

# Analyse mathématique du tri du couvain par les fourmis : Auto-organisation fonctionnelle dénuée d'intelligence collective.

L. Gaubert\*  
gaubert@enib.fr

P. Redou\*  
redou@enib.fr

F. Harrouet\*  
harrouet@enib.fr

J. Tisseau\*  
tisseau@enib.fr

\*Centre Européen de Réalité Virtuelle  
LISYC EA3883 UBO/ENIB  
25 rue Claude Chappe, 29280 Plouzané - FRANCE

## Résumé

*Le phénomène du tri du couvain chez certaines espèces de fourmis est connu comme un des principaux exemples de la capacité des insectes sociaux à résoudre des problèmes à l'échelle collective. Deux processus caractérisent le phénomène : l'agrégation des objets du couvain et leur tri en anneaux concentriques se distinguant par la taille des objets qu'ils regroupent. Malgré son influence dans la conception de systèmes multi-agents, aucune explication formelle de ce phénomène n'a été proposée. Nous présentons un modèle mathématique reposant sur des hypothèses minimales et issues des modèles informatiques existants. Son étude nous permet de prouver que le phénomène d'agrégation est indépendant du nombre d'agents à l'œuvre. En outre, nous montrons comment les structures annulaires observées dans les colonies de fourmis émergent naturellement, sans hypothèses supplémentaires. Ces travaux prouvent que le tri du couvain est un exemple d'auto-organisation fonctionnelle dénuée d'intelligence collective.*

**Mots-clés :** émergence, auto-organisation, tri du couvain

## Abstract

*Brood sorting, observed in some ant colonies, is a major example of social insects ability to solve problems at the collective level. Two processes characterize this phenomenon : a process of aggregation of all brood items in a single cluster, coupled with a process of segregation of items in concentric annuli, each containing items of different type. The mechanism of brood sorting, though it has influenced the development of research fields like ants algorithms, remains until now elusive, as no formal explanation was ever given. We present a first mathematical model devoted to brood sorting, based on minimal hypothesis. We prove that aggregation process occurs regardless to the number of ants. Moreo-*

*ver, we establish how concentric structure observed in ant colonies arise. Our results suggest that brood sorting is a case of functional self-organization, rather than collective intelligence.*

**Keywords:** Emergence, self-organisation, brood sorting

## 1 Introduction

Les insectes sociaux sont réputés pour leur capacité à réaliser des structures collectives relativement complexes : citons par exemple les constructions de nids [11, 8], le tri du couvain [7] ou l'auto-répartition des tâches dans la population [19, 1, 21]. Ces réalisations sont généralement considérées comme le résultat d'un travail collectif puisque les individus sont incapables d'appréhender les structures en question et pourtant la communauté parvient à les parachever. Cette capacité est nommée intelligence collective : un groupe d'individus aux capacités cognitives extrêmement limitées, dont les interactions mutuelles se réduisent au minimum et dont les agissements ne sont pas supervisés, accomplit des tâches significatives à l'échelle collective (par exemple [3]).

Le tri du couvain, observé chez certaines colonies de fourmis (*Lasius niger* [5], *Leptothorax* [7], *Pheidole pallidula* ou *Messor sancta* [4]), est un des premiers exemples d'intelligence collective. Ces colonies organisent le couvain en un unique amas de larves, et, notamment chez la fourmi *Leptothorax unifasciatus*, ce couvain est constitué d'anneaux concentriques rassemblant des larves de types différents : les plus petites au centre et les plus grosses en périphérie. Il est important de noter que cette structure est utile à la collectivité, en permettant par exemple aux larves matures d'être nourries en priorité [7].

Ce tri du couvain, à l'instar d'autres construc-

tions réalisées par les insectes sociaux, met en exergue la complexité des relations entre les comportements individuels et collectifs. C'est en grande partie pour cela que ce phénomène a influencé le développement de domaines tels que les algorithmes de fourmis [6, 13, 12] ou la robotique collective [16].

De nombreux modèles ont été élaborés afin de mettre en lumière le fonctionnement de ce tri : dans [4] les auteurs ont présenté un automate cellulaire dédié à la formation d'un cimetière dans les colonies de fourmis (processus d'agrégation analogue à celui du tri du couvain). Dans ce modèle informatique, les fourmis se déplacent aléatoirement et sont capables de différencier le type des objets qu'elles rencontrent et dont elles se saisissent, de même qu'elles savent estimer leur densité (dans leur voisinage). Un objet est alors plus à même d'être saisi (resp. déposé) si le nombre d'éléments de même type dans le voisinage de la fourmi est faible (resp. important).

Dans [14], les auteurs ont revisité ce modèle et indiqué, par le biais de simulations, que la tâche d'agrégation semble être accomplie par un unique agent et sans imposer de biais quant aux probabilités de retrait ou de dépôt d'une larve.

En ce qui concerne le phénomène de ségrégation, les tentatives d'élucidation font pour l'instant appel à deux modèles physiques :

- le premier s'inspire d'un modèle d'adhésion différentielle des cellules [22], expliquant l'adhésion de cellules de même type durant la morphogénèse de l'embryon ;
- le second exploite ce qui est appelé « l'effet muesli » [2] qui est un modèle de tri automatique de particules en fonction de leur taille, sous l'effet de la gravité et de secousses.

Plus récemment, [7] présente une étude du tri chez la fourmi *leptothorax* et notamment l'hypothèse selon laquelle ce tri se fait en deux phases : la première correspondant à une phase d'agrégation, suivie d'une seconde phase régie par un mécanisme de diffusion menant au tri annulaire. Les méthodes employées sont expérimentales et statistiques.

Quoi qu'il en soit, aucune explication formelle n'a jamais été proposée, tant pour le processus d'agrégation que pour celui de ségrégation en anneaux concentriques. Ce travail vient combler cette lacune en présentant un premier modèle mathématique dédié au phénomène du tri du

couvain, directement inspiré des nombreux modèles multi-agents déjà développés et dont les caractéristiques communes sont les suivantes :

- les agents se déplacent aléatoirement sur une surface finie (le couvain) ;
- lorsqu'un agent rencontre une larve au sol (*i.e.* elle n'est pas transportée par un autre agent et se trouve à une distance inférieure à un seuil fixé dans le modèle), deux actions sont possibles :
  1. l'agent ne transporte pas de larve, dans ce cas il se saisit de celle rencontrée ;
  2. l'agent transporte une larve, il la dépose alors à proximité (aléatoirement) de celle rencontrée.

Dans la première partie nous précisons notre modèle mathématique : les hypothèses, issues directement de ce qui précède, sont minimales. Ceci nous permet de dégager les principes fondamentaux des phénomènes étudiés : chaque fourmi est simplement capable d'identifier les objets du couvain (larves) en tant que tels, afin de s'en emparer et de les déposer les uns auprès des autres ; en particulier, les fourmis n'ont pas d'interaction entre elles et sont incapables d'évaluer quelque notion de densité. Ceci nous fournit un processus stochastique dont nous établissons certaines propriétés essentielles : il s'agit de la somme des carrés des distances mutuelles entre toutes les larves au sol. Nous montrons que ce processus décroît en moyenne jusqu'à un certain seuil, proche d'un minimum, qui correspond à la formation d'un amas de larves. Le processus oscille alors autour de ce seuil, avec une variance moyenne que nous étudions également. Outre des résultats supplémentaires qui prouvent une certaine optimalité de nos conclusions, nous montrons que cette minimisation des distances mutuelles entre les larves est qualitativement indépendante du nombre de fourmis œuvrant dans le couvain.

Dans la seconde partie nous exploitons les résultats précédents afin d'étudier la géométrie du couvain et d'élucider la formation de structures annulaires. Alliant la minimisation stochastique du processus étudié dans la première partie à la notion de taille virtuelle d'une larve nous aboutissons à une explication réaliste de ce tri si particulier.

Nos résultats tendent à prouver que dans le cas du tri du couvain, et tout au moins en ce qui concerne les modèles informatiques de ce

phénomène, le concept d'intelligence collective n'est pas pertinent. En revanche, nous prétendons qu'il s'agit d'un véritable exemple d'auto-organisation fonctionnelle puisque le tri annulaire qui en résulte est une construction naturelle et involontaire, qui apparaît comme étant la plus profitable dans la gestion du couvain.

## 2 Agrégation

Cette partie est consacrée à l'étude du mécanisme d'agrégation des objets en un unique amas, observé tant au niveau de la formation de cimetières qu'à celui du tri des larves dans le couvain. Nous présentons notre modèle mathématique puis exposons nos résultats. Dans toute cette partie les objets du couvain sont indifférenciés.

### 2.1 Définition du modèle

**Un résultat instructif.** Nous présentons tout d'abord une étude informelle qui permet de cerner les difficultés du problème et de se familiariser avec notre démarche de modélisation. Dans [14], les auteurs proposent comme raison essentielle à la formation d'amas le principe selon lequel lorsqu'un amas de larve disparaît, celui-ci ne peut se reconstituer, puisque les fourmis ne déposent des larves qu'à proximité d'autres larves. Bien que ce principe soit effectivement crucial, il n'est vrai que dans un cas extrêmement abstrait, *i.e.* lorsque les larves sont des points matériels et que les fourmis les déposent exactement les unes sur les autres (à une distance nulle). C'est en effet dans ce cas seulement que la notion de tas peut être définie sans ambiguïté et que l'on prouve aisément qu'inéluctablement, un seul amas résultera de l'action des fourmis.

Considérons un couvain constitué de  $N$  larves, distribuées dans  $m$  amas initiaux ( $m \leq N$ ). On peut aisément discrétiser le temps de façon à n'observer le couvain que lorsqu'une larve est déplacée. Soit alors

$$X^n = (X_1^n, \dots, X_m^n)$$

le vecteur aléatoire décrivant le nombre de larves dans chacun des  $m$  amas, au temps  $n$  (le  $i$ -ème amas contient  $X_i^n$  larves au temps  $n$ ).  $X^n$  est une chaîne de Markov dont l'espace des états est  $[0, N]^m$ . Par souci de concision nous supposons même que cette chaîne est homogène (la matrice de transition ne dépend pas de

$n$ ). Les probabilités de transitions sont associées aux événements du type « une larve est déplacée de l'amas  $i$  vers l'amas  $j$  ». Puisque, par hypothèse, un amas vide ne peut recevoir de larve, les états  $(N, 0, \dots, 0), \dots, (0, \dots, 0, N)$  sont exactement les états absorbants de la chaîne, chacun correspondant à une configuration présentant un unique amas. Étant donné que l'espace des états est fini, la chaîne de Markov atteint nécessairement un de ces états absorbants et y reste piégée. Ainsi, presque sûrement, un seul amas persistant fini par se former.

Cependant, dès lors que les larves ne sont plus des points matériels ou que les dépôts se font à une distance non nulle, ce raisonnement ne tient plus et les amas peuvent se briser, menant à l'apparition de nouveaux amas, et le modèle de [14] n'est plus adéquat.

Le modèle mathématique que nous proposons est inspiré d'un modèle informatique classique, dont une version a été développée dans notre laboratoire. C'est une chaîne de Markov dont les états sont les positions de chacune des larves du couvain (l'espace des états n'est alors plus fini, ni même dénombrable). Il s'agit d'un processus stochastique à temps discret, puisque, comme nous allons le décrire, les positions ne sont mises à jour que lorsqu'une larve est saisie ou déposée par un agent.

**Cadre général.** Pour décrire l'espace des états de notre processus nous assignons à chaque larve le vecteur de sa position dans le plan, et nous disons qu'une larve est « libre » lorsqu'elle n'est pas portée par une fourmi. Lorsqu'une larve est transportée nous notons  $\star$  son état. Ainsi, un couvain de  $N$  larves est modélisé par la liste des positions de chacune d'entre elles :

$$V = (V_1, \dots, V_N) \in E = \left( \widetilde{\mathbb{R}^2} \right)^N$$

où  $\widetilde{\mathbb{R}^2}$  désigne  $\mathbb{R}^2 \cup \{\star\}$ .

Pour  $V \in E$  nous définissons le nombre de larves au sol :

$$C(V) = \text{card}\{i, V_i \neq \star\}$$

**Dynamique du couvain.** À présent nous définissons les transformations modélisant les diverses transitions possibles du processus.

L'action de se saisir de la  $k$ -ième larve appliquée au vecteur  $V$ , donne  $W = R_k(V)$  défini par :

$$W_i = V_i \quad \text{pour } i \neq k \quad \text{et} \quad W_k = \star$$

L'action de déposer la  $k$ -ième larve auprès de la  $l$ -ième est plus délicate à définir. Notre modèle informatique suppose que, même si les larves sont des points matériels, les fourmis les déposent à une distance aléatoire les unes des autres. Afin de prendre en compte ce phénomène nous considérons un vecteur aléatoire à deux dimensions  $\varepsilon$ , de loi uniforme dans le disque  $D(0, \delta)$ ,  $\delta > 0$  (en fait tout ce qui suit peut-être réalisé avec une distribution radiale quelconque). Appliquée au vecteur  $V$ , la transformation en question donne alors le vecteur  $W = {}^\varepsilon D_{kl}(V)$  défini par :

$$W_i = V_i \quad \text{pour } i \neq k \quad \text{et} \quad W_k = V_l + \varepsilon$$

de telle sorte que  $W_k - W_l = \varepsilon$ .

Soulignons le fait que ces actions  $R_k$  et  ${}^\varepsilon D_{kl}$  de sont pas définies sur  $E$ , puisque  $R_k$  ne s'applique qu'à un vecteur  $V$  tel que  $V_k \neq \star$ , et  ${}^\varepsilon D_{kl}$  impose que  $V_k = \star$  et  $V_l \neq \star$  pour être appliquée. Néanmoins, ceci n'est pas problématique et simplifie les notations.

Nous supposons qu'à tout instant  $n$ , toutes les actions possibles (en fonction de l'état du système au temps  $n$ ) ont la même probabilité d'être effectuées (ceci est une approximation de la réalité, mais qui est parfaitement crédible dès que la surface du couvain est finie). Notons  $M^1, M^2, \dots, M^n, \dots$  les actions qui sont successivement appliquées à l'état initial  $V^0$ . Nous pouvons alors définir le processus  $V^n$  modélisant l'évolution du couvain au cours du temps :

$$\begin{aligned} V^n &= M^{n-1}(V^{n-1}) \\ &= M^{n-1} \circ \dots \circ M^1 \circ M^0(V^0) \end{aligned}$$

Soulignons le fait que les fourmis n'ont aucune notion de densité, si bien que le hasard qui dicte leurs choix les amène à détruire des amas indépendamment de leur taille, contrairement à ce qui est supposé dans beaucoup de modèles informatiques.

**Processus des distances.** Enfin, nous définissons une fonction de  $E$  qui exprime la dispersion des larves au sein du couvain. Cette quantité est la moyenne des carrés des distances mutuelles entre les larves :

$$S(V) = \frac{1}{C(V)(C(V) - 1)} \sum_{i,j \neq \star} \|V_i - V_j\|_2^2$$

où  $\|\cdot\|_2$  désigne la norme euclidienne. À la façon de ce qui a été fait en préambule, il est très facile

de montrer que ce processus atteint presque sûrement une valeur suffisamment petite pour assurer la formation d'un amas de larves. Cependant, nous voulons savoir si cet événement est un accident statistique ou s'il s'agit d'un phénomène stable, et surtout nous voulons déterminer si les propriétés du couvain dépendent de façon qualitative du nombre de fourmis à l'œuvre. Afin de répondre à cette question nous étudions par la suite la dynamique conditionnelle du processus.

## 2.2 Comportement conditionnel

Nous calculons à présent l'espérance conditionnelle de notre processus, le nombre de fourmis est noté  $F$ . Les hypothèses émises sur le choix aléatoire des fourmis nous assurent que  $C(V^n)$  est une chaîne de Markov :

$$\begin{aligned} \lambda_k &= \mathbb{P}(C(V^{n+1}) = k + 1 | C(V^n) = k) \\ &= 1 - \mathbb{P}(C(V^{n+1}) = k - 1 | C(V^n) = k) \end{aligned}$$

Par soucis de clarté nous écrirons

$$a(k) = \frac{2\lambda_k}{k(k+1)} \quad \text{et} \quad b(k) = \delta^2 \frac{\lambda_k}{k+1}$$

Notre premier résultat crucial est le suivant :

### Proposition 2.1

$$\begin{aligned} \mathbb{E}[S(V^{n+1}) | V^n] \\ = (1 - a(C(V^n))) S(V^n) + b(C(V^n)) \end{aligned} \quad (1)$$

La simple observation de la proposition 2.1 suggère que le nombre de fourmis n'a qu'une influence quantitative sur l'évolution du couvain (une seule fourmi triera moins vite que plusieurs). Afin de préciser notre étude nous étudions en premier lieu le cas d'une fourmi solitaire pour généraliser les méthodes au cas d'une colonie.

## 2.3 Fourmi solitaire

Nous supposons qu'au temps  $n = 0$  toutes les larves sont au sol, si bien que lorsqu'une seule fourmi agit dans le couvain, le retrait et le dépôt d'une larve sont des opérations qui se succèdent nécessairement. Ainsi on remarque que  $C(V^{2n}) = N$  et que  $C(V^{2n+1}) = N - 1$ . Nous considérons alors séparément les processus  $S(V^{2n})$  et  $S(V^{2n+1})$ , ce qui mène à des simplifications et des résultats plus précis que dans le cas général. La proposition (2.1) devient alors :

**Proposition 2.2** Si  $F = 1$  le processus  $S(V^n)$  satisfait (pour  $i = 0, 1$ ) :

$$\begin{aligned} \mathbb{E} [S(V^{2(n+1)+i}) | V^{2n+i}] \\ = \left(1 - \frac{2}{N(N-1)}\right) S(V^{2n+i}) + \frac{\delta^2}{N} \end{aligned} \quad (2)$$

En notant  $\theta = \frac{N-1}{2}\delta^2$ , l'équation (2) indique que le processus des temps pairs se comporte comme une sous-martingale lorsque  $S(V^{2n}) \leq \theta$  et comme une sur-martingale sinon (idem pour le processus des temps impairs). Cette intuition sera vérifiée en montrant la proposition 2.4. La première étape consiste donc à montrer que le processus est attiré en moyenne par  $\theta$ , que nous appelons seuil de pulsation :

**Proposition 2.3**

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbb{E} [S(V^n)] = \theta$$

Ainsi, le couvain va (en moyenne) se rassembler jusqu'à atteindre le seuil de pulsation. La valeur de  $\theta$  est suffisamment petite pour empêcher la dispersion des larves, si bien que ces résultats confirment le fait que la configuration en un unique amas est inévitable et que la probabilité de s'en échapper est faible. Afin de préciser ces résultats et de détailler le comportement de  $S(V^n)$ , nous montrons un résultat du type de ceux employés pour prouver les inégalité de traversées montantes classiques en théorie des martingales :

**Proposition 2.4** Soit  $\tau_1 \leq \tau_2 \leq m$  deux temps d'arrêt bornés (adaptés à la filtration naturelle associée au processus  $V^n$ ), on a :

$$S(V^{\tau_2}) \geq \theta \Rightarrow \mathbb{E} [S(V^{\tau_2}) | V^{\tau_1}] \leq S(V^{\tau_1})$$

et

$$S(V^{\tau_2}) \leq \theta \Rightarrow \mathbb{E} [S(V^{\tau_2}) | V^{\tau_1}] \geq S(V^{\tau_1})$$

La zone  $[\theta, +\infty[$  est ce que nous appelons une « zone de décroissance » pour le processus, alors que  $[0, \theta]$  est dite « zone de croissance ». La proposition 2.4 confirme alors notre intuition : les zones de croissance et de décroissance repoussent le processus  $S(V^n)$  à proximité de leur frontière commune, à savoir  $\theta$ . Néanmoins, ceci ne signifie pas que le processus possède une limite. Nous montrons en effet deux résultats concernant le comportement asymptotique de  $S(V^n)$ . Premièrement nous montrons que le processus oscille inéluctablement autour de  $\theta$  :

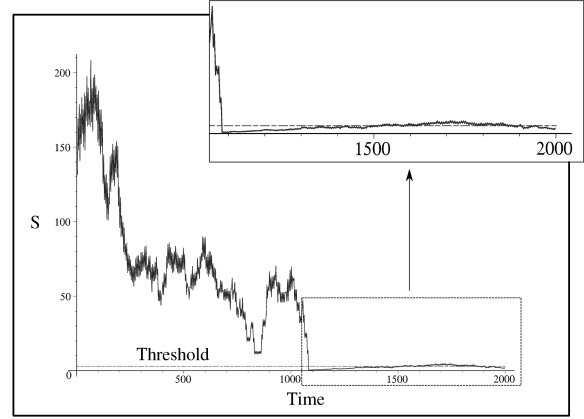


FIG. 1 – Simulation du couvain avec 1 fourmi et 25 larves

**Proposition 2.5** Soit  $\text{Var}(S(V^n))$  la variance du processus au temps  $n$ . On a :

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \text{Var}(S(V^n)) = \nu_N > 0$$

La formule définissant  $\nu_N$  est peu manipulable, aussi nous ne l'exposons pas, le point crucial étant que cette limite est strictement positive. Pour avoir une idée de son ordre de grandeur nous en donnons un équivalent pour les grandes valeurs de  $N$  :

$$\nu_N \approx \frac{N^3}{3} s^4$$

Ainsi, le processus ne peut converger vers le seuil. En outre, en utilisant la théorie des chaînes de Markov nous montrons le résultat plus fort :

**Proposition 2.6**  $S(V^n)$  ne peut converger dans  $L^1$ .

Ainsi, même si le processus est attiré par le seuil  $\theta$  qui assure une configuration en amas, il oscille sans arrêt autour de celui-ci, à la façon d'un système élastique (fig.1). Dans la section suivante nous montrons comment l'on peut généraliser ces résultats au cas d'une colonie.

## 2.4 Cas de la colonie

Comme dans le cas d'une seule fourmi, et puisque la chaîne de Markov  $C(V^n)$  est 2-périodique, nous concentrons nos efforts sur les deux processus  $S(V^{2n})$  et  $S(V^{2n+1})$ . Afin de généraliser la proposition 2.3 nous devons supposer que  $C(V^n)$  et  $S(V^n)$  sont des variables

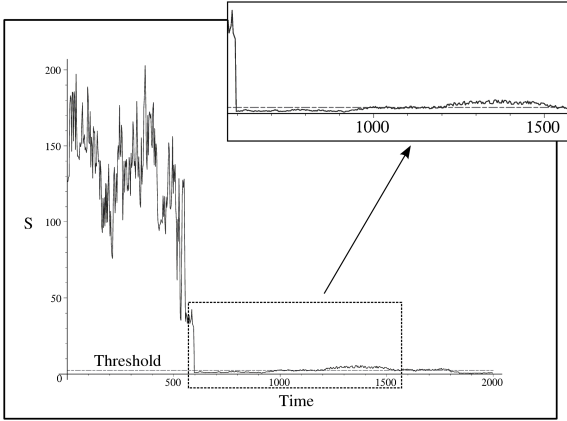


FIG. 2 – Simulation du couvain avec 8 fourmis et 25 larves

aléatoires indépendantes. Cette hypothèse est tout à fait naturelle puisque l'on considère la moyenne des carrés des distances mutuelles (ceci est confirmé par des tests statistiques d'indépendance que nous avons menés). Sous cette hypothèse nous obtenons alors le résultat suivant :

**Proposition 2.7** *Il existe deux réels  $\theta_e$  et  $\theta_o$  tels que :*

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbb{E} [S(V^{2n})] = \theta_e$$

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbb{E} [S(V^{2n+1})] = \theta_o$$

Si  $X$  est une variable aléatoire de loi binomiale  $\mathcal{B}(F, \frac{1}{2})$ , et si  $Y = X + N - F$ , alors, pour les grandes valeurs de  $N$  on a :

$$\theta_e \approx \theta_o \approx \frac{\mathbb{E}[a(X + N - F)]}{\mathbb{E}[b(X + N - F)]}$$

Les valeurs  $\theta_e$  et  $\theta_o$  sont calculables mais ce sont leurs approximations asymptotiques qui apparaissent naturelles et suffisent à mettre en exergue les similarités entre les deux cas, puisque lorsque  $F = 1$  on retrouve la proposition 2.3, et à nouveau, cette notion de seuil s'observe sur les simulations (2). Nous avons également prouvé des résultats analogues à celui concernant la variance du processus, mais les formules sont trop lourdes pour être exposées ici. Néanmoins, il est important de souligner que l'écart-type du processus est du même ordre de grandeur que son espérance : lorsque le nombre de fourmi est constant, cet écart-type se comporte comme  $\frac{\sqrt{7}}{6} N \delta^2$  quand  $N$  augmente. Enfin, nous avons étudié la dynamique conditionnelle

du processus à la façon de la proposition 2.4, mais nous préférons exposer l'idée sous-jacente plutôt qu'un résultat mathématique supplémentaire : lorsque plusieurs fourmis sont à l'œuvre la frontière entre les comportements de sous et sur-martingale n'est plus constante, elle dépend de  $C(V^n)$ . Le processus effectue alors des sauts entre différents processus avec une unique fourmi et alternativement  $N - F, N - F + 1, \dots$  et  $N$  larves. Ceci expliquant la variance plus importante observée sur les simulations pour  $F > 1$ .

Pour conclure quant au phénomène d'agrégation, nos résultats montrent que le processus  $S(V^n)$  n'est pas qualitativement affecté par le nombre des fourmis agissant au sein du couvain. L'équation (2.1) nous montre que la dynamique du couvain, ainsi que la vitesse de formation d'un unique amas (en temps logique) sont similaires dans tous les cas (en terme de temps réel, il est évident que plusieurs fourmis trieront le couvain plus rapidement qu'une seule ; ceci est en fait le seul effet collectif envisageable). Ainsi la nature du phénomène d'agrégation reste inchangée alors que le nombre de fourmi varie. Nous pouvons alors aller plus loin dans l'analyse de nos résultats et en extraire un fait important : ceux-ci indiquent que dans le phénomène d'agrégation, l'action des fourmis est similaire à celle d'un algorithme de minimisation  $S$ . La suite est consacrée à l'exploitation de ce principe pour expliquer le phénomène de ségrégation.

### 3 Ségrégation

Dans [10], [18] ou par exemple [7], les auteurs ont cherché à expliquer la structure annulaire du couvain à l'issue du tri, les œufs situés au centre et les larves les plus grosses en périphérie. Deux hypothèses sont proposées dans [23] : la première se base sur une analogie avec la façon dont le muesli s'organise pendant les transports. Ce phénomène au cours duquel les plus petits éléments tombent au fond du conteneur et les plus gros restent en surface a été étudié dans [2]. Cette analogie a été menée en remplaçant la gravité par une force centripète qui attirerait les larves autour d'un point et les forcerait à reproduire l'équivalent de l'effet muesli. Sous cette hypothèse, le tri annulaire est une conséquence des différences de tailles entre les larves. Malheureusement, les simulations effectuées mirent en évidence le fait que ces différences de tailles ne suffisent pas à aboutir à un tri satisfaisant [23]. Une autre hypothèse est que les

fourmis sont capables d'attribuer délibérément un espace entre les larves, cet espace étant proportionnel à la taille de la larve en question. Un tel mécanisme d'espacement a été testé à l'aide de véritables robots qui furent capables de reproduire un cercle cerné par un anneau [15]. Cependant, ces travaux ne concernent que l'étude de deux types d'objets de même taille.

Toutes ces approches n'ont pu mener à des simulations et expérimentations concluantes. Qui plus est, ces travaux ont été effectués en modifiant la façon dont les fourmis prennent la décision de s'emparer et de déposer une larve. Ceci est justifié par le fait qu'une larve mature nécessite plus de soins qu'un œuf, ainsi, placée en périphérie elle sera plus aisément accessible aux fourmis. Cependant, cette hypothèse admet implicitement l'existence d'un but collectif ainsi que la capacité des fourmis à reconnaître de façon plus ou moins précise une structure annulaire, ce qui est loin d'être réaliste. Dans cette partie, à la lumière de nos résultats, nous adaptons les deux hypothèses avancées dans [23]; leur combinaison nous permet alors d'expliquer le tri annulaire comme une conséquence des activités locales des fourmis. Nous commençons par préciser les hypothèses qui assurent le principe de minimisation déjà évoqué. Par la suite nous exposons une série de résultats mathématiques illustrant le fait que les configurations annulaires émergent naturellement.

### 3.1 Attraction mutuelle

À l'issue de la partie 2 nous avons conclu que, dans le cadre de notre modèle, l'action des fourmis imite celle d'un algorithme stochastique de minimisation (robuste mais peu précis) de la quantité  $S(V)$ . Plutôt qu'une force centripète comme celle imaginée dans [23], nos résultats prouvent formellement qu'il s'agit d'un phénomène d'attraction mutuelle entre les larves. Comme nous avons pu le voir sur les simulations, cette dynamique est perturbée par des comportements aléatoires, si bien que, à l'instar d'un vrai couvain, le tri annulaire n'est pas évident à observer. Nous abandonnons alors temporairement la partie stochastique du modèle pour nous concentrer sur le cas abstrait des configurations minimisant  $S$ . Nous formalisons ce problème en assimilant les larves à des disques  $D_i = D(V_i, r_i)$  de tailles différentes dans le plan.  $V = (V_1, \dots, V_N)$  sont les coordonnées des centres et  $(r_1, \dots, r_N)$  la liste des rayons. Nous imposons alors la contrainte tra-

duisant que les disques sont matériels :

$$D(V_i, r_i) \cap D(V_j, r_j) = \emptyset \quad \forall i \neq j$$

### 3.2 Les configurations annulaires minimisent $S$

Guidé par l'intuition ainsi que par des simulations numériques qui illustrent parfaitement la coïncidence entre les configurations annulaires et celles qui minimisent  $S$  (figure 3), nous proposons dans cette partie une explication soutenue par des résultats mathématiques.

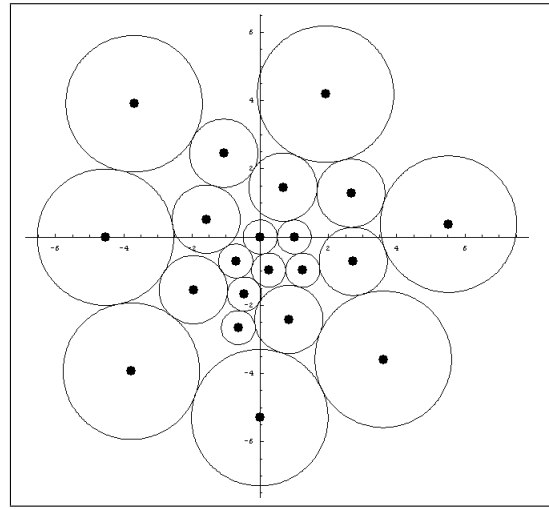


FIG. 3 – Minimisation numérique de  $S$  : 7 petites larves, 7 intermédiaires et 7 grosses

L'idée est la suivante : si l'on augmente le rayon d'un disque, disons  $D_k$ , les paires de disques diamétralement opposés par rapport à  $D_k$  vont considérablement s'éloigner. Or, ce cas de figure de disques diamétralement opposés ne se produit pas lorsque  $D_k$  est en périphérie du tas de disques.

Afin d'étudier rigoureusement cette idée nous commençons par définir l'augmentation du rayon d'un disque. Comme nous n'utiliserons que des accroissements infinitésimaux, nous supposons qu'accroître le rayon  $r_k$  de  $\lambda > 0$  éloigne radialement de  $D_k$  les autres disques, ce qui donne la transformation des centres suivante :

$$H_{\lambda,k}(V) = \left( V_1 + \lambda \frac{V_1 - V_k}{\|V_1 - V_k\|}, \dots, V_k, \dots, V_N + \lambda \frac{V_N - V_k}{\|V_N - V_k\|} \right)$$

Cette transformation ne préserve pas les configurations minimales, cependant cette application  $H$  est suffisante pour montrer que l'accroissement du rayon  $r_k$  est moins pénalisant pour  $S$

lorsque  $D_k$  est en périphérie du tas de disques. Pour cela nous définissons la fonction de pénalisation :

**Definition 3.1** La fonction de pénalisation de  $S$  par le disque  $D_k$  est :

$$P_{S,k}(V) = \frac{\partial}{\partial \lambda} S(H_{\lambda,k}(V))|_{\lambda=0}$$

En notant  $\alpha_i^k$  l'angle formé par les vecteurs  $V_i - V_k$  et l'axe des abscisses, nous prouvons le résultat suivant :

**Proposition 3.1**

$$P_{S,k}(V) = 4 \sum_{i \neq k} \|V_i - V_k\| \left[ \frac{2N-1}{2} - \sum_{j \neq k} \cos(\alpha_i^k - \alpha_j^k) \right]$$

Ce résultat confirme l'intuition selon laquelle, la contribution de deux disques  $D_i$  et  $D_j$  à la pénalisation par le disque  $D_k$  décroît avec la distance  $|\alpha_i^k - \alpha_j^k|$ . Ainsi, un disque placé en périphérie engendrera une faible pénalisation de  $S$ . Nous pouvons préciser ces idées à travers la quantité suivante ( $s(V, \alpha)$  désigne un secteur angulaire fermé centré en  $V$  et d'angle  $\alpha$ ) :

**Definition 3.2** L'ouverture  $\alpha_k$  du disque  $D_k$  est le plus petit réel  $\alpha \in [0, 2\pi]$  tel qu'il existe  $S(V_k, \alpha)$  vérifiant :

$$V_i \in s(V_k, \alpha) \quad \forall i = 1 \dots N$$

Un disque possédant une faible ouverture est peu entouré par les autres disques, il est en position périphérique (figure 4).

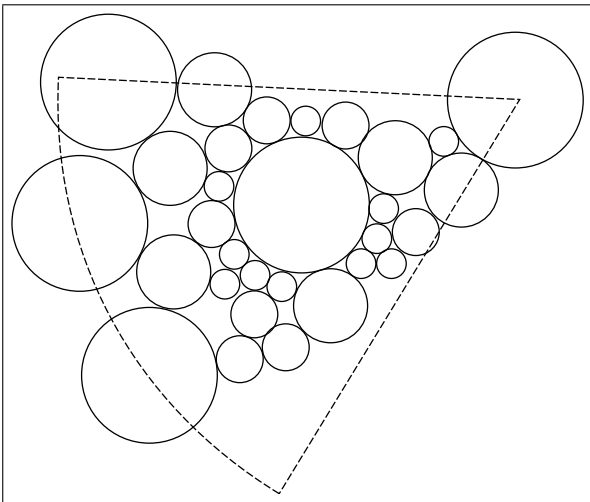


FIG. 4 – Une larve située en périphérie possède une faible ouverture.

Le résultat suivant crée un lien clair entre ouverture et pénalisation :

**Proposition 3.2** La pénalisation par le disque  $D_k$  vérifie :

$$P_{S,k}(V) \leq 4(N-1) \left(1 - \cos(\alpha_k)\right) \sum_i \|V_i - V_k\|$$

Ainsi, plus l'ouverture d'un disque est faible, moins celui-ci pénalise  $S$ . Cette étude, aidée par des minimisations numériques, nous permet de nous convaincre que les configurations minimales pour  $S(V)$  donnent une forme annulaire au couvain (notons que les problèmes d'empilement de disques sont très souvent des problèmes ne connaissant pas de solution globale satisfaisante, celui-ci n'échappe pas à la règle).

Nous soulignons le fait que ces conclusions sont spécifiques à la fonction  $S$ . Par exemple, les configurations qui minimisent la surface de l'enveloppe convexe des disques n'ont pas du tout une forme annulaire, elles présentent une dispersion des petits disques parmi les gros. Ainsi, nous pensons avoir mis en exergue, à travers l'application  $S$ , une notion d'amas parfaitement adaptée et naturellement liée au problème du tri du couvain.

Il reste cependant à revenir au cas concret du tri du couvain, notamment en prenant en compte les perturbations stochastiques que subit sa dynamique. Pour ce faire, nous devons utiliser des tailles de larves réalistes. Il se trouve que lorsque les tailles des larves ne sont pas suffisamment distinctes, les perturbations prennent le pas et empêchent l'apparition de configurations annulaires. C'est pour régler ce problème que nous introduisons la notion de taille virtuelle.

### 3.3 Espacement et taille virtuelle

Les auteurs de [20] soulignent que dans un vrai couvain, les larves sont éloignées les unes des autres, ce qui permet aux fourmis de se déplacer partout au sein de celui-ci. De plus, l'espace inoccupé autour d'une larve augmente généralement avec la taille de celle-ci [7]. En suivant ces observations, nous définissons la taille virtuelle d'un élément du couvain comme sa taille réelle (physique) augmentée de l'espace libre qui lui est alloué (*in fine*, il s'agit du rayon du périmètre libre autour d'une larve). Les observations reportées dans [20] assurent

que les différences entre les tailles virtuelles sont bien plus importantes que celles entre les tailles physiques des larves.

Comme conséquence, les configurations géométriques qui minimisent  $S$  sont robustes face aux perturbations stochastiques de la dynamique du tri. Ainsi, les configurations autour desquelles le couvain va évoluer seront proches de ces minima, donc proches de configurations annulaires idéales, ce qui confirme notre proposition. Qui plus est, nous sommes en mesure d'expliquer le cas exceptionnel des chrysalides : bien que de la taille des larves les plus grosses, celles-ci sont situées parmi les larves de taille moyenne, entre le centre et la périphérie du couvain. Ce fait entraîne, si l'on suit notre analyse, que la taille virtuelle de ces chrysalides est comparable à celle des larves de taille moyenne. Nous devrions donc observer, dans un véritable couvain, que les fourmis attribuent un plus faible périmètre inoccupé autour de ces chrysalides qu'autour des larves moyennes. Il se trouve que ce fait a bien été observé : [7] montre qu'il existe une corrélation positive entre ce périmètre libre et l'activité métabolique des objets du couvain et que les chrysalides ne nécessitent pas d'être alimentées mais seulement nettoyées. Leur faible activité métabolique est donc la cause de leur taille virtuelle analogue à celle des larves de taille moyenne.

Notre principe nous permet donc d'expliquer l'une des causes essentielle de la formation de structures en anneaux concentriques dans le couvain, *via* la notion de taille virtuelle.

## 4 Conclusion et discussion

Nous avons montré, mathématiquement, que le processus du tri du couvain dans les modèles informatiques peut s'expliquer sans faire appel à la notion d'intelligence collective. Nous avons également prouvé que celui-ci apparaît sous des hypothèses parfaitement minimales en ce qui concerne les capacités des fourmis à l'œuvre. Notons que ceci était parfaitement prévisible, dans le sens où les fourmis n'ont quasiment aucune interaction entre elles puisqu'elle n'interagissent qu'avec les larves (ce qui pourrait être considéré comme un cas extrêmement simple de stigmergie). En outre, exploitant un principe de minimisation nous avons proposé une explication réaliste de la répartition en anneaux concentriques des larves chez la fourmi *leptothorax unifasciatus* : la minimisation

approximative de la moyenne des carrés des distances mutuelles entre les larves, rendue robuste grâce à la notion de taille virtuelle.

Même si nous avons abandonné la notion d'intelligence collective, et bien sûr, seulement en ce qui concerne ce phénomène, nous avons amené le phénomène du tri du couvain dans le domaine, non moins passionnant, de l'auto-organisation fonctionnelle. L'auto-organisation traite de l'émergence de structures à l'échelle collective sur la base d'interactions à un niveau individuel [9, 17]. Ce concept, essentiel dans la compréhension des systèmes complexes, notamment en biologie, reste cependant sujet à controverse puisque subjectif par certains côtés (l'apparition de structure est fortement liée à la notion d'observateur). Au-delà de ce concept, on trouve celui, plus objectif, d'auto-organisation fonctionnelle qui requiert que la structure, quelle qu'elle soit, ait une influence en retour sur la collectivité et/ou les individus. Dans le cas du tri du couvain par exemple, l'observation de cercles concentriques ne justifie pas à elle seule de parler d'auto-organisation fonctionnelle. Il faut pour le faire vérifier que ces configurations ont un intérêt en elles-mêmes, au-delà du fait d'être remarquables du point de vue d'un observateur. À la lueur des expérimentations exposées dans [7], nous pouvons affirmer que le tri annulaire relève bien de ce type de phénomène : d'une part, nous avons prouvé que ce tri annulaire s'explique sur la base de critères purement locaux et de capacités cognitives des fourmis réduites au minimum, d'autre part, les larves situées en périphérie sont plus accessibles, le phénomène auto-organisé du tri du couvain a donc une influence directe sur l'activité de celui-ci et sur l'efficacité de l'action des ouvrières. La conjonction de ces données nous pousse donc à affirmer que le tri annulaire du couvain est bien un cas d'auto-organisation fonctionnelle.

## Références

- [1] S.J. Backen, A. B. Sendova-Franks, and N.R. Franks. From local actions to global tasks stigmergy and collective robotics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48 :125–131, 2000.
- [2] G.C. Barker and M.J. Grimson. The physics of muesli. *New Scientist*, 26 :37–40, may 1990.
- [3] S. Camazine, J.L. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, E. Bonabeau, and G. Therau-

- laz. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, 2001.
- [4] J.-L. Deneubourg, S. Goss, N. Franks, A. B. Sendova-Franks, C. Detrain, and L. Chretien. The dynamic of collective sorting robot-like ants and ant-like robots. In J.A. Meyer and S.W. Wilson, editors, *SAB'90 - 1st Conf. On Simulation of Adaptive Behavior : From Animals to Animats*, pages 356–365. MA : MIT Press, 1991.
- [5] S. Depick re, D. Fresneau, and J.-L. Deneubourg. Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (formicidae) : influence of polyethism. *Insectes Sociaux*, 51(1) :81–90, 2004.
- [6] M. Dorigo, M. Birattari, and T. St utzle. Ant colony optimization– artificial ants as a computational intelligence technique. *IEEE Computational Intelligence Magazine*, pages 28–39, november 2006.
- [7] N R Franks and A Sendova-Franks. Brood sorting by ants : Distributing the workload over the work-surface. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30 :109–123, 1992.
- [8] P.-P. Grass . *Termitologia, Tome II : Fondation des Soci t s, Construction*. Masson, Paris, 1984.
- [9] H. Haken. *Synergetics, An Introduction*. Berlin : Springer-Verlag, 1983.
- [10] Vegard Hartmann. Evolving agent swarms for clustering and sorting. In *GECCO'05*, pages 25–29, June 2005.
- [11] R.L. Jeanne. The adaptativeness of social wasp nest architecture. *Q. Rev. Biol.*, 50 :267–287, 1975.
- [12] P. Kuntz, D. Snyers, and P. Layzell. A stochastic heuristic for visualizing graph clusters in a bi-dimensional space prior to partitioning. *Journal of Heuristics*, 5 :327–351, 1999.
- [13] E.D. Lumer and B. Faieta. Diversity and adaptation in populations of clustering ants. In D. Cliff, P. Husbands, J.A. Meyer, and S.W. Wilson, editors, *SAB'94 - 3rd International Conference on Simulation of Adaptive Behavior : From Animals to Animats*, pages 501–508. MA : MIT Press, 1994.
- [14] Marc Martin, Bastien Chopard, and Paul Albuquerque. Formation of an ant cemetery : swarm intelligence or statistical accident ? *Future Generation Computer Systems*, 18 :951–959, 2002.
- [15] Chris Melhuish, Owen Holland, and Steve Hoddell. Collective sorting and segregation in robots with minimal sensing. In *Proceedings of the fifth international conference on simulation of adaptive behavior on From animals to animats 5*, pages 465–470, Cambridge, MA, USA, 1998. MIT Press.
- [16] Chris Melhuish, Matt Wilson, and Ana Sendova-Franks. Advances in artificial life. In J. Kelemen and P. Sos k, editors, *6th European Conference ECAL 2001*, pages 10–14, Prague, Czech Republic, September 2001. Springer-Verlag GmbH.
- [17] G. Nicolis and I. Prigogine. *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. Wiley & Sons, New York, 1977.
- [18] D. V. O'Toolenw, P. A. Robinsonz, and M. R. Myerscoughw. Self-organized criticality in ant brood tending. *Journal of Theoretical Biology*, 221 :1–14, 2003.
- [19] A. B. Sendova-Franks and N. R. Franks. Social resilience in individual worker ants and its role in division of labour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 256 :305–309, 2004.
- [20] Ana B. Sendova-Franks, Samuel R. Scholes, Niger R. Franks, and Chris Melhuish. Brood sorting by ants : two phases and differential diffusion. *Animal Behaviour*, 68 :1095–1106, 2004.
- [21] Ana B. Sendova-Franks and J. van Lent. Random walk models of worker sorting in ant colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 217 :255–274, 2002.
- [22] M S Steinberg. Reconstruction of tissues by dissociated cells. *Science*, 141 :401–408, 1963.
- [23] Matt Wilson, Chris Melhuish, Ana B. Sendova-Franks, and Samuel Scholes. Algorithms for building annular structures with minimalist robots inspired by brood sorting in ant colonies. *Autonomous Robots*, 17 :115–136, 2004.