

L'intelligence collective

des fourmis

Guy
THÉRAULAZ*

Les comportements collectifs des fourmis ont toujours fasciné et émerveillé les naturalistes. Tout semble se passer comme si chaque colonie se comportait comme un seul et même super-organisme et qu'il existait virtuellement au sein de ces sociétés une force mystérieuse capable de coordonner les activités de plusieurs milliers d'individus. En effet, l'une des principales caractéristiques des fourmis est leur capacité à résoudre collectivement tout un ensemble de problèmes, souvent assez complexes, auxquels elles se trouvent confrontées quotidiennement. Ces problèmes sont de nature très variée : recherche et sélection de sources de nourriture, construction et agrandissement du nid, partage des tâches et organisation du travail, etc. Par ailleurs les fourmis s'adaptent également très rapidement aux changements qui surviennent dans leur milieu. De telles prouesses collectives conduisent à nous interroger sur les mécanismes permettant aux individus qui composent ces sociétés de coordonner leurs activités.

Colonne de
Cerapachys
ruficornis en file
indienne dans la
forêt d'eucalyptus
australienne.



Photo Alex Wild

* Directeur de recherches au CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS UMR 5169, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 04.

Pendant très longtemps, on a considéré les sociétés de fourmis comme une sorte de modèle réduit des sociétés humaines. Les premières hypothèses qui ont été avancées pour tenter d'expliquer leurs performances ont postulé l'existence d'une certaine forme d'intelligence individuelle. On pensait que la complexité des comportements collectifs de ces so-

ciétés trouvait son origine dans les capacités des individus à centraliser et traiter l'information, puis à décider ensuite des actions à réaliser à travers la représentation que ceux-ci pouvaient se faire de leur environnement ou des données des problèmes auxquels ils étaient confrontés. On imaginait en particulier que la reine jouait un rôle décisif dans l'organisation des colonies



Photo Alex Wild

en centralisant l'ensemble des informations, puis en dirigeant les activités des ouvrières. Ainsi le schéma qui a longtemps prédominé, jusqu'au milieu des années 80, est celui d'une organisation hiérarchique et très centralisée. Mais les études qui ont été réalisées au cours des quarante dernières années ont peu à peu changé cette vision des choses en montrant que ces sociétés étaient régies par un mode d'organisation bien différent.

Nous savons aujourd'hui que les fourmis ne possèdent aucune représentation, ou connaissance explicite des structures qu'elle produisent. Elles n'utilisent en particulier aucun plan prédéfini pour construire leurs nids. En effet, leur cerveau, qui comprend environ cent mille neurones, n'est pas suffisamment puissant pour permettre à un seul individu d'intégrer l'ensemble des informations sur l'état de la colonie à un instant donné et assurer ensuite la répartition des tâches et la bonne marche de la société. Il n'y a donc pas de chef d'orchestre chez les fourmis. L'image que nous avons actuellement de ces sociétés est celle de systèmes dans lesquels chaque fourmi n'a généralement accès qu'à une information très limitée sur ce qui se passe dans son environnement. A aucun moment une fourmi n'a connaissance dans sa globalité des structures qu'elle est en train de réaliser avec ses congénères. Par ailleurs, chaque fourmi suit un ensemble de règles de comportement relativement simples et peu nombreuses. Le répertoire comportemental de ces insectes, c'est-à-dire l'ensemble de comportements élémentaires différents qu'ils peuvent réaliser, est assez limité. Chaque fourmi ne réalise au mieux qu'une petite vingtaine de comportements différents.

Enfin, le fonctionnement de ces sociétés repose en grande partie sur des réseaux complexes d'interactions qui vont permettre aux fourmis d'échanger de l'information et de coordonner leurs activités. Les comportements collectifs qu'on observe à l'échelle d'une colonie résultent donc de règles de comportement simples et d'interactions locales entre individus.

Coordination des activités

Que savons-nous des mécanismes utilisés par les fourmis pour coordonner leurs activités ? La première explication un peu sérieuse fut proposée à la fin des années cinquante par Pierre-Paul Grassé qui introduisit le concept de stigmergie. Ce terme désigne une classe de mécanismes qui permet aux insectes de coordonner leurs activités au moyen d'interactions indirectes. En étudiant comment s'effectuait la reconstruction du nid chez les termites du genre *Bellicositermes*, Grassé a découvert qu'un insecte ne contrôlait pas directement son activité bâtisseuse mais que son travail était déclenché et orienté par les structures résultant de son activité antérieure. C'est à cette stimulation qu'il donna le nom de stigmergie (construit à partir des mots grec *stigma* : piqure et *ergon* : travail). Ce type de mécanisme n'est pas propre aux termites, mais se retrouve chez tous les autres insectes sociaux : fourmis, guêpes et abeilles. Schématiquement, les traces laissées sur le sol par un insecte lorsqu'il se déplace, comme les pistes chimiques ou les ébauches de construction qui résultent de son activité passée, vont constituer autant de sources de stimulation qui vont déclencher en retour des comportements spécifiques chez les autres insectes de la colonie. L'activité de ces

*La fourmi
d'Argentine,
Linepithema
humile.*

Les mots écrits en vert dans le texte renvoient au lexique page 67.

insectes va alors modifier le stimulus qui a déclenché leur comportement, ce qui va conduire à la formation d'un nouveau stimulus capable lui-même de déclencher de nouveaux comportements. Ce processus peut conduire, dans certaines conditions, à une coordination des activités des insectes tout en donnant l'illusion que la colonie suit dans son ensemble un plan prédéfini.

L'exemple le plus connu dans lequel on retrouve ce type de mécanisme stigmergique est le recrutement alimentaire chez les fourmis. L'une des techniques employées fréquemment par certaines espèces de fourmis pour rassembler des individus appartenant à la même colonie autour

d'une source de nourriture est le recrutement de masse. Une fourmi qui découvre par hasard une source de nourriture, un cadavre d'animal ou une colonie de pucerons, va informer ensuite ses congénères de sa découverte, en déposant sur le sol une piste de **phéromone** lors de son retour au nid. Cette piste chimique va ensuite guider d'autres fourmis de la même colonie vers l'endroit de la découverte. Et celles-ci, après s'être alimentées, vont elles-mêmes renforcer la piste en retournant au nid. La formation de la piste résulte donc d'un **feed-back** positif ou encore d'un effet boule de neige. Plus le nombre de fourmis qui visitent la source est important, plus la piste va être marquée et plus elle va devenir attractive pour d'autres fourmis. La piste permet donc d'amplifier l'information portant sur la découverte de la source de nourriture. Cette communication indirecte entre les individus entraîne une croissance rapide de la population autour de la source. Ensuite la piste ne va pouvoir se maintenir que si la source de nourriture continue à être visitée et qu'un nombre suffisant de fourmis renforce la piste. Dans le cas contraire, lorsque la source est épuisée, la piste finit par disparaître par évaporation. Il y a donc là un **feed-back** négatif.

Ces **feed-back** positifs et **feed-back** négatifs sont les deux ingrédients de base qui permet-

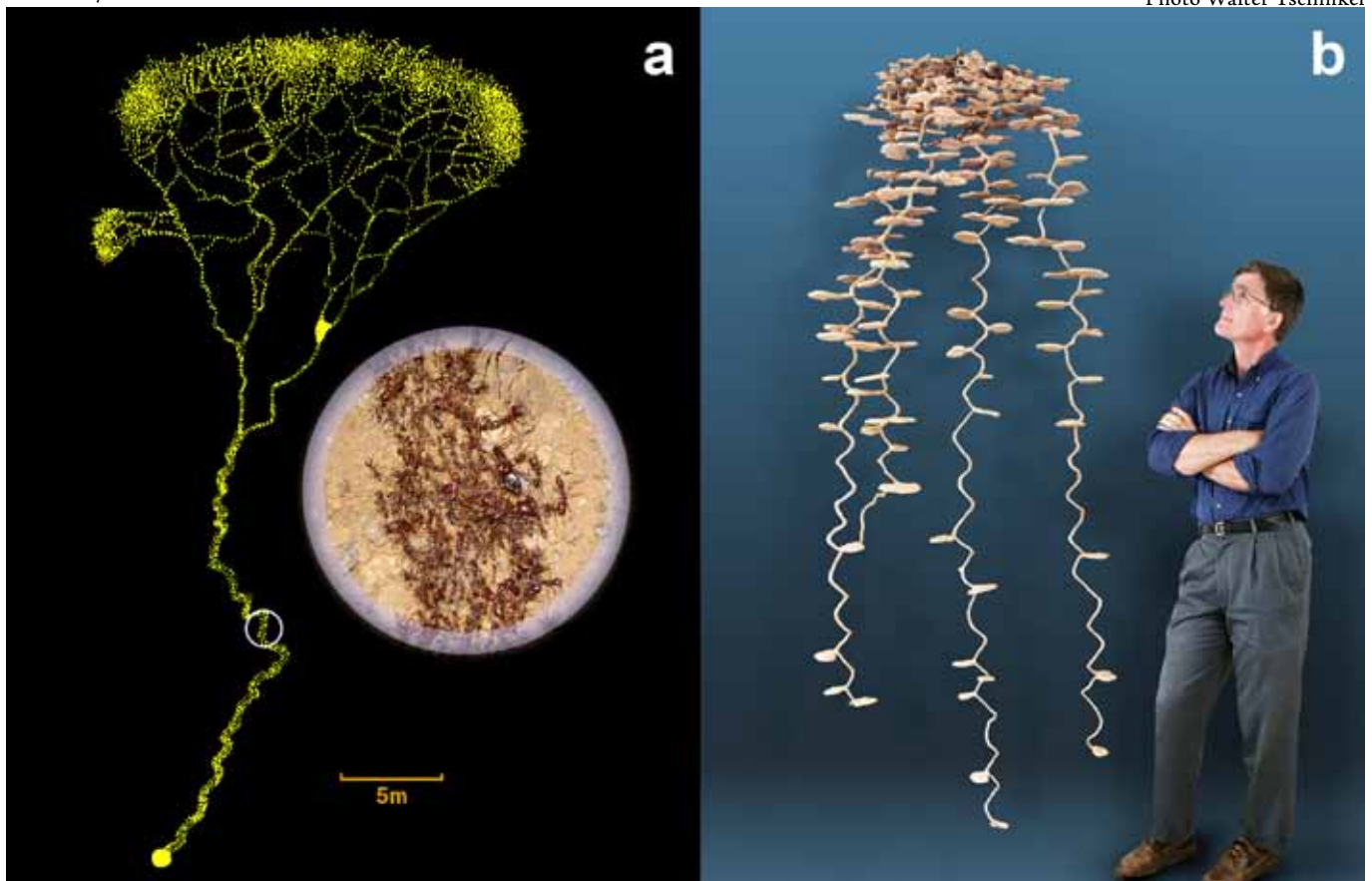
Exemples de réseaux de pistes et de galeries souterraines construits par des colonies de fourmis.

*a. réseau de pistes de chasse collective chez la fourmi légionnaire **Eciton burchelli**. Ces fourmis vivent dans les forêts tropicales humides d'Amérique du Sud et leurs colonies comportent plusieurs millions d'individus. Elles se nourrissent de petits arthropodes qui sont capturés par d'immenses colonnes de chasse qui constituent des réseaux en forme de pin parasol.*

*b. Moulage d'un nid d'une colonie de fourmis **Pogonomyrmex badius** (© Walter Tschinkel). Ce nid a été construit par une colonie de 4000 ouvrières en 5 jours. Il comporte plus de 135 chambres reliées entre elles par une dizaine de mètres de galeries. Ces deux exemples illustrent la différence de taille, particulièrement frappante, qui existe entre les insectes et les structures qu'ils construisent.*

Photo Guy Théraulaz

Photo Walter Tschinkel



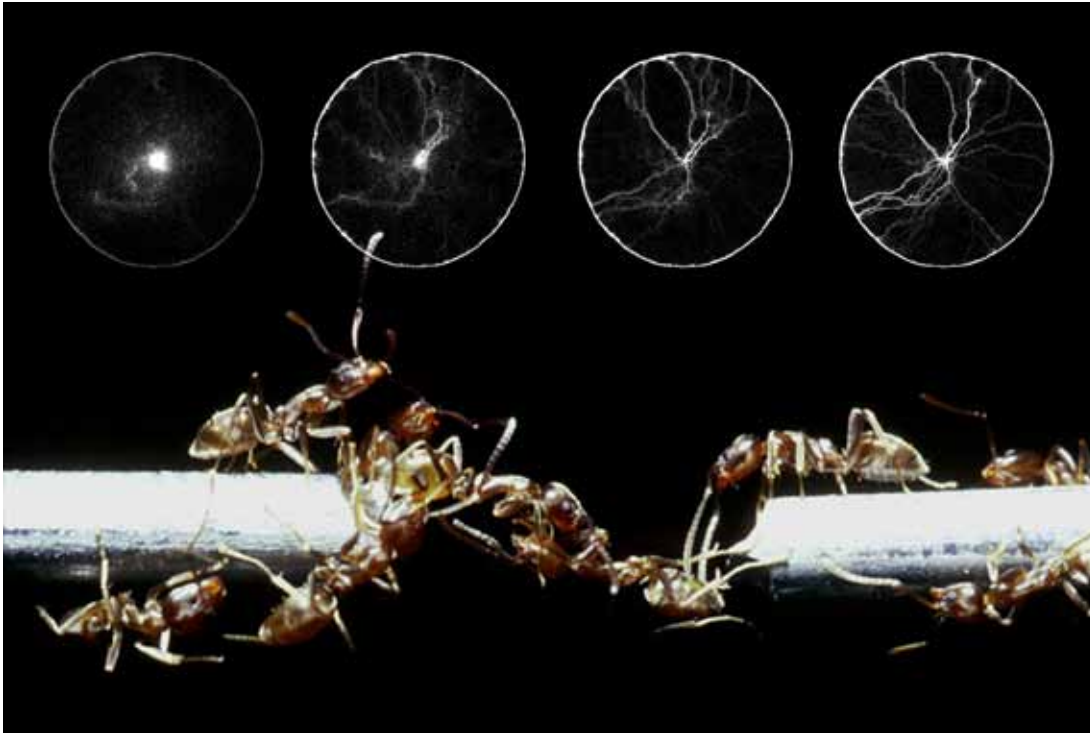


Photo Guy Théraulaz

tent aux sociétés de fourmis de s'auto-organiser. Les *feed-back* positifs qui permettent l'émergence de structures comme les pistes de phéromones résultent directement du comportement de dépôt de suivi de piste des fourmis. Quant aux *feed-back* négatifs, ils permettent de stabiliser les structures produites et résultent généralement de pures contraintes physiques, comme l'évaporation de la piste. Contrairement aux *feed-back* positifs, ils ne sont donc pas codés dans les règles de comportement des insectes. C'est principalement grâce à ces processus d'auto-organisation que les insectes sociaux ont pu développer une forme d'intelligence collective construite à partir de comportements individuels très simples. Ces processus permettent aux fourmis de réaliser des décisions collectives, de construire des structures très complexes et ils jouent également un rôle très important dans la régulation des tâches en déterminant qui fait quoi et à quel moment.

Comment choisir la meilleure source de nourriture...

Par exemple le recrutement par piste chimique, utilisé par les fourmis, va permettre à une colonie de sélectionner la source de nourriture la plus rentable parmi un ensemble de sources qui lui sont offertes. Lorsque l'on donne à une colonie le choix entre deux sources d'eau sucrée situées à égale distance du nid, mais dont l'une est dix fois plus concentrée que l'autre, on constate que la source la plus riche est exploitée

*Formation d'un réseau de pistes d'exploration chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*. Lorsque des ouvrières de cette espèce explorent un espace vierge, comme ici une arène circulaire (schématiquement représentée en haut de l'illustration), elles déposent tout au long de leur trajet un signal chimique (une phéromone), qui va pouvoir être détecté et suivi par leurs congénères. Celles-ci vont également laisser leurs propres traces sur les zones qu'elles visitent. Au cours du temps (de gauche à droite), tout le trafic va s'organiser sur les zones les plus denses en phéromone et conduire à la formation d'un réseau de pistes.*

de manière préférentielle. Dans cet exemple, la décision collective opérée au niveau de la colonie ne repose pas sur la comparaison des sources par les fourmis, mais sur la modulation de la fréquence avec laquelle celles-ci déposent de la phéromone sur le sol selon la qualité de la source découverte. En effet, chaque fourmi possède une sorte d'échelle d'évaluation interne qui va déterminer la fréquence de marquage. Ainsi plus la concentration en sucre de la source est élevée, plus l'intensité du marquage de la piste est importante. La piste conduisant à la source de nourriture la plus riche sera davantage marquée, et donc plus attractive. Quant à la piste conduisant à la source la moins riche, elle va progressivement disparaître car elle ne sera pas renforcée, toutes les ouvrières disponibles dans la colonie ayant naturellement tendance à emprunter la piste la plus marquée. De cette compétition entre les deux sources, résulte un choix : la société «choisit» d'exploiter la source la plus rémunératrice. Et la décision est emportée par la source qui parvient à mobiliser le plus d'ouvrières disponibles ou à détourner celles

Fourmis attirées par une goutte d'eau sucrée servant d'appât en vue d'une expérience de laboratoire.



Photo Alex Wild

engagées sur d'autres pistes. Ce mécanisme très simple permet à une colonie de réaliser un choix collectif efficace sans pour autant faire appel à un comportement individuel élaboré.

... ou le meilleur chemin ?

En utilisant exactement le même principe, les fourmis vont pouvoir également découvrir collectivement le chemin le plus court qui relie leur nid à une source de nourriture. Pour mettre en évidence ce phénomène, Jean-Louis Deneubourg et ses collègues à l'Université libre de Bruxelles ont réalisé il y a une vingtaine d'années une série d'expériences très astucieuses dans lesquelles ils ont intercalé un pont à deux branches entre un nid et une source de nourriture. Ce dispositif permet de créer deux voies d'accès distinctes à la source. Lorsque les deux branches sont de même longueur, on observe que chacune d'elles n'est pas exploitée de manière identique : une des branches est systématiquement empruntée alors que l'autre est abandonnée, le choix se faisant par ailleurs de manière totalement aléatoire. Comment explique-t-on ce phénomène ? Lorsqu'une fourmi arrive au point de bifurcation, elle va devoir choisir l'une des deux branches. Au départ le choix se fait de manière complètement aléatoire. Lors de son retour au nid, la fourmi va de nouveau emprunter au hasard l'une des deux branches en déposant de la phéromone tout au long de son trajet. Et cette phéromone va ensuite biaiser le choix des autres fourmis qui circulent sur le

pont. Au cours du temps, de petites fluctuations de densité de phéromone vont apparaître sur les branches, qui vont entraîner de plus en plus de fourmis à choisir la branche où la concentration en phéromone est la plus élevée. C'est ici qu'intervient le rôle très important joué par le hasard, puisqu'au départ rien ne détermine les fourmis à préférer circuler sur une des deux branches plutôt que sur l'autre. Ce processus va lui-même se renforcer puisque les fourmis en rentrant au nid vont elles-mêmes renforcer encore davantage la branche la plus marquée. Finalement tout le trafic va emprunter une seule des deux branches.

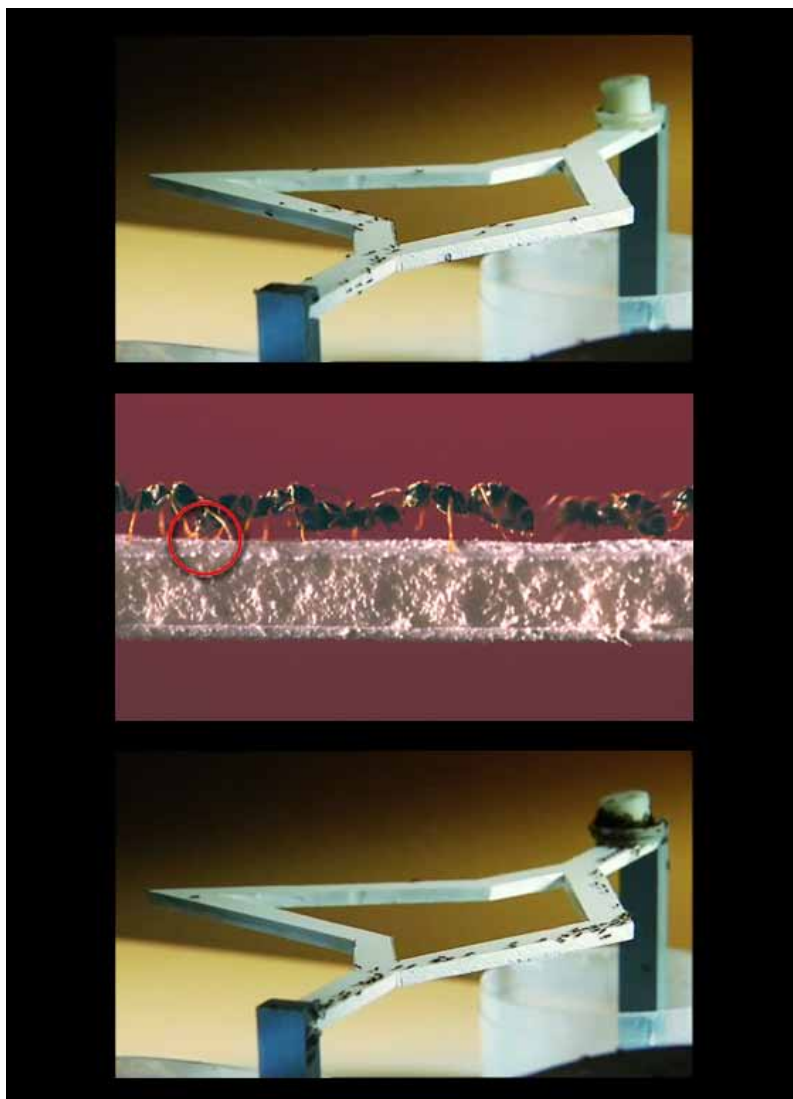
Soulignons ici qu'une grande partie des processus d'auto-organisation chez les fourmis peut se réduire à une forme de sélection naturelle de l'information. C'est l'information qui réussit à être amplifiée le plus rapidement qui l'emporte. Ce processus a pour effet de concentrer tout le trafic sur l'une des deux branches en compétition. Mais la vitesse de croissance de l'information va dépendre également de contraintes physiques. En particulier si les deux branches du pont n'ont pas la même longueur, l'expérience montre que dans la majorité des cas, la colonie sélectionne le chemin le plus court vers la source de nourriture. Ces résultats s'expliquent très simplement. Les fourmis qui empruntent le chemin le plus court reviennent au nid beaucoup plus rapidement. Ainsi les pistes de recrutement grandissent à des vitesses différentes car le temps nécessaire pour répliquer l'information (aller et revenir de la

source) n'est pas le même sur les deux branches. Il faut beaucoup moins de temps aux fourmis pour amplifier l'information sur le chemin le plus court. Ce processus conduit finalement la colonie à sélectionner la branche la plus courte. Cet exemple montre le rôle déterminant joué par les contraintes géométriques de l'environnement dans les effets de prise de décision collective au niveau de la colonie. Ainsi la colonie est-elle capable d'adopter une réponse collective efficace qui dépasse de loin l'échelle et les capacités des individus. Les fourmis n'ont donc pas besoin d'une représentation du territoire dans lequel elles opèrent, ni même d'une représentation globale de la tâche qu'elles ont à accomplir.

Les cimetières des fourmis

Les processus d'auto-organisation vont également permettre aux fourmis de réaliser des structures très différentes lorsque les conditions de l'environnement changent, tout en conservant les mêmes comportements individuels. Les processus impliqués dans la formation des cimetières chez les fourmis illustrent parfaitement ce phénomène. De nombreuses espèces de fourmis sortent les cadavres d'ouvrières qu'elles trouvent dans le nid et les agrègent à la sortie pour former ce que l'on a coutume d'appeler des cimetières. Mais il s'agit plutôt de dépotoirs puisqu'on retrouve également dans ces amas des écorces de graines et beaucoup d'autres débris.

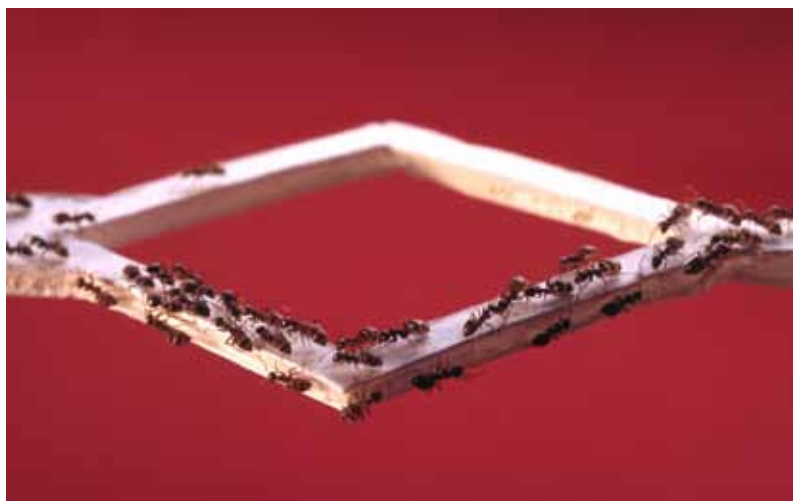
La principale fonction de ce comportement est de réduire le risque que les cadavres propagent des infections dans la colonie. La putréfaction des cadavres s'accompagne de la production de substances chimiques comme l'acide oléique, qui incitent les ouvrières à s'en emparer et à les rejeter à l'extérieur du nid. Au laboratoire, si l'on disperse des cadavres sur une arène à laquelle ont accès les fourmis d'une colonie, celles-ci constituent en quelques heures plusieurs petits tas. Puis, au cours du temps, les fourmis détruisent certains de ces tas et déplacent les cadavres sur d'autres tas. Au terme du processus seul un petit nombre de tas subsiste. Pour réaliser ces cimetières, les fourmis utilisent des règles de comportement de prise et de dépôt de cadavres très simples qui vont dépendre du nombre de cadavres perçus localement par la fourmi. Plus la taille du tas va être importante, plus les fourmis auront tendance à déposer le cadavre qu'elles transportent sur ce tas. En revanche les cadavres isolés stimulent fortement un comportement de prise et cette tendance diminue ensuite très fortement lorsque la taille du tas augmente. La combinaison de ces deux



Photos Guy Théraulaz

Bien que les interactions entre fourmis soient très simples, comme le suivi d'une piste de phéromone, elles permettent la résolution collective de problèmes difficiles, comme ici trouver le chemin le plus court parmi plusieurs voies conduisant à une source de nourriture.

*L'expérience, menée chez la fourmi *Lasius niger*, montre que même dans le cas de deux chemins de longueur identique, on observe qu'une des branches est systématiquement empruntée alors que l'autre est abandonnée, le choix se faisant de manière totalement aléatoire.*



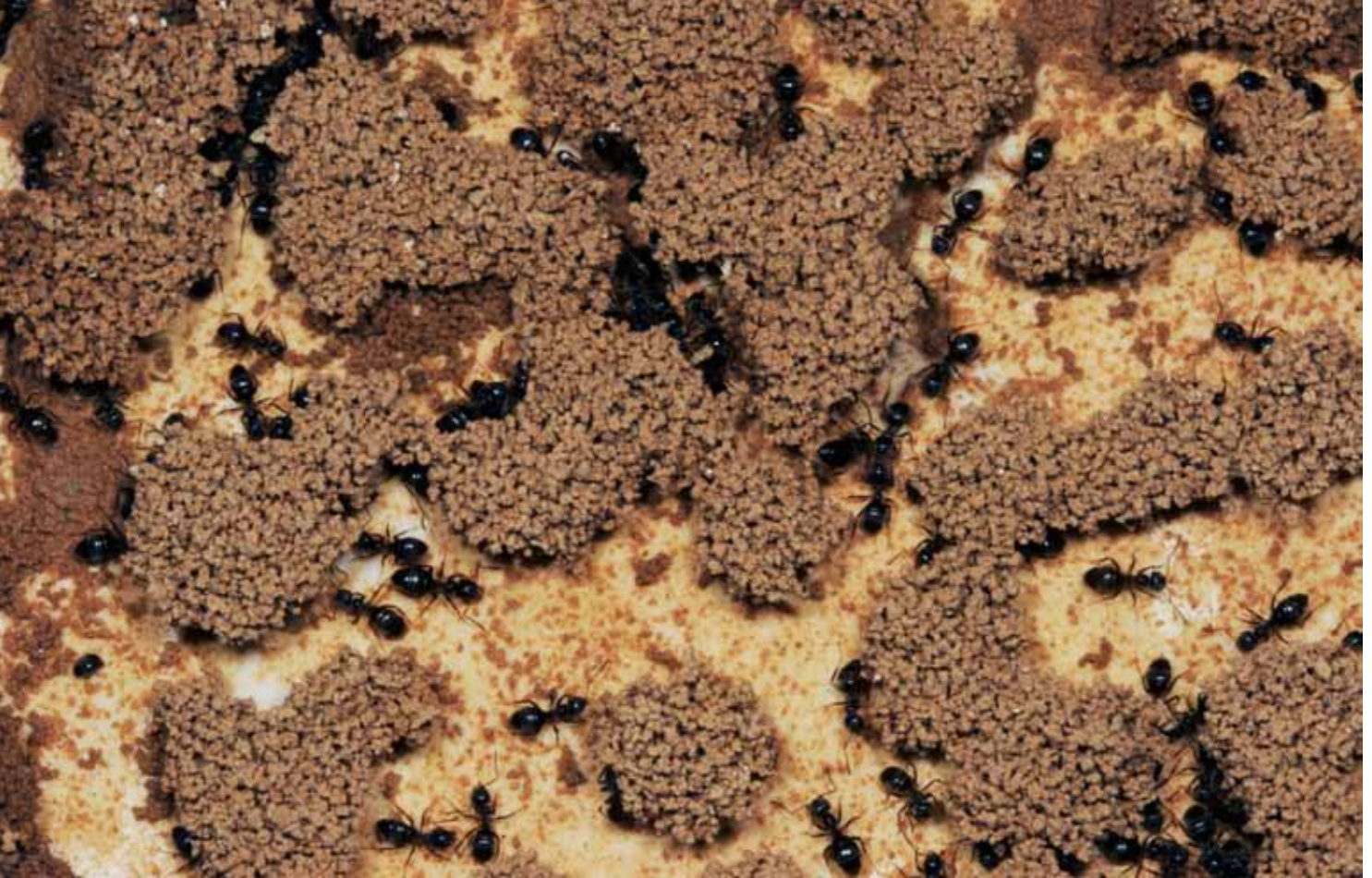


Photo Guy Théraulaz

*Les premières étapes de construction du nid chez la fourmi **Lasius niger**. La formation de piliers et de murs régulièrement espacés résulte d'un **feed-back positif**. Le dépôt de matériel de construction en un point de l'espace stimule les fourmis à déposer d'autres boulettes de terre au même endroit et cette tendance est d'autant plus forte que la quantité de matériel déjà déposé par les fourmis est importante.*

règles crée un processus d'amplification, une rétroaction positive, qui résulte à la fois de la stimulation du dépôt et de l'inhibition de la prise.

C'est un processus tout à fait similaire à celui qui préside à la formation de pistes de recrutement. Sauf qu'ici le *feed-back* négatif résulte de l'épuisement des cadavres présents dans l'arène. Lorsque la réserve est épuisée et que tous les cadavres ont été agrégés, il n'en reste plus pour créer de nouveaux tas.

Maintenant lorsque l'on change les conditions environnementales en modifiant par exemple la densité initiale de cadavres, on constate que les fourmis réalisent des structures spatiales radicalement différentes. Lorsque le nombre de cadavres présents dans l'arène est faible, les fourmis construisent de petits tas, alors que lorsque la densité de cadavres est très élevée on observe la formation de murs de cadavres séparant plusieurs chambres. La formation de ces structures «en éponge» s'explique par le fait que lorsque des zones à faible densité de cadavres apparaissent à certains endroits, il existe une très forte probabilité pour que ces zones soient nettoyées. Les cadavres présents sur les bords de ces zones sont progressivement enlevés ce qui conduit à la formation de structures spongiformes. La forme de ces structures est très proche de celles

qu'on trouve dans les nids construits par plusieurs espèces de fourmis. En effet, les règles de comportement utilisées par les fourmis pour agréger les cadavres leur servent également à construire leur nid. Au lieu de déplacer et d'agréger des cadavres, les fourmis déplacent et agrègent des boulettes de terre, mais les mécanismes de base restent exactement les mêmes.

Une grande partie de la complexité et des propriétés des comportements collectifs qu'on observe dans les sociétés de fourmis résulte des interactions entre les individus au cours desquelles des informations sont échangées. Ces interactions permettent de construire des réponses collectives qui dépassent de très loin les capacités cognitives propres à chaque fourmi. C'est grâce à ces interactions qu'une forme d'intelligence collective peut émerger dans ces sociétés. Les signaux échangés entre les fourmis ont essentiellement un effet inhibiteur ou activateur sur leurs comportements. Ces signaux permettent en particulier à la colonie d'amplifier certaines informations, de réaliser des structures spatiales complexes et également de réguler l'activité des individus de manière complètement décentralisée.

Pour construire leurs nids, prendre des décisions ou organiser leur travail, les fourmis utilisent des jeux de règles comportementales très simples. Par ailleurs, les mêmes règles de comportement à l'échelle individuelle peuvent conduire à des réponses collectives très différentes selon les conditions environnementales qui sont rencontrées par les insectes. Enfin, tous

les exemples que nous avons présentés mettent clairement en évidence une des caractéristiques essentielles des processus d'auto-organisation qui est non seulement de permettre l'émergence de propriétés nouvelles à l'échelle d'un groupe ou d'une société à partir de comportements individuels très simples, propriétés dont va pouvoir bénéficier l'ensemble des individus. Mais avant tout, ces processus permettent une réelle

économie de codage des mécanismes qui, au niveau individuel, conditionnent l'émergence de ces propriétés. La puissance des processus d'auto-organisation est justement de pouvoir créer de la complexité tout en économisant la quantité d'information qui doit être codée dans les gènes pour pouvoir produire cette complexité.

G. T.

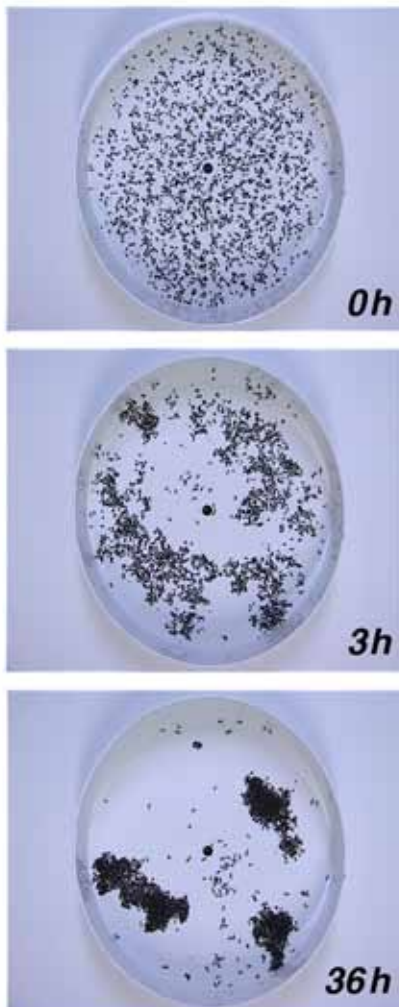
L'agrégation des cadavres

Chez les fourmis, de très nombreux comportements collectifs conduisent à la formation de structures spatiales à grande échelle par rapport aux individus qui les produisent. L'agrégation des cadavres, ici chez *Messor sancta*, est un exemple de formation de structure spatiale qui résulte d'un comportement collectif complexe impliquant un grand nombre d'individus en interaction.

a. L'étude de ce phénomène en laboratoire montre que les fourmis commencent à réaliser un grand nombre de petits tas, puis qu'elles en détruisent certains. Au terme du processus, seuls subsiste un petit nombre de gros tas.

b. Comportements individuels des fourmis : la probabilité de déposer un cadavre (courbe du haut) augmente alors que la probabilité de prendre un cadavre (courbe du bas) diminue lorsque la taille du tas rencontré par une fourmi augmente.

a



b

