

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

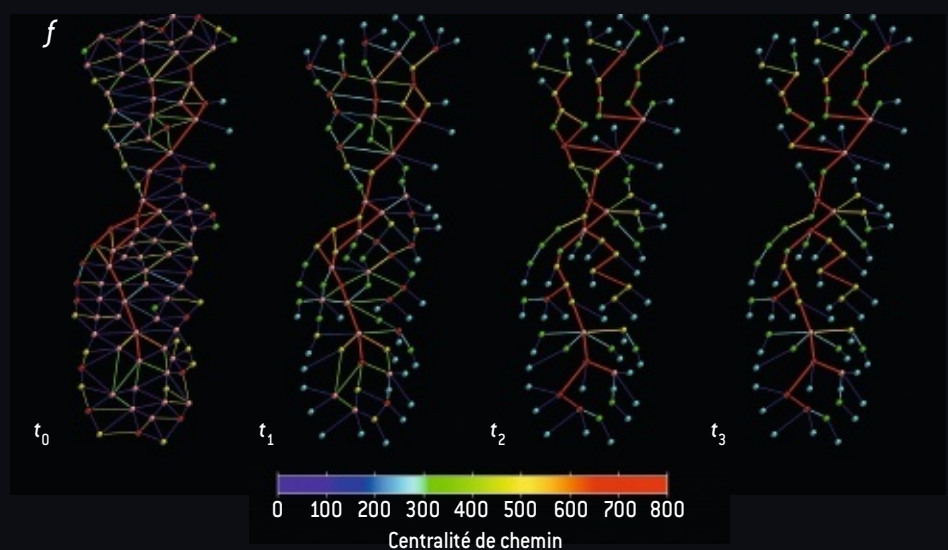
réseau ; sa valeur correspond au nombre total de plus courts chemins entre toutes les paires de nœuds qui passent par cette arête.

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 ».

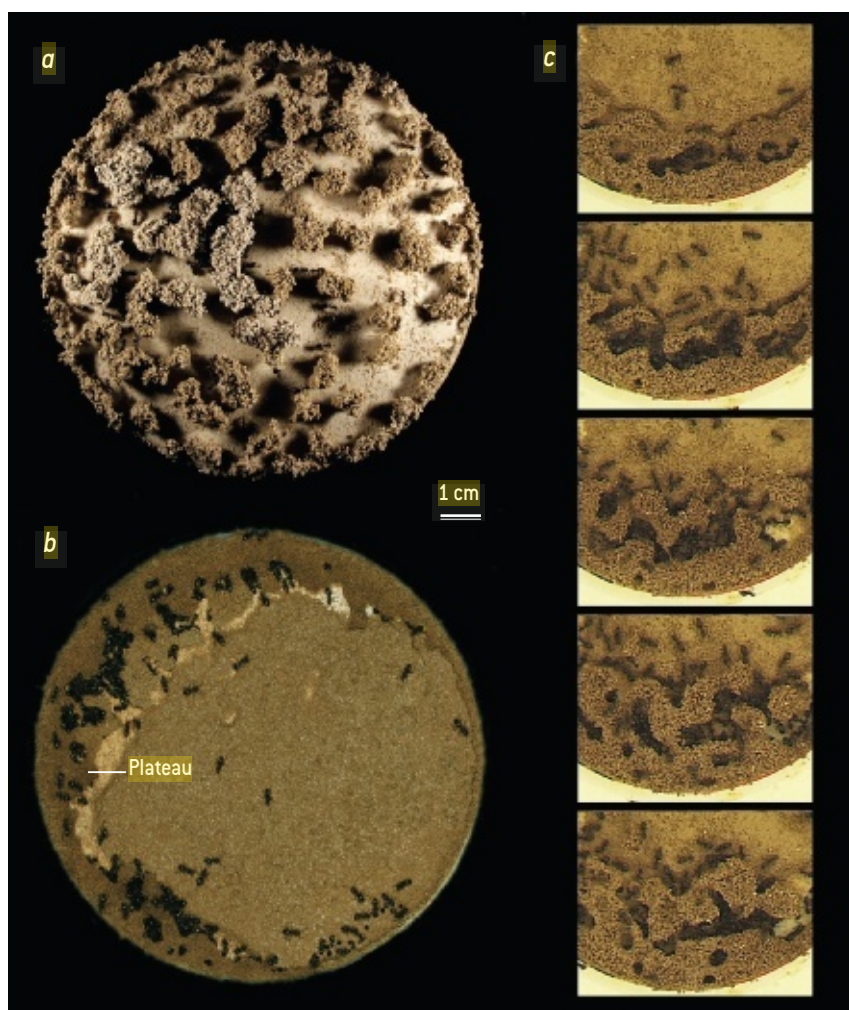
Préserver les voies les plus passantes

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 obstruant 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



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 (galeries) 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 bâisseuse, 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*, piqure, 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 bâisseuse 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 bâisseuse 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-