

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.

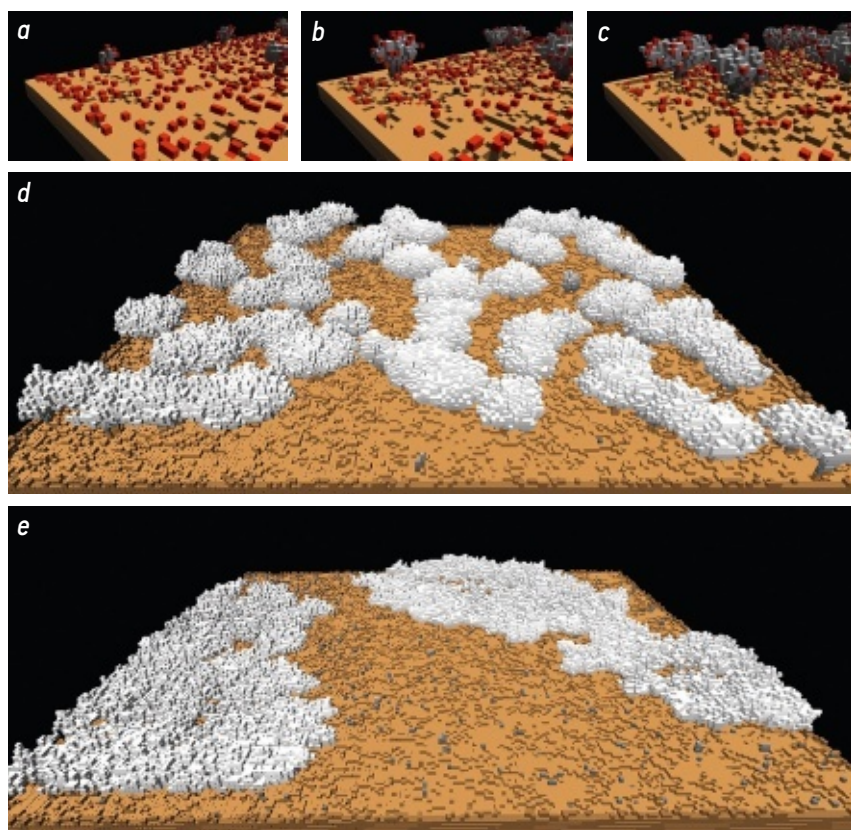
Les simulations ont montré une forte similarité entre les formes construites dans les expériences et celles produites par le modèle pour des conditions initiales simi-

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).

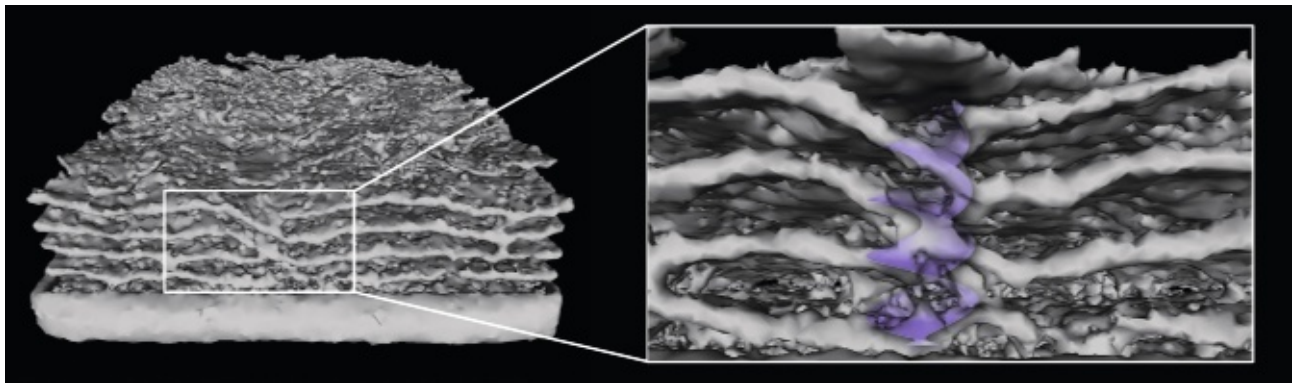
Une architecture contrôlée par les phéromones

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).



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 entraient 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. ■