

LES INSECTES ARCHITECTES ONT-ILS LEUR NID DANS LA TÊTE ?

Guy Theraulaz, Eric Bonabeau et Jean-Louis Deneubourg

Des algorithmes simples sont au cœur des processus de coordination

GUY THERAULAZ, chargé de recherche au CNRS, travaille au laboratoire d'éthologie et psychologie animale de l'université Paul-Sabatier à Toulouse.

ÉRIC BONABEAU, ingénieur des télécommunications, est chercheur au Santa Fe Institute, à Santa Fe (Nouveau-Mexique).

JEAN-LOUIS DENEUBOURG, chercheur FNRS, travaille au centre d'étude des phénomènes non linéaires de l'université libre de Bruxelles.

Devant la complexité des nids de termites, de fourmis ou de guêpes, les éthologues s'interrogent : comment des insectes aux comportements aussi simples peuvent-ils construire des structures aussi sophistiquées ? Faut-il admettre que les plans d'architecture sont dans leur tête ? L'analyse de la coordination entre individus montre qu'il existe chez les insectes sociaux des mécanismes automatiques qui, en se combinant, forment un jeu de construction aux possibilités infinies. Observation, expérimentation et désormais simulation numérique montrent que la coordination entre individus répond à trois logiques distinctes.

Dans les sociétés d'insectes, la construction collective de nids et de réseaux surprend par la différence entre l'échelle des individus (du millimètre au centimètre) et celle des structures produites (du décimètre à quelques décimètres). Chez les termites du genre *Macrotermes*, les nids peuvent atteindre six à sept mètres de hauteur, soit plus de 600 fois la taille d'un ouvrier : comme si une ville comprenait des gratte-ciel de plus de 1000 mètres de haut ! Les supercolonies de fourmis des bois (*Formica lugubris*) qui peuvent compter, comme c'est le cas dans le Jura suisse, des centaines de millions d'individus, ont développé des réseaux de pistes de plusieurs dizaines de kilomètres, soit plusieurs millions de fois la taille d'une seule fourmi. Mais les capacités des insectes sociaux ne se limitent pas à la production de nids ou de réseaux à grande échelle, elles s'étendent également à la réalisation de structures régulières et très sophistiquées. Ainsi, chez de nombreuses espèces de guêpes tropicales, les nids sont une superposition de plusieurs rayons de cellules, rayons qui sont acco-

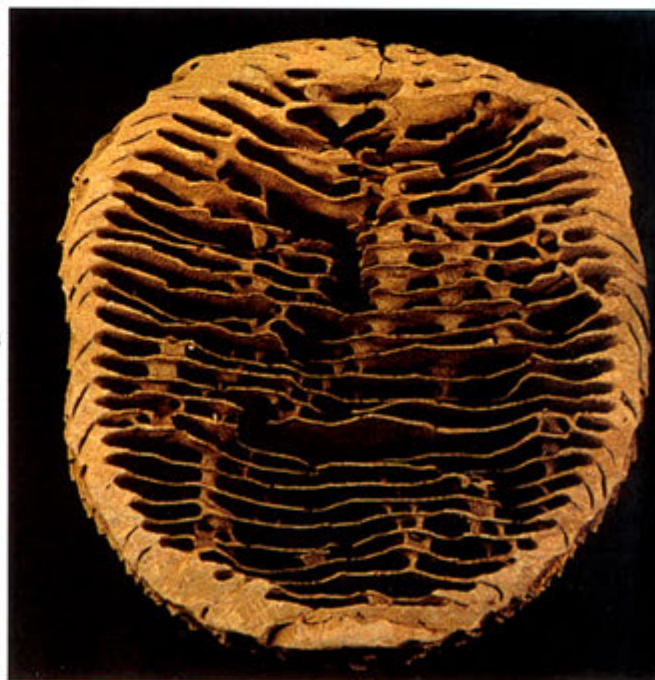


Qu'y a-t-il de commun entre un nid de guêpes du genre *Chartergus* (ci-dessus), un nid de termites du genre *Apicotermes* (ci-contre) et un nid d'abeilles *Trigona flavicornis* (illustration de droite) ?

Ces structures (ici, vues en coupe) résultent toutes de l'enchaînement d'un grand nombre d'actions entre individus ou entre individus et environnement. Mais ce très grand nombre d'actions n'explique pas à lui seul l'émergence de la complexité... (Clichés Pascal Goetgheluck et dessin de Anne-Catherine Mailleux)

nids sont organisés en superstructures pouvant contenir des éléments très différents (voir photos ci-dessous et illustration). Si ces architectures ont été relativement bien étudiées, les mécanismes comportementaux impliqués dans leur émergence et leur formation restent une énigme.

On a d'abord supposé que les individus pouvaient avoir une connaissance de la structure globale à produire, et donc posséder une forme d'intelligence individuelle^(1,2,3). La complexité de ces architectures aurait selon cette hypothèse trouvé son origine dans la capacité des individus à centraliser et traiter l'information, donc à décider des actions à mener à travers la représentation qui est la leur. Mais il n'existe actuellement aucune donnée expérimentale permettant d'affirmer qu'un insecte utilise l'équivalent d'une carte ou un plan de construction. De même, rien ne nous permet de supposer que le



lés à l'enveloppe externe du nid. Ils sont percés d'un orifice de communication central ou périphérique permettant le passage d'un étage à l'autre. Même si des éléments de base comme les cellules et les rayons se trouvent répétés, les

comportement individuel des insectes sociaux diffère fondamentalement de celui des insectes des espèces solitaires. Comme les autres arthropodes, les insectes sociaux possèdent un équipement sensoriel qui leur permet de

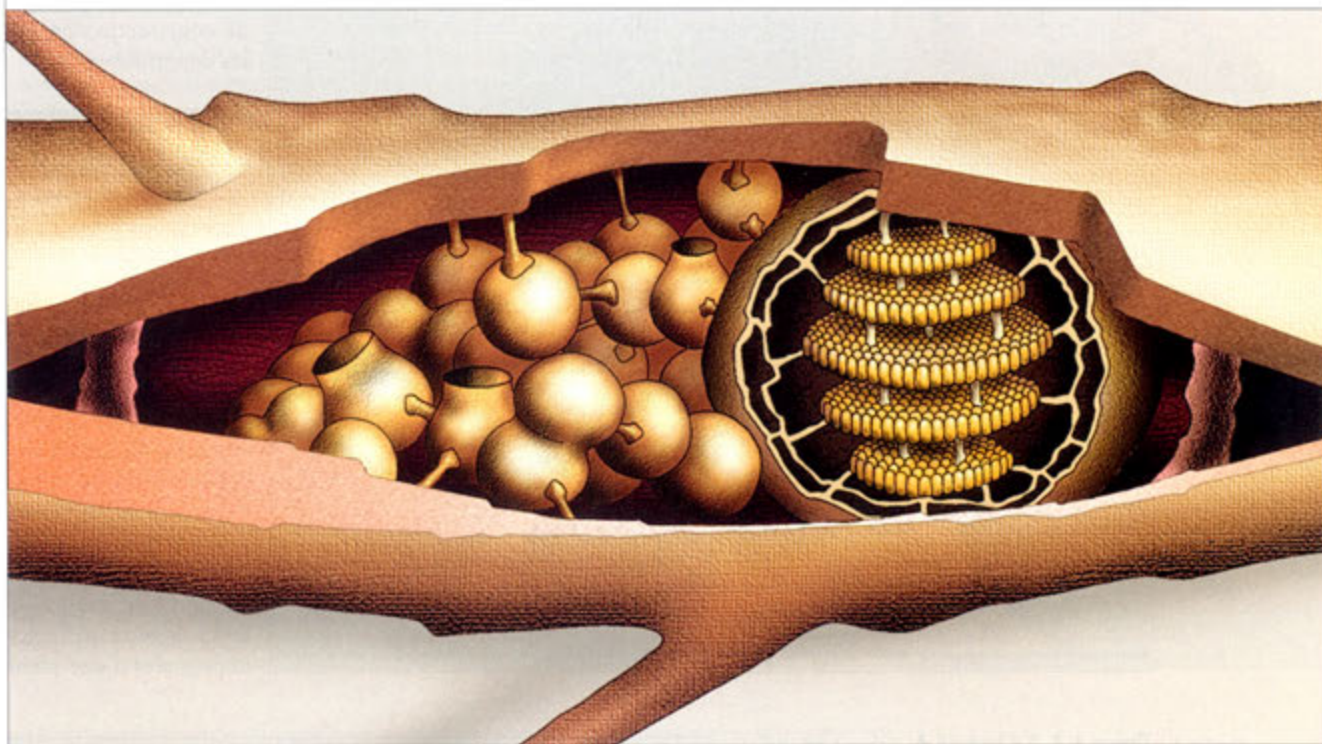
... répondre aux stimulations émises par leurs congénères et à celles provenant de leur environnement ; mais il faut se garder d'attribuer une valeur symbolique à ces signaux. Selon l'intensité et le contexte dans lesquels ils sont émis, ils sont simplement attractifs ou répulsifs, inhibiteurs ou activateurs. Il est donc remarquable que des structures aussi complexes puissent se développer à l'échelle d'une colonie.

Le modèle retenu aujourd'hui pour

individuel. Les structures produites résultent de l'enchaînement d'un grand nombre d'interactions entre individus ou entre individus et environnement. Par exemple, lors du creusement d'un ensemble de galeries, chaque fourmi de l'espèce *Lasius niger* va excaver un volume de terre de l'ordre du centimètre cube, ce qui correspond à un millier d'actions élémentaires. L'espèce *Formica polyctena* construit des dômes en aiguilles de conifères pouvant

donc dans l'environnement sous forme d'instructions élémentaires et d'hétérogénéités. L'activité des insectes ne fait alors que révéler cette préexistence. La construction est guidée par le gabarit, mais celui-ci n'est en rien modifié par l'activité de construction. Ce type de mécanisme n'est pas lié à la sociabilité et il est utilisé également par des insectes solitaires.

Un gabarit peut prendre la forme de gradients d'humidité ou de tempéra-



*Les PHÉROMONES sont des substances chimiques utilisées par les animaux pour communiquer.

expliquer ce paradoxe repose sur la coopération décentralisée d'unités autonomes distribuées dans l'environnement^(4,5,6). Dans ce modèle, la structure globale d'une architecture n'est pas programmée explicitement au niveau

atteindre plusieurs mètres cubes, la colonie effectue au moins dix millions d'actions individuelles pour apporter le matériel nécessaire à la construction d'un seul mètre cube! Pourtant ce très grand nombre d'actions ne peut expliquer à lui seul les structures observées.

Au cours des dix dernières années, de nombreuses recherches ont commencé à élucider certains mécanismes de coordination chez les insectes sociaux. Parmi les différentes logiques utilisées, la plus simple dans son principe est celle dite du gabarit. On retrouve en particulier ce type de mécanisme chez les termites lors de la construction de la chambre royale (fig. 1A). Un codage s'établit entre la nature des signaux présents dans l'environnement — en l'occurrence des phéromones* produites par la reine — et les réponses des individus. Un gabarit correspond à des zones de l'espace où une action de construction est autorisée ou encore à des indices suscitant le déplacement d'un individu dans une direction privilégiée suivant son état. Du point de vue des ouvriers bâtisseurs, le plan de la construction à venir préexiste

ture, qui préexiste naturellement dans l'environnement. De nombreux exemples d'utilisation de gabarits sont connus aujourd'hui, allant de la construction du dôme chez les fourmis du genre *Formica*, longuement étudiée par Rémy Chauvin^(7,8,9), à la formation des cratères à la sortie des nids de fourmis *Messor*^(10,11). La probabilité de prise ou de dépôt de matériel varie selon la distance à un repère, par exemple le centre du nid (fig. 1B).

Pierre Paul Grassé émet l'hypothèse que le travail de l'insecte devait être guidé par le produit de son activité antérieure

Autre logique utilisée par les insectes sociaux : la stigmergie (du grec *stigma* : piqure et *ergon* : travail). Ce concept fut introduit à la fin des années 1950 par Pierre Paul Grassé pour expliquer la coordination des tâches et la régulation de l'activité bâtisseuse chez les termites⁽¹²⁾. Grassé émet l'hypothèse que le travail de l'insecte devait être

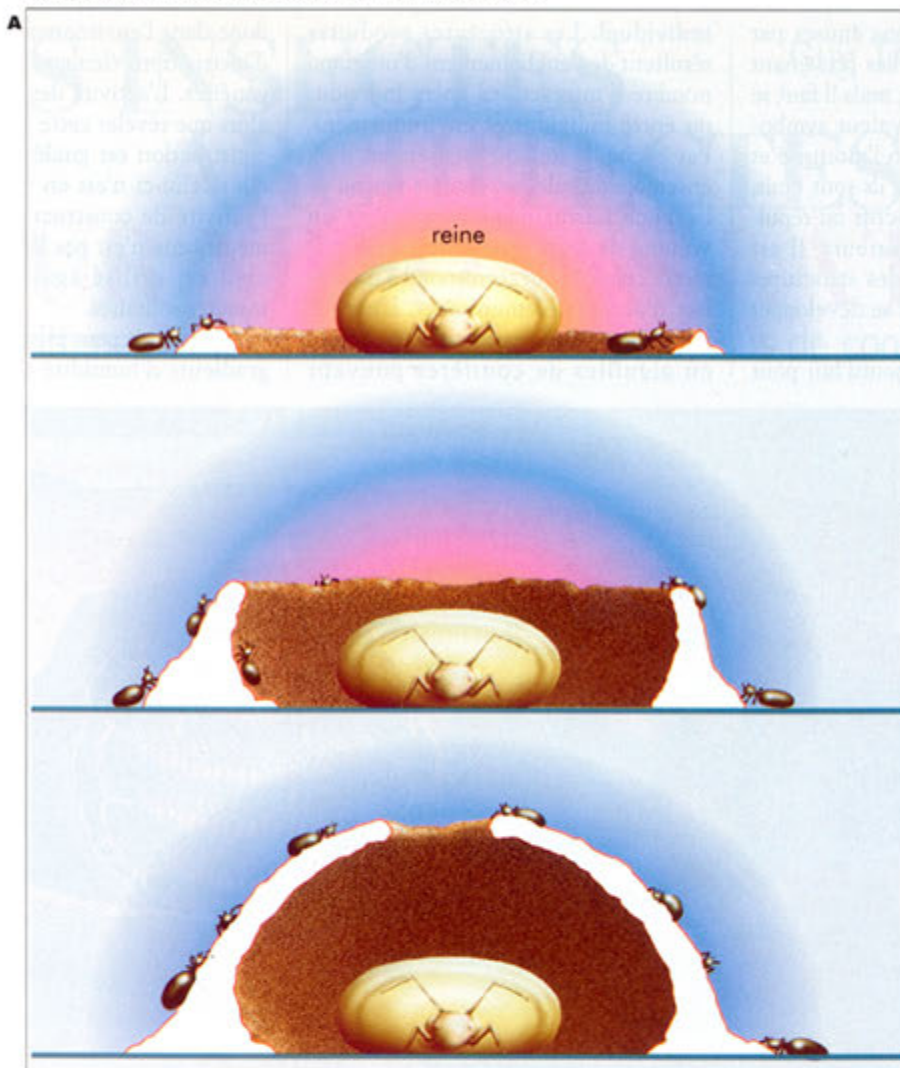


Figure 1 A. La logique du gabarit est utilisée lors de la construction de la chambre royale chez le termite de l'espèce *Macrotermes subhyalinus*. La reine émet une phéromone, qui diffuse dans l'environnement en créant autour d'elle un gradient décroissant dont la forme générale épouse les contours du corps. Une fenêtre de concentration de cette phéromone contrôle localement l'activité bâtisseuse des ouvriers : lorsque la concentration de phéromone est, en un endroit, supérieure à une concentration critique et inférieure à une seconde, les ouvriers construisent. En dehors de cette fenêtre, les ouvriers ne construisent plus ou détruisent les constructions qui existent. Ce processus très simple permet de produire à tout moment une construction ajustée à la taille de la reine : lorsque celle-ci grossit, le seuil critique est déplacé vers la périphérie et une nouvelle chambre est construite à la place.

guidé par le produit de son activité antérieure, suivant un schéma de type stimulus-réponse : de même que la rencontre d'un individu avec une source de nourriture déclenche l'arrivée d'autres individus de la colonie, l'activité bâtisseuse d'un insecte, déclenchée par un état antérieur de la construction, par exemple la rencontre d'une ébauche de pilier, modifie cet état et entraîne la création d'une nouvelle forme stimu-

l'espace et dans le temps. En essayant de répondre à ces questions, on s'aperçoit que le terme de stigmergie regroupe deux dynamiques reposant chacune sur son propre mode de contrôle et de mise en œuvre des comportements individuels.

La stigmergie peut tout d'abord reposer sur la répétition de stimuli-réponses qui ne diffèrent pas qualitativement mais quantitativement. Le plus souvent il s'agit de rétroactions positives : par exemple, le dépôt de matériel de construction en un endroit stimule les dépôts futurs.

Chaque pilier grandit mais reste en compétition avec les sites voisins pour attirer à lui les termites porteurs de boulettes

Sous cette forme, la stigmergie apparaît comme un processus auto-organisé (fig. 2A et voir encadré « L'auto-organisation chez les insectes sociaux »). Ce type de mécanisme conduit à la construction de piliers régulièrement espacés dans les phases initiales de la construction du nid chez les termites.

Pour construire leur nid, nombre d'espèces de termites utilisent des boulettes de terre ou d'excréments qui sont imprégnées d'une phéromone au cours

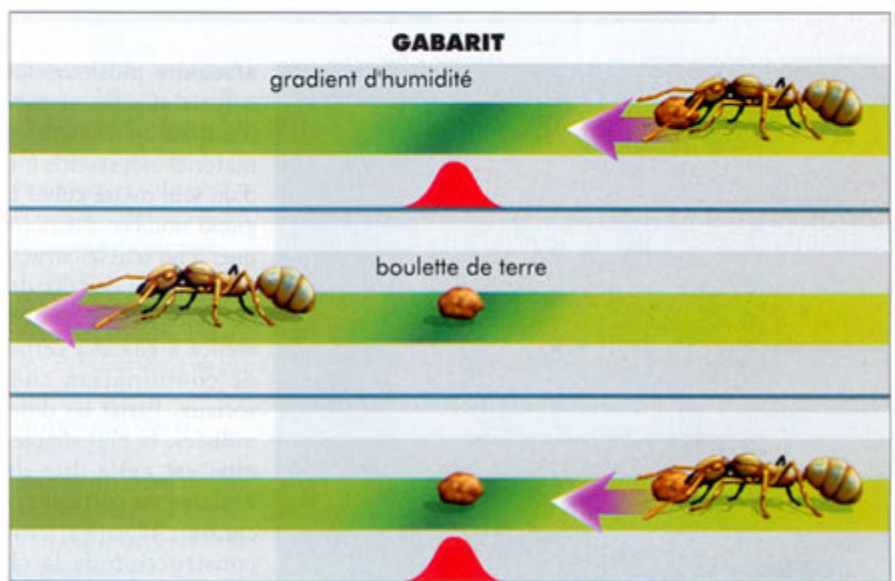


Figure 1 B. Le gabarit peut correspondre à une zone de l'espace où une action de construction est autorisée. Sur ce schéma, les régions de l'espace les plus humides déclenchent l'activité bâtisseuse des fourmis (ici, le dépôt d'une boulette). La courbe en rouge représente la probabilité de dépôt du matériel transporté par les fourmis.

(11) Wehner, *Ins. Soc.*, 7, 83, 1970.
 (12) P.P. Grassé, *Ins. Soc.*, 6, 41, 1959.
 (13) J.-L. Deneubourg, *Ins. Soc.*, 24, 117, 1977.
 (14) E. Bonabeau et al., *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 1998 (sous presse).

L'AUTO-ORGANISATION CHEZ LES INSECTES SOCIAUX

L'auto-organisation caractérise tout processus au cours duquel des structures émergent au niveau collectif à partir d'une multitude d'interactions entre individus sans être codées explicitement au niveau individuel. Le terme de structure désigne aussi bien l'organisation des activités des individus que le résultat de leur propre activité.

On peut résumer ainsi les mécanismes à la base des processus auto-organisés :

1/ Ils sont caractérisés par la présence de rétroactions positives (amplificatrices). Cela n'est pas propre à la biologie du comportement, mais c'est là que l'on trouve la plus grande variété de mécanismes de communication et d'interaction.

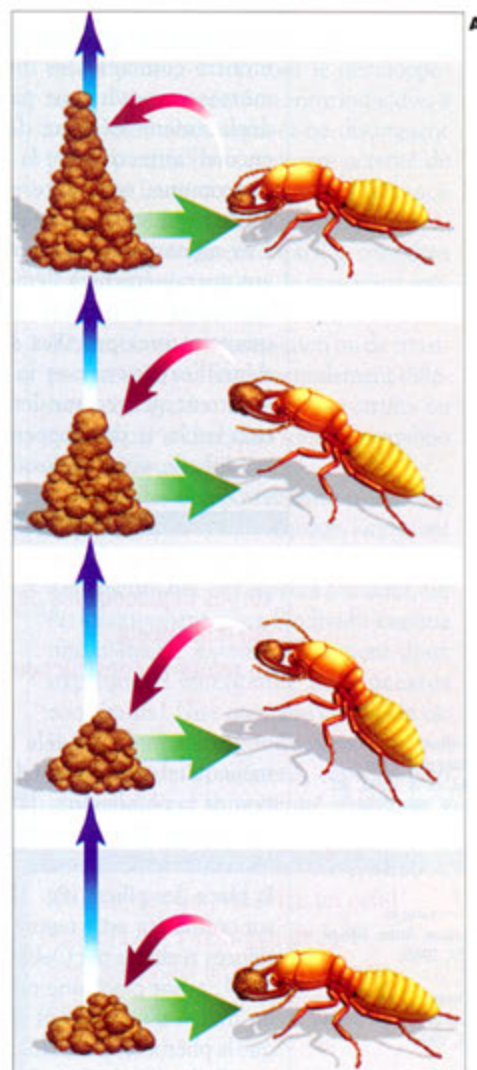
2/ Des rétroactions négatives empêchent le système d'exploser. Ces rétroactions, qui constituent l'homéostasie, peuvent correspondre à un effet de saturation ou résulter d'une compétition entre des rétroactions positives qui s'inhibent les unes les autres. Dans l'exemple de la sélection d'un site de construction, les rétroactions négatives résultent du nombre limité d'insectes disponibles ou bien encore de la compétition existant entre les sites eux-mêmes. Dans de nombreux cas, on peut affirmer que ces rétroactions négatives ne sont pas codées explicitement au niveau

du comportement des individus.

3/ L'auto-organisation repose en outre sur l'amplification de fluctuations (les stimuli rencontrés au cours de marches aléatoires, les changements aléatoires de tâches, etc.). Cet aléatoire est lui-même un élément crucial qui permet la découverte de nouvelles solutions.

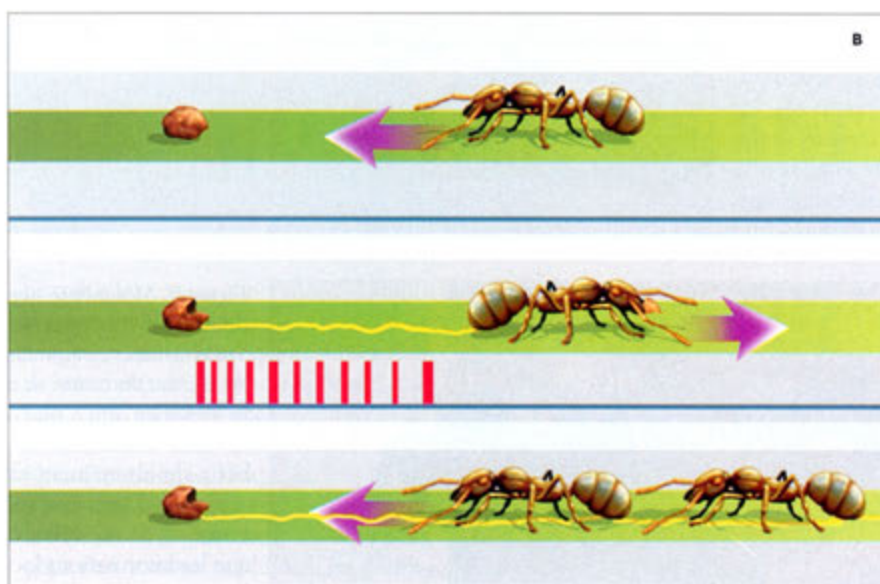
4/ Enfin, un nombre critique d'individus ou d'événements est nécessaire. Par exemple, du fait de l'évaporation et de la diffusion dans l'environnement, les gradients de phéromones utilisées par les termites ne peuvent persister si leur taux de renouvellement est insuffisant, c'est-à-dire s'il n'y a pas assez d'individus pour déposer de la phéromone. Cette condition sur le nombre d'individus est levée si les individus peuvent être remplacés par des événements.

Ainsi, une seule fourmi peut théoriquement établir une piste stable entre une source de nourriture et son nid si la durée de vie de la phéromone qu'elle utilise est assez longue pour que la fourmi puisse interagir directement avec sa propre trace. Puisqu'un seul individu est capable de manifester un comportement auto-organisé, l'opposition existant entre individu solitaire et espèce sociale n'a plus vraiment lieu d'être.



▲ Figure 2 A. Les termites porteurs de boulettes sont attirés par la phéromone diffusant du dépôt existant.

Au niveau du monticule déjà existant, les termites sont stimulés pour déposer leur charge. Ce qui facilite les dépôts ultérieurs. On a là un phénomène typiquement autocatalytique.



◀ Figure 2 B. Le recrutement de masse chez les fourmis est un bon exemple de mécanisme stigmergique donnant lieu à un processus auto-organisé.

La découverte d'une source de nourriture par une ouvrière est suivie d'un recrutement guidé par la mise en place d'une piste chimique qui conduira d'autres individus de la même société à se rassembler dans la zone de la découverte, récolter et recruter à leur tour.

... de manipulations buccales et de malaxages. La « phéromone de ciment » diffuse ainsi dans l'environnement en créant un gradient de concentration centré sur le point de dépôt des premières boulettes. Le déplacement des insectes et leur activité bâtisseuse sont alors contrôlés localement par la concentration dans l'air de phéromone : tous les insectes porteurs de boulettes, et dont le déplacement est au départ

aléatoire, remontent le gradient d'odeur vers les points de plus haute concentration. Chaque termite arrête son parcours dans la région de concentration maximale où il dépose alors sa boulette. De ce processus autocatalytique résulte une amplification rapide des dépôts de matériel aux points de plus haute concentration en phéromone, et l'émergence de piliers (fig. 2B). Chaque pilier grandit mais reste en

compétition avec les sites voisins pour attirer à lui les termites porteurs de boulettes. Seuls se maintiennent les piliers qui sont à bonne distance les uns des autres. La régularité de la structure produite apparaît spontanément dans le système sans être codée explicitement chez les termites, et donc sans qu'aucune mesure de distance entre deux piliers ne soit nécessaire.

On peut visualiser cette dynamique

au moyen d'un modèle simple qui montre comment les différents paramètres caractérisant par exemple le déplacement aléatoire des termites ou encore l'attractivité et la diffusion de la phéromone, etc., déterminent la distance régulière entre les piliers (fig. 3A). Ces mécanismes ne conduisent pas automatiquement à l'émergence d'une régularité : pour cela des conditions quantitatives précises sont requises. Ainsi l'expérience et la modélisation montrent qu'avec une densité d'insectes trop faible, le développement de piliers est difficile, voire impossible^(13,14).

Les structures agissent sur les déplacements des insectes qui influencent en retour la construction

L'analyse du modèle montre également qu'un changement dans la propagation de la phéromone, dû par exemple à un courant d'air contrôlé, peut conduire à la construction de murs et de galeries à la place des piliers (fig. 3B). Ce résultat sur ordinateur est à rapprocher des expériences réalisées par Oebele Bruinsma en 1979 ; ayant placé une reine de termites au milieu d'un courant d'air, il montra que la phéromone contrôlant la construction de la chambre royale était entraînée dans le sens du vent ; les murs construits autour de la reine subissaient alors une déformation.

Mais contrairement à ce que pouvaient laisser penser les expériences de Bruinsma, les flux d'air et d'insectes et les structures du nid font partie d'une boucle de rétroaction. Les structures agissent sur les déplacements des insectes, qui

influencent en retour la construction. Il est donc raisonnable de supposer que la formation de galeries va affecter l'organisation des mouvements des individus ou induire de nouveaux flux d'air, qui affecteront à leur tour l'activité de construction.

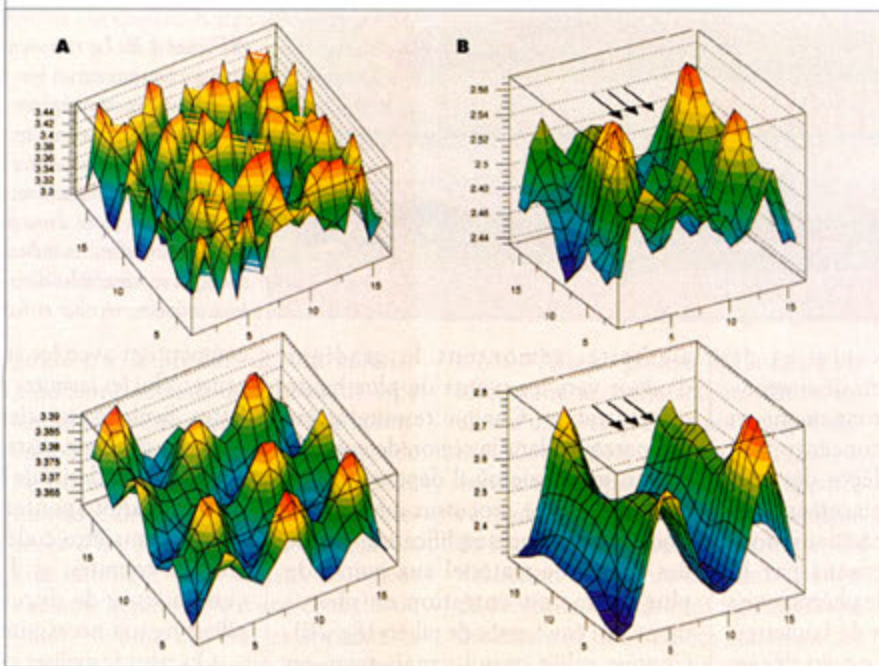
La stigmergie peut d'autre part donner lieu à une succession de stimuli-réponses qualitativement différents fondés sur une dynamique d'auto-assemblage comme chez certaines espèces de fourmis ou de guêpes (fig. 4). La grande majorité de leurs nids sont construits à partir de fibres de bois mâchées et cimentées avec des sécrétions salivaires. Le carton qui en résulte est modelé pour former les diverses parties du nid. L'architecture du nid est modulaire. La répétition d'une même structure de base est en effet la manière la plus simple d'accroître la taille du nid. Pour étudier la dynamique de construction, on utilise des buvards colo-

rés qui servent aux guêpes de matériel de base à partir duquel elles façonnent ou surélèvent les cellules (voir photos ci-contre). Il est alors très facile de suivre l'activité bâtisseuse d'une colonie en relevant régulièrement la position des nouvelles cellules construites^(15,16).

Plusieurs études ont montré que le programme comportemental individuel utilisé par les guêpes dans ce type de construction était constitué d'une série de décisions faisant intervenir des boucles conditionnelles du type « si alors »^(16, 17, 18, 19). Le processus débute par la formation d'une attache, puis d'une première cellule dans son prolongement. Au fur et à mesure, le nombre de sites potentiels susceptibles de recevoir une nouvelle cellule augmente. Plusieurs activités peuvent alors être accomplies parallèlement et la construction ne suit pas une séquence définie *a priori*. L'essaim possède donc la capacité de

- (15) M. Soleilhavoip, J. Gervet, et S. Semenov Tian Chanski, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319, 309, 1996.
 (16) I. Katsai et G. Theraulaz, *Sociobiology*, 26, 83, 1995.
 (17) H.A. Downing et R.L. Jeanne, *Anim. Behav.*, 36, 1729, 1988.
 (18) H.A. Downing et R.L. Jeanne, *Anim. Behav.*, 39, 105, 1990.
 (19) I. Katsai et Z. Penzes, *J. theor. Biol.*, 161, 505, 1993.
 (20) G. Theraulaz et E. Bonabeau, *Science*, 269, 686, 1995.
 (21) G. Theraulaz et E. Bonabeau, *J. Theor. Biol.*, 177, 381, 1995.

Figure 3. Il est possible de simuler sur ordinateur l'émergence et l'auto-organisation des piliers lors de la construction d'un nid de termites. En A, on suit l'évolution de la densité de matière dans un espace bidimensionnel. La régularité de l'espacement entre piliers émerge progressivement au cours du temps. En B, un courant d'air est introduit dans le modèle, ce qui modifie la propagation des phéromones. Les piliers sont remplacés par des galeries et le front de construction se déplace dans la direction imposée par le vent.



STIGMERGIE ET AUTO-ASSEMBLAGE

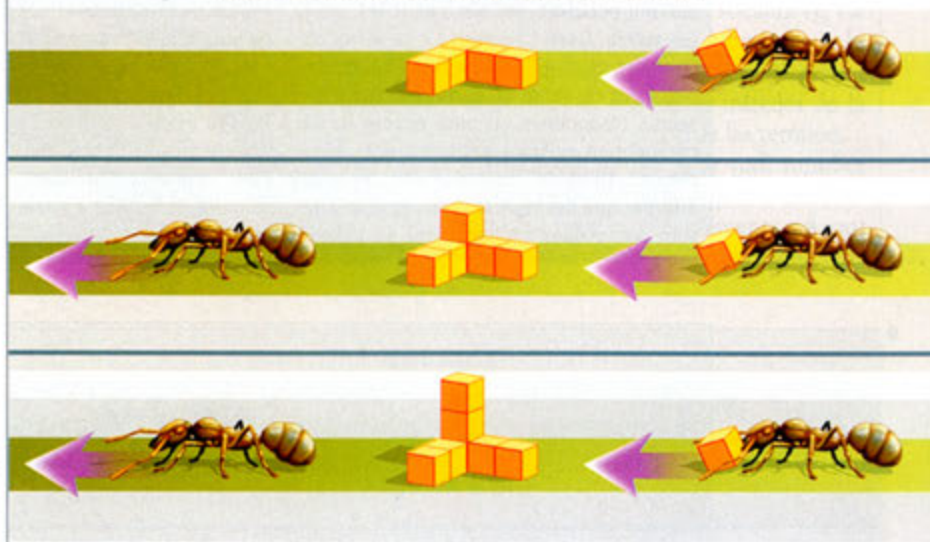


Figure 4. Mécanisme stigmergique donnant lieu à un processus d'auto-assemblage. Seules certaines configurations de matière déclenchent des actions de dépôt spécifiques chez les insectes.

bâtir simultanément en plusieurs sites différents d'un même nid : cette capacité introduit de nouvelles contraintes, puisque les informations locales qui régulent le comportement bâtisseur doivent être organisées dans l'espace et dans le temps de manière à assurer une construction collective cohérente^(20,21) (voir l'encadré « L'ordinateur mime les essaims »).

L'ordre dans lequel apparaissent les configurations stimulantes au fur et à mesure de l'ajout de nouvelles cellules suit donc une séquence bien définie qui permet la construction coordonnée d'une architecture stable (fig. 5).

L'architecture des nids différant

... selon chaque espèce, la réaction automatique d'un individu à ces configurations stimulantes relève bien entendu du patrimoine génétique de l'espèce. Mais la nature même du processus de coordination des activités individuelles

d'un nid augmente avec sa taille. Au fur et à mesure que la population d'un nid augmente, l'espace occupé devient plus important, de même que la probabilité qu'il contienne des hétérogénéités ou soit traversé par divers gradients de température, d'humidité, etc., ce qui affecte en retour les activités de construction à la marge. En outre, les diverses logiques de construction (gabarit, auto-organisation et auto-assemblage) peuvent se combiner.

Grassé considérait à tort que la stigmergie était propre aux insectes sociaux et il l'opposait à des comportements de type séquentiel qu'il pensait être caractéristiques des espèces solitaires. Nous pouvons aujourd'hui affirmer que la plupart des espèces solitaires étudiées obéissent aussi à une logique stigmergique : les inhomogénéités créées par l'insecte alors qu'il construit son nid peuvent être source de nouvelles stimulations et être à l'ori-

gine d'activités plus complexes. Ce mécanisme permet à son tour le développement d'une coopération entre individus, à la condition que ceux-ci ne distinguent pas le produit de leur propre activité de celui de leurs congénères. La distance entre espèces sociales et solitaires s'estompe davantage encore si l'on considère le fait qu'il n'existe pas de matériaux spécifiques aux espèces sociales, que les actes élémentaires de construction ou de transport ne sont pas fondamentalement différents, et que les volumes construits ou creusés par un individu sont comparables dans les deux cas.

Enfin les comportements d'émission de phéromone et de marquage, largement utilisés par les insectes sociaux, existent également chez des espèces solitaires, où ils fonctionnent pour l'individu comme une mémoire externe. Comment donc expliquer l'émergence de processus coopératifs ? Une première condition est la capacité de répondre aux signaux laissés par des congénères, capacité bien sûr facilitée par la proximité génétique.

Un gradient de protéines tel celui observé sur l'embryon de la drosophile est un gabarit le long duquel des cellules se différencient

Seconde condition : l'existence de densités élevées d'individus. Laquelle suppose à son tour l'existence de mécanismes capables de maintenir des individus en grand nombre sur une zone donnée. Une fois posées ces conditions, il est tentant de dresser un parallèle entre les processus mis en œuvre pour la construction d'un nid et ceux impliqués dans la morphogenèse des organismes vivants.



Suivre étape par étape la construction d'un nid chez la guêpe *Polistes dominulus* est possible grâce à l'utilisation de bords colorés.
En haut : initiation du nid et construction d'un pédicelle. Au milieu : construction de la première cellule. En bas : surélévation alvéolaire au cours d'une étape ultérieure de la construction après l'ajout de plusieurs autres cellules.
(Clichés auteur)



restreint fortement le nombre des architectures stables possibles.

On sait par ailleurs que la production de structures de géométrie différente au sein d'une même espèce est souvent liée à l'existence d'environnements différents. Par exemple, lorsque les conditions d'humidité ou de température changent, la vitesse de déplacement des individus peut s'en trouver modifiée. Ces conditions peuvent aussi affecter les propriétés des matériaux utilisés, comme l'adhésion ou la facilité avec laquelle ils peuvent être creusés ou assemblés. D'où une grande diversité de structures : ainsi, la partie épigée (au-dessus du sol) des nids construits par plusieurs espèces de fourmis varie en forme et en hauteur lorsque les conditions d'humidité changent, alors même que le comportement individuel des ouvrières ne semble pas changer.

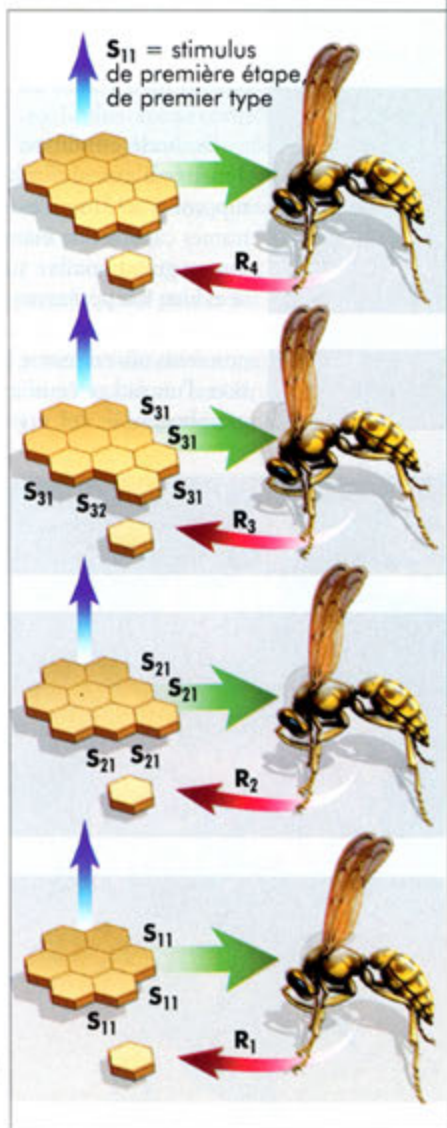
Enfin, il semble que la complexité



... Un gradient de protéines, tel celui mis en évidence dans la formation de l'axe antéro-postérieur d'un embryon de drosophile, est un gabarit le long duquel des cellules se différencient. L'auto-organisation a été invoquée de nombreuses fois en embryogenèse, en particulier pour expliquer la formation des segments de l'embryon de drosophile. L'auto-assemblage est également un concept connu des spécialistes des virus : la réunion des multiples constituants du bactériophage T4 (un virus qui infecte une souche de la fameuse bactérie *E. coli*) en une unité fonctionnelle a été modélisée. Une autre forme d'auto-assemblage, l'adhésion différen-

Figure 5. Chez les guêpes sociales, l'organisation et l'enchaînement des activités de construction s'effectuent selon les configurations de cellules rencontrées sur le nid au cours du temps.

Les premières configurations de cellules rencontrées possèdent deux murs contigus avec la nouvelle cellule construite. L'ajout d'une seconde cellule entraîne la création d'une nouvelle configuration à trois murs qui va stimuler à son tour la construction d'une autre cellule au cours de la troisième étape.



(22) M. S. Steinberg, T. J. Poole, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 295, 451, 1981.

L'ORDINATEUR MIME LES ESSAIMS

Pour étudier la coordination des activités bâtisseuses chez les guêpes, on utilise des programmes informatiques appelés « *essaims sur réseau* ». Les guêpes sont représentées sous la forme de systèmes d'automates dont les règles élémentaires de comportement sont calquées sur la logique de la stigmergie dans sa version qualitative. Les agents qui composent l'essaim se déplacent aléatoirement dans un réseau régulier tridimensionnel.

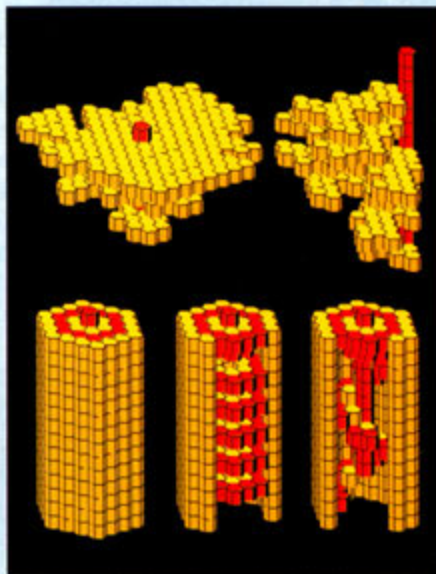
Chaque agent ne perçoit de son environnement que l'état des cellules voisines (les vingt-six ou vingt-huit cellules les plus proches selon la forme, cubique ou hexagonale, des mailles du réseau). Suivant l'état de ces cellules, appelé encore configuration locale, il peut déposer ou non une brique dans la cellule qu'il occupe. Pour cela, une table de comportement indique le type de brique à déposer pour chacune de ces configurations. Tous les agents de l'essaim possèdent la même table de comportement. Les règles de dépôt de brique sont déterministes et chaque agent dépose une brique lorsqu'il rencontre une des configurations contenues dans sa table de comportement. Brique après brique, l'essaim construit un nid artificiel dont on peut analyser la croissance et la stabilité en modifiant la table de comportement des agents.

Ces essais sur réseau permettent d'étudier les contraintes qui s'exercent sur les règles de comportement qu'utilisent les agents pour coordonner leur activité et construire un nid

de manière cohérente. La construction doit pour cela s'effectuer par étapes successives au cours desquelles les configurations locales stimulantes, qui sont créées par l'adjonction d'une nouvelle brique à la structure, doivent être différentes de celles qui sont créées au cours d'une étape antérieure ou ultérieure, et ce en évitant une désorganisation ou un blocage de l'activité bâtisseuse.

L'ordre dans lequel les configurations stimu-

lantes sont produites doit donc suivre une séquence bien définie pour que ces configurations n'interfèrent pas les unes avec les autres. Lorsque l'algorithme stigmergique respecte cette contrainte, on dit qu'il est coordonné; dans le cas contraire, il est « non coordonné ». Les algorithmes stigmergiques coordonnés convergent toujours vers des architectures qui possèdent des caractéristiques globales similaires, en dépit des différentes actions accomplies par les marches aléatoires des agents dans les différentes situations. Dans ce cas, les formes de nids produites sont stables. Au contraire, les algorithmes stigmergiques non-coordonnés produi-



Architectures obtenues par simulation numérique avec un essaim se déplaçant sur un réseau tridimensionnel à maille hexagonale. Certaines de ces architectures sont caractéristiques de celles observées dans les nids de guêpes en particulier chez *Vespa* (en haut à gauche), *Parachartergus* (en haut à droite), *Chartergus* (en bas à gauche et au milieu où l'enveloppe externe a été partiellement enlevée). Dans l'architecture présentée en bas à droite, l'enveloppe externe a été supprimée de manière à laisser apparaître la structure interne : une hélice de grande longueur d'onde (en rouge).

sent des architectures globales complètement différentes au cours de simulations successives; les formes de nids produites sont alors très instables.

La plate-forme de simulation des processus de construction est disponible sur le site : www-iasc.enst-bretagne.fr/PROJECTS/SWARM/nest.html.

tielle, permet aux cellules de former des agrégats cohérents⁽²²⁾. Dans ces divers processus, les événements qui ont lieu à un certain moment servent à la fois de contraintes et d'éléments déclenchants pour les événements à venir, de plus en plus complexes.

Cette analogie suggère qu'il existe dans la nature quelques grandes familles de mécanismes servant à produire les formes que l'on rencontre dans l'ensemble du domaine biologique.

G.T., E.B., J.-L.D. ■

Pour en savoir plus

- M.H. Hansell, *Animal Architecture and Building Behaviour*, Longman, 1984.
- Sous la direction de G. Theraulaz et F. Spitz, *Auto-organisation et comportement*, Hermès, 1997.
- Sous la direction de C. Detrain et J.-L. Deneubourg (sous presse), *Information Processing in Social Insects*, Birkhauser Verlag.
- S. Camazine, J.L. Deneubourg, N.R. Franks, J. Sneyd, E. Bonabeau et G. Theraulaz, (sous presse), *Self-organized Biological Superstructures*, Princeton University Press.