



L'intelligence collective des sociétés animales

Guy Theraulaz

► To cite this version:

Guy Theraulaz. L'intelligence collective des sociétés animales. Jean-Noël Robert. Langue et science, langage et pensée, Colloque de rentrée du collège de France., Odile Jacob, 2020, 9782738150165. <hal-03362860>

HAL Id: hal-03362860

<https://hal.science/hal-03362860v1>

Submitted on 2 Oct 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

L'intelligence collective des sociétés animales

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

Corresponding author: guy.theraulaz@univ-tlse3.fr

Introduction

De très nombreuses espèces animales vivant en groupes (certaines espèces de poissons de poissons, d'oiseaux, et d'ongulés) ou en sociétés organisées comme les insectes sociaux (fourmis, termites ainsi que certaines espèces de guêpes et d'abeilles) manifestent des formes d'intelligence collective parfois très élaborées. Ces capacités résultent d'interactions assez rudimentaires entre les individus au cours desquelles ces derniers échangent des informations. Malgré leur simplicité, ces interactions permettent à des groupes d'individus de traiter collectivement de l'information et de coordonner leurs actions. Ceci leur permet de résoudre une gamme très large de problèmes parfois assez complexes auxquels ces groupes d'individus sont confrontés quotidiennement (Garnier et coll., 2007 ; Couzin, 2009).

Nous sommes très nombreux à avoir pu déjà observer les ballets d'étourneaux qui à la tombée de la nuit se rassemblent par milliers au dessus de nos villes pour trouver des sites de repos où ils passeront la nuit. Ces phénomènes sont particulièrement fréquents dans le sud de l'Europe. C'est un spectacle toujours fascinant et il nous vient presque tout naturellement à l'esprit la question de savoir comment ces milliers d'oiseaux parviennent à se déplacer ensemble de manière aussi coordonnée et à se comporter comme un seul et même superorganisme. Ces phénomènes ont longtemps intrigués les ornithologues et dans les années 30 certains auteurs comme Edmund Selous ont même suggéré qu'une aussi parfaite coordination des déplacements ne pouvait résulter que d'un transfert de pensée télépathique d'un oiseau à l'autre (Selous, 1931).

A une autre échelle, chez les insectes sociaux, certaines espèces de termites et de fourmis construisent des nids d'une incroyable complexité, dont la taille peut atteindre dans certains cas plusieurs milliers de fois celle des individus qui les construisent (Grassé, 1984 ; Hansell, 2005 ; Perna & Theraulaz, 2017).). Comment ces milliers d'insectes parviennent-ils à coordonner leurs activités bâtitrices pour réaliser ces édifices ? De manière similaire à ce qu'on observe chez les étourneaux, tout se passe comme si chaque colonie d'insectes se comportait comme un seul et même superorganisme et qu'il existait virtuellement au sein de ces sociétés une mystérieuse force capable de coordonner les activités de centaines de milliers d'individus. C'est cette force que le poète Belge Maurice Maeterlinck a appelé au début du Vingtième siècle " l'esprit de la ruche " (Maeterlinck, 1901).

Des systèmes complexes avec des propriétés émergentes

Au cours des trente dernières années, ces phénomènes collectifs ont suscité beaucoup d'intérêt de la part des éthologistes, dont l'objet d'étude est le comportement animal, mais également des physiciens car les sociétés animales sont des systèmes

particulièrement intéressants pour aborder le problème de la complexité en biologie et notamment le passage de l'individuel au collectif (Camazine et coll., 2001). Ainsi le décryptage des mécanismes qui gouvernent l'intelligence collective de ces superorganismes a permis d'apporter des explications à des phénomènes qui pouvaient apparaître au premier abord assez mystérieux.

Il convient tout d'abord de remarquer que les deux exemples de superorganismes que nous avons évoqué en préambule ont la particularité d'être des systèmes complexes : ils sont constitués d'un grand nombre d'individus qui interagissent les uns avec les autres soit directement, soit indirectement en laissant des traces de leurs activités dans l'environnement, et de ces interactions naissent des propriétés *émergentes* qu'on ne peut pas directement prévoir à partir de la seule connaissance du comportement des individus (Zwirn, 2006).

Ces groupes et sociétés d'organismes ont ensuite la capacité de produire des comportements collectifs plus ou moins complexes, depuis des formes assez simples de déplacements coordonnés qui permettent par exemple à des groupes d'oiseaux ou à des bancs de poissons d'échapper à des attaques de prédateurs (Sumpter, 2010 ; Vicsek & Zafeiris, 2012 ; Procaccini et coll., 2011), jusqu'à des formes beaucoup plus élaborées qu'on retrouve chez les insectes sociaux par exemple dans la chasse et la récolte de nourriture, le choix de sites de nidification, dans le transport de charges ou bien encore dans la construction et la défense d'un nid (Camazine et coll., 2001 ; Garnier et coll., 2007).

Pour comprendre ces phénomènes il nous faut décrypter les interactions entre les individus et identifier les informations qui sont échangées au cours de ces interactions. Puis il nous faut étudier les effets de ces interactions sur le comportement des individus. Pour cela nous disposons depuis quelques années de nouveaux outils pour suivre automatiquement et de manière individualisée les individus au sein d'un groupe et mesurer précisément leurs comportements et notamment les interactions sociales (Branson et coll., 2009 ; Dell et coll., 2014 ; Egnor & Branson, 2016). Ensuite sur la base de ces données on peut construire des modèles mathématiques qui nous permettent de comprendre comment ces interactions permettent à ces groupes d'animaux de coordonner leurs actions et de résoudre collectivement des problèmes qui très souvent dépassent les capacités de chaque individu (Camazine et coll., 2001 ; Garnier et coll., 2007 ; Sumpter, 2010). Ces modèles vont donc nous permettre de faire le lien les deux échelles d'observation, entre l'individuel et le collectif.

La coordination des déplacements dans les bancs de poissons

Pour analyser les interactions qui interviennent dans la coordination des déplacements de poissons au sein d'un banc, on utilise par exemple des techniques d'analyse d'image automatisée grâce auxquelles on peut suivre les déplacements de chaque individu dans un banc (Romero-Ferrero et coll., 2019). En accumulant plusieurs dizaines d'heures de données sur des poissons nageant seuls ou par paires dans des aquariums, on peut tout d'abord caractériser le déplacement spontané d'un poisson, identifier les stimuli auxquels ce poisson réagit comme par exemple la distance, l'orientation, la position relative et la vitesse de l'autre poisson, et mesurer les effets de ces informations sur la réponse comportementale du poisson qu'on observe (Calovi et coll., 2018). On va donc pouvoir reconstruire la forme des interactions sociales entre les poissons et également

la forme des interactions entre un poisson et les obstacles qui sont présents dans son voisinage.

Ainsi chez une espèce de petit poisson tropical appelée « nez rouge » (*Hemigrammus rhodostomus*) et qui vit dans des cours d'eau du bassin inférieur de l'Amazonie, nous avons pu mesurer et modéliser très précisément les interactions qui sont impliquées dans la coordination des nages et dans le choix d'une direction de déplacement (Calovi et coll., 2018 ; Lecheval et coll., 2018).

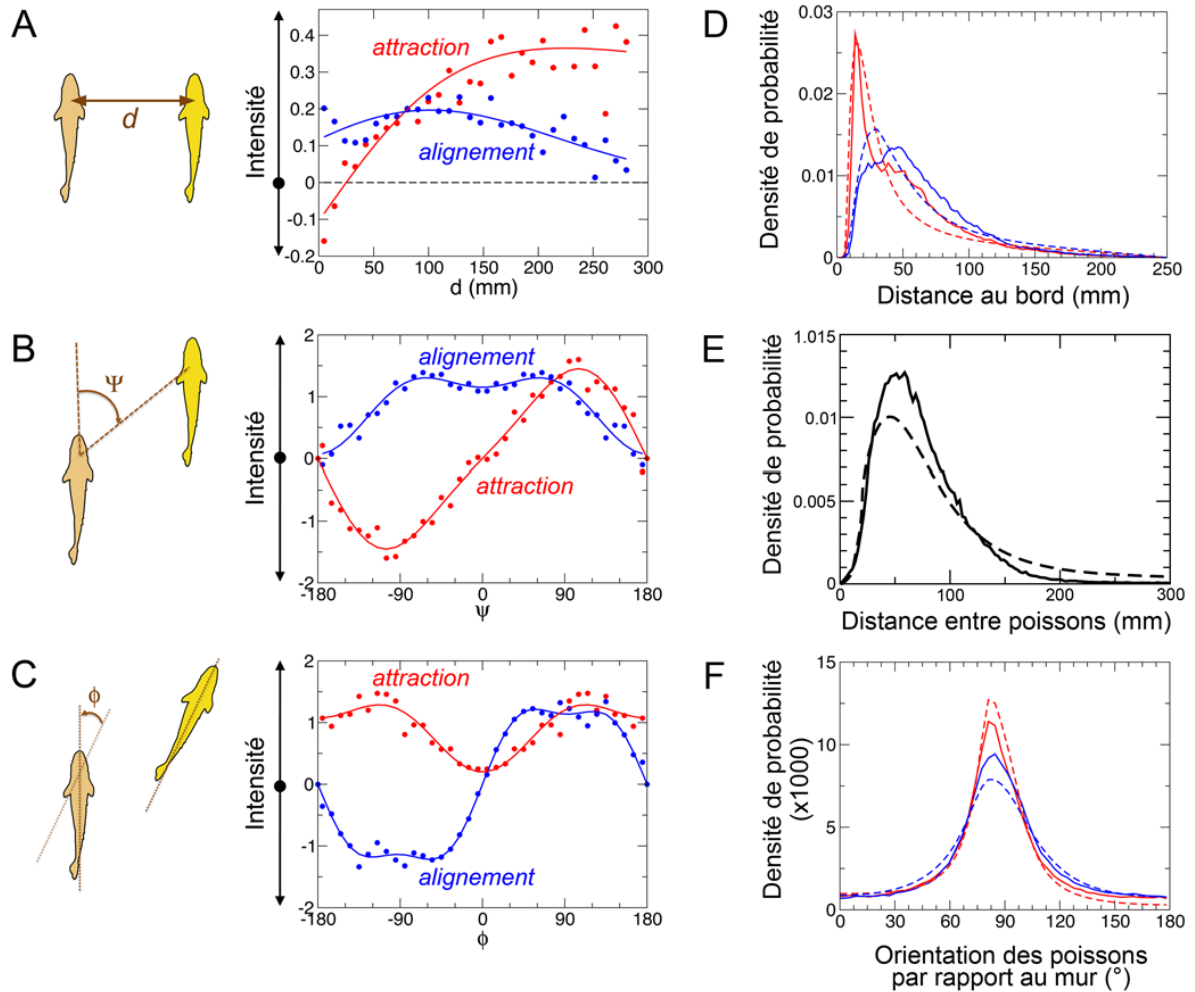


Figure 1. Mesure des interactions d'attraction et d'alignement entre deux poissons de l'espèce *Hemigrammus rhodostomus* selon la distance qui les sépare (A), leur position relative, i.e. « l'angle de vue » du poisson focal (B) et leur différence d'orientation (C). Quantification de la distribution spatiale et du mouvement en groupes de deux poissons: distribution des distances des poissons au bord du bassin pour le leader (rouge) et le suiveur (bleu), distribution des distances entre les deux poissons (D) ; distribution de l'orientation relative au bord du bassin pour le poisson leader (rouge) et le poisson suiveur. Dans tous les graphes, les lignes continues correspondent aux résultats expérimentaux et des lignes en pointillés pour des simulations numériques du modèle.

Ces interactions consistent essentiellement pour un poisson à être à la fois attiré et à s'aligner avec son voisin et l'intensité de ces interactions dépend de la distance entre les poissons, de leurs positions et de leurs orientations relatives (voir fig. 1). Lorsque la distance qui sépare les deux poissons est très petite, ceux-ci se repoussent. On observe

également que l'intensité de l'alignement domine celle de l'attraction quand les poissons sont relativement proches, puis l'attraction domine lorsque la distance qui les sépare augmente (figure 1a). De plus, les réponses comportementales des poissons sont fortement modulées par l'anisotropie de leur perception. Ainsi l'intensité de l'alignement d'un poisson sur la direction de déplacement de son congénère est maximale lorsque le congénère se trouve à l'avant gauche ou droit et l'intensité de l'alignement s'annule lorsque celui-ci se situe vers l'arrière du poisson (figure 1b). Il existe donc une très forte asymétrie dans les interactions entre les poissons qui interagissent fortement avec ceux qui sont situés à l'avant et très faiblement avec ceux situés à l'arrière.

L'implémentation de ces deux types d'interaction dans un modèle nous permet ensuite de vérifier qu'elles reproduisent effectivement les caractéristiques des déplacements de poissons lorsqu'ils nagent en groupe de deux dans un bassin circulaire. Ainsi lorsqu'on compare les résultats des expériences avec les simulations du modèle, on constate qu'il existe un très bon accord entre les deux si l'on considère la distribution des distances entre les poissons et le bord du bassin (fig. 1d), la distribution des distances entre les poissons (fig. 1e) et la distribution de l'orientation des poissons par rapport au mur (fig. 1f). On observe notamment que dans les expériences et les simulations les poissons ont tendance à rester près du mur et proches les uns des autres, mais le leader temporaire qui se trouve à l'avant est beaucoup plus proche du mur que le suiveur.

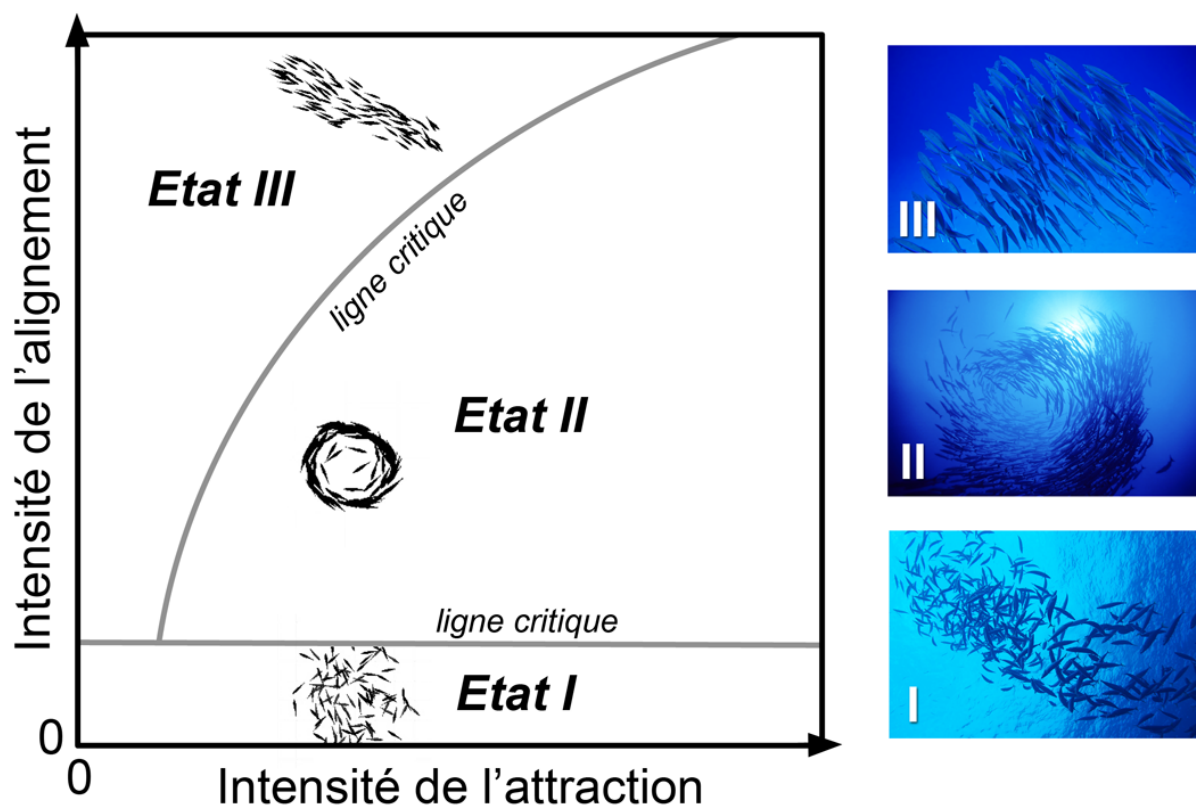


Figure 2. Les interactions d'attraction et d'alignement entre poissons au sein d'un banc produisent différentes formes de mouvements collectifs. Selon l'intensité respective de ces interactions, les mouvements peuvent être désordonnés (I) ou fortement polarisés (III), ou créer des structures en moulin (II). Sur la ligne critique séparant deux phases le banc est dans un état « critique » et les comportements des poissons sont corrélés à l'échelle du

système entier. Du fait de ces corrélations maximales, le banc présente une sensibilité et une réponse extrêmes à la moindre perturbation.

Le modèle nous apprend également que lorsque l'intensité respective des interactions d'attraction et d'alignement entre les poissons change, le banc va adopter spontanément des formes très différentes de déplacements collectifs (Calovi et coll., 2014). On peut les décrire au moyen d'un « diagramme de phase » en parfaite analogie avec le diagramme de phase d'un matériau montrant les phases gazeuse, liquide et solide, en fonction de la température et de la pression (fig. 2). Tout d'abord lorsque l'intensité de l'alignement est faible et quelque soit l'intensité de l'attraction, les poissons restent ensemble sans qu'il y ait véritablement de coordination ; c'est ce qu'on appelle aussi une phase de « swarming ». Ensuite lorsque l'intensité de l'alignement augmente on observe des nages très polarisées, du « schooling », tous les poissons se déplaçant dans la même direction. Puis pour certaines combinaisons des intensités d'alignement et d'attraction, les poissons adoptent des formes de déplacements collectifs circulaires dans lesquels ils nagent en cercle autour d'une zone centrale vide. Enfin dans la zone proche de la ligne séparant deux phases, ces interactions peuvent conduire un banc de poissons dans un état qu'on appelle un *état critique* dans lequel il va avoir une sensibilité et une réactivité extrêmes à la moindre perturbation. Lorsque le banc se trouve dans cet état, les déplacements des poissons sont corrélés à l'échelle du banc dans son ensemble, et le changement de comportement d'un très petit nombre de poissons qui auraient par exemple détecté la présence d'un prédateur dans le voisinage peut faire très rapidement basculer le banc d'une forme de déplacement à une autre (Calovi et coll., 2015). Le fait que les paramètres qui contrôlent l'intensité des interactions soient proches d'un point ou d'une ligne critique est d'un intérêt crucial car cela permet au banc de poissons de changer très rapidement de comportement collectif en fonction de ce qui se passe dans son environnement. Et les paramètres d'intensité typiques que l'on a pu mesurer chez une autre espèce de poisson, la doule à queue rubannée (*Kuhlia mugil*) sont proches du point de rencontre des trois phases et donc proches des lignes critiques (Calovi et coll., 2014). Ainsi cette forme assez élémentaire d'intelligence collective des bancs de poissons qui leur permet d'adapter collectivement leurs comportement à ce qui se passe leur environnement réside dans une combinaison particulière des interactions entre les poissons.

La stigmergie : un mécanisme simple pour coordonner les comportements

Mais c'est chez les insectes sociaux que l'on trouve les formes les plus diverses et les plus élaborées d'intelligence collective. Ainsi, certaines espèces de termites ou de fourmis ont la capacité de construire des nids d'une remarquable complexité (Grassé, 1984 ; Perna & Theraulaz, 2017). Pourtant, coordonner les activités de milliers d'individus sans plan ni architecte constitue un problème vraiment complexe qui nous renvoie à la question des mécanismes qui permettent aux insectes de réaliser ce type d'exploit.

Une première explication de ces mécanismes a été proposée à la fin des années cinquante par Pierre-Paul Grassé qui a introduit à cette époque le concept de *stigmergie* (Grassé, 1959 ; Theraulaz & Bonabeau, 1999). Grassé a étudié en particulier comment s'effectuait la construction du nid chez les termites, et il a découvert que ces insectes ne contrôlaient pas directement leur activité bâtisseuse mais qu'ils étaient en quelque sorte guidés par le produit de leurs activités antérieures. Les insectes coordonnent leurs activités au moyen d'interactions indirectes et c'est ce mécanisme que Grassé a appelé

stigmergie qu'il a construit à partir des mots grecs *stigma*, signifiant piqure et *ergon* signifiant travail. La stigmergie est essentiellement un processus de type stimulus-réponse. Les traces qui sont laissées sur le sol par un insecte lorsqu'il se déplace comme des pistes chimiques ou des ébauches de construction qui résultent de son activité passée vont constituer des sources d'information et stimulation 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 va déclencher de nouveaux comportements spécifiques. Et à leur tour ces comportements vont transformer le nouveau stimulus et ainsi de suite.

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. Et 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 guêpes sociales

Ces processus stigmergiques sont notamment impliqués dans la construction du nid chez les guêpes sociales (Theraulaz & Bonabeau, 1999). Chez ces espèces, la grande majorité des nids sont construits à partir de fibres de bois mâchées qui sont mélangées ensuite avec des sécrétions salivaires ce qui permet à la guêpe de confectionner une petite boulette de carton. Cette boulette va ensuite être modelée par la guêpe pour construire les différentes parties du nid, le pédicelle, les rayons de cellules ou l'enveloppe externe lorsqu'il y en a une. Pour étudier ces phénomènes en laboratoire, on utilise du buvard coloré comme matériel de construction. Ainsi en changeant régulièrement la couleur du buvard il est possible suivre visuellement les différentes étapes de la construction d'un nid et étudier très précisément les comportements individuels et en particulier comment s'opère le choix des sites de construction; c'est-à-dire qu'est-ce qui détermine une guêpe à construire une nouvelle cellule à tel endroit plutôt qu'à tel autre.

Chez les guêpes Polistes qui vivent dans le sud de la France, le processus débute par la construction d'un pédicelle qui est une sorte d'attache qui permet de connecter le futur nid au substrat externe ; puis une première cellule est construite dans le prolongement du pédicelle. Puis, au fur et à mesure de la construction, le nombre de sites potentiels au niveau desquels une nouvelle cellule peut être construite, augmente. Dès lors, plusieurs activités peuvent être accomplies parallèlement et plusieurs guêpes vont pouvoir construire en même temps sur le nid, de sorte que la construction ne suit plus une séquence a priori bien définie. L'organisation de la construction s'opère alors de manière complètement distribuée et l'activité bâtisseuse des guêpes est en quelque sorte dictée par les configurations spatiales des cellules qui sont créées au fur et à mesure de la construction et que les guêpes vont pouvoir détecter au moyen de leurs antennes. C'est donc l'architecture elle-même qui va coordonner progressivement l'activité de construction. Et chaque guêpe va pouvoir travailler dans son coin sans se soucier de ce que font les autres au même moment sur le nid.

Pour déterminer à quel endroit du nid une guêpe doit construire une nouvelle cellule, celle-ci utilise comme source d'information l'agencement local des cellules déjà

construites. L'analyse expérimentale du choix des sites de construction a mis en évidence le fait que les guêpes préféraient construire une nouvelle cellule au niveau des sites qui possèdent le plus grand nombre de cloisons adjacentes. Ainsi, plus le nombre de cloisons adjacentes au niveau d'un site est important, plus la probabilité qu'une guêpe construise une nouvelle cellule au niveau de ce site est élevée.

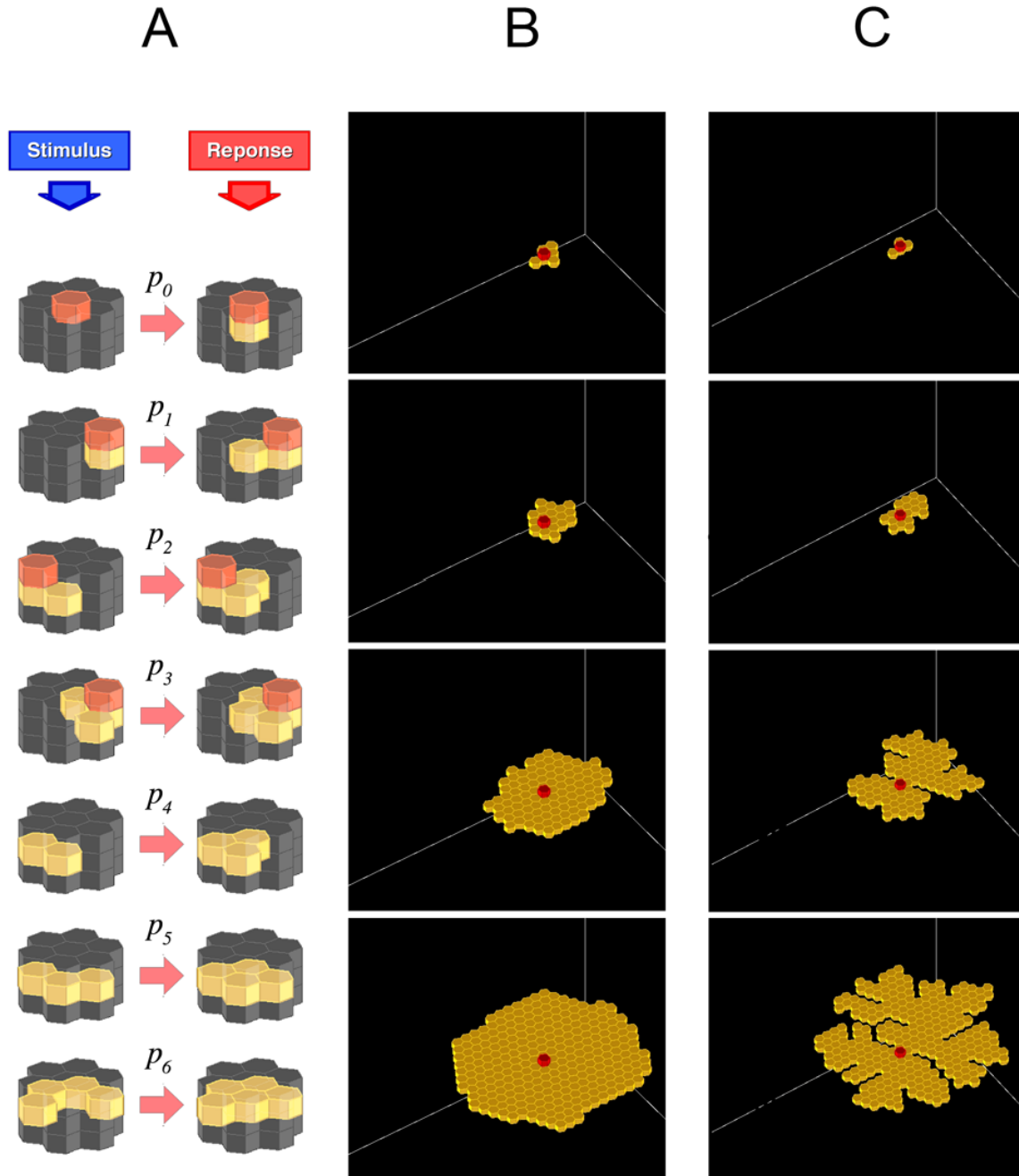


Figure 3. Un modèle de construction du nid chez des guêpes sociales. (A) Pour construire le nid, les agents utilisent un ensemble de règles stochastiques (p_i) définies comme l'association d'une configuration stimulante particulière qui déclenche la construction d'une nouvelle cellule. (B) De petites différences dans l'exécution des règles entraînent d'importants changements de forme des architectures résultantes. Avec les probabilités de construction mesurées expérimentalement, ces règles conduisent à la construction d'un

rayon de cellules de forme circulaire semblable aux nids de Polistes dominulus; avec des valeurs de probabilité différentes associées aux règles de construction, les rayons de cellules sont beaucoup plus irréguliers, et très similaires à ceux du nid de Parapolybia varia, une espèce vivant en Asie du Sud-Est.

On étudie ensuite les conséquences de l'application de ces règles de construction sur la croissance et la forme du nid au moyen d'un modèle. Dans celui-ci les guêpes sont représentées sous la forme d'agents dont le comportement est calqué sur celui des guêpes naturelles (Theraulaz & Bonabeau, 1995). Chaque agent n'a qu'une perception très locale de son environnement, ne peut percevoir que les 20 cellules voisines de la cellule qu'il occupe à un instant donné et il ne possède aucune représentation globale, aucun plan du nid qu'il construit (voir fig. 3). Ces guêpes virtuelles suivent simplement un ensemble de règles de construction qui leur sont communes, un peu comme pour un jeu de Lego. Ainsi, au cours de leurs déplacements sur le nid, ces agents vont percevoir des configurations de cellules déjà construites, et certaines de ces configurations vont déclencher la construction d'une nouvelle cellule à l'endroit occupé par l'agent (fig. 3A). L'observation a également montré que chaque guêpe exécutait les règles de construction avec une certaine probabilité. Dans le modèle on peut donc utiliser les valeurs des probabilités mesurées expérimentalement et associées à chacune des configurations de cellules détectées par une guêpe.

Ensuite la simulation du modèle permet de vérifier que les règles de construction reproduisent effectivement la forme compacte et circulaire des nids de Polistes (fig. 3B). Par contre lorsque l'on change les valeurs des probabilités qui sont associées à chacune des configurations de cellules qui déclenchent chez une guêpe la construction d'une nouvelle cellule, on obtient des structures beaucoup plus irrégulières, avec de nombreux lobes qui ressemblent aux nids construits par d'autres espèces de guêpes Polistes mais qui vivent dans le sud-est asiatique (fig. 3C).

Ainsi les mêmes règles de construction permettent de construire des architectures qui peuvent nous apparaître très différentes, simplement en raison du fait que les probabilités d'exécution de ces règles sont différentes (Theraulaz & Bonabeau, 1995). Cette économie de codage, qui permet de passer très simplement d'une forme à une autre, est une propriété qu'on retrouve également associée à beaucoup d'autres comportements collectifs chez les insectes sociaux.

De la stigmergie à l'auto-organisation

Les processus stigmergiques sont également impliqués dans de très nombreux autres comportements collectifs chez insectes sociaux (Garnier et coll., 2007). Ils interviennent en particulier dans le recrutement et la formation de pistes d'exploration chez les fourmis (Hölldobler & Wilson, 1990). Mais les signaux qui sont utilisés par les fourmis pour coordonner leurs activités sont de nature très différente de ceux utilisés par les guêpes pour construire leur nid puisqu'il s'agit de signaux chimiques. L'utilisation de ces signaux donne naissance à des *processus d'auto-organisation*. Ce type de processus gouverne un très grand nombre de comportements collectifs dans les sociétés animales depuis les colonies de bactéries jusqu'aux vertébrés supérieurs, y compris certains phénomènes collectifs l'homme (Bonabeau et coll., 1997 ; Camazine et coll., 2001).

Les processus d'auto-organisation reposent sur deux ingrédients de base: des *feed-back positifs* et des *feed-back négatifs* (Bonabeau et coll., 1997). Les feed-back positifs vont

permettre l'amplification d'une information et l'émergence de structures, comme les réseaux de pistes qui se forment spontanément lorsque des fourmis d'Argentine explorent une arène vierge (Deneubourg et coll., 1990). Ces fourmis déposent tout au long de leur trajet des traces chimiques appelées phéromones qui vont pouvoir être détectées et suivies par leurs congénères. Et ces dernières vont également laisser leurs propres traces sur les zones qu'elles visitent et donc renforcer ces signaux. Au cours du temps tout le trafic va s'organiser sur les zones les plus denses en phéromone et cela va conduire à la formation d'un réseau de pistes. Dans ce cas, les feed-back positifs résultent directement du comportement de dépôt de suivi de piste des fourmis.

Les feed-back négatifs permettent quant à eux de stabiliser les structures produites. Ils résultent généralement de pures contraintes physiques, comme l'évaporation de la phéromone, et ils ne sont donc pas codés dans les règles de comportement des insectes contrairement aux feed-back positifs. C'est principalement grâce à ces processus d'auto-organisation, que les insectes sociaux ont pu développer une forme d'*intelligence collective* à partir de comportements individuels extrêmement simples (Garnier et coll., 2007).

Ces processus vont permettre par exemple aux insectes de prendre collectivement des décisions lorsqu'ils se trouvent confrontés à des choix. L'un des exemples les plus connus de décision collective est la capacité qu'ont certaines espèces de fourmis de sélectionner le chemin le plus court qui relie leur nid à une source de nourriture. Ce phénomène a été bien étudié à la fin des années 80 par Jean-Louis Deneubourg et ses collègues de l'Université Libre de Bruxelles qui ont réalisé plusieurs expériences avec des fourmis utilisant un recrutement par piste chimique comme la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Dans certaines de ces expériences, ces auteurs ont intercalé entre le nid et une source de nourriture un pont à deux branches dont l'une était deux fois plus longue que l'autre, ce qui permettait de créer deux voies d'accès distinctes à la source de nourriture depuis le nid. Ces expériences ont démontré la capacité de ces colonies de fourmis à sélectionner le chemin le plus court qui conduit vers la source de nourriture (Goss et coll., 1989). Les résultats s'expliquent très simplement. En effet, les fourmis qui empruntent le chemin le plus court reviennent au nid beaucoup plus rapidement. De ce fait, les pistes de recrutement grandissent à des vitesses différentes sur les deux branches puisque le temps nécessaire pour répliquer l'information n'est pas le même. Il faut en effet beaucoup moins de temps aux fourmis pour amplifier l'information sur le chemin le plus court, ce qui conduit finalement au choix collectif de la branche la plus courte.

Ainsi on peut considérer chez les insectes sociaux qu'une grande partie des choix collectifs qui reposent sur ces processus d'auto-organisation constitue une forme de sélection naturelle de l'information. C'est l'information qui réussit à être amplifiée le plus rapidement qui l'emporte, ce qui a pour effet dans l'exemple précédent de concentrer tout le trafic sur l'une des deux branches en compétition.

La construction du nid chez les fourmis

Ces processus d'auto-organisation jouent également un rôle très important dans la régulation des tâches dans une colonie en déterminant qui fait quoi et à quel moment (Theraulaz et coll., 1998) et ils sont également impliqués dans la construction du nid chez les termites et les fourmis. La figure 4 montre un nid construit par la fourmi des jardins *Lasius niger* ainsi qu'une tomographie aux rayons X de ce nid. La structure

interne du nid ressemble à celle d'une éponge avec un grand nombre de chambres en forme de bulles, étroitement imbriquées les unes dans les autres.

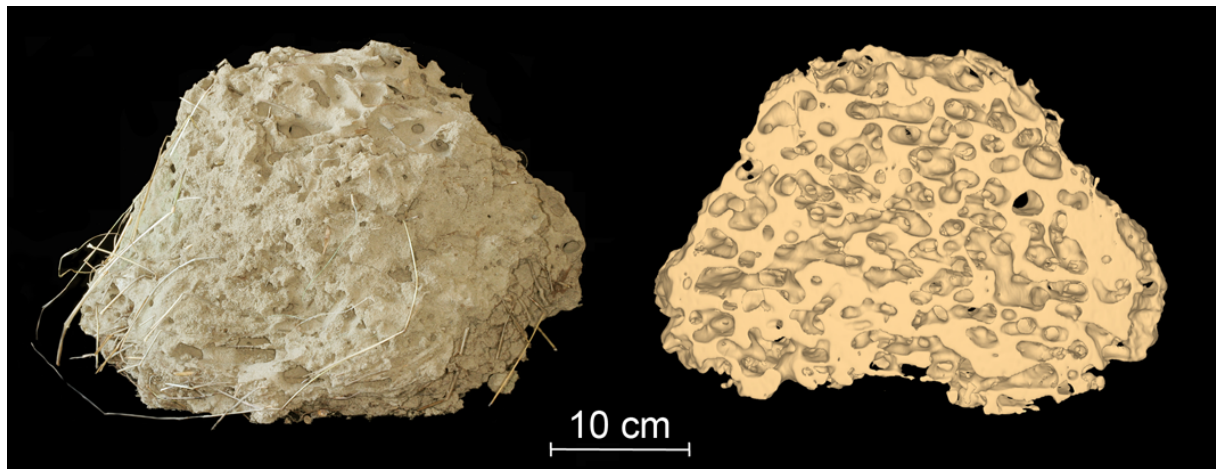


Figure 4. Nid de la fourmi noire des jardins *Lasius niger*, (taille de la colonie : environ cinq à quinze mille individus). A gauche, partie épiquée. A droite, une tomographie aux rayons X montrant la structure interne du nid.

Ces nids sont construits à partir de l'agrégation de boulettes de terre. Ce qui est frappant, c'est l'extrême simplicité des interactions et des règles de comportement qui sont utilisées par ces fourmis pour construire leur nid.

Ces règles sont au nombre de trois (Khuong et coll., 2016). Tout d'abord prendre des boulettes de terre et les imprégner d'une phéromone. Ensuite déposer ces boulettes dans des zones riches en phéromone où d'autres boulettes ont déjà été récemment déposées. La présence de phéromone stimule le dépôt ce qui crée un feed-back positif. Et plus le nombre de boulettes déjà déposées en un endroit est important, plus les fourmis auront 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. Plus la zone détectée par une fourmi est riche en phéromone, donc plus le nombre de boulettes récemment déposées dans la zone est important, 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 d'une fourmi, la troisième règle consiste à cesser de construire en hauteur et déposer des boulettes latéralement.

Ces trois règles de comportement et les interactions qu'ont les fourmis avec les structures qu'elles construisent vont leur permettre de coordonner leurs actions sans avoir besoin d'échanger directement de l'information. C'est donc essentiellement à travers les traces de leurs actions dans l'environnement que les fourmis coordonnent la construction de leur nid.

On a pu modéliser ces processus de construction et montrer que la combinaison de ces trois règles simples conduisait à la formation de piliers régulièrement espacés, puis de chapiteaux au dessus de ces piliers dont les formes reproduisent fidèlement celles observées dans les expériences (Khuong et coll., 2016).

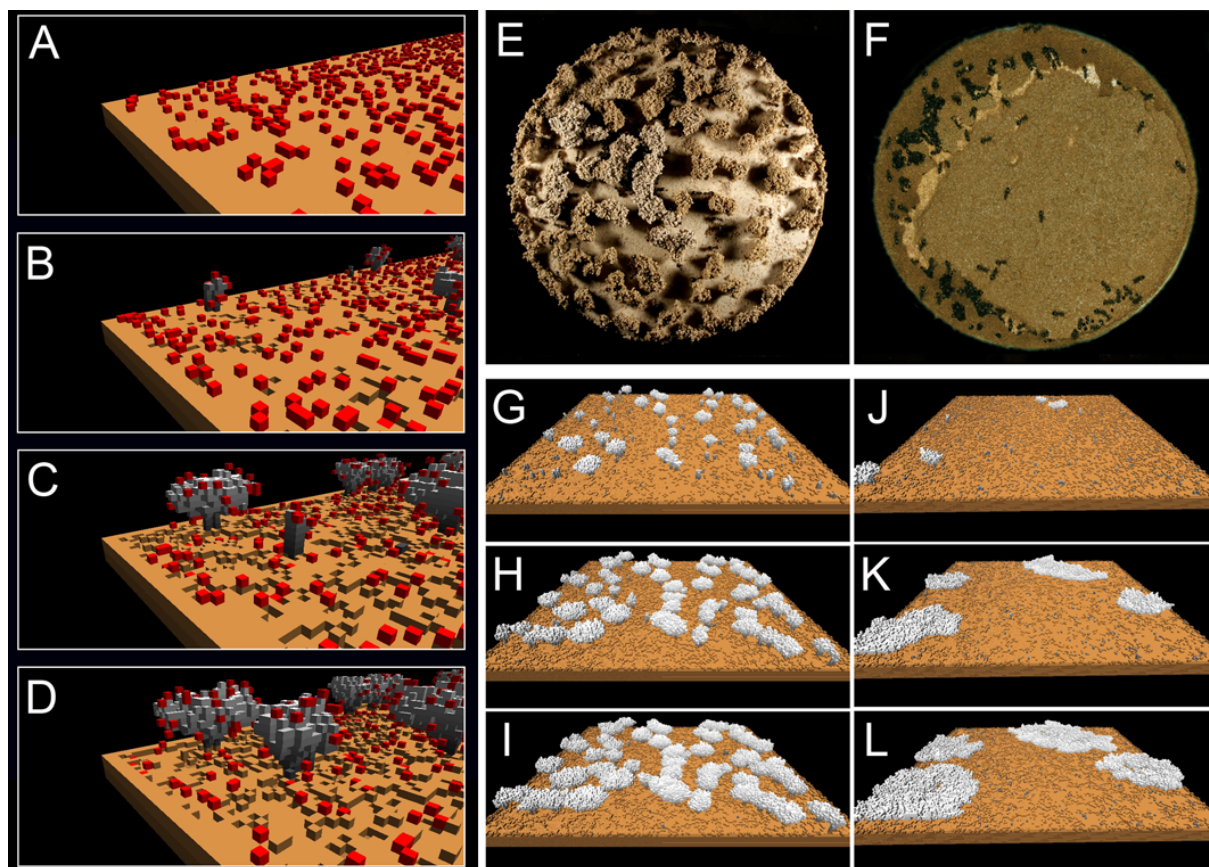


Figure 5. Simulations d'un modèle de construction de nid de fourmis. Les « agents-fourmis » représentés par les cubes rouges prélèvent et déposent des boulettes de terre (cubes gris) en suivant les règles de comportement caractérisées par l'expérience (A-D). Les conditions environnementales modifient la durée de vie de la phéromone ajoutée par les fourmis au matériel de construction et changent la forme du nid construit par les fourmis : des piliers et des murs régulièrement espacés quand la durée de vie est élevée (E) ou de très larges plateaux quand elle est beaucoup plus courte (F). Les simulations informatiques du modèle de construction de nid montrent l'effet de la durée de vie de la phéromone sur la forme des structures construites par les fourmis ; trois étapes d'une simulation lorsque la durée de vie de la phéromone est élevée (G,H,I) et lorsque la durée de vie de la phéromone est courte (J, K, L). © Anaïs Khuong, Guy Theraulaz, CRCA, CNRS, Toulouse

La simulation du modèle dans lequel ont été transposées les règles de construction 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 (fig. 5B). 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 (fig. 5C). Puis, lorsque deux chapiteaux sont suffisamment proches l'un de l'autre, ils peuvent fusionner, créer un passage voûté et puis progressivement une chambre (fig. 5D).

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 implémenté dans le modèle reproduisent fidèlement la dynamique de construction et la forme des nids construit par les fourmis.

Ce que le modèle a également permis de mettre en évidence c'est 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 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 leur permet de conserver le peu d'humidité disponible (fig. 5F et 5J-L). 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 (fig. 5E et 5G-I).

Ainsi la simple modulation de la durée de vie de la phéromone par les conditions environnementales permet d'adapter la forme du nid, sans que les fourmis aient besoin changer leurs règles de construction. Les processus d'auto-organisation permettent donc à une colonie de produire des structures dont la forme va changer selon les conditions de température. 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.

Conclusion

Les capacités que possèdent certaines espèces animales vivant en groupe ou en sociétés à coordonner les activités individuelles et à résoudre collectivement des problèmes repose sur la combinaison d'interactions directes ou indirectes entre les individus dont on commence à entrevoir la logique générale.

Chez les insectes sociaux, on connaît aujourd'hui les interactions impliquées dans de nombreux comportements collectifs, et un grand nombre de ces interactions conduisent à des processus d'auto-organisation. Les signaux qui sont échangés entre les insectes au cours de leurs interactions permettent à l'échelle d'une colonie d'amplifier certaines informations et de construire des réponses collectives qui dépassent de très loin les capacités propres à chaque individu.

On connaît également un certains nombre d'espèces animales vivant en groupes depuis des essaims de moucherons jusqu'aux troupes de moutons, chez lesquelles les interactions entre les individus confèrent au groupe des propriétés analogues à celle d'un système physique proche d'une « transition de phase » entre deux d'état macroscopique et notamment une sensibilité extrême à des changements de comportement d'un petit nombre d'individus (Attanasi et coll., 2014; Muñoz, 2018). La réaction de certains individus, peut ensuite grâce aux interactions se propager à tous les autres membres du groupe, ce qui leur permet de réagir efficacement à des perturbations extérieures comme une attaque de prédateur. Chez les moutons on a pu montré que l'intensité avec laquelle les individus s'imitent dans un troupeau conduit celui-ci à dans un état critique, tout en optimisant deux besoins conflictuels : d'une part le besoin de se disperser pour maximiser la surface de pâturage explorée par chaque mouton et d'autre part minimiser le temps nécessaire pour se regrouper en cas de danger (Ginelli et coll., 2015). Tous ces exemples nous montrent que la sélection naturelle a pu s'exercer non seulement sur la forme des interactions entre les individus mais également sur l'intensité de ces interactions pour que ces groupes puissent présenter des capacités collectives d'adaptation.

Références bibliographiques

- Attanasi, A., Cavagna, A., Del Castello, L., Giardina, I., Melillo, S., Parisi, L., Pohl, O., Rossaro, B., Shen, E., Silvestri, E. & Viale, M. (2014) Finite-Size Scaling as a Way to Probe Near-Criticality in Natural Swarms. *Physical Review Letters*, 113 : 238102
- Ballerini M, Cabibbo N, Candelier R, Cavagna A, Cisbani E, Giardina I, Orlandi A, Parisi G, Procaccini A, Viale M, Zdravkovic V. (2008) Empirical investigation of starling flocks: a benchmark study in collective animal behaviour. *Animal Behaviour* 76: 201–215.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.L., Aron, S. & Camazine, S. (1997) Self-organization in social insects. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 188-193
- Branson, K., Robie, A.A., Bender, J., Perona, P. & Dickinson, M.H. (2009) High-throughput ethomics in large groups of *Drosophila*. *Nature Methods* 6: 451–57.
- Calovi, D.S., Lopez, U., Ngo, S., Sire, C., Chaté, H. & Theraulaz, G. (2014) Swarming, Schooling, Milling: Phase diagram of a data-driven fish school model. *New Journal of Physics*, 16: 015026.
- Calovi, D.S., Lopez, U., Schuhmacher, P., Sire, C., Chaté, H. & Theraulaz, G. (2015) Collective response to perturbations in a data-driven fish school model. *Journal of the Royal Society Interface*, 12: 20141362.
- Calovi, D.S., Litchinko, A., Lecheval, V., Lopez, U., Pérez Escudero, A., Chaté, H., Sire, C. & Theraulaz, G. (2018) Disentangling and modeling interactions in fish with burst and coast swimming reveal distinct alignment and attraction behaviors. *Plos Computational Biology* 14: e1005933.
- Camazine, S., Deneubourg, J.L., Franks, N., Sneyd, J., Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (2001) *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press.
- Couzin, I.D. (2009) Collective cognition in animal groups. *Trends in cognitive sciences* 13 (1), 36-43
- Couzin, I. D., & Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32: 1–75.
- Dell, A.I., Bender, J.A., Branson, K., Couzin, I.D., de Polavieja, G.G., Noldus, Lucas P.J.J., Pérez-Escudero, A., Perona, P. Straw, A.D., Wikelski, Martin & Brose, U. (2014) Automated image-based tracking and its application in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 29: 417–28.
- Deneubourg, J.L., Aron, S., Goss, S. & Pasteels, J.M. (1990) The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *Journal of Insect Behavior*, 3 : 159–168.
- Egnor, SE. & Branson, K. (2016) Computational Analysis of Behavior. *Annual Review of Neurosciences* 39: 217–236.
- Garnier, S., Gautrais, J., & Theraulaz, G. (2007) The biological principles of swarm intelligence. *Swarm Intelligence*, 1 : 3-31.

- Ginelli, F., Peruani, F., Pillot, M.H., Chaté, H., Theraulaz, G. & Bon, R. (2015) Intermittent collective dynamics emerge from conflicting imperatives in sheep herds. *Proceedings of The National Academy of Sciences USA*, 112: 12729–12734.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J.-L. & Pasteels, J.M. (1989) Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* 76 : 579–581.
- Grassé, P.P. (1959) La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. La théorie de la stigmergie: essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes Sociaux*, 6 : 41–83.
- Grassé, P.P. (1984). *Termitologia, Vol. II: Fondation des sociétés – Construction*. Masson, Paris.
- Hansell, M. (2005). *Animal Architecture*. Oxford, Oxford University Press.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press.
- Khuong, A., Gautrais, J., Perna, A., Sbaï, C., Combe, M., Kuntz, P., Jost, C. & Theraulaz, G. (2016) Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113: 1303–1308.
- Lecheval, V., Jiang, L., Tichit, P., Sire, C., Hemelrijk, C. & Theraulaz, G. 2018. Social conformity and propagation of information in collective U-turns of fish schools. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 285: 20180251.
- Maeterlinck, M. (1901) *La vie des abeilles*. Paris, Charpentier Editeur
- Muñoz, M.A. (2018) Colloquium: Criticality and dynamical scaling in living systems. *Review of Modern Physics*. 90, 031001.
- Perna, A. & Theraulaz, G. (2017) When social behaviour is moulded in clay: on growth and form of social insect nests. *Journal of Experimental Biology*, 220: 83-91.
- Procaccini, A., Orlandi, A., Cavagna, A., Giardina, I., Zoratto, F., Santucci, D., Chiarotti, F. Hemelrijk, C.K., Alleva, E., Parisi, G. & Carere, C. (2011) Propagating waves in starling, *Sturnus vulgaris*, flocks under prédation. *Animal Behaviour*, 82 : 759-765.
- Romero-Ferrero, F., Bergomi, M.G., Hinz, R.C., Heras, F.J.H. & de Polavieja, G.G. (2019) idtracker.ai: tracking all individuals in small or large collectives of unmarked animals. *Nature Methods*, 16 : 179–182
- Selous, E. (1931) *Thought Transference (or What ?) in Birds*. Londres, Constable & Co.
- Sumpter, D.J.T. (2010) *Collective Animal Behavior*. Princeton, USA, Princeton University Press
- Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (1995) Coordination in Distributed Building. *Science*, 269: 686-688.
- Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (1999) A brief history of stigmergy. *Artificial Life*, 5: 97-116.

Theraulaz, G., Bonabeau, E. & Deneubourg, J.L. 1998. Response thresholds reinforcement and division of labor in insect societies, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265: 327-332.

Vicsek, T., & Zafeiris, A. (2012). Collective motion. *Physics Reports*, 517 : 71–140.

Zwirn, H. (2006) *Les systèmes complexes : Mathématiques et biologie*. Paris, Éditions Odile Jacob, collection « Sciences ».