

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.

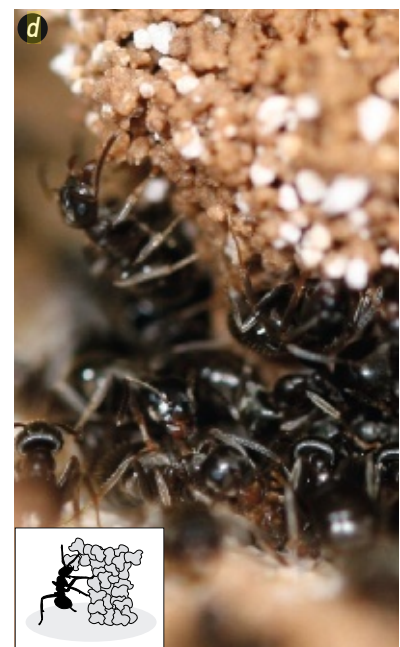
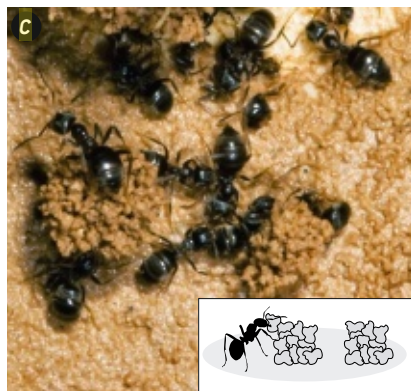


◀ La fourmi prélève une boulette d'argile parmi le matériel disponible, c'est-à-dire là où d'autres fourmis en ont déposé. En la fabriquant avec sa salive, elle l'imbibe de phéromone.



▲ 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.

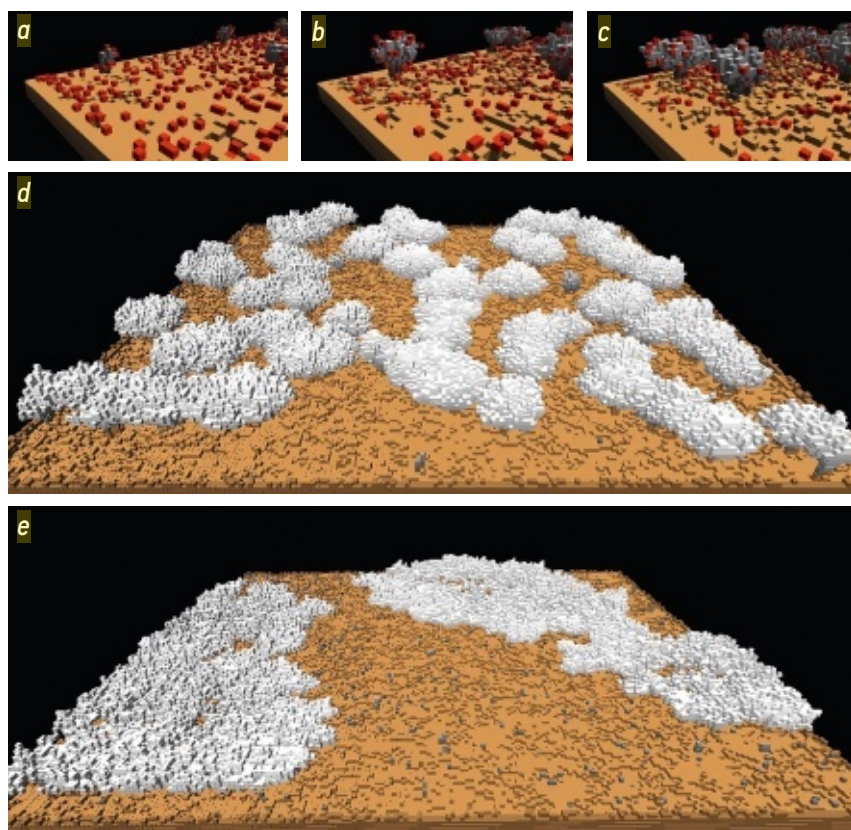
Les simulations ont montré une forte similarité entre les formes construites dans les expériences et celles produites par le modèle pour des conditions initiales simi-

lares. 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).