

Les architectes de l'ombre : comprendre et modéliser les processus de construction collective des nids d'insectes sociaux

GUY THERAULAZ

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Centre de Biologie Intégrative (CBI), Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Université Paul Sabatier (UPS), F-31062 Toulouse Cedex 9, France.

Décrypter les mécanismes de coordination des activités chez les insectes bâtisseurs

Les insectes sociaux, tels que les fourmis et les termites sont des architectes hors pair, capables de construire des nids complexes dont la taille peut atteindre dans certains cas plusieurs milliers de fois celle des individus qui les construisent et ceci sans supervision centralisée (1, 2, 3). Ces architectures sont par ailleurs adaptées aux fonctions vitales des colonies, comme la protection contre les prédateurs et certaines d'entre elles permettent également la régulation thermique et l'optimisation des échanges gazeux (4).

Comment des milliers d'individus, parviennent-ils à coordonner leurs actions pour édifier des structures aussi sophistiquées ? Ce phénomène intrigue les scientifiques depuis des décennies mais ce n'est que récemment que l'analyse computationnelle et les concepts issus de la physique statistique ont permis d'en percevoir les secrets. Grâce aux avancées en vision artificielle et en modélisation mathématique, on est parvenu aujourd'hui à décoder les interactions complexes entre les insectes qui sont impliquées dans la coordination de la construction du nid et à comprendre comment elles façonnent le comportement des groupes.

L'introduction par Pierre-Paul Grassé du concept de *stigmergie* à la fin des années cinquante a permis d'apporter un premier élément de réponse à cette question. Pierre-Paul Grassé (1895-1985) est un célèbre zoologiste français, auteur d'un important Traité de zoologie et également d'un ouvrage en trois volumes sur les termites, *Termitologia*, qui fait encore référence dans le domaine (1). En étudiant la construction du nid chez les termites, Grassé a découvert que ces insectes

coordonnaient leurs activités au moyen d'interactions indirectes en utilisant pour cela les traces de leurs activités passées. C'est ce mécanisme qu'il a désigné sous le terme *stigmergie*, un mot dérivé des termes grecs *stigma* (piqûre) et *ergon* (travail) (5).

La stigmergie est essentiellement un processus de type stimulus-réponse. Les traces laissées sur le sol par un insecte lorsqu'il se déplace comme des pistes chimiques ou les ébauches de construction qui résultent de son activité passée vont constituer des sources d'information qui, lorsqu'elles sont perçues par les insectes, vont déclencher des comportements spécifiques chez ces derniers. L'insecte va alors modifier le stimulus qui a déclenché son comportement, ce qui va conduire à la formation d'un nouveau stimulus qui, lui-même, déclenchera chez les insectes de nouveaux comportements spécifiques. Ce processus peut ainsi conduire sous certaines conditions à une parfaite coordination de l'activité des insectes, tout en donnant l'illusion que la colonie dans son ensemble suit un plan prédéfini (6). Par conséquent, pour comprendre comment les insectes d'une colonie construisent leur nid, nous devons identifier et caractériser toutes les boucles stimulus-réponse car elles vont jouer un rôle clé dans la coordination des comportements des individus ainsi que dans la croissance et la forme des nids.

La construction du nid chez les fourmis

Nous avons pu décrypter les interactions stigmergiques qui sont utilisées par les fourmis *Lasius niger* pour construire leur nid (7). Ces derniers sont construits à partir

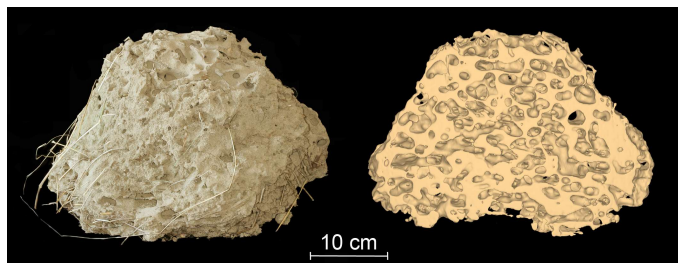


Figure 1. Nid de la fourmi noire des jardins *Lasius niger*, (taille de la colonie : environ cinq à quinze mille individus). A gauche, partie épigée. A droite, une tomographie aux rayons X montrant la structure interne du nid

de l'assemblage de boulettes de terre et leur structure interne ressemble à celle d'une éponge avec un grand nombre de chambres en forme de bulles, étroitement imbriquées les unes dans les autres (voir Figure 1). Pour étudier l'activité de construction chez cette espèce, on utilise un dispositif constitué d'une boîte de pétri contenant une fine couche de sable humidifié dans laquelle on place ensuite un groupe de 500 fourmis (Figure 3A). Le dispositif étant éclairé en permanence, ces conditions stimulent très fortement l'activité de construction des fourmis qui essayent de construire un abri pour se protéger. Mais comme la quantité de sable disponible est limitée, le processus s'arrête juste après les toutes premières étapes de construction du nid qui conduisent à la formation de piliers et de murs régulièrement espacés.

Les comportements des fourmis de prise et de dépôts de boulettes de terre impliqués dans la construction des nids sont modulés par les traces de leurs actions passées dans l'environnement de la manière suivante. Après avoir prélevé des boulettes de terre sur le sol les fourmis les imprègnent d'une phéromone (*i.e.* une [substance chimique](#) qui agit comme un message entre les fourmis). Celle-ci, lorsqu'elle est détectée par les fourmis, stimule

un comportement de dépôt de boulettes dans des zones riches en phéromone où d'autres boulettes ont déjà été récemment déposées ce qui crée un feed-back positif : plus le nombre de boulettes déjà déposées en un endroit est important, plus les fourmis ont tendance à venir y déposer d'autres boulettes. Mais dans le même temps, cette même phéromone va inhiber le comportement de prise de boulettes de terre au même endroit. Plus la zone détectée par une fourmi est riche en phéromone, plus le nombre de boulettes récemment déposées dans la zone est important, et plus la probabilité de prendre une boulette dans cette zone diminue. Enfin, lorsque les piliers qui résultent de l'amoncellement de boulettes atteignent une hauteur qui correspond approximativement à la longueur moyenne du corps des fourmis, celles-ci cessent de construire en hauteur et déposent des boulettes sur la paroi latérale des piliers. Les interactions des fourmis avec les structures qu'elles construisent vont ainsi leur permettre de coordonner leurs actions sans avoir besoin d'échanger directement de l'information. Chaque fourmi pouvant travailler dans son coin sans se soucier de ce que font les autres au même moment dans le nid.

Nous avons ensuite modélisé ces processus de construction. Dans le modèle nous avons représenté explicitement les fourmis et les boulettes d'argile qu'elles utilisent pour construire leur nid. Les fourmis sont représentées par des agents qui se déplacent dans un espace en trois dimensions et discret, c'est à dire qu'il est constitué de cellules cubiques. Le mouvement des agents est contraint par les structures qu'ils construisent, de sorte qu'au cours de leurs déplacements, ils restent en contact avec la surface de l'architecture, comme le font les fourmis. Le déplacement des fourmis et leurs comportements de prise et de dépôt de boulettes sont contrôlés par les trois fonctions qui ont été calibrées à

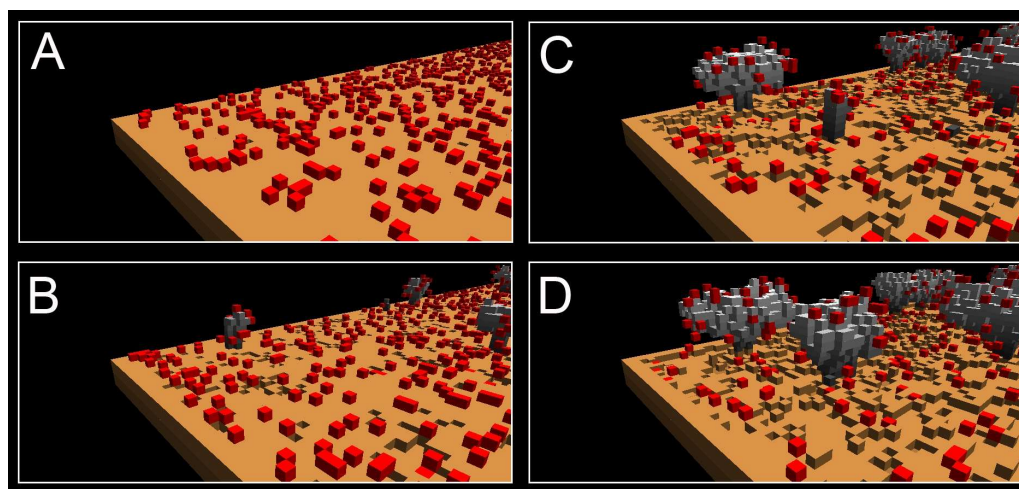


Figure 2. Simulations d'un modèle de construction de nid de fourmis. Les « agents-fourmis » représentés par les cubes rouges prélèvent et déposent des boulettes de terre en suivant les règles de comportement caractérisées par l'expérience (A). Par hasard lorsque la densité de boulettes en un endroit est suffisamment élevée, ces zones deviennent des germes à partir desquels les fourmis construisent les piliers grâce au feed-back positif induit par la phéromone de construction qui stimule le dépôt (B). Par la suite, lorsque la taille des piliers est suffisamment grande, les fourmis réalisent des dépôts en hauteur ce qui conduit à la formation de chapiteaux de forme globulaire (C). Enfin lorsque deux chapiteaux sont suffisamment proches ils fusionnent pour former un passage voûté (D).

partir de l'analyse des données expérimentales. Les simulations numériques du modèle montrent que la combinaison des interactions entre les fourmis et les structures qu'elles construisent conduisent à la formation de piliers régulièrement espacés, puis de chapiteaux au-dessus de ces piliers dont les formes reproduisent fidèlement celles réalisées par les fourmis dans les expériences (Figure 2A-D) (7).

La simulation du modèle dans lequel ont été transposés les processus de construction identifiés expérimentalement montre que lorsque la quantité de boulettes en un endroit est suffisamment élevée, celles-ci deviennent des germes à partir desquels les fourmis construisent des piliers (Figure 2B). Par la suite, lorsque la taille des piliers est suffisamment grande, les fourmis commencent à réaliser des dépôts en hauteur qui produisent des structures globulaires et massives en forme de chapiteaux surplombant les piliers (Figure 2C). Puis, lorsque deux chapiteaux sont suffisamment proches l'un de l'autre, ils peuvent fusionner, créer un passage voûté et puis progressivement une chambre (Figure 2D).

La comparaison des structures produites dans le modèle à celles obtenues dans les expériences permet de vérifier que les interactions et les comportements identifiés dans l'expérience et ensuite implémentés dans le modèle reproduisent fidèlement la dynamique de construction et la forme des nids construits par les fourmis (Figure 3).

Le modèle a permis de mettre en évidence le rôle clé de la phéromone ajoutée par les fourmis au matériel de construction dans l'adaptation de la forme du nid aux changements des conditions environnementales. En effet, selon les conditions climatiques, la phéromone (dont la demi-vie est de l'ordre de 20 minutes dans un environnement humide) se dégrade plus ou moins rapidement, ce qui conduit les fourmis à construire un nombre moins élevé de piliers dans un environnement sec. Les chambres construites sont alors beaucoup plus grandes, et les fourmis peuvent s'y agréger en grand nombre ce qui permet de conserver le peu d'humidité disponible (Figures 3B et 3F-H). Inversement, 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 (Figures 3A et 3C-E).

Ainsi la modulation de la durée de vie de la phéromone par les conditions environnementales permet d'adapter automatiquement la forme du nid, sans que les fourmis aient besoin de changer leurs règles de construction. Les processus de construction permettent donc à une colonie de produire des structures dont la forme va changer selon les conditions de température et d'humidité. Ces processus permettent ainsi une économie de codage des

mécanismes comportementaux qui à l'échelle individuelle permettent aux insectes de coordonner leurs activités et de construire des structures qui, chez certaines espèces, peuvent atteindre un très haut degré de complexité.

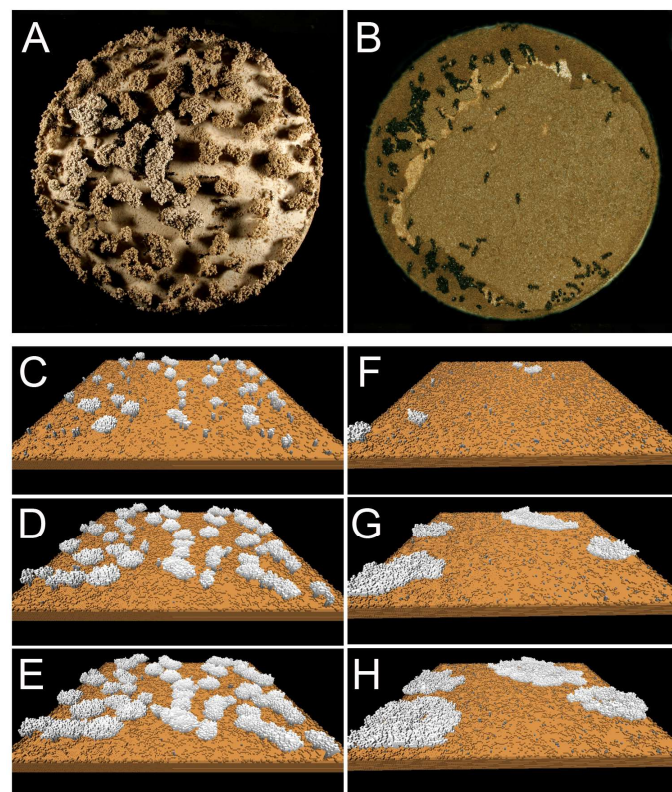


Figure 3. Impact des conditions environnementales sur la durée de vie de la phéromone ajoutée par les fourmis au matériel de construction et sur la forme du nid. Les photographies A et B montrent les structures construites par des groupes de 500 fourmis en 36 heures dans deux milieux différents. Le diamètre des boîtes de Petri utilisées dans ces expériences est de 10 cm. Dans un milieu humide (A), la durée de vie de la phéromone est élevée et les fourmis construisent des piliers et des murs régulièrement espacés. Dans un milieu sec (B), la phéromone a une durée de vie beaucoup plus courte et les fourmis construisent de très larges plateaux. Les simulations informatiques du modèle de construction de nid reproduisent l'effet de la durée de vie de la phéromone sur la forme des structures construites par les fourmis : trois étapes successives (12h, 24h et 36h) d'une simulation lorsque la durée de vie de la phéromone est élevée (C,D,E) et lorsque la durée de vie de la phéromone est courte (F,G,H).

L'origine de la complexité des nids de termites

Chez les insectes sociaux, les termites du genre *Apicotermes* ont développé l'art de la construction des nids à un niveau inégalé dans le règne animal. La complexité, la taille mais également la solidité des nids sont en cela bien supérieures aux structures construites par les fourmis. Pour édifier le nid, les ouvriers termites utilisent essentiellement du mortier stercoral constitué d'excréments et exsudations anales. Ces sociétés de termites vivent exclusivement en Afrique dans la forêt et la savane et construisent leurs nids sous terre entre vingt et soixante centimètres de profondeur. De forme ovoïde

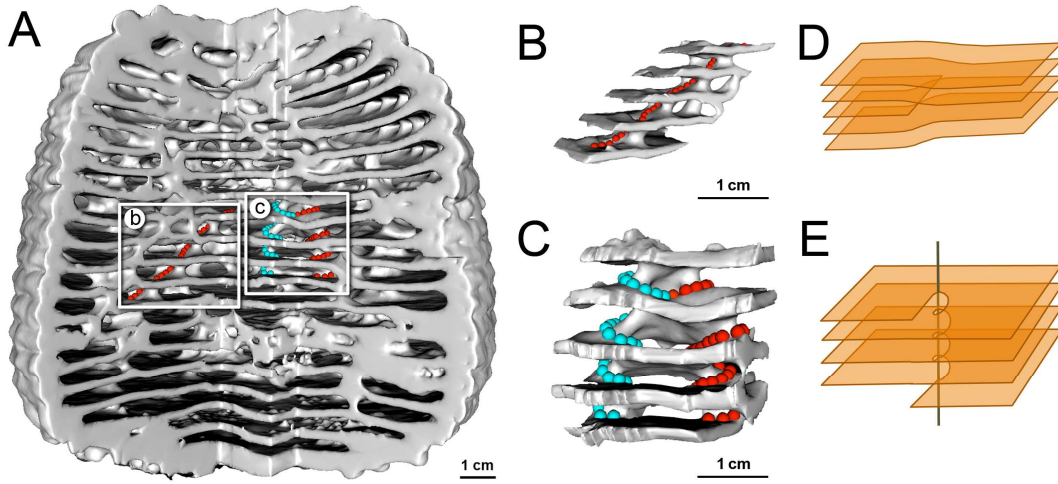


Figure 4 : Reconstruction tridimensionnelle d'un nid d'*Apicotermes lamani* à partir d'une tomographie aux rayons X (A) originaire de Pointe Noire (République du Congo) au sein duquel sont représentées les positions d'une rampe linéaire (B) et de deux rampes hélicoïdales (C) reliant plusieurs étages du nid. Ces rampes, matérialisées par les sphères rouges et bleues résultent de la création de défauts topologiques ou dislocations produites au cours du remodelage du nid par les termites et qui conduisent au désalignement des planchers délimitant les différentes chambres. Les rampes linéaires apparaissent au niveau de dislocations coin qui résultent de l'introduction d'un demi plancher (sur la gauche de la figure) dans la succession régulière des planchers du nid (D). Les rampes hélicoïdales apparaissent au niveau de « dislocations vis » qui résultent d'un désalignement des planchers autour d'un plan de glissement perpendiculaire aux planchers (E).

et pouvant atteindre une hauteur de quelques dizaines de centimètres, la surface des nids est couverte de petits orifices en forme de gargouilles disposés en lignes très régulièrement espacées et qui parcourent toute la circonférence externe de la paroi. L'intérieur est constitué d'une succession de vastes chambres superposées les unes aux autres et qui sont délimitées par des planchers parallèles et régulièrement espacés ; par ailleurs des rampes linéaires et hélicoïdales assurent la communication entre les différents étages du nid (Figure 4).

Pour comprendre les processus intervenant dans la construction de ces structures particulièrement complexes nous avons tout d'abord caractérisé et quantifié l'architecture des nids de ces termites au moyen de techniques d'imagerie 3D (tomographie aux rayons X). Comme chez les fourmis, le comportement de construction des termites s'organise en réponse à des signaux locaux tels que la forme des structures déjà construites et la présence de phéromone dans ces structures et dont les composés chimiques sont encore peu connus. L'architecture du nid dicte à chaque instant les espaces accessibles aux termites ; la densité de termites dans les différentes zones du nid détermine à son tour la concentration de phéromone de construction qui y est présente, et cette dernière sert enfin de gabarit pour le remodelage de l'architecture du nid par les termites. Les ouvriers termites détruisent certaines parties du nid et elles reconstruisent de nouvelles structures de sorte que le remodelage du nid est permanent. Nous avons ensuite construit un modèle mathématique simple décrivant les interactions physiques et biologiques entre les termites, la phéromone de construction sécrétée par ces derniers qui

guide leur comportement bâtisseur et enfin le matériel utilisé pour construire le nid (8).

Les simulations numériques du modèle reproduisent fidèlement la structure des nids d'*Apicotermes* avec des planchers régulièrement espacés qui sont reliés en certains endroits par des rampes linéaires et hélicoïdales (Figure 5). L'analyse du modèle montre également que ces rampes résultent de la création de défauts topologiques ou dislocations. Au cours du remodelage du nid il arrive en effet que des planchers contigus ne soient plus alignés. Lorsque cela se produit, le désalignement des planchers crée soit des « dislocations coin » au niveau desquelles apparaissent des rampes linéaires reliant les étages adjacents ou des « dislocations vis » (un désalignement des planchers autour d'un plan de glissement) qui fournissent l'axe de rotation autour duquel apparaissent des rampes hélicoïdales (Figure 4D-E). De tels défauts topologiques ne se retrouvent pas dans les nids de fourmis probablement en raison des propriétés des matériaux utilisés dans la construction de leurs nids qui rendent les structures beaucoup plus friables.

Ces résultats montrent que la complexité des nids construits par les termites *Apicotermes* résulte d'un décalage spatial et temporel dans la croissance des différents éléments qui les composent. Ces résultats illustrent également une des principales propriétés des processus d'auto-organisation chez les insectes sociaux qui est de permettre l'émergence de propriétés nouvelles à l'échelle collective à partir de comportements individuels et d'interactions physiques et biologiques extrêmement simples.

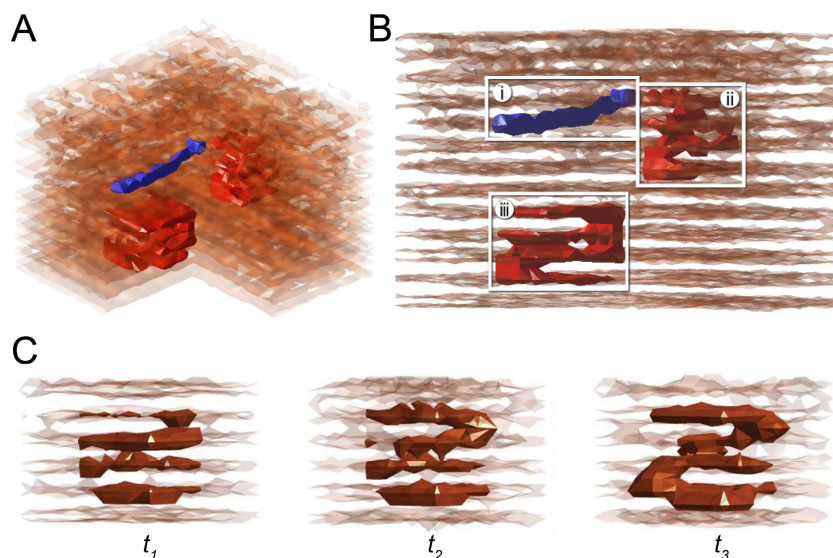


Figure 5 : Simulations numériques du modèle de construction de nid (A, B). Les structures simulées reproduisent la structure des nids d'*Apicotermes lamani* avec une rampe linéaire (i, bleu) et deux rampes hélicoïdales (ii-iii, rouge) reliant plusieurs étages du nid. Trois étapes successives (t_1 , t_2 et t_3) de la formation d'une rampe hélicoïdale dans une simulation du modèle de construction de nids (C).

Conclusions

L'étude des processus de construction collective chez les insectes sociaux a permis d'identifier des mécanismes robustes et efficaces d'auto-organisation (9). La formation des nids repose sur des interactions simples entre les individus et leur environnement conduisant à des boucles de rétroaction positive et négative. L'architecture des nids n'est pas figée mais elle évolue au cours du temps en fonction des besoins de la colonie et des contraintes environnementales. Enfin l'adaptabilité des nids repose sur un équilibre subtil entre les actions individuelles de construction et de remodelage et les contraintes physiques qu'imposent l'architecture sur les déplacements des insectes. Ces recherches offrent non seulement des perspectives fascinantes pour la biologie de l'évolution et la cognition collective, mais elles inspirent également des applications dans des domaines tels que la robotique en essaim et l'architecture biomimétique (10, 11).

Références

- (1) Grassé P.P. (1984) *Termitologia*, Vol. II: *Fondation des sociétés – Construction*. Masson, Paris.
- (2) Hansell M. (2005) *Animal Architecture*. Oxford, Oxford University Press.
- (3) Perna A. & Theraulaz G. (2017) *J Exp Biol*, 220: 83-91.
- (4) Singh K. et al. (2019) *Sci Adv*, 5: eaat8520.
- (5) Grassé P.P. (1959) *Insectes Sociaux* 6 : 41–83.
- (6) Theraulaz G. & Bonabeau E. (1999) *Artif Life*. 5: 97-116.
- (7) Khuong A. et al. (2016) *PNAS* 113: 1303–1308.
- (8) Heyde A. et al. (2021) *PNAS* 118 (5): e2006985118.
- (9) Camazine S. et al. (2001) *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton, Princeton University Press.
- (10) Yang G. et al. (2022) *Buildings*, 12, 2225.
- (11) Pinter-Wollman N. et al. (2018) *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 373: 20170232.