
Thèse de doctorat
de l'Université Sorbonne Paris Cité
Préparée à l'**Université Paris Diderot**
École Doctorale : **Frontières Du Vivant** (ED 474)
Laboratoire **Matière et Systèmes Complexes, UMR 7057**

Les fourmis et les machines :

Interfacer systèmes vivants et systèmes artificiels

Par Raphaël Ponthieu

Dirigée par
Pascal Hersen et José Halloy

Présentée et soutenue publiquement à l'Université Paris Diderot le 29 novembre 2018
devant le jury composé de :

Président du jury	Vincent Fourcassié	Université Paul Sabatier
Rapporteur	Jacques Gautrais	Université Paul Sabatier
Rapporteur	Andrea Perna	Roehampton University
Examineur	Thibaud Monnin	Sorbonne Université
Examinatrice	Nathalie Stroeymeyt	Université de Lausanne
Directeur de thèse	Pascal Hersen	Université Paris Diderot
Co-directeur de thèse	José Halloy	Université Paris Diderot

À ma mère

Résumé

Au sein du règne animal, les insectes sociaux fascinent les humains. En particulier les fourmis, capables de s'adapter à des environnements très variés et d'utiliser le biotope à leur avantage. L'observation de pratiques que l'on a longtemps pensées exclusives à l'humain telles que l'agriculture (de champignons) ou l'élevage (de pucerons) ne rend que plus urgente l'envie de comprendre de quelle manière s'opèrent ces phénomènes. Il s'avère que les fourmis réalisent certaines tâches de manière différente des humains. Par exemple pour trouver le chemin le plus court vers de la nourriture ou le meilleur nid vers lequel migrer, la colonie peut faire son choix de manière collective, décentralisée et sans avoir besoin que les individus ne comparent les options.

Mon travail a consisté à élaborer et utiliser de nouvelles méthodes pour l'étude des fourmis. Deux objectifs complémentaires ont été fixés pour le conduire : *réaliser un système biohybride et essayer de contrôler le comportement des fourmis.*

Le premier objectif consiste à se demander ce qu'il pourrait se passer si l'on connectait une colonie de fourmis à un ordinateur. Il s'agissait dans un premier temps de donner la vue à l'ordinateur sur ce que fait la colonie de fourmis. Il fallait ensuite fournir à l'ordinateur des moyens d'action sur la colonie.

Pour cela, j'ai conçu et testé des outils de suivi de l'activité de la colonie ainsi que des environnements modulaires où évoluent les fourmis. J'ai créé un dispositif de suivi et d'analyse d'image embarquée sur micro-ordinateur et fabriqué grâce à l'impression 3D des modules de différentes tailles pouvant être assemblés afin de former un environnement structurellement varié. L'ordinateur pouvait agir sur les fourmis en modifiant les conditions environnementales, en particulier la température. Une fois le système conçu j'ai réalisé des expériences afin de savoir ce que les changements locaux de température induisent sur le comportement des fourmis. La caractérisation du comportement face à des changements de température apporte un éclairage sur la relation des fourmis à leur environnement.

Cela a ensuite permis d'explorer les questions de contrôle du comportement des fourmis par une machine. L'usage de la température ayant démontré sa capacité à moduler localement le taux de présence des fourmis, j'ai pu ensuite prouver qu'il était possible de confiner une fourmi dans une zone prédéfinie. Enfin, j'ai mis en place une boucle de contrôle où la température utilisée pour confiner la fourmi dépend de son activité en temps réel. Cette dernière expérience permet de mettre en lumière la complexité du rapport des fourmis à leur environnement et ouvre de nouvelles perspectives dans la continuité de ce travail.

Cette thèse a permis d'éclaircir des thématiques nouvelles appliquées aux fourmis, qui sont celles des systèmes biohybrides et du contrôle du vivant et de mettre en évidence les directions accessibles à l'avenir. Les prototypes fonctionnels d'environnement modulaires ont démontré la pertinence de l'utilisation d'imprimante 3D pour l'étude des fourmis. Les différents outils de suivi, d'enregistrement et de traitement des données vidéos fournissent de nouvelles possibilités expérimentales inédites et pourront être utilisés pour d'autres études, notamment au temps long. Les dispositifs de contrôle de la température ont de même été conçus par des moyens propres au prototypage rapide, ce qui les rend accessibles, modulables et reproductibles dans une démarche open source.

Mots clefs : Fourmis – température – Raspberry Pi – biohybride – contrôle du vivant – Messor – comportement – Biologie quantitative "

Abstract

Within the animal kingdom social insects fascinate humans. Especially ants, which are capable of adapting to various environments and taking advantage of their biotopes. Observing practices that we would have thought to be exclusive to humans – such as farming (of mushrooms) or breeding (of aphids) – spurs the will to understand by which means ants operate. It turns out that ants achieve certain tasks in different ways than humans. For instance, to find the shortest path to a food source, or the best nest to migrate to; the colony can make a collective decision, decentralized and without the need of direct comparisons by individuals.

My work has consisted of the elaboration and use of new methods to study ants. Two complementary objectives have been chosen to drive the work: *implementation of a biohybrid system and assessing the means of and limits to controlling the behaviour of ants.*

The first objective consists of asking ourselves what will happen if we connected an ant colony with a computer. For this I have designed apparatus that permit interaction between those two entities. It involved giving sight to the computer into what the colony was doing, then providing ways for the computer to act on the colony.

To do so, I designed and tried out tools to monitor the activity of colonies as well as modular environments which ants can inhabit. I designed an embedded system that records and analyses activity of ant colonies on a micro-computer. I designed and 3D printed modules of various sizes that can be assembled together to form a structurally varied environment. For the computer to be able to act upon ant behaviour, I chose to endow it with the capability of modifying environmental conditions, at particular temperatures. Once the system was built, I conducted experiments to assess how local changes of temperature affect ant behaviour. This characterisation of behaviour under temperature changes sheds light on the relation of ants with their environment.

This permitted the exploration of questions of control of behaviour of ants by a machine. The use of temperature having proved its capacity to modulate the local occupancy density, I then have been able to show that it was possible to confine an ant in a set location. Finally, I implemented a closed feedback loop system, in which the temperature used to confine the ant is dependent on the ant activity in real time. This last experiment shed light on the complexity of the dynamic relation between ants and their environments and opened new perspectives for future investigations.

During this research, many tools were developed. Functional prototypes of modular environments have demonstrated the relevance of using 3D printers for the study of ants. The various tools for monitoring, recording and processing video data provide new and innovative experimental possibilities and can be used for other studies, especially over long periods of time. Temperature control devices have as well been designed using rapid prototyping tools, making them accessible, scalable and reproducible in an open source approach.

Keywords : Ants – Temperature – Raspberry Pi – Biohybrid – Control of living organisms – Messor – Behaviour – Quantitative biology

Remerciements

Un travail comme celui-ci, à la découverte d'un champ de recherche nouveau, a été particulièrement solitaire, il n'aurait été possible sans être richement entouré. Malgré l'ampleur de la gratitude que j'éprouve envers chacun, je tâcherai d'être sobre, et espère que se reconnaîtront tous ceux qui ont tant compté pour moi.

En premier lieu, merci aux membres du jury. Merci de m'avoir accordé leur temps. J'ai été très touché de l'attention profonde que chacun a porté à mon travail. Merci pour leur bienveillance sans complaisance qui m'a permis de clore ce travail avec un grand bonheur.

Merci à Pascal pour son investissement constant à fournir à l'équipe les meilleures conditions matérielles possibles. Merci de m'avoir poussé encore et encore vers l'inconnu expérimental, en acceptant mes doutes et en me faisant confiance.

Merci à José pour m'avoir ouvert le champ des systèmes biohybrides.

Merci à Audrey Dussutour pour m'avoir accueilli en début de thèse dans son laboratoire à Toulouse. Merci à toutes les personnes que j'y ai rencontrées pour m'avoir appris toutes les choses sur l'éthologie que l'on ne lit pas dans les livres.

Je ne serai tarir d'éloges au sujet du laboratoire MSC au sein duquel j'ai réalisé ma thèse. Merci à toute l'équipe administrative pour son travail remarquable et son amabilité constante, il ne m'avait jamais été donné auparavant d'être heureux d'avoir des questions administratives à résoudre. Merci aux membres de l'atelier pour leur aide et le partage de leurs connaissances si précieuses. Merci enfin à tous les membres du laboratoire MSC qui sourient dans les couloirs les matins et apportent une incroyable chaleur humaine au bâtiment Condorcet. J'ai trouvé là un endroit où partager mes joies et mes peines, un endroit où l'on se sent chez soi.

J'ai vécu dans ce laboratoire en deux lieux particuliers, avec des personnes formidables que j'aimerais ici remercier. Premièrement les membres de la pièce 513A, laboratoire de l'équipe. Ils m'ont accueilli dans un univers passionnant tant au niveau scientifique qu'humain. J'ai pu énormément apprendre de leur part et je leur suis infiniment reconnaissant. En second lieu, le bureau dans lequel j'ai migré en début de thèse : la 911. C'est d'eux qu'émanent, à juste titre, le plus d'attentes pour lire ces remerciements. Je couperais court à ces attentes. Vous êtes chacun et tous bien trop importants à mes yeux pour que je puisse ici en dire assez. S'il est des choses si grandes qu'elles en sont ineffables, alors soyez assurés que ma gratitude pour les liens que nous avons tissés en est.

Je ne serai sûrement pas arrivé là sans une foule de personnes qui m'ont appris, fait grandir, donné goût, donné tout. Aux enseignants qui ont marqué ma vie. Ceux dont je me souviens, et surtout ceux dont je ne me souviens plus. Au scoutisme qui m'a appris à vivre. Et bien sûr, puisque l'on échappe difficilement à la reproduction sociale, à ma famille à qui je dois un héritage intellectuel et affectif si riche. Parmi eux, mon père qui m'accompagne au bout du monde. Il a ma constante admiration pour la personne qu'il est et devient. Mes deux chères sœurs que j'admire aussi énormément. Bien sûr, ma mère, pour qui je n'aurais jamais suffisamment de mots afin de dire tout ce que je lui dois, je dédie donc ce travail à sa mémoire.

Enfin, à celle qui partage mon quotidien, qui partage mon avenir. Merci.

Table des matières

1	<i>Introduction : systèmes biohybrides, contrôle du vivant et fourmis</i>	15
1.1	Les systèmes biohybrides ; objectif du travail de thèse	16
	Pourquoi interfacier vivant et artificiel	16
	État de l'art de la recherche des systèmes biohybrides	18
	Systèmes biohybrides et fourmis ; un champ peu exploré	21
	Construction d'un environnement actif ; objectif du travail de thèse	25
1.2	Le contrôle du vivant ; l'objet du système expérimental	27
	Le contrôle.....	27
	Le contrôle dans le vivant	29
	Contrôler le vivant.....	30
1.3	Comportement des fourmis, du groupe aux individus	33
	Quelques éléments concernant les fourmis	33
	L'eusocialité ; spécificité motivant la recherche en myrmécologie.....	35
	Spécialisation des individus	36
	Une question majeure du comportement : l'organisation du groupe	38
	« L'intelligence individuelle »	40
1.4	Conséquences des avancées méthodologiques en myrmécologie.....	42
	Méthodes principales en usage.....	42
	Qu'apportent les nouveaux outils ?.....	45
	Quantifier les individus dans le groupe.....	46
1.5	Le travail de thèse	47
	Environnements imprimés en 3D et dispositifs de suivi des individus.....	47
	Agir sur les conditions environnementales et caractériser la réponse comportementale .	50
	Le système biohybride	52
2	<i>Environnements pour l'étude long terme et outils d'analyse</i>	54
2.1	Motivations du travail	56
	Environnements d'études standardisés.....	56
	Imagerie et analyse.....	57
	Les outils DIY en laboratoire	59
2.2	Construction d'environnements	60
	Un environnement modulaire - cas-école.....	60
	Autres prototypes d'environnements	69
2.3	Enregistrement de l'activité	75
	Caméra	75
	Enregistrement de la température.....	76

Suivi de l'expérience	76
Stockage	77
Outils d'analyse vidéo	77
3 La température comme moyen de modification du comportement — stimuler et mesurer la réponse	84
3.1 Motivations du travail et contexte	85
État de l'art : Fourmis et température.....	85
Étudier la réponse thermique pour le contrôle du comportement	86
Vers un système biohybride	87
3.2 Présentation du système expérimental	88
Conception du dispositif.....	88
Caractérisation thermique du dispositif.....	89
Méthode expérimentale	91
3.3 Expériences réalisées.....	93
3.4 Effets de la température sur le comportement : Résultat	94
La température est un moyen efficace de modification du comportement	94
La réponse évolue dans le temps.....	97
L'effet de la température est robuste en cas de changements dynamiques	100
Lors de la chauffe dynamique, la réponse n'évolue pas toujours au cours du temps ...	103
Il y a une fréquence de coupure	106
Que se passe-t-il après la chauffe ?	108
Discussion	113
3.5 Facteurs influençant la réponse thermique.....	115
La valeur de la température est un moyen de moduler la réponse	115
La réponse dépend de la température d'élevage	117
Le nombre d'individus présents n'a pas d'influence significative sur la réponse à long terme.....	119
La taille ne compte pas.....	124
Le temps de marche libre avant la chauffe n'a pas une influence significative.....	126
Discussion	128
3.6 Décrire le comportement individuel.....	130
L'origine de la variabilité est intra-individuelle.....	130
L'expérience n'influence pas la réponse	132
Représentations des comportements individuels.....	133
Discussion	137
4 Contrôle du comportement par le biais de la température : utilisation d'un système biohybride	138
4.1 Dispositif biohybride.....	139

Principe de fonctionnement.....	139
Matériaux et méthodes	139
Que faire avec un tel dispositif ?.....	141
4.2 Numériser le comportement	142
Du comportement à la mesure.....	142
Formalisme et modèles de références	142
De la mesure à l’algorithme de contrôle	142
4.3 Modèle initial du comportement	143
Les chaînes de Markov.....	143
4.4 Contrôle en boucle ouverte : Confinement d’un individu.....	149
Expérience contrôle.....	149
Chauffe statique.....	154
Discussion	157
4.5 Contrôle en boucle fermée : rechercher la température optimale	158
Choix de l’algorithme de contrôle.....	158
Résultat.....	159
Conclusion.....	160
5 Conclusions et perspectives.....	161
5.1 Concevoir un système biohybride	161
5.2 Environnements standardisés pour l’étude des fourmis.....	162
Prolongements envisageables.....	162
Adaptation à d’autres fins	163
5.3 Outils de vision pour le système biohybride	163
Prolongements envisageables.....	164
Adaptation à d’autres fins	164
5.4 Moyens d’action pour le système biohybride.....	165
Prolongements envisageables.....	165
Adaptation à d’autres fins	166
5.5 Utilisation du système biohybride pour contrôler le comportement	166
Prolongements envisageables.....	167
Adaptation à d’autres fins	167
6 Annexes.....	168
6.1 Présentation des principaux outils expérimentaux	168
La Raspberry Pi.....	168
Prise vidéo	170
Capteurs.....	172
Node-RED.....	174

L'impression 3D.....	174
6.2 Généralités concernant l'élevage de colonies de fourmis.....	175
Nourriture	175
Eau.....	176
Éclairage.....	177
Température	178
6.3 Premier dispositif de contrôle de la température.....	178
Composition et assemblage du système expérimental	178
Assemblage	185
Caractérisation thermique du dispositif.....	186
Élevage et manipulation des fourmis	192
Analyse des données	194
6.4 Second dispositif de contrôle de la température.....	195
Chambres expérimentales	196
Contrôle de la température	197
Enregistrement	199
Boucle de contrôle temps réel	200
Connexion des programmes de gestion du système expérimental	200
7 Bibliographie	202

1 Introduction : systèmes biohybrides, contrôle du vivant et fourmis

Le comportement des fourmis regorge de phénomènes étonnants : certaines espèces cultivent des champignons pour lesquels elles récoltent et découpent des feuilles, d'autres n'ont pas de nids et vivent d'alternances entre périodes de pillages de masse et élevage des jeunes fourmis. Cela n'a pas manqué d'intéresser de nombreux naturalistes, et ceci, au moins aussi loin qu'il existe des traces écrites. Malgré cela, on ne cesse pourtant pas de découvrir des comportements nouveaux, par exemple la réorganisation de routes entre les nids quand une branche est coupée chez l'espèce arboricole *Cephalotes goniodontus*¹. Face à chacune de ces observations se pose la question : mais comment font-elles ? Comment ces groupes d'individus ne disposant presque pas d'un cerveau² peuvent-ils bâtir des colonies si grandes ou envahir si rapidement un placard où l'une a trouvé du sucre ?

Pour répondre à ces questions portant sur les mécanismes conduisant au maintien des colonies et à l'origine de leur succès évolutif, un travail de longue haleine est nécessaire. Il fait appel à de nombreuses approches différentes : des observations en milieu naturel, en laboratoire dans des conditions contrôlées, des modèles mathématiques, parfois inspirés de la physique, d'autres expériences pour tester ces modèles, etc. Mathématiciens, physiciens, ingénieurs, informaticiens et bien sûr biologistes sont à même de contribuer à répondre à ces questions.

J'ai, pour ma part, œuvré à la conception d'outils expérimentaux et de méthodologies originales, en appui sur deux disciplines : les **systèmes biohybrides** et le **contrôle du vivant**. Je les présente chacune au long de ce chapitre, avant d'explicitier quelques notions concernant **les fourmis et les manières de les étudier**. Je finis par la présentation de mes travaux et leur insertion dans les champs précédemment décrits.

¹ Les colonies de cette espèce vivent dans des arbres où elles disposent de plusieurs nids. Dans le cas où l'un des nids tomberait avec la branche qui le supporte, la colonie peut garder sa place. Leur récente étude (Gordon, 2017) a permis de démontrer leur capacité à former des réseaux structurés, capables de se réparer si une route est coupée.

² Les fourmis n'ont pas de cerveau à proprement parler, leur système nerveux est bien moins centralisé que chez les vertébrés, des ganglions sont répartis dans tout le corps avec un ganglion cérébroïde au niveau de la tête. Les fourmis ont environ 300 000 neurones, à comparer à la centaine de milliards d'un cerveau humain et à la centaine de milliers dans un système digestif humain.

1.1 Les systèmes biohybrides ; objectif du travail de thèse

Pourquoi interfacier vivant et artificiel

Le vivant est, de manière générale, constitué de nombreux composants en interaction les uns avec les autres. De ces interactions émergent des processus maintenant en activité les organismes.

Depuis un temps relativement court à l'échelle de l'histoire humaine, des machines capables de réaliser des tâches de manière autonome ont été conçues. Comme les organismes vivants, ces machines sont plus ou moins à même de s'adapter aux conditions auxquelles elles sont soumises. L'avènement des ordinateurs permet la gestion d'un nombre virtuellement illimité de composants d'un système, cela de façon automatique et surtout très plastique.

On peut voir une proximité de structure entre systèmes vivants et artificiels. On comparera par exemple les neurones aux transistors constituant une puce électronique : tous deux au fonctionnement « simple » (surtout pour les transistors), mais dont le grand nombre associé à l'organisation des connexions est capable de réalisations très complexes.

L'idée des systèmes biohybrides ordinateur/vivant est de mettre en relation ces deux types de systèmes.

Les systèmes automatiques munis d'ordinateurs ont la capacité de recevoir des informations de l'extérieur, de les traiter, et d'agir en retour, en fonction de règles prédéfinies. Il en va sans doute de même pour les organismes vivants, au détail près que l'on n'a pas écrit les règles qui régulent leurs réactions aux variations environnementales. Mettre en interaction systèmes vivants et artificiels permet de tester dynamiquement les hypothèses que l'on a formulées sur les « règles internes » des organismes vivants. Ainsi, on met à l'épreuve nos connaissances dans le but de comprendre, mais aussi d'exploiter les caractéristiques du vivant.

État de l'art de la recherche des systèmes biohybrides

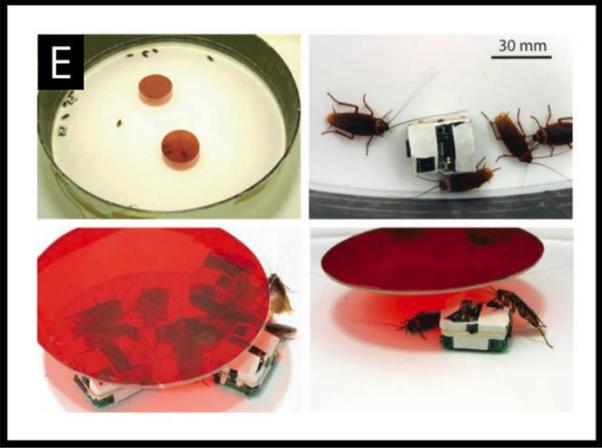
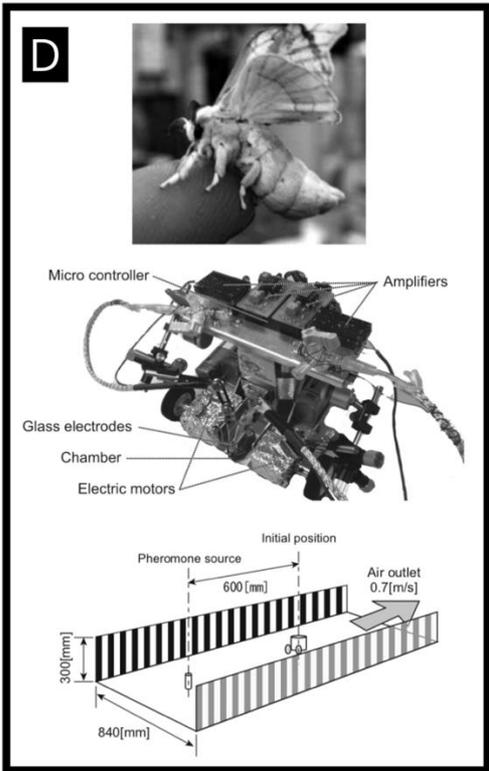
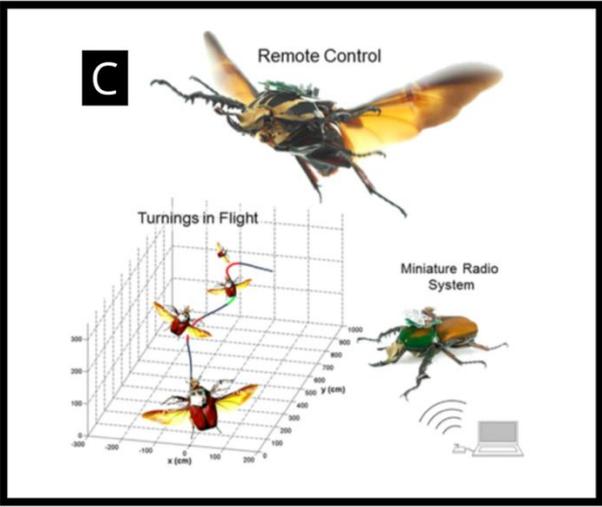
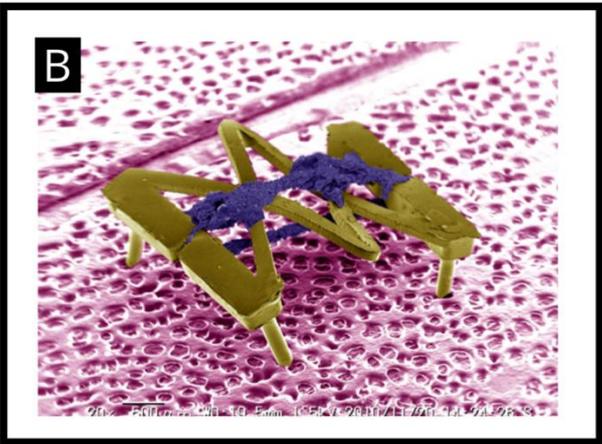
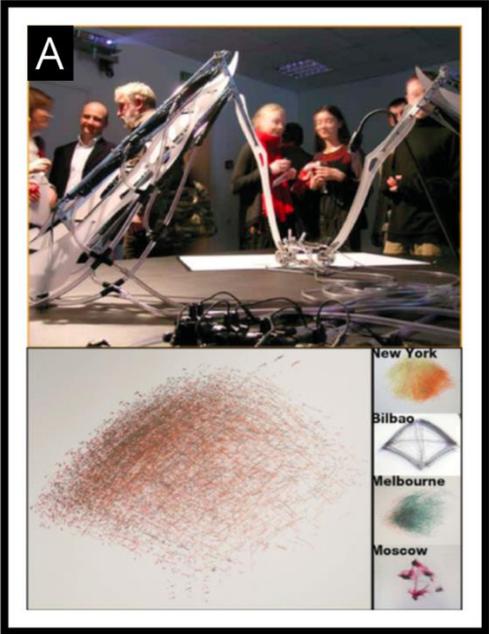


Figure 1-1 Illustrations de systèmes biohybrides à différentes échelles.

- (A) MEART, machine biohybride dessinant à la biennale de Moscou (en haut) et plusieurs dessins (bas). Une culture neuronale de rat dirige un bras robotique et reçoit des stimulus retour en fonction de ce qui est dessiné par le bras. (Bakkum et al., 2007)
- (B) iPAM (insect muscle-powered autonomous microrobot), image de microscopie électronique du microrobot. Un muscle (en bleu) de papillon de nuit *Ctenoplia agnata* est attaché à une structure en PDMS (en jaune). La structure mesure 4 mm par 3 et se déplace grâce à sa structure lorsqu'elle est déformée par l'activité spontanée du muscle. (Akiyama et al., 2013)
- (C) Scarabée radio contrôlé en vol. Un circuit électronique est collé sur la carapace du scarabée (*Mecynorrhina torquata*) et active une électrode placée dans un muscle responsable de la direction en vol, le faisant tourner à droite ou à gauche en fonction du signal radio. (Sato et al., 2015)
- (D) Robot contrôlé par un papillon de nuit. Un robot sur roues (milieu) est mis en mouvement en fonction de l'activité mesurée par des électrodes placées dans le cerveau d'un bombyx du mûrier (haut). Le bombyx peut déplacer le robot vers une source de phéromones, démontrant ainsi que le signal mesuré et interprété dans le cerveau correspond à celui du mouvement. (Kurabayashi et al., 2013)
- (E) Système composé de blattes (*Periplaneta americana*) et de robots, dans lequel les robots sont capables d'infléchir le choix collectif. Une arène circulaire (haut gauche) présente deux zones ombragées sous des caches rouges, les blattes, après un temps d'organisation collective vont toujours s'agréger ensemble sous l'une ou l'autre. Des robots mobiles recouverts de phéromones de blattes sont introduits (en haut à droite), ils sont considérés comme des congénères. Les robots, bien qu'en sous-effectif peuvent infléchir le choix collectif vers l'un ou l'autre des abris. (Halloy et al., 2007)

Le champ d'études des systèmes biohybrides est relativement nouveau. Il a pu émerger grâce à l'accès facilité aux outils informatiques et électroniques, centraux dans les systèmes biohybrides. L'essor du domaine tient à deux phénomènes concomitants : d'une part la plasticité des dispositifs rendue accessible par l'utilisation des systèmes informatisés et d'autre part la croissance des approches quantitatives en biologie. Ce dernier aspect est notamment permis par l'instrumentation et le traitement informatisé, sans lesquels la masse de données nécessaire à la quantification en biologie n'est pas manipulable. Le développement technique est donc au cœur de ce champ.

Les objets de la recherche sont très variés, et occupent une large partie du spectre vivant. Ils vont de l'échelle cellulaire, à l'échelle du groupe d'individus.

Au niveau cellulaire Bakkum et al. (2007) ont par exemple construit un système composé d'un bras robotique dirigé par une culture neuronale de rat (Figure 1-1 - A). L'activité neuronale est mesurée, et le bras dessine sur une feuille en fonction de cette activité. La culture neuronale reçoit alors des stimulations en fonction de ce qui vient d'être dessiné, offrant par là un mécanisme de rétroaction analogue à la vue. La partie dessinant de la machine a été exposée dans plusieurs pays lors d'expositions d'art³. La culture neuronale restée à Atlanta activait le bras par Internet, et recevait en temps réel l'image du dessin en cours qui détermine la stimulation. Combinant robotique, neurologie et art, ce projet illustre à lui seul la diversité des domaines abordés.

À l'échelle des organes, l'utilisation de muscles de grenouilles a par exemple permis de réaliser des robots nageurs (Herr et Dennis, 2004). L'utilisation de muscles vivants présente de nombreux avantages, comme un fort rapport poids/puissance, ou une alimentation en énergie et des rejets propres. Ces systèmes sont activés par le biais d'un champ magnétique externe, mais des progrès en miniaturisation électronique pourraient permettre de les rendre plus autonomes. Akiyama et al. (2013) quant à eux utilisent un muscle d'insecte en tant que moteur d'un microrobot (Figure 1-1 - B). Les muscles d'insectes ont l'avantage de nécessiter des précautions bien moindres pour leur maintien physiologique (fonctionnement entre 5 et 40 °C). Le système se déplace par l'activité de contraction spontanée du muscle.

Les capacités motrices du vivant peuvent aussi être exploitées à l'échelle de l'individu, comme pour le contrôle en vol de scarabées équipés de petites électrodes (Sato et al., 2009) (Figure 1-1 - C). Une compréhension fine des mécanismes de vol et de communication entre le système nerveux et les muscles est nécessaire à la réalisation de ces projets, qui a ainsi engendré de nouvelles connaissances (Sato et al., 2015). À l'inverse, la partie motrice peut être réalisée par la machine, et la direction donnée par l'animal. Takashima et al. (2010) ont construit un robot sur lequel est placé un bombyx du mûrier dont l'activité neuronale est mesurée, convertie en instructions et envoyée aux moteurs contrôlant les roues (Figure 1-1 - D). Ce système hybride est capable de se déplacer dans la bonne direction afin d'approcher une source de phéromones (Kurabayashi et al., 2013).

Le système peut aussi être composé d'un ensemble d'individus, mettant en relation vivant et robotique, comme dans les travaux de Halloy et al. (2007), où des robots blattes sont capables d'infléchir les choix collectifs de sites d'agrégation (Figure 1-1 - E). Lorsque deux sites ombragés équivalents sont accessibles, les blattes vont naturellement toutes s'agréger sous l'un

³ <http://www.fishandchips.uwa.edu.au/exhibitions.html>

des deux lors d'un choix collectif. La présence de robots recouverts de phéromones de blattes, bien qu'en sous-nombre, permet d'infléchir le choix vers l'un ou l'autre des abris.

Les questions de ce champ sont aussi diverses que leurs objets. En effet les systèmes biohybrides posent des défis sur la compréhension et la quantification du vivant. Il s'agit de chercher à comprendre le vivant, le décrire formellement et être capable d'interagir avec lui. L'étude de systèmes biohybrides génère des questions propres au domaine, sur la caractérisation des interactions émergentes entre vivant et machine. De nombreuses connaissances sont mobilisées, qu'elles portent sur les organismes utilisés, les actionneurs électroniques ou encore les programmes informatiques de décision. Chaque projet soulève de nouvelles questions d'intérêt pour des disciplines variées.

Pour la biologie, les systèmes biohybrides tirent donc leur intérêt de la diversité des problématiques abordées qui poussent à comprendre le vivant dans des conditions originales. Il est par exemple souvent nécessaire d'établir un modèle mimant le comportement du système vivant en relation avec la machine. Ce modèle se doit de fonctionner, puisqu'il sera utilisé pour gérer les règles d'interfaçage. De plus, il sera testé et pourra être amélioré au cours de son utilisation.

En ce qui concerne les applications pratiques il est attendu des systèmes biohybrides de rendre possible l'utilisation des spécificités du vivant afin d'en exploiter les caractéristiques. Que ce soit dans des projets futuristes, comme les microrobots propulsés par des muscles d'insectes mentionnés plus haut, ou plus proches comme la mise en place de clôtures virtuelles (revue par Eterson, 2007). Des recherches portent sur l'appareillage de membres de troupeaux de vaches avec des colliers connectés. Générant un stimulus aversif (son puis décharge électrique si rapprochement) en cas de dépassement d'un enclos non physiquement délimité (Sanderson et al., 1990). Un des aspects saillants de cette approche est de pouvoir s'appuyer sur les comportements grégaires, pour n'avoir à équiper qu'un petit nombre d'individus dans le groupe, en application des connaissances accumulées sur les comportements collectifs (Correll et al., 2008). Il reste néanmoins des avancées à réaliser en matière d'instrumentation comme de compréhension du comportement (Mejdell et al.), les taux d'apprentissage variant fortement d'un individu à l'autre (Campbell et al., 2018).

Par leur aspect interdisciplinaire et atypique, certains systèmes biohybrides sont aussi particulièrement adaptés à la vulgarisation. Il existe par exemple un système à visée pédagogique de contrôle de mouvement d'un cafard. On peut acheter un kit qui permet de mesurer l'activité neuronale dans les antennes, et d'envoyer des stimuli qui font changer la direction de l'insecte (The RoboRoach Bundle⁴).

Systemes biohybrides et fourmis ; un champ peu exploré

On trouve à ce jour peu d'exemples de systèmes biohybrides avec des fourmis. La dimension collective de l'organisation des fourmis se prête pourtant bien à des constructions biohybrides, de nombreux individus s'adonnant à des tâches distinctes, qui dépendent de plusieurs facteurs externes (température, luminosité, sources de nourritures).

⁴ <https://backyardbrains.com/products/roboroach>

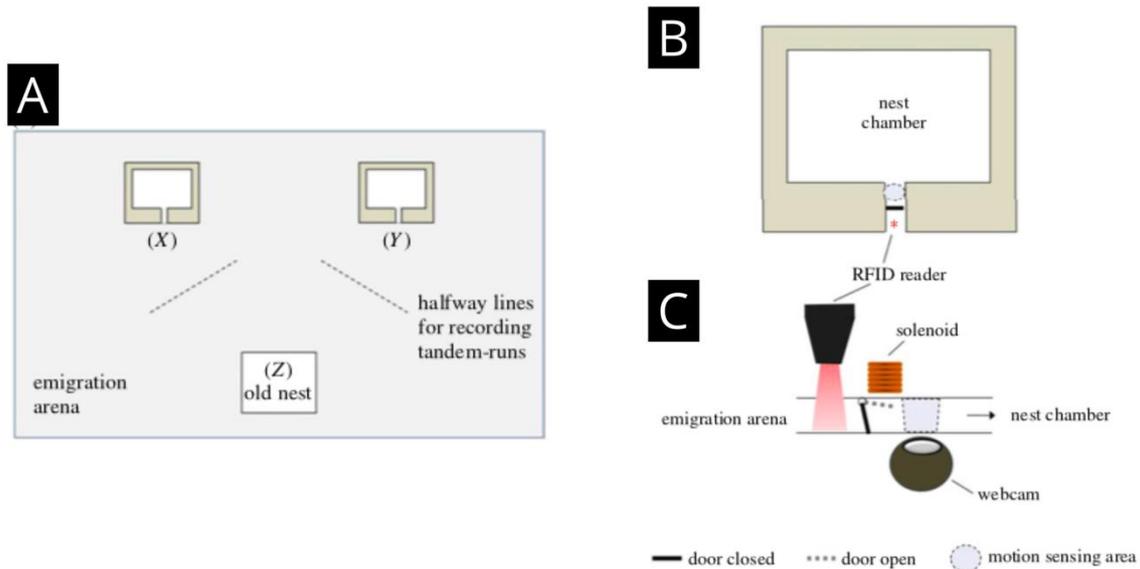


Figure 1-2 *Système expérimental de choix de nid où chaque individu ne peut visiter qu'un seul des deux nids*⁵. (A) Deux nouveaux nids sont accessibles aux membres d'une colonie de *Themnothorax albipennis* dont le nid a été ouvert pour provoquer une émigration. (B) L'entrée de chacun des nids est munie d'une porte automatique qui ne s'ouvre que si l'individu n'a pas visité l'autre nid. (C) Chaque individu est muni d'une puce RFID unique qui sera lue à l'entrée du nid, une porte magnétique peut être ouverte électroniquement en fonction de l'identité de la fourmi.

Robinson et al. (2009) ont mis en place un système d'ouverture de porte conditionné par la présence d'individus spécifiques. Des puces RFID sont placées sur les fourmis, et la porte ne s'ouvre que si la fourmi, reconnue grâce à la puce, est autorisée à passer la porte. En mettant une source de nourriture derrière la porte, et en ne laissant pas passer les fourmis s'étant nourries les jours précédents, les résultats permettent de délier l'influence respective de la satiété et de l'habitude sur le choix d'aller chercher de la nourriture. Les résultats confirment que la corpulence est un meilleur prédicteur de la probabilité de fourragement, plutôt que l'âge, le niveau d'activité général ou la position dans le nid (Robinson et al., 2009). Dans un autre travail (Robinson et al., 2014) donnent le choix entre deux nids à des colonies de *Themnothorax*⁶, les portes conduisant à chaque nid sont réglées de telle façon qu'un individu ayant visité un des deux nids (le moins favorable par exemple) ne pourra pas entrer dans l'autre nid proposé, et vice-versa. Alors même qu'aucun individu n'est en mesure de comparer les nids, le groupe arrive quand même à choisir le meilleur nid, et cela de manière collective. Ici l'utilisation d'un système biohybride permet de vérifier des hypothèses sur les décisions collectives, et cela dans des situations qui n'arriveraient pas autrement. Cela n'aurait pas été envisageable avec un dispositif classique où l'on se contente de changer le milieu et d'observer la réaction des fourmis. Ici, le système s'adapte à l'activité en train de se faire, et offre ainsi l'accès à un ensemble d'expériences jusqu'ici uniquement de pensée.

Un système biohybride dans lequel le milieu changerait en fonction de l'organisation de la colonie serait prometteur, et permettra d'étudier avec des moyens nouveaux

⁵ Images extraites de (Robinson et al., 2014).

⁶ Espèce de fourmis dont les colonies sont composées d'un petit nombre d'individus (une centaine) qui résident dans des branches de bois creuses. Leur habitat pouvant se dégrader, cette espèce présente de nombreuses stratégies de choix et changement de nid. Le faible nombre d'individus dans une colonie mature facilite l'expérimentation.

l'organisation de la colonie. C'est dans cette direction que j'ai conduit mon travail de thèse.

Un système de ce type a été conçu afin d'interagir avec une colonie d'abeilles (Griparić et al., 2017), des unités robotiques fixes autonomes capables de mesurer la quantité d'abeilles à proximité et d'adapter les stimuli en fonction. Trois stimuli ont été implémentés : la température qui peut attirer les abeilles, les vibrations qui les font s'arrêter sur place et un souffle d'air qui les fait fuir. Le système est capable de faire évoluer les stimuli locaux pour faire converger les abeilles en un point.

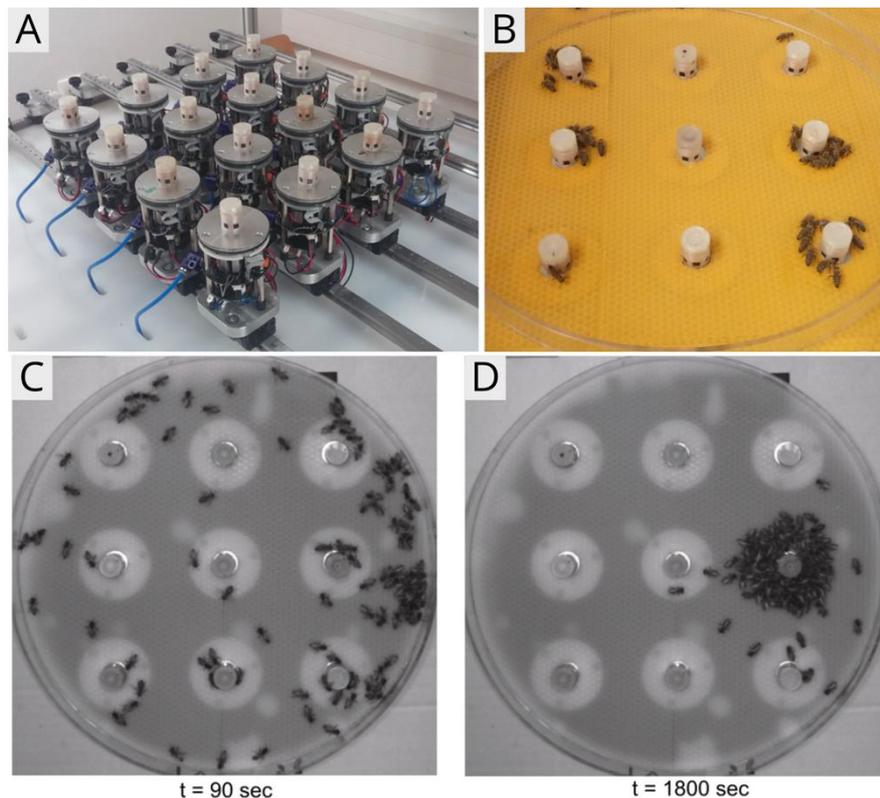


Figure 1-3 Système biohybride capable de modifications locales des conditions environnementales d'abeilles. A - Unités de mesure et d'action : ces unités peuvent mesurer la densité de présence d'abeilles à proximité, chauffer la surface, souffler de l'air et vibrer. B - Plusieurs unités sont disposées sur une surface de cire avec des abeilles. C/D - image à 90 secs et 1 800 secs : Le système biohybride a pu contrôler l'agrégation des abeilles de manière autonome.

À plus long terme, grâce aux avancées en robotique, il devient de plus en plus envisageable d'introduire des leurres capables d'être déplacés, par exemple par un robot aimanté sous l'aire d'étude, comme il est fait dans les sociétés mixtes vivant/robot de poissons (Bonnet et al., 2014; Bonnet et al., 2018; Landgraf et al., 2016). Les connaissances et techniques portant sur la reconnaissance des congénères à partir de leurs odeurs sont relativement bien développées en myrmécologie, étant donné le rôle majeur des odeurs pour les fourmis. Il est possible de récupérer l'empreinte chimique d'individus d'une colonie, et d'enduire un leurre de cette odeur (Akino et al., 2004), que ce soit afin d'explorer les mécanismes d'agression ou même de tester les modèles de recrutements, comme l'ont fait (Greene et Gordon, 2003) en plaçant des billes de verres qui sont considérées par les fourmis comme des individus dans la chambre d'entrée. Les fourrageurs ont alors une plus grande fréquence de sortie, ce qui prouve que la probabilité

de sortie dépend de la densité à l'intérieur de la chambre d'entrée du nid. Ces exemples démontrent la pertinence de l'utilisation de leurres artificiels, même si ces derniers sont toujours statiques. Bien que techniquement exigeants, notamment concernant l'aspect robotique, des travaux utilisant des leurres animés sont menés sur les abeilles. Le leurre d'abeille sur bras robotisé est capable d'effectuer une danse signifiante pour de vraies abeilles, qui vont se rendre vers l'endroit indiqué (Landgraf et al., 2018).

Construction d'un environnement actif ; objectif du travail de thèse

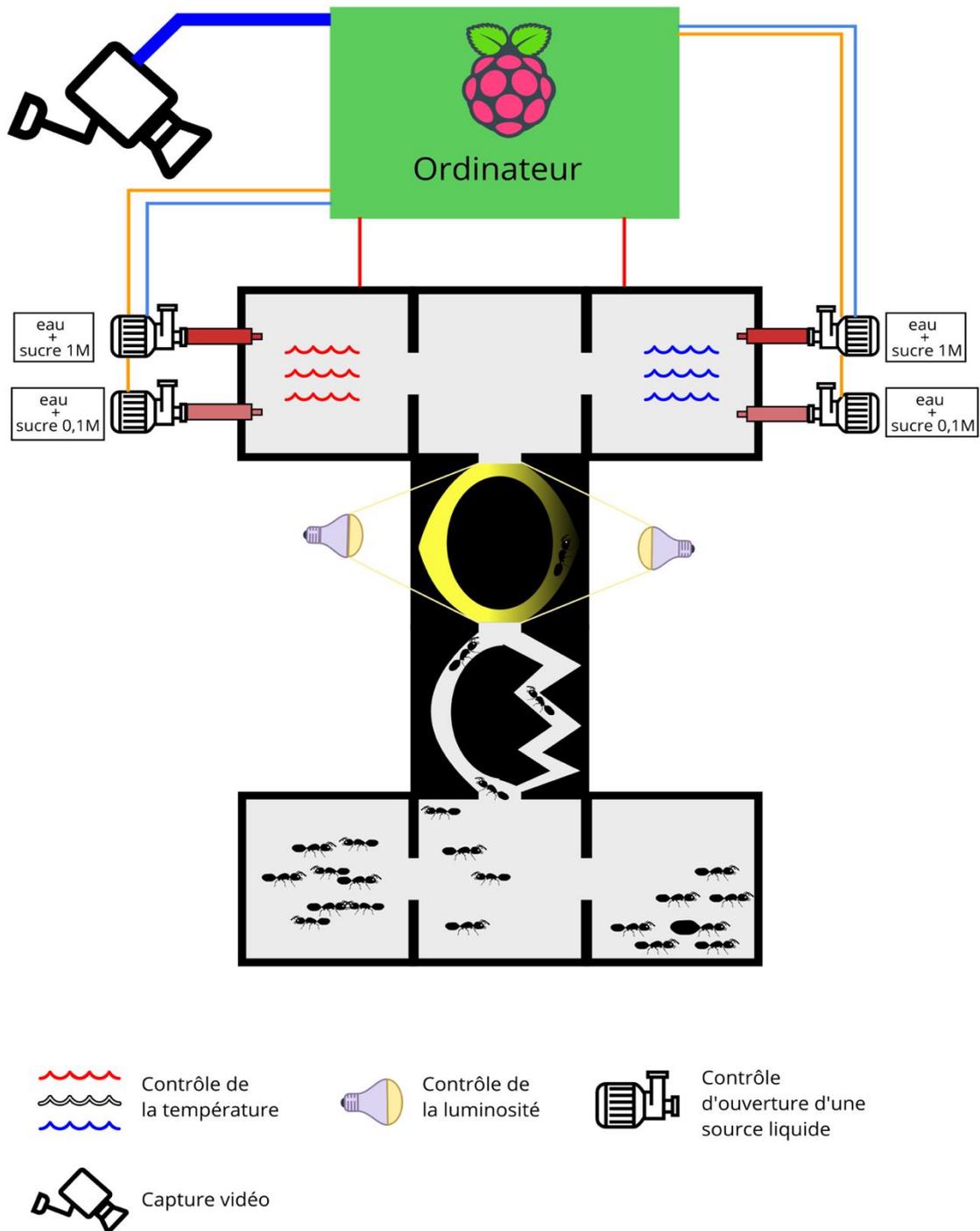


Figure 1-4 *Illustration de l'idée de l'environnement modulaire et connecté comme système biohybride.* Différents actionneurs et capteurs permettent à un ordinateur de réguler les conditions environnementales en fonction de l'activité mesurée à l'aide d'une caméra. De bas en haut : l'espace de nidification, composé de trois chambres. Une chambre à deux voies de longueurs différentes. Une chambre à deux voies de même longueur, mais aux luminosités variables. Trois chambres à températures variables, avec deux sources de nourritures activables de concentration en sucre différentes. On pourrait par exemple étudier l'influence croisée de ces deux stimuli.

Le but de ma thèse est de mettre en œuvre un système biohybride ou une colonie de fourmis et un ordinateur interagissent. Ces deux entités n'étant a priori pas faites pour communiquer l'une avec l'autre, il a fallu trouver des moyens d'interaction.

Pour que l'information circule de la colonie à l'ordinateur, j'ai développé des systèmes d'analyse d'image, qui permettent de communiquer à l'ordinateur l'état de la colonie.

Afin que l'ordinateur puisse agir sur la colonie, nous avons choisi d'utiliser la modulation des conditions environnementales auxquelles les fourmis sont sensibles (température, luminosité, accès à la nourriture). Pour cela, j'ai développé un ensemble de méthodes permettant de modifier ces conditions, ce qui permet de construire des environnements actifs.

L'environnement actif, dont les conditions environnementales peuvent être contrôlées dynamiquement grâce à un ensemble de capteurs et d'actionneurs (thermomètres, LED, etc..) ouvre de nombreuses perspectives expérimentales. Combiné à l'analyse d'image, ce système original donne l'accès à des mesures quantitatives du comportement des colonies, dans des conditions variées. Il est ainsi possible de tester et de raffiner les observations de terrain ou de laboratoire.

En ajoutant un ordinateur, qui contrôle les stimuli en fonction de l'activité en direct, on ferme la boucle entre la gestion des stimuli et l'outil de mesure du comportement. Émerge alors une nouvelle classe de système : un système biohybride. Les comportements des systèmes de ce type restent largement inconnus, et permettraient dans le cas des fourmis d'évaluer de manière quantitative différentes hypothèses portant sur l'organisation de la colonie.

Dans cette optique, j'ai conçu des dispositifs permettant de changer localement la température et d'interagir avec les fourmis.

1.2 Le contrôle du vivant ; l'objet du système expérimental

La réalisation d'un système d'environnement actif n'est pas triviale, tant sur le plan technique que du choix de l'usage permettant de réaliser une preuve de concept convaincante. Le caractère exploratoire de ce travail (du fait de l'absence de précédents concernant les fourmis) nécessite la résolution de deux questions *ex nihilo* : quel serait le but atteint par ce système et quels en sont les moyens ? Dans le cadre de recherches plus classiques, il existe un rapport de causalité entre ces deux problèmes : la question (et plus précisément l'hypothèse scientifique) détermine la mise en œuvre des moyens permettant d'y répondre (dans la limite du techniquement possible). Un des caractères propres à la recherche en systèmes biohybrides est d'être aujourd'hui conduite davantage par les moyens que par les buts scientifiques. En raison de l'inexistence de système expérimental biohybride modèle, les travaux actuels consistent à chercher à produire ces systèmes, qui pourront ensuite servir de support pour définir les questions auxquelles ils pourront répondre.

La diversité des expériences envisageables une fois que l'on dispose d'un environnement actif (où les conditions peuvent changer dynamiquement) est colossale. On pourrait reproduire avec une plus grande précision et raffiner des expériences réalisées par le passé dans lesquelles les paramètres environnementaux sont modifiés de manière dynamique⁷, ou bien utiliser ce système afin de répondre à une question inexplorée. Néanmoins, la volonté de concevoir un système biohybride impose de dépasser une utilisation de l'environnement actif avec des conditions expérimentales préétablies, puisque les conditions doivent dépendre de l'activité des fourmis au fur et à mesure de l'expérience. Cet objectif d'aboutir à un système biohybride offre une direction en fixant des prérequis, mais sans pour autant préciser des questions de recherche.

J'ai pris pour direction une thématique en adéquation avec celle des systèmes biohybrides : le contrôle du vivant.

Le contrôle est un ensemble de méthodes des sciences de l'ingénieur qui présente aujourd'hui de solides bases théoriques et expérimentales. La question du contrôle du vivant consiste à chercher dans quelles conditions il serait possible d'utiliser ces méthodes sur des organismes vivants. Cette thématique est en un sens complémentaire de celle des systèmes biohybrides. En effet, la force de la théorie du contrôle est de déterminer des méthodes générales pour atteindre un but défini sans nécessiter de précision sur les moyens.

Le travail de thèse a été voulu exploratoire, dans la mesure où il n'y avait pas d'antécédent de système biohybride avec fourmis, il a fallu ainsi essayer, produire et définir les moyens pour atteindre un système biohybride, de manière large, tout en fournissant une preuve de concept précise et convaincante.

Le contrôle

L'objectif du contrôle est de maintenir un système dans un état voulu, par la régulation de facteurs modifiant l'état du système. Par exemple maintenir la température d'une pièce à l'aide

⁷ Par exemple de changements périodique du rythme circadien lumineux dans un nid présentant un gradient thermique, afin d'étudier la manière dont les fourmis déplacent le couvain dans les zones plus ou moins chaudes (comme l'on fait Roces et Núñez en 1989)

de radiateurs. On dispose d'entrées vers le système : la puissance des radiateurs, que l'on peut modifier pour régler la sortie : la température de la pièce.

Lorsque l'état du système répond à des règles complexes, et que son évolution dépend de son histoire et de paramètres extérieurs, c'est-à-dire qu'à une entrée ne correspond pas une seule possibilité de sortie, on doit mettre en place une boucle de contrôle, c'est-à-dire que l'entrée est choisie en fonction de l'état observé de la sortie, ou de son évolution dans le temps.

L'exemple du thermostat permettra d'introduire les différents concepts clefs.

Boucle ouverte/Boucle fermée

La méthode la plus basique, et couramment utilisée consiste à allumer les radiateurs en permanence. Si la puissance des radiateurs est bien réglée, la température peut être tout à fait acceptable. Néanmoins, dans la plupart des cas la température d'une pièce ne dépend pas que de la puissance des radiateurs. En cas de grand froid ou si quelqu'un ouvre la fenêtre, la température de la pièce risque de baisser au-delà de la limite acceptable. Un tel système n'a pas accès à une mesure de ce qu'il régule, il est dit en **boucle ouverte**. Cette désignation s'oppose à un système qui serait équipé d'un thermomètre, et utiliserait la valeur de la température de la pièce pour ajuster la puissance des radiateurs. Pour ce dernier un lien est établi entre la grandeur réglée (température) et la grandeur réglante (puissance du radiateur) on parle donc de **boucle fermée**. C'est ce dernier procédé qui va retenir notre attention.

Différentes stratégies de régulation d'une grandeur physique en boucle fermée

Le travail de l'ingénieur va alors consister en la recherche de paramètres optimaux de contrôle, pour atteindre l'état voulu, souvent avec pour contrainte supplémentaire d'utiliser un minimum d'énergie.

Il existe plusieurs méthodes de contrôle en boucle fermée. La plus simple consiste à chauffer en dessous de la température de consigne, et à arrêter de chauffer dès qu'elle est dépassée. Cette méthode est dite **toute ou rien**, le principal problème est le dépassement de consigne.

Si le système chauffe trop vite, la température de la pièce pourrait dépasser la consigne. La solution à ce problème consiste à chauffer de moins en moins lorsque l'on se rapproche de la consigne. La puissance des radiateurs est alors réglée de manière proportionnelle à l'écart entre la mesure et la consigne, on parle donc de régulateur **proportionnel (P)**. Le désavantage de ce système est que puisse subsister une erreur résiduelle. Supposons que l'on choisisse comme consigne 28 °C, dans une pièce à 18 °C. Le régulateur va d'abord régler les radiateurs à puissance maximale, puis à mesure que la température de la pièce va s'approcher de 28 °C, la puissance va être réduite. Il peut arriver qu'une fois 26 °C atteints, le coefficient proportionnel n'indique pas une puissance suffisante lorsque l'erreur n'est plus que de 2 °C. La solution est d'introduire un facteur intégral, c'est-à-dire qui réagit à la somme de l'erreur dans le temps. Ainsi l'écart de 2 °C, s'il persiste, va être résorbé. On dispose alors d'un régulateur **proportionnel dérivé (PD)**. Ce régulateur bien qu'il soit moins soumis aux risques de dépassement de la mesure que le tout ou rien, peut osciller autour de la consigne, dans le cas où la température augmente ou diminue trop rapidement. Afin de remédier à ce problème, on introduit un dernier facteur, proportionnel à la dérivée du signal. Si les augmentations sont trop brusques, le contrôle est tempéré, on obtient ainsi un régulateur **PID** (proportionnelle intégrale dérivée).

Le choix entre ces régulateurs dépend de la difficulté de régulation du système, on choisira le plus simple qui est suffisant, car avec la complexité augmente le travail de paramétrage des coefficients.

Commande prédictive

Le régulateur PID est particulièrement adapté aux contrôles de grandeurs directement reliés à des phénomènes physiques, comme la température d'une pièce. Le système à contrôler peut s'avérer plus complexe, avoir des dépendances à son état passé sur des temps longs, ou dépendre fortement de facteurs externes. Une solution consiste à essayer de prédire l'état futur du système, afin d'ajuster la commande en fonction de ce qu'il va se passer.

Le contrôle dans le vivant

La conceptualisation du contrôle est intimement liée à la notion de système. Un système, c'est en quelque sorte une boîte noire, sur laquelle des perturbations sont appliquées (les entrées) et dont on observe le comportement (les sorties). Comprendre un système, c'est comprendre les liens causaux entre les entrées et les sorties. En cherchant à exploiter ces liens pour réaliser des tâches de contrôle, on est à même d'en apprendre plus sur le fonctionnement des organismes vivants.

Norbert Wiener ; cybernétique

Norbert Wiener, auteur de : *La cybernétique : information et régulation dans le vivant et la machine*⁹, a sans doute été le premier à faire le lien entre processus biologiques et notions de contrôle. L'une des idées principales est que les processus biologiques fonctionnent souvent par boucles de rétroactions, les actions sont régulées par la mesure continue de leurs conséquences. Par exemple pour se saisir d'un objet, il n'est pas suffisant de disposer de muscles fonctionnels, il faut aussi être capable de suivre visuellement la position de la main, et de connaître la pression exercée pour ni ne lâcher ni n'écraser l'objet. Cette tâche réalisée de manière inconsciente, peut être impossible en cas d'absence de sensation tactile ou de lésion cérébrale. Comme un système de régulation de la température serait handicapé par un mauvais thermomètre ou des réglages non adaptés.

Pour ce qui est des fonctions cellulaires, et surtout de l'interaction entre les gènes en activité, ces idées ont eu une grande portée et efficacité, par leur aptitude à formaliser les réseaux de gènes. La biologie des systèmes a donc pu s'appuyer sur les concepts établis par Wiener, établis alors même que la génétique n'en était qu'à ces balbutiements, et n'est d'ailleurs pas mentionnée par Wiener. Néanmoins, à propos des systèmes sociaux, une précaution bienvenue est prise par Wiener, qui affirme qu'il n'est pas possible d'attendre une précision similaire à celles réalisées avec les systèmes inertes¹⁰.

⁹ Livre de N. Wiener dont la première édition est publiée en 1948.

¹⁰ « *In short, whether our investigations in social sciences be statistical or dynamic—and they should participate in the nature of both—they can never be good to more than a few decimal places, and, in short, can never furnish us with a quantity of verifiable, significant information which begins to compare with what we have learned to expect in natural sciences.* » (Wiener, 1948)

Jacques Monod ; la logique du vivant

Une des premières approches en biologie consiste à comprendre comment les actions sont réalisées : par exemple savoir comment fonctionne un muscle. Néanmoins, le fonctionnement n'est qu'un aspect de la fonction, il faut aussi comprendre les règles de régulation de ces processus. La majorité des processus biologiques sont contrôlés, des acides aminés aux individus d'une population, il existe des mécanismes permettant de limiter le nombre produit. Lorsque ces mécanismes sont mis en défaut, il est difficile de maintenir la vie. Le cancer est un exemple de régulation défectueuse, des cellules sont produites, mais en trop grand nombre.

Lors de l'étude de la croissance de bactéries en présence de deux sucres différents, Jacques Monod a pu expliquer des phénomènes alors incompris en introduisant le concept de protéines de régulations, qui contrôlent la production d'autres protéines, et notamment qui inhibent la production (negative feedback). Cela a permis de poser les bases des règles et des logiques de la régulation dans le vivant, que l'on retrouvera dans un très grand nombre de processus.

Le contrôle dans le vivant ; mécanismes comportementaux

Il existe de nombreuses situations où le contrôle est un moyen efficace de formaliser le fonctionnement d'un processus biologique, je n'évoquerai que quelques cas en comportement animal. Par exemple lorsqu'une blatte se déplace rapidement au bord d'un mur, elle perçoit la distance au mur à l'aide de son antenne mise en contact. Les modèles montrent qu'elle a besoin de connaître la distance au mur (signal proportionnel), mais aussi la vitesse à laquelle elle s'en rapproche (signal dérivé) (Cowan et al., 2006). Ce qui correspondrait au mécanisme de contrôle de type PI utilisé en ingénierie.

Chez l'espèce *Linepithema humile*, le choix du plus court chemin se met en place par un phénomène d'amplification positive du signal. Lorsque l'on présente deux routes de longueurs différentes vers une source de nourriture, certaines espèces de fourmis vont toujours choisir la plus courte (Goss et al., 1989). Au fur et à mesure que les individus parcourent chaque branche, ils marquent chaque chemin de phéromones, le choix à l'embranchement par les fourmis suivantes sera influencé par la quantité de phéromones sur chaque branche. La plus courte sera parcourue plus vite, et il y aura légèrement plus de phéromones. Ainsi de plus en plus de fourmis vont prendre cette branche, la marquer, et ce phénomène d'amplification conduit rapidement toute la colonie à prendre la branche la plus efficace. De même, les changements provoqués par les processus peuvent être pris en compte, si la source de nourriture vient à être épuisée, les fourmis ne vont plus marquer, et ainsi le chemin ne sera plus emprunté. C'est encore un exemple de boucle de rétroaction. Chez d'autres espèces comme *Monomorium pharaonis* (Robinson et al., 2005) il existe des phéromones permettant d'indiquer aux autres individus de ne pas poursuivre, ce qui correspond à une rétroaction négative.

Cette manière de penser le vivant est un outil efficace pour le comprendre. Je pose ici la question de la contrôlabilité d'un système vivant par un système informatisé. J'ai cherché à savoir dans quelle mesure il est possible d'établir des boucles de contrôle dans ces systèmes biohybrides.

Contrôler le vivant

Les phénomènes de contrôle sont majeurs dans le maintien des organismes et de leurs actions. Ces processus peuvent interagir, au sein de l'individu ou entre les individus. Mais peut-on interagir avec le vivant pour contrôler son état ? Ce que l'on fait sur des systèmes inertes,

comme contrôler la température d'une pièce où la vitesse d'une voiture, dans quelle mesure peut-on le faire sur le vivant ?

Ces questions en soulèvent bien d'autres, lorsque l'on tente d'y répondre expérimentalement, par la richesse des moyens mobilisés. L'apport aux différentes disciplines concernées a l'avantage rare d'être à la fois conceptuel et expérimental. En effet, les concepts de contrôle offrent un cadre adapté pour formaliser les comportements du vivant observés. Les réalisations expérimentales quant à elles font fructifier les approches de modélisation, permettent de connaître leurs limites et de les raffiner.

Contrôle du fonctionnement interne des cellules ; la cybergénétique

Comme pour le cas des études des mécanismes de contrôle dans le vivant, les études de contrôle du vivant semblent s'être concentrées sur les processus cellulaires. Le laboratoire dans lequel j'ai réalisé ma thèse fait partie des pionniers dans ce domaine, mon travail a consisté à transférer ce savoir-faire pour l'étude du comportement animal.

Les progrès en ingénierie génétique mettent à disposition des outils toujours plus performants afin de modifier les organismes en leur sein. On peut notamment utiliser ces outils afin de créer des portes d'entrée vers la mécanique interne des cellules. L'optogénétique permet par exemple d'activer l'expression de gènes cibles en illuminant les cellules à une longueur d'onde définie. Ces outils, en plus d'aider à la compréhension du vivant, peuvent avoir des applications industrielles intéressantes. Par exemple pour la fabrication de substances médicamenteuses, comme des hormones de croissances, ce sont des bactéries qui produisent ces composés, trop complexes pour des productions par procédés chimiques. Il existe un équilibre à maintenir chez les bactéries entre production d'hormones et réplication, l'un pouvant empêcher l'autre s'il prend trop d'importance. Le contrôle permet d'agir dynamiquement sur les bactéries afin d'en tirer le meilleur dans un environnement variable, grâce à des boucles de rétroaction.

Contrôle des individus et groupes

En ce qui concerne les individus et les groupes, le contrôle des organismes vivants pose d'autres problèmes. Si l'on est capable d'agir directement sur les mécanismes internes des cellules, c'est loin d'être le cas pour des organismes multicellulaires. Il faut alors agir de manière indirecte, en produisant des stimuli à même de modifier le comportement.

On retrouve plusieurs exemples de contrôle cités plus haut à propos des systèmes biohybrides, comme le contrôle de troupeaux de vaches dans une clôture virtuelle, par le déclenchement de sons puis de décharges électriques lorsqu'elles s'approchent des bords de la zone de confinement. Le contrôle permet d'adapter les stimulations aux individus, étant donné que la réponse peut grandement varier entre eux (Butler et al., 2006; Correll et al., 2008). J'ai aussi évoqué plus haut le contrôle de groupe de poissons par l'introduction d'un leurre robotisé (Bonnet et al., 2014; Bonnet et al., 2018). Dans la plupart des travaux, un système biohybride est l'outil principal des recherches sur les possibilités de contrôle des individus ou groupes (Mondada et al., 2013).

Historiquement, un courant de la psychologie s'est basé sur un paradigme proche de celui du contrôle en ingénierie. Le *behaviorisme* par opposition à l'utilisation centrale de l'introspection jusqu'alors a posé le paradigme d'un individu déterminé uniquement par son comportement observable. Les concepts utilisés pour ces formalisation et quantification du comportement démontrent une proximité forte avec le contrôle. Les expériences réalisées dans ce cadre

conduisent à s'intéresser au contrôle des comportements : s'il est possible d'établir les liens entre stimuli et réponse, il devrait être possible de choisir les stimuli pour obtenir la réponse voulue. Cette démarche amène à vérifier de manière approfondie les hypothèses et modèles. Néanmoins, cette vision du comportement par les behavioristes, comme une boîte noire avec des entrées et des sorties, a été fortement critiquée pour sa rigidité¹¹, et le mouvement s'est éteint au profit du cognitivisme. Ce dernier, plus flexible, considère l'importance des états mentaux et des processus informationnels au sein du cerveau. Cette transition indique sans doute que dans le cas du contrôle des individus il ne soit pas possible de se contenter d'utiliser des modèles statiques sans prendre en compte l'état de l'individu dans le temps.

Contrôle des populations

À l'échelle plus large qui est celle des populations animales se profile l'idée d'utiliser la connaissance des mécanismes naturels pour endiguer les conséquences des perturbations des écosystèmes par l'activité humaine (Carroll, 2017).

J'ai cherché à contrôler le comportement de fourmis par la modification dirigée des conditions extérieures.

Après avoir conçu un système permettant de changer localement la température, j'ai étudié les réponses individuelles de fourmis à des changements de température, ce qui a permis de déterminer dans quelles conditions et en quelle mesure il est possible de moduler le comportement par ce biais. Ce système a été combiné avec un dispositif d'analyse d'image en temps réel, ce qui permet à un ordinateur de connaître la position des fourmis et de modifier la température en fonction de celle-ci. J'ai pu ensuite utiliser ce système biohybride pour réaliser des tâches de contrôle en boucle ouverte ou en boucle fermée.

¹¹ Sans parler des scandales éthiques qui ont pu avoir lieu lors d'expériences impliquant stimuli aversif et sujets humains. On pensera en particulier au cas du petit Albert, enfant de 9 mois chez lequel Watson a « réussi » à générer une phobie des rats blancs mais aussi des objets de fourrure blanche.

1.3 Comportement des fourmis, du groupe aux individus

L'étude du comportement des fourmis est un vaste domaine. Du constat du succès écologique de cette famille, dont on dénombre plus de 14 000 espèces, naissent les questions des mécanismes évolutifs ayant conduit à ce succès, ainsi que des modes d'organisations conduisant à leur maintien.

Je commencerai par évoquer quelques généralités sur l'organisation et le cycle de vie des colonies de fourmis. Je présenterai ensuite les concepts d'auto-organisation et d'émergence, qui ont permis de donner un cadre adapté aux fonctionnements des tâches complexes réalisées par les groupes de fourmis, que l'on peut ainsi faire remonter à des tâches individuelles simples. Ensuite, j'évoquerai les raisons de la nécessité de comprendre les cas où l'individu seul réalise des tâches plus complexes. Cette dernière considération appelle la création et l'utilisation de nouveaux outils de mesures, pour l'étude du rôle de l'individu dans toute sa complexité, afin de mieux comprendre le fonctionnement du groupe.

Quelques éléments concernant les fourmis

Une famille variée

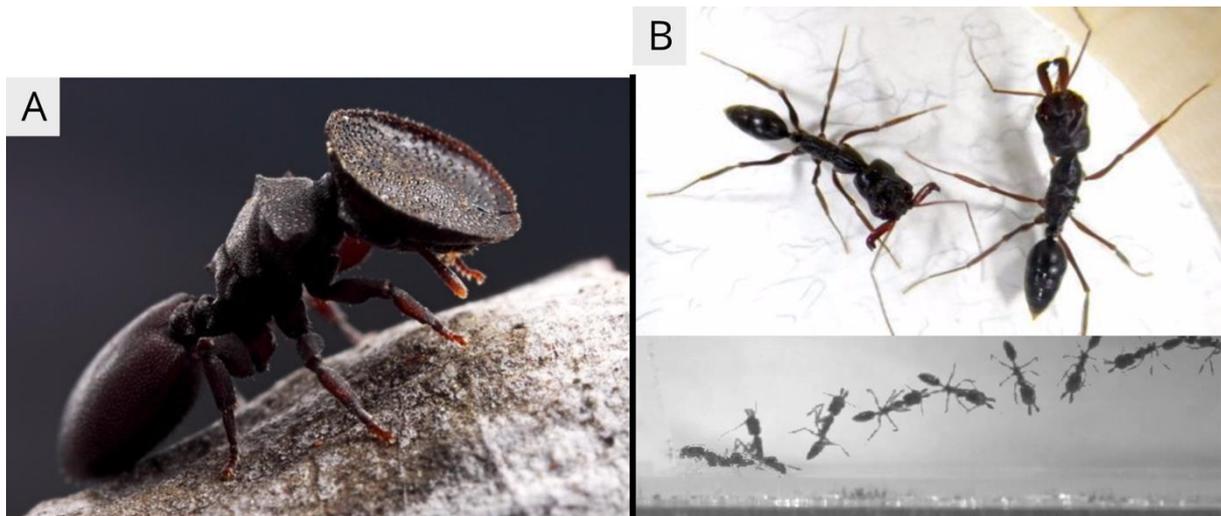


Figure 11-5 Deux exemples d'adaptation particuliers chez les fourmis. À droite photographie¹² d'une ouvrière du genre *Cephalotes*, certains individus dans la colonie ont une tête difforme qui leur permet de bloquer les entrées du nid. À gauche des ouvrières du genre *Odontomachus*, leur mâchoire en position ouverte est tendue comme des ressorts, la fermeture est si rapide qu'elle peut propulser la fourmi à plusieurs centimètres comme sur l'image du bas où sont surimposées les images d'une vidéo de vol¹³.

En matière de classification des espèces, les différentes espèces de fourmis constituent une famille ; les *Formicidae*. Il existe plus de 14 000 espèces dans cette famille, ayant chacune des spécificités plus ou moins courantes au sein de la famille. Leur vaste répartition sur le globe explique cette diversité, entre des espèces adaptées aux déserts chauds et d'autres, capables de

¹² Source de l'image : <https://perryponders.com/2015/06/25/there-is-a-species-of-ant-that-has-a-door-for-a-head/>

¹³ J'ai réalisé une chronophotographie numérique à partir des vidéos des matériaux supplémentaires de [Spagna et al., \(2008\)](#).

subsister malgré les hivers glaciaux de Sibérie. On retrouve également quelques espèces dans les cavernes où la lumière ne pénètre pas, adaptées à ces conditions.

L'adaptation est sans doute le fait le plus marquant au regard de la diversité des espèces. Parmi le genre *Cephalotes*, plusieurs espèces ont des ouvrières spécialisées dans la défense du nid à la morphologie pour le moins intrigante (Figure 11-5 - A). Leur tête est plate et fait la largeur des entrées du nid, creusé dans le bois. Ces ouvrières sont capables de bloquer l'entrée à tout individu qui ne serait pas de la colonie, et resteront plantées dans le bois même si elles sont mortellement touchées. Chez le genre *Odontomachus*, ce sont toutes les ouvrières qui ont une morphologie inhabituelle. Leurs mandibules peuvent être bloquées en position ouverte, à un angle de 180° (Figure 11-5 - B), lorsqu'elles relâchent les mandibules la vitesse de fermeture peut atteindre les 64 m/s, dépassant largement les vitesses connues des appendices de chasse dans le règne animal (Spagna et al., 2008). Le mouvement est tellement puissant, qu'en choisissant de frapper le sol, ces fourmis se projettent jusqu'à 40 cm plus loin. Cette spécificité morphologique a donc une double fonction, de prédation et de défense.

Cycle de vie des colonies

Dans le cas général, le cycle de vie des colonies suit un ordre défini. Il existe trois sortes d'individus chez les fourmis : les reines, les mâles et les ouvrières. Les fourmis que l'on rencontre couramment hors des nids sont presque toujours des ouvrières, presque toujours stériles, mais la vie de la colonie en tant que tout dépend majoritairement de la reine, dont je vais décrire le cycle de vie. La colonie va en général exister tant que la reine est vivante, la durée de vie de cette dernière peut aller jusqu'à 28 ans (record mesuré en laboratoire (Keller et Genoud, 1997)). La durée de vie des ouvrières est plus courte, variable selon les espèces, de quelques semaines à quelques dizaines de mois.

Une jeune reine qui vient d'être fécondée retire ses ailes et cherche un abri où démarrer sa colonie, c'est le début de ce que l'on appelle la fondation. La fondation peut se faire sans que la reine sorte de son abri (fondation claustrale), elle va puiser sur ses réserves métaboliques, dont les muscles des ailes qu'elle a retirés, afin de pondre les premiers œufs. Dans ce cas, les larves vont être nourries à partir d'œufs alimentaires pondus par la reine¹⁴. Chez certaines espèces, la reine sort ponctuellement en quête de nourriture, car elle ne dispose pas de réserves métaboliques suffisantes¹⁵. Il existe aussi plusieurs types de fondations plus exotiques, comme les cas de la fondation passant par un régicide : la jeune reine pénètre dans le nid d'une colonie (parfois même d'une autre espèce), tue la reine et pond à sa place des œufs qui seront élevés par les ouvrières de la colonie infiltrée¹⁶.

Dans le cas général, une fois les premières ouvrières écloses, celles-ci vont commencer à aller chercher de la nourriture et à nourrir et s'occuper des larves et de la reine. Ces premières ouvrières sont souvent de très petite taille, et la colonie est encore fragile. Si la colonie perdure,

¹⁴ Ces œufs alimentaires ou œufs trophiques sont destinés à être consommés par les larves, leur structure est différente des œufs fertiles, la membrane extérieure est très fine et permet ainsi aux larves de la percer facilement.

¹⁵ On considère que l'évolution a eu tendance à favoriser la fondation claustrale, qui limite les risques. Néanmoins on trouve des cas de retour à la semi-claustralité, ce qui permettrait de dépenser moins d'énergie à la production des reines.

¹⁶ Cet exemple quelque peu extrême explicite bien la diversité des stratégies existantes chez les fourmis. Il rappelle l'importance des exceptions en biologie, on a longtemps pensé qu'une colonie mature travaillait toujours pour la reine qui l'avait conçue.

de plus en plus d'ouvrières seront pondues et amenées à maturité. Les ouvrières sont stériles¹⁷ et peuvent occuper différentes tâches au sein de la colonie. La reine n'a généralement qu'une fonction reproductive et ne régent pas l'activité de la colonie¹⁸. Une fois que la colonie sera mature, disposant d'un nombre suffisant d'individus après en général quelques années, la reine va commencer à produire des individus sexués. Ces individus, disposant d'ailes, vont s'envoler en dehors de la colonie pour s'accoupler. Puis les femelles, devenues reines une fois fécondées, vont fonder une nouvelle colonie. Le mécanisme de sélection du sexe par la reine pondreuse est assez intéressant. La reine dispose d'une spermathèque, où elle stockera tout au long de sa vie le sperme du ou des mâles avec lesquels elle s'est accouplée en début de vie. Elle peut décider de féconder ou non ses œufs, en ouvrant ou non sa spermathèque. Un œuf non fécondé donnera un mâle, un œuf fécondé une femelle. Les œufs femelles deviendront sexués (futurs reines) ou ouvrières, selon les conditions d'élevage (nourriture, température, inhibition du développement par la reine). Les sexués ne seront pas actifs au maintien de la colonie avant de s'envoler, ils permettent la perpétuation de l'espèce, mais représentent aussi un coût énergétique élevé, de ce fait ils ne sont produits que quand la colonie est mature. L'envol se fait entre le printemps et l'automne en France, selon des conditions météorologiques spécifiques selon les espèces. Grâce à ce mécanisme les sexués peuvent rencontrer des sexués d'autres colonies ce qui participe au brassage génétique. Les personnes désirant élever des colonies peuvent alors récupérer les reines fécondées avant qu'elles ne trouvent un abri, les reines fécondées sont reconnaissables par l'absence d'ailes, qu'elles arrachent après la fécondation.

L'eusocialité ; spécificité motivant la recherche en myrmécologie

Toutes les espèces de fourmis vivent en groupe dont elles dépendent pour leur survie. Au sein de la plupart des groupes, les individus ont des fonctions différenciées, à la manière de la séparation en métiers des activités humaines. Parmi ces fonctions, la plus grande différence d'avec les humains est la division de la fonction de reproduction. Comme on l'a vu, les colonies sont composées de deux castes d'individus, ceux qui peuvent se reproduire et les autres. Cette répartition de la fonction de reproduction est nommée **eusocialité**, que l'on retrouve entre autre chez les abeilles, les termites, certaines espèces de guêpes et crevettes ainsi que les rats-taupes nus. L'eusocialité est caractérisée par la division du rôle de reproduction, de la cohabitation de plusieurs générations et de soins collectifs aux jeunes.

Cette caractéristique peut sembler étrange à la lumière des mécanismes de l'**évolution**, où l'on a pour habitude de considérer la survie et la reproduction de l'individu seul comme primaire. Le terme de super-organisme a été introduit pour marquer la spécificité des espèces eusociales. Selon ce terme, la colonie se comporte comme un organisme, dont les organes n'existent pas les uns sans les autres et œuvrent à la survie d'un individu. De ce point de vue, la reine aurait par exemple la fonction d'organe reproducteur, que les ouvrières entretiennent et protègent,

¹⁷ Encore une fois, dans la majorité des cas. Il existe en effet des espèces chez qui les ouvrières sont capables de pondre, cela de manière permanente ou intermittente (par exemple uniquement en cas de décès de la reine).

¹⁸ La structure monarchique a été très tôt associée aux abeilles, par Aristote notamment (qui attribue la socialité aux fourmis, mais pas l'existence de chefs). Ce dernier qui accorde une part très importante aux abeilles dans sa zoologie, considère que les abeilles ont un roi. C'est seulement au XVII^e siècle que Swammerdam, un biologiste hollandais, féminisera le monarque, préjugé mâle par de nombreux auteurs avant cela. De même, l'idée de hiérarchie va perdurer pendant longtemps, alors qu'il est admis aujourd'hui que les reines n'ont pas de pouvoir spécifique, comme le résume Peter Farb, à propos des abeilles : « Comment taxer de dictature un État dont le souverain ne prend pas de décision et dont les sujets non seulement ont le droit de vote mais encore peuvent changer d'avis ». (in. Byl, 1978, p18).

celle-ci étant porteuse d'une part de leur patrimoine génétique. On imagine ici l'intérêt majeur qui a pu être porté envers les mécanismes évolutifs qui ont pu conduire à l'eusocialité.

En parallèle aux questions de l'évolution vers l'eusocialité se posent les questions sur l'**organisation** effective de ces eusociétés. Comment se répartissent les différentes tâches au sein de la colonie ? Comment participent-elles à son maintien ? Quels sont les mécanismes pour la recherche de nourriture ? Un accent particulier est mis sur les cas où l'organisation collective joue un rôle important, c'est-à-dire où l'on voit émerger des comportements à partir de l'interaction entre les individus.

Spécialisation des individus

Le maintien de la colonie nécessite la réalisation de tâches diverses. Il faut chercher de la nourriture, la distribuer aux ouvrières à la reine et au couvain¹⁹. Le couvain doit être nourri, soigné et déplacé en cas de changement de température. Il faut agrandir le nid au fur et à mesure que la colonie grandit. De plus, le caractère sédentaire de la plupart des espèces nécessite un contrôle sanitaire du nid, avec déplacement des déchets et des cadavres possibles porteurs d'agents pathogènes. Sans compter le soin porté au champignon chez les espèces le cultivant, ou la protection et la « traite » des pucerons chez les espèces les élevant. Comme nous l'avons vu, la tâche de reproduction est clairement séparée et incombe à la reine. Les autres tâches sont quant à elles réparties entre les ouvrières, qui restent fidèles à un type de tâche, à l'image de l'organisation humaine en métiers.

Castes morphologiques



Figure 1-6 Exemple de polymorphisme fort chez *Atta texana*²⁰. À droite les sexués : mâle et femelle et à gauche les différentes tailles que peuvent avoir les ouvrières. On remarquera le changement de proportion entre la tête et le corps entre les plus petites et les plus grandes, les

¹⁹ Voir note 8 p11

²⁰ Photographie : R. Scott Cameron, Advanced Forest Protection, Inc., Bugwood.org

plus grandes ayant des muscles maxillaires surdéveloppés ce qui leur permet de découper les feuilles qu'elles donneront au champignon poussant dans leur nid.

Les individus d'une même colonie ne sont pas toujours morphologiquement identiques, ces différences pouvant aller jusqu'à l'extrême chez les fourmis champignonnistes *Atta* (illustration). En général, la différence principale a lieu entre les reines et les ouvrières. Les premières disposent d'un organe reproducteur et de réserves nutritives qui leurs permettent de réaliser une fondation claustrale (voir Cycle de vie des colonies p34) et de survivre le plus longtemps en cas de problème. De ce fait, elles sont plus grandes que les ouvrières et disposent d'un gastre (dernière partie du corps) proportionnellement plus large. On trouve des cas extrêmes de polymorphisme chez les espèces disposants d'individus spécialisés pour des tâches précises comme la défense le stockage de nourriture ou encore la fermeture du nid.

Chez plusieurs espèces, il existe aussi un polymorphisme entre les ouvrières, par exemple chez une colonie de *Messor barbarus* élevée au laboratoire, les ouvrières ayant été utilisées lors des expériences mesuraient entre 3 et 10 mm. On parle couramment pour les espèces où le polymorphisme est observé, de Minor Media et Major, pour désigner les ouvrières plus ou moins grandes. On retrouve une séparation nette en catégorie de taille chez certaines espèces comme *Pheidole pallidula*, néanmoins il est plus courant qu'il existe une continuité de taille (comme chez *Messor*)²¹.

Castes comportementales

Le répertoire comportemental des fourmis est large et peut être étendu ou réduit selon le phénomène étudié (Mirenda et Vinson, 1981; Wilson, 1976). On peut citer quelques tâches majeures réalisées par les ouvrières :

- Le soin à la reine : La reine ne sort généralement jamais du nid, elle doit donc être nourrie par des ouvrières.
- Le soin au couvain : Pendant leurs trois premières étapes de développement²², les fourmis ne sont pas capables de se déplacer ou de se nourrir seules. Ce sont donc des adultes qui s'en occupent. On nomme ces ouvrières les *nourrices*.
- La recherche de nourriture : C'est généralement à l'extérieur du nid que se trouve la nourriture. Des ouvrières doivent donc sortir, la chercher et la ramener. On appelle ce processus *fourragement* et les ouvrières qui réalisent cette tâche les *fourrageuses*.
- Le nettoyage du nid : Les fourmis étant sédentaires, le risque d'une épidémie est important. De ce fait, le nid doit être propre. Les cadavres et restes de nourriture sont donc déplacés par certaines ouvrières dans des zones de concentration des déchets²³.
- La construction du nid : Les nids de fourmis peuvent avoir des structures complexes, dont la taille sera adaptée à la taille de la colonie. Certaines ouvrières déplacent de la terre ou d'autres matériaux pour agrandir le nid.

²¹ De même l'idée selon laquelle les fourmis les plus grosses sont toujours des « soldats » est très répandue, en règle générale la répartition des tâches est bien plus plastique que l'on pourrait le penser. Ce sont chez les espèces présentant un polymorphisme discontinu, avec différence nette de morphologie (Wilson, 1953) que l'on retrouve une caste de soldat. Néanmoins il a été observé que les colonies étaient capables de produire plus ou moins de grandes ouvrières selon la présence proche de colonies concurrentes chez les espèces au polymorphisme discontinu (Passera et al., 1996).

²² Les quatre étapes étant l'œuf, la larve, la nymphe puis l'imago (adulte).

²³ On peut d'ailleurs repérer les nids des espèces granivores à la présence dense de végétation due au rejet de graines non consommées.

- La défense : On retrouve des fourmis en poste aux entrées du nid, qui ont un comportement plus agressif que les fourrageuses (observations personnelles chez *Messor barbarus*).
- L'inactivité : Contredisant les adages populaires, une grande proportion d'ouvrières ne fait rien. Il a été démontré que cela correspond à une caste comportementale, l'inactivité n'étant pas intermittente, on les appelle les réservistes²⁴.

Il serait tentant d'attribuer aux fourmis une répartition des tâches fixes, selon laquelle certains individus réaliseraient les mêmes tâches au cours de leur vie, comme les humains ont des métiers. La détermination des castes comportementales serait faite par la morphologie des fourmis, ce qui rend facile l'observation : les fourmis très fortes sont soldats, les moyennes vont chercher de la nourriture et les petites s'occupent du couvain à l'intérieur du nid.

Comme je l'ai évoqué précédemment, le polymorphisme discontinu n'existe que chez quelques espèces (Wilson, 1953). De plus chez les espèces ayant cette caractéristique, il n'existe souvent que deux castes morphologiques distinctes, ce qui ne saurait couvrir l'ensemble des tâches à réaliser. Cette vue simpliste n'est donc pas tenable, la corrélation entre morphologie et répartition des tâches n'étant pas généralisée.

Les observations montrent que les mêmes ouvrières ne sont pas fidèles à la même tâche tout au long de leurs vies. De nombreux travaux ont donc porté sur la recherche d'une corrélation entre âge et comportement. Une des raisons de l'attrait pour ce mécanisme explicatif se trouve dans ses conséquences sur la gestion des ressources de la colonie²⁵. Néanmoins, ce modèle ne permet pas à lui seul d'expliquer les capacités d'adaptation aux besoins de la colonie sur des temps plus courts. Il a été démontré que les fourmis sont capables de passer d'une tâche à l'autre, parfois à rebours de l'organisation par classe d'âge (Lenoir, 1979), et notamment de remplacer rapidement les ouvrières d'une seule caste dans le cas où on les aurait retirées de la colonie (McDonald et Topoff, 1985; Wilson, 1983). Il faut donc considérer aussi l'existence de mécanismes adaptatifs du choix des tâches à plus court terme.

La répartition des tâches a donc lieu à plusieurs niveaux, ce qui permet à la colonie une réponse adaptée aux besoins et aux perturbations extérieures. Les mécanismes conduisant à cette réparation sont nombreux et toujours discutés (Beshers et Fewell, 2001).

Une question majeure du comportement : l'organisation du groupe

Les fourmis sont des insectes sociaux, les individus sont fortement interdépendants, et ne peuvent subsister sans le groupe. Certains processus observés chez les fourmis sont **émergent**, c'est-à-dire qu'ils apparaissent uniquement lorsque plusieurs individus sont en interaction, mais pas chez l'individu seul. Des structures complexes à l'échelle du groupe émergent à partir d'interactions simples entre les individus. Par exemple lors de la construction de leurs nids, les

²⁴ Cela peut paraître contre-intuitif à la lumière de l'évolution, où l'on considère généralement la productivité des individus comme facteur de leur survie. En fait les réservistes pourront remplacer les autres en cas de disparition massive, ce qui a été démontré expérimentalement (McDonald et Topoff, 1985; Wilson, 1983). Il y aurait jusque 50% des ouvrières dans cette caste (Hasegawa et al., 2016).

²⁵ Si les ouvrières s'occupent successivement des tâches les plus en plus risquées, du soin du couvain au fourrageage, les disparitions (par exemple en cas d'attaque d'un prédateur lors du fourrageage) ont un moindre coût pour la colonie. En effet une fourmi âgée qui disparaît aura déjà effectué de nombreuses tâches, et ainsi aura « rentabilisé » l'énergie dépensée pour son développement.

ouvrières de l'espèce *Lasius niger*²⁶ vont déplacer de petites boulettes de terre, et les agréger en fonction de la quantité de phéromones présentes sur les piliers déjà existants. Le résultat va être un nid très bien organisé, composé de plusieurs chambres, à la topologie adaptée à la colonie. Cela se fait pourtant sans qu'aucun individu n'ait conscience du plan final, la structure a émergé de règles simples²⁷.

Ces observations ont contribué à forger et utiliser le concept **d'auto-organisation**. Je présente un des exemples iconiques chez les fourmis qui est le choix de chemin le plus court.

Concept d'auto-organisation

L'auto-organisation est le procédé selon lequel un groupe d'individus s'organise sans qu'il n'y ait centralisation de l'information ni individu décideur. De cette organisation peuvent émerger des propriétés qu'on ne retrouve pas chez les individus isolés. Il désigne donc le processus selon lequel se déroulent les phénomènes émergents.

Un des exemples phares, dont le modèle général a été donné par Vicsek et al. (1995) est celui des nuées d'étourneaux, où les oiseaux sont alignés les uns avec les autres et semblent se mouvoir comme un seul être. Le modèle apporte l'idée majeure qu'une telle organisation est possible quand bien même les individus ne verraient que leurs proches voisins. En effet, si chacun s'aligne avec ses voisins les plus proches, et n'a donc qu'une information très partielle du groupe, une organisation à très grande échelle peut émerger, sous certaines conditions de densité. Cette idée fascinante a conduit, et conduit encore de nombreuses recherches en physique, biologie et en particulier myrmécologie. On peut d'ailleurs en trouver une excellente revue par Detrain et Deneubourg (2006).

Chez les fourmis, on retrouve principalement des phénomènes d'auto-organisation pour la construction du nid, qui se fait sans plan, mais émerge de l'interaction entre les individus (Buhl et al., 2005). Ainsi que les mécanismes de recrutement (Davidson et al., 2016) et de choix de chemins (Deneubourg et al., 1990) pour le fourragement (recherche de nourriture). Ces modèles mathématisés reproduisant des aspects du comportement des colonies ont stimulé des recherches en informatique et ont notamment conduit à la création des algorithmes de colonies de fourmis (Dorigo et al., 1996), qui permettent de résoudre de manière efficace des problèmes généraux d'informatique (voyageur de commerce notamment).

Choix du chemin le plus court

L'un des exemples majeurs d'auto-organisation chez les fourmis, après celui de la construction du nid, est la capacité des ouvrières de choisir ensemble le chemin le plus court vers une source de nourriture. L'expérience qui a permis de formaliser le mécanisme sous-jacent consiste à placer une source de nourriture au bout d'un pont à deux branches. Lorsque les deux branches du pont sont de mêmes longueurs et une fois qu'un certain nombre de fourmis ont parcouru le pont, la grande majorité des fourmis qui arrivent ensuite au pont vont emprunter la même branche (uniquement celle de gauche ou de droite selon les répliques). Lorsqu'une branche est plus longue que l'autre, c'est toujours la plus courte qui sera prise après le phénomène de choix collectif. Les auteurs de la première étude formalisant le phénomène (Goss et al., 1989) proposent un modèle pour expliquer ce mécanisme. Selon eux, les premières fourmis qui trouvent la source de nourriture commencent le recrutement du nid vers le pont. Les ouvrières

²⁶ Fourmis noires des jardins, très commune en France.

²⁷ Un mécanisme similaire permet aux termites de construire des nids de plusieurs mètres de haut.

vont choisir la branche en fonction de la quantité de phéromones de chaque côté, au début lorsque la quantité de phéromone est trop faible, le choix est aléatoire. Néanmoins, les fourmis ayant parcouru la branche la plus courte vont probablement revenir plus vite, et donc marquer le chemin court plus tôt. Cela induit une petite différence, qui fait que les suivantes vont choisir cette branche avec une plus grande probabilité. Au fur et à mesure des passages, ce phénomène va être amplifié, jusqu'à ce que la branche la plus courte (ou l'une des deux au hasard si elles sont de même longueur) soit presque toujours choisie.

La particularité de ce phénomène de choix est que les fourmis individuellement n'ont pas connaissance de la branche la plus courte, ce n'est pas un individu qui compare les branches et en informe les autres, comme dans le cas d'une décision centralisée, mais bien le groupe en tant que tout qui choisit la meilleure branche²⁸.

On retrouve ces mécanismes de choix collectifs dans d'autres phénomènes chez les fourmis. Les espèces du genre *Themnothorax*²⁹ peuvent choisir ensemble entre plusieurs nids de qualité variable. Pour évaluer la taille du nid, les individus compteraient la densité de phéromones au sol, selon des travaux de Mallon et Franks (2000), ce qui est un exemple de l'intervention de mécanismes individuels complexes à l'origine de choix collectifs.

« L'intelligence individuelle »

La fascination que l'on peut légitimement éprouver à la découverte de phénomènes complexes à grande échelle émergeant de règles simples ne doit pas faire oublier la diversité des comportements individuels chez les fourmis.

Lors du fourragement des espèces très peuplées et audacieuses telles que les fourmis d'Argentine, beaucoup d'individus passent au même endroit et marquent en permanence le sol de phéromones. Il est compréhensible que des comportements collectifs puissent émerger. Pour les espèces où, en raison du nombre plus réduit, la parcimonie est de mise, les tentatives individuelles se doivent d'être plus « intelligentes ». Des phénomènes alors plus complexes sont en jeu à l'échelle individuelle.

À l'occasion d'une revue sur le sujet Feinerman et Korman (2017) rappellent que : « *l'intelligence collective peut émerger de deux sources : la cognition individuelle ou la connectivité entre les individus* ». Ce qui est vrai pour les neurones, où la connectivité est primordiale et les comportements individuels simples, ne l'est pas forcément pour les fourmis où la connectivité est souvent beaucoup plus faible. Il apparaît clair qu'il existe un continuum

²⁸ Cet exemple couramment cité comme exemple d'auto-organisation chez les fourmis fait preuve d'une grande parcimonie. Il illustre parfaitement la volonté des chercheurs travaillant sur l'auto-organisation d'expliquer par des règles simples l'émergence de phénomène complexes. Il ne doit cependant pas occulter la diversité des comportements du vivant, les mêmes auteurs ont montrés peu de temps après que ce mécanisme n'était pas suffisant pour expliquer le comportement d'autres espèces. Les *Linepithema humile* (couramment fourmis d'Argentine), étudiés pour le modèle simple sont en effet assez particulière par leur propension à marquer leur déplacement de phéromones en continu, à l'aller comme au retour du pont. Les fourmis *Lasius niger* quant à elle font usage de phéromones avec plus de parcimonie, peuvent en sélectionner la quantité déposée et font souvent demi-tour lorsque le chemin est trop long ou trop peu marqué (Beckers et al., 1992; Czaczkes and Heinze, 2015). Les modèles deviennent alors de moins en moins « simple », mais n'en sont pas moins intéressants. Cette complexité permettant d'ailleurs à ces espèces une plus grande flexibilité si un nouveau chemin encore plus court est trouvé. *Lasius niger* peut changer de choix lorsqu'un chemin plus court est présenté plus tard, ce que *Linepithema humile* fait plus difficilement.

²⁹ Cf. note 6 p9

dans le choix collectif, entre amplification des capacités de cognition d'un individu suivi par les autres et phénomènes émergents.

À l'échelle individuelle, on trouve de nombreux mécanismes complexes, en particulier lors du fourragement. Les espèces vivant dans les déserts chauds ne peuvent indiquer des pistes de nourriture à d'autres membres de la colonie, les phéromones s'évaporent trop vite. Pour se repérer, certaines espèces utilisent des repères visuels (Wehner et al., 1996), la polarisation de la lumière solaire (Wehner, 1976), la position de la lune (Wehner et Duelli, 1971) ou encore comptent leurs pas (Wittlinger et al., 2006). De manière plus générale Dornhaus et Franks (2008), donnent une revue des différentes capacités cognitives individuelles chez les fourmis, de l'utilisation d'outils, à l'apprentissage.

Une des spécificités des modèles émergents est qu'ils ne nécessitent pas une connaissance de l'état et de l'histoire des individus pour savoir ce que le groupe va faire. Cela peut être le cas lorsque beaucoup d'individus réalisent la même tâche comme le fourragement chez *Linepithema humile*. À l'inverse, pour l'étude des tâches individuelles seul l'individu est pris en compte. Si l'on veut comprendre l'organisation du groupe à tous les niveaux, il est nécessaire d'en connaître aussi les constituants. Cela impose l'étude des individus et de leurs spécificités, dans les cas où leur comportement ne peut être réduit à un nombre limité de règles simples pour expliquer les phénomènes.

Étudier les mécanismes permettant aux fourmis de réaliser des tâches complexes ou de s'adapter à des changements nécessite un travail longitudinal à toutes les échelles : des individus aux colonies. Une fois les phénomènes identifiés, les différentes hypothèses sur leur fonctionnement peuvent être posées, souvent sous forme de modèle mathématique. Il faut alors être en mesure de tester ces modèles, le fait qu'ils reproduisent les phénomènes n'étant pas une preuve qu'ils y correspondent. Identifier les phénomènes, les quantifier afin de pouvoir les comparer aux modèles et ensuite les vérifier implique l'utilisation de méthodes spécifiques.

1.4 Conséquences des avancées méthodologiques en myrmécologie

Les conséquences de l'introduction de nouvelles méthodes en myrmécologie dépassent le simple fait d'offrir un accès plus facile aux données, ou une précision plus grande. Je présenterai quelques généralités sur les méthodes en myrmécologie, puis l'évolution des outils de suivi de l'activité des fourmis. Un cas en particulier a retenu mon attention, celui de la détection automatisée des individus grâce à des codes-barres. Certaines questions, notamment sur le comportement individuel, peuvent ainsi être abordées de manière directe.

Méthodes principales en usage

Terrain et laboratoire

On peut commencer par distinguer deux types de recherches en fonction des lieux d'études : en laboratoire ou en milieu naturel. La frontière n'étant bien sûr pas hermétique.

S'il y a un aspect de la pratique de terrain qui se distingue particulièrement, c'est sans doute l'écologie des populations. L'étude de la répartition des espèces de fourmis dans le monde est sans doute l'aspect de la discipline qui se rapproche le plus de l'idée de la recherche naturaliste de siècles passés. Pourtant les avancées techniques n'ont pas été négligeables, premièrement les méthodes d'échantillonnage ont pu bénéficier des avancées en statistiques, pour passer de l'identification d'espèces à une réelle estimation de la densité de chaque espèce (Ellison et al., 2011). Certains individus du terrain peuvent aussi être collectés afin d'être étudiés a posteriori en laboratoire, que ce soit la morphologie, les organes internes ou encore la génétique. Une mutualisation des informations est rendue possible avec la mise en ligne de ressources d'identification des espèces (AntWeb³⁰). La recherche de terrain de ce type dépasse bien sûr largement l'idée de simple « collection de timbres »³¹, et permet d'aborder des questions très générales d'évolution et d'organisation des sociétés, sans lesquelles les recherches en laboratoire risquent de s'isoler du réel (Tschinkel, 2011).

Le terrain permet aussi d'étudier l'aspect comportemental, en mesurant les paramètres abiotiques (température, humidité, ensoleillement). Il a par exemple été montré que les cycles de fourragement (collecte de nourriture à l'extérieur du nid) et leur intensité dépendent de la température (Jayatilaka et al., 2011) et d'autres facteurs. L'étude des mécanismes de fourragement peut passer par la réalisation de modèles de choix de sortie du nid en fonction des interactions, et leur mise à l'épreuve par l'observation des interactions à l'entrée du nid (Davidson et al., 2016).

Enfin, certains travaux passent par une modification du milieu naturel où les fourmis évoluent. Un des cas les plus courants est sans doute l'ajout de sources de nourriture pour étudier le fourragement (Cerdeira et al., 1998). L'espace dans lequel se déplacent les fourmis peut aussi être modifié, par exemple en supprimant des branches qui servent de chemins entre les nids satellites (Gordon, 2017), cela permet de valider la robustesse des modèles réalisés à partir de l'observation simple. Afin de vérifier l'hypothèse selon laquelle certaines espèces du désert comptent leurs pas pour se repérer, de petites échasses ont été mises à des fourmis sur le chemin

³⁰ <https://www.antweb.org/>

³¹ " All science is either physics or stamp collecting." (Toute science est soit de la physique soit de la collection de timbre), citation apocryphe attribué (injustement) à Ernest Rutherford par le physicien John Desmond Bernal.

du retour au nid (Wittlinger et al., 2006). Avec les échasses, les fourmis font le bon nombre de pas, mais se retrouvent donc trop loin, les pas étant plus grands. Le milieu désertique est inadapté au dépôt de pistes chimiques, à cause de l'évaporation trop rapide, les mécanismes de navigations peuvent donc être assez étonnants. Afin de savoir si la même espèce utilisait la polarisation de la lumière, un dispositif roulant où est placé un miroir a été utilisé (Wehner, 1976). Néanmoins les études de terrain rendent l'utilisation de dispositifs d'interaction plus difficile qu'en laboratoire. De plus, elles ne permettent pas de savoir ce qu'il se passe à l'intérieur du nid ni de contrôler certains paramètres abiotiques comme la température.

Suivre les fourmis

La production de données en myrmécologie représente un défi, en raison du grand nombre d'individus en interactions. La démarche restant encore aujourd'hui la plus simple consiste à réaliser des observations directement sur enregistrements vidéo et compter le nombre de passages en un point (Deneubourg et al., 1990 ; Dussutour et al., 2005) ou les actions individuelles (Pamminger et al., 2014; Retana et Cerdá, 1990; Wilson, 1976). Des séries de photographies ont pu être utilisées pour compter les fourmis sans nécessiter la présence d'un expérimentateur, notamment sur les temps plus longs (Roces and Núñez, 1989; Sendova-Franks and Franks, 1993). L'activité pouvait aussi être mesurée automatiquement, entre autres grâce à des actographes qui comptaient le passage de fourmis lorsque celles-ci passent devant une cellule photoélectrique (North, 1987). Les caméras ont rapidement remplacé ces méthodes.

La vidéo reste avant tout un moyen de saisir le phénomène en train de se produire, de pouvoir l'observer plus longtemps, le stocker et le partager. Il est possible de faire des mesures a posteriori, que l'on n'aurait pas le temps de réaliser sans prise d'image³². On passe ainsi d'une donnée brute à une donnée mathématiquement manipulable et que l'on peut donc comparer à une autre. Un ordinateur permet de numériser les trajectoires individuelles (Mallon et Franks, 2000). Rapidement, des tentatives sont mises en œuvre pour automatiser l'acquisition des trajectoires (Balch et al., 2001). Néanmoins, la propension forte qu'ont les fourmis à se regrouper proche les unes des autres, parfois à se chevaucher rend difficile le suivi sur un temps long sans erreurs d'identification. La technique d'identification classique des individus consiste à marquer les fourmis à la peinture. Une combinaison de couleurs permet de distinguer un grand nombre d'individus (Sendova-Franks et Franks, 1992). Cette méthode peut être utilisée avec des caméras pour une détection automatique, mais uniquement sur de petites surfaces (Ulrich et al., 2018).

Des travaux ont aussi été menés à l'aide de puces RFID, collées sur les fourmis (Bazazi et al., 2016; Robinson et al., 2009). Néanmoins, cela ne permet de détecter la présence qu'aux endroits munis de capteurs, offrant une résolution spatiale bien moindre à celle de la vidéo. La combinaison de caméras et de dispositifs RFID (Weissbrod et al., 2013) permet néanmoins de remédier aux défauts des deux approches séparées. Plus récemment, un système de codes-barres collés sur les individus a permis de suivre les individus de manière robuste même éclairés par infrarouge c'est-à-dire sans couleurs (Mersch et al., 2013a; Saragosti et Kronauer, 2013).

³² Par exemple lors d'expériences de choix de nourriture, deux sources sont données à une colonie qui a été privée de nourriture pendant 4 jours. Les deux sources sont situées au bout d'un porte-à-faux à deux branches. La colonie va par un phénomène de recrutement exploiter préférentiellement une source plutôt que l'autre, cela permet de connaître les capacités de choix alimentaires, et l'on prouve ainsi que les colonies de *Linepithema humile* sont capables de distinguer entre les différents acides aminés (Arganda et al., 2014). Afin d'obtenir une mesure du phénomène, les fourmis passant sur chaque branche sont comptées à chaque instant, grâce à un enregistrement vidéo rejoué au ralenti

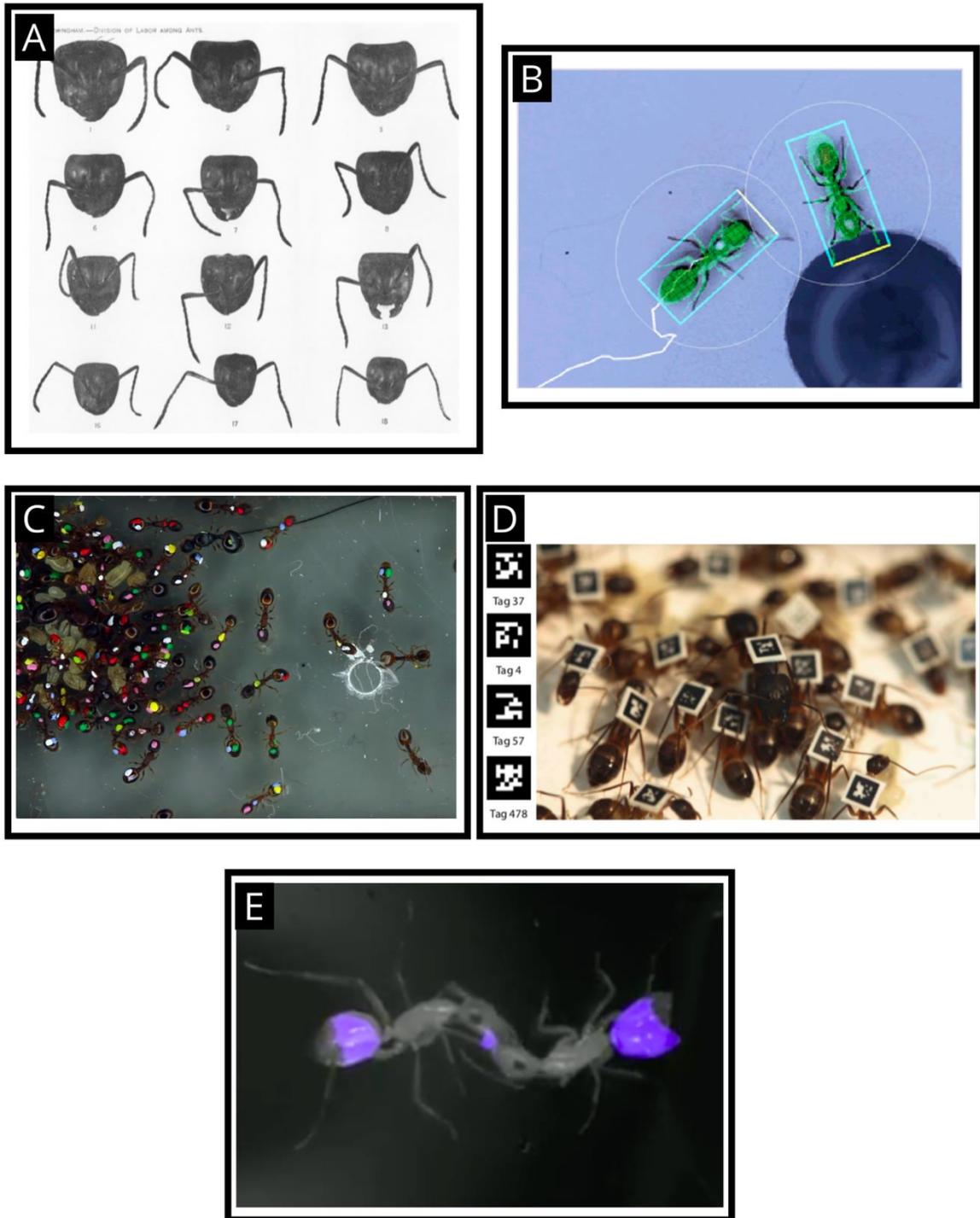


Figure 1-7 *Illustrations d'utilisation d'imagerie en myrmécologie.* (A) Assemblages de photographies prises au microscope illustrant les différences morphologiques chez *Camponotus herculeanus pictus* (Buckingham, 1911) – (B) Image d'un film analysé par le logiciel « Bio-tracking », les trajectoires et orientations des individus sont calculés automatiquement (Software « Bio-Tracking) – (C) Colonie de *Themnothorax* marquées à la peinture avec un code à 4 couleurs afin de les différencier (Ant Painting • Andrew Quitmeyer) – (D) Pendant numérique de cette méthode, identification à l'aide de QR codes collés sur le thorax (Mersch et al., 2013a) – (E) Échange de nourriture d'un individu à l'autre par trophallaxie, la nourriture marquée en fluorescence est visible en couleur dans le gastre de chaque individu (Greenwald et al., 2015).

Les données extraites peuvent ainsi être partagées, et analysées par d'autres équipes, pratique intéressante à la vue de la difficulté que pose l'expérimentation en myrmécologie, étant donné le nombre de répliques imposé par les variabilités. On trouve pourtant encore peu d'exemples de cette pratique comme l'ont fait (Gallotti et Chialvo, 2018) à partir des données de Christensen et al. (2015).

La vidéo peut aussi rendre accessibles des phénomènes invisibles car trop rapides, comme la fermeture des mandibules de l'espèce *Odontomachus bauri*, ce qui leur permet même de sauter, filmée à 70 000 images/s (Spagna et al., 2008).

Qu'apportent les nouveaux outils ?

“the reconstruction of mass behaviour from a knowledge of the behaviour of single colony members is the central problem of insect sociology”³³

E.O. Wilson, 1971

La question de la répartition des tâches permet d'illustrer les difficultés soulevées lors de l'étude expérimentale des comportements individuels reliés à un comportement collectif, et les conséquences de l'introduction de nouveaux outils.

Les mécanismes conduisant à la répartition des tâches entre les individus restent encore étudiés et discutés (Beshers et Fewell, 2001). Comme je l'ai dit plus haut (Castes comportementales, p37), une des propositions consiste à dire que les tâches sont réparties selon l'âge des fourmis. Vérifier une telle proposition nécessite un effort expérimental considérable si l'on compte suivre l'activité d'individus marqués sur de longues durées. Afin d'éviter cela, des critères morphologiques sont utilisés afin d'estimer l'âge, comme l'usure des mandibules (Higashi, 1974). Wilson (1976) a estimé l'âge des individus à partir de la couleur des individus, et trouve une évolution des tâches en fonction de l'âge chez *Pheidole dentata*, avec des classes d'âge ne réalisant pas du tout certaines tâches.

Jusqu'à récemment, l'un des seuls à avoir utilisé une mesure directe est Lenoir (1979) qui a étudié l'espèce *Lasius niger* lors de sa thèse portant sur la division du travail chez cette espèce. Pour cela, il a suivi des individus pendant 40 jours et noté leurs comportements. Il retrouve une évolution générale de certains types de tâches vers d'autres, dans l'ordre trouvé par les méthodes indirectes (chez 50 % des individus). Néanmoins, il observe aussi des changements à rebours de l'ordre établi, ce qui infère l'existence de classes de comportements en fonction de l'âge qui soient hermétiques les unes aux autres.

Plus récemment, Mersch et al. (2013) ont pu suivre l'activité d'une colonie de *Camponotus fellah* individuellement marqués, 41 jours durant. Ils retrouvent une répartition des tâches en fonction de l'âge, mais dont la statistique temporelle grandement l'importance, les distributions d'âges pour chaque tâche étant très larges. Ils reprochent aux études précédentes utilisant une mesure indirecte de l'âge d'être imprécises et valables uniquement pour les premiers jours après éclosion. À partir de leurs observations, les auteurs sont en mesure d'affirmer l'importance de la structure spatiale sur la répartition des tâches.

³³ « La reconstitution des phénomènes comportementaux de groupe, à partir de la connaissance des comportements individuels, est le problème central de la sociologie des insectes », in *The Insect societies* (Wilson, 1971), p 227.

Ce dernier exemple pourrait n'être vu que comme une précision sur un phénomène déjà connu, mais la méthode utilisée apporte une quantification des phénomènes sur les temps longs jusqu'ici inexistante (excepté le travail de Lenoir selon les auteurs³⁴). Cela a permis de pointer la flexibilité des individus comme étant sans doute à la source des capacités d'adaptation des colonies, dont les modèles de changement de castes avec l'âge ne permettent pas d'expliquer l'amplitude.

Quantifier les individus dans le groupe

« Il est bon de se rappeler que les naturalistes à système répugnent à admettre que les caractères importants puissent varier. » (Darwin)

L'exemple précédent démontre l'intérêt d'accéder à la statistique complète de la colonie. Une autre avancée méthodologique plus récente fait preuve de l'intérêt de la connaissance de l'état des individus pour comprendre les phénomènes de groupe (Greenwald et al., 2018). Cette technique dont les instruments sont empruntés à la biologie cellulaire (marquage des protéines en fluorescence) a permis de mesurer les échanges de nourritures par régurgitation (trophallaxies) entre les individus. La nourriture sous forme liquide est mélangée à une substance fluorescente, ce qui offre un excellent contraste (Greenwald et al., 2015) et permet de mesurer la quantité de nourriture dont chaque individu dispose. Les auteurs ont pu ainsi reconstruire le mécanisme selon lequel les fourrageuses mesurent la quantité de nourriture dans la colonie et sortent en quête de nourriture en fonction de la satiété des autres membres.

Bien que l'aspect collectif soit important, les différences de réponses à de mêmes stimuli présentent un sujet d'intérêt majeur (Jeanson et Weidenmüller, 2013), notamment pour comprendre comment l'organisation émerge du comportement individuel. En effet, une colonie de fourmis identiques répondant de la même manière à tous les stimuli serait bien moins capable d'une répartition des tâches. Cela particulièrement chez les fourmis, où l'on observe une division des tâches, qui prend un rôle majeur dans le succès évolutif. Alors que l'on considère la colonie comme un super-organisme, la plasticité du comportement que peuvent avoir les individus est sans doute à l'origine de la robustesse face à des conditions toujours changeantes. De manière générale, pour l'étude du comportement cet aspect gagne à être étudié en détail, considéré comme plus que du "bruit", au-delà des polémiques sur l'utilisation du terme "personnalité" (Roche et al., 2016). J'ai été amené lors de mes expérimentations à m'intéresser à la caractérisation de cette variabilité.

³⁴ Toujours selon [Mersch et al. \(2013\)](#) (supplementary materials), en réalité on peut retrouver d'autres études que celles de Lenoir où a été réalisé le suivi des individus dans le temps (Mirenda et Vinson, 1981).

1.5 Le travail de thèse

La question primaire peut être formulée ainsi : que se passerait-il si un ordinateur et des fourmis pouvaient dialoguer ? Que se diraient-ils ? Est-ce qu'ils s'ignoraient ?

Pour s'intéresser à ces questions, il faut disposer d'un dispositif qui établisse le lien entre les fourmis et l'ordinateur. Une machine qui lorsqu'une colonie de fourmis est introduite en son sein puisse établir le lien entre les fourmis et l'ordinateur, créant ainsi un système biohybride. Comment créer un tel dispositif ?

J'ai conduit mon travail de thèse en deux étapes. Le premier étant la production de méthodes à partir d'outils nouveaux (impression 3D et systèmes d'imageries embarqués). J'ai exploré les possibilités de production d'environnements pour les fourmis, offerts par l'impression 3D. Avec notamment une proposition d'environnement modulaire standardisé. J'ai aussi travaillé à mettre en place des outils d'enregistrements vidéo miniaturisés et répliquables, ainsi qu'un ensemble d'outils légers d'analyse d'image. Enfin, j'ai réalisé une preuve de fonctionnement en suivant pendant un an une colonie de fourmis dans un environnement imprimé en 3D, puis analysé l'activité à l'aide des outils conçus.

Le second axe a porté sur la conception et l'utilisation d'environnements actifs où la température peut être contrôlée localement. Les études réalisées ont porté principalement sur la caractérisation du comportement individuel lorsque la température est modifiée. La suite de ce travail a consisté à évaluer dans quelle mesure il était possible de contrôler le comportement individuel par le biais de la température, en rendant autonome le dispositif, capable de connaître la position de la fourmi en temps réel et de choisir les températures en fonction.

Environnements imprimés en 3D et dispositifs de suivi des individus

Au cours de ces dernières années se sont développés des techniques et outils de prototypages rapides tournés vers le grand public. Un des exemples le plus connus est celui de l'impression 3D qui, bien que n'étant pas à proprement parler grand public, bénéficie d'une couverture médiatique large. De même, des outils d'électroniques, jusqu'ici cantonnés à un usage professionnel ou à quelques hobbyistes expérimentés, ont vu leur accessibilité grandement améliorée. Notamment avec l'essor des cartes programmables Arduino³⁵ et plus récemment des micro-ordinateurs Raspberry Pi³⁶. Il devient possible d'utiliser des capteurs et actionneurs électroniques avec un seuil de connaissances techniques bien plus bas. Ces derniers outils ont été développés initialement pour rendre accessible à tous et sensibiliser à l'électronique, la facilité de mise en œuvre de projets à l'aide de ces outils a été telle que leur utilisation s'est développée bien au-delà d'une simple utilisation pédagogique, et qu'on les retrouve dans des projets plus complexes techniquement. La facilitation qu'ils apportent en matière de prototypage rapide en fait de très bons outils de laboratoire en recherche expérimentale. Or comme discuté plus haut, les avancées méthodologiques ont permis des avancées non négligeables en myrmécologie.

La variété des constructions qui peuvent être d'intérêt pour la myrmécologie avec ces outils n'est sans doute limitée que par l'imagination. J'ai donc choisi d'explorer l'un des aspects des dispositifs construits avec ces outils : leur faible coût, en terme financier, mais surtout de temps

³⁵ <https://www.arduino.cc/>

³⁶ <https://www.raspberrypi.org/>

de travail par rapport à des méthodes conventionnelles. Cet avantage permet de s'attaquer à une problématique capitale en myrmécologie : la nécessité de réplication des expériences. En effet, la variété des comportements observés est large, quand bien même les conditions sont identiques, ce qui implique de recommencer plusieurs fois les mêmes expériences. Avoir à disposition des dispositifs identiques permet de paralléliser le travail et d'aborder la description des comportements dans une gamme plus large.

J'ai travaillé sur plusieurs prototypes d'environnements qui permettent à une colonie de fourmis de se développer sur des temps supérieurs à l'année. Un des prototypes est composé de modules imprimés en 3D. Une colonie a été introduite dans le dispositif et suivie pendant plus d'une année.

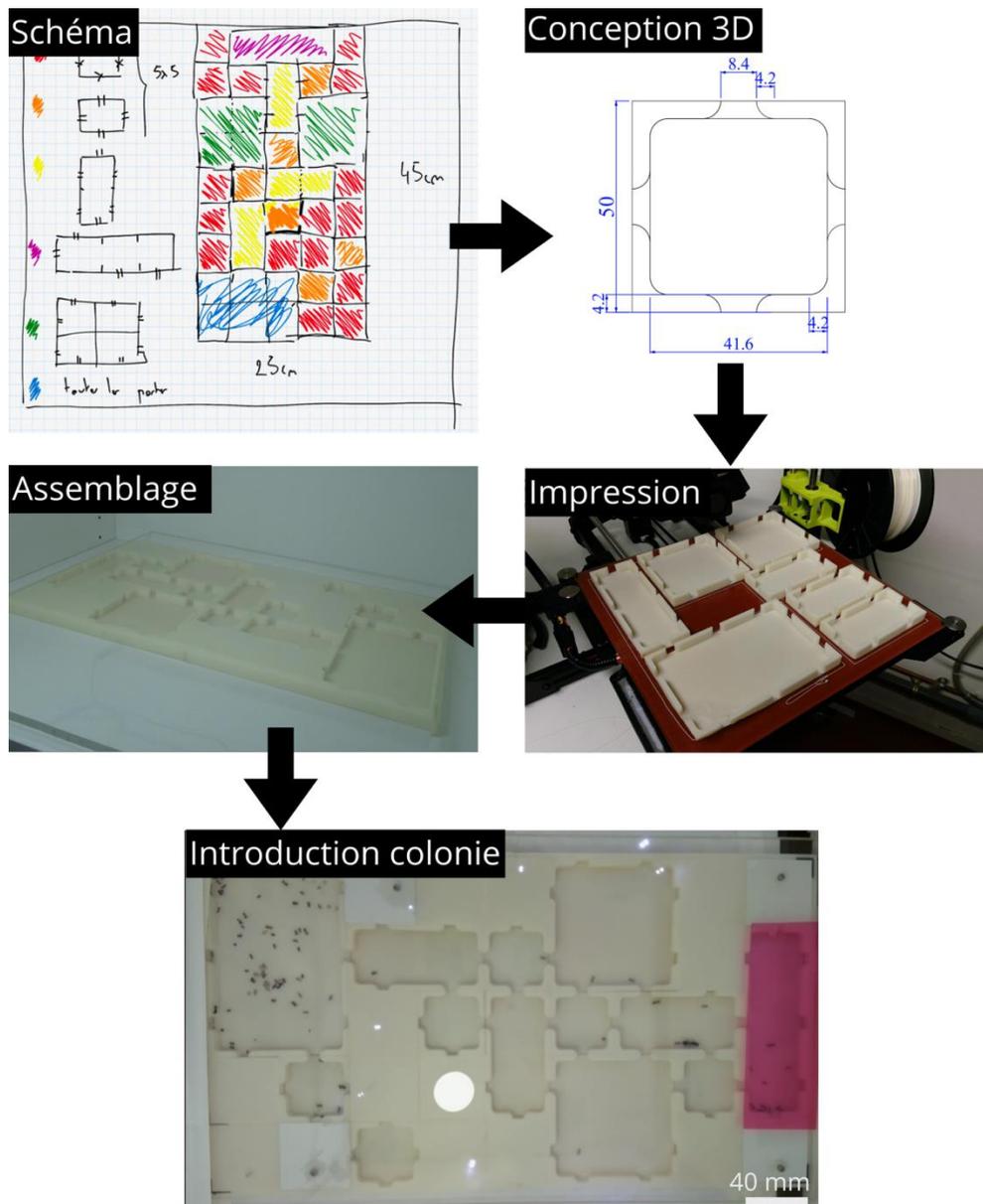


Figure 1-8 Principe de réalisation des environnements modulaire. À partir de l'idée initiale, les pièces sont modélisées à l'aide d'un logiciel de CAO³⁷. Puis les différents modules sont

³⁷ CAO : Conception Assistée par Ordinateur – j'ai utilisé FreeCAD pour ces modules.

imprimés en 3D. Ils sont assemblés afin de prendre la structure voulue. Enfin, une colonie de fourmis est introduite dans le système (ici Messor barbarus).

J'ai développé un ensemble d'outils pour l'enregistrement continu de films de l'activité et des conditions extérieures (telles que la température ambiante). Le flux vidéo direct est accessible par une page web. Ces dispositifs de suivi peuvent être répliqués facilement afin de réaliser de nombreuses répliques d'expériences de suivi sur le long terme.

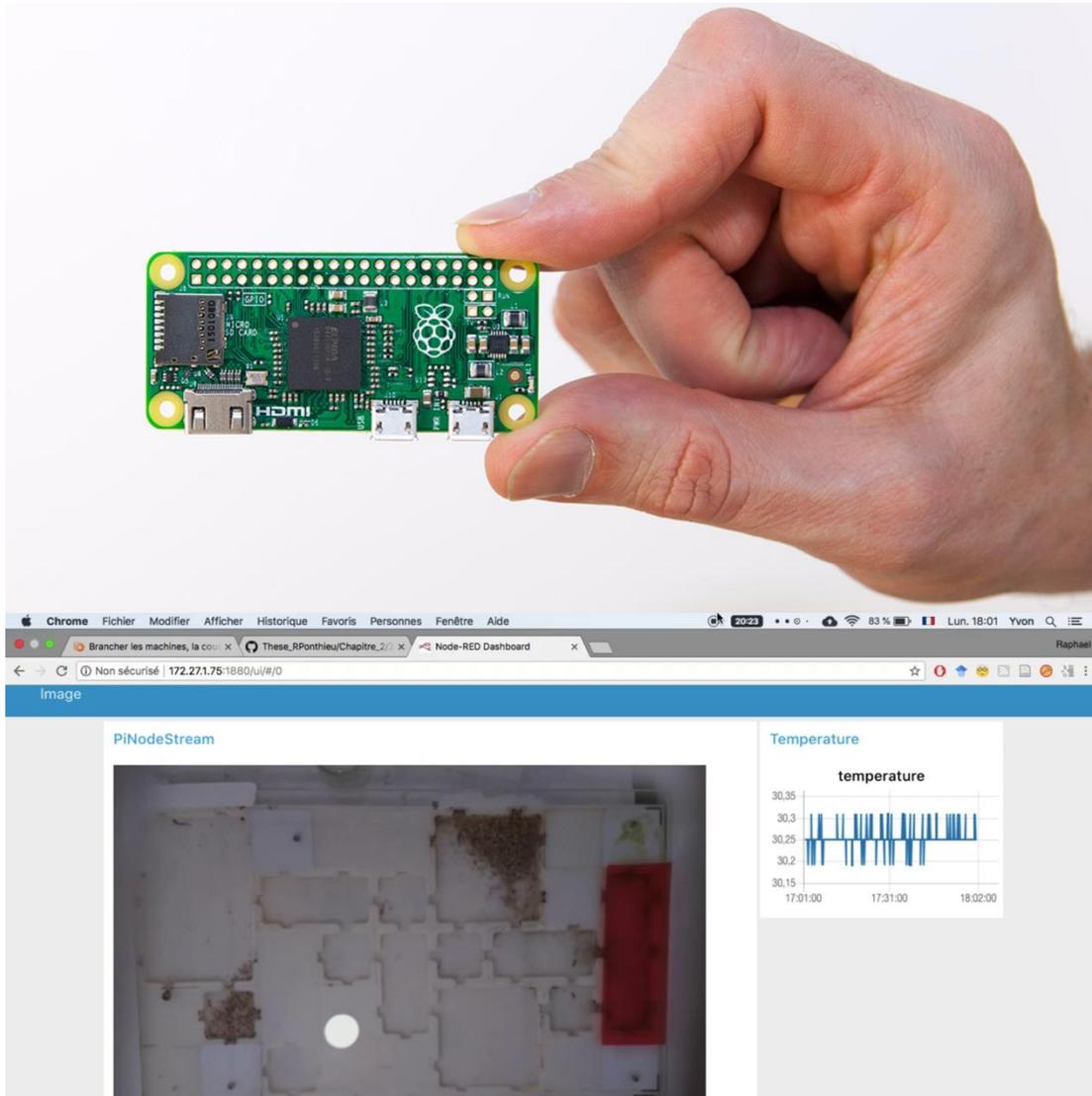


Figure 1-9 Raspberry pi zero et capture d'écran de la page web de suivi de la colonie. La Raspberry Pi est un micro-ordinateur à bas prix (10 €) auquel on peut connecter une caméra et des capteurs. Un enregistrement vidéo est réalisé en continu à un taux de 5 images par seconde. Le flux vidéo en direct ainsi que l'enregistrement de la température est accessible sur une page web.

J'ai en parallèle développé un ensemble d'outils numériques de traitement et d'analyse d'images, répondant à la nécessité de transformations de données massives acquises sur plus d'une année.

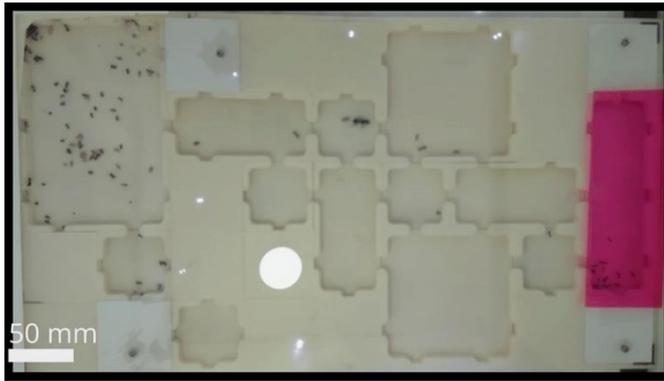
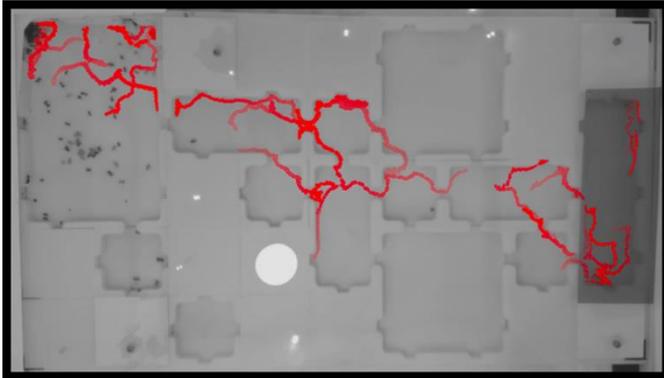
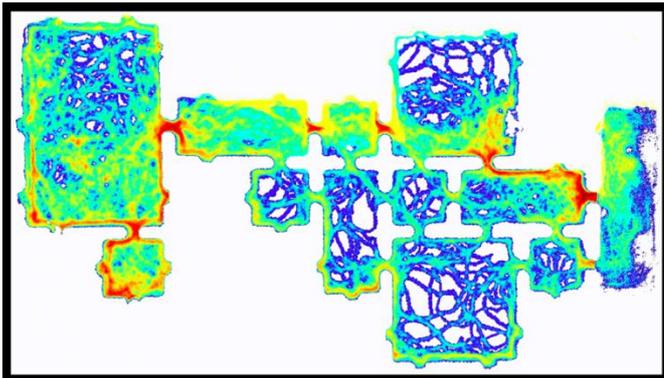


Image d'origine



Calcul du mouvement



Densité d'activité aux temps longs

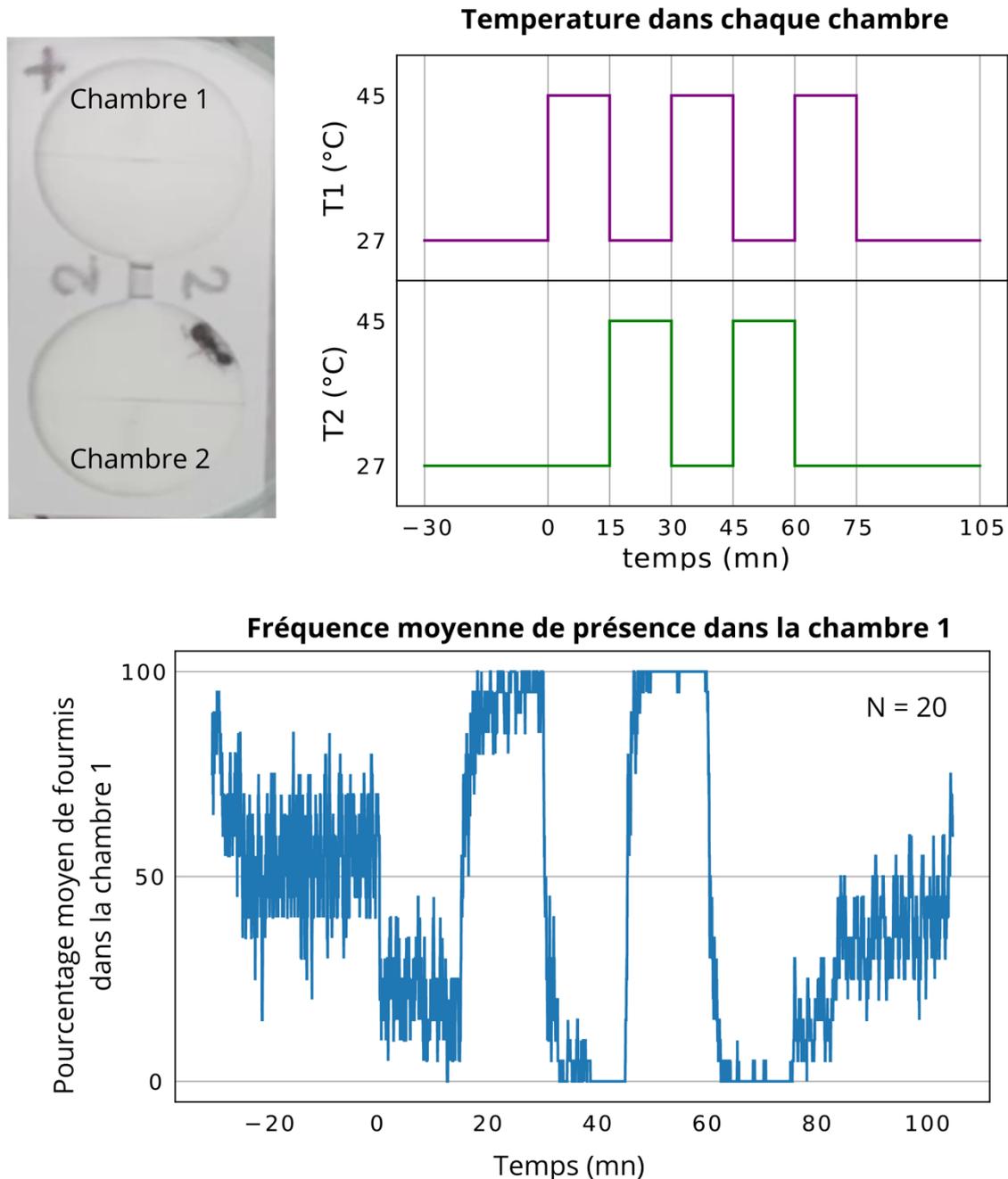
Figure 1-10 Illustration d'un des outils d'analyse d'image. À partir des enregistrements vidéo bruts, le mouvement des individus est calculé sur des temps courts (au milieu surimpression des mouvements durant une minute). Ces données peuvent être agrégées afin de construire des représentations de l'activité sur des périodes plus longues (en bas, la densité d'activité pendant une heure est représentée, en rouge les lieux de plus forte densité, en bleu faible densité).

Ces travaux ont permis d'évaluer les différentes possibilités offertes par les techniques récentes en prototypage rapide : l'impression 3D, les micro-ordinateurs et l'électronique associée. Les outils développés sont maintenant opérationnels et peuvent être partagés, que ce soit pour des études sur les fourmis, ou d'autres espèces dont on mesure l'activité.

Agir sur les conditions environnementales et caractériser la réponse comportementale

J'ai utilisé les mêmes outils que ceux mentionnés ci-dessus pour cette autre partie de mon travail : impression 3D, micro-ordinateurs et capteurs électroniques. J'ai dans ce cas poussé

leur utilisation pour la construction de dispositifs dans lesquels la température peut être contrôlée localement.



*Figure 1-11 Illustrations des expériences thermiques. (A) Le dispositif expérimental est composé de deux chambres connexes dans lesquelles une fourmi (*Messor barbarus*) est libre de se déplacer. (B) Chaque chambre est contrôlée indépendamment en température, de sorte à alterner la chauffe à 45 °C entre les deux. (C) Sur 20 réalisations, la fréquence de présence est en moyenne fortement diminuée dans la chambre chaude.*

Contrairement aux systèmes inertes, les systèmes vivants ont leur autonomie vis-à-vis de conditions environnementales. Soumise à des changements de température, une barre de métal se comportera toujours de la même manière, c'est loin d'être le cas pour une fourmi ou entre des individus. J'ai soumis des individus à des expériences où la température des zones était différente, et ai quantifié la réponse comportementale.

Les résultats de ces expériences ont permis d'avancer vers l'objectif de construction d'un système biohybride et vers les expériences de contrôle du comportement.

L'intérêt vis-à-vis de la myrmécologie a été dans la recherche d'outils de quantifications du comportement individuel dans des situations contrôlées. Bien qu'une tendance générale de réponse à la température puisse être mesurée, les individus font rarement la même chose. L'amplitude de la variabilité de comportement pour un même individu soumis plusieurs fois à des conditions identiques a de fortes implications pour la conception d'expériences de ce type.

Le système biohybride

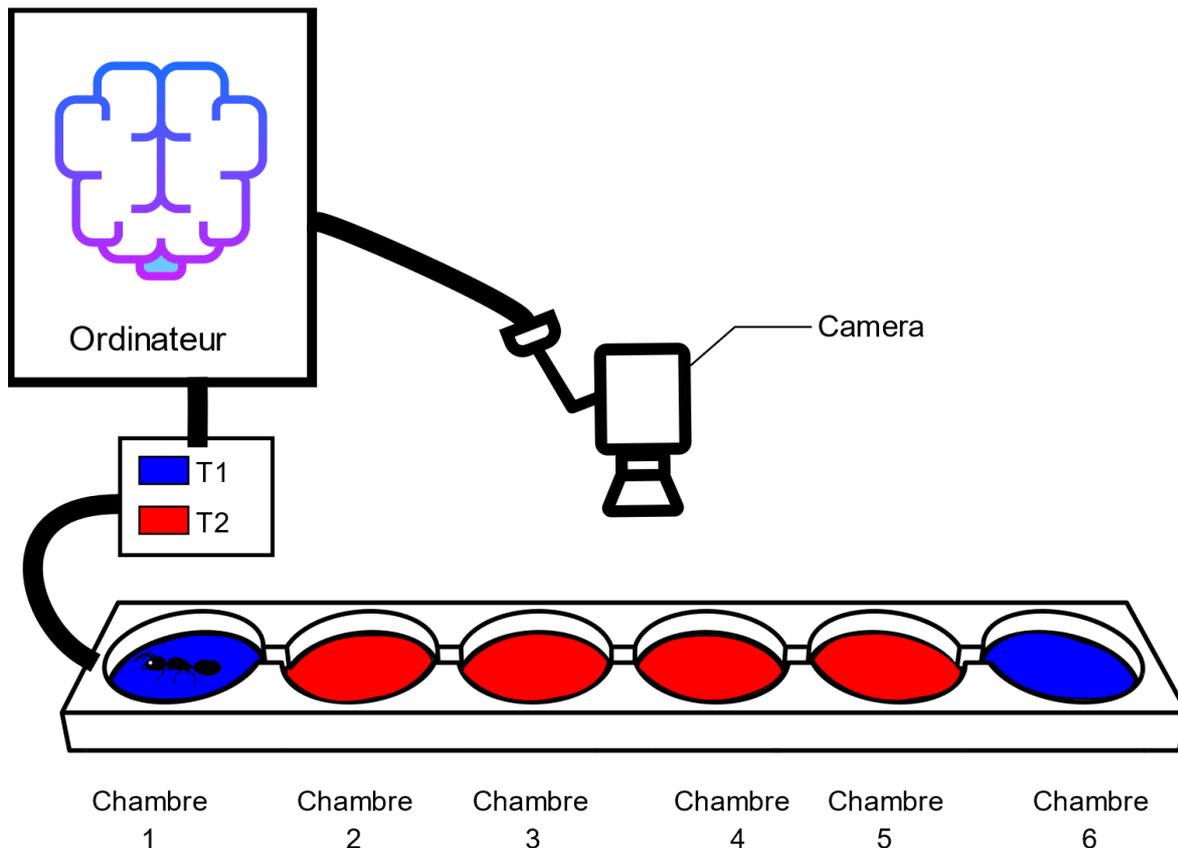


Figure 1-12 *Illustration du principe du dispositif expérimental.* La fourmi peut se déplacer entre six chambres qui peuvent toutes avoir des températures différentes. La caméra permet à l'ordinateur de savoir où se trouve la fourmi, et d'imposer des consignes de températures dans les différentes chambres en fonction de cela.

Enfin, à partir de l'expérience et des résultats acquis lors du travail mentionné plus haut, j'ai conçu un dispositif de contrôle de la température à six chambres, capable de suivre en temps réel la position d'une fourmi et d'ajuster automatiquement la température en fonction. Ce système a permis de spécifier les conditions de faisabilité de systèmes biohybrides avec des fourmis et de découvrir les spécificités du contrôle. La variabilité de réponse à un stimulus thermique chez les fourmis s'est révélée varier au cours du temps d'une manière inattendue, ce qui ouvre sur des questions du rôle de cette variation sur l'organisation du groupe.

Les chapitres suivants décrivent en détail ces sujets : d'abord les techniques de production d'environnements d'études par impression 3D ainsi que les outils de capture et d'analyse de

vidéos. Ensuite les expériences de caractérisation du comportement face à des changements de température dans un système composé de deux chambres climatisées, et enfin les expériences de contrôle de comportement dans le système à six chambres. La création d'outils expérimentaux a constitué une partie considérable de mon travail, le manuscrit s'achève par des annexes correspondantes aux différents chapitres qui explicitent les détails techniques des outils conçus.

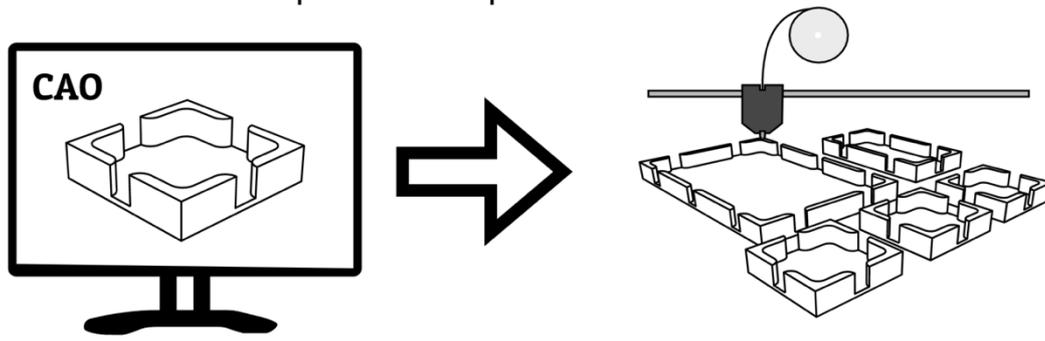
2 Environnements pour l'étude à long terme et outils d'analyse

Le suivi de l'activité de colonies de fourmis sur des durées supérieures à l'heure présente de nombreux défis techniques, d'autant plus que la variabilité des comportements impose la mise en place de répliques. Je propose ici un ensemble de méthodes qui permettent de répondre à ces contraintes : enregistrer l'activité d'une colonie tout en permettant sa croissance, ceci à moindre coût et à l'aide de techniques facilitant la réplication des systèmes.

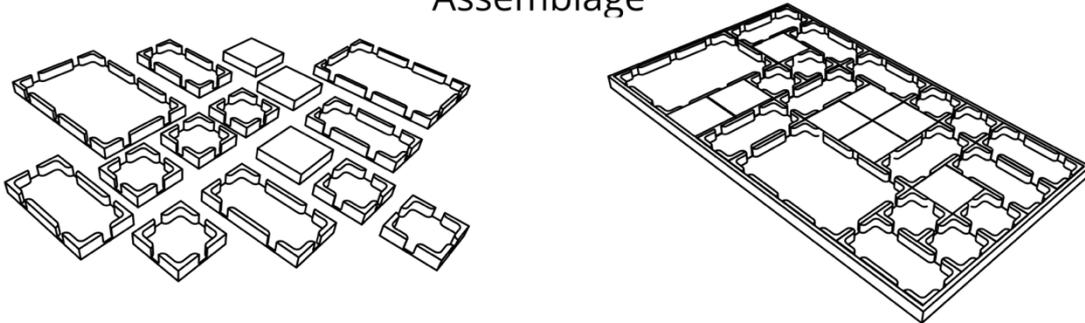
J'ai travaillé sur plusieurs prototypes d'environnements qui permettent à une colonie de fourmis de se développer sur des temps supérieurs à l'année. Des modules sont imprimés en 3D et assemblés, puis une colonie est introduite dans le système. Je présente ces prototypes, puis leur exploitation. J'ai mis en place des méthodes d'enregistrements adaptés aux temps longs, qui peuvent être réutilisés pour des systèmes expérimentaux très variés. Je présente leurs fonctions ainsi que les informations nécessaires à leurs construction et utilisation. Des enregistrements sur temps longs nécessitent des outils d'analyse d'images adaptés, que j'ai développés et que je présente aussi.

La construction de tels systèmes est rendue possible par l'utilisation de moyens informatiques et électroniques récents, dont les possibilités dépassent le domaine de la myrmécologie ou du comportement animal. Je présente donc aussi des versions génériques de ces outils, qui peuvent ainsi être utilisés dans d'autres domaines.

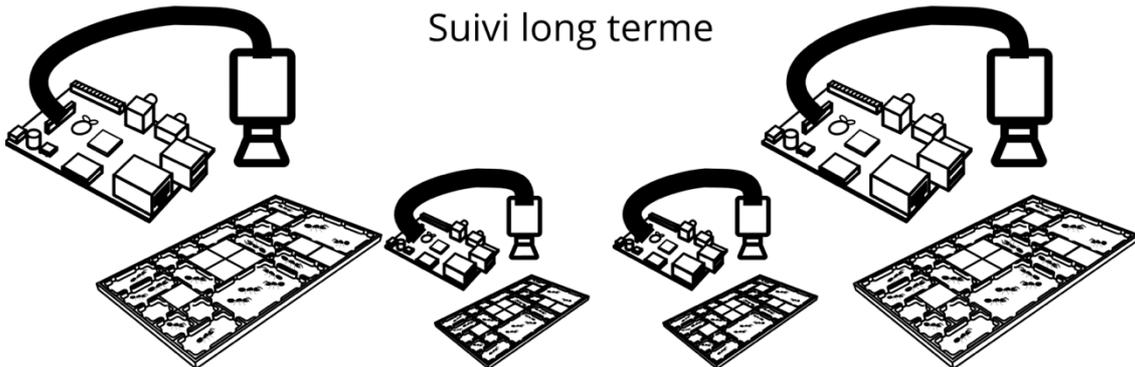
Conception et impression des modules



Assemblage



Suivi long terme



Analyse

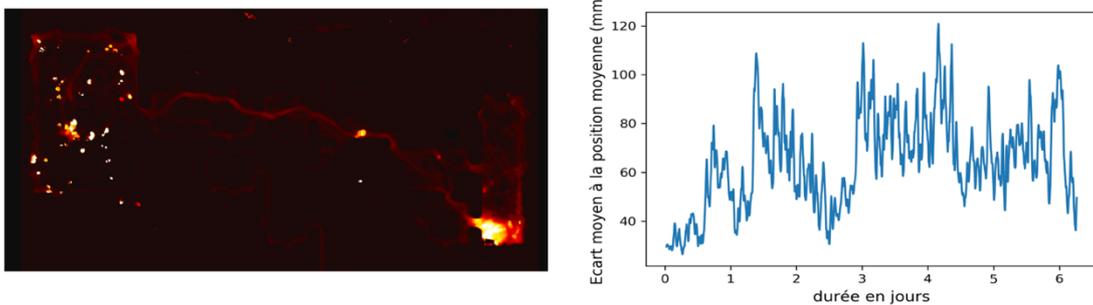


Figure 2-1 Principe général. Des modules sont conçus et imprimés. Ils peuvent être assemblés en de nombreuses configurations afin d'obtenir un environnement à la géométrie désirée. Une colonie dont l'activité est enregistrée par une Raspberry Pi est introduite, plusieurs répliques peuvent être lancées en parallèle. Les vidéos sont analysées à l'aide d'outils dédiés, ici en bas à gauche la densité de présence moyenne sur 10 minutes (intensité lumineuse proportionnelle à la densité) et à droite l'évolution de l'étalement de la colonie dans le système sur plusieurs jours.

2.1 Motivations du travail

Comme énoncé dans le premier chapitre, l'objectif à long terme est de réaliser un environnement connecté, de construction modulaire, qui permette de suivre l'activité tout en modifiant dynamiquement les conditions, ceci sur des temps longs. Cet objectif m'a conduit à produire des méthodes nouvelles qui répondent à des problématiques expérimentales de myrmécologie.

Environnements d'études standardisés

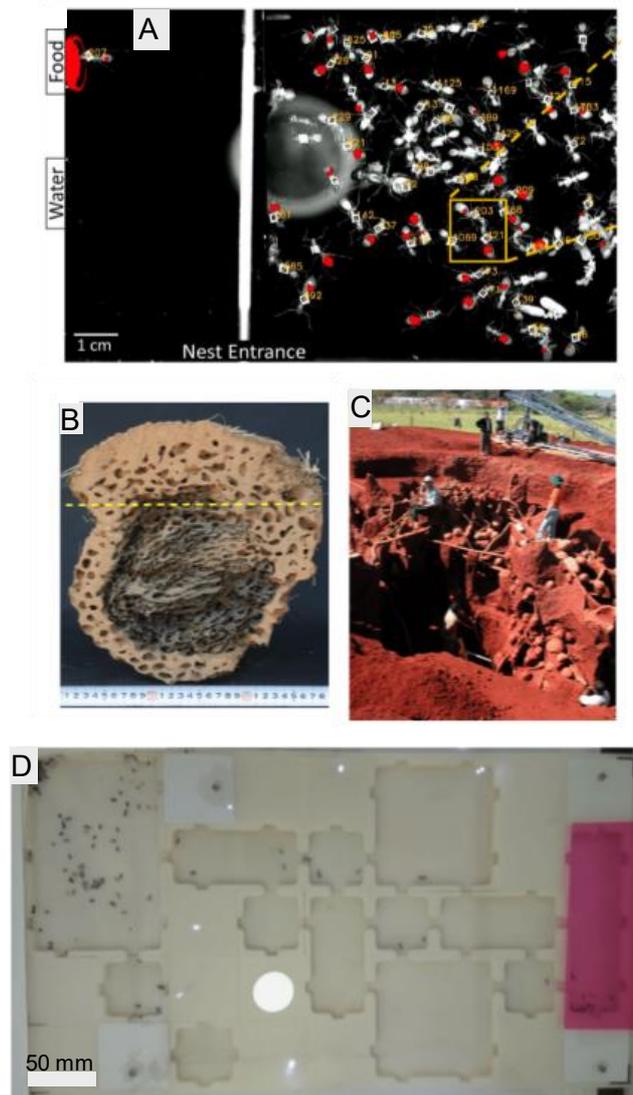


Figure 2-2 Environnement d'étude en laboratoire, nids naturels et environnement modulaire proposé. (A) Structure minimale d'un environnement expérimental ici pour une étude sur la dissémination de la nourriture au sein du nid : à droite l'espace de nidification, à gauche l'aire de fourragement. (Greenwald et al., 2018) (B) Coupe sagittale d'un nid naturel de *Camponotus cumulans*. Photographie par Christian Jost. (C) Excavation d'un nid d'*Atta Laevigata* au Brésil. Copyright W. Thaler. (D) Vue du dessus d'un environnement imprimé en 3D, il est composé par assemblages de modules de dimensions variés.

En général, la structure des environnements artificiels pour les études du comportement est relativement sobre. Une zone à l'abri de la lumière fait office de nid et est souvent composée d'une seule chambre. Cette chambre est connectée à une aire de chasse où les fourmis fourragent, aussi composée d'une seule zone. Les nids naturels sont pourtant composés de nombreuses chambres à la géométrie complexes, et peuvent atteindre des dimensions impressionnantes. Sans aller jusqu'à reproduire les structures naturelles, il est possible d'apporter un peu de variété aux environnements expérimentaux, avec le souci de la reproductibilité et surtout de la simplicité d'utilisation. Je propose pour cela l'utilisation de modules imprimés en 3D qui peuvent être produits facilement, assemblés selon la structure désirée, et réutilisés après cela.

La technique d'impression 3D peut aussi être utilisée afin de produire des environnements plus complexes qui puissent être répliqués, comme des structures labyrinthiques, afin d'étudier spécifiquement la relation entre comportement et géométrie de l'environnement.

Imagerie et analyse

L'étude de l'activité des colonies sur des temps longs a permis de confirmer et d'étendre les connaissances sur de nombreux aspects du fonctionnement des colonies. Par exemple sur la conception de la répartition des tâches au sein de la colonie est un sujet majeur sur lequel de nombreuses théories ont vu le jour, comme évoqué au chapitre précédent. L'âge est dans ce cas considéré comme un facteur important, les individus ayant tendance à changer de tâche de prédilection avec l'âge (Hölldobler et Wilson, 1990 ; Gordon, 1996). Néanmoins cette répartition des tâches comporte une grande flexibilité, donc de la variabilité, il convient d'obtenir un nombre suffisant d'observations. Pour cela il faut être capable de distinguer les individus, de noter leur comportement, et de répéter cela sur une durée suffisante. Habituellement l'âge est estimé par l'observation de critères morphologiques (Wilson, 1976). Bien qu'intellectuellement satisfaisant, ce principe de répartition des tâches selon l'âge n'est pas vérifié pour toutes les espèces, et ne semble pas être une règle majeure. Un des seuls travaux à mesurer l'évolution de la caste sur des individus marqués sur des temps longs (plutôt que d'estimer l'âge) a observé chez *Lasius niger* des changements de caste au cours du temps dans les deux « sens » (de nourrice à fourrageuse et inversement) (Lenoir, 1979) (période d'étude de 40 jours). Mersch et al. (2013) à qui l'on doit le premier appareillage de suivi des individus automatisé sur de temps longs, n'ont quant à eux pas observé de changements liés à l'âge chez *Camponotus fellah* lors de leur observation sur 41 jours. L'usage de cet outil sur d'autres espèces permettra de vérifier l'existence de cette répartition en fonction de l'âge, et surtout d'en mesurer l'importance³⁸.

Le caractère fastidieux de la collecte explique la rareté de l'utilisation de données sur des temps longs. Il est difficile de rester par exemple plus d'une heure en continu à compter le flux d'individus en un point sans que le nombre d'erreurs s'accumule.

L'utilisation de vidéos numériques, couplées à des outils d'analyse d'image, permet aujourd'hui, dans une certaine mesure, de remplacer l'expérimentateur. L'histoire de ces

³⁸ Il convient de noter ici un fait d'une grande importance relativement à cette question. En milieu naturel, la durée de vie des ouvrières fourrageuses est bien plus faible qu'en laboratoire (quelques jours contre parfois quelques centaines en laboratoire). C'est une donnée capitale qui permettrait d'expliquer l'absence d'observation de polyéthisme lié à l'âge en laboratoire (le remplacement n'étant plus de l'ordre de la nécessité courante). Ce fait indique l'intérêt, à long terme, d'adapter les techniques nouvelles de laboratoire à un usage sur le terrain.

techniques de détection remonte aussi loin qu'il a été possible techniquement de le faire. Atmar et al en 1973 (Figure 2-3) développent un système de comptage d'insectes à fin agroalimentaire, alors que les appareils de capture d'image numérique n'existent pas encore. L'image est détectée à l'aide d'un photomultiplicateur muni de filtres pour les couleurs rouge bleu et vert. L'échantillon se déplace et chaque pixel est acquis l'un après l'autre (il va sans dire que ce système ne fonctionne que pour les insectes inertes). Les avancées ont suivi les progrès techniques, avec notamment l'utilisation de caméra numérique (I. Y. Zayas et P. W. Flinn, 1998). Il devient ensuite possible d'appliquer ces techniques à des enregistrements vidéo (Balch et al., 2001) afin d'obtenir les trajectoires des individus. De nombreuses méthodes et outils pour extraire les trajectoires vont alors progressivement voir le jour en apportant chaque fois leurs lots d'améliorations (Bustamante et Amarillo-Suárez, 2016; Feldman et al., 2012; Software » Bio-Tracking; Yamanaka et Takeuchi, 2018).

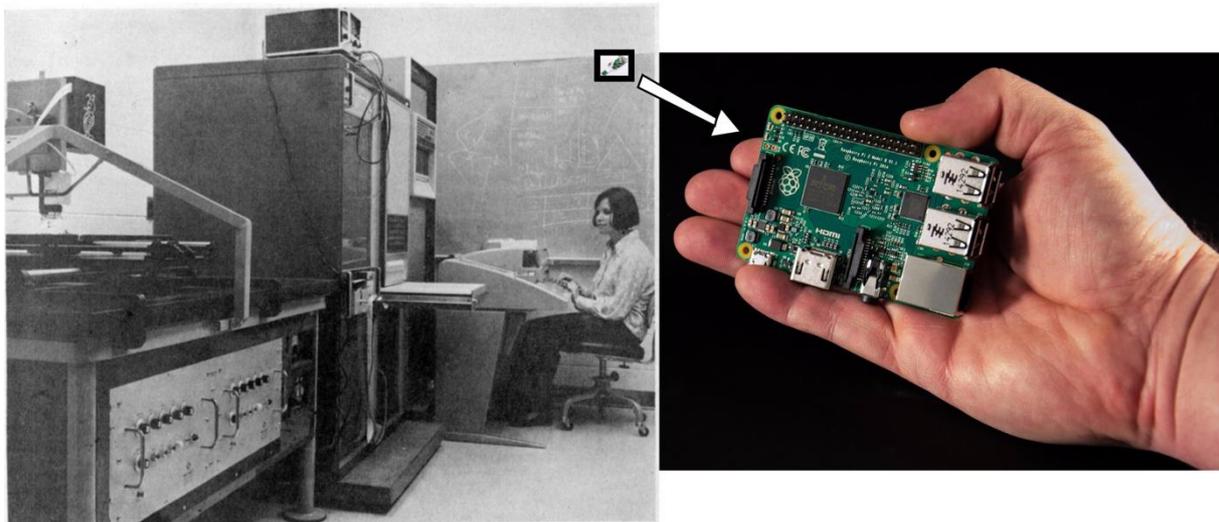


Figure 2-3 *Évolution des dispositifs de capture et d'analyse d'image. Les progrès de miniaturisation de l'électronique en seulement 30 ans ont permis de réaliser des tâches similaires sur des dispositifs de taille et d'accessibilité radicalement différents. À gauche un système de détection automatique d'insectes (Atmar et al., 1973). À droite une Raspberry Pi, micro-ordinateur à bas coût sur lequel il est possible d'attacher une caméra et réaliser des tâches de détection en temps réel. Le petit encart sur l'image de gauche représente une Raspberry Pi et sa caméra à l'échelle.*

Malgré ces avancées, il reste difficile de suivre les individus sur le long terme, il arrive souvent que deux individus soient en contact, voire que l'un passe sur l'autre. Dans ce cas, la machine risque de les confondre pour remédier à ce problème d'identification, des puces RFID peuvent être collées sur les individus (Bazazi et al., 2016 ; Robinson et al., 2009). Néanmoins, cela ne permet de détecter la présence qu'aux endroits munis de capteurs, offrant une résolution spatiale bien moindre que celle de la vidéo. La combinaison de caméras et de dispositif RFID (Weissbrod et al., 2013) permet néanmoins de pallier les défauts des deux approches séparés. Une autre approche consiste à placer un code-barre sur chaque individu, et grâce à la vidéo de pouvoir l'identifier, cela même s'il est perdu de vue (Mersch et al., 2013a). J'ai discuté plus haut des avancées que permettent de tels dispositifs.

De grandes avancées sont attendues de leurs utilisations ; leur utilisation peut même être combinée avec des outils d'imageries plus avancés comme pour la mesure de la quantité de nourriture dans chaque individu (Greenwald et al., 2015, 2018). La qualité et surtout la quantité des mesures font un grand bond en avant. Néanmoins, ces méthodes nécessitent l'acquisition

d'une expertise et un travail conséquent, par exemple pour coller un code-barres sur chacun des individus. J'ai travaillé pour ma part sur un système dont le caractère principal est la facilité de réplification. Cette nécessité de réplification des expériences due à la nature statistique du comportement est d'autant plus cruciale que l'on étudie un ensemble d'individus. Dès lors, il est préférable de réaliser des répliques en parallèle, j'ai donc conçu un système que l'on puisse facilement répliquer, et ceci à faible coût. J'ai aussi conçu les environnements d'études et les méthodes de fabrications de façon à pouvoir les concevoir facilement, répliquer à l'identique les dispositifs, et ne nécessiter qu'une maintenance légère. Cela se fait au prix d'une précision bien moindre sur les comportements, et est destiné à l'étude des comportements du groupe.

Les outils DIY en laboratoire

La plupart des méthodes et outils choisis afin de répondre à ces objectifs sont caractéristiques de la pratique du DIY (*Do It Yourself*: fais-le toi-même). Comme l'acronyme l'indique, le DIY consiste à fabriquer ses propres produits, plutôt que de les acheter tout faits. Le laboratoire a sans doute toujours été un lieu privilégié de la construction spécifique plutôt que de l'usage d'outils complets, afin de répondre à des caractéristiques très précises. Les outils de fabrication, cartes électroniques, programmes informatiques tels que l'impression 3D, les Arduinos ou le langage Python³⁹ permettent de réaliser rapidement des montages complexes, sans connaissances techniques poussées. Internet est sans doute un facteur important de l'essor de ces pratiques, puisqu'il permet de s'appuyer sur les instructions d'autres personnes ayant réalisé des projets similaires à celui souhaité. Il y a donc un intérêt fort à inclure ces pratiques et méthodes en laboratoire (Baden et al., 2015).

Parmi ces outils, j'ai testé et sélectionné les plus à même d'être utilisés pour produire des résultats fiables avec des systèmes robustes, ceci sans une complexité trop grande d'utilisation.

³⁹ Python est un langage de programmation libre, facile d'accès il dispose de nombreuses bibliothèques, dont scientifiques, pour réaliser des tâches très variés.

2.2 Construction d'environnements

Un environnement modulaire - cas-école

L'environnement conçu est destiné à accueillir une colonie de fourmis qui puisse se développer correctement en son sein. Les individus doivent pouvoir être visibles par une caméra. Les environnements doivent être reproductibles de manière à pouvoir observer différentes colonies dans les mêmes conditions.

Je m'appuie ici sur l'un des prototypes pour illustrer le processus de création, construction et d'utilisation d'un environnement destiné à l'étude de l'activité d'une colonie sur le long terme. Ce prototype est modulaire, c'est-à-dire qu'il est assemblé à partir de modules de tailles différentes. Cela permet de réaliser un large ensemble de structures à partir de quelques pièces, et de les réutiliser. Ce prototype a été pensé en janvier 2017, puis conçu et lancé avec une colonie de *Messor barbarus* introduite en février qui a été suivie pendant 18 mois à ce jour (août 2018).

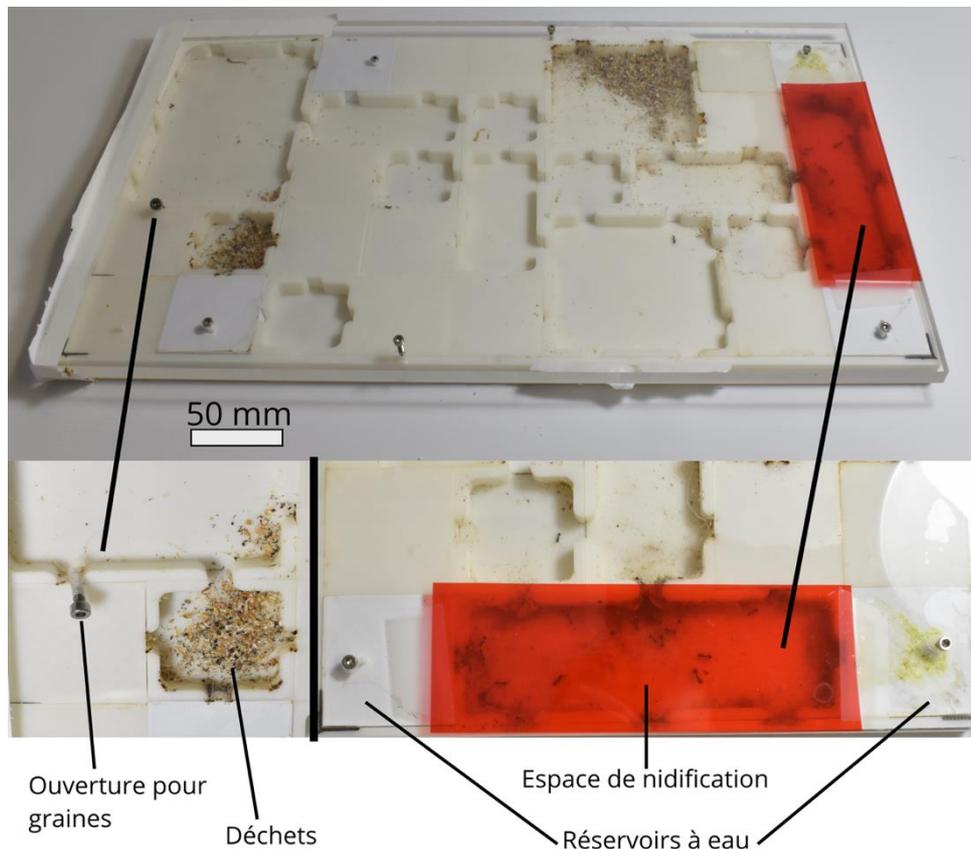


Figure 22-4 Prototype principal. Environnement modulaire contenant une colonie de Messor barbarus après 18 mois. Il est composé de modules rectangulaires de dimensions multiples de 50 par 50 mm, assemblés et recouverts d'une plaque de plexiglas. À droite, un cache transparent rouge a été installé pour offrir une zone sombre à la colonie. De chaque côté, des réservoirs à eau sont remplis périodiquement. À l'extrémité opposée, une vis peut être déplacée afin d'introduire des graines. On peut remarquer deux espaces remplis de déchets (enveloppes de graines et cadavres) qui ont été choisis comme tels par la colonie. La reine n'est pas visible,

car cachée dans l'un des deux réservoirs à eau, que les fourmis ont réussi à ouvrir au bout de 10 mois.

De l'idée à la modélisation 3D

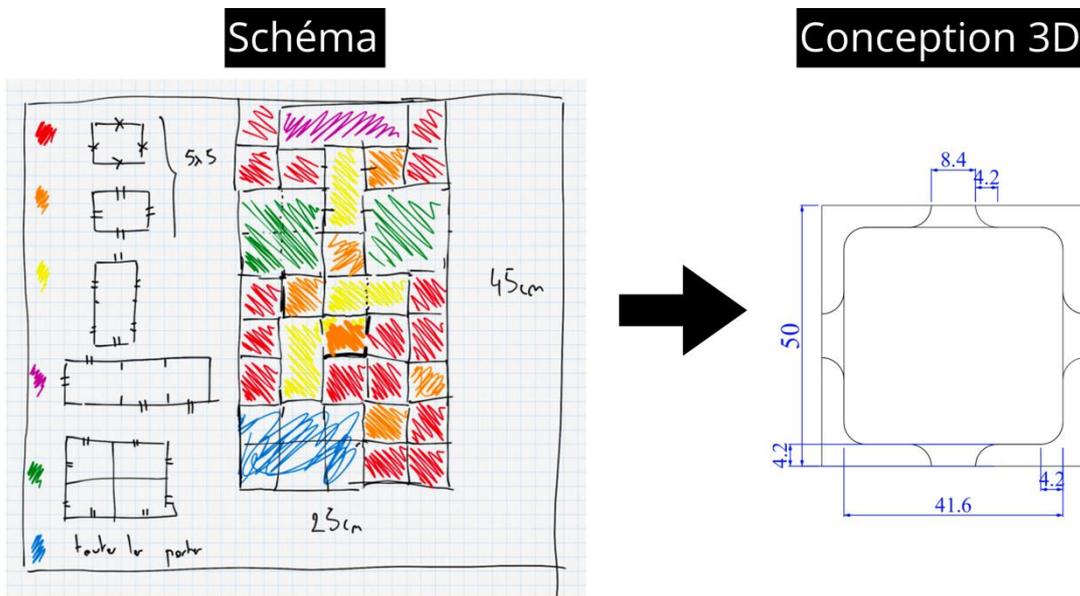


Figure 2-5 **Passage du schéma au modèle 3D.** Il a été décidé de construire un environnement constitué de modules de tailles différentes que l'on assemblerait (à gauche). Une fois l'idée en place, les modules ont été dessinés en détail puis générés sur un logiciel de conception assistée par ordinateur (à droite : vue de haut – unité mm).

La structure de base est conçue de manière à ne pas présenter d'angles droits, afin de limiter l'effet des bords. Les dimensions extérieures de la chambre de base sont de 50x50mm, avec des murs de 4,2 mm et des passages entre chambres de 8,4 mm. Les autres chambres sont dérivées des premières dont les dimensions extérieures sont multiples de 50 mm. Une enceinte de la taille de l'environnement final désiré est aussi imprimée, elle permet de maintenir fermement les modules les uns contre les autres.

Tableau 1 Modules du prototype KA

Nom	Symbole	Dimension (mm)	Fonction
KA 001	□	50x50	Chambre
KA 002	□□	100x50	Chambre
KA 003	□□ □□	100x100	Chambre
KA 004	□□□	150x50	Chambre
KA 005	□□□ □□□	150x150	Chambre
KA 006	[x]	50x50	Remplissage (comble l'espace non accessible)
KA 007	{[n,m]}	(n*50)x(m*50)	Enceinte contenant les modules
KA 009	[w]	50x50	Réservoir à eau

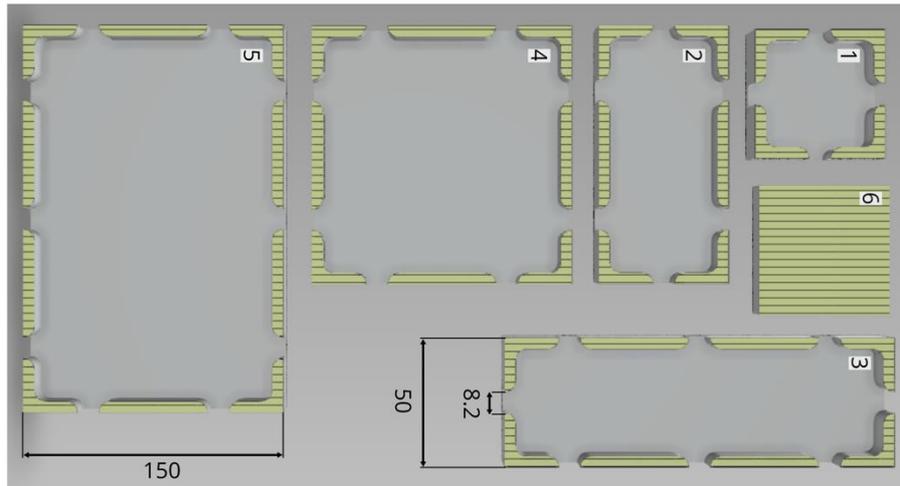


Figure 2-6 Schéma des différents modules. 1-2-3-4-5-6 correspondent à KA001-2-3 etc., voir Tableau 1 pour détails. Dimension : mm

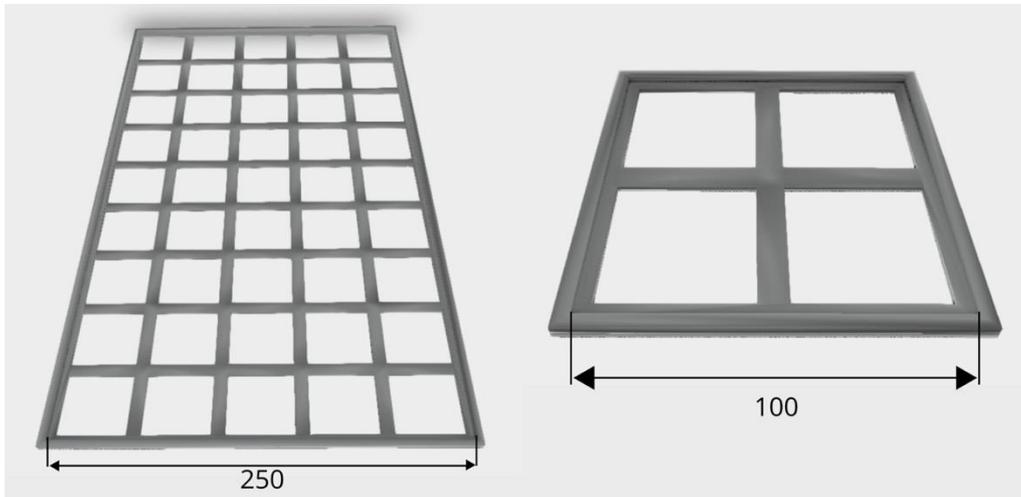


Figure 2-7 Vue en perspective de modules KA007. Le module KA 007 sert à contenir les autres modules les uns contre les autres. Il peut être à dimensions variable, à gauche une pièce de 5x9 (250x450mm), à droite une enceinte pour un environnement plus petit de dimensions 2x2 (100x100mm).

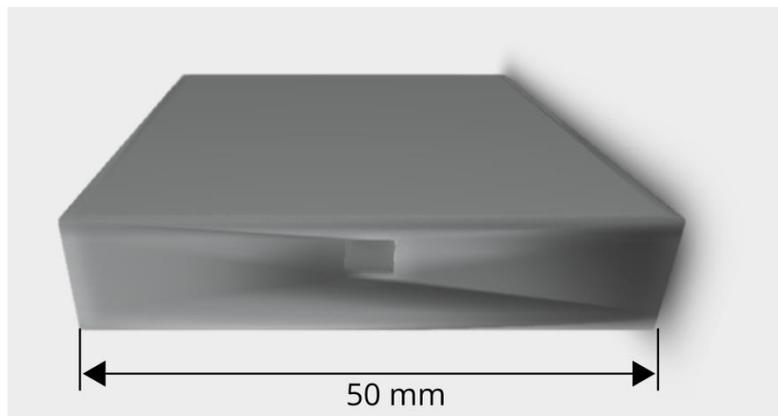


Figure 2-8 Vue en perspective du module KA 009. Ce module sert de réservoir à eau, il est creux avec une ouverture sur un côté au niveau des entrées des autres modules. Une mèche de coton est insérée dans ce trou, une ouverture sur le haut sera percée afin de remplir le réservoir.

Impression 3D

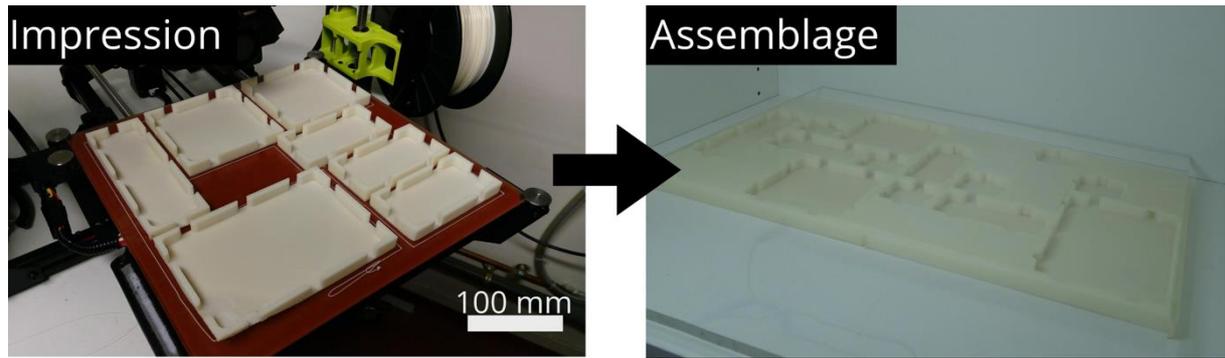


Figure 2-9 **Impression 3D et assemblage.** À gauche les modules imprimés sur la plaque de l'imprimante, à droite l'environnement assemblé.

Les modules sont produits par une imprimante 3D à dépôt de filament. L'imprimante utilisée est une Lulzbot Taz 6 produite par la société Aleph Object⁴⁰. La matière utilisée est un plastique PLA (acide polylactique) produit par eSUN, de couleur « natural ». Le PLA est un bioplastique utilisé entre autres pour la production d'objets à usage alimentaire, il ne présente donc a priori aucun risque pour la colonie. L'impression prend environ quelques heures par modules, plusieurs peuvent être imprimés en même temps.

Une fois les modules imprimés, ils sont insérés dans un module du type KA007 (voir Tableau 1) à dimension qui permet de les maintenir les uns contre les autres et de fermer les ouvertures des bords externes.

⁴⁰ <https://www.lulzbot.com/>

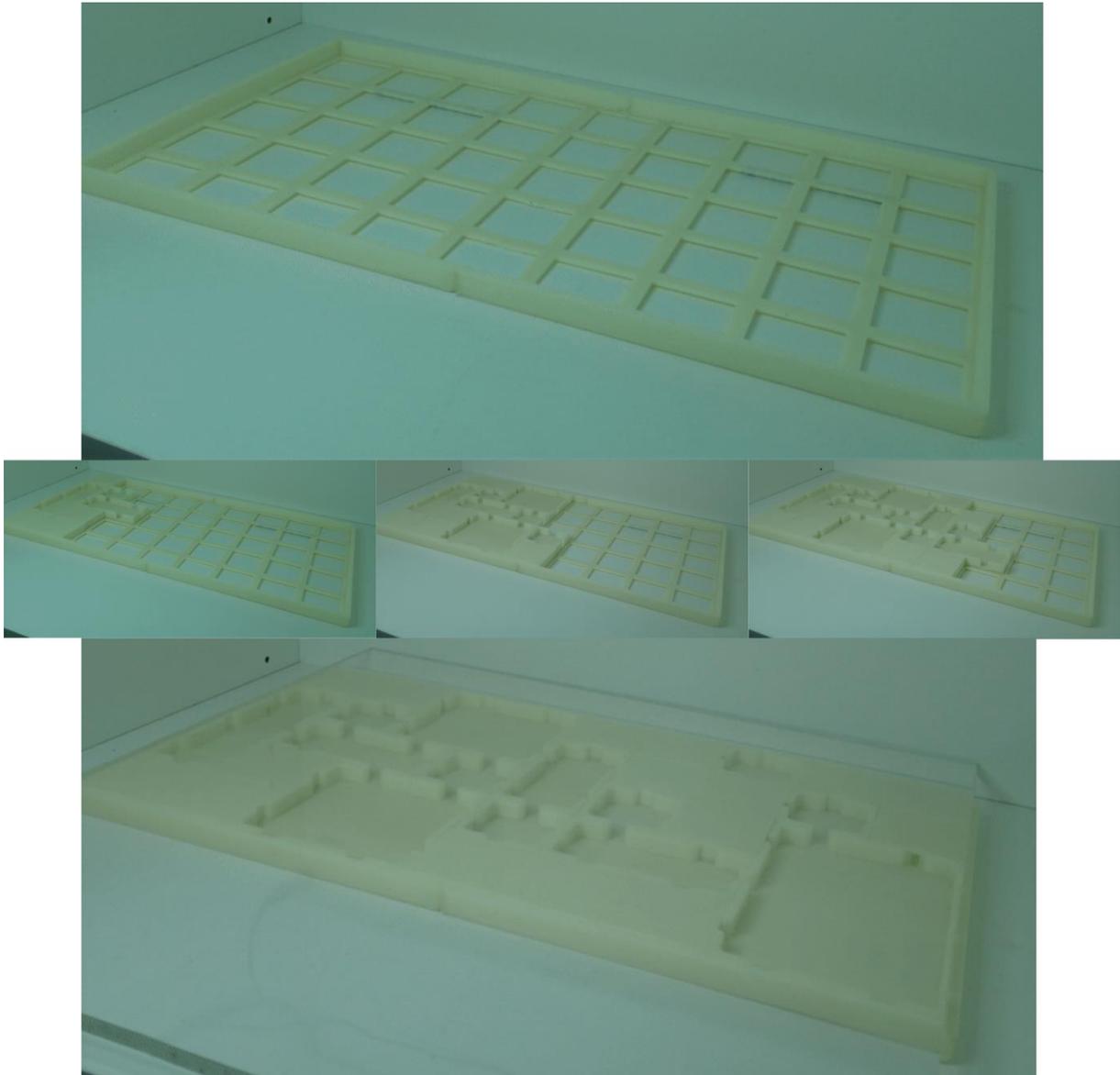


Figure 2-10 *Illustration de l'assemblage des modules dans le conteneur. Les modules sont insérés dans un conteneur KA 007 à bonne dimension.*

Par-dessus le tout sera posée une plaque de plexiglas à la bonne dimension, les bords seront scellés à l'aide d'un pistolet à colle, dans le cas où il resterait des interstices par lesquels les fourmis pourraient s'échapper.

La question de la possibilité pour les fourmis de respirer dans un espace clos m'a été posée de nombreuses fois. Mon hypothèse est que même dans un cas extrême, où l'aire expérimentale est totalement hermétique, et ceci pendant plus d'un an, la réduction du taux d'oxygène ne serait pas significative, ce qui est appuyé par mes observations. La question est néanmoins pertinente et mérite d'être discutée. En effet, pour un humain le taux d'oxygène doit être maintenu suffisamment élevé pour la survie. Les fourmis, étant des ectothermes, ont néanmoins un métabolisme moins coûteux. Dans une pièce de 9m² hermétique, un humain au repos peut ressentir de l'inconfort à partir de 29 h, il mourrait d'asphyxie au bout d'une semaine⁴¹. Une

⁴¹ En effet, l'air est normalement composé de 21 % d'oxygène, à 19 % il peut y avoir des effets physiologiques, notables entre 19 et 15 %. Entre 10 et 12 %, les effets peuvent être définitifs, et l'on atteint les conditions létales à moins de 10 % (Air Products and Chemicals, Inc., 2014). Or un homme au repos consomme 3,5 ml O₂/kg/min

fourmi (*Lasius niger*) consomme quant à elle $1.08 \mu\text{l/h d'O}_2$, soit pour un poids de 4mg $0.0036 \text{ ml/kg/mn d'O}_2$. C'est à dire environ mille fois moins qu'un humain. À l'échelle, la question de la circulation de l'air n'est donc pas une priorité sauf sur les temps longs. En l'occurrence, la méthode de fabrication des chambres par dépôt de filament résulte en des pièces non totalement hermétiques à l'air, ce qui permet l'échange de gaz avec l'extérieur, nécessaire à la respiration des fourmis.

Cet environnement a été placé dans une enceinte isolante, afin de minimiser les variations thermiques. Un dispositif d'enregistrement vidéo et d'éclairage permet le suivi de la colonie et est présenté plus bas.



Figure 2-11 Photographie de l'incubateur qui servira à accueillir l'environnement.

Introduction et maintien d'une colonie

Une fois le système construit, il est possible d'introduire une colonie et d'observer son évolution. Je présente ici les principes de mise en place et d'entretien de la colonie de *Messor barbarus*, pour des informations plus générales concernant les conditions d'élevages voir l'annexe en section 6.2.

(Jetté et al., 1990). Le taux d'oxygène dans une pièce de 9m^2 passe de 21% (taux normal) à 19% (inconfort) en 29 h pour un homme de 80 kg au repos, et à moins de 10% (léthale) en $6,7$ jours.



Figure 2-12 **Première image.** Réveil de la colonie de *Messor barbarus* dans l'environnement modulaire

J'ai introduit une colonie de *Messor barbarus* d'environ 40 individus, acquise auprès d'un vendeur en ligne⁴² qui les élève à partir de gynes récoltées. Cette colonie avait un an et demi lors de son introduction dans l'environnement modulaire début février 2017.

Afin de rendre l'introduction plus facile, il est préférable d'endormir la colonie en la plaçant au froid pendant un temps suffisant afin d'éviter des évasions avant la fermeture du toit. Pour cela je place la colonie pendant environ 30 minutes au frigidaire (4-6 °C), puis pendant environ 5 minutes au congélateur (-15 °C). Ces durées dépendent de la taille des individus et du contenant dans lequel ils sont placés. L'idéal est de n'avoir plus aucun mouvement pour une durée la plus faible possible au congélateur. Il est aussi préférable de refroidir au congélateur le nouvel environnement, afin de ne pas réchauffer les individus trop rapidement lorsqu'ils sont placés à l'intérieur.

Les individus vont lentement se réveiller et migrer vers le module sur lequel j'ai installé un papier transparent rouge. Ce cache rouge permet d'observer les fourmis dans leur espace de nidification. En effet, les fourmis voient mal cette couleur, de la lumière rouge sera donc considérée comme une zone sans lumière.

Nourriture

Le genre *Messor* est granivore, comme son nom l'indique ; *Messor* signifiant moissonneuse en latin. Ce mode alimentaire présente des avantages importants pour l'élevage. Premièrement, les graines ont peu tendance à moisir. De ce fait il n'est pas nécessaire de renouveler souvent la nourriture, de plus les *Messor* produisent naturellement des stocks de graines, qu'elles disposent dans des parties sèches du nid. Cette colonie de *Messor barbarus* est nourrie avec un mélange

⁴² Microfaune.fr site fermé à la suite du décès du gérant (<http://www.myrmecofourmis.com/annuaire/lien/637274>).

de graines et d'additifs vitaminés⁴³ introduit par une ouverture à l'extrémité gauche de l'environnement modulaire. L'apport en graines est réalisé mensuellement⁴⁴.

Eau

L'apport continu en eau est crucial pour le bon développement et la survie des colonies. Cela est d'autant plus le cas pour les *Messor*, cette espèce ne réalisant pas de trophallaxies⁴⁵ (Délye, 1969) chaque individu doit être capable de se trouver près d'une source d'eau, bien que la fabrication de « pain » puisse permettre de pallier ce manque. En effet, les graines sont concassées et enduites de salive par certains individus, cela permet de les ramollir, de les pré-digérer, et d'en prélever de petits fragments ingérables.

Des modules creux, dont la seule ouverture est bouchée par un coton, font office de réservoir pour les fourmis (voir [Figure 2-8](#)). Ils sont remplis d'eau toutes les deux semaines par une ouverture percée sur le dessus. Cette ouverture doit être hermétiquement fermée, ici par une vis, afin d'éviter que l'eau ne s'écoule dans le nid.

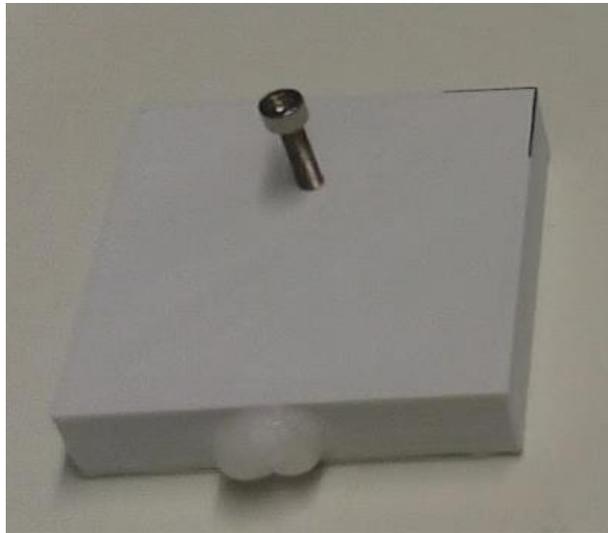


Figure 2-13 Réservoir à eau. Le module K009, de 50x50mm est creux avec une ouverture où est inséré un coton. Les fourmis s'abreuvent sur le coton. Une vis permet de fermer l'ouverture de remplissage afin d'éviter que l'eau ne s'écoule trop rapidement et inonde le nid.

Éclairage

L'ensemble des parois de l'incubateur est recouvert de papier blanc, afin d'offrir un éclairage homogène. Une ampoule⁴⁶ éclaire le nid 12 heures par jour, elle est allumée et éteinte par un minuteur. Lorsque l'ampoule est éteinte, des LED infrarouges éclairent le nid afin de pouvoir continuer à filmer.

Température

La température peut avoir une influence importante sur le développement du couvain, et donc la croissance de la colonie. La température dans l'incubateur est autour de 27 °C pendant

⁴³ <https://www.fourmishome.fr/Graines-melange-cbaaaaaasa.asp>

⁴⁴ Pour des informations plus complètes sur les besoins nutritifs des fourmis, consulter la section 6.2 Généralités concernant l'élevage de colonies de fourmi.

⁴⁵ Trophallaxie : échange de nourriture du jabot social d'un individu à un autre.

⁴⁶ Ampoule à LED, puissance 4 W - 25W, culot E27, 240 lm, 3000K, Blanc chaud, 220 → 240 V, RS, 786-9180

l'année et peut monter à 30 °C en été. Elle est enregistrée en continu par un thermomètre électronique.

Autres prototypes d'environnements

J'ai conçu et fabriqué au cours de ma thèse de nombreux prototypes de nids imprimés en 3D. Je donne ici un aperçu des modèles les plus intéressants. Toutes ces pièces 3D et le code pour les générer sont en libre accès sur GitHub⁴⁷.

Nid carré à partir de modules carrés uniquement

J'ai monté un autre nid à partir des modules décrits précédemment, n'utilisant que les modules de taille basique (50x50mm) et des modules réservoir.

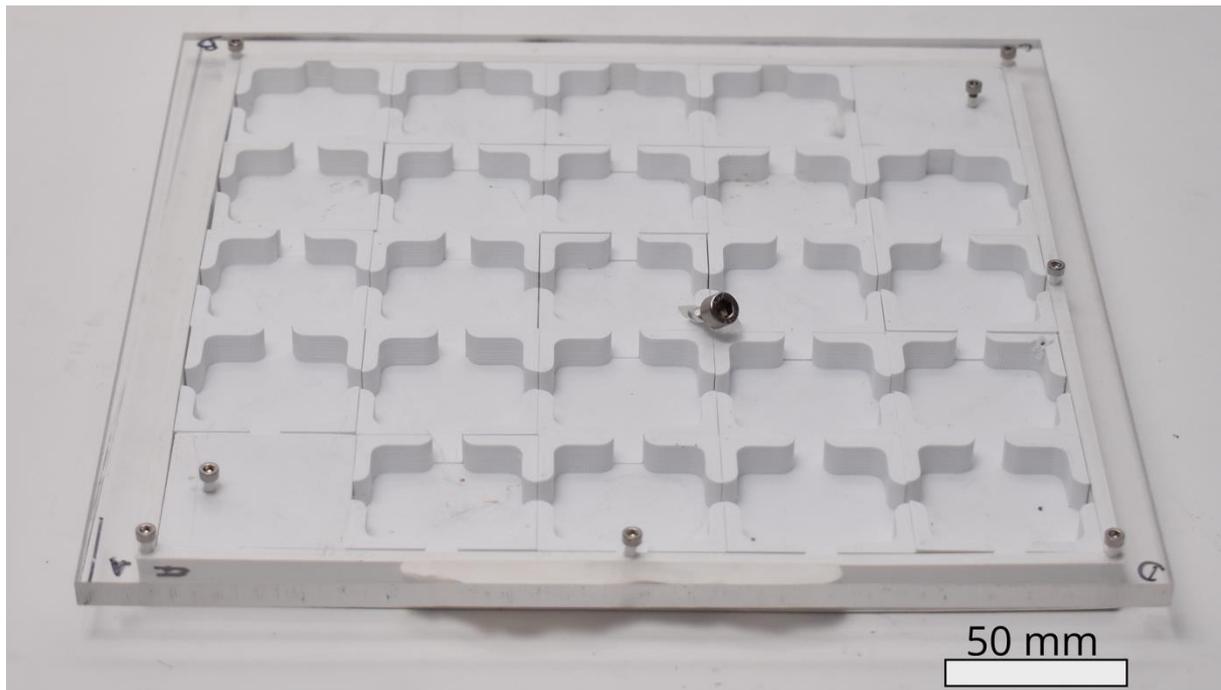


Figure 2-14 Environnement assemblé à partir de modules de même taille.

⁴⁷ Lien à paraître

Nid à partir d'un dessin

Afin de simplifier le design 3D, j'ai expérimenté une méthode qui permet de passer d'un dessin vectoriel (format SVG) à un modèle 3D qui peut être imprimé et servir d'environnement pour une colonie de fourmis. J'ai utilisé le logo du laboratoire, que j'ai légèrement modifié afin de rendre les espaces accessibles, j'ai ensuite créé le modèle 3D à l'aide du logiciel FreeCAD, puis imprimé la pièce. J'ai introduit une colonie de *Messor barbarus*, et ai fermé le système à l'aide de film alimentaire recouvert d'un couvercle plastique pour éviter les évasions.

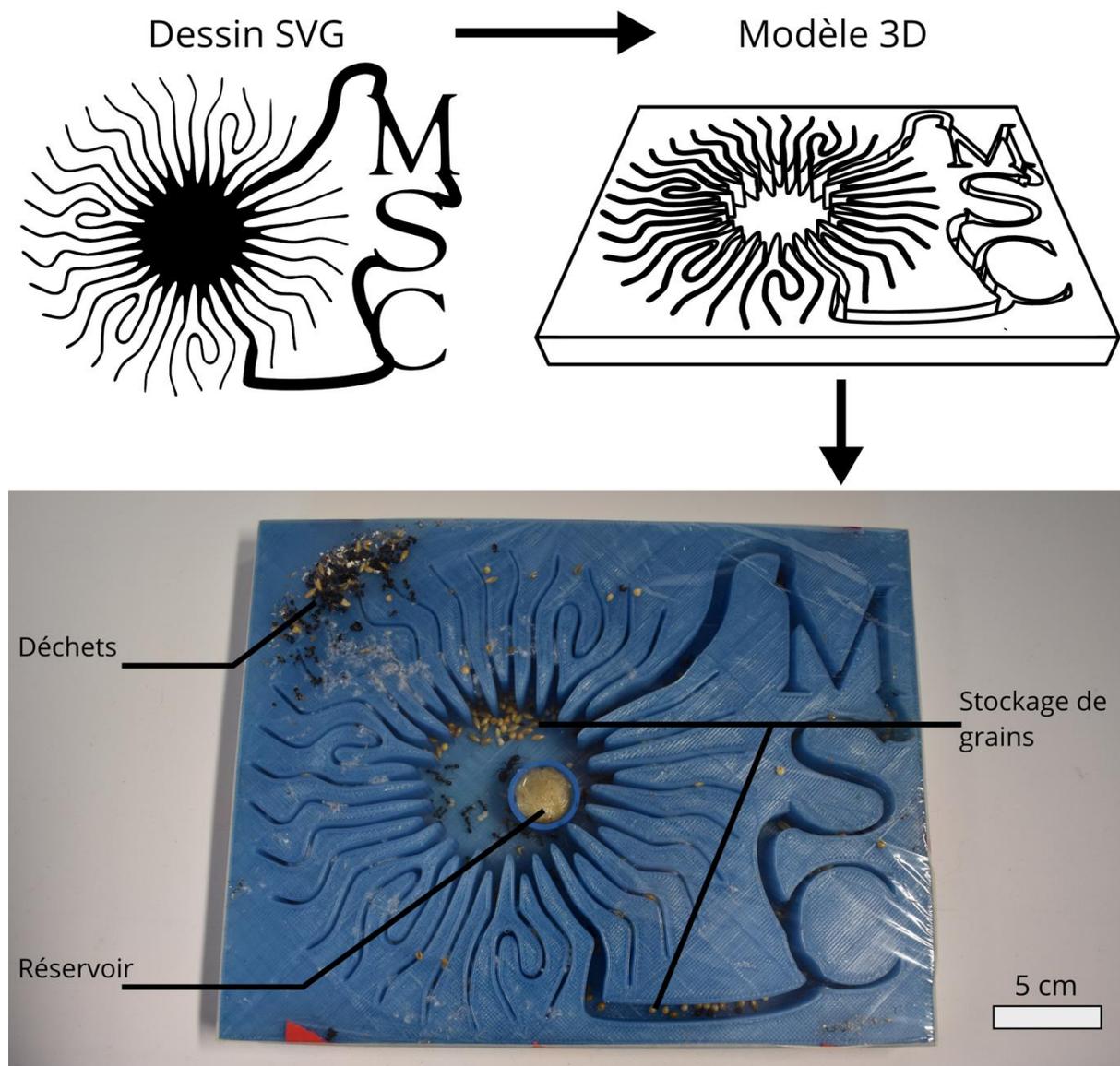


Figure 2-15 **Environnement réalisé à partir d'un dessin.** À partir du logo du laboratoire, j'ai imprimé un environnement pouvant accueillir une colonie de *Messor barbarus*. Le système de 25 par 25 cm est recouvert de film alimentaire, un bouchon de Falcon 15 ml remplis de coton fait office de point d'eau. J'utilise une seringue pour le remplir environ toutes les semaines. Comme on peut le voir sur l'image, la colonie a organisé son espace, avec un lieu éloigné pour les déchets et des points pour les grains.

Environnement à partir d'un modèle Minecraft

À l'occasion de la présence d'un stagiaire de 3eme au laboratoire, j'ai expérimenté l'idée de construire une structure sur le jeu de construction Minecraft⁴⁸, de la convertir en fichier 3D et de l'imprimer. Le jeu Minecraft se déroule dans un monde composé de blocs cubiques, qu'il est possible de récupérer et d'assembler, malgré un principe simple et des graphismes minimaux il a connu un très grand succès. J'ai donc demandé au stagiaire de réaliser un modèle de nid sur le jeu, puis j'ai utilisé le logiciel Mineway⁴⁹ pour générer le fichier 3D à partir du jeu. Après avoir imprimé le nid, j'ai introduit une colonie de *Messor Barbarus* qui s'y développe encore à ce jour.

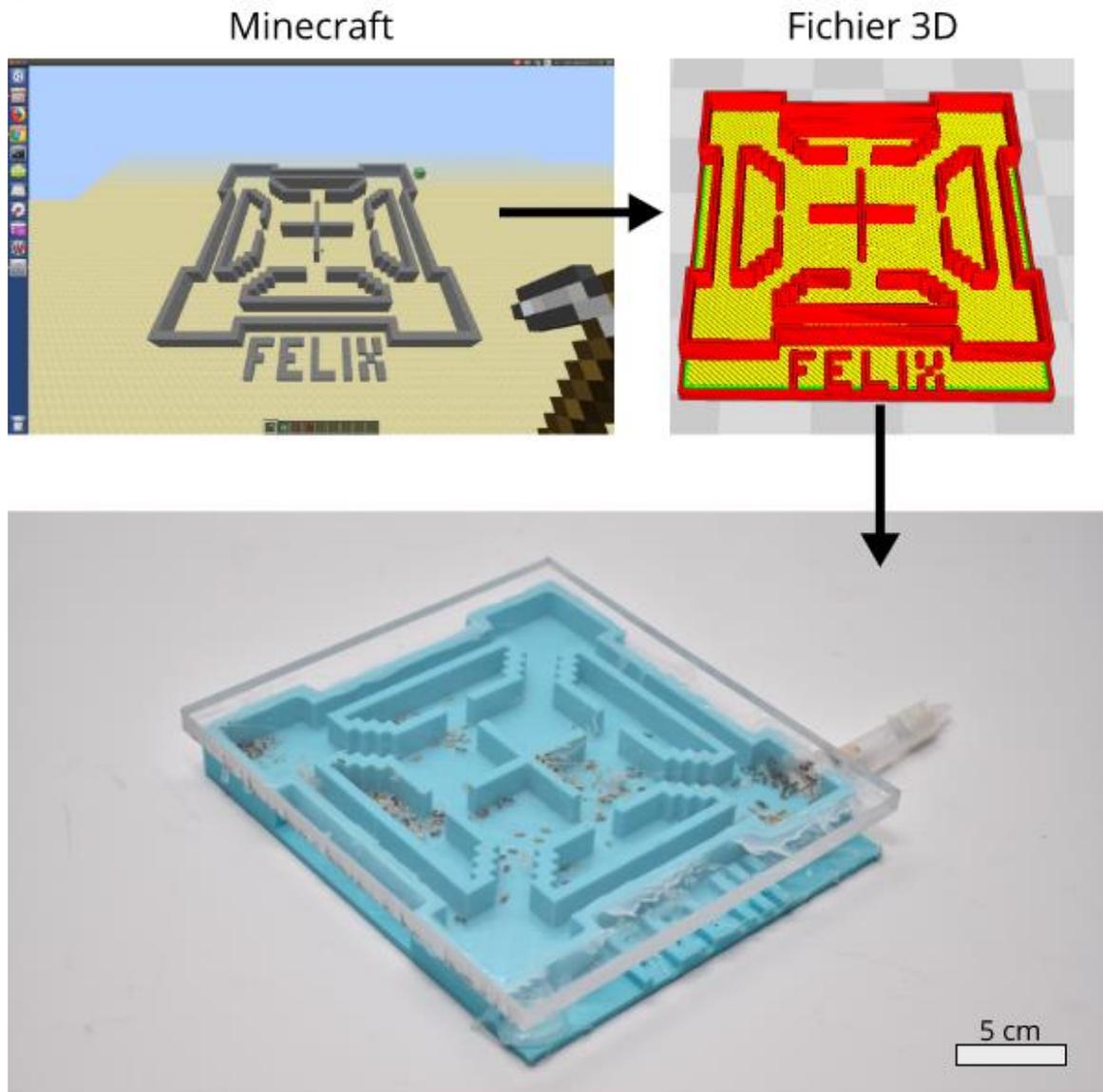


Figure 2-16 *Utilisation de Minecraft pour concevoir des environnements habitables.* Le design est fait sur le jeu Minecraft, puis est converti en fichier 3D afin d'être imprimé. Cet environnement de 25 par 25 cm est recouvert d'un toit en plexiglas. Un tube Falcon 15 ml a été installé sur un côté afin de fournir de l'eau aux fourmis. Un morceau de coton est inséré au bout du tube, qui est rempli à l'aide d'une seringue par un trou percé à l'arrière. Le trou doit être scellé à chaque remplissage, à l'aide de parafilm.

⁴⁸ <https://minecraft.net/>

⁴⁹ <http://www.realtimerendering.com/erich/minecraft/public/mineways/>

Nid d'élevage pour fondation

La taille des nids doit être au possible dimensionnée à la taille de la colonie. Lors de la fondation (les premiers temps d'une colonie) le nid doit donc être de petite taille. Ce nid est composé d'une chambre circulaire, que l'on recouvre d'une lamelle de microscopie teinte en rouge. J'ai initialement conçu ces nids pour l'élevage de *Themnothorax*, qui sont de petites fourmis dont l'effectif ne dépasse pas les 200 individus. La méthode classique consiste à découper une cavité dans du carton et à la mettre en sandwich entre deux lamelles de verre teinté de rouge (Franks et Sendova-Franks, 1992). L'utilisation de pièces 3D permet d'éviter que les fourmis ne découpent le nid sur des temps plus long, et standardise les dimensions. Les dimensions peuvent être modifiées à partir du script de création des pièces⁵⁰.

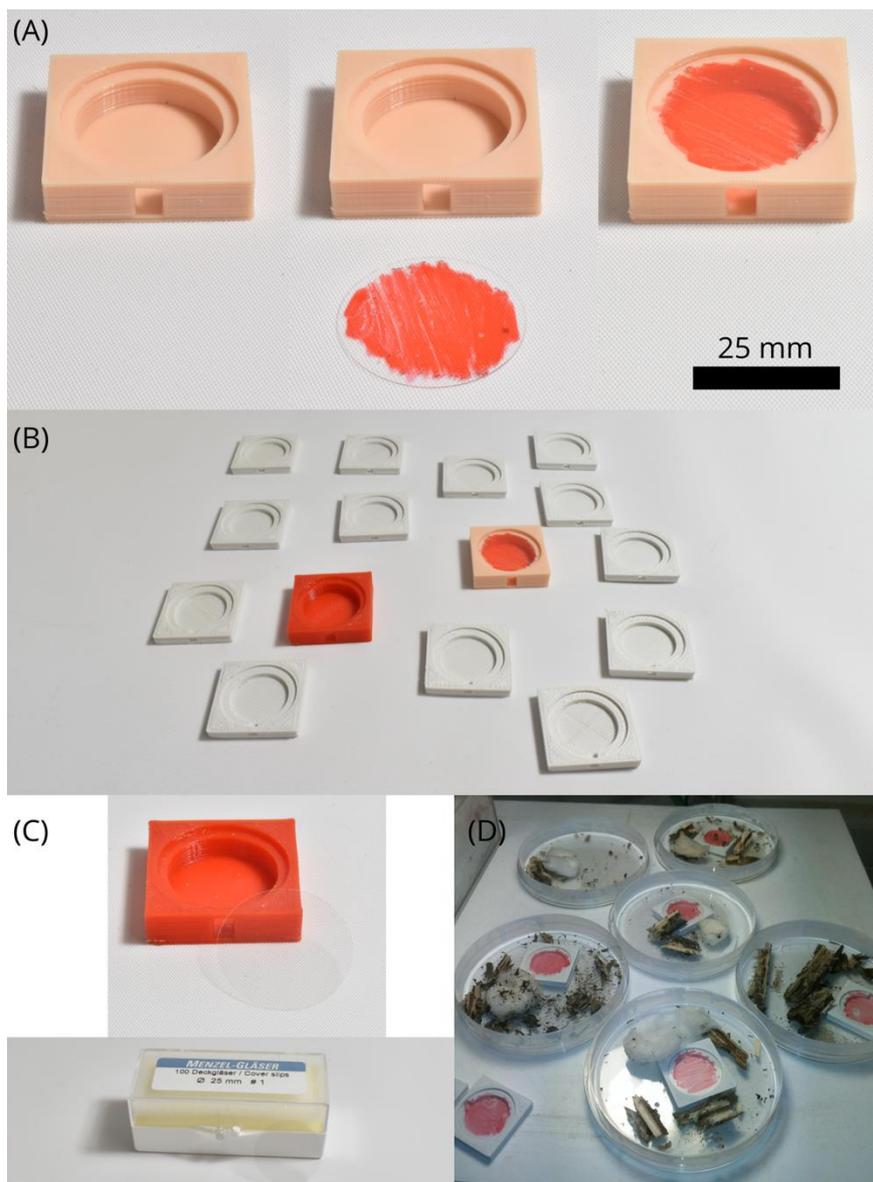


Figure 2-17 **Petits nids destinés à l'élevage des fondations.** Ces petits nids (29x29x4 mm) sont adaptés aux petites colonies en fondation (reine et quelques individus) ou aux espèces ayant des habitats de petite taille (ex. *Themnothorax*, *Leptothorax*). Les nids sont imprimés en 3D et

⁵⁰ Lien GitHub à paraître

sont recouverts d'un disque de verre de 25 mm de diamètre (Menzel-Gläser 25 mm #1) qui peut être teinté en rouge afin d'offrir un espace sombre pour les colonies.

Labyrinthes

J'ai exploré pendant quelques semaines la possibilité d'utiliser la température pour forcer les migrations de colonies de *Themnothorax*. L'objectif était de laisser une colonie choisir entre deux nids, puis de chauffer le nid choisi pour qu'elles se déplacent vers l'autre, autant de fois que désiré. Entre ces deux nids, j'ai mis un labyrinthe généré de manière aléatoire. Mes expériences préliminaires ont pu démontrer que la chaleur était effective pour forcer une migration, et que les labyrinthes étaient adaptés au *Themnothorax*. J'ai dû laisser de côté ce projet faute de temps disponible, je mets donc à disposition les modèles que j'ai conçus.

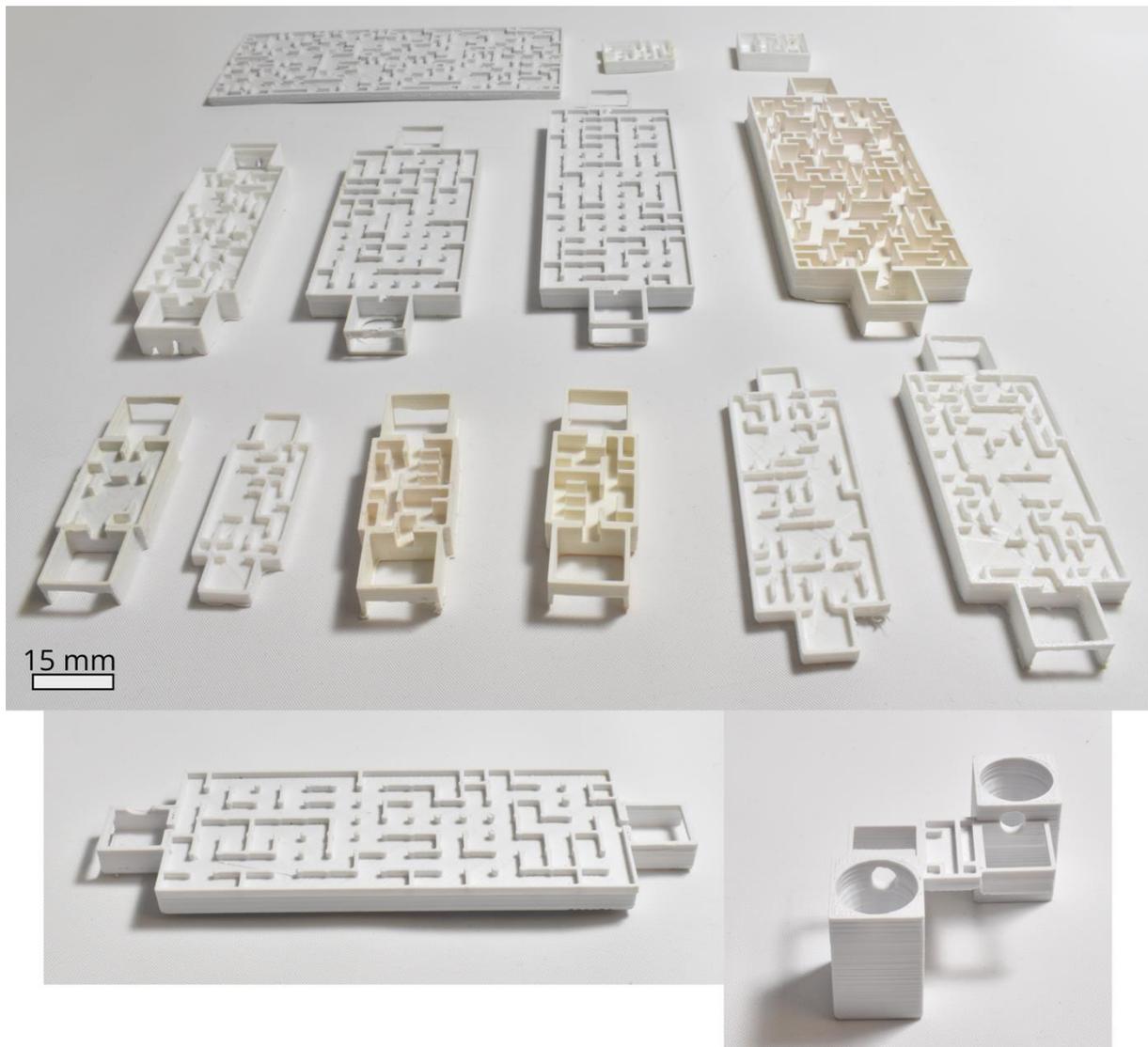


Figure 2-18 **Labyrinthes**. Les structures, composés d'une chambre à chaque extrémité sont générées aléatoirement en fonction d'un paramètre donnant la probabilité d'avoir un mur sur chaque arête d'un réseau carré. Un labyrinthe est ainsi créé, selon les dimensions voulues. Le script de génération de pièces 3D est disponible sur GitHub⁵¹. Les chambres aux extrémités sont conçues pour qu'on y insère un module Peltier de 15x15mm, qui permet de contrôler la température. La difficulté principale à ce stade du projet est d'alimenter en eau chaque

⁵¹ Lien à paraître

chambre, afin de mener des expériences sur des échelles de temps suffisantes pour que les colonies effectuent des migrations entre les deux chambres lorsqu'on les chauffe

Construction par découpe laser.

J'ai expérimenté l'utilisation de découpe laser comme alternative à l'impression 3D. L'avantage est de pouvoir utiliser des matériaux différents, et une plus grande efficacité à la production (plus rapide, plus précis). Néanmoins, il n'est pas possible de réaliser des pièces aux géométries complexes dans la dimension verticale.

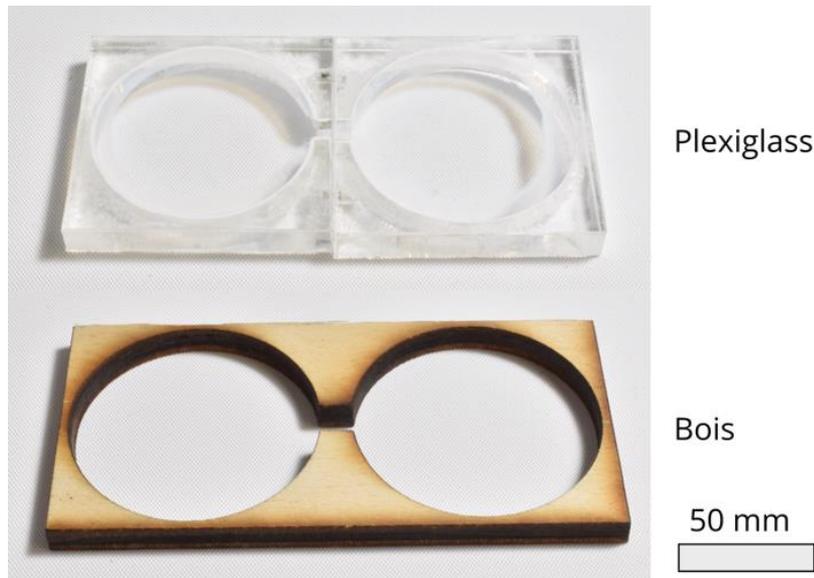


Figure 2-19 Fabrication par découpe laser. Deux exemples de fabrication par découpe laser. En haut une pièce en Plexiglass dont les murs ont été recouverts de Fluon pour empêcher les fourmis de monter, la surface n'est néanmoins pas assez lisse pour cela. En bas une pièce en bois, l'inconvénient est que le laser brûle légèrement le bois, ce qui donne une odeur à la pièce qui pourrait perturber les fourmis, ce matériau ne peut pas être lavé et n'est donc pas adapté aux expériences répétées plusieurs fois.

2.3 Enregistrement de l'activité

J'ai construit un dispositif d'enregistrement adapté au temps long, qui soit capable de capturer un flux vidéo continu, la température au sein du dispositif et contrôler l'allumage du système d'éclairage. Le système est capable d'intégrer d'autres capteurs et actionneurs et présente les informations en temps réel sur une page web.

La solution que j'ai développée consiste à utiliser un micro-ordinateur Raspberry Pi disposant d'un module caméra. (micro-ordinateur). Son faible coût (~40 €) permet d'envisager des expériences à nombre de répliques adaptés à la variabilité inhérente à la myrmécologie. Un système similaire pour l'étude du sommeil drosophiles a d'ailleurs été développé en même temps que le mien par Geissmann et al. (2017).

Caméra



Figure 2-20 *Ensemble des éléments nécessaires à la prise de vidéo. Une Raspberry Pi zero (à droite) peut être utilisée avec un module caméra (à gauche). Une fois le système installé sur la carte micro SD la communication avec la Raspberry peut se faire par Wi-Fi.*

La caméra est celle d'une Raspberry Pi : pour des informations détaillées sur le matériel, voir la section [6.1 Présentation des principaux outils expérimentaux](#). Cette caméra est capable d'enregistrer en 1080p, et ne coûte qu'une vingtaine d'euros. J'utilise ici le modèle NoIR, qui est muni d'un capteur sans filtre infrarouge, contrairement aux capteurs standards. De ce fait, il est possible d'obtenir une image même dans le noir si la scène est éclairée par de la lumière proche infrarouge.

L'enregistrement est géré par un script Python, qui détermine la durée de chaque film, le nombre d'images par seconde et les réglages de balance des blancs. Je l'ai configuré pour produire des films d'une heure, de manière continue pendant trois mois. Ce script est géré par une page web configurée par le logiciel Node-Red.

Enregistrement de la température

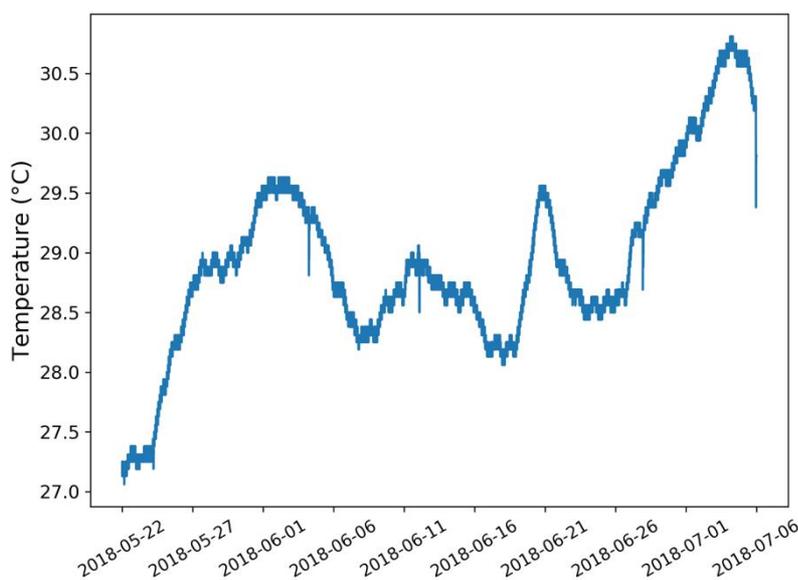
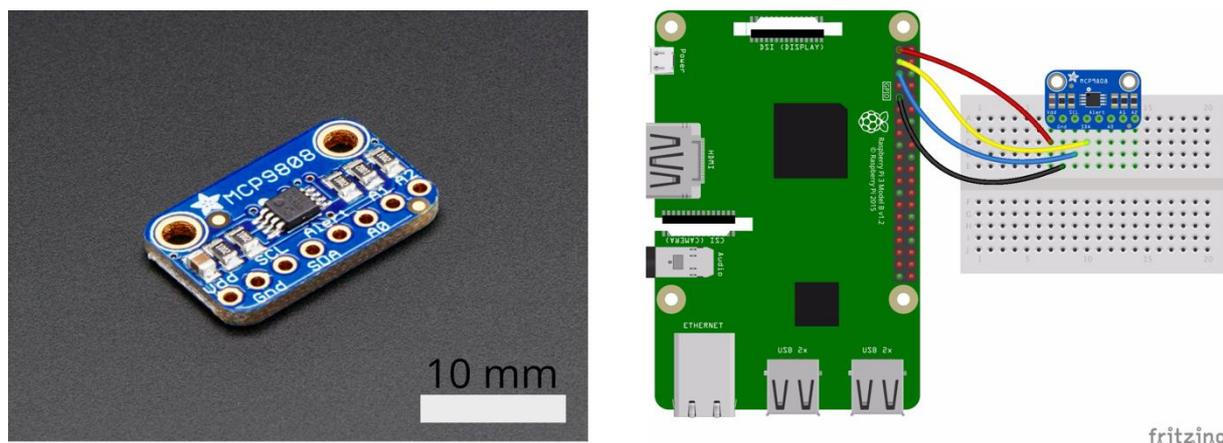


Figure 2-21 **Enregistrement de la température.** En haut à gauche photographie du capteur de température MCP9808 – il se branche directement sur une Raspberry Pi comme indiqué sur le schéma de droite. En bas la courbe de la température de fin mai à début juillet 2017.

La température est enregistrée toutes les 10 secondes à l'aide d'un capteur branché sur la Raspberry Pi. La carte utilisée est une MCP9808 produite par Adafruit⁵², elle a une résolution de 0,06 °C pour une précision de 0,25 °C environ. La communication entre la carte et la Raspberry Pi se fait en branchant 4 câbles, suivant le protocole I2C.

Suivi de l'expérience

Afin de faciliter le suivi, j'ai développé une interface web qui indique l'état d'avancement de l'enregistrement, le flux vidéo en train d'être capturé et la température sur la journée.

⁵² <https://www.adafruit.com/product/1782>

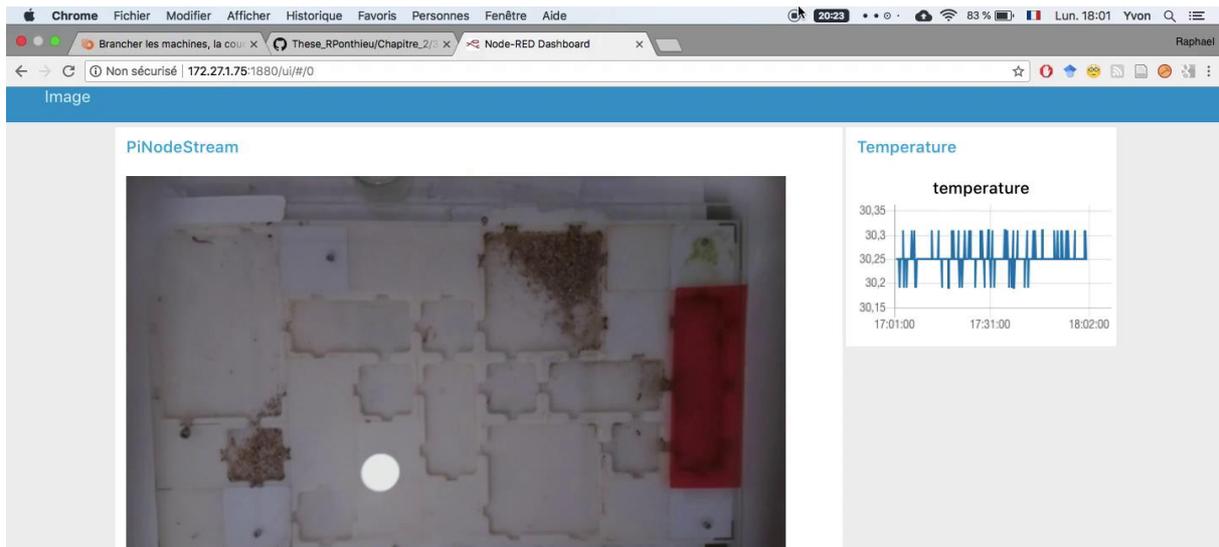


Figure 2-22 Capture d'écran de l'interface de suivi en direct. Une page web donne accès à la vidéo en temps réel ainsi qu'à la mesure de la température. (Double clic sur l'image pour lancer la vidéo)

Stockage

Dans le cas d'un enregistrement vidéo continu, le stockage se pose rapidement comme goulot d'étranglement. Néanmoins, l'utilisation de méthodes de compression vidéo permet de résoudre ce problème. En effet, la Raspberry Pi intègre un module de compression vidéo en format h264 (mp4). Cela permet d'enregistrer des vidéos d'une heure, à 5 images secondes et pour une résolution 1648x1232 pixels sur moins de 200 MB. On peut ainsi enregistrer 4 mois d'activité sur un disque d'un To.

Outils d'analyse vidéo

Il n'est pas envisageable de regarder les vidéos des activités, même en accéléré, lorsque les enregistrements s'étalent sur plusieurs mois. De ce constat émerge la nécessité d'outils d'analyse permettant de condenser l'information. J'ai conçu des outils qui à partir des films calculent la présence des individus ou le mouvement. Ensuite, ces informations sont moyennées sur des temps plus ou moins long en cartes de densité. Des vidéos sont produites à partir de ces cartes. Par exemple, une vidéo où chaque image correspond à dix minutes d'activité, jouée à 6 images seconde offre donc une accélération x3600 (une seconde de film correspond à une heure d'activité). Ainsi on peut visionner un mois en 12 minutes.

Principe général

Les outils sont conçus en Python. Ils prennent en entrée un film ainsi que divers paramètres, en sortie une vidéo est produite. La vidéo doit être décodée par le programme image par image, afin de calculer les moments de présence ou d'activité. Les images produites sont alors agrégées les unes aux autres en fonction du taux d'accélération désiré, puis insérées dans une nouvelle vidéo. Pour les manipulations vidéo j'ai utilisé une librairie Python très complète nommée `imageio`⁵³ capable de décoder et d'encoder tout format de vidéo.

⁵³ <https://imageio.github.io/>

Présence des individus

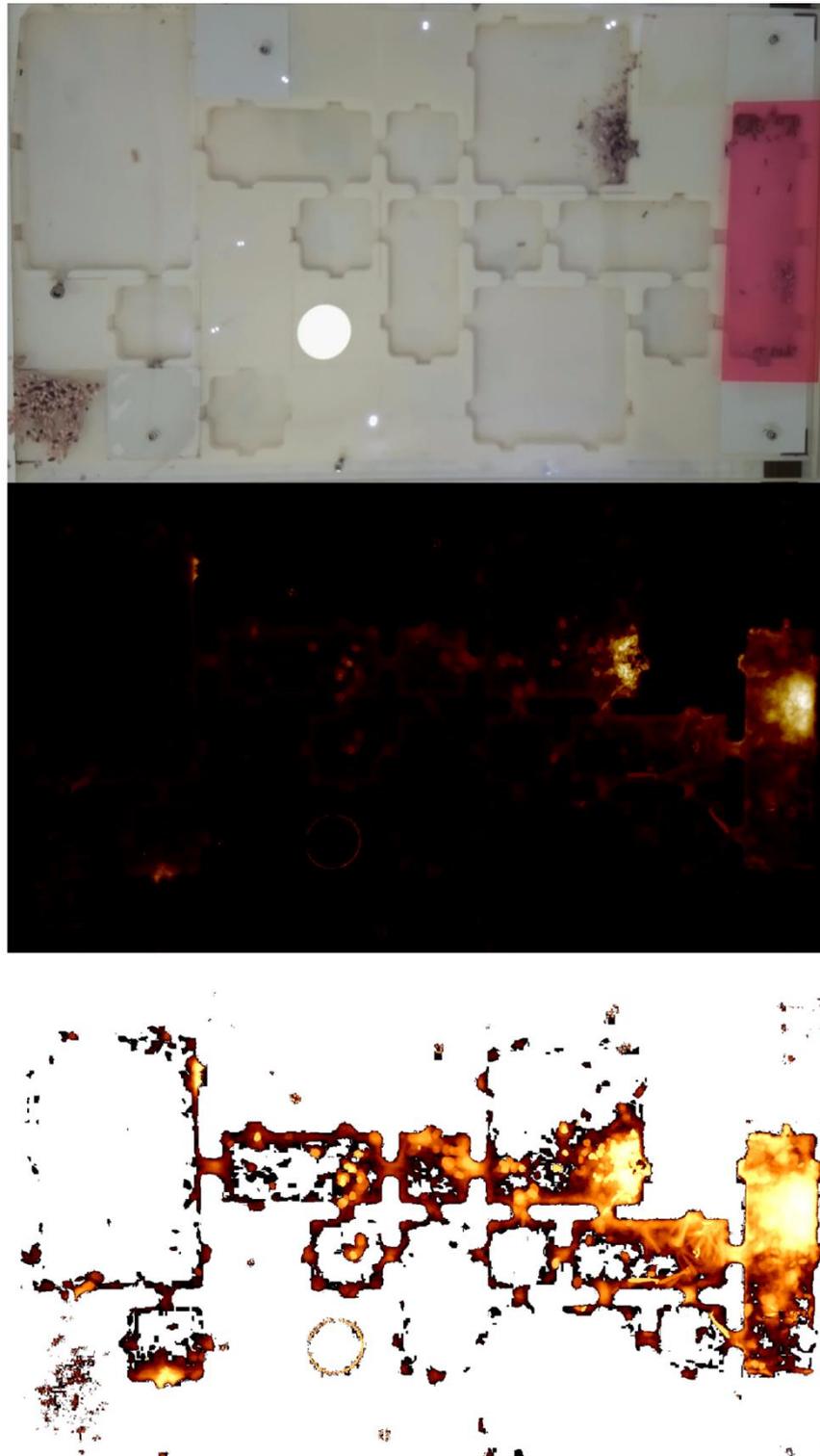


Figure 2-23 Analyse d'image par calcul de la présence de fourmis dans le dispositif. En haut l'image extraite de la vidéo utilisée. Au milieu, carte de densité de la présence de fourmis dans le dispositif sur un intervalle de 20 heures. En bas la même carte en échelle logarithmique. Les points les plus lumineux (jaune) correspondent aux zones de forte présence. Les taches hors de l'environnement correspondent au défauts d'analyse induit par cette méthode.

À partir de chaque image est extraite une image ne comportant que les points où se trouvent des fourmis. Ces images sont moyennées sur un intervalle de temps déterminé. Ces images sont alors enregistrées dans la vidéo finale sous forme de carte de densité de présence en code couleur : le jaune correspond à une présence forte, le rouge à une présence plus faible, et le noir à une absence de présence.

Le mécanisme de détection des individus a lieu en trois étapes. Premièrement, l'image de fond, sans les fourmis, est estimée en prenant le maximum de chaque pixel pour un sous-ensemble d'images. Les fourmis étant noires, la valeur des pixels en leur position est faible, si entre deux images la fourmi est présente sur seulement l'une des deux en un point, on choisira pour ce point la valeur maximale, donc sans la fourmi.

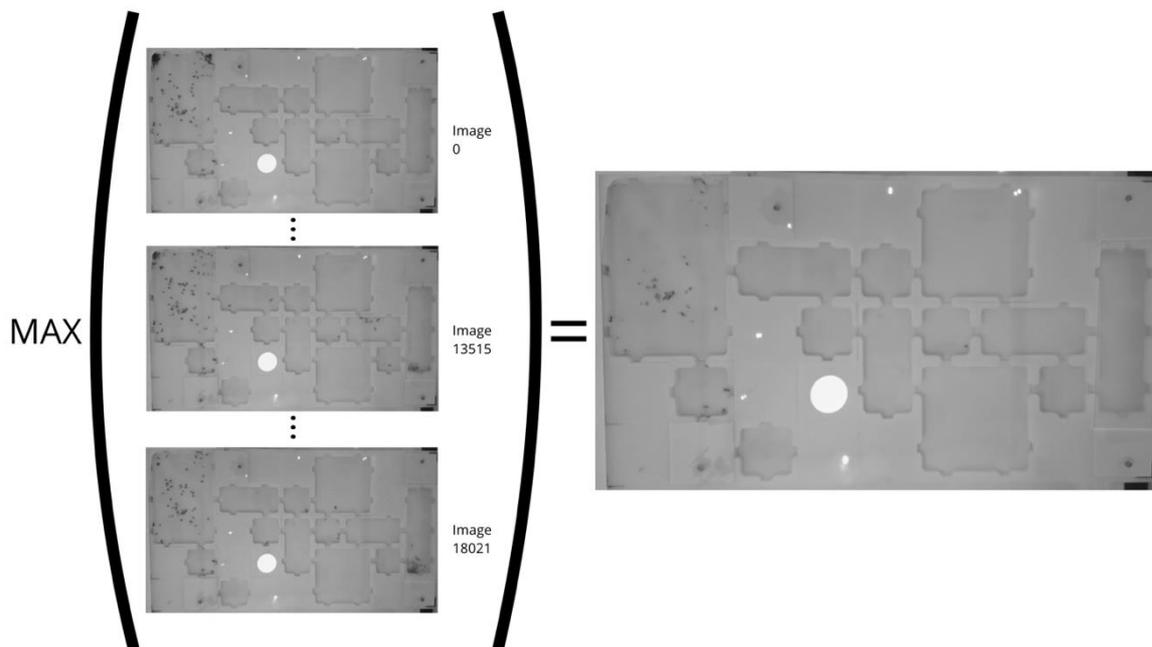


Figure 2-24 Principe de calcul du fond. Une série d'images prises dans la vidéo que l'on veut traiter sont extraites (à gauche), on prend le maximum d'intensité pour chaque pixel sur cette série, le résultat (à droite) correspond à l'image de fond, sans les fourmis qui ont bougé au moins une fois pendant l'heure de vidéo.

La seconde étape consiste à soustraire à chaque image le fond, il ne reste alors que les fourmis sur l'image résultante. Afin de supprimer les différences de faible valeur dues au bruit sur l'image, on applique un seuil qui supprime les pixels de faible intensité (peu de différence entre l'image de fond et l'image où l'on extrait la position).

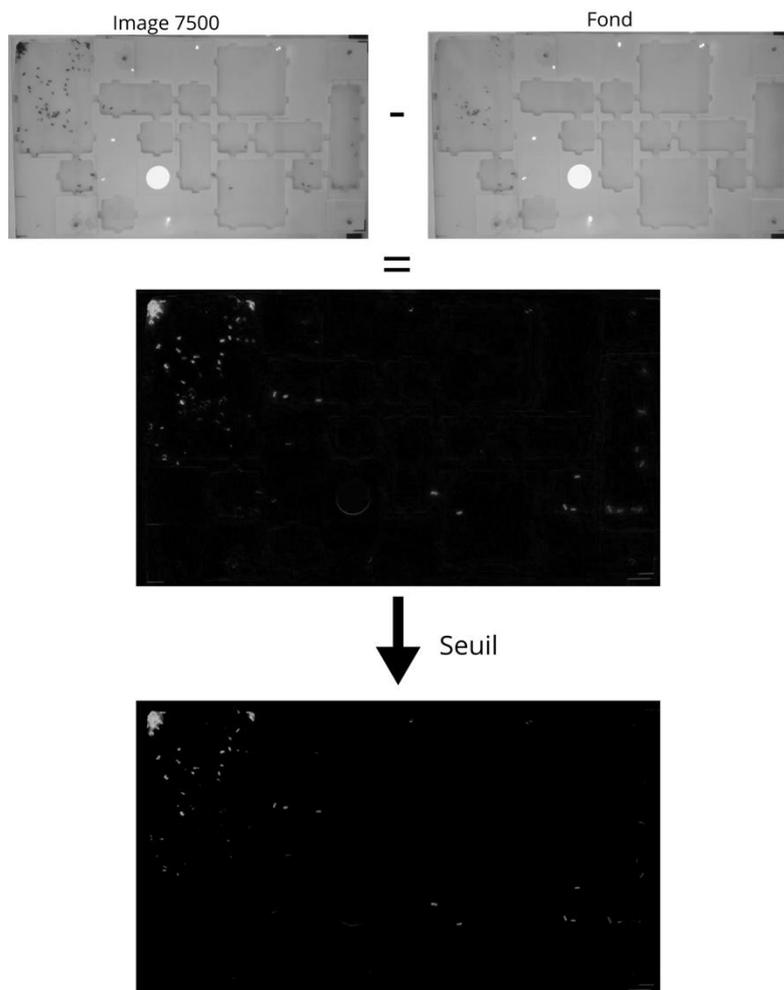


Figure 2-25 *Illustration du principe de détection de la présence.* À l'image pour laquelle on désire récupérer l'information de présence d'individus, on calcule la différence avec le fond. À cette différence on applique une condition de seuil afin de supprimer le bruit.

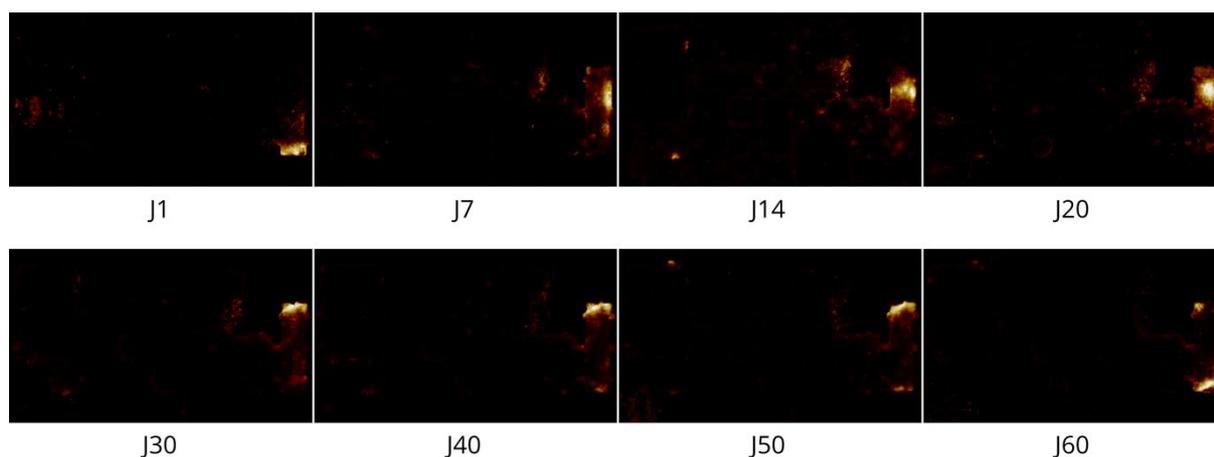


Figure 2-26 *Évolution de la densité de présence moyenne sur les 60 premiers jours.* Cette mesure est particulièrement efficace pour étudier les changements au temps longs dans l'espace de nidification, où la densité d'individus est élevée (à droite des images).

Ce procédé est classique et utilisé par la plupart des outils d'analyse de vidéo (Bustamante et Amarillo-Suárez, 2016; Yamanaka et Takeuchi, 2018), néanmoins il nécessite des conditions d'éclairage stables, j'ai donc préféré une méthode basée sur le calcul du mouvement, bien plus

robuste dans des conditions changeantes. J'en ai fait une version adaptée au traitement de nombreuses vidéos sur des échelles de temps plus longues, qui nécessite peu de ressources mémoires.

Mouvement

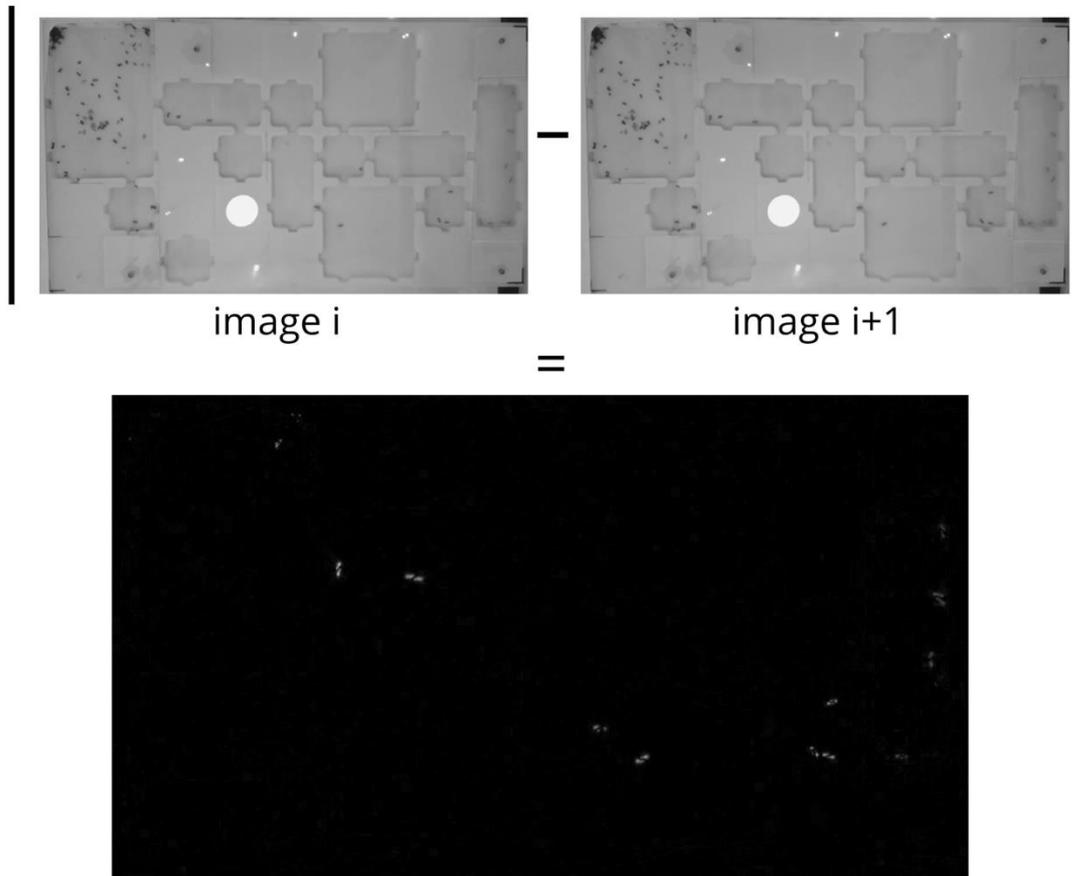


Figure 2-27 Illustration du principe de la méthode d'analyse. La différence entre les images successives est calculée et permet de mesurer l'activité à chaque instant.

Le processus est assez similaire au précédent, mais ne nécessite pas un calcul du fond. Chaque image est comparée à l'image précédente et l'on ne retient que les pixels ayant changé de valeur, puis on applique un seuil pour éviter les erreurs dues à l'encodage vidéo.

De même que précédemment on agrège ces images en moyenne sur un temps qui dépendra de l'accélération désirée. Il est alors possible de sauver ces images sous forme de carte de densité en code couleur. J'ai aussi développé une méthode qui consiste à ajouter en transparence sur le film original une « trace » plus ou moins translucide en fonction de l'activité.



Figure 2-28 Carte de densités de l'activité durant le 9e jour. En haut la carte de densité ou les zones de plus forte intensité correspondent aux plus grandes densités d'activité. En bas la même carte en échelle logarithmique (les zones de densités nulles apparaissent en blanc).

Cette méthode est bien plus efficace et robuste que celle présentée précédemment. De plus, elle requiert un moindre coût de calcul informatique. La présentation en échelle logarithmique, qui met en exergue les valeurs faibles, ne révèle pas de défauts d'analyse comme c'était le cas précédemment (Figure 2-23). Une fois les vidéos de densité de mouvements enregistrées, on peut extraire des courbes de l'activité totale ou de l'activité dans certaines zones, sans avoir à effectuer à nouveau les calculs.

J'ai pu tester et améliorer ces outils en enregistrant l'activité d'une colonie dans un environnement modulaire pendant plus d'un an. La comparaison de différents outils techniques m'a permis de sélectionner les plus adaptés à un usage futur et les constructions abouties ont été mises en ligne sur le site de partage GitHub afin de pouvoir bénéficier au plus grand nombre. Ces outils pourront être utilisés au laboratoire pour suivre des colonies sur des temps longs, dans des géométries différentes et avec des modifications contrôlées de l'environnement. La suite de mon travail a consisté à produire et utiliser des systèmes permettant de changer localement la température afin de déterminer comment les fourmis répondent à ces changements. J'ai ensuite évalué les possibilités de contrôle du comportement grâce à un système biohybride où la température est changée en fonction de l'activité des fourmis. Les résultats de ces expériences sont prometteurs vis-à-vis de l'intérêt de réaliser des expériences similaires avec une colonie complète et sur le long terme.

3 La température comme moyen de modification du comportement — stimuler et mesurer la réponse

L'adaptation aux changements des conditions environnementales est vitale pour les êtres vivants dont l'habitat naturel est soumis à des modifications, journalières ou saisonnières. Par leur présence sur une vaste partie du globe, des régions arctiques aux déserts, les fourmis sont un objet d'étude particulièrement riche des méthodes d'adaptations à des conditions variées.

Le système biohybride ordinateur/fourmis que j'ai développé pendant cette thèse réalise l'interaction entre machine et vivant par le biais d'une modification contrôlée des conditions environnementales. Parmi les différentes conditions auxquelles sont sensibles les fourmis, j'ai sélectionné la température. Cette étude a permis d'évaluer les possibilités et limites de l'utilisation de la température pour l'interaction avec des fourmis. Focalisé sur les réactions des individus à des changements de température, ce travail éclaire les spécificités de l'étude des comportements individuels, à partir desquelles on cherche à mieux comprendre les mécanismes d'émergence de comportements collectifs.

3.1 Motivations du travail et contexte

État de l'art : Fourmis et température

Les espèces terrestres ont à faire face à des changements de température, saisonniers et journaliers, plus ou moins importants selon les régions du globe. Parmi les plus de 12 000 espèces de fourmis, on peut observer des mécanismes d'adaptation très variés allant de conditions climatiques extrêmes des plus chaudes aux plus froides. On trouve ainsi plusieurs espèces de fourmis dans les déserts chauds, capable de chasser à des températures de l'air allant jusqu'à 70 °C (Christian et Morton, 1992; Sherwood, 1996). Se nourrissant d'insectes et d'oiseaux migrateurs n'ayant pas survécu à la chaleur du désert, l'espèce *Cataglyphis bombycina* ne fourrage⁵⁴ que lorsque la température est entre 46,5 °C et 53,6 °C soit un intervalle de 7 °C, très proche de la température létale (Wehner et al., 1992). Cela leur laisse le champ libre, puisque leurs prédateurs ne sortent pas à ces températures. D'autres espèces sont présentes dans des biotopes très froids. Heinze et al. (1996) ont montré que des colonies de l'espèce *Leptothorax canadensis* survivaient normalement à un hivernage à -15 °C et que 20 % des individus pouvaient survivre à -25 °C pendant 48.

La température joue aussi un rôle important dans l'activité des espèces vivant en zones aux conditions moins extrêmes. Comme pour les espèces des déserts chauds, en zone tempérée certaines espèces régulent leur fourragement en fonction de la température, au quotidien ou à l'échelle des saisons. Ceci leur permet d'éviter les prédateurs et les conflits avec des compétiteurs selon le phénomène écologique de partitionnement des ressources (Kronfeld-Schor et Dayan, 2003; Schoener, 1974). Ainsi au cours d'une journée, on pourra observer différentes espèces fourrager (Cerdeña et al., 1998; Whitford et Ettershank, 1975), en fonction de leur capacité à résister à la température, les espèces vont prendre plus ou moins de risques en s'approchant de leur limite ou en fourrageant à des heures moins chaudes.

La température est aussi un facteur important du fonctionnement physiologique, les différentes réactions chimiques ayant lieu au sein des cellules des organismes sont dépendantes de la température, certaines protéines ne peuvent prendre une forme correcte qu'à certaines températures (Mayor et al., 2000), et il a été montré que certains gènes sont exprimés ou non à différentes températures selon les espèces de fourmis (Stanton-Geddes et al., 2016). Dans la gamme de température où les processus métaboliques sont fonctionnels, le rythme métabolique n'est pas le même. Le rythme respiratoire va environ doubler tous les 10 °C, lié à un développement du couvain⁵⁵ plus rapide et à une mortalité plus élevée des ouvrières (Calabi et Porter, 1989). De ce fait, il est essentiel au bon développement du couvain qu'il soit placé à une température optimale. On observe donc des déplacements du couvain en fonction de l'heure de la journée et de la température (Roces et Núñez, 1989). Les nourrices sont capables d'ajuster la température du couvain en fonction des ressources de nourriture. En effet des colonies mises en carence vont mieux se développer à plus basse température (Porter et Tschinkel, 1993). La sensibilité des nourrices à la température peut dépendre de la température à laquelle elles ont été exposées lors de leur développement et de l'expérience adulte (Weidenmüller et al., 2009). Les fourmis sont aussi capables de modifier la température du nid par divers procédés. Par exemple les fourmis rouges des bois prennent des « bains de soleil », ce qui augmente leur

⁵⁴ Le fourragement désigne la sortie du nid en quête de nourriture.

⁵⁵ Le couvain désigne les œufs, larves et nymphes qui sont les stades de métamorphose des fourmis jusque l'âge adulte. Il sont nourris par les ouvrières et souvent placées ensemble dans le nid.

température interne, et permet de transporter la chaleur au sein du nid (Kadochová et al., 2017). D'autres espèces profitent de la chaleur générée par la fermentation des composants du nid (Coenen-Stass, 1987).

De nombreuses questions restent ouvertes quant à la relation des fourmis à la température. Plusieurs travaux récents ont mis en lumière l'importance de la variabilité de la réponse interindividuelle à la température dans le cas de la translocation du couvain (Weidenmüller et al., 2009) ou des « bains de soleil » (Kadochová et al., 2017). Ces variations jouent un rôle important dans l'émergence de la socialité chez les fourmis (Beshers et Fewell, 2001) et la quantification de ces variations contribuerait à l'éclairer. Enfin, la question de l'impact du réchauffement climatique sur l'équilibre écologique, où subsistent énormément d'inconnues, donne une dimension nouvelle à ces études. Des travaux ayant fait l'étude de la survie de colonies capturées à différentes latitudes ont montré une plus forte mortalité chez les colonies ayant un habitat plus froid (Pelini et al., 2012), ce qui laisse entrevoir de profondes modifications du biotope à l'avenir.

Étudier la réponse thermique pour le contrôle du comportement

Un des objectifs de ce travail a été de déterminer les possibilités et limites de l'utilisation de la température comme moyen de contrôle du comportement. Les résultats ont été utilisés pour réaliser les expériences de contrôles présentés au 4e chapitre.

Pour contrôler, il est nécessaire d'être capable d'agir sur le système. Le stimulus doit induire une **réponse significative du système**. La réponse doit aussi être **reproductible** et **bornée en amplitude**, afin que l'on puisse prévoir au minimum les conséquences d'une action. Il doit aussi être possible de stimuler le système de manière dynamique, et d'obtenir une réponse nette et bornée.

L'étude de la relation des fourmis à la température se fait soit *in natura*, dans quel cas le comportement est étudié en fonction de la température ambiante qui ne peut être modifiée, soit en laboratoire où l'on peut contrôler la température. Jusqu'à ce jour, les expériences en laboratoire se sont faites que dans des cas statiques où la température reste fixe (Challet et al., 2005; Cokendolpher et Francke, 1985; Frizzi, 2018; Kadochová et al., 2017; Pelini et al., 2012; Porter et Tschinkel, 1993; Rocés et Núñez, 1989) ou lors d'une élévation graduelle de la température (Rocés et Núñez, 1995; Weidenmüller et al., 2009), mais pas dans le cas de dynamiques plus complexes. Pourtant les fourmis sont capables de percevoir finement les différences de température, à une résolution d'au moins 0,2 °C (Kleineidam et Tautz, 1996; Masson et Friggi, 1974; Ruchty et al., 2010), et donc capables de réagir à des changements rapides. Les questions d'adaptation, d'apprentissage et de variabilité de réponses peuvent donc être abordées.

S'il y a limitations, par exemple de la fréquence à laquelle on peut stimuler le système (si l'on agit trop vite le système ne répond pas) il est important de les connaître.

Il est utile de connaître les conditions de modulations de la réponse, c'est-à-dire de quels facteurs extérieurs à ceux contrôlés dépend la réponse. Cela d'autant plus que les origines d'une différence de réponse aux mêmes stimuli peuvent être très variées dans le cas d'un organisme biologique.

Vers un système biohybride

Dans l'optique de la construction de systèmes biohybrides, il faut être capable d'interagir avec les individus ou les groupes. La condition principale pour le fonctionnement d'un tel système est d'obtenir une **modification significative du comportement** lorsque l'on change l'une des conditions, comme la température ici.

3.2 Présentation du système expérimental

Le système expérimental est composé de deux chambres circulaires entre lesquelles la fourmi est libre de se déplacer. La température de surface de chacune de ces chambres peut être réglée automatiquement et changée pour atteindre la température désirée. Une vidéo enregistre l'activité de la fourmi, et permet de calculer sa trajectoire grâce à un programme d'analyse d'image.

Conception du dispositif

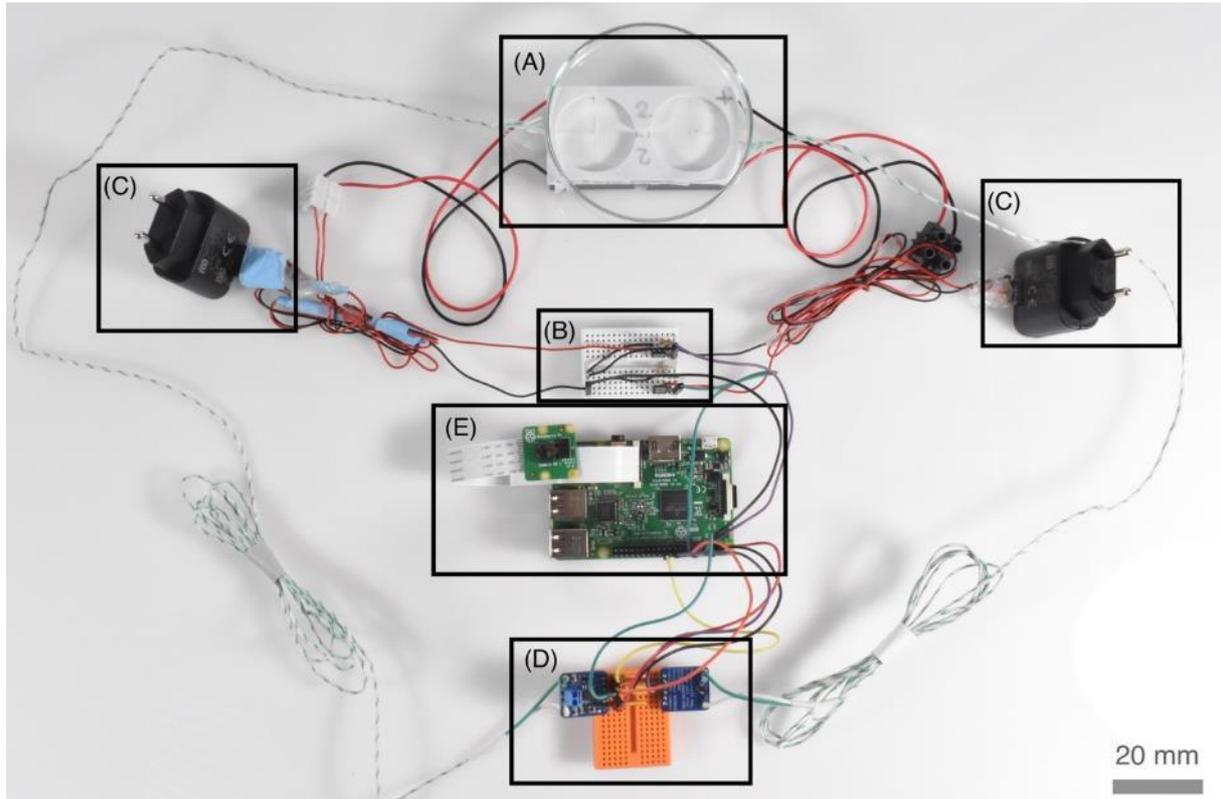


Figure 3-1 Dispositif expérimental. Une fourmi sera introduite dans un espace composé de deux chambres circulaires connexes (A). À la surface de chaque chambre, un module Peltier permet de chauffer, ils sont activés par un circuit électronique (B) alimenté en 5V par deux chargeurs USB (C). Deux cartes électroniques (D) indiquent la température mesurée par deux sondes thermocouples au sol de chacune des chambres. La température est communiquée à un micro-ordinateur (E) qui contrôle le circuit de chauffe afin d'atteindre la température consignée.

Les chambres ont été produites par impression 3D⁵⁶, leur forme circulaire permet de minimiser les effets des coins, où les fourmis ont tendance à se placer préférentiellement. Le diamètre des chambres est de 38 mm, pour une hauteur de 4 mm. Le passage entre les deux chambres mesure 4.2 mm de large. Sous chaque chambre est inséré un module à effet Peltier, qui lorsqu'un courant passe chauffe sur une face et refroidit sur l'autre. La tension aux bornes de chaque Peltier est réglée afin de maintenir la température voulue. Une sonde thermocouple est placée à la surface de chacun des Peltiers, afin de mesurer la température, un micro-ordinateur

⁵⁶ Imprimante Lulzbot Taz 6, avec un filament d'ABS

(Raspberry Pi) récupère cette température et ajuste l'entrée du courant dans les Peltiers grâce à un régulateur PID⁵⁷. À ce même micro-ordinateur est branchée une caméra qui filme la fourmi pendant toute l'expérience à raison de 10 images par seconde.

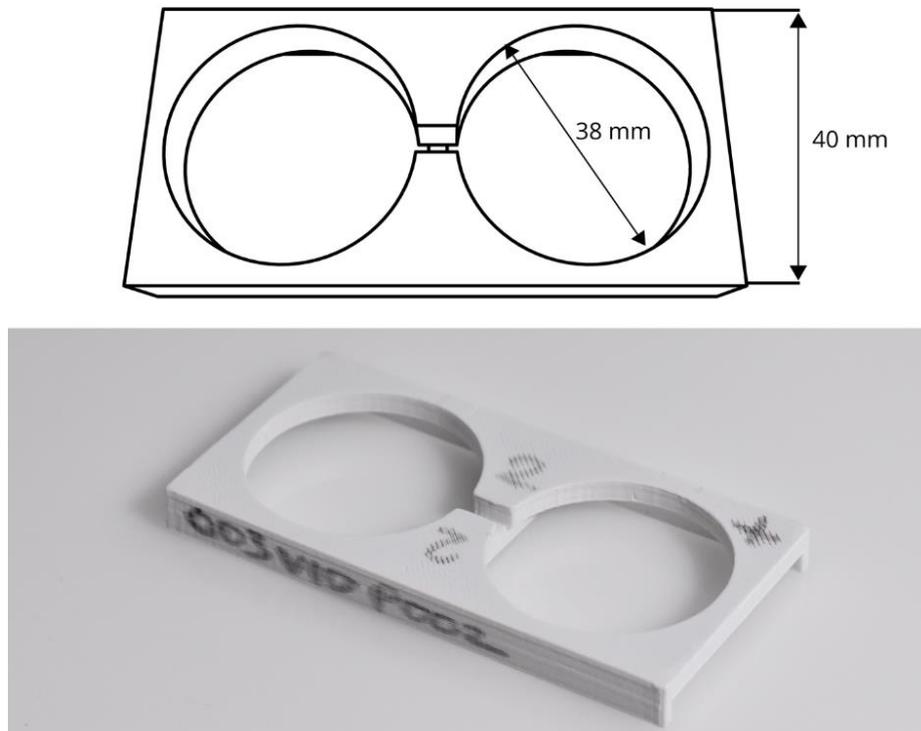


Figure 3-2 Arène expérimentale.

Les détails de conception sont donnés en annexe :6.3 Premier dispositif de contrôle de la température, p178.

Caractérisation thermique du dispositif

Bien que nous soyons habitués à la mesure de température au quotidien, plusieurs précautions sont à prendre pour une utilisation fiable.

Il faut être en mesure de préciser la température en différents endroits du système. La température de surface ne sera pas la même que celle du plafond. Lors des expériences de terrain par exemple réalisées par Christian et Morton (1992), la différence de température au sol et à 3 mm de haut peut dépasser les 10 °C (Figure 6-18). De ce fait, sans précision la mesure donnée risque de ne pas être comparable entre les études.

⁵⁷ Régulateur Proportionnel Intégral Dérivée : il permet de réguler la tension en fonction de l'écart à la température voulue (Proportionnel), mais prend aussi en compte la dynamique du signal (Erreur intégrée et Dérivée). Cela permet d'éviter des oscillations autour de la valeur consigne ou encore un dépassement de la consigne.

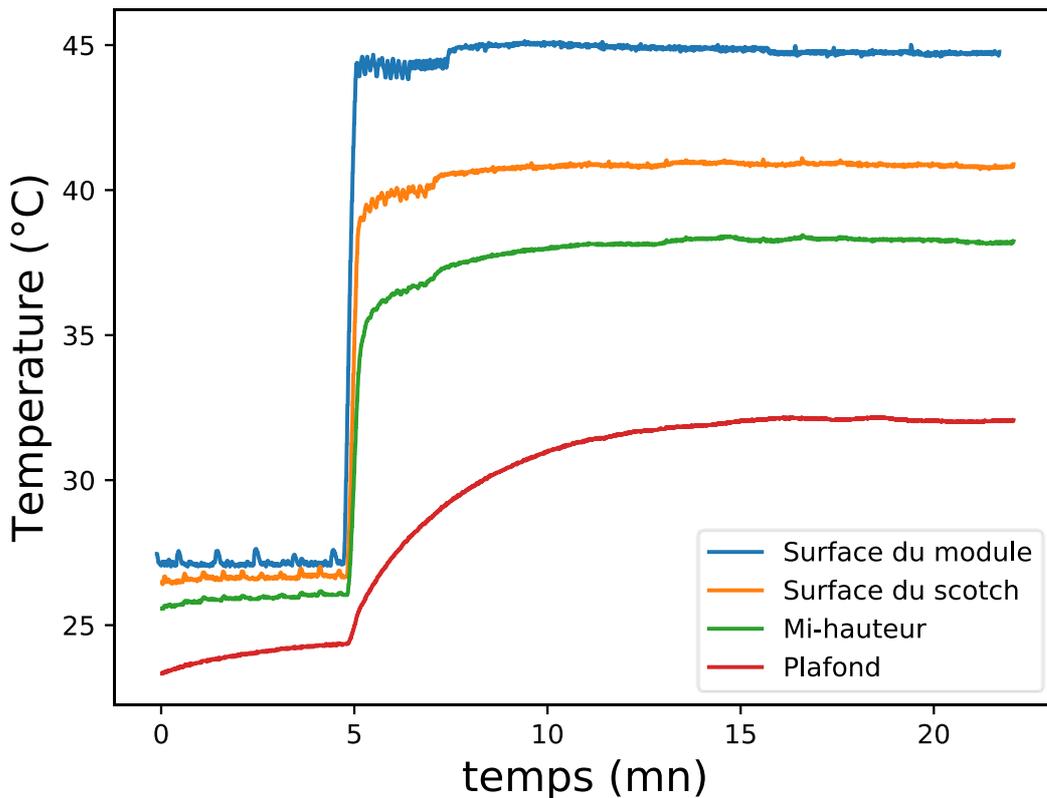


Figure 3-3 *Températures dans le système expérimental.* Les mesures sont effectuées en différents points de la chambre 1. La consigne est de 27 °C pendant 5 minutes, puis de 45 °C pendant 30 minutes. Les températures mesurées correspondent à celles de la surface du module Peltier (là où se situe le thermocouple de régulation), à la surface du scotch qui maintient le thermocouple en place (là où la fourmi se déplace), à mi-hauteur de la chambre (5 mm de haut) et sur le plafond de verre.

Avec un tel système, nous sommes capables de changer la température d'une chambre. La montée en température est rapide (quelques secondes) et se stabilise bien grâce au PID. La température à la surface sur laquelle se déplace la fourmi est d'environ 41 °C quand la surface du Peltier est à 45 °C, en effet un scotch est appliqué pour maintenir le thermocouple et changé entre chaque répliques. À mi-hauteur, on mesure environ 4 °C de moins qu'à la surface du scotch. Et au plafond environ 10 °C d'écart à la surface du scotch.

Pour la suite, lorsque je mentionne une température expérimentale elle fait référence, sauf mention contraire, à la température à la surface du module Peltier. Il faut garder à l'esprit que cette température ayant une valeur de 45 °C correspondra à l'équilibre à 41 °C à la surface sur laquelle la fourmi se déplace, et 38 °C à mi-hauteur.

Méthode expérimentale

Nettoyage

Les fourmis sont très sensibles aux phéromones, et aux substances chimiques en général. Afin d'éviter toute perturbation due à des odeurs indétectables (et en particulier les phéromones d'expériences précédentes), les systèmes expérimentaux doivent être nettoyés.

En premier lieu, les chambres et le couvercle sont nettoyés au savon et à l'eau. Puis je procède à un nettoyage à l'éthanol à 70 %, suivi d'un séchage complet, au papier essuie-tout et au fer à cheveux (afin de s'assurer de la disparition de l'éthanol).

La surface inférieure est recouverte d'un scotch qui permet de maintenir le thermocouple en place. Ce scotch est changé à chaque réplique pour éviter tout biais dû à un dépôt de phéromones par la fourmi précédente.

Sélections des individus

Les individus sont sélectionnés à partir d'une colonie de *Messor barbarus*⁵⁸ élevée au laboratoire. La colonie contient une reine et est composée d'environ 300 à 400 individus.



Figure 3-4 *Illustration de la méthode de sélection des individus.* Un coton-tige est placé à proximité d'un individu hors du nid, si l'individu a un comportement agressif envers le coton, celui-ci est sélectionné.

Les individus sont susceptibles d'appartenir à différentes castes comportementales et de ce fait réagir différemment aux expériences. De plus, la probabilité de capturer un individu « au hasard » dépend fortement de son comportement. Il est plus probable d'attraper les individus n'ayant pas des comportements de fuite.

J'ai pris le parti de sélectionner les sujets d'étude de manière standardisée : j'approche un coton-tige des individus en dehors du nid, je prends celles qui ont un comportement agressif, c'est-à-dire mordent le coton-tige. Cette méthode étant utilisée pour mesurer le taux d'agressivité d'individus (Pamminger et al., 2014)⁵⁹.

⁵⁸ Les espèces du genre *Messor* sont présentes sur une vaste partie du globe, préférentiellement dans des zones chaudes voire arides. On trouve par exemple des *Messor barbarus* en France sur le pourtour méditerranéen. Ce genre se nourrit principalement de graine (*Messor* signifie moissonneur en latin), qu'elles stockent au nid et prédisent en fabricant un 'pain' par ajout de salive aux graines concassées.

⁵⁹ Les auteurs définissent 4 niveaux d'agression lors qu'ils effleurent la tête des ouvrières avec un coton-tige : (1) fuite (2) ouverture des mandibules (3) morsure et (4) piqure. Les *Messor barbarus* n'ayant pas de dard, le niveau 4 ne se trouve pas chez cette espèce.

La fourmi est ensuite déposée dans le système expérimental, dont le couvercle est immédiatement refermé.

Messor barbarus est une espèce présentant un polymorphisme fort des ouvrières (pouvant mesurer entre 4 et 14 mm), or il est avéré que la taille a une influence sur l'effet de la température des animaux ([Gillooly et al., 2001](#)) dont les fourmis ([Frizzi, 2018](#)). Au cours des expériences, j'ai testé l'effet de la température sur la réponse aux différences de température que j'observe, et n'ai pas observé d'effet (voir p124). Il n'est donc pas nécessaire d'opérer une sélection des fourmis en fonction de leur taille.

Enregistrement

Le système de contrôle de la température est lancé en même temps que l'acquisition de la vidéo à 10 images par seconde et à une résolution effective 150 par 300 pixels. Les vidéos sont encodées en h264 (mp4) par la Raspberry pi. La température de surface de chaque chambre est enregistrée toutes les 0.1 secondes.

3.3 Expériences réalisées

Les expériences ont consisté à observer le déplacement de la fourmi (ou des fourmis dans un cas) à l'intérieur du dispositif expérimental, sous diverses conditions de températures.

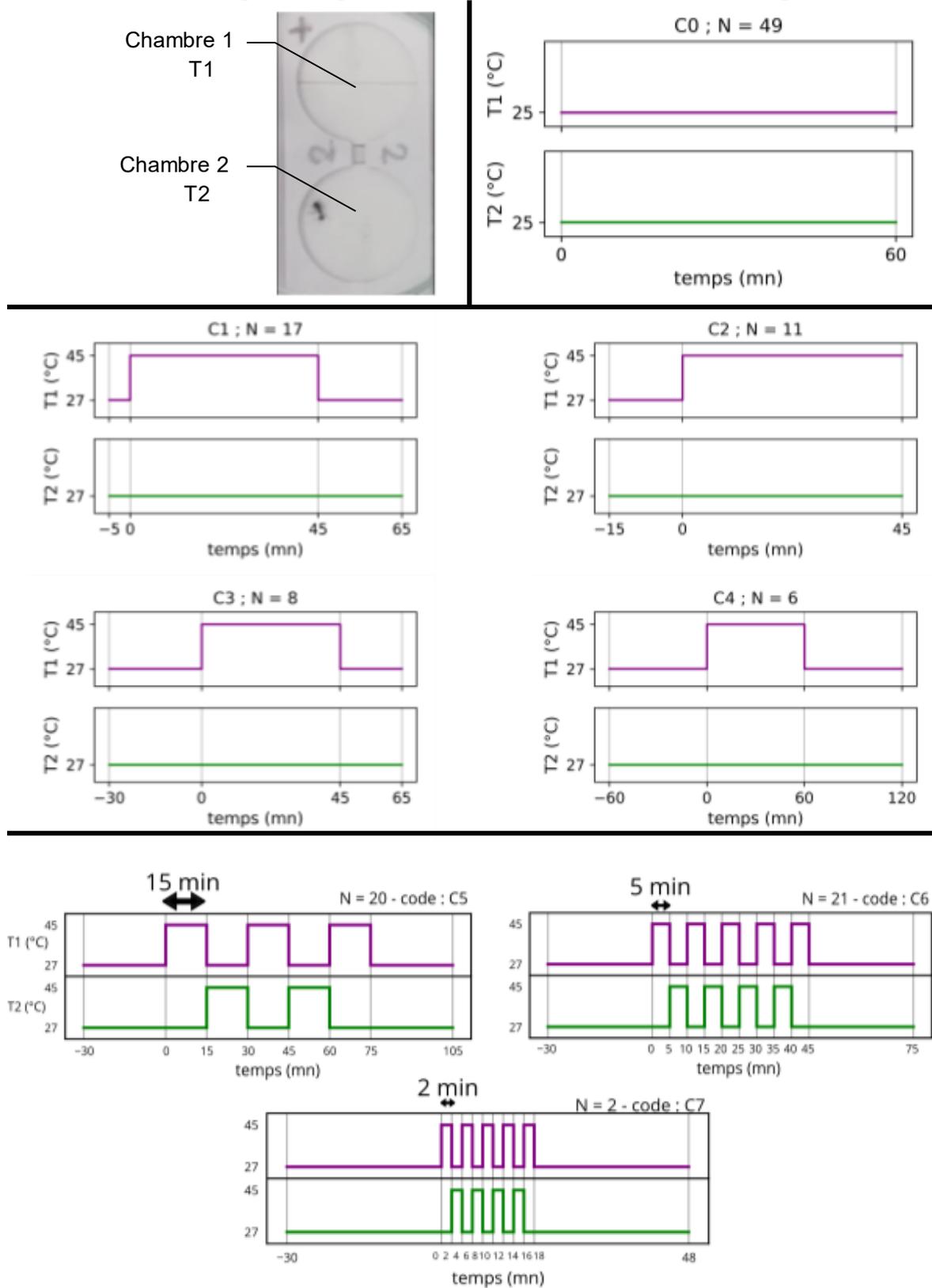


Figure 3-5 Illustration des conditions expérimentales principales.

3.4 Effets de la température sur le comportement : Résultat

La température est-elle un bon moyen d'interaction avec le comportement des fourmis ? Pour répondre à cette question, j'ai utilisé le dispositif expérimental présenté plus haut, dans lequel j'introduis une fourmi et observe son comportement lorsque la température change localement.

Les résultats présentés ici indiquent que si l'on chauffe une zone, les fourmis vont passer significativement moins de temps dans cette zone. On retrouve ce même effet lorsque l'on change dynamiquement les températures, tant que la durée entre les changements est suffisante.

La température est un moyen efficace de modification du comportement

Je compare les expériences en condition contrôle et les expériences de chauffe statique. Une fourmi est introduite dans le système et son mouvement est enregistré. L'expérience est répliquée plusieurs fois pour chaque condition.

La condition contrôle consiste à laisser les deux chambres à température ambiante et observer la fourmi pendant une heure. Cette condition expérimentale est notée **C0**. La chauffe statique consiste à chauffer la chambre 1 à 45 °C et observer la fourmi pendant les 45 minutes de chauffe. La seconde chambre est pendant ce temps à 27 °C. Les résultats utilisés sont extraits de l'agrégation de 3 conditions expérimentales similaires : **C2, C3 et C4**⁶⁰.

La chauffe à 45 °C a été choisie après avoir observé une réponse moindre (bien que statistiquement significative) pour une température de 38 °C (Figure 3-24, p116).

Pour chaque réplique une fourmi est choisie selon son agressivité⁶¹, et introduite dans une des deux chambres.

⁶⁰ Ces conditions se distinguent par un temps de marche libre laissé avant la chauffe. Dans tous les cas les deux chambres sont à 27°C quand la fourmi est introduite, ensuite il s'écoule un temps variable avant que la chambre 1 ne soit montée à 45°C. Ce temps est de 15, 30 et 60 minutes pour C2, C3 et C4 respectivement. N'ayant pas trouvé d'influence significative de ce paramètre sur la réponse (voir p42) j'ai agrégé les résultats en centrant le 0 au démarrage de la chauffe et en ne gardant que les 15 dernières minutes avant la chauffe pour C3 et C4.

⁶¹ La fourmi est sélectionnée pour l'expérience uniquement si elle a un comportement agressif lorsqu'un coton-tige est approché d'elle (voir section : Méthode expérimentale, page 7).

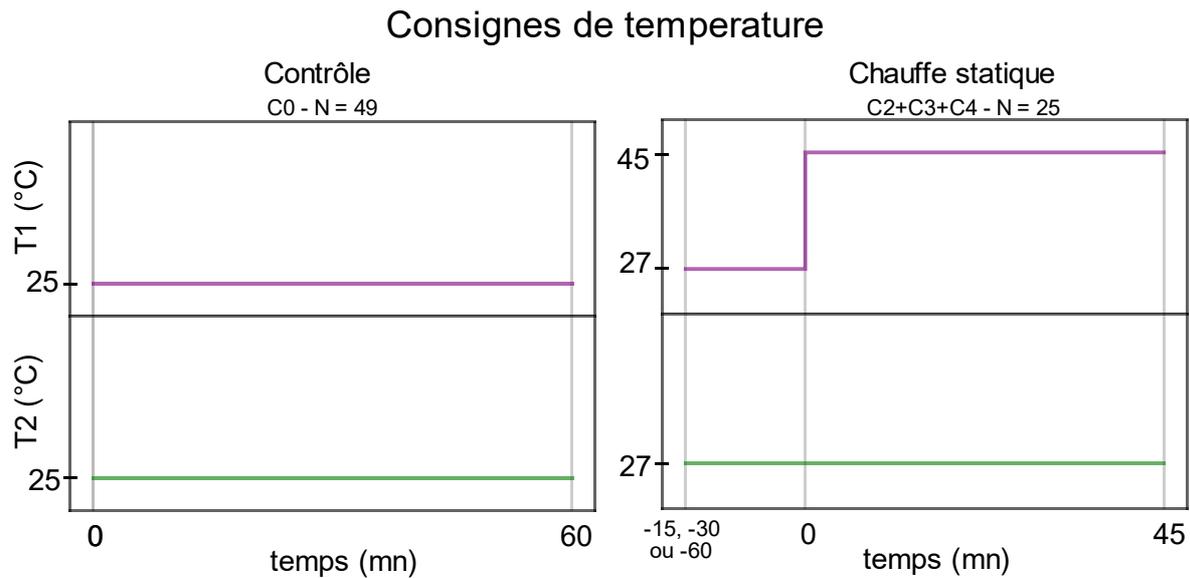


Figure 3-6 *Illustrations de la commande des deux conditions expérimentales.*

La courbe violette correspond à la température consigne de la chambre 1 tandis que la verte correspond à celle de la chambre 2. N indique le nombre de répliques.

À gauche : sans différence de température pendant une heure (C0)

À droite : la chambre 1 est chauffée à 45 °C pendant 45 minutes (C2-C3-C4).

Je définis la fréquence de présence dans la chambre 1 telle que :

$$f_1(\Delta t) = t_1/t_{total}$$

t_1 : Temps passé dans la chambre 1 sur l'intervalle de temps Δt

t_{total} : Durée totale de chauffe

Pour chaque réplique, j'ai calculé la fréquence de présence dans la chambre 1 et comparé les distributions lorsque l'on chauffe et lorsque l'on ne chauffe pas. Pour le contrôle l'intervalle de temps (Δt) correspond aux 45 dernières minutes. Pour la chauffe l'intervalle est les 45 minutes de chauffe. Cette fréquence est exprimée en pourcentage.

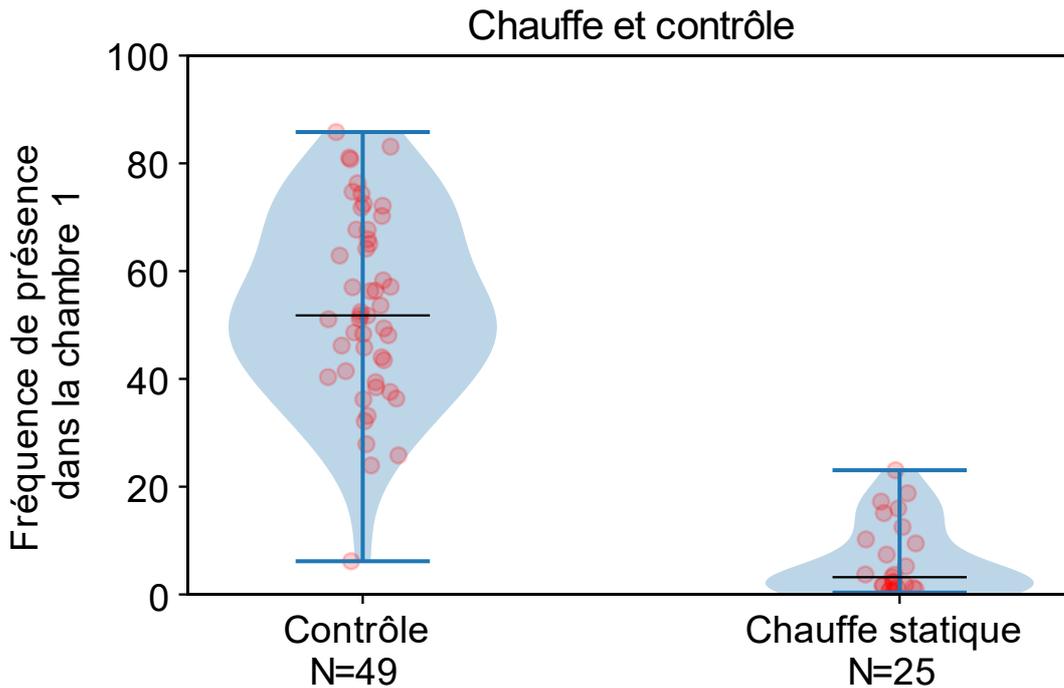


Figure 3-7 *Distributions estimée de la fréquence de présence dans la chambre 1. Les points représentent le pourcentage du temps passé dans la chambre 1 pour chaque réplique. La courbe représente la distribution estimée avec en trait noir la médiane et en bleu les valeurs extrêmes.*

	Contrôle	Chauffe statique
Médiane	51,8 %	3,2 %
Déviations standard	17,2 %	6,7 %
Test KS avec le contrôle	-	D = 0,98 p < 10 ⁻¹⁴
Nombre de répliques	49	25

Il apparaît clairement que la montée en température induit une réduction significative de la présence.

Bien que la différence entre les distributions estimées soit manifestement importante, on peut réaliser un test statistique qui nous permet de quantifier l'amplitude de la différence. Le test K-S (Kolmogorov-Smirnov) permet de mesurer la différence entre deux échantillons⁶², et d'estimer la probabilité que la distribution de ces deux échantillons soit la même.

⁶² Le test K-S mesure l'écart maximal entre les fonctions de distribution cumulée de deux échantillons (ou d'un échantillon et d'une distribution connue).

La réponse évolue dans le temps

En plus de la variabilité de réponse entre les répliques, il faut prendre en compte la dynamique de réponse. La fourmi se comporte-t-elle de la même manière au long de l'expérience ? Qu'en est-il dans la condition contrôle ? Lors de la chauffe ?

Condition contrôle

Afin d'avoir une première idée de l'évolution des comportements au cours du temps, je trace les distributions de la fréquence de présence dans la chambre 1 sur des intervalles de 10 minutes successifs.

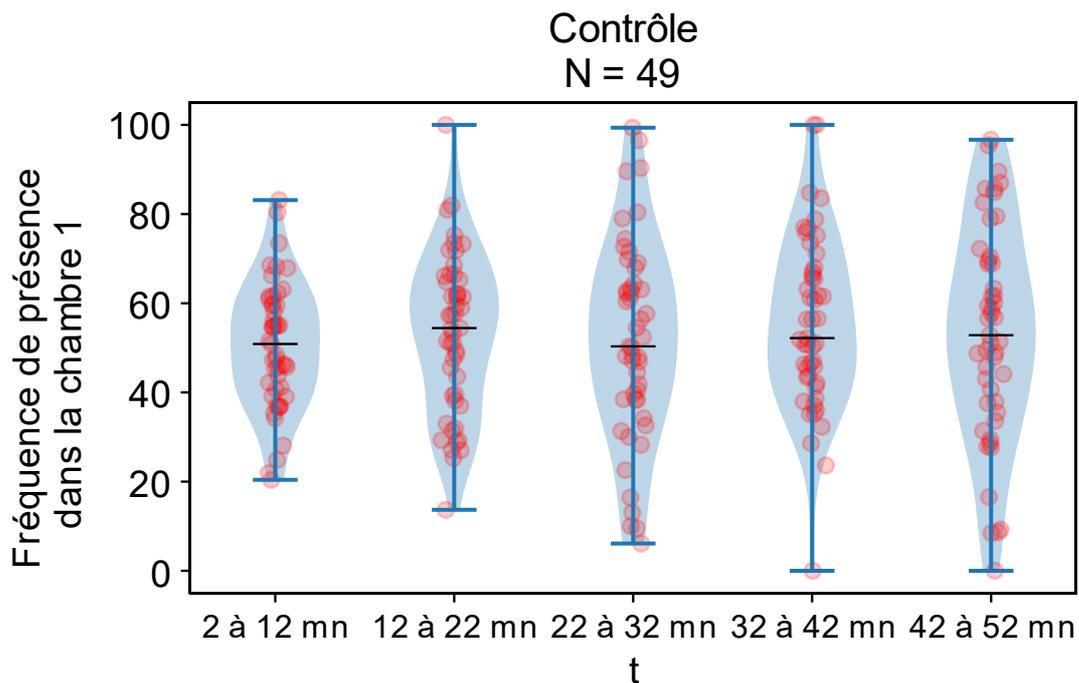


Figure 3-8 *Évolution des distributions de présences dans la chambre 1 au cours du temps dans la condition contrôle.* Chaque distribution correspond à la répartition de la fréquence de présence dans la chambre 1 pendant l'intervalle indiqué, pour chaque réplique. En noir la médiane des distributions. Condition contrôle.

La répartition de présence entre les deux chambres évolue au cours du temps. La médiane reste stable, mais l'étalement des distributions augmente.

Cela indique qu'en moyenne il n'y a pas de préférence pour une chambre ou l'autre (la médiane reste proche de 50 %). Néanmoins, les individus peuvent montrer une préférence pour l'une ou l'autre.

J'ai tracé l'évolution de la médiane et de la déviation standard au cours du temps. Chaque point de la courbe est calculé à partir de la distribution de la fréquence de présence dans la chambre 1 sur des intervalles de 1 minute centrés.

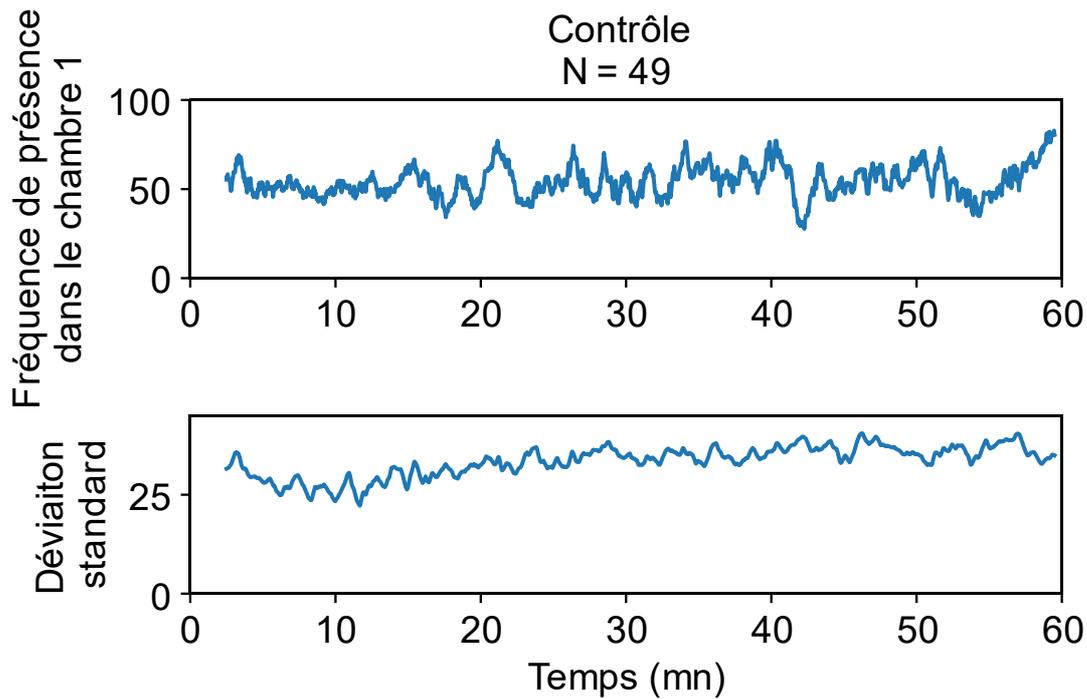


Figure 3-9 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Condition contrôle.

Chauffe

Dans le cas de la chauffe, il y a aussi évolution de la forme de la distribution de présence dans la chambre 1. Il y a un changement lorsque l'on commence à chauffer puisque les fourmis vont passer de moins en moins de temps dans cette chambre (1) que dans le cas contrôle. Mais comment évolue cette distribution ?

Je trace les distributions, calculées sur des intervalles de 10 minutes, à partir de 10 minutes avant le début de la chauffe.

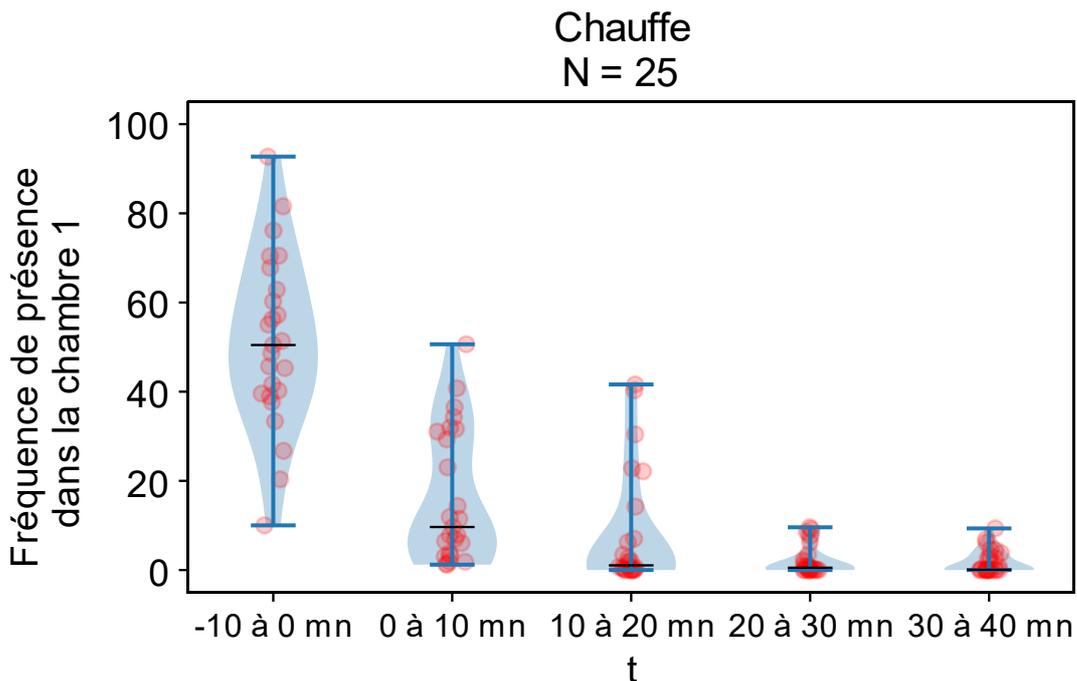


Figure 3-10 Évolution de la distribution de la fréquence de présence dans la chambre 1, 10 minutes avant et pendant la chauffe. Les distributions représentent la fréquence de présence dans la chambre 1 pendant un intervalle de 10 minutes, pour chaque réplique. La chambre 1 est chauffée à 45 °C. En noir la médiane des distributions.

On observe une diminution significative de la présence avant et après la chauffe. Au fur et à mesure de la chauffe de moins en moins de fourmis passe du temps dans la chambre chaude.

L'effet est significatif dès le début puisque dès les 10 premières minutes aucun individu ne passe plus de temps dans la chambre chauffée (1). À l'inverse de la condition contrôle (Figure 3-8), la distribution s'aplatit au cours du temps, ce qui signifie que les fourmis vont avoir un comportement de plus en plus similaire entre elles.

On peut tracer l'évolution de la médiane et de la déviation standard au cours du temps comme précédemment (Figure 3-9).

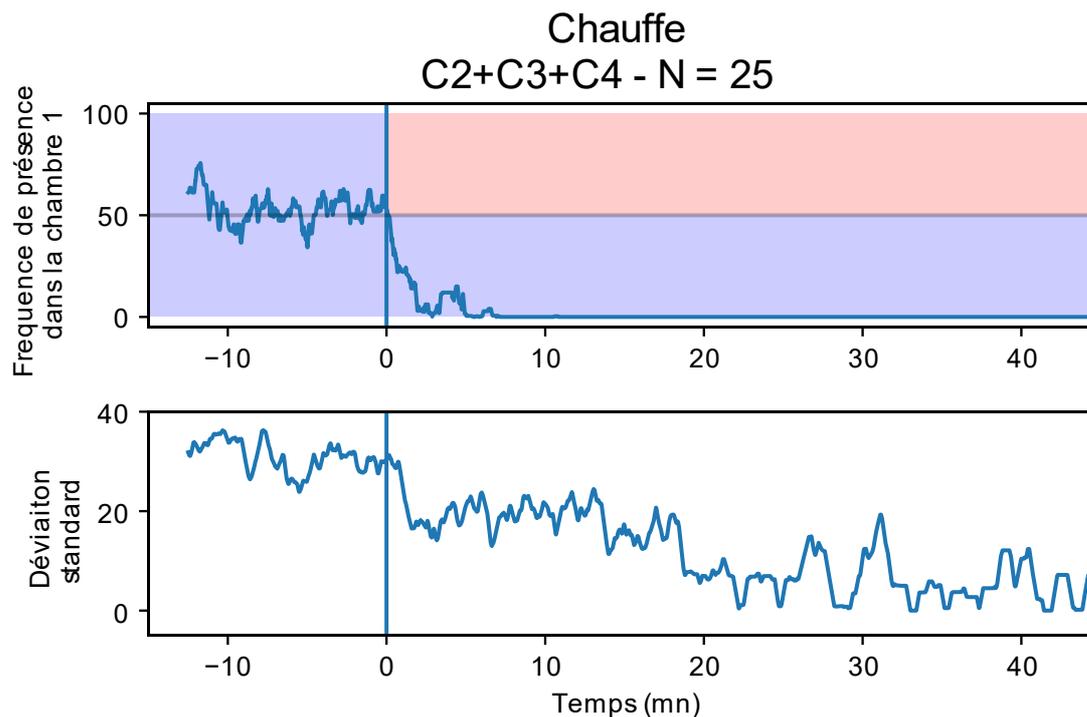


Figure 3-11 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut la 1 et en bas la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

On observe une diminution rapide de la fréquence de présence médiane dans la chambre 1 qui atteint 0 à partir de seulement 3 minutes de chauffe.

La déviation standard diminue significativement sur la même période, puis diminue plus lentement. Cela est dû au fait qu'une majorité de fourmis réagit immédiatement à la température (première échelle de temps), mais qu'une autre partie mettra plus de temps avant d'arrêter d'aller dans la chambre chaude (échelle de temps plus longue).

L'effet de la température est robuste en cas de changements dynamiques

La mesure globale de la réponse thermique a montré que l'effet de la température sur le comportement était important, l'étude de la dynamique de la réaction montre que l'effet est d'autant plus important qu'il dure. Néanmoins cet effet serait-il du même ordre si la température changeait au cours du temps ? Jusqu'à quelle fréquence peut-on inverser les températures entre les chambres et observer un changement ?

Pour répondre à cela, je compare aux expériences précédentes (Contrôle (C0) et Chauffe statique (C2+C3+C4)) à des expériences de chauffe dynamique, lors desquelles les chambres 1 et 2 sont alternativement chauffées à 45 °C.

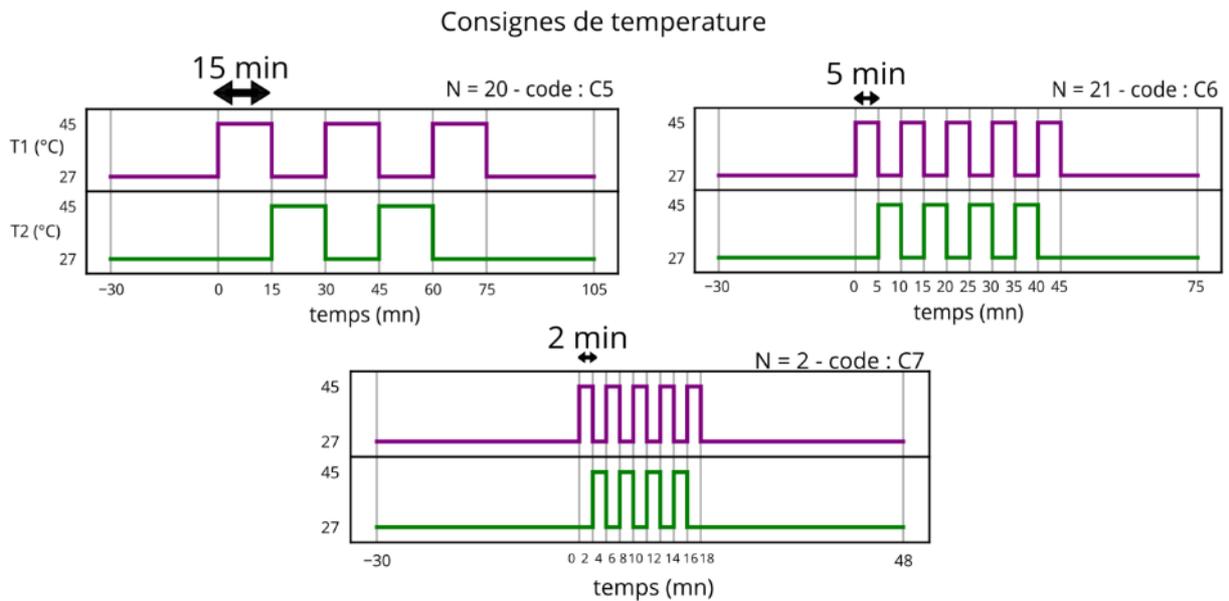


Figure 3-12 *Consignes de température*. Les chambres 1 et 2 sont alternativement chauffées à une période $T = 15 - 5 - 2$ minutes pour les conditions respectives C5 - C6 - C7.

Je définis la fréquence de présence dans la chambre chaude telle que :

$$f_c(\Delta t) = t_c / t_{total}$$

t_c : Temps passé dans la chambre chaude sur l'intervalle de temps Δt
 t_{total} : Durée totale de chauffe

Dans le cas statique je prends la fréquence de présence dans la chambre 1 sur l'intervalle des 45 minutes de chauffe.

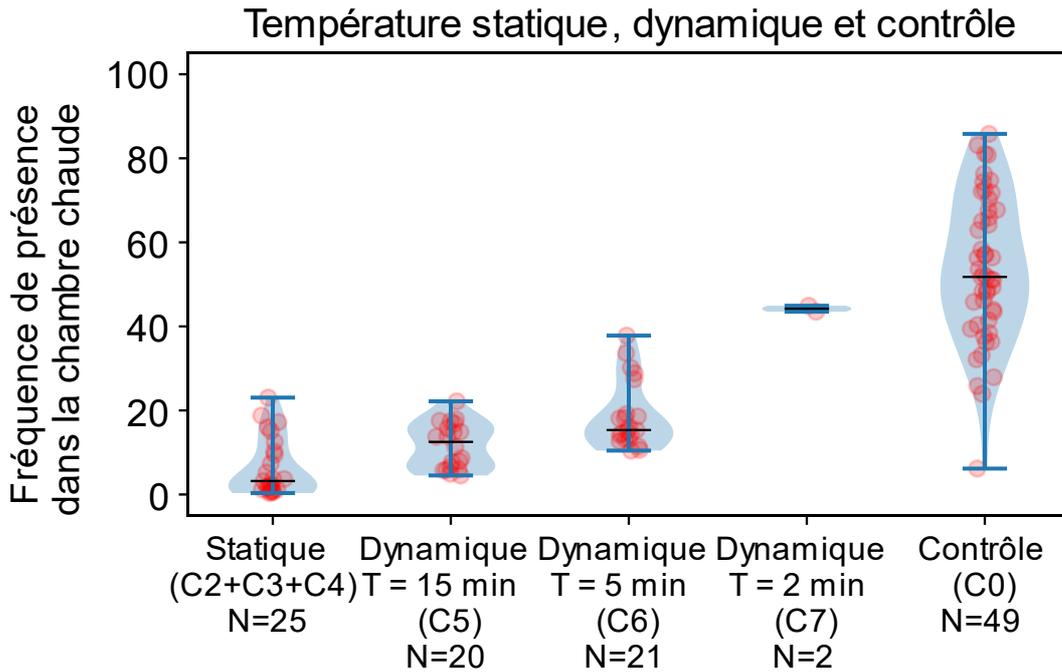


Figure 3-13 Distributions des pourcentages de présences dans la chambre chaude pour 5 conditions expérimentales différentes, avec changement de température statique dynamique ou dans le cas contrôle.

C2 —C3 — C4 : La chambre 1 est chauffée pendant 45 minutes.

C5 : les chambres 1 et 2 sont alternativement chauffées à 45 °C, à une période T de 15 minutes.

C6 : les chambres 1 et 2 sont alternativement chauffées à 45 °C, à une période T de 5 minutes.

C7 : les chambres 1 et 2 sont alternativement chauffées à 45 °C, à une période T de 2 minutes.

C0 : Condition contrôle, les deux chambres sont à température ambiante pendant une heure.

Chaque point correspond à une réplique. En noir la médiane.

	Chauffe statique	Chauffe Dynamique T = 15 min	Chauffe Dynamique T = 5 min	Chauffe Dynamique T = 2 min	Contrôle (C0)
Médiane	3,2 %	12,5 %	15,3 %	44 %	51,8 %
Déviat ion standard	6,7 %	5,2 %	7,8 %	(Pas assez de répliques)	17,2 %
Test KS avec le contrôle	D = 0,98 p < 10 ⁻¹⁴	D = 0,98 p < 10 ⁻¹²	D = 0,82 p < 10 ⁻⁹	D = 0,7 p = 0,2	(Même échantillon)

Nombre de répliques	25	20	21	2	49
---------------------	----	----	----	---	----

L'effet sur le comportement persiste dans un cas de changement dynamique de la température. Lorsque l'on alterne la chauffe entre chambre 1 et 2, les fourmis vont suivre les changements et se déplacer dans la chambre froide avec l'alternance (jusqu'à une certaine fréquence).

Plus les changements sont lents (base fréquence), plus l'effet est important. À une fréquence élevée d'une alternance toutes les 2 minutes il n'y a pas de réduction de présence dans la chambre chaude (j'ai donc arrêté les expériences après deux répliques), cela indique que l'on a atteint la fréquence de coupure. Les raisons de ce phénomène sont discutées plus loin. (Section : Il y a une fréquence de coupure).

Lors de la chauffe dynamique, la réponse n'évolue pas toujours au cours du temps

Alternances de 15 minutes, évolution similaire à la chauffe statique

On retrouve une augmentation de la réponse au cours du temps comme observé précédemment lorsque l'alternance se fait toutes les 15 minutes (C5).

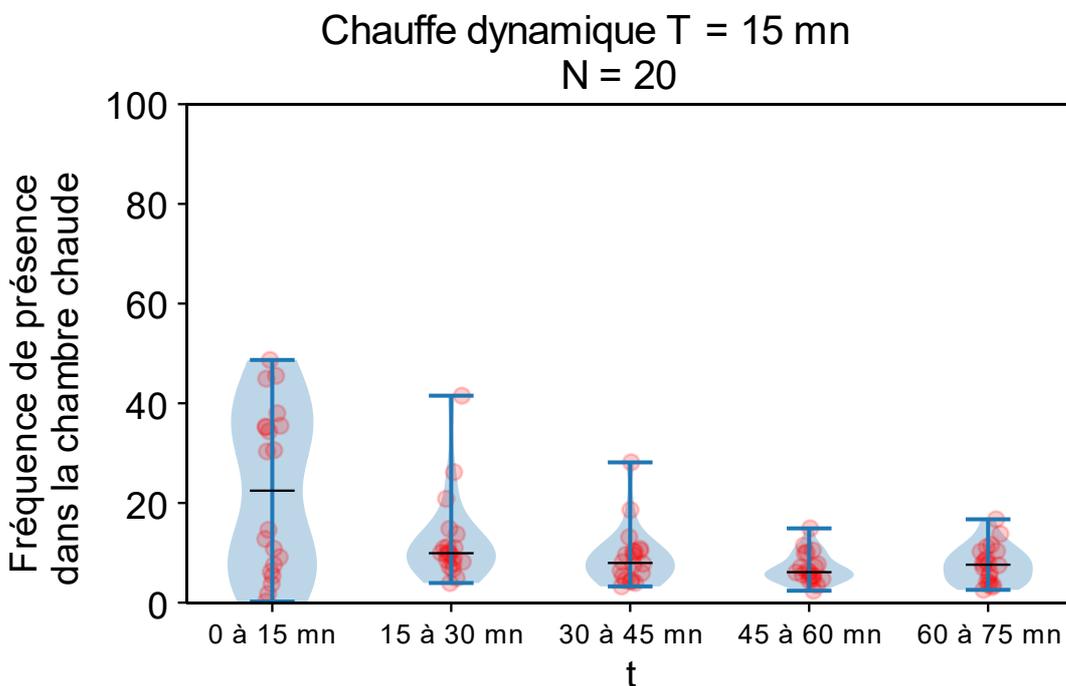


Figure 3-14 Évolution de la distribution de la fréquence de présence dans la chambre chaude, sur les intervalles de 15 minutes correspondant à la chauffe dans la chambre 1 ou 2. La chambre 1 est chauffée à 45 °C tandis que la 2 est à 27 °C, puis ces températures sont inversées toutes les 15 minutes. En noir la médiane des distributions. N = 20 répliques.

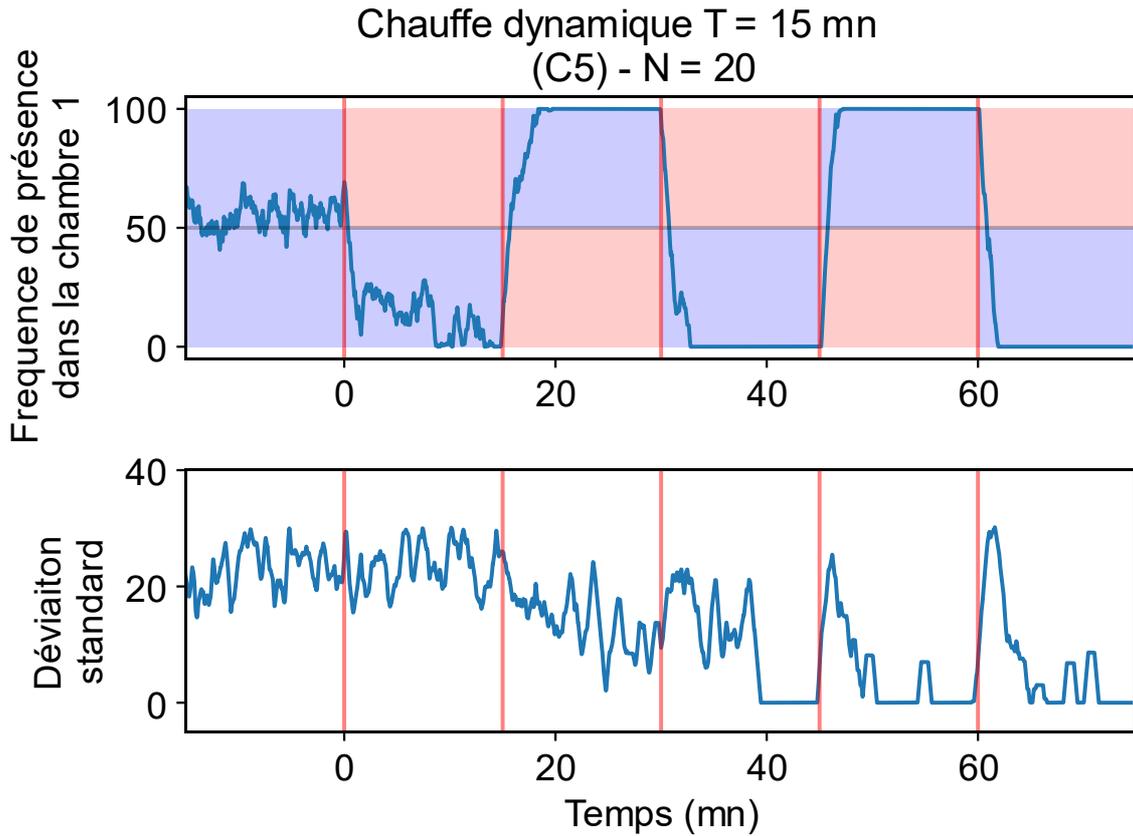


Figure 3-15 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Les lignes rouges correspondent à l'inversion de la température entre les chambres. Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut la 1 et en bas la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

Pour ce qui est de l'évolution de la fréquence de présence moyenne et de la déviation standard, on retrouve la même dynamique que lors de la chauffe statique : la fréquence de présence dans la chambre chaude diminue, de même que la déviation standard, mais sur un temps plus long. La différence est qu'à chaque inversion ces deux mesures augmentent temporairement, car la température dans les chambres et la réponse des fourmis se fait avec un temps de retard par rapport au changement de la consigne de chauffe.

Alternances de 5 minutes, pas d'augmentation significative de la réponse au cours du temps

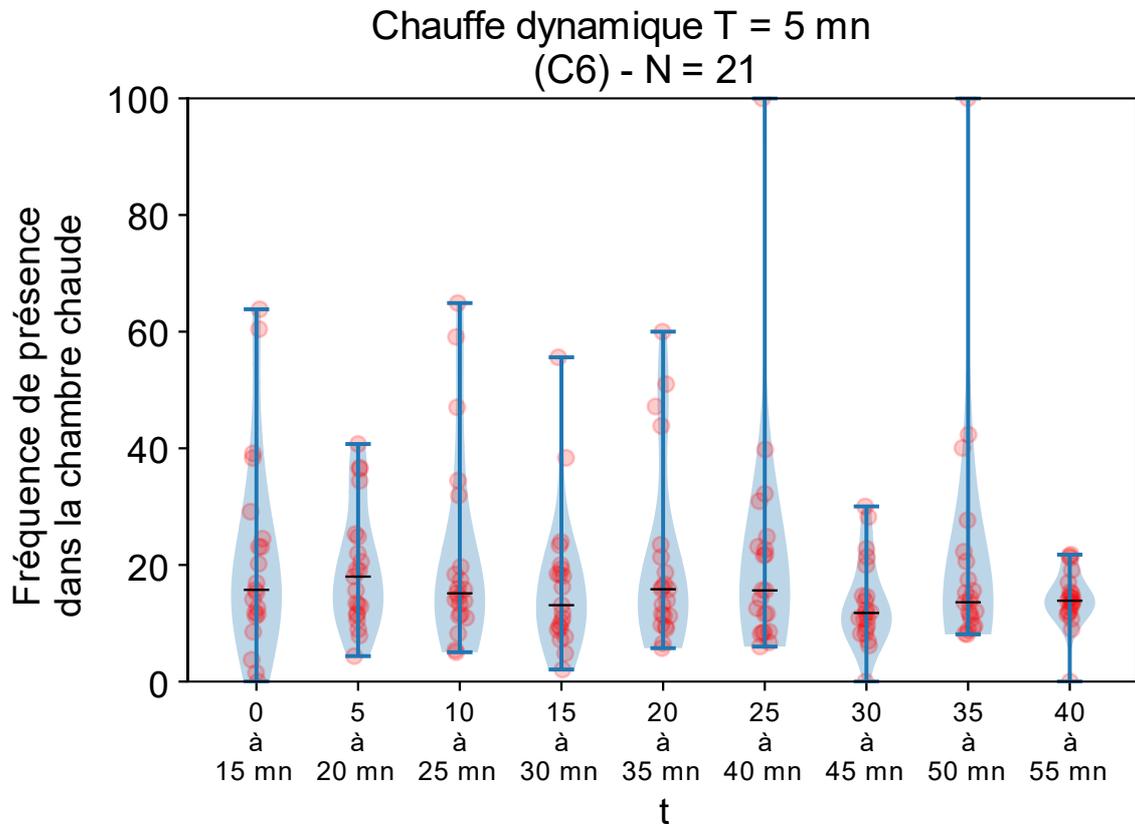


Figure 3-16 Évolution de la distribution de la fréquence de présence dans la chambre chaude, sur les intervalles de 5 minutes correspondant à la chauffe dans la chambre 1 ou 2. La chambre 1 est chauffée à 45 °C tandis que la 2 est à 27 °C, puis ces températures sont inversées toutes les 5 minutes. En noir la médiane des distributions. N = 21 répliques.

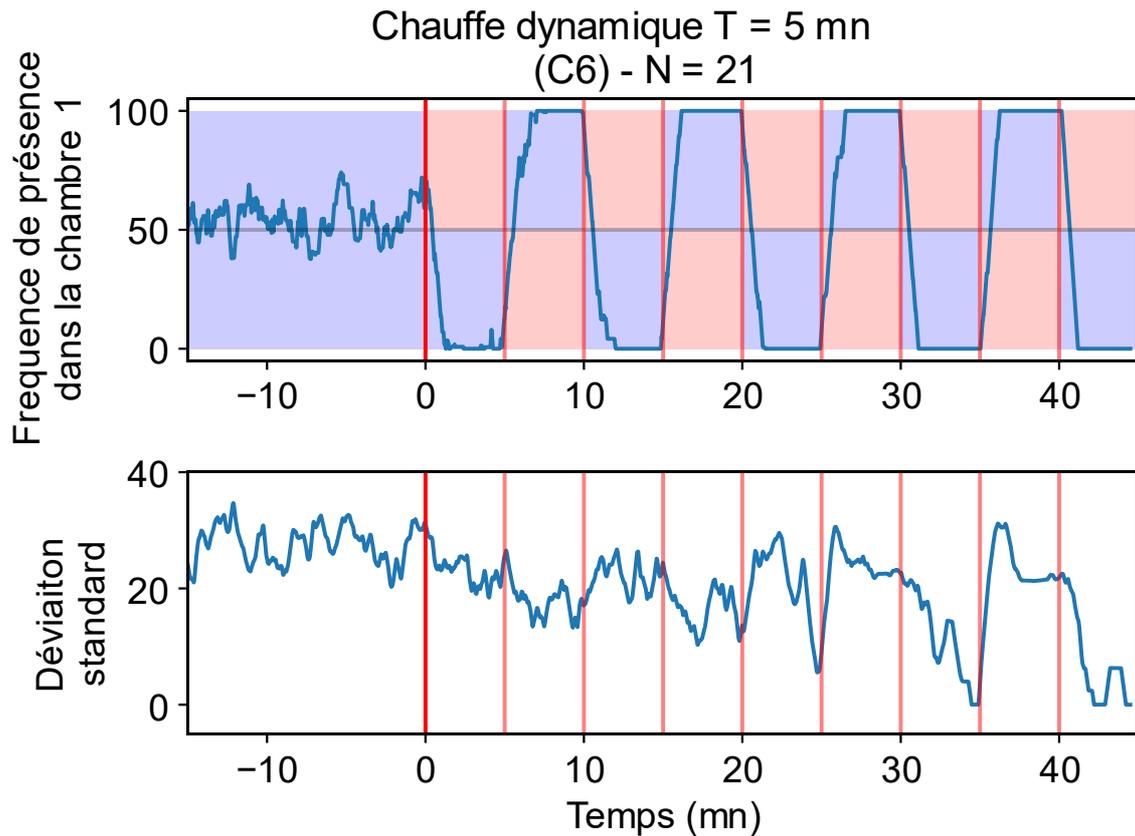


Figure 3-17 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut la 1 et en bas la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

Il y a une fréquence de coupure

La fréquence de coupure est définie en électronique comme la limite de la vitesse à laquelle on peut solliciter un circuit. Si l'on envoie un courant à une fréquence plus élevée que la fréquence de coupure haute, le circuit n'est plus capable de réagir correctement. Par analogie, si on envoie une consigne de température avec des changements trop rapides, on ne verra pas de changements du comportement de la fourmi. À des alternances de 2 minutes, on semble avoir atteint cette fréquence.

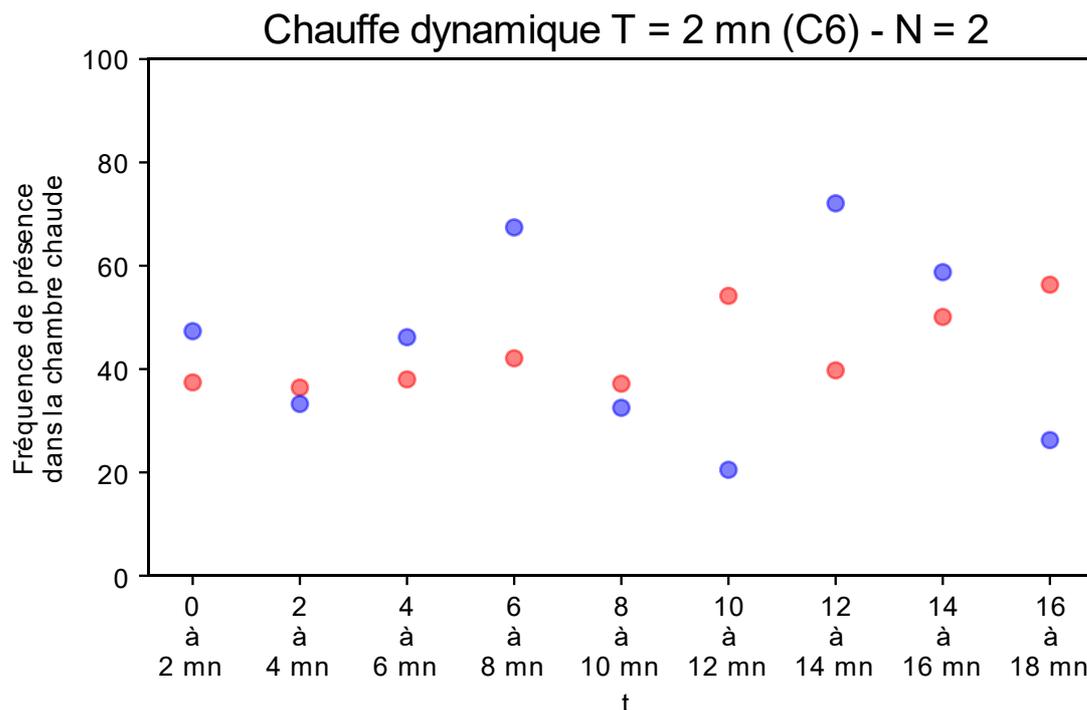


Figure 3-18 Évolution de la fréquence de présence dans la chambre chaude, sur les intervalles de 2 minutes correspondant à la chauffe dans la chambre 1 ou 2. La chambre 1 est chauffée à 45 °C tandis que la 2 est à 27 °C, puis ces températures sont inversées toutes les 2 minutes. N = 2 répliques. Les couleurs des points correspondent chacune à une réplique.

Lorsque l'on alterne la température toutes les 2 minutes, la présence des fourmis ne semble pas suivre la consigne.

Étant donné que l'objectif de ces travaux était de déterminer les conditions optimales de l'utilisation de la température pour le contrôle du comportement et l'interaction avec des fourmis, je n'ai pas produit de répliques après avoir observé que la réponse n'était pas qualitativement probante pour cette condition expérimentale. S'est posée alors la question de l'origine de ce phénomène. Est-ce dû aux fourmis qui mettent un certain temps à répondre ? Est-ce dû au système expérimental qui ne chaufferait pas assez vite ?

Comme il a été montré plus haut, il y a une évolution de la réponse thermique des fourmis dans le temps. Au fur et à mesure de l'expérience, les fourmis réagissent de plus en plus à la température (Figure 3-10 – Figure 3-14). La cause aurait pu être due au fait que l'expérience ne dure pas assez longtemps par rapport aux autres, j'ai réalisé une réplique en doublant la durée des alternances sans observer de changement⁶³.

La cause de cette coupure de la réponse serait alors à chercher du côté du dispositif expérimental. La montée en température des surfaces régulées est rapide, il faut moins de 20 secondes pour passer de 27° à 43 °C. La descente en température est cependant plus lente, mais reste acceptable vis-à-vis des 2 minutes ici. Au bout de 40 secondes, la température a tout de

⁶³ A 18 alternances sur 36 minutes (contre 9 sur 18 minutes), la fréquence de présence dans la chambre chaude est de 41% sur tout le cycle, et de la même valeur sur la première moitié et la seconde moitié. Il n'y a donc pas de changement en augmentant la durée de la stimulation, la réponse reste faible, et n'est pas significative.

même baissé de 10 °C. Néanmoins, l'évolution de la température à hauteur de la fourmi est plus lente que celle de la surface chauffante. La thermodynamique prévoit que lorsqu'une surface chauffe, la montée en température de la couche d'air sera de plus en plus lente à mesure que l'on s'éloigne de la surface. De plus, dans notre cas où la température ambiante de la pièce où l'on réalise l'expérience est plus faible que celle de la surface chauffée, la température même après avoir atteint l'état stationnaire, sera toujours plus faible dans l'air que sur la surface chauffée. Cela ne pose pas de problème lorsque le système a le temps de se stabiliser entre les inversions, mais dans ce cas d'alternances de 2 minutes la couche d'air à hauteur de fourmi n'a pas le temps de refroidir pendant les 2 minutes (Données à la section : Caractérisation thermique du dispositif).

Ces expériences devraient tout de même être répliquées pour établir de manière fiable cette affirmation, étant donné que le très faible nombre de répliques ne permet pas d'écarter une origine statistique de cette observation. Néanmoins, l'ordre de grandeur du temps de réponse des fourmis dans les autres conditions est d'environ 2 minutes, ce qui appuie fortement l'hypothèse de l'existence fréquence de coupure.

Que se passe-t-il après la chauffe ?

Les expériences précédentes ont permis de vérifier que la température pouvait avoir un effet significatif, et qu'il était possible d'inverser cet effet en inversant les températures des chambres, tant que cela n'est pas fait trop rapidement. Mais que se passe-t-il lorsque l'on relâche la contrainte thermique ? Les fourmis reprennent-elles leur comportement initial ? Si c'est le cas, à quelle vitesse ?

Retour à l'état initial après la chauffe ; chauffe statique

Pour répondre à ces questions, je commence par étudier le cas de la chauffe statique. J'utilise les répliques de la condition C4 : la chambre 1 est chauffée à 45 °C pendant 60 minutes après que la fourmi se soit déplacée sans chauffe pendant 60 minutes (les deux chambres à 27 °C). Dans cette condition, le film continuait 60 minutes après la fin de la chauffe, pendant lesquelles les deux chambres étaient à 27 °C.

Je commence par tracer les distributions de la fréquence de présence dans la chambre 1, sur des intervalles de 10 minutes.

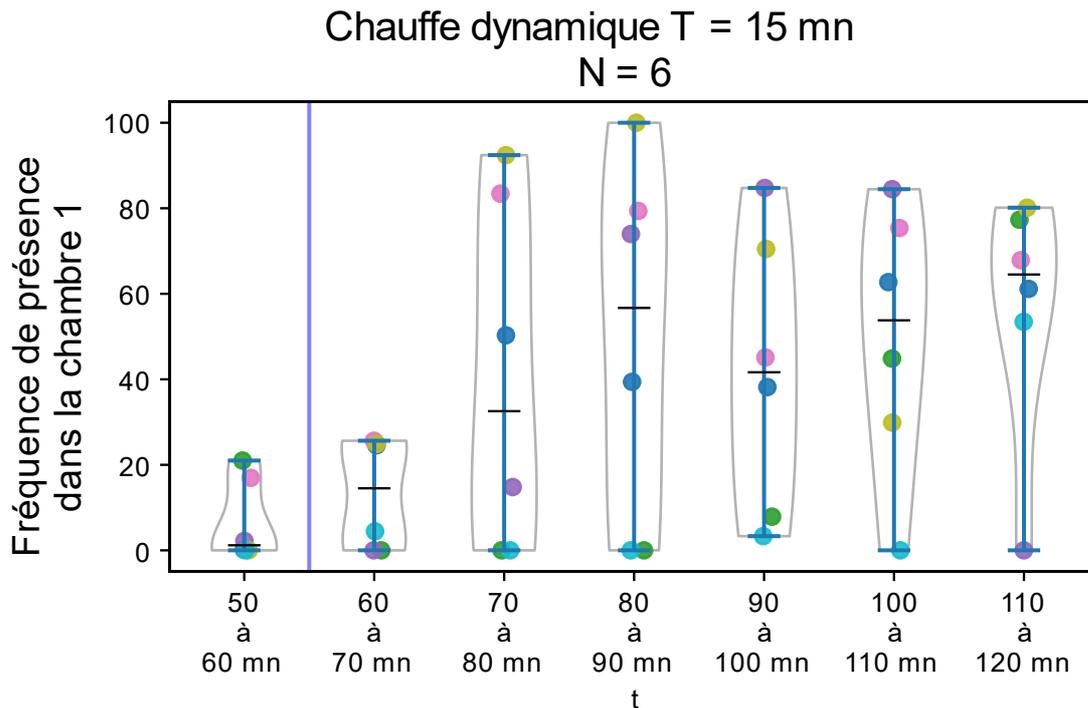


Figure 3-19 Évolution de la distribution de la fréquence de présence dans la chambre 1, sur les intervalles de 10 minutes. La barre verticale bleue marque la fin de la chauffe de la chambre 1 (qui a duré 60 minutes). Chaque point de couleur correspond à une des 6 répliques.

Le système retourne effectivement vers son état initial, c'est-à-dire où il n'y a pas de déséquilibre entre les fourmis passant plus de temps dans une chambre où l'autre (médiane à 50 %).

Il semble que le temps avant le retour à une fréquence de présence équilibré soit environ de 15 minutes, la courbe de l'évolution de la médiane donnera une estimation plus précise. L'identification des répliques par la coloration laisse entrevoir une assez faible fidélité des individus à une chambre ou une autre. On peut par exemple noter que l'individu représenté en violet est celui qui passe le plus de temps dans la chambre 1 de 20 à 10 minutes avant la fin, mais sera aussi celui passant le moins de temps dans cette chambre les 10 dernières minutes. Les comportements individuels seront discutés en détail plus loin.

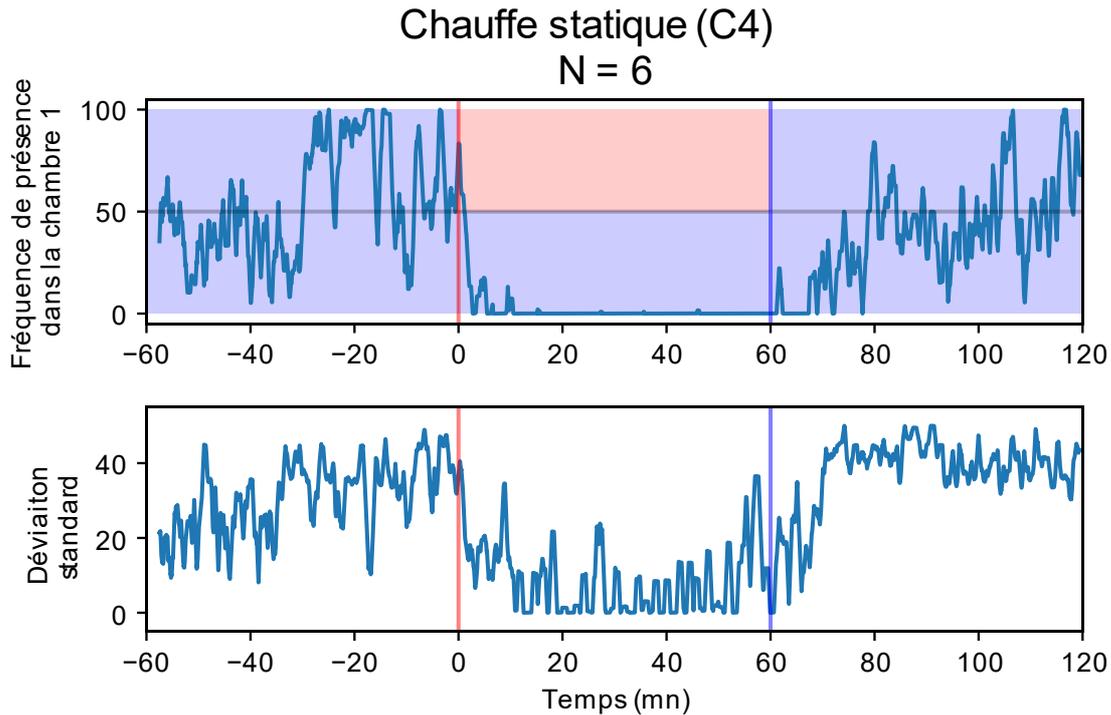


Figure 3-20 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut la 1 et en bas la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

On observe un retour de la médiane vers les 50 % au bout d'environ 20 minutes, c'est significativement plus long que le temps de descente en début de chauffe. Mais il y a bien retour à un état similaire à l'initial.

Cas de la chauffe dynamique

On peut se demander si dans le cas de la chauffe dynamique les fourmis seraient plus perturbées, auquel cas le retour à la normale serait plus long.

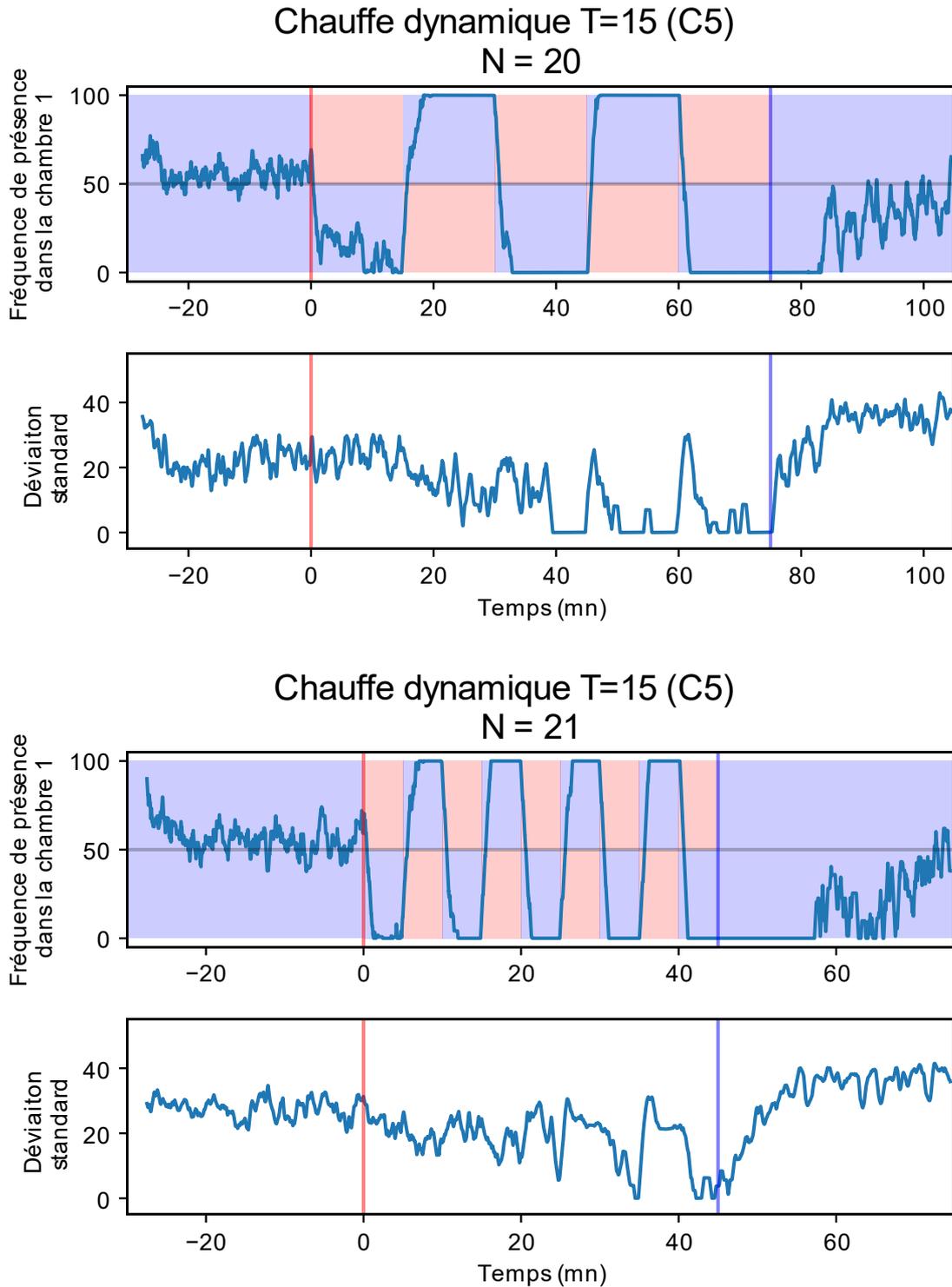


Figure 3-21 Médiane et déviation standard de la fréquence de présence dans la chambre 1. Le calcul est effectué sur les distributions des moyennes de fréquence de présence pendant un intervalle de 1 minute centrée au point de temps en abscisse. Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut la 1 et en bas la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

Afin de pouvoir comparer correctement le cas statique et le cas dynamique, il faut tracer les courbes sur des échelles de temps alignés. Je trace donc les médianes de fréquence de présence pour les 30 minutes suivant l'arrêt de la chauffe ainsi que 5 minutes avant.

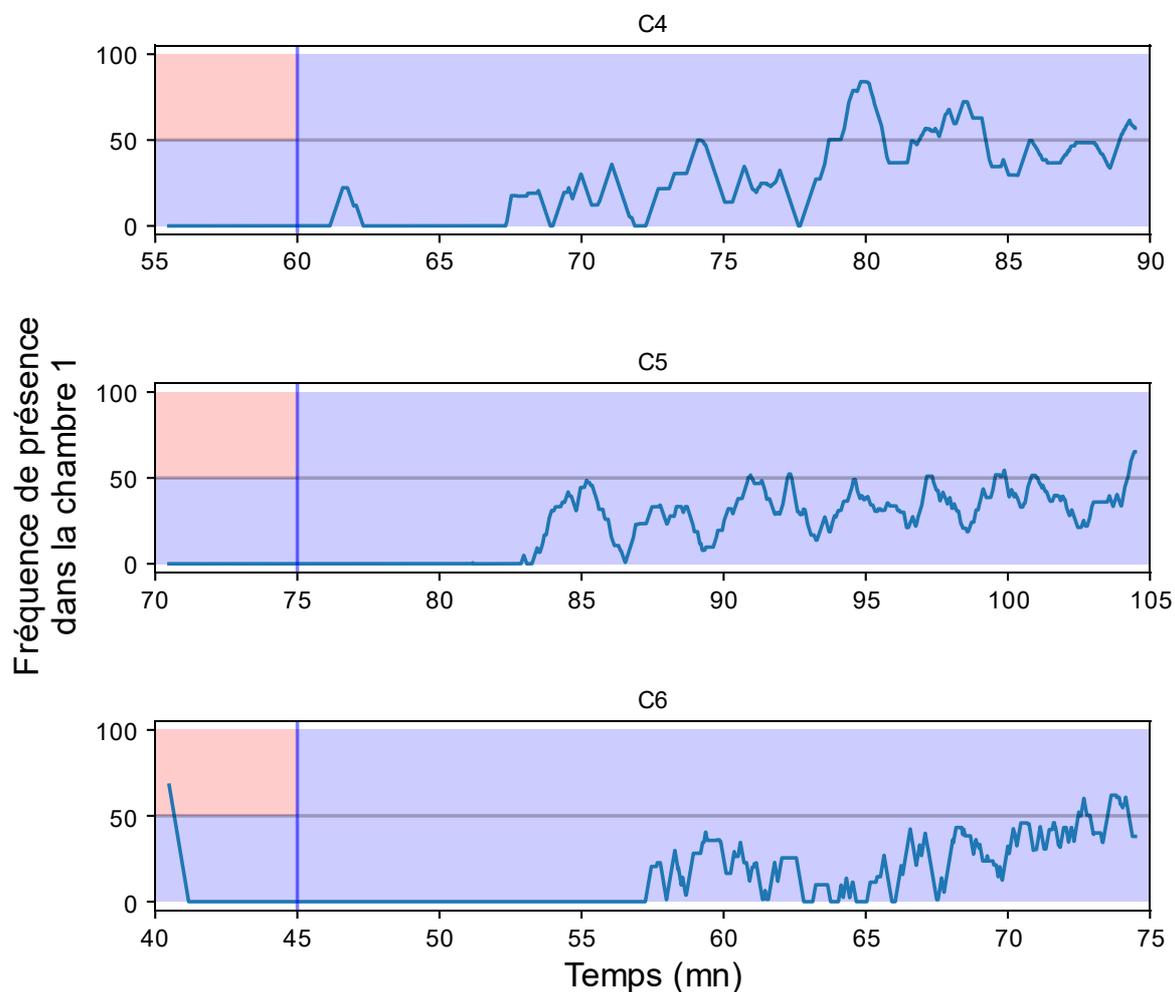


Figure 3-22 Médianes de la fréquence de présence dans la chambre 1 après la chauffe. Pour les 30 minutes suivant la fin de la chauffe, lors des conditions :

C4 : Chauffe statique de 60 minutes de la chambre 1. $N=6$.

C5 : Chauffe dynamique alternée entre chambres 1 et 2 toutes les 15 minutes. $N= 20$

C6 : Chauffe dynamique alternée entre chambres 1 et 2 toutes les 5 minutes. $N= 21$

Les couleurs indiquent la température dans chaque chambre : en haut, la 1 et en bas, la 2, le bleu correspond à 27 °C et le rouge à 45 °C.

Dans le cas de la chauffe dynamique, le « retour à la normale » semble aussi rapide que pour la chauffe statique.

Discussion

Les résultats de ces expériences confirment que la température peut être utilisée comme un bon moyen de moduler le comportement des fourmis. Dans les conditions présentes (chauffe à 45 °C), c'est un stimulus aversif efficace.

L'expérience contrôle a permis de vérifier que, dans ce système expérimental, il n'y a pas de biais de préférence envers une chambre plutôt que l'autre (Figure 3-8 et Figure 3-9). Néanmoins, considérés individuellement certaines fourmis peuvent avoir tendance à passer significativement plus de temps dans une chambre ou une autre. Cet effet s'amplifie avec le temps, on a par exemple sur les 10 dernières minutes 49 % des répliques où la fourmi a passé deux fois plus de temps dans une chambre plutôt que l'autre. Pour 5 répliques (sur 49) la fourmi passe plus de 80 % dans une chambre plutôt que l'autre. Une telle variabilité n'était pas forcément attendue et fait l'objet d'une partie de ce chapitre (Décrire le comportement individuel, p130). Cet aspect du comportement s'exprime dans les distributions par une mesure de la déviation standard relativement élevée.

Cette forte variation du comportement de base aurait pu présager un effet faible de la température, néanmoins les expériences de chauffe statique révèlent un effet fort sur tous les individus. Lorsque la chambre 1 est chauffée à 45 °C, on observe que sur les 10 dernières minutes de chauffe (des min 35 à 45) dans 52 % des répliques la fourmi ne s'est pas du tout rendue dans la chambre chaude. La moyenne de temps passé dans la chambre chaude est de seulement 8 secondes (sur les 10 minutes), avec un maximum observé d'une minute seulement au total dans la chambre chaude (10 % du temps). L'effet est fort, et il conduit à réduire la variabilité de comportement observé. Il suit néanmoins une dynamique, qui semble à deux échelles de temps. Au bout de quelques minutes, on peut observer une réduction forte de la présence dans la chambre chaude. Néanmoins, certaines fourmis mettent plus de temps à se plier au changement de température, cela se traduit par le maintien d'une déviation standard pendant un temps plus long (dizaine de minutes)⁶⁴. Cet aspect dynamique de la réponse à la température est intéressant, car il informe de la nécessité de prendre en compte le passé de la fourmi si l'on désire réaliser des tâches de contrôle du comportement. On ne peut se contenter de supposer que la fourmi réagit de la même manière aux stimuli, quel que soit ce qu'il lui est arrivé au moins dans son passé proche.

L'importance de la réponse au bout de quelques minutes de chauffe seulement laissait présager la possibilité de changer la température de manière dynamique, et d'observer dans ce cas aussi un changement du comportement significatif. Les expériences de chauffe dynamique (Figure 3-14 —Figure 3-15 —Figure 3-16 —Figure 3-17) ont permis de confirmer la performance lors de stimulations dynamiques. Si l'on alterne la chauffe entre les chambres 1 et 2, les fourmis s'adaptent rapidement au changement et se déplacent de l'une à l'autre.

Néanmoins, cela n'est pas vérifié si l'on demande des alternances trop rapides au système expérimental (toutes les 2 minutes : Figure 3-18). On atteint la fréquence de coupure du système, l'origine de ce phénomène s'avère être du côté du dispositif expérimental plutôt que de la fourmi. En effet, les fourmis peuvent percevoir la température avec une grande précision,

⁶⁴ Il s'est avéré difficile d'établir une mesure convenable d'un « temps de réponse » du groupe, particulièrement celui au temps longs. Cela a pour origine le fait que ce temps soit différent pour chaque individu (variabilité entre les individus), qui de plus n'a pas un comportement toujours constant dans le temps (variabilité chez l'individu). J'ai donc remis ces mesures de temps de réponse à la section traitant du comportement individuel.

mais il s'avère que la température n'a pas le temps de changer suffisamment dans le dispositif. Dans le système expérimental, lorsque la température est réglée à 45 °C (au sol), la température mi-hauteur est de 38 °C (voir Figure 3-3). Lors du changement de température, elle ne sera descendue qu'à 32 °C au bout d'une minute, tandis qu'elle n'aura pu monter qu'à 34 °C dans l'autre chambre, la différence ne semble pas être suffisante pour observer un effet net. Le système expérimental a été amélioré pour les expériences du chapitre 4, les changements sont plus rapides, mais tant que l'on régule la surface, même très rapidement, il faut du temps avant que la température de la couche d'air à mi-hauteur chauffe ou refroidisse. Pour espérer mesurer la fréquence maximale à laquelle la fourmi répond à des changements de température, il faudrait travailler avec un système où la température des antennes, où se situent les capteurs de température de la fourmi, soient directement chauffées, à l'aide d'une ampoule chauffante à infrarouge par exemple.

Enfin, j'ai pu montrer en étudiant la relaxation du système (ce qui se passe quand on cesse de chauffer), que les fourmis retournent à un comportement similaire à l'avant chauffe. Ce retour se fait sur un temps plus long que celui du changement induit par la montée en température d'une chambre, cela est dû au fait que pendant un certain temps les fourmis confinées dans la chambre la plus froide vont avoir tendance à y rester. Néanmoins après une vingtaine de minutes les individus passent en moyenne autant de temps dans chaque chambre. Cela indiquera qu'il est possible de considérer qu'après un certain temps il n'y ait plus besoin de prendre en compte ce qui s'est passé auparavant si l'on veut faire du contrôle. Le modèle du comportement serait alors un processus à mémoire court terme⁶⁵. Cette mesure, comme les précédentes est effectuée sur distributions de comportements, elle indique donc une tendance de groupe et n'est pas forcément vérifiée pour chaque individu. Comme on le verra plus loin les comportements individuels sont très variés, même dans des conditions identiques, ce qui a des implications fortes pour le contrôle.

On peut avant cela continuer de se poser des questions sur les tendances générales. La montée à 45 °C induit une réponse thermique significative des individus, quels paramètres expérimentaux peuvent faire varier la réponse thermique ?

⁶⁵ Ce qui signifie en terme de modélisation mathématique qu'il n'est pas nécessaire de prendre en compte un mécanisme de mémoire chez les fourmis : le comportement observé dépend de ce qui s'est passé sur un passé proche, mais pas sur des temps longs.

3.5 Facteurs influençant la réponse thermique

Les expériences présentées précédemment ont permis de valider la pertinence de l'utilisation de la température comme moyen d'interaction avec les fourmis, que ce soit pour le contrôle ou le système biohybride. J'ai présenté les limites en matière de vitesse à laquelle on peut changer la température. Il existe d'autres paramètres qui influent sur l'efficacité de la réponse thermique, que je vais présenter ici. Leur étude permet de déterminer les conditions optimales d'utilisation de la température et les modulations possibles.

La valeur de la température est un moyen de moduler la réponse

On peut supposer que plus la différence de température entre les chambres est forte, plus l'effet va être important. Pour vérifier cela, je compare deux séries d'expériences : la température a monté au bout de 15 minutes pendant 45 minutes, soit à 45 °C (C9) soit à 38 °C (C10).

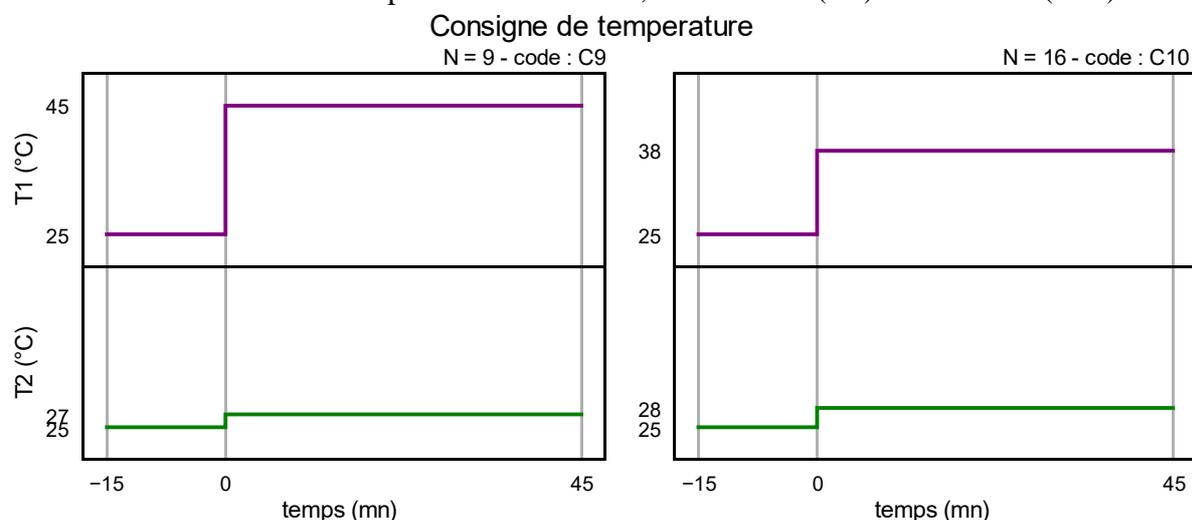


Figure 3-23 Illustrations de la commande des deux conditions expérimentales.

À gauche, la chambre 1 est chauffée à 45 °C pendant 45 minutes (C9).

À droite, la chambre 1 est chauffée à 38 °C pendant 45 minutes (C10)

Pour chaque réplique une fourmi est sélectionnée selon le protocole⁶⁶.

Ces expériences ont été conduites alors que les colonies étaient élevées dans une pièce à 27 °C (contre 24 °C pour les expériences présentées jusqu'ici⁶⁷).

J'inclus aussi les réponses à l'expérience témoin (C0), sans chauffe.

⁶⁶ En fonction de son agressivité, voir Méthode expérimentale p8.

⁶⁷ Comme je le montre plus loin la température d'élevage a une influence sur la réponse, c'est pourquoi je compare ici des expériences réalisées à la même période (la température d'élevage de toutes les autres expériences présentés jusque ici était de 24°C).

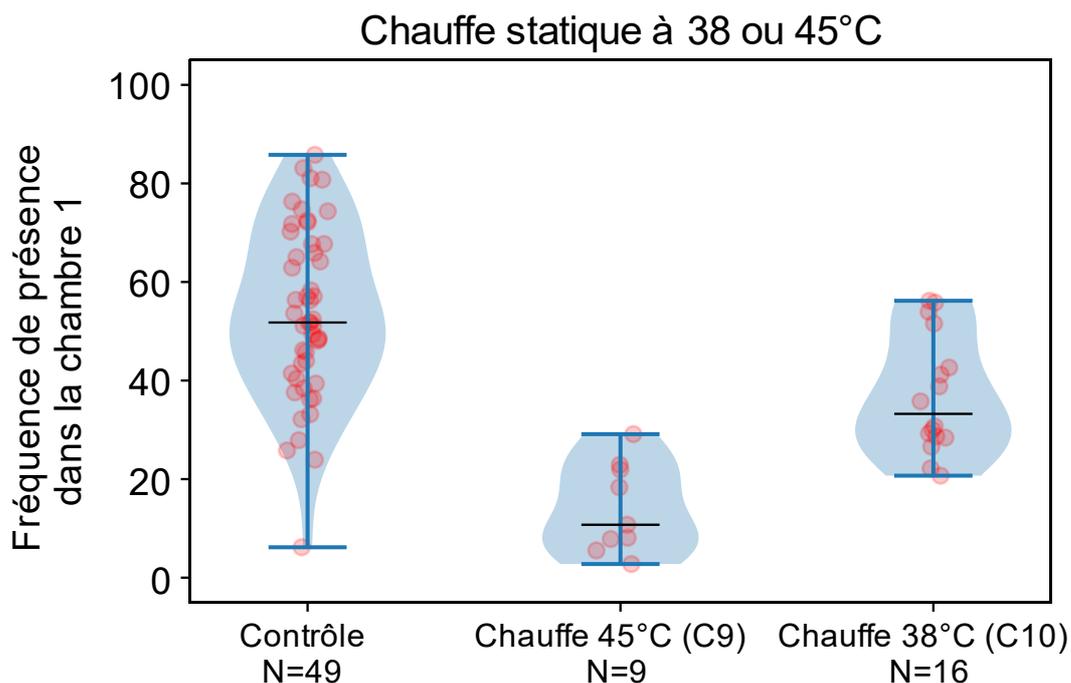


Figure 3-24 Distributions des pourcentages de temps passés dans la chambre 1.

La chambre 1 est à 45 °C (C9) / à 38 °C (C10) / à température ambiante (C0) pendant 45 minutes.

Chaque point correspond à la fréquence de présence mesurée pour une réplique.

	Contrôle	Chauffe statique 45 °C (C9)	Chauffe statique 38 °C (C10)
Médiane	51,8 %	10,7 %	33,2 %
Déviati on standard	17,2 %	8,6 %	11,6 %
Test KS avec le contrôle	(Même échantillon)	D = 0,92 $p < 10^{-5}$	D = 0,48 $p < 0.005$
Test KS avec chauffe 45 °C	D = 0,92 $p < 10^{-5}$	(Même échantillon)	D = 0,76 $p < 10^{-3}$
Nombre de répliques	49	9	16

La réponse thermique augmente lorsque la température augmente.

Il y a une réponse significative à une montée en température de 38 °C (KS : $p < 0.5\%$), néanmoins cette réponse est plus faible qu'à 45 °C. Certaines réponses individuelles à 38 °C sont supérieures à la médiane des réponses du contrôle, donc indiscernables en termes de comportement. La déviation standard est aussi proportionnelle à la température, plus l'écart entre les deux chambres est important, plus elle est faible.

Entre les deux températures de chauffe, la différence est aussi significative (KS : $p < 0.1\%$), ce qui confirme bien que la valeur de la température induit des comportements différents.

La réponse dépend de la température d'élevage

Les expériences réalisées avec ce dispositif expérimental se sont déroulées lors de deux sessions (mai 2016 à décembre 2016) et (octobre 2017 à décembre 2017). Lors de la première session, la colonie était maintenue à 27 °C, et a été déplacée à la fin vers une pièce climatisée à 24 °C dans laquelle elle est restée lors de la deuxième session. Les individus de la colonie utilisés lors de la seconde session ont donc une probabilité très élevée d'être nés dans un environnement à 24 °C⁶⁸ et ont en tout cas passé un minimum de 10 mois à 3 °C de moins que lors de la première session.

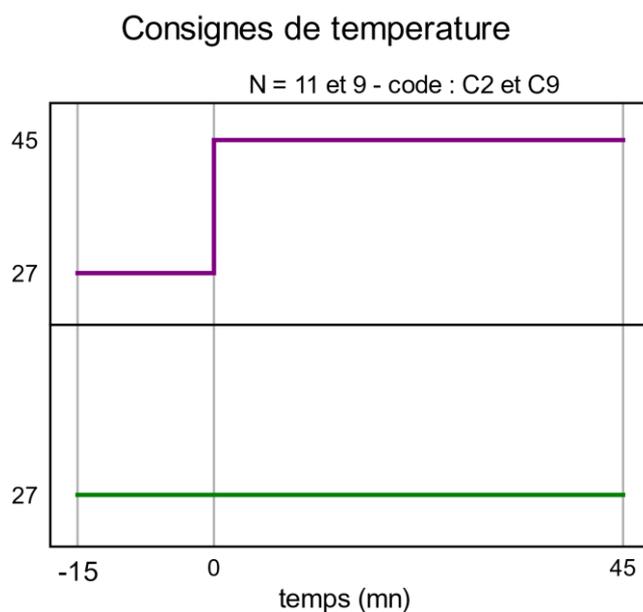


Figure 3-25 *Illustration de la commande.* La chambre 1 est chauffée à 45 °C pendant 45 minutes, après une marche libre de 15 minutes (C9 et C2).

La différence entre les expériences réside dans les conditions d'élevage. La température d'élevage a été de 24 °C (C2) ou 27 °C (C9).

⁶⁸ La probabilité que les individus choisis soient nés après le changement de température correspond à la probabilité qu'ils soient âgés de moins de 10 mois (temps entre le changement et la seconde session expérimentale). Je n'ai pas trouvé d'indications de la durée de vie des *Messor barbarus* appuyé sur des observations expérimentales. Cette durée dépend fortement de la température d'élevage, chez *Solenopsis invicta* la durée de vie moyenne est de 7 mois à 24°C et 3 mois à 30°C (Calabi et Porter, 1989). Jusque 10 mois pour *Oecophylla smaragdina* à 22-25°C avec la moitié du groupe décédé au bout de 25 semaines (Chapuisat et Keller, 2002). Jusque 400 jours aussi chez *Lasius niger* à 24-26°C avec la moitié décédée à 300 jours (Dussoutour et Simpson, 2012a).

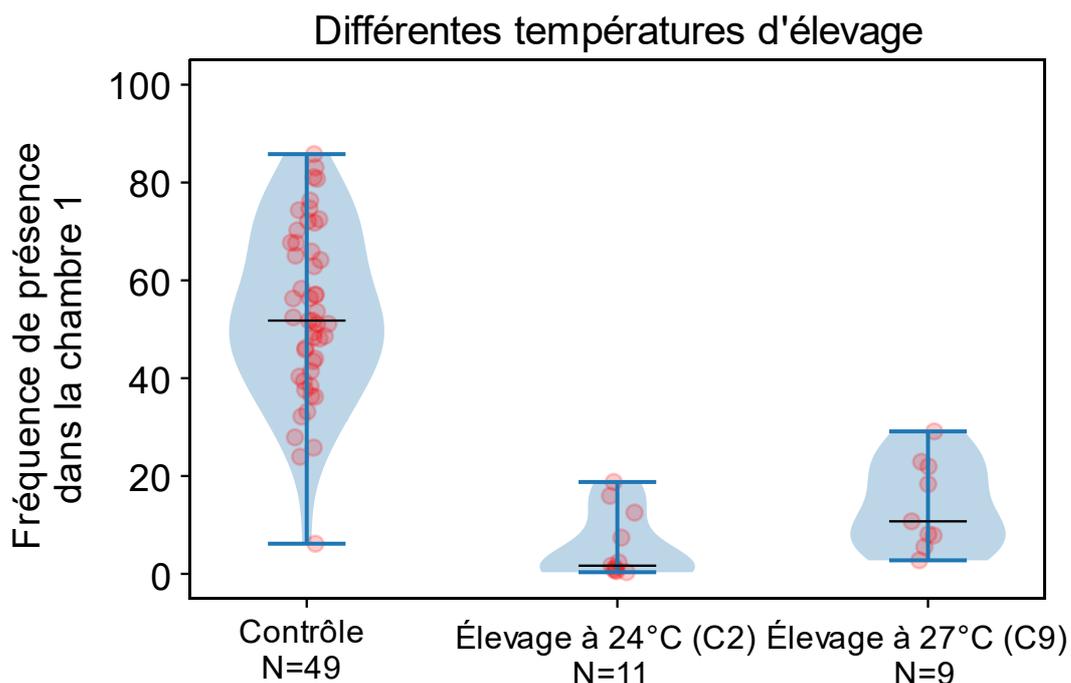


Figure 3-26 Distributions des fréquences de présence dans la chambre 1 selon les températures d'élevage. Dans le cas contrôle, la température des deux chambres est identique, et pour les conditions C2 et C9 la température de la chambre 1 a monté à 45 °C pendant 45 minutes. Chaque point représente le résultat d'une réplique, la courbe la densité estimée et la barre noire la médiane de la distribution.

	Contrôle	Élevage à 24 °C (C2)	Élevage à 27 °C (C9)
Médiane	51,8 %	1.7 %	10.7 %
Déviat ion standard	17,2 %	6,6 %	8 ,6 %
Test KS avec le contrôle	(Même échantillon)	D = 0,98 p < 10 ⁻⁷	D = 0,92 p < 10 ⁻⁵
Test KS avec élevage à 24 °C	D = 0,98 p < 10 ⁻⁷	(Même échantillon)	D = 0,62 p < 0,02
Nombre de répliques	49	11	16

La réponse est plus faible chez les individus s'étant développés à 27 °C par rapport à ceux élevés à 24 °C. C'est donc un paramètre qu'il importe de ne pas négliger pour la reproductibilité des expériences.

Cette différence entre les deux séries d'expériences est significative (KS : $p < 0,02$); or le changement de la température d'élevage n'avait pas été prévu. Cette différence a donc été découverte de manière fortuite. Il a fallu en trouver la cause, dix mois s'étant écoulés entre les deux séries d'expériences, différents facteurs pourraient entrer en jeu.

Une étude réalisée par Weidenmüller et al. (2009) m'a permis d'identifier le changement de température comme origine potentielle. Les auteurs démontrent que la préférence thermique est affectée par l'expérience nymphale⁶⁹. Des nymphes de *Camponotus rufipes* sont élevées à 22 ou à 32 °C, une fois éclos les adultes sont transférés dans un environnement à 25 °C. Une des expériences consiste à exposer un groupe de 5 à 7 ouvrières avec 20 éléments de couvain⁷⁰ à une augmentation de la température. Les ouvrières élevées à 22 °C quittent la chambre à 39 °C en moyenne, tandis que celles élevées à 32 °C le font à 41 °C en moyenne. Mes résultats sont en accord avec cette observation, c'est pourquoi je considère que la température d'élevage est à l'origine de cette différence entre les deux séries.

Le nombre d'individus présents n'a pas d'influence significative sur la réponse à long terme.

La fourmi est un animal chez lequel la dimension collective est majeure pour sa compréhension. De ce fait, on peut s'attendre à une différence de comportement significative en présence de plusieurs individus dans le système.

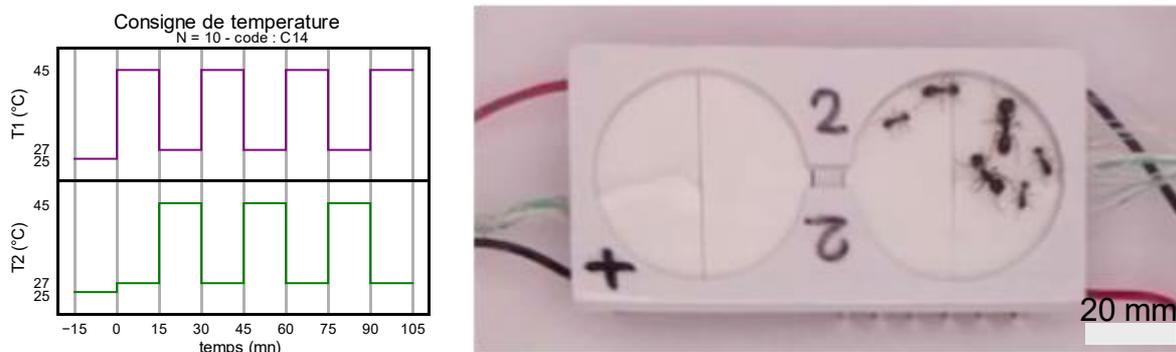


Figure 3-27 Consignes de températures et image extraite d'une vidéo expérimentale.

J'ai réalisé des expériences avec 6 fourmis présentes en même temps, avec alternance de la chauffe entre les chambres toutes les 15 minutes.

J'ai manuellement compté le nombre de fourmis⁷¹ dans chaque chambre toutes les minutes et toutes les dix secondes pendant les deux premières minutes de chaque inversion de température.

⁶⁹ Stade du développement de la fourmi entre la larve et l'imago (adulte).

⁷⁰ Œufs, larves et nymphes

⁷¹ Cette pratique peut sembler fastidieuse en comparaison à un comptage automatisé par analyse d'image. Néanmoins, lorsque plusieurs fourmis sont présentes en même temps, cette tâche est bien plus difficile et surtout

J'ai tracé la courbe du nombre moyen de fourmis observées dans la chambre 1 :

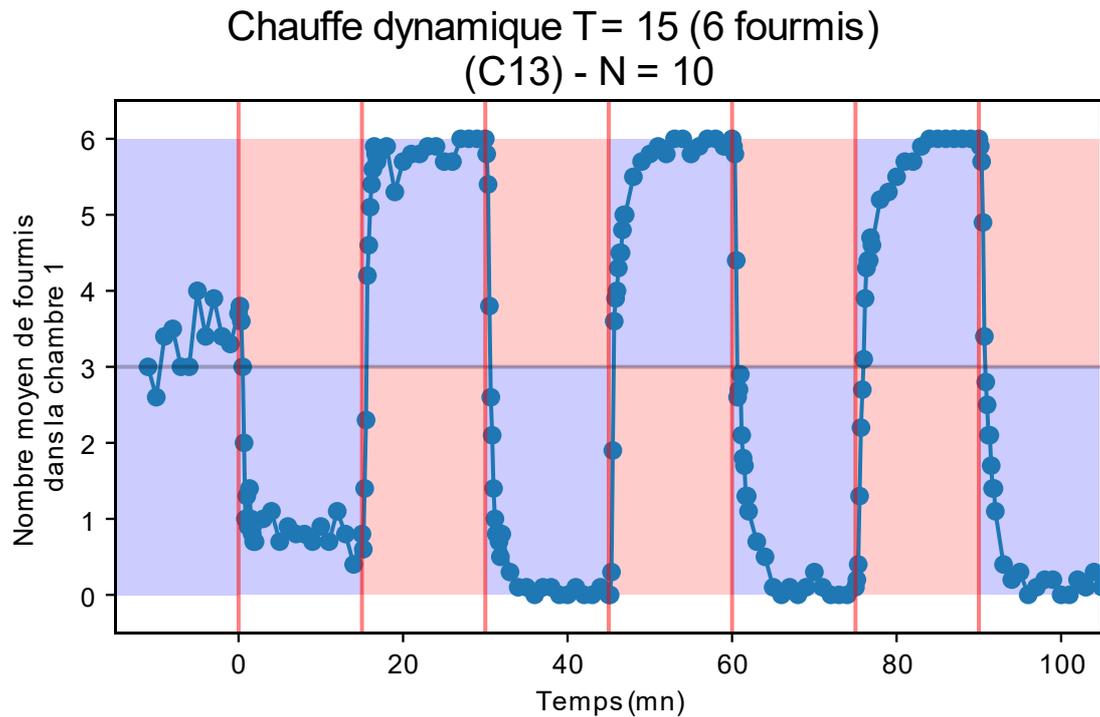


Figure 3-28 Nombre moyen de fourmis observées dans la chambre 1. Alternance de chauffe à 45 °C entre la chambre 1 et 2 toutes les 15 minutes. Moyenne sur N=10 répliques (C13). 6 fourmis en même temps dans le dispositif.

On peut comparer cette courbe à celle des expériences aux conditions similaires (C11) avec une fourmi.

prompte à des erreurs, ce qui n'est pas le cas du comptage "à la main". Le choix de l'automatisation numérique des tâches doit être fait en prenant en compte le temps gagné par rapport au temps de développement des outils (qui ici aurait été conséquent pour obtenir le même niveau d'efficacité).

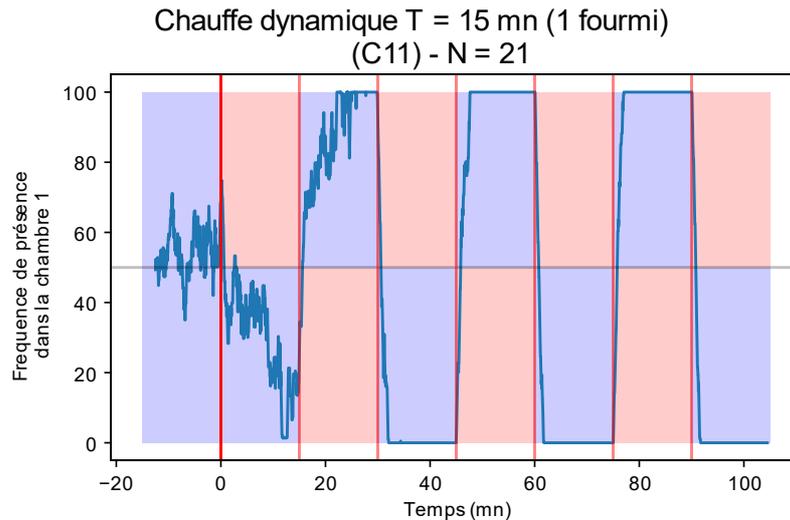


Figure 3-29 Médiane des fréquences de présence dans la chambre 1. Alternance de chauffe à 45 °C entre la chambre 1 et 2 toutes les 15 minutes. Moyenne sur N=10 répliques (C13). 1 fourmi seule dans le dispositif.

Afin de quantifier la réponse thermique des fourmis dans le cas où elles sont 6 je définis la fréquence de présence dans la chambre chaude, définie telle que :

$$f_c = \frac{1}{t_{total}} \sum_{t=0}^{t_{total}} \frac{n(t)}{n_{total}} dt$$

$n(t)$: nombre de fourmis dans la chambre chaude au temps t parmi les ($n_{total} = 6$)
 $t_{total} = \text{Durée totale} - dt = \text{intervalle entre 2 mesures}$

Que je compare à la fréquence de présence dans la chambre chaude mesurée pour des expériences à une fourmi (C11⁷²) dans les mêmes conditions.

⁷² Cette série de répliques à la même consigne que C14 (Figure 3-27 p39) mais avec une seule fourmi. Après une période où les deux chambres sont laissées à 25°C (15 min) la chambre 1 est montée à 45°C pendant 15 minutes, suivi de 6 alternances entre la 1 et la 2. Dans les deux cas les expériences ont été réalisés sur des fourmis élevées à 27°C.

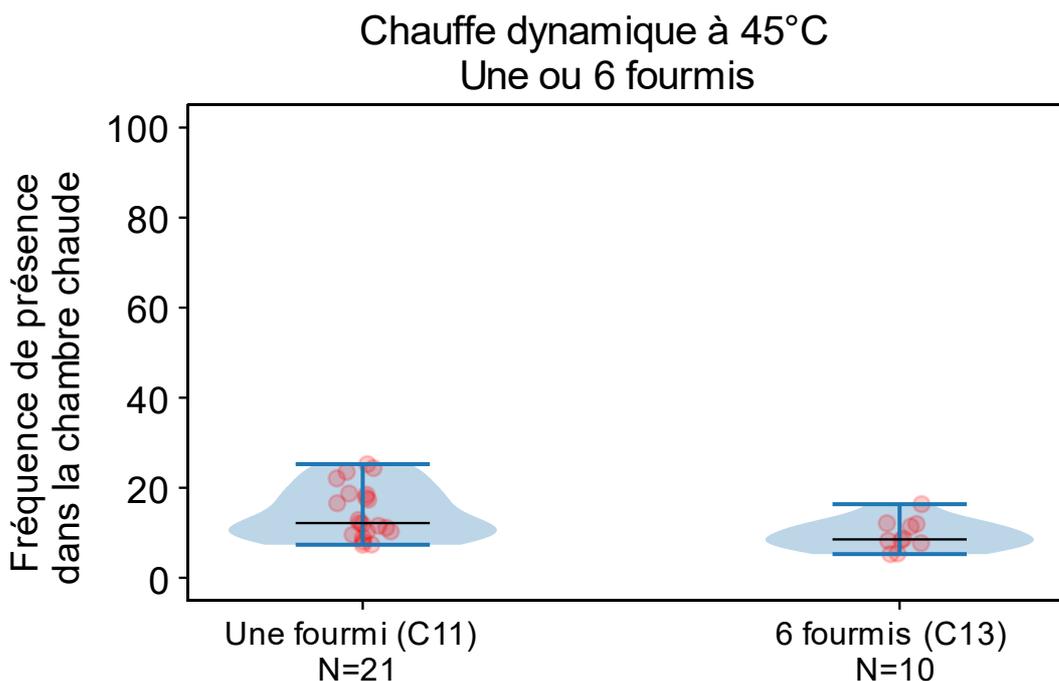


Figure 33-30 Fréquence de présence dans la chambre chaude pendant une chauffe dynamique. Les chambres 1 ou 2 sont chauffées alternativement à 45 °C toutes les 15 minutes. Chaque point correspond à une réplique, la courbe à la fonction de densité estimée et la barre noire à la médiane.

	Une fourmi (C11)	6 fourmis (C13)
Médiane	12,2 %	8,5 %
Déviatiion standard	5,7 %	3,2 %
Test KS avec le C11	(Même échantillon)	D = 0,46 p > 0,08
Nombre de répliques	21	10

Il n’y a pas de différence significative de la réponse thermique lorsqu’il y a un groupe de 6 fourmis sur toute la durée (105 minutes).

Contrairement à ce qui était attendu, je n’ai pas trouvé de différence significative de la réponse thermique de ces fourmis mises en groupe ou non. On peut néanmoins montrer qu’il y a une différence si l’on compare les 15 premières minutes de chauffe uniquement.

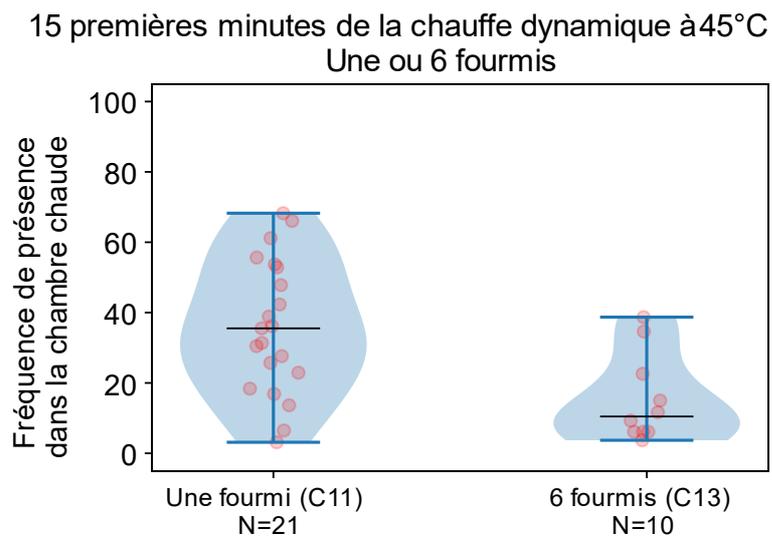


Figure 3-31 Identique à Figure 33-30, mais en ne calculant la fréquence de présence que sur les 15 premières minutes de chauffe.

	Une fourmi (C11)	6 fourmis (C13)
Médiane	35,5 %	10,4 %
Déviatiion standard	18,6 %	11,9 %
Test KS avec le C11	(Même échantillon)	D = 0,56 p < 0,02
Nombre de répliques	21	10

On observe une différence de réponse court terme (15 premières minutes) lorsqu'il y a plusieurs fourmis.

La différence entre les 2 distributions est significative selon le test KS ($p < 0,02$). On observe sur les vidéos expérimentales que les individus sont souvent en contact les uns avec les autres, il est dès lors possible qu'un mécanisme conduise les individus les moins sensibles à la température à suivre les autres. Au bout d'un certain temps de chauffe tous les individus sont « sensibles » à la température comme on l'a vu précédemment (la déviation standard des distributions de présence observées chute), ce qui expliquerait qu'on observe plus de différences après les premières alternances. Il faudra étudier le comportement individuel pour tester ces hypothèses.

La taille ne compte pas

Les *Messor barbarus* appartiennent à une espèce présentant un fort polymorphisme⁷³ des ouvrières.

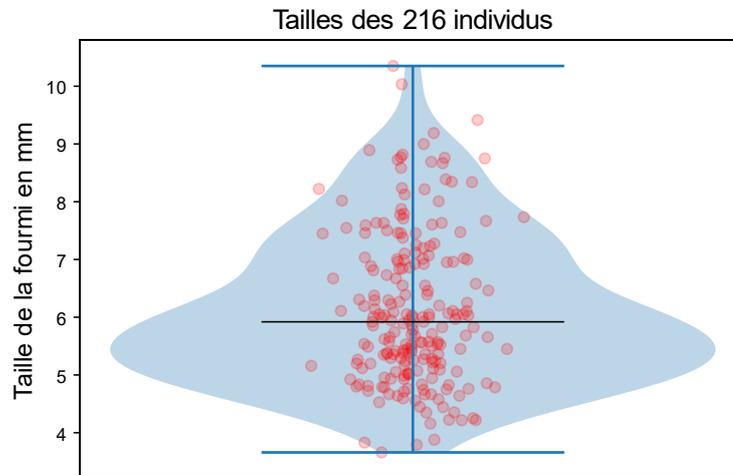


Figure 3-32 *Distribution de la taille des individus utilisés lors des expériences*⁷⁴. La hauteur de chaque point correspond à la taille d'une des fourmis (N=216). La médiane (barre noire) est à 6 mm. La courbe représente la distribution estimée.

La taille est un facteur important à la sensibilité physiologique à la température, affectant le rythme métabolique chez toutes les espèces (Gillooly et al., 2001), dont les fourmis qui courent plus ou moins vite selon la valeur de la température et leur masse (Frizzi, 2018).

J'ai cherché à mesurer l'existence, ou non, d'une corrélation entre taille et taux de réponse. Pour cela j'ai mesuré la taille de chaque individu, soumis à une montée en température jusque 45 °C de la chambre 1, que je compare à leur réponse à la chauffe (le pourcentage de temps passé dans la chambre chaude).

⁷³ Différences de tailles entre les ouvrières, voir intro [mettre reff ch1]

⁷⁴ La taille des ouvrières est mesurée à partir des vidéos des expériences. L'incertitude de mesure est de ± 0.9 mm (3 pixels) soit 15% en moyenne (taille moyenne 6 mm).

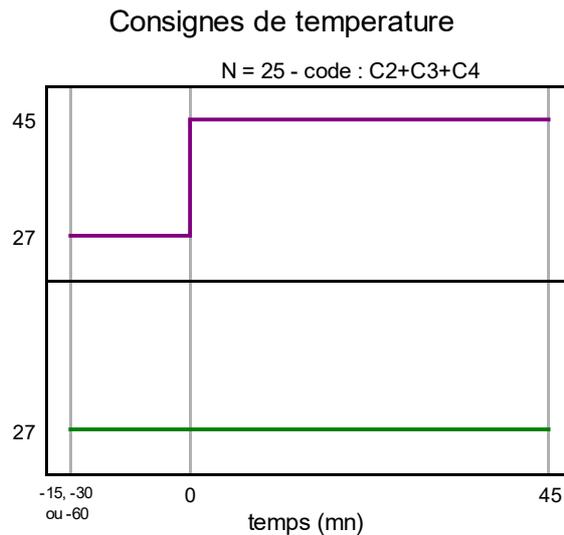


Figure 3-33 Illustrations de la commande de température des deux chambres. La chambre 1 est chauffée à 45 °C pendant 45 minutes (C2-C3-C4).

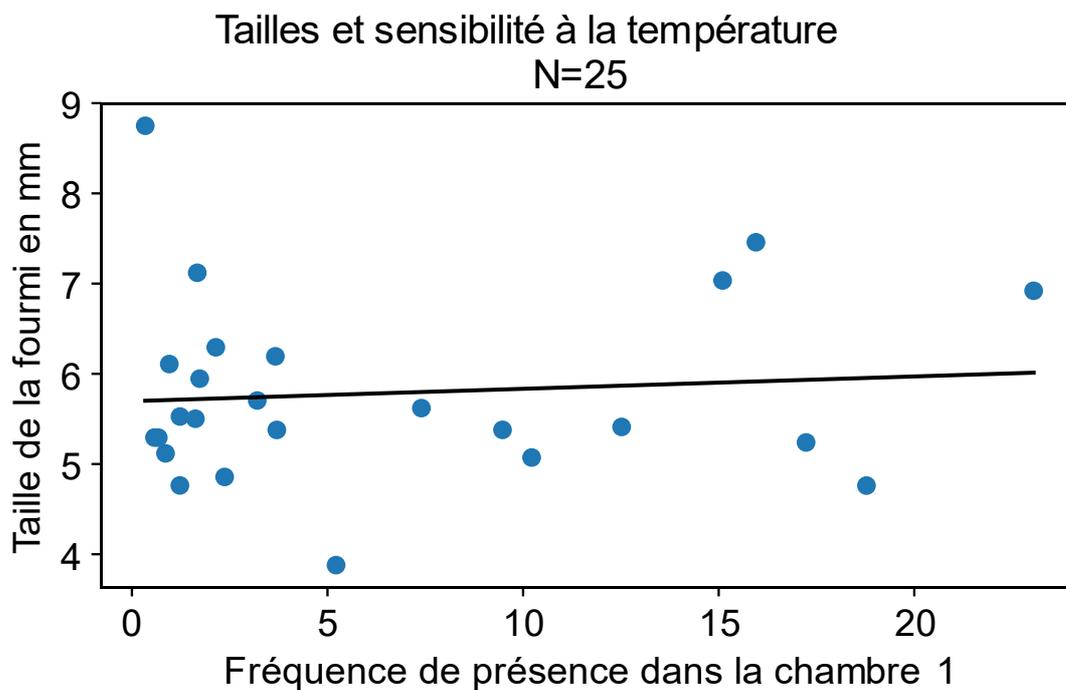


Figure 3-34 Taille des individus en fonction de la sensibilité thermique individuelle. Chaque point correspond à un individu, la sensibilité thermique est la fréquence de présence mesurée dans la chambre 1 en %. La droite est donnée par la régression linéaire : (Coefficient de corrélation $r = 0,09$ - $pvalue > 0,05$ (Wald Test)).

Il n'y a donc pas de corrélation entre la taille de la fourmi et la réponse.

Le coefficient de corrélation est très faible (0.09), la valeur de p est supérieure à 0,05.

Le temps de marche libre avant la chauffe n'a pas une influence significative

On a vu plus haut que la réponse des fourmis évoluait dans le temps, plus le temps passe plus la réponse est en moyenne élevée. On doit donc considérer que la fourmi change au cours du temps, étant donné qu'elle répond plus ou moins à un stimulus identique selon qu'elle ait été soumise ou pas à d'autres stimuli avant. Lors de la sélection, la fourmi est séparée de la colonie et mise dans un nouvel environnement, il est donc possible que son comportement soit modifié par la manipulation. Son état peut donc évoluer au cours du début de l'expérience, entre exploration et repos. Afin d'estimer l'importance de cet effet, j'ai réalisé des expériences de chauffe statique avec différentes durées avant de débiter la chauffe. La fourmi est libre de se déplacer (marche libre) pendant un temps de 5, 15, 30 ou 60 minutes, avant que la chambre 1 soit chauffée à 45 °C.

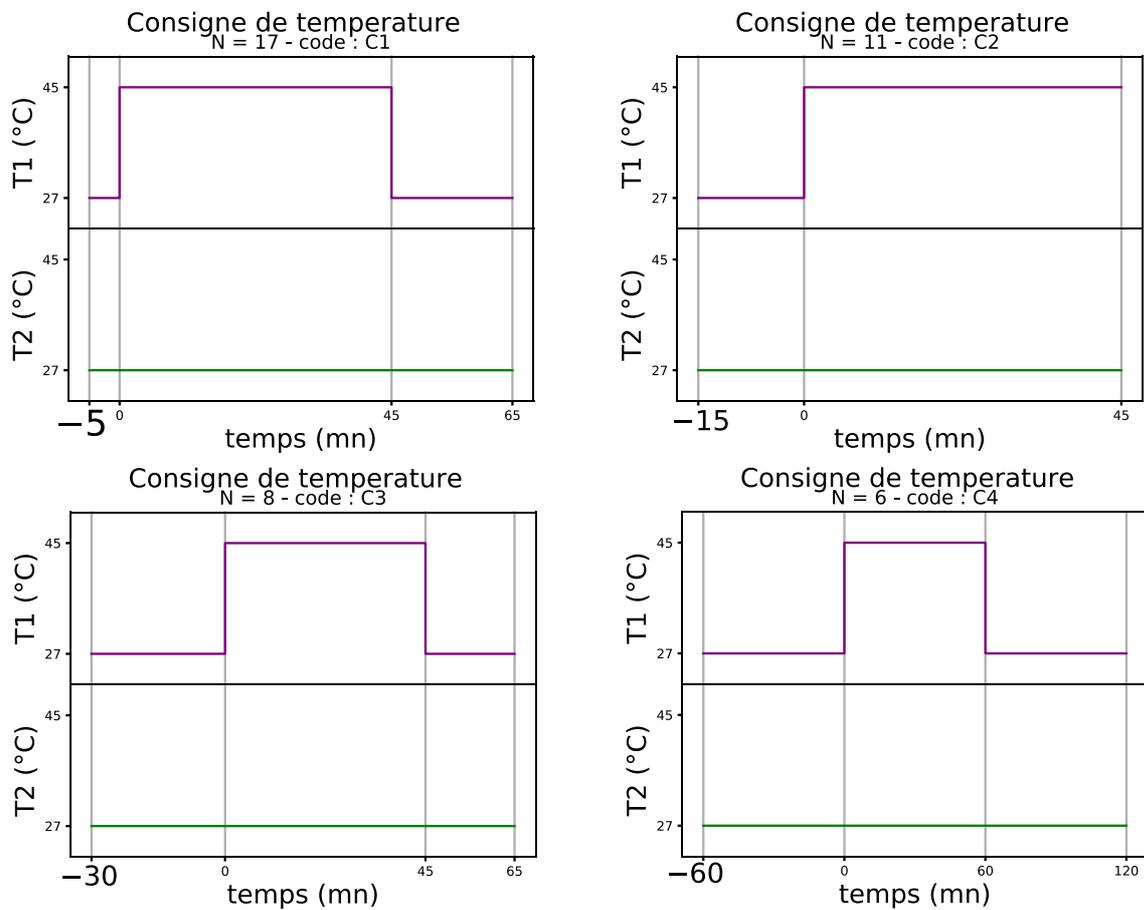


Figure 3-35 *Consignes de températures pour des temps de marche libre différents. La durée précédant la chauffe est différente entre les conditions C1 : 5 min — C2 : 15 min – C3 : 30 minutes et C4 60 minutes.*

Je compare les proportions de temps que passe chaque fourmi dans la chambre 1 pendant les 45 premières minutes de chauffe.

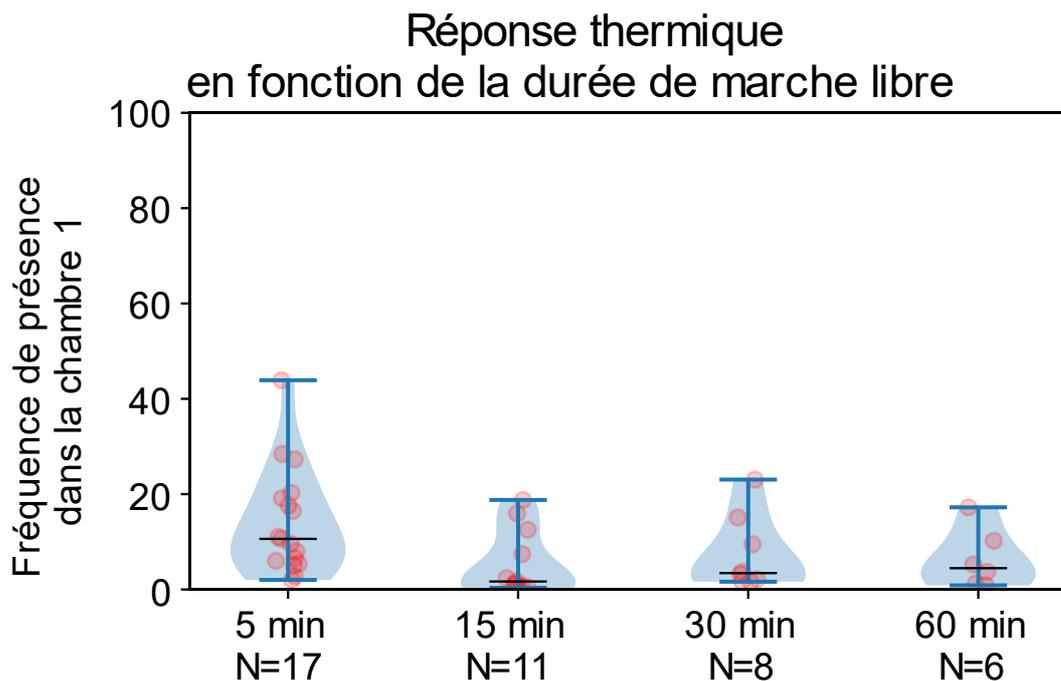


Figure 33-36 *Fréquence de présence dans la chambre chaude pour différentes durées de marche libre. La chambre 1 est chauffée à 45 °C. Chaque point correspond à une réplique, la courbe à la fonction de densité estimée et la barre noire à la médiane.*

	Marche libre 5 minutes (C1)	Marche libre 15 minutes (C2)	Marche libre 30 minutes (C3)	Marche libre 60 min (C4)
Médiane	10,6 %	1,7 %	3,4 %	4,5 %
Déviation standard	10,8 %	6,6 %	7,4 %	5,7 %
Test KS avec (C1)	(Même échantillon)	D = 0,6 p < 0,02	D = 0,5 p > 0,08	D = 0,5 p > 0,1
Test KS avec (C2)	D = 0,6 p < 0,02	(Même échantillon)	D = 0,45 p > 0,2	D = 0,3 p > 0,7
Nombre de répliques	17	11	8	6

Il n'y a pas de lien statistiquement significatif entre le temps de marche libre et la réponse à la chauffe.

Le tracé des distributions laissait présager une différence lorsque le temps de marche libre était le plus faible (5 minutes), néanmoins les mesures statistiques infèrent cette idée. En effet s'il existe bien une différence significative entre les temps de 5 minutes et 15 minutes ($p < 0,02$), ce n'est plus le cas pour 30 et 60 minutes comparé à 5 minutes ($p > 0,2$ et $p > 0,7$ respectivement). Le plus grand groupe d'expériences à ne pas avoir des distributions statistiquement différentes est composé de C2+C3+C4, c'est donc eux que j'ai réunis pour démontrer l'efficacité de la chauffe (3.4 p94).

Discussion

Plusieurs facteurs sont à même de faire changer l'intensité de la réponse thermique, et sont donc à prendre en compte pour la suite du travail. Le plus important est la valeur de la température, la caractérisation thermique du dispositif ayant montré qu'une valeur consigne de 45 °C correspond à une valeur au sol (sur le scotch qui recouvre le capteur) de 41 °C et à mi-hauteur de 38 °C, il apparaît qu'il est possible de faire monter la consigne à des valeurs plus élevées, sans doute à 50 °C, sans risquer de mettre en danger la fourmi. De même, il serait intéressant, bien que cela implique un long travail expérimental, de mesurer la réponse thermique sur toute une gamme de température, avec notamment des températures inférieures à l'ambiante. Ce paramètre est pertinent pour la réalisation d'expériences de contrôle de la densité de présence à des temps plus longs, dans des espaces plus variés et sur des colonies.

Les facteurs expérimentaux en dehors du dispositif expérimental sont aussi à prendre en compte, comme la valeur de la température d'élevage des individus étudiés. Cela peut faire varier la réponse des individus, il convient donc de penser le contrôle des conditions de manière large, et être prêt à chercher plusieurs causes de changements lors de la réplication des expériences.

De manière assez inattendue, la présence d'autres individus n'a pas provoqué un changement significatif de la réponse totale, on a pu néanmoins mesurer un effet aux temps courts. Lors des 15 premières minutes, les fourmis en groupe ont une réponse plus forte à la différence de température. Il est donc possible que l'on puisse observer un effet significatif dans d'autres conditions expérimentales, sans doute à des températures plus basses. Mon hypothèse sur la question part de l'observation des distributions de réponse dans le cas individuel. Lorsque l'on introduit plusieurs individus dans le même dispositif, il est probable que ces individus aient une sensibilité thermique différente, et que certains influencent les autres. Au début de l'expérience, la variabilité des comportements observée est plus large dans le cas individuel, mais après un certain temps, toutes les fourmis répondent plus ou moins de la même manière, c'est une propriété intéressante de la contrainte thermique, elle réduit la variabilité. De ce fait, dans ces conditions, tous les individus du groupe ont sans doute la même sensibilité au bout d'une vingtaine de minutes, et les effets d'entraînement par exemple des plus sensibles sur les moins sensibles, ne peuvent plus avoir lieu. Il faudrait donc répliquer l'expérience dans des conditions où l'on a observé une variabilité des comportements entre les répliques d'individus pendant plus longtemps. C'est par exemple le cas de la chauffe à plus basse température (38 °C). S'il est avéré que ce sont les fourmis les plus sensibles qui entraînent les autres à quitter la chambre chaude, il serait de même intéressant d'étudier les interactions en détail afin de savoir par quel mécanisme s'effectue cet effet. Mon hypothèse première est que cet effet est dû au comportement naturel d'agrégation des fourmis disposées dans un environnement nouveau, ce qui pourrait être confirmé par une étude de la position des fourmis en groupe dans un cas contrôle (sans différence de température entre les chambres). L'imposition de contraintes

3.5 - Facteurs influençant la réponse thermique

contrôlées aurait l'avantage de permettre d'étudier les conditions de choix collectifs à un petit nombre d'individus et sur des échelles de temps court.

Enfin, d'autres facteurs que j'avais pensé importants se sont révélés n'avoir pas d'influence significative sur la réponse, comme la taille des fourmis ou le temps de marche libre.

Des expériences de contrôle du comportement permettraient d'explorer d'autres facteurs de manière dynamique en réduisant le nombre d'expériences nécessaires. Toutefois, la variabilité des réponses observée pourrait représenter une difficulté pour cela, j'ai donc cherché l'origine de ces différences entre les répliques.

3.6 Décrire le comportement individuel

« Dans la pensée populationnelle, il n'existe pas d'individu « typique ». Les valeurs moyennes calculées pour des échantillons ne sont que des abstractions. Ce qui a une réalité et ce qui constitue l'aspect vraiment significatif des populations, c'est la variation en tant que telle. »
Ernst Mayr, 1978⁷⁵

Les résultats précédents portaient sur le comportement du groupe, et l'on a pu voir que les distributions de réponses comportementales peuvent être assez larges. À partir des comportements individuels complets, par exemple la position de la fourmi, qui change d'une chambre à l'autre au cours du temps, j'ai calculé un nombre résumant cette information (proportion du temps passé dans une chambre), puis ai assemblé les nombres issus des différentes répliques pour en calculer la médiane. Cela a permis d'en tirer les informations présentées plus haut, mais n'indique pas ce qui se passe à l'échelle individuelle.

J'ai discuté en introduction de l'intérêt que peut avoir une approche centrée sur les individus et leur comportement comme élément pour comprendre le groupe. Un des modèles pour expliquer les mécanismes de division du travail chez les fourmis consiste à imaginer que chaque fourmi a un seuil de réponse aux différents stimuli (response threshold models). Par exemple dans la colonie des individus peuvent être plus ou moins sensibles aux comportements de recrutement pour aller fourrager. Seuls ces individus vont sortir du nid pour rejoindre ceux qui les y appellent. Ainsi les tâches peuvent être réparties, et toute la colonie n'est pas entraînée dans la même tâche⁷⁶. Cette idée est puissante et peut conduire à de nombreux résultats en accord avec la réalité, il n'empêche qu'il faille tester expérimentalement sa concordance avec les comportements individuels.

Si l'on fait des mesures, mais qu'il y a autant de cas différents qu'il y a d'individus observés, on ne peut pas classer, la quantification perd alors la majeure partie de son intérêt. Ce phénomène est loin d'être rare en biologie. On peut donc commencer par décrire au mieux les variétés de comportements, et l'on verra alors si l'on peut trouver assez de récurrences pour pouvoir en dire quelque chose de plus général que la somme des résultats. L'issue de cette question peut avoir des implications fortes sur la manière dont on peut modéliser les individus.

L'origine de la variabilité est intra-individuelle

On a pu observer que lors des répliques d'une même expérience, les résultats peuvent varier d'une réplique à l'autre.

Par exemple dans le cas de la chauffe dynamique à période de 5 minutes, on a pu observer que les individus pris au hasard parmi ceux ayant un comportement agressif peuvent passer une proportion du temps différente dans la chambre chaude⁷⁷. La fourmi ayant passé le moins de temps dans la chambre chaude y a passé 10 % du temps, contre 38 % pour celle ayant le moins répondu aux changements de températures.

Le fait que toutes les fourmis passent moins de temps dans la chambre chaude que la froide indique que la température a un effet important sur le comportement. Néanmoins les variations

⁷⁵ Conférence au Collège de France de 1978.

⁷⁶ Cette idée ne s'oppose pas à celle selon laquelle il y aurait des classes de travail liés aux classes d'âges, elle y ajoute d'ailleurs la notion statistique qui est que les fourmis d'un certain âge peuvent aussi réaliser d'autres tâches.

⁷⁷ Résultats exposés p113

de cet effet ne sont pas négligeables. Face à ce constat, j'ai imaginé que les individus pouvaient avoir des sensibilités différentes à la température. Cela serait en accord avec l'idée selon laquelle la variation des sensibilités entre les individus permet à la colonie de s'adapter à des conditions variables. Pour vérifier cela, j'ai répété 8 fois la même expérience pour des individus, isolés entre-temps. Je compare ces résultats à ceux réalisés précédemment, pour lesquels les fourmis ont été sélectionnées au hasard parmi la colonie (voir méthode p91).

La condition expérimentale est une alternance dynamique d'une période de 5 minutes (Condition C6 : Figure 3-12 p101). Chaque fourmi est isolée dans un tube à essai comportant une source d'humidité, et l'expérience est répétée 8 fois. $N = 8 \times 4 = 32$ répliques. La fourmi n° 4 a été isolée 4 jours dans un tube à essai avant de réaliser la première réplique contrairement aux autres qui ont été soumises à la première réplique juste après sélection dans la colonie.

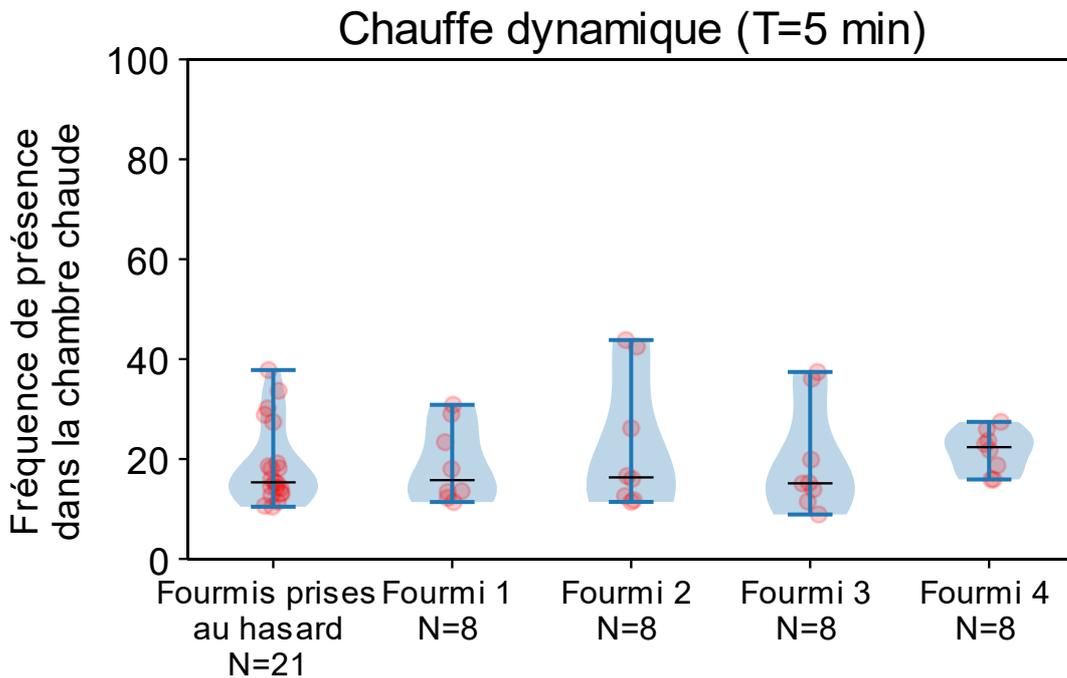


Figure 3-37 Distributions des fréquences de présence dans la chambre chaude, pour des alternances de chauffe de 5 minutes. Chaque point rouge correspond à la mesure de fréquence de présence pour une réplique, la courbe bleue à la fonction de densité estimée et le trait noir à la médiane.

	Fourmis prises au hasard	Fourmi 1	Fourmi 2	Fourmi 3	Fourmi 4
Médiane	15 %	16 %	16 %	15 %	22 %
Déviati on standard	8 %	7 %	13 %	10 %	4 %
Test KS avec la première distribution	-	$p > 0,8$	$p > 0,8$	$p > 0,8$	$p = 0,052$

La variabilité observée chez un individu soumis à la même expérience est du même ordre que la variabilité mesurée pour des répliques avec des individus différents. L'origine de la variabilité est donc intra-individuelle.

Il n'y a pas a priori de différences individuelles de sensibilité à la température. Les variations de réponse observées chez chaque individu sont à l'origine des variations du groupe.

L'expérience n'influence pas la réponse

On peut alors se demander s'il y a de l'apprentissage, pour cela on regarde si le taux de réponse augmente pour chaque fourmi entre les répliques.

Je trace le taux de réponse pour chaque réplique, en fonction de la date de la réalisation de la réplique. Je réalise une régression linéaire sur ces points afin de connaître le coefficient directeur de cette droite, si celui-ci est tout le temps positif, ou négatif, alors on pourrait considérer la possibilité d'un apprentissage.

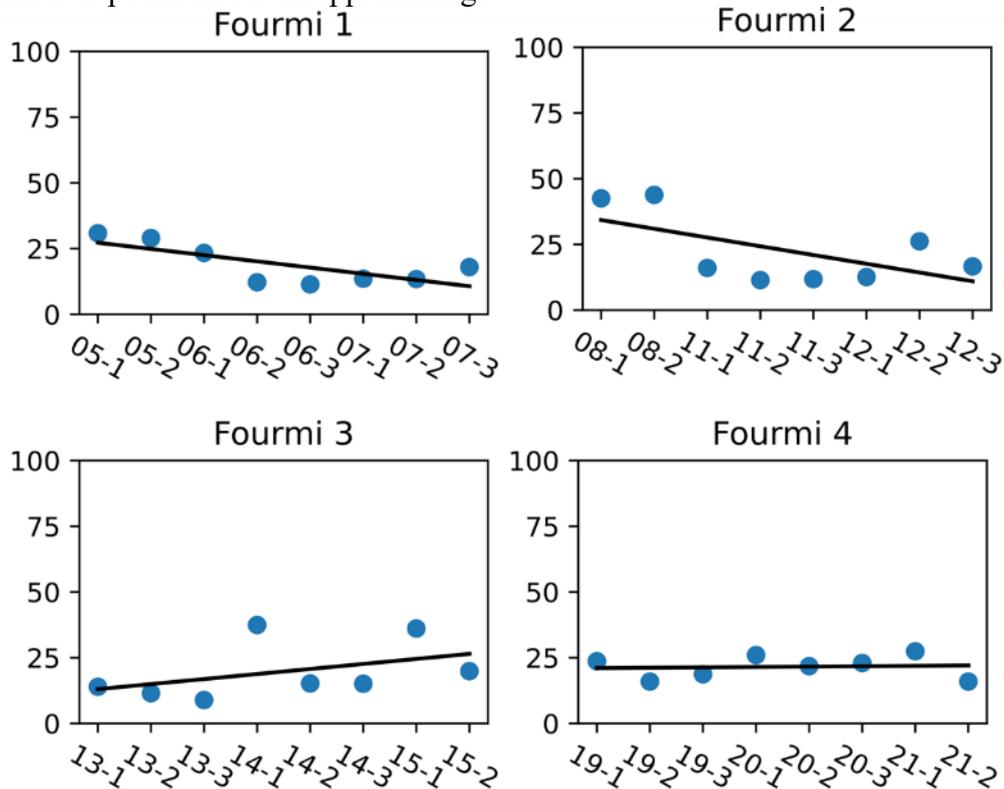


Figure 3-38 Pourcentage de temps passé dans la chambre chaude en fonction de la date à laquelle a été réalisée l'expérience. Toutes les expériences ont été réalisées en décembre 2017, du 5 au 21, le chiffre après le tiret correspond au numéro de l'expérience dans la même journée.

Comme on peut le voir, le taux de réponse est croissant, décroissant ou même inchangé selon les individus. Cela infirme l'hypothèse d'un mécanisme d'apprentissage de la réponse thermique chez tous les individus.

Représentations des comportements individuels

Étant donné que des classes de comportements n'émergent pas des mesures de la fréquence de présence dans la chambre chaude, on peut essayer de décrire les comportements individuels à un niveau de détail plus élevé. J'ai commencé par travailler avec des graphiques représentant l'évolution de la position de la fourmi dans chaque une des chambres au cours du temps (Figure 3-39).



Figure 3-39 Évolution de la position des fourmis au cours du temps dans le cas contrôle ($N = 49$). Les couleurs indiquent la chambre dans laquelle se trouvait la fourmi, en mauve la 1 et en jaune la 2.

Cette représentation permet de rendre compte des nombreux changements de chambres au cours de l'heure pendant laquelle la fourmi est laissée libre de se déplacer. On y remarque aussi la différence de fréquence de changement de chambre entre les différents individus. Néanmoins, j'ai à l'usage trouvé ces représentations trop denses et ai donc produit une représentation de la

donnée intégrée dans le temps, qui donne ainsi à voir l'évolution de la préférence entre une chambre où l'autre.

Pour cela je trace l'évolution de la différence de temps passé dans la chambre 1 et 2. Si cette mesure s'approche de zéro, la fourmi a passé un temps égal dans chaque chambre.

On observe une grande diversité de comportements. Certaines fourmis « choisissent » une chambre et passent une majorité du temps à l'intérieur (courbes majoritairement croissantes sur toute la durée de l'expérience), d'autres alternent en permanence entre les chambres, et entre les deux on trouve toute une gamme de comportements intermédiaires.

3.6 - Décrire le comportement individuel

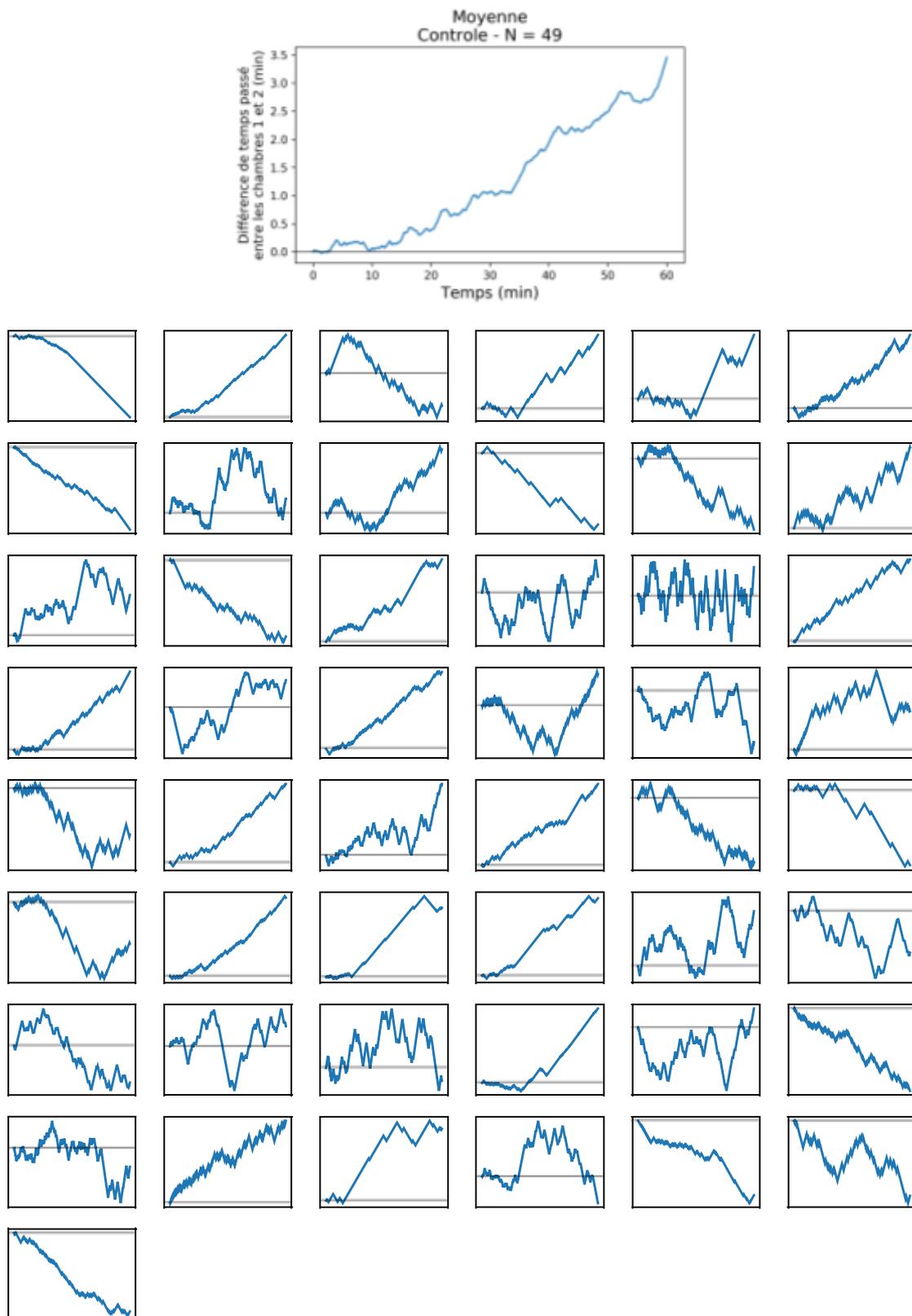


Figure 3-40 *Représentation des comportements individuels sans changement de température.* Les courbes en bleues représentent la différence de temps passé entre les deux chambres au cours du temps. Le trait horizontal gris correspond à un temps égal passé entre les deux chambres, lorsque la valeur est supérieure la fourmi a passé plus de temps dans la chambre 1. La figure du haut correspond à la moyenne sur les 49 répliques et celles du bas aux comportements de chaque individu.

La même représentation peut être produite dans le cas où la température entre les chambres change.

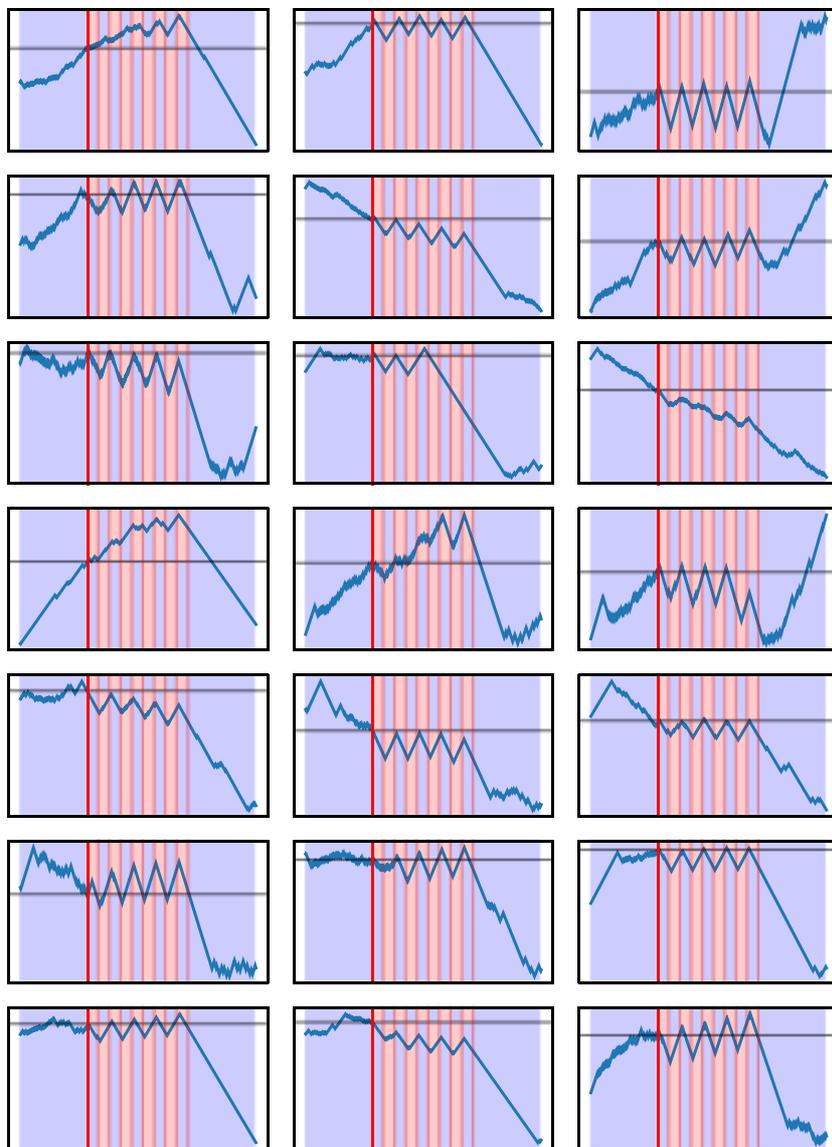
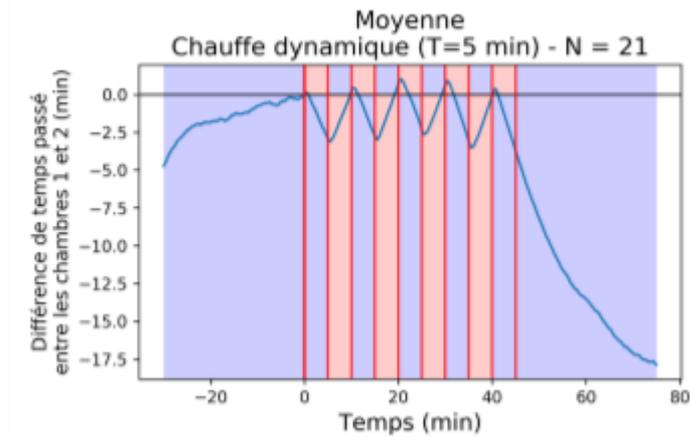


Figure 3-41 *Représentation des comportements individuels avec changements de température.* La ligne noire indique une différence nulle entre le temps passé dans la chambre 1 et la chambre 2. Lorsque la partie supérieure est rouge, la chambre 1 est chauffée. La mesure est mise à zéro au début de la chauffe.

Dans le cas de la chauffe dynamique, la moyenne de temps passé dans la chambre 1 oscille autour de zéro pendant la chauffe, ce qui indique que les fourmis passent en général autant de temps dans chaque chambre, étant donné que la montée en température alterne entre elles. Les comportements individuels varient autour de cette tendance, de manière assez importante pour certaines répliques.

Discussion

En me penchant sur les comportements individuels, j'ai espéré remonter à la source de la variabilité observée. Les expériences présentées plus haut indiquent que chaque individu peut répondre de manière variable à des conditions identiques, cela à un intervalle d'à peine quelques heures. Deux solutions se profilent alors, soit descendre d'une échelle vers le métabolique, soit chercher des cas où la différence entre les individus est significative. Le second cas appelle une question en particulier : la réponse thermique dépend-elle de la caste comportementale ? Ici les fourmis ont été sélectionnées pour les expériences selon leurs comportements : elles sont en dehors du nid et ont un comportement agressif. C'est un type de comportement observé dans la nature qui semble correspondre à une caste défensive : hors du nid, mais qui ne fourrage pas. Elles pourraient avoir une réponse thermique bien différente de celles s'occupant du couvain par exemple. En effet, il a été montré que ces dernières sont capables de déplacer le couvain afin de le mettre à température idéale (Roces et Núñez, 1989; Weidenmüller et al., 2009), ce qui correspondrait à une sensibilité particulière à la température. Pamminer et al. (2014) ont démontré que les ouvrières ayant une fidélité spatiale à l'extérieur du nid étaient plus attirées par la lumière que les autres, la température serait peut-être aussi un moyen d'estimer la caste des individus. Il faudrait pour cela vérifier que les *Messor barbarus* aient des castes comportementales durables dans le temps, ou travailler avec des espèces chez lesquelles c'est le cas.

Il ne semble pas y avoir de constance de réponse aux changements de température chez les individus. On ne peut donc pas considérer qu'il y a un seuil de réponse fixe à la température chez les individus. Vis-à-vis de la question de la possibilité du contrôle des fourmis, cela signifie que l'efficacité d'un contrôle en boucle ouverte sera limitée par cet aspect, il faut donc prendre en compte l'évolution de la réponse de chaque individu pendant le contrôle (boucle fermée) pour espérer résoudre cette limitation.

4 Contrôle du comportement par le biais de la température : utilisation d'un système biohybride

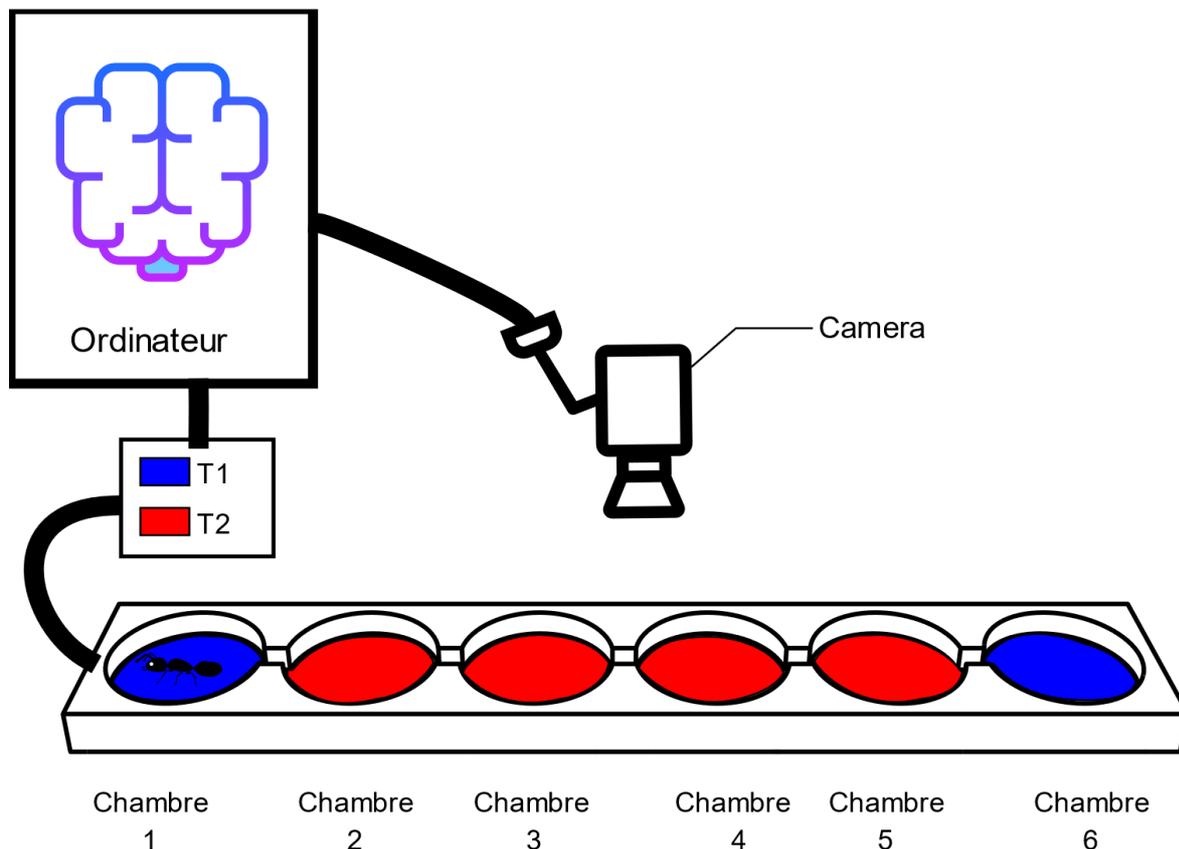


Figure 4-1 *Illustration du principe du dispositif expérimental. La fourmi peut se déplacer entre six chambres qui peuvent toutes avoir des températures différentes. La caméra permet à l'ordinateur de savoir où se trouve la fourmi, et d'imposer des consignes de températures dans les différentes chambres en fonction de cela.*

Le travail de caractérisation de la réponse à la température présentée au chapitre précédent permet de valider la pertinence de l'utilisation de variations de la température comme moyen d'action sur le comportement des fourmis. J'ai donc conçu un nouveau système expérimental permettant une plus large diversité de comportements et de commandes de températures. J'ai rendu ce dispositif autonome de façon à ce qu'il soit capable de mesurer en temps réel la position de la fourmi et de régler la température de chaque chambre en fonction. C'est donc un système biohybride, avec lequel j'ai exploré les possibilités de contrôler la position de la fourmi.

4.1 Dispositif biohybride

Principe de fonctionnement

Le dispositif est composé de six chambres, la température dans chacune de ces chambres peut être réglée entre 26 °C et 70 °C. Une caméra enregistre l'activité pendant la durée de l'expérience et fournit un flux d'images à un programme capable de mesurer la position de la fourmi en temps réel. Un autre programme va recevoir cette information et envoyer des commandes de températures aux systèmes de chauffe, afin de modifier la température des différentes chambres.

Matériaux et méthodes

Le bras : contrôler la température

Le système actif est de même conception que le précédent à deux chambres : des modules Peltiers servent à chauffer chaque chambre et sont contrôlés par une boucle PID implémentée sur une Raspberry Pi. Plusieurs améliorations ont été apportées telles que l'usage de capteurs de températures plus précis ou l'ajout d'un dispositif de refroidissement par circulation d'eau froide, ce qui a permis d'améliorer la rapidité des changements de températures. Les détails sont à retrouver en annexe.

L'œil : suivre la fourmi

La température doit pouvoir être modifiée en fonction de la position de la fourmi, pour cela j'ai mis en place un script d'analyse en temps réel. Celui-ci est codé en Python et tourne sur la Raspberry Pi équipée de la caméra. Il récupère les images prises deux fois par minute qui sont produites en sus de la vidéo et destinées au streaming. Les positions des chambres sont données au départ et le numéro de la chambre dans laquelle se trouve la fourmi, inférée à partir de sa position, est envoyé au programme chargé de sélectionner les températures de chaque chambre.

Le cerveau : interfacer le contrôle et le suivi

Un programme codé en Python reçoit la position et choisit à quelle température mettre les différentes chambres selon des règles préétablies. Ces consignes de températures sont envoyées à des modules PID gérés par Node-Red, qui grâce aux mesures de températures à la surface des Peltiers peuvent régler le courant à fournir.

L'autre : fourmis

Pour chaque réplique, une fourmi (*Messor barbarus*) est sélectionnée et placée dans le dispositif qui a été nettoyé au préalable. La méthode de sélection consiste à approcher une petite spatule près des individus et à les prendre s'ils ont un comportement agressif envers l'objet.

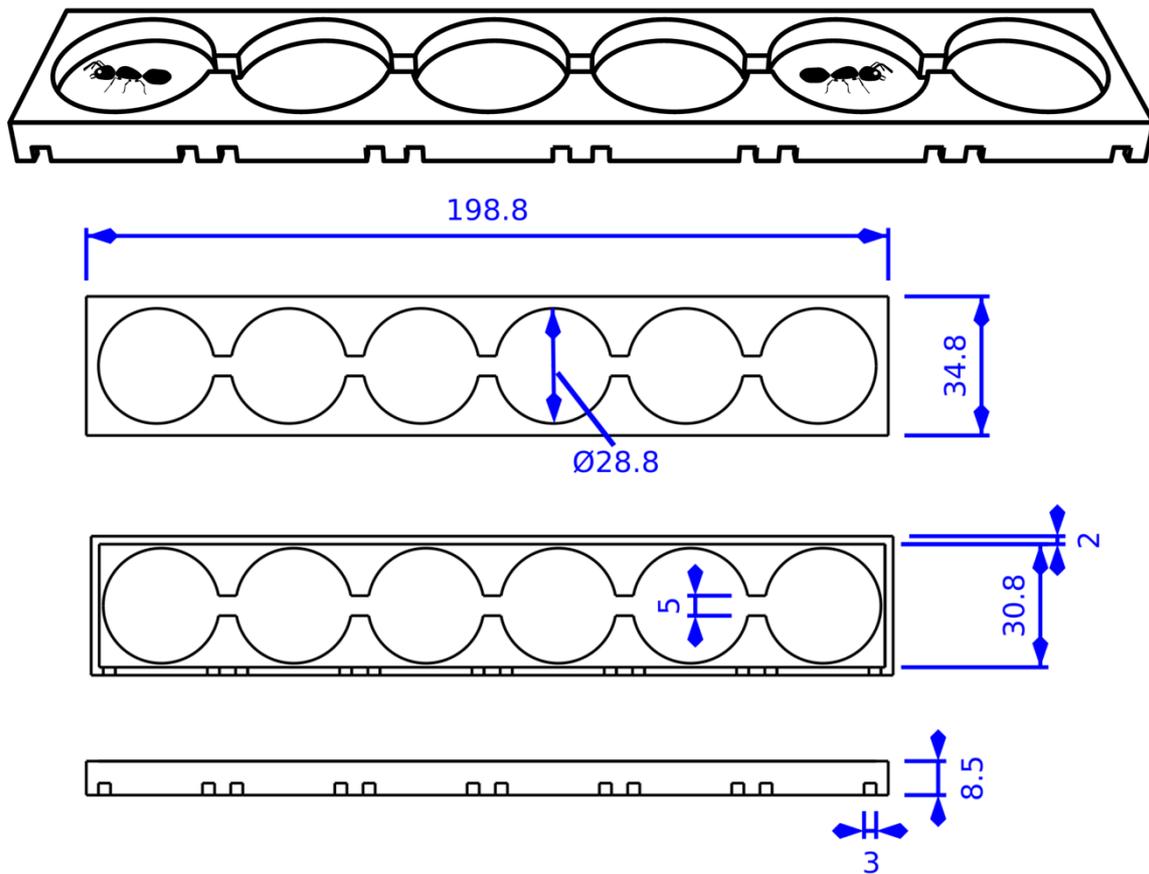


Figure 44-2 Schéma de l'aire expérimentale. De haut en bas : les fourmis sont libres de se déplacer entre 6 chambres circulaires - Vue de dessus – Vue de dessous – Vue de côté, les encoches permettent de faire passer les fils des Peltiers, une fois les Peltiers insérés la hauteur restante est de 5 mm pour le déplacement des fourmis. Les cotes sont en mm.



Figure 4-3 Capture d'une vidéo expérimentale.

Les informations techniques concernant ce dispositif sont données en annexe.

Que faire avec un tel dispositif ?

Comme discuté au premier chapitre, l'étude des systèmes biohybrides permet d'étudier le comportement animal dans un cadre original. De nombreuses possibilités s'ouvrent et choisir parmi celles-ci n'est pas une tâche triviale. Le choix de la thématique du contrôle du vivant, étudiée au laboratoire avec des cellules, a permis de formuler une problématique : dans quelle mesure peut-on contrôler le comportement des individus ou des groupes de fourmis en modifiant la température ?

Le choix du contrôle

Cette question posée nécessite d'être précisée : que cherchera-t-on à contrôler ? Les spécificités des systèmes vivants par rapport aux systèmes inertes n'ont pas pour seules conséquences de rendre plus difficile l'accomplissement des tâches de contrôle, ils compliquent aussi la définition des tâches à accomplir et des moyens pour les atteindre. Si l'on reprend l'exemple de la climatisation d'une pièce, définition de la tâche, moyens pour l'atteindre et accomplissement peuvent être clairement déterminés. La tâche est de maintenir une pièce à une température donnée, le moyen pour l'atteindre est de mesurer la température de la pièce et d'activer le chauffage à une certaine valeur de puissance, l'accomplissement est facilement mesurable ; sa difficulté dépendra principalement de l'amplitude des variations extérieures. Pour les systèmes vivants, une fourmi par exemple, la nature de la tâche à réaliser est à définir, les moyens nécessitent de définir des mesures quantifiables du comportement, et enfin l'accomplissement est compliqué par le fait que les organismes vivants ont une autonomie vis-à-vis des changements du milieu qui diffère entre les individus, les répliques et la durée de l'expérience.

Comme objectif, pour cette première preuve de principe, j'ai choisi le confinement des individus dans une zone du dispositif. Contrairement à un système classique de contrôle, la mesure de l'état du système (position de la fourmi) n'est pas continue (la fourmi ne pouvant être que dans 6 états différents sur lesquelles la machine peut avoir une influence). Cela réduit la densité d'information que peut utiliser le système, car n'est exploitable que l'information des moments où la fourmi change de chambre. Il serait possible d'exploiter la vitesse de la fourmi comme information, mais cela nécessite des hypothèses sur le lien entre vitesse et réponse à la température. Or les hypothèses "simples" que j'ai pu tester au cours des expériences à deux chambres n'ont pas pu être vérifiées. Cet aspect implique donc de travailler sur des temps longs (afin d'être en mesure d'observer de nombreux changements de chambre). En revanche, la température de chaque chambre peut prendre une valeur continue. C'est donc sur le paramètre de contrôle que j'ai fait porter la question expérimentale : y-a-t-il une température minimale de confinement ? Enfin, la réalisation de l'objectif de contrôle est perturbée en raison des fluctuations de la réponse thermique, ce qui justifie et met en valeur l'usage d'une boucle de contrôle fermée (utiliser l'information de la position en temps réel).

4.2 Numériser le comportement

Du comportement à la mesure

Comme discuté, la question de la mesure est primordiale en vue de la réalisation de tâches de contrôle de systèmes vivants. La machine qui réalise la tâche de contrôle doit recevoir des informations sous forme numérique qui lui permettent de décider du stimulus à appliquer.

Formalisme et modèles de références

Mettre sous forme mathématique les intuitions vis-à-vis du comportement permet d'en tirer les conséquences logiques attendues dans le cas où ces modèles seraient conformes à la réalité. La dimension stochastique du comportement est à garder à l'esprit. On n'observera jamais deux fois le même comportement : une même fourmi, mise dans les mêmes conditions à deux reprises, ne suivra pas le même chemin. De ce fait, la puissance prédictive attendue ne peut être égale à celle d'un système inerte⁷⁹. Les prédictions seront nécessairement sous forme probabiliste. Les modèles resteront les plus simples possible afin de garder une proximité avec les idées qu'ils formalisent. L'étude du comportement individuel des fourmis sous changements dynamiques de température étant inédite, les modèles auront aussi un intérêt même lorsqu'ils s'avèrent générer des prédictions fausses. Lorsqu'une prédiction est mise en défaut par l'expérience, cela donne une direction de recherche pour comprendre mieux le comportement. Les modèles permettent ici de confronter un *a priori* aux résultats d'expériences qui en sont vierges sans eux.

De la mesure à l'algorithme de contrôle

À partir des mesures initiales, j'ai exploré différentes solutions de contrôle afin de répondre à une question particulière : quelle est la température minimale permettant de confiner une fourmi dans une des chambres ? La procédure classique consisterait à réaliser plusieurs expériences à différentes températures et calculer la réponse comportementale moyenne. Néanmoins, cela ne permettrait pas d'intégrer la variation dynamique du comportement de la fourmi au cours de l'expérience. En réalisant une boucle de contrôle fermée, on prend en considération les variations entre les individus et les variations du comportement des individus dans le temps. Cela permet d'explorer l'espace des possibles de manière souple.

⁷⁹ Une barre de métal chauffée en deux points, dans des conditions contrôlées, atteindra les mêmes températures en ses différents points à chaque fois. S'il y a des variations on s'attend à ce qu'elles viennent des appareils de mesures. Des modèles de diffusion de la chaleur permettront de prévoir avec une grande précision la dynamique thermique dans toute la barre si l'on connaît les caractéristiques du matériau.

4.3 Modèle initial du comportement

J'ai choisi un formalisme relativement simple qui se prête bien à la configuration expérimentale : les chaînes de Markov.

Les chaînes de Markov

Afin d'appuyer les modèles et automatismes de contrôle sur un formalisme, j'ai fait le choix du formalisme des modèles stochastiques, et en premier lieu des processus de Markov. J'explique ici les concepts et notations que je vais employer ; j'invite le lecteur à consulter le chapitre 11 de l'excellent Introduction to probability (Grinstead et Snell, 1998).

Définition

Les processus de Markov sont des modèles stochastiques, c'est-à-dire des modèles de processus où l'évolution n'est pas déterministe, mais probabiliste. On parle de chaînes, car le système peut prendre plusieurs états successifs. Chaque mouvement d'un état à un autre est appelé un pas. La particularité des processus de Markov réside dans le fait que la probabilité de transition vers un certain état ne dépend que de l'état du système au pas précédent. Par conséquent, la connaissance des états du système dans le passé ne permet pas de mieux prédire le prochain pas, il suffit de l'état actuel. Cette restriction, certes importante, permet néanmoins d'explorer de nombreuses propriétés de manière analytique.

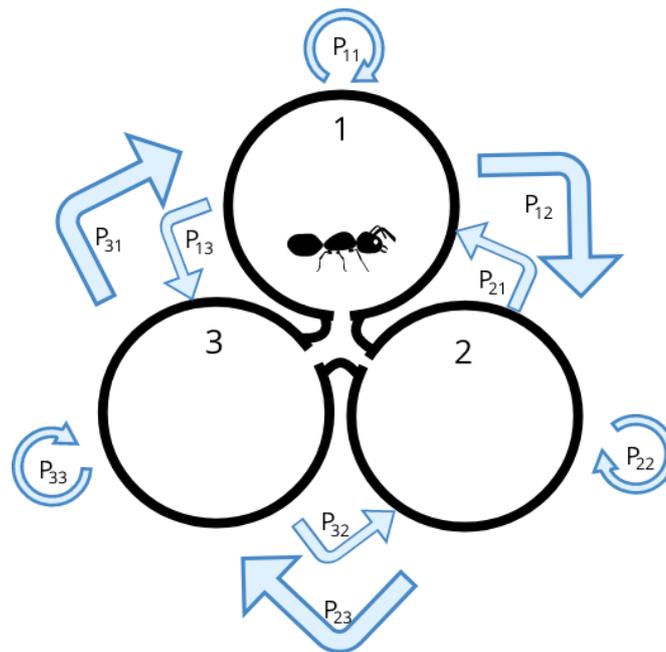
Formalisme

La chaîne de Markov est définie par l'ensemble des états qu'elle peut prendre :

$$S = \{s_1, s_2, \dots, s_r\}$$

Le processus est dans un état s_i et peut passer dans un état s_j avec une probabilité p_{ij} . Cette probabilité ne dépend pas des états antérieurs à l'état présent, c'est la probabilité de transition. L'ensemble des probabilités de transition peuvent être contenues dans une matrice appelée matrice de transition, telle que l'élément ij soit p_{ij} .

Exemple



Soit une fourmi dans un système composé de trois chambres connectées les unes aux autres par un passage central. On considère que la fourmi a autant de chance d'aller dans chacune des autres chambres à chaque pas de temps, mais dix fois plus de chance de rester dans la chambre dans laquelle elle se trouve déjà.

On a donc :

$$p_{ii} = 10 * p_{ij} \text{ avec } i \neq j$$

$$\text{et } p_{ij} = p_{kl} \text{ avec } i \neq j \text{ et } k \neq l$$

Or, on a pour propriété sur les probabilités que la somme des probabilités d'aller à un état i à tout autre état du système doit être égale à 1, c'est-à-dire que :

$$\sum_j p_{ij} = 1$$

Ce qui donne la matrice de transition :

$$P = \begin{pmatrix} \frac{10}{12} & \frac{1}{12} & \frac{1}{12} \\ \frac{1}{12} & \frac{10}{12} & \frac{1}{12} \\ \frac{1}{12} & \frac{1}{12} & \frac{10}{12} \end{pmatrix}$$

Supposons que l'on veuille calculer la probabilité de trouver la fourmi dans la chambre 2 alors qu'elle était dans la chambre 3 au pas précédent. On prend l'élément de la deuxième ligne et troisième colonne $p_{23} = \frac{1}{12}$. On a une chance sur 12 que cela arrive.

Supposons que l'on veuille calculer la probabilité d'être dans la chambre 3 à partir de la 2, mais cette fois-ci après deux pas de temps ($p_{32}^{(2)}$). Il y a plusieurs manières de se trouver dans la chambre 2 :

$$3 \rightarrow 2 \rightarrow 2, 3 \rightarrow 3 \rightarrow 2 \text{ et } 3 \rightarrow 1 \rightarrow 2$$

Afin de calculer cette probabilité, il suffit de sommer les probabilités de ces événements :

$$p_{32}^{(2)} = p_{32} * p_{22} + p_{33} * p_{32} + p_{31} * p_{12}$$

Supposons que l'on veuille calculer la probabilité de trouver la fourmi dans la chambre 2 après 10 pas de temps ($p_{32}^{(10)}$). C'est ici que le formalisme matriciel va prendre tout son sens.

En effet, il est prouvé que $p_{ij}^{(n)}$ est la i, j ème entrée de la matrice P^n , c'est à dire la matrice de transition à la puissance n. Dans notre cas $p_{32}^{(10)} \approx 0.314$

Plus n va être grand, plus la probabilité de trouver la fourmi dans n'importe quelle chambre va se rapprocher de $\frac{1}{3}$. C'est-à-dire qu'on aura autant de chance de trouver la fourmi dans chacune des chambres, quelle que soit la chambre dans laquelle celle-ci a été introduite.

Application au système expérimental

Pour le système expérimental composé de 6 chambres, il faut considérer que la probabilité est nulle de passer directement dans des chambres non adjacentes, et que la matrice de transition va être amenée à changer en fonction de la chauffe ou non des chambres.

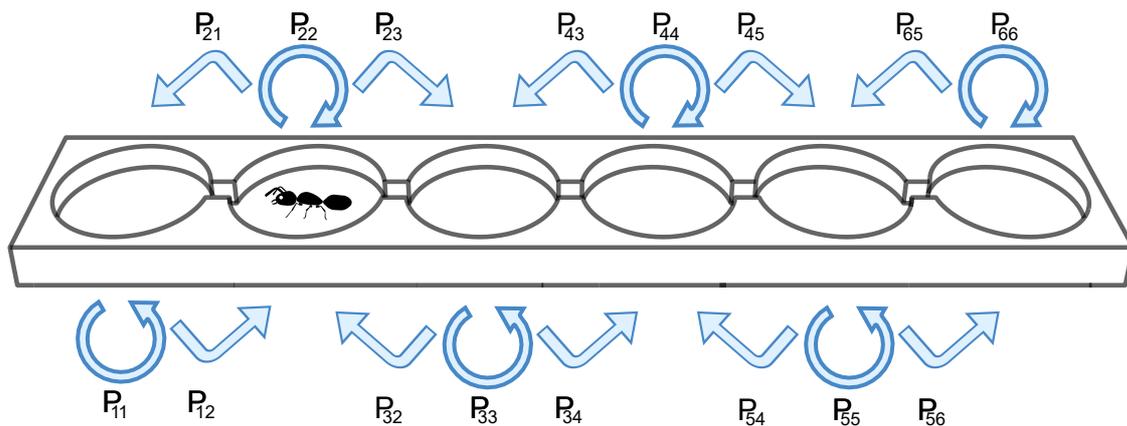


Figure 4-4 Les différentes probabilités à définir.

Cas sans chauffe

On peut imaginer deux mécanismes d'évolution du système : le premier consiste à imaginer que la fourmi se déplace aléatoirement dans chaque chambre, et quand elle rencontre une sortie peut changer de chambre. Les chambres des extrémités n'ayant qu'une sortie, elle a plus de chance d'y rester par rapport aux chambres centrales. Le second mécanisme consiste à imaginer que la fourmi reste dans la chambre jusqu'à ce qu'elle décide d'en sortir, elle a donc la même probabilité de rester dans une chambre quand elle s'y trouve, quelle que soit la chambre. On considère toujours que les probabilités d'aller à droite ou à gauche sont égales.

Pour le premier cas, je choisis (arbitrairement) une probabilité d'aller à droite de $\frac{1}{10}$, la probabilité d'aller à gauche est donc identique. La probabilité que la fourmi reste dans la même

chambre à chaque pas de temps est alors de 8/10 pour les chambres du centre et 9/10 pour les chambres des extrémités. On peut ainsi écrire la matrice de transition du système :

$$P = \begin{pmatrix} 9/10 & 1/10 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/10 & 9/10 \end{pmatrix}$$

Si la fourmi se trouve dans la chambre 1 au départ, la probabilité qu'elle se trouve dans la chambre i au bout de n pas de temps est donnée par : $(P_{1,i})^n$

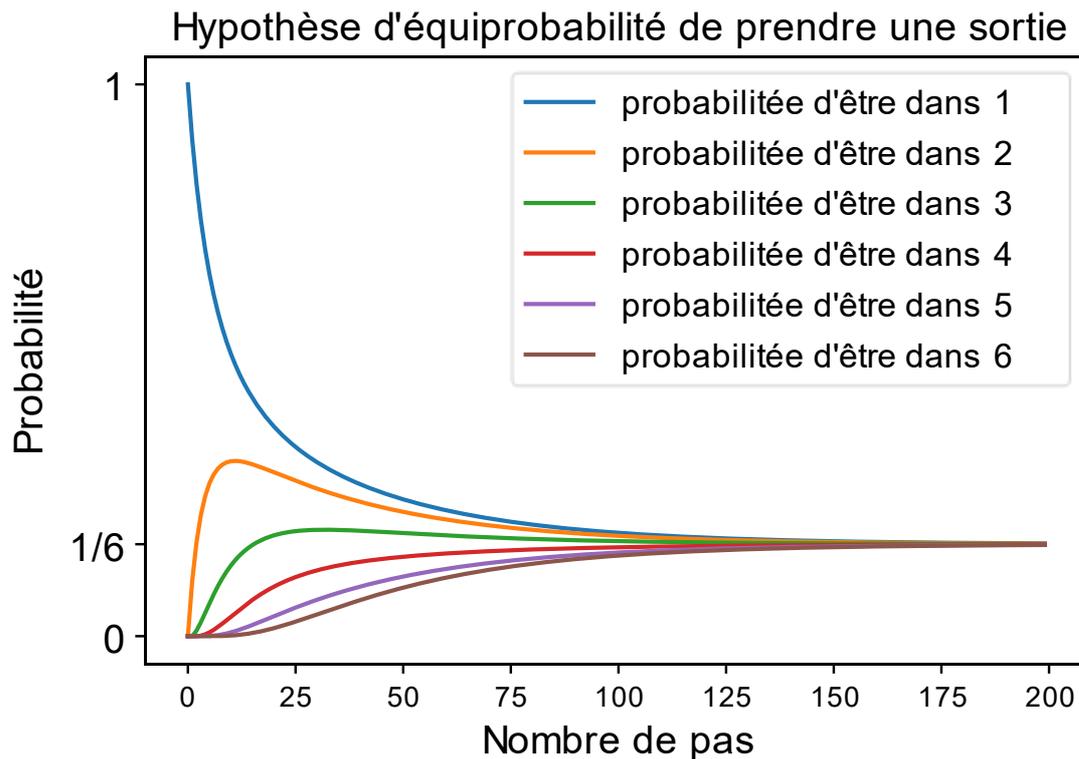


Figure 4-5 Évolution de la probabilité de se trouver dans chaque chambre pour une fourmi au départ dans la chambre 1. Hypothèse des probabilités égales de prendre une sortie.

On peut voir que sous ces conditions au fur et à mesure que le temps passe, la dépendance à la condition initiale disparaît, et la probabilité d'être dans n'importe quelle chambre converge vers 1/6 (équiprobabilité).

Dans le second cas, on considère que lorsque la fourmi est dans une chambre elle va y rester pendant une durée moyenne identique, quelle que soit la chambre. Dans ce cas, si la fourmi a 8

chances sur 10 de rester dans la chambre, elle a 1/10 d'aller à gauche 1/10 à droite pour les chambres centrales, et 2 chances sur 10 de quitter une chambre aux extrémités. La matrice de transition est :

$$P = \begin{pmatrix} 8/10 & 2/10 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/10 & 8/10 & 1/10 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 2/10 & 8/10 \end{pmatrix}$$

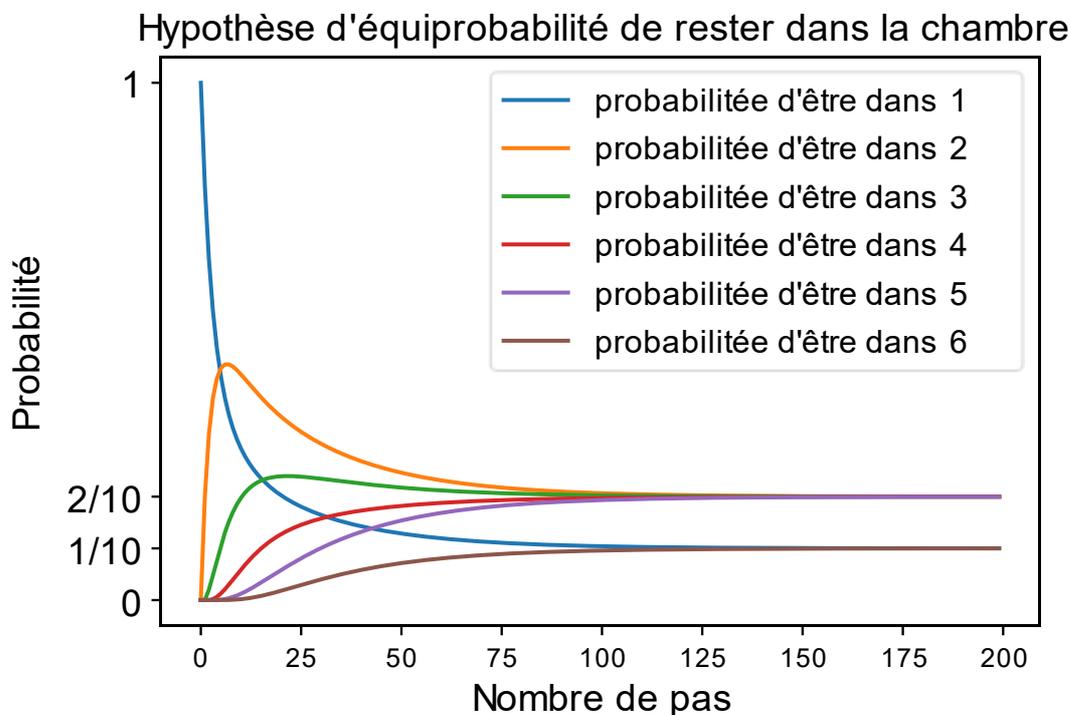


Figure 4-6 *Évolution de la probabilité de se trouver dans chaque chambre pour une fourmi au départ dans la chambre 1. Hypothèse de probabilité égale de rester dans la chambre.*

Dans ce cas, aux temps longs on aura plus de chance de trouver la fourmi dans une des chambres centrales plutôt qu'aux extrémités.

Le fait que ces paramètres conduisent à un résultat qui ne soit pas intuitif mérite d'être mentionné. En effet selon le résultat de sa confrontation aux données expérimentales, il indiquera si le fait de considérer que la fourmi reste dans la chambre un certain temps avant de « décider » de sortir est tenable. Dans le cas où ce n'est pas vérifié, il est une mise en garde si l'on s'aventure sur des modèles plus complexes où cette notion de temps de fixation dans les

chambres est à la base, mais où il serait plus difficile de faire remonter les erreurs à cette hypothèse de base (car on pourrait d'abord soupçonner les paramètres).

4.4 Contrôle en boucle ouverte : Confinement d'un individu

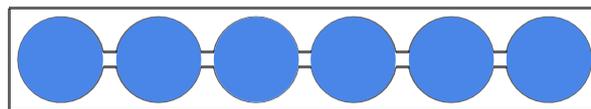
J'ai commencé par réaliser des expériences où la température des différentes chambres est définie avant l'expérience comme celles du chapitre précédent. Cela permet de vérifier qu'une montée en température permet de moduler le comportement et de confiner la fourmi dans une chambre. Cela permet aussi d'avoir une référence à comparer aux expériences en boucle fermée, lorsque la température n'est pas prédéfinie et dépendra du comportement de la fourmi.

Expérience contrôle

Le contrôle permet de savoir ce que les fourmis font sans changement de température dans le système expérimental. Ces résultats seront comparés aux expériences avec changements de température et au modèle.

Consigne

Une fourmi est laissée libre de se déplacer dans l'aire expérimentale pendant 2 heures.



120 min

Figure 4-7 Consigne de température. Aucune des chambres n'est chauffée pendant les deux heures que dure l'expérience.

La fréquence de présence n'est pas identique entre les chambres.

La fréquence de présence dans chaque chambre est définie comme le rapport du temps passé dans cette chambre sur le temps total. Je calcule ces fréquences pour chaque chambre lors de chacune des répliques.

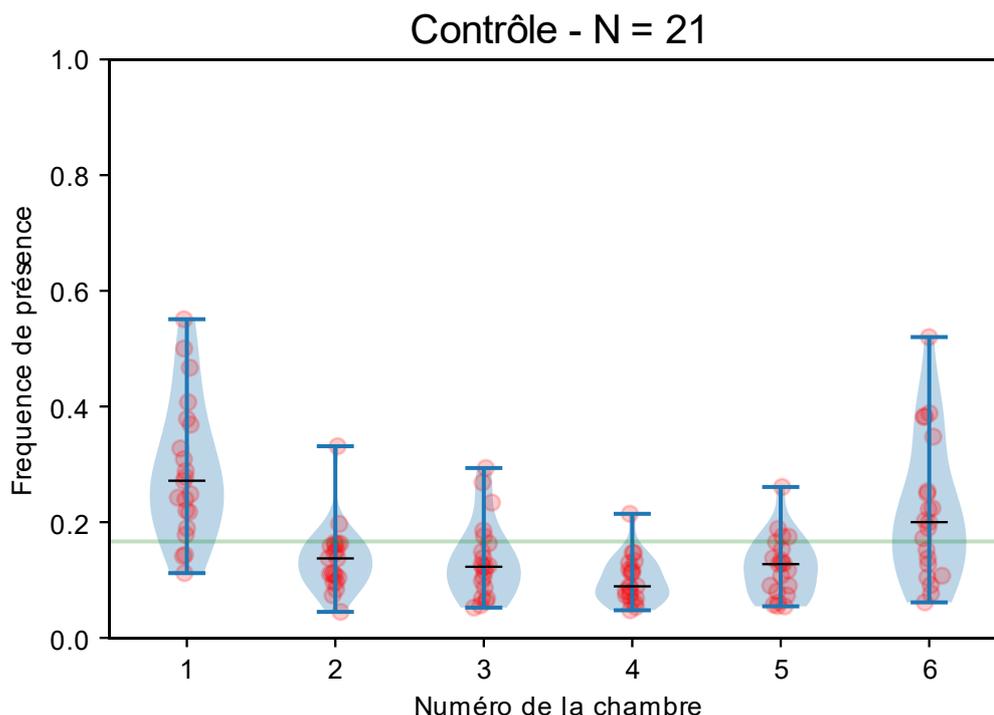


Figure 4-8 Distribution des fréquences de présence dans chaque chambre entre les répliques. Chaque point rouge correspond à la fréquence mesurée pour une des répliques, la courbe bleue autour est la fonction de densité estimée. Le trait noir sur chaque distribution est la position de la médiane, et le trait vert est à hauteur de 1/6 (équipartition).

La médiane de fréquence de présence est plus grande dans les chambres aux extrémités. Afin de vérifier que cette différence est statistiquement significative ; le test de Friedman indique qu'il y a une différence entre les distributions ($p < 10^{-6}$). Il semblerait y avoir deux types de distributions : celles des bords et les autres. Pour vérifier cela, il faut calculer la significativité de la différence entre les distributions deux à deux. Pour cela, j'utilise le test des rangs signés de Wilcoxon pour chaque paire :

-	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,09$
$p < 0,001$	-	$p > 0,5$	$p = 0,02$	$p > 0,1$	$p = 0,02$
$p < 0,001$	$p > 0,5$	-	$p > 0,09$	$p > 0,1$	$p = 0,05$
$p < 0,001$	$p = 0,02$	$p > 0,09$	-	$p > 0,1$	$p < 0,001$
$p < 0,001$	$p > 0,1$	$p > 0,1$	$p > 0,1$	-	$p = 0,03$
$p > 0,09$	$p = 0,02$	$p = 0,05$	$p < 0,001$	$p = 0,03$	-

Ce tableau indique la valeur de p donnée par le test, le numéro de ligne et le numéro de colonne correspondent aux numéros des distributions testées. La première ligne indique par exemple que la distribution de fréquence de présence dans la chambre 1 est significativement différente de celle des chambres centrales 2,3,4 et 5, mais pas de celle de la chambre 6. J'ai coloré en rouge les cas de différences non significatives (lorsque $p > 0,1$) et en vert lorsqu'elles sont significatives ($p < 0,001$). Entre ceux-là, j'ai indiqué en orange les valeurs de p autres.

Il n'y a pas équipartition de la fréquence de présence entre les chambres, on retrouve plus souvent la fourmi dans les chambres des extrémités.

Il est intéressant de noter que cela ne correspond à aucun des deux modèles présentés plus haut. Une explication probable est que les fourmis préfèrent les chambres des extrémités, car elles possèdent une plus grande surface de bords. Il faudrait pour vérifier cela étudier les prédictions données par des modèles de déplacement prenant en compte la géométrie (Jeanson et al., 2003).

La fréquence de présence atteint rapidement un état stationnaire

On peut s'intéresser à l'évolution de la fréquence de présence dans chaque chambre au cours du temps. Je calcule cette fréquence pour chaque chambre, moyennée sur un intervalle d'une minute.

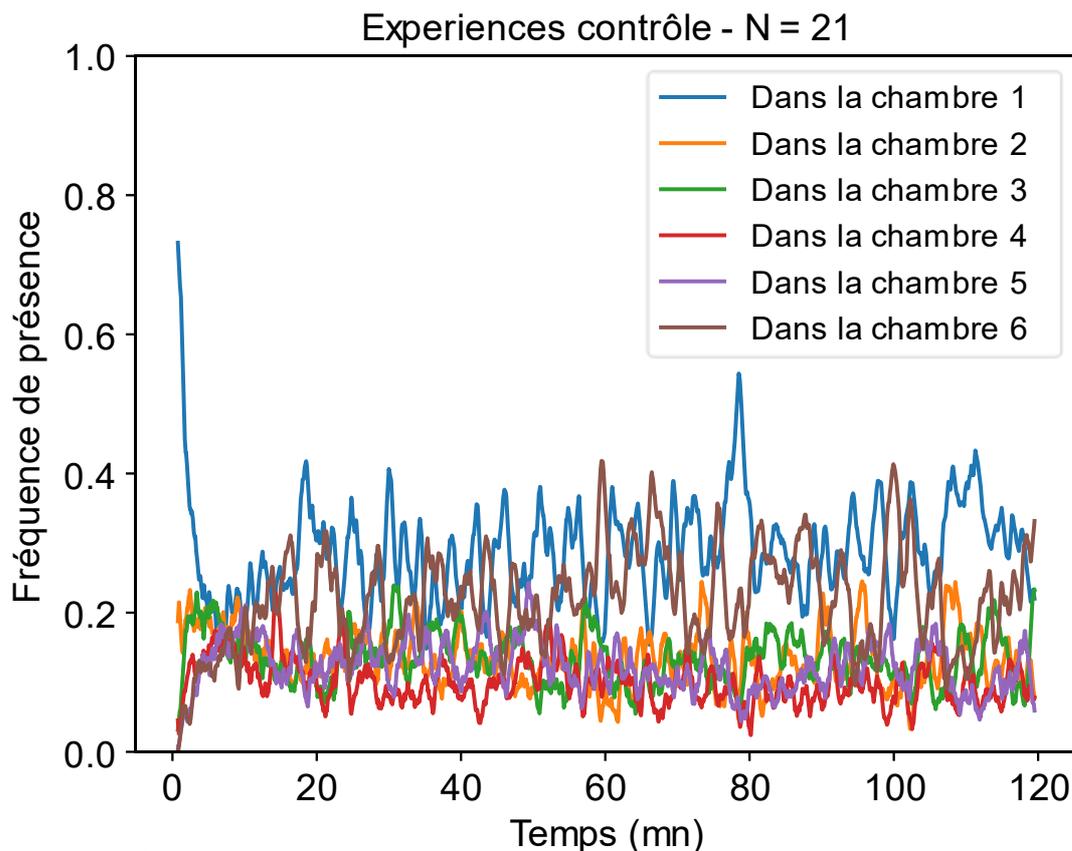


Figure 4-9 Évolution des fréquences de présence dans chaque chambre.

Cette représentation est en lien direct avec le modèle de Markov présenté plus haut (Figure 4-5, p146). La fourmi est placée dans la chambre une au début des expériences, et en quelques minutes la probabilité de l'observer dans d'autres chambres augmente pour ensuite osciller autour des valeurs médianes mesurées sur toute la durée de l'expérience.

Les comportements individuels sont majoritairement différents du comportement moyen

On a vu que la distribution des fréquences de présence entre les chambres n'est pas uniforme, on observe plus souvent les fourmis dans les deux chambres des extrémités (Figure 4-8, p150). Cette distribution correspond-elle aux comportements individuels ? Pour répondre à cette question je trace la distribution de fréquence pour chaque réplique.

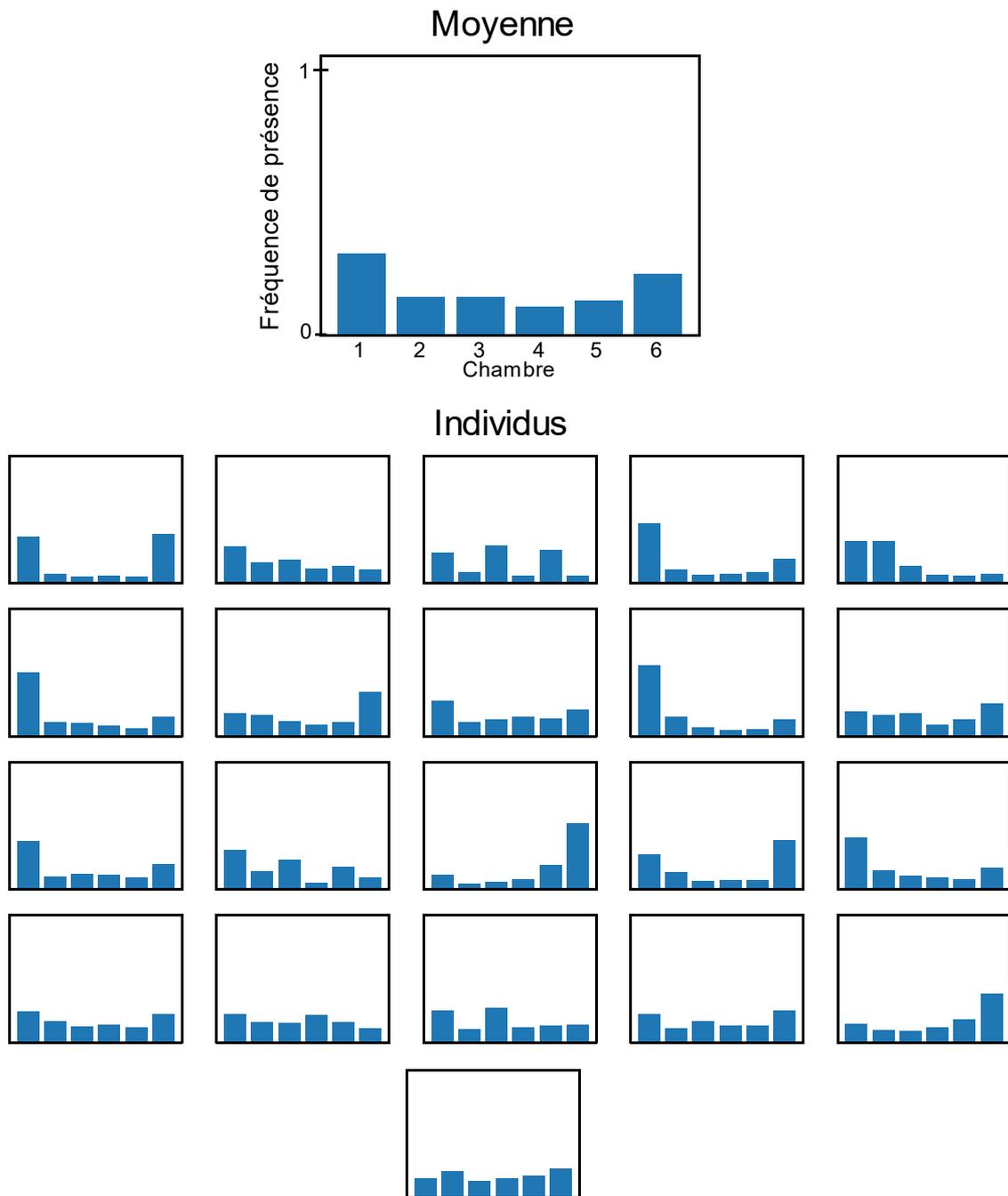


Figure 4-10 Distribution des fréquences de présence lors de chaque réplique. La distribution du haut affiche la fréquence de présence moyenne sur les 21 répliques, la hauteur des barres correspond à la fréquence moyenne dans chacune des chambres. Les figures en bas représentent ces distributions pour chaque fourmi correspondant à une réplique.

On observe une grande variété de comportements, la première réplique est très similaire à la moyenne, mais seule une minorité des fourmis ont passé autant de temps dans les chambres situées aux extrémités. En règle générale, les fourmis passent plus de temps dans une des chambres aux extrémités, mais plusieurs individus ont contrevenu à cette règle.

Enfin, on peut s'intéresser à l'évolution de la fréquence de présence dans chaque chambre pour chacune des répliques. Pour représenter cela, je trace l'évolution du temps cumulé passé dans chacune de chambres.

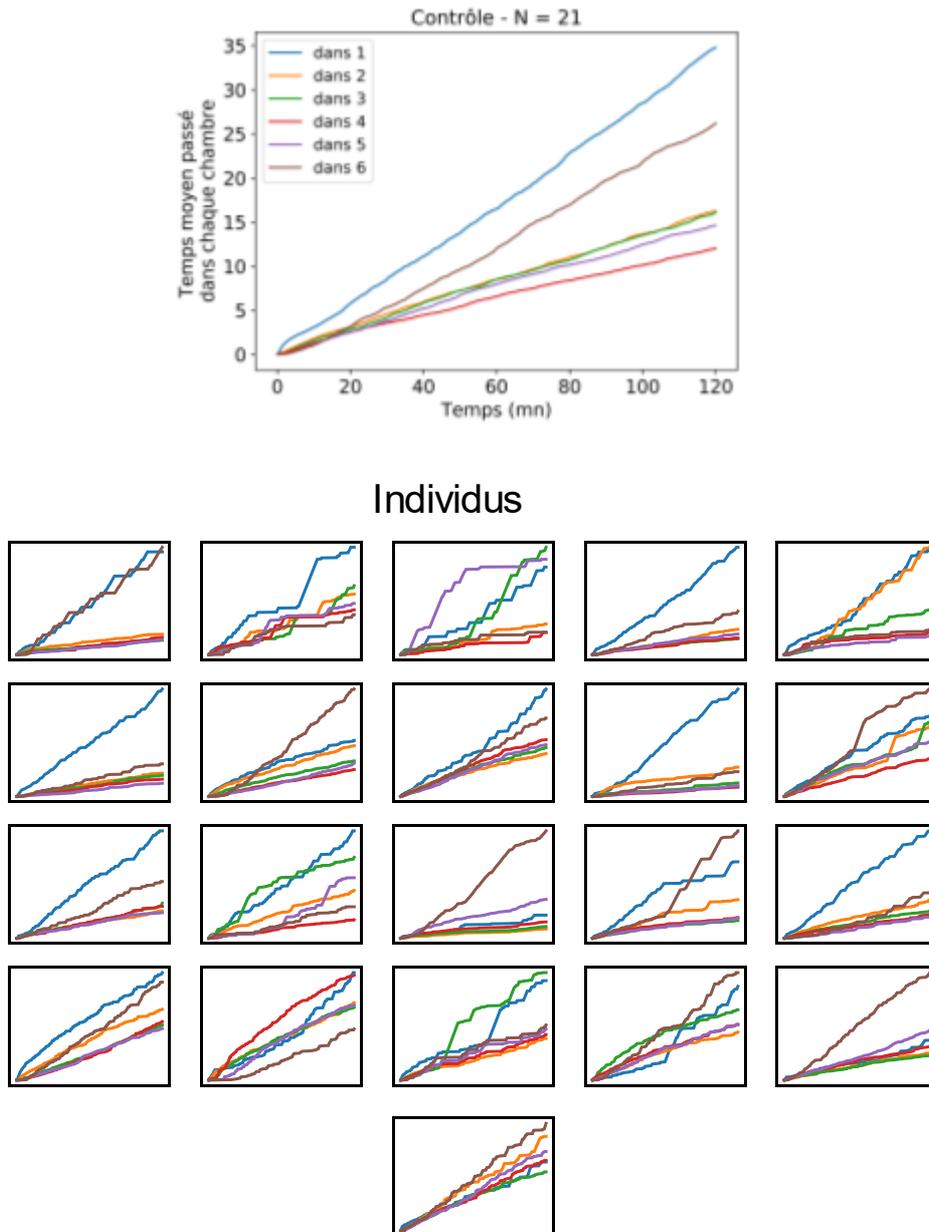


Figure 4-11 *Évolution du temps passé dans chacune des chambres. Chaque courbe indique le temps total qui a été passé dans une des chambres à partir du début de l'expérience. La figure du haut indique la moyenne de cette mesure entre les répliques, et les figures du bas ces mesures pour chaque réplique.*

Dans la majorité des cas, la fourmi passe plus de temps dans une chambre que dans les autres. Il arrive aussi que ce soient deux chambres entre lesquelles elles alternent, sans que ces chambres soient forcément côte à côte.

Chauffe statique

Le premier problème consiste à chercher à confiner un individu dans une des chambres du système, pour cela une approche naïve d'observations préalables est utilisée. Les expériences dans un système à deux chambres ont montré qu'une montée en température suffisante de la surface réduisait fortement la présence. Ici l'expérience va consister à chauffer toutes les chambres sauf une, et à évaluer si cela permet de confiner la fourmi dans cette chambre non chauffée.

En d'autres termes, le premier problème utilise une approche heuristique⁸⁰, l'ampleur du succès de cette approche, comparée à la suivante (en boucle fermée) donnera une indication de l'avantage du contrôle en boucle fermée, s'il y a lieu.

Consigne

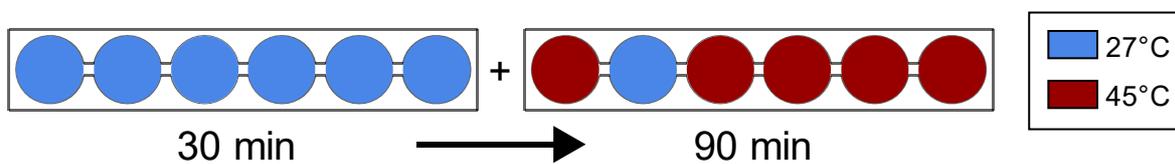


Figure 4-12 *Consigne de température.* Cette série d'expériences consiste à chauffer toutes les chambres sauf la seconde pendant 90 minutes, après avoir laissé une fourmi se déplacer dans le système non chauffé pendant 30 minutes.

Résultats

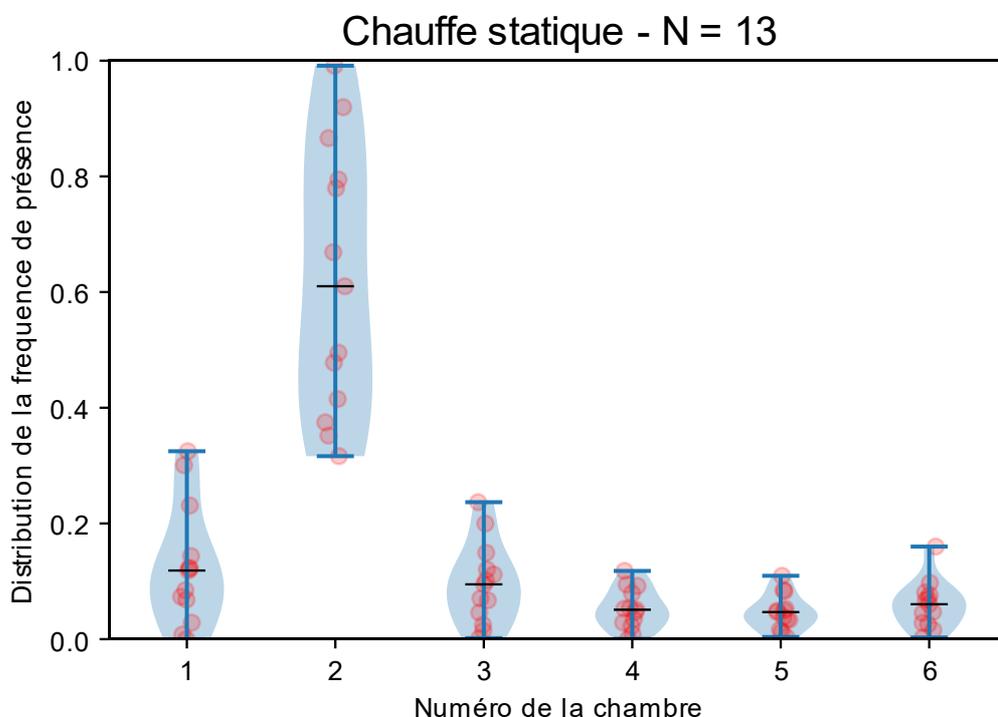


Figure 4-134-14 *Distribution des fréquences de présence dans chaque chambre entre les répliques.* Chaque point rouge correspond à la fréquence mesurée pour une des répliques, la

⁸⁰ <https://www.sciencedirect.com/topics/neuroscience/heuristics>

courbe bleue autour est la fonction de densité estimée. Le trait noir sur chaque distribution est la position de la médiane.

Les fourmis sont beaucoup plus fréquemment dans la chambre laissée froide. Le test de Kolmogorov-Smirnov indique une p value inférieure à 10^{-5} sur l'hypothèse de similitude entre les distributions de la fréquence de présence dans la chambre 1 par rapport à la 2.

On peut tracer les représentations utilisées dans le cas contrôle.

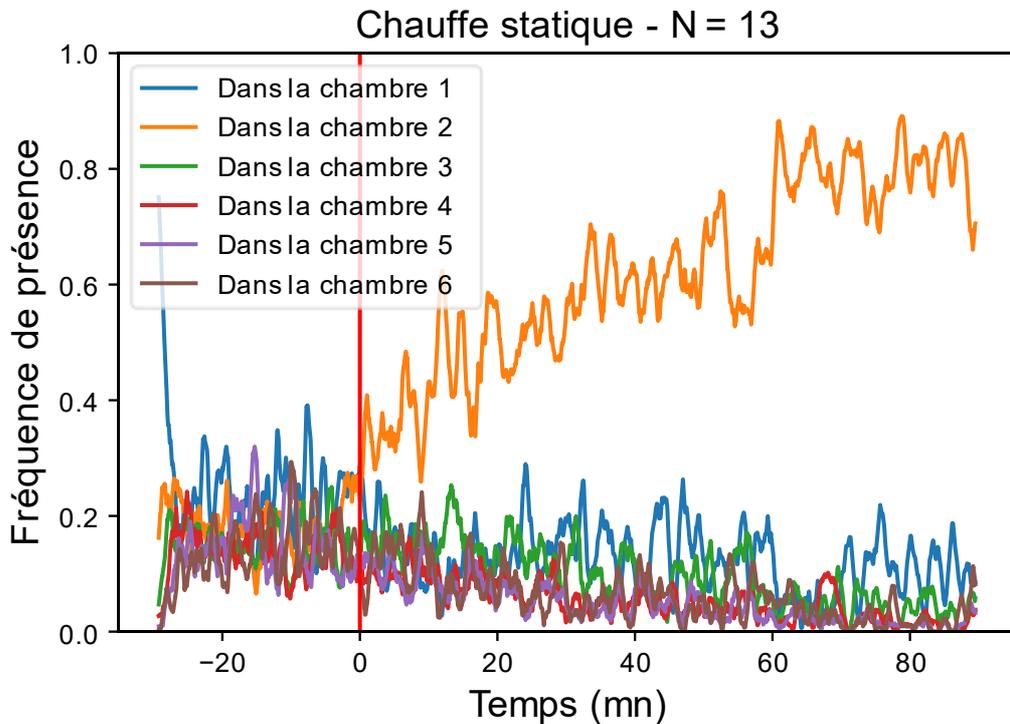


Figure 4-15 Évolution des fréquences de présence moyennes dans chaque chambre. La ligne verticale rouge indique l'instant du début de chauffe.

On observe en moyenne une réponse rapide des fourmis au changement de température.

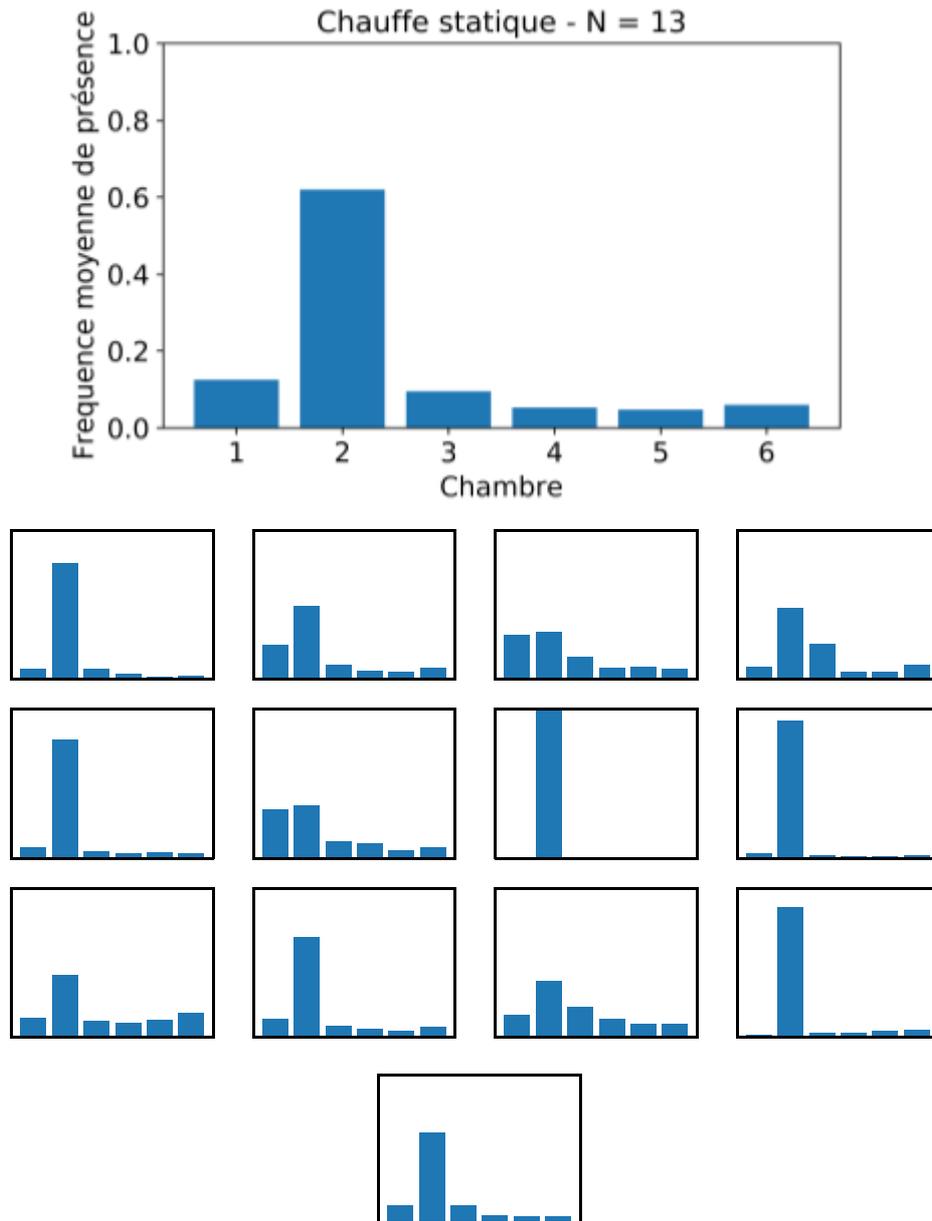


Figure 4-16 Distribution des fréquences de présence lors de chaque réplique. La distribution du haut affiche la fréquence de présence moyenne sur les 13 répliques, la hauteur des barres correspond à la fréquence moyenne dans chacune des chambres. Les figures du bas représentent ces distributions pour chaque fourmi correspondant à une réplique.

On observe encore une fois des comportements très variés chez les individus, bien que la réponse à la température soit clairement marquée chez la majorité d'entre eux.

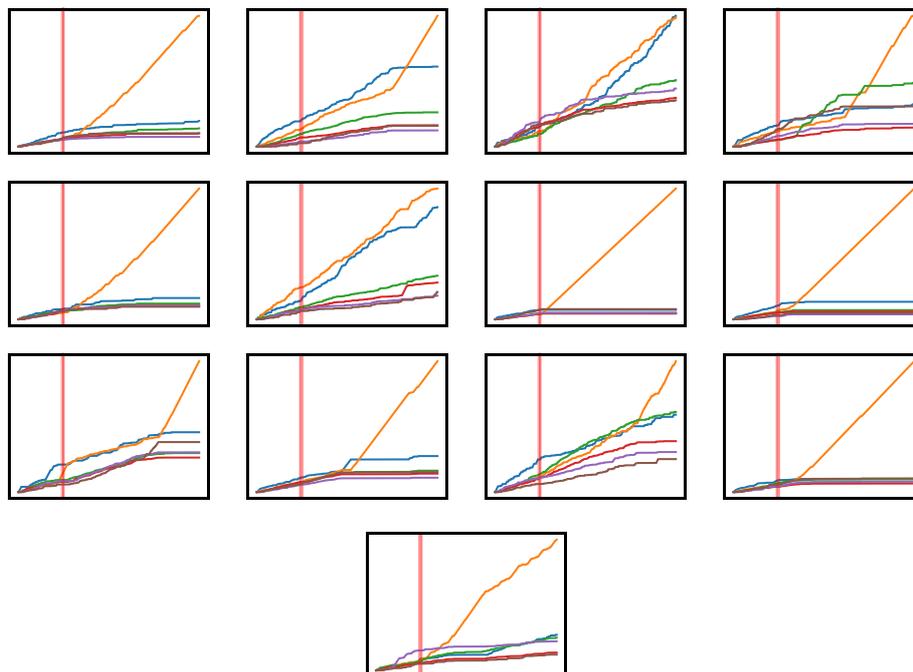
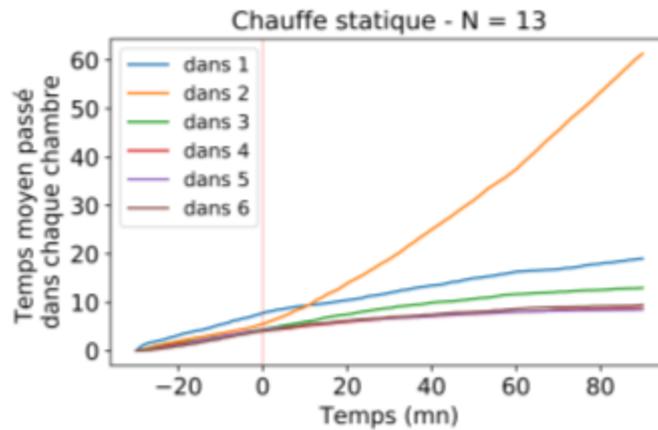


Figure 4-17 *Évolution du temps passé dans chacune des chambres. Chaque courbe indique le temps total qui a été passé dans une des chambres à partir du début de l'expérience. La figure du haut indique la moyenne de cette mesure entre les répliques, et les figures du bas ces mesures pour chaque réplique.*

On observe là encore des variations entre les répliques. Toutes les répliques sauf une ont passé la majorité du temps dans la chambre froide. Néanmoins, plusieurs passent une partie significative du temps dans la chambre voisine numéro 1, et les durées avant de voir apparaître un effet net sur le comportement varient d'une réplique à l'autre.

Discussion

La répartition entre les chambres sur deux heures est symétrique, c'est-à-dire qu'il n'y a pas en moyenne de préférence pour un côté plutôt que l'autre, cela permet d'écarter ce genre de biais pour les expériences de chauffe. Toutes les fourmis ont visité chacune des chambres au cours de l'expérience, et cela après peu de temps, la durée de l'expérience est donc suffisante.

La montée de la température permet bien de confiner la fourmi dans une des chambres, et ce de manière efficace, bien qu'on observe une variabilité significative de la réponse à la température entre les répliques.

4.5 Contrôle en boucle fermée : rechercher la température optimale

Au dispositif utilisé lors des expériences ci-dessus, j'ai ajouté la possibilité d'obtenir la position de la fourmi en temps réel. Grâce à cette information, j'ai réalisé des expériences où la machine essaye de converger vers la température minimale qui permette de confiner la fourmi dans une chambre.

Choix de l'algorithme de contrôle

J'ai recherché une logique de contrôle simple qui permette de se stabiliser autour de la température minimale permettant de confiner la fourmi.

La fourmi doit être confinée dans la chambre numéro 3 qui reste à 27 °C, la température dans les autres chambres est partout la même. Toutes les 10 secondes, une nouvelle température pour ces chambres est définie. Si pendant ces dix secondes la fourmi est restée dans la chambre 3, la température des autres chambres est abaissée de 0,03 °C, dans le cas contraire la température est élevée de 0,15 °C.

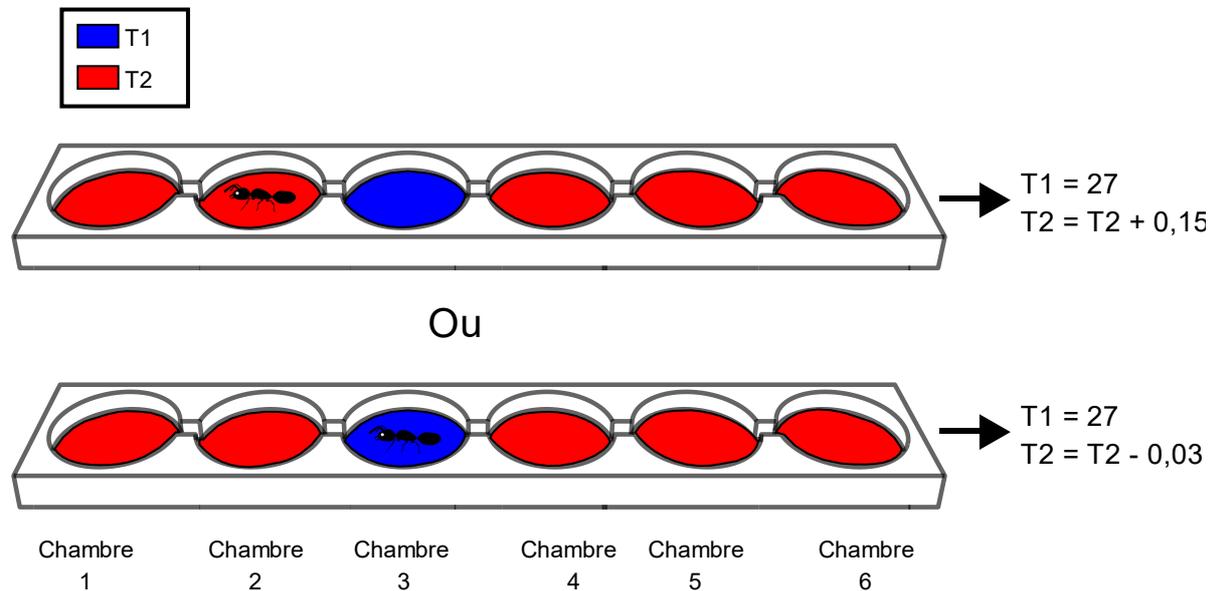


Figure 4-18 *Illustration de la boucle de contrôle.* Toutes les 10 secondes la température des chambres 1,2,4,5 et 6 est augmentée ou diminuée selon le fait que la fourmi ait été dans ces chambres ou non. La chambre 3 reste à 27 °C.

Ces valeurs ont été définies par essai/erreur au cours d'expériences préliminaires. Si les modifications sont trop rapides, l'amplitude d'oscillation va être trop grande, si elles sont trop faibles le système ne peut pas s'adapter aux changements de comportement de la fourmi au cours du temps.

Résultat

Après avoir réalisé plusieurs essais afin de trouver à quelle vitesse augmenter ou diminuer la température en fonction de la présence de la fourmi, j'ai réalisé une expérience sur une durée de 10 heures avec les paramètres mentionnés ci-dessus.

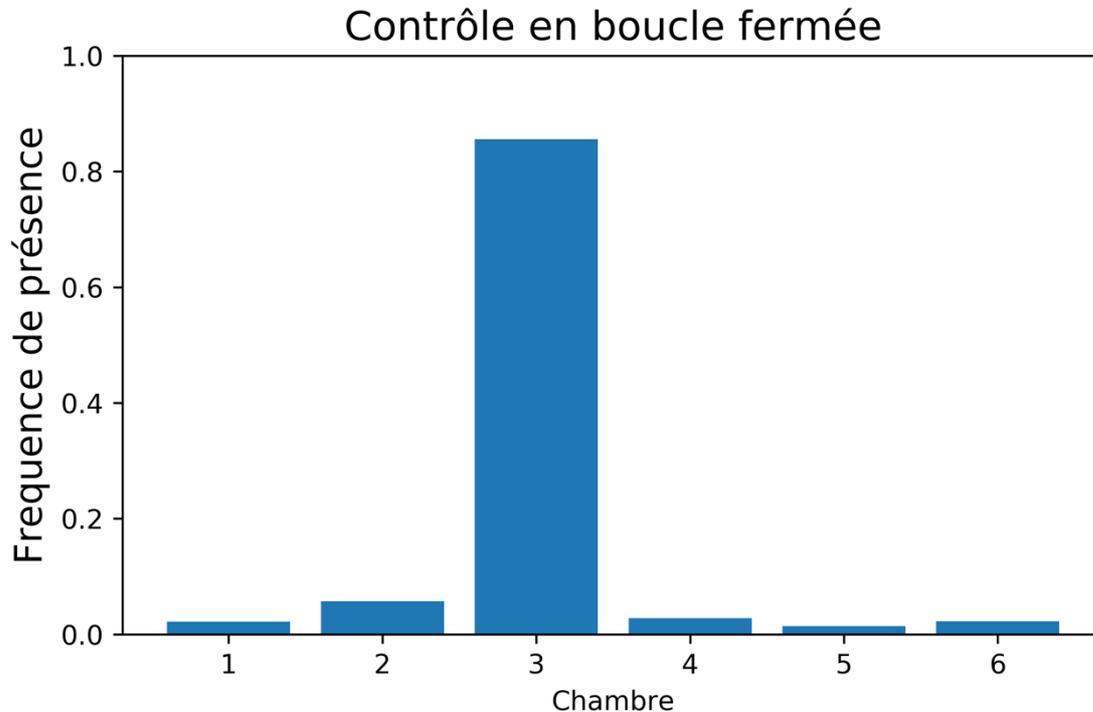


Figure 4-19 Fréquence de présence de la fourmi dans chaque chambre au cours de l'expérience.

La fourmi a passé 86 % du temps dans la chambre 3, le confinement est donc efficace.

Contrairement aux cas précédents, la température des chambres n'est pas fixe, mais dépend de l'activité de la fourmi. L'évolution de cette valeur donne une estimation de la valeur minimale pour que la fourmi soit confinée. En effet, la température des autres chambres descend tant que la fourmi ne quitte pas la chambre 3, une fois que la valeur est assez basse la température remonte jusqu'à ce que la fourmi retourne et reste dans la chambre 3. On s'attend donc à ce que la température oscille autour de la limite de confinement.

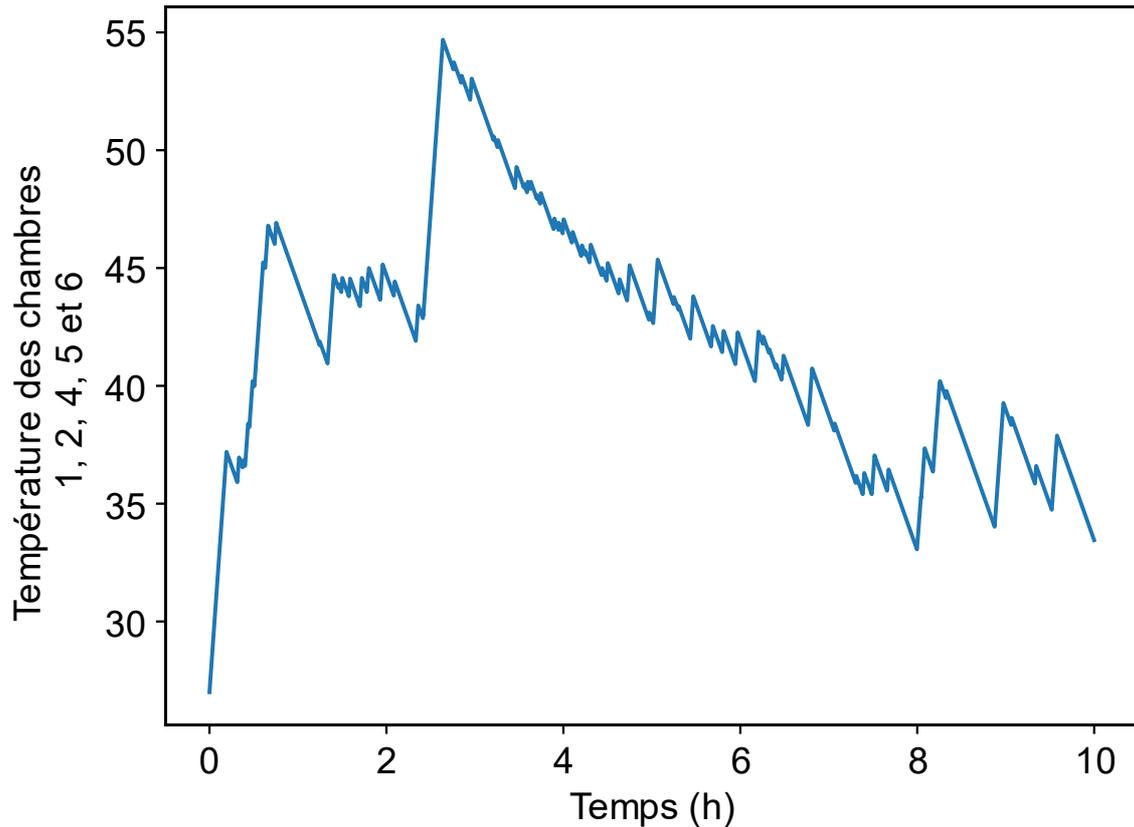


Figure 4-20 Évolution de la température choisie par l'algorithme de contrôle au cours du temps. La température dépend de l'activité de la fourmi, si elle reste dans la chambre 3 la température diminue (de 0,03 °C toutes les 10 sec), sinon elle augmente (de 0,15 °C toutes les 10 sec).

La température varie dans le temps, elle oscille parfois autour d'une valeur fixe, ce qui correspond au cas où la fourmi est confinée à une certaine température. On remarque aussi de fortes augmentations de la température, qui correspondent à un changement de la température nécessaire au confinement de la fourmi.

Conclusion

Cette dernière expérience a permis de valider la possibilité de contrôler en boucle fermée la position de la fourmi par le biais de la température. Elle démontre une variation de la sensibilité à la température de la fourmi au cours du temps et valide ainsi la pertinence de l'utilisation de systèmes biohybrides et d'expériences de contrôle pour étudier la dynamique des comportements en réponse à des stimuli.

5 Conclusions et perspectives

Ce travail a duré trois ans et demi, il a été porté par les thématiques des systèmes biohybrides et du contrôle du vivant, inédites pour l'étude des fourmis. J'ai essayé de nombreuses choses afin d'identifier les directions de recherches qui semblent fécondes, tant sur le plan technique que méthodologique. J'ai pu approfondir ce qui fonctionnait le mieux et le rapporter dans le présent document ; d'autres directions se sont avérées prometteuses, mais auraient nécessité plus de temps pour les étudier en détail. Enfin, certaines très bonnes idées se sont avérées irréalisables pour des raisons inconnues avant d'avoir travaillé à leur réalisation. Je veux ici inscrire ces trois aspects : ce qui a été fait, ce qu'il serait intéressant de faire dans la continuité de ce travail, mais aussi les difficultés à prendre en compte.

Enfin, ayant choisi de travailler avec des outils accessibles aussi au grand public (Raspberry Pi, Arduino, capteurs) et de les adapter au niveau d'exigence de la recherche scientifique, j'espère qu'une partie de mes productions techniques pourront être utilisées à des fins variées, par des chercheurs et d'autres utilisateurs.

Ce travail de thèse a consisté, peut être plus largement que d'autres, à explorer des aires presque totalement nouvelles, que ce soit vis à vis de ses orientations dans les champs de recherches des systèmes biohybrides et du contrôle du vivant, tout comme par les moyens de production de dispositifs. Il a fallu faire se joindre deux domaines qui ne sont habituellement pas apparentés : la myrmécologie et l'ingénierie microélectroniques. Les sources des deux domaines sont bien sûr variées, mais l'intersection des deux reste assez inoccupée.

5.1 Concevoir un système biohybride

J'ai conçu un système biohybride ordinateur/fourmis. C'est-à-dire une machine capable de faire changer localement la température dans un environnement imprimé en 3D composé de chambres entre lesquelles les fourmis peuvent se déplacer. Cette machine est aussi capable de calculer en temps réel la position de la fourmi dans l'environnement. En donnant le contrôle sur le choix de la température à un ordinateur, qui reçoit la position en temps réel de la fourmi, émerge un système biohybride. Ce système est capable de poser une question à une fourmi : quelle est la température suffisante pour qu'elle reste confinée dans une des chambres de l'environnement ? La réponse dépend en fait du temps, ce qui accentue l'importance d'utiliser des outils capables d'explorer l'évolution des réponses comportementales dans le temps.

L'objectif principal a été atteint ; grâce à mon travail on peut déterminer ce qu'il y a de mieux à faire et ce qu'il est possible d'essayer. Tout au long de cette recherche, de nombreuses choses ont été produites, que ce soient des données, des outils ou des méthodes.

La volonté de concevoir un système biohybride n'a été, à l'origine de la thèse, plus une proposition de moyen qu'une réelle problématique scientifique. Il n'existe en effet pas de méthodologie standardisée ou de système biohybride modèle qui aurait permis de définir clairement la question d'étude a priori. Il fallait avant tout être en mesure de lever la double barrière technique qui est celle de l'interaction entre la fourmi et la machine (dans chacun des sens). Pour ce qui est de permettre à une machine de capter des informations sur l'activité d'une fourmi, les outils d'analyse d'images sont variés et accessibles. Pour ce qui est de la manière dont la machine puisse communiquer avec la fourmi, la question est nettement plus délicate.

L'idée primaire serait de reproduire les méthodes de communications utilisées par les fourmis entre elles, en utilisant des phéromones déposées ou bien des leurs robotiques. Les nécessités techniques qu'impliquent ces deux solutions les ont rapidement fait proscrire. Celles-ci restent néanmoins des pistes intéressantes, d'autant que de nombreux travaux ont été effectués sur les modes de communications inter-individus, et pourraient faire office de solides bases théoriques et expérimentales. Les limitations principales sont pour ce qui est des phéromones sont leur méthode de production et surtout le contrôle du dépôt par les individus, qui ne peut être mesuré directement et de manière non destructive. La limite pour l'utilisation de leurres se situe elle dans la nécessité de produire des dispositifs suffisamment réduits. De manière intermédiaire, il doit être possible de concevoir des leurres fixes (objets recouverts de phéromones) qui puissent être simplement activés ou non (présents ou cachés) à la demande afin de simuler une densité variable de congénères. De tels dispositifs permettraient de tester des hypothèses sur les mécanismes de choix de sortie du nid et de répartitions des tâches en général.

Pour mon travail j'ai choisi de faire varier les conditions environnementales, ce qui paraissait plus abordable sur le plan technique. Néanmoins, peu d'études sur les fourmis décrivent les comportements face à des changements dynamiques contrôlés. Lorsque c'est le cas, les hypothèses portent sur la manière dont les colonies ou les individus s'adaptent aux variations climatiques et non pas de la manière dont ces variations pourraient s'adapter au comportement des fourmis.

La conception de systèmes biohybrides est techniquement exigeante, particulièrement dans le cas d'un travail avec une espèce pour laquelle il n'y a pas de précédent. Une des grandes difficultés est de savoir prendre la juste mesure entre exploration de nouvelles possibilités et exploitation avancée afin d'attester, ou non, leur pertinence. Sans exploration il n'est pas possible de s'avancer vers un système biohybride. Sans exploitation des outils, ceux si ne restent qu'au stade de promesses spéculatives de résultats. Or, ces deux pratiques prennent du temps, qu'il faut apprendre à gérer face à l'inconnu.

5.2 Environnements standardisés pour l'étude des fourmis

J'ai cherché à utiliser au mieux l'impression 3D afin de construire des environnements dans lesquels faire grandir les colonies. J'ai conçu un système modulaire composé d'un ensemble de modules qui peuvent être assemblés afin de former une plus grande structure. Les modules peuvent ensuite être réutilisés. J'ai aussi démontré qu'il était possible d'imprimer des environnements pour fourmis à partir d'un plan 2D dessiné, ou à partir de modèles conçus sur le logiciel Minecraft. D'autres méthodes de fabrications peuvent être utilisées telles que la découpe laser.

Prolongements envisageables

L'origine de l'idée des environnements modulaires a émergé de la volonté d'utiliser la modularité pour changer l'environnement en cours d'expérience, en supprimant ajoutant ou déplaçant des modules, et d'observer les conséquences sur l'organisation de la colonie. Il s'est avéré que les connaissances et méthodes actuelles sur les fourmis n'offraient pas un cadre méthodologique pour décrire l'activité d'une colonie dans une configuration pour la comparer à une autre. Cette direction de recherche reste stimulante, et un travail approfondi sur les moyens de quantifier l'activité permettrait d'explorer cette direction.

La technique traditionnelle pour maintenir des fourmis dans un espace consiste à appliquer du Fluon sur les bords du contenant. Le Fluon a des propriétés antidérapantes qui empêchent les fourmis de monter sur les surfaces. L'impression 3D est réalisée par dépôt de matériau couche par couche, la surface des murs n'est donc pas totalement lisse, le Fluon ne suffit pas à empêcher les évasions. Il faut donc lisser les pièces après impression ; pour cela on peut utiliser des produits chimiques capables de dissoudre légèrement le matériau, ou bien poncer mécaniquement les surfaces. Grâce à la première méthode, j'ai pu obtenir de bons résultats, mais qui restent en deçà des capacités d'antidérapage lorsque le Fluon est appliqué sur une surface totalement lisse. Un affinage du protocole de lissage et des tests supplémentaires doivent donc être faits.

Limites rencontrées à prendre en compte

Pour les études de long terme dans des environnements imprimés en 3D il faut pour l'instant placer une surface transparente sur le dessus. Le plexiglas est facile à usiner et pourrait convenir, néanmoins j'ai observé qu'il pouvait facilement se charger en électricité statique lors de sa manipulation, les antennes des fourmis peuvent se retrouver attirées par la surface. Il convient donc d'utiliser plutôt du verre lorsque l'on manipule souvent le toit.

Enfin, l'impression 3D reste aujourd'hui une pratique nécessitant un minimum de savoir-faire technique, il faut donc bien choisir son imprimante et s'attendre à passer un certain temps à apprendre son fonctionnement pour produire des pièces de qualité.

Adaptation à d'autres fins

Les environnements usuels pour l'étude des fourmis en laboratoire sont très simplifiés, et ainsi éloignés de la complexité des structures de nids que l'on trouve dans la nature. L'usage d'imprimantes 3D pour la conception d'environnements enrichis pourra permettre de rapprocher graduellement les conditions naturelles en laboratoire. La mise à disposition d'une méthode qui permette de passer d'un plan 2D à un objet 3D, conçue pour la fabrication d'environnements pour fourmis, facilite le processus et ne rend pas nécessaire la maîtrise de logiciels de conception 3D. De même, les fichiers 3D des modules que j'ai conçus peuvent être utilisés directement afin de concevoir des environnements variés.

5.3 Outils de vision pour le système biohybride

Afin de permettre à l'ordinateur, dans le système biohybride, de savoir ce que font les fourmis, j'ai conçu un ensemble d'outils d'enregistrement et d'analyse d'image embarquée sur un micro-ordinateur. L'outil primaire avec lequel j'ai travaillé est une Raspberry Pi, un micro-ordinateur sur lequel peut être connectée une caméra et divers capteurs. J'ai conçu des programmes capables de réaliser plusieurs fonctions.

Tout d'abord, l'enregistrement de vidéos de l'activité des colonies, pouvant fonctionner plusieurs mois en autonomie sans avoir à vider la mémoire du dispositif lorsqu'il est muni d'un disque dur externe, grâce à l'utilisation des capacités de compressions vidéo de la Raspberry Pi. Ensuite la possibilité d'enregistrer l'évolution de mesures des conditions environnementales telles que la température ou l'humidité. J'ai aussi conçu une interface web qui permet de surveiller l'activité et les conditions à distance. De la même manière, j'ai imaginé une série

d'outils d'analyse d'images qui produisent des représentations de l'activité sur un temps long, tels que la présence moyenne et l'activité moyenne, ainsi que les mesures associées. Ils ont été travaillés afin d'avoir la rapidité adaptée à des données sur des temps longs (supérieurs à un mois).

J'ai utilisé ces mêmes outils pour réaliser les expériences de caractérisation de la réponse comportementale à des changements de températures, pour prendre les vidéos et après l'expérience extraire les données, telles que la position de la fourmi. J'ai ensuite adapté le processus de mesure de la position afin qu'il puisse fonctionner en temps réel pendant que l'expérience se déroule.

Prolongements envisageables

Les possibilités offertes par les micro-ordinateurs en matière de capture et d'analyse d'image embarquées sont considérables. Sans offrir aujourd'hui des résolutions similaires à celle des caméras dédiées à un usage scientifique, ils permettent de réaliser des expériences sur le long terme et de lancer en parallèle de nombreuses répliques. Il y a plusieurs directions que je n'ai pas eu le temps d'explorer faute de temps et qui pourraient permettre d'en étendre les capacités. J'ai conçu des interfaces de suivi et de contrôle des expériences, il serait intéressant de permettre la centralisation du contrôle de plusieurs expériences dans le cas de répliques massives, comme cela a été fait à l'aide de systèmes similaires (Geissmann et al., 2017). Enfin, de manière à dépasser la résolution du module caméra de la Raspberry Pi (8Mpx) une des pistes serait d'utiliser plusieurs Raspberry en même temps pour enregistrer les différentes parties d'une même expérience, cette technique est connue sous le nom de « camera array » (Wang et al., 2017).

Limites rencontrées à prendre en compte

La seule mise en garde que je ferai, à destination d'utilisateurs futurs voulant continuer le système de capture et d'analyse de vidéos, est de ne pas négliger le temps d'apprentissage du fonctionnement de ces outils. C'est en somme une règle générale lors de l'utilisation d'outils techniques : définir ses besoins, se documenter et prendre le temps d'évaluer et d'améliorer ses productions. Les possibilités de créations ne sont ensuite limitées que par le temps et les ressources disponibles.

Adaptation à d'autres fins

L'usage de Raspberry Pi et du module caméra présente de nombreux avantages : faible coût, autonomie, compression de la vidéo et accès à tous les paramètres de capture ainsi que possibilité de mesure des paramètres de capture. De plus, il est possible de réaliser l'analyse d'images directement sur l'appareil et en temps réel, sans monopoliser un PC pour cela. Cette flexibilité d'utilisation va de pair avec la nécessité d'une maîtrise technique de l'outil, ce qui nécessite de solides bases en informatique pour obtenir des résultats à la hauteur des exigences scientifiques. J'ai produit des dispositifs documentés qui peuvent être utilisés de manière simple et permettre de lancer les enregistrements vidéo sur une page web facilement accessible. J'espère qu'ainsi ils pourront être utilisés aussi par des novices en informatiques afin de faciliter la capture vidéo pour des recherches et permettre de lancer sans peine plusieurs répliques en même temps, mais également d'offrir une porte d'entrée vers l'utilisation de nouveaux outils numériques pour construire des systèmes expérimentaux adaptés à des besoins plus spécifiques.

5.4 Moyens d'action pour le système biohybride

Le système biohybride doit permettre à l'ordinateur de réaliser des actions qui ont un impact sur le comportement des fourmis. J'ai choisi la modification des conditions environnementales et en particulier la température.

J'ai conçu des outils pour contrôler localement la température de la surface du sol. Cela a permis de caractériser la réponse d'individus à des changements de température dynamiques. L'utilisation de la température a été validée comme un bon moyen de contrôler le comportement des individus, et en a explicité les caractéristiques. Il s'est avéré que les individus répondent de manières différentes les uns des autres. Il n'existe donc pas de température seuil pour chaque individu qui soit stable dans le temps. Le fait d'étudier le comportement face à des modifications dynamiques des conditions a donc apporté des mesures nouvelles chez les fourmis, mais aussi l'idée que l'étude de la dynamique est nécessaire pour comprendre les réactions comportementales.

Prolongements envisageables

La dernière version du dispositif a été dotée d'un système de refroidissement actif, cela permet de dissiper assez de chaleur pour utiliser les modules Peltier afin de refroidir les chambres. Le comportement des fourmis lorsque la température est abaissée reste inconnu il serait donc intéressant d'explorer cela.

Dans la mesure où je n'ai pas observé de différences majeures lorsque plusieurs individus sont en même temps dans le dispositif par rapport à un seul, et étant donné la complexité ajoutée pour ces expérimentations, j'ai concentré mes efforts sur l'étude de cas où un seul individu est présent. Maintenant qu'un cadre expérimental et que les outils sont disponibles et matures, il serait intéressant d'étudier la différence lorsqu'un groupe est présent. Pour cela, il faudrait travailler à des températures plus basses, où les variations de réponses entre les individus durent plus longtemps après le début de la chauffe. Cela implique donc de mettre en adéquation le nombre de répliques à cette variabilité, ce que permet maintenant le dispositif expérimental. De même, il devrait être possible d'inclure les contrôleurs de températures dans des environnements plus grands où évoluerait une colonie entière. On peut imaginer des expériences dans lesquelles la température à la sortie du nid varie et où l'on étudiera l'activité de fourrage en fonction.

Limites rencontrées à prendre en compte

La régulation de température de la surface est rapide et précise, mais il ne faut pas oublier que la fourmi mesure la température grâce à ses antennes, il faut donc prendre en compte le temps que met l'air à cette hauteur à chauffer. De cette manière, on ne peut changer la température à la même vitesse que la fourmi ne la mesure. Il faudrait pour cela utiliser d'autres techniques : souffler de l'air chaud (Ruchty et al., 2010) ou bien utiliser une lampe chauffante infrarouge, mais ces techniques sont difficiles à mettre en place si l'on veut changer uniquement localement la température.

Adaptation à d'autres fins

Le dispositif de contrôle de la température a été documenté et peut donc être reproduit. Il serait possible d'utiliser le système pour continuer les études sur le comportement des fourmis vis-à-vis des conditions extérieures, ou dans d'autres constructions⁸¹. J'ai utilisé principalement des composants électroniques accessibles au grand public, ce qui réduit le coût et la difficulté de réplication. De plus, le système peut être facilement transformé pour d'autres fins, les consignes de températures pouvant être envoyées par un protocole de communication web standard (websocket). De manière plus générale, les pratiques de constructions peuvent être reprises pour d'autres systèmes de modification des conditions environnementales, ce travail m'ayant conduit à essayer de nombreuses solutions techniques et à définir les plus adaptés.

Enfin, quant aux connaissances du comportement des fourmis, je pense avoir pu appuyer l'idée que les variations du comportement chez un individu sont importantes et doivent être prises en compte pour comprendre le comportement du groupe. Je pense que le dispositif biohybride est un outil idéal pour concevoir et mettre à l'épreuve différents modèles du comportement.

5.5 Utilisation du système biohybride pour contrôler le comportement

Il est attendu que l'on ne puisse contrôler le comportement comme on contrôle les propriétés d'un objet inerte. Un matériau que l'on chaufferait et dont on mesurerait la température se comporterait de la même manière du jour au lendemain, c'est loin d'être le cas des fourmis. Rechercher la nature de cette différence donne des informations sur le fonctionnement du comportement.

Les expériences réalisées avec le dispositif à deux chambres ont permis une première caractérisation de la réaction des fourmis à des changements de température. Ces résultats ayant mis en avant l'importance de la variation du comportement dans le temps, la réalisation d'une boucle de contrôle fermée, où la position de la fourmi en temps réel est prise en compte pour changer la température, a permis de caractériser directement cet aspect.

J'ai commencé par prendre en compte les limites techniques rencontrées par le système de contrôle de la température pour l'améliorer, puis j'ai monté un système composé de six chambres climatisées. J'ai vérifié qu'il était possible de confiner une fourmi dans une des chambres du système avec une boucle de contrôle ouverte. Enfin, après avoir implémenté un système de rétroaction qui reçoit la mesure de la position de la fourmi en temps réel et choisit la température des chambres en fonction, j'ai effectué une mesure dynamique de la température minimale de confinement. L'ordinateur augmente ou diminue la température des chambres autres que celle où doit être confinée la fourmi, en fonction des déplacements de la fourmi hors de la chambre de confinement. Il s'est avéré que cette température minimale de confinement peut grandement varier au cours du temps.

⁸¹ Les Peltiers sont par exemple utilisés comme stimulateurs thermogéniques, par exemple dans le projet de microscopie DIY de [Chagas et al. \(2017\)](#)

Prolongements envisageables

Ce travail a permis de valider la faisabilité d'un système biohybride ordinateur/fourmis et de donner un aperçu de son intérêt pour les études du comportement. Il pourra être poursuivi en réalisant des répliques de l'expérience de recherche de la température de confinement ainsi que d'autres expériences de contrôles. Lors des essais du système, j'ai réalisé des expériences préliminaires où j'ai observé qu'il était possible de faire se déplacer la fourmi dans le système en changeant périodiquement la chambre de confinement (seule non chauffée), mais cela seulement après un temps suffisamment long passé par la fourmi dans le système. J'ai aussi travaillé à un début de système destiné à essayer de confiner deux fourmis en même temps dans des chambres différentes, il faut pour cela être capable de les différencier, mais je n'ai pas eu le temps d'achever le système. Enfin, on pourrait travailler au niveau collectif avec un système modifié pouvant contenir toute une colonie.

J'ai montré que le système expérimental était particulièrement adapté à la réalisation de modèles du comportement, notamment avec le formalisme des chaînes de Markov. Il serait possible de postuler des modèles basés sur les observations qui pourraient être directement testés.

Adaptation à d'autres fins

Les étapes de conception et de fabrication de ces systèmes n'étant pas des plus aisées, j'espère avoir pu référencer les outils qui permettront de rendre la tâche plus accessible ainsi que de montrer les intérêts qu'ont les systèmes biohybrides pour étudier le comportement des fourmis.

6 Annexes

6.1 Présentation des principaux outils expérimentaux

La Raspberry Pi

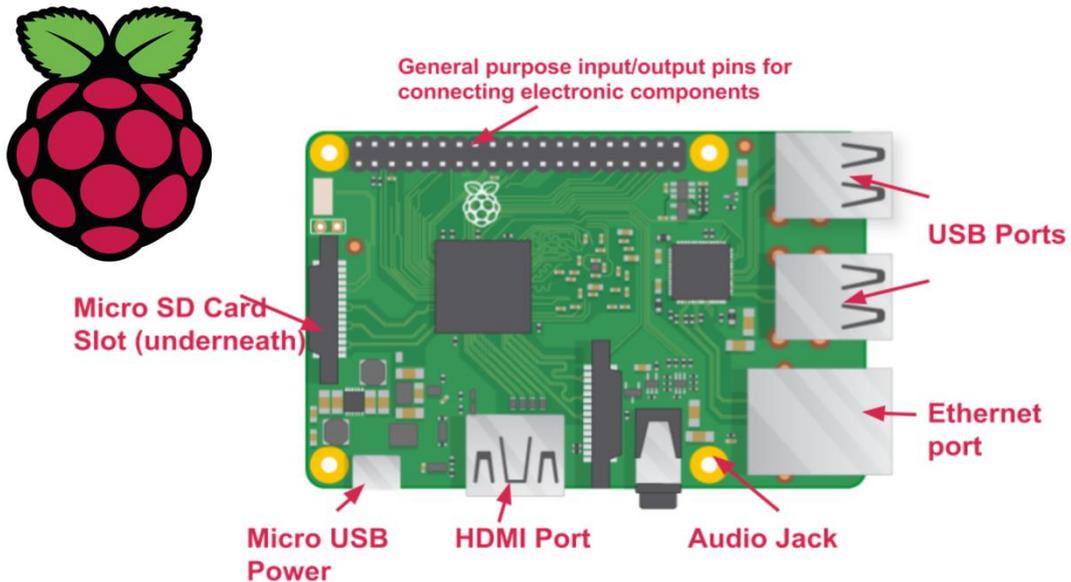


Figure 6-1 Schéma et image d'une Raspberry Pi. En haut le schéma des différentes entrées sorties de la Raspberry Pi. En bas photographie d'une Raspberry Pi modèle B.

C'est un micro-ordinateur, il est capable de faire tourner une version de Linux offrant une interface classique : bureau, navigateur web, traitement de texte et logiciels de programmations. Il fait la taille d'une carte de crédit, et est commercialisé à un prix d'environ 45 €. Conçu pour

6.1 - Présentation des principaux outils expérimentaux

rendre l'initiation à l'informatique accessible à tous, il est muni d'entrées/sorties numériques qui permettent d'y connecter facilement des composants électroniques afin d'interagir avec le monde physique. Cet aspect est aussi décisif dans son intérêt pour l'utilisation en laboratoire. En sus des 4 ports USB, du port Ethernet, wifi, Bluetooth et HDMI, il dispose d'un port pour un petit module caméra dédié. Il est conçu pour être le plus paramétrable possible, la majeure partie des logiciels et composants étant libre de droits. Néanmoins cette liberté est synonyme d'une complexité technique à la mesure de la spécificité de ce que l'on veut en faire, si la Raspberry Pi se distingue des autres solutions c'est en raison de la taille de la communauté l'utilisant. En effet, la fondation à l'origine de sa création et de son développement œuvre à la création et au référencement des informations concernant son usage. Cela va de tutoriels pour son utilisation, à des réponses aux diverses questions des utilisateurs. De très nombreux projets ont été menés, dont la plupart sont documentés, de nombreux outils ont été développés accessibles à tous niveaux.

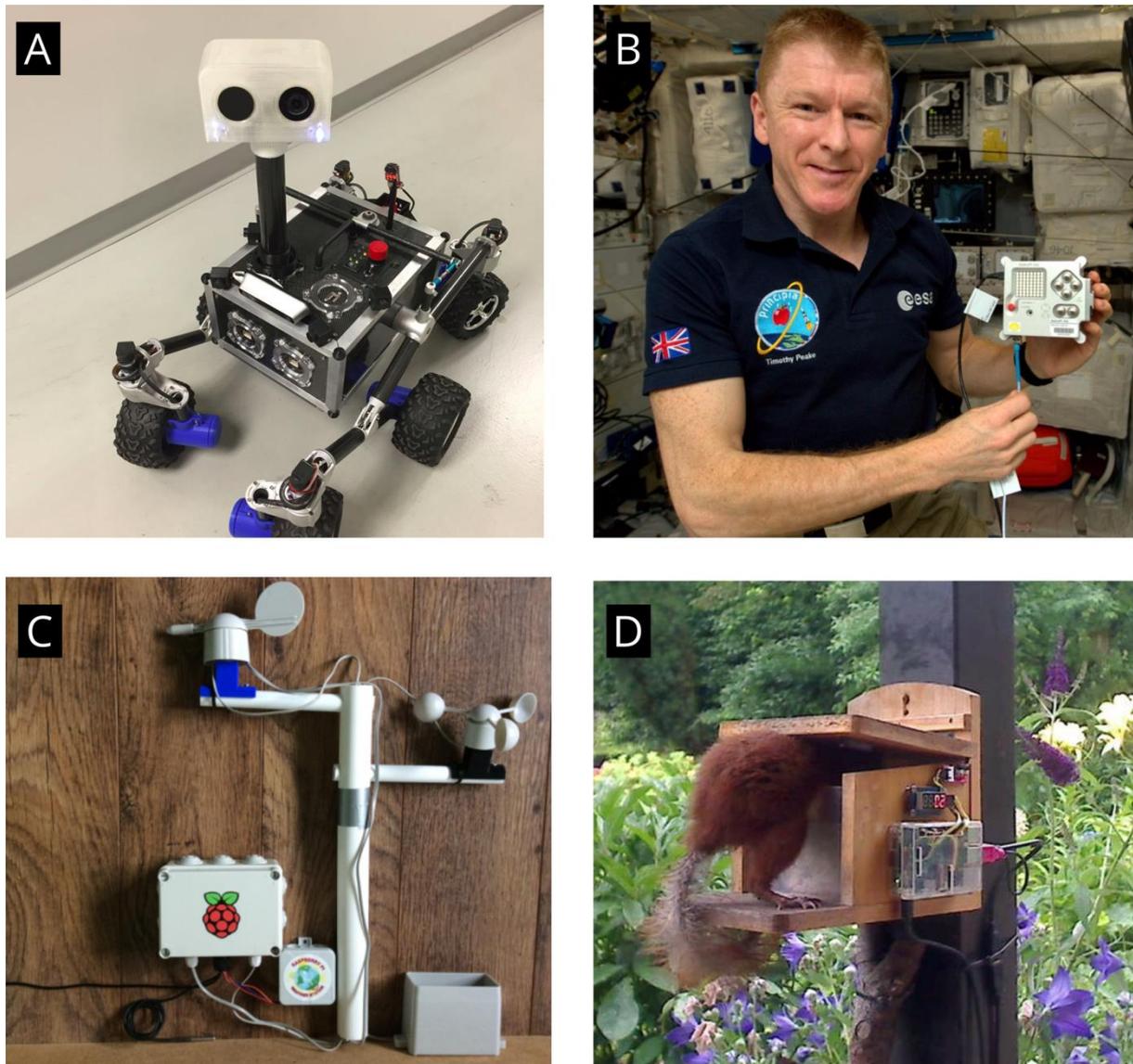


Figure 6-2 Illustration de projets faisant usage de Raspberry Pi. (A) ROV-E : réplique du robot de la NASA sur Mars Curiosity, conçu pour la sensibilisation à la robotique et la programmation⁸² (B) Tim Peak, astronaute de l'ESA tenant un module AstroPi dans la station spatiale internationale. Ce module composé d'une Raspberry Pi et de capteurs a été conçu par

⁸² <https://mars.nasa.gov/ask-nasa-mars/#/>

*des écoliers britanniques*⁸³ (C) Station météo⁸⁴ (D) Système de mesure de la consommation de noix par les écureuils. Réalisé afin de vérifier une « théorie à la noix » : une consommation élevée en ‘nuts per minute’ (npm) annonce-t-elle un hiver froid ? Réussite technique réalisée avec humour⁸⁵

Le modèle principal en est à ce jour à sa version 3B+, au cours de ma thèse j’ai pu voir sortir 5 modèles différents. Le passage d’un modèle à l’autre ne pose pas de problème de comptabilité, c’est-à-dire qu’un logiciel développé sur une version antérieure fonctionne automatiquement sur une version plus récente, cet aspect est crucial pour la reproductibilité des expériences en cas d’utilisation d’un modèle plus récent.

Raspberry Pi 3B+

Date de mise en circulation :

Prix : environ 35€

Processeur : Cortex-A53 (ARMv8) 64-bit à 1.4GHz

Mémoire vive : 1GB

Périphériques : 4 ports USB – 1 port HDMI – 1 port Ethernet – 1 port CSI (camera) – 40 port GPIO – 1 port DSI (écran tactile)

Alimentation : 5V/2.5A par câble micro USB (chargeur de portable)

Connectivité sans fil : wifi b/g/n/ac et Bluetooth

Déclaration d’obsolescence : restera en production jusqu’à janvier 2023

Source : (Raspberry Pi 3 Model B+)⁸⁶

Prise vidéo



Figure 6-3 Photo prise avec Raspberry Pi et camera. La Raspberry Pi peut être équipée d’un module caméra. En réglant la lentille, il est possible de faire de la macrophotographie comme illustrée par cette image d’une gyne Messor barbarus prise au laboratoire.

Un module caméra peut-être branché sur la Raspberry Pi, il permet de prendre des photos ou des vidéos. La dernière version à ce jour est la V2, elle est disponible en mode standard, ou

⁸³ <https://astro-pi.org/past-missions/>

⁸⁴ <https://www.raspberrypi.org/blog/build-your-own-weather-station/>

⁸⁵ <https://www.thesquirrelcafe.com/>

⁸⁶ <https://www.raspberrypi.org/products/raspberry-pi-3-model-b-plus/>

NoIR c'est-à-dire sans filtre infrarouge ce qui permet de capter la lumière dans le proche infrarouge et donc de l'utiliser en « vision nocturne ».

Caméra V2

Date de mise en circulation : Avril 2016

Prix : Environ 20 €

Capteur : Sony IMX219

Résolution maximale : 8 Mégapixels (photo : 3280 x 2464 – vidéo : 2592x1944)

Vitesse de capture (en images secondes) : 30 à 1080p, 60 à 720p, 90 à 640x480

Outil léger de prise de vidéo

Les possibilités avec une Raspberry Pi sont virtuellement infinies, on peut filmer, analyser les images en temps réel, ne prendre des photos que quand la température excède un certain seuil, où lorsqu'il y a du mouvement... Néanmoins, cette complexité peut rebuter, surtout si les outils informatiques ne sont pas familiers. Afin de permettre l'usage de Raspberry Pi en laboratoire pour la prise de vidéo, j'ai développé un système simplifié qui permet de se familiariser avec la Raspberry Pi tout en réalisant des enregistrements de qualité adaptés à la recherche. Les informations sur cet outil sont disponibles sur le GitHub associé à la thèse⁸⁷.

⁸⁷ Liens à paraître

Capteurs

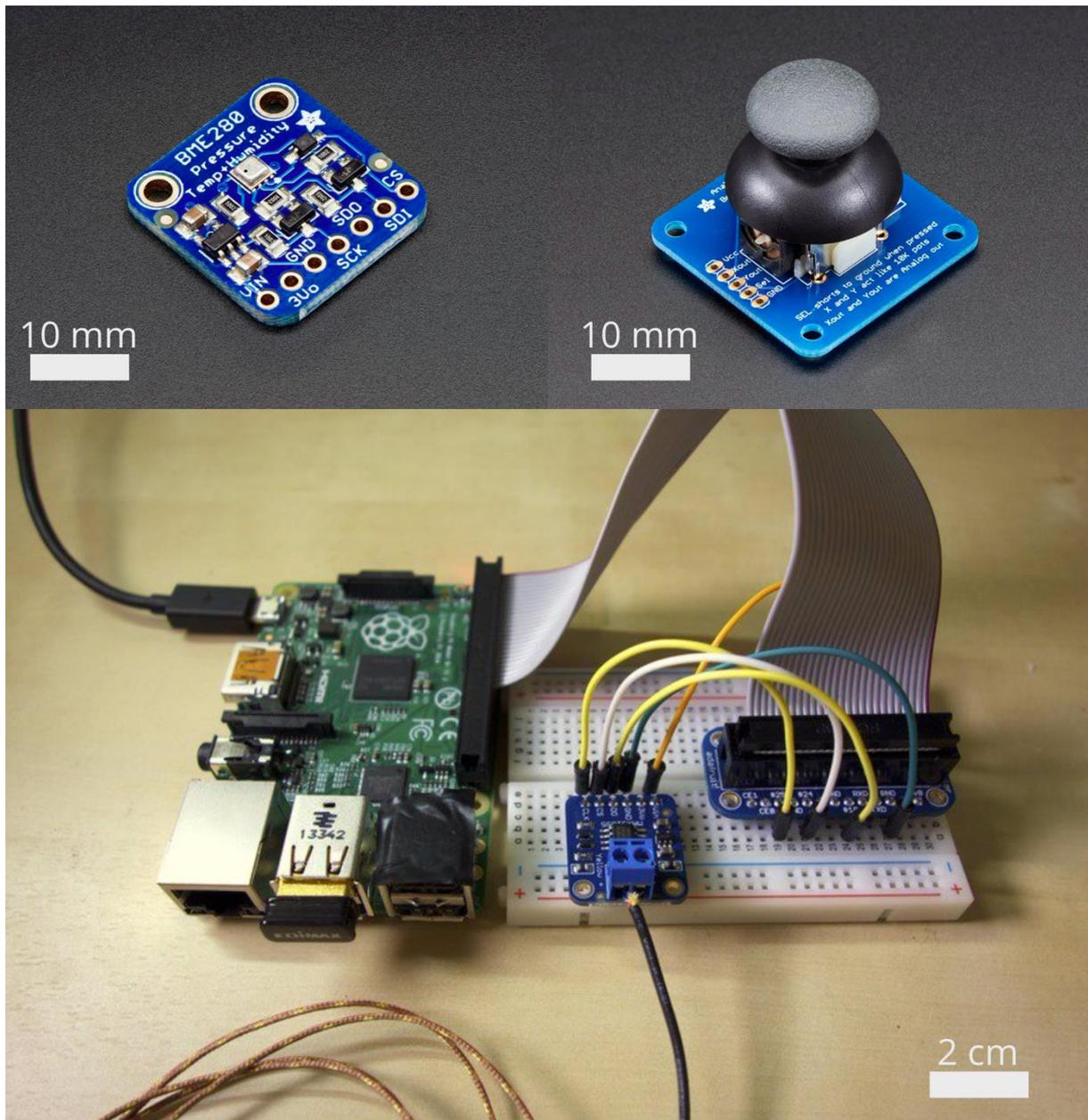


Figure 6-4 **Exemples de capteurs.** En haut à gauche thermomètre/baromètre/altimètre (Adafruit BMP280⁸⁸) – En haut à droite Joystick analogique 2 axes par Adafruit⁸⁹ - En bas amplificateur thermocouple pour mesure de température montée sur une Raspberry Pi (Adafruit MAX31855⁹⁰)

De nombreux capteurs ont été développés pour la Raspberry Pi. Lorsque l'on désire réaliser des mesures numériques en laboratoire, soit l'on acquiert un dispositif « clés en main » qui ne nécessite pas de conception, mais qui peut manquer de flexibilité en matière d'usage, soit l'on conçoit un circuit électronique dédié qui répond au besoin. La solution intermédiaire consiste à utiliser des cartes d'acquisition, qui permettent de brancher en même temps plusieurs instruments à un ordinateur. L'avantage de la Raspberry Pi est de disposer directement de

⁸⁸ <https://www.adafruit.com/product/2651>

⁸⁹ <https://www.adafruit.com/product/512>

⁹⁰ <https://www.adafruit.com/product/269>

broches de connexions 0/3V, ne nécessitant donc pas l'usage d'une carte d'acquisition (qui peut de plus être relativement coûteuse). De nombreuses cartes électroniques munies de capteurs et actionneurs ont été développées, notamment avec l'essor des Arduinos. J'utilise un capteur de température, qui enregistre et affiche en temps réel la température dans la pièce où se situe le dispositif. J'ai aussi travaillé avec des capteurs de luminosité ou d'humidité.

Les protocoles de communications

Un des aspects importants à connaître lors de l'utilisation de capteurs ou actionneurs électroniques est la communication entre les appareils. Il existe différents protocoles de communication des données.

- Analogique : Le capteur peut renvoyer un signal encodé par la tension (ou plus rarement l'intensité). Il faut alors disposer d'une carte électronique capable de mesurer la tension. Par exemple, un thermomètre mesurant entre -10 et $+120$ °C fournirait une tension de 0V à -10 °C et 5V à 120 °C. L'échelle étant linéaire entre ces limites. Les Arduinos sont typiquement capables de mesurer un signal analogique.
- Numérique : Dans ce cas, seules des valeurs binaires sont échangées, la tension est allumée ou éteinte sur les lignes (0-5V ou 0-3.3V), et l'information est encodée par ces alternances ; 0 ou 1. Il existe de nombreux protocoles qui régissent les communications, je vais présenter les plus courants en électronique.

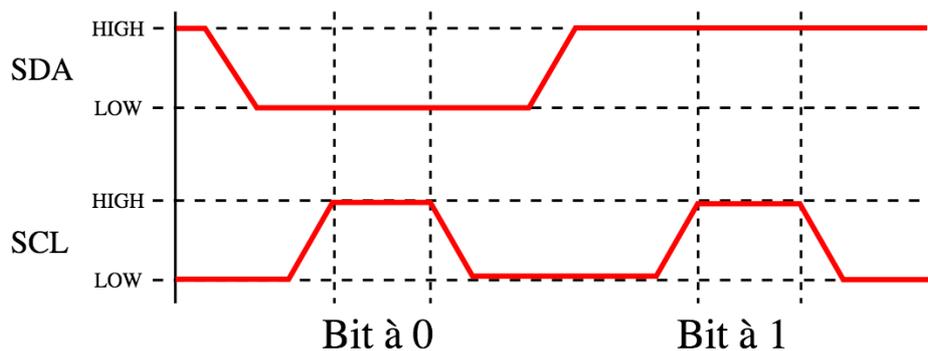


Figure 6-5 *Horloge dans les protocoles de communication.* La ligne de données (SDA) est lue lorsque la ligne d'horloge (SCL) est à 1.

- Ligne horloge : Notons que les protocoles I²C et SPI utilisent un fil qui fournit un signal périodique qui assure la synchronisation entre le capteur et la carte d'acquisition. À chaque passage à un niveau haut de l'horloge, les autres lignes sont lues et leurs valeurs hautes ou basses sont retenues.
- I²C : la communication se fait grâce à deux fils : la ligne d'horloge (SCL pour Serial Clock Line) et la ligne de données (SDA : Serial Data Line). Le fil de masse doit aussi être connecté ce qui fait donc un total de trois fils, quatre si l'on compte l'alimentation du capteur. Plusieurs capteurs peuvent être placés sur les mêmes lignes, ils ont chacun un identifiant unique, de 0 à 128. Cette liaison n'est pas extrêmement rapide, mais nécessite moins de câbles que le SPI.
-

Node-RED

Il existe de nombreuses manières d'enregistrer les informations captées par la Raspberry Pi. Parmi les différentes possibilités, j'en suis venu à la solution Node-RED⁹¹ qui représente le meilleur outil pour une pratique robuste, modulable et facilement partageable.

Node-RED est un outil développé initialement par IBM, il permet de programmer facilement des interactions entre capteurs physiques, web, programmes informatiques et actionneurs physiques. Conçu pour le monde des objets connectés, c'est un outil qui fonctionne sur de nombreuses machines, et qu'il est facile de mettre en place. Une fois le programme lancé sur une machine, il est possible d'accéder à l'environnement de programmation depuis n'importe quel navigateur web d'une machine sur le même réseau. La programmation se fait en déplaçant des blocs actions (nodes) entre lesquelles transitent des messages. Il n'est donc pas nécessaire d'avoir des connaissances en programmation pour le prendre en main⁹².

Par exemple, un thermomètre connecté à une Raspberry Pi envoie la mesure de la température via le protocole I2C, un premier node récupère la température, l'envoie à un second qui affiche un graphique de la température sur une page web et à un troisième qui enregistre la température dans un fichier texte. On a donc un enregistreur et un suivi en temps réel monté en moins de 5 minutes, c'est sans commune mesure avec les autres outils disponibles.

L'impression 3D

Cette technologie, relativement nouvelle, permet de réaliser des prototypes et des pièces fonctionnels de manière rapide. La durée qui s'écoule entre l'idée et la pièce est considérablement réduite. De ce fait, l'intérêt de son utilisation en laboratoire est sans conteste. J'ai pour ma part utilisé une Lulzbot Taz 6, avec laquelle j'ai produit les modules de l'environnement modulaire, d'autres types d'environnement pour fourmis, et diverses pièces pour le laboratoire. Je tiens tout de même à noter une limite majeure pour son utilisation en myrmécologie : il m'a été jusqu'ici impossible d'appliquer du Fluon⁹³ sur les bords d'une pièce et d'empêcher ainsi les fourmis d'y monter. Toutes mes expériences sont donc faites avec un plafond en verre. Cela est dû au fait que les pièces imprimées par dépôt de filament ne sont pas assez lisses. J'ai essayé différentes méthodes de post-traitement afin de les lisser (vapeurs d'acétone, ponçage), mais sans arriver à une efficacité totale du Fluon. Cet exemple peut être inscrit dans un constat plus large sur l'impression 3D : son utilisation reste technique, on ne doit pas supposer qu'elle a atteint une maturité similaire à celle des imprimantes papier, ce n'est pas encore un produit grand public. Passé une certaine frustration provoquée par les discours miraculeux entendus à son propos, l'utilisation de l'impression 3D s'avère réellement utile pour le prototypage et a totalement sa place en laboratoire.

⁹¹ <https://nodered.org/>

⁹² https://en.wikipedia.org/wiki/Flow-based_programming

⁹³ Le fluon est un produit anti-adhésif, largement utilisé en myrmécologie, il permet d'empêcher les fourmis de grimper sur une surface. Il est appliqué sous forme liquide (en suspension) puis est séché sur la paroi d'intérêt. Son effet est assez impressionnant, mais il ne fonctionne que sur les surfaces suffisamment lisses.

6.2 Généralités concernant l'élevage de colonies de fourmis.

Nourriture

Le nombre d'espèces étant très grand, il existe plusieurs régimes propres aux différentes espèces. Parmi les plus particulières on trouve les espèces symbiotiques avec des champignons, des genres *Atta* ou *Acromyrmex*. Parfois désignées sous le nom de "champignonnistes", "coupe feuilles", ces espèces collectent des feuilles qu'elles rapportent au nid. Étant incapables de digérer la cellulose, les feuilles sont posées sur le champignon qui pousse à l'intérieur du nid, qui à son tour nourrira les fourmis en sécrétant un liquide sucré. Ces espèces peuvent s'élever en laboratoire, bien qu'il soit nécessaire de maintenir de bonnes conditions pour le champignon comme pour la colonie. À l'autre bout du spectre de difficulté se trouvent peut-être les espèces avec lesquelles j'ai le plus travaillé. Du genre *Messor* (moissonneuses en latin), elles se nourrissent de graines, dont elles retirent la cosse, qu'elles concassent et transforment en "pain" en les enduisant de salive. Une fois obtenues, les graines sont stockées dans une partie sèche du nid. Ainsi l'entretien est minimal, la nourriture fournie supplémentaire ne pourrissant pas, et les stocks réalisés ne nécessitant pas une fréquence d'approvisionnement élevée.

La nourriture de référence pour la plupart des espèces est un mélange d'eau et de miel ainsi que d'insectes, tels que les *Drosophiles* ou vers à farine, facile d'élevage. Néanmoins, ce régime est tributaire de la variabilité du miel et nécessite de mettre en place un élevage d'insectes supplémentaire, qu'il faut aussi nourrir.

Il existe deux recettes principales de nourritures standardisées, entérinées par une publication, et plus ou moins souvent citées. L'une par Bhatkar et Whitcomb (1970) et l'autre amélioration de la première Dussutour et Simpson (2008).

La première recette, publiée en 1970 est composée d'un œuf, de miel, d'un cachet de vitamines et d'eau avec Agar. Elle est souvent désignée "Bhatkar-Whitcomb". L'utilisation de l'Agar permet de stocker et de fournir le mélange sous forme solide. La recette a été conçue pour ne pas se détériorer trop rapidement et être facile à fabriquer. Elle se substitue à des sources de nourriture des plus originales utilisées en laboratoire, telles que les hamburgers, les nuggets de poulet ou le beurre de cacahuète, comme le rapportent les auteurs. D'autres, plus élaborées, sont à base de fruits ou viande hachée, ou encore à l'utilisation d'insectes comme les vers à farine, dont la culture représente une contrainte plus importante. L'évaluation de la recette choisie comme étant la meilleure est principalement qualitative, et se centre sur l'apparition de sexués dans la colonie à la période de reproduction. Cela est signe que la colonie dispose d'assez d'énergie et les nutriments nécessaires pour produire et entretenir des individus qui ne participent pas à la vie de la colonie. Bien qu'il ne soit pas mentionné de travail de quantification, et que la méthode comparative ne soit pas exposée (à part le succint : "Les niveaux de reproduction ont été nettement supérieurs à ceux obtenus avec les autres régimes"⁹⁴), les tests ont été réalisés sur un grand nombre d'espèces (30). Cette extensivité est à comparer à l'extensivité statistique réalisée pour l'amélioration de cette recette par Dussutour et Simpson (2008).

Cette recette publiée en 2008 permet de dépasser la limitation en protéines qui induit chez plusieurs espèces une augmentation du cannibalisme des larves (Buschinger et Pfeifer, 1988)

⁹⁴ "Reproduction levels were far above those obtained on any other diet", p230 in Bhatkar, A., Whitcomb, W.H., 1970. Artificial Diet for Rearing Various Species of Ants. *The Florida Entomologist* 53, 229.

ou une moindre production de larves (Porter, 1989). Elle s'appuie sur une recette (Straka et Feldhaar, 2007) définie par les nutriments nécessaires à la croissance des colonies : acides aminés, minéraux, vitamines, etc. Mais est plus simple à réaliser et moins coûteuse. La recette de Dussutour et Simpson (2008) est aussi sous forme de gelée, grâce à l'Agar, la meilleure composition s'est avérée être de :

- 500 ml d'eau bouillie avec 10g d'Agar-Agar mélangé à :
- 250 ml d'eau avec :
- 35 g de poudre d'œufs entiers
- 35 g de caséine de calcium
- 35 g de protéines de lait
- 1g de mélange de vitamines pour insectes (Vanderzant)
- 1 g de Methyl-4-hydroxybenzoate
- 165 g de sucrose

Plusieurs larges groupes de *Rhytidoponera metallica*, provenant de colonies différentes, ont été comptés avant et après avoir été nourris aux différents régimes (60 groupes de 250 individus). Cette recette a été celle dont les proportions ont permis de dépasser largement les taux de survie et la production de larves par rapport au Bhatkar-Whitcomb, et d'égaliser les performances d'un régime composé de Drosophiles et d'eau au miel. Cette recette permet d'obtenir une recette définie chimiquement, donc reproductible, et ceci à un moindre coût. J'en ai moi-même réalisé et utilisé afin d'élever les espèces non granivores au laboratoire.

Eau

Si le manque de nourriture ne met pas en danger direct la survie de la colonie, bien qu'il conduise à une diminution de la croissance (Porter et Tschinkel, 1993), le manque d'eau lui est bien plus dangereux. En effet lors d'une étude sur les durées de survie immergées dans de l'eau, privées de nourriture ou marchant sur du cyanure (Fielde, 1904), la durée de survie sans eau n'est même pas mesurée, celle-ci étant bien plus faible que face à un jeûne (environ 15 jours). Notons que dans ce papier, on retrouve à nouveau une étude portant sur de nombreuses espèces, mais à la méthodologie statistique bien plus légère que des travaux plus récents sur la survie (Dussutour et Simpson, 2012), signe de transformation des pratiques au cours du temps.

Bien qu'il existe plusieurs méthodes pour fournir de l'eau aux colonies, une parmi les autres sorts du lot, par sa facilité de mise en œuvre, son efficacité, et la durée de rétention d'eau. Il "suffit" de remplir un tube à essai d'eau, puis de boucher l'extrémité avec un bout de coton, et de le disposer dans le nid.

On peut aussi disposer du coton dans un petit récipient et l'asperger d'eau, mais cela nécessite un arrosage quasi quotidien si le nid n'est pas hermétiquement fermé. Dans un nid creusé dans du matériau poreux, tel que le béton cellulaire, il est possible de verser l'eau dans une cavité, afin qu'elle soit absorbée par les parois. Une autre méthode consiste à disposer un récipient sous le nid, d'où l'eau remonte par capillarité dans une mèche de coton ou d'éponge, mais l'évaporation reste plus rapide que dans le cas du tube à essai, et implique un nid spécialement conçu pour, sans parler des risques d'évasions par les espèces capables de détériorer la mèche.

Au premier abord simple, la méthode du coton et du tube à essai n'en tire pas pour autant sa réussite de phénomènes simples. Il suffit pour s'en rendre compte d'essayer avec un tube à essai troué sur la surface supérieure, par exemple afin de pouvoir effectuer un remplissage à l'aide d'une seringue sans avoir à enlever le coton. L'eau ne peut s'écouler par le trou, située en hauteur, mais va s'écouler rapidement par le coton. En effet, ce qui maintient l'eau à l'intérieur du tube n'est pas le coton, mais la différence de pression entre l'intérieur du tube et l'extérieur. Lorsque le coton est mouillé, l'air ne peut rentrer dans le tube pour équilibrer les pressions, l'eau ne sort donc plus jusqu'à ce que l'eau du coton soit consommée ou s'évapore, ce qui laisse entrer un peu d'air, donc sortir de l'eau, etc. Le désavantage principal de ce système est qu'il faille sortir le tube pour remplir l'eau, ce qui pose un problème si les parois de l'aire d'élevage peuvent être escaladées lors de l'ouverture. J'ai donc conçu et expérimenté différentes méthodes et systèmes permettant l'approvisionnement en eau dans des aires d'élevages closes, tels que l'environnement connecté.

Afin de pallier ce problème, et après de nombreux essais différents, j'en suis arrivé à un système satisfaisant. Le système consiste en un tube à essai à bouchon, percé d'un trou dans lequel est coincé un filtre à cigarette. Le filtre est accessible aux fourmis par une petite ouverture, et l'eau s'écoule lentement à travers le filtre. Ce système peut être inclus dans un environnement imprimé en 3D.

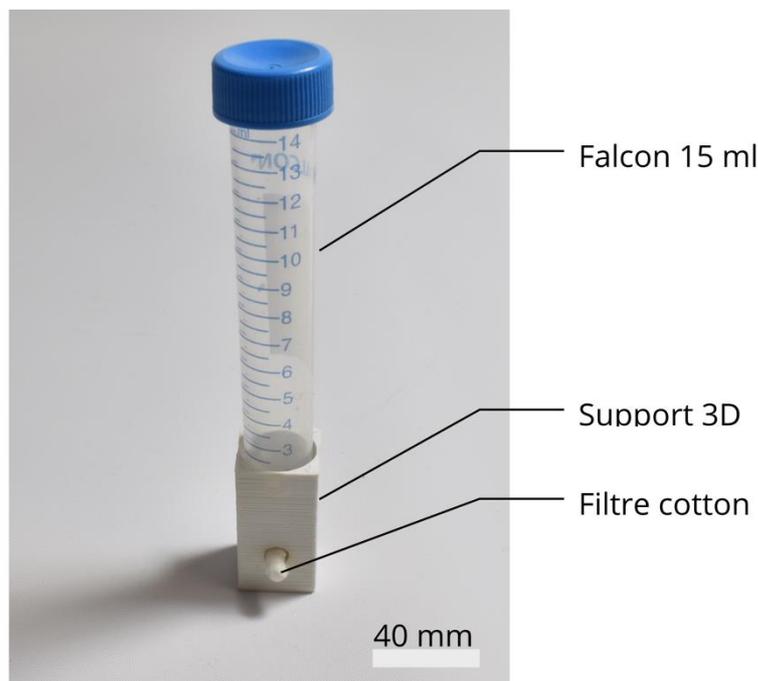


Figure 66-6 Réservoir d'eau rechargeable sans déplacement. Ce système permet de garder de l'eau et de la distribuer aux fourmis sur un coton de manière lente. Le rechargement ne nécessite pas de déplacer le tube à essai, puis ce qu'il suffit de dévisser le bouchon et de remplir le tube.

Éclairage

Les fourmis n'ont pas un besoin vital de lumière, néanmoins leur activité peut être régulée par la photopériode, que ce soit pour les tâches internes comme le transport des larves à bonne température (Roces et Núñez, 1989) ou pour le fourragement (North, 1987). Il est donc attendu

que les colonies élevées en laboratoire soient soumises à une alternance d'éclairage et d'obscurité, souvent pour une période de 12h :12h. Il arrive aussi que l'éclairage naturel face office de photopériode.

Température

La température a aussi une conséquence sur le rythme circadien. Il est néanmoins plus difficile de la réguler dans les pièces d'élevage, tout au plus celle-ci est fixée lorsque la pièce est munie de climatiseur. C'est le cas des colonies que j'éleve, notamment en raison des expériences de changements de température auxquelles je sou mets les individus. Comme il l'a été montré (Weidenmüller et al., 2009), et comme j'ai pu le vérifier, la température d'élevage des larves a une influence sur la sensibilité des individus adultes.

6.3 Premier dispositif de contrôle de la température

Composition et assemblage du système expérimental

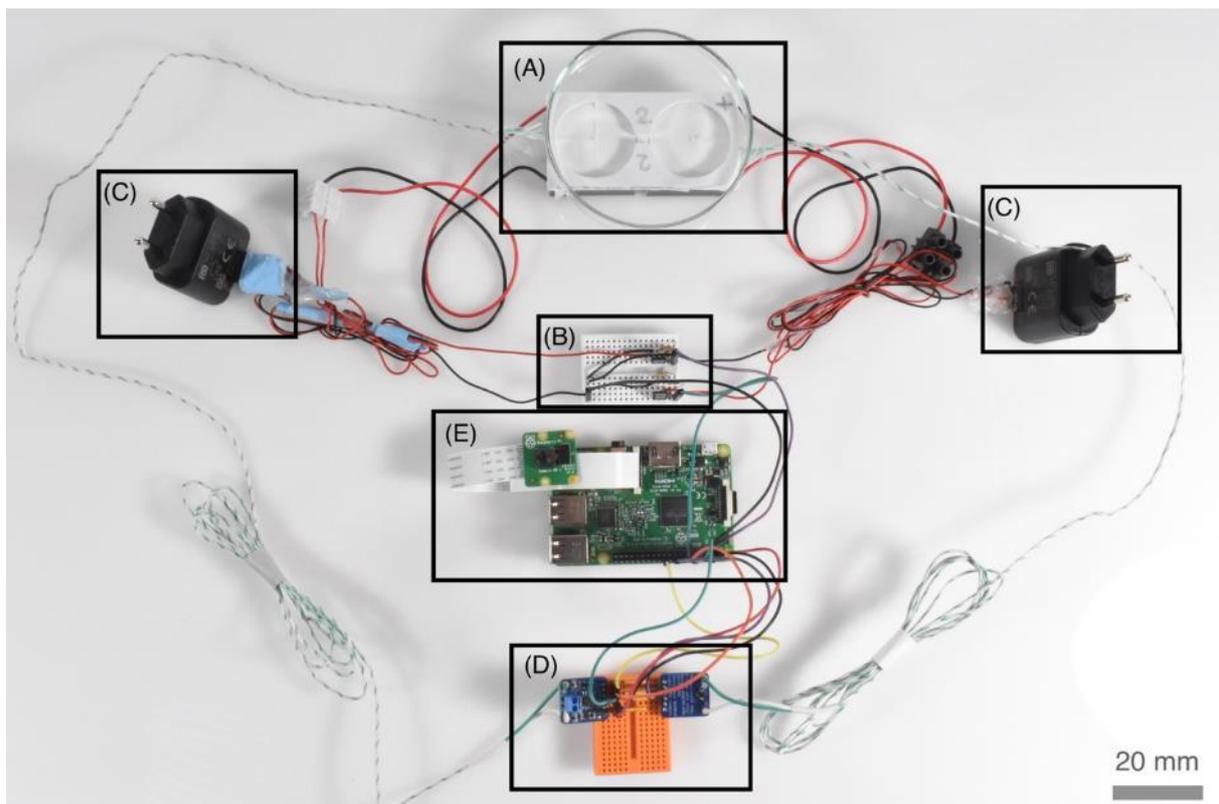


Figure 6-7 Dispositif expérimental. Une fourmi sera introduite dans un espace composé de deux chambres circulaires connexes (A). À la surface de chaque chambre un module Peltier permet de chauffer, ils sont activés par un circuit électronique (B) alimenté en 5V par deux chargeurs USB (C). Deux cartes électroniques (D) indiquent la température mesurée par deux sondes thermocouples au sol de chacune des chambres. La température est communiquée à un micro-ordinateur (E) qui contrôle le circuit de chauffe afin d'atteindre la température consigne.

Pour cette étude, les besoins ont été :

- (a) Un espace clos comportant des zones distinctes
- (b) Un système de contrôle de la température de ces zones
- (c) Un dispositif d'enregistrement

Les caractéristiques associées :

- (a) La géométrie de l'espace clos doit pouvoir être adapté aux fourmis
- (b) La température des zones doit pouvoir être réglable rapidement, précisément et dans une gamme correspondante aux fourmis.
- (c) Le dispositif doit pouvoir enregistrer la température de chaque zone ainsi que les mouvements de la fourmi dans le dispositif.

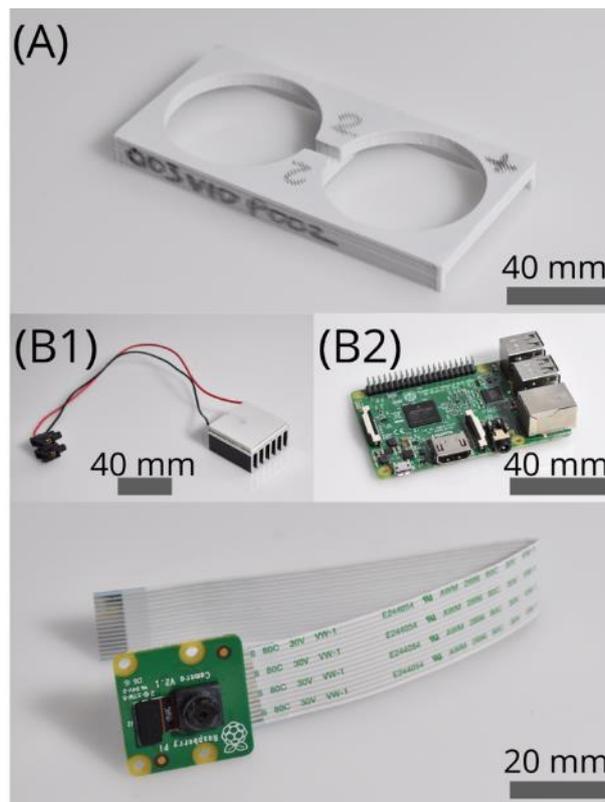


Figure 6-8 **Composants élémentaires.** (A) L'espace dans lequel la fourmi est libre de se déplacer est constitué de deux zones circulaires connexes et imprimé en 3D. (B) Le contrôle de la température utilise des modules à effets Peltiers qui chauffent ou refroidissent (B1), ainsi que des thermocouples pour mesurer la température de surface. La boucle d'asservissement est gérée par un micro-ordinateur (Raspberry Pi) (B2). (C) Ce même appareil enregistre une vidéo de l'expérience grâce à la caméra qui y est connectée.

(a) L'espace dans lequel la fourmi est libre de se déplacer

Les aires expérimentales sont produites grâce à une imprimante 3D.

Le système de chauffe (b) fait office de sol et vient s'encaster dans la pièce 3D, tandis qu'une surface de verre ferme le haut.

J'ai réalisé le design avec un script python qui fait usage du logiciel libre FreeCAD, une fois ces fichiers 3D générés, ils sont produits par une imprimante 3D à dépôt de filament (Lulzbot TAZ 6). Un fil de plastique (Acrylonitrile butadiène styrène ; ABS) est fondu et déposé couche

par couche afin de produire la pièce désirée. Ce mode de production a permis de diversifier les essais préliminaires à différentes géométries.

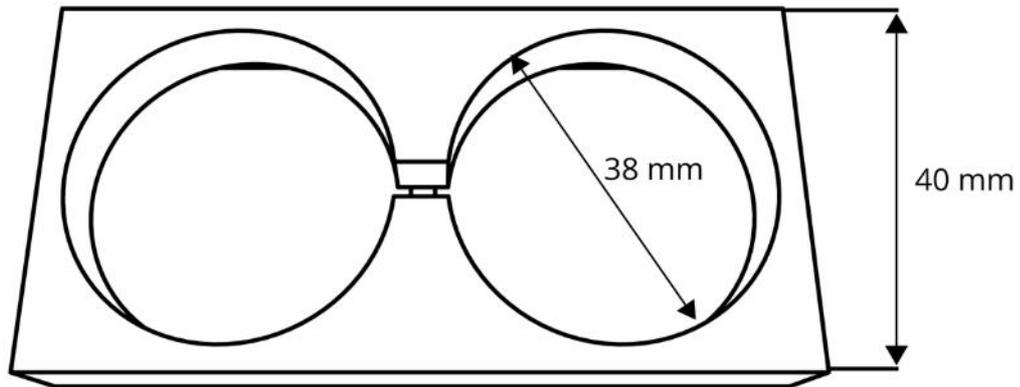


Figure 6-9 Arène expérimentale.

La forme circulaire a été choisie parmi d'autres, car elle est la plus topologiquement neutre pour la fourmi. Comme beaucoup d'insectes (de Mallmann, 1959; Jeanson et al., 2003), la fourmi est prompte au comportement thigmotactique (suivi des bords) (Dussutour et al., 2005), la présence d'angles aigus conduit à une augmentation de la densité de présence en ces endroits, comme il a pu être observé dans les expériences préliminaires à cette étude.

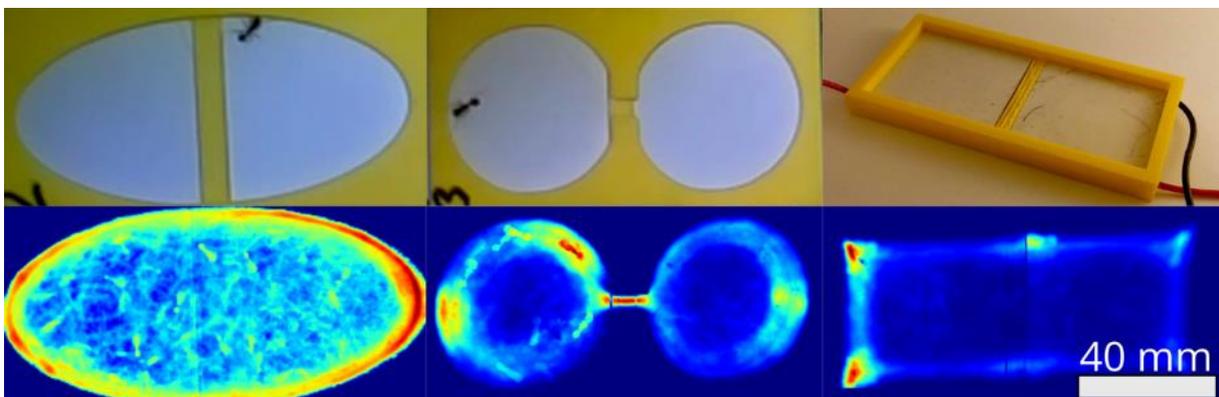


Figure 6-10 Différentes géométries influentes sur la répartition de la présence moyenne. Cartes de densités de présence (en bas) d'une fourmi laissée libre de se déplacer pendant une

heure, dans trois géométries différentes (en haut). Les zones rouges correspondent aux endroits les plus fréquentés, les angles sont des attracteurs.

(b) Le contrôle de la température

Parmi les solutions techniques envisageables, j'ai choisi de contrôler la température à l'aide de modules à effet Peltier. Ceux-ci ont peu d'inertie thermique, cela permet une montée rapide en température et donc un contrôle facilité, permettant d'atteindre des précisions de l'ordre de celles des capteurs de température. La caractéristique la plus intéressante est la possibilité de refroidir leur surface, et ceci dans des gammes adaptées aux fourmis (-5 °C à 70 °C). Les valeurs extrêmes de températures auxquelles certaines espèces de fourmis peuvent survivre étant de -40 °C à 70 °C (Passera et Aron, 2005).

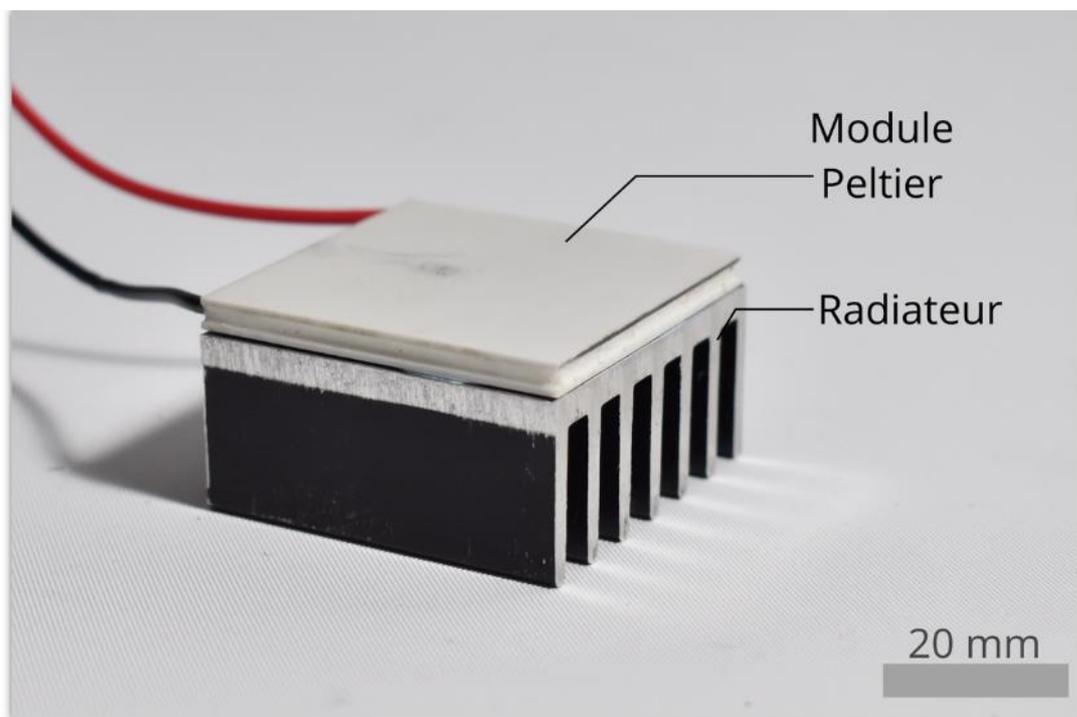


Figure 6-11 Photographie d'un module Peltier collé sur un radiateur passif.

Les modules à effet Peltiers (40x40 mm - 72W par Gotronic⁹⁵) sont composés de deux matériaux conducteurs en contact, sous l'effet du passage d'un courant électrique s'opère un transfert de chaleur, ainsi une face chauffe tandis que l'autre refroidit, c'est l'effet Peltier. L'avantage est de pouvoir chauffer et refroidir avec le même dispositif. Afin de dissiper la chaleur générée, un radiateur passif en aluminium (RS⁹⁶) de la dimension du Peltier a été collé sur la surface inférieure à l'aide de colle thermique époxy (RS⁹⁷).

Il n'est pas possible de connaître la tension à appliquer afin d'obtenir une température donnée, étant donné que cela dépend de facteurs externes comme la température de la pièce, ou la température du Peltier avant cela. Il est donc nécessaire de mesurer en permanence la température à la surface et de réguler la tension envoyée.

⁹⁵ https://www.gotronic.fr/art-module-peltier-12v-cp4-0-12-20698.htm#compte_desc

⁹⁶ <https://fr.rs-online.com/web/p/dissipateurs-de-chaleur/2182081/> -

⁹⁷ <https://fr.rs-online.com/web/p/thermal-adhesives/1558320/>

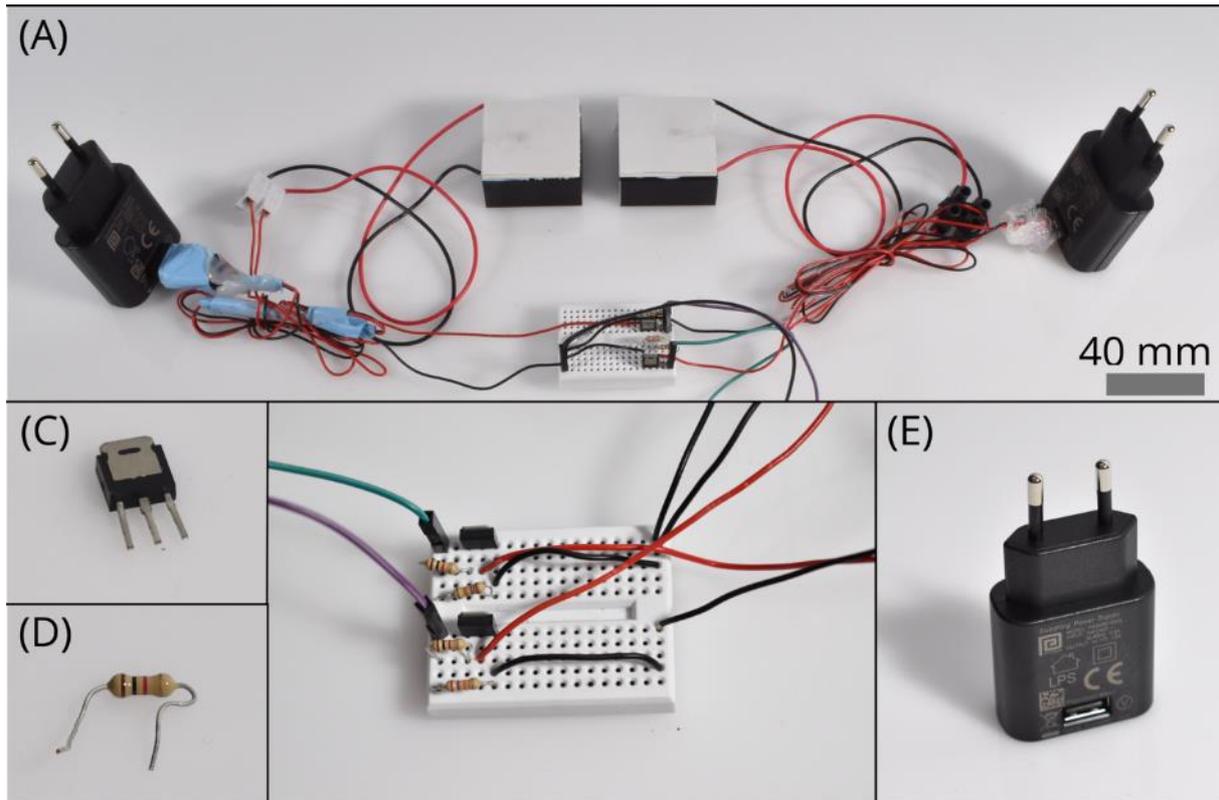


Figure 66-12 *Circuit de puissance pour le contrôle de la température.* Ce circuit (A) permet d'ouvrir ou de fermer le courant allant vers les peltiers. Un montage à MOSFET (B) laisse passer le courant ou non en fonction de la tension appliquée sur les fils verts et violets. Ce montage est composé d'un MOSFET (C) et de deux résistances (D) $1k\Omega$ et $27k\Omega$, reproduit pour chaque Peltier. Le courant est généré par des chargeurs USB (E), générant un courant de 5V à 1A (PSA05E-050QA-H⁹⁸).

La tension reçue par le module Peltier est définie par le micro-ordinateur, grâce à un système à modulation de largeur d'impulsion. Ce système est composé d'un transistor MOSFET (2SK4017⁹⁹) qui fait office d'interrupteur, allumé et éteint au cours du temps selon une proportion définie par le micro-ordinateur.

⁹⁸ <http://www.mouser.com/ds/2/323/PSA05E-471540.pdf>

⁹⁹ <http://docs-europe.electrocomponents.com/webdocs/0af3/0900766b80af3cfd.pdf>

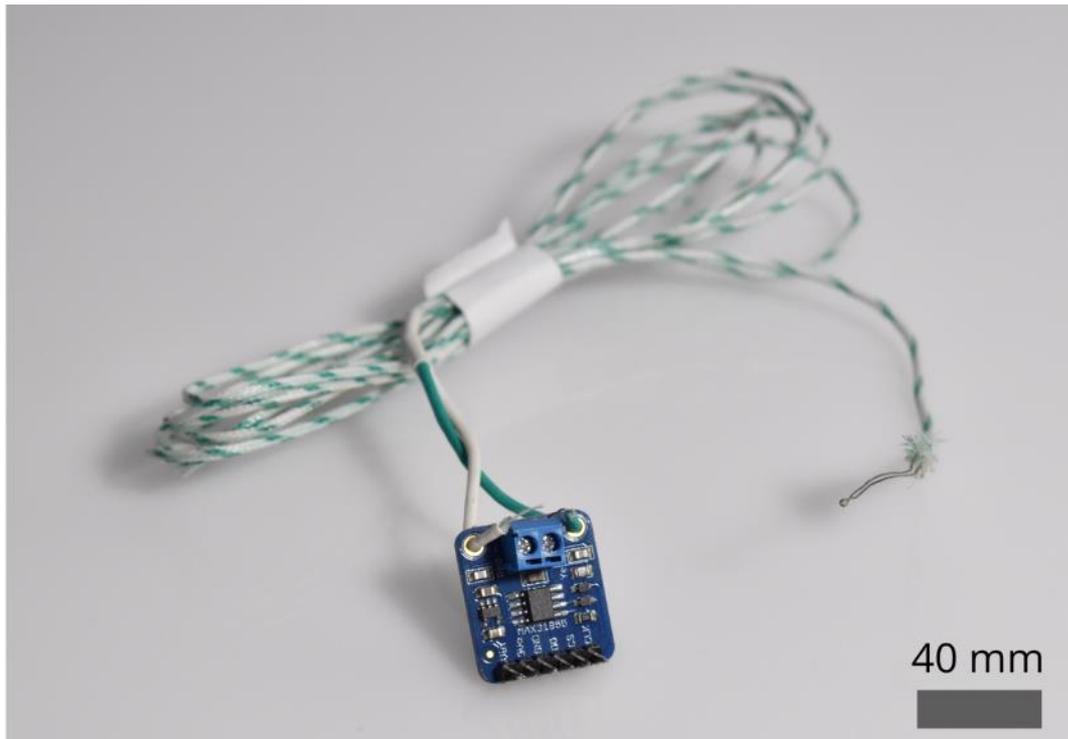


Figure 6-13 Sonde de température. La sonde est un thermocouple type K (fil), connecté à une carte MAX31855.

Afin de pouvoir atteindre et maintenir une température de consigne, il est nécessaire d'avoir accès à la température en surface. Pour ce faire, nous utilisons des sondes de température thermocouples ; composées de deux alliages Chromel et Alumel (type K), un courant sera généré dès lors qu'il existe une différence de température entre les deux extrémités du thermocouple ; c'est l'effet Seebeck, réciproque de l'effet Peltier. Le thermocouple est à une extrémité connecté une carte électronique et à l'autre extrémité disposée à la surface du module Peltier. La carte électronique (Adafruit MAX31855¹⁰⁰) mesure le courant généré par la différence de température entre les deux extrémités, ainsi que la température au niveau de la carte. Il est ainsi possible d'en déduire la température à la surface du module Peltier. La température ainsi mesurée est envoyée à un micro-ordinateur qui agira en conséquence sur le courant reçu par le module Peltier.

¹⁰⁰ <https://www.adafruit.com/product/269>

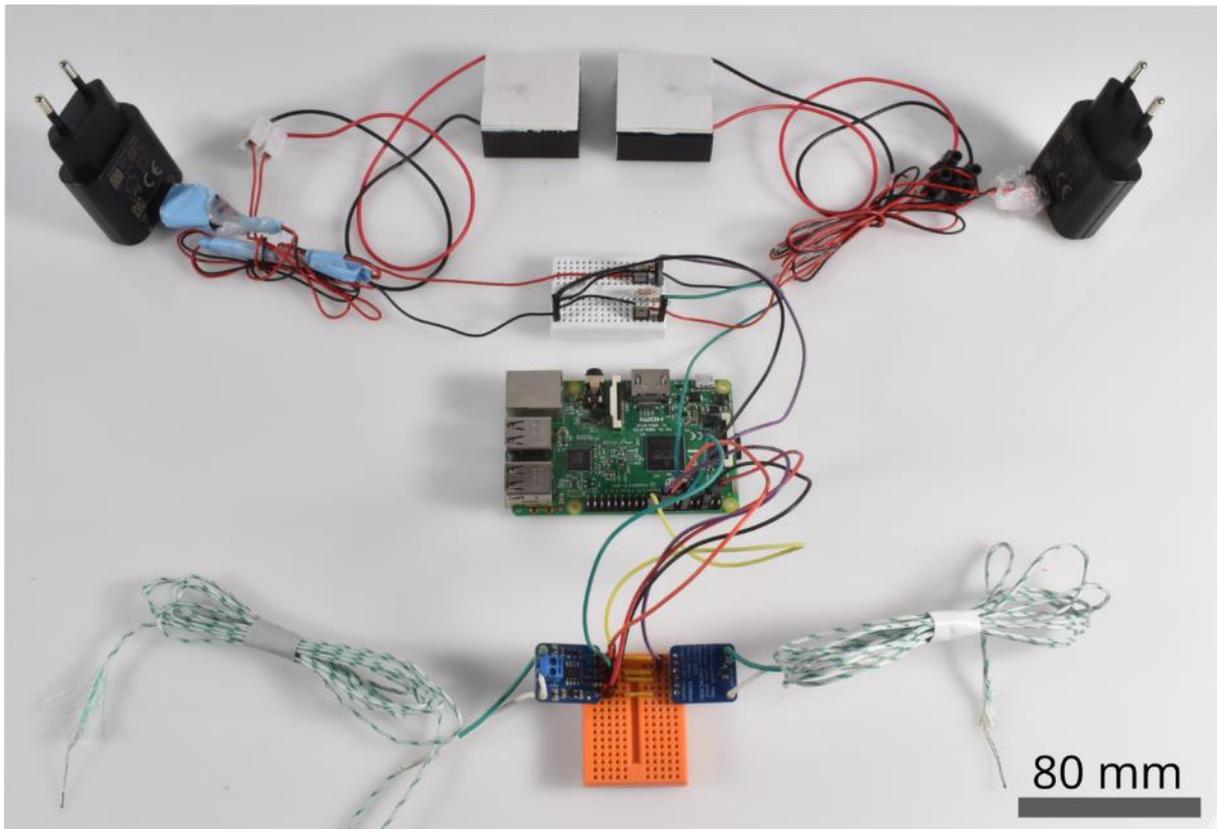


Figure 6-14 Système complet de la régulation de la température. Au centre un micro-ordinateur (la Raspberry Pi) contrôle la quantité de courant passant dans chaque Peltier en fonction de la température lue par les sondes.

Sur le micro-ordinateur un programme Python se charge de gérer la tension fournie aux modules Peltiers, qui sera proportionnelle à l'écart avec la température de consigne. J'ai conçu une librairie Python qui permet de gérer le contrôle de température de manière autonome. Les scripts sont accessibles sur le GitHub de la thèse¹⁰¹.

¹⁰¹ GUITHH

(c) L'enregistrement

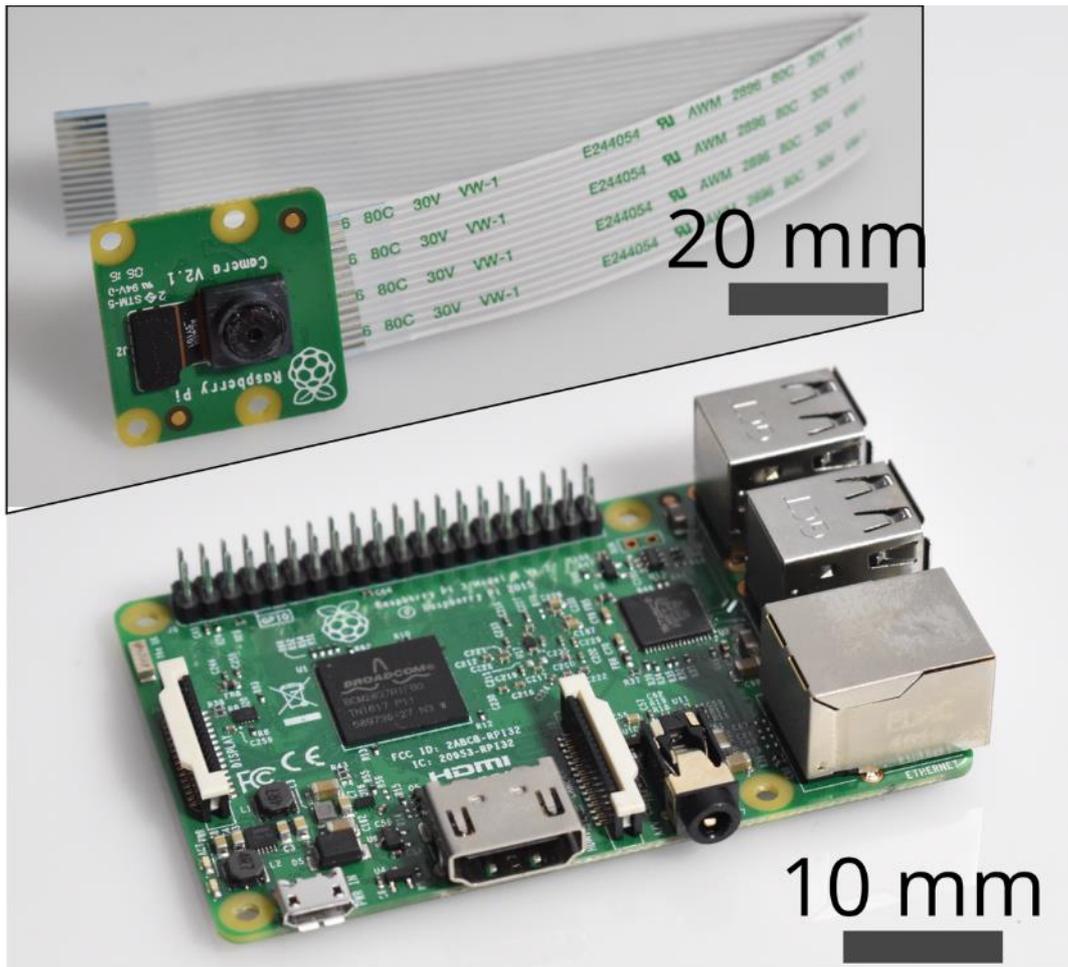


Figure 6-15 Raspberry Pi et son module caméra.

L'enregistrement se fait sous forme de vidéo pour le mouvement de la fourmi, et dans un fichier texte pour les températures à la surface des deux chambres. J'utilise un micro-ordinateur pour cela, la Raspberry Pi ([Raspberry Pi 3](#)). Ce micro-ordinateur à bas coût est produit par une organisation à but non lucratif anglaise (The Raspberry Pi foundation), et a une entrée pour un module caméra dédié ([Pi Camera V2](#)), ainsi que des entrées sorties 0-3.3V permettant de récupérer la température lue par les cartes d'acquisition.

La température est enregistrée toute les 250 ms et la vidéo est composée de 10 images par seconde. L'enregistrement se fait au format h254 (type mp4), ce qui permet d'obtenir une bonne résolution temporelle, sans que les fichiers vidéo ne soient trop lourds.

Assemblage

L'aire expérimentale est conçue pour que les modules Peltiers s'encastrent à la base, ils font ainsi office de sol. Une sonde thermocouple est fixée à l'aide d'un scotch papier blanc au centre de chacun des Peltiers, et changée entre chaque réplique. Les composants électroniques sont fixés sur des platines de prototypages et reliés à la Raspberry Pi.

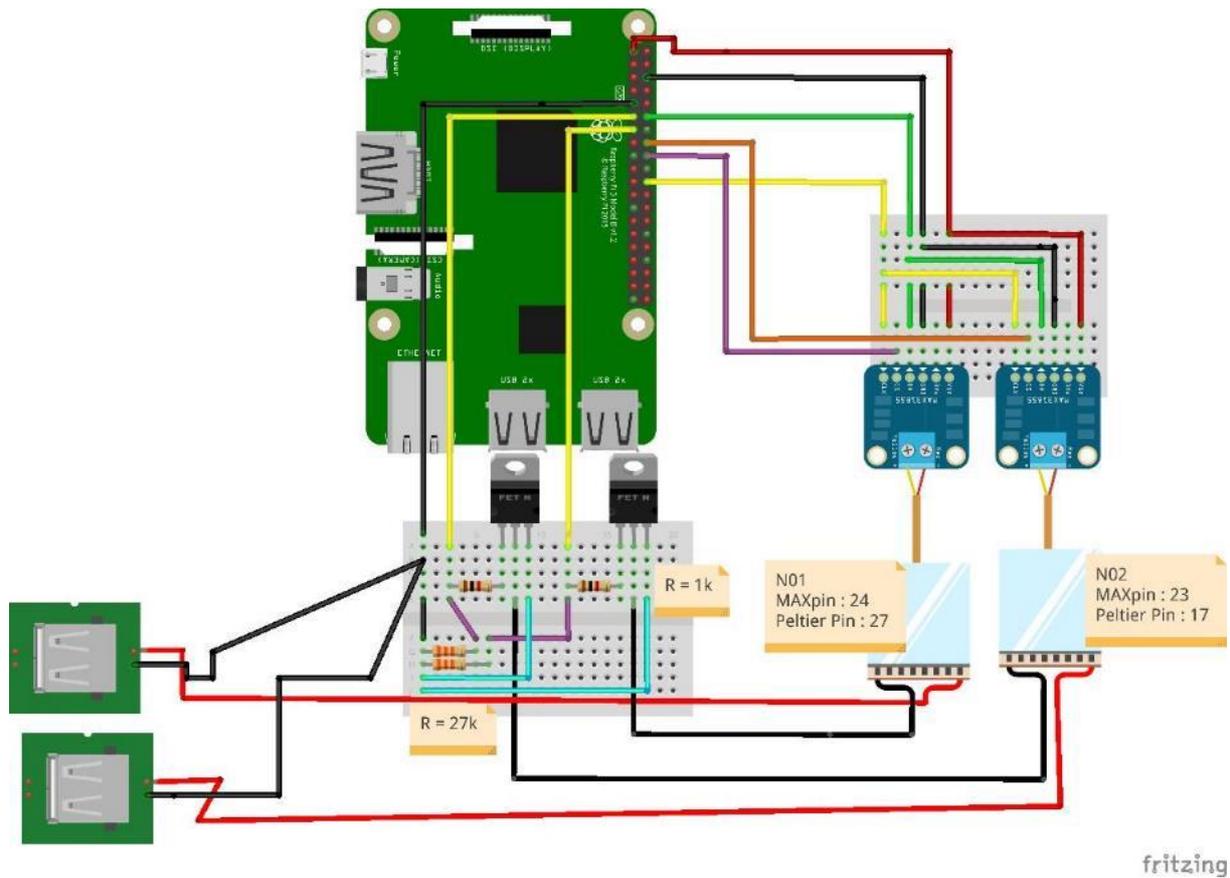


Figure 6-16 Schéma de branchement électronique du dispositif de contrôle de la température.

Caractérisation thermique du dispositif

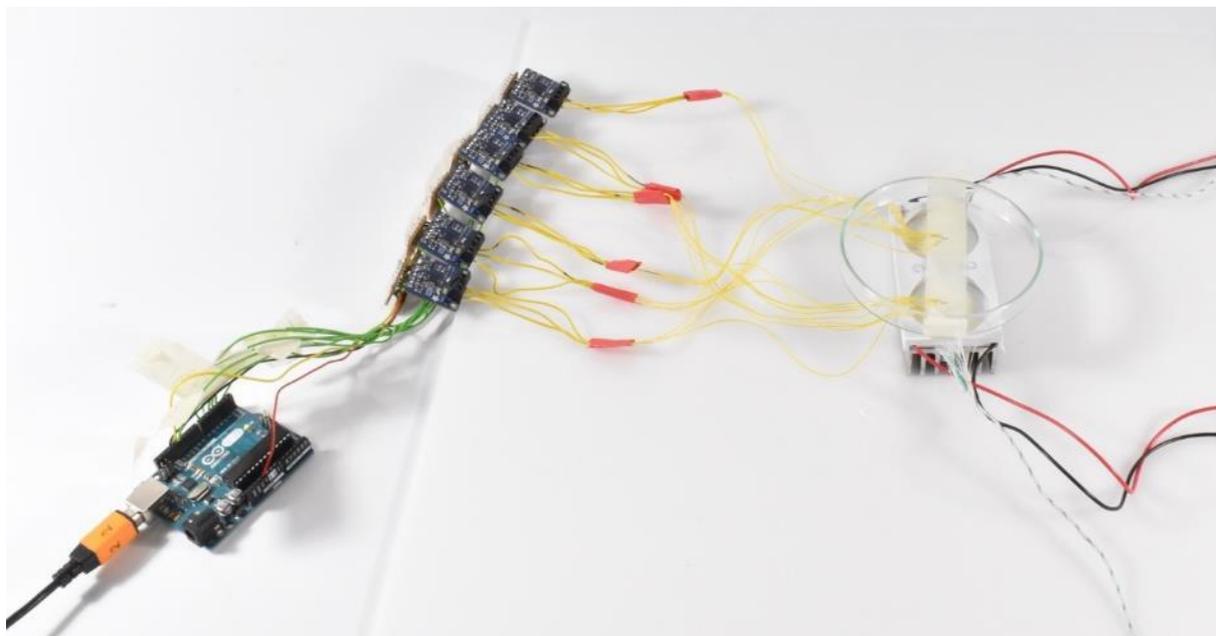


Figure 6-17 Dispositif destiné à la caractérisation thermique du système expérimental. Sur la gauche, le système de mesure de température à six sondes (PT100 voir méthode chapitre 4), placés dans les deux chambres du dispositif expérimental (à droite).

J'ai effectué des mesures afin de connaître le fonctionnement réel du dispositif expérimental, en particulier vis-à-vis de la température.

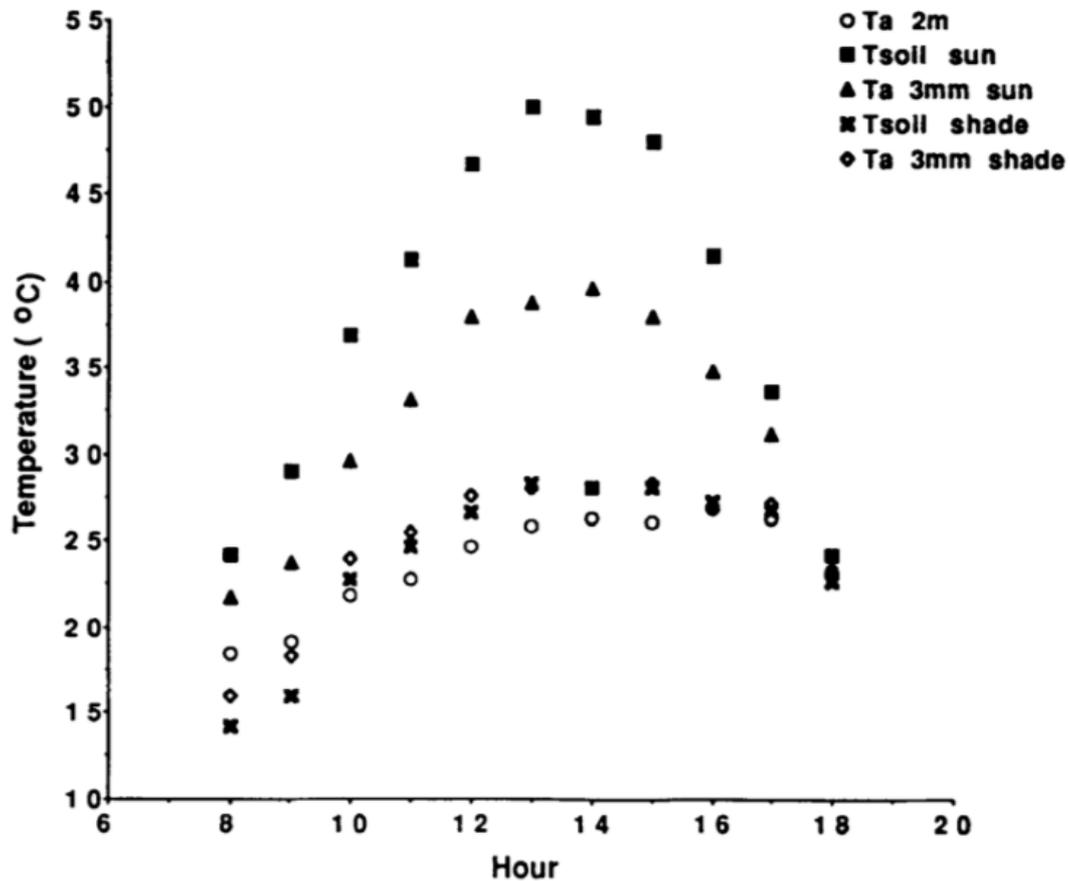


Figure 6-18 *Mesure de terrain de températures au cours d'une journée.* Des thermocouples ont été placés en différents points. « Ta 2 m » correspond à la température à 2 m, « Tsoil sun/shade » à la température de la sonde au sol recouverte d'une fine couche de terre au soleil ou à l'ombre. « Ta 3 mm sun/shade » à la température à hauteur de fourmi (3 mm de haut) au soleil ou à l'ombre. La figure est extraite de (Christian et Morton, 1992) la méthodologie de mesure utilisé se trouve dans (Christian et Tracy, 1985).

La montée en température est très rapide

Lors d'une montée en température de la surface de 27 °C à 45 °C, le temps caractéristique du système est de 19 secondes (temps pour atteindre 43,2 °C (90 % de la consigne)).

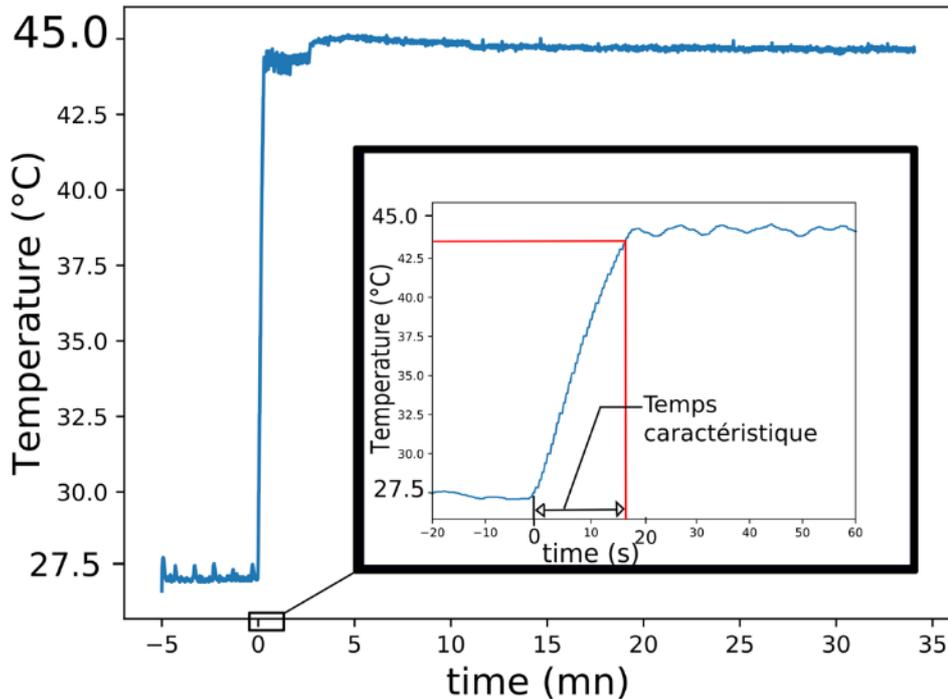


Figure 6-19 Courbes de température à la surface du Peltier lors d'une montée de la consigne de 27 °C à 45 °C. Dans le cadre détail de la température pendant 80 secondes autour du début de la chauffe.

La descente en température est plus lente que la montée

Avec ce système je n'utilise les Peltier qu'en chauffe. Lorsque la consigne passe de 45 °C à 27 °C, le courant est tout simplement stoppé, et le Peltier se refroidit tout seul par climatisation avec l'air ambiant. Bien qu'un radiateur passif soit collé sur la face opposée, la dynamique de la descente est plus longue que la montée. Cette limitation a été corrigée en ajoutant un système de refroidissement actif pour les expériences décrites au chapitre 4.

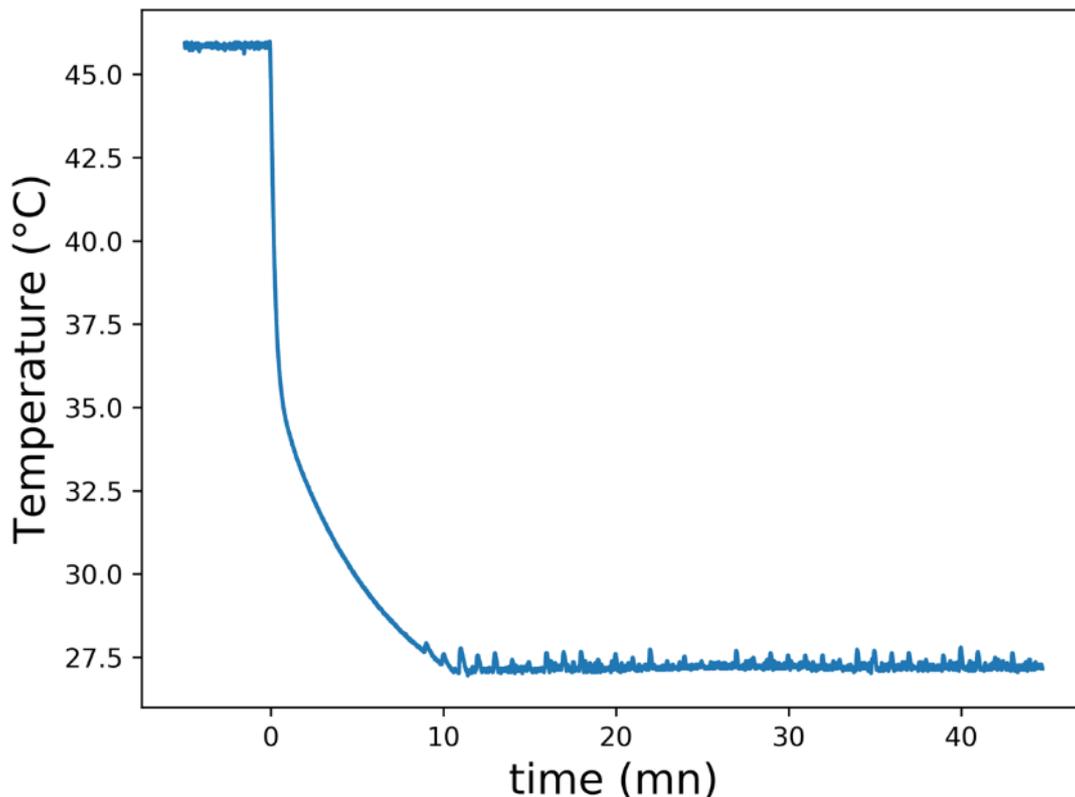


Figure 6-20 Température du Peltier lors d'une descente de 45 °C à 27 °C.

Le temps caractéristique de descente est de 7 minutes, c'est beaucoup plus que le temps de montée. Néanmoins, après 40 secondes (deux fois le temps caractéristique de montée), la température est déjà à 35 °C, soit 10 degrés de moins.

La température dans la chambre à 27 °C reste stable

Un couplage thermique peut s'effectuer entre les deux chambres, c'est-à-dire que celle à 45 °C pourrait aussi chauffer l'autre. Afin d'éviter cet effet, je climatise toujours les chambres à 27 °C lorsqu'il n'y a pas de chauffe, plutôt que de les laisser à température ambiante. Cette méthode est efficace, la chambre 2 restant en dessous de 28 °C quand l'autre chauffe.

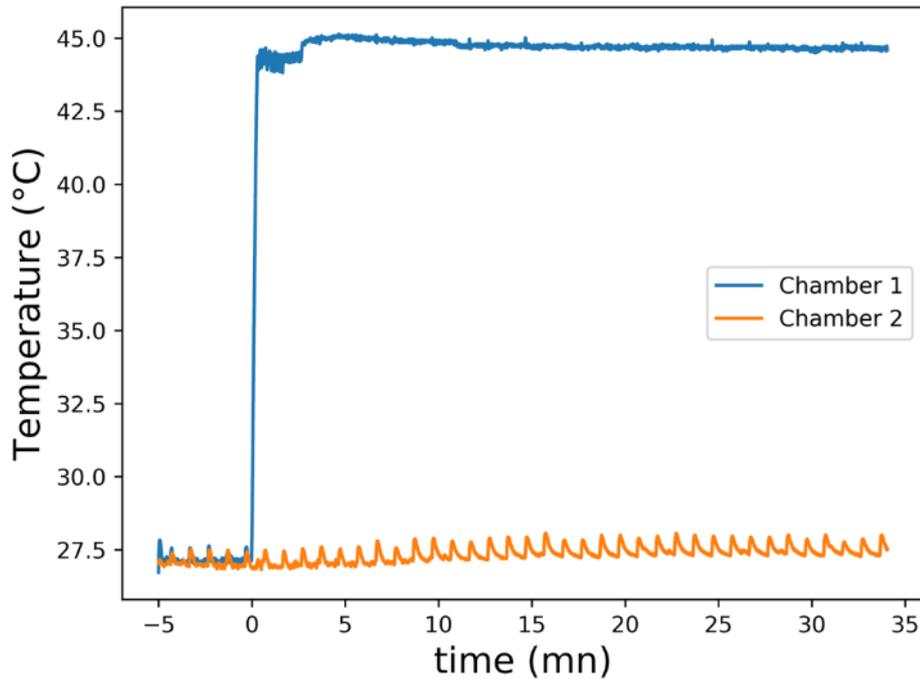


Figure 6-21 *Évolution des températures de surfaces des deux chambres lorsque la chambre 1 est régulée à 45 °C. Le couplage thermique est faible, la chambre 2 n'étant chauffée qu'à 0,5 °C de plus que son niveau de base lorsque la chambre 1 n'est pas chauffée.*

La température de l'air dans la chambre n'est pas identique à celle de la surface.

Comme indiqué, c'est la température de surface qui est contrôlée. Étant donné que les fourmis détectent la température par leurs antennes, il est important de connaître la température à niveau antennaire. Or, la pièce dans laquelle l'expérience a lieu est climatisée à environ 25 °C. Il s'établit donc forcément un gradient de température entre la surface chauffée et la pièce.

J'ai placé un capteur en surface du module Peltier, un à mi-hauteur et un au plafond. Je commande une montée en température de 27 °C à 45 °C (Figure 6-17). Je mesure alors la température finale, ainsi que le temps de montée.

Position	Surface du Peltier (sous le scotch)	Mi-hauteur	Plafond de verre
Température à l'équilibre	45 °C	37 °C	35 °C
Temps de montée	19 secondes	4 minutes	7 minutes

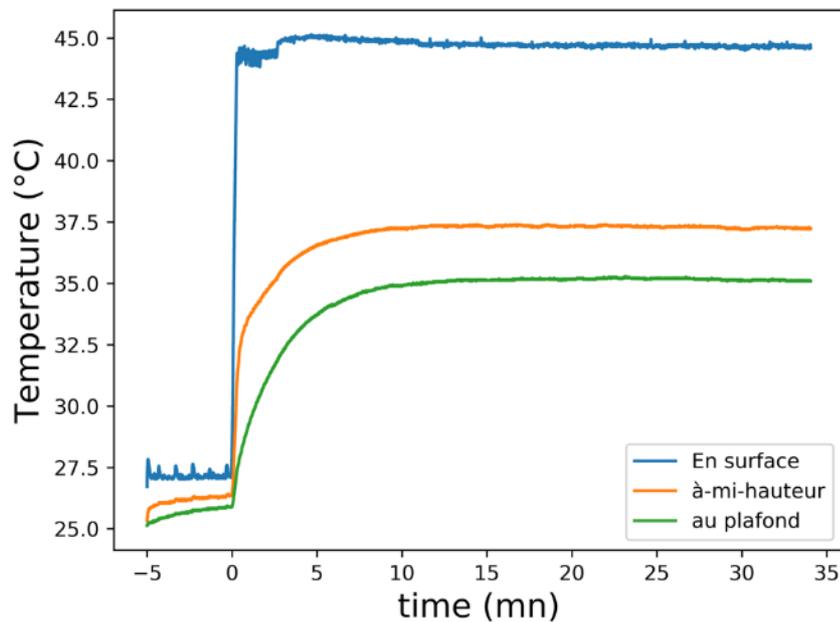


Figure 66-22 *Température mesurée en trois points de la chambre 1 chauffée à 45 °C. La descente, elle, se fait sensiblement à la même vitesse, quel que soit le point de mesure.*

La température au-dessus du scotch couvrant le capteur est plus faible

J'ai aussi réalisé une expérience identique, dans laquelle le capteur en surface était positionné à la surface du scotch qui recouvre le thermocouple à la surface du Peltier. Ce scotch permet de maintenir le thermocouple en place, et est changé à chaque réplique pour éviter tout biais dû à un dépôt de phéromones par la fourmi précédente. La température au-dessus du scotch couvrant le capteur est plus faible que dessous. La température mesurée est de 41 °C contre 45 °C dessous. Cela indique qu'il est possible d'utiliser des températures plus élevées sans craindre de blesser les fourmis.

Élevage et manipulation des fourmis



*Figure 6-23 Vue de dessus du nid dans lequel grandit la colonie de *Messor barbarus* utilisée pour les expériences.*

Les expériences ont été réalisées sur une colonie de *Messor barbarus* comportant une reine et entre 300 et 400 individus. Un mélange de graines est accessible ad libitum et une réserve d'eau est remplie chaque semaine. Le nid est sculpté dans du béton cellulaire, et recouvert d'une plaque de verre et d'un cache rouge. Le nid est placé dans une caisse en plastique, dont le sol est recouvert de plâtre, et les murs de Flulon pour empêcher les fourmis d'y grimper. La colonie est gardée dans une salle climatisée à 24 °C, proche d'une fenêtre et suit donc le cycle nuit-jour de Paris.

Ces conditions sont celles de la grande majorité des expériences utilisées dans ce chapitre. La colonie a été auparavant (10 mois avant le début des expériences de la session majoritaire), élevée dans un incubateur climatisé à 27 °C, avec un cycle nuit jour 12h:12h généré par une ampoule.

Les expériences réalisées avec ce dispositif expérimental se sont déroulées lors de deux sessions (mai 2016 à décembre 2016) et (octobre 2017 à décembre 2017). Lors de la première session, la colonie était maintenue à 27 °C, et a été déplacée à la fin vers une pièce climatisée à 24 °C. La majorité des expériences rapportées dans ce chapitre sont relatives à la seconde session.

Choix des individus pour les expériences



Figure 6-24 *Illustration de la méthode de sélection des individus.* Un coton-tige est placé à proximité d'un individu hors du nid, si l'individu a un comportement agressif envers le coton, celui-ci est sélectionné.

Sélectionner une fourmi “au hasard”, c’est en fait s’exposer à de fort biais : si la fourmi se trouve hors du nid, il y a de fortes chances que ce soit une fourrageuse. De plus les fourmis agressives auront beaucoup plus de probabilité d’être “choisies”, car elles vont attaquer l’outil de récolte, tandis que les autres vont s’en éloigner. J’ai donc pris le parti de ne sélectionner que les agressives.

Bien qu’il existe de nombreuses études relatives à l’agressivité des fourmis, l’agressivité est mesurée par une exposition à des fourmis d’une autre colonie (Sakata et Katayama, 2001; Wilgenburg et al., 2009), ou par la réaction à un objet statique couvert ou non de phéromones (Heredia and Detrain, 2000). Je n’ai pas trouvé à ce jour de mesure de l’agressivité par interaction avec l’individu comme je le fais ici.

On peut trouver la mention d’une caste éthologique de fourmis chargées de la défense du nid (Holldobler, 1983; Hölldobler et Wilson, 1990, p316), que je pense différente du rôle de fourrageuses dans la colonie. En effet, j’ai pu observer in natura que les ouvrières de *Messor barbarus* n’avaient pas de comportement agressif en dehors du nid lorsqu’elles se situent sur des pistes de foraging, tandis que les individus ayant un comportement agressif se situaient à proximité des entrées du nid (observations personnelles, août 2017, 42°44'38.9"N 2°27'53.7"E – vérifié en août 2018 43°13'43.6"N 5°20'57.2"E). Ces observations portent à penser que les fourmis ainsi sélectionnées correspondent à une caste à fonction défensive.



Figure 6-25 *Enceinte expérimentale.*

Le dispositif expérimental est placé dans une enceinte aux murs blancs, dont le plafond consiste en un écran d'ordinateur dont la couche LCD a été supprimée, pour ne garder que le système d'éclairage, offrant ainsi un éclairage très homogène. La structure a été réalisée en Norcan.

Analyse des données

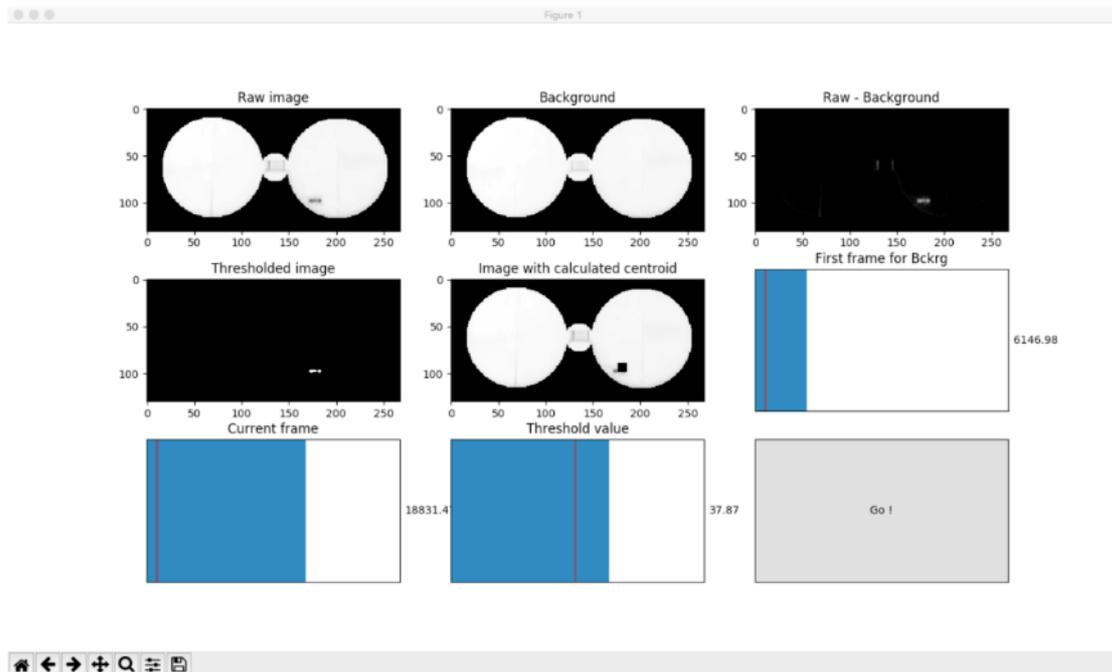


Figure 6-26 *Capture de la fenêtre de sélection des paramètres pour calcul automatique de la position de la fourmi à partir des films.*

J'ai développé un ensemble d'outils python afin d'extraire les observables d'intérêt :

- Des cartes de densité de présence
- La trajectoire de la fourmi
- La présence ou non dans une chambre

J'ai mis en place un script de traitement standardisé, qui permet sans connaissances particulières en informatique de réaliser la chaîne de traitement. Ces outils sont répertoriés et accessibles sur GitHub.

Afin de représenter les données, j'ai développé un ensemble d'outils python :

- Température des Peltiers
- Densité de présence
- Fréquence de présence dans les chambres
- Différence de temps
- Distributions

J'ai rendu toutes mes données accessibles, sous forme brute (trajectoire des fourmis) et traités (position dans la chambre 1 ou 2).

6.4 Second dispositif de contrôle de la température

Le système expérimental est composé de six chambres circulaires alignées, dont la température du sol est contrôlée. La fourmi peut se déplacer entre ces six chambres, et l'on observe le comportement en fonction de la température.

Chacune des chambres peut être contrôlée automatiquement en température de manière indépendante, soit en fonction d'une commande préétablie, soit en fonction de la position de la ou des fourmis dans le système, selon un ensemble de règles définies par des modèles.

Le système expérimental utilisé pour ce chapitre est similaire à celui du chapitre 3. Les différences principales en plus de la présence de six chambres plutôt que deux sont :

- Un système de refroidissement actif des systèmes de chauffes, par circulation d'un fluide caloporteur dans une structure alu placé à la surface inférieure des Peltiers. Cela permet une descente en température plus rapide.
- Un système de mesure de température plus robuste (résistances de Platine plutôt que thermocouples).
- Des modules chauffants de plus petite dimension (30x30mm contre 40x40).
- Une source de courant plus puissante (alimentation variable à 12V délivrant jusqu'à 10A)
- Le calcul en temps réel de la position des fourmis, afin de pouvoir réaliser des boucles de contrôles fermés (ajuster la commande de température en fonction de la position).
- Un système de contrôle de la température et de gestion des expériences interactif et accessible depuis un navigateur web (codé en node-red).

Chambres expérimentales

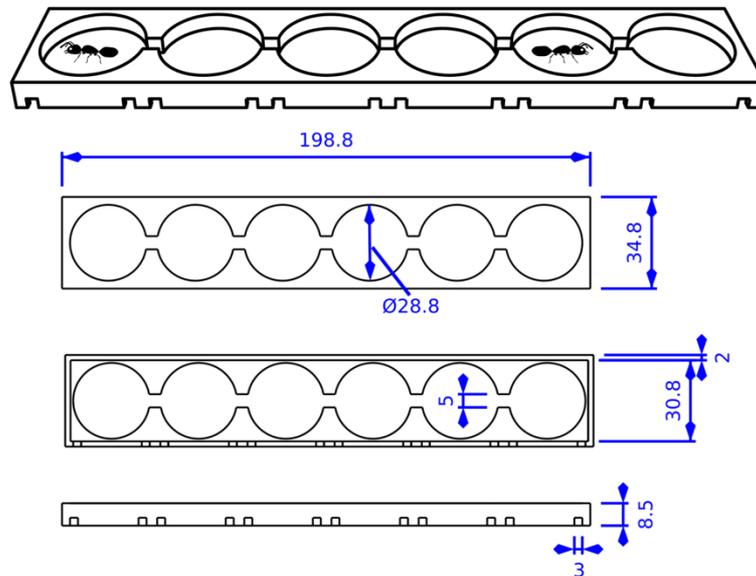


Figure 66-27 *Schéma de l'aire expérimentale. De haut en bas : principe général les fourmis sont libres de se déplacer entre 6 chambres circulaires - Vue de dessus – Vue de dessous – Vue de côté, les encoches permettent de faire passer les fils des Peltiers, une fois les Peltiers insérés la hauteur restante est de 5 mm pour le déplacement des fourmis. Les cotes sont en mm.*

L'objectif est de pouvoir observer une ou plusieurs fourmis dans un espace où la température peut être modifiée localement. Les zones de températures doivent être isolées thermiquement les unes des autres, tout en laissant assez d'espace pour que les fourmis puissent passer de l'une à l'autre. Afin de favoriser le déplacement dans tout l'espace, j'ai minimisé la présence d'angles droits, endroit où les fourmis se placent préférentiellement. Les fourmis sont libres de se déplacer dans une enceinte composée de 6 chambres circulaires imprimées en 3D. Le rayon de chaque chambre est de 14.4 mm, elles sont alignées et une petite ouverture de 5 mm de large permet de passer d'une chambre. La hauteur des chambres est de 5 mm afin de permettre aux individus de circuler librement, tout en évitant qu'ils se recouvrent les uns les autres. Sous chaque chambre est disposé un module Peltier, une ouverture pour les fils est prévue sur le côté. Le dispositif est conçu de façon à permettre l'introduction d'une feuille de papier entre les Peltier et la fourmi, ce qui permet de changer les substrats entre chaque réplique et d'éviter qu'il ne reste des phéromones.

Le modèle 3D est généré par un script Python, grâce à la librairie FreeCAD, cela permet d'ajuster les paramètres indépendamment. L'enceinte est imprimée au laboratoire par une Lulzbot Taz6¹⁰² produite par l'entreprise Aleph Object. Le matériau utilisé est nommé nGen, c'est co-polyester vendu par Colorfab¹⁰³ et produit sous la référence AM3300 par Eastman¹⁰⁴. Il allie qualité d'impression, durabilité, résistance à la température et faible odeur. Il ne contient pas de styrène contrairement à d'autres matériaux, et est approuvé pour une utilisation alimentaire par la FDA (Food and Drug Administration américaine).

¹⁰² <https://www.lulzbot.com/store/printers/lulzbot-taz-6>

¹⁰³ <https://ngen.colorfabb.com/>

¹⁰⁴ <https://www.eastman.com/Pages/ProductHome.aspx?product=71104597>

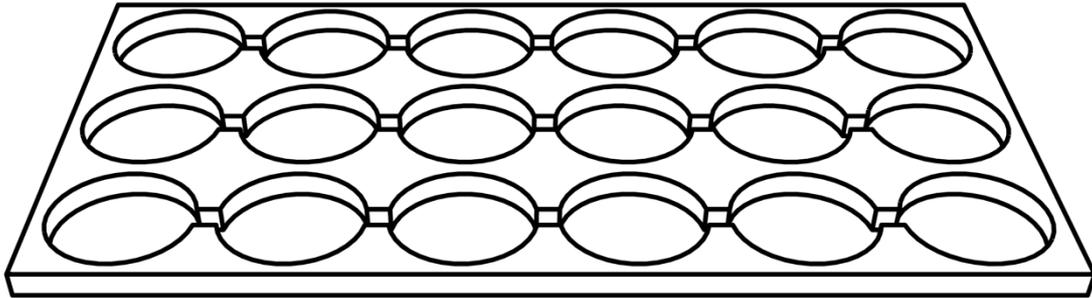


Figure 6-28 *Modèle à trois enceintes pour expérience contrôle.* Les enceintes sont de dimensions similaires à celle présentée plus haut, mais au nombre de trois ici.

J'ai aussi conçu un modèle permettant de réaliser trois expériences en parallèle, lorsqu'il n'y a pas de contrôle de la température (expérience contrôle). Il a les mêmes dimensions que le modèle présenté plus haut, mais en trois exemplaires sur la même pièce.

Contrôle de la température

L'objectif est de pouvoir contrôler la température de manière indépendante dans chacune des chambres. J'ai utilisé pour cela des modules Peltier, dont la surface chauffe ou refroidit en fonction du courant appliqué. Les températures atteignables sont dans la gamme des températures extrêmes pour les fourmis, entre -10 et 60 °C. Des détails sur le fonctionnement des modules Peltier sont donnés au chapitre précédent (REFCHA).

Afin d'atteindre la température désirée, un courant de puissance adapté doit être fourni au module. Il est nécessaire pour cela de mesurer continuellement la température, afin d'ajuster le courant fourni.

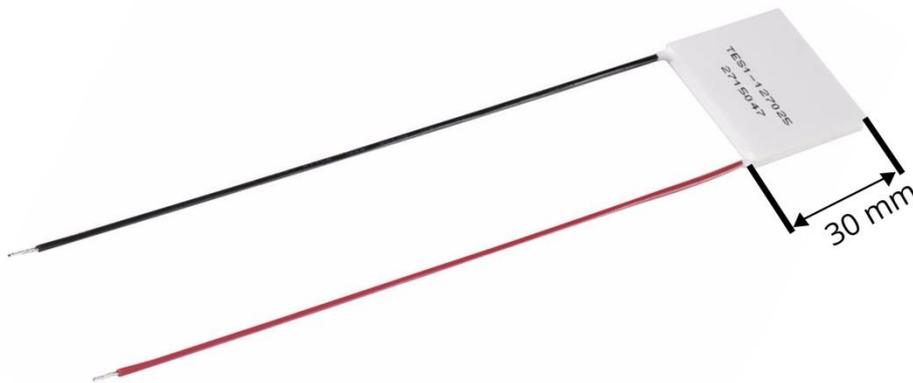


Figure 6-29 *Photographie d'un module Peltier.* Les modules Peltier utilisés ont une dimension de 30x30x4mm

Les modules Peltier doivent être alimentés en 15.4 V jusque 2.5 A (21.4W). Ils sont capables de générer une différence de température de 67°C entre les deux faces. Ils font 30x30x4mm Ces modules sont vendus par Conrad¹⁰⁵ sous la référence 1564743.

¹⁰⁵ <https://www.conrad.fr/ce/fr/product/1564743/Element-Peltier-TRU-COMPONENTS-TES1-127025-1389163-154-VDC-25-A-214-W-L-x-l-x-h-30-x-30-x-4-mm-1-pcs>



Figure 6-30 Sonde PT100. Ces sondes de températures ont comme avantages leur précision ainsi que leurs petites dimensions. L'épaisseur est de 0,9 mm.

La mesure de la température est réalisée grâce à des sondes à résistance de platine. La résistance électrique change en fonction de la température. Une carte électronique mesure la résistance et envoie la température calculée sous forme numérique. Les sondes utilisées sont de types PT100 classe A (Heraeus Sensor Technology¹⁰⁶), c'est-à-dire que la résistance est de 100 Ω à 0 °C. La classe A garantit une précision en température de $\pm(0,15 + 0,002*t)$ °C (soit $\pm 0,15$ °C à 0 °C et $\pm 0,25$ °C à 50°C).

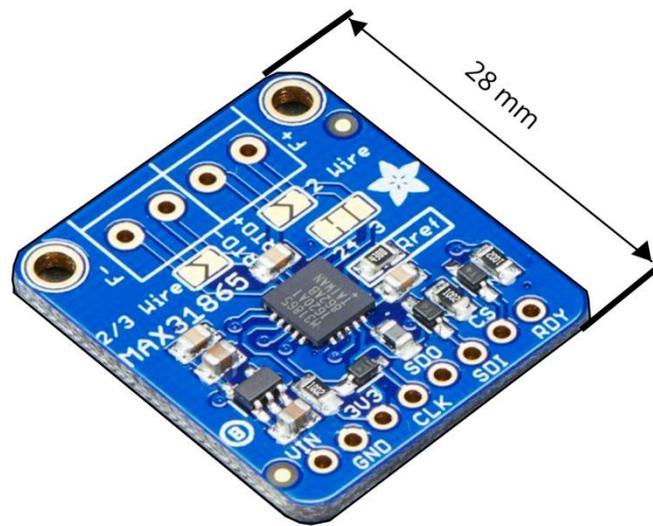


Figure 6-31 Carte de lecture PT100 MAX31865. Cette carte permet de lire la résistance des PT100 et de convertir cette valeur en température. La température est envoyée par liaison SPI. Dimensions : 28x25.5x3 mm.

Les cartes de lecture de la température sont produites par Adafruit (MAX31864¹⁰⁷). Elles sont connectées aux sondes par une liaison 3 fils et mesurent leur résistance puis la convertissent en température. Le troisième fil permet de mesurer la résistance des fils jusqu'à la sonde de la soustraire à la résistance mesurée. Les cartes communiquent la température à un Arduino nano¹⁰⁸ via une liaison SPI, l'Arduino communiquera ensuite les différentes températures à une Raspberry Pi via une liaison série (port USB). Cela permet de limiter le nombre de ports utilisés sur la Raspberry Pi.

Le courant de tous les Peltiers est fourni par une alimentation variable 0-30V / 0-10A, réglée à 15.4V. Le courant fourni à chaque module est régulé par une carte électronique IBT-2¹⁰⁹, qui laisse passer le courant lorsque l'ordre lui est donné par le système de contrôle.

¹⁰⁶<https://www.mouser.fr/ProductDetail/Heraeus-SensorTechnology/32208550?qs=sGAepiMZZMud6ugn6h0MdpbpoMyJE%2fTkcCLufVInCrcP2UCGEsZtdA%3d%3d>

¹⁰⁷<https://www.adafruit.com/product/3328>

¹⁰⁸<https://store.arduino.cc/arduino-nano>

¹⁰⁹<http://www.hessmer.org/blog/2013/12/28/ibt-2-h-bridge-with-arduino/>

Une Raspberry Pi reçoit les mesures de températures, elle commande alors la tension fournie à chaque module en fonction de la différence à la température de consigne. Le programme chargé de la régulation est réalisé grâce à Node-Red. Le choix de la température à appliquer est réalisé par une boucle de rétroaction de type PID, c'est-à-dire qui prend en compte la différence immédiate à la température consigne, mais aussi la dérivée de cette différence ainsi que l'intégrale.

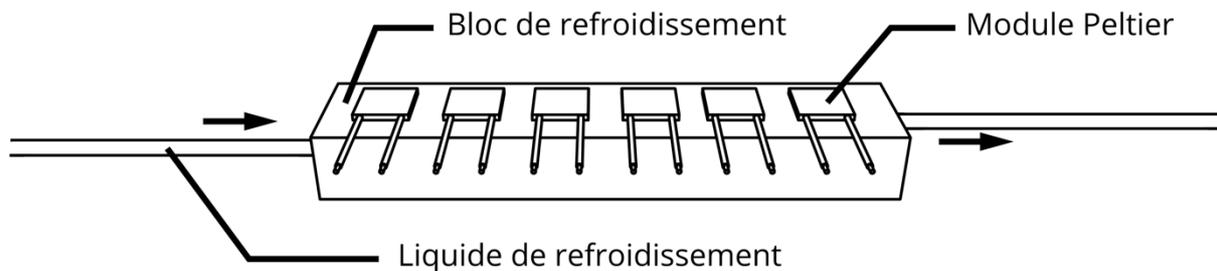


Figure 6-32 Schéma du système de refroidissement. Les Peltiers sont collés sur un bloc de refroidissement en métal. Une pompe permet de faire circuler un liquide caloporteur (eau en l'occurrence) dans le bloc de refroidissement.

Afin de permettre une régulation rapide de la température, il est nécessaire de refroidir la surface opposée des Peltiers. Pour ce faire j'ai conçu un système de refroidissement par circulation d'eau. Les Peltiers sont collés sur un radiateur passif en aluminium¹¹⁰ avec de la colle époxy thermoconductive¹¹¹. La partie inférieure du radiateur est composée de 8 ailettes, une partie d'une ailette sur deux a été découpée de chaque côté afin de créer un circuit où l'eau peut circuler de bout en bout selon un circuit d'aller-retour. Le radiateur est ensuite inséré dans une enceinte en PVC qui a été usinée à l'atelier mécanique¹¹². J'ai passé beaucoup de temps à essayer de réaliser cette enceinte en impression 3D, le problème a été que les pièces produites en impression par dépôt de filament ne sont pas étanches, cela a pour origine directe la méthode de fabrication, qui consiste à produire l'objet couche par couche. J'ai testé de nombreux paramètres d'impression, comme des murs épais et une densité élevée de remplissage, mais cela ne suffit pas à rendre la pièce étanche. En effet, l'étanchéité peut être grandement améliorée en réglant ces paramètres, mais il faut ici prendre en compte la contrainte élevée qui est exercée sur la pièce par la mise en circulation de l'eau dans des canaux de relativement petite taille. Certaines techniques de post-traitement des pièces comme les recouvrir d'époxy peuvent permettre d'atteindre une étanchéité suffisante. J'ai pu réussir à utiliser une pièce imprimée en 3D

Enregistrement

L'activité des fourmis dans le système est enregistrée à l'aide d'une caméra branchée à la Raspberry Pi. La résolution est de 1640x1232 pixels, pour 10 images par seconde. Les films sont enregistrés au format h264. L'enregistrement est lancé par un script Python, qui définit les différents paramètres afin d'obtenir des vidéos similaires en termes de couleurs et luminosité entre les répliques.

¹¹⁰ <https://fr.rs-online.com/web/p/dissipateurs-de-chaaleur/2182081/>

¹¹¹ <https://fr.rs-online.com/web/p/thermal-adhesives/1558320/>

¹¹² Je remercie SOURAMASING Oune-Saysavanh et Laurent Réa pour leur travail et leur aide pour cette pièce.

La température de chaque Peltier est aussi enregistrée quatre fois par seconde afin de détecter toute erreur potentielle. De même pour la température de la pièce expérimentale qui est mesurée à par une carte électronique MCP9808 produite par Adafruit¹¹³ et enregistrée dans un fichier texte toutes les 10 secondes.

Boucle de contrôle temps réel

L'un des objectifs est de réaliser des expériences de contrôle en boucle fermée, c'est-à-dire des systèmes où la position en temps réel des fourmis est prise en compte afin de déterminer quelle température doit être appliquée dans chaque chambre. Pour cela, le système doit être capable de mesurer la position des fourmis en temps réel.

Connexion des programmes de gestion du système expérimental

Lorsque la complexité des systèmes expérimentaux augmente, il devient difficile de détecter la source des problèmes lors de la conception ou de l'utilisation. Il est utile de pouvoir les détecter rapidement et d'avoir facilement accès au statut de fonctionnement des différents composants. Grâce à Node-Red, j'ai pu combiner logique de fonctionnement interne, visualisation des différentes mesures en temps réel et interface de gestion des conditions expérimentales.

¹¹³ <https://www.adafruit.com/product/1782>

7 Bibliographie

- Akino, T., Yamamura, K., Wakamura, S. and Yamaoka, R.** (2004). Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology* **39**, 381–387.
- Akiyama, Y., Iwabuchi, K. and Morishima, K.** (2013). Long Term and Room Temperature Operable Muscle-Powered Microrobot by Insect Muscle. In *Biomimetic and Biohybrid Systems*, pp. 1–11. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Anderson, D. M.** (2007). Virtual fencing – past, present and future. *The Rangeland Journal* **29**, 65.
- Ant Painting • Andrew Quitmeyer.** <http://andy.dorkfort.com/andy/blog/2012/01/06/ant-painting/>
- AntWeb.** <https://www.antweb.org/>
- Arganda, S., Nicolis, S. C., Perochain, A., Péchabadens, C., Latil, G. and Dussutour, A.** (2014). Collective choice in ants: The role of protein and carbohydrates ratios. *Journal of Insect Physiology* **69**, 19–26.
- Atmar, J. W., Pooler, J. L., Webb, F. C., Flachs, G. M. and Ellington, J. J.** (1973). Construction of a Device to Identify and Count Insects 1 Automatically. *Environmental Entomology* **2**, 713–716.
- Baden, T., Chagas, A. M., Gage, G., Marzullo, T., Prieto-Godino, L. L. and Euler, T.** (2015). Open Labware: 3-D Printing Your Own Lab Equipment. *PLOS Biology* **13**, e1002086.
- Bakkum, D. J., Gamblen, P. M., Ben-Ary, G., Chao, Z. C. and Potter, S. M.** (2007). MEART: the semi-living artist. *Front. Neurorobot.* **1**.
- Balch, T., Khan, Z. and Veloso, M.** (2001). Automatically tracking and analyzing the behavior of live insect colonies. pp. 521–528. ACM Press.
- Bazazi, S., Arganda, S., Moreau, M., Jeanson, R. and Dussutour, A.** (2016). Responses to nutritional challenges in ant colonies. *Animal Behaviour* **111**, 235–249.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L. and Goss, S.** (1992). Trails and U-turns in the selection of a path by the ant *Lasius niger*. *Journal of Theoretical Biology* **159**, 397–415.
- Beshers, S. N. and Fewell, J. H.** (2001). Models of Division of Labor in Social Insects. *Annual Review of Entomology* **46**, 413–440.
- Bhatkar, A. and Whitcomb, W. H.** (1970). Artificial Diet for Rearing Various Species of Ants. *The Florida Entomologist* **53**, 229.
- Bonnet, F., Binder, S., Oliveria, M. E. de, Halloy, J. and Mondada, F.** (2014). A miniature mobile robot developed to be socially integrated with species of small fish. In *2014 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics (ROBIO 2014)*, pp. 747–752.

- Bonnet, F., Gribovskiy, A., Halloy, J. and Mondada, F.** (2018). Closed-loop interactions between a shoal of zebrafish and a group of robotic fish in a circular corridor. *Swarm Intell* **12**, 227–244.
- Buckingham, E. N.** (1911). Division of Labor among Ants. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **46**, 425–508.
- Buhl, J., Deneubourg, J. L., Grimal, A. and Theraulaz, G.** (2005). Self-organized digging activity in ant colonies. *Behav Ecol Sociobiol* **58**, 9–17.
- Buschinger, A. and Pfeifer, E.** (1988). Effects of nutrition on brood production and slavery in ants (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc* **35**, 61–69.
- Bustamante, S. and Amarillo-Suárez, A. R.** (2016). AntCounter Software: Counting Leaf-Cutting Ants Was never so Precise, fast and Easy. *J Insect Behav* **29**, 262–272.
- Butler, Z., Corke, P., Peterson, R. and Rus, D.** (2006). From Robots to Animals: Virtual Fences for Controlling Cattle. *The International Journal of Robotics Research* **25**, 485–508.
- Byl, S.** (1978). Aristote et le monde de la Ruche. *Revue belge de Philologie et d'Histoire* **56**, 15–28.
- Calabi, P. and Porter, S. D.** (1989). Worker longevity in the fire ant *Solenopsis invicta*: Ergonomic considerations of correlations between temperature, size and metabolic rates. *Journal of Insect Physiology* **35**, 643–649.
- Campbell, D. L. M., Lea, J. M., Haynes, S. J., Farrer, W. J., Leigh-Lancaster, C. J. and Lee, C.** (2018). Virtual fencing of cattle using an automated collar in a feed attractant trial. *Applied Animal Behaviour Science* **200**, 71–77.
- Carroll, S. B.** (2017). *The Serengeti Rules: The Quest to Discover How Life Works and Why It Matters*.
- Cerda, X., Retana, J. and Cros, S.** (1998). Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology* **12**, 45–55.
- Chagas, A. M., Prieto-Godino, L. L., Arrenberg, A. B. and Baden, T.** (2017). The €100 lab: A 3D-printable open-source platform for fluorescence microscopy, optogenetics, and accurate temperature control during behaviour of zebrafish, *Drosophila*, and *Caenorhabditis elegans*. *PLOS Biology* **15**, e2002702.
- Challet, M., Jost, C., Grimal, A., Lluc, J. and Theraulaz, G.** (2005). How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor sancta*. *Insectes Sociaux* **52**, 309–315.
- Chapuisat, M. and Keller, L.** (2002). Division of labour influences the rate of ageing in weaver ant workers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**, 909–913.
- Christensen, K., Papavassiliou, D., Figueiredo, A. de, Franks, N. R. and Sendova-Franks, A. B.** (2015). Universality in ant behaviour. *Journal of The Royal Society Interface* **12**, 20140985.

- Christian, K. A. and Morton, S. R.** (1992). Extreme Thermophilia in a Central Australian Ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology* **65**, 885–905.
- Christian, K. A. and Tracy, C. R.** (1985). Measuring air temperature in field studies. *Journal of Thermal Biology* **10**, 55–56.
- Coenen-Stass, D.** (1987). Untersuchungen über die Jahreszeitliche Klimapräferenz der roten Waldameise *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **5**, 44–48.
- Cokendolpher, J. E. and Francke, O.** (1985). Temperature preferences of four species of fire ants (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis). *Psyche* **92**, 91–102.
- Correll, N., Schwager, M. and Rus, D.** (2008). Social Control of Herd Animals by Integration of Artificially Controlled Congeners. In *From Animals to Animats 10*, pp. 437–446. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Cowan, N. J., Lee, J. and Full, R. J.** (2006). Task-level control of rapid wall following in the American cockroach. *Journal of Experimental Biology* **209**, 1617–1629.
- Darwin, C.** (2015). *De l'origine des espèces*. Ligarán.
- Davidson, J. D., Arauco-Aliaga, R. P., Crow, S., Gordon, D. M. and Goldman, M. S.** (2016). Effect of Interactions between Harvester Ants on Forager Decisions. *Front. Ecol. Evol.* **4**.
- de Mallmann, R. J.** (1959). Nouvelles observations sur le thigmotactisme du Thrips des céréales (*Limothrips cerealium* Hal.) (Thysanoptère). *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée* **6**, 487–493.
- Délye, G.** (1969). Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara.
- Deneubourg, J.-L., Aron, S., Goss, S. and Pasteels, J. M.** (1990). The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. *Journal of Insect Behavior* **3**, 159–168.
- Detrain, C. and Deneubourg, J.** (2006). Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews* **3**, 162–187.
- Dorigo, M., Maniezzo, V. and Colorni, A.** (1996). Ant system: optimization by a colony of cooperating agents. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, Part B (Cybernetics)* **26**, 29–41.
- Dornhaus, A. and Franks, N. R.** (2008). Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae). 13.
- Dussutour, A. and Simpson, S. J.** (2008). Description of a simple synthetic diet for studying nutritional responses in ants. *Insect. Soc.* **55**, 329–333.
- Dussutour, A. and Simpson, S. J.** (2012a). Ant workers die young and colonies collapse when fed a high-protein diet. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* rspb20120051.

Dussutour, A. and Simpson, S. J. (2012b). Ant workers die young and colonies collapse when fed a high-protein diet. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* rspb20120051.

Dussutour, A., Deneubourg, J.-L. and Fourcassie, V. (2005). Amplification of individual preferences in a social context: the case of wall-following in ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**, 705–714.

Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Dunn, R. R. and Sanders, N. J. (2011). Counting Ants (Hymenoptera: Formicidae): Biodiversity Sampling and Statistical Analysis for Myrmecologists.

Feinerman, O. and Korman, A. (2017). Individual versus collective cognition in social insects. *Journal of Experimental Biology* **220**, 73–82.

Feldman, A., Hybinette, M. and Balch, T. (2012). The multi-iterative closest point tracker: An online algorithm for tracking multiple interacting targets. *Journal of Field Robotics* **29**, 258–276.

Fielde, A. M. (1904). *Tenacity of life in ants*. Woods Hole, Mass.: Marine Biological Laboratory.

Franks, N. R. and Sendova-Franks, A. B. (1992). Brood sorting by ants: distributing the workload over the work-surface. *Behav Ecol Sociobiol* **30**, 109–123.

Frizzi, F. (2018). Complexity of searching movement in the European harvester ant *Messor wasmanni*: effect of temperature and body size. *Insectes Sociaux*.

Gallotti, R. and Chialvo, D. R. (2018). How ants move: individual and collective scaling properties. *Journal of The Royal Society Interface* **15**, 20180223.

Geissmann, Q., Rodriguez, L. G., Beckwith, E. J., French, A. S., Jamasb, A. R. and Gilestro, G. F. (2017). Ethoscopes: An open platform for high-throughput ethomics. *PLOS Biology* **15**, e2003026.

Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. and Charnov, E. L. (2001). Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* **293**, 2248–2251.

Gordon, D. M. (1996). The organization of work in social insect colonies. *Nature* **380**, 121.

Gordon, D. M. (2017). Local Regulation of Trail Networks of the Arboreal Turtle Ant, *Cephalotes goniodontus*. *The American Naturalist* **190**, E156–E169.

Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J. L. and Pasteels, J. M. (1989). Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften* **76**, 579–581.

Greene, M. J. and Gordon, D. M. (2003). Cuticular hydrocarbons inform task decisions: Social insects. *Nature* **423**, 32–32.

Greenwald, E., Segre, E. and Feinerman, O. (2015). Ant trophallactic networks: simultaneous measurement of interaction patterns and food dissemination. *Scientific Reports* **5**.

- Greenwald, E. E., Baltiansky, L. and Feinerman, O.** (2018). Individual crop loads provide local control for collective food intake in ant colonies. *eLife* **7**,.
- Grinstead, C. M. and Snell, J. L.** (1998). *Introduction to probability*. Providence: American Mathematical Society.
- Griparić, K., Haus, T., Miklić, D., Polić, M. and Bogdan, S.** (2017). A robotic system for researching social integration in honeybees. *PLOS ONE* **12**, e0181977.
- Halloy, J., Sempo, G., Caprari, G., Rivault, C., Asadpour, M., Tache, F., Said, I., Durier, V., Canonge, S., Ame, J. M., et al.** (2007). Social Integration of Robots into Groups of Cockroaches to Control Self-Organized Choices. *Science* **318**, 1155–1158.
- Hasegawa, E., Ishii, Y., Tada, K., Kobayashi, K. and Yoshimura, J.** (2016). Lazy workers are necessary for long-term sustainability in insect societies. *Scientific Reports* **6**, 20846.
- Heinze, J., Stahl, M. and Hölldobler, B.** (1996). Ecophysiology of hibernation in boreal Leptothorax ants (Hymenoptera: Formicidae). *Écoscience* **3**, 429–435.
- Heredia, A. and Detrain, C.** (2000). Worker size polymorphism and ethological role of sting associated glands in the harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes sociaux* **47**, 383–389.
- Herr, H. and Dennis, R. G.** (2004). A swimming robot actuated by living muscle tissue. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation* **1**, 6.
- Higashi, S.** (1974). Worker Polyethism Related with Body Size in a Polydomous Red Wood Ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel (With 5 Text-figures and 1 Table). 12.
- Hölldobler, B.** (1983). Territorial Behavior in the Green Tree Ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica* **15**, 241–250.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O.** (1990). *The ants*. Berlin: Springer-Verlag.
- I. Y. Zayas and P. W. Flinn** (1998). DETECTION OF INSECTS IN BULKWHEAT SAMPLES WITH MACHINE VISION. *Transactions of the ASAE* **41**, 883–888.
- Jayatilaka, P., Narendra, A., Reid, S. F., Cooper, P. and Zeil, J.** (2011). Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology* **214**, 2730–2738.
- Jeanson, R. and Weidenmüller, A.** (2013). Interindividual variability in social insects – proximate causes and ultimate consequences. *Biological Reviews* **89**, 671–687.
- Jeanson, R., Blanco, S., Fournier, R., Deneubourg, J.-L., Fourcassié, V. and Theraulaz, G.** (2003). A model of animal movements in a bounded space. *Journal of Theoretical Biology* **225**, 443–451.
- Kadochová, S., Frouz, J. and Roces, F.** (2017). Sun Basking in Red Wood Ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae): Individual Behaviour and Temperature-Dependent Respiration Rates. *PLOS ONE* **12**, e0170570.
- Keller, L. and Genoud, M.** (1997). Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary

theories of ageing. *Nature* **389**, 958–960.

Kleineidam, C. and Tautz, J. (1996). Perception of carbon dioxide and other “air-condition” parameters in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. *Naturwissenschaften* **83**, 566–568.

kronfeld-schor, N. and Dayan, T. (2003). Partitioning of Time as an Ecological Resource. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* **34**, 153–81.

Kurabayashi, D., Takahashi, Y., Minegishi, R., Tosello, E., Pagello, E. and Kanzaki, R. (2013). Property Investigation of Chemical Plume Tracing Algorithm in an Insect Using Bio-machine Hybrid System. In *Biomimetic and Biohybrid Systems*, pp. 131–142. Springer, Berlin, Heidelberg.

Landgraf, T., Bierbach, D., Nguyen, H., Muggelberg, N., Romanczuk, P. and Krause, J. (2016). RoboFish: increased acceptance of interactive robotic fish with realistic eyes and natural motion patterns by live Trinidadian guppies. *Bioinspir. Biomim.* **11**, 015001.

Landgraf, T., Bierbach, D., Kirbach, A., Cusing, R., Oertel, M., Lehmann, K., Greggers, U., Menzel, R. and Rojas, R. (2018). Dancing Honey bee Robot Elicits Dance-Following and Recruits Foragers. *arXiv:1803.07126 [cs]*.

Lenoir, A. (1979). Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*.

Mallon, E. B. and Franks, N. R. (2000). Ants estimate area using Buffon’s needle. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **267**, 765–770.

Masson, C. and Friggi, A. (1974). Codage de l’information par les cellules des récepteurs olfactifs de l’antenne de *Camponotus vagus*. *Journal of Insect Physiology* **20**, 763–782.

Mayor, U., Johnson, C. M., Daggett, V. and Fersht, A. R. (2000). Protein folding and unfolding in microseconds to nanoseconds by experiment and simulation. *PNAS* **97**, 13518–13522.

McDonald, P. and Topoff, H. (1985). Social regulation of behavioral development in the ant, *Novomessor albisetosus* (Mayr). *Journal of Comparative Psychology* **99**, 3.

Mejdell, C. M., Bøe, K. E. and Basic, D. *A review on the use of electric devices to modify animal behaviour and the impact on animal welfare.*

Mersch, D. P., Crespi, A. and Keller, L. (2013a). Tracking Individuals Shows Spatial Fidelity Is a Key Regulator of Ant Social Organization. *Science* **340**, 1090–1093.

Mirenda, J. T. and Vinson, S. B. (1981). Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant *Solenopsis invicta* buren. *Animal Behaviour* **29**, 410–420.

Mondada, F., Mondada, F., Halloy, J., Martinoli, A., Correll, N., Gribovskiy, A., Sempo, G., Siegwart, R. and Deneubourg, J.-L. (2013). A General Methodology for the Control of Mixed Natural–Artificial Societies. In *Handbook of Collective Robotics* (ed. Kernbach, S.), pp. 547–586. Pan Stanford.

North, R. D. (1987). Circadian rhythm of locomotor activity in individual workers of the wood

ant *Formica rufa*. *Physiological Entomology* **12**, 445–454.

Pamminger, T., Foitzik, S., Kaufmann, K. C., Schützler, N. and Menzel, F. (2014). Worker Personality and Its Association with Spatially Structured Division of Labor. *PLOS ONE* **9**, e79616.

Passera, L. and Aron, S. (2005). *Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution*. Ottawa: CNRC-NRC.

Passera, L., Roncin, E., Kaufmann, B. and Keller, L. (1996). Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature* **379**, 630–631.

Pelini, S. L., Diamond, S. E., MacLean, H., Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Sanders, N. J. and Dunn, R. R. (2012). Common garden experiments reveal uncommon responses across temperatures, locations, and species of ants. *Ecol Evol* **2**, 3009–3015.

Porter, S. D. (1989). Effects of Diet on the Growth of Laboratory Fire Ant Colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**, 288–291.

Porter, S. and Tschinkel, W. (1993). Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**,.

Raspberry Pi 3 Model B+ <https://www.raspberrypi.org/products/raspberry-pi-3-model-b-plus/>

Retana, J. and Cerdá, X. (1990). Social Organization of *Cataglyphis cursor* Ant Colonies (Hymenoptera, Formicidae): Inter-, and Intraspecific Comparisons. *Ethology* **84**, 105–122.

Robinson, E. J. H., Feinerman, O. and Franks, N. R. (2009). Flexible task allocation and the organization of work in ants. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* rspb20091244.

Robinson, E. J. H., Feinerman, O. and Franks, N. R. (2014). How collective comparisons emerge without individual comparisons of the options. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **281**, 20140737.

Roces, F. and Núñez, J. A. (1989). Brood translocation and circadian variation of temperature preference in the ant *Camponotus mus*. *Oecologia* **81**, 33–37.

Roces, F. and Núñez, J. (1995). Thermal sensitivity during brood care in workers of two *Camponotus* ant species: circadian variation and its ecological correlates. *Journal of insect physiology* **41**, 659–669.

Roche, D. G., Careau, V. and Binning, S. A. (2016). Demystifying animal ‘personality’ (or not): why individual variation matters to experimental biologists. *The Journal of Experimental Biology* **219**, 3832–3843.

Ruchty, M., Roces, F. and Kleineidam, C. J. (2010). Detection of Minute Temperature Transients by Thermosensitive Neurons in Ants. *Journal of Neurophysiology* **104**, 1249–1256.

Sakata, H. and Katayama, N. (2001). Ant defence system: A mechanism organizing individual responses into efficient collective behavior. *Ecological Research* **16**, 395–403.

Sanderson, H. R., Tiedemann, A. R. and McInnis, M. L. (1990). Livestock control with electrical and audio stimulation. 4.

Saragosti, J. and Kronauer, D. J. C. (2013). Animal Behavior: The Truman Show for Ants. *Current Biology* **23**, R568–R570.

Sato, H., Peeri, Y., Baghoomian, E., Berry, C. W. and Maharbiz, M. M. (2009). Radio-Controlled Cyborg Beetles: A Radio-Frequency System for Insect Neural Flight Control. pp. 216–219. IEEE.

Sato, H., Vo Doan, T. T., Kolev, S., Huynh, N. A., Zhang, C., Massey, T. L., van Kleef, J., Ikeda, K., Abbeel, P. and Maharbiz, M. M. (2015). Deciphering the Role of a Coleopteran Steering Muscle via Free Flight Stimulation. *Current Biology* **25**, 798–803.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* **185**, 27–39.

Sendova-Franks, A. and Franks, N. R. (1993). Task allocation in ant colonies within variable environments (a study of temporal polyethism: Experimental). *Bulletin of Mathematical Biology* **55**, 75–96.

Sherwood, V. (1996). *The University of Florida Book of Insect Records - Chapter 21.*

Software » Bio-Tracking. <http://www.bio-tracking.org/category/software/>

Spagna, J. C., Vakis, A. I., Schmidt, C. A., Patek, S. N., Zhang, X., Tsutsui, N. D. and Suarez, A. V. (2008). Phylogeny, scaling, and the generation of extreme forces in trap-jaw ants. *Journal of Experimental Biology* **211**, 2358–2368.

Stanton-Geddes, J., Nguyen, A., Chick, L., Vincent, J., Vangala, M., Dunn, R. R., Ellison, A. M., Sanders, N. J., Gotelli, N. J. and Cahan, S. H. (2016). Thermal reactionomes reveal divergent responses to thermal extremes in warm and cool-climate ant species. *BMC Genomics* **17**, 171.

Straka, J. and Feldhaar, H. (2007). Development of a chemically defined diet for ants. *Insect. Soc.* **54**, 100–104.

Takashima, A., Minegishi, R., Kurabayashi, D. and Kanzaki, R. (2010). Construction of a brain-machine hybrid system to analyze adaptive behavior of silkworm moth. pp. 2389–2394. IEEE.

The RoboRoach Bundle. <https://backyardbrains.com/products/roboroach>

Tschinkel, R. (2011). Back to basics: sociometry and sociogenesis of ant societies (Hymenoptera: Formicidae). 6.

Ulrich, Y., Saragosti, J., Tokita, C. K., Tarnita, C. E. and Kronauer, D. J. C. (2018). Fitness benefits and emergent division of labour at the onset of group living. *Nature* **560**, 635–638.

Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I. and Shochet, O. (1995). Novel Type of Phase Transition in a System of Self-Driven Particles. *Physical Review Letters* **75**, 1226–1229.

- Wehner, R. and Duelli, P.** (1971). The spatial orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, before sunrise and after sunset. *Experientia* **27**, 1364–1366.
- Wehner, R.** (1976). Polarized-Light Navigation by Insects. *Scientific American* **235**, 106–115.
- Wehner, R., Marsh, A. C. and Wehner, S.** (1992). Desert ants on a thermal tightrope. *Nature* **357**, 586–587.
- Wehner, R., Michel, B. and Antonsen, P.** (1996). Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *Journal of Experimental Biology* **199**, 129–140.
- Weidenmüller, A., Mayr, C., Kleineidam, C. J. and Roces, F.** (2009). Preimaginal and Adult Experience Modulates the Thermal Response Behavior of Ants. *Current Biology* **19**, 1897–1902.
- Weissbrod, A., Shapiro, A., Vasserman, G., Edry, L., Dayan, M., Yitzhaky, A., Hertzberg, L., Feinerman, O. and Kimchi, T.** (2013). Automated long-term tracking and social behavioural phenotyping of animal colonies within a semi-natural environment. *Nature Communications* **4**, 2018.
- Whitford, W. G. and Ettershank, G.** (1975). Factors Affecting Foraging Activity in Chihuahuan Desert Harvester Ants. *Environmental Entomology* **4**, 689–696.
- Wiener, N.** (1948). *Cybernetics or control and communication in the animal and the machine*.
- Wilgenburg, E. V., Clémencet, J. and Tsutsui, N. D.** (2009). Experience influences aggressive behaviour in the Argentine ant. *Biology Letters* rsbl20090616.
- Wilson, E. O.** (1953). The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. *The Quarterly Review of Biology* **28**, 136–156.
- Wilson, E. O.** (1971). The insect societies. *The insect societies*.
- Wilson, E. O.** (1976). Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behav Ecol Sociobiol* **1**, 141–154.
- Wilson, E. O.** (1983). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behav Ecol Sociobiol* **14**, 47–54.
- Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H.** (2006). The Ant Odometer: Stepping on Stilts and Stumps. *Science* **312**, 1965–1967.
- Yamanaka, O. and Takeuchi, R.** (2018). UMATracker: an intuitive image-based tracking platform. *Journal of Experimental Biology* jeb.182469.