des interactions entre les individus et leur milieu par ce qu'on appelle « auto-organisation ». Des réseaux de pistes auto-organisés peuvent changer et répondre aux changements des besoins de la société ou aux influences environnementales auxquelles elle fait face. Par exemple, un réseau de pistes peut servir à couvrir efficacement une large aire sur laquelle la population cherche de la nourriture. À d'autres moments, une migration de masse permet d'atteindre un nouveau nid, ou des colonnes plus étroites permettant d'exploiter une source de nourriture récemment découverte. La manière dont la population s'adapte à ces extrêmes peut être explorée par des modèles de la formation des pistes.

La formation de pistes par les fourmis est largement étudiée dans la littérature biologique (Beckers et coll. 1992, Detrain et coll. 2001, Watmough et coll. 1995). Une observation générale est que la formation de pistes est un phénomène d'auto-organisation et exprime l'apparition d'un ordre à grande échelle provenant de règles simples au niveau individuel.

Au niveau mathématique, plusieurs types de déplacement de fourmis et de modèles de dépôt de phéromones ont été présentés. Une première série de travaux concerne le déplacement des fourmis sur une piste de phéromones déjà existante et se concentre sur le rôle des antennes dans le mécanisme d'analyse de pistes (Calenbuhr et coll. 1992, Couzin et coll. 2003). Dans l'espace aucun des modèles unidimensionnels n'aborde spécifiquement la question de l'accumulation de pistes. Les modèles unidimensionnels automates cellulaires ont été utilisés pour déterminer le diagramme fondamental du trafic régulé de phéromones et pour étudier l'arrêt spontané du trafic bidirectionnel dans une direction préférée (John et coll. 2004).

Les mécanismes de prise de décision qui entraînent la sélection d'une branche particulière quand plusieurs itinéraires sont possibles ont été modélisés en considérant les équations différentielles ordinaires (EDO) pour les fourmis et les densités de phéromones sur chaque piste (Deneubourg et coll. 1990, Goss et coll. 1989). Ces modèles n'expliquent

pas la formation spontanée de pistes durant la phase d'exploration. Dans le papier d'Edelstein-Keshet (1994), la distribution spatiale des pistes n'est pas prise en compte de la même façon. Cependant elle présente le concept de la distribution statistique spatiale moyennée des pistes, qui se révèle être très efficace.

En général, deux modèles dimensionnels ont été pris en compte : les modèles automates cellulaires (Edelstein-Keshet et coll. 1995, Ermentrout et coll. 1993), et les modèles Monte-Carlo (Beckers et coll. 1990, Deneubourg et coll. 1990, Schweitzer et coll. 1997). Dans la première classe de modèles aucun site ne peut être occupé par plus d'une fourmi, alors que dans la seconde classe, les fourmis sont modélisées comme des particules soumises à une marche aléatoire influencée sur le réseau. Dans tous ces modèles, les probabilités de sauts sont modifiées par la présence de phéromones. Les phéromones peuvent être localisées dans les noeuds (Rauch et coll. 1995, Schweitzer et coll. 1997), mais le mécanisme de renforcement de piste semble plus efficace si elles sont localisées sur les bords (Beckers et coll. 1992, Deneubourg et coll. 1990, Edelstein-Keshet et coll. 1995). Pour mettre en valeur les mécanismes de formation de pistes, certains auteurs (Schweitzer et coll. 1997) présentent deux sortes de phéromones, une phéromone d'exploration qui est déposée pendant le fourrage et la phéromone de recrutement qui est déposée par les fourmis qui ont trouvé de la nourriture et essaient de recruter des congénères pour l'exploiter. Dans le papier de Rauch et coll. (1995), il est démontré que la formation de pistes est mise en valeur par l'introduction de saturation de la sensibilité des fourmis aux phéromones à des hautes concentrations de phéromones.

Dans le papier de Boissard et coll. (2011), un modèle, basé sur l'individu, continu spatio-temporel pour la formation de pistes auto-organisées est proposé. Les particules auto-propulsées interagissent en déposant des pistes de phéromones qui indiquent à la fois la position et la direction des pistes. Les fourmis adaptent leurs déplacements par rapport aux phéromones déposées par d'autres, renforçant donc des pistes existantes tandis que l'évaporation des phéromones permet aux pistes faibles de disparaître. La dynamique des fourmis est discrète en temps et est succession de parcours libres dans un intervalle de temps Δt et de sauts de vitesse. Ces sauts de vitesse arrivent avec une probabilité exponentielle. Deux sortes de saut de vitesse sont prises en compte : les sauts purement aléatoires qui traduisent la capacité des fourmis à explorer un nouvel environnement et les sauts de recrutement de pistes. Dans le but d'améliorer ce dernier, les fourmis cherchent des pistes dans un disque autour d'elles, en prenant l'une de ces pistes avec une probabilité uniforme et empruntent la direction de la piste choisie.

Le modèle proposé par Boissard et coll., présente des analogies avec les modèles de chimiotaxie. La modélisation mathématique de la chimiotaxie a été largement étudiée. Les modèles macroscopiques ont été en premier présentés par Keller et Segel dans une forme d'ensemble d'équations paraboliques (Keller et Segel, 1971). Ces équations peuvent être obtenues comme limites macroscopiques des modèles cinétiques. Les modèles cinétiques décrivent la densité de population dans un espace de vitesse et de position. Dans le papier de Stevens (2000), une dérivation directe du modèle Keller-Segel est donnée d'après un modèle multi-particule stochastique. La particularité commune de la plupart des modèles chimiotaxie est l'apparition d'une explosion, qui correspond à l'agrégation rapide d'individus à un point spécifique dans l'espace (Blanchet et coll. 2006, Calvez et coll. 2006). En revanche, dans le papier de Boissard et coll., la dynamique provoque l'organisation

spontanée en lignes semblable à des chemins spatiaux, très ressemblants au comportement observé des fourmis.

Le modèle proposé par Boissard et coll., présente également des similitudes avec le modèle cinétique de la migration des cellules (Painter, 2009). Dans ce modèle, les cellules bougent dans un milieu consistant en des fibres extracellulaires entrelacées dans la direction d'une, la direction de la fibre aléatoirement choisie. Lorsqu'elles bougent, les cellules détruisent spécifiquement les fibres extracellulaires qui transversent vers leur mouvement. Le mécanisme de renforcement de piste induit produit un réseau. Il y a deux différences avec le mécanisme de formation de piste présenté dans le papier de Boissard et coll., le premier est que la dynamique démarre d'un ensemble de directions de mouvements prescrit et cet ensemble se réduit graduellement, tandis que l'algorithme proposé par Boissard et coll., crée un ensemble de directions graduellement disponibles et de nouvelles directions sont créées à travers les sauts de vitesse aléatoire. La seconde différence est le rôle de l'évaporation des pistes dans l'algorithme proposé par Boissard et coll., qui n'ont pas d'équivalent dans le modèle de mouvement des cellules. En effet, l'évaporation des cellules est un ingrédient majeur pour la plasticité des réseaux.

Dans le deuxième chapitre on part du papier de Boissard et coll., on regarde l'influence des taux de dépôt et d'évaporation et de l'angle de perception sur l'apparition des pistes. On étudie aussi l'influence de la diffusion des phéromones sur la vitesse d'apparition des pistes (ces quatre points n'ont pas été traités dans le papier de Boissard et coll.).

Les insectes sociaux ont des activités de fourragement qui consistent à aller chercher des ressources dans l'environnement et de les ramener dans la fourmilière. Le comportement d'exploration durant ces activités de fourragement pose le problème d'orientation pour trouver le chemin du retour au nid.

Pour les animaux solitaires, ce problème peut être résolu sur le niveau individuel avec des capacités cognitives (Muller et Wehner, 1988). Il peut aussi être résolu sur le niveau collectif, par exemple par l'établissement d'un réseau de traces des phéromones qui simplifie la tâche de navigation pour les individus. Tandis que le plus souvent étudié dans le contexte de recrutement de fourragement, des traces de phéromones peuvent déjà être établies pendant la phase exploratoire comme déjà montrée pour la fourmi d'argentine *Linepithema humile* (Deneubourg et coll. 1991) où la fourmi moissonneuse *Messor sanctus* (Casellas et coll. 2008).

La façon dont une colonie explore un nouvel espace dépend du comportement individuel et des interactions entre les individus et le milieu. La distribution spatiale de la population qui en résulte va déterminer l'utilisation ultérieure de cet espace, par exemple l'acheminement de la nourriture sur des pistes de phéromones particulières ou des lieux de construction s'il s'agit de faire une extension du nid. Dans le troisième chapitre, nous étudions le comportement exploratoire de la fourmi noire du jardin *Lasius niger*. Nous nous intéressons en particulier au comportement individuel d'exploration dans un milieu hétérogène (avec des bords et des espaces libres) et si des pistes de phéromones s'établissent dans la phase initiale de cette exploration et avant que des sources de nourritures soient trouvées. Dans un second temps nous essayons de comprendre la distribution spatiale des fourmis émergeant de ces comportements individuels. *Lasius niger* alterne dans l'exploration des phases de déplacement avec des phases d'arrêt. On observe en plus la formation d'agrégat de fourmis arrêtées. Par une série de modèles de simulation,

paramétré au niveau individuel, nous explorons si ces arrêts et formations d'agrégat sont nécessaires pour comprendre la distribution spatiale qui en résulte.

CHAPITRE 2

CONSTRUCTION CHEZ LASIUS NIGER



Ce chapitre inclut les résultats du stage de M1 de Théo Robert que j'ai co-encadré avec Guy Theraulaz. Les pages qui suivent sont reprises en grande partie du mémoire de Théo Robert avec des réécriture si nécessaire.

1. Introduction :

La recherche d'un abri, ou bien la construction d'un nid est un comportement que l'on rencontre dans tout le règne animal que se soit aussi bien chez les individus grégaires que solitaires. Ce nid aura en particulier le rôle de protéger l'animal, sa progéniture, et la nourriture, des conditions extérieures (intempéries, température, humidité...), et des éventuels prédateurs.

Les nids les plus spectaculaires résultent d'activités collectives (Hansell 2005). En effet chez les insectes sociaux les structures produites sont extrêmement grandes en comparaison des individus qui les construisent. Par exemple chez les termites (Grassé 1984) le rapport (taille du nid / taille de l'individu) peut atteindre des valeurs comprises entre 10^4 et 10^5 (Figure 2.1). De plus ces structures sont souvent très complexes mais organisées au niveau fonctionnel avec des réseaux de communications efficaces entre l'extérieur et l'intérieur du nid, et même entre les différents compartiments du nid (Figure 2.2, Perna et coll., 2008). D'un côté, les individus semblent "utiliser" les hétérogénéités des conditions physiques à l'intérieur du nid et organiser les activités (réserves de nourriture, soins de champignon ou de couvain, etc.) dans les endroits aux conditions favorables (Grassé 1984; Roces et Kleineidam 2000; Scholes, Sendova-Franks et coll. 2006). De l'autre côté, des structures telles que des trous et des tunnels d'aération assurent un certain contrôle sur les conditions intérieures du nid (température, humidité, oxygénation, ... Kleineidam, Ernst et coll. 2001; Turner 2000; Korb 2003).

Beaucoup d'études menées depuis une quarantaine d'années ont montré que la construction de ces édifices reposait en grande partie sur des processus d'auto-organisation (Camazine et coll. 2001). Les membres d'une colonie sont donc capables de réaliser ces structures sans qu'il existe un unique insecte ou un petit groupe d'individus possédant une vue d'ensemble de la construction et coordonnant les efforts des autres membres de la colonie. La coordination se fait par des interactions directes ou indirectes entre insectes et notamment à travers la construction de la structure elle-même. Les individus obéissent ainsi à des règles de comportement simples, basées sur un jeu de rétroactions positives et négatives qui permettent de réguler leurs activités d'excavation ou de construction de manière complètement décentralisée. Ainsi, ce sont des règles telles que « je dépose là où du matériel a déjà été déposé » ou « je creuse là où il y a déjà eu excavation » qui sont appliquées par les insectes. Dans ce cas, nous comprenons bien que la construction de la structure dépend entièrement du travail précédemment réalisé. Ce processus est appelé stigmergie (Grassé, 1959, Theraulaz et Bonabeau 1999, Camazine et coll. 2001). Mais, la plupart du temps, les processus d'auto-organisation sont également associés à d'autres mécanismes comme l'utilisation de gabarits dans la construction d'un nid (Theraulaz et coll., 2003). Ce mécanisme repose sur une modulation des probabilités de dépôt de matériaux ou d'excavation en fonction du gradient d'un facteur physique ou chimique présent dans l'environnement. C'est le cas notamment de la construction de la chambre royale chez les termites *Macrotermes subhyalinus* (Bruinsma, 1979). Les ouvriers de termites construisent cette chambre autour de la reine en apportant des boulettes de terre

mélangées à des sécrétions salivaires. Plusieurs étapes peuvent être identifiées. Tout d'abord des piliers émergent à une distance caractéristique autour de la reine. Puis, lorsque ces piliers atteignent une taille critique, les ouvriers déposent des boulettes de matériel à l'apex du pilier mais dans une direction plus latérale formant ainsi des arcs latéraux en direction de la reine. On voit donc par la suite apparaître une arche au dessus de la reine reliant deux piliers. Par la suite des murs apparaîtront entre les piliers jusqu'à ce que la reine soit complètement enfermée dans cette chambre. Cette phase d'émergence de piliers, suivie par la formation de lames latérales pour finir en arche lorsque deux piliers sont reliés avait également été remarquée par Grassé (1959). Bruinsma (1979) a réussi à identifier le mécanisme qui coordonne cette activité de construction au niveau individuel. En fait, la reine émet constamment une phéromone qui s'éloigne d'elle par diffusion. La concentration de phéromone diminue donc avec la distance de la reine. Il s'est avéré que les termites construisent préférentiellement à une concentration précise, définissant ainsi la distance entre les piliers et la reine. La construction de la chambre nuptiale semble donc être guidée par ce gabarit de concentration de phéromone. Un mécanisme identique est également employé dans la construction du nid chez la fourmi *Leptothorax tubero-interruptus*. En effet, la construction du mur d'enceinte entourant la colonie est guidée par le gradient d'une phéromone émise par le couvain (Franks et Deneubourg, 1997). En revanche, chez la fourmi *Lasius niger*, c'est un seuil dans un gradient d'humidité du sol qui va stimuler l'excavation chez les ouvrières (Theraulaz et coll. 1998).

D'une manière générale ces mécanismes ont été largement étudiés chez les termites, mais sont encore méconnus chez la fourmi. Le but de ce chapitre est de mettre en évidence de tels phénomènes, en particulier chez *Lasius niger*. L'extraction des dynamiques de construction à différentes échelles permettraient de construire des hypothèses sur ces mécanismes, afin de trouver ultérieurement un modèle satisfaisant.

Les nids de *Lasius niger* ont, quant-à-eux, la capacité de modifier les propriétés physiques et chimiques du sol ce qui peut influencer l'activité microbienne et le développement des végétaux dans ce sol (Dauber et coll. 2001 ; Frouz et coll. 2003).

Si les effets que produisent ces constructions sur l'environnement sont de plus en plus étudiés, l'influence des caractéristiques physiques du milieu sur la capacité à construire des organismes est encore assez peu connue. Nous nous sommes interrogés dans ce travail sur les statistiques générales caractérisant la dynamique spatio-temporelle, puis sur l'influence que pouvait avoir la rugosité du substrat sur la dynamique de construction de piliers impliqués dans la formation de structures épigées chez *Lasius niger*.

Ces fourmis sont d'excellents organismes modèles pour étudier les dynamiques de construction. Dans leur environnement, elles produisent des structures épigées à l'extérieur de leur nid pour protéger de la lumière l'accès aux plantes sur lesquelles vivent les pucerons qu'elles élèvent pour se nourrir de l'exsudat qu'ils sécrètent (Figure 4.48). Cependant, pour comprendre comment ces constructions épigées atteignent leur forme caractéristique, il nous faut expliquer quels effets peuvent avoir les spécificités de l'environnement sur les comportements de construction. C'est dans cette optique que s'inscrit l'étude présentée ici.

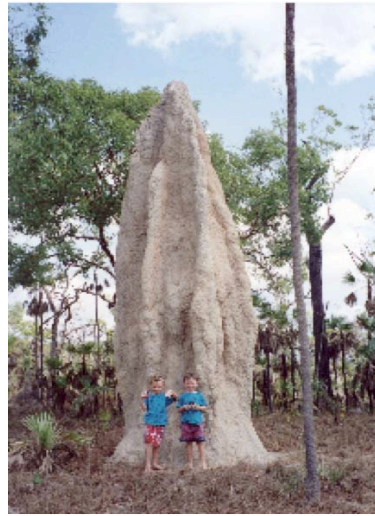


FIGURE 2.1. Nid de termites *Nasutitermes triodiae* se trouvant dans le parc naturel Litchfield en Australie. Photo prise par Barbara McKaige.

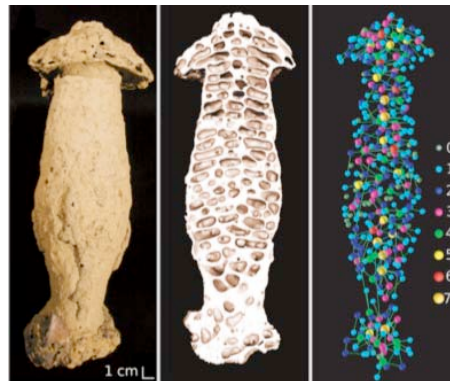


FIGURE 2.2. L'extérieur de la termitière *Cubitermes* (à gauche). Une coupe "virtuelle" montrant les galeries et les chambres à l'intérieur, virtuelle car réalisée à partir des images du scanner à rayons X (au centre). Le réseau en 3 D avec les noeuds et les routes. Les chiffres indiquent le nombre de galeries auxquelles sont accordées les chambres (à droite).

2. Matériels et Méthodes :

2.1. Protocole expérimental : Les expériences présentées ici ont été réalisées entre 2007 et 2010, au Centre de Recherches sur la Cognition Animale sur le campus de l'Université Paul Sabatier de Toulouse (France), et sont au nombre de 11 (Tableau 1). Ces expériences ont été réalisées sur plusieurs colonies de *Lasius niger* récoltées à Toulouse, Ramonville et à Marquefave (France). Les expériences sont résumées dans le tableau 1.

Expérience	Colonie	Date de récolte	substrat	Date d'expérience
98	9	Avril 2007	Lisse	Juillet 2007
147	11	Septembre 2007	Lisse	Novembre 2007
148	11	Septembre 2007	Lisse	Décembre 2007
151	11	Septembre 2007	Lisse	Janvier 2008
175	12	Mars 2008	Lisse	Mars 2008
203	14	Août 2008	Lisse	Novembre 2008
204	15	Août 2008	Lisse	Novembre 2008
227	14	Août 2008	Rugueux	Mars 2009
230	14	Août 2008	Rugueux	Mars 2009
238	17	Octobre 2009	Rugueux	Novembre 2009
240	17	Octobre 2009	Rugueux	Novembre 2009

TABLE 1. **Récapitulatif des expériences réalisées.**

Dans un bac de Plexiglas carré (29 cm de côté, 8.9 cm de hauteur) dont les rebords sont recouverts de fluon pour éviter que les fourmis ne s'échappent, on place un nid artificiel constitué de deux boîtes de pétri de 10 cm de diamètre et d'un centimètre de haut, elles sont collées et percées au centre afin de laisser passer une mèche de coton. Cette mèche sert à entretenir l'humidité du plâtre versé dans la boîte supérieure. Ce plâtre est ensuite recouvert d'une couche de 10 grammes d'un mélange de 50 % de sable et 50% d'argile préalablement nettoyés avec une solution d'un tiers de méthanol et deux tiers de N-hexane de manière à les purifier de toute substance chimique qui pourrait induire ou inhiber un comportement chez les fourmis (Figure 2.3 (a)). Le peu de profondeur de cette couche empêche les fourmis de s'abriter simplement en creusant un tunnel, nous les obligeons donc à construire un abri. Selon l'expérience, ce mélange de sable et d'argile a été lissé en surface, ou non, après avoir été coulé (table 1). Lorsque cela n'a pas été fait, la surface du substrat présente de nombreuses aspérités et semble rugueuse. La mèche de coton trempée dans l'eau permet de maintenir un niveau d'humidité suffisant de la couche d'argile et de sable, nécessaire à la construction de structures par les fourmis. Pour chacune des expériences, 500 fourmis d'une même colonie sont placées dans l'arène. Un abreuvoir est mis à leur disposition, ainsi qu'un mélange de protéines et de sucre. Le dispositif est placé dans une chambre ne recevant aucun apport lumineux naturel et n'étant éclairée que par une lumière artificielle. Une température d'environ 26 °C et un taux d'humidité de 30 - 40% y sont également maintenus (contrôlé quotidiennement).

Le dispositif est déposé sous un scanner de surface NextEngine Desktop 3D¹, d'une résolution de 200 DPI. Un scan est programmé toutes les heures environ et est réalisé grâce au logiciel Scan Studio 1.63. Ce scan se compose d'une photo et d'un relevé des hauteurs de chaque point de la construction. Nous pouvons ainsi suivre l'évolution des constructions au cours du temps. Il est à noter que les piliers s'élargissent à leur extrémité pour prendre la forme d'un "champignon" jusqu'à ce que ces structures se rejoignent pour former un plafond. La base des piliers (et ainsi leur position) devient, par conséquent, invisible.

Nous nous devons également de préciser que seules les expériences présentant des constructions au centre de l'arène ont été retenues pour être traitées et analysées. En effet, les fourmis construisent généralement un rebord autour de l'arène et interrompent souvent leur dynamique de construction après cette étape. Les expériences entrant dans ce cas de figure n'ont pas été analysées. De plus, une expérience étant susceptible de durer une à deux semaines, nous pouvons expliquer que nous n'ayons que très peu de données à analyser, malgré le fait que cette série de manipulations ait été commencée il y a plusieurs années (Tableau 1).

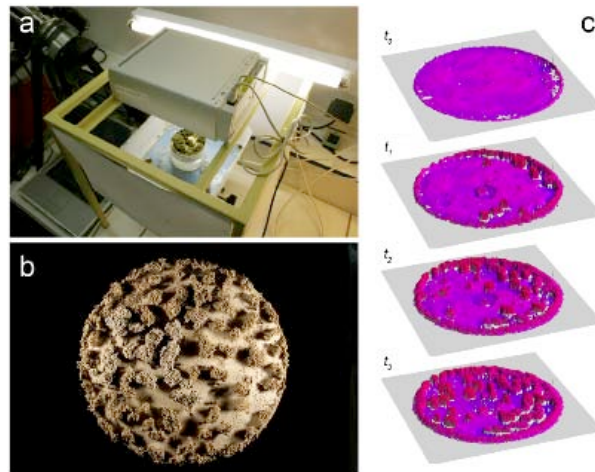


FIGURE 2.3. Etude de la dynamique de construction chez la fourmi *Lasius niger*. (a) Dispositif expérimental constitué d'une boîte de pétri de taille 10 cm dans une arène de taille 20 cm et d'un scanner 3D placé au dessus du dispositif permettant l'enregistrement à intervalles réguliers d'une image tri-dimensionnelle de la structure construite par les fourmis. (b) Exemple de structure résultant de l'activité de construction des fourmis après deux semaines. (c) Dynamique de croissance de la structure reconstruite à partir des données du scanner.

1. <http://www.nextengine.com/>

2.2. Récupération et traitement des données : Le scanner détectant les hauteurs (z) pour toutes les coordonnées de surface (x et y) de manière non-systématique, un script de prétraitement développé par Jacques Gautrais (CNRS-France) permet de réaliser un sous-échantillonnage en effectuant une moyenne des hauteurs dans un carré de 0,3 millimètre de côté. Cette valeur est ensuite entrée dans une matrice de données, puis l'opération est répétée pour le carré suivant, et ainsi de suite. Nous obtenons alors des matrices (401x401) dont les valeurs représentent les hauteurs moyennes de carrés de 0,09 mm². Cela permet de réduire la résolution du scan et d'obtenir un format de données plus aisé à analyser.

Le déplacement des fourmis lors du scan qui dure plus d'une minute, peut créer des données manquantes dans le fichier de hauteur. Ces discontinuités sont automatiquement remplacées par une valeur de 0.

Pour suivre l'apparition des piliers construits, nous avons ensuite créé des images au format png à partir des matrices de hauteurs (Figure 2.4), à l'aide du logiciel R². Le seuil de hauteur choisit pour l'extraction de ces images était de 3 mm (0 mm est défini comme la hauteur moyenne au début de l'expérience avant construction). De cette façon, toutes les valeurs de matrices dépassant cette valeur apparaissent en blanc sur les fichiers issus du traitement. Nous avons ensuite constitué des films à partir des séquences d'images ainsi obtenues pour chacune des manipulations, au moyen du logiciel QuickTime³. Sur ces films nous pouvons voir l'apparition d'un pilier comme une tache blanche qui s'agrandit, permettant de localiser exactement la position de chaque pilier au moment de son apparition.

Les films ont par la suite été traités avec le programme informatique "Post-Behav-Termite 1.0", mis au point par Jacques Gautrais. Ce logiciel permet d'extraire, pour chacune des expériences, le moment d'apparition de l'ensemble des piliers ainsi que leur position.

La conception de scripts R a enfin permis l'analyse statistique des données obtenues dans les expériences en comparant les nombres de piliers à 24, 48 et 72h après l'apparition du premier pilier. Nous avons aussi comparé les temps nécessaires à l'apparition du premier pilier et les moyennes des intervalles de temps entre les apparitions du premier pilier et chaque pilier suivant jusqu'au dixième pilier (moyennes des intervalles de temps entre les piliers un et deux, entre les piliers un et trois, entre les piliers un et quatre, etc), entre les manipulations à substrat lisse et celles à substrat rugueux. Enfin, les distances au pilier le plus proche (calculées en millimètres) au moment de la construction de nouveaux piliers ainsi qu'en fin de période d'enregistrement ont également été comparées. Précisons ici que les expériences étaient arrêtées lorsque les fourmis avaient interrompu leur dynamique de construction ou n'avaient plus suffisamment de matériau à leur disposition pour continuer à construire. Ces analyses comparatives ont tout d'abord été réalisées en effectuant des tests de Mann-Whitney et des tests de Student après avoir préalablement calculé les moyennes des différentes distances inter-pilier pour chaque expérience. Puis, par souci de précision, nous avons souhaité appliquer des tests plus puissants. Dans ce but, nous avons d'abord opté pour l'utilisation de modèles linéaires à effets mixtes qui

2. <http://www.r-project.org/>

3. <http://www.apple.com/fr/quicktime/>

nous permettaient de prendre en considération de possibles effets aléatoires dus aux variabilités intra-expérimentales sur les distances inter-pilier. En dépit de transformations appliquées aux données, nous ne sommes pas parvenu à obtenir la normalité des résidus issus des différents modèles, nous nous sommes alors tournés vers l'application à nos variables d'ANOVA à mesures répétées, ces derniers tests étant connus pour être plus robustes à la non-normalité des valeurs (Zar, 1999). Nous présenterons ici, les résultats obtenus par les tests de Mann-Whitney et les t-test d'une part, et les résultats proposés par les modèles à effets mixtes ou les ANOVA à mesures répétées d'autre part. Nous présentons aussi les résultats de la dynamique spatio-temporelle de construction (volumes et surfaces construit et creusés, nombres de piliers, distance au pilier le plus proche...).

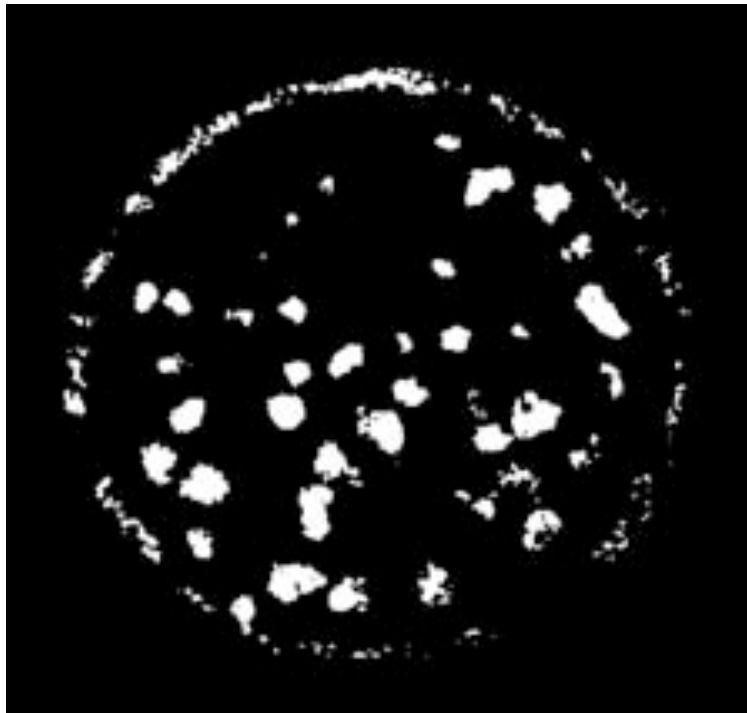


FIGURE 2.4. Exemple d'image issue des matrices d'hauteur des constructions. Les zones blanches représentent des constructions dépassant un seuil de 3 millimètres de hauteur. Le diamètre de la zone de construction est de 10 centimètres

3. Résultats et discussions :

3.1. Dynamique spatio-temporelle (Volumes construits et creusés) : Les dynamiques temporelles de volumes peuvent être étudiées de façon quantitative. Pour chaque expérience et chaque fichier de données, le volume total de construction au-dessus de différents seuils (de 0.5 à 5 mm) a été calculé, ainsi que le volume total creusé (hauteurs négatives) (Figure 2.5).

Pour chacune des expériences, on remarque un temps de latence entre le début de l'acquisition des données et le commencement des constructions. Ce temps de latence varie selon les expériences. Une fois la phase de construction entamée, le volume construit augmente de façon quasi-linéaire. Une différence de vitesse de construction semble être remarquable entre les expériences a substrat rugueux et celles a substrat lisse (Figure 2.5).

On constate qu'on a le même type d'allure de courbe pour l'analyse des volumes construits. Les courbes sont plus aplanies à cause de l'échelle qui diffère.

A partir de ces différentes courbes, on a testé si la dynamique de construction dépendait du seuil considéré. On ne constate pas de différence qualitative sur les figures, l'allure reste la même pour chacune des expériences. Le seuil choisi ne modifie donc pas l'analyse. De plus, on constate qu'à partir des seuils de 2 et 3 millimètres, on a bien un volume construit nul au début. Ces seuils sont donc les seuils minimaux pour retirer une partie des artefacts des données.

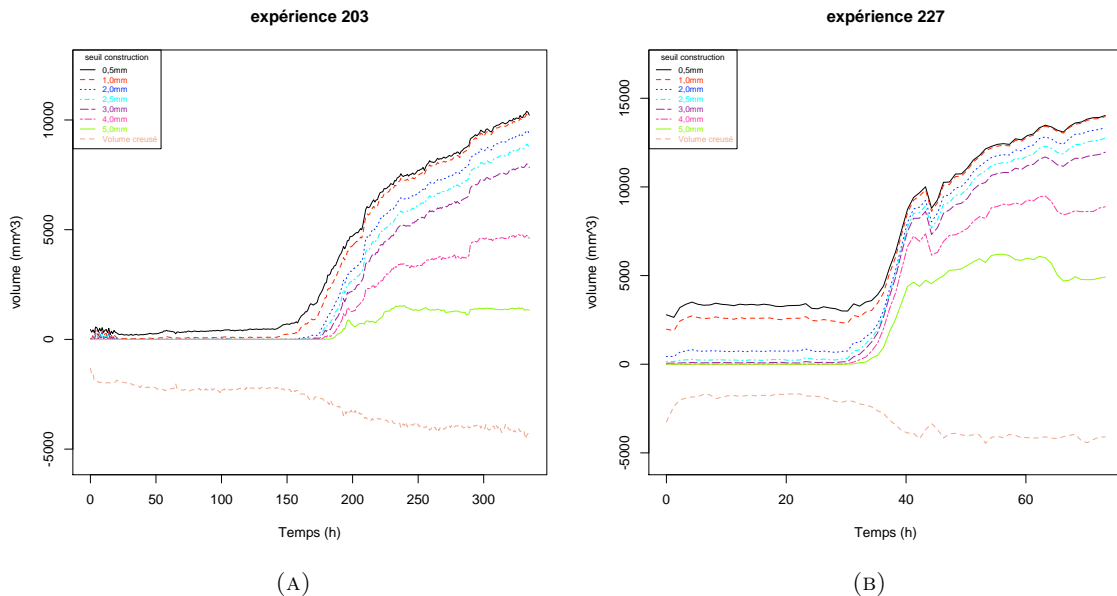


FIGURE 2.5. Volumes construits (courbes positives) et creusés (courbes négatives) pour l'expérience 203 (substrat lisse) (figure(A)) et pour l'expérience 227 (substrat rugueux)(figure(B)).

3.2. Identification des piliers : Grâce au programme informatique "Post-Behav-Termite 1.0", on peut extraire pour chacune des expériences le nombre de piliers au cours du temps (Figure 2.6).

On constate que les courbes sont croissantes au début de chaque expérience, le nombre de piliers augmente donc au cours du temps. Le nombre final des piliers diffère selon les expériences, il peut être compris entre 13 et 51 piliers. Vers la fin de chaque

expériences le nombre de piliers se stabilisant, on a voulu vérifier s'il existait une distance caractéristique entre les piliers.

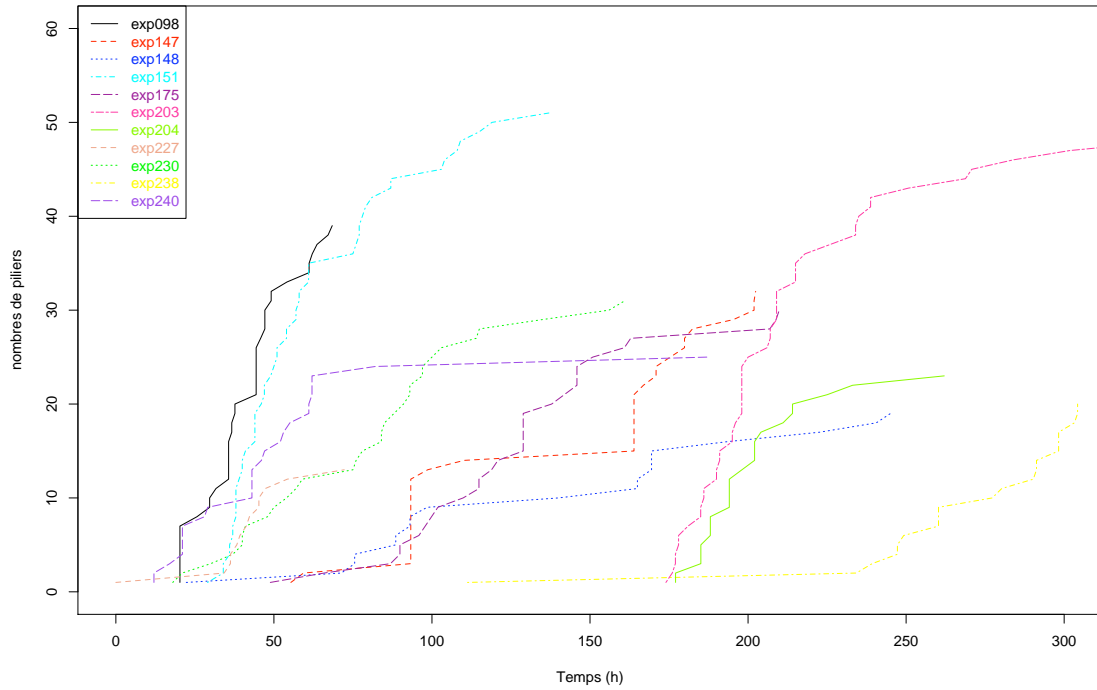
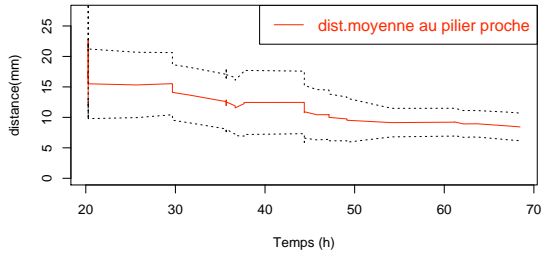


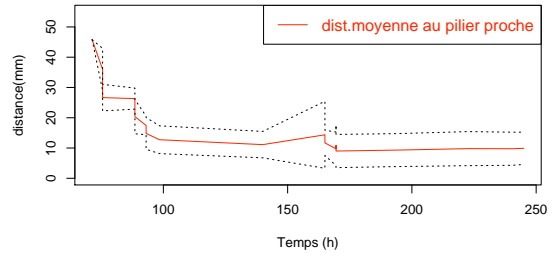
FIGURE 2.6. Nombre de piliers au cours du temps.

3.3. Distances caractéristiques entre piliers : On utilise le programme informatique "Post-Behav-Termite 1.0". On peut déterminer la distance moyenne au pilier le plus proche au court du temps. Cette distance moyenne converge vers 10 mm (Figures 2.7 et 2.8).

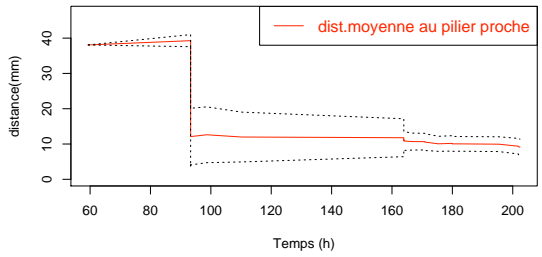
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 098)



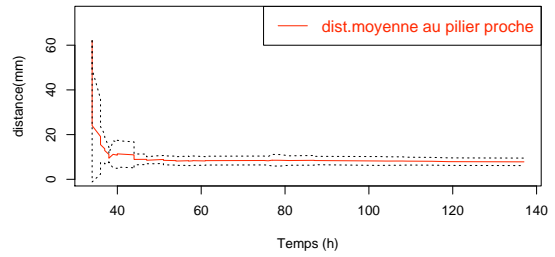
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 148)



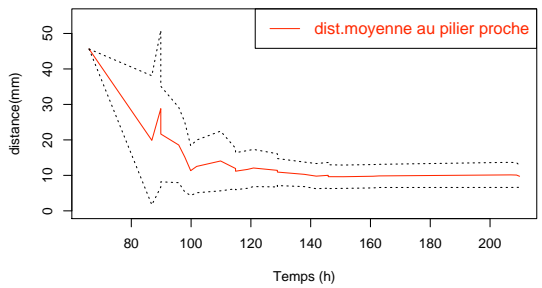
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 147)



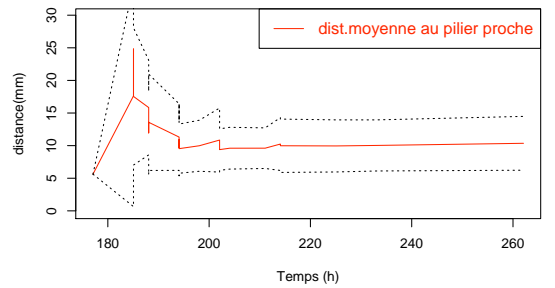
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 151)



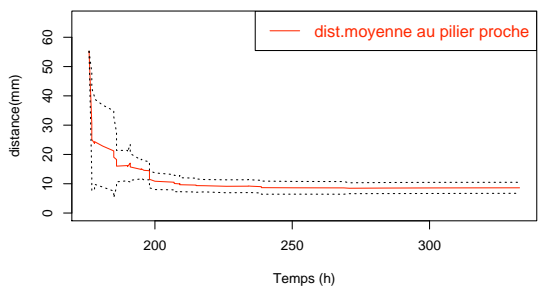
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 175)



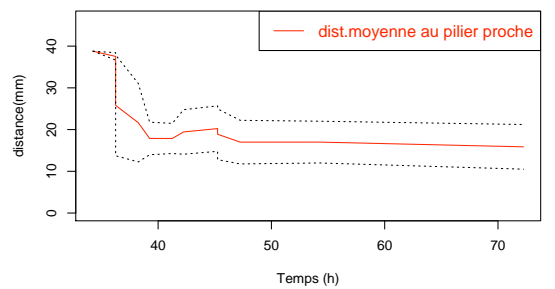
distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 204)



distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 203)



distance moyenne au pilier le plus proche (expérience 227)



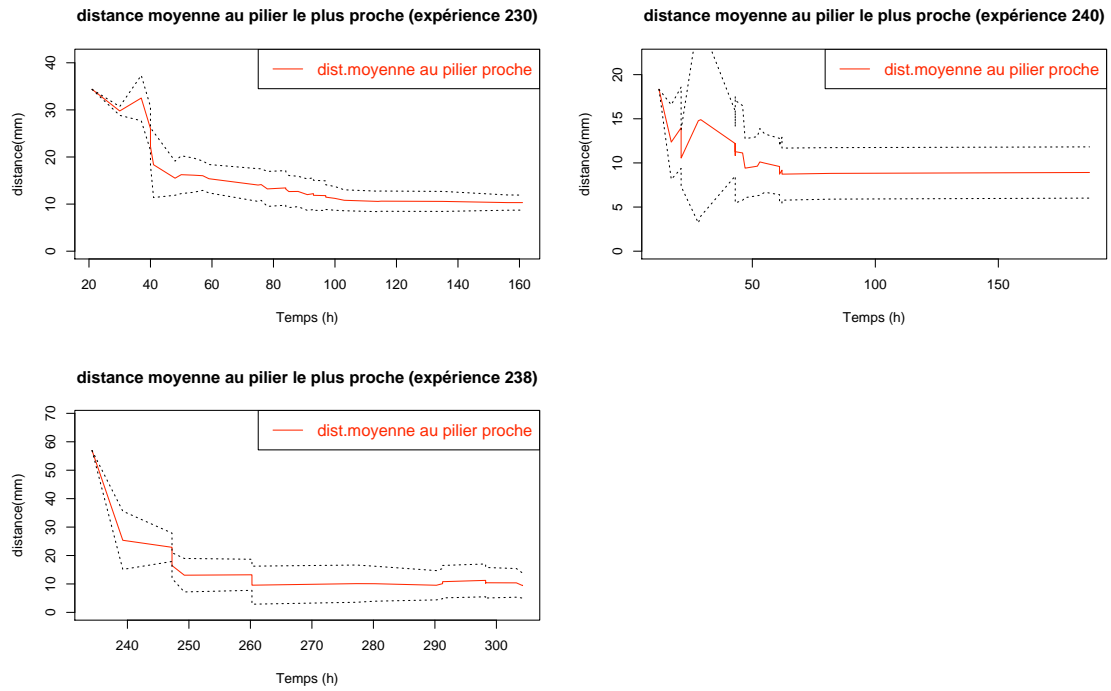
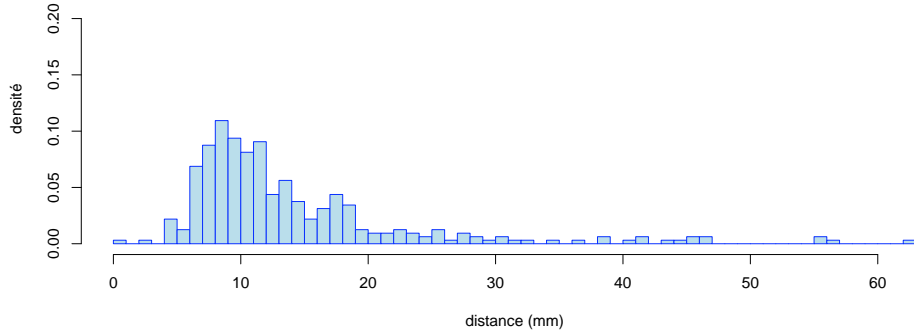


FIGURE 2.7. Distance moyenne au pilier le plus proche pour toutes les expériences à substrat lisse (expériences 098, 147, 148, 151, 175, 203, et 204) et à substrat rugueux (expérience 227, 230, 238 et 240) . La courbe rouge représente la distance moyenne au plus proche pilier tandis que les courbes en pointillés représentent les erreurs standards. Pour toutes les expériences cette distance converge vers 10 millimètres.

Histogramme de la distance au voisin le plus proche au moment de l'apparition de chaque pilier



Histogramme de la distance au voisin le plus proche à la fin de l'expérience

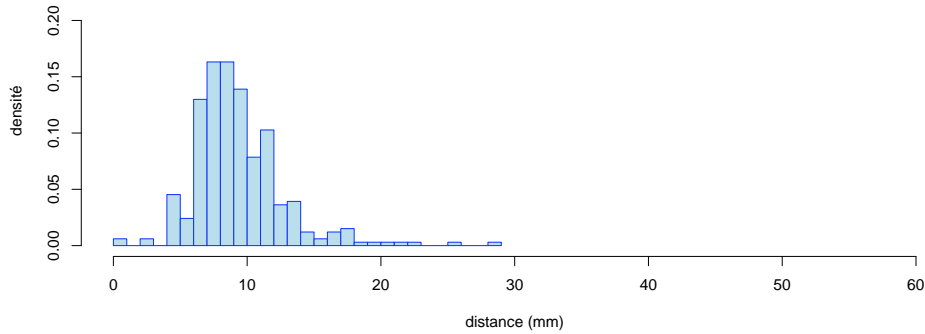


FIGURE 2.8. Histogramme de la distance au voisin le plus proche au moment de l'apparition de chaque pilier (haut) et à la fin de l'expérience (bas). On observe une densité élevée entre 8 et 10 millimètres.

3.4. Influence de la rugosité du substrat sur la vitesse de construction :

Nous avons tout d'abord comparé les temps d'apparition du premier pilier durant les expériences lisses et les expériences rugueuses. Le test de Mann-Whitney que nous avons utilisé n'a pas montré de différences significatives ($W=23$, $p=0.109$) (Figure 2.9(a)).

Nous avons également comparé les moyennes des intervalles de temps entre les apparitions du premier pilier et chaque pilier suivant jusqu'au dixième pilier. Les valeurs étant distribuées selon une loi normale, nous avons tout d'abord employé un test de Student. Cependant, au vu du faible nombre de données dont nous disposons, il nous a semblé préférable de confirmer ce résultat en utilisant un test non-paramétrique. Un test de Mann-Whitney a donc été réalisé. Les deux tests nous ont indiqué qu'il n'existait pas de différence significative entre ces intervalles de temps calculés pour les expériences à substrat lisse et celles à substrat rugueux (pour le test de Student : $t=-0.939$, $dl = 3.644$, $p=0.405$; pour le Mann-Whitney : $W=8$, $p=0.315$) (Figure 2.9(b)).

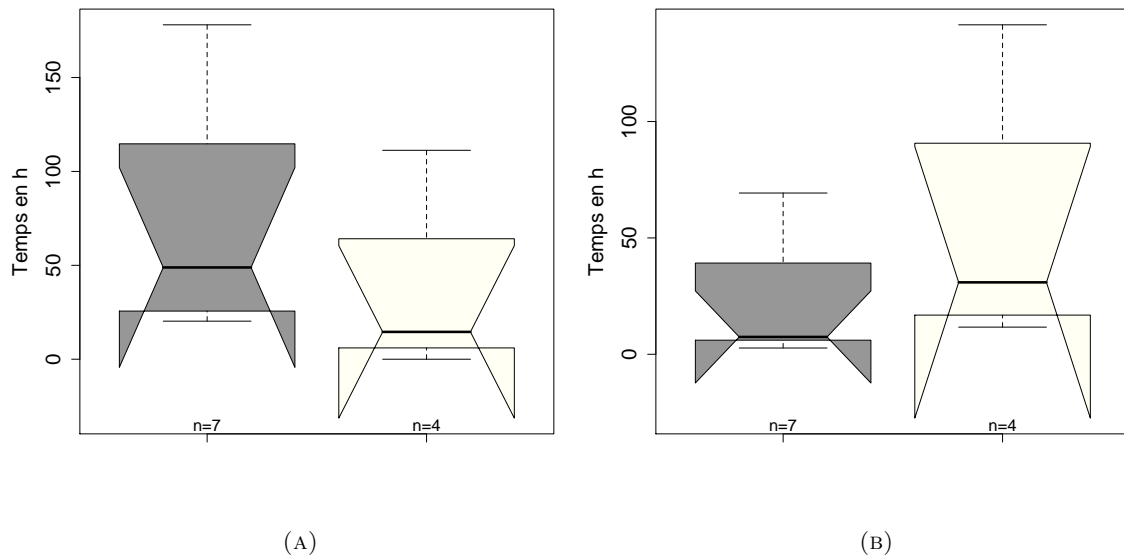


FIGURE 2.9. (A) : Boxplots illustrant la distribution des temps avant l'apparition du premier pilier pour les expériences à substrat lisse (en gris) et à substrat rugueux (en blanc). Lecture d'un boxplot : les traits épais représentent la médiane, le trait inférieur et supérieur représentent respectivement le premier et troisième quartile. Les traits pointillés s'étendent jusqu'aux dernières valeurs extrêmes. Enfin, les encoches représentent les intervalles de confiance des médianes. Le n correspond, ici, aux nombre de valeurs dans chaque jeu de donnée. (B) : Boxplots représentant les distributions des moyennes des intervalles de temps entre les apparitions du second au dixième piliers et celle du premier pilier pour les expériences à substrat lisse (en gris) et à substrat rugueux (en blanc).

Enfin nous avons comparé les nombres de piliers construits 24, 48 et 72 heures après l'apparition du premier pilier. Les tests de Mann-Whitney que nous avons employé n'ont pas montré de différences significatives entre les nombres de piliers construit sur un substrat lisse et ceux construits sur un substrat rugueux 24 heures après l'apparition du premier pilier ($W=23$, $p=0.104$), mais également après 48 ($W=21$, $p=0.218$) et 72 heures ($W=22$, $p=0.163$) (Figure 2.10). Il semble donc que la rugosité du substrat n'ait aucune influence sur la vitesse de construction des *Lasius niger*.

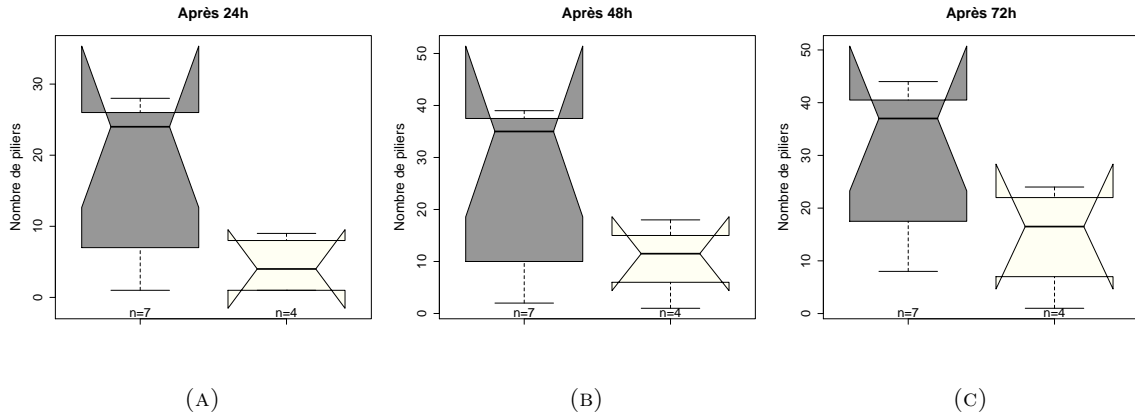


FIGURE 2.10. (A) : Comparaison des nombres de piliers construits avec un substrat lisse et ceux construits avec un substrat rugueux 24 heures après l'apparition du premier pilier. (B) : 48 heures après l'apparition du premier pilier. (C) : 72 heures après l'apparition du premier pilier.

3.5. Influence de la rugosité du substrat sur la distance au plus proche pilier : Tout d'abord, afin de s'assurer que la distance au pilier le plus proche en fin de période d'enregistrement possède une réelle valeur statistique, nous avons tracé les courbes d'évolution au cours du temps des distance moyennes au pilier le plus proche pour chacune des expériences retenues. Ces graphiques nous ont permis de nous assurer que ces distances se stabilisaient rapidement après l'apparition des premiers piliers de chaque manipulation (Figure 2.11).

Nous avons donc pu utiliser la variable de distance au pilier le plus proche en fin de période d'enregistrement pour des analyses statistiques présentées ci-dessous.

Pour évaluer l'influence que pourrait avoir la rugosité du substrat sur la distance au pilier le plus proche, nous avons comparé les moyennes des distances au plus proche pilier en fin de périodes d'enregistrement pour chaque expérience réalisée avec un substrat lisse avec celles réalisées avec un substrat rugueux. Pour cela, nous avons utilisé un test de Student et un test de Mann-Whitney. Ces tests nous indiquent une absence de différence significative entre les deux situations (test de Student : $t = -1.431$, $p = 0.242$; Mann-Whitney : $W = 24$, $p = 0.072$) (Figure 2.12(a)). Nous avons ensuite employé un modèle linéaire à effet mixte en paramétrant le numéro d'expérience comme facteur aléatoire. Ce dernier ne nous a pas indiqué l'existence de différence significative ($F = 2.983$, $dl = 338.9$, $p = 0.118$). Néanmoins, les résidus n'étant pas distribués selon une loi normale ($W = 0.932$, $p = 1.574e-11$), nous avons également appliqué une ANOVA à mesures répétées sur l'ensemble des distances au plus proche pilier pour toutes les expériences en fonction du type de substrat et en prenant le numéro d'expérience comme facteur aléatoire. L'anova a confirmé les résultats obtenus avec le test de Student et le test de Mann-Whitney ($F = 3.184$, $dl = 1$, $p = 0.108$). Il faut cependant considérer le résultat de l'ANOVA avec prudence car le test d'homogénéité des variances utilisé sur les résidus nous informe d'une importante hétéroscédasticité.

Nous avons ensuite comparé les moyennes des distances au pilier le plus proche au moment de l'apparition de chacun des piliers. Le test de Student et le test de Mann-Whitney nous montre qu'il n'existe pas de différence significative (test de Student : $t = -1.363$, $p = 0.234$; Mann-Whitney : $W = 6$, $p = 0.163$) (Figure 2.12(b)). Le modèle linéaire à effet mixte que nous avons réalisé confirme l'absence de différence significative ($F = 2.422$, $dl = 328,9$, $p = 0.154$). Mais, là encore, les résidus n'étaient pas distribués normalement ($W = 0.7311$, $p < 2.2e - 16$). Nous avons donc utilisé une ANOVA à mesures répétées qui confirme également les résultats obtenus précédemment ($F = 2.205$, $dl = 1$, $p = 0.171$). En revanche, ici, il y a homoscedasticité des résidus. Il semble donc que la rugosité du substrat n'ait aucune influence sur la distance au pilier le plus proche.

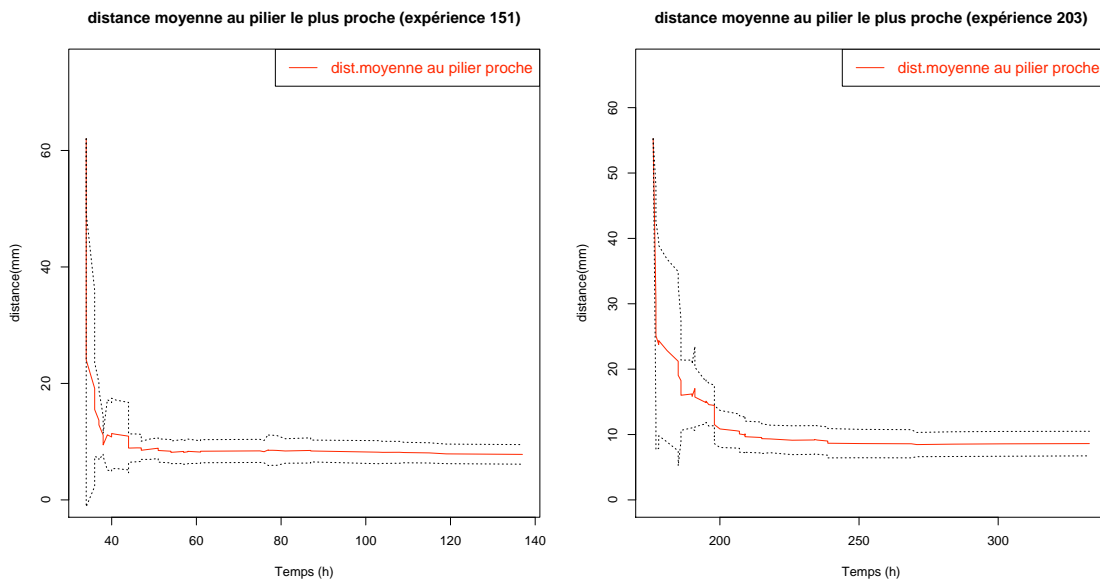


FIGURE 2.11. Courbes illustrant l'évolution au cours du temps des distances moyennes au pilier le plus proche pour une expérience à substrat lisse (expérience 151) et une expérience à substrat rugueux (expérience 203). La courbe rouge représente la distance moyenne au plus proche pilier tandis que les courbes en pointillé représentent les erreurs standards.

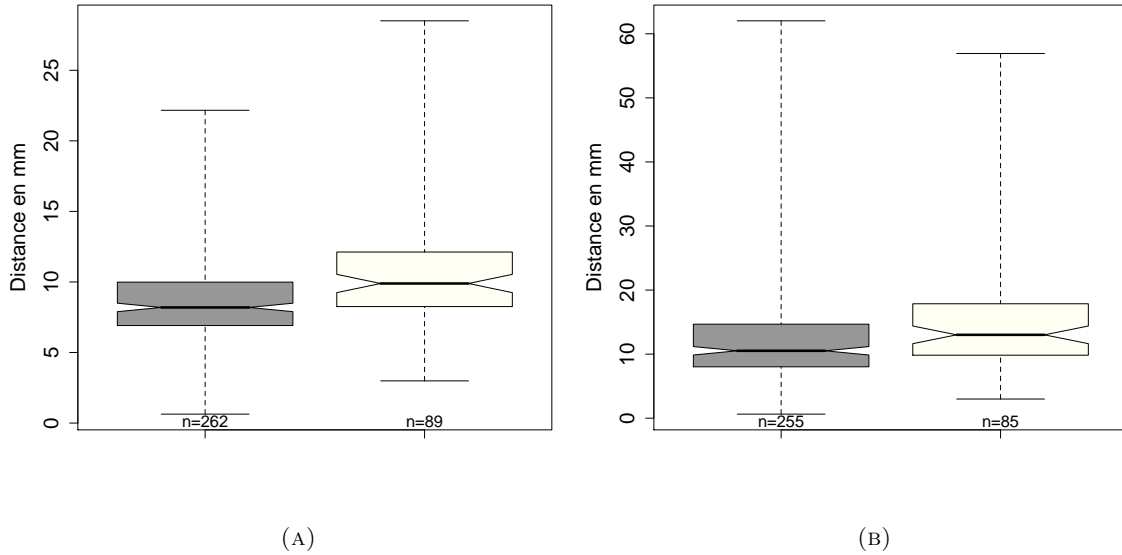


FIGURE 2.12. (A) : Boxplots présentant les distributions des distances au pilier le plus proche en fin de période d'enregistrement de chaque expérience pour celles réalisées avec un substrat lisse (en gris) et celles réalisées avec un substrat rugueux (en blanc). Notons que les encoches sont calculées sans prendre en compte la dépendance entre piliers d'une même expérience. (B) : Boxplots présentant les distributions des distances au pilier le plus proche au moment de l'apparition de chaque pilier pour les expériences à substrat lisse (en gris) et celles à substrat rugueux (en blanc).

En conclusion dans ce chapitre, les analyses que nous avons réalisées montrent que la rugosité du substrat mis à disposition des fourmis *Lasius niger* n'a pas de réelle influence sur la dynamique de construction des structures épigées chez cette espèce. En effet, nous n'avons pas relevé de différence significative concernant la vitesse de construction ou encore les distances inter-piliers entre les expériences en substrat lisses et celles en substrat rugueux. Ce résultat montre qu'il est possible d'étudier les constructions chez les fourmis en laboratoire sans avoir à se préoccuper d'un possible biais lié à la différence de rugosité entre les diverses manipulations réalisées. La rugosité du substrat étant difficile à mesurer, la mise en place d'un protocole impliquant une surface rugueuse présentait le risque d'introduire un biais en ne contrôlant pas les variations de cette rugosité. Cependant notre étude vient légitimer ce type de protocoles expérimentaux.

Pour expliquer ces résultats, nous pouvons émettre deux hypothèses. La première serait que la rugosité du substrat ne soit effectivement pas un facteur influençant la dynamique de construction de piliers chez *Lasius niger*. Il est probable que la rugosité du substrat ne représente pas une variation suffisante du milieu pour induire une modification du comportement individuel et donc de la dynamique de construction.

La seconde possibilité remettrait en cause la puissance de statistique de notre analyse. En effet, peu d'expériences ont pu être retenues. Nous n'avons donc disposé que de quelques valeurs pour chacune des variables testées, ce qui réduit fortement le degré de confiance que l'on peut avoir en ces résultats.

Il serait donc intéressant de continuer à mettre en place des expériences avec des substrats lisses et des substrats rugueux de manière à pouvoir affiner nos résultats et ainsi les confirmer ou les réfuter.

Ces résultats restent rassurants pour la mise en oeuvre de d'un modèle de construction, car même si dans la nature la rugosité est variable dans l'espace et au cours du temps, il ne semble pas être nécessaire d'inclure une influence de cette variabilité sur le comportement individuel.

CHAPITRE 3

MODÈLE DE PISTES

Résultats présentés sous forme de communication orale au séminaire de la **SFBT**, Saint Flour, 2012



1. Introduction :

En suivant une piste chimique déposée par leurs congénères, les fourmis sont capables de se déplacer en un chemin coordonné en tant que groupe. Le marqueur chimique, appelé phéromone est une substance volatile peinte sur le chemin des déplacements des fourmis. Comme une substance diffusée dans l'air, cela crée un couloir d'odeur auquel les autres fourmis répondront et s'orientent (Bossert et Wilson 1963). Les récepteurs des deux antennes peuvent sentir les phéromones, et par une comparaison du niveau de gauche puis de droite, incitent la fourmi à emprunter une piste qu'elle rencontre. Il y a une tolérance très développée mais limitée sur les récepteurs de phéromones, et des erreurs telle que perdre une piste.

Au niveau de la société, une réponse coordonnée à la menace des prédateurs, un effort collectif pour nourrir la colonie, des mouvements migratoires organisés sont essentiels pour la survie. Pourtant, la coordination des mouvements de milliers d'individus n'est pas gouvernée par des leaders ou des preneurs de décisions centraux. Plutôt, le comportement individuel est le résultat d'un comportement collectif qui fut appelé «organisation autonome» (Camazine 1991, Aron et coll., 1989, Beckers et coll., 1990, Calenbuhr et Deneubourg 1990, Deneubourg et coll., 1990, Pasteels et coll., 1987). Le modèle dans ce texte explore comment les systèmes d'organisation autonomes peuvent changer et répondre aux changements des besoins de la société ou aux influences environnementales auxquelles elle fait face ; par exemple : de temps en temps, un réseau de pistes sert à couvrir efficacement une large aire sur laquelle la population cherche de la nourriture. A d'autres moments, une migration de masse pour se transférer dans un nouveau nid, ou des colonnes plus étroites pour explorer une source de nourriture récemment découverte sont requis (Hölldobler et Wilson 1990). La manière dont la population s'adapte à ces extrêmes, et la manière dont elle atteint par de petits changements des réponses individuelles sont les sujets de ce chapitre.

L'idée principale de ce chapitre est que les propriétés et les comportements au niveau de l'individu avec des interactions appropriées entre les individus et leurs pistes peuvent représenter des réseaux de pistes. Les propriétés spécifiques des individus qui entrent dans le modèle sont les taux de dépôt et évaporation de phéromones, la fidélité des suiveurs, (la probabilité de suivre une piste qui dépend de la concentration de phéromone), et l'attraction des pistes envers d'autres individus (recrutement des fourmis par une piste).

Le modèle caractérise l'évolution spatio-temporelle complexe des réseaux.

2. Modèle Mathématiques (modèle de pistes) :

On se base sur le papier de Boissard, Degond et Motsch (2011) où un modèle mathématique est proposé pour la formation des pistes de fourmis. Dans ce modèle les fourmis interagissent avec des phéromones.

Les fourmis adaptent leurs déplacements par rapport aux phéromones déposées par d'autres, renforçant donc des pistes existantes tandis que l'évaporation des phéromones permet aux pistes faibles de disparaître.

La dynamique des fourmis est discrète en temps et est succession de parcours libres dans un intervalle de temps Δt et de sauts de vitesse. Ces sauts de vitesse arrivent avec une probabilité exponentielle. On considère deux sortes de sauts de vitesse : les sauts

purement aléatoires qui traduisent la capacité des fourmis d'explorer un nouvel environnement et les sauts de recrutement par des phéromones. Les phéromones apportent un changement de direction.

Dans ce chapitre on regarde aussi l'influence des taux de dépôt et d'évaporation et de l'angle de perception sur l'apparition des pistes. On regarde aussi l'influence de la diffusion des phéromones sur la vitesse d'apparition des pistes (ces quatre points n'ont pas été traités dans le papier de Boissard, Degond et Motsch (2011)).

2.1. Variables du modèle : Dans notre modèle les fourmis sont représentées par leur vitesse linéaire constante égale à c

$$V = c\omega,$$

leur densité $F(X, \omega, t)$ au point X qui se dirigent dans la direction ω au temps t , leur densité en (X, t)

$$\rho(X, t) = \int_{\mathbb{S}^1} F(X, \omega, t) d\omega,$$

et leur distribution de probabilité angulaire

$$\mathbb{F}(X, \omega, t) = \frac{F(X, \omega, t)}{\rho(X, t)} d\omega,$$

avec $X \in \mathbb{R}^2$, $\omega \in \mathbb{S}^1 = \{\omega \in \mathbb{R}^2 / |\omega| = 1\}$ et $t \geq 0$.

Les phéromones sont représentées par leur densité $G(X, \omega, t)$ au point X qui se dirigent dans la direction ω au temps t , leur densité en (X, t)

$$T(X, t) = \int_{\mathbb{S}^1} G(X, \omega, t) d\omega,$$

et leurs distribution de probabilité angulaire

$$g(X, \omega, t) d\omega = \frac{G(X, \omega, t)}{T(X, t)} d\omega.$$

Les phéromones sont dirigées (la densité peut être différente pour ω et $-\omega$).

2.2. Équations du modèle : Notre modèle est basé sur deux équations : l'une pour les fourmis et l'autre pour les phéromones.

La densité de phéromones dirigée selon ω croit par le dépôt des fourmis avec un taux γ_d et décroît par évaporation avec un taux γ_e . On a donc :

$$\partial_t G(X, \omega, t) = \gamma_d F(X, \omega, t) - \gamma_e G(X, \omega, t),$$

où γ_d est le taux de dépôt de phéromones et γ_e est le taux d'évaporation de phéromones. Les fourmis se déplacent en ligne droite avec la vitesse $c\omega$ entre deux changements de direction qui correspondent aux recrutements par une piste ou aux changements aléatoires qui modélisent aussi bien l'abandon d'une piste que le mouvement aléatoire en cas de non recrutement par une piste.

L'équation cinétique est donnée par la formule suivante :

$$\partial_t F + c\omega \cdot \nabla_x F = Q_R(F) + Q_A(F),$$

où F est la densité de fourmis, Q_R (recrutement) et Q_A (aléatoire) sont les opérateurs de collision qui sont tous deux exprimés à l'aide d'un opérateur intégral en ω local en (X,t) . L'opérateur Q_k , $k = A$ ou R , s'exprime ainsi :

$$Q_k(F)(\omega) = \int_{\mathbb{S}^1} (P_k(\omega' \longrightarrow \omega)F(X, \omega', t) - P_k(\omega \longrightarrow \omega')F(X, \omega, t)) d\omega',$$

avec $P_k(\omega \longrightarrow \omega')d\omega'$ est la probabilité par unité de temps que la particule de vitesse ω saute dans le voisinage $d\omega'$ de ω' comme résultat de la collision.

On pose un principe de l'équilibre détaillé du type :

$$\frac{P_k(\omega' \longrightarrow \omega)}{P_k(\omega \longrightarrow \omega')} = \frac{h_k(\omega)}{h_k(\omega')},$$

avec h_k est une distribution d'équilibre liée à g .

Classiquement on introduit :

$$\Phi_k(\omega', \omega) = \frac{1}{h_k(\omega)} P_k(\omega' \longrightarrow \omega) = \Phi_k(\omega, \omega'),$$

qui est symétrique par l'échange de ω et ω' , on peut écrire :

$$Q_k(F)(X, \omega, t) = \int_{\mathbb{S}^1} \Phi_k(\omega, \omega') [h_k(\omega)F(X, \omega', t) - h_k(\omega')F(X, \omega, t)] d\omega',$$

avec $h_k = h_k[g]$, qui dépend fonctionnellement de g .

2.2.1. Cas de recrutement : Pour le recrutement, nous devons d'abord spécifier la distribution d'équilibre comme une fonction de la distribution de phéromone. Plusieurs options sont possibles : interactions non locales, locales, choix préférentiels et nématiques.

1. Interactions non locales. On introduit la densité de phéromones qui dirigent vers ω et qui peut être perçu par une fourmi au point X dans sa zone de perception

$$S_r(X, \omega, t) = \frac{1}{\pi r^2} \int_{|X-Y| < r} G(Y, \omega, t) dY,$$

avec r représente le rayon de perception de la fourmi.

On définit la densité de phéromone dans la zone de perception, indépendamment de l'orientation

$$T_r(X, t) = \int_{\mathbb{S}^1} S_r(X, \omega, t) d\omega.$$

Alors, nous introduisons la distribution d'équilibre du processus de recrutement comme suit :

$$h_R(\omega) = g_r(X, \omega, t) = \frac{S_r(X, \omega, t)}{T_r(X, t)}.$$

Maintenant, l'expression pour la probabilité de transition est donnée par

$$\Phi_R(\omega \longrightarrow \omega'; X, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \phi_R(\omega, \omega'),$$

avec γ_R , le taux de recrutement et ν , une fonction croissante en fonction de T qui représente le fait que le recrutement augmente avec la densité de phéromones (dans la dynamique de particule discrète, nous avons pris $\nu(T) = \pi r^2 T$). la fonction $\phi_R(\omega, \omega')$ représente la dépendance angulaire de l'interaction de processus et est tel que ceci

$$\frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{S}^1} \phi_R(\omega, \omega') d\omega' = 1.$$

Nous supposons que c'est indépendant de la distribution de phéromones pour la simplicité.

L'opérateur de recrutement est écrit

$$Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \int_{\mathbb{S}^1} \phi_R(\omega, \omega') [g_r(\omega) F(X, \omega', t) - g_r(\omega') F(X, \omega, t)] d\omega'.$$

On choisit $\phi_R(\omega, \omega') = 1$, ainsi :

$$Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \left(\rho(X, t) \frac{S_r(X, \omega, t)}{T_r(X, t)} - F(X, \omega, t) \right).$$

2. Interactions locales. Ceci correspond à la prise de la limite du rayon de perception au zéro : $r \rightarrow 0$ qui mène à

$$h_R(\omega) = g(\omega).$$

Alors, l'expression de l'opérateur de recrutement est donné par l'expression :

$$Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) (\rho(X, t) g(X, \omega, t) - F(X, \omega, t)).$$

3. Choix préférentiel. Nous pouvons prévoir un mécanisme par lequel les fourmis peuvent sentir et choisir les pistes les plus fréquemment utilisées. Une façon possible de modéliser ce choix préférentiel est en postulant une distribution d'équilibre de la forme

$$h_R(\omega) = g_r^{[k]}(\omega) = \frac{g_r^k(\omega)}{\int_{\mathbb{S}^1} g_r^k(\omega) d\omega},$$

avec $k > 1$. Donc, prenant $g_r^{[k]}$ comme la distribution d'équilibre de l'interaction fourmi-phéromone, signifie que les fourmis choisissent les pistes avec une probabilité plus haute quand la densité de phéromones dans la direction ω est haute et avec une probabilité basse quand la densité phéromones dans la direction ω est basse. Dans le cas où $\phi_R = 1$ l'expression de l'opérateur de recrutement est donnée par :

$$Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \left(\rho(X, t) g_r^{[k]}(X, \omega, t) - F(X, \omega, t) \right).$$

Ce mécanisme peut aussi être combiné avec une interaction locale, en remplaçant g_r par la probabilité de phéromone angulaire locale g . Nous notons que ce mécanisme n'est pas implementable dans la dynamique discrète parce que l'opération $g \rightarrow g^{[k]}$ est seulement définie pour des mesures g qui appartient à l'espace Lebesgue $\mathbb{L}^k(\mathbb{S}^1)$. Cependant, les sommes de deltas Dirac, qui correspondent à la mesure g dans le Modèle à base d'Individu (expliqué ci dessus), n'appartiennent pas à cet espace. Donc, une procédure de lissage doit être appliquée à l'avance. Depuis, il n'est pas possible d'obtenir des données expérimentales de la procédure de lissage et le pouvoir à la puissance k , le modèle de choix préférentiel ne va pas être utilisé dans les simulations numériques.

4. Interactions nématiques. Les interactions fourmis-phéromones décrites sont des polaires, c'est-à-dire on suppose que les phéromones ont des directions. Cependant, nous pouvons facilement proposer une interaction nématique, pour lequel une fourmi de vitesse $c\omega$ choisie ω' parmi les directions de phéromones et leur opposé d'une telle façon que l'angle $\widehat{(\omega, \omega')}$ est aigu, c'est-à-dire comme ceci $\omega \cdot \omega' > 0$. Nous modifions l'équilibre de l'opérateur de recrutement comme suit :

$$h_R(X, \omega, t) = g_r^{(sym)}(X, \omega, t) = \frac{S_r(X, \omega, t) + S_r(X, -\omega, t)}{2T_r(X, t)},$$

et on suppose

$$\phi_R(\omega.\omega') = 0, \text{ quand } \omega.\omega' \leq 0.$$

Dans le cas où $\phi_R = 2H$, avec H est fonction de Heaviside, l'expression de l'opérateur de recrutement est donnée par :

$$Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \left[\frac{1}{T_r(X, t)} (\rho_\omega^+(X, t) S_r(X, \omega, t) + \rho_\omega^-(X, t) S_r(X, -\omega, t)) - F(X, \omega, t) \right],$$

avec

$$\rho_\omega^\pm = \int F(X, \omega', t) H(\pm\omega.\omega') d\omega',$$

est la densité locale de fourmis qui se dirigent dans une direction ω faisant respectivement un angle aigu (pour ρ_ω^+) ou angle obtus (pour ρ_ω^-) avec ω' au point X .

2.2.2. Cas de changement de direction aléatoire : On reprend la même analyse, simplement la distribution d'équilibre

$$h_A(\omega) = \frac{1}{2\pi},$$

avec une probabilité de saut donnée

$$\Phi_A(\omega, \omega') = \gamma_A \phi_A(\omega, \omega').$$

Ici, ϕ_A satisfait la même condition de normalisation que la probabilité de transition de saut de recrutement ϕ_R et γ_A est taux de changement aléatoire de direction. L'expression de Q_A est donnée par :

$$Q_A(F) = \gamma_A \left(\int_{\mathbb{S}^1} \phi_A(\omega, \omega') F(X, \omega', t) \frac{d\omega'}{2\pi} - F(X, \omega, t) \right).$$

Si $\phi_R = 1$, alors Q_A réduit à

$$Q_A(F) = \gamma_A \left(\frac{\rho(X, t)}{2\pi} - F(X, \omega, t) \right).$$

2.3. Modèle cinétique : Ci-dessous, nous rassemblons toutes les équations du modèle cinétique. Nous avons écrit le modèle dans le cadre d'interaction non-locale, le choix préférentiel et l'interaction nématique.

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t F + c\omega \nabla_x F = Q_R(F) + Q_A(F), \\ \partial_t G(X, \omega, t) = \gamma_d F(X, \omega, t) - \gamma_e G(X, \omega, t), \\ Q_R(F)(X, \omega, t) = \gamma_R \nu(T_r(X, t)) \int_{\mathbb{S}^1} \phi_R(\omega, \omega') [h_R(\omega) F(X, \omega', t) - h_R(\omega') F(X, \omega, t)] d\omega', \\ Q_A(F)(X, \omega, t) = \gamma_A \int \phi_A(\omega, \omega') [F(X, \omega', t) - F(X, \omega, t)] d\omega', \\ h_R(\omega) = (g_r^{(sym)})^{[k]}(\omega), \quad g_r^{(sym)}(X, \omega, t) = \frac{S_r(X, \omega, t) + S_r(X, -\omega, t)}{2T_r(X, t)}, \\ S_r(X, \omega, t) = \frac{1}{\pi r^2} \int_{|X-Y| < r} G(Y, \omega, t) dY, \quad T_r(X, t) = \int_{\mathbb{S}^1} S_r(X, \omega, t) d\omega. \end{array} \right.$$

Dans le cas d'interaction locale $r = 0$, avec l'interaction non-nématique et des probabilités de transition uniformes $\phi_R = 1$, $\phi_A = 1$. Dans ce cas, le modèle simplifié est donné par :

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t F + c\omega \nabla_x F = Q_R(F) + Q_A(F), \\ \partial_t G = \gamma_d F - \gamma_e G, \\ Q_R(F) = \gamma_R \nu(T) [\rho h - F], \\ Q_A(F) = \gamma_A \left(\frac{\rho}{2\pi} - F \right), \\ h = g^{[k]}(\omega), \quad g = \frac{G}{T}, \quad T = \int_{\mathbb{S}^1} G d\omega, \quad \rho = \int_{\mathbb{S}^1} F d\omega. \end{array} \right.$$

2.4. Simulations Numériques : Notons X_k^n la position de la particule k à l'instant $t^n = n\Delta t$ et $c\omega_k^n$ sa vitesse. On utilise une méthode particulière c'est-à-dire que l'on cherche une approximation de F et de G sous la forme d'une somme de masses de Dirac :

$$F(X, \omega, t) \simeq \sum_i W_F \delta(X - X_i(t)) \delta(\omega - \omega_i(t)),$$

où X_i est la position de la particule i et $c\omega_i(t) = ce^{i\theta_i}$ est la vitesse de la particule i , $\theta_i \in \mathbb{R}$, et

$$G(X, \omega, t) \simeq \sum_j W_G \delta(X - Y_j(t)) \delta(\omega - \Xi_j(t)),$$

où Y_j est la position de la particule j et $\Xi_j = e^{i\xi_j}$ est la direction de la particule j , $\xi_j \in \mathbb{R}$. On utilise ensuite un splitting en temps de l'équation cinétique.

Le principe du splitting est le suivant, lorsque l'on considère une équation du type :

$$(1) \quad \partial_t f = Af + Bf,$$

où A et B sont deux opérateurs quelconques, on peut utiliser la formule de Trotter :

$$e^{t(A+B)} = \lim_{n \rightarrow \infty} e^{(t\frac{A}{n} + t\frac{B}{n})^n},$$

afin de calculer numériquement la solution de (1). Cela revient pratiquement à résoudre successivement les équations au cours d'un pas de temps Δt :

$$\partial_t f = Af,$$

$$\partial_t f = Bf,$$

en prenant comme donnée initiale pour l'une des équations la donnée finale fournie par l'autre équation.

Dans le cas de l'équation :

$$(2) \quad \frac{\partial F}{\partial t} + c\omega \nabla_x F = Q_R(F) + Q_A(F),$$

le splitting s'effectue entre la partie transport, la partie collision de recrutement et la partie collision aléatoire. On résout successivement :

$$\begin{cases} \partial_t F + c\omega \nabla_x F = 0, \\ \partial_t F = Q_R(F), \\ \partial_t F = Q_A(F). \end{cases}$$

La partie transport est résolue en utilisant un schéma d'Euler. Dans ce modèle nous considérons des particules de type A (fourmis) se déplaçant avec une vitesse constante C qui agissent avec d'autres particules de type B (phéromones) qui sont fixes.

Durant les étapes de transport, la dynamique est décrite par les équations suivantes :

$$\begin{aligned} X_i^{n+1} &= X_i^n + c\omega_i^n \Delta t, \\ \omega_k^{n+1} &= \omega_k^n. \end{aligned}$$

Les étapes de collision sont décrites dans les paragraphes suivants.

2.4.1. Collision de recrutement : Les fourmis se déplacent en lignes droites avec la vitesse $C\omega_i$ entre deux changements de direction. Soit N le nombre total des fourmis, à chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire r_i uniforme dans $[0, 1]$, $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N\}$

$$\begin{cases} \text{si } r_i < 1 - e^{-\gamma_R \Delta t} \longrightarrow \text{collision de recrutement de piste,} \\ \text{si } r_i > 1 - e^{-\gamma_R \Delta t} \longrightarrow \text{pas de recrutement.} \end{cases}$$

Dans le cas de recrutement de piste, on choisit aléatoirement Y_{j_0} une phéromone parmi toutes les phéromones situées dans la boule $B_r(X_i^n)$ de rayon r centré à X_i^n (Figure 3.1). $B_r(X_i^n)$ est la région de détection de fourmi et r son rayon de détection.

À l'instant t^{n+1} on a :

$$\omega_i^{n+1} = \pm \Xi_{j_0},$$

de tel sorte que $(\widehat{\omega_i^n, \omega_i^{n+1}})$ aigu, avec Ξ_{j_0} la direction de la phéromone Y_{j_0} .

L'interaction nématique fait plus le sens biologique, puisque cela semble difficile pour prévoir un mécanisme qui permettrait aux fourmis de détecter l'orientation des phéromones.

2.4.2. Collision aléatoire : À chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire a_i uniforme dans $[0, 1]$, $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N\}$

$$\begin{cases} \text{si } a_i < 1 - e^{-\gamma_A \Delta t} \longrightarrow \text{collision aléatoire,} \\ \text{si } a_i > 1 - e^{-\gamma_A \Delta t} \longrightarrow \text{pas de collision.} \end{cases}$$

Dans le cas de collision aléatoire la fourmi change de direction selon la formule suivante

$$\theta_i^{n+1} = \theta_i^n + \alpha,$$

avec α est un nombre aléatoire uniforme sur $[-\pi, \pi]$.

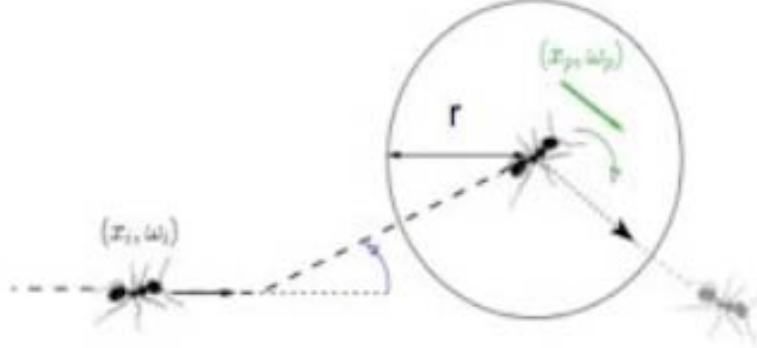


FIGURE 3.1. modèle de piste : Les fourmis suivent un processus de marche aléatoire. Chaque fourmi se déplace sur une ligne droite jusqu'à ce qu'elle subisse un saut aléatoire de vitesse (gauche) ou un saut de recrutement de piste (droite).

2.4.3. Dépôt de phéromones : À chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire d_i uniforme dans $[0, 1]$, $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N\}$

$$\begin{cases} \text{si } d_i < 1 - e^{-\gamma_a \Delta t} \longrightarrow \text{dépôt de phéromones,} \\ \text{si } d_i > 1 - e^{-\gamma_a \Delta t} \longrightarrow \text{pas de dépôt.} \end{cases}$$

Dans le cas de dépôt la fourmi X_i dépose une phéromone Y_{j_0} de la manière suivante :

$$\begin{aligned} Y_{j_0}^{n+1} &= X_i^n, \\ \Xi_{j_0}^{n+1} &= \omega_i^n, \end{aligned}$$

avec $c\omega_i^n$ est la vitesse de la fourmi X_i à l'instant t^n .

2.4.4. Évaporation de phéromones : Soit N_p^n le nombre total des phéromones à l'instant t^n . À chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire e_j uniforme dans $[0, 1]$, $\forall j \in \{1, 2, 3, \dots, N_p^n\}$

$$\begin{cases} \text{si } e_j < 1 - e^{-\gamma_e \Delta t} \longrightarrow \text{évaporation de phéromones,} \\ \text{si } e_j > 1 - e^{-\gamma_e \Delta t} \longrightarrow \text{pas d'évaporation.} \end{cases}$$

S'il y a évaporation on supprime la phéromone.

2.5. Estimation des paramètres et résultats numériques : Nous utilisons des valeurs de paramètres expérimentalement déterminées aussi souvent que possible. Puisque les paramètres sont dépendants d'espèce, nous nous concentrons sur la fourmi *Lasius niger*. Dans notre modèle, le mouvement d'une fourmi est décrit par sa vitesse C et son taux de changement aléatoire de direction γ_A . Ces paramètres ont été évalués

dans différentes études (Bernadou et Fourcassié, 2008) qui nous donnent une gamme de valeurs possibles. Les taux de dépôt et d'évaporation de phéromones γ_d et γ_e ont aussi été mesurés expérimentalement pour *Lasius niger* (Beckers et coll., 2008). L'interaction entre des fourmis et des phéromones n'a pas été quantifiée expérimentalement. C'est pourquoi, nous n'avons pas de valeurs expérimentales pour le rayon de détection de phéromone r et pour le taux de recrutement de phéromones par unité de temps γ_R . Dans nos simulations, nous prenons le rayon de perception r égalent à 1 cm (correspondant grossièrement à 2 longueurs de corps de fourmi). Une valeur basse de γ_R correspond à une interaction faible, tandis que, pour les grandes valeurs de γ_R , les vitesses de fourmis deviennent contrôlées par les directions de phéromones. Dans nos simulations γ_R varie de 0 à 3 s^{-1} .

Les paramètres du modèle sont résumés dans le tableau ci dessous.

En utilisant le modèle de pistes, on visualise clairement des pistes de phéromones qui apparaissent au cours du temps qui sont représentées dans la figure 3.2.

	Paramètre	Valeur
L	longueur du carré de simulation	100 cm
N	nombre de fourmis	200
C	vitesse de fourmis	2 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$
r	rayon de perception de phéromones	1 cm
γ_A	taux de changement aléatoire de direction	2 s^{-1}
γ_R	taux de recrutement de phéromones	2 s^{-1}
γ_d	taux de dépôt de phéromones	0.2 s^{-1}
γ_e	taux d'évaporation de phéromones	0.01 s^{-1}
T	temps de simulation	100 s
Δt	intervalle de discrétisation	0.1 s

TABLE 1. Tableau des paramètres utilisés dans les simulations (R. Beckers et coll., 1992, A. Bernadou et coll., 2008, E. Casellas et coll., 2011).

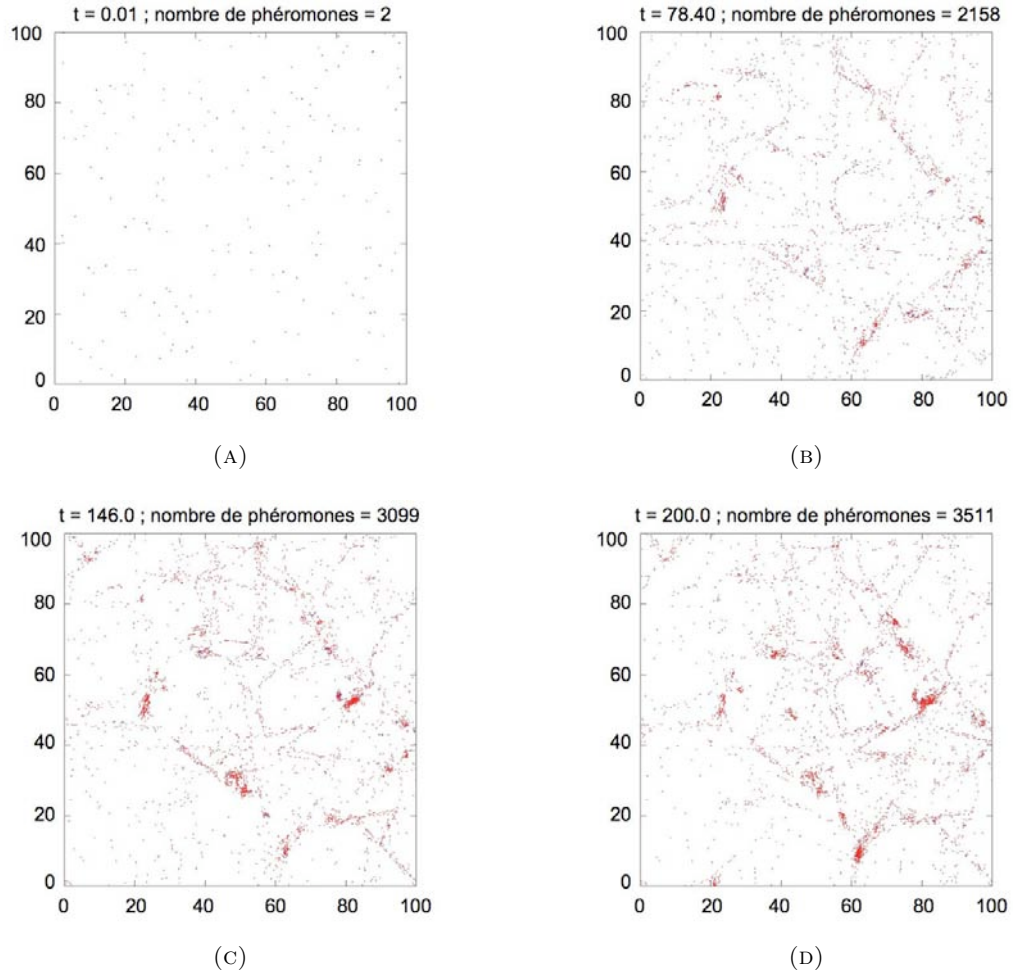


FIGURE 3.2. Apparitions des pistes de fourmis (bleu = fourmis ; rouge = phéromones) au cours du temps de simulation. (A) : $t = 0.1$ s, (B) : $t = 78.4$ s, (C) : $t = 146$ s et (D) : $t = 200$ s.

3. Modèle de pistes avec angle de perception :

Dans cette partie on cherche à analyser l'influence de l'angle de perception des fourmis sur la formation des pistes, en effet les fourmis ne réagissent qu'avec les phéromones qui sont situées dans un cône de demi angle β par rapport à leur propre orientation (Figure 3.3). Dans le modèle cinétique ce qui change c'est l'expression de S_r , elle est donnée par l'expression suivante :

$$S_r(X, \omega, t) = \frac{1}{\pi r^2} \int_{|X-Y| < r; |\mathbb{N}| < \frac{\beta}{2}} G(Y, \omega, t) dY,$$

avec $\aleph = (\omega, \widehat{Y - X})$ l'angle entre ω et le vecteur $Y - X$.

La seule différence par rapport au modèle précédent c'est la partie collision de recrutement expliquée ci-dessous.

3.1. Collision de recrutement : Les fourmis se déplacent en lignes droites avec la vitesse $c\omega_i$ entre deux changements de direction. À chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire r_i uniforme dans $[0, 1]$, $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N\}$

$$\begin{cases} \text{si } r_i < 1 - e^{-\gamma_R \Delta t} \longrightarrow \text{collision de recrutement de piste,} \\ \text{si } r_i > 1 - e^{-\gamma_R \Delta t} \longrightarrow \text{pas de recrutement.} \end{cases}$$

Dans le cas de recrutement de pistes on détermine toutes les phéromones voisines qui vérifient :

$$\begin{cases} |X_i - Y_j| < r, \\ (\omega_i, \widehat{Y_{j_0} - X_i}) \in [-\beta/2, \beta/2], \end{cases}$$

avec r le rayon de perception, β l'angle de perception de la fourmi et $(\omega_i, \widehat{Y_{j_0} - X_i})$, l'angle entre ω_i et le vecteur $Y_{j_0} - X_i$, ensuite on choisit aléatoirement Y_{j_0} une phéromone parmi toutes les phéromones dans la zone de perception (Figure 3.3).

À l'instant t^{n+1} on a :

$$\omega_i^{n+1} = \pm \Xi_{j_0},$$

de telle sorte que $(\omega_i^n, \omega_i^{n+1})$ aigu, avec Ξ_{j_0} la direction de la phéromone Y_{j_0} .

Remarque :

On calcule l'angle entre ω_i et le vecteur $Y_{j_0} - X_i$ grâce à la formule suivante :

$$\begin{cases} \cos((\omega_i, \widehat{Y_{j_0} - X_i})) = \frac{\omega_i \cdot (Y_{j_0} - X_i)}{|\omega_i| \cdot |Y_{j_0} - X_i|}, \\ \sin((\omega_i, \widehat{Y_{j_0} - X_i})) = \frac{\det(\omega_i, (Y_{j_0} - X_i))}{|\omega_i| \cdot |Y_{j_0} - X_i|}, \end{cases}$$

où $\det(A, B)$ est défini par :

$$\det(A, B) = A_1 * B_2 - A_2 * B_1; \quad A = (A_1, A_2) \text{ et } B = (B_1, B_2).$$

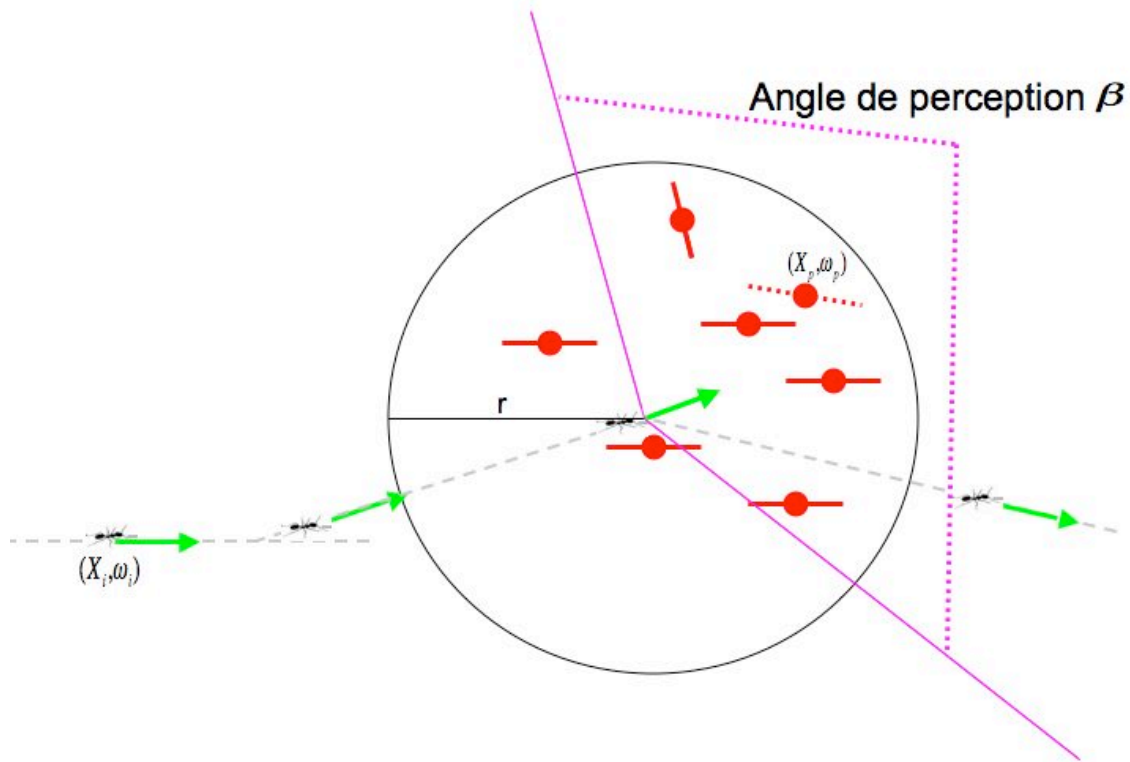


FIGURE 3.3. modèle de piste avec angle de perception : chaque fourmi renouvelle sa direction en choisissant au hasard la direction (ou l'inverse de la direction) d'une des phéromones autour d'elle : le disque de rayon r et l'angle de perception déterminent quelles sont les phéromones prises en compte pour évaluer cette direction.

3.2. Résultats numériques : En utilisant le modèle de pistes avec angle de perception, on a fait varier l'angle de perception (2π , $\frac{3\pi}{2}$, π et $\frac{\pi}{2}$) et on a visualisé l'apparition de pistes au cours du temps. Les simulations montrent que plus l'angle de perception est large (la zone de perception est large) plus les pistes sont claires et apparaissent vite (figures 3.2, 3.4, 3.5 et 3.6).

3. MODÈLE DE PISTES

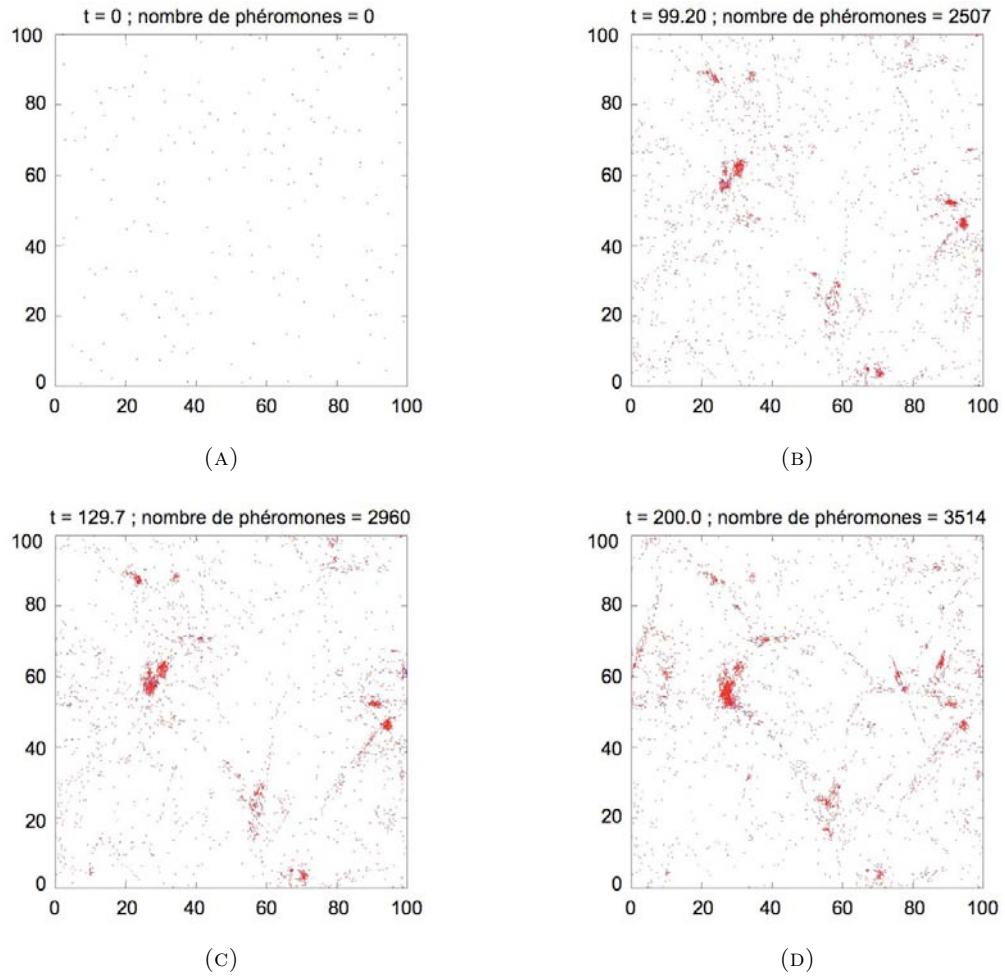


FIGURE 3.4. Apparitions des pistes de fourmis (bleu = fourmis ; rouge = phéromones) au cours du temps de simulation (angle de perception = $\frac{3\pi}{2}$). (A) : $t = 0$ s, (B) : $t = 99.2$ s, (C) : $t = 129.7$ s et (D) : $t = 200$ s.

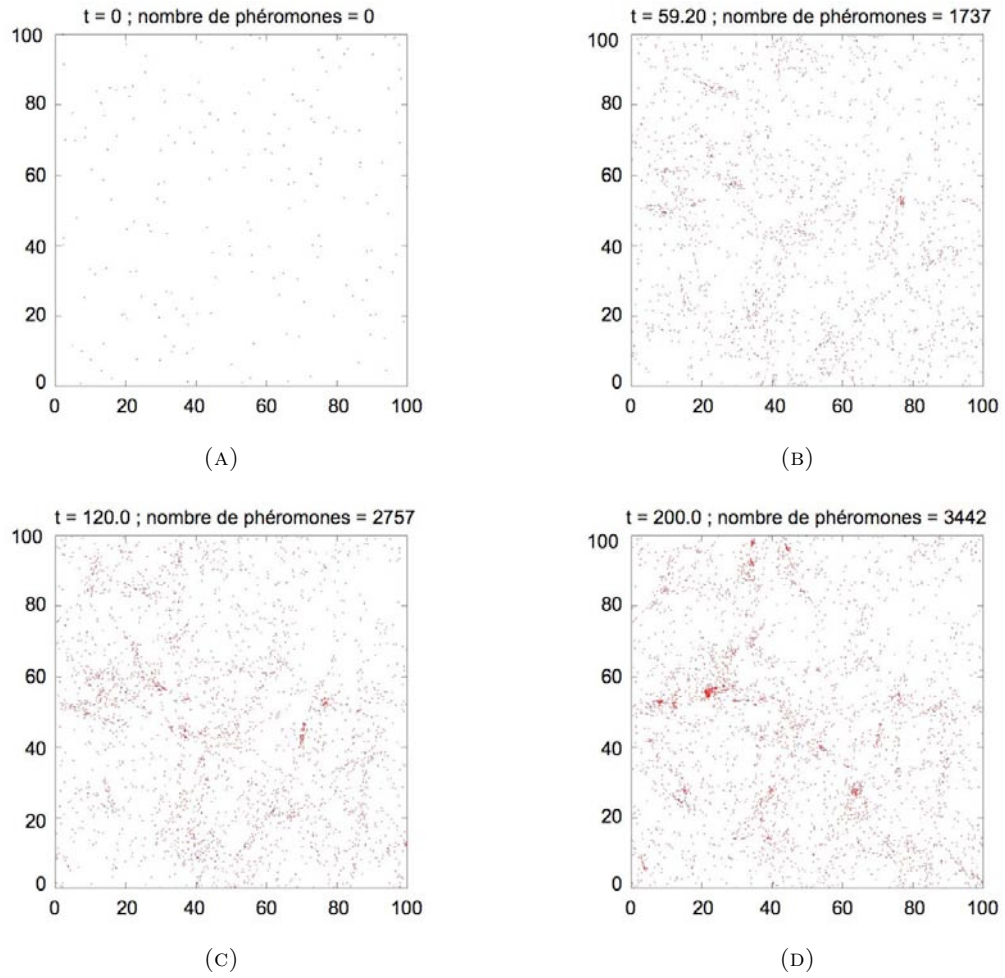


FIGURE 3.5. Apparitions des pistes de fourmis (bleu = fourmis ; rouge = phéromones) au cours du temps de simulation (angle de perception = π). (A) : t = 0 s, (B) : t = 59.2 s, (C) : t = 120 s et (D) : t = 200 s.

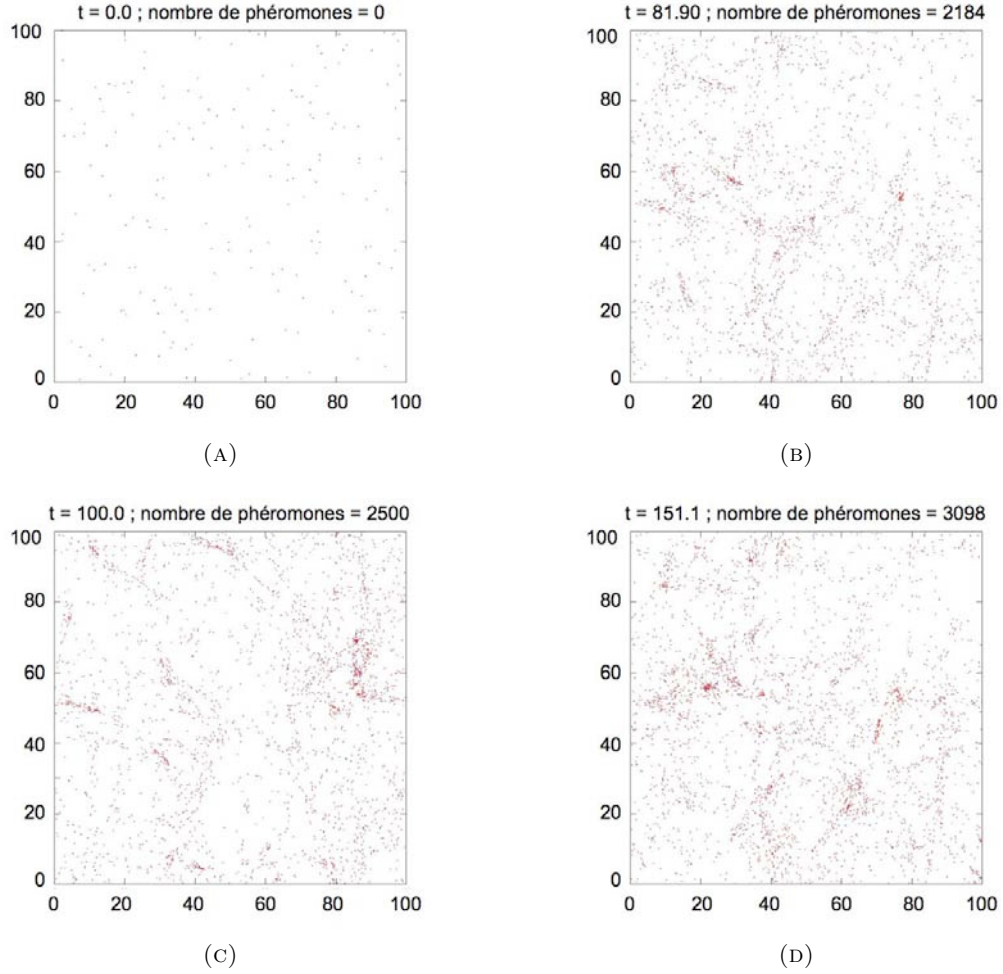


FIGURE 3.6. Apparitions des pistes de fourmis (bleu = fourmis ; rouge = phéromones) au cours du temps de simulation (angle de perception = $\frac{\pi}{2}$). (A) : $t = 0$ s, (B) : $t = 81.9$ s, (C) : $t = 100$ s et (D) : $t = 151.1$ s.

3.3. Influence de l'angle de perception sur l'apparition des pistes : Pour tester la vitesse d'apparition des pistes de phéromones, à chaque pas du temps t^n , pour chaque fourmi X_i on détermine la fourmi ou la phéromone la plus proche Z_j et on calcule le module du produit scalaire de vitesses de X_i et Z_j , ensuite on regarde l'évolution de la moyenne des modules des produits scalaires au cours du temps. Cette moyenne est donnée par la formule suivante :

$$\left\{ \begin{array}{l} |X_i - Z_j| = \min \{ |X_i - \alpha|, \alpha \in \{X_k, Y_l ; k \in \{1, 2, \dots, N\} \setminus \{i\}, l \in \{1, 2, \dots, N_p^n\} \} \}, \\ M = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N |\omega_i \cdot \beta_j|, \end{array} \right.$$

avec N le nombre de fourmis, ω_i la vitesse de la fourmi X_i , β_j la vitesse de la fourmi ou la phéromone la plus proche Z_j et N_p^n le nombre de phéromones à l'instant t^n .

Plus cette moyenne s'approche de 1 plus on a de fourmis alignées c'est à dire "apparition des pistes".

L'évolution de cette moyenne en fonction du temps et en fonction de l'angle de perception, montre que cette moyenne est croissante en fonction du temps (figures 3.8 et 3.7).

Comme la moyenne de la fonction $|\cos(t)|$ définie par

$$\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} |\cos(t)| dt = \frac{2}{\pi} = 0.636,$$

cela explique que la moyenne des produits scalaires commence à l'instant $t = 0s$ par

$$M(0) \simeq 0.64,$$

car à l'état initial les fourmis sont uniformément distribuées. Les figures 3.7 et 3.8 montrent que les fourmis ont une tendance à s'aligner au cours du temps en formant des pistes. La vitesse d'apparition des pistes dépend de l'angle de perception, plus l'angle de perception est grand plus la moyenne des produits scalaires s'approche de 1.

La vitesse d'apparition des pistes est croissante en fonction de l'angle de perception.

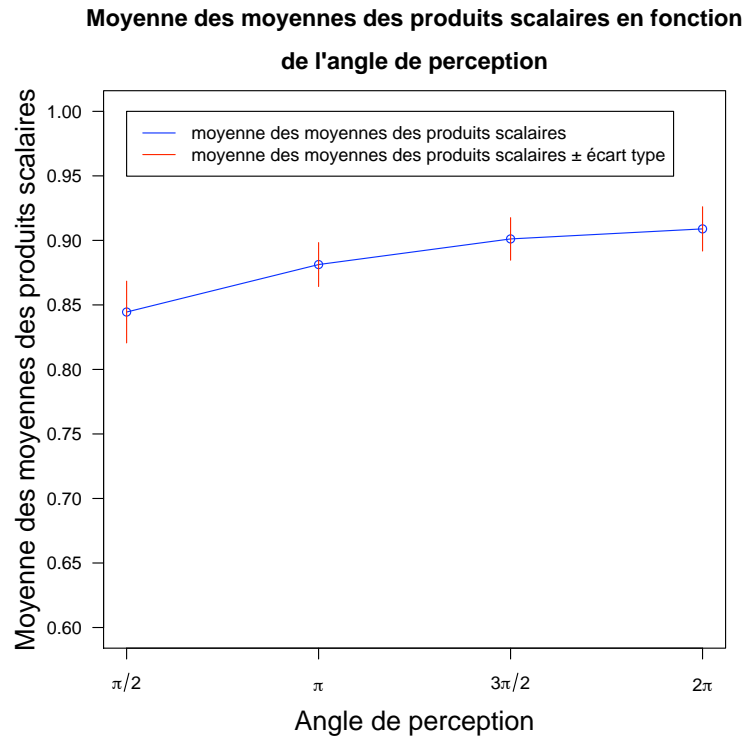


FIGURE 3.7. Moyenne des produits scalaires en fonction de l'angle de perception. La moyenne est calculée sur la partie stationnaire (entre 40 s et 100 s).

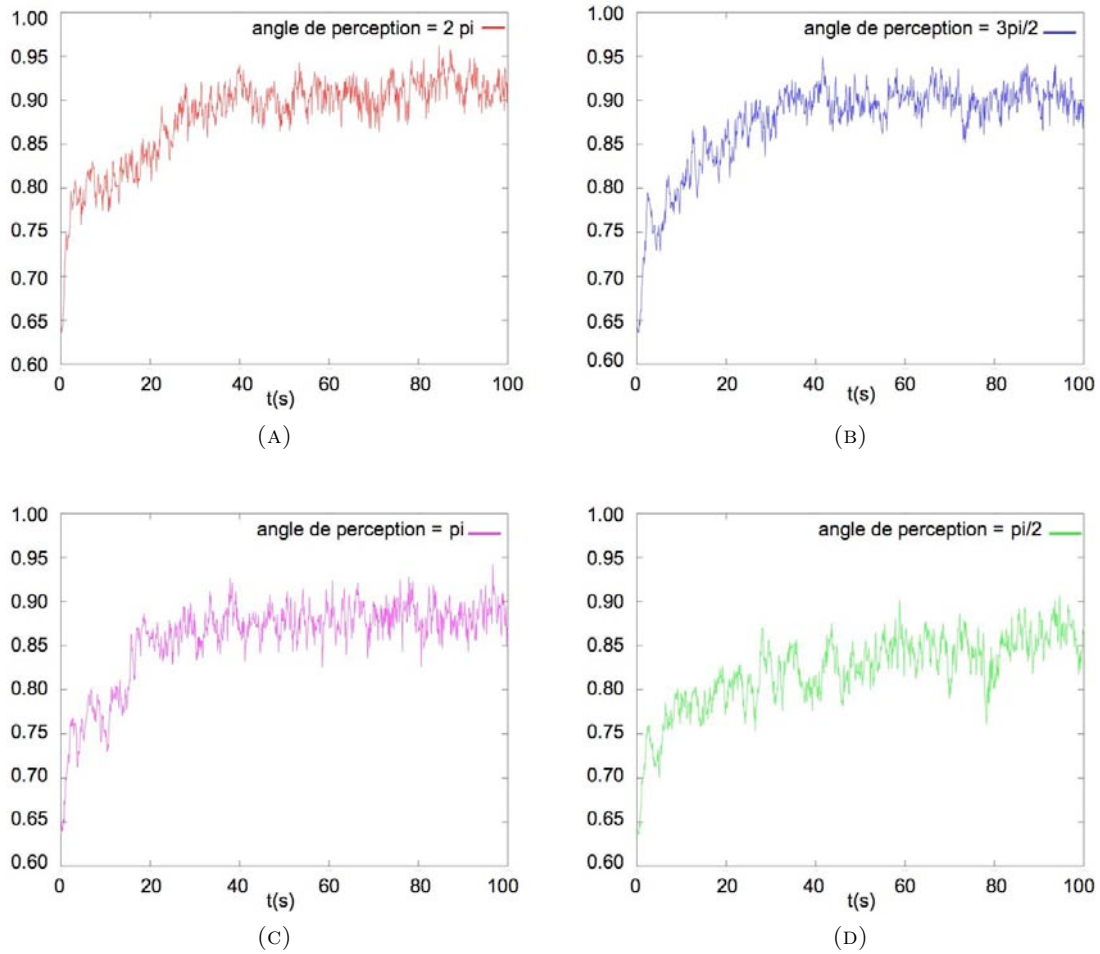


FIGURE 3.8. Évolution de la moyenne des produits scalaires au cours du temps ($t = 100$ s et nombre de fourmis = 200). (A) : angle de perception = 2π , (B) : angle de perception = $\frac{3\pi}{2}$, (C) : angle de perception = π et (D) : angle de perception = $\frac{\pi}{2}$.

3.4. Influence du taux de dépôt et d'évaporation des phéromones sur l'apparitions des pistes : Pour analyser l'influence du taux de dépôt des phéromones (respectivement le taux d'évaporation des phéromones) sur l'apparition des pistes de fourmis on a tracé l'évolution des moyennes des produits scalaires en fonction du taux de dépôt des phéromones (respectivement en fonction du taux d'évaporation des phéromones). Pour les différentes valeurs de γ_d on a calculé la moyenne des moyennes des produits scalaires sur la partie stationnaire (entre 40 s et 100 s) puis on a tracé cette moyenne en fonction des taux de dépôt de phéromones γ_d (figure 3.9(A)). Cette dernière est croissante jusqu'à la valeur expérimentale ($\gamma_d = 0.02s^{-1}$), puis elle oscille. Cela prouve que cette moyenne atteint son maximum pour les valeurs expérimentales et que lorsque γ_d

dépasse la valeur expérimentale, on se rapproche du phénomène de saturation des antennes de fourmis.

Pour les différentes valeurs de γ_e on a calculé la moyenne des moyennes des produits scalaires sur la partie stationnaire (entre 40 s et 100 s) puis on a tracé cette moyenne en fonction des taux d'évaporation de phéromones γ_e (figure 3.9(B)). Cette moyenne est décroissante en fonction du taux d'évaporation des phéromones, c'est à dire que la vitesse d'apparition des pistes augmente quand le taux d'évaporation des phéromones diminuent. Quand γ_e s'approche de zéro, on se rapproche du phénomène de saturation des antennes de fourmis.

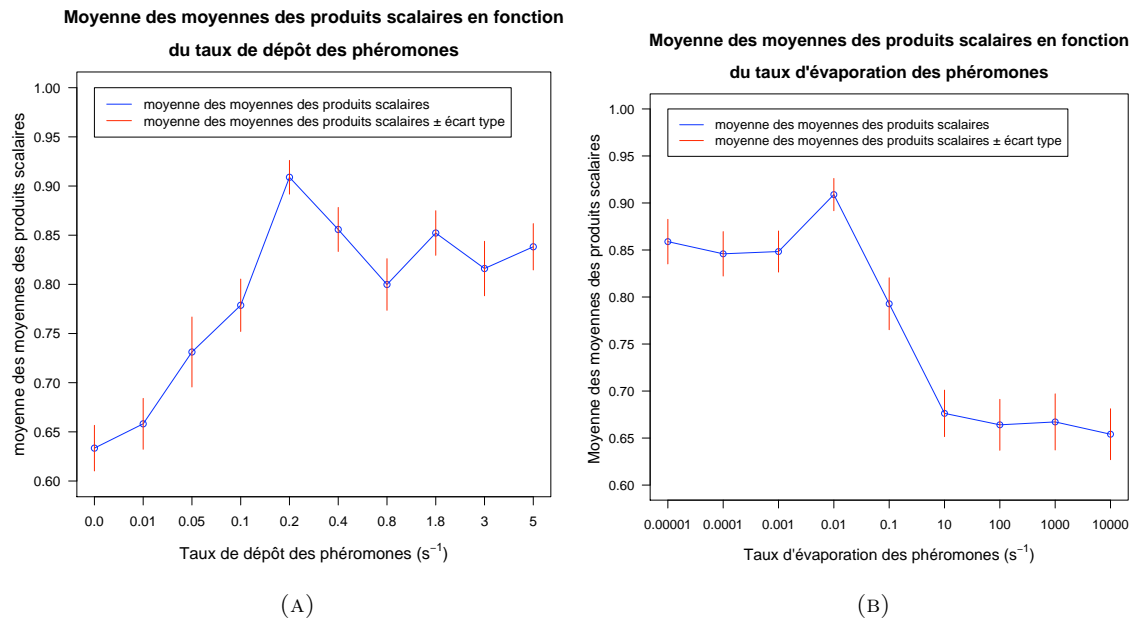


FIGURE 3.9. (A) : Moyenne des produits scalaires en fonction du taux de dépôt des phéromones (angle de perception = 2π). (B) : Moyenne des produits scalaires en fonction du taux d'évaporation des phéromones (angle de perception = 2π).

Le cas où les taux de dépôt et d'évaporation des phéromones sont élevés revient au modèle d'interaction directe entre les fourmis, ce dernier montre une apparition de pistes (Aina Astudillo Fernandez et Jean Louis Deneubourg, 2011). Ici on a visualisé l'apparition de pistes au cours du temps (figure 3.10) et on a tracé la moyenne des produits scalaires M en fonction du temps (figure 3.11). Cette moyenne est croissante en fonction du temps. Les figures si dessous montrent que lorsque les taux de dépôt et d'évaporation sont simultanément élevés (modèle d'interaction directe), il y a formation des pistes (Moyenne des moyennes des produits scalaires = 0.846 ± 0.019).

3. MODÈLE DE PISTES

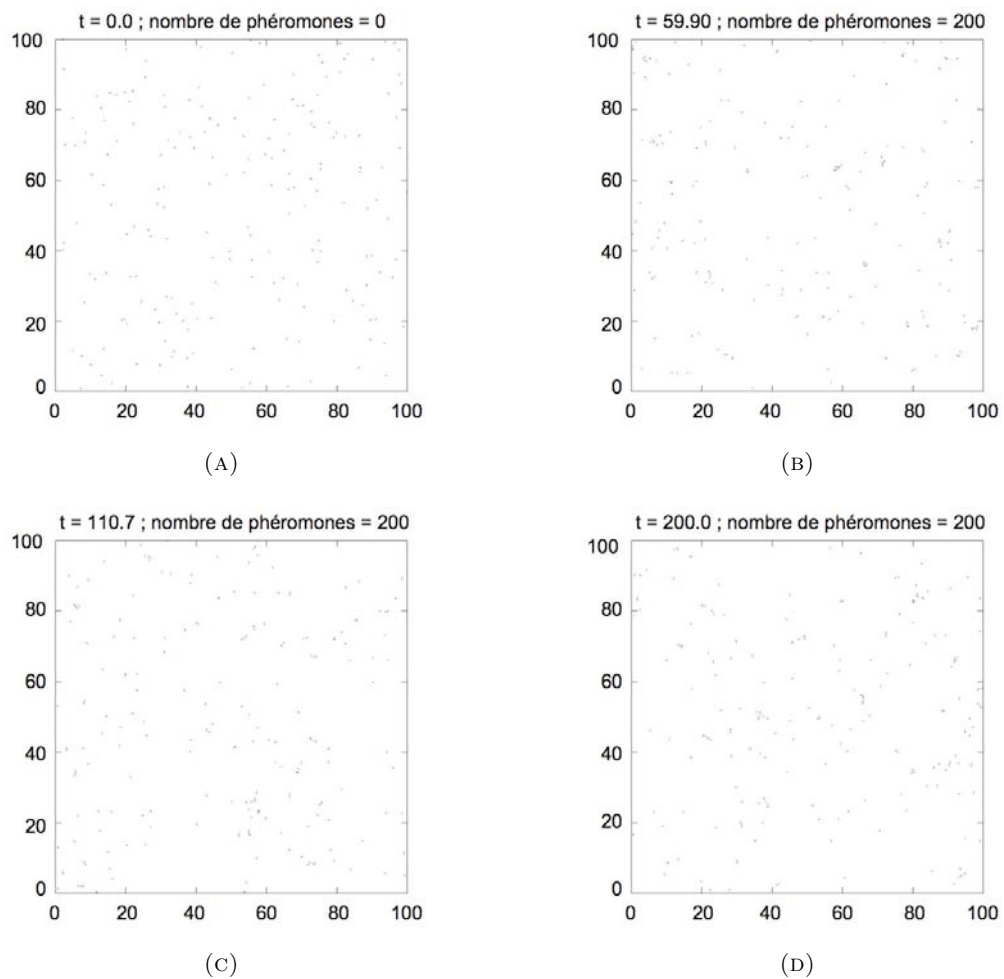


FIGURE 3.10. Apparitions des pistes de fourmis (bleu = fourmis ; rouge = phéromones) au cours du temps de simulation (taux d'évaporation des phéromones = 10000 s^{-1} et le taux de dépôt des phéromones = 10000 s^{-1}). (A) : $t = 0 \text{ s}$, (B) : $t = 59.9 \text{ s}$, (C) : $t = 110.7 \text{ s}$ et (D) : $t = 200 \text{ s}$.

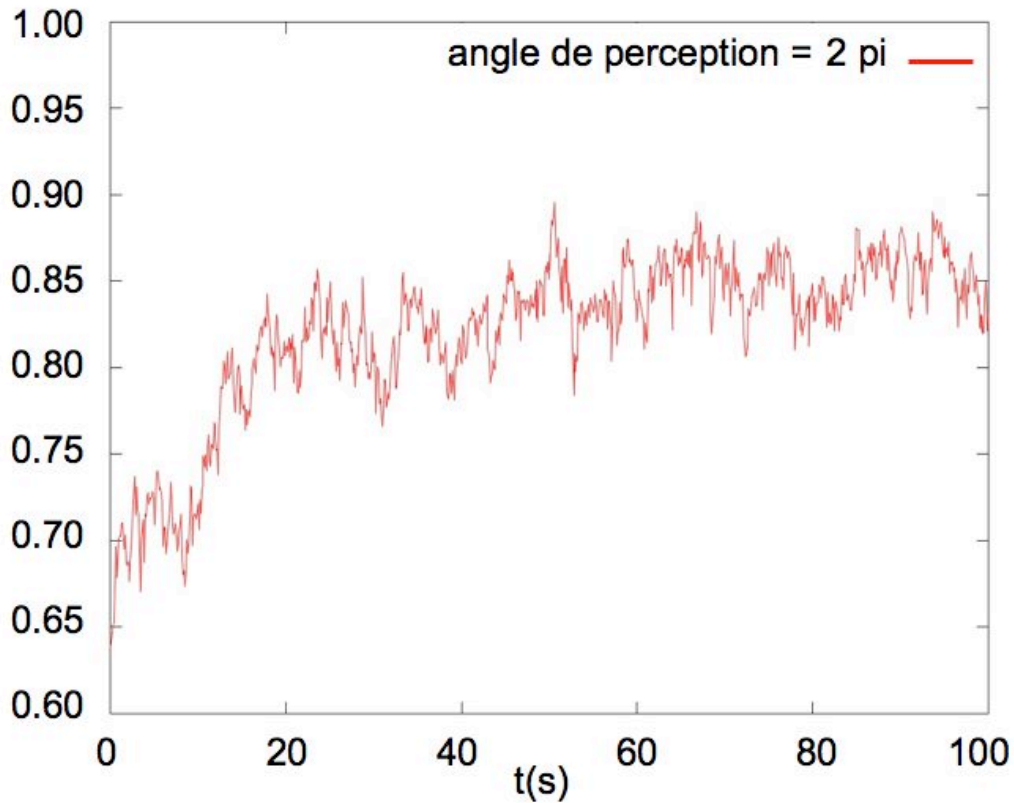


FIGURE 3.11. Moyenne des produits scalaires en fonction du temps ($\gamma_e = 10000 \text{ s}^{-1}$, $\gamma_d = 10000 \text{ s}^{-1}$).

4. Modèle de pistes avec diffusion de phéromones :

Dans cette partie on cherche à analyser l'influence de la diffusion de phéromones sur la formation des pistes (on distingue la diffusion seulement spatiale et seulement angulaire et spatiale et angulaire en même temps), en effet les phéromones peuvent diffuser avant de s'évaporer.

La seule différence par rapport au modèle de pistes c'est que les phéromones ne sont pas stables mais elles peuvent diffuser. Dans le modèle cinétique, On ajoute l'équation de diffusion des phéromones :

$$\partial_t G(X, \omega, t) = D \Delta G(X, \omega, t),$$

où D est le coefficient de diffusion des phéromones.

Dans la littérature $D = 10^{-2} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (W. H. Bossert et E. O. Wilson, 1963).

Dans le cas de diffusion spatiale des phéromones on a :

$$Y_i^{n+1} = Y_i^n + \sigma$$

avec Y_i^n la position de la phéromone i à l'instant $t^n = n\Delta t$ et σ une gaussienne centrée de variance $D * \Delta t$.

Dans le cas de diffusion angulaire des phéromones on a :

$$\xi_i^{n+1} = \xi_i^n + \sigma'$$

avec $\Xi_i^n = e^{i\xi_i^n}$ la direction de la phéromone i à l'instant t^n et σ' une gaussienne centrée de variance $D' * \Delta t$, avec D' le coefficient de diffusion angulaire.

Pour ce qui est du coefficient de diffusion angulaire, évidemment il n'en existe pas de mesure mais on peut tout de même proposer une valeur raisonnable. Si on estime que la longueur élémentaire λ d'une phéromone est de l'ordre de 1 mm. Un déplacement spatial moyen de $\sqrt{D * \Delta t}$ va entraîner un déplacement angulaire moyen de $\frac{\sqrt{D * \Delta t}}{\lambda}$, ce qui entraîne un coefficient de diffusion angulaire de l'ordre de $D' = \frac{D}{\lambda^2}$.

4.1. Résultats numériques : Pour tester la vitesse d'apparition des pistes de phéromones, à chaque pas du temps t^n , pour chaque fourmi X_i on détermine la fourmi ou la phéromone la plus proche Z_j et on calcule le module du produit scalaire de vitesses de X_i et Z_j , ensuite on regarde l'évolution de la moyenne des modules des produits scalaires au cours du temps. Cette moyenne est donnée par la formule suivante :

$$\left\{ \begin{array}{l} |X_i - Z_j| = \min \{ |X_i - \alpha|, \alpha \in \{X_k, Y_l; k \in \{1, 2, \dots, N\} \setminus \{i\}, l \in \{1, 2, \dots, N_p^n\}\} \}, \\ M = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N |\omega_i \cdot \beta_j|, \end{array} \right.$$

avec N le nombre de fourmis, ω_i la vitesse de la fourmi X_i , β_j la vitesse de la fourmi ou la phéromone la plus proche Z_j et N_p^n le nombre de phéromones à l'instant t^n .

Plus cette moyenne s'approche de 1 plus on a de fourmis qui sont alignées c'est à dire "apparition des pistes".

En utilisant le modèle de pistes avec angle de perception et diffusion de phéromones (diffusion spatiale et angulaire, diffusion spatiale et diffusion angulaire), on a fait varier l'angle de perception (2π , $\frac{3\pi}{2}$, π et $\frac{\pi}{2}$) et on a visualisé l'apparition de pistes au cours du temps. Dans le cas de diffusion spatiale les simulations montrent que l'angle de perception influe sur l'apparition des pistes, plus l'angle de perception est large plus la vitesse d'apparition des pistes est importante. La figure 3.12 (A) montre que la vitesse d'apparition des pistes est croissante en fonction de l'angle de perception. La figure 3.12 (B) montre que le coefficient de diffusion spatiale n'a pas d'influence remarquable sur la vitesse d'apparition des pistes.

Pour analyser l'influence de coefficient de diffusion angulaire sur l'apparition des pistes de fourmis on a tracé l'évolution des moyennes des produits scalaires en fonction de coefficient de diffusion angulaire.

Pour les différentes valeurs de coefficient de diffusion angulaire, on a calculé la moyenne des moyennes des produits scalaires sur la partie stationnaire (entre 40 s et 100 s) puis on a tracé cette moyenne en fonction coefficient de diffusion angulaire (figure 3.12 (C)). L'évolution de la moyenne des moyennes des produits scalaires en fonction du coefficient de diffusion angulaire montre que la vitesse d'apparition de pistes est décroissante en fonction du coefficient de diffusion angulaire des phéromones (figure 3.12 (C)).

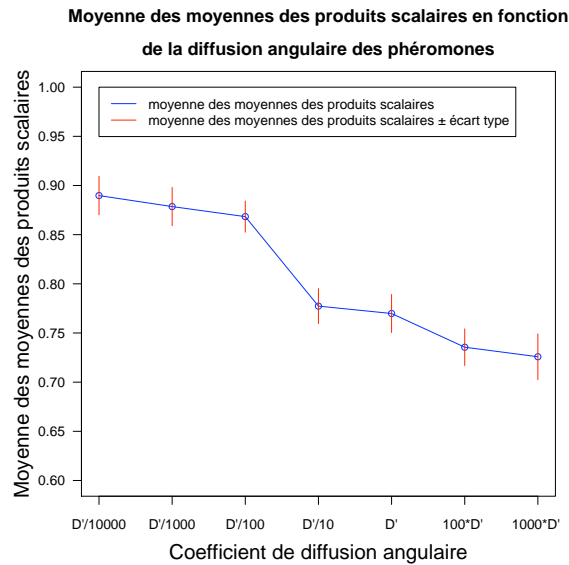
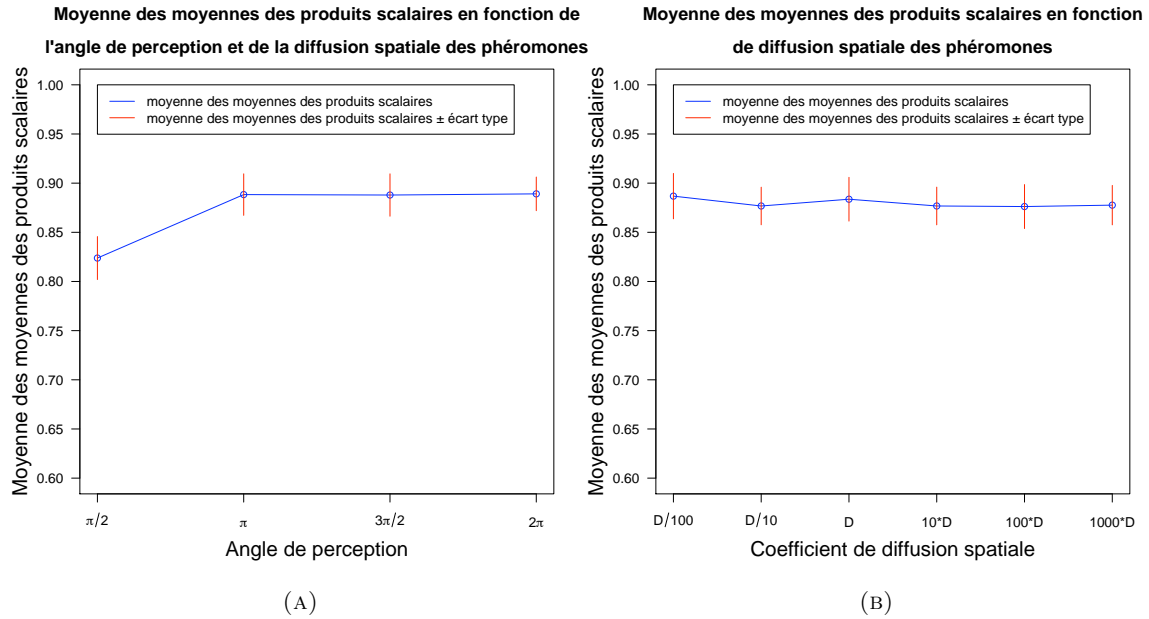


FIGURE 3.12. (A) : Moyenne des moyennes des produits scalaires en fonction de l'angle de perception et de la diffusion spatiale des phéromones ($D = 10^{-2} \text{ cm}^2\text{s}^{-1}$), (B) : Moyenne des moyennes des produits scalaires en fonction de la diffusion spatiale des phéromones ($\beta = \pi$) et (C) : Moyenne des moyennes des produits scalaires en fonction de la diffusion angulaire des phéromones ($\beta = \pi$).

En conclusion dans ce chapitre on a construit un modèle de piste avec angle de perception et un autre modèle avec diffusion de phéromones, on a montré que la vitesse d'apparition de pistes est croissante en fonction de l'angle de perception c'est à dire plus l'angle de perception est large plus on obtient des pistes. Cette vitesse d'apparition de pistes est aussi croissante en fonction du taux de dépôt des phéromones et est décroissante en fonction du taux d'évaporation des phéromones et de la diffusion angulaire des phéromones.

Dans les analyses de sensibilité pour chaque jeu de données, j'ai basé les graphiques sur une seule simulation. Pour cela j'ai calculé la moyenne sur la partie stationnaire car le code est gourmand en temps. Il est intéressant de calculer la moyenne sur plusieurs simulations.

Pour une validation de ce modèle basé sur des hypothèses théoriques, il vaut mieux utiliser une validation expérimentale tel que cela a été fait par Perna et coll. (2012).

CHAPITRE 4

MODÈLE DE SUIVI DU BORD ET D'AGRÉGATION
DE *LASIVS NIGER*

Résultats présenté sous forme de deux posters à **IEC**, Renne, 2009 et à **IUSSI**, Banyuls-sur-mer, 2011



1. Introduction :

Beaucoup d'insectes sociaux ont un nid qui loge la colonie. Ce nid aura en particulier le rôle de protéger l'animal et sa progéniture, ou sert à stocker la nourriture. Ces insectes sociaux ont des activités de fourragement ou ravitaillement (qui consiste à aller chercher des ressources dans l'environnement et les ramener dans la fourmilière (nid)).

Le comportement d'exploration durant ces activités de fourragement pose le problème d'orientation pour trouver le chemin du retour au nid.

Pour des animaux solitaires ce problème peut être résolu au niveau individuel avec des capacités cognitives particuliers (l'orientation de référence, l'intégration de chemin...(Muller et Wehner 1988)). Il peut aussi être résolu au niveau collectif, par exemple par l'établissement d'un réseau de traces de phéromones qui simplifie la tâche de navigation pour les individus. Tandis que le plus souvent étudié dans le contexte de recrutement de fourragement, des traces de phéromones peuvent déjà être établies pendant la phase exploratoire comme déjà montrée pour la fourmi d'argentine *Linepithema humile* (Deneubourg et coll., 1991) où la fourmi moissonneuse *Messor sanctus* (Casellas et coll., 2008).

Ici nous étudions le comportement exploratoire de la fourmi de jardin noire *Lasius niger*, en particulier si marquage par phéromone joue un rôle important. *Lasius niger* utilise des traces de phéromone pour le recrutement alimentaire (Camazine et coll., 2001), une colonie affamée peut établir une trace de phéromone dans les minutes de la découverte alimentaire. Dans l'étude présente, nous abordons la question de l'utilisation du dépôt de phéromones pendant la première phase d'exploration. Notre test expérimental (déjà utilisé avec succès dans Casellas et coll., 2008) sera basé sur la tendance à suivre des frontières (thigmotactisme) durant le déplacement naturelle des fourmis qui en elle même représente aussi une stratégie d'orientation. La reproduction des traces ainsi établi, après changement des fourmis dans l'arène et le déménagement de la frontière (les obstacles à l'intérieur d'une arène) prouverait l'existence d'un marquage chimique.

Nous analysons donc les comportements thigmotactiques du *Lasius niger* et identifions les règles comportementales pendant le déplacement des fourmis. Nous allons construire une hiérarchie de modèles individus-centrés de mouvements individuels pour vérifier si ces règles comportementales peuvent expliquer la distribution spatiale des fourmis qualitativement aussi bien que quantitativement. Nous comparerons ce comportement en particulier à celui trouvé pour *Messor sanctus* (Casellas et coll., 2008) et discuterons de l'application du modèle trouvé pour ces fourmis à l'espèce *Lasius niger*. Le modèle finale ressemblera à celui déjà proposé par Depickère (2004), mais on ira au delà en développant une approche statistique pour tester la solidité du lien entre comportement individuel et comportement collectif.

2. Matériels et Méthodes :

2.1. Questions posées, espèce étudiée et protocole expérimental : Ici on veut savoir si *L. niger* forme des pistes lors de l'exploration. Un tel marquage durant l'exploration est déjà démontré pour certaines espèces comme *Linepithema humile*, *Monomorium pharaonis* et *Messor sanctus* (Goss et coll., 1989, Detrain et coll., 1991, Fourcassié et Deneubourg 1994, Casellas et coll., 2008). Notre méthode expérimentale est inspirée de celle dans Casellas et coll., (2008). Dans une première série d'expériences

nous voulons tester si la distribution spatiale des explorations devient hétérogène au cours du temps et si des routes de circulation apparaissent. Dans un second temps nous voulons tester explicitement la présence d'un marquage phéromonal. Pour cela on laisse des fourmis affamées explorer une arène de 0.5 mètre de diamètre avec des obstacles durant une heure (la densité autour des obstacles sera élevée à cause du comportement thigmotactique, augmentant ainsi les chances de laisser un marquage), ensuite on enlève les obstacles et les fourmis rapidement pour permettre l'accès à l'arène à des nouvelles fourmis *L. niger* de la même colonie.

Les expériences ont été réalisées avec une colonie de *L.niger*. Elle a été récupérée d'un terrain au bord de la Garonne situé à Marquefave qui est une commune française située dans le département de la Haute-Garonne et la région Midi-Pyrénées. Pour récupérer une colonie on creuse le long des galeries d'accès pour localiser les chambres souterraines du nid, aspirant au fur et à mesure les fourmis. Pour cette colonie on n'a pas réussi à trouver la reine.

Les colonies sont ensuite placées dans des bacs en plexiglas carrés (29 centimètres de côté et 9 centimètres de hauteur) dont les parois sont traitées avec du Fluon pour éviter que les fourmis ne s'échappent. Dans ces bacs on place un nid artificiel constitué de deux boîtes en plastique circulaires de tailles différentes, collées l'une sur l'autre. Les deux boîtes collées sont percées en leur centre pour pouvoir y introduire une petite mèche de coton. La boîte du dessous, la plus petite, sera remplie d'eau, et sur la boîte de dessus on fait couler une couche de plâtre au centre, par-dessus le coton, pour garder cette partie humide. C'est cette partie du nid qui servira aux fourmis.

Pour permettre à ces dernières d'accéder au nid on perce un trou sur le côté de la boîte supérieure et on met un morceau de papier reliant le trou au sol. Le nid sera recouvert d'un carton fin afin de le garder obscur. Les colonies sont nourries deux fois par semaine avec un mélange solide à base d'œufs et de vitamines (Bhatkar and Whitcomb 1970) et des asticots (entre 6 et 8 asticots). De l'eau et de l'eau sucrée sont en permanence à leur disposition.

Afin de tester la présence de pistes d'exploration et le phénomène de suivi de bord on réalise une série de cinq expériences par type d'obstacle :

Sur une table avec un trou d'accès au milieu (diamètre 1 cm) on place une arène de 0.5 mètre de diamètre et 20 centimètres de hauteur et en dessous de celle-ci, se trouve une boîte de 10 centimètres de diamètre et de hauteur, contenant une colonie de 1000 fourmis. Afin de s'assurer que les fourmis explorent on les a affamés pendant six jours (mais avec de l'eau disponible). Dans l'arène on place des obstacles de forme circulaire, placés sur un cercle virtuel avec du bruit, à l'intérieur de l'arène (5 obstacles de diamètre 6 centimètres, 10 obstacles de diamètre 2 centimètres, 16 obstacles de diamètre 1 centimètre, 14 obstacles de diamètre 0.5 centimètre) (figure 4.1 (b)). L'expérience consiste à prendre une photo par seconde (NIKON D300, placée au dessus de la table) et filmer (CANON HG 21) pendant une heure les fourmis qui peuvent accéder spontanément à l'arène par une baguette en bois de 20 centimètres de longueur qui remonte du nid par le trou central (figure 4.1 (a)). Sur la même arène, après avoir enlevé les obstacles et aspiré toutes les fourmis dans l'arène, on change la colonie par une autre le plus vite possible (4 – 5 minutes) et on refait la même expérience (une photo par seconde et filmer en continu pendant une heure, 5 répliques par type d'obstacle).

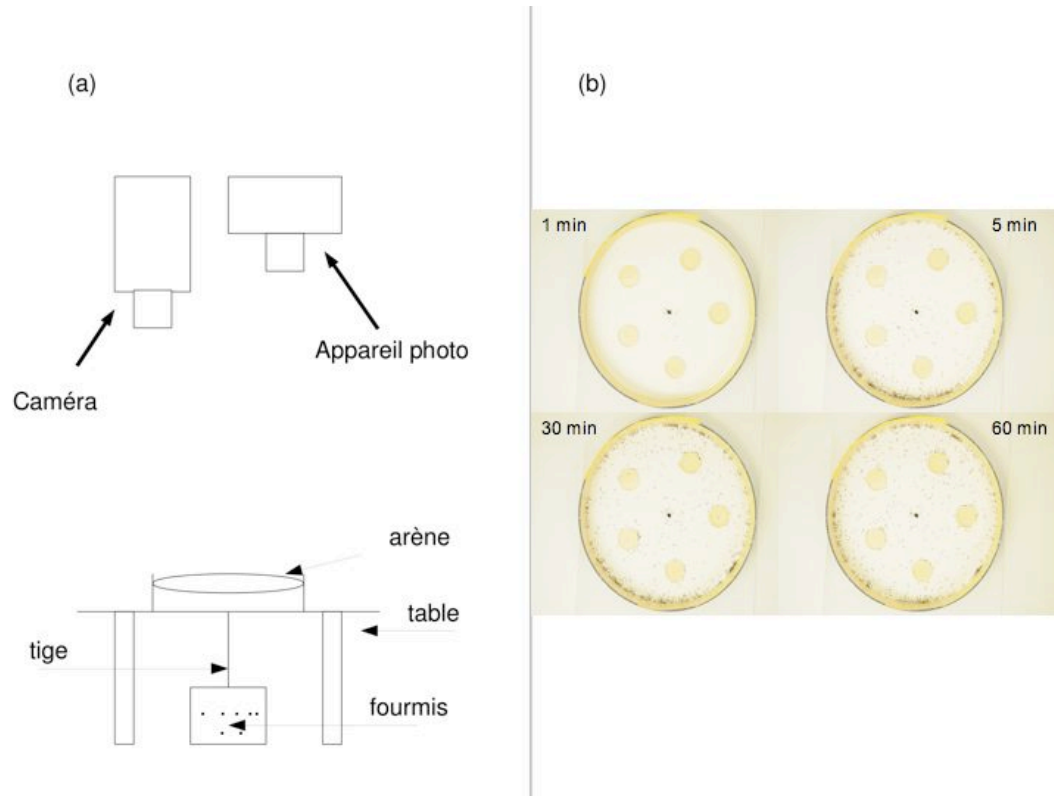


FIGURE 4.1. (a) Dispositif expérimental. (b) Arène circulaire de diamètre 0.5 mètres présentant à l'intérieur 5 obstacles circulaires de diamètre 6 centimètres, cette séquence d'image montre la dynamique des fourmis au cours du temps.

2.2. Récupération et traitement de données : On utilise un logiciel créé par l'Ingénieur d'études Maud Combe du CRCA. Ce logiciel prend comme données les photos (prises chaque seconde), chaque image (photo) est transformée en noir et blanc (binarisation) : fourmi = blanc et fond = noir, puis on additionne (superposition) les images en noir et blanc par tranches (une tranche = 5 minutes). Ce logiciel permet de créer des matrices résultats de la taille de l'image en pixel. À chaque fois qu'il y a un pixel blanc dans l'image (=fourmi) on incrémente la valeur du pixel correspondant dans la matrice résultat par 1, ce qui nous donne une estimation de la densité moyenne sur 5 minutes. On récupère les matrices créées par le logiciel et on les transforme en une image en utilisant le logiciel R (figure 4.3 (e-l)).

Nous avons alors défini des régions frontières de 1 centimètre de largeur le long des murs d'arène et autour des obstacles circulaires (c'est à peut être la taille d'une fourmi avec ces antennes) et nous avons exclu de l'analyse la zone centrale (6 centimètres de diamètre) où les fourmis sont arrivées (car il y a le trou centrale et la densité des fourmis est élevé), (figure 4.3 (a-d)). Pour illustrer ces zones dans chaque image binaire nous avons créé un masque avec Inskape où chaque zone corresponde à un code couleur dans la matrice

représentante de l'image.

La densité moyenne au cours du temps a été ainsi évaluée pour chaque zone (la zone du bord de l'arène, la zone du bord d'obstacle et l'intérieur de l'arène : densité surfacique au centre et linéique sur le bord) pendant les 20 dernières minutes de la première heure (la partie stationnaire, figure 4.2) et de 10 – 30 minutes après l'enlèvement des obstacles et le changement des fourmis (l'occupation de l'arène par les nouvelles fourmis prend environ 10 minutes).

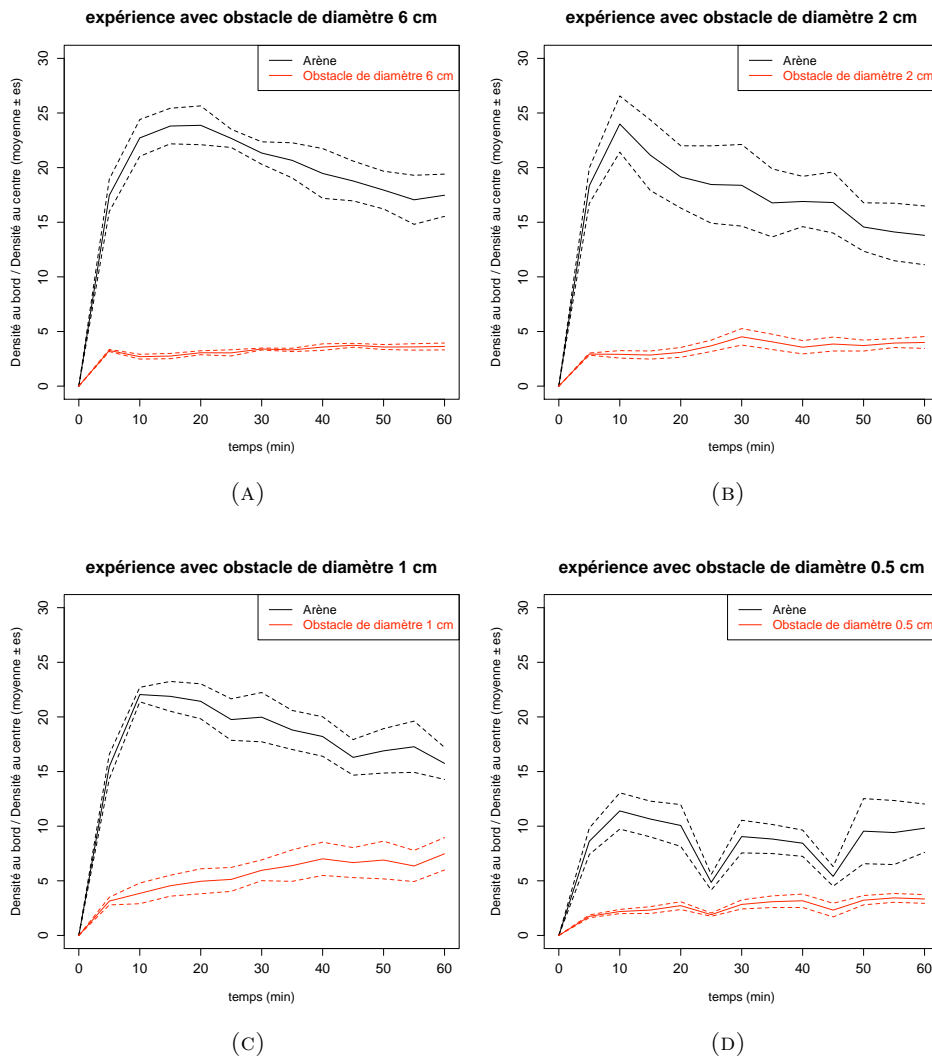


FIGURE 4.2. Évolution de la densité au bord par rapport à la densité au centre au cours du temps . La partie stationnaire est estimée entre 40 min et 60 min. (A) : Expérience avec obstacle de diamètre 6 cm. (B) : Expérience avec obstacle de diamètre 2 cm. (C) : Expérience avec obstacle de diamètre 1 cm. (D) : Expérience avec obstacle de diamètre 0.5 cm.

2.3. Analyse du comportement individuel : L'analyse comportementale du déplacement, notamment face au bord, a été limitée aux 20 premières fourmis de chaque expérience qui sont entrées dans la région frontière (d'obstacle et de l'arène) pour décrire le comportement thigmotactique en absence d'une inscription chimique potentielle. Par analyse visuelle des films de cette première phase de chaque expérience, nous avons mesuré pour chaque fourmi les temps détaillés dans le tableau 1.

arr	Temps entre l'arrivée à la zone du bord et le contact physique avec l'obstacle.
stopArr	Temps d'arrêt au premier contact avec le bord.
suiviU	Temps de suivi du bord avant un demi-tour.
suiviQ	Temps de suivi du bord avant de quitter le bord.
suiviStop	Temps de suivi du bord avant arrêt.
stopS	Temps d'arrêt après avoir suivi le bord et avant la continuation dans la même direction.
stopSU	Temps d'arrêt après avoir suivi le bord et en continuant le suivie après un demi-tour.

TABLE 1. Type de comportement pour lesquelles on a mesuré les temps.

L'analyse de survie a été alors utilisée pour évaluer si les décisions comportementales peuvent être décrites dans le cadre des CTMC (Continuous Time Markov Chain). Nous avons exploré les courbes de survie des durées de chaque type de comportement (comparaison particulière aux distributions exponentielles) et nous avons utilisé la fonction de survdiff dans R pour tester les effets de courbure d'obstacle et de type de comportement sur les durées de comportement. Toute la programmation des analyses statistiques a été exécutée avec le logiciel R et l'analyse d'images a été programmée avec C++.

3. Résultats et discussion :

3.1. Analyse de densité des fourmis : La figure 4.3 (e-h) montre des exemples de la densité moyenne des fourmis dans l'arène en présence d'obstacles : la densité est clairement plus haute dans la zone du bord comparée à l'intérieur de l'arène (selon la figure 4.5 environ 3 fois).

Les fourmis *Lasius niger* sont donc attirées vers les zones du bord, mais après l'enlèvement des obstacles et après l'arrivée des nouvelles fourmis (les fourmis nécessitent environ 10 minutes pour réoccuper l'arène), aucune trace persiste (figure 4.3 (i-l)). Cela indique qu'aucune trace de phéromone n'a été laissée par les fourmis, cependant la figure 4.4 montre des exemples où des traces temporaires peuvent apparaître, mais c'est très rare.

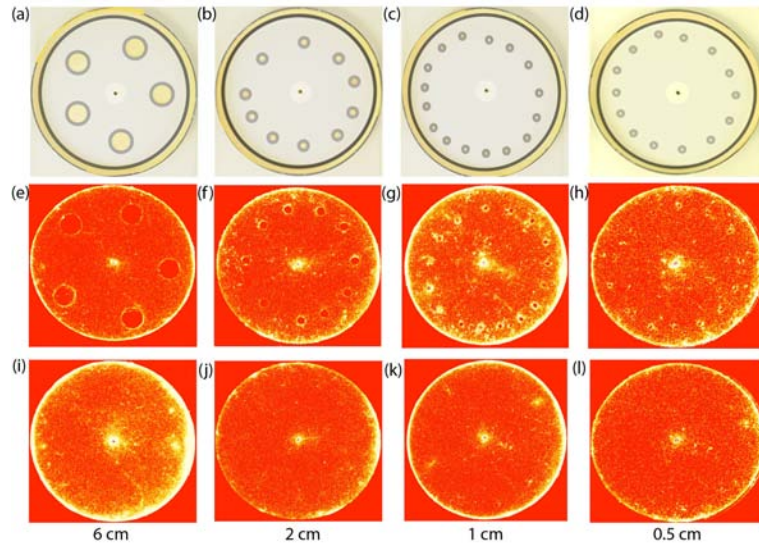


FIGURE 4.3. Exemples des densités avant et après enlèvement des obstacles, les images (a-d) représentent l'installation expérimentale avec les obstacles et la définition des différentes zones du bord (gris clair autour des obstacles, gris foncé le long du bord de l'arène, la zone centrale d'arrivée des fourmis, en blanc, a été exclue de l'analyse des densités). Les fourmis ne peuvent pas monter sur les obstacles. Les images (e-h) correspondent à la densité moyenne dans l'arène de 50 centimètres de diamètre calculée dans un intervalle de 5 minutes (jaune = haute densité, rouge = basse densité) immédiatement avant l'enlèvement des obstacles circulaires. Les images (i-l) sont celles de la densité moyenne calculée 15-20 minutes après l'enlèvement des obstacles et l'échange des fourmis.

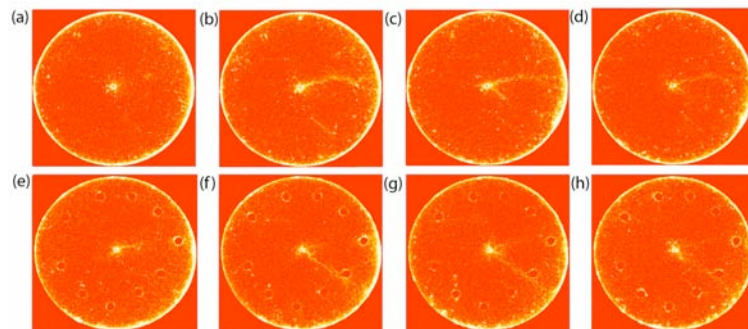


FIGURE 4.4. Exemple d'apparition de traces temporaires ; les images (a-h) correspondent à l'évolution des densités par tranche de 5 minutes successives dans une arène de diamètre 0.5 mètre, vide (a-h) et avec obstacles de 2 centimètres de diamètre (e-h).

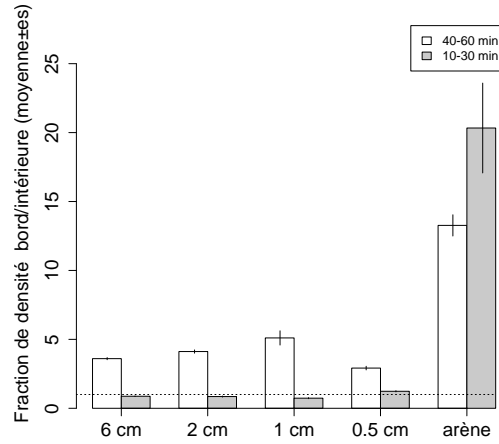


FIGURE 4.5. Fraction de densité dans la zone du bord d'obstacles ou de l'arène divisée par la densité dans la zone non-bord, avant enlèvement des obstacles (blanc, la moyenne est calculée entre 40 min et 60 min) et après enlèvement des obstacles (gris, la moyenne est calculée entre 10 min et 30 min après réintroduction des fourmis) (moyenne \pm erreur standard). La droite en pointillé représente la droite d'équation $y=1$.

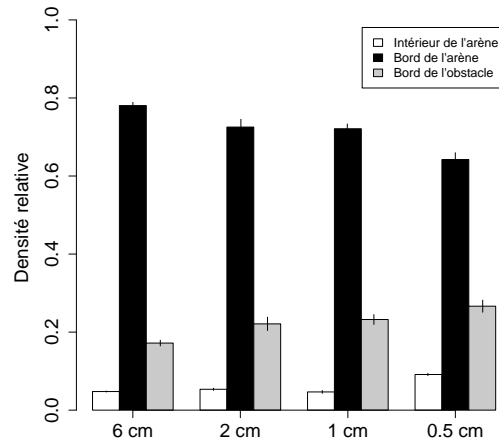


FIGURE 4.6. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (intérieur de l'arène (blanc) et zone du bord de l'arène (noir)) et dans la zone du bord des obstacles (gris) (moyenne \pm erreur standard 10 réplifications, la moyenne est calculée entre 40 min et 60 min).

En conclusion, il n'y a pas de marquage détectable sur une heure et s'il y a il est très temporaire, rarement persistant (par exemple la figure 4.4 montre qu'il y a une trace chimique mais elle n'est pas suffisamment forte pour persister).

La densité forte le long du bord est dû a un effet thigmotactique mais probablement aussi dû à l'agrégation des fourmis le long du bord. On reviendra sur ce phénomène d'agrégation dans la partie "Modélisation du déplacement".

Pour les différentes tailles d'obstacles, la densité des fourmis est élevée sur le bord de l'arène, moins importante sur le bord d'obstacle et faible au centre de l'arène (figure 4.5). La densité relative est calculée de la manière suivante :

$$\text{Densité relative au bord de l'obstacle} = \frac{\text{DBInt}}{\text{DBInt} + \text{DBExt} + \text{DC}},$$

$$\text{Densité relative au bord de l'arène} = \frac{\text{DBExt}}{\text{DBInt} + \text{DBExt} + \text{DC}},$$

$$\text{Densité relative au centre de l'arène} = \frac{\text{DC}}{\text{DBInt} + \text{DBExt} + \text{DC}},$$

avec : DBInt est la densité au bord de l'obstacle, DBExt est la densité au bord de l'arène et DC est la densité au centre de l'arène.

Ce calcul est purement numérique à cause des unités différentes entre densité surfacique (fourmis/cm²) et linéique (fourmis/cm).

Le but du modèle quantitative qui suit sera de prédire correctement ces densités relatives de la figure 4.6.

3.2. Analyse du comportement individuel : La courbe de survie du temps entre l'arrivée dans la zone du bord et le contact physique avec l'obstacle est exponentiellement distribuée (figure 4.7).

Les fourmis *Lasius niger* s'arrêtent presque systématiquement en contact avec le bord. La durée moyenne de suivi du bord dépend de l'arrêt de la fourmi, du demi-tour ou de quitter le bord ($\chi^2 = 38, df = 2, p < 0.001$). Les durées de suivi du bord dépendent de la courbure (de l'arène et des obstacles) ($\chi^2 = 242, df = 4, p < 0.001$) (figure 4.8). Les fourmis peuvent s'arrêter pendant le suivie du bord et ensuite continuer dans la même direction ou faire un demi-tour. Ces temps d'arrêt ont les mêmes distributions que le temps d'arrêt au premier contacte avec le bord ($\chi^2 = 5.1, df = 2, p < 0.078$), mais ils dépendent en général de la courbure ($\chi^2 = 15.8, df = 4, p = 0.003$).

Pour conclure, *Lasius niger* montre un comportement thigmotactique qui est modulé par la courbure de la frontière. Les durées d'arrêt et de de suivie du bord sont modélisées dans un premier temps comme étant exponentielles avec un taux constant pour changer le comportement, les courbes de survie théoriques (droites en échelle log-linéaire) sont ajoutées dans les figures 4.7 et 4.8. Contrairement au comportement de *Messor sanctus* (Casellas et col., 2008), *Lasius niger* ne se déplace pas à une vitesse constante, elle s'arrête fréquemment et s'agrège (déjà observé dans Depickère et coll., 2004).

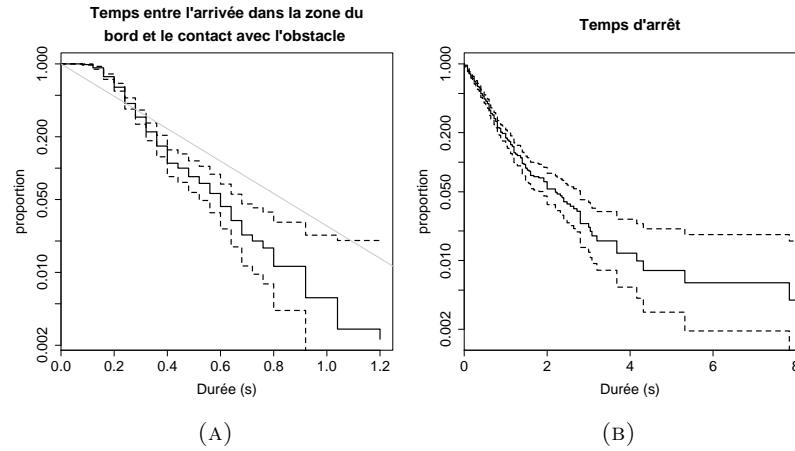


FIGURE 4.7. (A) : Courbes de survie du temps entre l'arrivée dans la zone du bord et le contact physique avec l'obstacle. (B) : Courbes de survie du temps d'arrêt (tous les types d'arrêts combinés : stopArr, stopS et stopSU, tableau 1).

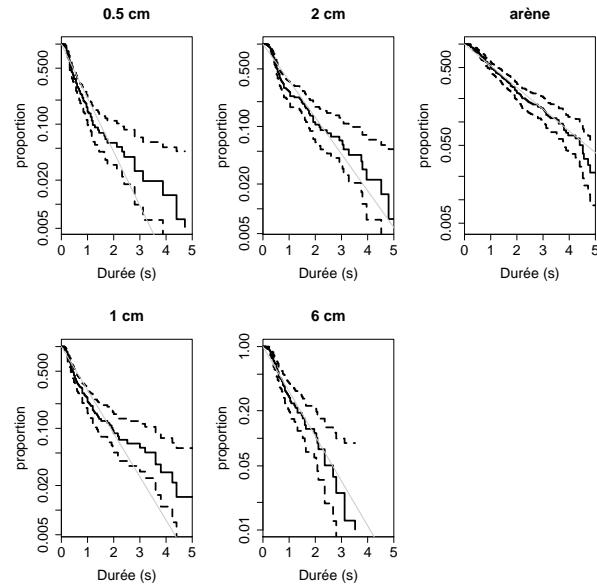


FIGURE 4.8. Courbes de survie du temps de suivi du bord (lignes brisées = intervalles de confiance de 95%) pour chaque type d'obstacle (de haut en bas : bord d'obstacle de diamètre 0.5 centimètre, bord d'obstacle de diamètre 1 centimètre, bord d'obstacle de diamètre 2 centimètres, bord d'obstacle de diamètre 6 centimètres, bord de l'arène de diamètre 50 centimètres).

4. Modèles :

Notre but est d'identifier les comportements individuels qui sont nécessaires pour expliquer la distribution spatiale observée en terme de densité observé dans le centre de l'arène ou le long du bord de l'arène et des obstacles (figure 4.6). À plus long terme on voudrait aller vers un modèle de construction et pour cela il fallait connaître la distribution spatiale des fourmis.

On développe ici l'idée d'une hiérarchie de modèles (on ajoute des comportements simplifiés mais paramétrés à partir de données individuelles jusqu'à pouvoir expliquer la distribution spatiale).

On commence par un modèle de déplacement de fourmis avec comportement thigmotactique (Casellas et coll., 2008), puis on ajoute les arrêts individuelles sans interactions sociales, c'est-à-dire que les durées des arrêts sont indépendantes du nombre de congénères au voisinage d'une fourmi, et enfin on ajoute les interactions sociales au niveau des arrêts si nécessaire (similaire au modèle de Depickère et coll., 2004).

Dans un premier temps on va comparer les prédictions du modèle aux densités observées de façon qualitative et dans un second temps on développe une approche statistique plus rigoureuse pour faire cette comparaison.

4.1. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique : Ce modèle correspond exactement à celui de Casellas et coll. (2008). Durant la simulation, une fourmi pourrait être au centre de l'arène ou dans la zone du bord (soit le bord d'un obstacle ou le bord de l'arène).

Au centre de l'arène la fourmi est en mouvement diffusif avec un taux ν_{Ch} de changement de direction, qui lui même a une fonction de phase isotrope. Sur le bord la fourmi suit le bord avec un taux ν_Q de quitter le bord, ce taux ν_Q dépend de la courbure.

Les fourmis se déplacent avec une vitesse de norme constante V . Le mouvement de la fourmi au centre de l'arène et au bord (des obstacles et de l'arène) est modélisé en fonction des paramètres qui sont estimés à partir des données expérimentales.

4.1.1. Modélisation du mouvement au centre de l'arène : À chaque pas du temps on teste si la fourmi est toujours au centre de l'arène en utilisant la formule suivante :

$$|X_i - X_0| < R \text{ et } |X_i - X_{obst.j}| > r \quad \forall j \in \{1, 2, 3, \dots, m\},$$

avec X_i les coordonnées de la fourmi i , X_0 les coordonnées du centre de l'arène, $X_{obst.j}$ les coordonnées du centre de l'obstacle j , R le rayon de l'arène, r le rayon de l'obstacle, m le nombre d'obstacles et $|\cdot|$ la norme euclidienne.

Au centre de l'arène la fourmi est en mouvement avec une vitesse de norme constante V :

$$X_i^{n+1} = X_i^n + V\omega_i^n \Delta t,$$

où X_i^n est la position de l'individu i (fourmi i) à l'instant t^n , $X_i \in \mathbb{R}^2$, $\Delta t = t^{n+1} - t^n$ et $V\omega_i(t) = Ve^{i\theta_i}$ est la vitesse de l'individu i et $\theta_i \in \mathbb{R}$ est sa direction.

Les fourmis peuvent changer de direction avec un taux ν_{Ch} , ainsi à chaque pas du temps t^n on tire un nombre aléatoire a_i uniforme dans $[0, 1]$, $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N\}$ (N =nombre

de fourmis) :

$$\begin{cases} \text{si } a_i < 1 - e^{-\nu_{Ch}\Delta t} \longrightarrow \text{changement de direction,} \\ \text{si } a_i \geq 1 - e^{-\nu_{Ch}\Delta t} \longrightarrow \text{pas de changement de direction,} \end{cases}$$

dans le cas de changement de direction la fourmi change de direction selon la formule suivante :

$$\theta_i^{n+1} = \theta_i^n + (-\pi + 2 * \pi * rand),$$

avec $rand$ un nombre aléatoire uniforme sur $[0, 1]$ et $-\pi + 2 * \pi * rand$ est un nombre aléatoire uniforme sur $[-\pi, \pi]$.

Assertion : Pour générer des nombres uniformes sur un intervalle $[a, b]$, on utilise :

$$u_{[a,b]} = a + (b - a)u_{[0,1]},$$

avec $u_{[0,1]}$ un nombre aléatoire uniforme sur $[0, 1]$.

Dans le cas de non changement de direction la fourmi garde la même direction :

$$\theta_i^{n+1} = \theta_i^n.$$

Remarque : À chaque pas de temps t^n on vérifie si la fourmi i reste dans l'arène $|X_i^n - X_0| \leq R$. Si ce n'est pas le cas ($|X_i^n - X_0| > R$) on considère que notre fourmi, une fois qu'elle atteint le bord de l'arène, continue le reste du temps à se déplacer sur le bord avec une décision de tourner à gauche ou à droite dépendante de l'angle entre le segment $[X_i^n, X_i^{n+1}]$ et la tangente au point d'intersection.

Pour calculer l'intersection entre le segment $[X_i^n, X_i^{n+1}]$ et le cercle (arène) de centre $X_0 = (x_0, y_0)$ et de rayon R , on utilise le calcul suivant (pour simplifier le calcul on suppose que $X_0 = (0, 0)$) :

Soit $X=(x,y)$ le point d'intersection entre le segment $[X_i^n, X_i^{n+1}]$ et le cercle (arène) de centre $X_0 = (0, 0)$ alors

$$\begin{aligned} X &= X_i^n + k(X_i^{n+1} - X_i^n); k \in [0, 1] \\ &= X_i^n + kV\omega_i^n\Delta t \end{aligned}$$

notre but est de calculer $k \in [0, 1]$. Comme $X \in \zeta(X_0, R)$ alors :

$$\begin{aligned} R^2 &= |X|^2 \\ &= ((X_i^n)_x + kV \cos(\theta_i^n)\Delta t)^2 + ((X_i^n)_y + kV \sin(\theta_i^n)\Delta t)^2 \\ &= (X_i^n)_x^2 + k^2V^2 \cos^2(\theta_i^n)(\Delta t)^2 + 2kV \cos(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_x \\ &+ (X_i^n)_y^2 + k^2V^2 \sin^2(\theta_i^n)(\Delta t)^2 + 2kV \sin(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_y \\ &= (C\Delta t)^2k^2 + 2k(V \cos(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_x + V \sin(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_y) \\ &+ (X_i^n)_x^2 + (X_i^n)_y^2, \end{aligned}$$

avec $X_i^n = ((X_i^n)_x, (X_i^n)_y)$. Ainsi on obtient une équation du deuxième degré d'inconnue k dont le discriminant est de la forme $b^2 - 4ac$ où :

$a = (V\Delta t)^2 > 0$, $b = 2(V \cos(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_x + V \sin(\theta_i^n)\Delta t(X_i^n)_y)$ et $c = (X_i^n)_x^2 + (X_i^n)_y^2 - R^2 < 0$.

Puisque $b^2 - 4ac > 0$, alors :

$$k = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a},$$

en plus $k \in [0, 1]$, alors :

$$k = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a},$$

l'arc entre X et X_i^{n+1} est de longueur

$$L = \alpha * R = V * (1 - k)\Delta t ; \alpha = \frac{V * (1 - k)\Delta t}{R},$$

avec α est l'angle $\widehat{XX_0X_i^{n+1}}$.

Le calcul des coordonnées de X_i^{n+1} , après avoir suivre le bord durant le temps $(1 - k)\Delta t$, est détaillé dans 4.1.2.

À chaque pas du temps t^n on vérifie de la même façon si la fourmi i reste à l'extérieur de l'obstacle c'est-à-dire $|X_i^n - X_{obst.j}| \geq r$ avec $X_{obst.j}$ les coordonnées du centre de l'obstacle j ($\forall j \in \{1, 2, 3, \dots, m\}$).

Si ce n'est pas le cas ($|X_i^n - X_{obst.j}| < r$) on considère que notre fourmi, une fois qu'elle atteint le bord de l'obstacle j , continue le reste du temps à se déplacer sur le bord avec une décision de tourner à gauche ou a droite dépendante de l'angle entre le segment $[X_i^n, X_i^{n+1}]$ et la tangente au point d'intersection.

Soit X=(x,y) le point d'intersection entre le segment $[X_i^n, X_i^{n+1}]$ et le cercle (obstacle j) de centre $X_{obst.j}$.

L'arc entre X et X_i^{n+1} est de longueur

$$L = \alpha * r = V * (1 - k)\Delta t ; \alpha = \frac{V * (1 - k)\Delta t}{r},$$

avec α est l'angle $\widehat{XX_{obst.j}X_i^{n+1}}$, k est calculé de la même façon que ci dessus.

4.1.2. Modélisation du mouvement au bord de l'arène et au bord des obstacles : On considère que la fourmi suit le bord qu'après le contact avec ce dernier.

À chaque pas du temps on teste si la fourmi est au bord de l'arène (les coordonnées de la fourmi vérifient l'équation du cercle (arène) " $|X_i - X_0| = R$ "; R est le rayon de l'arène).

La fourmi peut parcourir un arc de longueur $L = V * \Delta t$ à chaque pas de temps Δt .

L'arc entre X_i^n et X_i^{n+1} est de longueur L :

$$L = \alpha * R ; \alpha = \frac{V * \Delta t}{R},$$

avec α est l'angle $\widehat{X_i^n X_0 X_i^{n+1}}$, R est le rayon de l'arène et X_0 le centre de l'arène.

Maintenant on détermine les coordonnées de X_i^{n+1} . Soit $\phi \in [0, 2\pi]$ l'angle entre le vecteur de coordonné (1, 0) et le vecteur $\overrightarrow{X_0 X_i^n}$ (le plan est muni d'un repère orthonormé

(O, \vec{i}, \vec{j})). ϕ est définie par :

$$\phi = \begin{cases} \arctan(\frac{y}{x}) & \text{si } x > 0, y \geq 0, \\ \arctan(\frac{y}{x}) + 2\pi & \text{si } x > 0, y < 0, \\ \arctan(\frac{y}{x}) + \pi & \text{si } x < 0, \\ \frac{\pi}{2} & \text{si } x = 0, y > 0, \\ \frac{3\pi}{2} & \text{si } x = 0, y < 0, \end{cases}$$

avec $X_i^n = (x, y)$. Les coordonnées de X_i^{n+1} sont données par la formule suivante :

$$X_i^{n+1} = (R \cos(\phi + \alpha), R \sin(\phi + \alpha)),$$

avec $\phi + \alpha$ est l'angle entre le vecteur de coordonné $(1, 0)$ et le vecteur $\overrightarrow{X_0 X_i^{n+1}}$.

Pour calculer l'angle entre le vecteur de coordonné $(1, 0)$ et le vecteur $\overrightarrow{X_0 X_i^n}$ on utilise la formule suivante :

$$\begin{cases} C = \cos(\text{angle}((1, 0), X_i^n - X_0)) = \frac{(0,1) \cdot (X_i^n - X_0)}{|(1,0)| \cdot |X_i^n - X_0|}, \\ S = \sin(\text{angle}((1, 0), X_i^n - X_0)) = \frac{\det((0,1), (X_i^n - X_0))}{|(1,0)| \cdot |X_i^n - X_0|}, \end{cases}$$

où $\det(A,B)$ est définit par :

$$\det(A, B) = A1 * B2 - A2 * B1; \quad A = (A1, A2) \text{ et } B = (B1, B2),$$

ainsi

$$\text{angle}((1, 0), X_i^{n+1} - X_0) = \begin{cases} \arccos(C) & \text{si } S > 0, \\ -\arccos(C) & \text{si } S < 0. \end{cases}$$

En cas de mouvement sur le bord de l'arène la fourmi peut quitter le bord avec un taux ν_Q . À chaque pas du temps t^n , $\forall i \in \{1, 2, 3, \dots, N_b\}$ (N_b = nombre de fourmis sur le bord), on tire un nombre aléatoire q_i uniforme dans $[0, 1]$,

$$\begin{cases} \text{si } q_i < 1 - e^{-\nu_Q \Delta t} \longrightarrow \text{quitter le bord}, \\ \text{si } q_i > 1 - e^{-\nu_Q \Delta t} \longrightarrow \text{rester sur le bord}. \end{cases}$$

Dans le cas où la fourmi quitte le bord elle change de direction selon la formule suivante :

$$\theta_i^{n+1} = \theta_i^n \pm \pi * \text{rand},$$

avec rand un nombre aléatoire uniforme sur $[0, 1]$ ($(\pi * \text{rand})$ est un nombre aléatoire uniforme sur $[0, \pi]$).

Sa position au pas suivant sera alors

$$X_i^{n+1} = X_i^n + V\omega_i^{n+1}\Delta t,$$

où X_i^n est la position de l'individu i (fourmi i) à l'instant t^n , $X_i \in \mathbb{R}^2$, $\Delta t = t^{n+1} - t^n$ et $V\omega_i(t) = V e^{i\theta_i}$ est la vitesse de l'individu i , $\theta_i \in \mathbb{R}$.

Si la fourmi est au bord de l'obstacle " $|X_i - X_{\text{obstacle}}| = r$ ", les coordonnées de X_i^{n+1}

sont calculées comme précédemment en remplaçant R par r et ν_Q par $\nu_{Q_{obstacle}}$, avec $\nu_{Q_{obstacle}}$ est le taux de quitter le bord de l'obstacle et $X_{obstacle}$ est le centre de l'obstacle.

4.1.3. Estimation des paramètres du modèle de déplacement avec comportement thigmotactique :

4.1.3.1. **Estimation de la vitesse V :** En utilisant une vingtaine de trajectoires des fourmis *Lasius niger* on peut estimer la vitesse de chaque trajectoire grâce à la formule :

$$V = \frac{d}{t},$$

avec d la distance parcourue et t le temps utilisé pour parcourir cette distance d . Pour notre espèce *Lasius niger*, on obtient $V = 3.72 \pm 0.22 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyennes, la vitesse est calculée à partir de vingt trajectoires).

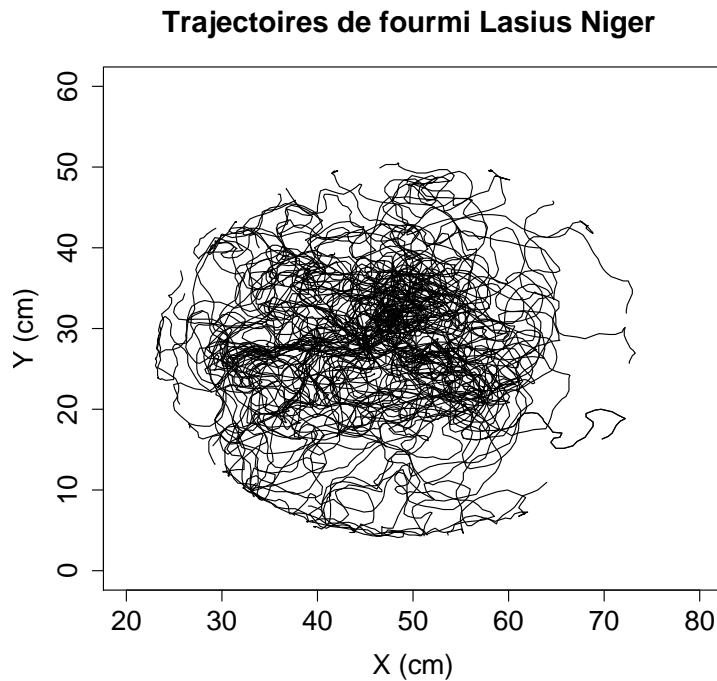


FIGURE 4.9. Superposition d'une vingtaine de trajectoires de *Lasius niger* dans une arène circulaire de diamètre 50 centimètres .

4.1.3.2. **Estimation du taux de changements de direction ν_{Ch} :** Pour estimer le taux de changement de direction ν_{Ch} on va utiliser la méthode du déplacement net au carré moyen. On se base sur les travaux de Einstein (1905) et sur la thèse de Mélanie Challet (2005) dont sont extrait (légèrement réarrangé) les 5 pages qui suivent.

(A) Marche aléatoire et déplacement net au carré moyen :

En partant de cette vision statistique du déplacement basée sur la caractérisation des marches aléatoires individuelles, nous pouvons obtenir une relation sur une grandeur

moyenne : le déplacement net au carré moyen $\langle q^2 \rangle$, qui correspond à la distance entre la position (x_i, y_i) au temps t_i et la position initiale (x_0, y_0) au temps t_0 .

Cette vision statistique du déplacement permet de mettre en évidence une relation linéaire du déplacement net au carré moyen $\langle q^2 \rangle$ en fonction du temps, il suffit que la distribution des libres parcours suive une loi exponentielle.

Cette courbe d'évolution temporelle des $\langle q^2 \rangle$ est communément utilisée en biologie en milieu homogène pour mettre en évidence la compatibilité des trajectoires avec des marches aléatoires corrélées ou inversement pour mettre en évidence des comportements de déplacements orientés. Un modèle proposé par Kareiva et Shigesada (1983) permet de tracer la courbe des $\langle q^2 \rangle$ théorique à partir des paramètres de déplacement individuel quantifiés expérimentalement (distributions des libres parcours et fonction de phase). Si la différence entre l'évolution temporelle des $\langle q^2 \rangle$ théorique et l'évolution temporelle des $\langle q^2 \rangle$ observée expérimentalement n'est pas significativement différente alors nous pouvons conclure que les trajectoires sont compatibles avec le modèle de la marche aléatoire corrélée (Kareiva et Shigesada, 1983; McCulloch et Cain, 1989; Wu et coll., 2000).

De la statistique du comportement individuel au déplacement net au carré moyen des individus :

La source du calcul si dessus est la thèse de Mélanie Challet, 2005.

Si les individus se déplacent avec une fonction de phase isotrope et un libre parcours moyen $\langle l \rangle$, et si n correspond au nombre de libres parcours l_i alors on a :

$$\vec{q}_i = \sum_{i=1}^n \vec{l}_i,$$

$$\vec{q}_n = \vec{q}_{n-1} + \vec{l}_n,$$

$$\vec{q}_n^2 = q_{n-1}^2 + 2\vec{l}_n \vec{q}_{n-1} + l_n^2,$$

$$\langle \vec{q}_n^2 \rangle = \langle q_{n-1}^2 \rangle + 2 \langle \vec{l}_n \vec{q}_{n-1} \rangle + \langle l_n^2 \rangle.$$

Comme la fonction de phase est isotrope, $\langle \vec{l}_n \vec{q}_{n-1} \rangle = \langle \vec{l}_n \rangle \langle \vec{q}_{n-1} \rangle$ et $\langle \vec{l}_n \rangle = 0$, donc

$$2 \langle \vec{l}_n \vec{q}_{n-1} \rangle = 0 \text{ et } \langle \vec{q}_n^2 \rangle = \langle q_{n-1}^2 \rangle + \langle l_n^2 \rangle.$$

De plus, $\langle l_n^2 \rangle$ est indépendant de n et nous pouvons noter $\langle l_n^2 \rangle = \langle l^2 \rangle$, si n est grand, on obtient donc :

$$(3) \quad \langle \vec{q}_n^2 \rangle = n \langle l^2 \rangle,$$

Si la distribution des libres parcours est de forme exponentielle (absence d'effet mémoire) alors :

$$pdf(l) = \frac{1}{\langle l \rangle} \exp\left(-\frac{l}{\langle l \rangle}\right),$$

$$(4) \quad \langle l^2 \rangle = \int_0^{+\infty} pdf(l) \cdot l^2 dl = 2 \langle l \rangle^2,$$

avec pdf correspond à la fonction de densité de probabilité des libres parcours, $pdf(l)dl$ correspond à la probabilité que la longueur du segment soit entre l et $l + dl$.

D'après (3) et (4) on obtient :

$$(5) \quad \langle q_n^2 \rangle = 2n \langle l \rangle^2 \Leftrightarrow \langle q_n^2 \rangle \approx 2n \langle l \rangle \langle l \rangle,$$

t_i correspond au temps total de déplacement au temps i et t_n représente le temps total de la trajectoire.

Si $t_n \gg \frac{\langle l \rangle}{V}$ alors $t_n \approx \frac{n \langle l \rangle}{V}$, où V représente la vitesse moyenne de déplacement des fourmis.

S_n représente la somme des longueurs de tous les libres parcours et donc la longueur totale de la trajectoire :

$$S_n = \|\vec{l}_1\| + \|\vec{l}_2\| + \dots \dots \|\vec{l}_n\|,$$

si n est grand,

$$(6) \quad \langle S_n \rangle \approx n \langle l \rangle \Leftrightarrow \langle S_n \rangle = V t_n.$$

Selon (5) et (6) on a :

$$(7) \quad \frac{\langle \vec{q}_n^2 \rangle}{\langle S_n \rangle} \approx 2 \langle l \rangle \Leftrightarrow \langle \vec{l}_n^2 \rangle \approx 2 \langle l \rangle V t_n \Leftrightarrow \langle q^2(t) \rangle \approx 2 \langle l \rangle V t.$$

Ainsi nous pouvons retrouver la relation linéaire qui relie le déplacement net au carré moyen au temps (équation (7)).

(B) Equation de la diffusion et déplacement net au carré (Einstein, 1905) :

Le déplacement net au carré est relié au temps par le coefficient de diffusion D (équation (6)). Les trajectoires individuelles obtenues expérimentalement peuvent donc être directement reliées au coefficient de diffusion en traçant la courbe de l'évolution temporelle du déplacement net au carré moyen (Einstein,1905).

Cette méthode sera mise en pratique dans cette étude des déplacements chez la fourmi *Lasius niger* (méthode du déplacement net au carré) pour estimer le coefficient de diffusion ainsi que le taux de changement de direction $\nu_{Ch} = \frac{V}{\langle l \rangle}$.

L'équation de la diffusion est caractérisée par :

* Une équation de conservation : les individus qui se déplacent ne disparaissent pas, s'il quittent une position c'est pour rejoindre une autre position :

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -div(\vec{j}), \text{ où } \vec{j} \text{ représente le flux des individus.}$$

* Un déplacement particulier, la diffusion, dans lequel : $\vec{j} = -Dgrad(n)$, où D représente le coefficient de diffusion.

L'équation de la diffusion s'écrit donc :

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -div(-Dgrad(n)),$$

ou $\frac{\partial n}{\partial t} = D(\frac{\partial n^2}{\partial x^2} + \frac{\partial n^2}{\partial y^2})$, si D est indépendant de l'espace.

Pour une distribution initiale gaussienne de variance σ_0^2 , la solution de l'équation de la diffusion en milieu infini est donnée par :

$$P(x, y, t) = NG(x, \sigma_t)G(y, \sigma_t) \text{ avec } G(a, \sigma_t) = \frac{1}{\sigma_t \sqrt{2\pi}} \exp\left(\frac{-a^2}{2\sigma_t^2}\right),$$

qui assure : $\int_{-\infty}^{+\infty} G(a, \sigma_t) da = 1$ et $\sigma_t^2 = 2Dt + \sigma_0^2$.

Cela signifie que la distribution s'élargit mais reste Gaussienne, la variance étant une fonction linéaire du temps.

À partir de ces résultats, on peut exprimer le déplacement net au carré moyen $\langle q^2 \rangle$ en partant d'une Gaussienne de variance nulle (départ depuis un point unique). Alors $\sigma_0 = 0$ et $\sigma_t^2 = 2Dt$, ainsi on obtient :

$$\begin{aligned} \langle q^2 \rangle &= \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} G(x, \sigma_t) G(y, \sigma_t) (x^2 + y^2) dx dy, \\ &= \int_{-\infty}^{+\infty} G(x, \sigma_t) x^2 dx \int_{-\infty}^{+\infty} G(y, \sigma_t) dy + \int_{-\infty}^{+\infty} G(x, \sigma_t) dx \int_{-\infty}^{+\infty} G(y, \sigma_t) y^2 dy. \end{aligned}$$

Or

$\int_{-\infty}^{+\infty} G(x, \sigma_t) dx = \int_{-\infty}^{+\infty} G(y, \sigma_t) dy = 1$ et $\int_{-\infty}^{+\infty} G(x, \sigma_t) x^2 dx = \int_{-\infty}^{+\infty} G(y, \sigma_t) y^2 dy = \sigma_t^2$, donc

$$(8) \quad \langle q^2 \rangle = 4Dt.$$

Par l'analyse du déplacement individuel (échelle microscopique, (A)) et par l'analyse du déplacement de la population (échelle macroscopique, (B)), nous trouvons la même relation qui lie le déplacement net au carré moyen au temps.

Par les équations (7) et (8), nous pouvons estimer le coefficient de diffusion (méthode des libres parcours) en fonction des paramètres individuels de déplacement :

$$(9) \quad \langle l \rangle = \frac{2D}{V}.$$

(lorsque la fonction de phase est isotrope).

(C) Estimation du coefficient de diffusion D dans le cas d'une fonction de phase non isotrope mais symétrique :

La distribution des angles de changement de direction est nommée "fonction de phase", elle est comprise entre " $-\pi$ " et " $+\pi$ ". Lorsque tous les angles de changement de direction ont la même probabilité, la fonction de phase est dite isotrope.

La fonction de phase peut être caractérisée par le coefficient d'asymétrie g . Il correspond au cosinus moyen de la fonction de phase. Ce coefficient donne une estimation de la tendance des individus à se déplacer dans la même direction :

$$g = \int_{-\pi}^{+\pi} p\theta \cos(\theta) d\theta; g \in [-1, 1]$$

où θ correspond aux angles de changement de direction.

Lorsque la fonction de phase est isotrope, $g = 0$. Dans cette situation, les fourmis ont la même probabilité de changer de direction quelle que soit la direction considérée.

Lorsque g est proche de $+1$, les fourmis sont caractérisées par une forte probabilité de se diriger vers l'avant, la marche aléatoire est corrélée.

Une valeur de g proche de -1 indique au contraire des demi-tours fréquents.

Le coefficient de diffusion D est alors calculé par l'équation (9) élargie à tous les types de fonction de phase :

$$(10) \quad D = \frac{Vl^*}{2},$$

avec

$$(11) \quad l^* = \frac{\langle l \rangle}{1 - g}.$$

Lorsque la fonction de phase est non corrélée : $g = 0$, la fonction de phase est isotrope et on retrouve l'équation (9). Dans ce cas, le libre parcours de transport l^* est égal au libre parcours moyen $\langle l \rangle$ (équation (11)).

Lorsque la fonction de phase est corrélée : g est différent de 0. l^* correspond au libre parcours moyen de transport. Il représente la distance pour laquelle la marche aléatoire n'est plus corrélée (uncorrelated random walk) et donc la fonction de phase est isotrope. La théorie de la diffusion indique qu'après quelques événements diffusifs (c'est-à-dire quelques mouvements ou quelques libres parcours), la distribution spatiale des individus peut être approximée par une fonction de phase isotrope et un libre parcours moyen de transport. Par exemple, dans le cas d'une marche aléatoire corrélée (cas des fourmis), la direction du trajet au temps t_2 dépend de la direction du trajet précédent (temps t_1). Plus le temps écoulé est long et moins la direction du trajet au temps t_i va dépendre de la direction initiale au temps t_1 . Le l^* correspond à cette distance moyenne à laquelle la direction de la fourmi ne dépend plus de sa direction initiale, la fonction de phase peut alors être considérée comme isotrope (dans le cas de nos expériences, vu que le libre parcours moyen de transport est négligeable devant la dimension de l'arène, on considère que notre fonction de phase est isotrope avec des pas l_i issus d'une exponentielle de moyenne l^*).

En 1905, Einstein démontre en physique que la linéarité de la courbe du déplacement net au carré moyen des particules en fonction du temps justifie l'approximation des marches aléatoires par la diffusion (figure (4.10), équations (7) et (8)). Cette méthode nécessite un grand nombre n de libres parcours (voir (A)). Dans les premiers instants, la valeur moyenne du déplacement net au carré ne suit pas une évolution linéaire dans le temps : le déplacement est balistique. Il s'agit du temps nécessaire pour que les fourmis effectuent quelques événements diffusifs. La balistique correspond donc au temps nécessaire aux fourmis pour se déplacer de la distance moyenne à laquelle leur direction ne dépendra plus de leur direction initiale (libre parcours moyen de transport l^* , mentionné précédemment).

La méthode du déplacement net au carré moyen confirme la cohérence de la diffusion puisque l'évolution temporelle du déplacement au carré moyen est linéaire (Einstein, 1905, figure (4.10)). Le coefficient de diffusion D est alors facilement estimé à partir de la pente "a" de la droite de régression de l'évolution temporelle du déplacement net au carré moyen

$$(12) \quad D = \frac{a}{4}.$$

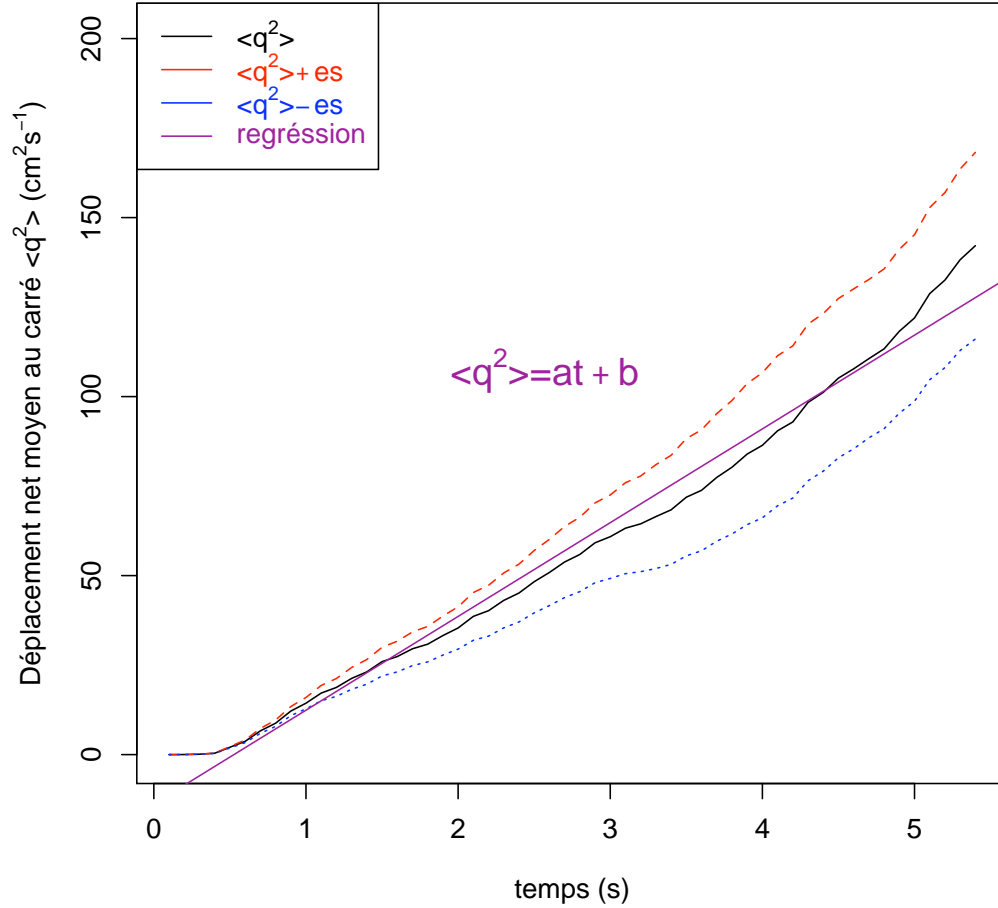


FIGURE 4.10. Estimation du coefficient de diffusion à partir de trajectoires expérimentales. En traçant l'évolution temporelle du déplacement net au carré moyen (Einstein, 1905) (es=erreur standard).

Estimation du taux de changements de direction ν_{Ch} :

Le taux de changement de direction ν_{Ch} est déterminé par la formule suivante :

$$\nu_{Ch} = \frac{V}{\langle l \rangle} = \frac{V}{\frac{2D}{V}} = \frac{V^2}{2D} = \frac{V^2}{2 * \frac{a}{4}} = \frac{2V^2}{a}.$$

Numériquement on obtient :

$$a = 26.190 \pm 0.449 \text{ cm}^2\text{s}^{-1}, V = 3.72 \pm 0.22 \text{ cm}^2\text{s}^{-1} \text{ d'où } \nu_{Ch} = 1.056 \text{ s}^{-1}$$

4.1.3.3. **Estimation du taux de quitter le bord ν_Q** : Dans une première analyse on a observé sur chaque expérience avec obstacle à 6 cm, 2 cm, 1 cm et 0.5 cm le comportement des vingt premières fourmis (les dix premières pour l'obstacle 6 centimètres) qui rencontrent un obstacle. L'analyse consistait à chronométrer les durées des événements listés dans la figure (4.11) et dans le tableau 1 entre l'arrivée de la fourmi dans la zone de bord et son départ de la zone de bord. Cette zone de contact représente une bande de 1 cm autour de l'obstacle. Si la fourmi quitte cette bande pour moins qu'une seconde on considère qu'elle est resté en contact et on continue le chronométrage. Les données sont organisées en 6 colonnes (voir figure (4.11)).

On effectue le même travail pour chaque obstacle (cinq expériences par taille d'obstacle). Pour notre premier modèle, la fourmi était considéré toujours en déplacement avec vitesse constant V , on s'intéresse juste à la durée de suivie avant de quitter le bord, (on somme les durées entre l'arrivée dans la zone du bord et le moment de quitter le bord pour chaque fourmi) on note cette durée "suivQsomme".

On trace la courbe de survie du temps de quitter le bord (on utilise la fonction "survfit") (voir figure (4.12)).

Le taux de quitter le bord est déterminé en ajustant la fonction exponentielle grâce à la fonction "survreg", qui estime également l'erreur standard par maximum de vraisemblance.

	A	B	C	D	E	F	G
1	evnmt	debut	duree	exp	fourmis	obst	
2	arr	0m47		0,28 6cm-1_1		1	4
3	stopArr	NA		0,88 6cm-1_1		1	4
4	sulviQ	NA		0,52 6cm-1_1		1	4
5	arr	0m48		0,28 6cm-1_1		2	4
6	stopArr	NA		0 6cm-1_1		2	4
7	sulviS	NA		0,28 6cm-1_1		2	4
8	stopS	NA		0,88 6cm-1_1		2	4
9	sulviQ	NA		0,52 6cm-1_1		2	4
10	arr	0m50		0,36 6cm-1_1		3	1
11	stopArr	NA		1 6cm-1_1		3	1
12	sulviS	NA		1,24 6cm-1_1		3	1
13	stopSulviU	NA		0,32 6cm-1_1		3	1
14	sulviQ	NA		2,68 6cm-1_1		3	1
15	arr	0m52		0,16 6cm-1_1		4	4
16	sulviQ	NA		0,52 6cm-1_1		4	4
17	arr	0m53		0,4 6cm-1_1		5	6
18	stopArr	NA		0,68 6cm-1_1		5	6
19	sulviQ	NA		1,48 6cm-1_1		5	6
20	arr	0m54		0,4 6cm-1_1		6	4
21	stopArr	NA		0,64 6cm-1_1		6	4
22	sulviQ	NA		0,4 6cm-1_1		6	4
23	arr	0m56		0,68 6cm-1_1		7	5
24	stopArr	NA		0,56 6cm-1_1		7	5
25	SulviUS	NA		1,44 6cm-1_1		7	5
26	sulviS	NA		0,32 6cm-1_1		7	5
27	sulviQ	NA		2,04 6cm-1_1		7	5
28	arr	0m56		0,44 6cm-1_1		8	4
29	sulviQ	NA		0,6 6cm-1_1		8	4
30	arr	0m56		0,2 6cm-1_1		9	3
31	stopArr	NA		0,4 6cm-1_1		9	3
32	sulviS	NA		0,44 6cm-1_1		9	3
33	stopS	NA		0,36 6cm-1_1		9	3
34	sulviQ	NA		0,4 6cm-1_1		9	3
35	arr	0m57		0,36 6cm-1_1		10	4
36	stopArr	NA		0,44 6cm-1_1		10	4
37	sulviQ	NA		1,04 6cm-1_1		10	4
38							
39							

FIGURE 4.11. Exemple du tableau récapitulatif de durées utilisées par la fourmi pour chaque comportement dans une expérience avec obstacle de 6 cm. Les colonnes de gauche à droite représentent : l'événement (type de comportement : détaillé dans tableau 1), temps du moment d'entrer dans la zone du bord, durée de chaque type de comportement (en s), expérience, numéro de fourmi et numéro de l'obstacle. Ce tableau représente les données pour les dix premières fourmis observées dans une expérience avec obstacle de 6 cm.

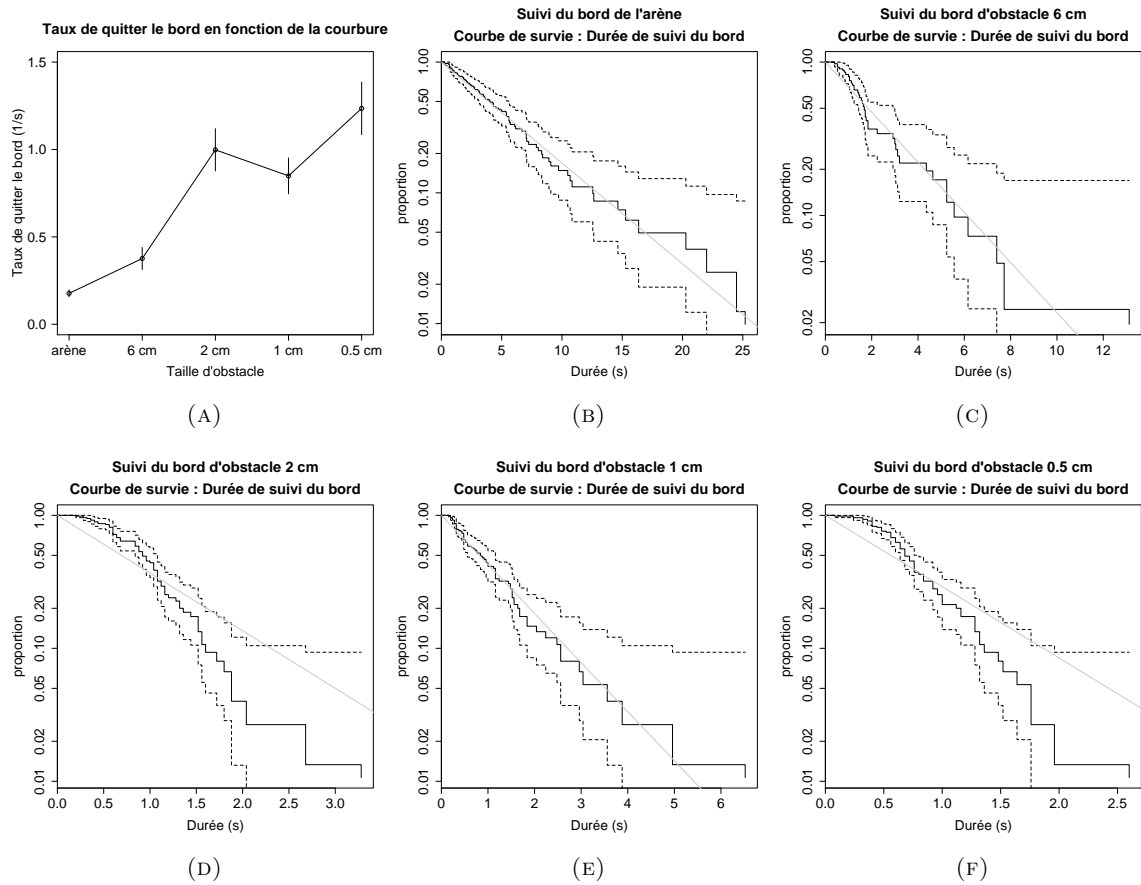


FIGURE 4.12. (A) : Taux de quitter le bord en fonction de la courbure (bord de l'arène, bord d'obstacle de diamètre 6 cm, 2 cm, 1 cm et 0.5 cm) (B) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord de l'arène : le taux de quitter la zone du bord est $\nu_Q = 0.177 \pm 0.020 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord d'obstacle de diamètre 6 cm : $\nu_Q = 0.376 \pm 0.063 \text{ s}^{-1}$. (D) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord d'obstacle de diamètre 2 cm : $\nu_Q = 0.998 \pm 0.121 \text{ s}^{-1}$. (E) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord d'obstacle de diamètre 1 cm : $\nu_Q = 0.849 \pm 0.103 \text{ s}^{-1}$. (F) : Courbe de survie de la durée suivi du bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm : $\nu_Q = 1.235 \pm 0.150 \text{ s}^{-1}$.

Nom	Description	Valeur
V	vitesse de la fourmi	$V = 3.72 \pm 0.22 \text{ cm.s}^{-1}$
R	rayon de l'arène	$R = 25 \text{ cm}$
r	rayon de l'obstacle	$r = 3 \text{ cm}; r = 1 \text{ cm};$ $r = 0.5 \text{ cm}; r = 0.25 \text{ cm}$
ν_{Ch}	taux de changement de direction au centre de l'arène	$\nu_{Ch} = 1.056 \text{ s}^{-1}$
ν_{Qarene}	taux de quitter la zone du bord de l'arène	$\nu_{Qarene} = 0.177 \pm 0.020 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{Qobst6cm}$	taux de quitter la zone du bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{Qobst6cm} = 0.376 \pm 0.063 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{Qobst2cm}$	taux de quitter la zone du bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{Qobst2cm} = 0.998 \pm 0.121 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{Qobst1cm}$	taux de quitter la zone du bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{Qobst1cm} = 0.849 \pm 0.103 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{Qobst0.5cm}$	taux de quitter la zone du bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{Qobst0.5cm} = 1.235 \pm 0.150 \text{ s}^{-1}$

TABLE 2. Paramètres du modèle de déplacement avec comportement thigmotactique.

4.1.4. **Résultats numériques :** Notre but est que le modèle paramétré au niveau individuel prédit correctement la densité calculée expérimentalement à l'intérieur de l'arène, dans la zone du bord de l'arène et celle de l'obstacle (figure 4.6). Qualitativement le modèle de déplacement avec comportement thigmotactique valide les densités relatives dans les différentes zones (densité élevée sur le bord de l'arène, moins élevée sur le bord de l'obstacle et encore moins élevée à l'intérieure de l'arène) (figures 4.13, 4.14, 4.15, 4.16 et 4.17), mais qualitativement il y a une différence entre les densités expérimentales et celles calculées par simulation du modèle.

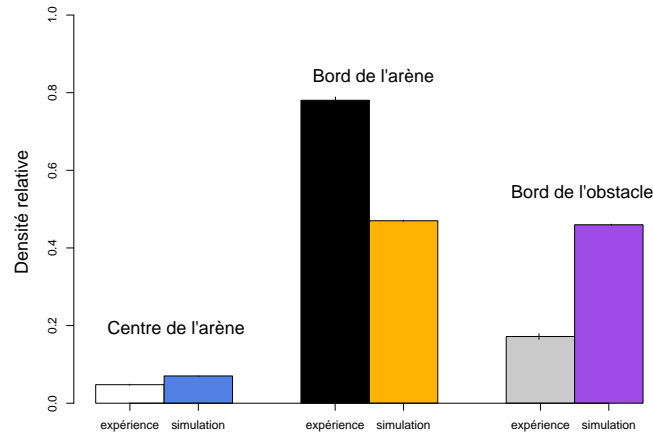


FIGURE 4.13. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 6 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

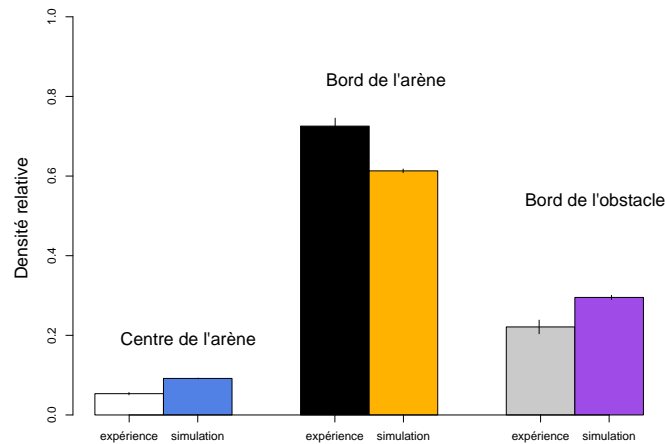


FIGURE 4.14. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 2 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

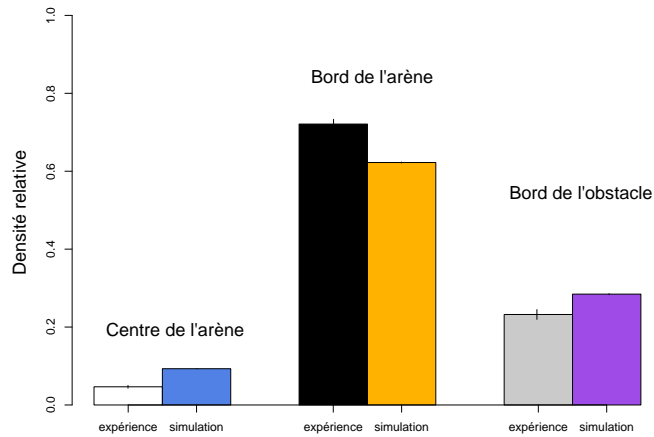


FIGURE 4.15. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 1 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

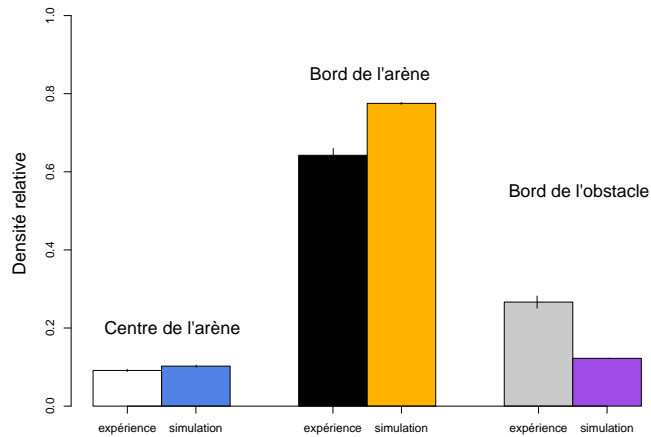


FIGURE 4.16. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 0.5 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

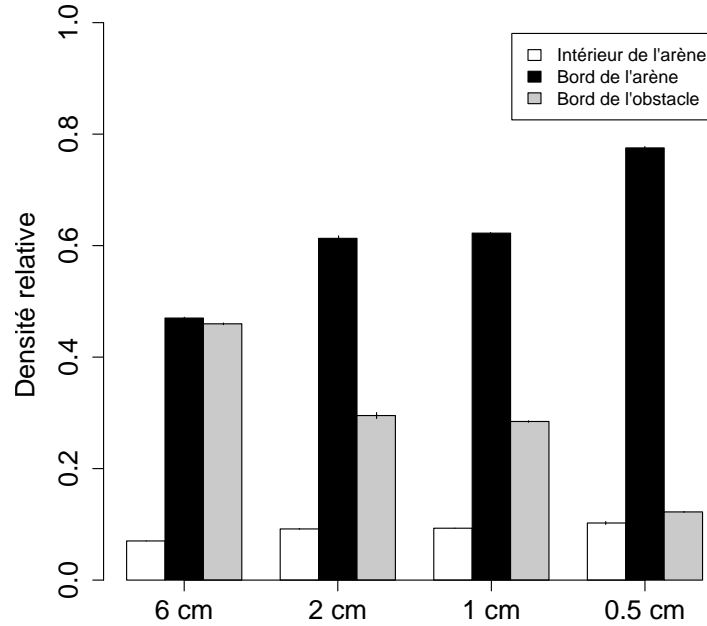


FIGURE 4.17. Densité relative prédite dans les différentes parties de l'arène (intérieur de l'arène (blanc) et zone du bord de l'arène (noir)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètres 6 cm, 2 cm, 1 cm et 0.5 cm (gris)(moyenne \pm erreur standard).

4.2. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel : Le modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel diffère du modèle précédent en ajoutant des arrêts ; les fourmis peuvent s'arrêter le long du bord de l'arène ou de l'obstacle.

Au centre de l'arène la fourmi est comme dans le premier modèle en mouvement diffusif avec un taux ν_{Ch} de changement de direction. Sur le bord la fourmi suit le bord avec un taux d'arrêter le suivi ν_{AS} pour passer en état d'arrêt avec une probabilité P_{SA} ou pour quitter le bord avec une probabilité P_{SQ} . La fourmi en état d'arrêt reprend le suivi avec un taux ν_{RS} . Les fourmis se déplacent avec une vitesse de norme constante V .

4.2.1. Modélisation du mouvement au centre et au bord de l'arène et des obstacles : La modélisation au centre de l'arène est détaillée dans le modèle précédent (4.1.1).

Sur le bord de l'obstacle ou de l'arène la fourmi peut être dans deux états : soit elle est dans un état de suivi du bord, soit dans un état d'arrêt .

Dans le cas où la fourmi est en état de suivi du bord elle arrête le suivi avec un taux ν_{AS} : pour toutes les fourmis en état de suivi on tire un nombre aléatoire as_i uniforme

sur $[0, 1]$ ($i \in \{1, 2, \dots, \text{nombre de fourmis en état de suivi du bord}\}$)

$$\begin{cases} \text{si } as_i < 1 - e^{-\nu_{AS}\Delta t} \longrightarrow \text{arrêter le suivi,} \\ \text{si } as_i > 1 - e^{-\nu_{AS}\Delta t} \longrightarrow \text{continuer le suivi.} \end{cases}$$

Dans le cas où la fourmi arrête le suivi elle s'arrête avec une probabilité P_{SA} ou elle quitte le bord avec une probabilité P_{SQ} .

Si la fourmi s'arrête on a : $X_i^{n+1} = X_i^n$ où X_i^n est la position de la fourmi "i" à l'instant " t^n ".

Si la fourmi quitte le bord alors elle change de direction selon la formule suivante :

$$\theta_i^{n+1} = \theta_i^n \pm \pi * rand,$$

avec rand un nombre aléatoire uniforme sur $[0, 1]$.

Sa position au pas suivant sera alors :

$$X_i^{n+1} = X_i^n + V\omega_i^n \Delta t,$$

où X_i^n est la position de l'individu i (fourmi i) à l'instant t^n , $X_i \in \mathbb{R}^2$, $\Delta t = t^{n+1} - t^n$ et $V\omega_i(t) = Ve^{i\theta_i}$ est la vitesse de l'individu i , $\theta_i \in \mathbb{R}$ (détaillé dans 4.1.2).

Dans le cas où la fourmi est en état d'arrêt elle reprend le suivi du bord avec un taux ν_{RS} . Pour toutes les fourmi en état d'arrêt on tire un nombre aléatoire rs_i uniforme sur $[0, 1]$ ($i \in \{1, 2, \dots, \text{nombre de fourmis en état d'arrêt}\}$)

$$\begin{cases} \text{si } rs_i < 1 - e^{-\nu_{RS}\Delta t} \longrightarrow \text{reprise de suivi,} \\ \text{si } rs_i > 1 - e^{-\nu_{RS}\Delta t} \longrightarrow \text{continuer l'arrêt.} \end{cases}$$

Le cas où la fourmi reprend le suivi du bord est détaillé dans (4.1.2). Si la fourmi continue l'arrêt on a : $X_i^{n+1} = X_i^n$.

4.2.2. Estimation des paramètres : On estime la vitesse et le taux de changement de direction à l'intérieure de l'arène ν_{Ch} de la même façon comme dans le modèle précédent (4.1.3.1 et 4.1.3.2).

Le tableau (figure 4.11) montre qu'on a observé plusieurs sortes d'arrêts (stopArr, stopS, stopSU ; tableau 1), mais le temps d'arrêts ne dépend pas ni du type de ce dernier (arrêt après suivi ou après un demi-tour ...) (figure 4.18 et 4.19) ni de la courbure (figure 4.20).

Cette absence de différence significative entre les types d'arrêt nous permet de cumuler tous les temps d'arrêt et d'estimer un seul taux de terminer l'arrêt. La probabilité d'arrêt après le suivi P_{SA} et la probabilité de quitter le bord après le suivi P_{SQ} se calculent de la manière suivante :

$$P_{SA} = \frac{N_{stop}}{N} \text{ et } P_{SQ} = \frac{N_{quitter}}{N}$$

où N_{stop} est le nombre de chemins fini par arrêt pendant le suivi du bord, $N_{quitter}$ est le nombre de chemin fini par quitter le bord pendant le suivi du bord et N est le nombre total des chemins observés pendant le suivi du bord, $N = N_{stop} + N_{quitter}$.

Le taux d'arrêter le suivi ν_{AS} est calculé a partir des courbes de survies du temps de suivi du bord (figure 4.21 et 4.22(A) et (B)) (détaillé dans 4.1.3.c).

Le taux du reprise de suivi ν_{RS} est calculé a partir des courbes de survies du temps d'arrêt (figure 4.22(C)).

Exemple d'un dépouillement : Supposons qu'une fourmi suit le bord, elle s'arrête, reprend le suivi et s'arrête encore reprend le suivi et quitte le bord. Dans ce cas on a :

$$N_{stop} = 2, N_{quitter} = 1 \text{ et } N = 3.$$

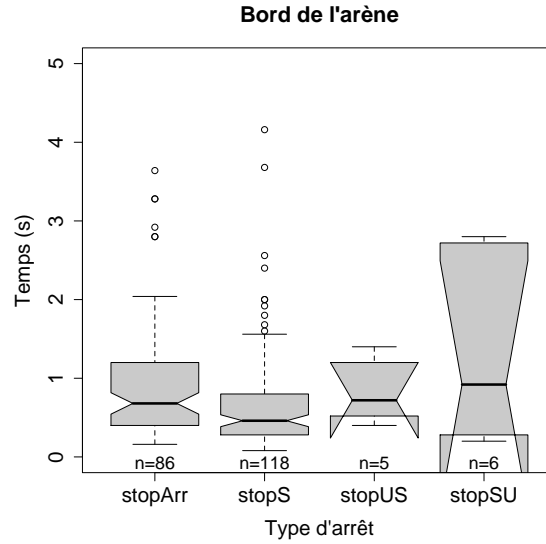


FIGURE 4.18. Boxplots illustrant la distribution des temps des différents types d'arrêts sur le bord de l'arène (voir tableau 1). Les "n" correspondent, ici, aux nombre de valeurs dans chaque jeu de données. On remarque qu'il y a très peu de demi-tour.

Un test de Kruskal-Wallis ($\chi^2 = 4.9$, $dl = 3$, $p = 0.177 > 0.05$) indique qu'il n'y a pas de différence significative entre les types d'arrêt.

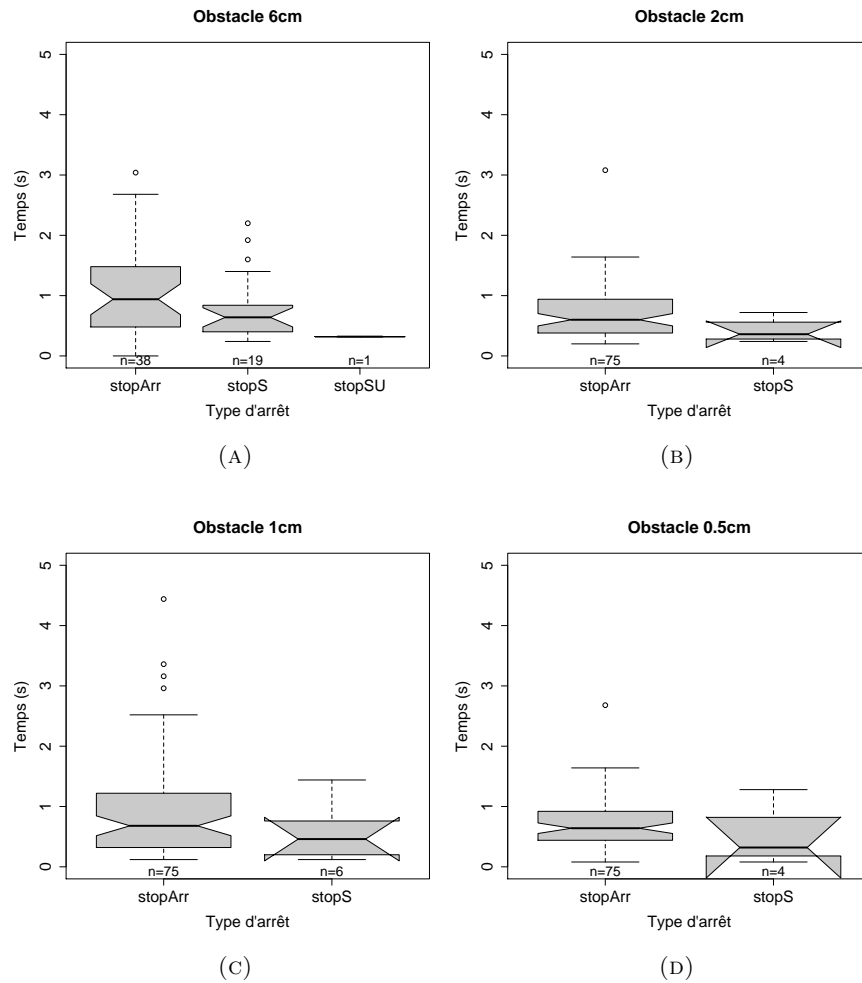


FIGURE 4.19. (A) : Boxplots illustrant la distribution des temps des différents types d'arrêts sur le bord de l'obstacle de diamètre 6 cm. $\chi^2 = 5.9$, $dl = 2$, $p = 0.0533 > 0.05$ (test de Kruskal-Wallis) donc il n'y a pas de différence significative entre les types d'arrêt. (B) : Boxplots illustrant la distribution des temps de différents types d'arrêts sur le bord de l'obstacle de diamètre 2 cm. $\chi^2 = 3.8$, $dl = 1$, $p = 0.0514 > 0.05$. (C) : Boxplots illustrant la distribution des temps de différents types d'arrêts sur le bord de l'obstacle de diamètre 1 cm. $\chi^2 = 1.3$, $dl = 1$, $p = 0.255 > 0.05$. (D) : Boxplots illustrant la distribution des temps des différents types d'arrêts sur le bord de l'obstacle de diamètre 0.5 centimètre. $\chi^2 = 8.9$, $dl = 4$, $p = 0.0643 > 0.05$.

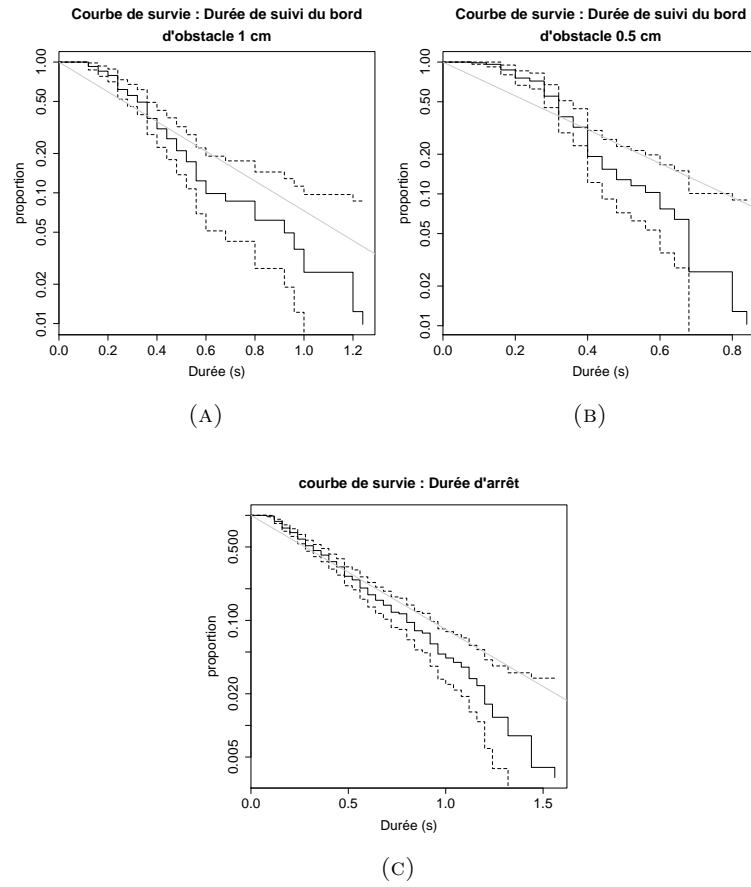


FIGURE 4.22. (A) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord d'obstacle de diamètre 1 cm : $\nu_{AS} = 2.619 \pm 0.307 \text{s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée de suivi du bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm : $\nu_{AS} = 2.950 \pm 0.352 \text{s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt : le taux de reprise du suivi est $\nu_{RS} = 2.500 \pm 0.162 \text{s}^{-1}$

Nom	Description	Valeur
V	vitesse de la fourmi	$V = 3.72 \pm 0.22 \text{ cm s}^{-1}$
R	rayon de l'arène	$R = 25 \text{ cm}$
r	rayon de l'obstacle	$r = 3 \text{ cm} ; r = 1 \text{ cm} ;$ $r = 0.5 \text{ cm} ; r = 0.25 \text{ cm}$
ν_{Ch}	taux de changement de direction au centre de l'arène	$\nu_{Ch} = 1.056 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASarène}$	taux d'arrêter le suivi du bord de l'arène	$\nu_{ASarène} = 0.724 \pm 0.050 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst6cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{ASobst6cm} = 1.246 \pm 0.163 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst2cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{ASobst2cm} = 2.048 \pm 0.245 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst1cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{ASobst1cm} = 2.619 \pm 0.307 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst0.5cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{ASobst0.5cm} = 2.950 \pm 0.352 \text{ s}^{-1}$
$P_{SAarène}$	probabilité d'arrêter sur le bord de l'arène après le suivi	$P_{SAarène} = 0.601$
$P_{SAobst6cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm après le suivi	$P_{SAobst6cm} = 0.333$
$P_{SAobst2cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm après le suivi	$P_{SAobst2cm} = 0.05$
$P_{SAobst1cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm après le suivi	$P_{SAobst1cm} = 0.074$
$P_{SAobst0.5cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm après le suivi	$P_{SAobst0.5cm} = 0.051$
$P_{SQarène}$	probabilité de quitter le bord de l'arène après le suivi	$P_{SQarène} = 0.399$
$P_{SQobst6cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 6 cm après le suivi	$P_{SQobst6cm} = 0.667$
$P_{SQobst2cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 2 cm après le suivi	$P_{SQobst2cm} = 0.95$
$P_{SQobst1cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 1 cm après le suivi	$P_{SQobst1cm} = 0.926$
$P_{SQobst0.5cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm après le suivi	$P_{SQobst0.5cm} = 0.949$
ν_{RS}	taux de reprise de suivi du bord après un arrêt	$\nu_{RS} = 2.5 \pm 0.162 \text{ s}^{-1}$

TABLE 3. Paramètres du modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel (moy \pm es).

4.2.3. Résultats numériques : Notre but est toujours que le modèle paramétré au niveau individuel prédit correctement la densité calculée expérimentalement à l'intérieur de l'arène et dans la zone du bord de l'arène et celle de l'obstacle (figure 4.6). Qualitativement le modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel valide les densités relatives dans les différentes zones (densité élevée sur le bord de l'arène, moins élevée sur le bord de l'obstacle et encore moins élevée à l'intérieur de l'arène) (figures 4.23, 4.24, 4.25, 4.26 et 4.27), mais qualitativement il y a une différence entre les densités expérimentales et celles calculées à partir de simulation.

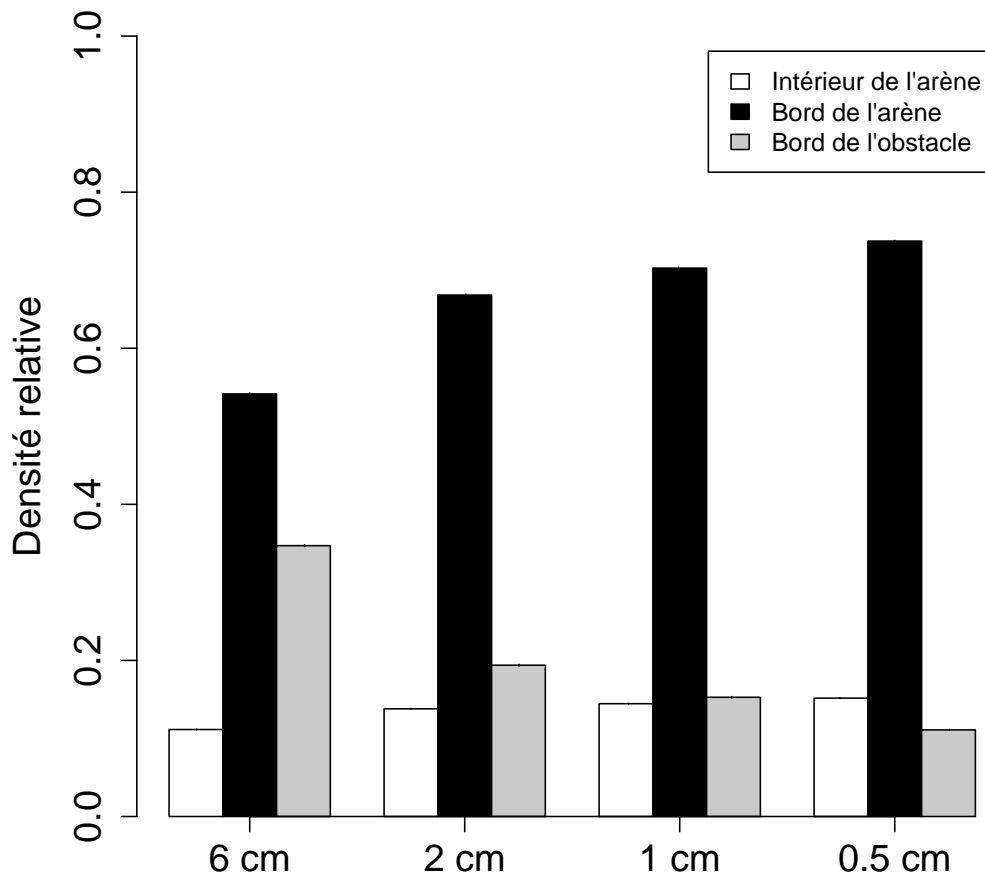


FIGURE 4.23. Densité relative prédite dans les différentes parties de l'arène (intérieur de l'arène (blanc) et zone du bord de l'arène (noir)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètres 6 cm, 2 cm, 1 cm et 0.5 cm (gris)(moyenne \pm erreur standard).

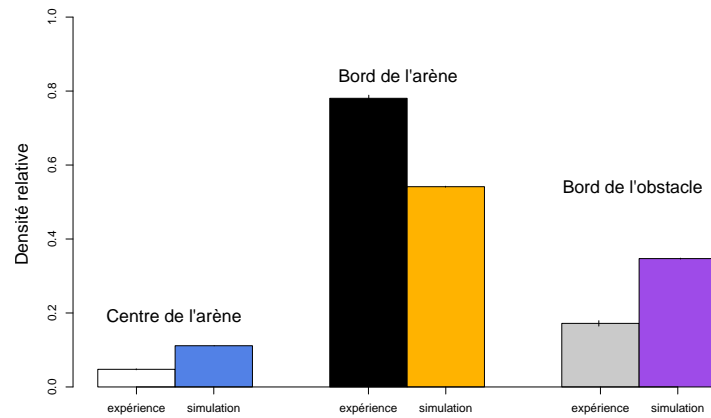


FIGURE 4.24. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 6 cm (gris (expérience) et violet (simulation))(moyenne+erreur standard).

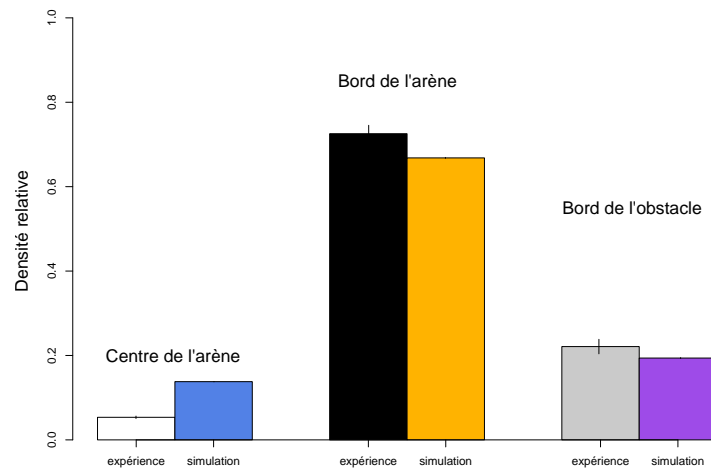


FIGURE 4.25. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 2 cm (gris (expérience) et violet (simulation))(moyenne+erreur standard).

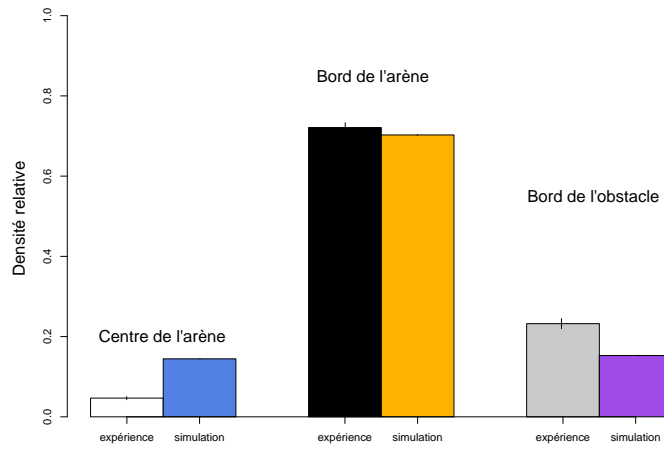


FIGURE 4.26. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 1 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

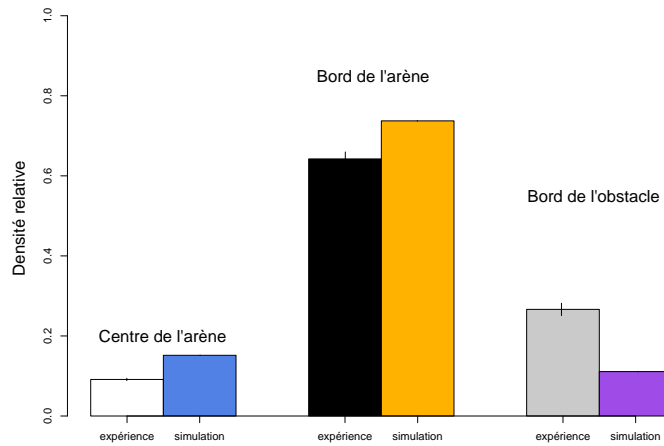


FIGURE 4.27. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 0.5 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

4.3. Modèle de déplacement avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et interactions sociales (agrégation) : Le modèle de déplacement avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et interactions sociales (agrégation) diffère du modèle précédent (modèle de déplacement avec comportement thigmotactique et arrêt individuel) en ajoutant des interactions sociales ; les fourmis peuvent s'agréger le long du bord de l'arène ou de l'obstacle, c'est-à-dire l'arrêt est stimulé par des fourmis déjà arrêtées.

Au centre de l'arène la fourmi est en mouvement diffusif avec un taux ν_{Ch} de changement de direction et sur le bord la fourmi suit le bord avec un taux d'arrêter spontanément le suivi ν_{AS} pour passer en état d'arrêt avec une probabilité P_{SA} ou pour quitter le bord avec une probabilité P_{SQ} . Quand la fourmi rencontre des congénères à l'arrêt elle s'arrête systématiquement.

La fourmi en état d'arrêt, mais seule, peut reprendre le suivi avec un taux ν_{RS} . En état d'agrégation, la fourmi peut quitter l'agrégat avec un taux d'arrêter l'agrégation ν_{AAg} pour continuer le suivi du bord avec une probabilité P_{SAg} ou pour quitter le bord avec une probabilité P_{QAg} .

Les fourmis se déplacent avec une vitesse de norme constante V .

4.3.1. Modélisation du mouvement au centre et au bord de l'arène et des obstacles : Ce modèle diffère du précédent par l'ajout de l'interaction sociale (agrégation). Pour chaque fourmi en état de suivi de bord on calcule le nombre de fourmis qui se trouvent dans le rayon de perception R_p ($R_p = 1$ cm). Soit X_i^n la position de la fourmi "i", en état de suivi, à l'instant t^n , une fourmi "j" se trouve dans le rayon de perception de la fourmi "i" si elle vérifie $|X_i^n - X_j^n| < R_p$.

Si la fourmi "i" rencontre des fourmis dans son rayon de perception elle s'arrête, si non la modélisation est détaillée dans (4.2.1).

Une fourmi arrêtée dans un agrégat peut quitter cette dernière avec un taux ν_{AAg} (ν_{AAg} dépend de la taille d'agrégat, on note ν_{AAg_2} , ν_{AAg_3} et ν_{AAg_4} les taux de quitter un agrégat de taille 2, 3 et 4).

Dans le cas où la fourmi est en état d'agrégation, on tire un nombre aléatoire qag_i uniforme sur $[0, 1]$ ($i \in \{1, 2, \dots, \text{nombre de fourmis en état d'agrégation}\}$)

$$\begin{cases} \text{si } qag_i < 1 - e^{-\nu_{AAg}\Delta t} \longrightarrow \text{quitter l'agrégation,} \\ \text{si } qag_i > 1 - e^{-\nu_{AAg}\Delta t} \longrightarrow \text{rester en agrégation.} \end{cases}$$

Si la fourmi quitte l'agrégation elle continue le suivi avec une probabilité P_{SAg} ou elle quitte le bord avec une probabilité P_{QAg} (la modélisation de reprise de suivi ou de quitter de bord est détaillé dans 4.2.1).

Si la fourmi continue l'agrégation on a : $X_i^{n+1} = X_i^n$.

4.3.2. Estimation des paramètres : On estime la vitesse et le taux de changement de direction à l'intérieure de l'arène ν_{Ch} de la même façon comme dans le modèle précédent (4.1.3.1 et 4.1.3.2).

Le taux d'arrêter spontanément et de reprise de suivi (ν_{AS} et ν_{RS}) ainsi que la probabilité d'arrêt et de quitter le bord après suivi (P_{SA} et P_{SQ}) sont estimés de la même façon comme dans le modèle précédent (4.2.2).

Les figures 4.28, 4.29 et 4.30 montrent que le temps d'arrêt dans un agrégat dépend de la taille de ce dernier et de la courbure.

Le taux de quitter un agrégat ν_{QAg} est calculé à partir des courbes de survies du temps d'arrêt dans un agrégat de taille donnée (figure 4.31, 4.32, 4.33, 4.34 et 4.35).

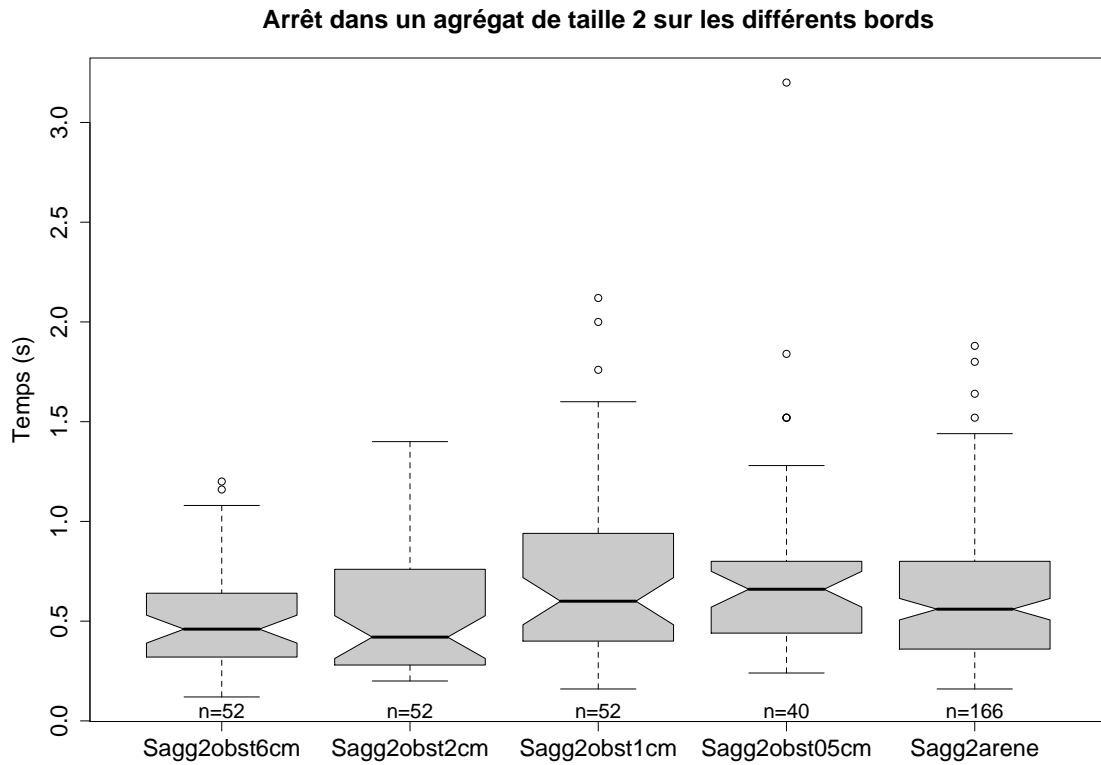


FIGURE 4.28. Boxplots illustrant la distribution des temps d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm, 2 cm, 1 cm, 0.5 cm et sur le bord de l'arène (Sagg2obst6cm=arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 centimètres). La comparaison des courbes de survie montre ($\chi^2 = 17.7$, $dl = 4$, $p = 0.00142 < 0.05$, Kruskal-Wallis) que le temps d'arrêt dans un agrégat de taille 2 dépend de la courbure.

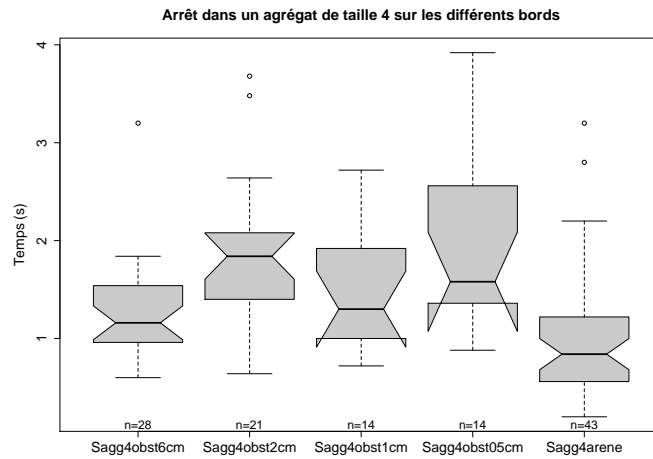
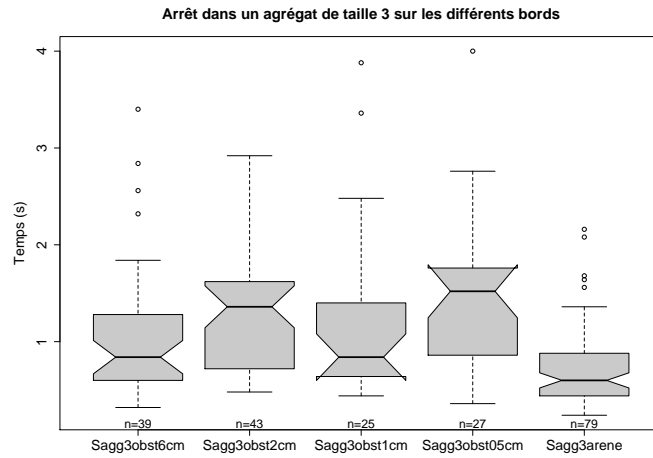


FIGURE 4.29. (A) : Boxplots illustrant la distribution des temps d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm, 2 cm, 1 cm, 0.5 cm et sur le bord de l'arène. La comparaison des courbes de survie montre ($\chi^2 = 45.8$, $dl = 4$, $p = 2.67 \cdot 10^{-09} < 0.05$, Kruskal-Wallis) que le temps d'arrêt dans un agrégat de taille 3 dépend de la courbure. (B) : Boxplots illustrant la distribution des temps d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm, 2 cm, 1 cm, 0.5 cm et sur le bord de l'arène. La comparaison des courbes de survie montre ($\chi^2 = 24.3$, $dl = 4$, $p = 7.1 \cdot 10^{-05} < 0.05$, Kruskal-Wallis) que le temps d'arrêt dans un agrégat de taille 4 dépend de la courbure.

Taux de quitter un agrégat en fonction du nombre de fourmis et de la courbure

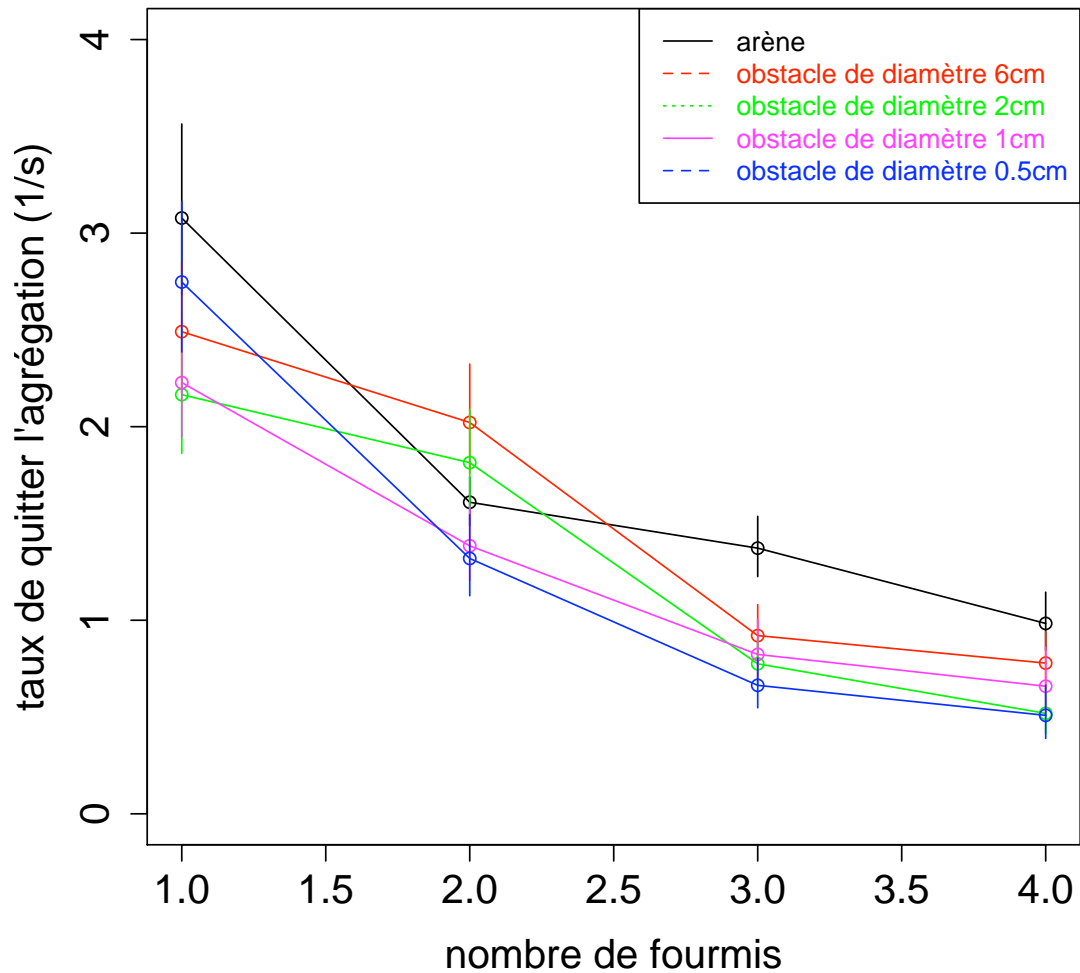


FIGURE 4.30. taux de quitter un agrégat en fonction du nombre de fourmis et de la courbure : le temps d'arrêt dans un agrégat est proportionnel à la taille de l'agrégation. Le temps d'arrêt spontané ne dépend pas de la courbure alors que le temps d'arrêt dans un agrégat de taille 2, 3 ou 4 dépend de la courbure.

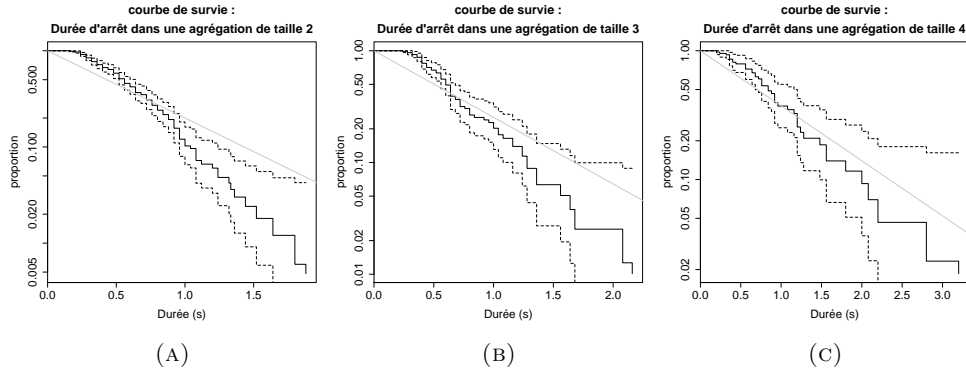


FIGURE 4.31. (A) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord de l'arène : le taux de quitter un agrégat de taille 2 est $\nu_{AAgg2arène} = 1.609 \pm 0.129 \text{ s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord de l'arène : le taux de quitter un agrégat de taille 3 est $\nu_{AAgg3arène} = 1.372 \pm 0.164 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord de l'arène : le taux de quitter un agrégat de taille 4 est $\nu_{AAgg4arène} = 0.983 \pm 0.161 \text{ s}^{-1}$.

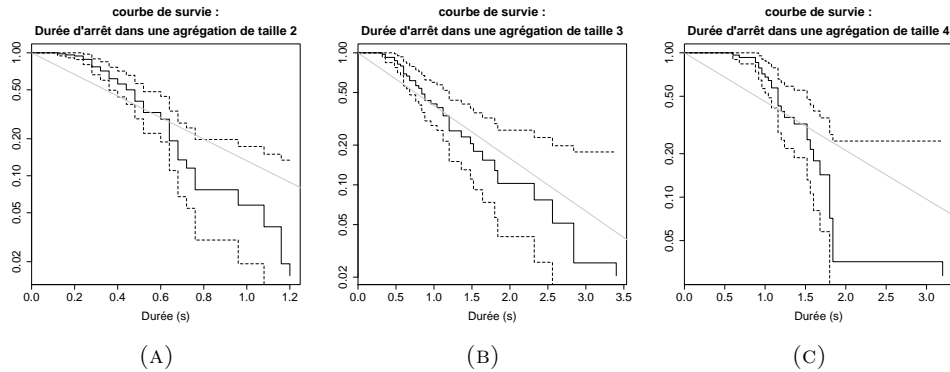


FIGURE 4.32. (A) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 2 est $\nu_{AAgg2obst6cm} = 2.021 \pm 0.301 \text{ s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 3 est $\nu_{AAgg3obst6cm} = 0.920 \pm 0.159 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 4 est $\nu_{AAgg4obst6cm} = 0.778 \pm 0.161 \text{ s}^{-1}$.

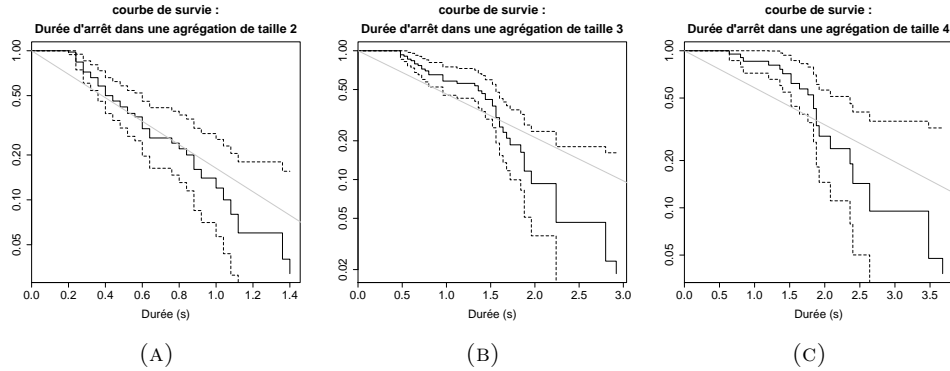


FIGURE 4.33. (A) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 2 est $\nu_{AAgg2obst2cm} = 1.814 \pm 0.274 \text{ s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 3 est $\nu_{AAgg3obst2cm} = 0.775 \pm 0.127 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 4 est $\nu_{AAgg4obst2cm} = 0.518 \pm 0.132 \text{ s}^{-1}$.

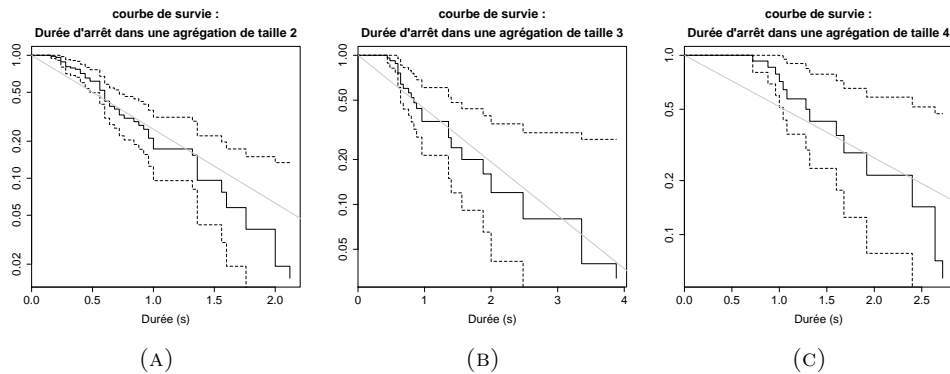


FIGURE 4.34. (A) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 2 est $\nu_{AAgg2obst1cm} = 1.384 \pm 0.206 \text{ s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 3 est $\nu_{AAgg3obst1cm} = 0.823 \pm 0.182 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 4 est $\nu_{AAgg4obst1cm} = 0.659 \pm 0.201 \text{ s}^{-1}$.

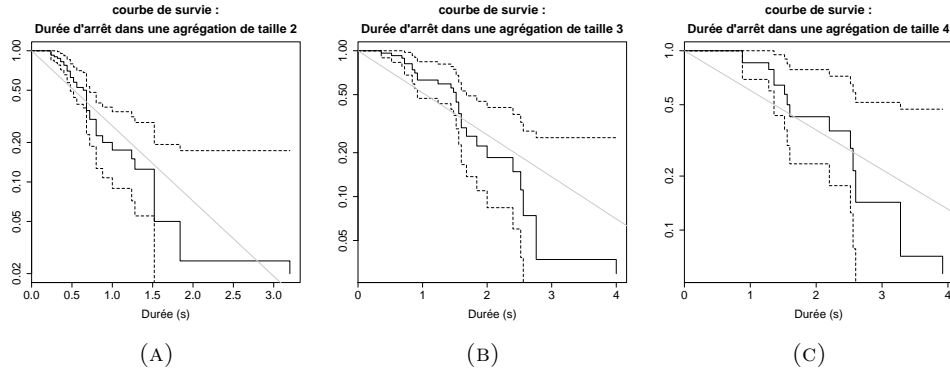


FIGURE 4.35. (A) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 2 est $\nu_{AAgg2obst05cm} = 1.319 \pm 0.225 \text{ s}^{-1}$. (B) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 3 est $\nu_{AAgg3obst05cm} = 0.663 \pm 0.140 \text{ s}^{-1}$. (C) : Courbe de survie de la durée d'arrêt dans un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm : le taux de quitter un agrégat de taille 4 est $\nu_{AAgg4obst05cm} = 0.508 \pm 0.155 \text{ s}^{-1}$.

Les variables du modèle sont résumées dans le tableau ci dessous.

Nom	Description	Valeur
V	vitesse de la fourmi	$V = 3.72 \pm 0.22 \text{ cm s}^{-1}$
R	rayon de l'arène	$R = 25 \text{ cm}$
r	rayon de l'obstacle	$r = 3 \text{ cm} ; r = 1 \text{ cm} ;$ $r = 0.5 \text{ cm} ; r = 0.25 \text{ cm}$
ν_{Ch}	taux de changement de direction au centre de l'arène	$\nu_{Ch} = 1.056 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASarène}$	taux d'arrêter le suivi du bord de l'arène	$\nu_{ASarène} = 0.724 \pm 0.050 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst6cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{ASobst6cm} = 1.246 \pm 0.163 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst2cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{ASobst2cm} = 2.048 \pm 0.245 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst1cm}$	taux de d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{ASobst1cm} = 2.619 \pm 0.307 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{ASobst0.5cm}$	taux d'arrêter le suivi du bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{ASobst0.5cm} = 2.950 \pm 0.352 \text{ s}^{-1}$
$P_{SAarène}$	probabilité d'arrêter sur le bord de l'arène après le suivi	$P_{SAarène} = 0.601$

$P_{SAobst6cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm après le suivi	$P_{SAobst6cm} = 0.333$
$P_{SAobst2cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm après le suivi	$P_{SAobst2cm} = 0.05$
$P_{SAobst1cm}$ $P_{SAobst0.5cm}$	probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm après le suivi probabilité d'arrêter sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm après le suivi	$P_{SAobst1cm} = 0.074$ $P_{SAobst0.5cm} = 0.051$
$P_{SQarène}$	probabilité de quitter le bord de l'arène après le suivi	$P_{SQarène} = 0.399$
$P_{SQobst6cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 6 cm après le suivi	$P_{SQobst6cm} = 0.667$
$P_{SQobst2cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 2 cm après le suivi	$P_{SQobst2cm} = 0.95$
$P_{SQobst1cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 1 cm après le suivi	$P_{SQobst1cm} = 0.926$
$P_{SQobst0.5cm}$	probabilité de quitter le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm après le suivi	$P_{SQobst0.5cm} = 0.949$
ν_{RS}	taux de reprise de suivi du bord après un arrêt	$\nu_{RS} = 2.500 \pm 0.162 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg2arène}$	taux de quitter un agrégat de taille 2 sur le bord de l'arène	$\nu_{QAgg2arène} = 1.609 \pm 0.129 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg3arène}$	taux de quitter un agrégat de taille 3 sur le bord de l'arène	$\nu_{QAgg3arène} = 1.372 \pm 0.164 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg4arène}$	taux de quitter un agrégat de taille 4 sur le bord de l'arène	$\nu_{QAgg4arène} = 0.983 \pm 0.161 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg2obst6cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{QAgg2obst6cm} = 2.021 \pm 0.301 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg3obst6cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{QAgg3obst6cm} = 0.920 \pm 0.159 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg4obst6cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 6 cm	$\nu_{QAgg4obst6cm} = 0.778 \pm 0.161 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg2obst2cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{QAgg2obst2cm} = 1.814 \pm 0.274 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg3obst2cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{QAgg3obst2cm} = 0.775 \pm 0.127 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg4obst2cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 2 cm	$\nu_{QAgg4obst2cm} = 0.518 \pm 0.132 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg2obst1cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{QAgg2obst1cm} = 1.384 \pm 0.206 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg3obst1cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{QAgg3obst1cm} = 0.823 \pm 0.182 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg4obst1cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 1 cm	$\nu_{QAgg4obst1cm} = 0.659 \pm 0.201 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg2obst05cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 2 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{QAgg2obst05cm} = 1.319 \pm 0.225 \text{ s}^{-1}$

$\nu_{QAgg3obst05cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 3 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{QAgg3obst05cm} = 0.663 \pm 0.140 \text{ s}^{-1}$
$\nu_{QAgg4obst05cm}$	taux de quitter un agrégat de taille 4 sur le bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm	$\nu_{QAgg4obst05cm} = 0.508 \pm 0.155 \text{ s}^{-1}$
P_{RSAgg}	probabilité de reprise de suivi après une agrégation	$P_{RSAgg} = 0.65$
P_{QAagg}	probabilité de quitter le bord après une agrégation	$P_{QAagg} = 0.35$

TABLE 4. Paramètres du modèle de déplacement avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et interactions sociales (moy \pm es).

4.3.3. Résultats numériques : Notre but est toujours que le modèle paramétré au niveau individuel prédit correctement la densité calculée expérimentalement à l'intérieur de l'arène et dans la zone du bord de l'arène et celle de l'obstacle (figure 4.6). Qualitativement le modèle de déplacement avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et interactions sociales valide les densités relatives dans les différentes zones (densité élevée sur le bord de l'arène, moins élevée sur le bord de l'obstacle et encore moins élevée à l'intérieur de l'arène) (figures 4.36, 4.37, 4.38, 4.39 et 4.40), mais qualitativement il y a une différence entre les densités expérimentales et celles calculées à partir de simulation.

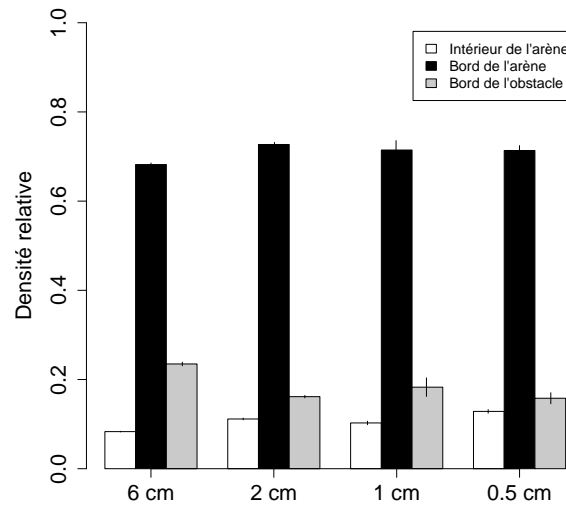


FIGURE 4.36. Densité relative prédite dans les différentes parties de l'arène (intérieur de l'arène (blanc) et zone du bord de l'arène (noir)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètres 6 cm, 2 cm, 1 cm et 0.5 cm (gris)(moyenne \pm erreur standard).

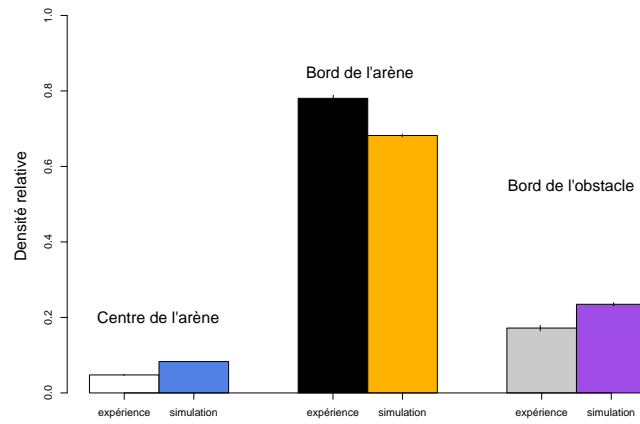


FIGURE 4.37. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 6 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

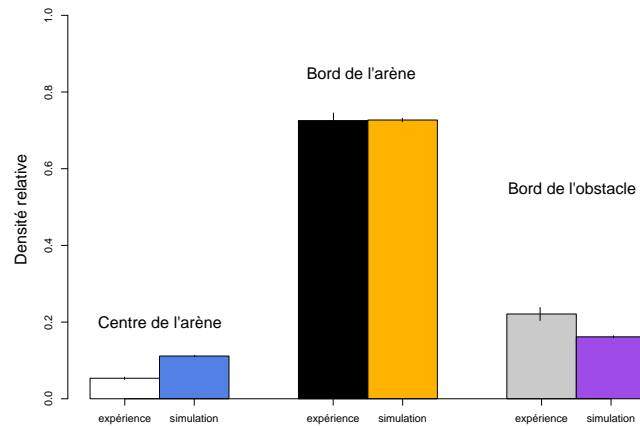


FIGURE 4.38. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 2 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard).

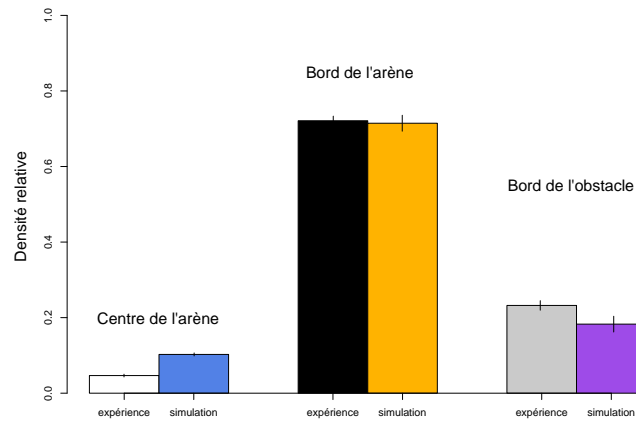


FIGURE 4.39. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 1 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard)).

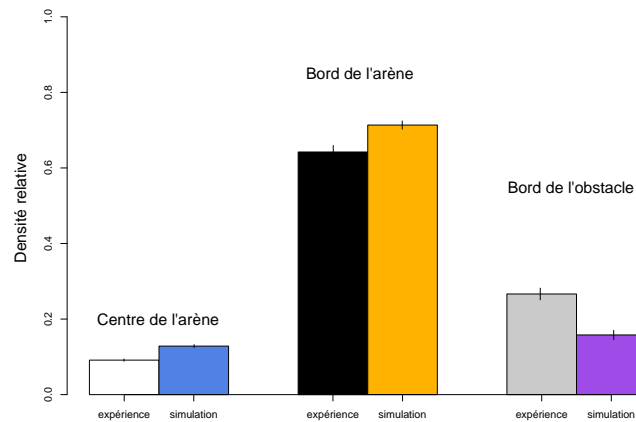


FIGURE 4.40. Densité relative dans les différentes parties de l'arène (centre de l'arène (blanc (expérience) et bleu (simulation)) et zone du bord de l'arène (noir (expérience) et orange (simulation)) et dans la zone du bord des obstacles de diamètre 0.5 cm (gris (expérience) et violet (simulation)) (moyenne \pm erreur standard)).

Qualitativement les trois modèles valident les densités relatives dans les différentes zones (densité élevée sur le bord de l'arène, moins élevée sur le bord de l'obstacle et encore moins élevée à l'intérieur de l'arène), avec une légère priorité pour le troisième modèle. Maintenant essayant de comparer les trois modèles entre eux en utilisant une approche par vraisemblance globale.

4.4. Critère d'information d'Akaike :

4.4.1. **Introduction :** La compréhension comment les comportements au niveau collectif apparaissent des comportements et des interactions au niveau individuel appelle fréquemment à l'utilisation de modélisation à établir le lien de causalité entre les deux niveaux de description.

Une approche commune est de quantifier le phénomène au niveau collectif, construire alors un modèle potentiel (inspiré qualitativement du comportement individuel) pour expliquer ce phénomène et ensuite trouver les paramètres aux niveaux individuels.

Ces approches prouvent que le modèle proposé suffit pour expliquer le phénomène observé. Cependant, de tels modèles contiennent toujours quelques interactions non-linéaires et aussi le travail théorique, aussi bien appliqué, a montré que les modèles complexes peuvent expliquer le phénomène observé même si le modèle comportemental sous-jacent d'une perspective individuelle est complètement faux (Rubel, 1981), on pourrait expliquer le phénomène observé pour des fausses raisons.

Si le but est d'identifier le mécanisme sous-jacent nous avons cependant besoin d'une méthode plus puissante qui permet de rejeter les modèles qui sont basés sur des faux comportements ou des comportements individuels incomplets. Une telle méthode (voir par exemple Casellas et coll., 2008) est d'abord faite pour établir le lien formel entre les paramètres du modèle et le comportement individuel sous-jacent, puis pour estimer ces paramètres directement au niveau individuel sans aucune référence au phénomène au niveau collectif et enfin de comparer les prédictions du modèle au niveau collectif avec ce phénomène.

Plusieurs modèles peuvent être suggérés pour cette méthodologie et celui qui prédit le mieux le phénomène observé peut sélectionner comme l'explication la plus probable. Nous sommes maintenant dans le contexte de sélection des modèles, un champ de défi dans la littérature statistique (Linhart et Zucchini, 1986 ; Burnham et Anderson, 2002). La question est quels critères peuvent être choisis pour décider qu'un modèle est meilleur qu'un autre ou non. La méthodologie consiste à utiliser une comparaison statistique simple telle que les différences carrées entre les valeurs observées et prédites. Cependant, les modèles liant le comportement individuel au collectif sont tous de type non-linéaire. Les prédictions de modèles non-linéaires peuvent être très sensibles aux changements minimes en valeurs de paramètres ou des petits changements dans les descriptions fonctionnelles utilisées (Wood et Thomas, 1999).

Dans la littérature, on trouve deux méthodes principales pour la sélection de modèle quand plusieurs modèles alternatifs interviennent au même ensemble de données. La première est le test ratio de vraisemblance et la deuxième est l'approche du critère d'information promue par Burnham et Anderson (2002). Les deux méthodes sont basées sur la formulation d'une fonction de vraisemblance qui quantifie la "probabilité" du modèle M en ayant les données D , $L(M; D)$. Un modèle M est ajusté aux données D en maximisant cette vraisemblance $L(M; D)$. S'il y a deux modèles M_1 et M_2 avec K_1 et K_2

leurs nombres de paramètres respectifs, nous pouvons modéliser les fonctions de vraisemblance maximiser des deux modèles, $L(M_1; D)$ et $L(M_2; D)$.

Si M_1 peut être obtenu de M_2 en fixant quelques paramètres de M_2 on peut calculer

$$\mathfrak{S} = -2 \log\left(\frac{L(M_1; D)}{L(M_2; D)}\right) = -2(\log L(M_1; D) - \log L(M_2; D)),$$

(on remarque que les deux fonction de probabilité sont strictement inférieures à 1, leurs logarithmes sont donc strictement inférieures à 0 et comme M_1 peut être obtenu de M_2 alors on obtient $\log L(M_1; D) < \log L(M_2; D)$ et $\mathfrak{S} > 0$). Selon le théorème de Wilks, \mathfrak{S} sera asymptotiquement distribué selon une loi de χ^2 avec $(K_2 - K_1)$ degrés de liberté. On peut donc tester si le modèle M_2 est significativement meilleur que le modèle M_1 .

Au niveau du critère d'information la sélection du modèle n'est pas basé sur un test statistique mais par comparaison des vraisemblances après les avoir pénalisé en quelque sorte par le nombre de paramètres du modèle. Le plus connu des critères d'informations est le critère d'information d'Akaike *AIC* (Akaike, 1973) définie par

$$AIC = -2 \log L(M; D) + 2K.$$

On sélectionne le modèle avec le plus petit *AIC*.

Ce schéma de sélection de modèle peut-il aussi être utilisé quand on essaie d'identifier les comportements sous-jacents de phénomène collectif? On rappelle que la question clé résumée plus haut était d'estimer les paramètres avec des données au niveau individuel, mais pour valider le modèle au niveau collectif. Cependant, la fonction de vraisemblance modélisée à partir des données au niveau collectif ne sera pas à son maximum avec les valeurs des paramètres correspondant au niveau individuel, d'autre part, toute la théorie statistique derrière la probabilité et l'approche du critère d'information suppose d'être à ce maximum.

Néanmoins, nous pensons que dans certains cas cette approche peut-être appliquée pour trouver le modèle qui explique les données observées avec la relation fonctionnelle la moins complexe. La question clé est de développer une fonction de vraisemblance qui combine correctement l'ajustement du modèle au niveau individuel et collectif. Puisque les fonctions de vraisemblances sont basées sur des probabilités, nous suggérons que l'on puisse simplement développer une fonction de vraisemblance à chacun de ces niveaux et nous maximisons la fonction de vraisemblance globale qui est le produit de ces deux fonctions de probabilités.

On note D_I et D_C les données, respectivement, au niveau individuel et au niveau collectif et P_I et P_C leurs ensembles de paramètres associés. On note $L_I(P_I; D_I) := L(M_I; D_I)$ être la fonction de vraisemblance au niveau individuel et $L_C(P_C; D_C)$ celle au niveau collectif. Si le comportement collectif émerge des comportement individuels alors quelques paramètres dans P_C seront prédit par les paramètres individuels P_I , mais pas nécessairement tous. Nous pouvons donc écrire $P_C = (P_{Cp}(P_I), P_{Co})$, avec $P_{Cp}(P_I)$ étant les paramètres prédit et P_{Co} les autres. La fonction de vraisemblance combiné devient donc

$$L_T(P_I, P_{Cp}(P_I), P_{Co}; D_I, D_C) = L_I(P_I; D_I) * L_C(P_{Cp}(P_I), P_{Co}; D_C).$$

Si au contraire le comportement collectif n'émerge pas des comportements individuels alors le modèle complet sans le lien établie entre P_I et P_C irait mieux,

$$L_{Tt}(P_I, P_C; D_I, D_C) = L_I(P_I; P_C) * L_C(P_C; D_C).$$

L_T et L_{Tt} sont basés sur le même ensemble de données (D_I, D_C) on peut donc utiliser les schémas de sélection de modèle expliqués plus haut.

Dans cette partie nous développerons cette idée avec un exemple de donnée réelle : la distribution des fourmis dans une arène où les insectes bougent dans un espace de dimension 2D et le long des bords de dimension 1D.

4.4.2. Critère d'information d'Akaike : Le critère d'information d'Akaike (AIC) est utilisé assez fréquemment pour évaluer la bonne adéquation d'un modèle et surtout pour comparer plusieurs modèles entre eux.

L' AIC utilise le maximum de vraisemblance, mais en pénalisant les modèles comportant trop de variables, qui sur-ajustent les données et généralisent mal. C'est pourquoi nous parlons de vraisemblance pénalisée. Pour les spécialistes, précisons que c'est une technique de minimisation de la divergence (ou dissemblance) de Kullback.

Sa formulation est la suivante :

$$AIC = -2 * \log(\text{likelihood}) + 2K,$$

où likelihood est la vraisemblance maximisée pour le modèle et K est le nombre de paramètres ajustés du modèle.

L' AIC peut généralement être utilisée pour l'identification d'un modèle optimum dans une classe de modèles concurrents tant qu'ils s'ajustent au même jeu de données. Il a été utilisé dans divers domaines de statistiques, l'ingénierie, l'hydrologie et analyses numériques (Akaike, 1970 ; Akaike, 1976 ; Otomo et coll., 1972 ; Otsu et coll., 1976 ; Sakamoto Akaike, Akaike, 1977 ; Tanabe, 1974 ; Salas et coll., 1980).

L' AIC a une interprétation claire d'ajustement de modèle. Le premier terme du côté droit de la formule de l' AIC est une mesure de l'absence d'ajustement du modèle choisi, tandis que le second terme mesure le manque de fiabilité accrue du modèle choisi en raison de l'augmentation du nombre de paramètres du modèle. Le meilleur modèle de rapprochement est celui qui réalise le AIC minimum dans la classe des modèles concurrents.

Souvent, un vœux est de choisir parmi des modèles où les fonctions de vraisemblances supposent que les erreurs sous-jacentes sont normalement distribuées et indépendantes. Cette supposition mène à un ajustement appelé χ^2 du modèle. Dans ce cas la fonction "likelihood" est donnée par la formule suivante :

$$\begin{aligned} \text{likelihood} &= \prod_{i=1}^n \left(\frac{1}{2\pi\sigma_i^2} \right)^{\frac{1}{2}} \exp\left(-\frac{(y_i - f(x))^2}{2\sigma_i^2}\right), \\ \Rightarrow \log(\text{likelihood}) &= \log\left(\prod_{i=1}^n \left(\frac{1}{2\pi\sigma_i^2} \right)^{\frac{1}{2}}\right) - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \frac{(y_i - f(x))^2}{\sigma_i^2}, \\ &= C - \chi^2/2, \end{aligned}$$

où C est une constante indépendante du modèle utilisé.

Ainsi AIC est donnée par la formule suivante :

$$AIC = 2K - 2 \log(L) = 2K - 2(C - \chi^2/2) = 2K - 2C + \chi^2.$$

Comme C est une constante indépendante du modèle alors elle peut être ignoré durant la maximisation, on se permet de prendre $AIC = 2k + \chi^2$ pour la comparaison des modèles.

La somme du carrée des résidus est une autre forme commandé si σ_i est assumé pour être identique.

$$AIC = n \log(RSS/n) + 2K,$$

où RSS est la somme du carrée des résidus et n est le nombre d'observations.

Le modèle à retenir est celui qui possède le plus faible AIC .

Précisons enfin qu'il existe plusieurs versions du critère AIC « corrigé », notamment pour l'adaptation à de petits échantillons (règle : $n/k < 40$).

L'une d'elles est la suivante :

$$AIC_c = n \log(RSS/n) + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}.$$

4.4.3. Développement de la fonction de vraisemblance (likelihood) pour le premier modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique) : Au niveau individuel nous avons vu que les temps de quitter le bord (de l'arène ou de l'obstacle) sont exponentiellement distribués. On donne la fonction de vraisemblance pour telles variables aléatoires exponentielles par :

$$L_{I,B} = L_I(\nu_{QB}, x_{B,1}, x_{B,2}, \dots, x_{B,nB}) = \prod_{i=1}^{nB} \nu_{QB} \exp(-\nu_{QB} x_{B,i}),$$

avec ν_{QB} le taux de quitter le bord B , $B \in \{\text{bord de l'arène, bord d'obstacle de diamètre 6 cm, bord d'obstacle de diamètre 2 cm, bord d'obstacle de diamètre 1 cm, bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm}\}$, $(x_{B,1}, x_{B,2}, \dots, x_{B,nB})$ l'échantillon du temps passé dans la zone du bord et nB la taille de cet échantillon.

On a :

$$\log(L_{I,B}) = nB \log(\nu_{QB}) - \nu_{QB} \sum_{i=1}^{nB} x_{B,i},$$

le maximum estimé ν de la fonction de vraisemblance L_{IB} est simplement une solution de l'équation :

$$\frac{\partial \log(L_{IB})}{\partial \nu} = \frac{nB}{\nu} - \sum_{i=1}^{nB} x_{B,i} = 0.$$

Au niveau collectif nous proposons la variable X_i définie par :

$$X_i = \frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}} - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}}\right)_i; 1 \leq i \leq n_{CB},$$

avec d_{Bsim} la densité au bord B calculée à partir de la simulation, d_{Csim} la densité au centre de l'arène calculée à partir de la simulation, d_{Bexp} la densité au bord B calculée à partir des données expérimentales, d_{Cexp} la densité au centre de l'arène calculée à partir des données expérimentales et n_{CB} le nombre de réplifications. On suppose que X_i suit

une loi normale $N(0, \sigma_C)$. La variance de X_i , σ_C^2 , est une des variables à estimer. La fonction de vraisemblance au niveau collectif est donnée par la formule suivante :

$$L_{C,B} = L_C(\nu_{QB}, \sigma_C; \frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}}) = \prod_{i=1}^{n_{CB}} \left(\left(\frac{1}{2\pi\sigma_C^2} \right)^{\frac{1}{2}} \exp\left(-\frac{\left(\frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}}(\nu_{QB}) - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}} \right)_i \right)^2}{2\sigma_C^2} \right) \right).$$

On a :

$$\log(L_{C,B}) = \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(-\frac{1}{2} \log(2\pi\sigma_C^2) - \frac{1}{2} \frac{\left(\frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}}(\nu_{QB}) - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}} \right)_i \right)^2}{\sigma_C^2} \right).$$

La vraisemblance totale L_T est maintenant simplement le produit de la vraisemblance au niveau individuel et collectif, ainsi on a :

$$\log L_T(\nu_{QBarène}, \nu_{Qobst6cm}, \nu_{Qobst2cm}, \nu_{Qobst1cm}, \nu_{Qobst0.5cm}, \sigma_C; x_{B,j}, X_i) = \sum_B \log(L_{I,B}) + \sum_B \log(L_{C,B}),$$

les six paramètres ($\nu_{Qarène}, \nu_{Qobst6cm}, \nu_{Qobst2cm}, \nu_{Qobst1cm}, \nu_{Qobst0.5cm}, \sigma_C$) (détaillé dans le tableau 2) sont maintenant évalués en maximisant $\log(L_T)$ (j'ai utilisé la fonction optim dans le logiciel statistique R, avec des conditions initiales étant les estimations au niveau individuel seul). On obtient $\log(L_T) = -662.5$.

Les résultats sont récapitulés dans les figures 4.41 et 4.42.

La figure 4.41 représente les points P=(ν_{QB} calculé à partir des données initiales, ν_{QB} calculé en maximisant la fonction de vraisemblance L_T), la figure 4.42 (A) représente les points D=(rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation) et la figure 4.42 (B) représente les points DL=(rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance L_T).

Le premier modèle ne prédit pas correctement les données expérimentale car les points P, D et DL ne sont pas rapprochés de l'axe d'équation $y = x$ (en rouge).

En comparaison, si on ne suppose pas de lien entre les densités au bord (collectif) et le taux de quitter le bord (individuel), Le calcul de $\log(L_{Tt})$ peut être fait analytiquement depuis L_I et L_C puisqu'il sont maintenant indépendant l'une de l'autre et les évaluations des fonctions de vraisemblances dans les deux cas sont disponibles. Au niveau individuel le maximum de L_I est atteint pour $\hat{\nu}_{QB} = \frac{n}{\sum_{i=1}^{n_B} x_{B,i}}$ et au niveau collectif le maximum de L_C est atteint pour :

$$\left(\frac{\hat{d}_{Bsim}}{\hat{d}_{Csim}} \right)_{BC} = \frac{1}{n_{CB}} \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}} \right)_i \text{ et } \hat{\sigma}_C^2 = \frac{1}{n_T} \sum_B \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(\left(\frac{\hat{d}_{Bsim}}{\hat{d}_{Csim}} \right)_{BC} - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}} \right)_i \right)^2,$$

avec $n_T = \sum_B n_{CB}$. On obtient $\log(L_{Tt}) = -554.6$. On applique le test de ratio de vraisemblance et on obtient :

$$\mathfrak{S} = -2 * (-662.5 + 554.6) = 494.469.$$

Cette différence est significative ($\chi^2 = 219.32$, $df = 5$, $p = 0 < 0.05$). Test significatif, le modèle n'est pas bon pour expliquer les données collectifs.

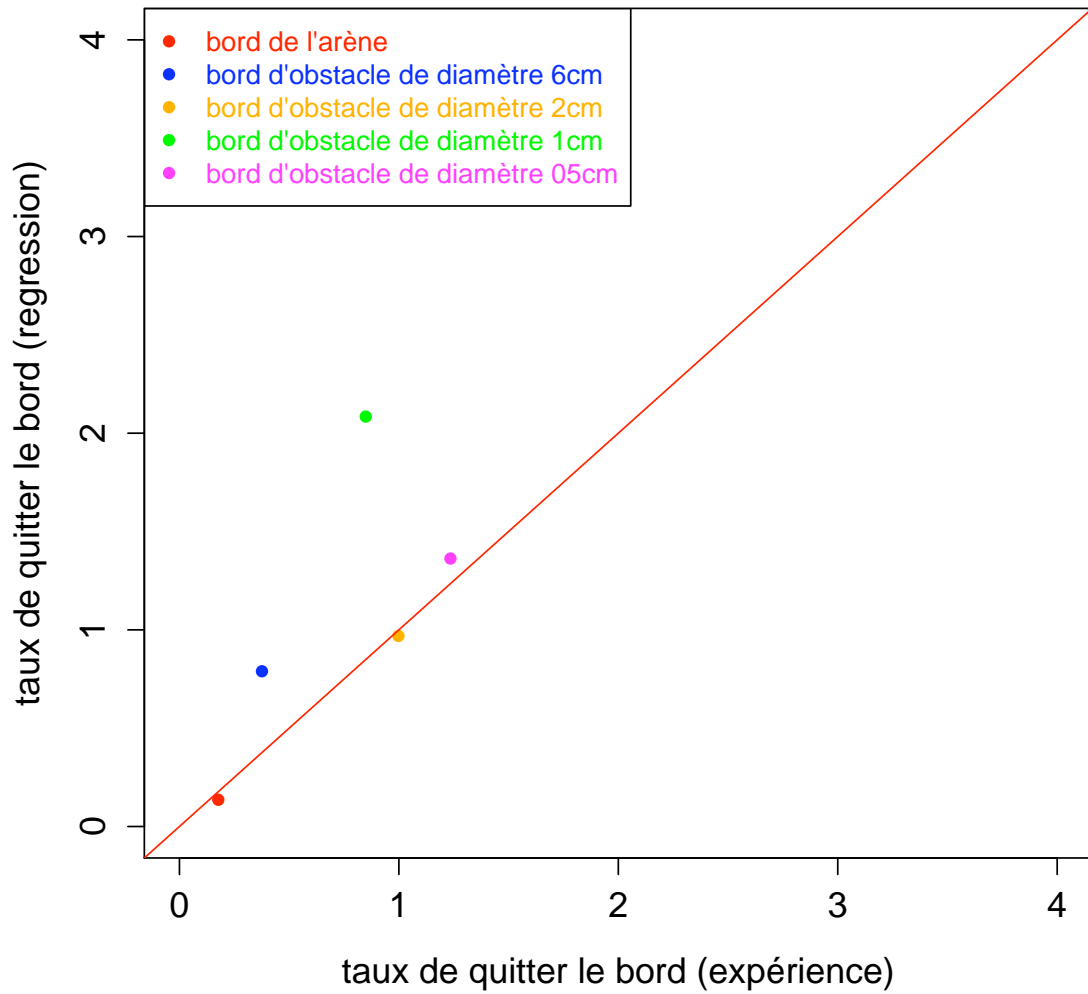


FIGURE 4.41. Modèle 1 : Les valeurs sont évaluées seulement au niveau individuel (axe des abscisses) et après la maximisation de la fonction de vraisemblance L_T (axe des ordonnées).

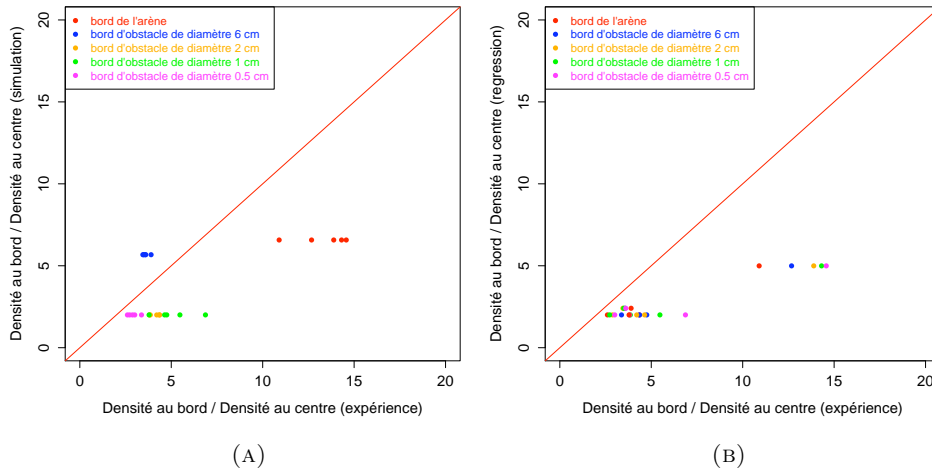


FIGURE 4.42. (A) : Modèle 1 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation. (B) : Modèle 1 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance L_T

4.4.4. Développement de la fonction de vraisemblance (likelihood) pour le deuxième modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique et arrêt individuel) : Au niveau individuel nous avons vu que les taux d'arrêter le suivi du bord (de l'arène ou d'obstacle) et le taux de reprise de suivi du bord après un arrêt sont exponentiellement distribués. On donne la fonction de vraisemblance pour telles variables aléatoires exponentielles par :

$$L_{I,\nu_B,B} = L_I(\nu_B, x_{B,1}, x_{B,2}, \dots, x_{B,nB}) = \prod_{i=1}^{nB} \nu_B \exp(-\nu_B x_{B,i}),$$

avec ν_B le taux d'arrêter le suivi du bord B ou le taux de reprise de suivi du bord B après un arrêt, $B \in \{\text{bord de l'arène, bord d'obstacle de diamètre 6 cm, bord d'obstacle de diamètre 2 cm, bord d'obstacle de diamètre 1 cm, bord d'obstacle de diamètre 0.5 cm}\}$, $(x_{B,1}, x_{B,2}, \dots, x_{B,nB})$ un échantillon du temps passé dans la zone du bord et nB la taille de cet échantillon. Rappelons qu'il ne s'agit pas des mêmes chiffres que dans le modèle 1 (figure 4.11).

Nous avons vu aussi que les probabilités d'arrêt ou de quitter le bord après un suivi du bord sont calculées à partir d'une binomiale. On donne la fonction de vraisemblance

pour telles variables aléatoires binomiales par :

$$L_{I,P_B,B} = L_I(P_B) = C_{k_B}^{n_B} (P_B)^{k_B} (1 - P_B)^{n_B - k_B},$$

avec $P_B = \frac{k_B}{n_B}$ la probabilité d'arrêt ou de quitter après un suivi du bord B , n_B la taille d'échantillon observé et k_B le nombre de fois où l'événement arrêt est réalisé. Ainsi au niveau individuel on considère $L_{I,B} = L_{I,\nu_B,B} * L_{I,P_B,B}, \forall B$ et

$$\log(L_{I,B}) = n_B \log(\nu_B) - \nu_B \sum_{i=1}^{n_B} x_{B,i} + \log(C_{k_B}^{n_B}) + k_B \log(P_B) + (n_B - k_B) \log(1 - P_B).$$

Au niveau collectif la fonction de vraisemblance $L_{C,B}$ est calculée de la même manière que dans 4.4.3.

$$\log(L_{C,B}) = \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(-\frac{1}{2} \log(2\pi\sigma_C^2) - \frac{1}{2} \frac{\left(\frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}}(\delta_B) - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}}\right)_i\right)^2}{\sigma_C^2} \right),$$

avec $\delta_B = (\nu_B, P_B)$. La vraisemblance totale L_T est maintenant simplement le produit de la vraisemblance au niveau individuel et collectif, ainsi on a

$$\begin{aligned} \log L_T(\nu_{ASarène}, \nu_{ASobst6cm}, \nu_{ASobst2cm}, \nu_{ASobst1cm}, \nu_{ASobst0.5cm}, P_{SAarène}, P_{SAobst6cm}, \\ P_{SAobst2cm}, P_{SAobst1cm}, P_{SAobst0.5cm}, P_{SQarène}, P_{SQobst6cm}, P_{SQobst2cm}, \\ P_{SQobst1cm}, P_{SQobst0.5cm}, \sigma_C; x_{B,j}, X_i) = \sum_B \log(L_{I,B}) + \sum_B \log(L_{C,B}), \end{aligned}$$

les 16 paramètres ($\nu_{ASarène}, \nu_{ASobst6cm}, \nu_{ASobst2cm}, \nu_{ASobst1cm}, \nu_{ASobst0.5cm}, P_{SAarène}, P_{SAobst6cm}, P_{SAobst2cm}, P_{SAobst1cm}, P_{SAobst0.5cm}, P_{SQarène}, P_{SQobst6cm}, P_{SQobst2cm}, P_{SQobst1cm}, P_{SQobst0.5cm}, \sigma_C$) (détaillé dans tableau 3) sont maintenant évalués en maximisant $\log(L_T)$ (j'ai utilisé la fonction optim dans le logiciel statistique R, avec des conditions initiales étant les estimations au niveau individuel seul).

On obtient $\log(L_T) = -699.955$.

Les résultats sont récapitulés dans les figures 4.43 et 4.44. La figure 4.43 représente les points P=(δ_B calculé à partir des données expérimentales, δ_B calculé pour maximiser la fonction de vraisemblance L_T), la figure 4.44 (A) représente les points D=(rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation) et la figure 4.44 (B) représente les points DL=(rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance L_T).

Le deuxième modèle prédit correctement les données expérimentales car les points P, D et DL sont rapprochés de l'axe d'équation $y = x$ (en rouge).

Le calcul de $\log(L_{T_i})$ peut être fait analytiquement depuis L_I et L_C puisqu'il sont maintenant indépendants l'un de l'autre et les évaluations des fonctions de vraisemblances dans les deux cas sont disponibles. Au niveau individuel le maximum de L_I est atteint pour $\hat{\nu}_B = \frac{n}{\sum_{i=1}^{n_B} x_{B,i}}$ et $\hat{P}_B = \frac{k_B}{n_B}$ et au niveau collectif le maximum de L_C est atteint

pour

$$\left(\frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}}\right)_{BC} = \frac{1}{n_{CB}} \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}}\right)_i \text{ et } \hat{\sigma}_C^2 = \frac{1}{n_T} \sum_B \sum_{i=1}^{n_{CB}} \left(\left(\frac{d_{Bsim}}{d_{Csim}}\right)_{BC} - \left(\frac{d_{Bexp}}{d_{Cexp}}\right)_i \right)^2,$$

avec $n_T = \sum_B n_{CB}$. On obtient $\log(L_{Tt}) = -578.803$. On applique le test de ratio de vraisemblance on obtient

$$\mathfrak{S} = -2 * (-699.955 + 578.803) = 242.304.$$

Cette différence est significative ($\chi^2 = 242.304$, $df = 5$, $p = 0 < 0.05$). Test significatif, le modèle n'est pas bon pour expliquer les données collectifs.

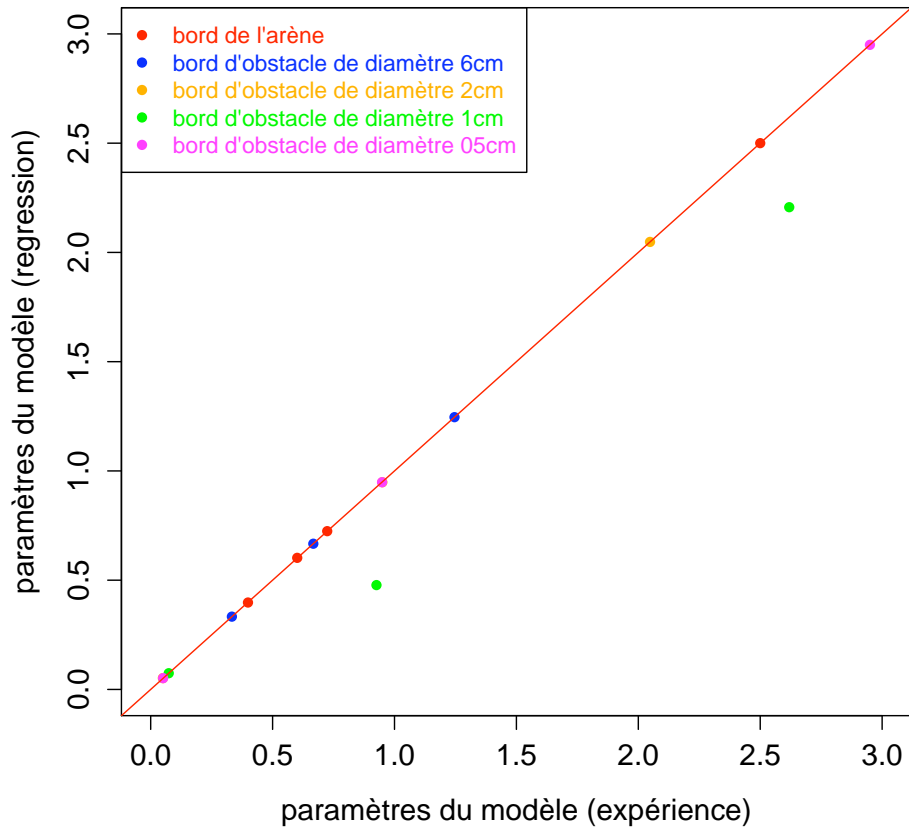


FIGURE 4.43. Modèle 2 : Les valeurs sont évaluées seulement sur le niveau individuel (axe des abscisses) et après la maximisation de la fonction de vraisemblance L_T (axe des ordonnées).

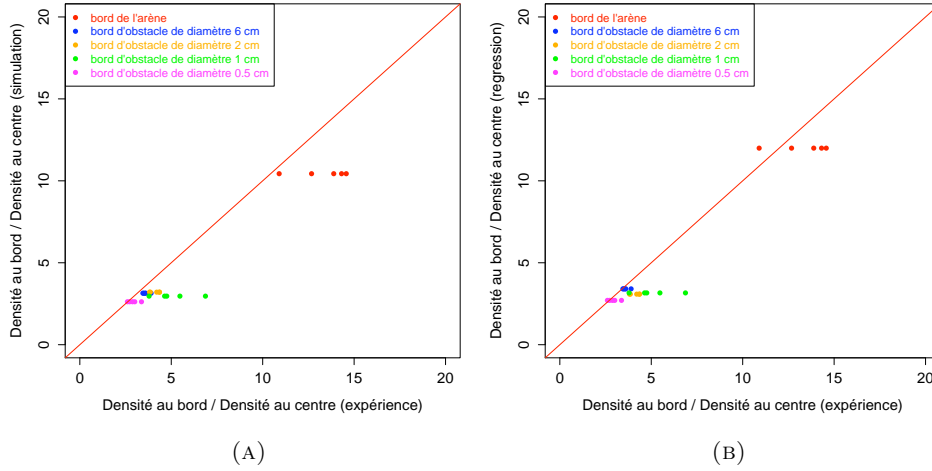


FIGURE 4.44. (A) : Modèle 2 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation. (B) : Modèle 2 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance L_T

4.4.5. Développement de la fonction de probabilité (likelihood) pour le troisième modèle (Modèle de déplacements avec comportement thigmotactique, arrêt individuel et agrégation) : La fonction de vraisemblance pour le troisième modèle est développée comme dans le deuxième modèle avec l'ajout des taux de quitter un agrégat de taille deux, trois ou quatre et des probabilités de quitter ou de reprise de suivi après une agrégation. On obtient $\log(L_T) = -1471.376$.

Les résultats sont récapitulés dans les figures 4.45 et 4.46. La figure 4.45 représente les points $P=(\delta_B$ calculé à partir des données expérimentales, δ_B calculé pour maximiser la fonction de vraisemblance $L_T)$, la figure 4.46 (A) représente les points $D=($ rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation) et la figure 4.46 (B) représente les points $DL=($ rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir des données expérimentales, rapport de densité au bord B par rapport à la densité au centre calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance $L_T)$.

Le troisième modèle prédit correctement les données expérimentales car les points P , D et DL sont rapprochés de l'axe d'équation $y = x$ (en rouge).

Le calcul de $\log(L_{Tt})$ est calculé comme dans 4.4.2. On obtient $\log(L_{Tt}) = -1377.035$. On applique le test de ratio de vraisemblance on obtient

$$\mathfrak{S} = -2 * (-1471.376 + 1377.035) = 188.682.$$

Cette différence est significative ($\chi^2 = 188.682$, $df = 5$, $p = 0 < 0.05$). Test significatif, le modèle n'est pas bon pour expliquer les données collectifs.

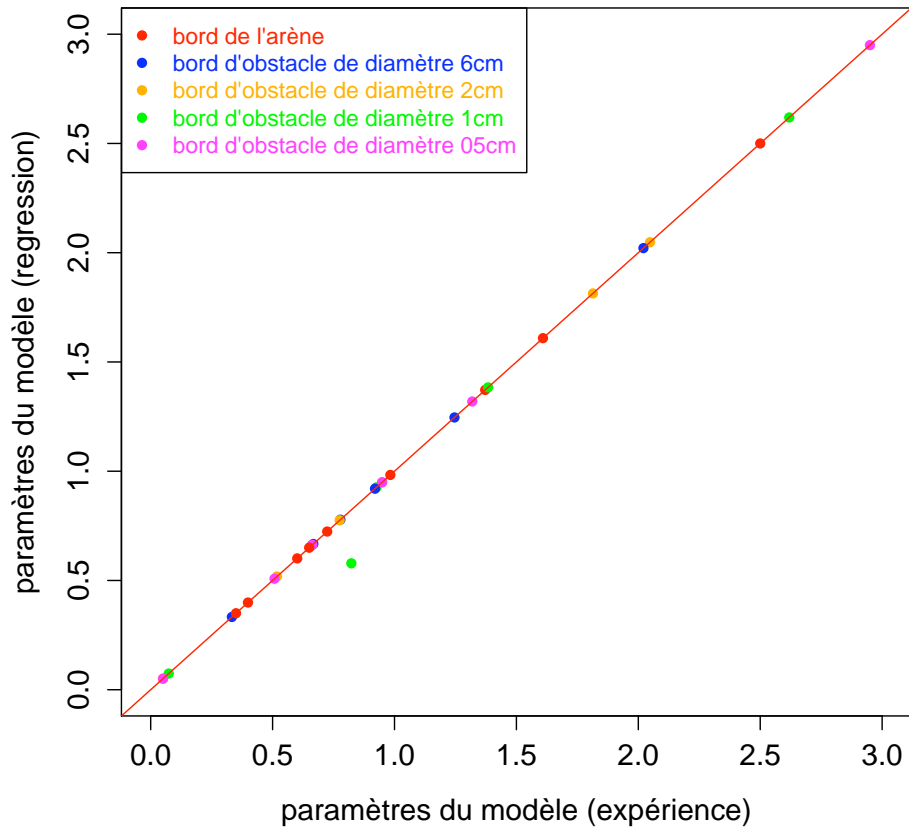


FIGURE 4.45. Modèle 3 : Les valeurs sont évaluées seulement sur le niveau individuel (axe des abscisses) et après la maximisation de la fonction de vraisemblance L_T (axe des ordonnées).

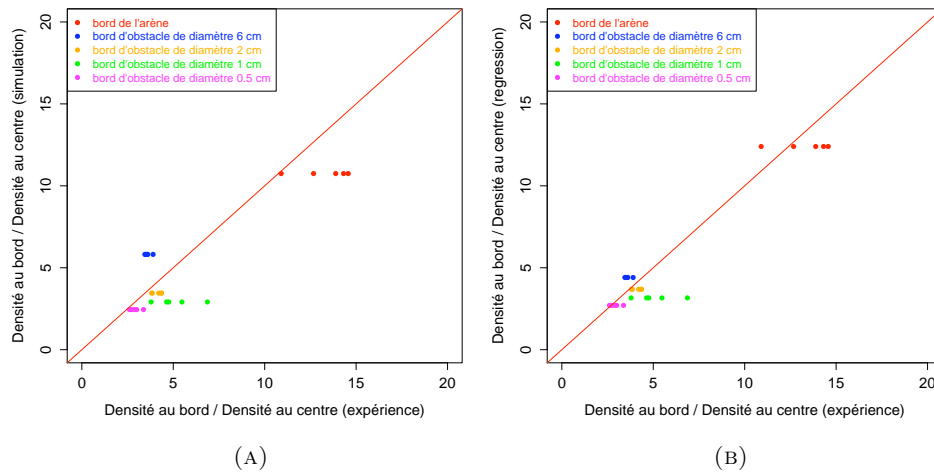


FIGURE 4.46. (A) : Modèle 3 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation. (B) : Modèle 3 : comparaison entre le rapport de densité au bord par rapport à la densité au centre pour les différents bords. L'axe des abscisses représente ce rapport calculé à partir des données expérimentales et l'axe des ordonnées représente ce rapport calculé à partir de la simulation après maximisation de la fonction de vraisemblance L_T .

Dans ce chapitre, on a montré que les fourmis *Lasius niger* ne déposent pas de phéromones pendant la phase exploratoire. Pour comprendre la distribution spatiale durant l'exploration, nous analysons donc les comportements thigmotactiques de *Lasius niger* et identifions les règles comportementales pendant le déplacement des fourmis. On a construit une hiérarchie de modèles individus-centrés de mouvements individuels pour vérifier si ces règles comportementales peuvent expliquer la distribution spatiale des fourmis qualitativement aussi bien que quantitativement. On a comparé ce comportement en particulier à celui trouvé pour *Messor sanctus* (Casellas et coll. 2008) et on a discuté de l'application du modèle trouvé pour ces fourmis à l'espèce *Lasius niger*. Le modèle finale ressemblera à celui déjà proposé par Depickère (2004), mais on ira au delà pour développer une méthode statistique pour tester la solidité du lien entre comportement individuel et comportement collectif. Les trois modèles proposés expliquent qualitativement la densité spatiale des fourmis, mais l'approche statistique proposé montre que les trois modèles ne semblent pas pouvoir expliquer les observations au niveau collectif. Cela indique qu'il y a peut être d'autres comportements que l'on a pas analysé mais qui influent sur la distribution spatiale des fourmis tel que la variation inter-individuel, aussi notre estimation par maximum de vraisemblance ne prend pas en compte l'absence de durées courtes qui sont impossible à mesurer expérimentalement.

DISCUSSIONS GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

Dans cette thèse, les analyses que nous avons réalisées montrent que la rugosité du substrat mis à disposition des fourmis *Lasius niger* n'a pas de réelle influence sur la dynamique de construction des structures épigées chez cette espèce. En effet, nous n'avons pas relevé de différence significative concernant la vitesse de construction ou encore les distances inter-piliers entre les expériences en substrat lisses et celles en substrat rugueux. Ce résultat montre qu'il est possible d'étudier les constructions chez les fourmis en laboratoire sans avoir à se préoccuper d'un possible biais lié à la différence de rugosité entre les diverses manipulations réalisées. La rugosité du substrat étant difficile à mesurer, la mise en place d'un protocole impliquant une surface rugueuse présentait le risque d'introduire un biais en ne contrôlant pas les variations de cette rugosité. Cependant notre étude vient légitimer ce type de protocoles expérimentaux.

Pour expliquer ces résultats, nous pouvons émettre deux hypothèses. La première serait que la rugosité du substrat ne soit effectivement pas un facteur influençant la dynamique de construction de piliers chez *Lasius niger*. Il est probable que la rugosité du substrat ne représente pas une variation suffisante du milieu pour induire une modification du comportement individuel et donc de la dynamique de construction.

La seconde possibilité remettrait en cause la puissance de statistique de notre analyse. En effet, peu d'expériences ont pu être retenues. Nous n'avons donc disposé que de quelques valeurs pour chacune des variables testées, ce qui réduit fortement le degré de confiance que l'on peut avoir en ces résultats.

Il serait donc intéressant de continuer à mettre en place des expériences avec des substrats lisses et des substrats rugueux de manière à pouvoir affiner nos résultats et ainsi les confirmer ou les réfuter.

Ces résultats restent rassurants pour la mise en oeuvre de d'un modèle de construction, car même si dans la nature la rugosité est variable dans l'espace et au cours du temps, il ne semble pas être nécessaire d'inclure une influence de cette variabilité sur le comportement individuel.

On a construit un modèle de piste avec angle de perception et un autre modèle avec diffusion de phéromones, on a montré que la vitesse d'apparition de pistes est croissante en fonction de l'angle de perception c'est à dire plus l'angle de perception est large plus on obtient des pistes. Cette vitesse d'apparition de pistes est aussi croissante en fonction du taux de dépôt des phéromones et est décroissante en fonction du taux d'évaporation des phéromones et à la diffusion angulaire des phéromones.

Dans les analyses de sensibilité pour chaque jeu de données j'ai basé les graphiques sur une seule simulation en calculant la moyenne sur la partie stationnaire car le code est gourmand en temps, c'est intéressant de calculer la moyenne sur plusieurs simulations. Une validation de ce modèle basé sur des hypothèses théoriques est d'aller vers une

validation expérimentale de ces hypothèses tel que celle a été fait par Perna et coll. (2012).

Dans la partie modèle de suivi du bord on a montré que les fourmis *Lasius niger* ne déposent pas de phéromones pendant la phase exploratoire. Pour comprendre la distribution spatiale durant l'exploration, nous analysons donc les comportements thigmotactiques de *Lasius niger* et identifions les règles comportementales pendant le déplacement des fourmis. On a construit une hiérarchie de modèles individus-centrés de mouvements individuels pour vérifier si ces règles comportementales peuvent expliquer la distribution spatiale des fourmis qualitativement aussi bien que quantitativement. On a comparé ce comportement en particulier à celui trouvé pour *Messor sanctus* (Casellas et coll. 2008) et on a discuté de l'application du modèle trouvé pour ces fourmis à l'espèce *Lasius niger*. Le modèle finale ressemblera à celui déjà proposé par Depickère (2004), mais on ira au delà pour développer une méthode statistique pour tester la solidité du lien entre comportement individuel et comportement collectif. Les trois modèles proposés expliquent qualitativement la densité spatiale des fourmis, mais l'approche statistique proposé montre que les trois modèles ne semblent pas pouvoir expliquer les observations au niveau collectif. Cela indique qu'il y a peut être d'autres comportements que l'on a pas analysé mais qui influent sur la distribution spatiale des fourmis tel que la variation inter-individuel, aussi notre estimation par maximum de vraisemblance ne prend pas en compte l'absence de durées courtes qui sont impossible à mesurer expérimentalement.

Cette thèse est en synergie entre mathématiques et biologie. Le premier chapitre caractérise la partie expérimentale de la construction chez la fourmi *Lasius niger* (Biologie), le deuxième chapitre caractérise la construction d'un modèle de piste chez les fourmis et l'influence de certains paramètres sur l'apparition des pistes (mathématiques) et le troisième chapitre caractérise la phase expérimentale, la phase construction du modèle et la phase validation du modèle pour expliquer la distribution spatiale des fourmis (Biologie et mathématiques).

Dans le futur il serait bien de continuer sur l'analyse d'autres comportements qui influent sur la distribution spatiale des fourmis, à chaque fois qu'on ajoute un comportement au modèle on applique cette approche statistique jusqu'à arriver à un modèle valide. Une fois arrivé à un modèle qui explique la distribution spatiale des fourmis, il serait bien aussi de coupler les deux modèles de pistes et de suivi du bord pour construire un modèle de construction solide.

ANNEXES

Description de l'espèce *Lasius niger*

Lasius niger est une espèce de la famille des Formicidae, sous-famille des Formicinae. *L. niger* est une espèce cosmopolite dans les régions paléarctiques. On en rencontre aussi bien en milieux boisés, ouverts ou urbains. Elle niche dans le sol, sous les pierres ou dans les branches mortes (Gaspar, 1971), en construisant souvent un dôme de sable au dessus de l'entrée du nid. Les colonies adultes sont monogynes, c'est-à-dire ne comportent qu'une seule reine. Cependant la fondation, généralement claustrale, est très souvent pléométrique, c'est-à-dire par association de plusieurs reines. Les colonies adultes comprennent environ 5000 individus et jusqu'à 10000 lorsqu'elles produisent des sexuées.

Les ouvrières de couleur brun-noir sont monomorphes et mesurent 3 à 4 millimètres de longueur, les sexuées sont plus grandes et mesurent 7 à 9 millimètres (Gaspar, 1971).

L. niger est une espèce opportuniste et omnivore. Elle se nourrit de miel, de fruits et de miellat produit par des pucerons qui sont élevés sur des plantes à l'air libre ou dans les galeries du nid (Pontin, 1958). Elle est aussi insectivore : ces mêmes pucerons peuvent servir de nourriture protéique, mais *L. niger* consomme le plus souvent divers autres insectes morts (Pontin, 1961).

L. niger pratique le recrutement de masse dans le contexte du ravitaillement (Lenoir, 1979; Beckers et coll. 1989) : les individus qui reviennent d'une source de nourriture abondante déposent activement sur le sol une phéromone, cette piste chimique ainsi constituée tend à recruter d'autres fourmis et à canaliser leur déplacement ; en outre, une piste chimique est d'autant plus attractive que la concentration en phéromones y est plus élevée.

La phéromone de piste est déposée de manière discontinue et la durée de demi-vie d'un dépôt de phéromone individuel a été estimée à environ 40 minutes (Beckers *et coll.*, 1993).

Leurs nids sont constitués de deux parties ; une partie souterraine parcourue par un réseau de galerie et de chambre, et une partie externe caractérisée par plusieurs orifices entourés d'une zone de déblais.

La période de reproduction à lieu entre les mois de Juillet et d'Août. Les ailés sortent du nid pour prendre leur envol. On parle de vol nuptial ou d'essaimage. L'accouplement aura lieu pendant le vol et une femelle pourra être fécondée par plusieurs mâles. Ces derniers périssent rapidement alors que les femelles fécondées perdent leurs ailes et cherchent une anfractuosité où elles vont pouvoir s'isoler et se cloître pour former une nouvelle colonie (Haplomérose).



FIGURE 4.47. Ouvrières de *Lasius niger* récoltant le miellat de pucerons : [http ://fourmisdumonde.unblog.fr](http://fourmisdumonde.unblog.fr)



FIGURE 4.48. Construction épigée autour d'un fraisier. Photo prise par Christian Jost

Bibliographie

- [1] D. R. Anderson. " *Model Based Inference in the Life Sciences.*" Springer, 2008.
- [2] S. Aron, J. M. Pasteels and J. L. Deneubourg. " *Trail-laying behaviour during exploratory recruitment in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr).*" Biol. Behav. 14(3) : 207-217, 1989.
- [3] R. Beckers, J. L. Deneubourg and 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. Vol. 6, 1993.
- [4] R. Beckers, S. Goss, J. L. Deneubourg and J. M. Pasteels. " *Colony size, communication and ant foraging strategy.*" Psyche. 96 : 239-256, 1989.
- [5] R. Beckers, J. L. Deneubourg, S. Goss and J. M. Pasteels. " *Collective decision making through food recruitment.*" Insectes Soc. 37(3) : 258-267, 1990.
- [6] R. Beckers, J. L. Deneubourg and S. Goss. " *Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.).*" Ins. Soc. 39 : 59-72, 1992.
- [7] A. Bernadou and V. Fourcassie. " *Does substrate coarseness matter for foraging ants ? An experiment with *Lasius niger* (Hymenoptera ; Formicidae).*" Journal of Insect Physiology. 54 : 534-542, 2008.
- [8] H. J. Bestmann, F. Kern, D. Schaefer and M. C. Witschel. " *ChemInform Abstract : Pheromones. Part 86. 3,4-Dihydroisocoumarins, a Novel Class of Trail- Following Pheromones from Ants.*" Angewandte Chemie International Edition in English. 31 : 795-796, 1992.
- [9] A. W. Bhatkar and W. Whitcomb. " *Artificial diet for rearing various species of ants.*" Florida entomologist. 53 : 229-232, 1970.
- [10] A. Blanchet, J. Dolbeault and B. Perthame. " *Two-dimensional Keller-Segel model : optimal critical mass and qualitative properties of the solutions.*" Electronic Journal of Differential Equations. 44 : 32, 2006.
- [11] E. Boissard, P. Degond and S. Motsch. " *Trail formation based on directed pheromone deposition.*" arXiv.org > q-bio > arXiv : 1108 : 3495, 2011.

- [12] E. Bonabeau, G. Theraulaz, J. L. Deneubourg, S. Aron and S. Camazine. " *Self-Organization in Social Insects.*" *Tree.* 12 : 188-193, 1997.
- [13] E. Bonabeau and G. Theraulaz. " *Why do we need Artificial Life ?*" *Artificial Life.* 1 : 303-325, 1994.
- [14] E. Bonabeau, G. Theraulaz, J. L. Deneubourg, N. R. Franks, O. Rafelsberger, J. L. Joly and S. Blanco. " *A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests.* " *Philosophical Transactions : Biological Sciences.* 353 : 1561-1576, 1998.
- [15] W. H. Bossert and E. O. Wilson. " *The analysis of olfactory communication among animals.*" *J. Theor. Biol.* 5 : 443-469, 1963.
- [16] M. V. Brian. *Ants, Collins.* London. 1977.
- [17] P. J. Brockwell and R. A. Davis. " *Time Series : Theory and Methods.*" Springer, 2009.
- [18] O. H. Bruinsma. " *An analysis of building behaviour of the termites *Macrotermes subhyalinus**" Thèse de doctorat, Wageningen. 1979.
- [19] K. P. Burnham and D. R. Anderson. " *Multimodel inference : understanding AIC and BIC in Model Selection.*" *Sociological Methods and Research.* 33 : 261-304, 2004.
- [20] K. P. Burnham and D. R. Anderson. " *Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach.*" Springer-Verlag, 2002.
- [21] V. Calenbuhr and J. L. Deneubourg. " *A model for osmotropotactic orientation.*" *J. theor. Biol.,* vol. 158 : 359–393, 1992.
- [22] V. Calenbuhr and J. L. Deneubourg. " *A model for trail following in ants : individual and collective behaviour.*" *Biomath.* 89 : 453-469, 1989.
- [23] V. Calvez and J.A. Carrillo. " *Volume effects in the Keller-Segel model : energy estimates preventing blow-up.*" *Journal de Mathématiques Pures et Appliqués.* 250 : 424–434, 2006.
- [24] S. Camazine, J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau. " *Self-Organization in Biological Systems.*" Princeton University Press. 2002.
- [25] S. Camazine. " *Self-organizing pattern formation on the combs of honey-bee colonies.*" *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28 : 61-76, 1991.

- [26] E. Casellas, J. Gautrais, R. Fournier, S. Blanco, M. Combe, V. Fourcassié, G. Theraulaz and C. Jost. "From individual to collective displacements in heterogeneous environments." *Journal of Theoretical Biology*. 250 : 424-434, 2008.
- [27] J. E. Cavanaugh, "Unifying the derivations of the Akaike and corrected Akaike information criteria." *Statistics and Probability Letters*. 31 : 201-208, 1997.
- [28] X. Cerda, J. Retana and S. Carpintero. "The caste system and social repertoire of *Cataglyphis Floricola* (Hymenoptera Formicidae)." *J. Ethol.* 14 : 1-8, 1996.
- [29] M. Challet. "Influence de la température et des courants d'air sur la morphogénèse des cimetières chez la fourmi *Messor sancta* ." thèse de doctorat, Toulouse 2005.
- [30] Y. Cherruault. "Modèles et méthodes mathématiques pour les sciences du vivant." Presses universitaires de France, (ISBN 2-13-048978-8), 1998.
- [31] G. Claeskens and N. L. Hjort, "Model Selection and Model Averaging." Cambridge, 2008.
- [32] N. Colasurdo, A. Dussutour and E. Despland. "Do food protein and carbohydrate content influence the pattern of feeding and the tendency to explore of forest tent caterpillars?" *Journal of Insect Physiology*. 53 : 1160-1168, 2007.
- [33] I.D. Couzin and N.R. Franks. "Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants." *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 270 : 139-146, 2003.
- [34] J. Dauber, D. Schroeter and V. Wolters. "Species Specific Effects of Ants on Microbial Activity and N-Availability in Soil of an Old-Field." *Soil Biology*. 37 : 259-261, 2001.
- [35] P. Degond. "Macroscopic limits of the Boltzmann equation." a review. Modeling and computational methods for kinetic equations, P. Degond, G. Russo, L. Pareschi (eds), Birkhauser. 2004.
- [36] J-L. Deneubourg, S. Aron, S. Goss and J. M. Pasteels. "The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant." *Journal of Insect Behavior*. 3 : 159-168, 1990.
- [37] J. L. Deneubourg, S. Aron and S. Goss. "The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant." *Journal of Insect Behavior*. 3 : 59-168, 1990.
- [38] J. L. Deneubourg and S. Goss. "Collective patterns and decision making, *Ethology*." *Ecol. Evol.* 1 : 295-311, 1990.

- [39] S. Depickère, D. Fresneau and J. L. Deneubourg. "Dynamics of aggregation in *Lasius niger*(Formicidae) : influence of polyethism." *Insectes Sociaux*. 51 : 814-90, 2004.
- [40] S. Depickère, D. Fresneau, C. Detrain and J-L. Deneubourg. "Marking as a decision factor in the choice of a new resting site in *Lasius niger*." *Insectes Sociaux*. 51 : 243-246, 2004.
- [41] S. Depickère, D. Fresneau and J-L. Deneubourg. "A basis for spatial and social patterns in ant species : dynamics and mechanisms of aggregation." *Journal of Insect Behavior*. 17 : 81-97, 2004b.
- [42] S. Depickere, D. Fresneau and J. L. Deneubourg. "Effect of social and environmental factors on ant aggregation : A general response ?" *Journal of Insect Physiology*. 54 : 1349–1355, 2008.
- [43] C. Detrain, C. Natan and J. L. Deneubourg. "The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants" *Naturwissenschaften*. 88 : 171–174, 2001.
- [44] C. Detrain, J. L. Deneubourg, S. Goss and Y. Quinet. "Dynamics of collective exploration in the ant *Pheidole pallidula*." *Psyche*. 98 : 21-32, 1991.
- [45] C. Detrain and 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, 1991.
- [46] R. A. Duckworth. "The Role of Behavior in Evolution : a Search for Mechanism." *Evolutionary Ecology*. 23 : 513-531, 2009.
- [47] A. Dussutour, S. C. Nicolis, G. Shephard, M. Beekman and D. J. T. Sumpter. "The role of multiple pheromones in food recruitment by ants." *Journal of Experimental Biology*. 212 : 2337-2348, 2009.
- [48] A. Dussutour, J. L. Deneubourg and V. Fourcassié. "Amplification of individual preferences in a social context : the case of wall-following in ants." *Proceedings of the Royal Society of London*. B 272 : 705-714, 2005.
- [49] A. Dussutour. "Organisation spatio-temporelle des déplacements collectifs chez les fourmis." thèse, 2004.
- [50] L. Edelstein-Keshet. "Simple models for trail-following behaviour ; Trunk trails versus individual foragers." *J. Math. Biol.* 32 : 303- 328, 1994.
- [51] L. Edelstein-Keshet, J. Watmough and G.B. Ermentrout. "Trail following in ants : individual properties determine population behaviour." *Behavioral Ecology*

- and Sociobiology. 36 : 119–133, 1995.
- [52] A. Einstein. "On the motion of small particles suspended in liquids at rest required by the molecular-kinetic theory of heat." *Annalen der Physik*. 17 : 549-560, 1905.
- [53] M. R. Erik, M. M. Mark and R. C. Dante. "Pattern formation and functionality in swarm models." *Physics letters A*. 207 : 185-193, 1995.
- [54] G.B. Ermentrout and L. Edelstein-Keshet. "Cellular automata approaches to biological modeling." *J. theor. Biol.* 160 : 97–133, 1993.
- [55] Y. Fang, "Asymptotic equivalence between cross-validations and Akaike Information Criteria in mixed-effects models." *Journal of Data Science*. 9 : 15-21, 2011.
- [56] A. A. Fernandez and J. L. Deneubourg. "On following behaviour as a mechanism for collective movement." *J. Theor. Biol.* 284 : 7-15, 2011.
- [57] V. Fourcassié and J. L. Deneubourg. "The dynamics of collective exploration and trail-formation in *Monomorium pharaonis* : experiments and model." *Physiological Entomology*. 19 : 291–300, 1994.
- [58] F. Francis, L. Philippe and P. Benoît. "Derivation of hyperbolic models for chemosensitive movement." *J. Math. Biol.* 50 : 189–207, 2005.
- [59] N. R. Franks and J. L. Deneubourg. "Self-Organizing Nest Construction in Ants : Individual Worker Behaviour and the Nest's Dynamics." *Animal Behaviour*. 54 : 779-796, 1997.
- [60] J. Frouz, M. Holec and J. Kalcik. "The Effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) Ant Nest on Selected Soil Chemical Properties." *Pedobiologia*. 47 : 205-212, 2003.
- [61] C. Gaspar. "Les fourmis de la Famenne IV.- Une étude éthologique." *Bull.Inst.R.Sci.Nat.Belg.* 47 (31) : 1-23, 1971.
- [62] S. Goss and J. L. Deneubourg. "The self-organising clock pattern of *Messor pergandei* (Formicidae, Myrmicinae)." *Insectes Sociaux*. 36 : 339-347, 1989.
- [63] S. Goss, S. Aron, J. L. Deneubourg and J. M. Pasteels. "Self-organized shortcuts in the argentine ant." *Naturwissenschaften*. 76 : 579–581, 1989.
- [64] P. P. Grassé. "La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie : essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs." *Insectes sociaux*. 6 : 41-78, 1959.

- [65] P. P. Grassé. *Termitologia : Comportement, socialité, écologie, evolution, systématique*. Masson. 1986.
- [66] P. P. Grassé. *Termitologia, tome 2 : Fondation des sociétés, construction*, Masson. Paris. 1984.
- [67] P. Haccou and E. Meelis. *Statistical analysis of behavioural data : an approach based on time structured models*, Oxford University Press. 1992.
- [68] M. H. Hansell. *Animal architecture*, Oxford University Press. 2005
- [69] G. O. Hans and H. Thomas. "The diffusion limit of transport equations II : chemotaxis equations." *J. Appl. Math.* 62 : 1222-1250, 2000.
- [70] A. Hirotsugu. "A new look at the statistical model identification." *IEEE Transactions on Automatic Control.* 19 (6) : 716–723, 1974.
- [71] A. Hirotsugu. "Likelihood and the Bayes procedure." *Bayesian Statistics*, 1980.
- [72] B. Hölldobler and E. O. Wilson. "The Ants." Cambridge, MA : Harvard University Press. 1990.
- [73] C. M. Hurvich and C. L. Tsai. "Regression and time series model selection in small samples." *Biometrika.* 76 : 297–307, 1989.
- [74] R. Jeanson, C. Rivault, J-L. Deneubourg, S. Blanco, R. Fournier, C. Jost and G. Theraulaz. "Self-organized aggregation in cockroaches." *Animal Behaviour.* 69 : 169–180, 2005.
- [75] R. Jeanson, S. Blanco, R. Fournier, J. L. Deneubourg, V. Fourcassié and G. Theraulaz. "A model of animal movements in a bounded space." *Journal of Theoretical Biology.* 225 : 443-451, 2003.
- [76] R. Jeanson, F. W. R. Ratniks and J. L. Deneubourg. "Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*." *Physiological Entomology.* 28 : 192–198, 2003.
- [77] A. John, A. Schadschneider, D. Chowdhury and K. Nishinari. "Collective effects in traffic on bi-directional ant trails." *J. theor. Biol.* 231 : 279–285, 2004.
- [78] P. M. Kareiva and N. Shigesada. "Analysing insect movement as a correlated random walk." *Oecologia.* 56 : 234-238, 1983.
- [79] E. F. Keller and L. A. Segel. "Model for chemotaxis." *J. theor. Biol.* 30 : 225–234, 1971.

- [80] C. Kleineidam, R. Ernst and F. Roces " *Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri**." *Naturwissenschaften*. 88 : 301-305, 2001.
- [81] N. Kenichi. " *Direct simulation scheme derived from the boltzmann equation. I. Monocomponent gases*." *Journal of the physical society of Japan*. Vol. 9, No. 5. 1980
- [82] C. Kleineidam, R. Ernst, and F. Roces. " *Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri**." *Naturwissenschaften*. 88 : 301-305, 2001.
- [83] J. Korb. " *Thermoregulation and ventilation of termite mounds*." *Naturwissenschaften*. 90 : 212-219, 2003.
- [84] A. Lenoir. " *Le Comportement Alimentaire Et La Division Du Travail Chez La Fourmi *Lasius niger** ." Thèse d'état. Université de tours, Tours. pp. 214, 1979.
- [85] C. E. McCulloch and M. L. Cain. " *Analyzing discrete movement data as a correlated random walk*." *Ecology*. 70 : 383-388, 1989.
- [86] R. R. Mohler, K. S. Lee, A. L. Asachenkov and G. I. Marchuk. " *A systems approach to immunology and cancer*." *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*. 24 : 632-642, 1994.
- [87] M. Muller and R. Wehner. " *Path integration in desert ants *Cataglyphis fortis**." *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*. 85 : 5287-5290, 1988.
- [88] K. J. Painter. " *Modelling cell migration strategies in the extracellular matrix*." *Journal of mathematical biology*. 58 : 511-543, 2009.
- [89] E. M. Rauch, M. M. Millonas and D. R. Chialvo. " *Pattern formation and functionality in swarm models*." *Physics Letters*. 207 : 185-193, 1995.
- [90] F. Roces and C. Kleineidam. " *Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa**." *Insectes sociaux*. 47 : 348-350, 2000.
- [91] J. M. Pasteels, J. L. Deneubourg and S. Goss. " *Self-organization mechanisms in ant societies. (I) Trail recruitment to newly discovered food sources*." *Experientia. Supplementum*. 54 : 155-175, 1987.
- [92] A. Perna, S. Valverde, J. Gautrais, C. Jost, R. Solé, P. Kuntz and G. Theraulaz . " *Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests*." *Physica A*. 2008.
- [93] A. J. Pontin. " *A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym., Formicidae)*." *Entomologist's Monthly Mag*. 94 : 9-11, 1958.

- [94] A. J. Pontin. "The prey of *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae)." *Entomologist's Monthly Mag.* 97 : 135-137, 1961.
- [95] E. Radek and G. O. Hans. "From individual to collective behavior in bacterial chemotaxis." *J. Appl. Math.* 65 : 361-391, 2004.
- [96] R. Jeanson, F. W. R. Ratniks and J. L. Deneubourg. "Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*." *Physiological Entomology.* 28 : 192-198, 2003.
- [97] F. Roces and C. Kleineidam. "Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*." *Insectes sociaux.* 47 : 348-350, 2000.
- [98] S. R. Scholes, A. B. Sendova-Franks, S. T. Swift and C. Melhuish. "Ants can sort their brood without a gaseous template." *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 59(4) : 531-540, 2006.
- [99] P. Schmid-Hempel. "Reproductive competition and the evolution of work load in social insects." *The American Naturalist.* 135 (4), 1990.
- [100] F. Schweitzer, K. Lao and F. Family. "Active random walkers simulate trunk trail formation by ants." *BioSystems.* 41 : 153-166, 1997.
- [101] B. Seifert. "A taxonomic revision of the palearctic members of the ant subgenus *Lasius* s. str. (Hymenoptera : Formicidae)." *Abh. Ber. Naturkundemus Görlitz.* 66 (5) : 1-67, 1992.
- [102] A. Stevens. "The derivation of chemotaxis equations as limit dynamics of moderately interacting stochastic many-particle systems." *SIAM Journal on Applied Mathematics.* 61 : 183-212, 2000.
- [103] D. J. Stradling. "The Estimation of Worker Ant Populations by the Mark-Release-Recapture Method : An Improved Marking Technique." *Journal of Animal Ecology.* 39 : 575-291, 1970.
- [104] K. Takeuchi. "Distribution of informational statistics and a criterion of model fitting." *Suri-Kagaku (Mathematical Sciences).* 153 : 12-18. (In Japanese), 1976.
- [105] G. Theraulaz, E. Bonabeau and J. L. Deneubourg. "The origin of nest complexity in social insects." *Complexity.* 3 : 15-25, 1998.
- [106] G. Theraulaz and E. Bonabeau. "A brief history of stigmergy." *Artificial Life.* 5(2) : 97-116, 1999.

- [107] G. Theraulaz, E. Bonabeau, S. C. Nicolis, R. V. Solé, V. Fourcassié, S. Blanco, R. Fournier, J. L. Joly, P. Fernández, A. Grimal, P. Dalle and J. L. Deneubourg. "Spatial patterns in ant colonies." Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 99 (15) : 9645-9649, 2002.
- [108] G. Theraulaz, J. Gautrais, S. Camazine and J. L. Deneubourg. "The Formation of Spatial Patterns in Social Insects : From Simple Behaviours to Complex Structures." Philosophical Transactions of The Royal Society. 361 : 1263-1282, 2003.
- [109] H. Thomas and G. O. Hans. "The diffusion of transport equations derived from velocity-jump processes." J. Appl. Math. 61 : 751-775, 2000.
- [110] J. L. Torres and L. Trainor. "On Organism : Environment Buffers and Their Ecological." Biology and Philosophy. 23 : 403-416, 2008.
- [111] A. Turing. "The chemical basis of morphogenesis." Philos. Trans. Roy. Soc. London, B 237, 37, 1952.
- [112] J. S. Turner. "On the mound of *Macrotermes michaelseni* as an organ of respiratory gas exchange." Physiological and Biochemical Zoology. 74 : 798-822, 2001.
- [113] J. S. Turner. "Extended Phenotypes and Extended Organisms." Biology and Philosophy. 19 : 327-352, 2004.
- [114] J. Watmough and L. Edelstein-Keshet. "Modelling the Formation of Trail Networks by Foraging Ants." J. theor. Biol. 176 : 357-371, 1995.
- [115] E. O. Wilson. "A monographic revision of the ant genus *Lasius*." Bulletin of the museum of Comparative Zoology, Harvard. 113 (1) : 1-201, 1955.
- [116] H. Wu, B. Li, T. A. Springer and W. H. Neill. "Modelling animal movement as a persistent random walk in two dimensions : expected magnitude of net displacement." Ecological Modelling. 132 : 115-124, 2000.
- [117] Y. Yang. "Can the strengths of AIC and BIC be shared?" Biometrika. 92 : 937-950, 2005.