

3

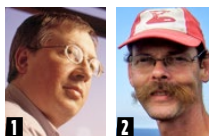
Termites et fourmis, ces génies bâtisseurs

Guy Theraulaz et **Christian Jost**, Centre de biologie intégrative, CNRS, université Paul-Sabatier, à Toulouse

Pour construire leurs immenses nids, les insectes sociaux, comme les termites, les fourmis ou les abeilles, utilisent des processus dits « stigmergiques », qui leur permettent d'organiser leur travail par le biais d'interactions indirectes. Ils développent ainsi une forme d'intelligence collective complexe à partir de comportements simples à l'échelle individuelle.

Les fourmis sud-américaines du genre *Atta* ont la particularité de pouvoir couper des feuilles, même très épaisses. Mais surtout, des moulages en béton de la structure interne de leurs nids souterrains ont révélé de vastes réseaux de galeries reliant un très grand nombre de chambres (jusqu'à 7800), jusqu'à 7 mètres de profondeur ! Les termites du genre *Macrotermes*, originaires d'Afrique et d'Asie du Sud-Est, sont pour leur part capables de construire des nids atteignant une hauteur de plus de 7 mètres pour un diamètre de 12 mètres. Ces deux exemples sont particulièrement représentatifs des comportements collectifs parmi les

plus complexes et les plus spectaculaires observés chez les insectes sociaux. Les fourmis, les termites, ainsi que certaines espèces d'abeilles et de guêpes, construisent une grande variété de nids. Leur taille peut même atteindre plusieurs centaines de fois celle des individus qui les bâtissent et leur architecture est particulièrement élaborée. Mais comment des dizaines de milliers d'individus, aux capacités perceptives et cognitives parfois très limitées, parviennent-ils à coordonner leurs actions pour réaliser des architectures dont la sophistication n'a rien à envier à certains édifices construits par l'homme ? Cette question a mobilisé plusieurs générations d'éthologues, mais il a fallu attendre le développement



ÉTHOLOGUES

Guy Theraulaz (1) est directeur de recherches au CNRS. Christian Jost (2) est maître de conférences à l'université Paul-Sabatier, à Toulouse. Tous deux travaillent au Centre de recherches sur la cognition animale, à Toulouse.

de l'analyse quantitative du comportement, de la modélisation des comportements et des interactions entre insectes pour comprendre les mécanismes qui gouvernent ces processus.

Configurations stimulantes

Le zoologiste français Pierre-Paul Grassé a été le premier, en 1959, à proposer une explication du mécanisme de coordination à l'œuvre dans la construction du nid chez les termites, grâce à l'étude en laboratoire de deux espèces en particulier : *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes sp.* Selon lui, pour coordonner leur activité bâtitrice, les insectes n'ont pas besoin d'échanger directement de l'information, par exemple par le biais de contacts antennaires. Les interactions indirectes des ouvriers termites avec le matériel qu'ils utilisent pour construire leur nid, via des boulettes de terre et d'excréments notamment, seraient suffisantes. Chaque fois qu'un ouvrier exécute une action de construction, telle

Contexte

Les nids des insectes sociaux sont des structures extrêmement complexes, qui ont longtemps intrigué et fasciné les éthologues. Le mystère de leur construction a récemment été levé grâce au développement de nouvelles techniques combinant expérience et modélisation, comme l'analyse quantitative du comportement.



▲ Cette termitière cathédrale a été façonnée par des *Nasutitermes triodae*, en Australie.

que l'ajout ou le retrait d'une boulette de terre à la structure de nid existante, il laisse des traces de son activité, qui modifient le comportement des autres insectes de la colonie grâce à des stimuli.

Ces stimuli sont, par exemple, de petits tas de boulettes servant à la construction, éventuellement imprégnés de phéromones – substance chimique sécrétée par l'insecte, pouvant orienter ou déclencher des comportements spécifiques. Plus le nombre de boulettes est important, plus la probabilité qu'en soient déposées de nouvelles au même endroit est élevée, et ce jusqu'à ce que la taille des piliers

atteigne une certaine hauteur et déclenche le dépôt latéral des boulettes, qui permettra de compléter le nid. La coordination des termites ouvriers s'obtient ainsi par l'enchaînement de ces « configurations stimulantes », comme on les appelle. Ces dernières organisent les actions des ouvriers dans l'espace et dans le temps, et donnent l'illusion que toute la colonie suit un plan bien défini. Pierre-Paul Grassé a baptisé « stigmergie » (construit à partir des mots grecs *stigma*, signifiant « la piqûre », et *ergon*, « le travail ») ce mécanisme général de coordination des activités au moyen d'interactions indirectes (1).

7
MÈTRES

C'EST LA HAUTEUR que peuvent atteindre les nids de termites du genre *Macrotermes*, originaires d'Afrique et d'Asie du Sud-Est.

Les recherches menées depuis ont confirmé l'importance des processus stigmergiques dans de nombreux phénomènes collectifs observés chez des sociétés d'insectes. La formation de réseaux reliant les différentes aires de récolte de nourriture chez les fourmis ou l'organisation spatiale du miel, du pollen et du couvain sur les rayons des ruches d'abeilles en font partie. Grâce à ces processus stigmergiques, les insectes s'auto-organisent et développent une forme d'intelligence collective à partir de comportements et d'interactions relativement simples à l'échelle individuelle. En ce sens, ces sociétés d'insectes sont bien des systèmes complexes.

Lois de comportement

Revenons à notre exemple de construction d'un nid. Pour en comprendre la dynamique, il faut caractériser les interactions entre les insectes et les structures qu'ils construisent. Ceci implique d'identifier les stimuli qui déclenchent chez eux les comportements d'ajout et de retrait de matériel de construction. Cette première étape permet la quantification des lois de comportement à l'échelle individuelle. Dans une seconde étape intervient le travail de modélisation proprement dit. Il vérifie que la combinaison de ces interactions et de leurs effets sur les comportements individuels reproduit les structures construites collectivement par les insectes.

Dans une étude récente sur la construction du nid chez la fourmi des jardins (*Lasius niger*), deux types distincts d'interactions indirectes entre les fourmis et le matériel de construction ont été identifiés (2). Ces fourmis construisent des nids composés d'une partie souterraine – un réseau de galeries – et d'un dôme sortant de terre, constitué d'un grand nombre de chambres ovoïdes, étroitement imbriquées les ●●●

••• unes dans les autres. Dans la partie située au-dessus du sol, les insectes entassent leurs matériaux de construction pour former des piliers et des murs servant à délimiter des chambres. Les fourmis déposent préférentiellement leurs boulettes de terre dans les zones où d'autres amas ont déjà été réalisés. Il a été établi qu'elles ajoutaient également une phéromone à leurs matériaux, ce qui incite leurs congénères à construire aux mêmes endroits et conduit à la formation de piliers régulièrement espacés.

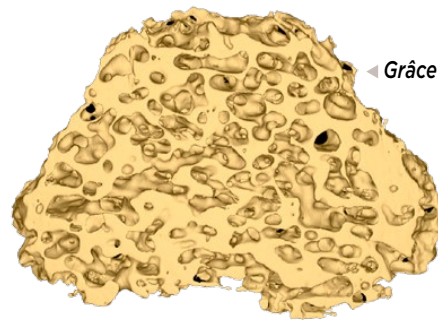
La distance caractéristique entre deux piliers voisins est déterminée par la distance moyenne parcourue par les fourmis avant qu'elles ne déposent spontanément les boulettes qu'elles transportent, et par les taux de prises et de dépôts de boulettes. Plus la distance moyenne parcourue par les fourmis est importante, plus la compétition est forte entre des piliers éloignés, et plus la distance caractéristique entre piliers est grande. Seuls survivent les piliers qui réussissent à grandir plus vite que les autres, ces derniers étant progressivement détruits.

Un second type d'interaction régule la hauteur du plafond des chambres : les fourmis utilisent la longueur de leur corps comme gabarit, afin de déterminer à quel moment elles doivent cesser de construire

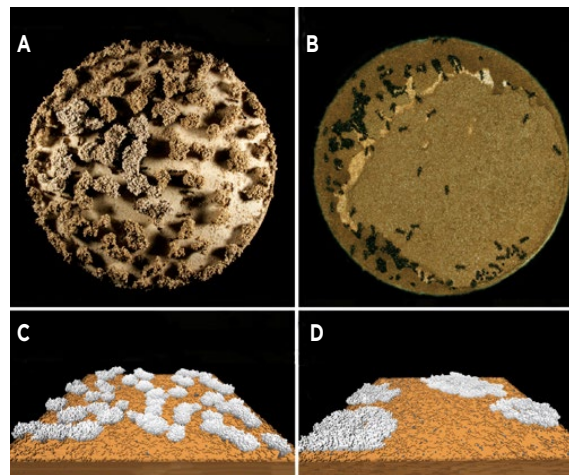
verticalement et commencer à déposer des boulettes latéralement. Cela conduit à la formation de « chapiteaux » au sommet des piliers qui, ensuite, fusionnent pour former le plafond de la chambre.

Rôle clé de la phéromone

En implémentant ces règles comportementales dans un modèle mathématique en 3D, nous avons montré que ces deux types d'interactions reproduisaient fidèlement la dynamique de construction et les structures construites par les fourmis dans les expériences. Le modèle a également mis en évidence le rôle



◀ Grâce à la tomographie aux rayons X, on visualise la complexité de la structure interne d'un nid de *Lasius niger*, la fourmi noire des jardins.



▲ Dépendante des conditions climatiques, la durée de vie de la phéromone sécrétée par les fourmis conditionne la forme de leurs nids. Si elle est élevée, les piliers sont plus nombreux (A et la simulation C) ; si elle est courte, il y a de larges plateaux (B et D).

clé de la phéromone ajoutée par les fourmis au matériel de construction. En effet, selon les conditions climatiques, la phéromone se dégrade plus ou moins vite avec le temps, pour que la construction puisse s'adapter à l'environnement. Ainsi, dans un environnement sec, la quantité de phéromones diminue rapidement, ce qui conduit les fourmis à construire moins de piliers. Les chambres sont alors plus grandes, les fourmis s'y agrègent donc afin de conserver le peu d'humidité disponible. À l'inverse, dans un environnement humide, la phéromone persiste plus longtemps, ce qui conduit à la construction d'un nombre plus élevé de piliers et à des chambres plus petites. La simple modulation de la durée de vie de la phéromone de construction par les conditions environnementales permet d'adapter la forme des structures produites par les fourmis, sans que celles-ci n'aient à changer leurs règles de construction.

Cet exemple illustre l'une des caractéristiques fondamentales des processus stigmergiques : l'organisation et la réalisation collective, au sein d'une colonie, d'architectures complexes dont la forme s'adapte aux changements de l'environnement. Ils permettent surtout d'économiser le nombre de paramètres devant être établis à l'échelle individuelle pour atteindre cette complexité. ■

UNE ORGANISATION À GRANDE ÉCHELLE

De nombreux nids possèdent une organisation particulièrement élaborée. C'est précisément grâce à la forme spécifique de leur architecture, faite de piliers d'argile sur lesquels reposent de petites cavités, que certains nids de termites *Macrotermes* ou *Trinervitermes* peuvent être ventilés passivement et refroidis. Chez les termites du genre *Cubitermes*, l'organisation des voies de communication intérieures est également optimisée à l'échelle du nid. La lon-

gueur de tous les chemins reliant les chambres entre elles est beaucoup plus courte que si celles-ci étaient interconnectées de manière aléatoire. Par ailleurs, chacune des chambres n'est connectée qu'à un petit nombre d'autres chambres voisines, ce qui pourrait favoriser la protection du nid contre des attaques de prédateurs, comme les fourmis légionnaires.

A. Perna et al., *Naturwissenschaften*, 95, 877, 2008 ;
A. Perna et al., *Physica A*, 387, 6235, 2008.

(1) P. P. Grassé, *Ins. Soc.*, 6, 41, 1959.

(2) A. Khuong et al., *P. Nat. Acad. Sci. USA*, 113, 1303, 2016.