

DEA BIOMATHÉMATIQUES
INSERM U444, ÉPIDÉMIOLOGIE ET SCIENCES DE L'INFORMATION.
2000-2001

Modélisation de la mobilisation chez la fourmi

DRÉO JOHANN



Centre d'étude des phénomènes non-linéaires et systèmes complexes.

CP-231

Université libre de Bruxelles

Campus de la Plaine

Boulevard du Triomphe

1050 Bruxelles.

Directeur de stage :
Jean-Louis Deneubourg

Responsable DEA :
Guy Thomas

INTRODUCTION

Une caractéristique des insectes sociaux est la présence de capacités collectives développées (construction du nid, de réseaux de pistes, décisions collectives), bien que les individus impliqués possèdent des aptitudes limitées, tant au niveau cognitif qu'au niveau de la perception de leur environnement.

Cette question du lien entre les niveaux individuel et collectif peut être en partie appréhendée par la modélisation (voir par ex. Camazine *et al.*, 2001).

Parmi les nombreux processus découlant d'un ensemble de décisions collectives, nous allons étudier le phénomène de recrutement qui présente une grande importance chez ces sociétés (par ex. voir Detrain *et al.*, 1999a ; Camazine *et al.*, 2001).

Le recrutement est défini comme « un type de communication qui amène les individus d'une même société à se rassembler dans une région du territoire dans le but d'y accomplir une tâche particulière » (Passera, 1984). C'est un phénomène de type auto-catalytique. Une fourmi découvre une source de nourriture, rentre au nid en déposant une piste de phéromone puis va stimuler ses congénères à sortir du nid, lesquelles vont suivre cette piste jusqu'à la source. Après avoir ingéré cette nourriture, les fourmis recrutées rentreront à leur tour au nid en renforçant la piste. A l'intérieur du nid, elles se déchargent de la nourriture rapportée en « l'offrant » à une congénère (trophallaxie), puis retournent à la source. Il y a donc présence de processus amplificateurs (renforcement de la piste, augmentation du nombre de fourmis,...), mais aussi de mécanismes de régulations de ces processus (Theraulaz & Spitz, 1997 ; Detrain *et al.*, 1999b).

Cependant, si ce processus de recrutement par pistes a déjà fait l'objet de nombreux travaux (voir par ex. Beckers *et al.*, 1993, voir aussi Visscher & Camazine, 1999 pour d'autres types de recrutement), peu d'études ont été consacrées d'une part aux processus provoquant la sortie du nid et d'autre part aux mécanismes individuels et environnementaux de la régulations de ces processus (Hölldobler & Wilson, 1990).

Nous avons choisi de désigner ce phénomène de sortie simultanée d'un ensemble d'individus par le terme de « mobilisation », afin de le différencier du recrutement proprement dit, se situant en aval.

Des résultats expérimentaux (Mailleux *et al.*, 1999, en prep.) indiquent que le comportement des individus explorateurs-recruteurs n'est pas modulé par le niveau de satiété de la société. Par contre, le nombre d'éclaireurs diminue légèrement avec cette satiété. D'autres observations, préliminaires, suggèrent que les individus recrutables (fourmis à l'intérieur du nid, dans la « chambre de mobilisation ») ne changent pas non plus de comportement en fonction de l'état physiologique de la colonie : seule semble être modifiée la proportion de fourmis « très affamées » susceptible d'être recrutée.

Hypothèses, objectifs

Le comportement de pistage, à la base du recrutement, serait selon l'acceptation générale également le principal facteur responsable de la mobilisation (Hölldobler & Wilson, 1990). Cependant, aucune étude n'a porté sur le comportement de pistage à l'intérieur du nid et sur son rôle dans les sorties. Néanmoins, des observations préliminaires nous invitent à penser qu'un tel comportement n'est pas fortement exprimé dans la chambre de mobilisation (Mailleux, com. pers.).

Notre hypothèse est que le phénomène de mobilisation est multi-factoriel, et que le comportement de trophallaxie associé aux mécanismes de stockages de la nourriture y jouent un rôle déterminant.

La présence d'un comportement de pistage n'est pas remise en cause, ni son influence sur le recrutement. Mais nous chercherons à occulter ce phénomène, afin d'étudier comment l'état d'affaiblissement des fourmis présentes dans la chambre de mobilisation, ainsi que leur répartition spatiale peuvent influencer la dynamique de mobilisation. Nous tenterons également de vérifier si de tels phénomènes, pris séparément ou ensembles permettent de reproduire les flux observés.

LE MODÈLE

Implémentation

Afin de répondre à ces questions, nous avons choisi d'implémenter un système multi-agents basé sur le schéma simplifié d'une conception existante (Brazier *et al.*, 2000, 2001).

L'implémentation est structurée autour de trois parties :

∅ Un ensemble de base gère la partie « simulation », et est constitué autour de deux types d'objets :

- Les objets « agents », caractérisés par des propriétés et par des méthodes de modification de ces propriétés, sans qu'il y ait échange d'information directe entre deux agents.
- L'environnement de la simulation, caractérisé par des variables de structure (caractéristiques d'une simulation), et des méthodes gérant le déroulement de la simulation et des interactions entre agents.

∅ Une partie « traitement des résultats » regroupe un ensemble de fonctions travaillant sur la sortie du premier ensemble et permettant d'extraire des informations sur l'état de la simulation.

∅ Enfin, un langage de script a été créé dans le but de lancer de façon souple les simulations. L'interprétation est intégrée comme une surcouche sur les fonctions de simulation et de traitement des résultats, et permet d'appeler chacune des opérations de façon séquentielle.

Conception

La conception du modèle est délibérément simple, nous avons favorisé la compréhension des effets des variables choisies (principalement la charge en nourriture), plutôt que la complexité d'un modèle plus « réaliste ». Cependant, l'expérience montre que de tels choix sont judicieux, notamment en terme d'interprétation des mécanismes mis en jeu.

Environnement

La chambre de mobilisation est implémentée comme une matrice à deux dimensions de forme cylindrique (i.e. dont 2 bords sont reliés). Ainsi, les éventuels effets dus à une forme particulière de la chambre de mobilisation sont supprimés, ne restant qu'une contrainte d'orientation extérieur/intérieur.

Il n'y a pas d'encombrement : plusieurs agents peuvent se trouver sur une même case. En effet,

chez les fourmis, cette contrainte est peu présente, un individu pouvant facilement passer au-dessus d'un autre. De plus, un tel mécanisme peut avoir un effet spatial non négligeable, qui aurait masqué l'effet des variables d'intérêt.

Agents

Les agents « fourmis » sont principalement caractérisés par leur capacité d'ingestion de la nourriture et présentent un volume ingérable maximum (volume de satiété).

La trophallaxie, définie comme « un échange mutuel ou unilatéral de nourriture liquide entre deux membres d'une même colonie » (Hölldobler & Wilson, 1990) est, dans notre modèle, unilatérale et non réversible. Une fourmi ayant déjà effectué une trophallaxie en tant que donneuse ne pouvant de nouveau en recevoir une.

Celle-ci se fait de façon instantanée, entre deux pas de temps. En effet, chez les fourmis, la durée de trophallaxie n'est pas influencée par l'état de jeûne de la colonie (Mailleux *et al.*, 1999, en prep.).

De même, la sortie des agents est immédiate et définitive, sans déplacement préalable dans l'espace de la chambre. Nous considérons ici que le trajet effectué par la fourmi pour sortir se fait de façon directe, sans être influencé par la présence d'autres individus, ni en les influençant. Ce phénomène semble être le cas naturel.

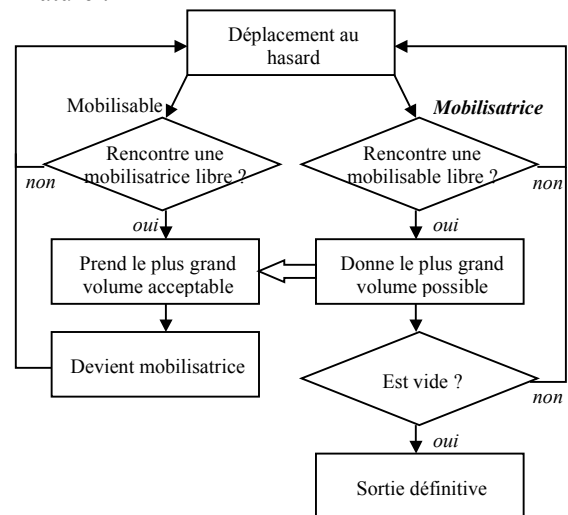


Figure 1 : Algorithme comportemental des agents.

Enfin, les fourmis ont deux états possibles : « mobilisatrice » ou « mobilisable ». Cette différence n'est ni permanente ni définie a priori. Un agent passe d'un état « mobilisable » à un état « mobilisateur » selon des règles simples (figure 1). Une telle population

homogène semble être une simplification excessive de la réalité, notamment chez les fourmis où il peut exister une certaine spécialisation des individus (Detrain *et al.*, 1992). Cependant, à l'échelle de la chambre de mobilisation, nous n'avons pas voulu mettre en jeu des mécanismes de différenciation des individus, ni des processus de répartition spatiale, les distributions différentielles des fourmis étant réalisées a priori.

Comportement type

Une séquence type de l'évolution d'un agent « mobilisateur » pourrait être la suivante:

t0 : Une fourmi mobilisatrice A remplie à 100% pénètre dans la chambre de mobilisation par le haut (l'extérieur) et progresse de manière aléatoire vers une des 8 cases adjacentes, ou reste immobile (probabilité de 1/9 pour chaque case). (...)

t4 : Elle rencontre une mobilisable B présentant un volume de 60%. Une trophallaxie s'effectue alors de A vers B, d'un montant de 40% et la fourmi B devient à son tour mobilisatrice.

t5 : La fourmi A, emplie à 60% continue sa progression au hasard à travers la chambre. (...)

t8 : Elle rencontre une fourmi C remplie à 100%. Celle-ci étant à saturation, il n'y a pas de trophallaxie effectuée. (...)

t11 : Elle rencontre une fourmi D remplie à 10%. Cette fois-ci, la trophallaxie permet le transfert d'un volume de 60%. La fourmi D, devenue mobilisatrice, continue son parcours aléatoire.

t12 : La fourmi A, complètement vide, sort du nid. (...)

La propagation de la mobilisation continue ainsi à travers la chambre, jusqu'à ce que les fourmis mobilisatrices ne rencontrent plus de fourmis susceptibles d'accepter une trophallaxie.

Jeux de paramètres

Nous avons utilisé différents jeux de distributions du taux de remplissage des fourmis, qui définissent plusieurs types de simulations : « tout ou rien » (TR), « continue » (C) et « bimodale » (BM).

Dans les simulations du premier type (TR), les fourmis sont soit vides, soit remplies au maximum de leur capacité.

Dans les simulations de type C, les volumes initiaux sont tirés au hasard, selon une loi uniforme (générateur à registre de décalage, R250 de Kirkpatrick et Stoll, 1981) ou normale (transformation de Box-Muller, 1958).

Le type BM est caractérisé par une distribution intermédiaire. On utilise une distribution TR à laquelle on rajoute des individus de volumes moindres, les effectifs étant calculés selon une équation du second degré (ax^2+bx+c). Ainsi, le facteur a détermine le degré de séparation entre les deux extrêmes, nous nommerons cette valeur « l'indice de séparation » de cette distribution. Ainsi, une forte valeur de a indique un fort indice de séparation et par conséquent une distribution très bimodale (proche d'une distribution TR).

Il faut noter que les distributions TR et uniforme constituent deux cas extrêmes. Cependant, de tels types de simulations sont utiles pour comprendre le mode de fonctionnement du modèle.

Dans l'ensemble des simulations, les paramètres non testés sont maintenus à des valeurs de références :

- Chambre de 30x30, densité de 1/2, soit un total de 450 fourmis.
- Déplacements au hasard uniforme par pas d'une case.
- Une seule mobilisatrice rentrant dans le nid par le côté « extérieur » au temps t1.

Nous effectuons 200 simulations sur lesquelles les valeurs testées sont moyennées (nous avons démontré que la variance est négligeable pour de telles valeurs).

Afin de décrire de manière simple le comportement du modèle, nous avons choisi certaines variables plus pertinentes.

Ainsi, nous décrirons plus particulièrement dans ce travail les variations du temps passé (entre l'entrée et la sortie du nid) et la distance parcourue dans la chambre par les fourmis mobilisables, ainsi que le nombre de contacts avant la trophallaxie. Ces variables permettent de cerner les mécanismes en jeu au niveau individuel. Nous commenterons également l'évolution de l'amplitude (le nombre maximum de fourmis étant sortis) et de la vitesse (le temps d'atteinte du maximum de flux de sorties) de la réponse, qui décrivent le comportement général du modèle. Enfin, nous étudierons la dynamique des trophallaxies effectuées, et sa relation avec les sorties, afin de mieux comprendre la relation entre le niveau local et global.

Effets des paramètres d'état

Le volume

Simulations tout ou rien (TR)

Dynamique

Ce type de simulations est un cas simple présentant bien le comportement du modèle.

Nous chercherons ici à comprendre comment le volume moyen de remplissage des fourmis peut influencer la dynamique de sortie.

Pour tester différentes valeurs de volume moyen, on fait varier la proportion de fourmis vides. On teste ainsi des proportions de 25, 50, 75 et 100% de fourmis vides.

Pour de telles valeurs, le temps passé dans le nid par chaque fourmi après qu'elle ait été contactée (et soit donc devenue une mobilisatrice), de même que la distance parcourue et le nombre de contacts effectués avant la trophallaxie, sont inversement proportionnels au nombre d'individus vides.

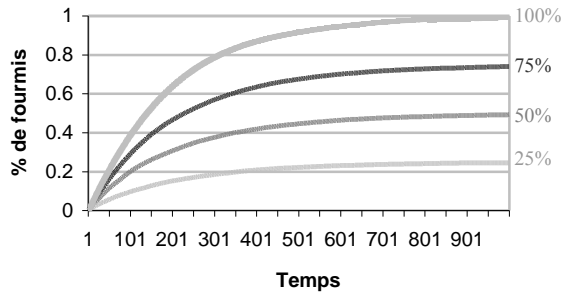


Figure 2: Proportion cumulée moyenne de fourmis sorties en fonction du temps (100% de fourmis vides, 75%, 50%, 25%).

On constate (figure 2) que le nombre de fourmis sortantes augmente constamment, et tend lentement vers le maximum, ce qui correspond à la proportion de fourmis vides. De façon similaire, le nombre de trophallaxies décroît vers 0, traduisant la chute de la probabilité de rencontre due à la désertion du nid. On peut remarquer que le nombre de trophallaxies en fonction du temps est la dérivée du nombre de sorties cumulées, une seule trophallaxie suffisant à faire sortir l'individu mobilisateur. L'amplitude de la réponse varie en fonction du nombre de fourmis vides, et donc mobilisables (une fourmi pleine ne pouvant recevoir de trophallaxie). Une forte proportion d'individus pouvant être mobilisés provoque un plus grand nombre de sorties et on peut noter que la relation entre le nombre de fourmis sorties et la proportion initiale est linéaire ($R^2 > 0.9$; $p < 0.01$ dans tous les cas).

Ici, la probabilité de rencontrer une fourmi mobilisable est le facteur primordial agissant sur la dynamique de la mobilisation.

En effet, on peut facilement expliquer la dynamique observée par une relation dépendante du nombre et de la probabilité de rencontre de fourmis mobilisables.

Soit n_0 le nombre de fourmis vides au départ, le nombre de fourmis sorties à un temps t peut s'écrire:

$$n_t = n_0 \cdot (1 - e^{-k \cdot t})$$

Où k est une constante exprimant la probabilité de rencontrer une fourmi vide. Le meilleur ajustement ($R^2 > 0.99$; $p < 0.01$) s'obtient pour $k = 0,005$. Cette valeur peut sembler plus élevée que celle attendue, mais ici, les agents se déplacent par pas de une case et peuvent interagir avec les cases voisines. Une valeur plus proche de la densité aurait été obtenue dans le cas d'individus effectuant des sauts de longueur aléatoire.

Propagation

La particularité de ce type de simulations est le mode de transmission de l'information. Il n'y a présence que d'un seul volume mobilisé, qui passe de fourmi en fourmi, traçant ainsi un parcours aléatoire dans la chambre.

Les résultats ci-dessus suggèrent que les inhomogénéités spatiales qui se créent ont un rôle secondaire. Nous considérerons donc que l'uniformité de la distribution n'est pas affectée. On peut noter que le nombre de fourmis restantes dans le nid tend vers 0 pour des temps de simulations infinis, mais en pratique, la dispersion des individus dans le nid est suffisante pour limiter le nombre maximum de sorties à 98% du total des individus mobilisables pendant le temps des simulations (un nombre de 1000 pas de temps suffisant dans la plupart des cas à atteindre un maximum suffisamment stable).

Simulations continues

Les simulations TR nous ont permis de décrire le comportement du modèle dans un cas simple. Cependant, un tel cas est relativement éloigné de la variabilité des phénomènes biologiques.

Aussi, on va chercher à appréhender l'effet d'une distribution sur le comportement du modèle.

Dynamique

Dans cette optique, on distribue le volume stocké par chaque fourmi selon une loi normale.

Avant de décrire l'impact de la moyenne de cette distribution, on vérifie qu'une variation de l'écart-type ne modifie pas de façon significative la dynamique de sortie. De plus, ni le temps de parcours dans le nid ni le nombre de contacts effectués avant la trophallaxie ne varient. Cependant, l'écart-type du nombre de contacts augmente légèrement avec l'écart-type de la distribution des volumes.

Une variation de la moyenne des volumes répartis produit des résultats plus intéressants. L'écart type restant le même (10%), la moyenne est fixée à 20% (affaement fort), 50% (moyen) et 80% (faible) du volume total ingérable.

Dans un premier temps, on peut constater que (comme dans une distribution TR) le temps, la distance parcourue dans le nid et le nombre de contacts effectués avant la dernière trophallaxie sont inversement proportionnels à l'affaement.

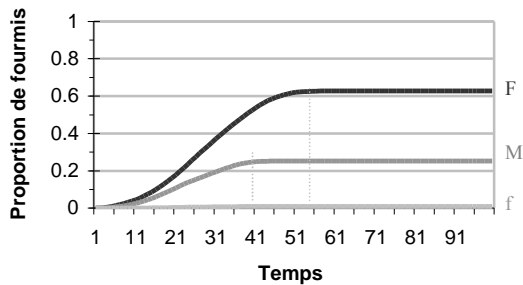


Figure 3 : Proportion cumulée moyenne de fourmis sorties en fonction du temps (F: affaement fort, M: moyen, f: faible).

Ensuite, on observe que l'amplitude de la réponse varie avec le volume moyen, un grand affaement provoquant un nombre de sorties plus important (figure 3).

Il existe par ailleurs une différence quant à la vitesse de la mobilisation, une simulation avec un faible affaement voyant le maximum du flux de sortie atteint plus tôt.

Les flux de sortie décrivent en effet une courbe en cloche, avec pour des affaements moyens et faibles, des maximums atteints plus rapidement.

Ici encore, le nombre de trophallaxies est corrélé au nombre de sorties ($R^2 > 0.9$; $p < 0.01$ dans tous les cas)

Propagation

Dans ce type de simulation, chaque mobilisatrice effectue un nombre de contacts inversement proportionnel à sa probabilité de rencontrer une fourmi mobilisable, et reste donc plus longtemps dans le nid proportionnellement à cette probabilité.

Une mobilisatrice va en effet contacter plusieurs fourmis avant de pouvoir sortir, car elle ne peut pas toujours effectuer une trophallaxie qui la vide. Ainsi, le volume déjà présent est remobilisé, ce qui participe à l'accélération de la mobilisation. On parle de transmission du volume en arbre, pour le distinguer du processus de transmission en chaîne.

Une même fourmi provoque la mobilisation de plusieurs autres, et le nombre de fourmis mobilisées croît de manière exponentielle. Puis, les mobilisatrices se rencontrant entre elles, un effet de saturation apparaît.

On peut donc expliquer la dynamique de sortie observée par une formule simple :

$$n_t = \frac{n_s}{1 + e^{-\mu \cdot (x - x_s)}}$$

où n_s est l'effectif maximum de fourmis mobilisables, x_s le temps d'atteinte de 50% des sorties totales, et μ le coefficient rendant compte du nombre de fourmis mobilisable rencontrées par une mobilisatrice. On peut noter que ce type idéal de dynamique ne prend pas en compte la double saturation du système, à savoir la chute du nombre de fourmis présentes et l'augmentation en fourmis mobilisatrices. En effet, il n'y a ici qu'un seul paramètre de saturation.

Il est intéressant de noter que la distribution des agents dans la chambre se trouve affectée, la mobilisation se fait de proche en proche, à la manière d'une diffusion (figure 4).

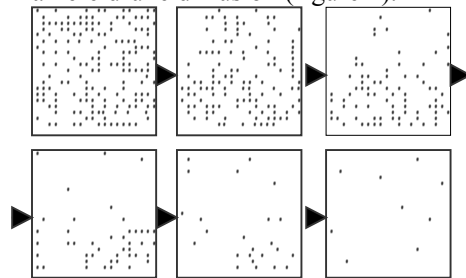


Figure 4 : Simulation continue, vues de la chambre de recrutement à différents temps. (temps de 0 à 50 par pas de 10 ; distribution normale, volume moyen de 0%)

Cette réorganisation est également à même de provoquer un écart au modèle idéal, en produisant de fortes inhomogénéités locales.

Relation volume - réponse

On a vu que l'affaiblissement moyen initial affectait le nombre maximum de sorties possibles. Cependant, la relation entre ces deux variables est particulière.

Pour des valeurs de volume moyen inférieures à 50%, elle est linéaire ($y = -26x + 180$, $R^2 = 0.99$; $p < 0.01$), pour des valeurs supérieures, elle suit une fonction exponentielle ($y = 1E+06^e(-17.99x)$; $R^2 = 0.86$; $p < 0.01$).

Cet effet de baisse progressive du nombre maximum de sorties est dû à l'apparition très rapide de l'effet de saturation. Le volume global des fourmis mobilisées ne peut rapidement plus provoquer de sorties car les mobilisatrices ne peuvent plus se vider.

La valeur de 50% est à ce titre significative car elle marque le basculement entre une majorité de fourmis vides et une majorité de fourmis pleines.

Simulations bimodales (BM)

Les deux types de simulations précédentes ont permis d'explorer deux cas relativement différents l'un de l'autre. Les simulations du type BM nous permettent de tester la dynamique du modèle sur un cas intermédiaire: une distribution TR affectée d'une certaine variabilité.

Dynamique

On constate que le comportement du modèle combine certaines caractéristiques des deux types précédents de simulations. Une variation du volume moyen produit un effet similaire aux cas précédents et la relation entre le nombre maximum de sorties et le volume initial est analogue à celle des simulations continues.

L'apport principal est l'apparition d'un fort effet de l'indice de séparation. Nous nous intéresserons plus particulièrement à ce résultat. De prime abord, on peut constater qu'un changement dans cet indice de séparation affecte profondément la dynamique des trophallaxies (figure 5).

En effet, dans le cas d'un faible indice de séparation, la dynamique se rapproche de celle des simulations continues, alors que pour des indices de séparation élevés, elle se rapproche du cas tout ou rien.

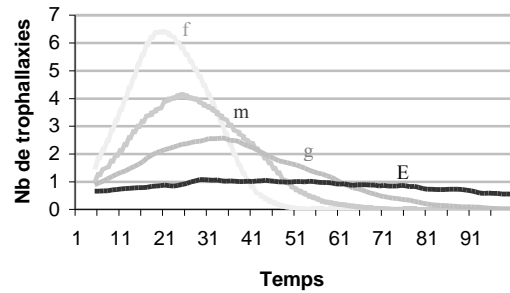


Figure 5 : Nombre moyen de fourmis effectuant une trophallaxie à un temps donné (de haut en bas : indice de séparation de la distribution : f : faible, m : moyen, g : grand, E : élevé).

Une augmentation de l'indice de séparation provoque une variation proportionnelle (linéairement : $y = 7.5x + 54$; $R^2 = 0.98$; $p < 0.01$) du nombre de sorties, ce qui est similaire au cas TR.

De plus, pour de grands indices de séparation, l'atteinte du maximum du flux de sorties se fait rapidement et la décroissance est prononcée. A l'inverse, pour des indices de séparation plus faibles, le maximum est atteint plus tard et la décroissance est plus lente.

La relation entre l'indice de séparation et le temps d'atteinte du maximum de flux de sorties suit une loi en puissance ($y = 32.32x^{-0.20}$; $R^2 = 0.95$; $p < 0.01$).

Propagation

On peut remarquer que dans ce cas, la transmission des volumes joue à la manière d'une diffusion puis évolue vers une transmission en chaîne, du fait de la réorganisation de la distribution des volumes vers une répartition tout ou rien.

On peut donc constater que le changement dans la distribution des volumes influence fortement la dynamique de réponse du modèle, notamment en modifiant la répartition spatiale des individus par le biais d'un changement dans la transmission de l'information.

La satiété

Simulations tout ou rien

Une autre façon de faire varier la capacité des fourmis est de modifier le volume maximum qu'elles peuvent accepter.

On distribue donc de façon normale la limite de satiété dans la population, en utilisant une distribution de type TR pour le volume initial des agents.

De manière intuitive, cela équivaut à une répartition des volumes initiaux. En effet, les

fourmis échangent des volumes en fonction de la différence entre leur volume maximum et leur volume stocké. Cette différence est équivalente, que l'on fasse varier la satiété ou le volume initial.

Dynamique

On choisit, pour un écart type de 0.1, différentes valeurs d'écart entre le volume stocké et le seuil de satiété : 0.8 (grand), 0.5 (moyen) et 0.2 (faible).

La dynamique des trophallaxies effectuées diffère de celle observée dans le cas de distributions gaussiennes des volumes initiaux. En effet, on observe une rapide augmentation suivie d'une baisse plus lente du nombre de trophallaxies. Ce type de décroissance se rapproche des simulations TR de volumes stockés, sauf pour ce qui est de l'échelle de temps, qui est environ 10 fois plus courte, et d'une augmentation plus rapide en début de simulation. Le temps d'atteinte du maximum est en revanche le même dans tous les cas, le temps d'atteinte du maximum de trophallaxies n'est pas affecté par le changement de seuil de satiété.

Propagation

La différence avec les simulations sur le volume est due au fait que la satiété n'est pas un paramètre qui varie au cours du temps, contrairement au volume de nourriture présent. De plus, la transmission des volumes se fait alternativement en chaîne (rencontre d'une fourmi vide) et en arbre (rencontre d'une fourmi *presque* vide).

Ces deux effets se combinent pour ralentir la mobilisation en fin de simulation. Le problème n'est pas de rencontrer une fourmi mobilisable, mais suffisamment vide pour permettre une trophallaxie transvasant tout le volume restant. L'effet de saturation s'effectue ici sur la probabilité de rencontre, pondérée par l'augmentation du volume stocké moyen par individu, les fourmis à basse satiété étant les plus rapides à partir.

Simulations continues

Nous avons vu avec le volume moyen que les distributions TR et gaussiennes avaient des effets différents.

Afin de comparer les effets de ces distributions dans le cas de variation de la satiété, on effectue des simulations en faisant varier ce paramètre de satiété selon une loi normale et en répartissant également le volume initial selon

une loi normale (moyenne de 0.1, écart-type de 0.1).

On teste différents écarts entre les moyennes des distributions de volumes et de satiété: 0.1 (faible), 0.4 (moyen) et 0.7 (grand).

Les résultats obtenus recourent ceux obtenus précédemment quant à la baisse du nombre maximum de sorties. Cependant, l'impact de la différence (satiété-volume) sur la dynamique des trophallaxies est moindre. L'évolution du nombre de trophallaxies présente une allure similaire à celles obtenues dans le cas de simulations où seul le volume est distribué selon une loi normale. De plus, la vitesse de la réponse est ici aussi affectée, contrairement au cas précédent (distribution TR du volume et gaussienne de la satiété).

Une telle différence s'explique par le fait que le mode de transmission du volume varie très peu au cours du temps du fait de la forte variabilité de la capacité des agents. En effet, la transmission en chaîne est alors abandonnée au profit de la transmission en arbre.

Simulations bimodales

On utilise une répartition BM du volume initial avec une distribution normale de la satiété et on fait une nouvelle fois varier les écarts entre les deux moyennes (0.25, 0.5 et 0.75).

La dynamique des trophallaxies présente une forme proche de celle obtenue pour les simulations continues, avec une décroissance légèrement moins rapide. Cependant, le temps d'arrivée au maximum de trophallaxies ne varie pas, la vitesse n'est pas affectée, ce qui est similaire aux simulations TR précédentes sur la satiété.

Un tel comportement est dû au fait qu'il existe, comme dans les simulations TR, une réorganisation dans la transmission de la mobilisation, mais qui agit de manière moins forte, du fait de la plus grande variabilité des individus, comme dans le cas précédent.

Effets des paramètres spatiaux

Nous avons vu que la variation de la distribution de volume et de seuil de satiété pouvait provoquer de grandes modifications du comportement du modèle.

Or ces distributions étaient à chaque fois réparties de façon uniforme dans la chambre de mobilisation. Nous allons maintenant introduire une distribution spatiale et en examiner l'effet sur la réponse du modèle.

Distributions simples

Dans un premier temps, observons l'effet d'une répartition simple des fourmis dans le nid. En utilisant une simulation de type TR, on sépare les deux populations dans la chambre. On garde une proportion égale de fourmis vides et pleines (50%) et la densité globale est la même.

On définit quatre distributions, fonctions de la position des fourmis vides: à l'entrée, sur les bords, vers le nid, au centre.

Le temps passé dans la chambre, la longueur du parcours et le nombre de contacts avant la trophallaxie sont fonction de la rencontre de fourmis vides, comme on l'a vu dans les simulations TR précédentes.

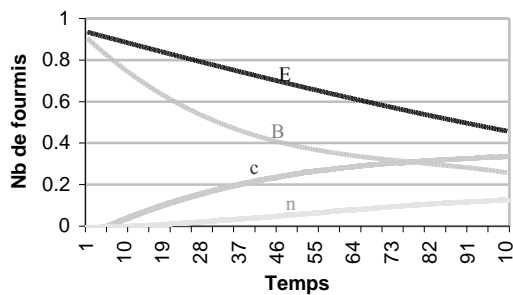


Figure 6: Nombre moyen de fourmis effectuant une trophallaxie à un temps donné (position des fourmis vides : E : à l'entrée, B : sur les bords, c : au centre, n : vers le nid).

On observe deux types de dynamique (figure 6). Dans un cas (dispositions à l'entrée et sur les bords) les sorties se font rapidement et dès le départ de la simulation ; dans l'autre (vers le nid et au centre) le nombre de trophallaxies est nul au départ et passe par un maximum avant de décroître (phénomène similaire à la courbe bF de la figure 7).

On peut noter qu'après un temps de simulation relativement long, le nombre de trophallaxies est identique pour toutes les simulations, et décroît régulièrement, comme dans le cas simple.

Les dynamiques de sorties s'échelonnent donc en fonction de la probabilité de rencontre des fourmis vides par la recruteuse.

Pour bien cerner la différence entre les deux types de dynamique, il faut rappeler que les individus se déplacent au hasard dans le nid. Une fourmi arrivant dans une zone uniquement investie par des agents non mobilisables mettra un certain temps avant de contacter par hasard une fourmi mobilisable qui sera vraisemblablement plus proche des autres individus vides, et ainsi de suite...

Distributions linéaires du volume moyen sur la hauteur de la chambre

Une représentation plus réaliste serait de répartir les individus sur le gradient d'une variable.

Simulations tout ou rien (TR)

Nous effectuons donc des simulations en répartissant les fourmis selon un gradient linéaire de volume moyen, orienté sur l'axe extérieur/intérieur. Ce qui revient à faire varier de façon continue la proportion de fourmis vides sur cet axe de la chambre.

On définit quatre distributions, en fonction de la direction du gradient (vers l'entrée : majorité de fourmis vides vers l'extérieur, vers le nid : majorité de fourmis vides vers l'intérieur du nid), et de sa force (valeurs du coefficient directeur du gradient : faible=5, fort=15).

Ici encore, les différentes variables individuelles se comportent comme dans les simulations TR déjà vues.

Les dynamiques s'échelonnent de façon régulière selon les différents gradients, le plus grand volume rapidement mobilisable entraînant le plus de sorties.

La relation entre la force du gradient et le nombre de sortie maximum est linéaire ($y=0.0058x+0.316$, $R^2>0.99$; $p<0.01$).

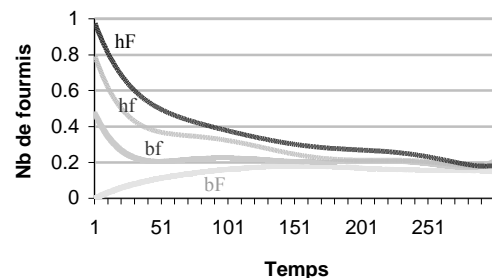


Figure 7 : Nombre moyen de fourmis effectuant une trophallaxie à un temps donné (gradients de volumes : hF : haut-fort, hf : haut-faible, bf : bas-faible, bF : bas-fort).

On peut à nouveau distinguer deux types de dynamique de trophallaxie en début de simulation (figure 7).

La première est représentée par les trois courbes décroissantes (gradients hF, hf, bf), la seconde par la courbe croissante (gradient bF). Ce type de découplage est similaire à celui observé dans le cas des distributions simples (figure 8).

Cependant, vu la distribution spatiale plus continue, l'obtention d'un nombre de trophallaxies nul au départ de la simulation

nécessite la présence exclusive des fourmis vides loin de l'entrée.

Il apparaît que la présence de quelques fourmis vides à cet endroit suffit à déplacer la valeur de départ vers le haut. La valeur nulle en début de simulation est donc un point instable qu'une simple variation dans les conditions initiales suffit à supprimer.

Simulations continues

Afin d'éviter une telle sensibilité, on peut construire un gradient de volume moyen non en jouant sur les proportions relatives d'individus vides ou pleins, mais en répartissant directement leur volume initial.

Ainsi, on définit un gradient de volume moyen avec des valeurs de forces identiques au précédentes (extérieur : fourmis les plus vides vers l'entrée du nid, intérieur : fourmis les plus vides vers le fond de la chambre).

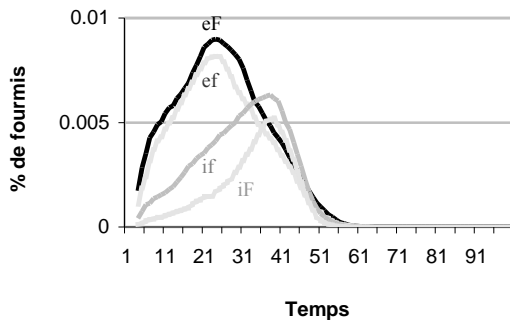


Figure 8 : Proportion moyenne de fourmis effectuant une trophallaxie à un temps donné (gradients : eF : extérieur-fort, ef : extérieur-faible, if : intérieur-faible, iF : intérieur-fort)

La dynamique du nombre de trophallaxie se répartit en deux types, en fonction de l'orientation du gradient de volume moyen (figure 8). En effet, on observe dans le cas des gradients orientés vers l'extérieur une rapide augmentation du nombre de trophallaxies, suivie d'une décroissance légèrement moins rapide. Dans le cas des gradients de volumes orientés vers l'intérieur du nid, la croissance est au contraire, moins rapide au départ, mais la baisse du nombre de trophallaxie est très rapide ensuite.

On peut noter que le nombre de sorties maximum (en fin de simulation) s'échelonne linéairement ($R^2 > 0.9$; $p < 0.01$) dans l'ordre : eF (le plus grand nombre), ef, if, iF (le plus petit).

La cause de cet répartition particulière des dynamiques de sorties est encore une fois principalement la probabilité de rencontrer une fourmi mobilisable, pondérée par la probabilité que la mobilisatrice se vide à la prochaine

rencontre. On peut également noter que l'effet de saturation (quand les mobilisatrices se rencontrent) est responsable de la chute brutale du nombre de trophallaxie dans le cas des gradients orientés vers l'intérieur du nid. En effet, quand les mobilisatrices rencontrent au début de la simulation des individus ne pouvant accepter qu'un petit volume, la transmission de la mobilisation est du type « en arbre », et il y a peu de sorties. De ce fait, le nombre de mobilisatrices croît de façon exponentielle, saturant rapidement le système.

Simulations bimodales (BM)

Comme on l'a vu précédemment, il est intéressant de regarder le comportement du modèle pour le type BM, qui présente certaines des caractéristiques des deux autres types.

On utilise ici aussi les mêmes valeurs de gradients de volume moyen que celles définies précédemment, mais en appliquant une distribution BM.

Les différentes variables individuelles se comportent comme dans les simulations TR.

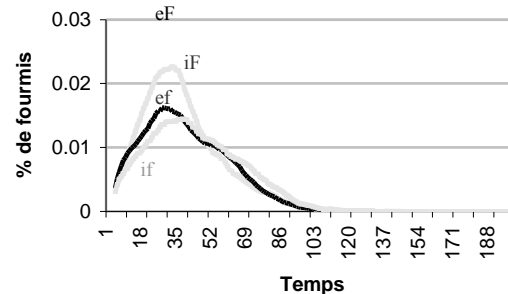


Figure 9 : Proportion moyenne de fourmis effectuant une trophallaxie à un temps donné (gradients : eF : extérieur-fort, iF : intérieur-fort, ef : extérieur-faible, if : intérieur-faible)

Contrairement aux résultats attendus, ici l'amplitude n'est pas fonction de la position des fourmis les plus vides, mais principalement de la force du gradient de volume (figure 9).

En effet, on constate que le nombre de fourmis sorties (après 1000 pas de temps) est plus grand dans le cas des gradients forts que des faibles. Le temps d'atteinte du maximum du flux de sortie varie peu.

Ainsi, un fort gradient présentant des fourmis principalement remplies vers l'entrée du nid provoquera plus de sorties qu'un gradient plus faible avec des fourmis vides à l'entrée.

Ce phénomène est dû au fait que la distribution BM va injecter une certaine proportion d'individus mobilisables, ce qui pourra enclencher rapidement une transmission en arbre de la mobilisation et ce, même s'il existe

une majorité d'individus non mobilisable. De plus, le temps d'attente des individus à l'intérieur de la chambre est alors suffisamment court pour permettre de faire rapidement sortir les mobilisatrices qui arrivent à se vider grâce à ces individus.

Ainsi, ce qui est déterminant dans la dynamique des trophallaxies est non seulement la probabilité de rencontrer une fourmi mobilisable, mais aussi de rencontrer une fourmi suffisamment vide pour permettre une sortie immédiate de la mobilisatrice.

Distributions de densités

Jusqu'à présent, les individus étaient uniformément répartis dans la chambre, sans variation de densité. Cependant, cette situation est idéale, et ce paramètre spatial pourrait jouer un rôle dans la dynamique du modèle.

Afin d'évaluer son impact, nous avons tout d'abord fait varier la densité tout en gardant une répartition uniforme des fourmis. Le nombre de sorties maximum ne varie pas dans ce cas, seule la vitesse d'atteinte du maximum de sorties augmente avec la densité. Ce qui est aisément explicable par la variation dans les probabilités de rencontre des fourmis mobilisables.

Pour approfondir le rôle joué par la densité, nous avons construit des gradients de densités. Les résultats les plus intéressants s'obtiennent avec une distribution gaussienne des volumes.

Toutes choses étant égales par ailleurs, on répartit les fourmis sur un gradient de densité, nommé ici selon la position de la plus forte concentration en agents dans la chambre (coefficient directeur de 1 pour les gradients « vers l'entrée » et « vers le nid »).

On peut remarquer qu'une des particularités de ces distributions est qu'elles agissent fortement sur la distance de parcours des mobilisatrices, sans influencer nécessairement le temps passé dans la chambre.

Dans ce cas de répartition en gradient de densité, le nombre total de sorties ne varie pas non plus, c'est le temps d'atteinte du maximum de trophallaxies qui est modifiée.

Le maximum de sorties est atteint plus vite quand le gradient de densité est orienté vers l'entrée du nid. On remarque également que la pente des zones de croissance et de décroissance sont particulières. Par exemple, la diminution du nombre de trophallaxies dans le cas du gradient orienté vers l'entrée s'effectue plus lentement que son augmentation.

Cet effet est dû à la combinaison du gradient de probabilité de rencontre et de la baisse de cette même probabilité dans le temps, du fait de la désertion progressive de la chambre.

Effet des combinaisons de paramètres

Nous avons jusqu'à présent étudié chacun des paramètres choisis de façon plus ou moins indépendante. Les relations potentielles entre les mécanismes sous-jacents étant nombreuses, nous nous sommes intéressés à plusieurs paramètres en nous limitant à celles susceptibles d'être rencontrées dans la nature.

Les combinaisons présentant les réponses les plus intéressantes sont celles où il y a un fort gradient de volume et un gradient de densité fort.

Nous avons reporté sur le même graphique (figure 10) les différentes dynamiques obtenues dans les principaux cas.

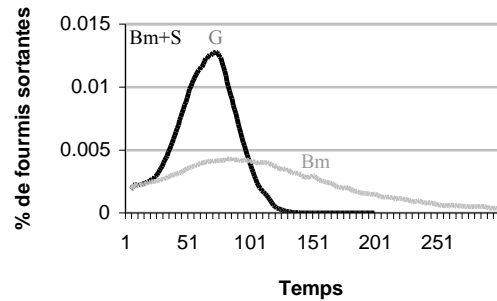


Figure 10 : Proportion de fourmis sorties en fonction du temps et selon différents types de simulations combinées sur un gradient de volume moyen et de densité (Bm+S : Distribution bimodale des volumes et gaussienne des satiétés, G : distribution gaussienne des volumes, Bm : distribution bimodale des volumes)

Ce type de combinaison n'a que peu d'influence sur le nombre total de fourmis sortie.

Cependant, l'apport principal de ce type de combinaisons est l'accélération des dynamiques. En effet, les maximums de flux de sorties sont atteints plus vite que pour des simulations avec répartition complètement uniforme des individus.

Comparaison aux résultats expérimentaux

Il faut préciser en premier lieu que les principaux résultats à notre dispositions ont été obtenus chez *Lasius niger*. Cette espèce étant considérée comme typique des fourmis utilisant le recrutement de masse, nous la considérerons comme une bonne référence (Beckers *et al.*, 1993)

Les premiers résultats expérimentaux obtenus (Mailleux et al., 1999, en prep.) décrivent plusieurs caractéristiques de la mobilisation.

Tout d'abord, le comportement des individus mobilisateurs (revenant d'une source de nourriture vers l'intérieur du nid) ne varie pas en fonction de l'affaiblissement de la colonie (1, 4 et 8 jours de jeûne dans ce cas), mais les caractéristiques de la mobilisation varient.

Ainsi, la durée moyenne de séjour et la distance parcourue dans la chambre de mobilisation baissent de façon significative avec l'affaiblissement. Ce phénomène est reproduit par le modèle dans le cas des simulations « tout ou rien » et « bimodales », où la durée de séjour est fonction de la probabilité de rencontre d'une fourmi disponible pour recevoir une trophallaxie. On peut cependant noter le rôle non négligeable de la densité sur la durée de séjour. Le nombre moyen de contacts effectués par une fourmi mobilisatrice diminue également significativement avec l'affaiblissement. Le modèle reproduit également ce phénomène dans le cas des simulations « bimodales » et « continues », où le nombre de contacts effectués est fonction du volume des receveuses rencontrées.

Enfin, ces résultats expérimentaux nous indiquent que le taux de sortie des fourmis mobilisées augmente significativement avec l'affaiblissement, ce que le modèle reproduit en modulant le volume moyen des fourmis.

D'autres résultats détaillent la dynamique des flux de sorties lors d'expériences de recrutement vers une source de nourriture (Dussutour, 2001).

Ces flux présentent les caractéristiques suivantes : après l'arrivée d'une fourmi ayant été à la source de nourriture, le flux de sortie augmente rapidement jusqu'à un maximum. Puis, il décroît plus lentement jusqu'à atteindre une valeur stationnaire qui varie peu tant que la source de nourriture est présente.

On retrouve ce type de dynamique de sortie dans le modèle, notamment dans les simulations de type intermédiaire, où la baisse progressive des flux de sorties est présente, et dans les simulations TR sur la satiété.

La présence d'une valeur stationnaire est atteinte dans les expériences quand le nombre d'individus quittant la source de nourriture est égal au nombre de fourmis sortant du nid.

Le modèle ne prend pas en compte les mécanismes régulant les déplacements des individus en dehors du nid, ceux-ci étant particulièrement complexes. On considérera que

la forte variabilité du temps de parcours entre la source de nourriture et le nid est suffisante pour produire un flux de retour continu ne variant pas en fonction du temps. De plus, les mécanismes de déplacements d'individus entre l'intérieur du nid et sa périphérie sont encore mal connus.

Aussi, pour reproduire ce phénomène, on réapprovisionne régulièrement la chambre de recrutement en domestiques mobilisables au cours de la simulation.

Plusieurs types de simulations permettent de reproduire avec suffisamment de précision les résultats observés.

Nous avons choisi de ne représenter que les simulations les plus simples (figure 11).

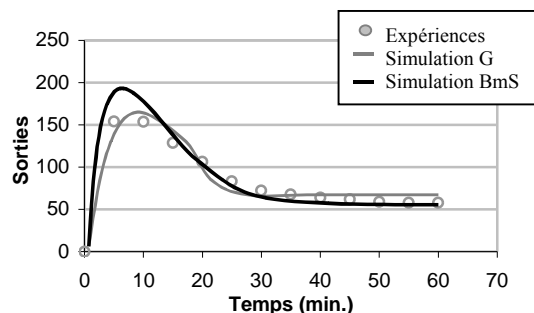


Figure 11 : Comparaison des flux de sorties entre deux types de simulations et les résultats obtenus (G : distribution gaussienne sur volume et satiété, BmS : distribution bimodale sur volume et gaussienne sur satiété)

Ces deux types de simulations ont toutes les deux une bonne corrélation avec le modèle ($R^2 > 0.8$; $p < 0.01$).

La principale différence est que pour ajuster le modèle aux résultats observés, nous avons multiplié l'échelle du temps et l'échelle du nombre de sorties par des coefficients différents.

Pour les simulations utilisant deux distributions gaussiennes sur le volume et la satiété, c'est l'échelle de valeur qui a dû être la plus modifiée. Pour les simulations combinant une distribution bimodale pour le volume et gaussienne sur la satiété, c'est au contraire l'échelle de temps qui est la plus pondérée.

Ces coefficients n'ont d'intérêt que lors d'une comparaison entre deux types de simulation. En effet, les paramètres de départ des simulations effectuées sont susceptibles d'être très différents de ceux effectivement observés lors des expérimentations. Cependant, l'aspect dynamique demeure le même quelles que soient les valeurs des échelles.

Ces résultats indiquent donc qu'il peut exister deux types de distributions pouvant provoquer une dynamique de sortie telle que celle observée. Les valeurs d'ajustements calculées

nous indiquent que dans le cas des simulations « G » un pas de temps du modèle correspondrait à environ 40 secondes, alors que dans le cas des simulations « BmS », il correspondrait à 15 secondes.

Aux vues des observations effectuées chez les fourmis, cette dernière valeur semble la plus vraisemblable.

DISCUSSION

Nous avons analysé le rôle de trois paramètres essentiels dans la dynamique de recrutement : le volume stocké initialement et sa distribution entre les individus, leur capacité de stockage et leur distribution spatiale.

Nous avons montré comment les modifications de ces paramètres pouvaient influencer les différentes dynamiques (de sortie et de trophallaxie), notamment en agissant sur la probabilité de rencontre entre une mobilisatrice et une fourmi mobilisable suffisamment vide.

Mais également sur le type de propagation de la mobilisation. Nous en avons distingué deux formes : en chaîne et en arbre, la différence se faisant plus particulièrement sur le nombre d'individus contactés par une même mobilisatrice durant son séjour dans la chambre de mobilisation.

Un troisième élément important dans la dynamique de mobilisation est la distribution spatiale des individus dans la chambre et leur réorganisation.

Ces différents mécanismes (déplacements, échanges, stockages et sorties) créent des rétroactions et des régulations. Par exemple une propagation en arbre qui résulte simplement de la distribution initiale des volumes induit une dynamique des sorties de type logistique et la chambre se vide de manière progressive et inhomogène (de la sortie vers le fond). Une onde de mobilisations/sorties se propage dans la chambre, laquelle influence à son tour les sorties.

D'une manière générale, nos résultats nous suggèrent que la distribution de l'affamement chez les fourmis pratiquant le recrutement de masse est de type bimodal. En effet, c'est avec ces distributions que le comportement du modèle semble se rapprocher le plus des phénomènes observés, tant en termes de mécanismes que de réponse.

Notre modèle est délibérément simplifié. Il ne prend notamment en compte que les interactions directes par trophallaxie. Malgré cette

simplification, la diversité des dynamiques obtenues est importante et nous avons mis en évidence des résultats non intuitifs.

Ainsi, tout en ignorant le phénomène de dépôt de piste, notre modèle produit des cinétiques des sorties similaires à celles observées dans un recrutement. Ce résultat n'est pas une démonstration de l'absence du rôle des pistes dans la nature, mais suggère que des mécanismes autres que la réponse à la piste (et jusqu'à présent ignorés) puissent jouer un rôle important dans la mobilisation. Cette hypothèse est confortée par le fait que la piste ne semble pas jouer un rôle essentiel au début du phénomène de recrutement.

Notre étude est actuellement qualitative et à ce stade du travail, des mesures expérimentales sont nécessaires pour quantifier les comportements individuels que prend en compte le modèle. Ainsi, nous manquons de données sur la distribution des réserves, le déplacement des individus à l'intérieur du nid, sur les caractéristiques des trophallaxies (temps et volume échangés) et la distribution spatiale des individus.

Nous avons vu le rôle de la distribution des réserves sur la dynamique, mais d'autres paramètres dont nous n'avons pas analysé l'influence, peuvent jouer un rôle important.

Par exemple, les déplacements dans le modèle sont non orientés, on peut penser que différents gradients présents dans le nid peuvent générer des déplacements préférentiels dans une direction. De telles variations seraient à même de diminuer le poids des distributions spatiales. Il est également nécessaire de réaliser des mesures au niveau des réponses collectives et de les comparer aux prédictions du modèle (dynamique de sorties et de trophallaxies, nombre de contacts, ...). De plus, une analyse de la distribution spatiale des fourmis dans le nid nous fournirait également des valeurs de références pour le paramétrage du modèle.

Le modèle montre qu'il peut exister un phénomène d'amplification des sorties sans activité de pistage. Il existe des espèces de fourmis qui ne pistent pas et ne coordonnent pas spatialement leur activité tout en pratiquant des échanges alimentaires (Hölldobler et Wilson, 1990). Notre modèle suggère que les flux de sorties après la découverte d'une ressource chez ces espèces peuvent présenter des caractéristiques particulières.

En effet celui-ci prédit que les flux de sorties pourrait suivre une évolution temporelle semblable à celle présentée par les recrutements. De plus, il serait particulièrement intéressant de réaliser des expériences avec des espèces qui utilisent habituellement le recrutement par piste mais où le dépôt de piste serait inhibé.

Notre modèle montre qu'il y a possibilité de synchroniser les sorties simplement grâce aux échanges alimentaires. D'un point de vue évolutif, une telle synchronisation des sorties peut s'avérer avantageuse. En effet, pour des ressources agrégées dans le temps mais dispersées dans l'espace, un recrutement par piste est défavorable alors qu'une synchronisation des sorties est avantageuse.

Il apparaît que plusieurs complexifications du modèle sont possibles. Ainsi, nous ne prenons en compte qu'une seule chambre de mobilisation. Pour se rapprocher de la réalité biologique, on peut ajouter plusieurs chambres, avec éventuellement des relations d'échanges d'individus entre ces chambres et avec l'intérieur du nid.

Une modification plus importante du modèle serait la prise en compte des fourmis à l'extérieur du nid. Ainsi, les fourmis sorties vers une source de nourriture reviennent au nid après un temps de séjour extérieur variable (dépendant de nombreux facteurs: distance, temps de boisson, encombrement, ...). Ce flux de retour pourrait avoir un effet d'amplification et de renforcement de l'activité de la première mobilisatrice. Un autre ajout possible est la prise en compte de la dispersion de la nourriture sur tous les individus (et en particulier vers le couvain) à travers des trophallaxies en cascade. On peut tenter de cette façon de comprendre l'impact des différenciations entre individus, tant au niveau spatial qu'au niveau des catégories fonctionnelles.

Ces questions s'inscrivent dans une suite logique à ce travail, qui propose d'orienter certaines questions posées en écologie comportementale vers un modèle plus simple de relations entre niveaux local et global.

BIBLIOGRAPHIE

Beckers, R., Deneubourg, J.L. and Goss S. (1993). Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger*

(Hymenoptera: formicidae) and its role in the collective selection of the food source. *J. Ins. Behav.*, 6, 258-267.

Box, G.E.P, M.E. Muller (1958). A note on the generation of random normal deviates, *Annals Math. Stat.*, 29, 610-611.

Brazier, F.M.T., Eck, P.A.T. van, and Treur, J. (2001). Modelling a Society of Simple Agents: From Conceptual Specification to Experimentation. *Journal of Applied Intelligence*, 14, , 161-178.

Camazine, S., J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, E. Bonabeau & G. Theraulaz (2001) *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press. 535 p.

Detrain, Cl., J.L. Deneubourg and J.M. Pasteels (1999). Decision-making in foraging by social insects. in : *Information Processing in Social Insects*, Eds Detrain Cl., J.L. Deneubourg et J.M. Pasteels. Birkhauser, 331-354.

Detrain, C. and Pasteels, J.M. (1992). Caste polyethism and collective defense in the ant *Pheidole pallidula*: the outcome of quantitative differences in recruitment. *Behav.Ecol. Sociobiol.*, 29, 405-412.

Detrain, Cl., J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels Eds (1999). *Information Processing in Social Insects*, Birkhauser.

Dussutour A., (2001). Organisation du recrutement chez la fourmi *Lasius niger* : rôle de l'encombrement. *Mémoire DEA*. ULB & Univ. Toulouse III. 25 p.

Hölldobler, B. and Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass., 732p.

Kirkpatrick, S., and E. Stoll, (1981); A Very Fast Shift-Register Sequence Random Number Generator, *Journal of Computational Physics*, 40, 517-526.

Theraulaz, G & F. Spitz Eds (1997) In *Auto-organisation et comportement*. Hermès. 293 p.

Mailleux A.C., J.L. Deneubourg & Cl. Detrain (1999), How do ants assess food volume ?, *Anim. Behav.*, 59, 1061-1069.

Mailleux A.C., Cl. Detrain, & J.L. Deneubourg (en prep). Honeydew production and regulation of the foraging.

Visscher, PK & Camazine S (1999) Collective decisions and cognition in bees, *Nature*. 397. 400.