

L'art de la construction chez les insectes sociaux

Guy Theraulaz, Andrea Perna et Pascale Kuntz

Les termitières et les fourmilières sont des prouesses architecturales. Pourtant, chaque ouvrier bâtisseur n'a qu'une perception locale du nid qu'il construit. Des modèles simples révèlent leurs secrets.



1. DES TERMITES de l'espèce *Hospitalitermes hospitalis* (Sarawak, Malaisie) transportent des boulettes de lichen et de mousse qui leur serviront de nourriture ou de support pour cultiver des champignons. Comme tous les insectes sociaux, les termites coopèrent pour se nourrir, mais aussi pour bâtir des nids à l'architecture étonnante. Les éthologues étudient les mécanismes coopératifs conduisant à ces structures.

En 1913, à proximité des berges du fleuve Sankuru, à quelques kilomètres en aval de Lusambo, dans ce qui est aujourd'hui la République démocratique du Congo, le naturaliste luxembourgeois Edouard Lujà découvrit un nid de termites de forme très étrange. Sa structure ne ressemblait à aucune des formes connues, et son aspect extérieur laissait plutôt penser à un petit objet en terre cuite façonné par quelque habile potier qu'à un nid construit par des insectes sociaux.

Le nid avait été découvert dans un sol sablonneux entre 20 et 50 centimètres de profondeur. Son aspect extérieur surprenait par la régularité et la symétrie des détails de sa structure. De forme ovoïde et d'une dizaine de centimètres de haut, sa surface était couverte de petits orifices en forme de gargouilles disposées en lignes, régulièrement espacées et qui parcouraient toute la circonférence externe de la paroi (voir la figure 2). Mais le plus spectaculaire se trouvait à l'intérieur : une succession de chambres, délimitées par des planchers et plafonds parallèles et régulièrement espacés. Des rampes hélicoïdales assuraient la communication entre les différents étages. Par ailleurs, l'intérieur de la paroi externe était percé d'une série de galeries circulaires. Ces galeries communiquaient avec l'intérieur du nid par de minuscules fentes transversales s'ouvrant entre les planchers successifs, et elles étaient également reliées aux gargouilles externes par de minuscules pores (voir la figure 3).

Les termites qui ont développé l'art de la construction jusqu'à un tel degré de raffinement appartiennent au genre *Apicotermes* et vivent dans la forêt et la savane africaines. Ils ont été beaucoup étudiés dans les années 1950, notamment par le naturaliste belge Jules Desneux, mais, jusqu'à aujourd'hui, personne n'avait percé le mystère de leur construction. Comment des insectes au comportement rudimentaire parviennent-ils à construire de tels chefs-d'œuvre ? À quelles lois la structure interne de ces nids obéit-elle ? Ces questions ont constitué le cœur d'un projet interdisciplinaire débuté fin 2006, destiné à mieux comprendre les mécanismes intervenant dans la construction des nids en terre chez les termites et les fourmis, ainsi que les caractéristiques et les propriétés de ces architectures. Des réponses se dessinent et révèlent le rôle essentiel joué par les processus d'auto-organisation.

On recense à ce jour environ 2600 espèces de termites et plus de 12500 espèces de fourmis. Alors que les sociétés de fourmis sont de type matriarcal et sont généralement fondées par une seule reine, les sociétés de termites sont constituées d'individus mâles et femelles et sont fondées par un couple royal. Le fonctionnement de ces sociétés repose sur des systèmes de communication élaborés et sur une division du travail au sein de la caste ouvrière, qui se manifeste notamment par des différences morphologiques : certains individus défendent la colonie, d'autres construisent le nid, d'autres encore recherchent de la nourriture...

Des nids de boulettes de terre régurgitées

Chez ces insectes sociaux, l'activité de construction est très répandue. Les termites construisent des nids de tailles et de formes variables. Ils sont généralement constitués d'un ensemble complexe de cavités interconnectées, reliées au milieu extérieur par un réseau de galeries souterraines ou couvertes. Ces nids sont construits sous terre (hypogés), sur le sol (épigés), sur les arbres ou dans le bois ; ils combinent parfois des parties hypogées et épigées. Ils sont bâtis soit au moyen de boulettes de terre régurgitées, mélangées à de la salive et des excréments, soit uniquement d'excréments, qui forment en séchant un carton solide. Chez les fourmis, il existe aussi une grande variété de nids, construits à partir de matériaux divers : feuilles, brindilles, aiguilles de pin, carton de bois ou boulettes de terre. Les nids de fourmis sont arboricoles ou souterrains, ou combinent des parties hypogées et épigées ; mais la forme la plus répandue consiste en un réseau souterrain de galeries ramifiées reliant un ensemble de chambres.

Les nids sur lesquels nous avons concentré notre attention sont constitués de réseaux alvéolaires. Le point commun à toutes ces structures est la fragmentation de l'espace habité en une multitude de chambres cloisonnées, mais interconnectées par de petits passages. Ces chambres sont soit isolées les unes des autres par des parois épaisses, soit disposées en étages réguliers, soit organisées selon une structure beaucoup plus irrégulière, de type spongiforme (voir le portfolio en 3D page 36).

L'ESSENTIEL

- **Termites et fourmis construisent des nids à l'architecture étonnante tant elle est régulière et symétrique.**
- **La modélisation informatique du nid et de sa construction éclaire la construction de telles structures.**
- **Chaque ouvrier bâtisseur dépose des boulettes d'argile là où elles abondent déjà.**
- **La coordination des activités de construction émerge de ces comportements individuels par un processus d'auto-organisation.**



2. LES NIDS DES TERMITES du genre *Apicotermes* présentent sur leur surface externe des microstructures régulièrement espacées qui s'ouvrent sur des corridors circulaires logés dans la coque du nid. De 10 à 20 centimètres de largeur, ces nids sont construits à une profondeur d'environ 30 à 60 centimètres dans le sol. Le nid est entouré d'un espace vide ou rempli de sable.

La principale fonction de ces nids est la protection de la colonie contre les prédateurs et le maintien de conditions de température et d'humidité qui permettent le développement de la colonie. Cependant, ces enceintes confinées confrontent leurs habitants à d'autres difficultés. D'une part, il faut réguler les échanges gazeux et assurer un renouvellement de l'oxygène, ce qui nécessite l'adaptation des architectures. D'autre part, il s'agit de circuler efficacement au sein de ces structures. En effet, la complexité du réseau de communication entre les chambres croît à mesure que la taille du nid augmente. Comment les voies de communication sont-elles organisées au sein du nid? Certaines topologies du réseau favoriseraient la circulation des insectes entre différentes zones. La topologie des connexions jouerait aussi un rôle dans la protection des parties vitales du nid en ralentissant la progression des intrus. Dans quelle mesure la structure des nids satisfait-elle ces différentes contraintes fonctionnelles?

Pour répondre à ces questions, nous avons développé plusieurs outils permettant de visualiser et caractériser la struc-



3. L'INTÉRIEUR D'UN NID DE TERMITES
Apicotermes reconstitué par tomographie à rayons X. L'épaisseur des cloisons est inférieure à un millimètre.

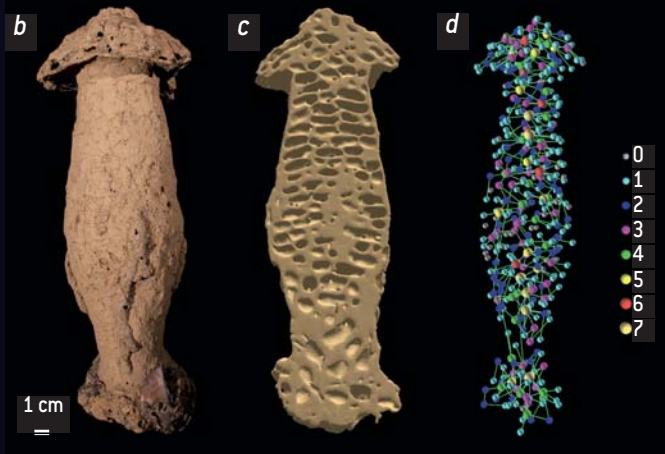
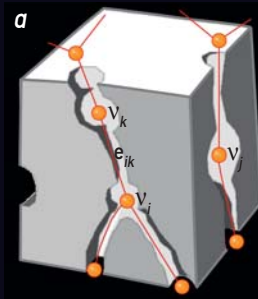
ture tridimensionnelle des nids. Tout d'abord, nous avons numérisé l'ensemble des nids dont nous disposions (120) au moyen d'un tomographe à rayons X. Certains nids ont été récoltés au cours de missions réalisées en Afrique et en Amérique du Sud, et d'autres provenaient de différentes collections appartenant aux Muséums d'histoire naturelle de Paris et de Toulouse. À partir des données du tomographe, nous avons reconstruit en trois dimensions la structure des nids, ce qui nous a permis de naviguer virtuellement au sein des architectures et d'en extraire de nombreuses mesures. Nous avons ainsi cartographié les réseaux d'interconnexion entre les chambres à l'intérieur des nids et analysé leur organisation spatiale et leur topologie grâce aux outils de la théorie des graphes (voir l'encadré ci-dessous). Dans cette représentation, chaque chambre dans le nid correspond à un nœud du réseau et chacune des galeries reliant deux chambres est figurée par une arête.

Chez les termites *Cubitermes*, par exemple, que nous avons étudiés avec Christian Jost, du Centre de recherches sur la

DES GRAPHES POUR ANALYSER L

On étudie le réseau de communication dans le nid à l'aide de la théorie des graphes. Un graphe est un objet mathématique composé de nœuds et d'arêtes qui décrivent une relation entre deux nœuds. Dans le cas d'un nid, chaque nœud v_i représente une chambre, et il existe une arête e_{ij} entre deux nœuds v_i et v_j s'il existe une galerie entre les chambres correspondantes [a].

La représentation du réseau tridimensionnel de connexions d'un nid – ici d'une termitière du genre *Cubitermes* [b] reconstituée par tomographie à rayons X [c] – permet de visualiser le degré de connectivité de chaque chambre et sa position dans le réseau [d]: la couleur de chaque nœud (chambre) varie selon le nombre de galeries qui lui sont raccordées. La représentation en deux dimensions du réseau [e] montre qu'une grande partie du réseau (en bleu) peut être facilement déconnectée du reste de la structure: il suffit d'obstruer un seul nœud ou une seule arête pour stopper un prédateur arrivant par un chemin bleu.



cognition animale à Toulouse, et Sergi Valverde, du Laboratoire des systèmes complexes à Barcelone, les réseaux de communication présentent une faible connectivité. Chaque chambre n'est connectée en moyenne qu'à un peu plus de deux autres, soit quatre à cinq fois moins que si elle avait été reliée à toutes les chambres adjacentes. Il est rare de trouver des chambres ayant plus de trois ou quatre connexions. En outre, de grandes voies de communication parcourent l'ensemble du nid, sur lesquelles sont greffés des groupes de chambres en arborescence : chaque groupe n'est ainsi relié aux grandes voies que par un seul tunnel.

Cette organisation particulière du réseau pourrait favoriser la défense du nid. En effet, si des prédateurs – des fourmis, par exemple – s'introduisent dans le nid à partir d'une chambre située en périphérie, il suffit aux soldats termites de bloquer un seul tunnel (celui qui relie le groupe de chambres concerné aux grandes voies de communication), dont le diamètre correspond à celui de leur tête, pour que la zone envahie soit déconnectée du reste du nid.

La structure permet aussi de relier rapidement différentes zones du nid. En effet, la longueur moyenne des déplacements nécessaires pour relier deux chambres est beaucoup plus faible que celle obtenue pour des réseaux présentant les mêmes contraintes spatiales, mais où toutes les chambres adjacentes sont interconnectées. Un tel nid aurait cinq fois plus de connexions entre les chambres, sans que la longueur moyenne des chemins entre deux chambres ne soit diminuée pour autant. Ainsi, chez certaines espèces de termites, l'organisation à grande échelle du réseau de communication au sein du nid est loin d'être triviale.

Comment ces insectes optimisent-ils une propriété globale du réseau, alors qu'ils n'ont qu'une perception locale de leur environnement ? L'étude de différents modèles de formation de réseaux de connexions entre les chambres d'un même nid nous a conduits à formuler l'hypothèse suivante : l'optimisation reposerait sur la capacité des insectes à estimer une autre propriété du réseau, la centralité d'une arête. La centralité est une mesure de l'importance d'une arête pour la circulation à l'intérieur d'un

réseau ; sa valeur correspond au nombre total de plus courts chemins entre toutes les paires de nœuds qui passent par cette arête.

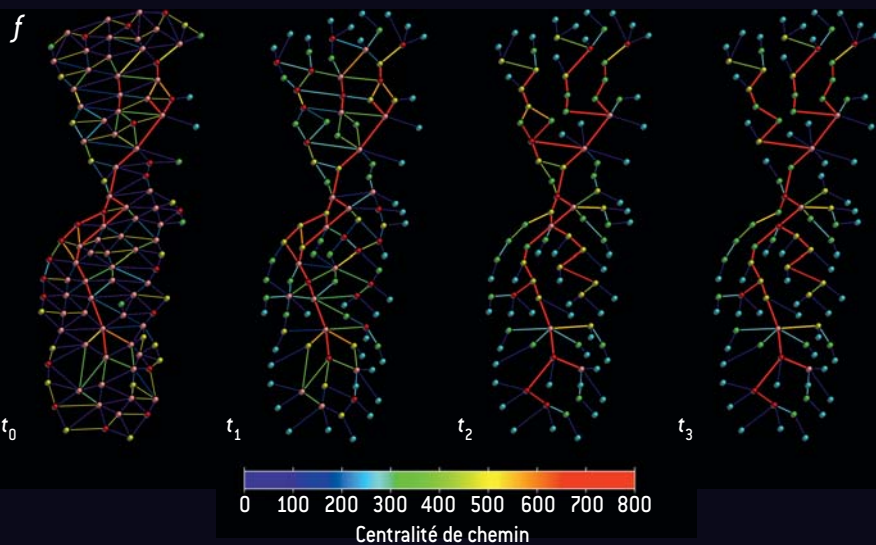
Pour évaluer la centralité d'une arête, il suffirait aux insectes d'utiliser comme information la quantité de phéromone présente sur chacune des branches du réseau sur lesquelles ils se déplacent. Les termites, comme les fourmis, utilisent ces signaux chimiques déposés sur le sol pour communiquer et guider leurs déplacements vers les zones de récolte. La phéromone utilisée par les termites s'accumule donc sur les voies de communication les plus passantes, c'est-à-dire sur les arêtes les « plus centrales ».

Préserver les voies les plus passantes

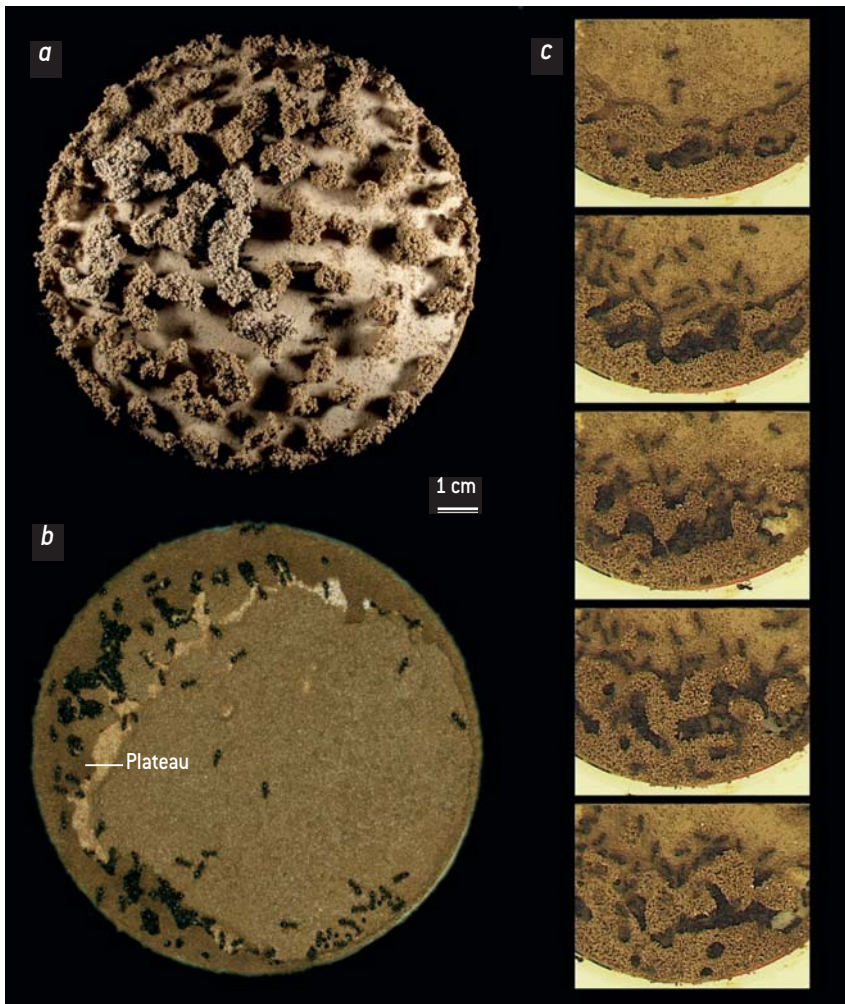
Notre modèle élimine du réseau les arêtes sur lesquelles il y a le moins de passages ; seules subsistent les voies de communication les plus importantes. Nous savions en effet qu'au cours du temps, les termites remanient la structure du réseau de communication entre les chambres en obtenant certains passages. Ce mécanisme simple de conservation des chemins en fonction de l'intensité du trafic permettrait aux termites d'optimiser collectivement la structure du réseau de communication au sein de leur nid, de façon décentralisée et sans qu'aucun insecte n'ait besoin d'une information globale pour y parvenir. Les caractéristiques des réseaux obtenus en simulant ce mécanisme sont très similaires à celles des réseaux construits par les termites (voir l'encadré ci-contre).

Pour construire leurs nids, termites et fourmis doivent coordonner leurs actions, sinon il leur serait impossible de réaliser des architectures aux formes parfois si élaborées. Comment ces insectes réalisent-ils de telles prouesses ? Il y a un peu plus d'un siècle, dans son ouvrage *La vie psychique des bêtes*, le naturaliste allemand Ludwig Büchner décrivait les fourmis comme des insectes doués de facultés assez proches de l'intelligence humaine, leur permettant notamment d'entrevoir l'objectif de leurs travaux et de concevoir ensuite un plan d'exécution pour les mettre en œuvre. Selon lui, la complexité des comportements collectifs des sociétés d'insectes trouvait son origine dans les capacités des individus à centraliser et traiter l'information. Ceux-ci décideraient ensuite des actions à entreprendre en se représentant leur environnement

A STRUCTURE DES GALERIES



Pour comprendre comment les termites aboutissent à une telle optimisation de leurs réseaux, on étudie l'évolution de graphes modèles en fonction de contraintes inspirées du comportement des termites. Ici, les auteurs ont simulé l'évolution de la structure d'un réseau lorsque les arêtes (galleries) les moins importantes pour la circulation sont progressivement éliminées sans que les liaisons entre l'ensemble des nœuds (chambres) soient perdues [f]. L'importance d'une arête est donnée par sa centralité, c'est-à-dire le nombre de plus courts chemins entre toutes les paires de nœuds du graphe qui passent par l'arête. Dans les réseaux obtenus par ce modèle, les distances entre les nœuds sont courtes, bien qu'un grand nombre d'arêtes aient été éliminées – un schéma similaire à celui observé dans les termitières naturelles.



4. EN CONDITIONS EXPÉRIMENTALES, des groupes de 500 fourmis construisent deux types de structures aux formes distinctes : des ensembles de piliers et de murs régulièrement espacés [a] ou de larges plateaux soutenus par un petit nombre de piliers [b]. Ces structures sont remodelées en permanence par les fourmis ; les ouvrières détruisent certaines parties du nid et reconstruisent de nouvelles structures. Sur la séquence ci-dessus [c], 48 heures se sont écoulées entre la première image (en haut) et la dernière.

ou analyseraient les données des problèmes auxquels ils seraient confrontés.

Toutefois, l'ensemble des études réalisées au cours des 50 dernières années a montré que ni les termites ni les fourmis n'ont une représentation ou une connaissance explicite des structures qu'ils construisent. Les insectes n'utilisent aucun plan prédéfini pour construire leurs nids. Chaque individu n'a en général accès qu'à une information locale sur ce qui se passe dans son environnement. Quant au fonctionnement de ces sociétés, il repose sur un réseau complexe d'interactions qui permet aux insectes d'échanger de l'information et de coordonner leurs activités. Il n'y a donc pas de chef d'orchestre dans ces sociétés.

C'est le zoologiste français Pierre-Paul Grassé qui, à la fin des années 1950, a proposé un mécanisme expliquant comment

les insectes coordonnent leurs activités de construction au moyen d'interactions indirectes. En étudiant la reconstruction du nid chez les termites du genre *Bellicositermes*, Grassé a découvert qu'un ouvrier ne contrôle pas directement son activité bâtisseuse, mais que son travail est déclenché et orienté par les structures résultant de son activité antérieure – un mécanisme qu'il nomma stigmergie (du grec *stigma*, piquûre, et *ergon*, travail). Commun à tous les insectes sociaux – termites, fourmis, guêpes, abeilles –, ce mécanisme se met en place grâce aux traces laissées sur le sol par un insecte lorsqu'il se déplace : pistes de phéromones et ébauches de construction résultant de son activité passée constituent autant de sources de stimulation qui déclencheront en retour des comportements spécifiques chez lui et les autres insectes de la colonie.

L'activité de ces insectes transforme alors le stimulus qui a déclenché leur comportement en un nouveau stimulus qui déclenchera de nouveaux comportements. Lorsque le comportement de l'insecte conduit à renforcer l'intensité du stimulus déclencheur, une rétroaction positive se met en place. Ce processus conduit à une coordination des activités des insectes tout en donnant l'illusion que la colonie suit dans son ensemble un plan prédéfini.

Des structures remodelées en permanence

Ainsi, pour comprendre la dynamique de la construction d'un nid, il nous fallait, d'une part, identifier les stimulus déclenchant une activité bâtisseuse et, d'autre part, caractériser la réponse comportementale des insectes. C'est ce que nous avons entrepris en étudiant la construction du nid chez la fourmi *Lasius niger*. Cette espèce présente un double avantage : elle s'élève et s'étudie facilement en laboratoire, et elle construit des nids en terre argileuse dont la structure est assez proche de celle des nids d'autres espèces de termites et de fourmis. Notre hypothèse était que les mécanismes impliqués dans la construction du nid chez les termites et les fourmis étaient assez semblables, de sorte qu'en étudiant *Lasius niger*, il nous serait possible de déduire quelques généralités applicables à d'autres espèces.

Pour mettre en évidence les différents processus intervenant dans la construction du nid, nous avons caractérisé séparément les comportements individuel et collectif des insectes, puis nous avons relié les deux échelles de phénomènes au moyen d'un modèle mathématique. Nous avons tout d'abord étudié la construction du nid à l'échelle « macroscopique » et caractérisé les structures spatiales construites par les fourmis. Pour cela, nous avons introduit un groupe de 500 fourmis dans un dispositif simple constitué d'une boîte de Pétri contenant une mince couche d'un mélange de sable et d'argile humidifiée (voir la figure 4). Le dispositif était éclairé en permanence, ce qui avait pour effet de stimuler fortement l'activité bâtisseuse des fourmis. Celles-ci entreprirent rapidement la construction d'un abri pour se protéger. La quantité de sable disponible était limitée de façon à n'observer que les premières étapes de construction. Dans cer-

tains cas, les fourmis bâtissent des piliers et des murs régulièrement espacés. Dans d'autres cas, elles bâtissent des structures en forme de plateaux qui se développaient généralement à partir des bords internes du dispositif et qui reposaient sur de rares piliers. Par ailleurs, ces structures n'étaient pas figées : elles étaient en permanence remodelées par les fourmis. Ainsi, il n'était pas rare d'observer une fourmi en train de détruire le travail qu'une autre avait méticuleusement réalisé quelques minutes auparavant.

Nous avons ensuite étudié les comportements de construction à l'échelle individuelle. Pour cela, nous avons réalisé plusieurs séries d'expériences afin de caractériser avec précision les comportements de prise et de dépôt de matériel de construction, mais aussi le transport des boulettes d'argile. Deux formes principales de rétroaction entre les fourmis et les structures, résultant de leur activité, sont apparues



5. DEUX TERMITES de l'espèce *Cornitermes cumulans* déposent, sur des parois de leur termitière, des boulettes confectionnées à partir de terre mélangée à leurs propres excréments.

(voir l'encadré ci-dessous). Tout d'abord, les fourmis déposent préférentiellement du matériel de construction dans les zones au niveau desquelles d'autres dépôts ont déjà été réalisés. Cette rétroaction positive est déclenchée par une phéromone que les fourmis ajoutent au matériel de construction : le dépôt de boulettes d'argile en un point de l'espace incite les fourmis à déposer d'autres boulettes au même endroit, et cette tendance est d'autant plus forte que la quantité d'argile déjà déposée est importante. En revanche, la phéromone n'a aucun effet sur le comportement de prise de matériel : quelle que soit l'intensité du marquage, les fourmis continuent à prélever des boulettes à un rythme constant.

L'accumulation de boulettes d'argile au même endroit conduit à la formation d'un pilier. Une seconde forme de rétroaction intervient ensuite lorsque les piliers atteignent une hauteur comprise entre quatre et

LE COMPORTEMENT DE CONSTRUCTION CHEZ LA FOURMI *LASIUS NIGER*

Bien que l'architecture d'un nid de fourmis *Lasius niger* soit structurée, chaque ouvrier bâtisseur n'a accès qu'à des informations locales. L'insecte prélève continuellement des boulettes d'argile [a] pour les déposer aux endroits où elles abondent déjà [b]. Il perçoit ces endroits grâce aux phéromones mêlées aux boulettes par les fourmis lorsqu'elles les préparent. Des piliers apparaissent ainsi [c], qui deviennent des chapiteaux au-delà d'une certaine hauteur [d]. La coordination des activités émerge à partir de ces comportements individuels et des rétroactions produites par les structures édifiées.



◀ La fourmi prélève une boulette d'argile parmi le matériel disponible, c'est-à-dire là où d'autres fourmis en ont déposé. En la fabriquant avec sa salive, elle l'imbibe de phéromone.



▲ Attirée, dans son rayon de perception (cinq millimètres autour de sa tête), par les phéromones contenues dans des boulettes déjà déposées, la fourmi place sa boulette d'argile là où leur concentration est la plus forte.

▼ Les dépôts s'amplifient à certains endroits, qui deviennent des piliers.



▲ Lorsque les piliers atteignent une hauteur minimale de quatre millimètres, les fourmis commencent à déposer des boulettes latéralement. Elles construisent ainsi peu à peu des chapiteaux.

dix millimètres, ce qui correspond environ à la longueur du corps d'une fourmi. Les ouvrières construisent alors des extensions latérales qui constituent par la suite des « chapiteaux » de forme globulaire. Le corps des fourmis joue le rôle d'un gabarit qui détermine la hauteur à partir de laquelle elles cessent de construire verticalement et commencent à déposer des boulettes latéralement sur les piliers ou les murs qu'elles rencontrent.

Ces trois règles de comportement – fabrication régulière de boulettes, empilement là où il y en a déjà le plus, construction latérale au-delà d'une certaine hauteur – sont-elles suffisantes pour reproduire les caractéristiques des structures réalisées par les fourmis dans les expériences ? Pour relier les deux échelles de phénomènes, nous avons construit un modèle informatique (dit individu-centré) dans lequel ont été codées l'ensemble des règles de com-

portement impliquées dans la construction, ainsi que les caractéristiques du déplacement des fourmis.

Dans ce modèle, élaboré avec Anaïs Khuong et Jacques Gautrais, du Centre de recherches sur la cognition animale, à Toulouse, nous avons représenté les boulettes d'argile utilisées dans la construction du nid. Les fourmis sont, quant à elles, figurées par des agents dont le déplacement est contraint par les structures qu'ils construisent, de sorte qu'ils restent en contact avec la surface de l'architecture. Par ailleurs, ces agents n'ont qu'une perception locale de leur environnement et leurs comportements de prise et de dépôt de matériel de construction ont été calibrés à partir des données expérimentales.

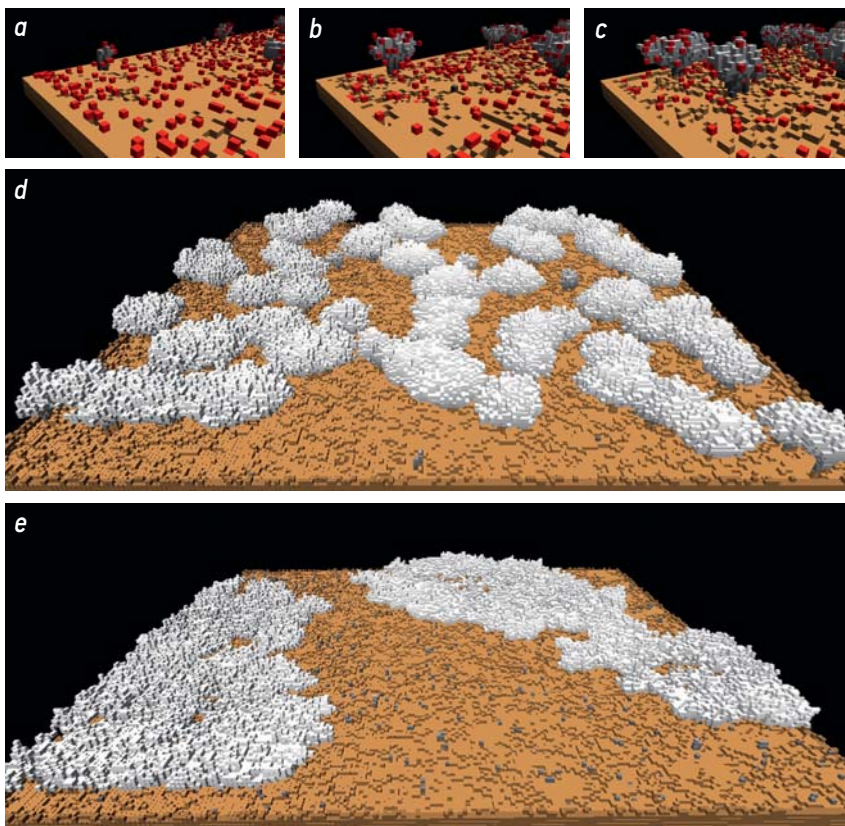
Les simulations ont montré une forte similarité entre les formes construites dans les expériences et celles produites par le modèle pour des conditions initiales simi-

laires. L'évolution du nombre de piliers construits au cours du temps ainsi que la distance moyenne entre deux piliers ont été reproduites fidèlement. En outre, l'analyse du modèle a mis en évidence le rôle clef de la phéromone ajoutée par les fourmis au matériel de construction dans la dynamique de croissance et les formes résultantes. Dans le modèle, l'augmentation du taux d'évaporation de la phéromone conduit à une importante diminution du nombre de piliers construits, de même qu'à l'élargissement des chapiteaux sur les piliers (voir la figure 6).

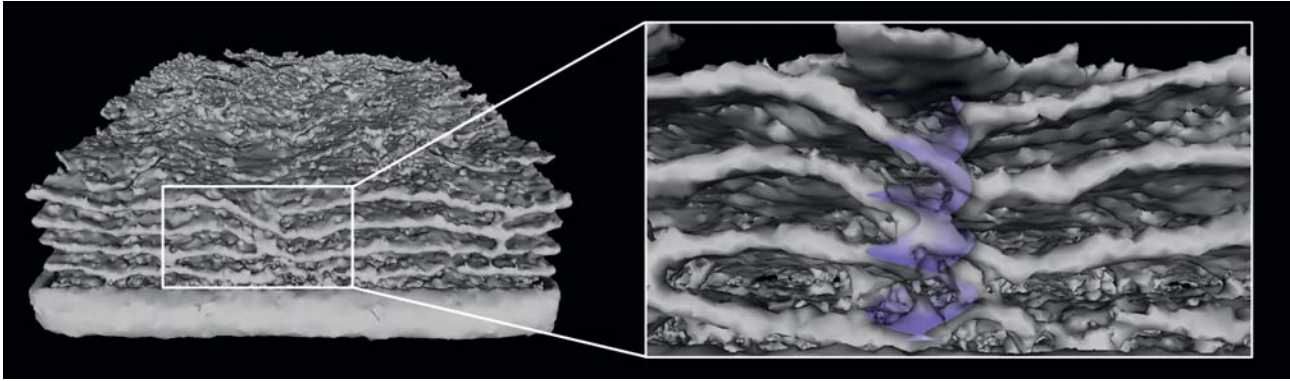
Une architecture contrôlée par les phéromones

De façon générale, l'ensemble des structures obtenues en simulation lorsque l'on fait varier les paramètres – durée de vie de la phéromone, terre disponible – reflète assez bien la diversité des formes observées dans les expériences : de larges plateaux ou un grand nombre de piliers assez étroits régulièrement espacés. Au vu des résultats du modèle, cette diversité de formes trouverait son origine dans la variation de la durée de vie de la phéromone. Or celle-ci est influencée par les conditions de température et d'humidité. Grâce à ce mécanisme, lorsque la température augmente, les fourmis construisent des abris dont la forme est beaucoup plus appropriée pour les protéger, et cela sans que cette adaptation ne soit codée dans leurs règles de comportement. Plus il fait chaud, plus la phéromone s'évapore vite, et la compétition entre les piliers devient intense pour attirer les fourmis porteuses de boulettes, ce qui à la fin réduit fortement le nombre de piliers capables d'émerger et de persister. Autre conséquence de l'évaporation de la phéromone, sur les quelques piliers restants, les chapiteaux construits sont élargis et offrent ainsi une meilleure couverture. Par sa structure, le nid ainsi bâti constitue un abri qui limite la dessiccation et conserve un niveau d'humidité favorable aux fourmis.

Nous avons ensuite exploré plus avant les propriétés du modèle en étudiant les structures obtenues avec un volume initial de matériel de construction beaucoup plus important. Dans ces nouvelles conditions, la fusion progressive des chapiteaux sur les piliers conduit à la formation d'une cloison horizontale. De nouveaux piliers



6. SUR CETTE SIMULATION DE CONSTRUCTION D'UN NID, des agents-fourmis (*cubes rouges*) prélèvent et déposent des boulettes de terre (*en gris*) en suivant les règles de comportement caractérisées par les observations. Une zone où la densité de boulettes est assez élevée devient un germe à partir duquel les agents-fourmis construisent un pilier, grâce à la rétroaction positive produite par la phéromone qui stimule le dépôt (*a*). Au-delà d'une certaine taille de pilier, les agents-fourmis réalisent des dépôts en hauteur, ce qui augmente vite la surface sur laquelle de nouvelles boulettes peuvent être déposées et conduit à la formation de chapiteaux globulaires (*b*). Les chapiteaux proches fusionnent en créant un passage voûté (*c*). La forme de l'architecture dépend de la durée de vie de la phéromone ajoutée par les agents-fourmis au matériel de construction : si elle est élevée, piliers et murs sont régulièrement espacés (*d*) ; si elle est courte, de larges plateaux se forment (*e*).



sont ensuite construits sur celle-ci, bientôt surplombés d'une autre cloison. La construction se poursuit jusqu'à épuisement du matériel. La structure résultante est alors constituée d'une série de plateaux espacés de façon à peu près régulière. Ces derniers sont reliés en plusieurs endroits par une continuité entre le plancher d'un niveau et celui d'un autre niveau (voir la figure 7).

Des rampes spiralées entre les étages

En étudiant ces zones de connexion, nous avons constaté avec surprise que certaines avaient une forme hélicoïdale que nous avions déjà observée dans les nids réels, lors de l'exploration de leur reconstitution tridimensionnelle. Comment de telles structures pouvaient-elles apparaître au cours de la simulation? En analysant la dynamique de construction de notre modèle, nous avons tout d'abord observé que si la forme globale du nid demeurait identique au cours du temps, la structure était en permanence détruite et reconstruite. Ce remodelage permanent est lié au fait que les agents-fourmis du modèle détruisent ce qu'ils ont construit auparavant. Comme le font les fourmis réelles, ils prélèvent du matériel sur la surface supérieure des cloisons, qu'ils déposent ensuite sur leur face inférieure. Cela entraîne le déplacement progressif de l'ensemble des niveaux du sommet jusqu'à la base de la structure.

Nous avons constaté qu'au fil des remodelages successifs, certaines cloisons horizontales nées de la fusion progressive des chapiteaux entraînent en collision avec d'autres situées au niveau inférieur. Les rampes spiralées sont construites dans les zones où ces défauts apparaissent; elles établissent la jonction des cloisons entre deux étages contigus. Ces résultats montrent qu'une grande partie de la complexité des nids

■ LES AUTEURS

Guy THERAULAZ, directeur de recherche au CNRS, travaille au Centre de recherches sur la cognition animale à l'Université Paul Sabatier, à Toulouse.

Andrea PERNA est chercheur postdoctoral à l'Université d'Uppsala, en Suède.

Pascale KUNTZ, professeur à l'École polytechnique de l'Université de Nantes, travaille au Laboratoire d'informatique de Nantes-Atlantique.

■ À ÉCOUTER

Jeudi 4 octobre, Guy Theraulaz reviendra sur les prouesses techniques des termites dans la partie Actualités de l'émission **La marche des sciences**, sur France Culture de 14h à 15h. www.franceculture.com

■ BIBLIOGRAPHIE

A. Perna *et al.*, **From local growth to global optimization in insect built networks**, dans P. Lio et D. Verma (dir.), **Biologically Inspired Networking and Sensing: Algorithms and Architectures**, IGI Global, pp. 132-144, 2011.

A. Perna *et al.*, **The structure of gallery networks in the nests of termite *Cubitermes spp.* revealed by X-ray tomography**, *Naturwissenschaften*, vol. 95, pp. 877-884, 2008.

A. Perna *et al.*, **Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests**, *Physica A*, vol. 387, pp. 6235-6244, 2008.

7. SIMULATION D'UNE STRUCTURE OBTENUE

avec suffisamment de matériel de construction. On obtient alors une série de plateaux régulièrement espacés et parfois connectés par des rampes hélicoïdales (*en violet*). Une telle structure est similaire à celles observées dans certaines termitières et fourmilières.

construits par les fourmis, et sans doute aussi les termites, pourrait résulter d'un décalage spatial et temporel dans la croissance des différentes régions du nid.

Objets de fascination et d'interrogation depuis près d'un siècle, les rampes hélicoïdales sont aujourd'hui produites par notre modèle. Cela indique qu'elles ne sont pas codées dans le comportement des agents, mais résultent de la dynamique engendrée par les règles de comportement des agents et des contraintes physiques imposées par les structures sur leurs déplacements. Ces résultats illustrent l'une des plus importantes propriétés des processus d'auto-organisation chez les insectes sociaux: l'émergence de propriétés nouvelles à l'échelle collective à partir de comportements individuels et d'interactions simples – propriétés qui seront bénéfiques à tous les individus de la colonie.

Ces processus d'auto-organisation permettent donc une réelle économie de codage des mécanismes qui, au niveau individuel, conditionnent l'émergence de ces propriétés. Cependant, de nombreuses questions restent encore ouvertes: quels sont les autres processus impliqués dans la construction des nids? Comment l'architecture du nid intervient-elle dans la thermorégulation et les échanges gazeux? Comment s'organise la vie dans de tels nids? Ces questions intéressent les biologistes, mais aussi les architectes et les urbanistes qui, aujourd'hui, s'inspirent des principes de construction des insectes sociaux pour concevoir de nouvelles formes d'architectures. ■