

**L'INTELLIGENCE COLLECTIVE DES INSECTES SOCIAUX** Comment des animaux aux capacités cognitives limitées sont-ils capables de réaliser des structures aussi organisées qu'un nid ou qu'un réseau de pistes, sans s'appuyer sur un plan global dicté par un organe centralisateur ?

# Un chantier sans architecte

**L**es insectes sociaux tels que les fourmis, abeilles, guêpes, bourdons et termites sont capables d'accomplir des tâches difficiles et complexes, dans des environnements dynamiques et variés. Chez ces sociétés d'insectes, des phénomènes parmi les plus fascinants sont les productions issues de coordination collective comme la formation de bivouacs, de réseaux de pistes et de ponts, la construction d'espaces structurés, etc. Comment des animaux ayant des capacités cognitives limitées sont-ils capables de générer des structures aussi organisées que des nids ou des réseaux de pistes ? Quelle intelligence préside aux activités de ces insectes et comment conduit-elle à l'émergence de constructions extrêmement impressionnantes par leur taille, leur diversité ou encore leur régularité ?

A première vue, les activités des sociétés d'insectes semblent analogues aux nôtres : elles se déplacent en suivant des réseaux de pistes, chassent ensemble, construisent des abris structurés et défendent leur territoire. Les fourmis, par exemple, soignent et élèvent d'autres espèces animales comme les pucerons. Ces activités apparaissent comme des modèles miniatures de nos propres activités. C'est pourquoi nous avons imaginé que les sociétés de fourmis fonctionnaient comme des sociétés humaines hié-



**ANNE-CATHERINE MAILLEUX ET CLAIRE DETRAIN** sont respectivement post-doctorante et professeur à l'Unité d'Ecologie sociale de l'Université libre de Bruxelles  
amaillieu@ulb.ac.be  
cdetrain@ulb.ac.be

archisées, où un organe centralisateur (par exemple la reine) concentrerait un maximum d'informations et distribuerait ses ordres en conséquence. Aujourd'hui, cette vision anthropomorphe d'une organisation complexe s'appuyant sur un plan global dicté par une intelligence centralisatrice est infirmée par nombre de travaux. En effet, depuis le milieu des années 1980, de nombreuses découvertes en éthologie ont révélé qu'aucun individu dans la société ne possède de représentation explicite ou de plan de ces gigantesques fourmilières ou termitières qu'ils réalisent ou du réseau complexe de pistes qu'ils vont emprunter. Ces structures, dont l'échelle peut atteindre plusieurs centaines de fois la taille d'un individu, ne sont pas le résultat d'une complexité comportementale propre à un individu « architecte » ou « chef de chantier », les insectes n'ayant qu'une vue très partielle de l'action globale résultant de leur société.

## Une multitude d'interactions

Dans de nombreux cas, une approche auto-organisatrice (*lire, page 35, « L'auto-organisation »*) aide à comprendre comment se développent de telles structures. Fréquemment, la complexité des structures générées provient d'une multitude d'interactions élémentaires entre congénères ainsi qu'entre ces insectes et leur environnement,

qui aboutissent au fil du temps à un comportement coordonné à l'échelle de la fourmilière ou de la ruche. Ces interactions multiples émanent d'individus ayant accès uniquement à des informations locales et obéissant à des règles comportementales simples et probabilistes – une règle probabiliste implique qu'un comportement n'a qu'une certaine probabilité d'être exprimé contrairement à une règle déterministe où on peut prédire avec certitude l'apparition d'un comportement dans un contexte donné. Ces interactions impliquent souvent une communication chimique par le biais des phéromones, messages chimiques émis par des individus et déclenchant une réaction chez d'autres individus de la même espèce. Elles conduisent à l'amplification du résultat d'un comportement par la mise en jeu de boucles de rétroactions positives. Par exemple, la piste de phéromones déposée par une fourmi pourvoyeuse attire des ouvrières aux ressources alimentaires. Ces ouvrières déposent à leur tour leurs marques, ce qui renforce la piste et la rend encore plus attractive. Les interactions peuvent également conduire à des boucles de rétroaction négatives, des processus de régulation. Ainsi, l'encombrement des sources résultant de l'arrivée massive des fourmis recrutées rend l'accès de cette source difficile à toute nouvelle ouvrière qui, ●●●

Les fourmis  
ecophylles  
font leur nid dans  
les arbres. Il est  
composé de loges  
qui sont des  
assemblages de  
feuilles repliées  
en forme de cornets  
et maintenues  
par de la soie.



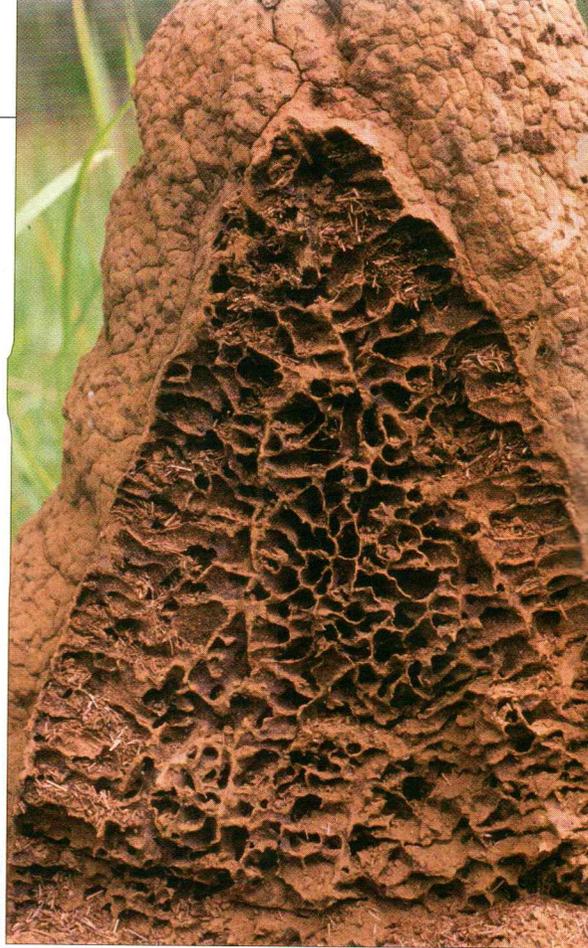
●●● dès lors, ne renforcera plus la piste, celle-ci finissant par s'évaporer voire disparaître lorsque la source se tarit. Par ces nombreuses interactions et les boucles de rétroactions qui en découlent, les groupes d'individus sont capables d'adapter de façon efficace leur réponse aux fluctuations de leur milieu, d'en exploiter efficacement les ressources et de faire face aux contraintes imposées par leur environnement. La notion d'intelligence communément admise fait précisément référence à une telle « aptitude à s'adapter à une situation, à choisir en fonction des circonstances ». L'originalité des sociétés d'insectes est que cette intelligence n'implique pas nécessairement des capacités cognitives élevées au niveau des individus mais bien des capacités du groupe dans son ensemble à combiner des actions individuelles pour résoudre collectivement des problèmes parfois fort complexes. On parle alors d'intelligence collective. Quelques exemples concrets permettront de mieux comprendre ce processus.

## Le recrutement alimentaire

Chez un grand nombre d'espèces de fourmis, l'émergence d'une piste vers une source de nourriture se déroule comme suit. Une fourmi pourvoyeuse (*lire ci-dessous*, « *La division du travail* ») se met en quête de nourriture. Quand elle en trouve, elle balise son chemin de retour au nid en déposant une trace chimique, une phéromone de piste,

sur le sol. A son arrivée au nid, elle transfère la nourriture récoltée à une fourmi du nid et retourne à la source. La phéromone déposée permet de recruter (c'est-à-dire de mobiliser et orienter vers un endroit donné) d'autres ouvrières qui vont suivre la trace chimique sur le sol pour se rendre à la nourriture. Après s'y être alimentées, les fourmis rentrent au nid en déposant à leur tour la trace phéromonale. La piste ainsi tracée se renforce et draine vers la source une population de plus en plus importante de fourmis transporteuses de nourriture. Ces phénomènes collectifs organisés dont le but est la récolte de nourriture sont appelés recrutement alimentaire.

Dans ce cas précis, la structure collective obtenue – une colonne de fourmis focalisées sur l'exploitation des aliments – résulte des deux règles comportementales suivantes : « J'ai trouvé de la nourriture donc je dépose une trace chimique jusqu'au nid » et « j'ai senti une trace donc je la suis ». La multiplication du comportement de dépôt phéromonal renforce le pouvoir attractif de la piste (boucle de rétroaction positive). Ce système de recrutement par piste apparaît comme un processus autocatalytique intelligent car économique et puissant. Par exemple, il permet à la société de choisir la source de nourriture dont le volume total est le plus important (*lire, page 36*, « *Mesurer des volumes de nourriture* »). L'émergence d'une piste vers une



MAURICE LEPRONCE

**La termitière ou nid de termites possède une structure complexe (ici en coupe transversale).**

source de nourriture résulte donc de la multiplication régulée du comportement de dépôt de signaux chimiques.

Des phénomènes comparables jouent dans plusieurs autres situations. Lorsque les fourmis ont la possibilité d'emprunter différents chemins entre le nid et une source de nourriture, elles choisissent très vite le trajet le plus court. Au début du recrutement, on observe que chacun des chemins possibles est

Ouvrières, nourrices, soldats...

## La division du travail

La division du travail est un des fondements des sociétés d'insectes. On trouve ainsi des individus reproducteurs et des individus généralement stériles assurant l'ensemble des activités de la société. Parmi ces derniers, certains se consacrent spécifiquement à certaines tâches : les ouvrières pourvoyeuses explorent le territoire, trouvent et acheminent la nourriture au

nid ; les nourrices se consacrent à l'élevage des larves ; les soldats défendent la société ; les inactives constituent une force de travail de réserve disponible en fonction des besoins. Plusieurs facteurs peuvent contrôler la division du travail. L'âge est un paramètre important pour l'affectation des tâches. Les jeunes effectuent en majorité les soins au couvain et le

nettoyage de l'habitat. Les plus âgés assurent la construction du nid, sa défense ou la récolte de la nourriture. Chez les termites ou les fourmis dites polymorphes, il existe des castes se distinguant par leur taille ou certains traits morphologiques (par exemple la largeur de leurs mandibules). Selon ces adaptations morphologiques, elles sont spécialisées et plus

efficaces soit dans le transport d'aliments soit encore dans la défense du nid. La génétique joue aussi un rôle dans la division du travail au sein de la fourmière ou de la ruche. Enfin, indépendamment de l'âge ou de la caste, l'expérience individuelle acquise lors de la réalisation d'une tâche favorise l'accomplissement efficace de cette même activité au fil du temps.

utilisé par les fourmis. Cependant, les fourmis empruntant le chemin le plus court effectuent moins de demi-tours et déposent plus promptement leur trace chimique. Les petites différences de concentration de phéromones apparaissant ainsi à l'embranchement proximal des chemins sont rapidement amplifiées du fait que les fourmis recrutées retournent plus diligemment au nid par le chemin le plus court, ce qui renforce la piste plus promptement. Cela aboutit à la sélection du trajet le plus court. Sans qu'il y ait comparaison directe par les ouvrières des divers chemins, la solution la plus efficace, ici l'exploitation d'une ressource par le chemin le plus court, est trouvée spontanément par la fourmilière. Cette sélection collective est le résultat de la compétition entre deux pistes dont la plus fréquemment renforcée finit par l'emporter.

### La construction d'une termitière

La notion d'auto-organisation aide également à comprendre comment se construisent les murs d'une termitière. Le cycle de construction commence par des dépôts d'agglomérats de boue mâchée dont l'emplacement semble choisi aléatoirement. En mâchant cette boue, les termites lui confèrent une signature chimique caractéristique (une phéromone) qui attire les autres termites constructeurs et les stimule à déposer à leur tour des agglomérats de boue mâchée. Quelques termites déposent leur charge à proximité d'une discontinuité du terrain (une légère anfractuosité, une petite pierre). Ensuite, la règle comportementale suivie est « je dépose la charge de boue aux endroits où d'autres termites l'ont déjà fait » (boucle de rétroaction positive). Chaque dépôt de boue s'accompagne de la diffusion de phéromones qui accroissent la probabilité pour qu'un nouveau dépôt se fasse au même endroit. Grâce à ces dépôts successifs, des structures en forme de piliers émergent. La vitesse des dépôts n'étant pas totalement déterminée, de minimes différences de concentration de phéromones apparaissent entre les piliers. Ces différences induisent des disparités dans

### Expliquer la « main invisible »

## L'auto-organisation

L'auto-organisation est la capacité d'un système à s'organiser lui-même sans être dirigé par une force extérieure, à partir de la multiplication d'interactions entre ses éléments constitutifs et leur environnement et cela par des boucles de rétroactions. Elle représente un principe explicatif puissant pour un certain nombre de phénomènes collectifs vivants et non vivants. Un exemple concret permet de mieux comprendre ce

processus. Sur une plage uniforme, certaines minuscules vagues de sable sont formées par hasard. Ces vagues freinent les mouvements des particules de sable balayées par le vent qui s'accumulent progressivement sur ces aspérités. Celles-ci, par un effet d'amplification positive (effet boule de neige), vont croître et freiner d'autant plus le mouvement des particules. Ainsi, par un processus auto-organisé, se forment

les dunes de sable. Les domaines d'application de l'auto-organisation sont divers. En biologie, cette approche peut expliquer l'apparition de structures morphologiques (taches et rayures du pelage) ou sociales (structures de bancs de poissons, etc.). On trouve également ce type d'approche dans les domaines de la physique des particules, des turbulences hydrauliques, de la météorologie ou de l'économie.

l'attractivité des piliers qui peuvent être rapidement amplifiées. Comme les constructeurs récoltent la boue sur le sol mais également sur les piliers, une compétition entre piliers contigus apparaît. Seuls survivent les piliers très attractifs et suffisamment espacés les uns des autres. C'est ainsi qu'émerge une distribution spatiale régulière de piliers. Cette régularité spatiale n'est pas codée explicitement chez un termite architecte particulièrement ingénieux mais résulte de la compétition entre informations phéromonales. De l'enchaînement amplifié de ces comportements de dépôts génétiquement programmés vont émerger des piliers en croissance continue, jusqu'à ce qu'ils forment des lames ou des arches qui elles-mêmes s'assemblent pour former des murs. Les termites vont faire grandir et s'incliner vers le centre de la loge les murs les plus importants avant de les souder à leurs sommets, ce qui formera le plafond de la loge. Le cycle recommence alors par des dépôts aléatoires puis progresse par l'émergence de piliers, de lames, de murs et de plafonds.

Des structures aussi complexes que celle d'une termitière ne résultent donc pas d'un plan préétabli mais simplement de la compétition entre sites de constructions conduisant à terme à une disposition régulière des piliers du nid.

L'auto-organisation n'est pas le seul principe qui puisse expliquer la formidable coordination des actions des insectes sociaux qu'on appelle « intelligence collective ». Ainsi, la forme de certaines constructions chez les insectes peut être expliquée en faisant appel à un autre principe, non amplifiant cette fois : le gabarit. Dans les activités de construction humaine répétitive, un gabarit est un outil d'une forme déterminée auquel on fait référence pour assurer la conformité de la chose construite. En biologie, il s'agit d'un processus où une construction est guidée par des structures préexistantes dans l'environnement sous la forme d'hétérogénéités (obstacles, changement de nature du sol...) ou de gradients (variations de la température, de l'humidité, de la concentration phéromonale...). L'activité des insectes révèle ainsi cette structure préexistante en étant guidée par le gabarit externe provenant de l'environnement physique. Par exemple, lors de la construction de la loge royale des termites, la reine émet une phéromone et crée autour de son corps un gradient concentrique décroissant de phéromone. Si la concentration de phéromone en un endroit se situe dans un intervalle de valeur précis, le comportement de dépôt de matière des termites (et donc le futur emplacement des murs) est déclenché. En dehors de cet

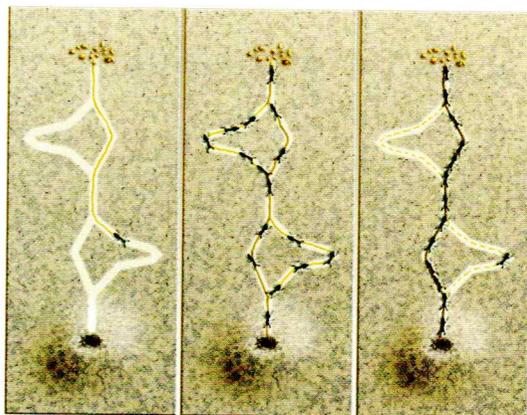


MAURICE LEPONCE

L'intelligence des sociétés d'insectes implique la capacité du groupe à combiner des actions individuelles pour résoudre collectivement des problèmes

●●● intervalle de concentration, les ouvriers ne construisent pas ou détruisent leur construction. Ainsi si la taille de la reine augmente, l'intervalle de concentration stimulant le dépôt est déplacé vers la périphérie et une nouvelle chambre est construite dont le volume est ajusté à celui de la reine.

D'autres structures sont construites en suivant un gabarit interne à l'animal. Lors du creusement du nid, les fourmis *Lasius niger* forment des dépôts de terre de forme circulaire à la sortie de la galerie principale. La probabilité que les ouvrières déblayant la galerie déposent leur charge de terre dans une direction donnée est équivalente à celle qu'elles la déposent dans n'importe quelle autre direction. Cela génère une structure de symétrie radiale. Toutefois, cette probabilité de dépôt est modulée par la distance parcourue par les insectes transportant leur charge. L'existence d'un gabarit interne qui détermine cette distance se traduit par une probabilité maximale de dépôt à une distance particulière, où le mur sera construit. Il en



**Le plus court chemin.** 1) Une fourmi revient d'une source de nourriture vers son nid en laissant une piste chimique. 2) Parmi les chemins possibles, le plus court reçoit plus de marques chimiques. 3) Le plus court chemin est choisi.

ILLUSTRATION SYLVIE DESSERT

résulte une zone de dépôt privilégiée à un intervalle de distance précis où les fourmis accumulent plus d'agrégats de terre, ce qui forme une ligne de crête. Cet autre type de gabarit explique l'aspect circulaire de la structure et sa forme de cratère.

Les insectes sociaux ont colonisé efficacement une vaste diversité d'écosystèmes, des forêts équato-

riales aux confins des cercles polaires. Une des clefs de ce succès écologique est certainement l'intelligence collective. Souvent, la colonie accomplit des tâches dont la complexité dépasse de loin les capacités des individus isolés. Les constructions de structures complexes mentionnées dans cet article sont quelques exemples choisis parmi tant d'autres. Chez les fourmis, abeilles, guêpes, bourdons et termites, nombre de tâches collectives – la construction du nid, l'approvisionnement et la distribution de la nourriture au sein de la société, l'organisation spatiale du couvain et des réserves alimentaires, la défense, les déménagements... – obéissent à la même logique : la multiplication d'interactions élémentaires conduit à l'émergence de réponses collectives remarquablement structurées. Ces interactions sont le fait d'un ensemble d'individus obéissant tous à des règles de décision individuelles simples ayant été sélectionnées au cours de l'évolution. Selon le principe néodarwinien, seules seront conservées les règles suffisamment performantes en termes de survie, c'est-à-dire celles qui conduiront, à l'échelle du groupe, aux structures collectives efficaces et assez flexibles pour répondre aux fluctuations de l'environnement ou aux besoins de la société. Nous pensons que la robustesse et la simplicité de telles règles comportementales participent au succès écologique de ces sociétés d'insectes. En effet, ces règles associées à des boucles de rétroaction sont les moteurs de l'intelligence collective des sociétés d'insectes. L'intelligence, à savoir l'aptitude à résoudre des problèmes parfois fort complexes, n'est plus uniquement liée aux capacités cognitives des individus mais également à la capacité de l'ensemble du groupe à coordonner ses actions, à orienter ses choix et à adapter ses stratégies collectives. ■

## Le compas dans l'œil

# Mesurer des volumes de nourriture

**N**ombre de fourmis vivent en symbiose avec des pucerons : elles se nourrissent du miellat produit par les pucerons et en échange les protègent contre les prédateurs. Des mesures sur le terrain ont montré que, face à plusieurs espèces de pucerons, les fourmis pratiquent l'élevage de ceux qui produisent le plus de miellat. Comment les fourmis mesurent-elles les volumes de nourriture ? Nos travaux expérimentaux et théoriques ont mis en évidence une règle comportementale simple. Lors de la découverte d'une colonie de pucerons, les fourmis pourvoyeuses *Lasius niger* modulent leur comportement de dépôt de

piste chimique en fonction de la quantité de miellat ingérée : le dépôt devient systématique quand la quantité de nourriture franchit un certain seuil. Pour exploiter de très grandes colonies de pucerons, un très grand nombre de fourmis sont recrutées. Il n'y a pas de mesure absolue de la taille de la source de nourriture par les pourvoyeuses. L'information sur le volume de la source découverte parvient aux fourmis du nid par le biais du pourcentage de fourmis déposant leur piste de phéromones, autrement dit par la probabilité qu'une fourmi ayant bu dépose une piste. Cette règle simple et efficace permet d'ajuster de

manière optimale la population de fourmis traçant une piste et transportant la nourriture à la productivité totale de la source. Par exemple, quand les fourmis sont trop nombreuses à exploiter une colonie de pucerons, elles ne parviennent plus à ingérer assez de nourriture, leur comportement de dépôt de piste est arrêté et la piste chimique disparaît peu à peu par évaporation. Le recrutement s'atténue jusqu'à ce que le nombre de fourmis soit ajusté à la productivité des pucerons. La société de fourmis est ainsi capable d'ajuster exactement le nombre de fourmis transportant la nourriture à l'importance de la source alimentaire.

### POUR EN SAVOIR PLUS

« **Information Processing in Social Insects** », sous la direction de Claire Detrain, Jean-Louis Deneubourg et Jean-Marie Pasteels (Birkhäuser Verlag, 1999).