



HAL
open science

Aspects fonctionnels et morphogenèse des nids de termites et de fourmis : effets de la température et de l'humidité

Rémi Gouttefarde

► **To cite this version:**

Rémi Gouttefarde. Aspects fonctionnels et morphogenèse des nids de termites et de fourmis : effets de la température et de l'humidité. Biodiversité et Ecologie. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2017. Français. NNT : 2017TOU30357 . tel-02276029

HAL Id: tel-02276029

<https://theses.hal.science/tel-02276029>

Submitted on 2 Sep 2019

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

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



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par : l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue le 15/12/2017 par :

RÉMI GOUTTEFARDE

Aspects fonctionnels et morphogenèse des nids de termites et de fourmis : effets de la température et de l'humidité

JURY

RICHARD FOURNIER
CHRISTIAN JOST
RICHARD BON
CLAIRE DETRAIN
RAPHAËL BOULAY
CORINNE ROULAND-LEFÈVRE
ANDREA PERNA

Pr, LAPLACE, UT3-PS, Toulouse
MC, CRCA, UT3-PS, Toulouse
MC, CRCA, UT3-PS, Toulouse
DR, USE, ULB, Bruxelles
Pr, IRBI, UFR, Tours
DR, IRD, IEES-Paris, Paris
MC, Univ. Roehampton, Londres

Président du jury
Directeur de thèse
Co-directeur de thèse
Rapporteure
Rapporteur
Rapporteure
Examineur

École doctorale et spécialité :

SEUAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de Recherche :

Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA) - UMR 5169

Directeurs de Thèse :

Christian JOST et Richard BON

Rapporteur(e)s :

Claire DETRAIN, Raphaël BOULAY et Corinne ROULAND-LEFÈVRE

Remerciements

Je m'excuse par avance pour la longueur de ces remerciements, mais je n'envisageais pas le fait de ne pas remercier toutes les personnes qui ont contribué à ce que je présente ce travail de thèse aujourd'hui.

J'adresse donc en premier lieu ces remerciements à Christian Jost et à Richard Bon, mes directeurs de thèse. Merci pour avoir décidé de me faire confiance il y a trois ans pour mener à bien ce projet. Merci aussi pour avoir toujours essayé de m'apporter l'aide dont j'avais besoin malgré vos contraintes respectives et vos emplois du temps souvent chargés. J'ai avant tout apprécié vos qualités humaines, notamment dans les moments difficiles et dans les périodes de remise en question.

Merci à Claire Detrain, Raphaël Boulay et Corinne Rouland-Lefèvre pour me faire l'honneur de rapporter et de juger ce travail, ainsi que d'avoir accepté de participer à mon jury.

Merci également à Richard Fournier et à Andrea Perna pour avoir accepté mon invitation à participer à mon jury de thèse.

Je tiens maintenant à remercier tous ceux sans qui je n'aurais certainement jamais suivi cette voie.

Je souhaite avant tout remercier Bruno Corbara qui m'a fait découvrir l'éthologie et le monde des insectes sociaux quand j'étais encore étudiant en deuxième année de licence de psychologie à l'Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand. Vous êtes incontestablement l'élément-clef sans qui je ne me serais jamais dirigé vers ce domaine scientifique.

Toute ma gratitude à Pierre Blacher, Boris Yagound, Stéphane Chameron et Nicolas Châline qui furent mes encadrants lors des trois premiers stages que j'ai effectué au LEEC quand j'étais en Licence, puis en Master à l'Université Paris 13. Ces stages ont sans nul doute contribué à me donner l'envie de poursuivre en thèse. Je ne vous remercierai jamais assez tous les quatre pour tout ce que vous m'avez appris durant ces trois années que j'ai passé au LEEC. Je remercie donc par la même occasion tous les gens que j'ai eu l'occasion de croiser à Paris 13, que ça soit au LEEC ou sur les bancs de la fac !

Le chemin se poursuit avec mon arrivée à Toulouse et au CRCA.

Je souhaite remercier tout le personnel « technique » du CRCA. Merci à Christine Renault et à Alex Gabrielli toujours efficaces pour gérer les divers problèmes administratifs. Merci à Patrick Arrufat pour le temps passé à développer les dispositifs que j'ai utilisé sur le terrain au Brésil et pour toutes les explications « électroniciennes » ainsi que pour sa bonne humeur. Merci à Maud Combe et à Mathieu Moreau pour avoir créé des programmes qui m'ont fait gagner un temps précieux pour analyser des données des chapitres 4 et 5.

Merci également à Jacques Lluc du laboratoire LAPLACE qui a gentille­ment effectué divers travaux de maintenance sur le dispositif « gradient ».

Enfin, un immense merci à Gérard Latil. Tu as toujours été d'une aide précieuse durant ces trois années, que cela ait été pour m'aider dans mes bricolages les plus improbables lors de la mise au point des dispositifs expérimentaux, ou pour m'avoir amené plusieurs fois sur le terrain pour récolter des fourmis. Merci également pour m'avoir permis de t'accompagner dans les divers évènements de vulgarisation scientifique, entre autres aux kiosques du musée de Toulouse et dans plusieurs écoles primaires. J'ai vraiment adoré participer à tous ces évènements et j'ai beaucoup appris avec toi (et merci aussi pour les nombreuses anecdotes sur l'histoire de la région Toulousaine). Plus personnellement, je te remercie chaleureusement pour ta patience, ta bonne humeur quotidienne et ta gentillesse qui contribueront j'en suis sûr à me faire garder en tête un bon souvenir du CRCA.

Côté chercheur, je tiens particulièrement à remercier Vincent Fourcassié qui a souvent été d'une aide précieuse. Merci aussi pour m'avoir accompagné au Brésil lors de ma dernière mission de terrain. Merci également aux autres membres de l'équipe CAB pour leurs divers conseils lors des réunions d'équipe.

Merci à Michel Brossard pour avoir pris le temps de discuter avec moi et de me donner des conseils pour le terrain lors de ma visite à l'IRD de Montpellier.

Merci à Christophe Baehr avec qui j'ai eu beaucoup de plaisir à collaborer et qui a toujours été patient quand il s'agissait de m'expliquer les rudiments de la physique.

Merci à Fatima Zohra Mokrane et à l'équipe de radiologie de l'hôpital de Rangueil pour avoir accepté de passer nos constructions de *Lasius niger* en tomographie.

Je remercie Jean-Louis Deneubourg qui a participé à mon premier comité de thèse ainsi qu'Éric Darrouzet et Raphaël Jeanson, membres de mes premier et second comités de thèse. Je tiens à remercier de façon plus précise Éric pour s'être par la suite impliqué dans l'extraction et l'analyse des échantillons de chimie que j'ai rapporté du Brésil. Et à toi Raphaël un grand merci pour tous tes conseils, pour ton aide et pour les diverses discussions que j'ai pu avoir avec toi et qui m'ont aidé à « garder le bon cap » quand c'était nécessaire. La préoccupation dont tu as souvent fait part m'a beaucoup touché et a contribué à m'aider à me relancer dans les périodes de creux.

Merci également à Jacques Gautrais pour m'avoir aiguillé, et m'avoir fait prendre un peu de recul sur la partie « construction ». Merci aussi d'avoir pris le temps de discuter et de réfléchir avec moi lors de quelques séances de travail très utiles.

Je voudrais aussi remercier Claire Rampon qui a défendu mon dossier au CoDir du CBI et m'a permis d'obtenir une extension de contrat d'un mois pour finir cette thèse dans de bonnes conditions. Je remercie par la même occasion le Centre de Biologie Intégrative (CBI)

pour avoir financé ce mois supplémentaire ainsi que l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier pour avoir financé cette thèse ainsi que plusieurs de mes missions de terrain.

Un merci général pour tous les membres du CRCA qui m'ont aidé ou avec qui j'ai eu le plaisir de discuter.

Enfin un grand merci aux stagiaires que j'ai eu la chance de superviser et qui m'ont souvent bien aidé. Merci donc à Julie Dos Santos, Estelle Bonin, Lou Schitter et Mike Sergent. Je vous souhaite bonne chance pour la suite !

J'ai eu la chance d'effectuer une partie de cette thèse au Brésil.

Je remercie Ana Maria Costa Leonardo ainsi que tous les étudiants de son laboratoire pour m'avoir accueilli à l'UNESP-Rio Claro. Merci également à Celia Camargo-Dietrich pour son aide au Biotério. Je tiens aussi à remercier tous mes colocataires de la República Makuta qui m'ont accueilli lors des trois séjours que j'ai effectués à Rio Claro.

Merci également à Juliana Toledo Lima et à tous les membres de son laboratoire de Dourados qui m'ont accueilli à bras ouverts dans l'État du Mato Grosso do Sul.

Un grand merci à Ives Haifig qui m'a accueilli dans l'État de Minas Gerais et avec qui j'ai eu beaucoup de plaisir à collaborer. Merci également à Sadala pour son hospitalité. Merci aussi à Tiago Carrijo pour son aide taxonomique et sur le terrain.

Un immense merci une fois de plus à Nicolas Châline que j'ai eu la chance de revoir lors de mes divers séjours au Brésil. Merci de m'avoir fait découvrir et de m'avoir accueilli chez toi à São Paulo ainsi que de m'avoir donné l'immense chance de me balader dans la jungle amazonienne à deux reprises lors de nos séjours à Belém. Cela restera sans aucun doute une des plus belles expériences de ma thèse. Merci également à Ronara et Stéphane avec qui j'ai passé des super moments à la chasse aux fourmis !

Je ne pourrai jamais remercier toutes les personnes que j'ai eu la chance de côtoyer au Brésil et qui ont grandement contribué à me faire apprécier ce pays incroyable. Merci donc à tous ceux que j'ai croisés et qui ont fait de mes séjours Outre-Atlantique une expérience inoubliable. Merci à toi, citoyen lambda croisé au détour d'une rue et qui t'es toujours montré accueillant avec moi. J'espère que mon accent *gringo* ne t'a pas arraché les oreilles... *Muito obrigado Brasil!* Je tiens cependant à préciser que je ne remercie pas les *bolinhas de queijo* (Tmtc).

Je remercie chaleureusement tous mes collègues thésards et post-docs du CRCA et tous les copains Toulousains. Je ne prendrais pas le risque de vous nommer un par un au risque d'en oublier. Mais sachez que si je tiens à garder un souvenir de ces trois années de thèse, c'est avant tout celui des bons moments passés avec vous tous, que cela ait été au labo ou en dehors lors de nos innombrables sorties Toulousaines, de Saint-Mich' à Arnaud B, du *Mulligans*

à *La Dernière Chance*. Pour certains d'entre vous, j'ai vraiment trouvé plus que de simples collègues mais de véritables amis et j'oserais presque me risquer à dire, une seconde famille. Sans vous (et je pense que vous vous reconnaîtrez), je ne serais peut-être pas allé jusqu'au bout de l'aventure. Merci à vous pour m'avoir redonné le sourire dans les moments difficiles et pour avoir toujours été présent pour moi dans mes joies comme dans mes peines. Un merci particulier à Kek. Dans ma mémoire, mes « années thèse » resteront indissociables de notre vie à la coloc.

Merci aussi à tous mes amis, d'Auvergne et d'ailleurs. Même si nos rencontres se font de plus en plus rares, et que la distance nous éloigne parfois physiquement, je ne vous oublie pas !

Il y en a une que je n'oublie pas non plus c'est toi, Lucile. Si nos routes se sont séparées, je n'oublie pas le joli bout de chemin qu'on a fait tous les deux. Je n'oublie pas non plus quel soutien tu as été pour moi pendant toutes ces années que j'ai eu la chance de partager avec toi, et tout ce que tu m'as apporté.

Et toi, Γαλαζοπαπα Διτσα, tu sais quoi...

Je termine cette longue série de remerciements par ceux que je souhaite bien entendu exprimer à ma famille.

Merci à mes grands-parents. À mes grands-pères Tinel et Georges (qui nous a malheureusement quitté au début de ma thèse), pour m'avoir transmis leur amour de la nature et pour m'avoir appris tant de choses. Et à mes grands-mères, Thérèse et Yvette qui quant à elles, m'ont appris à apprécier les « fruits de la nature », en les transformant par leur magie et en me les faisant partager au creux d'une assiette toujours bien garnie. Plus sérieusement, merci pour tout ce que vous avez fait pour moi depuis toujours.

Merci à vous Tata Françoise et Tata Patricia (*alias* Tantine), vous qui avez aussi toujours été là pour moi.

Merci à tous mes cousins que je n'oublie pas non plus.

Enfin, mes derniers remerciements sont pour toi Étienne, mon frère adoré, mon meilleur ami. J'espère que tu réalises à quel point tu comptes pour moi. Et pour vous papa, maman. Je n'oublie pas la chance que j'ai d'avoir des parents comme vous. Vous qui avez toujours respecté mes choix et qui m'avez toujours soutenu. Vous qui m'avez permis de me construire dans un environnement propice à l'ouverture d'esprit et à la découverte des richesses de ce monde. Merci du fond du cœur pour tout ce que vous avez toujours fait pour moi. Merci pour votre amour.

Merci à vous tous qui, de près ou de loin, m'avez entouré et soutenu durant toutes ces années.

À Angus McG., éternelle source d'inspiration...

Préambule à la thèse

Ce projet de thèse a été principalement dirigé par Christian Jost qui consacre depuis plusieurs années l'essentiel de ses recherches à l'étude des comportements collectifs, principalement au phénomène de la construction chez les insectes sociaux. Il a été co-encadré par Richard Bon, dont les travaux portent également sur les comportements collectifs, principalement les déplacements collectifs chez les vertébrés. Cette thèse s'inscrit dans la continuité du projet inter-disciplinaire MESOMORPH¹ soutenu par l'ANR (ANR-06-BYOS-0008) qui avait pour objectif de caractériser le processus de morphogénèse des nids d'insectes sociaux. La partie « biologique » du projet MESOMORPH était principalement assurée par des membres de l'équipe *Dynactom*² (dirigée par Guy Theraulaz) au sein du *Centre de Recherches sur la Cognition Animale*³ (Dir. Martin Giurfa ; Co-dir. Claire Rampon).

Quelques mois après le début de ce projet de thèse, l'équipe *Dynactom* a été remaniée et j'ai pour ma part été intégré à l'équipe CAB⁴ (dirigée par Vincent Fourcassié). Les travaux de recherche de cette équipe visent à identifier les mécanismes comportementaux qui sous-tendent les comportements collectifs observés en biologie. L'enjeu est d'identifier et de comprendre les processus impliqués dans la transition entre la réalisation d'un comportement individuel « simple » et une activité collective coordonnée au sein de divers groupes animaux (insectes sociaux, poissons, humains, moutons...). L'essentiel des travaux réalisés au sein de l'équipe combinent expérimentation et modélisation en suivant une approche ascendante. La démarche consiste à proposer un modèle quantitatif élaboré à partir des données recueillies expérimentalement (Fig. 1). On regarde ensuite l'adéquation entre les données expérimentales et les données simulées à partir du modèle. On peut par la suite penser de nouvelles expériences en s'inspirant du modèle et produire de nouvelles données qui viendront à leur tour alimenter et enrichir le modèle. La démarche consiste donc à construire pas à pas un modèle parcimonieux en essayant de se baser sur des hypothèses biologiques validées expérimentalement. Dans cette optique, un des enjeux de ce projet de thèse était d'améliorer la connaissance que l'on a actuellement des modèles biologiques utilisés depuis maintenant plusieurs années par l'équipe pour étudier le phénomène de construction. J'ai ainsi effectué 4 missions au Brésil afin de récolter des données biologiques et écologiques sur deux espèces de termites brésiliens : *P. araujo* et *C. cumulans*.

1. <http://www.mesomorph.org/>

2. Dynamiques complexes et réseau d'interactions dans les sociétés animales

3. CRCA - UMR 5169 - CNRS Université Paul Sabatier

4. *Collective Animal Behavior*

Ce travail de thèse s'inscrit dans la démarche générale décrite précédemment (c.f. Fig. 1 pour un schéma récapitulatif), en se restreignant aux deux premières étapes de la démarche : d'une part d'observer et mesurer les manifestations de patrons (*patterns*) collectifs (ici les constructions réalisées par les termites et de fourmis) et d'autre part réaliser des expériences pour comprendre les mécanismes impliqués dans le processus de morphogénèse de ces patrons.

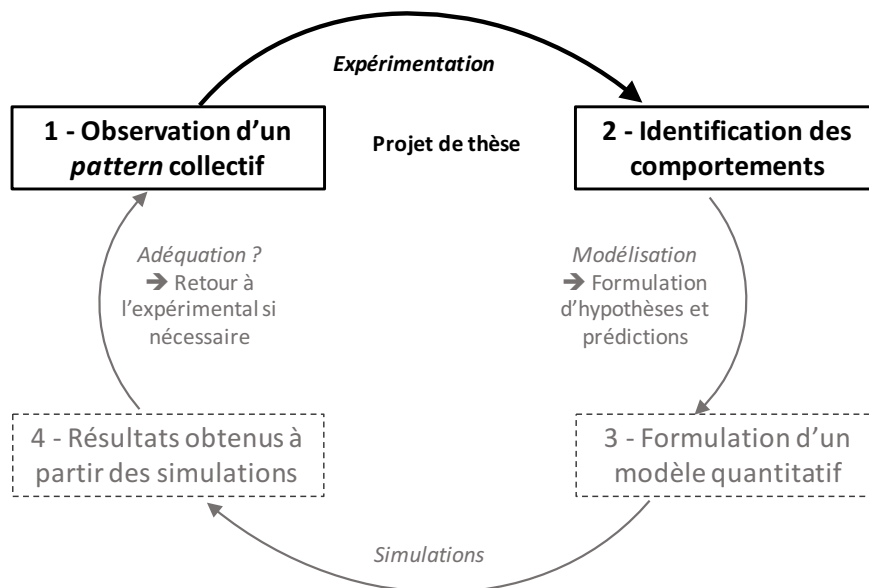


FIGURE 1 – Méthodologie suivie au sein de l'équipe CAB. Ce projet de thèse est axé sur les deux premières étapes.

Table des matières

1 Introduction générale	13
1.1 Les constructions dans le monde animal	13
1.2 L'importance du nid chez les insectes sociaux	14
1.3 Régulation des facteurs abiotiques dans les nids	17
1.3.1 La thermorégulation des termitières : une croyance populaire ?	17
1.3.2 Une histoire de compromis	21
1.3.3 Modèles utilisés : <i>Cornitermes cumulans</i> et <i>Procornitermes araujo</i> , termites néotropicaux constructeurs de monts	24
1.3.3.1 Choix des modèles et objectifs pour la thèse	24
1.3.3.2 Biologie des espèces	24
1.3.3.3 Caractéristiques des nids	24
1.4 Mécanismes de construction du nid	28
1.4.1 La température : un facteur affectant le processus de construction ?	28
1.4.2 Des insectes architectes ?	29
1.4.3 Construction chez les insectes solitaires	29
1.4.4 Construction chez les insectes sociaux	31
1.4.4.1 La stigmergie	31
1.4.4.2 L'auto-organisation	32
1.4.4.3 De l'observation des comportements individuels aux modèles de construction	33
1.4.5 Modèle utilisé : la fourmi holarctique <i>Lasius niger</i>	34
1.4.5.1 Choix du modèle et objectifs pour la thèse	34
1.4.5.2 Biologie de l'espèce	35
1.4.5.3 Caractéristiques des nids	35
1.5 Plan et objectifs généraux de la thèse	36
2 Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujo</i>	39
2.1 Introduction	39
2.2 Campagne effectuée à Rio Claro (SP) en novembre 2014	41

2.2.1	Matériel et méthodes	41
2.2.1.1	Matériel biologique et lieu de l'étude	41
2.2.1.2	Protocole expérimental	41
2.2.2	Résultats	43
2.2.2.1	Température	43
2.2.2.2	Humidité relative	46
2.2.3	Discussion	46
2.3	Campagne effectuée à Uberlândia (MG) en novembre 2016	46
2.3.1	Matériel biologique, terrain et dispositif expérimental	47
2.3.2	Morphologie des nids des deux espèces	50
2.3.3	Thermorégulation du nid chez <i>P. araujo</i> : article soumis à PLoS ONE	52
2.4	Résumé	52
2.4.1	Thermorégulation du nid chez <i>C. cumulans</i>	81
2.4.1.1	Interprétation des images rasterisées	81
2.4.1.2	Phases de réchauffement/refroidissement	85
2.4.1.3	Diffusion de la chaleur	88
2.4.2	Comparaison entre les deux espèces	88
2.5	Discussion	91
3	Effet de la température et de l'humidité sur la survie des ouvriers et des soldats des termites <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujo</i>	95
3.1	Introduction	95
3.2	Expérience préliminaire (Rio Claro (SP), novembre 2014)	97
3.2.1	Matériel et méthodes	97
3.2.1.1	Matériel biologique	97
3.2.1.2	Dispositif expérimental et protocole	98
3.2.1.3	Statistiques	98
3.2.2	Résultats	99
3.2.3	Conclusion	99
3.3	Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)	100
3.3.1	Matériel et méthodes	100
3.3.1.1	Matériel biologique	100
3.3.1.2	Expérience de survie	101
3.3.1.3	Analyses statistiques	104
3.3.2	Résultats	104
3.3.3	Conclusion	111
3.4	Mesure de la taille (Rio Claro (SP), novembre 2016)	111

TABLE DES MATIÈRES

3.4.1 Matériel biologique	111
3.4.2 Méthode de mesure	111
3.4.3 Statistiques	111
3.4.4 Résultats	112
3.5 Identification des profils en hydrocarbures cuticulaires (Rio Claro (SP), novembre 2016)	113
3.5.1 Matériel biologique	113
3.5.2 Protocole d'extraction et analyse des profils cuticulaires	113
3.5.3 Analyse des données	114
3.5.4 Résultats	115
3.6 Discussion	120
4 Préférendum thermique des ouvrières de la fourmi <i>L. niger</i> sur un gradient de température	123
4.1 Introduction	123
4.2 Expérience : répartition sur un gradient de température	126
4.2.1 Matériel biologique	126
4.2.2 Dispositif expérimental	126
4.2.3 Protocole expérimental	128
4.2.4 Analyse des données	128
4.2.5 Résultats	131
4.2.6 Discussion	134
5 Effets de la température sur le processus de construction des piliers chez la fourmi <i>L. niger</i>	135
5.1 Introduction	135
5.2 Pré-expérience : construction <i>de novo</i> sur un dispositif « en libre accès »	139
5.2.1 Matériel biologique	139
5.2.2 Dispositif et protocole expérimental	139
5.2.3 Statistiques	140
5.2.4 Résultats	141
5.2.5 Discussion	141
5.3 Expérience : Construction <i>de novo</i> sur un dispositif « contraignant »	142
5.3.1 Matériel biologique	142
5.3.2 Dispositif et protocole expérimental	142
5.3.3 Reconstruction des matrices de surfaces	144
5.3.4 Tomographies à rayon X	147
5.3.5 Analyse des données et statistiques	148

5.3.5.1	Volume creusé et construit : un indicateur du nombre de plafonds?	148
5.3.5.2	Distance inter-piliers	149
5.3.5.3	Statistiques	150
5.3.6	Résultats	151
5.3.6.1	Estimation de la quantité de plafonds	151
5.3.6.2	Distance inter-piliers	155
5.3.7	Discussion	158
6	Discussion générale	161
6.1	Rappel des objectifs principaux de la thèse	161
6.2	Quid de la régulation des facteurs abiotiques dans les nids de termites?	162
6.3	Mécanismes impliqués dans le processus de construction des structures	166
6.4	Conclusion et perspectives	169
A	Tunnel de fourragement chez <i>C. cumulans</i>	171
B	Enregistrement de la température et de l'humidité dans un nid de <i>L. niger</i>	
	au laboratoire : test du dispositif d'enregistrement utilisé au Brésil	173
	Bibliographie	173

Table des figures

1	Méthodologie suivie au sein de l'équipe CAB.	8
1.1	Diversité des constructions des insectes sociaux à travers le monde.	16
1.2	Différents modèles proposés pour expliquer la régulation des facteurs abiotiques des nids de termites champignonnistes.	18
1.3	Le <i>Eastgate center</i> : un bâtiment <i>bioinspiré</i> .	19
1.4	Température enregistrée au cours d'une année dans un nid de <i>Macrotermes michaelseni</i> et dans le sol voisin à 1m de profondeur.	20
1.5	Lien entre l'architecture du nid et les facteurs abiotiques chez <i>Macrotermes bellicosus</i> .	22
1.6	Biotope de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	25
1.7	Coupe sagittale de petits nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	26
1.8	Développement du nid de <i>Cornitermes cumulans</i> d'après Grassé (1958).	27
1.9	Construction séquentielle chez la guêpe solitaire <i>Paralastor sp.</i>	30
1.10	Illustration du principe de la stigmergie théorisé par Grassé (1959, 1967) dans le cadre de la construction d'un pilier chez le termite.	32
1.11	Reine et ouvrières de <i>Lasius niger</i> .	35
1.12	Nid de <i>Lasius niger</i> .	36
2.1	Terrain expérimental et placement des sondes de températures lors de la première campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	42
2.2	Températures enregistrées dans des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> lors de la première campagne de mesures.	45
2.3	Terrain expérimental dans laquelle s'est déroulée la deuxième campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	48
2.4	Installation des enregistreurs de température et d'hygrométrie dans les nids lors de la deuxième campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	49
2.5	Morphologie des nids utilisés lors de la deuxième campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	51
2.6	Séries temporelles montrant l'évolution de la température au cours du temps selon les différentes sondes placées dans les nids de <i>C. cumulans</i> .	82

2.7	Données brutes rasterisées pour <i>C. cumulans</i> .	83
2.8	Données normalisées rasterisées pour <i>C. cumulans</i> .	83
2.9	Anomalie moyenne rasterisée pour <i>C. cumulans</i> .	84
2.10	Anomalie horaire rasterisée pour <i>C. cumulans</i> .	84
2.11	Dynamique des températures moyennes pour <i>C. cumulans</i> .	86
2.12	Incréments rasterisés pour <i>C. cumulans</i> .	87
2.13	Température et humidité relative enregistrée dans les nids de <i>C. cumulans</i> et de <i>P. araujoi</i> .	89
3.1	Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience de survie réalisée en novembre 2014.	99
3.2	Courbes de survie des deux espèces aux 4 températures durant l'expérience de thermotolérance de novembre 2014.	100
3.3	Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience de survie réalisée en novembre 2015.	101
3.4	Approche statistique utilisée pour analyser les données de survie.	104
3.5	Courbes de survie des ouvriers des deux espèces aux 6 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.	106
3.6	Courbes de survie des soldats des deux espèces aux 4 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.	106
3.7	Boîtes à moustaches indiquant la distribution des temps de survie des ouvriers des deux espèces aux 6 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.	107
3.8	Boîtes à moustaches indiquant la distribution des temps de survie des soldats des deux espèces aux 4 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.	108
3.9	Temps de survie moyen et effet espèce sur la survie lors de la seconde expérience.	110
3.10	Photographie prise avec la loupe binoculaire et utilisée pour estimer les dimensions des termites.	112
3.11	Boîtes à moustaches pour les différentes mesures de tailles pour les deux castes de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoi</i> .	112
3.12	Analyse discriminante entre les deux espèces et les deux castes.	118
3.13	Proportion relative moyenne des pics retenus selon leur temps de rétention.	119
4.1	Photographie du dispositif expérimental permettant de créer un gradient de température.	127
4.2	Image produite avec la méthode d'estimation du nombre de fourmis par le logiciel ImageJ.	129

TABLE DES FIGURES

4.3	Comparaison entre la méthode d'estimation automatique et une analyse manuelle.	130
4.4	Heatmap montrant la dynamique spatio-temporelle des proportions de fourmis sur les différentes zones du dispositif pour la condition <i>contrôle</i> .	131
4.5	Boîtes à moustaches montrant la distribution des proportions moyennes (sur toute la durée de l'expérience) des nourrices et des fourrageuses aux extrémités du dispositif pour la condition <i>contrôle</i> .	132
4.6	Heatmap montrant la dynamique spatio-temporelle des proportions de fourmis sur les différentes zones du dispositif pour la condition <i>test</i> .	132
4.7	Boîtes à moustaches montrant la distribution des proportions moyennes (sur toute la durée de l'expérience) des nourrices et des fourrageuses aux extrémités du dispositif pour la condition <i>test</i> .	133
5.1	Dynamique d'agrégation des cadavres chez la fourmi <i>Messor sancta</i> .	136
5.2	Dynamique d'agrégation des cadavres à différentes températures.	137
5.3	Effet de la phéromone sur la croissance et la forme des patrons observés dans les simulations du modèle et dans les expériences de Khuong et al. (2016).	138
5.4	Dispositif utilisé dans la pré-expérience de construction (dispositif « libre accès »).	140
5.5	Nombre moyen de fourmis présentes sur le dispositif de construction selon la température dans l'expérience en « libre accès ».	141
5.6	Dispositif utilisé dans la seconde expérience de construction (dispositif « contraignant »).	142
5.7	Protocole expérimental de l'expérience de construction avec les dispositifs « contraignants ».	143
5.8	Méthode de reconstruction des matrices de surface.	145
5.9	Représentation graphique des matrices de surfaces après reconstruction.	146
5.10	Tomographie à rayon X des constructions de <i>L. niger</i> .	147
5.11	Plafond couvrant les piliers.	148
5.12	Méthode de calcul des distances inter-piliers.	150
5.13	Dynamique des volumes construits et creusés au cours de l'expérience.	152
5.14	Différence de quantité de plafonds entre les 3 températures à la fin de l'expérience.	154
5.15	Graphiques des distances inter-piliers.	155
5.16	Distances inter-piliers et distances au plus proche pilier calculées avec les données issues des tomographies.	157
5.17	Vitesse moyenne de déplacement des ouvrières de <i>L. niger</i> .	158
5.18	Comparaison entre les résultats des simulations du modèle de Khuong et al. (2016) et des résultats expérimentaux obtenus dans nos expériences.	160
6.1	Comparaison de la forme entre les nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujo</i> .	164

6.2	Distribution des comportements réalisés par les ouvriers du termites <i>Macrotermes michaelseni</i> dans l'étude Petersen et al. (2015).	167
A.1	Tunnel de fourragement chez <i>C. cumulans</i> .	172
B.1	Température et humidité relative enregistrée au laboratoire dans un nid de <i>L. niger</i> .	174

Liste des tableaux

1.1	Fonction des structures animales dans divers taxons d'après Hansell (2005).	14
1.2	Caractéristiques morphologiques des soldats des deux espèces d'après Coles de Negret & Redford (1982).	25
1.3	Résistance des nid et matériaux utilisés par les ouvrier lors de la construction Coles de Negret & Redford (1982).	28
2.1	Caractéristiques des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoï</i> issus de la première campagne de suivi.	42
2.2	Valeurs de températures obtenus pour chaque sonde lors de la première campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoï</i> .	44
2.3	Mesures des nids utilisés pour les enregistrements de température et d'hygrométrie obtenues lors de la deuxième campagne de suivi des nids de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoï</i> .	50
2.4	Coefficient de diffusion dans les nids de <i>C. cumulans</i> obtenus lors de la deuxième campagne de suivi.	88
2.5	Températures enregistrées par les sondes positionnées à différents emplacements dans les nids de <i>P. araujoï</i> et <i>C. cumulans</i> lors de la deuxième campagne de suivi.	90
2.6	Humidité relative (%) enregistrée dans les nids de <i>P. araujoï</i> et <i>C. cumulans</i> lors de la deuxième campagne de suivi.	91
3.1	Plan expérimental de la première expérience de survie.	98
3.2	Plan expérimental et effectifs pour l'expérience de survie réalisée sur les ouvriers lors de la seconde expérience de survie.	103
3.3	Plan expérimental et effectifs pour l'expérience de survie réalisée sur les soldats lors de la seconde expérience de survie.	103
3.4	Résultats des analyses de survie de la seconde expérience.	109
3.5	Taille des ouvriers et des soldats de <i>C. cumulans</i> et <i>P. araujoï</i> .	113
3.6	Proportions relatives des composés trouvés chez les ouvriers de <i>C. cumulans</i> et de <i>P. araujoï</i> .	116

3.7 Proportions relatives des composés trouvés chez les soldats de <i>C. cumulans</i> et de <i>P. araujo</i>	117
4.1 Médianes des proportions moyennes de fourmis aux extrémités du dispositif expérimental pour la condition <i>contrôle</i>	131
4.2 Médianes des proportions moyennes de fourmis aux extrémités du dispositif expérimental pour la condition <i>test</i>	133
5.1 Tableaux récapitulatifs des comparaisons des ratios entre les volumes construit/creusé estimant la quantité de plafonds pour les 3 températures.	153
5.2 Tableaux récapitulatifs des comparaisons entre les 3 températures pour les distances inter-piliers et la distance au plus proche pilier.	156

Chapitre 1

Introduction générale

1.1 Les constructions dans le monde animal

La construction est un phénomène retrouvé chez de nombreuses espèces du monde animal (Hansell, 2005, 2007). D'après Hansell (2005) les constructions animales assurent principalement trois fonctions : se protéger, piéger des proies et favoriser la communication intraspécifique (Tab. 1.1). La protection contre les prédateurs et les aléas climatiques revêtent une importance particulière pour les espèces nidicoles dont les jeunes connaissent un développement souvent lent et s'avèrent en général très vulnérables à la naissance (Collias & Collias, 1984). Le nid permet aussi de stocker la nourriture, ce qui permet d'assurer des réserves alimentaires indispensables pour les espèces vivant dans des régions aux saisons marquées qui peuvent induire des périodes de disettes importantes (Hansell, 2005). Chez certaines espèces, les constructions jouent également une fonction importante dans les comportements reproducteurs comme chez les oiseaux jardiniers de la famille des *Ptilonorhynchidae* (Gilliard, 1969). Les constructions animales assurent donc plusieurs fonctions très différentes selon les taxons considérés. Dans cette thèse, nous nous focaliserons uniquement sur les structures bâties par les insectes sociaux chez qui la construction joue surtout un rôle de protection de la colonie.

Les matériaux utilisés par les animaux pour construire sont très variés et peuvent soit être collectés, soit provenir de substances organiques auto-sécrétées. Ils peuvent être d'origine organique comme les fragments de plantes, les champignons, les lichens, les poils, les plumes ou encore les soies (Hansell et al., 2014). Ils peuvent aussi être d'origine minérale comme les pierres ou la boue. Les matériaux minéraux sont très souvent utilisés dans un premier type de structure dit « en compression » car ces constructions sont supportées par une base auquel du matériel est ajouté progressivement par le dessus. C'est par exemple le cas des structures bâties par certaines espèces de termites et de fourmis qui construisent des nids en forme de mont (Fig. 1.1.A, C, D & E). À l'inverse, certaines structures sont construites « en suspension », c'est à

TABLE 1.1 – Fonction des structures animales dans divers taxons d’après Hansell (2005). La distribution des occurrences et l’étendue de leur prévalence et de leur complexité est indiquée par le nombre d’étoiles, avec **** = complexe et quasiment universel dans ce groupe et * = peu fréquent et modeste.

	Habitation	Pièges	Tunnel de fourrage	Structures pour communiquer	Outils
<i>Humains</i>	****	****		****	****
<i>Autres mammifères</i>	**		*		*
<i>Oiseaux</i>	***			**	*
<i>Reptiles</i>	*			*	
<i>Poissons</i>	*	*			
<i>Tuniciers</i>	*	*			
<i>Mollusques</i>	*	**			
<i>Insectes</i>	***	***	*	*	*
<i>Arachnides</i>	**			*	
<i>Crustacés</i>	*		*	*	
<i>Autres arthropodes</i>	*				
<i>Annélides (vers)</i>	*	*	*		
<i>Autres invertébrés</i> (éponges, plathelminthes & échinodermes)			Peu ou dans aucune catégorie		

dire qu’elles sont supportées par le haut. La structure est attachée à un support, soit grâce à un matériau collant, soit grâce à un noeud ou un crochet. Les colles utilisées proviennent généralement de matières organiques auto-sécrétées.

1.2 L’importance du nid chez les insectes sociaux

Dans cette thèse nous nous sommes donc intéressés aux constructions d’insectes sociaux et plus précisément de deux familles issues de deux ordres : les termites (Blattodea) et les fourmis (Hymenoptera). La particularité de ces deux taxons est que toutes les espèces de chaque famille sont *eusociales*. L’eusocialité se définit par un chevauchement de plusieurs générations d’adultes, un soin au couvain coopératif et une division du travail reproductif (Wilson, 1971). Dans la majorité des espèces de termites et de fourmis, la reproduction est monopolisée par une caste dite « royale » composée d’individus qui ne sortent en général pas ou peu du nid. La reine pond une grande quantité d’oeufs et le couvain élevé dans le nid, est protégé des prédateurs et des intempéries. La caste ouvrière assure l’élevage des jeunes (caste des *nourrices*), mais aussi l’approvisionnement de la colonie en nourriture (caste des *fourrageuses*) qui est ramenée et parfois stockée dans le nid. Le nid joue donc un rôle central chez les insectes sociaux car il est à la fois un lieu d’élevage des jeunes, de stockage des réserves alimentaires et de protection de la colonie. Néanmoins il existe des espèces qui ne construisent pas de nid comme les fourmis légionnaires des genres *Eciton* ou *Dorylus* (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Ces fourmis établissent cependant des bivouacs, souvent dans des arbres creux, où la reine et le couvain sont protégés.

De nombreuses espèces de fourmis se limitent d’établir leur nid dans des refuges déjà existants (fissures, cailloux, coquilles diverses, troncs pourris...) ou simplement en creusant

dans le sol (Blüthgen & Feldhaar, 2010). Chez les termites, de nombreuses espèces nidifient dans le bois qu'ils exploitent en tant que ressource alimentaire (Eggleton, 2011). D'autres construisent des nids beaucoup plus élaborés, notamment les espèces champignonnistes (Fig. 1.1.A et 1.1.B). Les termites du genre *Macrotermes* construisent par exemple une partie épigée à leur nid qui prend la forme d'un mont pouvant atteindre plusieurs mètres de haut (Fig. 1.1.A) avec une architecture interne parfois extrêmement complexe. En se replaçant dans un cadre évolutif, il est intéressant de considérer le nid comme un phénotype étendu (Dawkins, 1989; Turner, 2000) lui aussi soumis au processus de la sélection naturelle et donc extrêmement dépendant des pressions environnementales propres à chaque biotope. Les termites (Eggleton, 2011) sont principalement cantonnées aux régions tropicales et sub-tropicales, avec tout de même quelques espèces dans l'hémisphère-nord. Les fourmis ont une aire de répartition beaucoup plus large et on trouve des espèces dans quasiment tous les environnements, des zones arides aux steppes glaciales en passant par les forêts tropicales humides (Fisher, 2010).

Cette diversité des environnements colonisés par les insectes sociaux se traduit dans la diversité des structures construites qui présentent en général des adaptations aux conditions climatiques de chaque biotope considéré (Fig. 1.1).

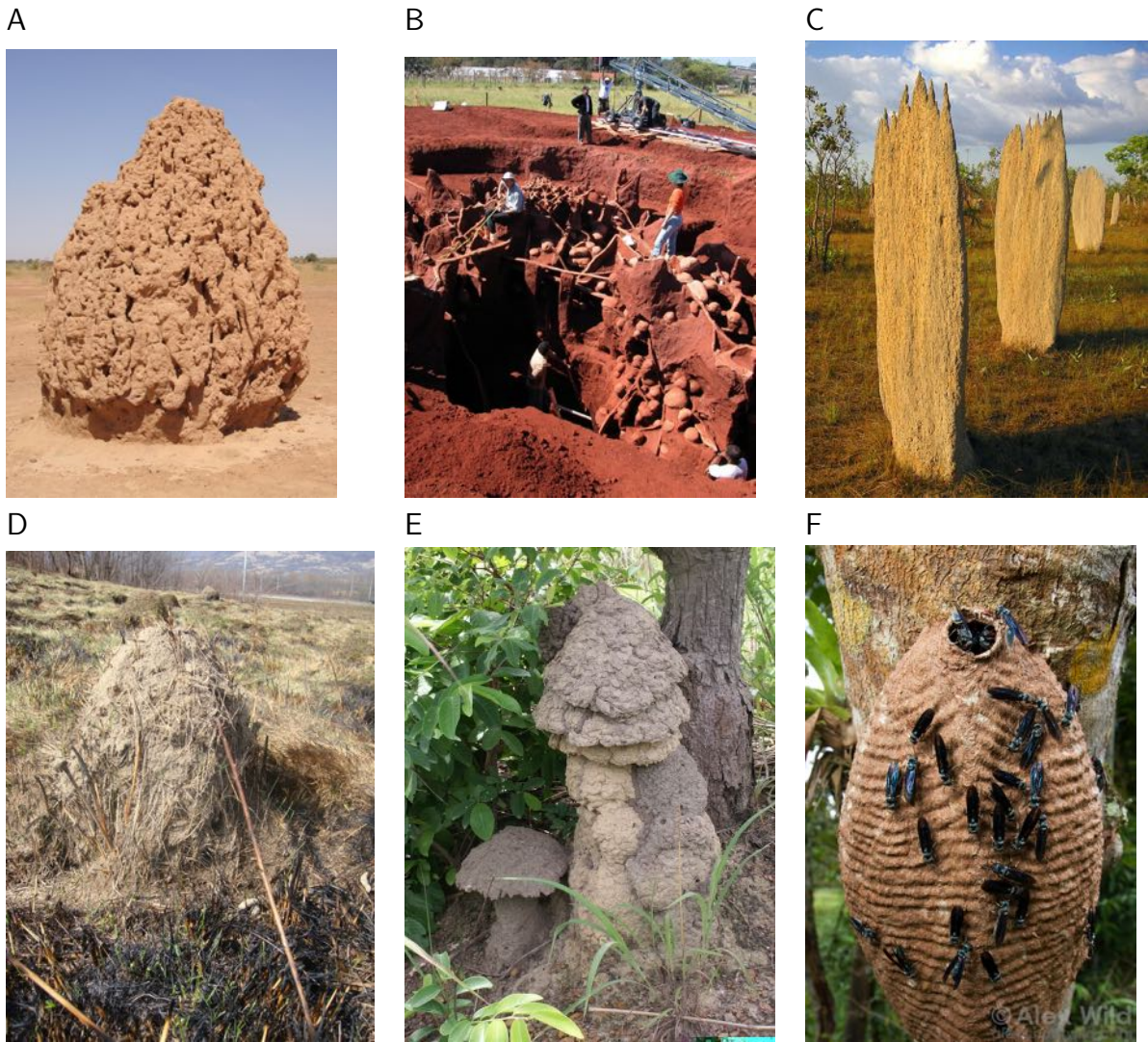


FIGURE 1.1 – Diversité des constructions des insectes sociaux à travers le monde. (A) Terme *Macrotermes sp* (Niger) (photographie par Christian Jost) (B) Fourmi *Atta laevigata* (Brésil) Copyright W. Thaler (C) Terme *Amitermes sp* (Australie) Copyright NeilsPhotography (D) Fourmi *Lasius sp* (Roumanie) (photographie par Christian Jost) (E) Terme *Cubitermes sp* (Guinée) (photographie par Christian Jost) (F) Guêpe *Synoeca cyanea* (Brésil) Copyright Alex Wilde

1.3 Régulation des facteurs abiotiques dans les nids

1.3.1 La thermorégulation des termitières : une croyance populaire ?

Depuis des décennies, on admet populairement que les structures construites par les termites (notamment champignonnistes) assureraient une thermorégulation efficace (Lüscher, 1961; Darlington et al., 1997; Noirot & Darlington, 2000; Jones & Oldroyd, 2006; Korb, 2011).

Un des premiers modèles de thermorégulation dans les nids de termites constructeurs de monts, le modèle du *thermosiphon* (Fig. 1.2.A), a été proposé par Lüscher (1961). Ce modèle s'applique au cas des nids de termites champignonnistes comportant une cheminée centrale close, sans ouverture directe sur l'extérieur. Le haut du mont en revanche se compose d'une paroi poreuse qui joue le rôle d'une interface avec l'extérieur, en permettant les échanges gazeux et le rafraichissement via la vapeur d'eau. L'air frais relativement dense descend dans les parois du nid tandis que l'air chaud issu du métabolisme de la colonie et du champignon remonte par la cheminée centrale. Ce phénomène peut être qualifié de convection¹ thermique car des flux d'air sont induits par le différentiel de température entre le haut et le bas du nid. La création d'un tel flux d'air suivant le principe du siphon permettrait un renouvellement de l'atmosphère du nid et une thermorégulation permise par l'équilibre entre la remontée d'air chaud et la descente d'air frais.

Le modèle du *flux induit* (Fig. 1.2.B), notamment décrit par Vogel (Vogel, 1978; Vogel & Bretz, 1972; Vogel, 1981) s'applique quand à lui aux nids comportant des ouvertures (Weir, 1973) comme ceux du termite *Macrotermes subhyalinus* ou de la fourmi champignonniste *Atta vollenweideri* (Kleineidam et al., 2001). Dans ce cas, un effet *Venturi* est induit par le fait que les larges ouvertures situées au sommet du mont sont exposés à des courants d'air plus importants que les ouvertures situées au bas du nid. Ce différentiel crée une dépression qui provoque l'entrée de l'air frais par les ouvertures situées au niveau du sol tandis que l'air chaud est évacué unidirectionnellement par la cheminée centrale. Il s'agit d'une convection *induite* ou *forcée* car, dans ce cas, les flux d'air dépendent d'une force extérieure, en l'occurrence le vent.

Ces deux modèles ont notamment été une source d'inspiration pour l'architecture humaine. On peut notamment citer le cas du *Eastgate Center* situé à Harare au Zimbabwe (Fig. 1.3). Ce bâtiment conçu par l'architecte Mike Pearce s'inspirerait des recherches et des modèles décrits précédemment. Mais si le système de ventilation bio-inspiré du *Eastgate Center* assure

1. La convection désigne l'ensemble des mouvements internes (verticaux ou horizontaux) qui animent un fluide.

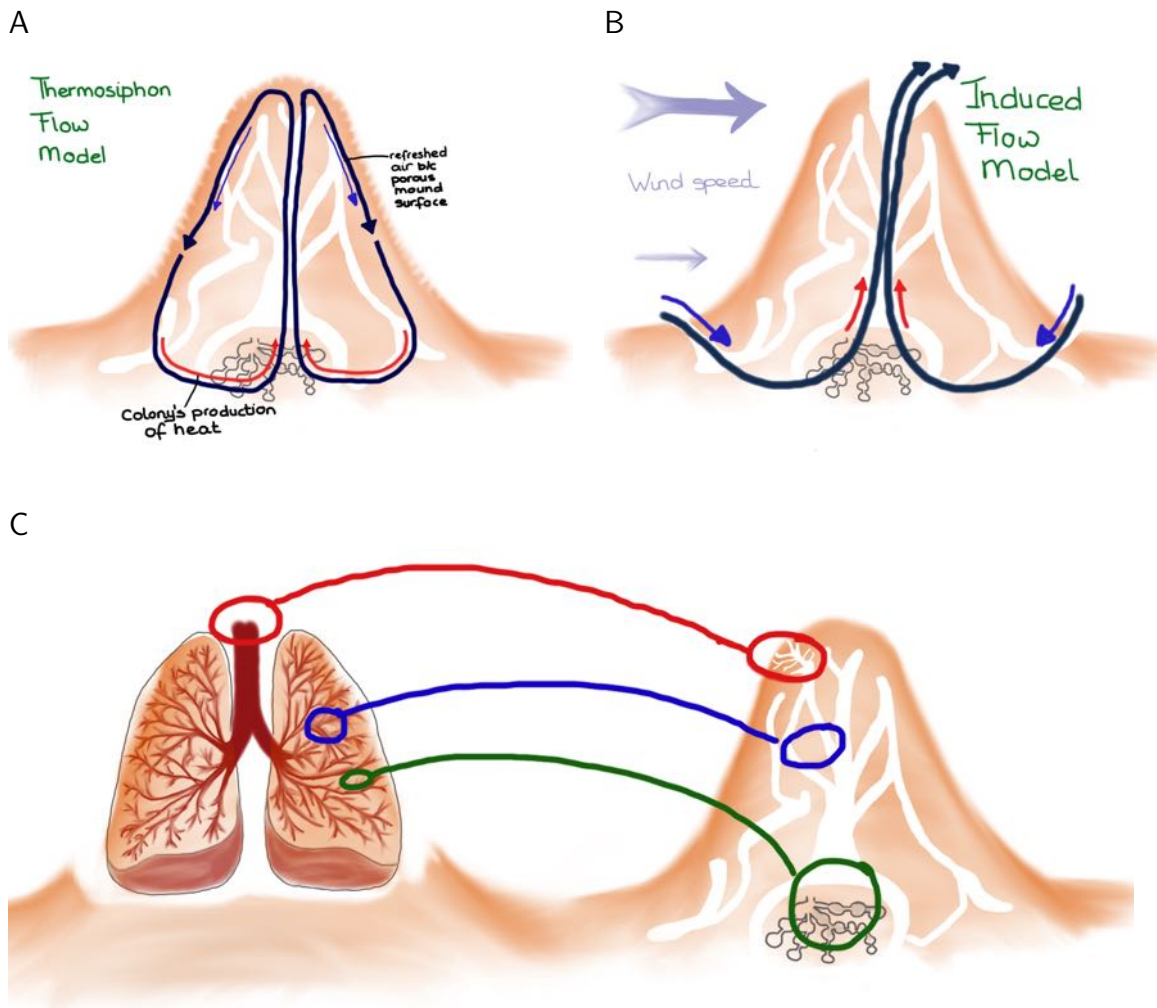


FIGURE 1.2 – Différents modèles proposés pour expliquer la régulation des facteurs abiotiques des nids de termites champignonnistes. (A) Modèle du thermosiphon développé par Martin Lüscher (Lüscher, 1961) et (B) modèle du flux induit (Vogel & Bretz, 1972; Vogel, 1978, 1981) (C) Modèle proposé par Turner & Soar (2008) comparant le nid au système respiratoire des vertébrés. Près de la surface (en rouge), on trouve des zones de convection forcée (flux à haut débit). Plus en profondeur (en bleu) on trouve des zones où les flux ont des débits plus faibles et dits « en vrac » créant un mélange de diffusion-convection. Enfin au cœur du nid là où vit la colonie (en vert), on retrouve des zones où la diffusion prédomine et où les flux sont négligeables. Dessin par Marianne Alleyne, basé sur Turner & Soar (2008).

bien une thermorégulation efficace du bâtiment, il s'avère en réalité que les termitières des Macrotermitinae dont il s'inspire fonctionnent en réalité de la même manière. Selon une étude réalisée par Turner (1994) chez le termite champignonniste *Odontotermes transvaalensis*, le système de ventilation ne semblerait pas jouer de rôle significatif dans la régulation de la température. Ni un élargissement, ni une réduction des tunnels d'aération qui changent pourtant bien le débit du flux d'air, ne modifient significativement la température de la termitière. Les résultats d'une seconde étude menée chez *Macrotermes michaelseni* (Turner & Soar, 2008) indiquent elle que la température au sein du nid varie fortement au cours d'une saison (de 15 à 30°C) et qu'elle ne semble pas différer de la température du sol à 1m de profondeur (Fig. 1.4). Néanmoins, une étude plus récente (Joseph et al., 2016) semble contredire les résultats

1.3 Régulation des facteurs abiotiques dans les nids

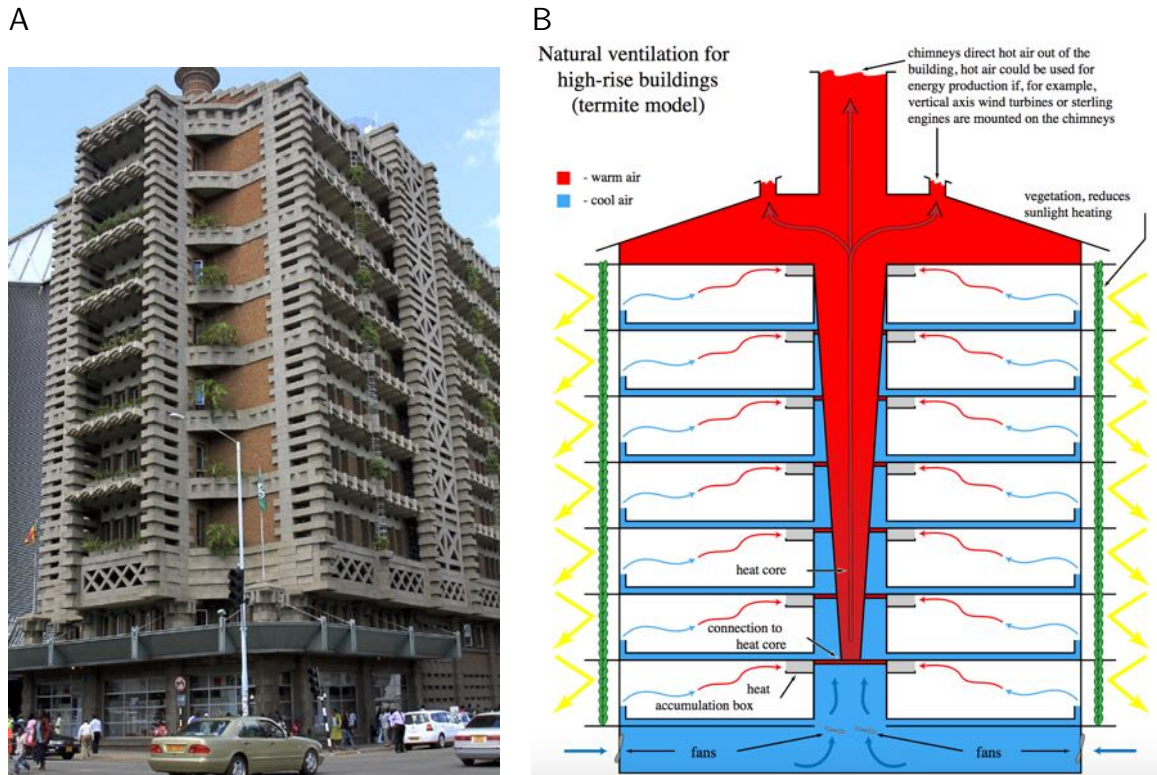


FIGURE 1.3 – Le *Eastgate center* : un bâtiment *bioinspiré* Le fonctionnement de ce bâtiment s'inspire des modèles proposés pour expliquer les supposés phénomènes de thermorégulation des nids des termites champignonnières. (A) Photographie du bâtiment (Photographie Philimon Bulawayo/Reuters). (B) Schémas expliquant le principe de thermorégulation du *Eastgate center* (source : <https://en.wikipedia.org>)

évoqués par Turner. [Joseph et al. \(2016\)](#) ont enregistré les températures et l'humidité dans 44 nids de *Macrotermes* et montrent que les températures enregistrées dans les nids sont en moyenne inférieures de 4°C à celles enregistrées à l'extérieur dans la savane. Leurs résultats indiquent de surcroît que plus la température extérieure s'élève dans la savane, plus l'écart avec la température des monts est grande. Il faut cependant noter que dans cette étude, les nids n'étaient pas suivis en continu pendant de longue période puisque les enregistrements n'avaient lieu qu'une seule fois par nid entre 9h30 et 14h30. Il est donc difficile d'évaluer les effets à long terme des variations saisonnières, pouvant par exemple induire des différences d'activité des termites ou d'humidité du nid (par les pluies), ces facteurs pouvant impacter la thermorégulation.

D'autres travaux conduits chez *Odontotermes badius* ([Geyer, 1951](#)) et chez *Trinervitermes geminatus* ([Josens, 1971](#)), deux termites constructeurs de monts sud africains, indiquent des résultats similaires, avec des fluctuations de températures aussi importantes dans le sol à côté du nid que dans le nid à profondeur équivalente. Une autre étude menée chez *Nasutitermes exitiosus*, un termite australien, les températures du cœur du nid où est stocké le couvain, sont également fluctuantes mais néanmoins toujours plus élevée que celle de l'air et du sol ([Holdaway & Gay, 1948](#)). Plus récemment, ([Field & Duncan, 2013](#)), rapportent que les températures

dans le mont à l'interface du sol fluctuent également en fonction des saisons, mais restent globalement assez stables chez *Trinervitermes trinervoides*, un autre termite sud africain. Cette espèce ne peut pas construire de nid souterrain car elle vit sur un sol très proche d'une couche rocheuse et il lui est donc impossible de creuser un nid profond. (Field & Duncan, 2013) font l'hypothèse que les températures du mont construit en surface par ces termites seraient équivalentes à celle que les termites trouveraient dans un sol à profondeur équivalente.

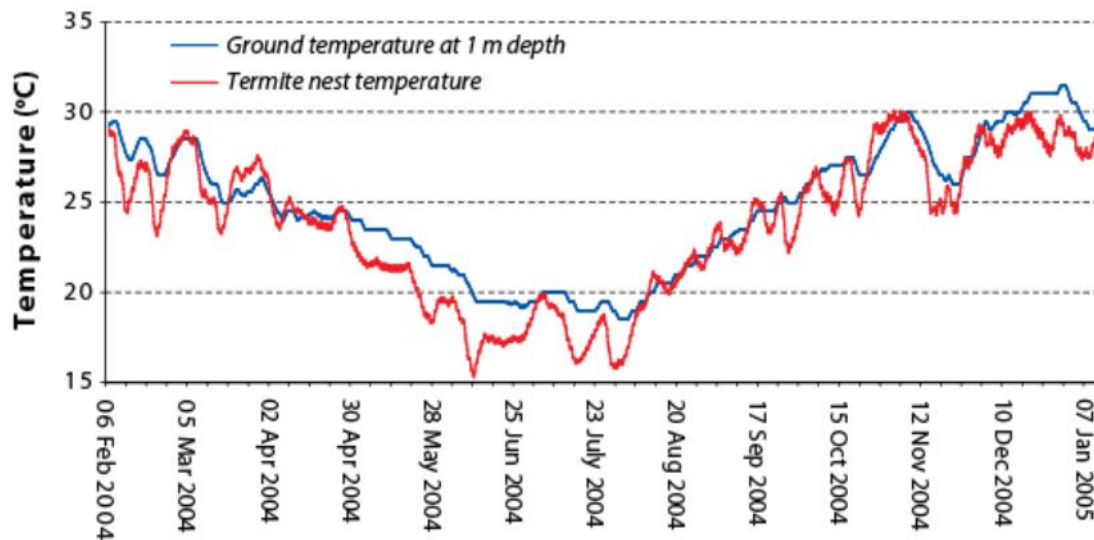


FIGURE 1.4 – Température enregistrée au cours d'une année dans un nid de *Macrotermes michaelseni* et dans le sol voisin à 1m de profondeur. Rouge : températures dans le nid ; bleu : températures dans le sol. (1) la température du nid varie fortement au cours des saisons et (2) elle ne diffère que très peu de la température enregistrée dans le sol. Graphique issu de Turner & Soar (2008).

Suite à l'enregistrement de plusieurs paramètres (température, humidité, flux d'air...) dans des nids de termites champignonnistes *Macrotermes michaelseni* qui sont fermés, et ceux d'*Odontotermes transvaalensis* qui possèdent des cheminées ouvertes, Scott Turner (Turner, 2001; Turner & Soar, 2008; Ocko et al., 2017) a proposé un nouveau modèle pour expliquer le processus de régulation des facteurs abiotiques des structures construites par les termites. Il s'agit en fait d'une synthèse des modèles précédents. Sur la base d'une analogie entre le nid et le système respiratoire des vertébrés (Fig. 1.2.C), Turner propose l'hypothèse que les nids seraient contraints à des phénomènes de convection thermique (Fig. 1.2.A) ou induite (Fig. 1.2.B) ou bien de diffusion de façon plus ou moins importante selon les zones considérées. La partie supérieure et la surface du mont, plus exposées aux vents, subirait des turbulences importantes. En conséquence, l'air circulerait selon d'importantes forces de convection induites par le vent au niveau des sorties et des conduits de surface. En revanche dans ces zones, il y aurait très peu de convection thermique, c'est à dire une convection induite par le principe du thermosiphon lié au métabolisme de la colonie et du champignon. Le fonctionnement s'apparenterait ainsi à celui de la trachée dans le système respiratoire dans laquelle des courants

d'air importants circulent de façon unidirectionnelle. En pénétrant plus profondément dans la cheminée centrale et le *reticulum*², prédomineraient des turbulences résultant d'une combinaison de convection induite et de convection thermique. Cette zone serait analogue aux bronches et aux bronchioles des poumons. Enfin, dans le cœur du nid où vit la colonie et où se trouve la chambre contenant le champignon, des turbulences issues de la convection thermique seraient dominantes et les convections induites seraient négligeables. En outre, il y existerait un phénomène de *diffusion* de la chaleur induit par les termites eux-mêmes qui jouerait un rôle comparable à celui des alvéoles pulmonaires.

1.3.2 Une histoire de compromis

Une colonie de termites ou de fourmis peut-être constituée de millions voire de milliards d'individus (Collins, 1981). De plus, certaines espèces comme les termites des genres *Macrotermes* et *Odontotermes* ou les fourmis attines des genres *Atta* et *Acromyrmex* cultivent un champignon dont elles se nourrissent (Nobre et al., 2011). La colonie et le champignon par leur forte activité métabolique produisent non seulement de la chaleur (Kadochová & Frouz, 2013), mais aussi des produits potentiellement toxiques, notamment des gaz comme le CO₂. Le renouvellement de l'air du nid devient nécessaire afin d'éviter que les concentrations de telles substances toxiques n'atteignent des seuils critiques. Une telle évacuation s'effectue chez certaines espèces via des ouvertures dans le nid qui permettent une circulation de l'air (cf. section 1.3.1). Les termites et les fourmis font cependant face à un compromis puisqu'il est nécessaire de maintenir d'autres paramètres abiotiques, comme la température ou l'hygrométrie à un certain niveau (Korb & Linsenmair, 1998a,b, 1999, 2000). En effet, les termites sont par exemple particulièrement sensibles à la dessiccation (Gibbs & Rajpurohit, 2010). Le développement du couvain dépend également fortement de la température (Mukerji, 1970). Les paramètres abiotiques peuvent par exemple affecter la composition des castes dont certaines se développent plus facilement dans certaines conditions (Scharf et al., 2007; Sattar et al., 2013). La température joue également un rôle crucial dans le développement du champignon. Par exemple les champignons cultivés par les fourmis attines se développent de façon optimale autour de 25°C et ne supportent ni les températures trop basses ni les températures supérieures à 30°C (Quinlan & Cherrett, 1977; Powell & Stradling, 1986).

Le compromis entre maintien d'une température constante et échanges gazeux s'illustre chez l'espèce de termite champignonniste *Macrotermes bellicosus*, notamment trouvés en Côte d'Ivoire. On trouve deux populations de cette même espèce vivant dans deux biotopes différents, la savane et la forêt galerie³. Ces deux environnements diffèrent notamment au niveau

2. Conduits intermédiaires entre la cheminée et les conduits de surface.

3. Forêt dense fermée qui accompagne les cours d'eau dans les régions de savanes

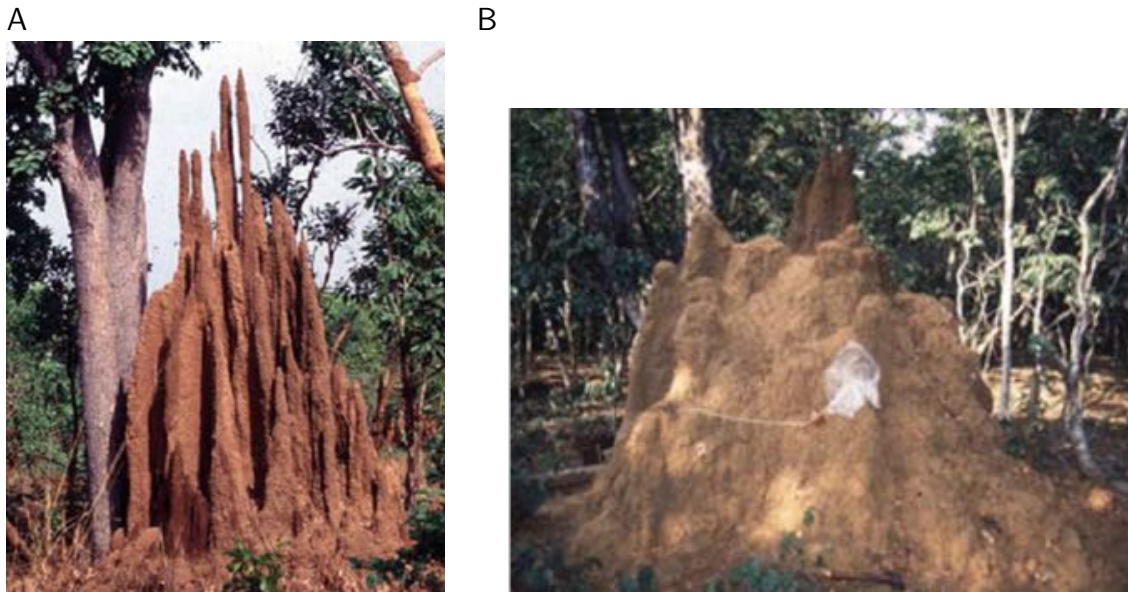


FIGURE 1.5 – Lien entre l'architecture du nid et les facteurs abiotiques chez *Macrotermes bellicosus*. (A) « Nid en cathédrale » typique de la savane (B) « Nid en dôme » typique de la forêt de galerie. Photos issues de Korb (2011).

des températures ambiantes. Elles sont plus élevées et fluctuent beaucoup en savane alors qu'elles sont en moyenne plus basses et plus stables en forêt galerie. Un phénomène singulier semblant lié à ces différences se manifeste par des différences architecturales des nids construits dans chacun des biotopes. Dans la savane, on retrouve des nids que Grassé & Noirot (1961) qualifient de nids en *cathédrale* (Fig. 1.5.A). Ces nids sont assez élancés et peuvent atteindre jusqu'à 4,5 m de haut. Ils sont caractérisés par la présence d'un « clocher » central se terminant par une pointe et de multiples tourettes sur les flancs. Les nids construits par la population située dans la forêt ont pour leur part une forme en *dôme* (Fig. 1.5.B). Ils sont généralement plus bas et dépassent rarement les 2 mètres de hauteur. Les nids en *dôme* sont ainsi plus massifs que les nids en *cathédrale* et possèdent une paroi plus épaisse. Ils disposent des tourettes plus petites et de forme subcylindriques. Korb & Linsenmair (1999) ont mesuré les concentrations en CO₂ dans les deux types de structures et rapportent des concentrations plus importantes dans les nids en *dôme* que dans les nids en *cathédrale*. Ceci semble lié au fait que les parois des nids en *dôme* soient plus épaisses et moins poreuses, ce qui diminue donc les échanges gazeux avec l'extérieur. En revanche, les nids en *dôme* possédant cette épaisse paroi semble plus à même de conserver la chaleur et donc de compenser les températures plus fraîches de la forêt (Korb & Linsenmair, 1998a). Korb & Linsenmair (1998a) ont d'ailleurs conduit une expérience qui a confirmé cette hypothèse. En induisant un réchauffement des deux types de structures, ils ont montré que les nids en *dôme* possédaient effectivement une plus grande inertie thermique que les nids en *cathédrale*.

Contrairement à ce que l'on observe chez les *Macrotermes*, la forme du nid n'affecte en

revanche que peu les échanges gazeux chez *Amitermes meridionalis*. La manipulation de l'architecture pour donner une forme conique du nid n'affecte pas significativement les concentrations en CO₂ (Schmidt et al., 2014).

Si les nids bâtis par les fourmis sont en général moins cités comme exemple de structures thermorégulées, ils présentent néanmoins des caractéristiques et des propriétés intéressantes. Par exemple, la fourmi coupeuse de feuille sud-américaine *Acromyrmex heyeri* construit un dôme recouvert de chaume⁴. Ce dernier semble d'une part permettre de conserver la chaleur produite par les radiations solaires accumulées la journée et éviter une baisse importante des températures les nuits plus fraîches et, d'autre part, d'éviter un sur-réchauffement du nid la journée, ce qui pourrait être fatal au champignon cultivé par les fourmis (Bollazzi & Roces, 2010).

Un principe semblable se retrouve chez les fourmis des bois trouvées dans l'hémisphère nord où les amplitudes de températures sont plus fortes. Ces fourmis construisent des nids en dôme avec des aiguilles de résineux. Ce dôme végétal jouerait un rôle important dans la thermorégulation de part ses propriétés isolantes. En Finlande, *Formica rufa* construit des dômes en aiguilles de pins et d'épicéas qui permettrait de maintenir des températures relativement stables et élevées. La principale source de chaleur proviendrait de la colonie elle-même via la chaleur métabolique produite par les ouvrières. Ceci est surtout vrai dans les colonies peuplées. Dans le cas des petites colonies, les propriétés isolantes du nid sont d'autant plus cruciales pour maintenir le peu de chaleur produit. L'activité de la colonie elle-même semble également influencer la thermorégulation du nid chez *Formica polyctena*, principalement aux retours des beaux jours (Kadochová & Frouz, 2014). Néanmoins il semble que la thermorégulation se fasse d'avantage de façon passive l'hiver via la nature isolante du dôme.

Enfin on peut citer le cas du nid construit par les fourmis champignonnistes *Atta vollenweideri* (Kleineidam et al., 2001). Le métabolisme de la colonie et du champignon est une source de forte production de CO₂ et il est donc crucial que l'air circule et se renouvelle. Il semble que les nids souterrains construits par cette espèce possèdent un système de ventilation dans lequel le renouvellement de l'air pourrait s'effectuer de diverses manières selon les saisons. En été, les nids possèdent de nombreuses ouvertures qui semblent assurer une circulation de l'air selon le principe du flux induit (section 1.3.1) comme l'indique l'étude de Kleineidam et al. (2001). De plus les ouvrières construisent des tourettes au dessus des entrées qui pourraient selon Kleineidam et al. (2001) permettre d'amplifier le flux induit en cas de vents faibles en canalisant les vents. À l'automne, les températures diminuent. Les ouvrières bouchent une majorité des ouvertures qui restent scellées l'hiver et sont réouvertes au printemps (Jonkman, 1980), probablement pour maintenir une température suffisamment importante dans le nid.

4. Couverture végétale.

À ce stade, la circulation de l'air dans le nid par flux induit est alors rendue impossible. Klei-neidam et al. (2001) font l'hypothèse que la circulation de l'air s'effectuerait par convection thermique selon le principe du thermosiphon (section 1.3.1).

L'ensemble de ces études suggère un lien entre facteurs abiotiques et composition/architecture du nid. De manière générale, la régulation des facteurs abiotiques repose sur un compromis entre le maintien d'une température et d'une hygrométrie stable et suffisamment élevée et le renouvellement de l'air chargé en gaz toxiques produits par le métabolisme de la colonie.

1.3.3 Modèles utilisés : *Cornitermes cumulans* et *Procornitermes araujo*, termites néotropicaux constructeurs de monts

1.3.3.1 Choix des modèles et objectifs pour la thèse

Dans la première partie de ce projet de thèse, nous nous sommes focalisés sur deux espèces de termites *constructeurs de mont* mais non champignonnistes. Nous avons volontairement choisi des espèces dont l'architecture du nid est relativement simple. Si l'apparence des nids construits par ces deux espèces est similaire, leur architecture interne et leur composition diffèrent fortement (cf. section 1.3.3.3).

Nous postulons l'hypothèse d'un lien entre l'architecture des nids et leurs capacités à réguler les facteurs abiotiques. Nous avons notamment exploré les propriétés thermorégulatrices des nids des deux espèces, en effectuant des mesures de températures sur le terrain (chapitre 2). Si les conditions internes des nids diffèrent selon les espèces, alors les individus occupant ces nids pourraient présenter des différences quand à leur capacité à survivre dans diverses conditions climatiques. Pour évaluer cette hypothèse, nous avons évalué l'impact des facteurs abiotiques sur la survie des ouvriers et des soldats pour différentes conditions de températures et d'humidité en condition expérimentale (chapitre 3).

1.3.3.2 Biologie des espèces

Cornitermes cumulans (Kollar) et *Procornitermes araujo* (Emerson) sont deux espèces de termites appartenant à la sous famille des Termitidae et à la sous-famille de Syntermitinae (Constantino, 1999; Engel & Krishna, 2004). Ces deux espèces sont endémiques du continent

1.3 Régulation des facteurs abiotiques dans les nids

A



B



C



FIGURE 1.6 – **Biotope de *C. cumulans* et *P. araujoï*.** (A) Pâturage typique du *Cerrado* (ici dans l'État de *Minas Gerais*) dans lequel les termites constructeurs de monts abondent (photographie Christian Jost). (B) Ouvriers de *C. cumulans* reconstruisant le nid après une destruction de la partie externe. Des ouvriers portent une boulette de terre entre leurs mandibules. Un soldat s'observe avec son imposante tête orangée au premier plan de la photographie (photographie Rémi Gouttefarde). (C) Soldats de *P. araujoï* protégeant l'entrée d'un trou après destruction d'une partie du nid (photographie Rémi Gouttefarde).

sud-américain et sympatriques dans une grande partie du *Cerrado*⁹ brésilien (Constantino, 1998) (Fig. 1.6.A). Ce sont des termites humivores qui se nourrissent principalement d'herbes et de litière en décomposition (Coles de Negret & Redford, 1982; Gontijo & Domingos, 1991). Si les ouvriers sont morphologiquement très semblables (Fig. 1.6.B et 1.6.C), les soldats sont en revanche en moyenne plus gros chez *P. araujoï* que chez *C. cumulans* (Tab. 1.2). Coles de Negret & Redford (1982) rapportent une proportion de 5.10 % de soldats chez *P. araujoï* contre une de 3.48 % de soldats chez *C. cumulans*.

TABLE 1.2 – Caractéristiques morphologiques des soldats des deux espèces d'après Coles de Negret & Redford (1982). Les valeurs données sont les moyennes (mm) et les écart-types.

	Longueur des mandibules	Longueur du nasus	Longueur latérale de la tête	Largeur de la tête maximale	Profondeur de la tête	Longueur totale du corps
<i>P. araujo</i>	1,36 ± 0,78	0,36 ± 0,03	3,90 ± 0,11	2,67 ± 0,09	1,95 ± 0,07	9,55 ± 0,42
<i>C. cumulans</i>	1,14 ± 0,05	0,45 ± 0,03	2,46 ± 0,03	1,98 ± 0,04	1,57 ± 0,05	7,47 ± 0,21

1.3.3.3 Caractéristiques des nids

C. cumulans et *P. araujo* construisent des nids comportant une partie épigée prenant l'allure d'un mont (Grassé, 1958; Coles de Negret & Redford, 1982; Emerson, 1952). Dans une étude conduite à Rio Claro (SP) dans l'état de São Paulo (SP) au Brésil, Buschini (2006) rapporte un volume moyen des nids de *C. cumulans* de $0.052 \pm 0.040 m^3$ avec 33.8 % de petits nids (volume inférieur à $0.025 m^3$), 52.3 % de nids intermédiaires (de 0.025 à $0.095 m^3$) et 13.8 % de grands nids (plus de $0.095 m^3$). Le plus grand nid avait un volume de $0.165 m^3$. Dans une autre étude sur *C. cumulans* également menée dans l'état de São Paulo dans les environs de Botucatu (100 km au sud-ouest), Ferreira de Barros (1994) rapporte une moyenne de $0.244 m^3$ pour un volume maximum de $0.544 m^3$. Ces différences régionales peuvent être expliquées par de potentielles différences de compétition intra et inter-spécifique qui pourraient limiter la croissance des nids dans certaines zones.

L'architecture interne des nids de *C. cumulans* à différents stades de construction (Fig. 1.7.A) a été décrite de façon minutieuse par Grassé (1958) (Fig. 1.8). Au premier stade (Fig. 1.8.A) le nid mesurant une trentaine de centimètres est entièrement hypogé et dissimulé sous la surface du sol. Au deuxième stade (Fig. 1.8.B) la partie épigée du nid commence à apparaître avec la formation d'un petit dôme en surface. Lorsque le nid est encore principalement hypogé, il est isolé du reste du sol par un interstice de quelques centimètres, la *paraéci* (Grassé & Noiro, 1948), et repose sur le sol par sa base. Les individus ne circulent pas dans cette *paraécie* et accèdent à la *périécie* (extérieur du nid) par des tunnels traversant la *paraécie*. Le troisième stade (Fig. 1.8.C) est atteint lorsque la majorité du nid est constitué de la partie épigée (au dessus du sol). La partie organique centrale est alors entourée par un mur périphérique épais (une dizaine de centimètre pour un mur de 1,60 m de haut et résistant, constitué principalement de terre argileuse. Cette muraille parcourue d'un dédale de galeries d'orientations aléatoires dans sa partie interne, comporte une microstructure très compacte (Cosarinsky, 2003) qui assure certainement une bonne protection contre les prédateurs, mais aussi contre les variations climatiques. La partie centrale est isolée de la muraille externe par la *paraécie* et la communication avec la *périécie* s'effectue via des tunnels situés en bas de l'édifice au niveau du sol.

1.3 Régulation des facteurs abiotiques dans les nids

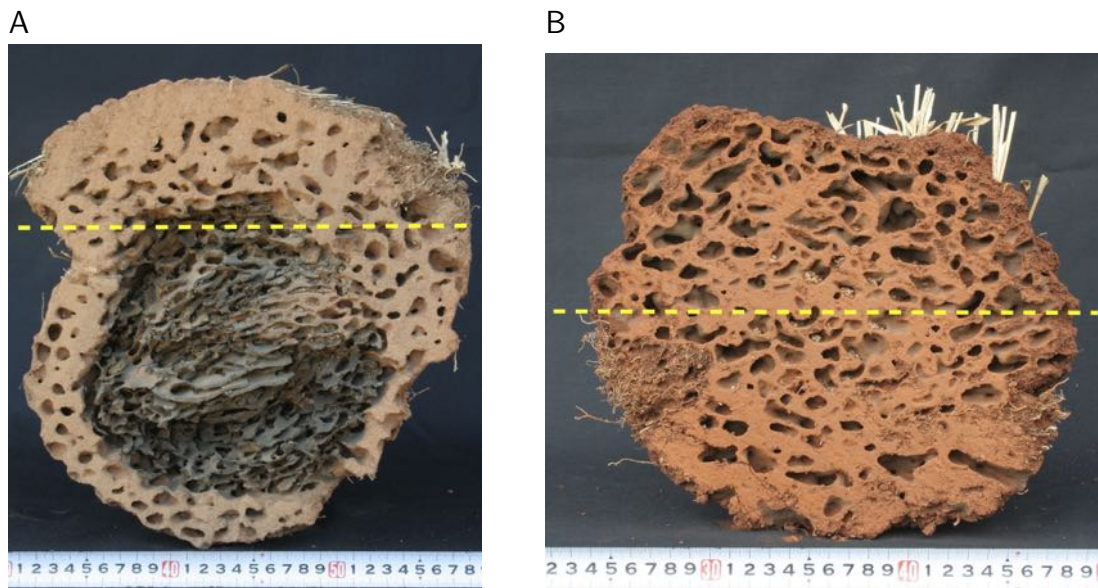


FIGURE 1.7 – Coupe sagittale de petits nids de *C. cumulans* et *P. araujoii*. (A) *C. cumulans* et (B) *P. araujoii*. La ligne pointillée jaune indique le niveau du sol et donc la limite entre la partie épigée (au dessus) et la partie hypogée (en dessous). Photographie C. Jost.

Coles de Negret & Redford (1982) qui ont étudié le comportement constructeur des individus pour déterminer les matériaux de construction (Tab. 1.3) rapportent que les ouvriers de *C. cumulans* utilisent fréquemment du sol régurgité et de la salive, mais semblent utiliser peu de sol brut et ils n'utilisent pas ou peu de matières fécales. Cosarinsky (2003) a effectué

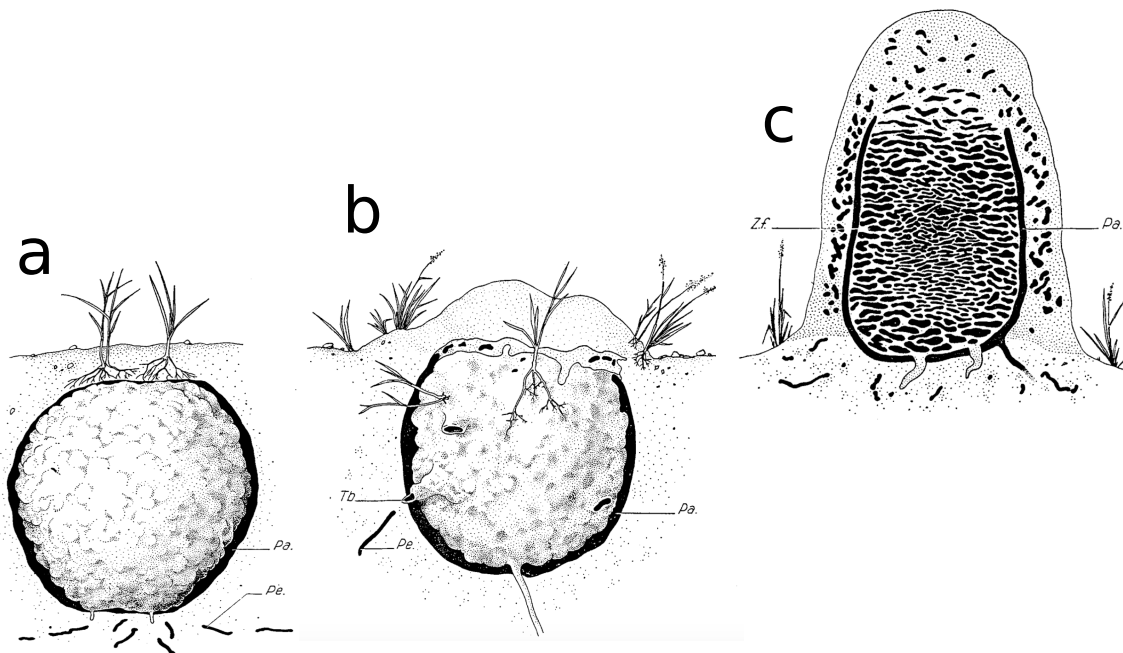


FIGURE 1.8 – Développement du nid de *Cornitermes cumulans* d'après Grassé (1958). (a) Nid hypogé non ouvert. (b) Nid devenant partiellement épigé (voir Fig 1.7 A) . (c) Grand nid (hauteur 1,60 m) épigé, vu en coupe longitudinale. Pa : paraécie ; Pe : périécie ; Tb : tube traversant la paraécie et conduisant dans les galeries de la périécie ; Zf : zone feuilletée.

une analyse micromorphologique des nids de *C. cumulans*. Si cette étude confirme que les matériaux utilisés par les *C. cumulans* sont bien du sol et de la matière régurgitée elle révèle aussi l'emploi de matières fécales et de plantes. Elle révèle aussi que la composition et la microstructure varient fortement selon les parties du nid. La partie externe possède une microstructure très compacte, composée de grains cimentés. La paroi interne quant à elle, présente une microstructure poreuse (structures pelliculeuses et spongieuses) et donc d'un espace au niveau de la paraécie. Le cœur du nid est quant à lui caractérisé par une structure lamellaire composée principalement de matières organiques d'origine fécale, qui permet de maintenir un niveau d'humidité important sans doute crucial pour le développement des immatures.

Chez *P. araujo*, la structure interne du nid quant à elle s'avère beaucoup plus régulière avec une structure alvéolaire relativement homogène sur l'ensemble de la structure (Coles de Negret & Redford, 1982; Fouquet et al., 2014) (Fig. 1.7.B). L'intérieur des galeries est recouvert d'une couche de matière noire et de particules colorées, probablement d'origine fécale. Les nids de formes coniques voir arrondis sont en général recouverts d'une couche de sol très friable recouvrant l'enveloppe extérieure (Coles de Negret & Redford 1982; Observations personnelles). Coles de Negret & Redford (1982) rapportent que les ouvriers de *P. araujo* semblent utiliser en proportion équivalente du sol, du sol régurgité, des matières fécales et de la salive lors de la construction du nid.

Suite à des tests de résistance effectués à l'aide d'un pénétromètre, Coles de Negret & Redford (1982) rapporte une dureté des nids de *C. cumulans* 42 fois plus importante que celle des nids de *P. araujo* (respectivement 15.24 *Newton/mm³* contre 0.36 *Newton/mm³*; Tab. 1.3).

TABLE 1.3 – Résistance des nid et matériaux utilisés par les ouvrier lors de la construction Coles de Negret & Redford (1982). Les valeurs données sont les moyennes et les écart-types; *** pour un $p < 0,001$ avec un test de Hartley pour comparer les mesures entre deux espèces; Pour la composition du nid, ++ = souvent utilisé; + = utilisé occasionnellement.

	Résistance à la pénétration (<i>Newton mm³</i>)		Matériaux de construction utilisés			
	Mont	Sol à la base	Sol	Sol régurgité	matière fécale	Salive
<i>P. araujo</i>	0,36 ± 0,11	0,42 ± 0,14	++	++	++	++
<i>C. cumulans</i>	15,24 ± 5,36***	0,37 ± 0,16	+	++	-	++

1.4 Mécanismes de construction du nid

1.4.1 La température : un facteur affectant le processus de construction ?

Korb & Linsenmair (1998b) ont mis en évidence le lien causal entre la température et

l'architecture des nids en manipulant l'environnement thermique dans lequel se situaient les nids. L'expérience consistait d'une part à couper les arbres situés au dessus des nids de forêt pour augmenter la température ambiante et d'autre part à couvrir d'un toit végétal les nids de savane pour diminuer la température ambiante. Après une année, l'architecture des nids de forêt manipulés tend à se rapprocher de celle des nids de savane. En effet la complexité de la surface augmente significativement⁶ par rapport à celle des nids contrôles (non manipulés). En revanche, la manipulation sur les nids de savane n'a pas eu d'effet significatif sur la complexité de la surface (ce qui est d'ailleurs peu discuté par les auteurs). Cette étude a donc mis en évidence un effet de la température sur l'activité constructrice des termites. Elle n'explique cependant pas le mécanisme par lequel cet effet se manifeste lors du processus de construction. Il convient pour cela d'étudier les mécanismes comportementaux au niveau individuel et les lier avec leur résultante collective.

1.4.2 Des insectes architectes ?

Avant tout, il convient de définir ce que l'on entend au juste par *construction*. Selon le dictionnaire Larousse (édition en ligne, février 2017), la construction désigne l'action de *construire*, définie de la façon suivante : « 1. Assembler à partir d'un plan les diverses parties d'un ouvrage d'architecture, de travaux publics, le bâtir, l'édifier, le réaliser : Construire une route, un pont. 2. Diriger ou commander la réalisation d'un édifice : Il fait construire un pavillon en banlieue. 3. Édifier des bâtiments, en particulier d'habitation : On a beaucoup construit récemment dans ce quartier. 4. Réaliser quelque chose, en assembler les diverses parties : construire un navire. [. . .] ».

Cette définition anthropocentrée est intéressante dans le sens où elle permet de soulever un certain nombre de difficultés auxquelles des générations de naturalistes ont dû se confronter pour tenter de transposer les mécanismes de la construction humaine à la construction animale. On peut déjà noter qu'il ressort dans le premier point la notion de *plan*. Cette notion implique en soit une certaine capacité d'abstraction car il s'agit de concevoir et de représenter de façon figurée la structure à construire. Le plan implique donc de connaître à l'avance la structure dans son ensemble. Dans un travail en équipes, chaque individu peut se contenter de connaître uniquement certaines parties du plan, chacune réalisant sa propre partie. Cela implique en général la contribution de personnes à même de coordonner l'assemblage final et possédant donc une vision d'ensemble de la structure. Ceci ressort aussi dans le point 2 de la définition sous les termes de « diriger » et « commander ». Selon cette définition, le

6. Pour quantifier cette différence Korb & Linsenmair (1998b) ont proposé un indice de complexité qui n'est autre que le quotient de la surface réelle et de la surface d'un cône idéal de même hauteur et de même taille de base que celles de la structure réelle.

processus de construction nécessite donc l'existence d'un *leader*, qui guide et coordonne les constructeurs en suivant le plan, jusqu'à obtention de la structure finale. Les animaux sont-ils donc capables de telles capacités d'abstraction, de coordination et d'organisation aussi bien en termes d'organisation individuelle que collective ? Et surtout est-il réellement nécessaire de suivre un plan pour construire une structure élaborée ?

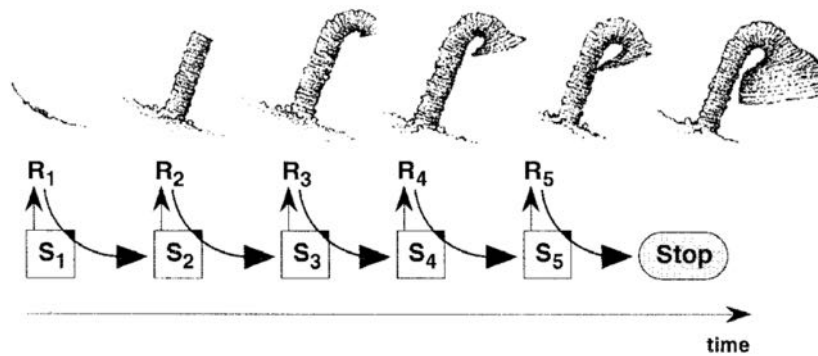
1.4.3 Construction chez les insectes solitaires

Avant de comprendre les mécanismes impliqués dans le processus de construction collectif chez les insectes sociaux, il est éclairant de s'intéresser à la construction chez des espèces solitaires (Theraulaz & Bonabeau, 1999), qui construisent en général des nids plus simples, constitués au maximum de quelques cellules (Theraulaz et al., 1998). Dans ce cas, la construction suit un processus séquentiel. C'est notamment le cas chez la guêpe Eumenide *Paralastor sp* (Fig. 1.9). Cette guêpe solitaire construit un nid en forme d'entonnoir. Le processus de construction comprend une séquence de différentes actions qui se déclenchent chacune spécifiquement par la présence d'un stimulus correspondant (Fig. 1.9.A). La guêpe effectue donc une série d'actions qui modifient la structure en plusieurs étapes. Chaque étape achevée déclenche ainsi spécifiquement la réponse correspondante. Smith (1978) a expérimentalement modifié la structure construite ce qui a provoqué une fin de construction anormale (Fig. 1.9.B). Il a pour cela effectué un trou au sommet de la structure lors de la dernière étape de construction. Le trou agit habituellement comme un stimulus initiant la construction. Le fait d'introduire ce stimulus lors des dernières étapes induit une reprise de la séquence comportementale de la guêpe depuis le départ. La guêpe construit un deuxième entonnoir par dessus le premier produisant ainsi une structure anormale. Cette expérience semble confirmer que les guêpes *Paralastor sp* construisent leur nid en entonnoir en suivant une séquence comportementale *linéaire*.

1.4.4 Construction chez les insectes sociaux

Lors du processus de construction du nid chez les insectes sociaux, il est moins crédible de concevoir la construction comme une séquence linéaire stricte comme dans l'exemple précédent (section 1.4.3). En effet, des dizaines d'individus effectuent des tâches en parallèle. On a donc un processus de construction *non-linéaire* car plusieurs séquences peuvent être accomplies sans que les étapes précédentes conditionnent l'exécution de la séquence en cours. Néanmoins, le processus de construction *non-linéaire* peut comprendre plusieurs séquences *linéaires* comme chez la guêpe *Polistes fuscatus*, (Downing & Jeanne, 1990).

A



B

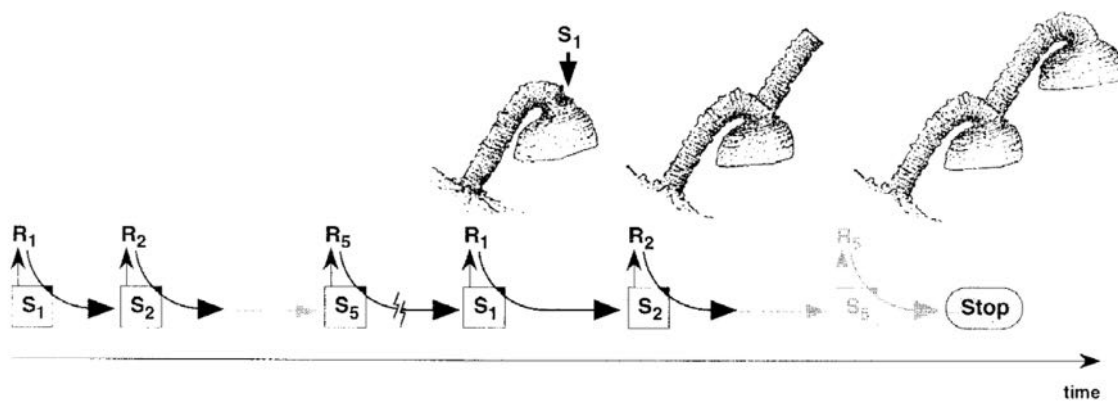


FIGURE 1.9 – Construction séquentielle chez la guêpe solitaire *Paralastor sp.* Expérience menée par Smith (1978) et rapportée dans Theraulaz & Bonabeau (1999). (A) Séquence de stimuli/réponses conduisant à la construction du nid en entonnoir. Chaque étape n de la construction est effectuée après que le stimulus S_n déclenche un nouvel ensemble d'actions de constructions R_n . L'achèvement de chaque stade de construction n induit un nouveau stimulus S_{n+1} qui déclenche une nouvelle action R_{n+1} conduisant à la mise en place des stades de construction suivants $n+1$. Quand la cinquième stade est accompli, il n'existe plus de nouveau stimulus sur la construction pour déclencher de nouvelles actions de construction et donc la construction s'arrête. (B) Construction d'un nid anormal. Quand la construction est presque achevée, on perce artificiellement un trou sphérique en haut du nid (indiqué par la flèche). Ce trou est un stimulus équivalent au stimulus S_1 qui déclenche la première étape de construction. En conséquence, la guêpe construit un second entonnoir par dessus le premier en recommençant la même séquence de construction.

1.4.4.1 La stigmergie

Dans ses travaux fondateurs, Pierre Paul Grassé s'est intéressé au comportement de construction du nid chez les termites africains *Bellicositermes natalensis*, *Cubitermes sp.* (Grassé, 1959) et *Macrotermes mulleri* (Grassé, 1967). Il y a développé le concept de *stigmergie*. Ce concept décrit le mécanisme de coordination utilisé par les termites lorsqu'ils bâtissent leur nid collectivement en se focalisant sur le cas de la construction d'un pilier. Grassé propose que la coordination passe par une communication indirecte entre les individus via leur environnement et par l'utilisation d'un message chimique.

Grassé décrit le scénario suivant lors du phénomène de reconstruction du nid : si on détruit leur nid ou qu'on les place dans une simple boîte à l'air libre et en pleine lumière, les termites

sont soumis à un ensemble de stimuli « stressants ». Ce « stress » stimule le comportement constructeur des termites qui vont commencer à creuser et à déposer des boulettes de façon totalement anarchique. C'est ce que Grassé appelle la *phase d'incoordination*. Même s'ils sont totalement aléatoires, les dépôts finissent par conduire à la formation de petits tas de boulettes en certains endroits. Ces tas de boulettes semblent avoir un fort pouvoir attracteur sur les termites transportant des boulettes. Ces derniers tendent à déposer leur boulette sur des tas déjà formés. Selon Grassé, les termites manipulant une boulette de terre entre leurs mandibules, la recouvriraient d'un marqueur chimique. Ce marquage chimique ou *phéromone de construction*, jouerait le rôle d'un signal déclenchant le dépôt sur les zones marquées et ainsi modulerait les probabilités de dépôts en certaines zones. Ainsi plus un tas de boulette grossit, plus il possède un marquage important et plus sa probabilité de recevoir de nouveaux dépôts augmente. Un phénomène de rétroaction positive se manifestant par un effet « *boule de neige* » conduit ainsi à la formation de piliers. Il s'agit de la *phase de coordination*. La durée de vie de la phéromone est supposée limitée dans le temps (Khuong et al., 2016) et les petits agrégats n'ayant pas été renforcés ne s'agrandissent pas, voire sont détruits par des prises subséquentes. Dans ce système, les individus effectuent donc collectivement une tâche conduisant à l'émergence d'un *pattern* complexe (ensemble de piliers). La coordination s'effectue ici de manière indirecte via la modification de l'environnement par un termite λ qui module le comportement d'un termite λ_n .

1.4.4.2 L'auto-organisation

La théorie de la stigmergie a ouvert une nouvelle façon d'appréhender les comportements collectifs des insectes sociaux. Mais c'est avec le développement du concept d'auto-organisation que la compréhension des phénomènes collectifs, observés dans de nombreux systèmes biologiques, fait véritablement un bon en avant (Camazine et al., 2001; Detrain & Deneubourg, 2006). Nous devons principalement à Deneubourg l'introduction de la théorie de l'auto-organisation au sein des systèmes biologiques (Deneubourg, 1977). Cette théorie fût originellement développée dans les sciences physiques et chimiques, notamment dans le champ de la thermo-dynamique (Prigogine, 1967, 1968). Les systèmes physiques sont en général peu soumis aux fluctuations et lorsqu'elles surviennent elles sont en tous cas souvent négligeables et négligées. On parle alors de systèmes *linéaires*. Ces systèmes peuvent alors être décrits/modélisés par des systèmes d'équation linéaires qu'il est possible de résoudre car on connaît en général bien leur propriété.

A contrario, une majorité des systèmes biologiques sont en général *non-linéaires*, car fortement soumis aux fluctuations. Les systèmes *non-linéaires* sont plus difficiles à appréhender car on connaît en général mal leurs propriétés. On peut néanmoins linéariser ces systèmes au-

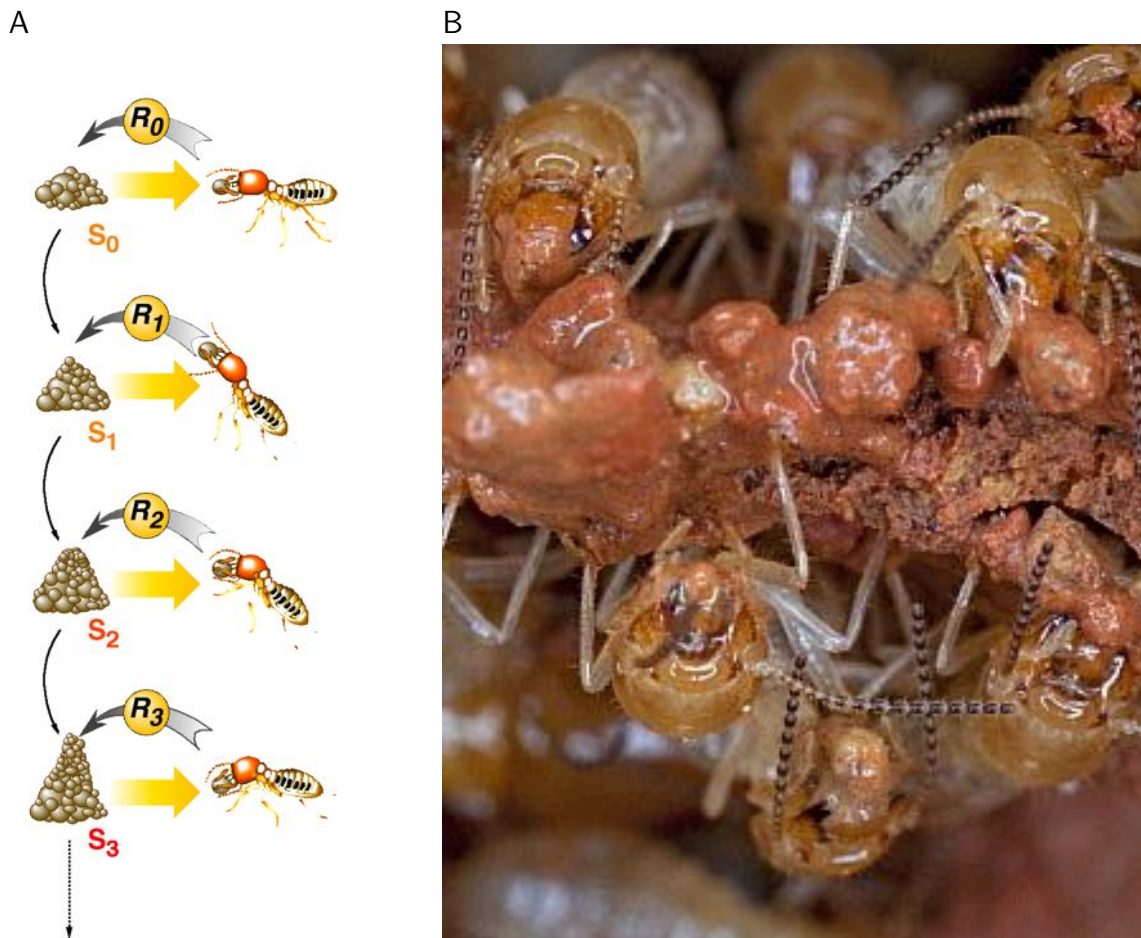


FIGURE 1.10 – Illustration du principe de la stigmergie théorisé par Grassé (1959, 1967) dans le cadre de la construction d'un pilier chez le termite. (A) Schéma illustrant le principe. Pour construire les piliers, les termites utilisent des boulettes de terre imprégnées de phéromone (message chimique). Celle-ci stimule le dépôt de boulettes à l'endroit où elle est présente en grande quantité, c'est-à-dire sur les boulettes déposées précédemment. Il s'agit donc d'un mécanisme de renforcement positif; plus le tas de boulette grossit, plus il devient attractif et donc plus il est renforcé. Lorsque qu'un tas de boulette formé au départ au hasard des dépôts atteint l'état de stimulation S_0 , cela déclenche la réponse R_0 du termite λ qui consiste à déposer la boulette qu'il porte sur le tas à l'état S_0 , ce qui le modifie et le transforme en un nouveau stimulus S_1 . Ce nouvel état S_1 va à son tour déclencher la réponse R_1 soit chez le termite λ , soit chez un termite λ_n , et ainsi de suite. Chaque termitte crée donc un nouveau stimulus en réponse à la configuration stimulante actuelle, ce qui illustre le mécanisme de rétroaction positive mis en oeuvre dans le processus stigmergique. D'après Theraulaz & Bonabeau (1999) (B) Photographie dans laquelle on peut voir des ouvriers du termite *Macrotermes bellicosus* entrain d'agglutiner des boulettes de terre (photographie Ingo Arndt © / Minden Pictures).

tour d'un point d'équilibre, ce qui offre en général une approximation satisfaisante du système et rend la résolution des équations qui le décrivent à nouveau possible. L'amplification des fluctuations conduit le système à passer d'un état à un autre si la structure se trouve suffisamment loin du point d'équilibre thermodynamique. C'est cette caractéristique des structures dites « dissipatives » qui conduit à l'émergence de nouvelles formes par brisement de symétrie.

La notion d'amplification des fluctuations complète la théorie de la stigmergie de Grassé (1959, 1967) développée dans le cas de la construction chez les termites. Au début (système à l'état initial), le système fluctue et les termites se déplacent et agrègent des boulettes stochastiquement. Ces fluctuations sont alors amplifiées par effet « boule de neige » via le mécanisme stigmergique décrit précédemment (cf section 1.4.4.1). La théorie de l'auto-organisation, dans

certain cas couplée à d'autres théories comme la stigmergie, propose ainsi un mécanisme parcimonieux permettant d'appréhender les comportements collectifs en apparence complexes notamment observés chez les insectes sociaux (Bonabeau et al., 1997; Miramontes & Desouza, 2008).

1.4.4.3 De l'observation des comportements individuels aux modèles de construction

Suite aux rares études ayant décrit les comportements individuels des termites lors du processus de construction (Grassé, 1959; Bruinsma, 1979; Jones, 1979), plusieurs auteurs ont proposé des modèles reposant sur des mécanismes combinant auto-organisation et stigmergie (Theraulaz et al., 1998). Dans son travail fondateur, Deneubourg (1977) (cf. section 1.4.4.2) a modélisé le processus de construction des piliers décrit par Grassé (1939, 1959, 1967) (cf. section 1.4.4.1).

Une première hypothèse du modèle de Deneubourg (1977) stipule que les ouvriers chargés d'une boulette ont un taux de dépôt constant au cours du temps. La seconde hypothèse postule que la phéromone présente sur les boulettes déposées précédemment exerce un effet attracteur et « biaise » ainsi la marche des ouvriers, supposée aléatoire, en direction des zones marquées par la phéromone. La probabilité de cette zone de recevoir un nouveau dépôt augmente donc puisque la concentration du nombre d'ouvriers chargés y est plus importante. La boucle de rétroaction positive module donc les probabilités des ouvriers de se déplacer vers les piliers émergents.

Ce modèle a par la suite été repris et testé via des simulations (Courtois & Heymans, 1991) et de nouveaux paramètres complémentaires ont été rajouté comme un couplage avec l'utilisation de gabarits, par exemple les courants convectifs autour du corps de la reine dans la loge de la chambre royale chez *Macrotermes bellicosus* (Bonabeau et al., 1998; Ladley & Bullock, 2005; Feltell & Bai, 2008).

Enfin, le modèle individu-centré et quantitatif de Khuong et al. (2016) fortement inspiré par les travaux précédents et développé au sein de notre équipe de recherche a montré qu'en combinant stigmergie et mécanismes auto-organisés, on parvenait à reproduire de façon très satisfaisante les structures construites par les ouvrières de la fourmi *Lasius niger*.

1.4.5 Modèle utilisé : la fourmi holarctique *Lasius niger*

1.4.5.1 Choix du modèle et objectifs pour la thèse

Pour des raisons pratiques, nous avons choisi la fourmi *Lasius niger* comme modèle d'étude des processus de construction. Cette espèce construit également des monts en terre à l'architecture très comparable en certains points aux nids construits par les termites constructeurs de monts. Par ailleurs, le comportement constructeur de *L. niger* a été récemment étudié au sein de notre laboratoire dans le cadre de la thèse d'Anais Khuong (2013). De cette thèse a émergé un modèle de construction individu-centré (Khuong et al., 2016) basé sur des mécanismes d'auto-organisation et de stigmergie évoqué précédemment (cf. section 1.4.4.3). Nous avons exploré le rôle d'un nouvel élément pouvant nourrir ce modèle en étudiant ici l'effet de la température sur la construction. Le modèle de Khuong et al. (2016) s'inspire du modèle historique proposé par Deneubourg (1977), mais postule à l'inverse que les individus se déplacent aléatoirement et que le taux de dépôt est quant à lui modulé par la concentration de la *phéromone de construction*. Le modèle repose sur l'idée fondamentale que la phéromone possède une durée de vie limitée dans le temps liée à sa vitesse d'évaporation. Le modèle prédit ainsi que l'architecture et notamment la distance inter-piliers dépend fortement du taux d'évaporation de la phéromone. En effet, la probabilité d'une zone peu renforcée en phéromone de se maintenir diminue si le taux d'évaporation augmente. Nous pouvons proposer l'hypothèse que le taux d'évaporation de la phéromone dépend fortement des conditions abiotiques et notamment de la température. Son augmentation devrait augmenter le taux d'évaporation et donc diminuer la durée de vie de la phéromone. Nous avons donc souhaité tester expérimentalement les prédictions du modèle de Khuong et al. (2016). Nous avons initialement pensé faire construire les fourmis sur un gradient de température, mais nous avons finalement opté pour un autre dispositif plus proche de celui de Khuong et al. (2016), dans lequel nous avons laissé les fourmis construire sous différentes conditions de températures. Nous présenterons les résultats de cette expérience dans le chapitre 5. Nous avons étudié la réaction des fourmis sur un gradient de température, afin d'identifier leur *préférendum* thermique. Les résultats de cette expérience seront présentés dans le chapitre 4.

1.4.5.2 Biologie de l'espèce

Lasius niger (Linne, 1758) est une espèce de fourmi très commune dans les régions holarctiques de l'ouest des États-Unis au Japon et de l'Afrique du nord à la Finlande (Collingwood, 1979). Elle appartient à la sous-famille des formicinae et ne possède donc pas d'aiguillon. Il s'agit d'une espèce monogyne dont les colonies sont relativement peuplées, comprenant en

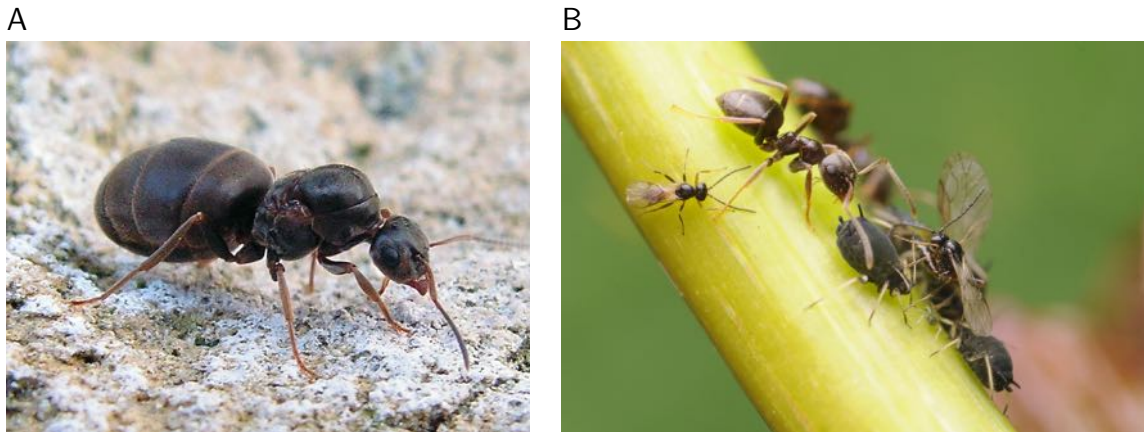


FIGURE 1.11 – Reine et ouvrières de *Lasius niger*. (A) Reine de *L. niger* (Photographie par Jens Buurgaard Nielsen) (B) Ouvrières de *L. niger* élevant des pucerons (Photographie par Michal Kukla).

moyenne environ 5 000 individus et pouvant atteindre jusqu'à 10 000 individus selon [Stradling \(1970\)](#). La reine mesure de 8.0 à 9.0 mm, alors que les ouvrières ne mesurent que 3,5 à 5 mm ([Collingwood, 1979](#)). On retrouve un polyéthisme d'âge ([Lenoir & Ataya, 1983](#)) avec une caste de service intérieur, les nourrices, qui s'occupent principalement du soin au couvain et une caste de service extérieur, les fourrageuses, assurant les tâches à l'extérieur du nid et ramenant diverses ressources au nid. Cette espèce nidifie souvent dans des branches mortes et des souches d'arbres mais aussi directement dans le sol. On la retrouve également communément en ville ([Pisarski & Czechowski, 1978](#)) où elle niche dans les murs et les trottoirs. Cette espèce élève des pucerons afin de récupérer leur miellat riche en sucre ([Banks, 1958](#)).

1.4.5.3 Caractéristiques des nids

Lorsque le soleil réchauffe la terre au début du printemps, les ouvrières commencent à bâtir une partie épigée qui prend la forme d'un petit dôme de terre. Le dôme atteint rarement plus de 50 cm de hauteur. Tout comme le mont bâti par le termite *P. araujo*, le dôme de terre est constitué de galeries internes formant une structure alvéolaire relativement homogène (Fig. [1.12](#)). La hauteur moyenne des galeries et des chambres est d'environ 6 mm et la largeur de 12 mm ([Khuong et al., 2016](#)). Cette structure épigée est néanmoins beaucoup plus friable et fragile que les nids de termites.

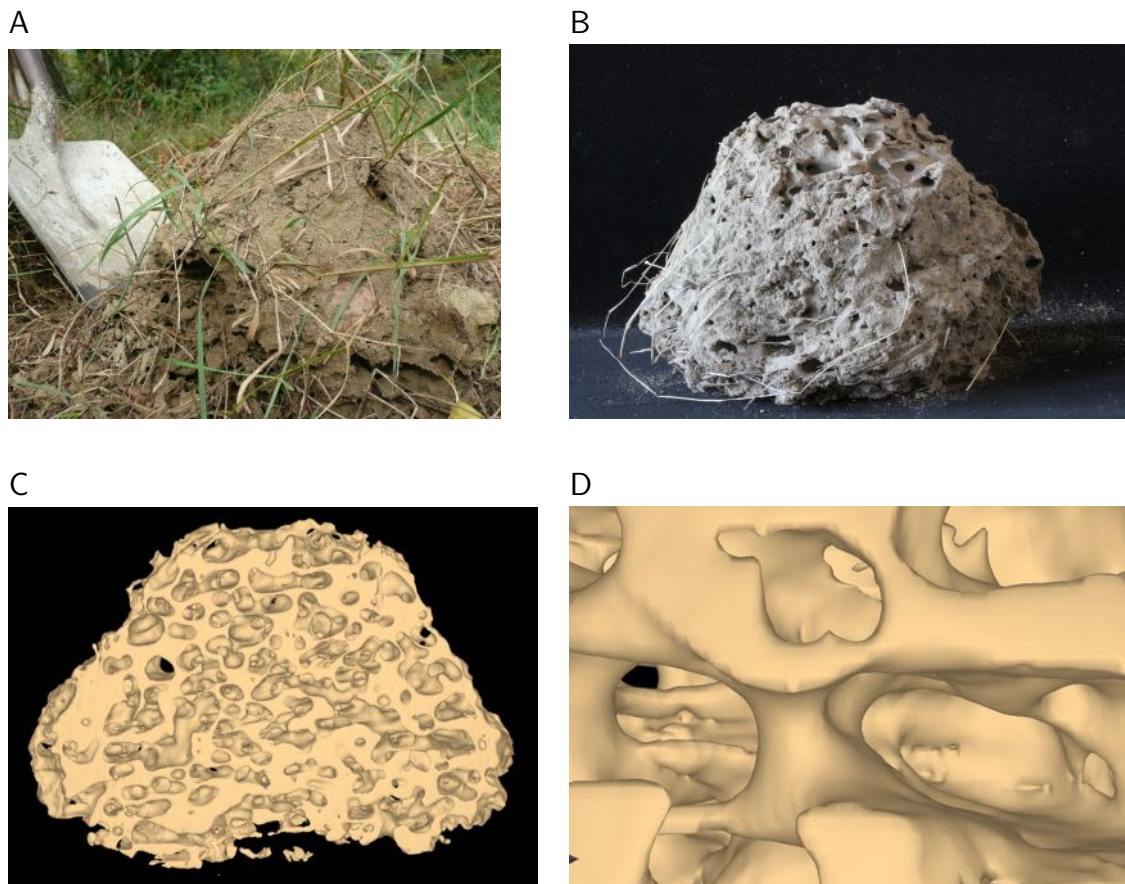


FIGURE 1.12 – Nid de *Lasius niger*. (A) Dôme construite par les *L. niger* dans la nature. (B) Dôme de *L. niger* après excavation. (C) Image obtenue après une tomographie à rayon X d'un dôme de *L. niger*. On distingue bien la structure alvéolaire avec des cavités de taille relativement homogène. (D) Détail de la structure alvéolaire. (photos par C. Jost).

1.5 Plan et objectifs généraux de la thèse

L'objectif général de cette thèse est donc d'étudier le lien entre facteurs abiotiques et les nids de termites et de fourmis, issues de familles et de biotopes différents mais construisant des structures présentant des analogies.

L'étude d'un tel phénomène biologique engendre deux types de questions caractérisant les enjeux de l'éthologie⁷ et plus généralement de la biologie moderne. Nikolaas Tinbergen (1963) a théorisé ce cadre de pensée, en distinguant les questions renvoyant aux fonctions ultimes (le *pourquoi*?) d'un comportement, des questions faisant références aux causes proximales (le *comment*?). Dans le premier cas, il s'agit de comprendre l'apparition et l'évolution d'un comportement ou de tout autre aspect du phénotype observé chez une espèce⁸, dans le cadre de la théorie de la sélection naturelle (Darwin, 1859). Dans le second cas, l'enjeu est de

7. L'éthologie est l'étude scientifique du comportement des espèces, reposant sur des méthodes d'observation et de quantification des comportements dans le cadre de la démarche expérimentale.

8. Selon Dawkins (1989), le comportement peut-être considéré comme une extension du phénotype (*phénotype étendu*).

comprendre les mécanismes proximaux déclenchant et modulant l'expression d'un phénotype. Dans cette thèse, nous considérerons les deux aspects, nous focalisant principalement sur les mécanismes au niveau proximal, mais en replaçant notre travail dans un contexte évolutif.

Dans ce cadre, nous avons étudié les aspects fonctionnels des nids des termites *P. araujo* et *C. cumulans* en étudiant dans une approche mécanistique leurs propriétés de régulation des facteurs abiotiques (chapitre 2). Nous avons ensuite étudié l'effet de ces facteurs sur la survie de ces termites (chapitre 3) en essayant de lier nos résultats aux traits d'histoire de vie des espèces étudiées. D'autre part, nous avons exploré les mécanismes par lesquels les facteurs abiotiques pourraient moduler le processus de morphogenèse⁹ des constructions chez la fourmi *Lasius niger* (chapitre 5). Nous avons également initié l'étude du préférendum thermique de cette fourmi (chapitre 4).

Nous espérons ainsi apporter de nouveaux éléments constituant la base nécessaire à l'élaboration d'un modèle quantitatif des mécanismes de construction des nids des insectes sociaux (Fig. 1), tout en considérant les aspects écologiques et évolutifs ayant modulés les traits d'histoire de vie des insectes constructeurs.

9. Ensemble des processus impliqués lors de la création d'un motif organisé et qui déterminent sa forme et sa structure.

Chapitre 2

Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites *C. cumulans* et *P. araujo*

Rémi Gouttefarde, Richard Bon, Vincent Fourcassié, Patrick Arrufat, Ives Haifig, Christophe Baehr, Christian Jost

2.1 Introduction

La thermorégulation des nids est un processus qui peut se faire de façon active ou passive (Jones & Oldroyd, 2006). La thermorégulation active s'effectue via une action directe des insectes. Par exemple via le comportement de *fanning* des bourdons, qui consiste à battre des ailes pour ventiler et donc refroidir la ruche (Weidenmüller et al., 2002). Chez le termite *Tumulitermes pastinator*, il se pourrait que les ouvriers créent un puit énergétique rafraichissant en rapportant de l'eau au nid (Bristow et al., 1987). La thermorégulation passive, elle, survient lorsque la température est régulée via les propriétés de la structure elle-même, qu'il s'agisse de l'architecture ou de la nature des matériaux utilisés (section 1.3.2). S'il est probable que l'architecture des nids soit liée à leur capacité à réguler les facteurs abiotiques, les capacités thermorégulatrices des termitières sont probablement moins spectaculaires que ce qui a été admis couramment pendant plusieurs décennies (section 1.3). En effet, même si le climat interne des nids est souvent plus stable que celui de l'environnement extérieur, ce dernier est

toutefois corrélé aux fluctuations environnementales (Turner & Soar, 2008; Field & Duncan, 2013). Les fluctuations de température sont surtout importantes à la surface des monts et les températures sont en général plus stables dans le cœur du nid comme rapporté chez les termites du genre *Trinervitermes sp.* (Josens, 1971; Field & Duncan, 2013).

À ce jour, il existe un nombre limité d'études consacrées à la mesure des températures et de l'humidité dans les nids de termites (Lüscher, 1961; Greaves, 1964; Josens, 1971; Malaka, 1977; Turner, 1994; Korb & Linsenmair, 2000; Korb, 2003; Field & Duncan, 2013; King et al., 2015). Dans ces études, les auteurs se contentent en général de décrire les séries temporelles des températures relevées dans les nids. Certains auteurs tentent d'établir des comparaisons entre divers points de mesures relevés à différentes périodes, en comparant par exemple les coefficients de variation (écart-type/moyenne) des températures (Field & Duncan, 2013). Cette approche reste cependant limitée pour comparer les dynamiques spatio-temporelles des variations de température et/ou d'humidité. En effet, le traitement statistique de ces données requiert de considérer le problème de non indépendance des données, lié aux mesures répétées dans le temps (série chronologique). Dans cette étude, nous avons étudié ces dynamiques spatio-temporelles de variations de température (et d'humidité dans une moindre mesure) dans les nids des termites néotropicaux *P. araujo* et *C. cumulans* en proposant une méthodologie consistant 1) à identifier visuellement les motifs thermiques dans les séries chronologiques obtenues en utilisant une méthode *quick-look* (images rasterisées c.f. section 2.3.3 « Data visualization : the rasterization method ») et 2) à quantifier les propriétés thermorégulatrices des structures en calculant les coefficients de diffusion de la chaleur en utilisant l'équation de la chaleur (section 2.3.3 « Dynamical characterization using the heat equation »).

Comme nous l'avons vu dans l'introduction de cette thèse (section 1.3.3) ces deux espèces sympatriques construisent des nids en forme de monts de tailles comparables mais dont la composition et la structure interne diffèrent considérablement. Dans les nids fermés, le type de matériel utilisé est probablement un paramètre déterminant la porosité du nid et donc ses capacités thermorégulatrices (Cosarinsky, 2003, 2011; King et al., 2015). Les différences d'architecture entre les constructions de ces deux espèces pourraient également avoir des conséquences sur leur capacité à réguler la température et l'humidité, deux facteurs abiotiques potentiellement importants pour la survie de ces termites (chapitre 3).

Nous prédisons que la paroi plus épaisse des nids de *C. cumulans* assurerait le rôle d'un isolant et « tamponnerait » les températures de façon plus efficace que la structure alvéolaire simple du nid de *P. araujo*. Les températures au cœur des nids de *C. cumulans* pourraient ainsi être plus stables que celles au cœur des nids de *P. araujo*. Ces différences pourraient aussi impacter l'hygrométrie des structures, notamment en cas de différences de porosité. Pour vérifier cette prédiction, nous avons placé des sondes permettant d'enregistrer la température et l'humidité relative en différents points du nid (Fig. 2.4). Nous avons utilisé des dispositifs

d'enregistrement développés par Patrick Arrufat, électronicien au CRCA. Ces dispositifs ont été spécialement conçus pour cette expérience (description détaillée section 2.3.3, « S1 Text. Data loggers »).

Dans ce chapitre, nous présenterons les données de température et d'humidité obtenues lors de deux campagnes de terrain (novembre 2014 à Rio Claro, SP et novembre 2016 à Uberlândia, MG) dans les nids de *P. araujoii* et *C. cumulans*. Nous présenterons d'abord les données préliminaires obtenues lors de la première campagne (section 2.2). Nous exposerons ensuite les résultats obtenus lors de la seconde campagne (section 2.3). Une partie de ces résultats, qui se concentre sur les données de l'une des deux espèces (*P. araujoii*), ainsi que la méthodologie développée pour les analyser a fait l'objet d'une publication soumise à *PLoS ONE*. Nous présenterons par la suite les données obtenues chez *C. cumulans* et nous les comparerons à celles de *P. araujoii*. Enfin, nous discuterons les données concernant l'humidité des nids recueillies chez les deux espèces.

2.2 Campagne effectuée à Rio Claro (SP) en novembre 2014

2.2.1 Matériel et méthodes

Cette campagne de terrain a été menée à Rio Claro, lors d'une mission effectuée en 2014 au sein du laboratoire d'Ana Maria Costa Leonardo (Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP)-Rio Claro, São Paulo, Brésil).

2.2.1.1 Matériel biologique et lieu de l'étude

L'étude a été réalisée au sein du campus de l'UNESP-Rio Claro (SP) (S 22°23' W 047°32') (Fig. 2.1.A), au mois de novembre, juste au début de la saison des pluies. La zone est typique du *Cerrado* (*sensu lato*), composée de prairies et de quelques arbres. Le sol est principalement composé d'argile rouge (Balbino et al., 2002). Nous avons utilisé 2 nids de *C. cumulans* et 2 nids de *P. araujoii*, chacun de taille assez conséquente et comparable (Tab. 2.1). L'identification des espèces a été effectuée en suivant les clefs d'identification taxonomiques de Constantino (1999) pour déterminer le genre et celle de Cancellato (1986, 1989) pour l'espèce.

2.2.1.2 Protocole expérimental

Nous avons enregistré des données de température pendant une semaine dans deux nids, un de chaque espèce en parallèle (*C. cumulans* : Nid 04 et *P. araujo* : Nid 13). Nous avons ensuite enregistré à nouveaux un nid de chaque espèce en parallèle la semaine suivante (*C. cumulans* : Nid 03 et *P. araujo* : Nid 15).

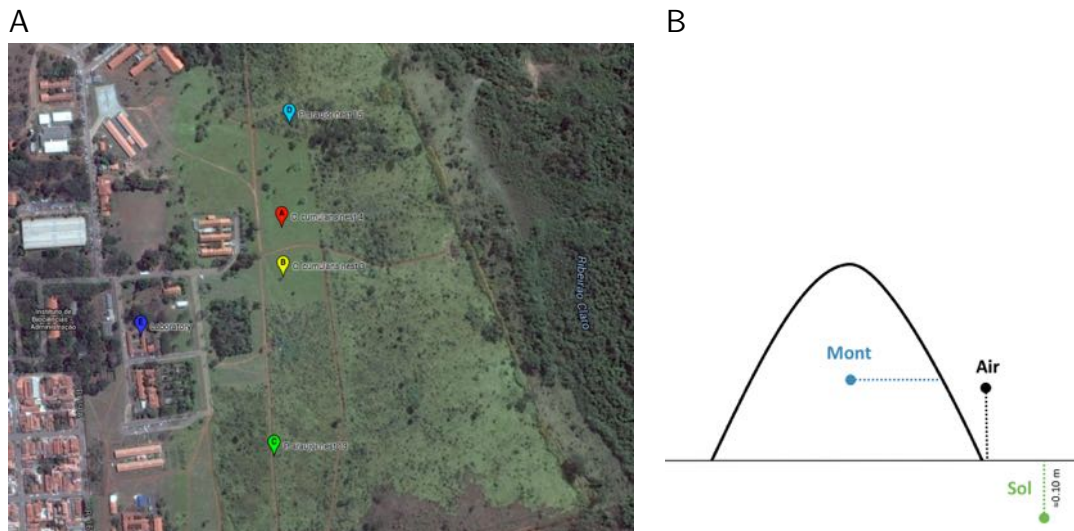


FIGURE 2.1 – Terrain expérimental et placement des sondes de températures lors de la première campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujo*. (A) Vue satellitaire du terrain expérimental situé au sein du campus de l'UNESP-Rio Claro (SP) (S 22°23' W 047°32'). Les points de couleurs indiquent les emplacements des nids enregistrés. Données de carte ©Google 2014. (B) Schéma de la disposition des sondes.

Les données de température et d'humidité relative des nids de *C. cumulans* ont été acquises à l'aide d'un enregistreur *Tinytag Plus 2 TGP 4505*. Nous avons utilisé un enregistreur de température et d'humidité relative *Hobo U23 Pro v2* pour les nids de *P. araujo*. Dans les deux cas, nous avons placé les enregistreurs au centre et à mi-hauteur du mont (Fig. 2.1.B). Pour insérer les enregistreurs dans les nids, nous avons percé un trou à l'aide d'un foret de 40 cm de long et de 8 mm de diamètre. Les trous étaient ensuite élargis à la main jusqu'à atteindre un diamètre suffisant pour pouvoir y insérer la sonde. Une fois la sonde insérée à l'extrémité des trous, ces derniers étaient rebouchés à l'aide de terre humidifiée. Après une semaine, les enregistreurs étaient retirés des nids pour récupérer les données. Nous avons en parallèle enregistré la température du sol à côté des nids à environ 10 cm de profondeur ainsi que la température de l'air à côté des nids à environ 40 cm de hauteur par rapport au niveau du sol (Fig. 2.1.B) grâce à des enregistreurs de températures *Hobo UA-002-64*. Enfin, nous avons récupéré les données de la station météorologique de l'université située à quelques centaines de mètre du terrain pour avoir des mesures des températures de l'air extérieur dans des conditions contrôlées.

2.2 Campagne effectuée à Rio Claro (SP) en novembre 2014

TABLE 2.1 – Caractéristiques des nids de *C. cumulans* et *P. araujoï* issus de la première campagne de suivi.

Espèce	ID nid	Coordonnées GPS	Diamètre (cm)	Hauteur (cm)
<i>C. cumulans</i>	N04	S 22°23.716' W 047°32.497'	≈ 100	≈ 50
<i>C. cumulans</i>	N03	S 22°23.758' W 047°32.496'	≈ 60	≈ 50
<i>P. araujoï</i>	N13	S 22°23.912' W 047°32.504'	≈ 90	≈ 70
<i>P. araujoï</i>	N15	S 22°23.628' W 047°32.490'	≈ 50	≈ 70

2.2.2 Résultats

Les données et les figures présentées ont été traitées dans R (R Core Team, 2017).

2.2.2.1 Température

Les températures mesurées dans les monts de *P. araujoï* oscillent entre 25°C et 28°C et atteignant en moyenne des valeurs plus élevées que celles enregistrées dans l'air (comprises entre 22 °C et 25 °C) (Fig. 2.2; Tab. 2.2). Elles fluctuent moins dans le mont que dans l'air (coefficient de variation compris entre 0,04 et 0,11 pour le mont et entre 0,12 et 0,27 pour l'air). Les températures du mont de *P. araujoï* sont également en moyenne légèrement supérieures à celles enregistrées dans le sol à côté des nids (comprises entre 24 et 26°C avec un coefficient de variation compris entre 0,03 et 0,11).

Pour *C. cumulans*, les températures mesurées dans le mont varient en moyenne entre 25 et 30°C, avec un coefficient de variation compris entre 0,04 et 0,09. Elles sont donc très similaires aux températures enregistrées dans les nids de *P. araujoï*. Les températures mesurées dans le sol adjacent oscillent quand à elles entre 22 et 28°C, avec un coefficient de variation compris entre 0,02 et 0,19.

De manière générale, pour les deux espèces les températures dans le mont suivent les variations de température quotidienne ambiante, mais les amplitudes sont plus faible et le pic de température survient plus tard par rapport à l'air et au sol.

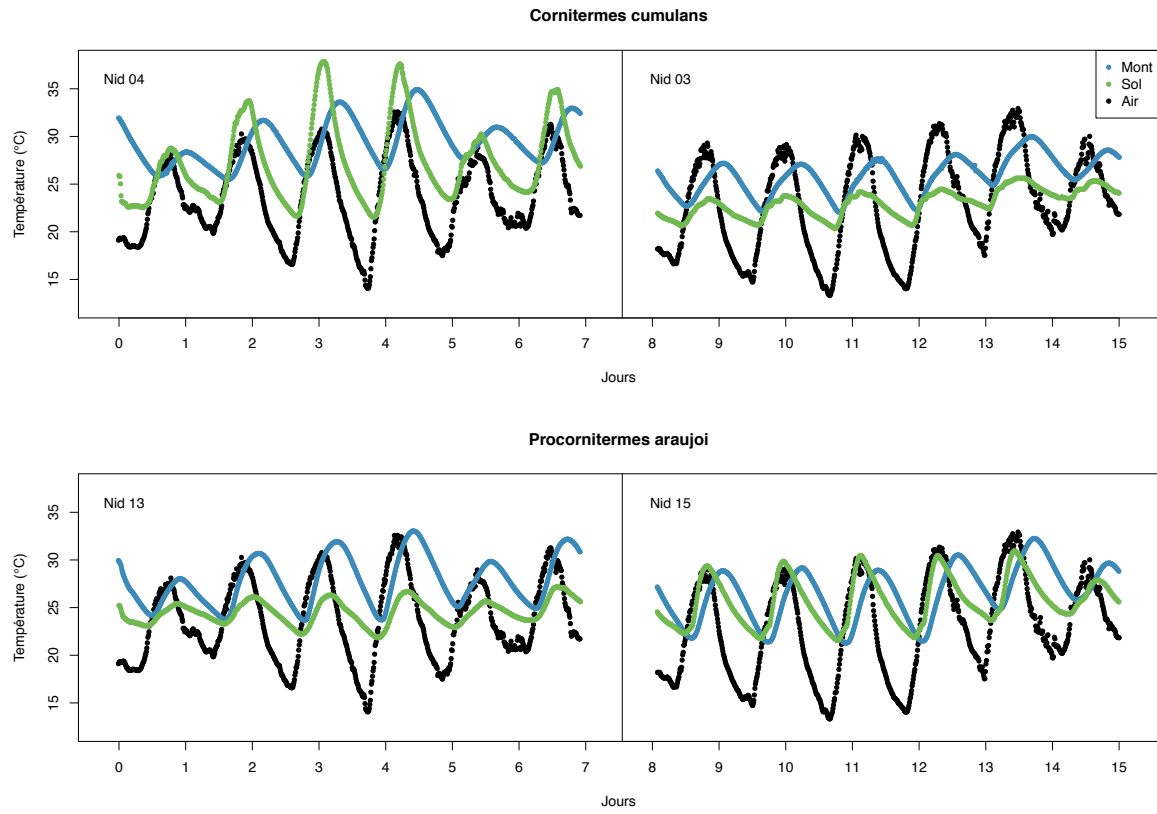
CHAPITRE 2: *Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites C. cumulans et P. araujo*

TABLE 2.2 – Valeurs de températures obtenus pour chaque sonde lors de la première campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujo*. M±E-T : Moyenne plus ou moins écart-type ; CV : Coefficient de variation (écart-type/moyenne).

Semaine	Sonde	Espèce	Nid	Jour	M±E-T	CV	
1	Mont	<i>C. cumulans</i>	N4	1	27,97±1,62	0,06	
				2	28,16±2,21	0,08	
				3	29,6±2,67	0,09	
				4	30,71±2,84	0,09	
				5	30,08±1,66	0,06	
				6	29,81±1,95	0,07	
			<i>P. araujo</i>	N13	1	26,57±1,46	0,05
					2	27,13±2,55	0,09
					3	27,99±2,89	0,1
					4	28,62±3,19	0,11
					5	27,99±1,71	0,06
					6	28,36±2,62	0,09
1	Sol	<i>C. cumulans</i>	N4	1	25,16±2,2	0,09	
				2	27,51±3,7	0,13	
				3	28,16±5,51	0,2	
				4	28,23±5,31	0,19	
				5	26,59±2,12	0,08	
				6	28,23±3,79	0,13	
			<i>P. araujo</i>	N13	1	24,24±0,8	0,03
					2	24,68±0,93	0,04
					3	24,3±1,35	0,06
					4	24,3±1,66	0,07
					5	24,35±0,89	0,04
					6	25,21±1,31	0,05
1	Air	–	–	1	22,61±3,27	0,14	
				2	24,42±3,4	0,14	
				3	23,54±4,82	0,2	
				4	24,01±5,97	0,25	
				5	23,06±3,48	0,15	
				6	24,52±3,66	0,15	
	2	Mont	<i>C. cumulans</i>	N3	7	25,04±1,5	0,06
					8	24,93±1,62	0,06
					9	25,16±1,81	0,07
					10	25,54±1,89	0,07
					11	27,56±1,72	0,06
					12	27,23±1,11	0,04
			<i>P. araujo</i>	N15	7	25,42±2,42	0,1
					8	25,42±2,65	0,1
					9	25,4±2,65	0,1
					10	25,9±3,04	0,12
					11	28,46±2,46	0,09
					12	28,16±1,62	0,06
2	Sol	<i>C. cumulans</i>	N3	7	22,06±0,89	0,04	
				8	22,31±1,04	0,05	
				9	22,5±1,26	0,06	
				10	22,87±1,29	0,06	
				11	24,26±1,13	0,05	
				12	24,33±0,6	0,02	
			<i>P. araujo</i>	N15	7	25,3±2,41	0,1
					8	25,33±2,69	0,11
					9	25,48±2,91	0,11
					10	25,72±2,84	0,11
					11	26,76±2,42	0,09
					12	25,96±1,16	0,04
2	Air	–	–	7	21,88±4,32	0,2	
				8	21,82±4,95	0,23	
				9	21,39±5,79	0,27	
				10	22,95±6,14	0,27	
				11	25,55±4,8	0,19	
				12	24,05±2,94	0,12	

2.2 Campagne effectuée à Rio Claro (SP) en novembre 2014

A



B

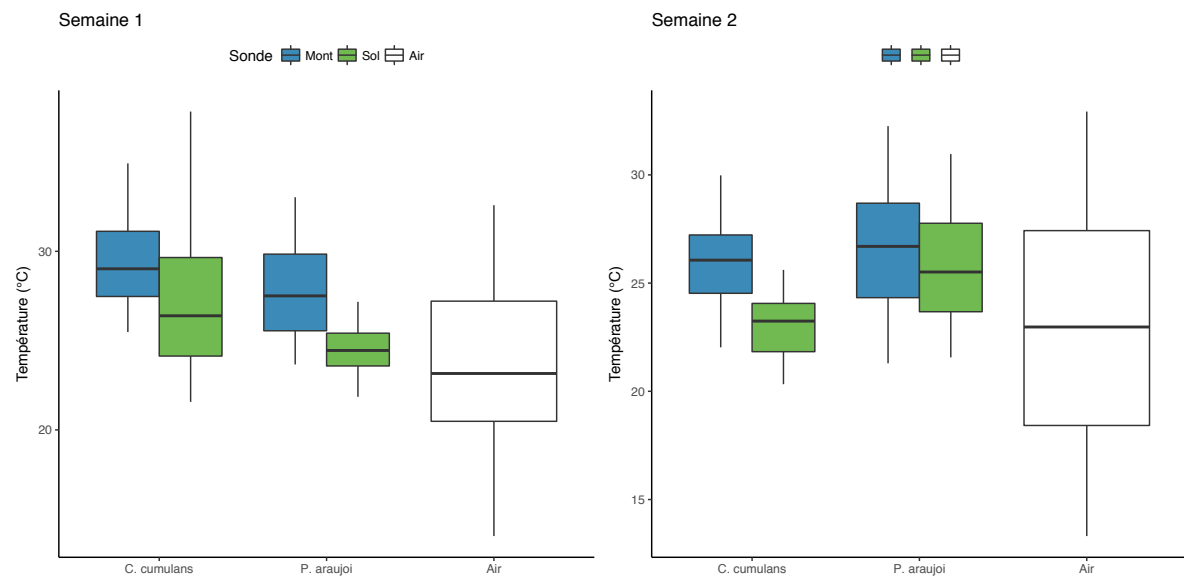


FIGURE 2.2 – Températures enregistrées dans des nids de *C. cumulans* et *P. araujoï* lors de la première campagne de mesures. (A) Séries temporelles montrant l'évolution de la température au cours du temps selon les différentes sondes. Les données de la première semaine (nids N04 et N13) sont présentées sur la première colonne, la deuxième semaine (nids N03 et N15) sur la deuxième colonne. (B) Boîtes à moustaches représentant la distribution des données pour chaque espèce et pour chaque sonde (mont et sol) pour les 4 nids avec la première semaine à gauche et la deuxième semaine à droite. Les extrémités des boîtes représentent le 1er et le 3ème quartiles, la ligne verticale la médiane et les encoches des boîtes les intervalles de confiance de la médiane à 95% et les barres verticales 1,5 fois la distance entre le 1er et le 3ème quartile.

2.2.2.2 Humidité relative

Dans les 4 nids, l'humidité relative enregistrée au cœur des monts dépassait les 95%. Nous ne représenterons donc pas ces données graphiquement.

2.2.3 Discussion

Les résultats obtenus sur ces 4 nids suggèrent que des phénomènes de régulation des facteurs abiotiques très similaires sont à l'œuvre pour les deux espèces. Les températures enregistrées dans les monts sont en moyenne plus élevées que celles enregistrées dans le sol et dans l'air. Concernant le niveau de stabilité des valeurs de température, on observe des profils similaires entre les monts et le sol qui fluctuent peu par rapport à ceux de l'air extérieur. La variabilité intra et inter-spécifique observée dans les mesures pourrait s'expliquer par la non-homogénéité de l'environnement. Par exemple, le nid 03 était situé à l'ombre d'un arbre, ce qui peut expliquer pourquoi les températures enregistrées dans le mont et le sol adjacent à ce nid sont en moyenne plus basses que pour les autres nids. Lors de la seconde campagne (section 2.3), nous avons choisi un terrain plus homogène en sélectionnant uniquement des nids situés en zone ouverte. Cette étude préliminaire nous a aussi permis d'identifier plusieurs problèmes liés à la prise de mesures sur le terrain comme l'autonomie des dispositifs ou encore le nombre de points et la méthode d'insertion des sondes. Cela nous a permis de penser et de mettre au point le dispositif final développé par Patrick Arrufat au laboratoire et utilisé dans la seconde campagne de terrain.

2.3 Campagne effectuée à Uberlândia (MG) en novembre 2016

Cette campagne a été menée en novembre 2016 avec l'assistance sur le terrain de Vincent Fourcassié, DR-CNRS au CRCA. Elle a fait l'objet d'une collaboration avec Ives Haifig (Universidad Federal de Uberlândia (UFU), Minas Gerais, Brésil). Nous avons également reçu l'aide de Tiago Carrijo (Universidad Federal do ABC, São Paulo, Brésil) notamment pour l'identification taxonomique des termites et pour les travaux de terrains. L'analyse des données a été

1. Toutes les boîtes à moustaches utilisées dans le reste de ce manuscrit présenteront ces mêmes mesures, à savoir les extrémités des boîtes qui représentent le 1er et le 3ème quartiles, la ligne verticale la médiane, les encoches des boîtes les intervalles de confiance de la médiane à 95% et les barres verticales 1,5 fois la distance entre le 1er et le 3ème quartile.

effectuée en collaboration avec Christophe Baehr (Météo-France/CNRS, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier).

2.3.1 Matériel biologique, terrain et dispositif expérimental

Le terrain expérimental se situe au sein de la *Fazenda Capim Branco* (18°52'48"S, 48°20'27"W) appartenant à l'Université Fédérale d'Uberlândia, dans l'état de Minas Gerais au Brésil (Fig. 2.3.A & Fig. S1 en section 2.3.3). Il s'agit d'un pâturage typique du *Cerrado* brésilien (Marques da Costa, 2003) constitué d'une prairie à sol argileux de type *ferralsols* (Balbino et al. (2002)), recouvert de plantes herbacées du genre *Brachiaria* (Fig. 2.3.B). Les quelques arbres présents dans le pâturage ont été évités en choisissant des nids situés dans des zones totalement ouvertes. Cette campagne de suivi concerne 3 nids de *P. araujo* (nids A, B & C) et 3 nids de *C. cumulans* (nids D, E & F) pendant 2 semaines au cours du mois de novembre 2016. Les espèces ont également été déterminées en utilisant les clefs taxonomiques de Constantino (1999) pour le genre et celle de Canello (1986, 1989) pour l'espèce. Nous avons placé des sondes mesurant la température et l'humidité relative à différents points du nid (Figs. 2.4.A,B & D). Une présentation plus détaillée du dispositif et de la méthodologie utilisée pour placer les sondes dans le nid se trouve dans la partie *Material & Methodes* de l'article présenté en section 2.3.3.

A



B



FIGURE 2.3 – Terrain expérimental dans laquelle s'est déroulée la deuxième campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujo*. (A) Vue satellitaire du site de suivi des nids situé près de la ville d'Uberlândia, MG, Brésil au sein de la *Fazenda Capim Branco*. Les étiquettes colorées montrent l'emplacement des 6 nids utilisés dans l'étude. Données de carte ©Google 2016. (B) Pâturage dans lequel a eu lieu l'étude, avec au premier plan un nid de *C. cumulans*. Photographie par Rémi Gouttefarde

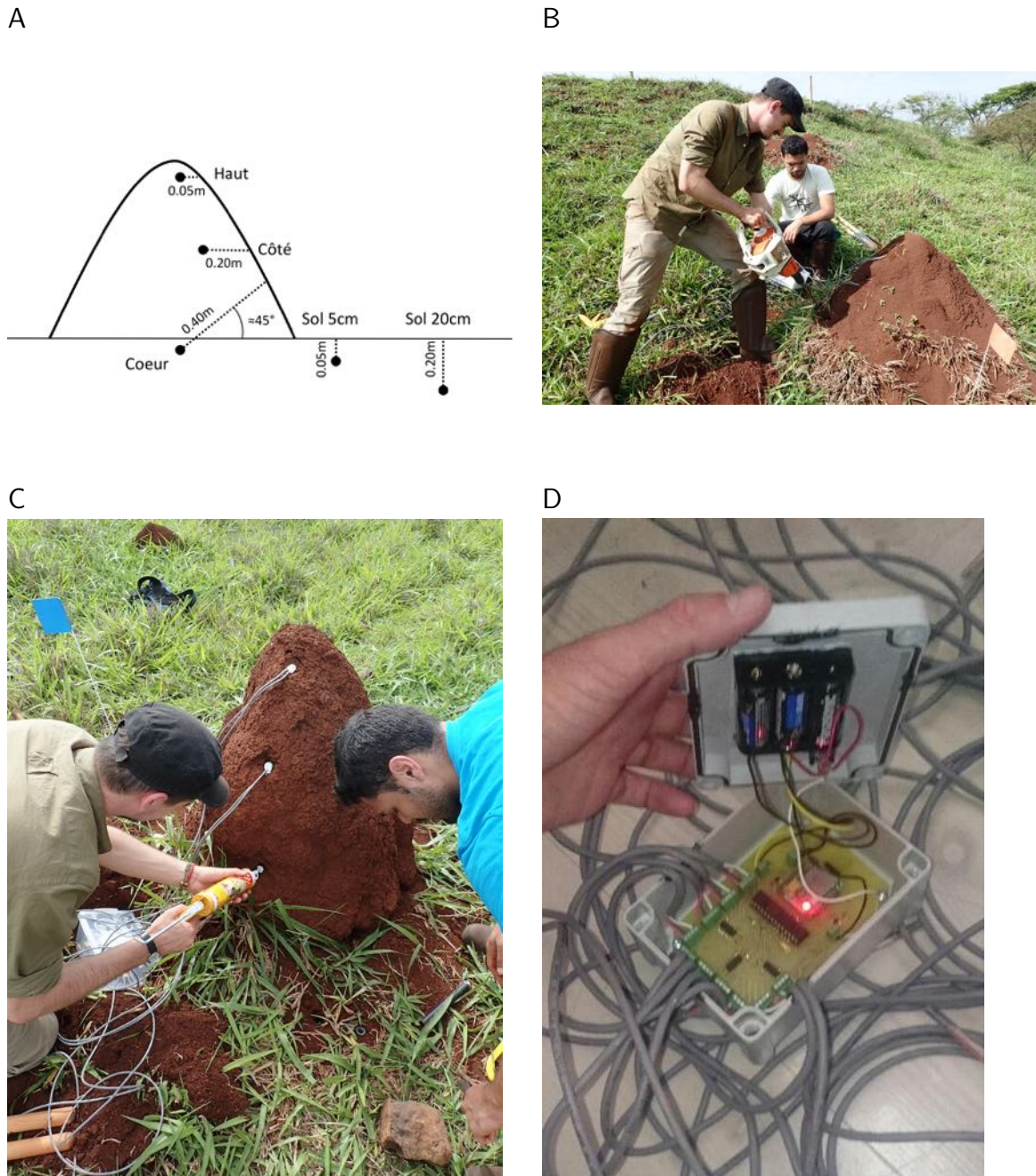


FIGURE 2.4 – Installation des enregistreurs de température et d’hygrométrie dans les nids lors de la deuxième campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujoii*. (A) Schéma de l’emplacement des sondes dans le nid et dans le sol adjacent. (B) Percement d’un nid de *P. araujoii* dans le but d’y installer les tubes dans lequel les sondes sont glissées. (C) Occlusion des tubes contenant les sondes avec du silicone. Le nid présenté sur cette photo est un nid de *C. cumulans*. (D) Détail du dispositif d’enregistrement mis au point par Patrick Arrufat au laboratoire. Photographies par Rémi Gouttefarde

2.3.2 Morphologie des nids des deux espèces

Nous avons mesuré la hauteur des nids ainsi que leur circonférence à différents niveaux afin d'estimer le volume de chaque nid (Tab. 2.3; Fig. 2.5). Le volume se calcule en faisant la somme des différentes sections, c'est-à-dire 3 cônes tronqués pour la base du nid ($h * \pi/3 * (R1^2 + R2^2 + R1 * R2)$), avec h la hauteur de la section, R1 le rayon en haut du cône tronqué de la section et R2 le rayon à la base du cône tronqué de la section) et un cône pour le haut du nid ($\pi * R2 * h/3$).

D'après nos mesures, les nids de *C. cumulans* et de *P. araujo* possèderaient des morphologies différentes. Les nids de *C. cumulans* sont généralement plus fins et moins larges que les nids de *P. araujo* en général très large à leur base. Le volume total des trois nids de *P. araujo* est supérieur à celui des nids de *C. cumulans*. En revanche les nids de *C. cumulans* sont en légèrement plus hauts (sauf un des nids).

TABLE 2.3 – Mesures des nids utilisés pour les enregistrements de température et d'hygrométrie obtenues lors de la deuxième campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujo*. H : Hauteur du cône; R : Rayon du cône; V : Volume; HN : Hauteur au niveau; C : Circonférence

Espèce	Nid	Niveau	Cône	H (m)	R (m)	V (l)	HN (m)	C. (m)
<i>P. araujo</i>	A	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,12	NA	3,3	0,72	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,12	0,16	19,03	0,6	1,02
		Sonde Côté	Sonde Côté - Sonde cœur	0,18	0,28	64,97	0,48	1,77
		Sonde cœur	Sonde Côté - Base	0,3	0,39	257	0,3	2,47
		Base	Total	0,72	0,64	344,31	0	4,03
	B	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,05	NA	2,24	0,58	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,1	0,21	28,04	0,53	1,3
		Sonde Côté	Sonde Côté - Sonde cœur	0,18	0,38	145,8	0,43	2,4
		Sonde cœur	Sonde Côté - Base	0,25	0,62	346,36	0,25	3,92
		Base	Total	0,58	0,7	522,42	0	4,42
	C	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,19	NA	6,1	0,7	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,11	0,18	22,07	0,51	1,1
Sonde Côté		Sonde Côté - Sonde cœur	0,21	0,32	119,5	0,4	2,03	
Sonde cœur		Sonde Côté - Base	0,19	0,52	242,7	0,19	3,27	
	Base	Total	0,7	0,75	390,35	0	4,7	
<i>C. cumulans</i>	D	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,1	NA	2,65	0,85	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,23	0,15	30,46	0,75	1
		Sonde Côté	Sonde Côté - Sonde cœur	0,3	0,24	88,1	0,52	1,56
		Sonde cœur	Sonde Côté - Base	0,22	0,35	102,24	0,22	2,26
		Base	Total	0,85	0,41	223,43	0	2,57
	E	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,1	NA	5,05	0,55	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,12	0,22	28,1	0,45	1,38
		Sonde Côté	Sonde Côté - Sonde cœur	0,1	0,32	38,24	0,33	2,03
		Sonde cœur	Sonde Côté - Base	0,23	0,37	112,21	0,23	2,35
		Base	Total	0,55	0,41	183,6	0	2,6
	F	Sommet	Sommet-Sonde Haut	0,15	NA	6,93	0,78	NA
		Sonde Haut	Sonde Haut - Sonde Côté	0,16	0,21	33,36	0,63	1,32
Sonde Côté		Sonde Côté - Sonde cœur	0,2	0,3	69,37	0,47	1,9	
Sonde cœur		Sonde Côté - Base	0,27	0,36	117,18	0,27	2,27	
	Base	Total	0,78	0,38	226,83	0	2,4	

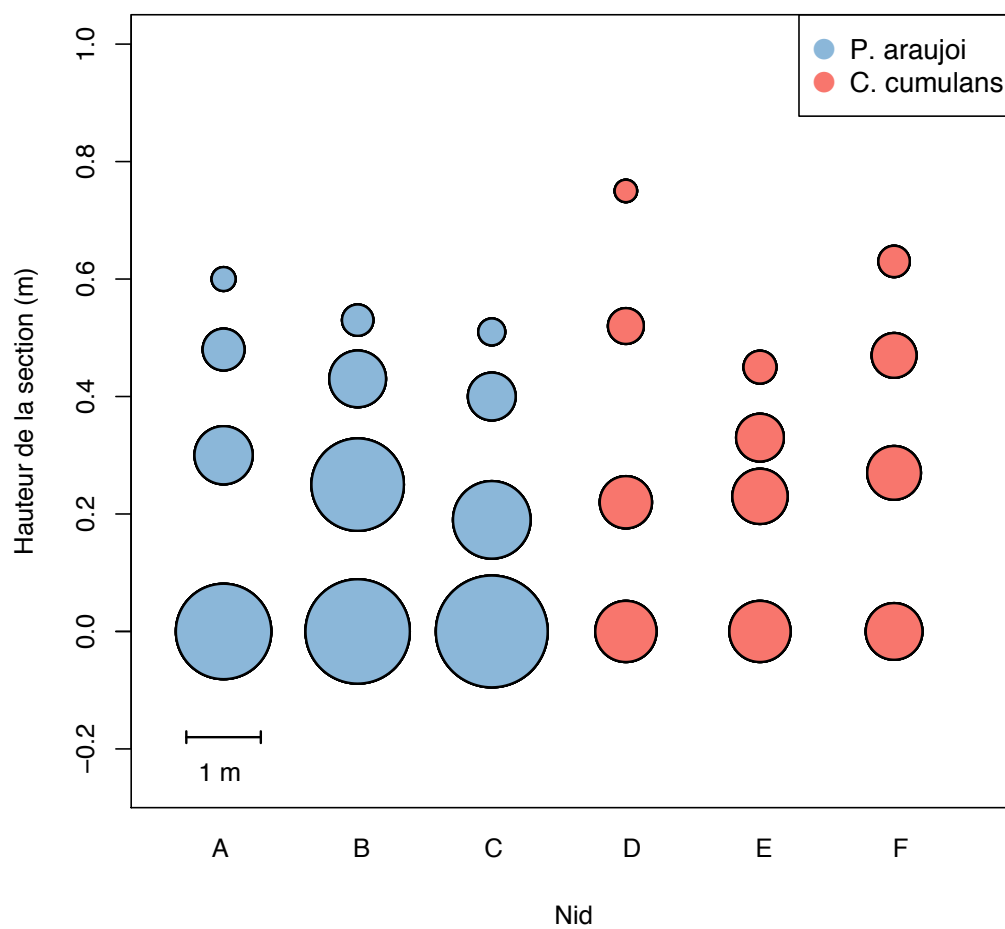


FIGURE 2.5 – Morphologie des nids utilisés lors de la deuxième campagne de suivi des nids de *C. cumulans* et *P. araujo*. Circonférence des nids selon la hauteur des différentes sections correspondantes à l'entrée des trous d'insertion des sondes et à la base du nid (0.0 m.)

2.3.3 Thermorégulation du nid chez *P. araujo* : article soumis à PLoS ONE

2.4 Résumé

Les nids de termites sont souvent cités comme des archétypes de structures thermorégulées. La stabilité thermique des nids s'avère critique pour les insectes particulièrement sensibles à la chaleur et sujets à la dessiccation. Peu d'études ont été consacrées aux mesures des températures internes des nids de termites en lien avec les facteurs environnementaux, notamment pour des espèces néotropicales. Dans cette étude, nous avons établi le profil thermique des nids de *Procornitermes araujo*, une espèce de termite néotropicale constructrice de mont, rencontrée dans le *Cerrado* brésilien. L'analyse de notre jeu de données repose dans un premier temps sur la rasterisation, une méthode qui permet une analyse *quick-look* des séries temporelles. Nos résultats indiquent que l'architecture des nids tamponne les fluctuations climatiques externes quotidiennes et permet de maintenir une température stable et relativement élevée dans le cœur des nids. Cependant, ce climat interne stable suit les changements de températures externes comme le révèlent les données sur une échelle à long terme (la semaine). En utilisant un schéma numérique² original, nous montrons ensuite que le transfert de la chaleur est bien décrit par l'équation classique de diffusion de la chaleur, avec cependant une source d'énergie supplémentaire donc nous discuterons l'origine.

2. Discrétisation des équations différentielles partielles afin de les relier avec les mesures temporelles et spatiales.

Investigating termite nest thermodynamics using a quick-look method and the heat equation

Rémi Gouttefarde^{1*}, Richard Bon¹, Vincent Fourcassié¹, Patrick Arrufat¹, Ives Haifig², Christophe Baehr³ & Christian Jost¹

¹Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA), Centre de Biologie Intégrative (CBI), Université de Toulouse : CNRS, UPS, UMR5169, France.

²Instituto de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Uberlândia–UFU, Monte Carmelo-MG, Brasil

³Institut Mathématiques de Toulouse, Université de Toulouse : CNRS, UPS, Météo-France/CNRS, CNRM/UMR3589, France.

* Corresponding author

Email: gouttefarde.remi@gmail.com

Abstract

Termite mounds are often cited as an example of efficient thermoregulated structures. Nest thermal stability can be critical for insects that are particularly sensitive to heat and desiccation. Few studies have measured internal temperature of termite nests with respect to environmental parameters, especially in Neotropical species. In this study, we analyzed the thermal profiles of different parts of *Procornitermes araujo* nests, a neotropical mound-building termite of the Brazilian *cerrado*. To read into our dataset we first used rasterization, a method that allows a quick-look assessment of time-series. Our results show that nest architecture efficiently buffers against environmental temperature fluctuations while at the same time maintaining a relatively high internal temperature in the core. This rather stable internal climate follows nevertheless the external temperature long-term averages. Using a novel numerical scheme, we further show that the heat transfer dynamics are well described by the classical heat equation, with an additional heat source whose origin is discussed.

Introduction

Nests are supposed to protect animals from hostile environmental conditions [1]. In social insects, nests can be considered as microclimate regulation devices (for gas exchange, temperature or humidity) and have intrigued researchers for decades [2–6]. They are also an inspiring source for human engineering applications [7–10]. Nest thermoregulation can be characterized as either active or passive [4]. Active thermoregulation is defined as mastered by insect behavior such as fanning behavior in bees [4] or the creation of an energy sink by bringing up underground water in termites [11]. On the other hand, passive thermoregulation relies on mechanisms such as nest site selection [4,12] or nest architecture [6]. An outstanding example of passive thermoregulation is the ventilation system developed by some ant and termite species to increase the ventilation of their underground chambers [7,13–17].

Nest temperature is highly influenced by external periodic forcing. Even if the nest structure generally permits a good regulation of the internal microclimate, nest temperatures often follow short term (daily) and long term (weekly, annual) environmental fluctuations [7,18]. In mound-building species, like the African termite *Trinervitermes sp.*, the temperature fluctuations are more important in the upper part of the mound than inside the core [18,19]. Here, we investigate temperature dynamics in the Neotropical termite *Procornitermes araujoii* Emerson (1952) [20]. This species is endemic to the Brazilian *cerrado* (savanna). Its colonies inhabit nests that are characterized by medium-sized mounds usually rising less than 1m above ground (**Fig 1a**). The internal architecture is relatively simple with an homogeneous foam-like structure (**Fig 1a**) [21,22] also found in *Trinervitermes sp* or even in ant species like the black-garden ant *Lasius niger* [23]. It lacks the complex ventilation systems found in fungus-growing termites [15,24] or in leaf-cutting ants [14]. It is thus a convenient species to study nest thermoregulation in simple architectures with lower metabolic activity compared to fungus growing species.

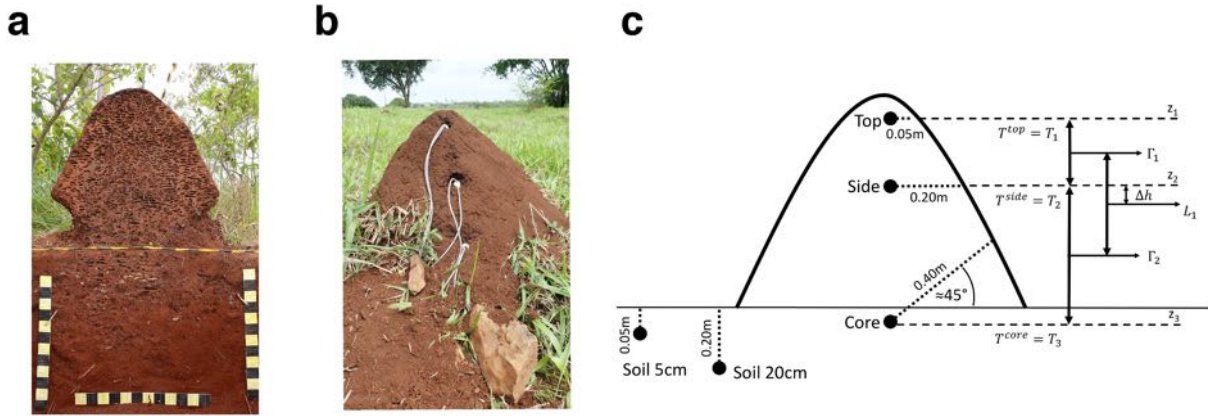


Fig 1. Experimental setup. (a) Sagittal section of a *P. araujoii* nest showing the foam-like structure and the underground extension of the nest. Yellow or black squares are 5 x 5 cm. (b) *P. araujoii* nest with the monitoring wires. (c) Probe positions inside and around the nests and spatial parameters used in the heat equation. T_1 = Temperature of the top; T_2 = Temperature of the side; T_3 = Temperature of the core; Γ_1 = heat flux between the top and the side probes; Γ_2 = heat flux between the side and the core probes; Δh = height difference between the time derivative estimation $\frac{\Delta T^n}{\Delta t}$ and the temperature heat flux gradient estimation L_1^n (see text for equations).

In closed mounds like those built by *P. araujoii*, nest material is likely to influence thermoregulation by affecting the microstructure of the walls and water retention, which are probably also crucial for gas exchange properties in such nests [16,25]. In *P. araujoii*, the workers use soil, regurgitated soil, fecal material and saliva as construction material [21]. Moreover, the mounds are often covered by a thin layer of loose soil and grass [20; personal observations] that could also have insulating properties [26].

In this study, we monitored nest temperature in different parts of *P. araujoii* nests. Our aim was to characterize the buffering effect of the structure, that is the ability of the structure to regulate the internal temperature against external environmental fluctuations. Previous studies have shown that mounds are subject to daily and long term temperature fluctuations and that termites may contribute to this buffering effect [11,18]. To investigate nest thermoregulation, we propose a methodology that first identifies thermal patterns and then to quantify them using the heat equation.

From a technical point of view, detecting patterns in raw time series (as our data) can quickly become tricky [27–29]. Such technical difficulties can obfuscate the actual biological interpretation of the data. Here we first propose to use a quick-look method: rasterization [30–32]. This method consists in transforming 1D time series with a dominant periodic forcing (here daily fluctuation) into a 2D image that can be suitable for a quick visual inspection. In addition we transformed the data by using different thresholding and

normalization schemes that allows to accentuate patterns in the rasterized images and thus helping to understand the overall dynamic patterns. This rasterization method first allows us to detect the nests' buffering efficiency at short (daily) and long (across days) scale. We then investigated the physics of the heat transfer dynamics inside the nests in the context of the heat equation. This equation predicts that (a) the mean temperature is independent of the monitored location in the nest, (b) the temperature amplitude decreases with increasing depth (distance to the top of the nest) *i.e.* shows mitigation, and (c) the phase shifts according to depth. A numerical scheme allows to fit the heat equation to the monitoring data. This fit provides two parameters to characterize the mound: the heat diffusion coefficient that quantifies the buffering effect (decreasing amplitude or mitigation), and a constant that tells whether the living mound is globally a free system, an energy source or an energy sink.

Methods

Biological material and experimental field area

Three nests of the termite *P. araujoi* were monitored during two weeks (04/11/2016-18/11/2016) in a pasture located at the *Fazenda Capim Branco* (18°52'48''S, 48°20'27''W), an area belonging to the Federal University of Uberlândia, Minas Gerais, Brazil (**S1 Fig**). The circumference of each nest at different heights (corresponding to the levels where each probe was inserted (**Figs 1b,c** and **Table S1**)) was measured to estimate the size of the nests. The total volume of a nest was estimated as the sum of the volumes of each section. The volume of the upper section (top of the nest) was calculated using the formula for the volume of a cone ($\pi \times R^2 \times h / 3$, with h the cone height and R the radius at its base). For the 2 lower sections, the formula of a truncated cone ($h \times \pi/3 \times (R_1^2 + R_2^2 + R_1 \times R_2)$) was used, where R_1 and R_2 are the radiuses of the upper and lower discs respectively). The total volumes were 0.34, 0.52 and 0.39 m³ respectively for nests A, B and C (**Table 1**). Taxonomic identification of the termite species was done using the soldier morphology following the dichotomous identification keys of Constantino [33] for the genus and Canello [34,35] for species identification.

Table 1. Nest characteristics.

Nest	<i>Top of the nest</i>		<i>Top probe entrance</i>		<i>Side probe entrance</i>		<i>Core probe entrance</i>		<i>Basis</i>		V
	H	C	H	C	H	C	H	C	H	C	
A	0.72	0	0.6	1.02	0.48	1.77	0.3	2.47	0	4.03	0.34
B	0.58	0	0.53	1.3	0.43	2.4	0.25	3.92	0	4.42	0.52
C	0.7	0	0.51	1.1	0.4	2.03	0.19	3.27	0	4.7	0.39

Height H (m) and circumference C (m) of the 3 nests at different levels corresponding to the probe entrance points (see Fig 1c) with the resulting nest volume V.

Nest monitoring

Custom made devices (**S1 Text**) were used to measure the temperature every 10 min at five different positions, following Field & Duncan's protocol [18] (see **Figs 1b,c** and **Table S1** for details). Each probe was placed into a 2 cm diameter plastic tube. The tubes were sealed at one end with a mesh to prevent the termites from entering. The other end was sealed with silicone. A concrete drill of 2.5 cm diameter was used to dig the holes into the nest (from the east side) and the ground where the tubes were placed. For each nest, two probes were placed inside each tube at each position in case of failure of one. Probes were placed (1) at the top of the nest, 5 cm below the nest surface, (2) on the side, at a horizontal distance of 20 cm from the surface, (3) inside the core of the nest (40 cm depth with an angle of 45° compared to the horizontal), in the soil next to the nest (4) at 5 cm depth and (5) at 20 cm depth, (6) at 1 m distance from the nest at 20 cm depth. When all the probes were installed, the data-loggers were started. The probes placed at the same location gave quasi identical data (**Table S1**). Therefore, only one of the two probes was used for the analysis.

Environmental parameters (air temperature, solar radiation, precipitations and relative humidity) were monitored in the meteorological station of the *Fazenda Capim Branco* situated approximately at 500m from the experimental field area.

Data visualization: the rasterization method

Rasterization consists in transforming 1D time-series (see different examples of theoretical signals in **Fig 2a**) data into a 2D image by plotting the principal period (*e.g.* day, year, lunar month) on the y-axis, and subsequent periods on the x-axis; the actual signal is encoded in colors to obtain a heatmap like image (**Fig 2b**). Converting a time-series into a 2D image not only allows decomposing the signal, but also applies a smoothing effect that reduces the details and emphasizes the general patterns.

In the case of a weak amplitude of the signal, some patterns can be masked by the color scale (**Fig 2b**). To solve this issue, one can enhance the contrast by normalization of the signal, for example into the range of $[-1,1]$ (see **S2 Text eq (S2)**) (**Fig 2c**). This allows comparing easily the temporal dynamics of signals that have different amplitudes (**Fig 2a** and **2c**).

Another way to enhance contrast and facilitate pattern identification in rasterized images is to use hard thresholding (**Fig 2d**): it replaces each original value by one of two colors (binary data) according to a reference value used as a threshold. This allows to visualize the sign of the anomaly (that is defined as the departure of the value of a series from a reference value).

Finally, the dynamics of the time-series can be visualized by plotting the differences between subsequent values in the series (increments). These increments can also be normalized to increase contrast and facilitate pattern identification (**Fig 2e**).

All the plots were done with R 3.2.3 [36] (the dataset and an exemple of the script used to produce the figures are available online (<http://doi.org/10.5281/zenodo.822263>)).

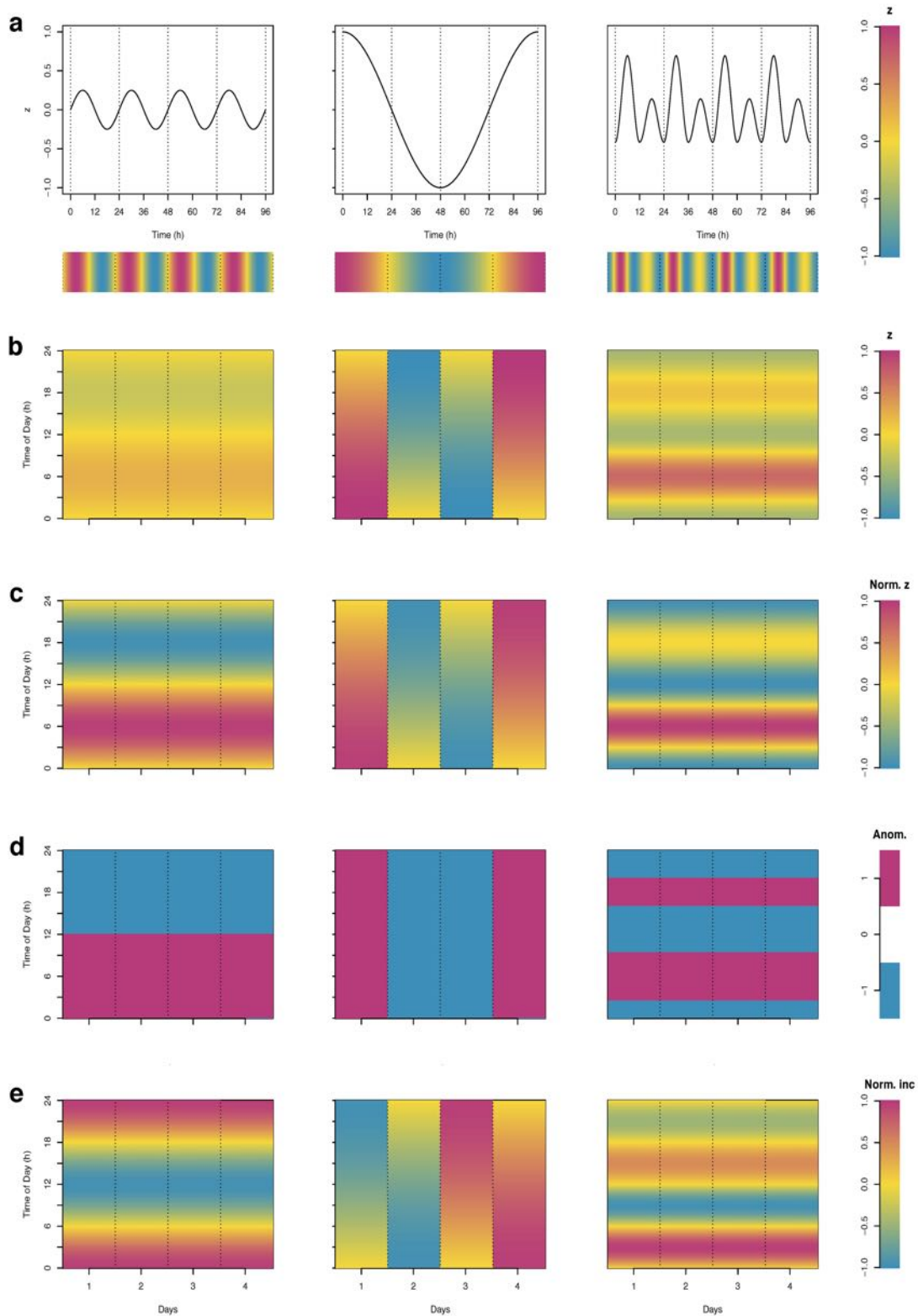


Fig 2. Illustration of the rasterization method. (a) “classical” 1D time-series for different kinds of theoretical signals sampled hourly. The horizontal color bar under the plots represents the encoding of the signal’s value in a color scale. Rasterized images of (b) the raw data of the 1D time series, (c) of the normalized data of the 1D time series, (d) of the sign of the departures from a reference value (anomaly), here the mean (values higher than the mean are plotted in magenta and those lower than the mean in blue), (e) of the normalized hourly increments.

Dynamical characterization using the heat equation

Here we investigate whether the spatio-temporal temperature evolution in the mound can be explained by a simple physical equation such as the heat equation. Using the *in-situ* temperature measurements, a numerical scheme of the heat equation is established in order to check whether this equation is able to predict the temperature inside the nest. This heat equation links linearly the temperature time derivative with the gradient of the heat fluxes. Both terms can be estimated from nest monitoring data if there are at least 3 probes.

Mathematical background

The heat transfer equation describes the propagation of heat inside a domain. In the context of a termite nest heated by the sun, the heat transfer follows the sunray line. We assume that the heat propagation is done along the vertical axis and therefore that the domain is one-dimensional and semi-bounded. The equation describes the time dynamics of the temperature, represented by the time derivative of the temperature subject to the spatial variation of the vertical heat fluxes with a proportionality coefficient called the diffusivity coefficient.

The heat transfer is thus the partial differential equation

$$\frac{\partial T}{\partial t} = D \frac{\partial^2 T}{\partial z^2}$$

that may be also written as

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial T}{\partial z} \right) = \frac{\partial}{\partial z} (D \gamma)$$

where T is the temperature (K) as a function of time t and depth z , $T = T(t, z)$, and $\gamma = \frac{\partial T}{\partial z} (K m^{-1})$ is the vertical heat flux. The boundary conditions of the semi-open domain are given by the surface temperature $T_0 = T(t, 0)$. The heat transfer coefficient D is a characteristic of the medium. In the present form of the heat equation, the medium is supposed to be homogeneous and $D (m^2 s^{-1})$ is a constant.

The proportionality between the temperature time derivative $\frac{\partial T}{\partial t}$ and the heat flux gradient $\frac{\partial^2 T}{\partial z^2} (K m^{-2})$ describes the flow of heat. It is well known that the solution of this equation is a diffusion process. In the case of a sinusoidal surface temperature, an

analytical solution of the heat equation is known. We consider that $T_0(t) = T(t, 0) = A \sin(\omega t) + T_m$ where ω is the pulsation in $rad s^{-1}$, A is the amplitude of the sinusoidal function and T_m is the mean temperature. Then the analytical solution is:

$$T(t, z) = T_m + A e^{-\sqrt{\frac{\omega}{2D}}z} \sin\left(\omega t - \sqrt{\frac{\omega}{2D}}z\right)$$

The solution of the above equation may be seen as the mean temperature, with an amplitude mitigation function relative to the depth and a phase difference in the sine function given by the depth. It is easy to transform the phase difference into a time lag. Indeed,

$$\sin\left(\omega t - \sqrt{\frac{\omega}{2D}}z\right) = \sin\left(\omega\left(t - \frac{z}{\sqrt{2D\omega}}\right)\right)$$

Therefore, the mathematical solution of the 1D heat transfer equation in the case of a sinusoidal forcing contains the two characteristics seen below in the nest temperature measurements: a time lag and mitigation according to the depth z .

The heat transfer equation written previously corresponds to a free system. In the case of a non-autonomous system, with an energy well or forcing (such as heat absorption by water brought in by the termites or metabolic heat), the heat transfer equation is modified by an additive term,

$$\frac{\partial T}{\partial t} = D \frac{\partial^2 T}{\partial z^2} + Q$$

The additive energy Q is a negative term in case of a loss of energy, that is an energy sink, and non-negative for an input of energy, that is a positive forcing.

Numerical approach

In order to link the heat equation to our temperature measurements at few discrete spots in the nest, it is necessary to discretize the partial differential equation.

This discretization has to take into account the time characteristic of the cycles according to the time step of the data. It also has to take into account the heat propagation inside the soil. The flux transfer and the heat propagation in the soil are slow processes compared to external temperature forcing. Therefore, before the computation of the time and spatial derivatives, the fast variations are filtered from the temperature measurements by using a Fourier low-pass filter. Since the mean diffusivity

coefficient and the mean additive forcing are of interest, the frequency of this low-pass filter corresponds to the diurnal cycle of 24 hours.

The time derivative is directly estimated by the first order difference: $\frac{\partial T}{\partial t} \sim \frac{\Delta T^n}{\Delta t}$ where Δt is the data time step, and ΔT^n is the difference $\Delta T^n = T^n - T^{n-1}$ (T^n is the temperature at the time $t^n = n\Delta t$). This temperature derivative series is estimated using the side probe T_2 .

The vertical temperature Laplacian at a given depth, ΔT is the temperature second derivative. This term is computed by two vertical derivatives. If T_j^n is the temperature for the time $t^n = n\Delta t$ at the j -th depth, the heat flux $\gamma = \frac{\partial T}{\partial z}$ is estimated by $\frac{T_{j+1}^n - T_j^n}{\Delta z_{j+1,j}} = \Gamma_j^n$ where $\Delta z_{j+1,j}$ is the distance between the $(j+1)$ -th and the j -th probes, $j = 1$ or 2 . This flux is supposed to be estimated at the depth $\frac{z_{j+1} + z_j}{2}$. Using the three different depths, of our temperature measurements possible to compute two fluxes, and the second derivative of the temperature, which is the gradient of the heat flux, is then computed with the same method in order to get $\frac{\Gamma_2^n - \Gamma_1^n}{\Delta \lambda} = L_1^n$ where $\Delta \lambda = \frac{z_3 - z_1}{2}$. This term L_1^n is supposed to be estimated at the depth $\frac{z_1 + 2z_2 + z_3}{4}$.

The estimates L_1^n have to be corrected by a time shifting (associated to Δh in Fig 1c) in order to be adjusted to the temperature increment. Indeed, the distances between the probes are quite large and the time lag is about one hundred minutes per 10 cm, whereas the time step is about 10 min. Therefore a time shifting of the Laplacian estimation L_1 is necessary. Several methods are possible to assess this time shift (Fourier spectral shift, maximum of cross-correlation function, ...). Here we estimated it as the number of time steps that maximize the absolute value of the correlation between temperature derivative $\frac{\Delta T^n}{\Delta t}$ and the heat flux gradient L_1^n .

Finally, a linear regression between the time derivative $\frac{\Delta T^n}{\Delta t}$ and the temperature second derivative L_1^n is performed. This regression provides estimates of the mean diffusivity coefficient D and of the mean additive forcing Q . Such a standard linear regression provides also the standard errors of these parameters. However, time series data do not fulfill the independence property assumed in these methods (our temperature time series are highly auto-correlated, leading to underestimated standard errors due to this pseudo-replication). Methods to correct for the bias induced by

pseudo-replication are beginning to appear in the statistical literature [37] but their usefulness in the case of time series data is still strongly debated. We therefore chose not to report any standard errors for D and Q in a given nest, but to compute them with the classical formula over the three values obtained for our three (independently) monitored nests.

Results

The mean, standard deviation and coefficients of variation for each probe are given in **Table 2**. The mean temperatures monitored at the different locations of the nest as well as in the soil are almost identical. For both the mound and the soil, the standard deviations decrease with depth z , leading to decreasing coefficients of variation. The temperature amplitudes are indeed much higher at the top of the nest (temperature range [16;44] °C) compared to the core (temperature range [24;28] °C; **Fig 3a, S2 Fig**). The same applies to the comparison of the soil temperatures at 5 and 20 cm. Mound temperatures are on average higher than soil and air temperatures (**Fig 3a**). Note that the air temperature and its amplitude are similar to those of the soil temperatures at 5 cm. In addition, daily variations of air temperature are intermediate between the top and the core of the nest.

Table 2. Descriptives statistics.

	Nest A		Nest B		Nest C	
	<i>Mn ± SD (°C)</i>	<i>CV</i>	<i>Mn ± SD (°C)</i>	<i>CV</i>	<i>Mn ± SD (°C)</i>	<i>CV</i>
<i>Top</i>	25.82 ± 6.26	0.24	24.39 ± 4.46	0.18	25.54 ± 5.24	0.20
<i>Side</i>	27.00 ± 2.68	0.10	26.63 ± 2.73	0.10	25.89 ± 3.13	0.12
<i>Core</i>	26.42 ± 0.85	0.03	25.79 ± 0.52	0.02	25.64 ± 0.78	0.03
<i>Soil 5cm</i>	23.78 ± 3.42	0.14	NA	NA	23.59 ± 2.43	0.10
<i>Soil 20cm</i>	23.96 ± 1.34	0.06	24.50 ± 1.04	0.04	23.79 ± 0.72	0.03
<i>Air (station)</i>	<i>Mn ± SD (°C)</i>	<i>CV</i>				
	22.69 ± 3.36	0.15				

Mean (Mn), standard deviation (SD) and coefficient of variation (CV) of the temperature recorded by each probe for the 3 nests and for the air (meteorological station) during the 14 days. NA corresponds to the case where both inserted probes failed.

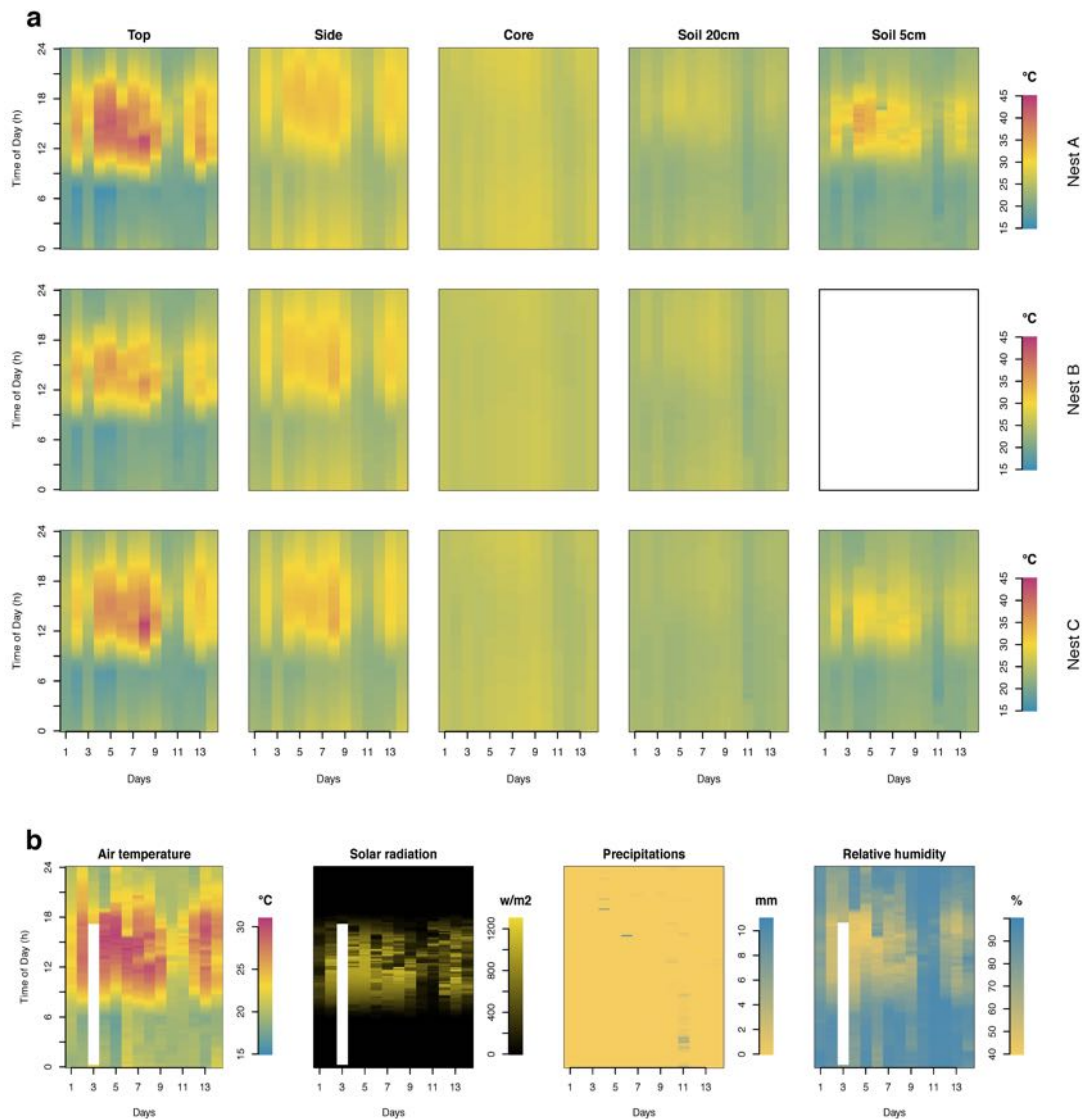


Fig 3. Rasterization raw data (transform 1D time-series into a 2D image). (a) for the 3 nests and all the probe positions and (b) for the environmental parameters (air temperature, solar radiation, precipitations and relative humidity). White space indicates missing data.

Interpretation of the rasterized images

The rasterized images of the raw data (**Fig 3a**) show comparable patterns for probes at the same location in the three nests. In addition to the decreasing amplitudes (mitigation) with increasing depth in both the nest and the soil, data also show that maximum temperatures are attained later in the evening with increasing depth (**Fig 3a**). However, on these figures one can barely see a pattern in the core or soil at depth 20cm. A clear pattern appears in both cases in **Fig 4** where we normalized the data into the range $[-1;1]$; maximum temperatures were much delayed compared to air and nest top ones (around 4 pm), occurring at midnight in the core. One can also see that the highest temperatures and the daily variation are smaller in all probe locations on days 11 and 12. This can be explained by

cooler air temperature, less intense solar radiation and higher precipitations (with higher relative humidity, see **Fig 3b**) for these two days. This reveals that temperature of the nest follows the long-term environmental fluctuations and is true even for the core temperature although more attenuated than at the most peripheral locations in the nest and in the soil.

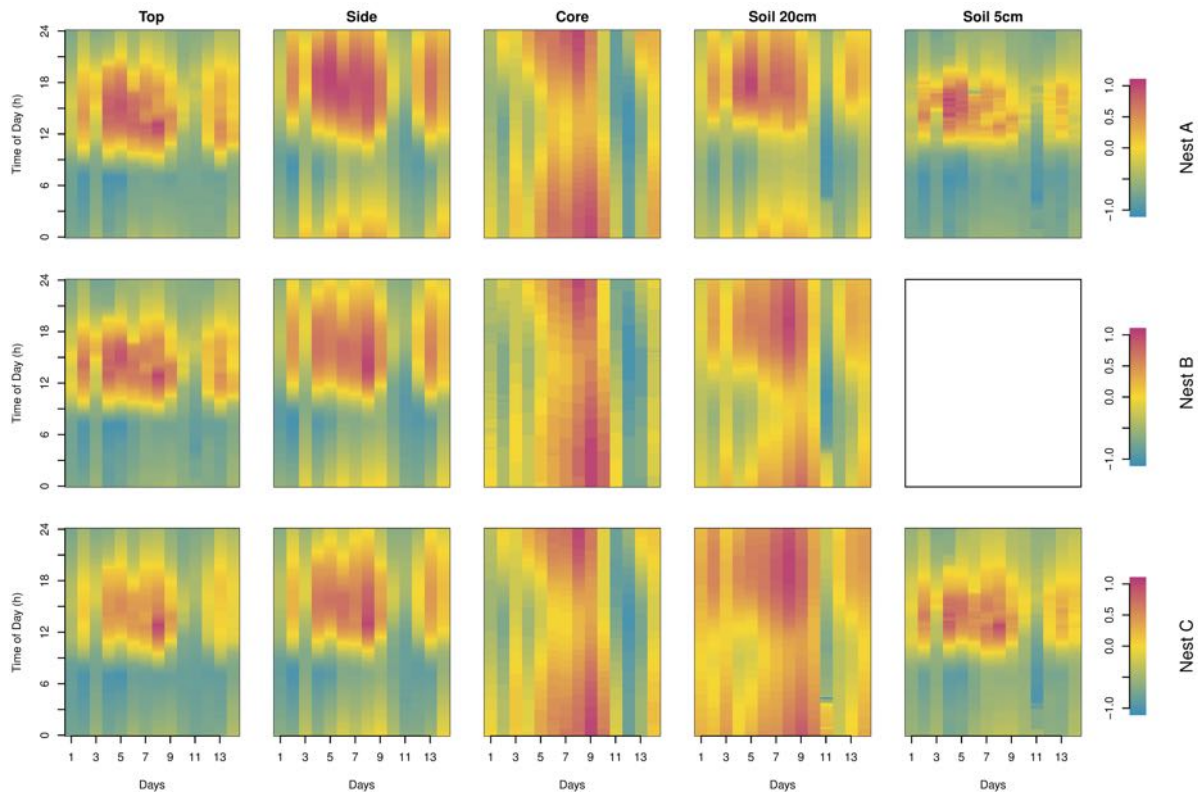


Fig 4. Normalized rasterized data. Data illustrated in Fig 3 (raw data) were normalized to restrict the values into a range of $[-1;1]$ (see equation S1).

Fig 5 shows the differential sensitivity of the upper part of the mound (top and side) and of the nest core to environmental fluctuations as revealed by the sign of the global anomaly of the time-series. The dominant vertical pattern seen in the core indicates that this latter is mainly sensitive to larger-scale external temperature changes while the dominant horizontal pattern seen in the top and side of the mound are more sensitive to the diurnal variation of the temperature. The pattern of anomaly shown in the soil at 5 cm and 20 cm depth are respectively quite similar to the ones observed at the top and the side of the nest showing that it follows principally daily fluctuations. The pattern of the side and soil at 20 cm reveals an intermediate pattern between the core and the surface (top of the mound and soil at 5 cm). Indeed, this pattern reflects both short (daily) and long (across days) term fluctuations. The relative long term fluctuations of the top and the side of the nest as well as of the soil at 5 cm can be visualized through the sign of the anomalies using the hourly mean temperature as threshold value (**Fig 6**).

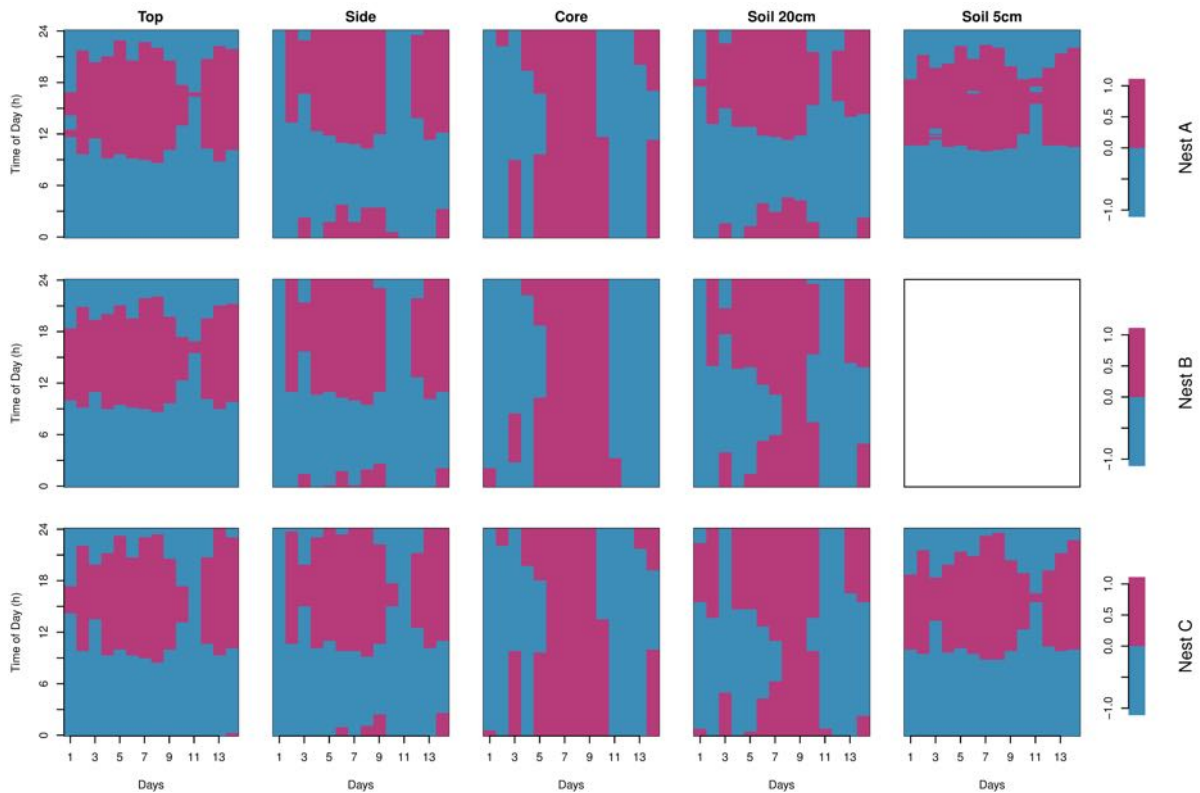


Fig 5. Rasterized sign of the anomalies using the overall mean as the threshold. The positive anomaly is indicated in magenta and the negative anomaly in blue.

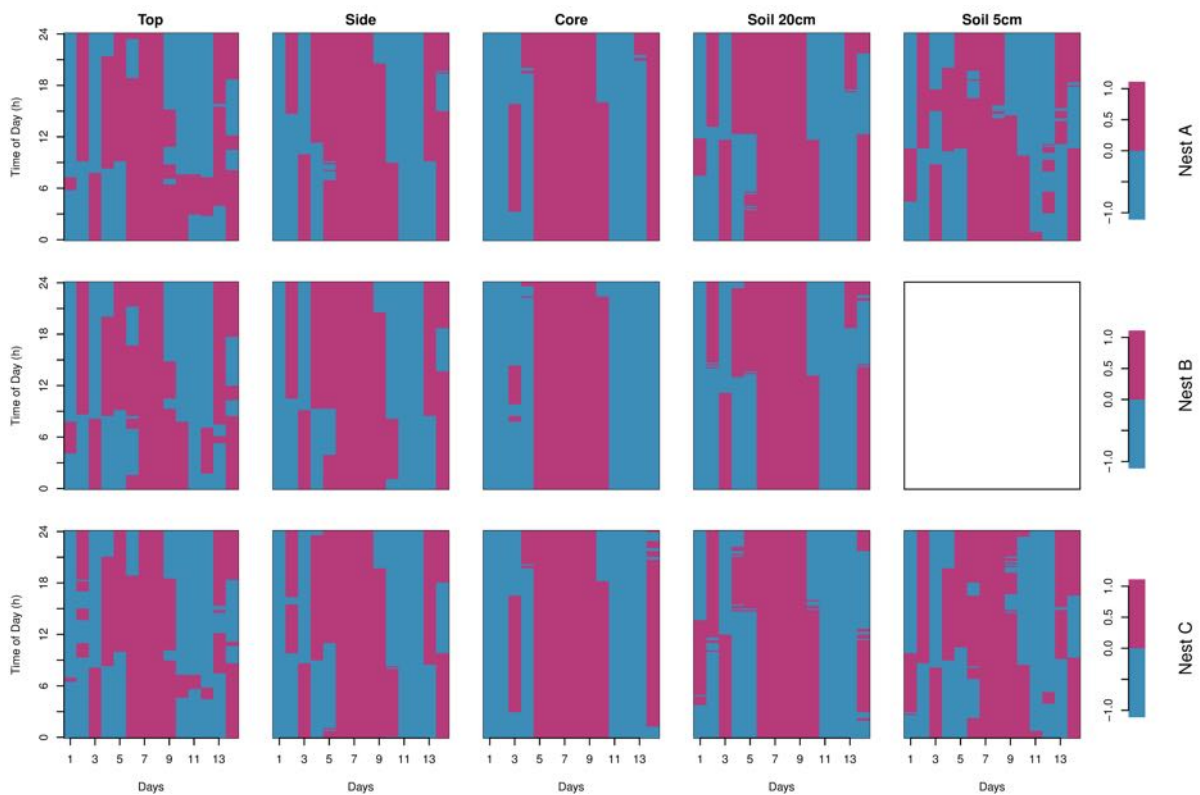


Fig 6. Rasterized sign of the anomaly using the hourly means over the two weeks of observation period as the reference thresholds. The positive anomaly is indicated in magenta and the negative anomaly in blue.

Dynamical characterization

Visualizing the heating and cooling phases

To visualize the temporal dynamics of heating and cooling, we plotted the hourly mean raw temperature at the different locations for the three nests (**Fig 7a**). We excluded days 11 and 12 which were different from the other days (**Fig 3**). The normalization of this data reveals a temporal shift of the maximum and minimum temperatures as one goes deeper inside the nest or in the soil (**Fig 7b**). Remarkably the heating and cooling of the core follows an inverted temporal pattern when compared to the top of the nest. Nevertheless, it is not easy to perceive whether the duration of the heating or the cooling are the same. This is easier to assess on the rasterized image of the normalized temperature increments following **eq S1** (**Fig 8**). The heating phase is well identified by the dominant magenta coloring, while the cooling phase has dominant blue coloring. Whatever the location, the heating phase is shorter than the cooling phase. We also notice that these two phases tended to be less asymmetric the deeper the probe location. The alternating pattern of 0 and of non-zero values in the least-varying core temperatures illustrates rather slow periods of heating and cooling (see **eq S1**). By contrast, the almost continuous color patterns at the top and the side of the nest indicate faster heating and cooling periods preceded or followed by a rather long period of stationary temperatures centered around midnight.

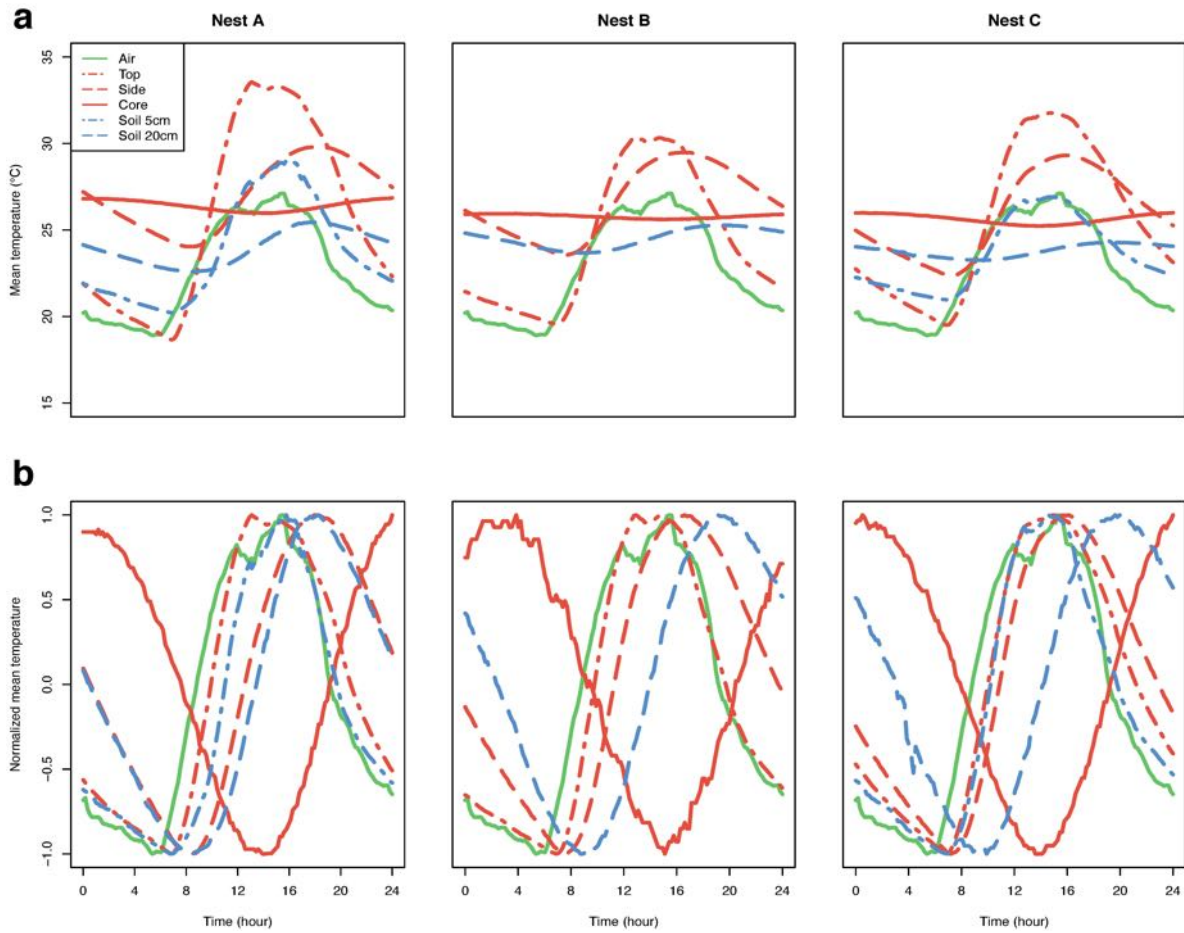


Fig 7. Mean temperatures along a 24h period. (a) Mean temperatures during the day after excluding days 11 and 12. (b) Normalized curves (between [-1 ;1]) of the same mean temperatures.

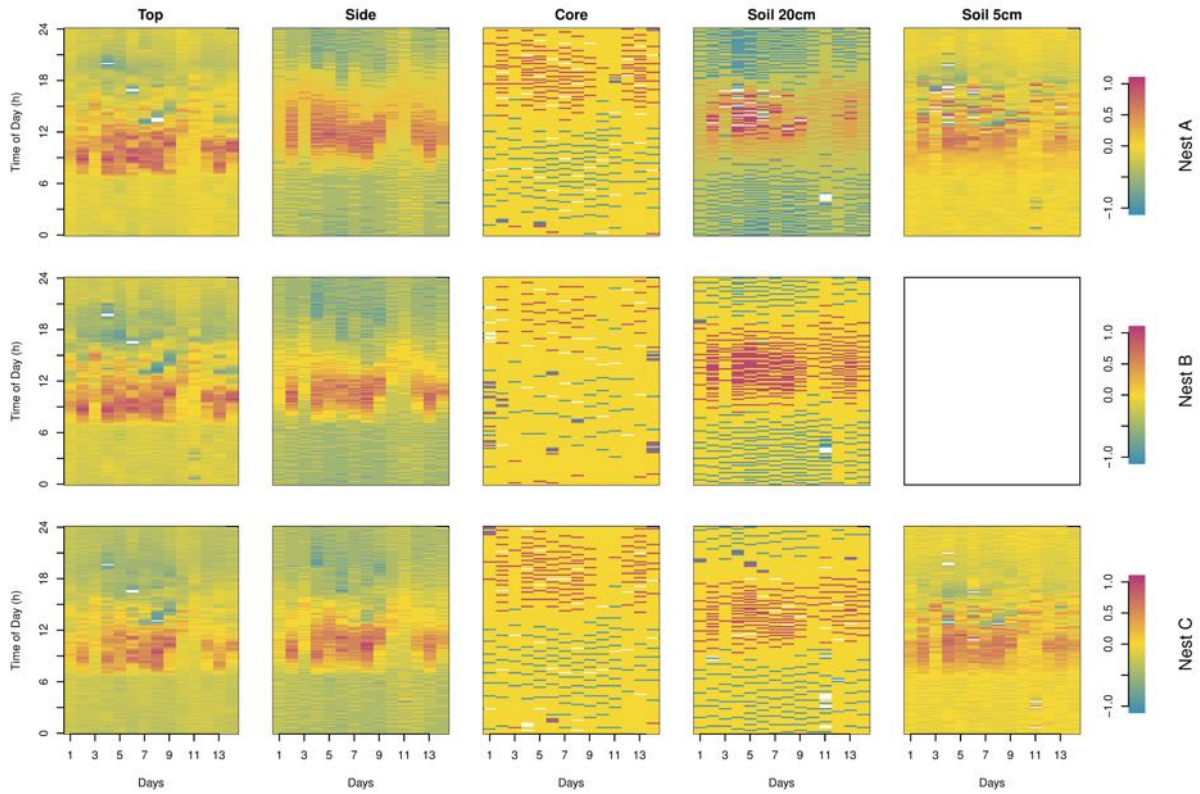


Fig 8. Rasterized increments of the raw data. The amplitudes of the increments ΔT^m are normalized to restrain the values into a range of $[-1;1]$.

Nest diffusivity coefficient

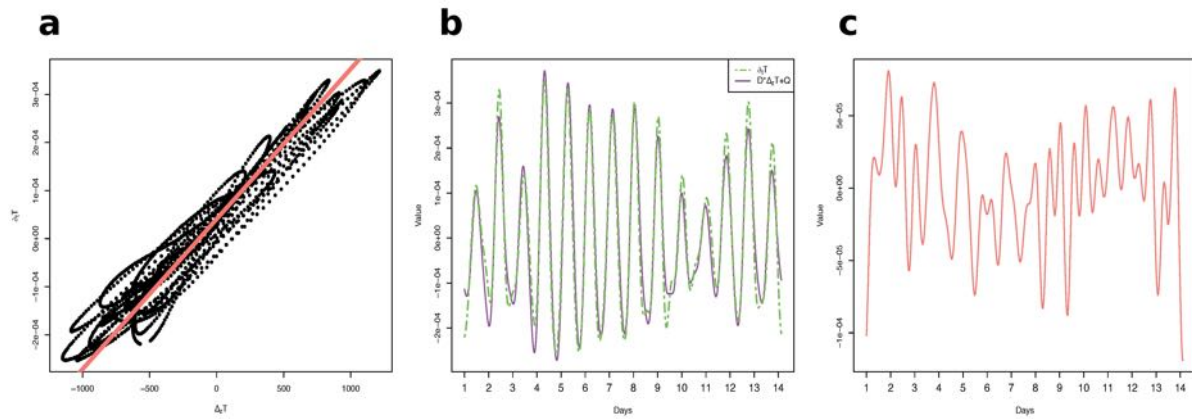


Fig 9. Estimation of the temperature time derivative ($\frac{\partial T}{\partial t}$) and the flux spatial gradient ($\frac{\partial \gamma}{\partial z} = \frac{\partial^2 T}{\partial z^2}$) for nest A. (a) time derivative as a function of the flux spatial gradient, with the best fitting line (red) to estimate the diffusivity coefficient D and the energy source Q , (b) the time derivative and its linear prediction from the spatial flux gradient as a function of time, (c) the residuals of the linear regression in (a) as a function of time.

Table 3. Estimated diffusivity coefficients and forcing terms in the three nests.

Nest	Diffusivity Coefficient $D \times 10^{-6} (\text{m}^2 \text{s}^{-1})$	Forcing term $Q \times 10^{-4} (\text{K}/\text{s})$	Adjusted R^2	$\Delta z^{2,1} (\text{m})$	$\Delta z^{3,2} (\text{m})$	Time shift (min)
A	0.27	0.41	0.94	0.12	0.39	80
B	0.35	1.22	0.88	0.10	0.39	90
C	0.80	0.40	0.88	0.11	0.42	170
mean\pmse	0.47 ± 0.16	0.68 ± 0.27				

The Δz are the vertical distances between the probes and the time shift is the one used in the estimation of the heat flux gradients L_1^n

Fig 9a shows the relationship between the time derivative and the spatial flux derivative for nest A; the data are organized along a flat ellipse, a linear regression thus makes sense. The associated residual structure in **Fig 9c** confirms this conclusion. **Fig 9b** shows the time derivative and its linear prediction from the spatial flux gradient: there is a good agreement between the two series. The two other nests give quite similar plots.

The estimated parameters of the heat equation for the three nests are summarized in **Table 3**. Nests A and B have coefficients of the same order, with $D \sim 0.31 - 0.51 \cdot 10^{-6} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$. Nest C's diffusivity coefficient is doubled. The mean additive forcings Q are all positive and in the range $0.37 - 1.24 \cdot 10^{-4} \text{K s}^{-1}$. The time lag is about 70-80 minutes for nests A and B, and about 170 minutes for nest C. In conclusion, nest C seems to have a behavior different than the two other nests.

Discussion

Termite mounds are historically cited as an example of thermoregulated constructions [6]. Nevertheless, recent studies rather suggest that there is no active thermoregulation in these structures, even in the complex mounds of the fungus growing termite *Macrotermes michaelseni* [7]. Here, we measured temperature at different positions in the nest of the Neotropical mound-building termite *P. araujoii*. We aimed to characterize the dynamics of heat propagation and to investigate how the structure reacts to external forcing. We first used rasterized images to visualize our data and to decompose the effects of the diurnal and the large scale temporal forcing on temperature in the different parts of the nest. The results show that nest temperatures are strongly correlated with external

forcing (solar radiation, rain), an argument for the weakness or absence of active thermoregulation. Nevertheless, even these simple homogeneous foam-like architectures show interesting thermal properties. Our results show indeed that the temperature pattern of the mound core differs from the top and the side of the mound as well as from the soil (both at 5 cm and 20 cm depth). On the one hand the core temperatures are very stable on a daily scale, while there are more important temperature fluctuations for the rest of the mound and the soil (**Fig 3** and **Table 2**). They are also higher than in the soil, thus providing a warm and very stable environment for the termites. On the other hand, it is also clear that the core, like the other parts of the mound and the soil, undergoes long term variations as the pattern observed for the core in Figs 4 and 5 corresponds to the one observed for the meteorological data (**Fig 3b**). These results confirm the findings on the mounds of the African termite *Trinervitermes sp.* which builds nests with similar architecture [18,19]. In particular, the increased core temperature has been found during the whole year [18] and is thus not only a simple consequence of monitoring temperature during the summer as we did.

From a functional point of view, the stable and warm temperature of the nest core might have significant effects on individual and colony development. Termites are hemimetabolous insects that undergo successive molting events during their life. In particular, during the post-embryonic development of termitid species, such as *P. araujoii*, the larvae follow one of either the apterous line, from which workers and soldiers originate, or the imaginal line from which alates originate [38]. Stable temperature may accelerate the rate of juvenile development [39], as it is the case in the nursery chambers of the nests of Macrotermitinae species (reviewed in [2]). Temperature can also influence caste composition [40,41]. Temperature variations may thus have a strong impact on the colony homeostasis which is based on the division of labor between the different categories of individuals which perform different behavioral activities [42].

In contrast to nests of *T. trinervoides* [18] our species' nests extend below ground. A comparison between the core and soil temperature dynamics is therefore relevant. Though the patterns observed for the core are relatively similar to the ones for the soil at 20 cm depth, there are strong differences between the two concerning the dynamics of cooling and heating (**Figs 7** and **8**). The heating phase occurs later in the core compared to the soil. This could be explained by the fact that it takes much more time for the heat to propagate from

the top of the mound which lies at 60-70 cm above the soil, than it takes to propagate from the soil surface to the 20 cm depth probe. Moreover, in the increments plot (**Fig 8**) one can see that the spacing between the discrete lines during the heating phase is tighter in the soil than in the nest's core, showing clearly that the latter has more efficient buffering properties against external forcing. Compared to the soil, the mound core therefore provides a more stable (and warmer) environment for the termites. Note that temperature increments are negatively correlated with spatial temperature variation between probes (**Figs 4 and 8**), indicating that it is relevant to analyze nest temperature dynamics in the context of the general heat equation. In fact, our analysis suggests that the heat equation explains well the diffusion of heat inside the mound structure. Our estimation of the heat diffusivity coefficients are similar to those of soils of similar composition [43]. The higher diffusivity coefficient and time shift of nest C (Table 3) could be natural variation in our small sample or the particular position of this nest at the base of a steep slope in the field (Fig S1). To further investigate the effect of architecture or topographic environment on heat diffusion the mound and soil diffusivity should be compared in a paired design (at least 3 probes in both the nest and the adjacent soil) with more monitored nests. Bristow *et al* [11] had already used the heat equation to detect an energy sink in the mound-building termite *Tumulitermes pastinator*. Our numerical scheme goes significantly further in terms of model validation, precision and parameter estimation. The results obtained in *T. trinervoides* [18] suggest that mound temperature is increased in the presence of termites. However, simple metabolic heat has been ruled out in the case of *M. michaelsoni* [7] which, as a fungus growing termite, produces much more metabolic heat than *P. araujoi*. An increase in temperature could be induced more actively by the termites [44] or by the mound design itself. Whatever the origin of this additional source of energy, our methodology permits to precisely quantify its value.

We think that the methodology we proposed here could be useful for future studies aiming to understand the mechanisms underlying termite nest thermoregulation. From a physical and evolutionary point of view a comparative approach between sympatric species that only differ by their mound architecture would be particularly interesting. In the case of *P. araujoi* we suggest to compare to *Cornitermes cumulans* (whose individuals are close in size but whose mound architecture is much more elaborated with solid outer walls and soft

organic inner space [45,46]) or to *Cornitermes bequaerti* (whose mounds are not closed but have outside openings for ventilation [46,47]).

To conclude, rasterization allowed a quick assessment of temperature monitoring data, suggesting the heat equation could govern nest temperature dynamics. The parameters of the heat equation were estimated from the monitoring data in order to characterize the overall nest temperature dynamics. To our knowledge this is the first study that develops a numerical scheme to link the heat equation to mound temperature dynamics and thus validates its pertinence for the studied system.

Acknowledgements

We would like to thank Tiago F. Carrijo from the Universidade Federal do ABC for his help with termite taxonomy and field work and Felipe Magalhães from the Universidade Federal de Uberlândia for providing the experimental field area. RG and VF received a financial support from the Université Toulouse 3 – Paul Sabatier for their field trip in Brazil.

Author contributions

RG, RB, VF and CJ designed the experiments. RG, VF and IH did the field work. IH provided field support. PA designed and constructed the data logger. RG, CB and CJ did the data analyzes and wrote the manuscript. All authors discussed and commented on the manuscript.

Competing financial interests

There are no competing financial interests involved in this paper.

References

1. Hansell M. Built by animals: the natural history of animal architecture [Internet]. Oxford Uni. Oxford University Press; 2007. doi:10.1086/592657
2. Noirot C, Darlington JPEC. Termite Nests: Architecture, Regulation, and Defense. *Termit Evol Soc Symbiosis Ecol.* 2000; 121–139.
3. Darlington JPEC, Zimmerman PR, Greenberg J, Westberg C, Bakwin P. Production of metabolic gases by nests of the termite *Macrotermes jeanneli* in Kenya. *J Trop Ecol.* 1997;13: 491. doi:10.1017/S0266467400010671

4. Jones JC, Oldroyd BP. Nest Thermoregulation in Social Insects. *Adv In Insect Phys.* 2006;33: 153–191. doi:10.1016/S0065-2806(06)33003-2
5. Korb J. Termite mound architecture, from function to construction. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, editors. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Springer P. Heidelberg: Springer Press; 2011. pp. 349–373.
6. Lüscher M. Air-conditioned termite nests. *Sci Am.* 1961;205: 138–145. doi:10.1038/scientificamerican0761-138
7. Turner JS, Soar RC. Beyond biomimicry : What termites can tell us about realizing the living building . First International Conference on Industrialized, Intelligent Construction (I3CON). 2008. pp. 14–16.
8. Ball P. Bright lights, bug city. *New Sci.* 2010;2748: 35–37.
9. Holbrook CT, Clark RM, Moore D, Overson RP, Penick CA, Smith AA. Social insects inspire human design. *Biol Lett.* 2010;6: 431–433. doi:10.1098/rsbl.2010.0270
10. Werfel J, Petersen K, Nagpal R. Designing Collective Behavior in a Termite-Inspired Robot Construction Team. *Science* (80-). 2014;343: 754–758. doi:10.1103/PhysRevE.89.012113
11. Bristow KL, Holt JA, Cloud S. Can termites create local energy sinks to regulate mound temperature? *J Therm Biol.* 1987;12: 19–21.
12. Chen Y, Hansen LD, Brown JJ. Nesting sites of the carpenter ant, *Camponotus vicinus* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae) in northern Idaho. *Environ Entomol.* 2002;31: 1037–1042. doi:10.1603/0046-225X-31.6.1037
13. Kleineidam CJ, Roces F. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Soc.* 2000;47: 241–248. doi:10.1007/PL00001710
14. Kleineidam CJ, Ernst R, Roces F. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften.* 2001;88: 301–305. doi:10.1007/s001140100235
15. Turner SJ. Ventilation and thermal constancy of a colony of a southern African termite (*Odontotermes transvaalensis*: Macrotermitinae). *J Arid Environ.* 1994;28: 231–248.
16. King H, Ocko S, Mahadevan L. Termite mounds harness diurnal temperature oscillations for ventilation. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2015;112: 11589–11593. doi:10.1073/pnas.1423242112

17. Korb J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds. *Naturwissenschaften*. 2003;90: 212–219. doi:10.1007/s00114-002-0401-4
18. Field MA, Duncan FD. Does thermoregulation occur in the mounds of the harvester termites, *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) (Isoptera: Termitidae)? *African Entomol*. 2013;21: 45–57.
19. Josens G. Variations thermiques dans les nids de *Trinervitermes geminatus* Wasmann, en relation avec le milieu extérieur dans la savane de Lamto (Côte d’Ivoire). *Insectes Soc*. 1971;18: 1–14.
20. Emerson AE. The neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). *Am Museum Nat Hist*. 1952;99: 475–540.
21. Coles de Negret HR, Redford KH. The biology of nine termite species (Isoptera: Termitidae) from the cerrado of central Brazil. *Psyche (Stuttg)*. 1982;89: 81–106.
22. Fouquet D, Costa-Leonardo a. M, Fournier R, Blanco S, Jost C. Coordination of construction behavior in the termite *Procornitermes araujoii*: structure is a stronger stimulus than volatile marking. *Insectes Soc*. 2014;61: 253–264. doi:10.1007/s00040-014-0350-x
23. Khuong A, Gautrais J, Perna A, Sbaï C, Combe M, Kuntz P, et al. Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2016;113: 1303–1308. doi:10.1073/pnas.1509829113
24. Turner SJ. On the mound of *Macrotermes michaelsoni* as an organ of respiratory gas exchange. *Physiol Biochem Zool*. 2001;74: 798–822. doi:10.1086/323990
25. Cosarinsky MI. The nest growth of the Neotropical mound-building termite , *Cornitermes cumulans* : A micromorphological analysis. *J insect Sci*. 2011;11: 1–14.
26. Bollazzi M, Roces F. The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant, *Acromyrmex heyeri*. *J Insect Sci*. 2010;10: 137. doi:10.1673/031.010.13701
27. Platt TR, Denman KL. Spectral analysis in ecology. *Annu Rev Ecol Syst*. 1975;6: 189–210.
28. Daubechies I. *Ten Lectures on Wavelets*. Philadelphia: PA :Society for Industrial and Applied Mathematics; 1992. doi:http://dx.doi.org/10.1137/1.9781611970104
29. Cazelles B, Chavez M, Berteaux D, Ménard F, Vik JO, Jenouvrier S, et al. Wavelet

- analysis of ecological time series. *Oecologia*. 2008;156: 287–304. doi:10.1007/s00442-008-0993-2
30. Koehler RB. Raster based analysis and visualization of hydrologic time series [Internet]. University of Arizona. 2004. Available: http://arizona.openrepository.com/arizona/bitstream/10150/280516/1/azu_td_3131610_sip1_m.pdf.
 31. Koehler RB. Innovative Ways to Visualize and Analyze Environmental Time-Series Data [Internet]. 2014. Available: https://www.lib.noaa.gov/about/news/Koehler_aug202014.pdf
 32. de Pessôa JA. Pluviometric ID: Precipitation characteristics at a glance. *Atmos Sci Lett*. 2014;15: 288–291. doi:10.1002/asl2.501
 33. Constantino R. Chave Ilustrada Para Identificação Dos Gêneros De Cupins (Insecta: Isoptera) Que Ocorrem No Brasil. *Pap Avulsos Zool*. 1999;40: 387–448.
 34. Canello EM. Revisão de *Procornitermes Emerson* (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). *Papéis Avulsos Zool (São Paulo)*. 1986;36: 189–236.
 35. Canello EM, Rocha MM. Comparative morphology of the digestive tube in species of *Procornitermes Emerson* (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). *Mitteilungen aus dem Museum fur Naturkd Berlin - Dtsch Entomol Zeitschrift*. 2013;60: 147–153. doi:10.1002/mmnd.201300020
 36. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2015.
 37. Davison AC, Hinkley D V. Bootstrap Methods and their Application. *Technometrics*. 1997;42: 216. doi:10.2307/1271471
 38. Roisin Y. Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer Aca. London: Kluwer Academic Publishers; 2000. pp. 95–119.
 39. Mukerji D. Embryology of termites. In: Krishna K, Weesner FM, editors. *Biology of Termites*. New York A. New York: New York Academic Press; 1970. pp. 37–72.
 40. Sattar A, Naeem M, Ul-Haq E. Impact of environmental factors on the population dynamics , density and foraging activities of *Odontotermes lokanandi* and *Microtermes obesi* in Islamabad. *Springerplus*. 2013;349: 1–7.
 41. Scharf ME, Buckspan CE, Grzymala TL, Zhou X. Regulation of polyphenic caste differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes* by interaction of intrinsic

- and extrinsic factors. *J Exp Biol.* 2007; 4390–4398. doi:10.1242/jeb.010876
42. Costa-Leonardo AM, Haifig I. Termite communication during different behavioral activities. In: Witzany G, editor. *Biocommunication of Animals*. Springer S. Springer Science+Business Media Dordrecht; 2014. pp. 161–190.
 43. Márquez JMAM, Bohórquez MÁM, Melgar SG. Ground thermal diffusivity calculation by direct soil temperature measurement. application to very low enthalpy geothermal energy systems. *Sensors (Switzerland)*. 2016;16. doi:10.3390/s16030306
 44. Korb J, Linsenmair KE. Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? *Insectes Soc.* 2000;47: 357–363. doi:10.1007/PL00001731
 45. Grassé P-P. Sur le Nid Et La Biologie De *Cornitermes cumulans* (Kollar), Termites Brésilien. *Insectes Soc.* 1958;5: 189–199.
 46. Ferreira de Barros MF. Os ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832) e *Cornitermes bequaerti* (Emerson, 1952) (Isoptera: Termitidae): Estrutura, População e Animais Associados. UNESP Botucatu. 1994.
 47. Fernandes PM, Czepak C, Veloso VRS. Cupins de montículo em pastagens: prejuízo real ou praga estética? In: Fontes LR, Berti Filho E, editors. *Cupins O desafio do conhecimento*. Piracicaba. Piracicaba: FEALQ; pp. 187–210.

Supporting Information

S1 Text. Data loggers. Data loggers are designed to work autonomously for several weeks. They store temperature every ten minutes on an SD card (Secure Digital). The data logger has 3 main parts:

- 10 sensors measuring temperature (SHT25, Sensirion AG, Staefa ZH, Switzerland)
- Mass storage (2GB micro SD card, Transcend Information - Inc., Taipei, Taiwan)
- Microprocessor (PIC18F26K22, Microchip Technology, Chandler, Arizona, United States)

The processor coordinates the actions via an internal clock activated every ten minutes. It sequentially accesses each of the ten sensors, reads the temperature and stores these ten values in an internal RAM (Random Access Memory). Every 40 minutes, data in RAM are converted to ASCII (American Standard Code for Information Interchange) and then saved on the SD card in a standard CSV format (Comma-Separated Values). This implementation contributes to the long autonomy of the device. The data is coded on sixteen bits (maximum 65535 or five ASCII characters). The fourteen most significant bits represent the measured value and the two least significant bits contain status information that is not used here. These two bits must be set to zero for the calculation of temperature detailed below. Temperature T (S_7 in binary format) is obtained through the transformation:

$$T = -46.85 + 175.72 \left(\frac{S_7}{2^{16}} \right) \quad (S1)$$

According to the SHT25 datasheet, the accuracy tolerance of the sensor is +/- 0.2°C in the normal range of use. For further energy economy the resolution of the analogue-to-digital conversion was chosen on 11 bits (faster reading times), which allows a resolution of approximately 0.08 °C (linearized values).

S1 Table. Differences between homologous probes.

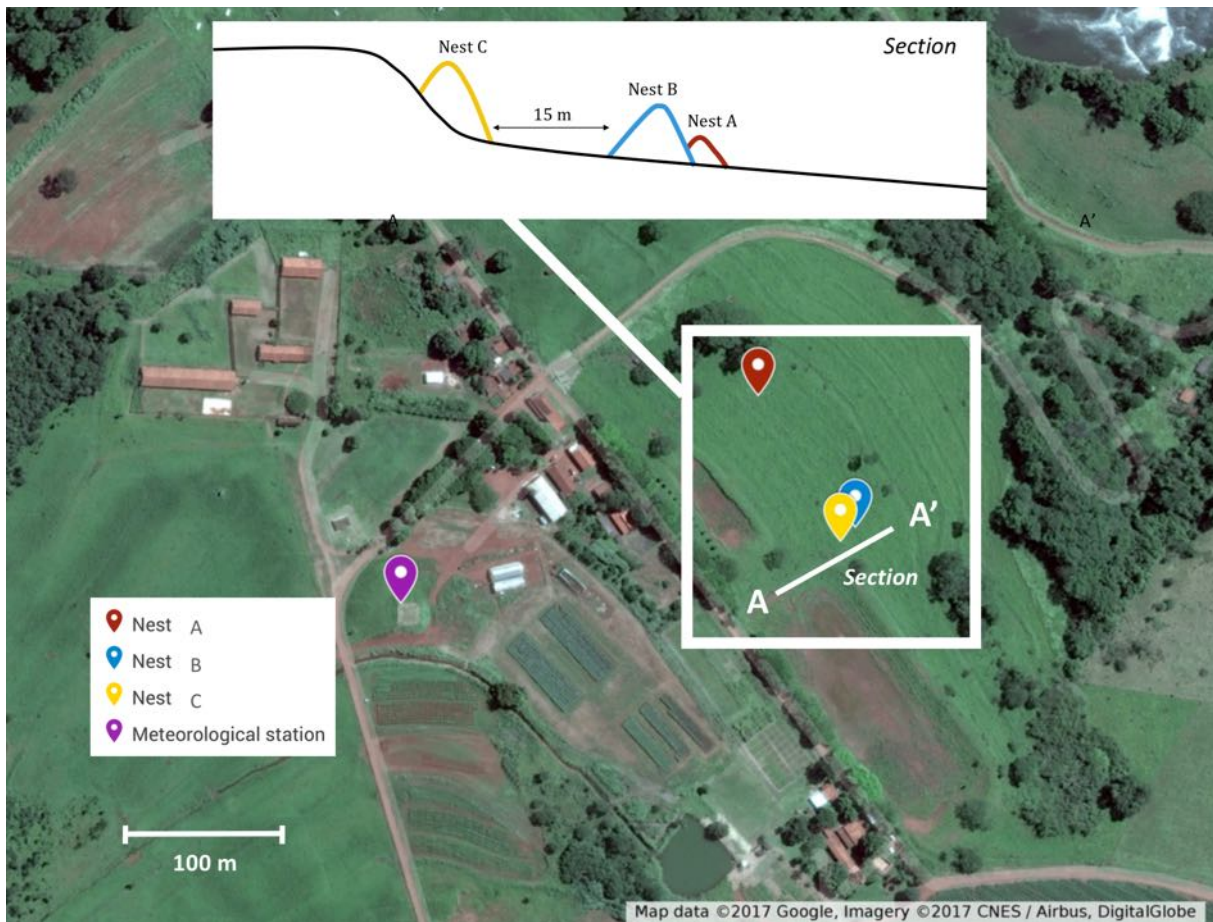
	Probe	Mean diff (°C)	SD diff (°C)
Nest A	<i>Core</i>	-0.056	0.043
	<i>Side</i>	-0.056	0.043
	<i>Top</i>	-0.056	0.043
Nest B	<i>Core</i>	0.063	0.11
	<i>Side</i>	0.063	0.11
	<i>Top</i>	0.063	0.11
Nest C	<i>Core</i>	0.01	0.092
	<i>Side</i>	0.01	0.092
	<i>Top</i>	0.01	0.092

For all the nest positions, two probes were placed in the same tube. We calculated the mean and standard deviation of the differences for each of these pair of probes for the 3 nests.

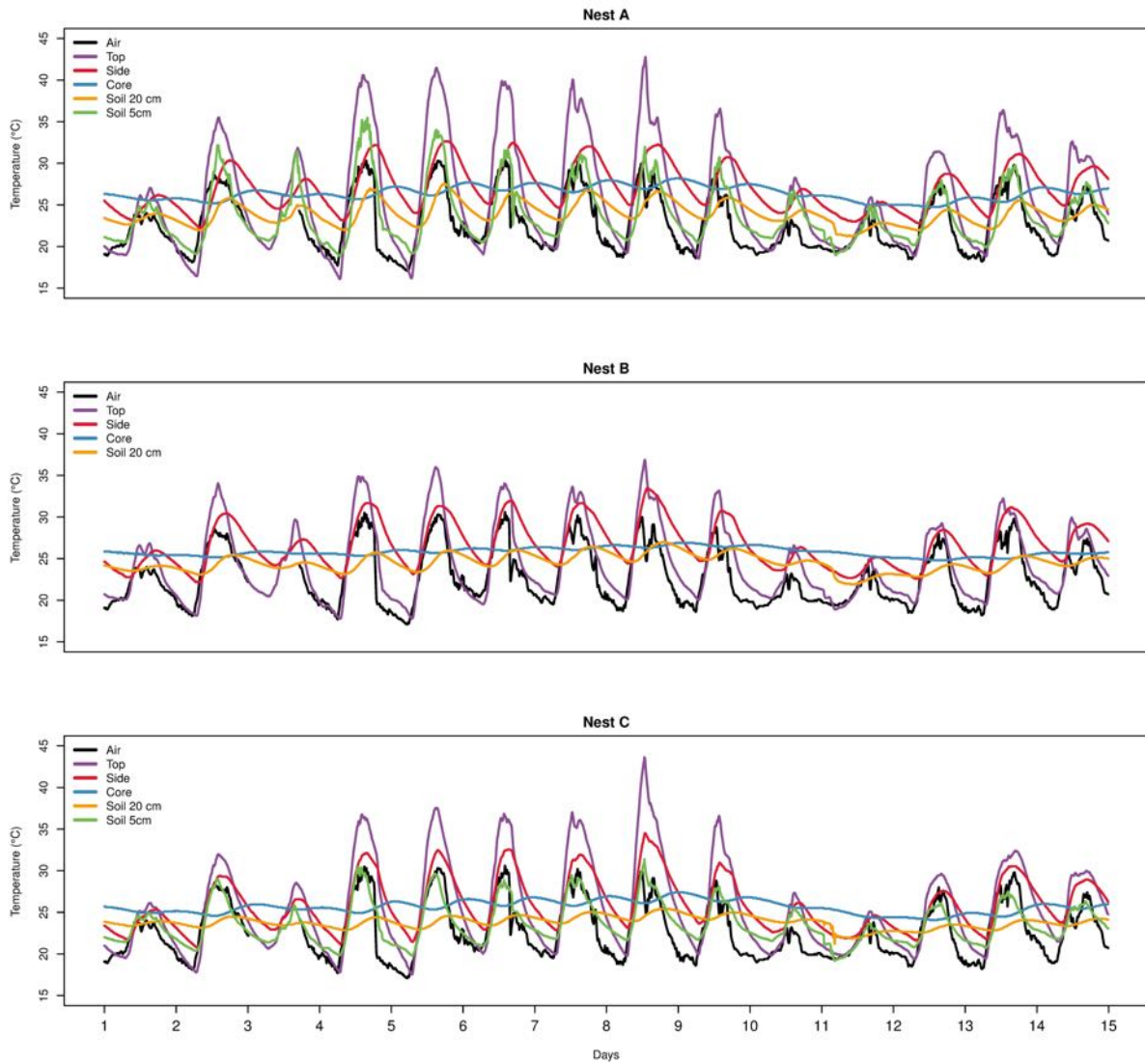
S2 Text. Data normalization. The data presented in **Figs 1e, 1f** and **1i** were normalised using the following formula:

$$xnorm_i = 2 * \left(\frac{x_i - x_{min}}{x_{max} - x_{min}} \right) - 1 \quad (S2)$$

After applying this transformation, the new data values $xnorm_i$ are bound between -1 and 1.



S1 Fig. Experimental field area. The labels indicate the nest positions in the field. The line A/A' indicates a sagittal section of the field (inset) showing the slope and altitude difference between the nest C and the two other nests (A and B). Map data © 2017 Google, Imagery © 2017, CNES/Airbus, DigitalGlobe.



S2 Fig. Raw time series data for the 3 nests. The lines are the raw temperatures as a function of time for the different probe locations.

2.4.1 Thermorégulation du nid chez *C. cumulans*

L'objectif initial de cette étude était de comparer les processus de régulation de la température et de l'humidité dans les nids de *P. araujo* et de *C. cumulans*. Malheureusement, nous n'avons pu obtenir que peu de données concernant les nids de *C. cumulans*. En effet, l'enregistreur s'est arrêté un jour et demi après sa mise en marche pour le nid D et 10 jours pour le nid F. Le jeu de données est plus complet pour le nid E puisque l'enregistreur a fonctionné 14 jours. La faible quantité de données obtenues chez *C. cumulans* par rapport à *P. araujo* a limité l'aspect comparatif de notre étude. Nous discuterons néanmoins les résultats obtenus chez *C. cumulans* et nous les remplacerons dans le cadre comparatif initialement prévu tout en tenant compte des limites de ce travail.

2.4.1.1 Interprétation des images rasterisées

Tout comme dans les données enregistrées chez *P. araujo*, l'amplitude des températures diminue quand on descend en profondeur que ce soit dans le mont ou dans le sol (Fig. 2.6). Sur les images rasterisées, les faibles fluctuations des températures se traduisent par une uniformisation des couleurs, très nette pour le cœur et le sol à 20 cm (Fig. 2.7). En normalisant les données dans un intervalle $[-1; 1]$ (c.f. méthodes section 2.3.3), on perçoit plus distinctement les motifs des variations de températures dans le cœur et dans le sol (Fig. 2.8). Tout comme chez *P. araujo*, où le motif vertical apparaît immédiatement pour le cœur du nid E. Ce motif vertical semble là aussi correspondre à un changement des variables climatiques externes (voir les données météorologiques (section 2.3.3)).

Ce motif vertical s'accroît en appliquant une méthode de seuillage révélant les anomalies (éloignement par rapport à une donnée de référence). Les images montrant les anomalies par rapport à la température moyenne (Fig. 2.9) indiquent que le cœur du nid subit les changements de température d'avantage sur le long terme (différences entre les jours) qu'au cours d'une même journée. À l'inverse, les motifs horizontaux observés dans le haut et le côté du nid ainsi que pour le sol à 5 cm indiquent des changements de température plus importants à l'échelle d'une journée que sur le long terme. Les images relatives aux données du sol à 20 cm présentent un motif intermédiaire entre le cœur et les autres emplacements. Les enregistrements du sol à 20 cm présentent un mélange de motifs verticaux et horizontaux et révèlent donc des variations de température d'amplitudes aussi importantes à court qu'à long terme.

En effectuant un deuxième type de seuillage visant à révéler les anomalies horaires (éloignement par rapport à la moyenne horaire ; Fig. 2.10), les variations à court terme « s'atténuent » favorisant un motif plus verticalisé pour le haut et le côté du nid ainsi que pour le sol à 5 et 20

CHAPITRE 2: Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites *C. cumulans* et *P. araujo*

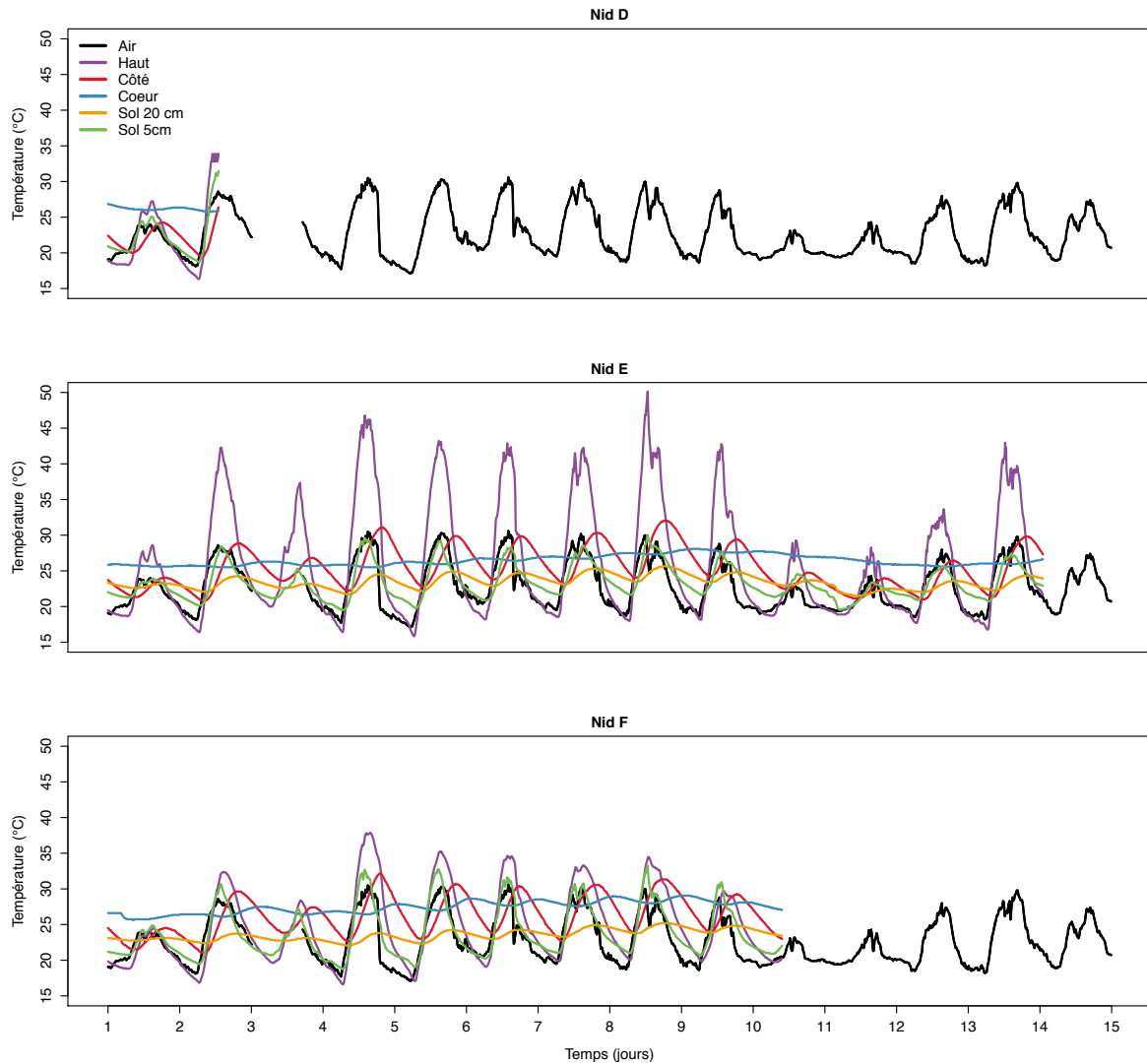


FIGURE 2.6 – Séries temporelles montrant l'évolution de la température au cours du temps selon les différentes sondes placées dans les nids de *C. cumulans*. La température de l'air est issue de la station météorologique située à 500 m du terrain expérimental.

cm. Ces images révèlent que le mont et le sol subissent donc bien des variations à long terme avec des différences marquées entre les jours qui sont corrélées aux variations des variables climatiques externes (cf. Fig. 3.b de l'article [2.3.3](#)).

2.4 Résumé

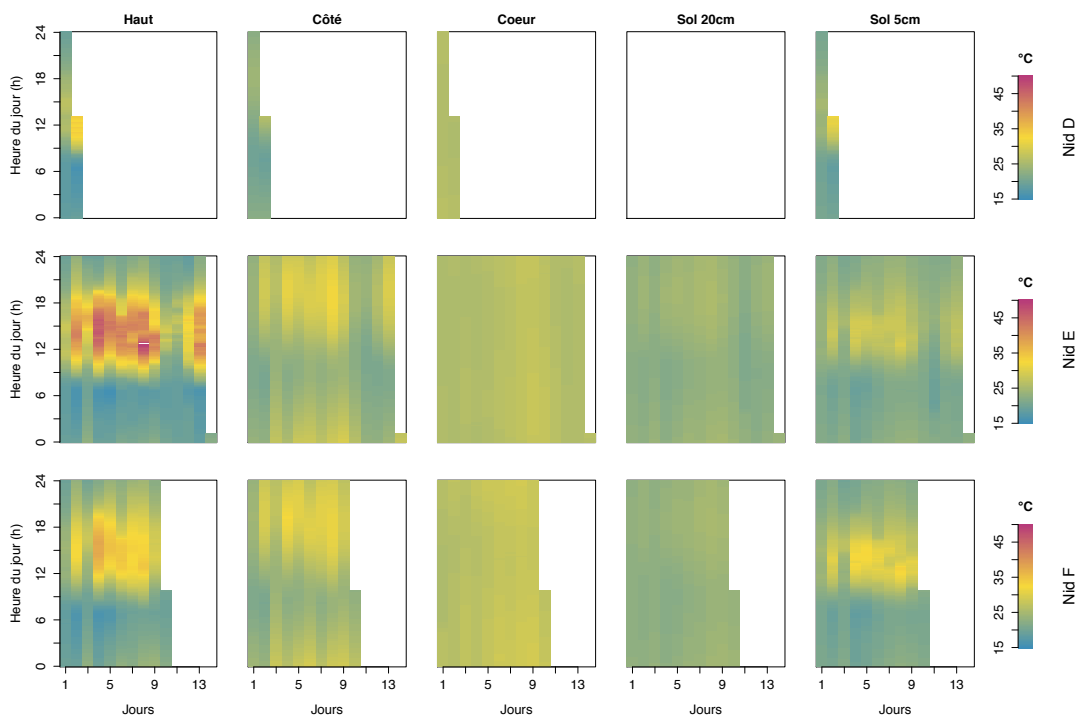


FIGURE 2.7 – Données brutes rasterisées pour *C. cumulans*. L'amplitude des température est indiquée par l'échelle de couleur.

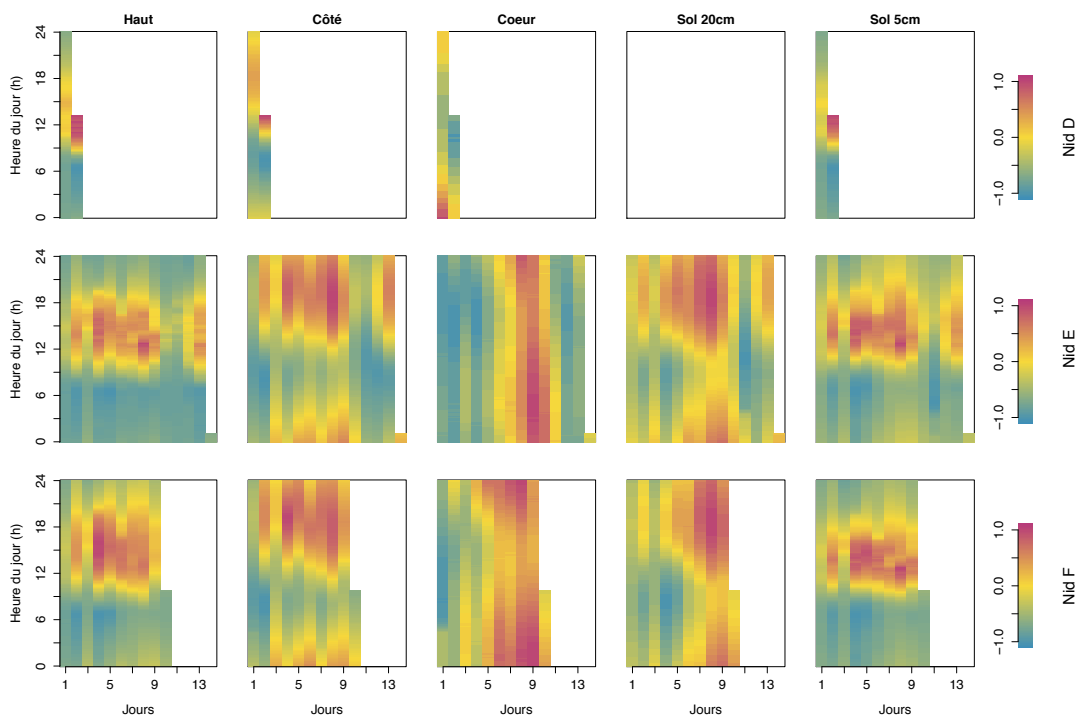


FIGURE 2.8 – Données normalisées rasterisées pour *C. cumulans*. L'échelle de couleur indique des différences d'amplitudes des valeurs de température normalisées dans un intervalle $[-1;1]$.

CHAPITRE 2: *Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites C. cumulans et P.araujo*

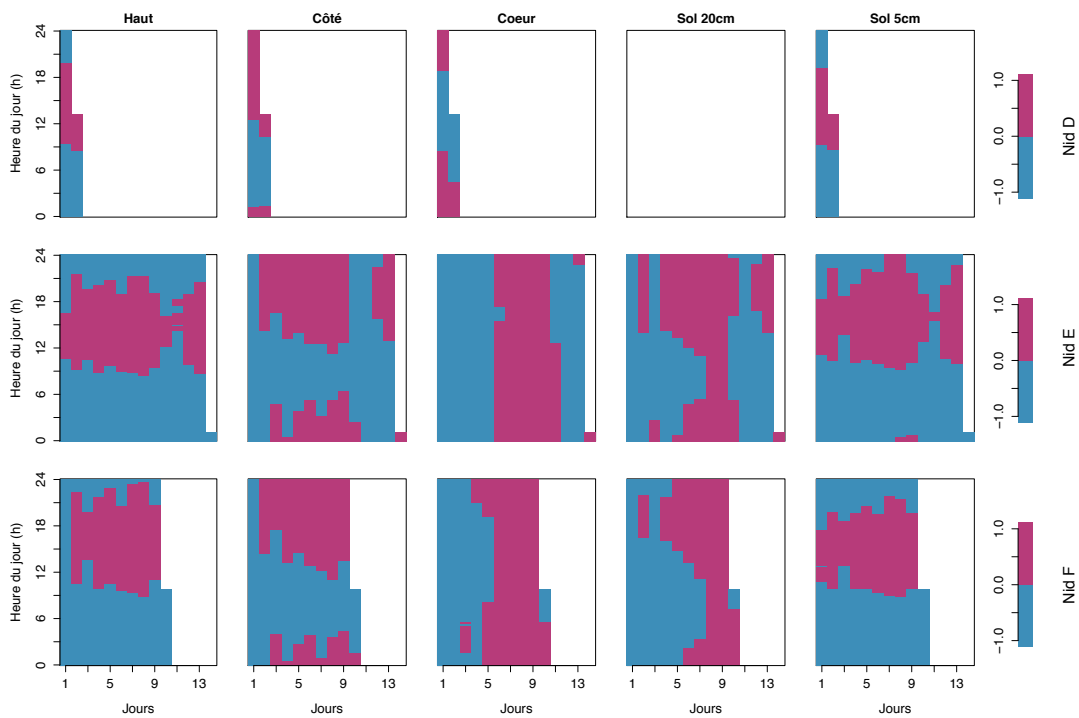


FIGURE 2.9 – **Anomalie moyenne rasterisée pour *C. cumulans***. La couleur *magenta* indique des valeurs supérieures à la moyenne générale des température de chaque série temporelle. À l'inverse le *bleu* indique des valeurs inférieures à cette moyenne.

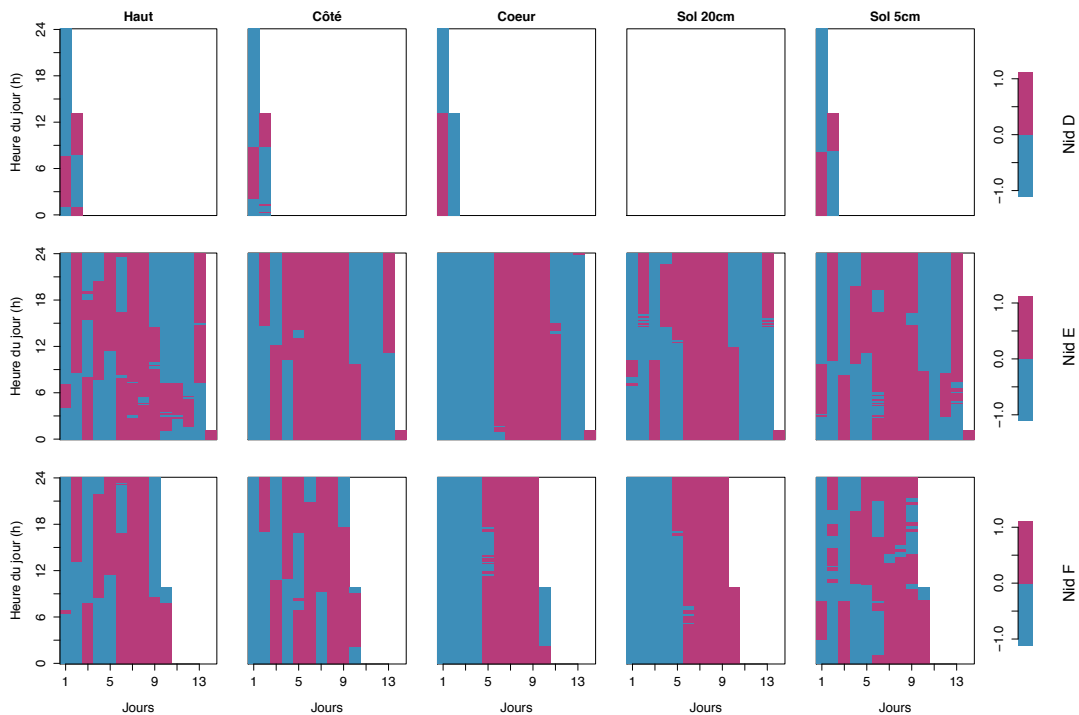


FIGURE 2.10 – **Anomalie horaire rasterisée pour *C. cumulans***. La couleur *magenta* indique des valeurs supérieures à la moyenne horaire des températures de chaque série temporelle. À l'inverse le *bleu* indique des valeurs inférieures à cette moyenne.

2.4.1.2 Phases de réchauffement/refroidissement

Pour visualiser la dynamique de réchauffement/refroidissement des nids, nous représentons la moyenne horaire des températures de chaque sonde (Fig. 2.11.A). Tout comme pour les données de *P. araujo*, ont été exclues du jeu de données les journées 11 et 12 qui correspondaient à des journées froides. Pour mettre en évidence plus aisément les décalages de phase³, on normalise les amplitudes (Fig. 2.11.B). Le pic de température dans le cœur apparaît alors nettement décalé et même inversé par rapport à celui de l'air, du haut du nid et du sol à 5 cm. Ainsi la phase de réchauffement du cœur du nid est comprise approximativement entre 15 et 3 h, alors qu'elle se situe entre 6 et 15 h pour le haut du nid et entre 7 et 16 h pour le sol à 5 cm. Les pics de température du côté du nid et du sol à 20 cm sont très proches, avec un décalage temporel intermédiaire entre le cœur et les sondes précédentes, avec une phase de réchauffement approximativement comprise entre 9 et 18 h.

Si ces représentations graphiques permettent bien de visualiser le décalage entre les phases par rapport aux extremums, il est plus difficile de percevoir si les durées des phases de réchauffement/refroidissement diffèrent. La visualisation est en revanche facilement obtenue sur les images rasterisées des incréments normalisés (Fig. 2.12). Sur ces images, la couleur dominante *magenta* différencie bien les phases de réchauffement par rapport aux phases de refroidissement en *bleu*. Pour toutes les sondes, la phase de réchauffement est plus courte que la phase de refroidissement. Néanmoins, les durées de ces deux phases convergent quand on descend en profondeur que cela soit dans le mont ou dans le sol. Tout comme dans la Fig. 2.11.B, apparaît aussi le décalage temporel entre les phases de réchauffement.

3. différence entre 2 phases

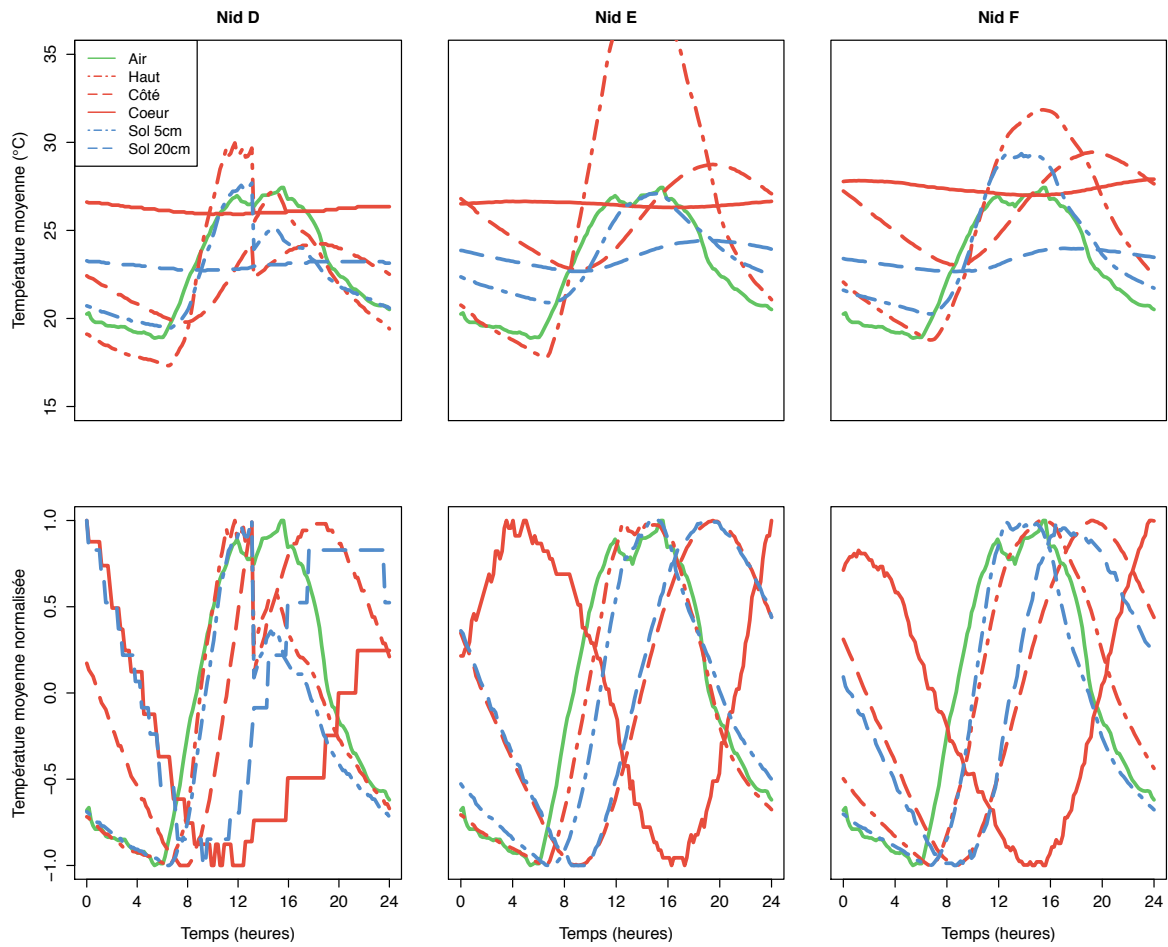


FIGURE 2.11 – **Dynamique des températures moyennes pour *C. cumulans*.** (A) Moyenne des données obtenues sur les 14 jours d'enregistrements en ayant exclu les jours 11 et 12. (B) On transforme les données présentées en (A) pour les contraindre dans un intervalle $[-1;1]$ pour normaliser l'amplitude et faciliter la comparaison entre les décalages de phases des différents capteurs.

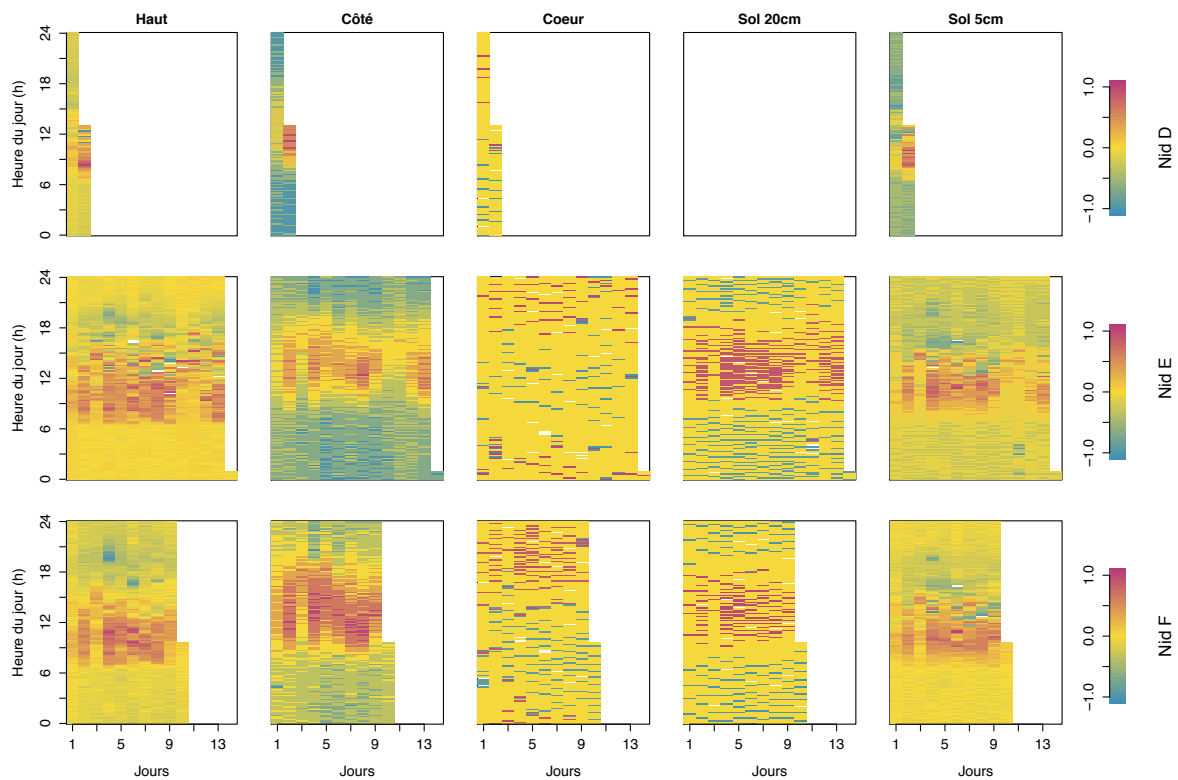


FIGURE 2.12 – Incréments rasterisées pour *C. cumulans*. La couleur *magenta* indique des valeurs d'incrément positives (la température augmente entre une mesure à t et à $t+1$) et permet d'identifier les phases de réchauffement. À l'inverse, le *bleu* indique des valeurs d'incrément négatives (la température diminue entre une mesure à t et à $t+1$) et permet donc d'identifier les phases de refroidissement. Le *jaune* indique des valeurs d'incrément nulles et donc des phases où la température reste constante.

2.4.1.3 Diffusion de la chaleur

Grâce à l'équation de la chaleur, nous pouvons calculer le coefficient de diffusion dans les monts (*c.f.* paragraphe *Dynamical characterization using the heat equation* dans l'article en section 2.3.3). Les valeurs des coefficients pour chaque nid et du paramètre de forçage sont rapportés dans le tableau 2.4. Les coefficients de diffusion des nids D et E sont de même ordre de grandeur avec respectivement des valeurs de 0,33 et 0,24 $10^{-6}m^2s^{-1}$. Le coefficient de diffusion du nid E est plus faible avec une valeur de 0,05 $10^{-6}m^2s^{-1}$. Les valeurs du paramètre de forçage Q sont quant à elle assez différentes entre les 3 nids (D : -0,40; E : -5,00 et F : -16,09). Néanmoins ces valeurs sont systématiquement négatives, ce qui indique que le système perd de l'énergie. Enfin les valeurs du décalage temporel diffèrent également entre les 3 nids avec respectivement des valeurs de 50, 10 et 100 min pour les nids D, E et F. Rappelons que les données pour le nid D ne représentent que 2 jours d'enregistrement.

TABLE 2.4 – Coefficient de diffusion dans les nids de *C. cumulans* obtenus lors de la deuxième campagne de suivi.

Nid	Coefficient de diffusion $DX10^{-6}$ (m^2s^{-1})	Paramètre de forçage $QX10^{-4}$ (K/s)	$R^2_{ajusté}$	$\Delta z^{1,2}$ (m)	$\Delta z^{2,3}$ (m)	Décalage temporel (min)
D	0,33	-0,40	3,56	0,23	0,3	50
E	0,05	-5,00	5,00	0,12	0,12	10
F	0,24	-16,09	16,09	0,16	0,2	100
Moyenne±Écart-type	0,21±0,14	-7,16±8,07				

2.4.2 Comparaison entre les deux espèces

L'analyse des données de températures obtenues chez *C. cumulans* et notamment l'interprétation des images rasterisées révèlent des processus de thermorégulation très similaires à ceux observés chez *P. araujo* (section 2.3.3). Dans les deux cas, les fluctuations s'atténuent avec la profondeur, avec des températures situées en moyenne autour de 26 ± 1 °C et très stables dans le cœur des monts (Tab. 2.5). Les températures sont en moyenne similaires dans le haut et dans le côté du nid (également environ 25 °C), mais les fluctuations y sont beaucoup plus importantes (côté : écart-type de ± 3 °C ; mont : écart-type de ± 6 °C ; Fig. 2.13.A ; Tab. 2.5).

De manière générale, les températures enregistrées dans les monts des deux espèces présentent des distributions très similaires. Néanmoins un fait intéressant concerne les températures au cœur des nids de *C. cumulans*, légèrement inférieures en moyenne à celles des nids de *P. araujo*, ce qui tend à s'inverser pour le côté et le haut du nid en surface où les températures sont marginalement supérieures chez *C. cumulans* (Fig. 2.13.A).

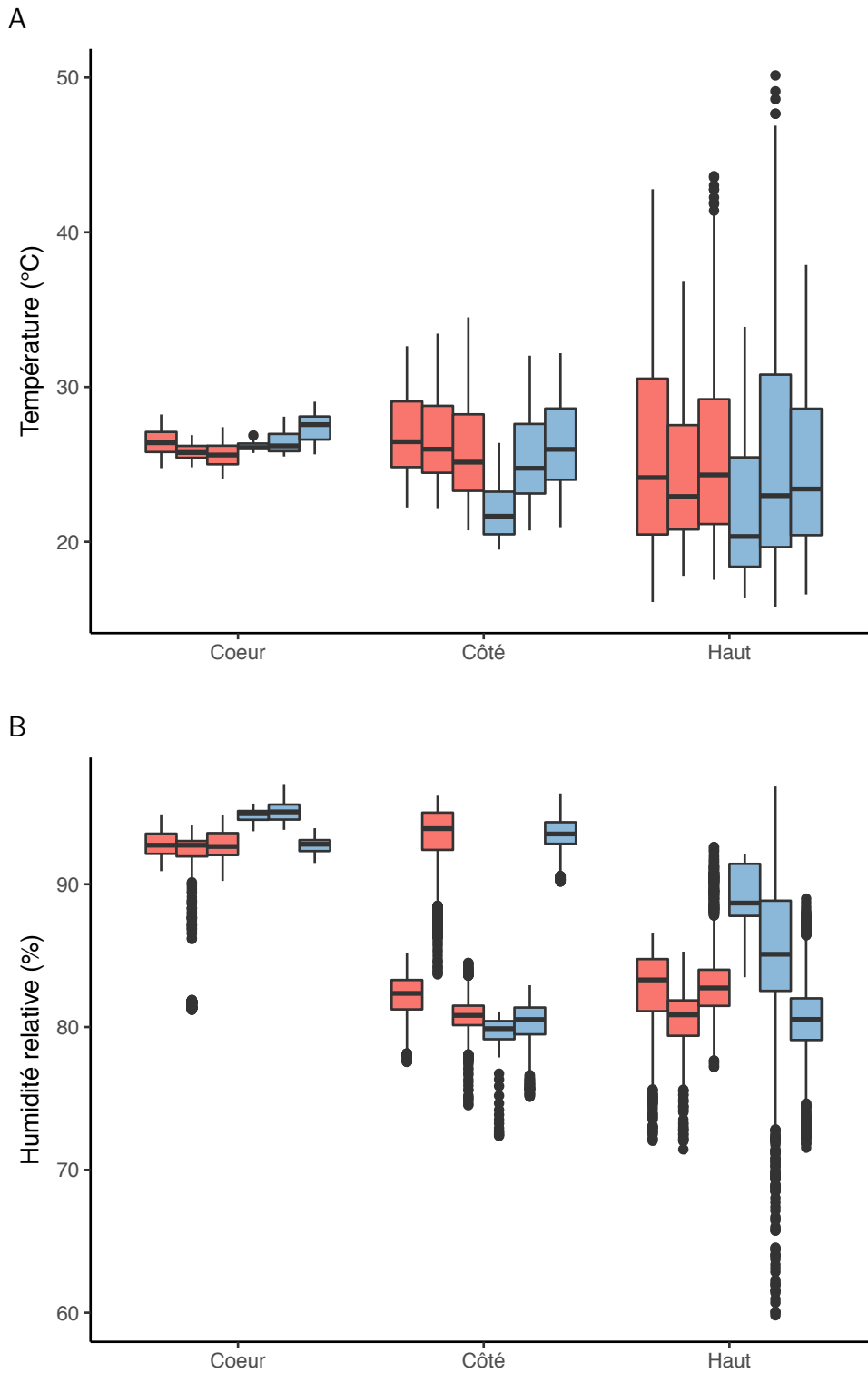


FIGURE 2.13 – Température et humidité relative enregistrée dans les nids de *C. cumulans* et de *P. araujoi*. (A) Température (B) Humidité relative. Chaque boîte contient les données des 3 nids pour chaque espèce. Rouge : *C. cumulans* ; bleu *P. araujoi*.

CHAPITRE 2: *Etude comparative des dynamiques spatio-temporelles des variations de température et d'humidité dans les nids des termites C. cumulans et P.araujo*

TABLE 2.5 – Températures enregistrées par les sondes positionnées à différents emplacements dans les nids de *P. araujo* et *C. cumulans*.

Position de la sonde	Espèce	Nid	Moyenne±Écart-type
Cœur	<i>P. araujo</i>	Nid A	26.42±0.85
		Nid B	25.79±0.52
		Nid C	25.64±0.78
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	26.17±0.24
		Nid E	26.43±0.73
		Nid F	27.43±0.89
Côté	<i>P. araujo</i>	Nid A	27±2.68
		Nid B	26.63±2.73
		Nid C	25.89±3.13
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	21.89±1.6
		Nid E	25.35±2.81
		Nid F	26.23±2.76
Haut	<i>P. araujo</i>	Nid A	25.82±6.26
		Nid B	24.39±4.46
		Nid C	25.54±5.24
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	22.06±4.7
		Nid E	26.01±7.84
		Nid F	24.74±5.2
Sol 20cm	<i>P. araujo</i>	Nid A	23.96±1.34
		Nid B	NaN±NA
		Nid C	23.79±0.72
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	NA
		Nid E	23.39±0.96
		Nid F	23.54±0.77
Sol 5cm	<i>P. araujo</i>	Nid A	23.78±3.42
		Nid B	NA
		Nid C	23.59±2.43
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	22.24±2.93
		Nid E	23.33±2.31
		Nid F	23.84±3.51
Air			22.69±3.36

L'humidité est un facteur plus compliqué à quantifier que la température. En effet, l'humidité peut être quantifiée soit en absolu, soit de manière relative, ce que l'on utilise en général pour mesurer l'humidité de l'air. L'humidité relative n'est autre que la quantité de vapeur d'eau contenue dans un volume d'air par rapport à la quantité maximum d'eau que pourrait contenir ce même volume pour une température et une pression donnée. Elle est donc exprimée sous forme de pourcentage. Si l'humidité relative est de 100%, alors l'air est saturé en eau et cette dernière passe d'un état de vapeur à un état liquide. L'humidité relative est donc fortement liée à la température car le pourcentage de vapeur d'eau que peut contenir l'air avant de saturer diminue avec la température et *vice versa*. L'autre problème vient du système de mesure lui-même et de la façon de prélever la mesure. Nous avons placé nos sondes dans des tubes en plastique fermés à une extrémité (côté du centre du nid) par un grillage empêchant le passage des termites mais laissant entrer l'air. L'autre extrémité du tube (côté extérieur du nid) était bouché par du silicone. La mesure d'humidité relative mesurée dans ce cas est donc la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air du tube. Nous faisons l'hypothèse qu'un apport d'eau à l'extrémité poreuse (côté grillage) se traduit par une augmentation de l'humidité relative quand cette eau va s'évaporer à l'intérieur du tube. Il est néanmoins difficile de savoir exactement dans quel type de milieu se trouvait exactement l'extrémité poreuse du tube (cavité, paroi compacte...).

2.5 Discussion

Comme pour les températures, on note peu de différence d'humidité relative entre les deux espèces. Elle est très élevée (en moyenne supérieure à 90 %) et stable (variation de moins de 5 %) au cœur du mont pour tous les nids des deux espèces (Tab. 2.6). Elle est en moyenne comparable avec les valeurs d'humidité relative au niveau du sol à 5 et 20 cm également comprises entre 80 et 95 %. Si elle reste relativement élevée pour le côté et le haut du nid (en moyenne entre 80 et 95% selon les nids), l'humidité relative y fluctue d'avantage que dans le cœur (Fig. 2.13.B) et descend parfois sous les 80 %. Enfin, si ces valeurs semblent en moyenne proches de celles de l'air (aux alentours de 80%) elles sont moins fluctuantes et ne descendent pas sous les 60%, ce qui peut être le cas pour les valeurs de l'air qui descendent parfois jusqu'à 40%.

TABLE 2.6 – Humidité relative (%) enregistrée dans les nids de *P. araujo* et *C. cumulans* lors de la deuxième campagne de suivi.

Sonde	Espèce	Nid	Moyenne ± Écart-type
Cœur	<i>P. araujo</i>	Nid A	93±1
		Nid B	91±4
		Nid C	93±1
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	95±0
		Nid E	95±1
		Nid F	93±1
Côté	<i>P. araujo</i>	Nid A	82±2
		Nid B	93±2
		Nid C	81±1
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	79±2
		Nid E	80±2
		Nid F	94±1
Haut	<i>P. araujo</i>	Nid A	83±3
		Nid B	81±2
		Nid C	83±3
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	89±2
		Nid E	85±6
		Nid F	81±3
Sol 20 cm	<i>P. araujo</i>	Nid A	89±5
		Nid B	NaN±NA
		Nid C	93±1
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	NA
		Nid E	88±4
		Nid F	81±3
Sol 5 cm	<i>P. araujo</i>	Nid A	93±4
		Nid B	NA
		Nid C	90±3
	<i>C. cumulans</i>	Nid D	92±4
		Nid E	91±3
		Nid F	92±5
Air			80±14

2.5 Discussion

L'ensemble des données obtenues suite à nos deux campagnes de terrains montrent des similarités concernant les températures et de l'humidité dans les nids de *P. araujo* et de *C. cumulans*. Comme les nids étudiés se trouvaient à proximité et dans le même environnement,

les différences architecturales et la composition des monts construits par ces deux espèces ne semblent pas induire de différences majeures quant à la régulation de ces facteurs abiotiques. Chez les deux espèces, les températures de la partie supérieure des monts fluctuent de façon importante et suivent les variations imposées par le forçage externe (radiations solaires, températures extérieur). En revanche, les valeurs des facteurs abiotiques enregistrées au cœur des monts sont très stables, avec une température qui se maintient aux environs de 26°C et une humidité relative restant supérieure à 90%. Les températures du cœur sont également en moyenne plus élevées que celles du sol à profondeur équivalente. Le mont pourrait donc jouer le rôle d'un radiateur en accumulant la chaleur produite par le rayonnement solaire, rôle qui serait moins important dans le cas d'un sol protégé par une épaisse couverture végétale isolante (Kasimova et al., 2014).

Néanmoins les nids des deux espèces présentent de légères différences car les températures sont en moyenne légèrement supérieures dans la partie supérieure du mont de *C. cumulans* mais sont légèrement inférieures dans le cœur du nid de *P. araujo*. Ce résultat est cohérent avec le fait que l'on observe des valeurs négatives du paramètre de forçage Q chez *C. cumulans* qui indique une perte d'énergie du système alors que ces valeurs sont positives chez *P. araujo*, ce qui indique à l'inverse un apport d'énergie externe au système. Ceci pourrait s'expliquer par les différences de forme des monts, plus larges et cônes chez *P. araujo* et plus fins et cylindriques chez *C. cumulans* (section 2.3.2). Compte tenu de leur forme, il est possible que les nids de *C. cumulans* subissent d'avantage les effets du réchauffement par les radiations solaires (Weaver, 1987; Kasimova et al., 2014) mais également qu'ils évacuent plus efficacement cette chaleur, ce qui expliquerait des températures dans le cœur en moyenne légèrement plus basses. Il faut néanmoins nuancer ces résultats par le fait que nous ne disposons que de données sur 3 nids de chaque espèce, avec des données manquantes pour 2 des nids de *C. cumulans*.

Il se pourrait aussi que les différences architecturales ne soit pas assez importantes pour avoir de réelles conséquences sur les phénomènes de régulation des facteurs abiotiques et il serait intéressant d'effectuer des comparaisons avec des espèces dont les différences sont plus marquées comme par exemple le termite *Cornitermes bequaerti* (Ferreira de Barros, 1994; Fernandes et al., 1998) qui possède un mont ressemblant à celui de *C. cumulans* mais muni d'ouvertures.

Dans cette étude, nous avons proposé une méthodologie permettant d'abord de visualiser et d'évaluer qualitativement le processus de thermorégulation en produisant des images rasterisées à partir des données de températures. Cela nous a permis de découpler les effets des variations à court terme (dans une même journée) et à long terme (entre les jours). Nous avons ainsi pu déterminer que, même si les températures dans le cœur des monts sont très stables, elles suivent malgré tout les variations imposées par les changements climatiques externes.

Dans un second temps nous avons quantifié la dynamique de thermorégulation des structures en calculant les coefficient de diffusion de la chaleur des monts. Ceci a révélé que les données de températures suivent bien ce que prédit l'équation de la chaleur et qu'il y a donc un phénomène classique de diffusion. Néanmoins, le paramètre de forçage externe (Q) est non négligeable, ce qui indique l'existence d'une autre source d'apport d'énergie. Cette source peut provenir soit du sol ou du mont lui même ayant accumulé et retransmettant de la chaleur, soit des termites ou d'autres organismes qui pourraient produire de la chaleur métabolique.

Nous n'avons malheureusement pas pu calculer les coefficients de diffusion de la chaleur du sol car il nous manquait un point de mesure (il faut en effet au moins 3 points de mesures à différentes profondeurs). Cela sera donc un point à prendre en compte pour les prochaines études. Il pourrait également être intéressant de comparer les mesures des monts à des mesures prises dans des monts artificiels (terre compactée) de forme et de volume équivalents pour réellement apprécier l'effet de l'architecture interne.

Enfin, il serait également intéressant d'étudier les effets saisonniers. Les deux études ont été conduites à la même époque au début de l'été (saison des pluies) et les températures extérieures et l'humidité étaient donc relativement élevées. Les différences d'humidité observées entre le sol à 20 cm des deux espèces lors de la deuxième campagne (Fig. 2.13.B et Fig S1 de l'article en section 2.3.3) pourraient être liées à la pluviosité. En effet, les deux des nids de *P. araujo* se situaient en contrebas d'une butte, recevant potentiellement un apport d'eau plus important par ruissellement de la pluie en bas de la butte. Des mesures effectuées en hiver (saison sèche) permettraient de vérifier si les structures présentent des différences de températures et d'humidité dans des conditions climatiques différentes.

Nous nous sommes focalisés ici sur la température et l'humidité pour des raisons pratiques, mais il serait opportun d'effectuer des mesures d'autres paramètres abiotiques et notamment du CO_2 qui semble impacter les processus de construction chez les insectes sociaux (Hangartner, 1969; Cox & Blanchard, 2000; Römer & Roces, 2014).

Chapitre 3

Effet de la température et de l'humidité sur la survie des ouvriers et des soldats des termites *C. cumulans* et *P. araujo*

Rémi Gouttefarde, Vincent Fourcassié, Eric Darrouzet, Christian Jost

3.1 Introduction

Une des fonctions présumées des nids consisterait à protéger les individus des conditions climatiques (Hansell, 2005). Comme signalé dans l'introduction (section 1.3.2) et le chapitre 2, les températures du nid peuvent fluctuer de manière importante en surface du mont. Mais si des fluctuations de températures suivant les changements de température externes existent également au cœur du nid, les températures y sont tout de même plus stables (Holdaway & Gay, 1948; Geyer, 1951; Josens, 1971; Field & Duncan, 2013). Les termites sont toutefois confrontés à des changements de températures et parfois potentiellement exposés à de températures relativement élevées. Ce problème est intensifié lorsque les termites fourragent ou construisent en surface et quittent donc l'environnement relativement protégé du nid. Les termites *C. cumulans* fourragent via des galeries souterraines (Coles de Negret & Redford, 1982). Ces dernières prennent l'aspect d'un tube solide et partant de l'intérieur du nid (Brossard et al., 2007; Lopes de Oliveira et al., 2012). Ces galeries horizontales peuvent mesurer jusqu'à 10 m de long et se trouvent à une profondeur d'environ 10 cm ; d'autres descendent également à la verticale et semblent se diriger en direction des nappes phréatiques (Annexe A). Si ces galeries permettent très probablement de protéger les termites des prédateurs et de

limiter les interactions avec les espèces compétitrices (Jost et al., 2012), elles pourraient également assurer une protection contre les fluctuations climatiques. Les ouvriers de *C. cumulans* fourragent cependant parfois en dehors de ces galeries, mais restent toujours à l'abri d'une fine couche de sol (Coles de Negret & Redford, 1982). D'après Coles de Negret & Redford (1982), les termites *P. araujo* fourragent également sous terre à l'abri de la litière, généralement de nuit mais également les jours humides et nuageux. Il n'a cependant pas été rapporté l'existence de galeries semblables à celles de *C. cumulans*. Ces deux espèces évoluent donc dans des environnements où les conditions de températures et d'humidité sont relativement stables mais tout de même exposés aux fluctuations climatiques (2.4.1). L'existence de galeries de fourragement chez *C. cumulans* et non chez *P. araujo* et de stratégies de fourragement différentes pourraient induire des différences au niveau de la tolérance thermique de ces deux espèces (Cerdeira et al., 1998). Les variations d'humidité sont également un facteur important, les termites étant particulièrement sensibles à la dessiccation (Gibbs & Rajpurohit, 2010), ce qui explique probablement pourquoi *P. araujo* fourragent de jours seulement les jours humides (Coles de Negret & Redford, 1982).

Dans cette étude, nous avons testé la résistance des ouvriers et des soldats de *C. cumulans* et *P. araujo* dans plusieurs conditions de températures et d'humidité relative afin de vérifier si ces dernières présentaient des capacités de résistance à la température et à la dessiccation différentes compte tenu des divergences évoquées précédemment. De telles différences, même micro-climatiques, peuvent en effet induire des différences d'adaptation au niveau de la tolérance aux conditions climatiques extrêmes (Tougeron et al., 2016).

Les pertes d'eau sont liées au ratio entre la surface corporelle et le poids des individus (Edney, 1977) et donc la masse et la taille des individus est un facteur pouvant influencer la survie des insectes (Hood & Tschinkel, 1990; Bouchebti et al., 2014; Bujan et al., 2016). Nous ne disposons pas de balance de précision pour peser les insectes au moment de l'expérience. Il existe déjà des données concernant la taille des soldats de ces deux espèces (Coles de Negret & Redford (1982), section 1.3.3 Tab. 1.2), mais nous n'avons pas trouvé dans la littérature des données concernant la taille des ouvriers. De plus, il nous avons souhaité obtenir des données de taille sur la population que nous avons étudié dans notre expérience de survie. Nous avons donc récolté et mesuré des individus en novembre 2016 dans les mêmes nids ou dans des nids voisins de ceux utilisés dans les expériences menées en novembre 2014 et 2015.

Les termites souterrains sont particulièrement sujets à la dessiccation car leur cuticule molle est relativement perméable (Sponsler & Appel, 1991; Gautam & Henderson, 2011). La perméabilité de la cuticule dépend de la nature des lipides cuticulaires qu'on y trouve et plus particulièrement des hydrocarbures (Blomquist & Bagnères, 2010). La proportion d'hydrocarbures cuticulaires parmi les autres lipides cuticulaires peut varier selon les espèces étudiées (Lockey, 1988). Chez les insectes, les hydrocarbures les plus communs sont des hydrocarbures

insaturés (alcènes), les hydrocarbures saturés linéaires (n-alcanes ou alcanes linéaires) et les hydrocarbures saturés à chaîne carbonée ramifiée (méthylalcanes) (Lockey, 1988; Blomquist & Bagnères, 2010). Les hydrocarbures sont des chaînes carbonées peu volatiles extrêmement hydrophobes qui assurent le rôle d'une barrière limitant les pertes d'eau par transpiration (Gibbs, 1998; Gibbs & Rajpurohit, 2010). La température de fusion des hydrocarbures dépend de leur structure et notamment de la longueur de la chaîne carbonée, de la localisation des doubles liaisons et de l'emplacement et du nombre de groupements méthyles (Gibbs & Pomonis, 1995). Ainsi plus les hydrocarbures ont des points de fusion¹ bas, moins ils sont à même d'assurer une bonne fonction imperméabilisante (Edney, 1977). On peut donc s'attendre à ce que les espèces exposées à des températures extrêmes aient subi un processus de sélection des hydrocarbures comportant un point de fusion élevé, les protégeant ainsi d'avantage des risques de dessiccation. Nous avons donc effectué une analyse des profils chimiques des ouvriers et des soldats de *C. cumulans* et *P. araujo* afin de voir si on observait des différences d'hydrocarbures cuticulaires pouvant être liés à des différences de survie aux différentes conditions de températures et d'humidité relatives auxquelles nous avons exposé les termites de ces deux espèces. Nous nous attendons à retrouver des différences au niveau des profils cuticulaires qui pourraient expliquer des différences de taux de survie des deux espèces.

Nous faisons l'hypothèse que *P. araujo* pourrait montrer une plus grande résistance à des températures extrême et à une humidité basse que *C. cumulans*, ce qui pourrait traduire des adaptations liées aux potentiels différences de climats entre les lieux de vie de ces deux espèces.

3.2 Expérience préliminaire (Rio Claro (SP), novembre 2014)

Cette expérience a été réalisée en parallèle de la première campagne de suivi des températures dans les nids de *C. cumulans* et *P. araujo* présentée dans le chapitre 2 (section 2.2).

1. Température à une pression donnée, à laquelle un composé chimique fond et passe donc de l'état solide à l'état liquide.

3.2.1 Matériel et méthodes

3.2.1.1 Matériel biologique

L'identification des espèces a été effectuée en suivant les clefs d'identification taxonomiques de clefs Constantino (1999) pour identifier le genre et celle de Canello (1986, 1989) pour identifier l'espèce. Tous les individus étaient collectés le matin le jour de chaque expérience au sein du campus de l'UNESP-Rio Claro, São Paulo, Brésil (22°23', S 47°32' W), à moins de 500 m du laboratoire. Nous avons utilisé des individus provenant de 4 colonies de *C. cumulans* et de 4 colonies de *P. araujo*. Quelques dizaines d'ouvriers de chaque colonie étaient placés dans des boîtes en plastique avec des fragments de nids. Les boîtes étaient ensuite ramenées au laboratoire, humidifiées à l'aide d'eau distillée (vaporisée en spray) et stockées dans la salle expérimentale.

3.2.1.2 Dispositif expérimental et protocole

Nous avons testé à chaque fois 4 colonies le matin (30 minutes après la récolte) et 4 colonies l'après midi (respectivement 2 colonies de chaque espèce le matin et l'après-midi ; Tab. 3.1). Lors de cette expérience nous n'avons testé que les ouvriers. Chaque ouvrier était placé individuellement dans un tube en verre de 4 cm de haut et de 1,5 cm de diamètre refermé par un coton humide (Fig. 3.1.A et Fig. 3.1.B). Les tubes étaient ensuite placés dans un bain-marie réglé à une température fixe pendant toute la durée de l'expérience (Fig. 3.1.C). Chaque individu était testé pour une seule et unique condition de température. Nous avons effectué la même expérience pour 4 températures différentes : 25, 35, 37 et 40°C Pour chaque condition de température, nous avons testé 10 sujets de chaque colonie, soit 40 sujets par espèce et par condition. Les tubes étaient retirés du bain-marie toutes les 10 minutes et rapidement observés afin de noter l'état des ouvriers. Après une légère stimulation du tube pour susciter la réaction du termite, on notait l'état (mort ou vivant) de ce dernier. En cas de mouvement (en particulier des pattes et des antennes), le termite était noté comme vivant, dans le cas contraire, il était considéré comme mort et retiré de l'expérience. L'expérience était arrêtée au bout de 2 heures ou bien à la mort de tous les termites.

3.2.1.3 Statistiques

Pour tester les différences de survie entre les deux espèces à chaque température, nous avons utilisé un test log-rank (équivalent du test de Mantel–Haenszel) en faisant l'hypothèse

3.2 Expérience préliminaire (Rio Claro (SP), novembre 2014)

TABLE 3.1 – Plan expérimental de la première expérience de survie. cc : *C. cumulans* ; pa : *P. araujo*.

Température	Jour	Période	Groupe	Colonie
25	1	Matin	1	cc1 / pa2
	2	Matin	2	cc8 / pa7
	3	Après-midi	3	cc9 / pa5
	3	Après-midi	4	cc17 / pa6
35	4	Matin	5	cc1 / pa2
	4	Matin	6	cc8 / pa7
	4	Après-midi	7	cc9 / pa5
	4	Après-midi	8	cc17 / pa6
37	6	Matin	13	cc1 / pa2
	6	Matin	14	cc8 / pa7
	6	Après-midi	15	cc9 / pa5
	6	Après-midi	16	cc17 / pa6
40	5	Matin	9	cc1 / pa2
	5	Matin	10	cc8 / pa7
	5	Après-midi	11	cc9 / pa5
	5	Après-midi	12	cc17 / pa6

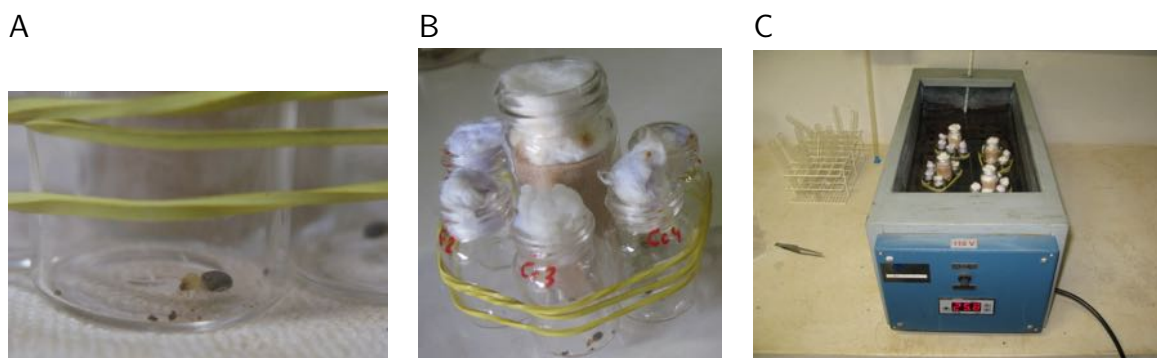


FIGURE 3.1 – Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience de survie réalisée en novembre 2014. (A) Termite seul dans un tube expérimental. (B) Tubes expérimentaux avec bouchons en coton (humidifié) fermant les tubes. (C) Vue d'ensemble du dispositif. Les groupes de tubes étaient placés dans un bain-marie maintenu à une température fixe

nulle que les deux courbes décroissent de la même manière. Toutes les analyses des données ont été réalisées sous R (R Core Team, 2017) avec le package *survival*.

3.2.2 Résultats

Notre expérience montre un effet de la température sur la survie des termites des deux espèces car le taux de survie diminue plus rapidement au cours du temps lorsqu'on augmente la température (Fig. 3.2). À 25°C, presque tous les individus des deux espèces ont survécu (taux de survie proche de 1). En revanche à 40°C, tous les individus meurent avant la fin de l'expérience, avec la mort du dernier individu de *C. cumulans* après environ 60 min et celle du dernier individu de *P. araujo* après 80 min. Il n'y a pas de différence significative entre les courbes de survie obtenues pour les des deux espèces à 25 et à 35°C (respectivement $p = 0.995$ et $p = 0.321$) mais nous observons une différence significative entre les courbes de survie des deux espèces à 37°C ($p < 0.001$) et à 40°C ($p < 0.01$). Dans les deux cas, les ouvriers de *C. cumulans* ont un taux de survie qui décroît plus rapidement que les ouvriers de *P. araujo*.

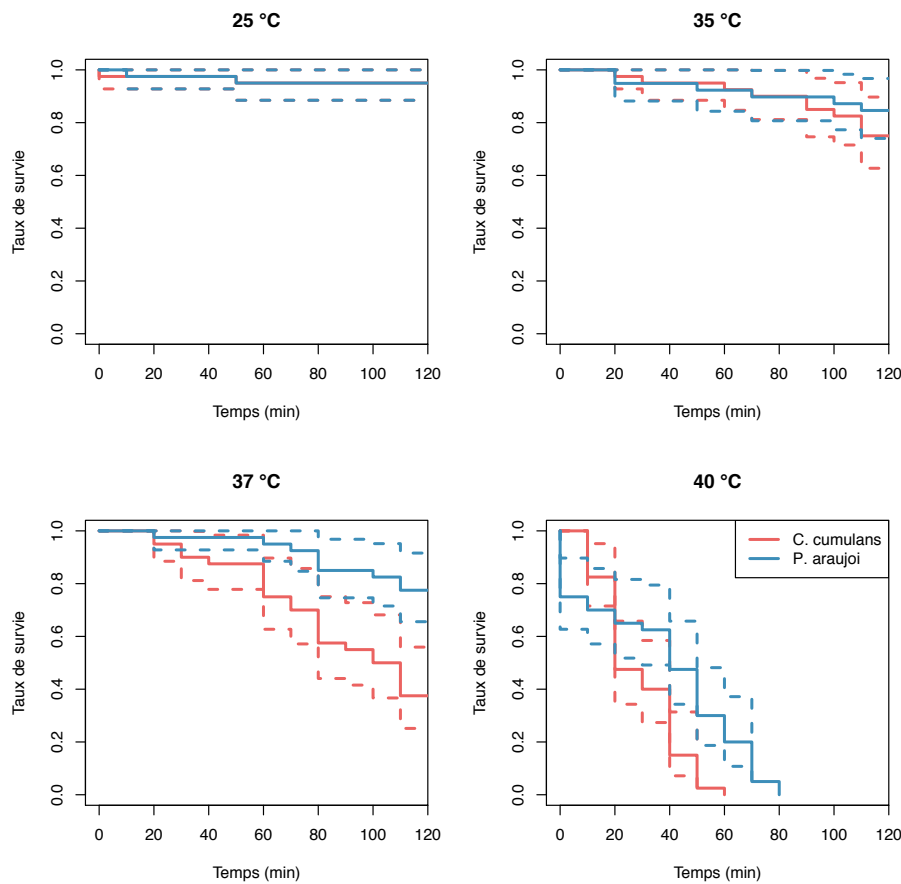


FIGURE 3.2 – Courbes de survie des deux espèces aux 4 températures durant l'expérience de thermotolérance de novembre 2014. Les pointillés représentent les intervalles de confiance à 95%. N=40 pour chaque courbe

3.2.3 Conclusion

Dans cette expérience nous avons mis en évidence des différences de survie entre les deux espèces, avec un taux de survie plus important des ouvriers de *P. araujo* que les ouvriers de *C. cumulans* pour des températures élevées (37 et 40°C).

3.3 Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)

Cette expérience a été réalisée en novembre 2015, un an après l'expérience présentée dans la section précédente (3.2).

3.3.1 Matériel et méthodes

3.3.1.1 Matériel biologique

Tous les termites ont aussi été collectés au sein du campus de l'UNESP-Rio Claro, São Paulo, Brésil (22°23' S 47°32' W). Les expériences ont été conduites au mois d'octobre et novembre 2015, ce qui correspond au début de l'été et de la saison des pluies. Nous avons collecté des individus dans 3 nids de *P. araujoi* et dans 3 nids de *C. cumulans*. Les termites étaient collectés chaque jour avant le début des expériences² entre 6 et 7 heures du matin au moment le plus frais de la journée³. La collecte s'effectuait en prélevant des fragments de nids contenant suffisamment d'ouvriers et de soldats et en les plaçant dans des boîtes en plastique fermées pour maintenir les termites dans un environnement humide nécessaire à leur survie. Les boîtes étaient ensuite ramenées au laboratoire et les expériences de survie débutaient dans l'heure qui suit.

3.3.1.2 Expérience de survie

Les termites étaient placés individuellement à l'aide de pinces souples dans des tubes en verre de 4 cm de haut et de 1,5 cm de diamètre. Les tubes étaient ensuite regroupés puis placés dans des boîtes en plastiques de 50 x 50 x 10 cm. Les boîtes étaient ensuite recouvertes d'une vitre en verre afin de limiter les changements hygrométriques tout en permettant l'observation. Les boîtes n'étaient toute fois pas scellées hermétiquement afin d'assurer une légère circulation et un renouvellement de l'air.

Nous avons contrôlé l'humidité relative de chaque boîte, soit en y ajoutant de l'eau, soit une solution de *NaCl* soit du gel de silice, permettant de maintenir respectivement des humidités relatives d'environ 95, 70 et 50 %. Des thermo-hygromètres placés dans les boîtes afin de vérifier la stabilité de la température et l'hygrométrie pendant les expériences ont révélé une bonne stabilité de ces dernières (variation de $\pm 1^\circ\text{C}$ et $\pm 5\%$ d'humidité relative).

Les boîtes étaient ensuite placées dans des étuves permettant de contrôler la température. Celle ci était maintenue constante tout le long d'une même série expérimentale. Les boîtes étaient sorties des étuves toutes les 15 min pour noter l'état des termites (mort ou vivant). Nous avons considéré un termite mort quand il ne bougeait plus après une légère stimulation du tube, en prêtant particulièrement attention aux mouvement des pattes et des antennes.

2. Dans des expériences précédentes (Fouquet, 2011; Pechabadens, 2014), on a constaté que l'activité et le survie des termites diminuait considérablement après seulement deux jours passés au laboratoire.

3. Il est souvent difficile de trouver des termites dans la partie épigée du nid plus tard dans la journée lorsque les températures augmentent. En effet les termites ont une forte tendance à redescendre dans la partie souterraine du nid plus fraîche (chapitre 2) et ne remonte que pendant la nuit.

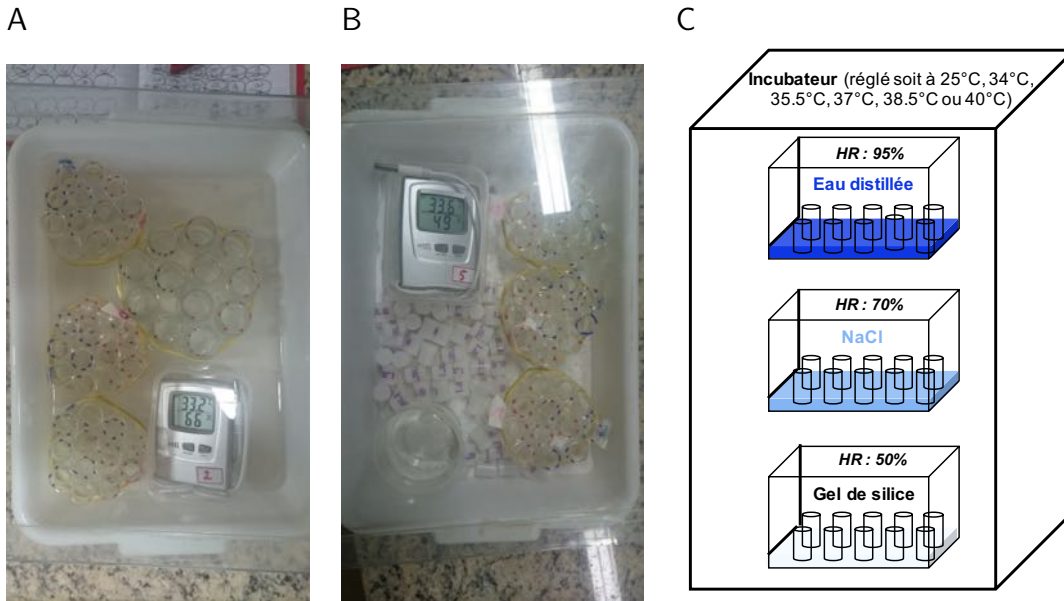


FIGURE 3.3 – Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience de survie réalisée en novembre 2015. (A) Photographie d'une des boîtes expérimentales permettant de maintenir l'humidité relative à 95% grâce à l'eau distillée placée au fond de la boîte. (B) Photographie d'une des boîtes expérimentales permettant de maintenir l'humidité relative à 50% grâce au gel de silice placé au fond de la boîte. (C) Schéma représentant une étuve avec les 3 boîtes expérimentales maintenant les 3 taux d'humidité relative.

Nous avons ainsi testé la survie des ouvriers sous 6 conditions de températures qui étaient 25, 34, 35.5, 37, 38.5 et 40°C et la survie des soldats sous 4 conditions de températures qui étaient 25, 37, 38.5 et 40°C. On testait une température par journée en testant à chaque fois les 3 conditions d'humidité relative en parallèle (Tab. 3.2.) L'expérience était répliquée deux fois par condition expérimentale. Pour les deux castes, on testait de 36 à 72 individus selon les conditions (Tabs. 3.2 et 3.3).

3.3 Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)

TABLE 3.2 – Plan expérimental et effectifs pour l'expérience de survie réalisée sur les ouvriers lors de la seconde expérience de survie.

Espèce	Température (°C)	Hygrometrie (%)	N
<i>C. cumulans</i>	25	50	72
		70	36
		95	72
	34	50	36
		70	36
		95	36
	35.5	50	36
		70	36
		95	36
	37	50	36
		70	36
		95	36
38.5	50	72	
	70	36	
	95	72	
40	50	54	
	70	36	
	95	54	
<i>P. araujo</i>	25	50	72
		70	36
		95	72
	34	50	36
		70	36
		95	36
	35.5	50	36
		70	36
		95	36
	37	50	36
		70	36
		95	36
38.5	50	72	
	70	36	
	95	72	
40	50	54	
	70	36	
	95	54	

TABLE 3.3 – Plan expérimental et effectifs pour l'expérience de survie réalisée sur les soldats lors de la seconde expérience de survie.

Espèce	Température	Hygrometrie	N
<i>C. cumulans</i>	25	50	36
		70	36
		95	36
	37	50	36
		70	36
		95	36
	38.5	50	36
		70	36
		95	36
40	50	36	
	70	36	
	95	36	
<i>P. araujo</i>	25	50	36
		70	36
		95	36
	37	50	36
		70	36
		95	36
	38.5	50	36
		70	36
		95	36
40	50	36	
	70	36	
	95	36	

3.3.1.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses de survie ont été réalisées sous R (R Core Team, 2017) à l'aide des packages *survival* et *coxme*. Pour chaque condition de température et d'humidité nous comparons d'abord entre un modèle (*proportional hazard*) avec effet aléatoire (*coxme*) et sans effet aléatoire (*coxph*). Nous calculons ensuite le facteur par lequel le *baseline hazard* change entre *C. cumulans* et *P. araujo* ($\exp(\beta)$, Fig. 3.9.B) et nous comparons entre les modèles avec et sans effet espèce. Enfin, l'effet espèce est également testé par une simple comparaison entre les deux courbes de survie (*survdiff*). Nous interprétons le *p* du modèle retenu (avec ou sans effet aléatoire) et nous regardons enfin la cohérence avec la comparaison par *survdiff*. Notre approche statistique est résumée dans la figure 3.4.

Question d'intérêt : Effet espèce pour une température et hygrométrie donnée ?

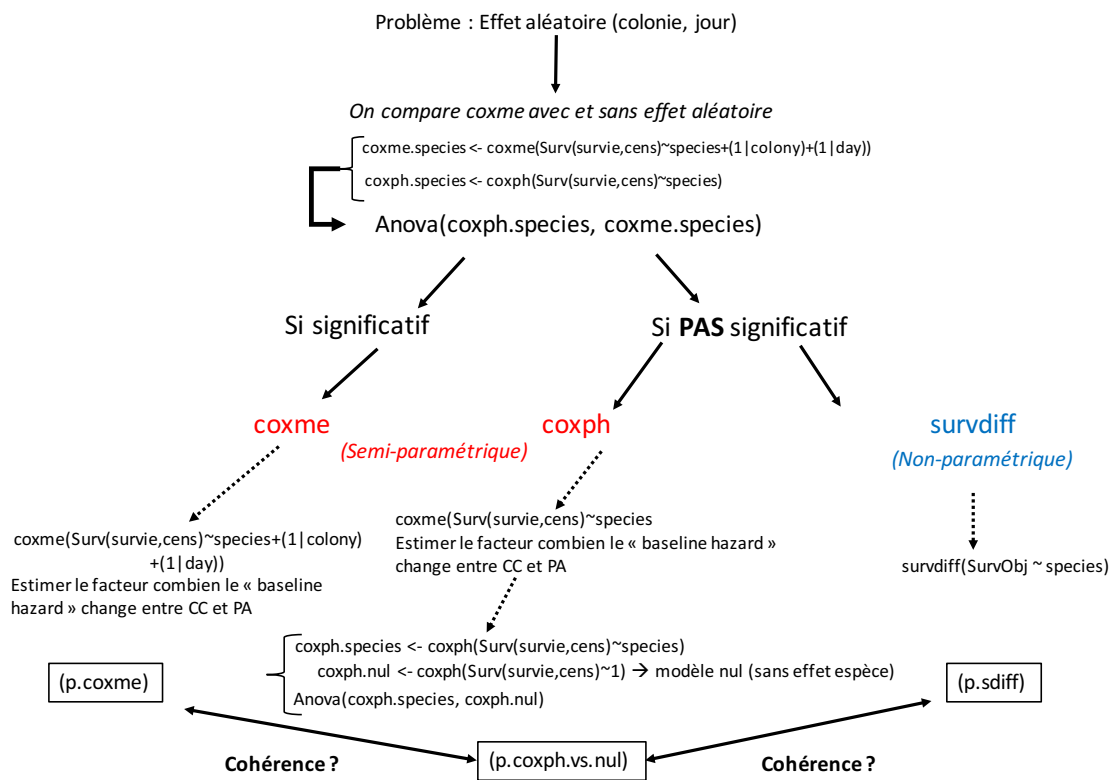


FIGURE 3.4 – Approche statistique utilisée pour analyser les données de survie.

3.3.2 Résultats

De manière générale, le temps de survie des ouvriers (Figs. 3.5, 3.7 & 3.9.A) et des soldats (Figs. 3.6, 3.8 & 3.9.A) des deux espèces diminue lorsqu'on augmente la température et qu'on

3.3 Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)

diminue l'humidité relative. En regardant la figure 3.9B on s'aperçoit que le temps de survie des ouvriers de *C. cumulans* semble plus élevé que celui des ouvriers de *P. araujo* pour les conditions de température les plus faibles (25 et 34°C), mais cette tendance s'inverse dans les conditions de températures les plus élevées (35,5, 37, 38,5 & 40°C) où le temps de survie des ouvriers de *P. araujo* devient supérieur à celui des ouvriers de *C. cumulans*. Les facteurs ne sont pas toujours significativement différents de 1 (surtout si on ajoute une correction type Bonferroni), mais on note que pour les températures 25 et 34°C 6 sur 6 valeurs sont plus grands que 1 ($p = 0.031$ avec un test binomial) et pour les autres températures 10 sur 12 valeurs sont inférieurs à 1 ($p = 0.039$ avec un test binomial). Concernant les soldats, on note un temps de survie plus important chez *C. cumulans* lorsque l'humidité relative est de 50 & 70%, mais cette tendance s'inverse lorsque l'humidité relative est de 95% où ce sont les soldats de *P. araujo* qui survivent plus longtemps. Ces résultats restent globalement significatifs après un correction type Bonferroni. A noter qu'il y a une interaction entre température et humidité car à 37°C la tendance de l'effet change selon l'humidité relative.

CHAPITRE 3: Effet de la température et de l'humidité sur la survie des ouvriers et des soldats des termites *C. cumulans* et *P. araujoii*

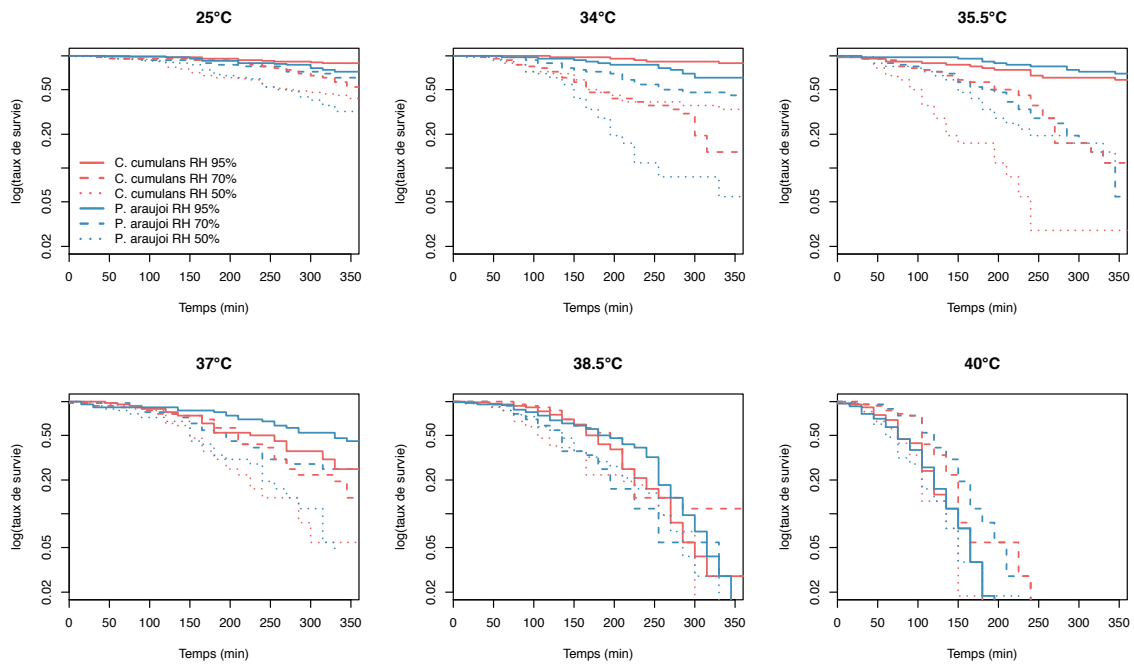


FIGURE 3.5 – Courbes de survie des ouvriers des deux espèces aux 6 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.

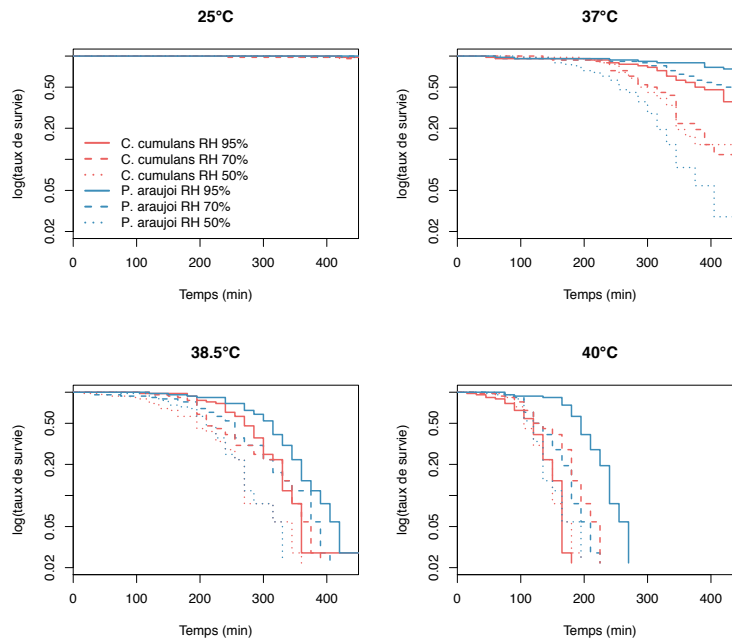


FIGURE 3.6 – Courbes de survie des soldats des deux espèces aux 4 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.

3.3 Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)

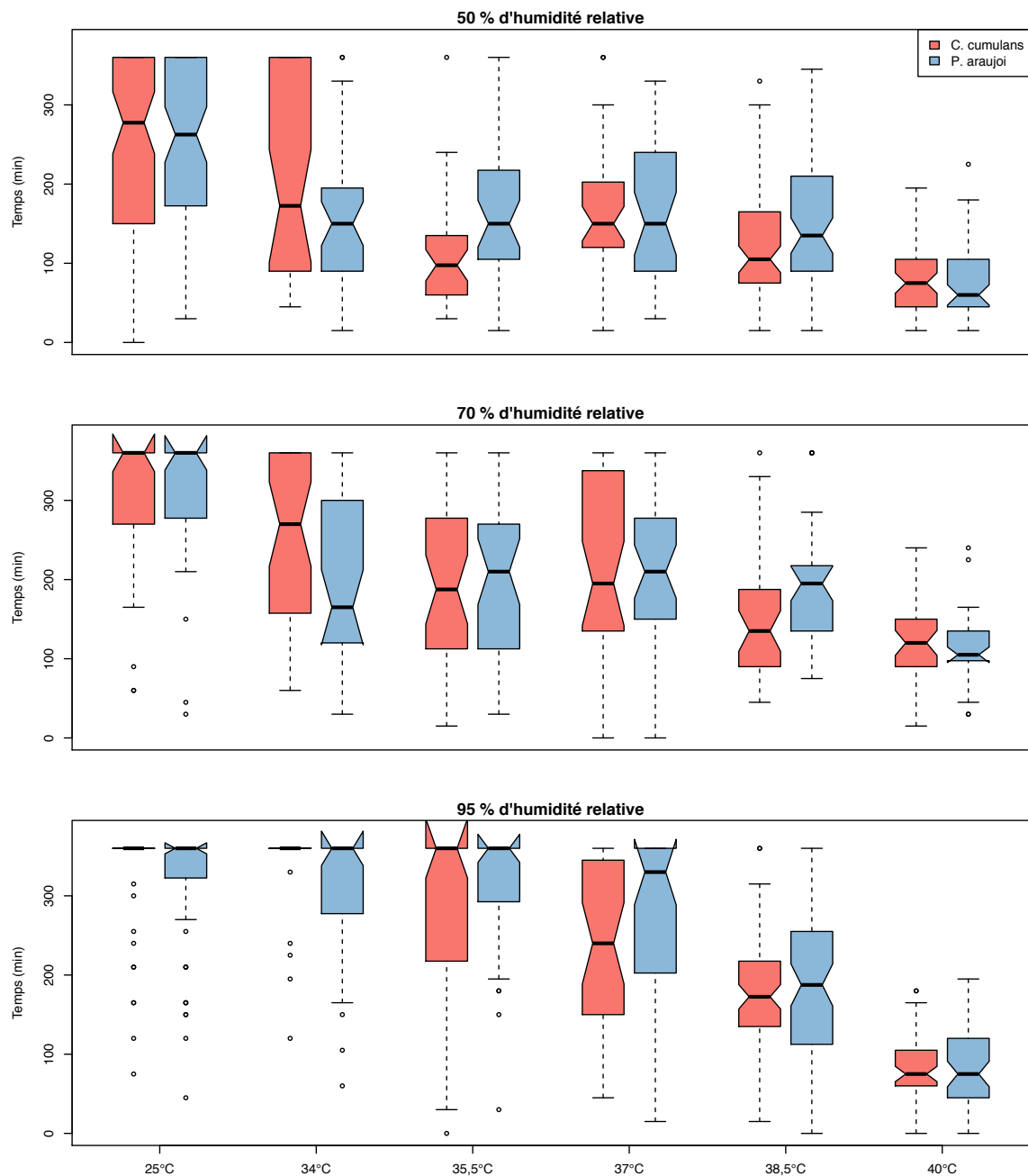


FIGURE 3.7 – Boîtes à moustaches indiquant la distribution des temps de survie des ouvriers des deux espèces aux 6 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.

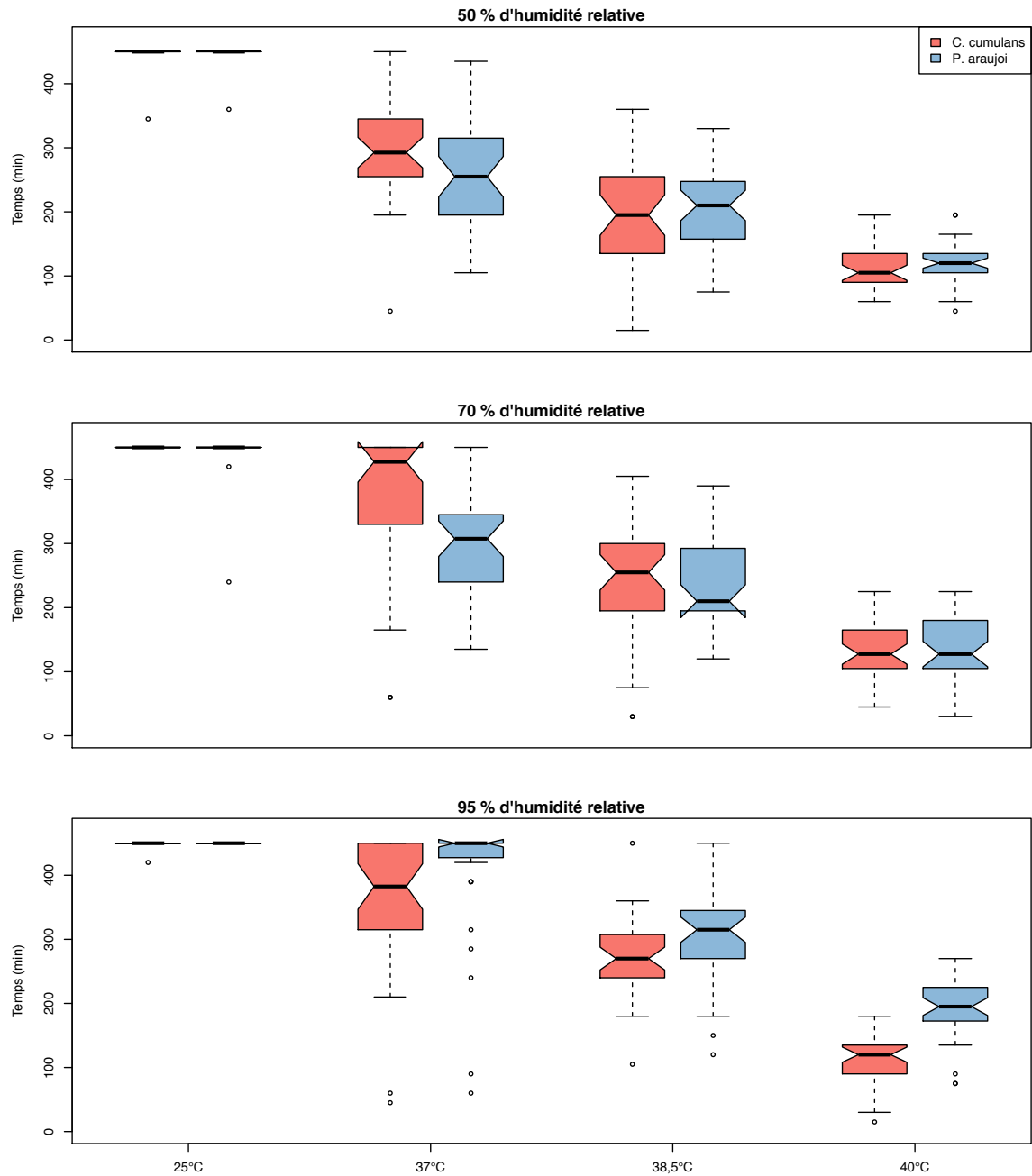


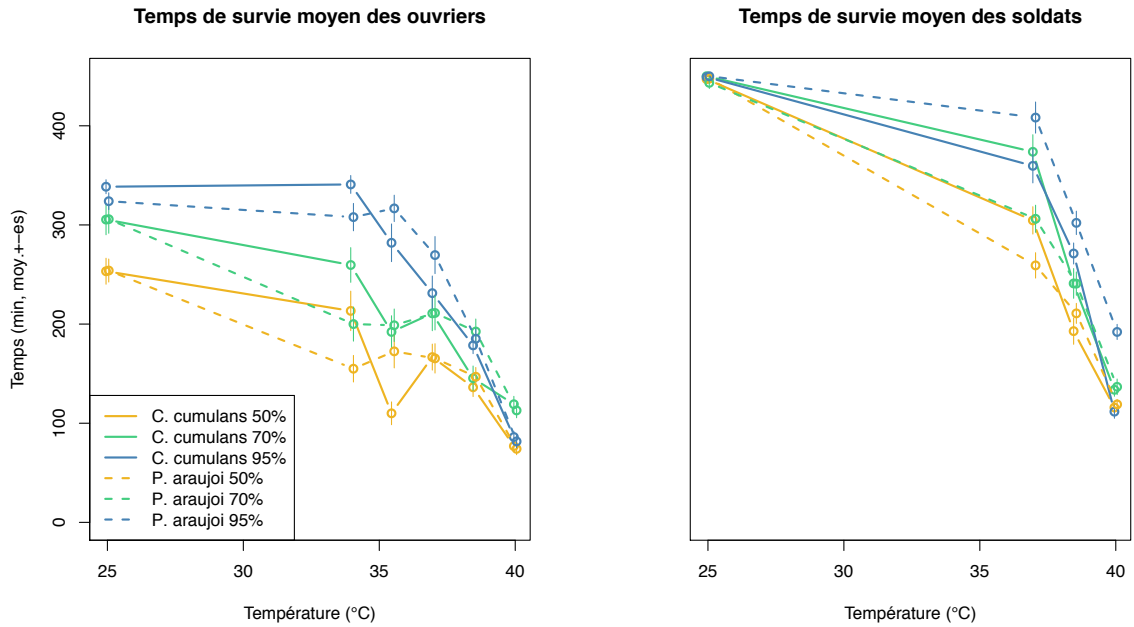
FIGURE 3.8 – Boîtes à moustaches indiquant la distribution des temps de survie des soldats des deux espèces aux 4 conditions de température et 3 conditions d'humidité relative.

3.3 Survie à différentes températures et humidités relatives (Rio Claro (SP), novembre 2015)

TABLE 3.4 – Résultats des analyses de survie de la seconde expérience. (A) Ouvriers (B) Soldats. Pour chaque condition de température et d'humidité on applique le schéma de la fig 3.4. Les valeurs de p retenues sont mis en gras et la dernière colonne indique la conclusion finale. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

A. Ouvriers		Temp.	Exp(beta) coxme	Var coxme	SE coxme	p coxme	p coxme vs coxph	p coxph vs nul	p surdiff	p final
50	Hum. Rel.	25	1.07	0.23	0.48	0.88 NS	0 ***	0.48 NS	0.49 NS	NS
		34	2	0.09	0.3	0.07 NS	0.94 NS	0.01 **	0.01 **	**
		35.5	0.44	0.11	0.33	0.04 *	0.68 NS	0 .00**	0.00 **	**
		37	0.96	0.06	0.24	0.88 NS	0.99 NS	0.99 NS	0.96 NS	NS
70	Hum. Rel.	38.5	0.84	0.14	0.38	0.65 NS	0 ***	0.5 NS	0.57 NS	NS
		40	1.07	0.17	0.41	0.87 NS	0 **	0.83 NS	0.74 NS	NS
		25	1.25	0.14	0.38	0.57 NS	0.18 NS	0.44 NS	0.43 NS	NS
		34	1.97	0.09	0.3	0.04 *	0.64 NS	0.01 **	0.01 **	**
95	Hum. Rel.	35.5	0.87	0.08	0.29	0.63 NS	0.91 NS	0.67 NS	0.64 NS	NS
		37	0.95	0.17	0.41	0.90 NS	0 ***	0.75 NS	0.78 NS	NS
		38.5	0.59	0.2	0.45	0.26 NS	0.14 NS	0.02 *	0.01 *	*
		40	1.2	0.06	0.24	0.44 NS	1 NS	0.44 NS	0.50 NS	NS
50	Hum. Rel.	25	2.13	0.15	0.39	0.04 *	0.55 NS	0.05 *	0.05 *	*
		34	2.96	0.31	0.56	0.08 NS	0.98 NS	0.03 *	0.03 *	*
		35.5	0.64	0.16	0.41	0.27 NS	0.27 NS	0.36 NS	0.36 NS	NS
		37	0.51	0.16	0.4	0.13 NS	0.11 NS	0.06 NS	0.06 NS	NS
70	Hum. Rel.	38.5	0.81	0.12	0.34	0.55 NS	0 **	0.31 NS	0.32 NS	NS
		40	0.91	0.1	0.32	0.78 NS	0 ***	0.93 NS	0.81 NS	NS
		25	0.97	2	1.41	0.99 NS	0.61 NS	0.99 NS	0.99 NS	NS
		37	1.89	0.2	0.44	0.18 NS	0.15 NS	0.02 *	0.01 *	*
50	Hum. Rel.	38.5	0.95	0.1	0.32	0.88 NS	0.64 NS	0.83 NS	0.81 NS	NS
		40	0.96	0.06	0.24	0.87 NS	0.05 *	0.69 NS	0.6 NS	NS
		25	4532631217	0	0	0.09 NS	0.6 NS	0.09 NS	0.15 NS	NS
		37	3.6	0.18	0.43	0.02 *	0.06 NS	0.00 ***	0.00 ***	***
70	Hum. Rel.	38.5	1.18	0.06	0.24	0.5 NS	1 NS	0.50 NS	0.52 NS	NS
		40	0.86	0.12	0.34	0.66 NS	0.57 NS	0.51 NS	0.52 NS	NS
		25	0	0	0	0.24 NS	1 NS	0.24 NS	0.32 NS	NS
		37	0.31	0.16	0.39	0.02 *	0.96 NS	0.00 ***	0.00 ***	***
95	Hum. Rel.	38.5	0.59	0.09	0.3	0.11 NS	0.79 NS	0.04 *	0.04 *	*
		40	0.09	0.13	0.37	0 ***	1 NS	0.00 ***	0.00 ***	***

A



B

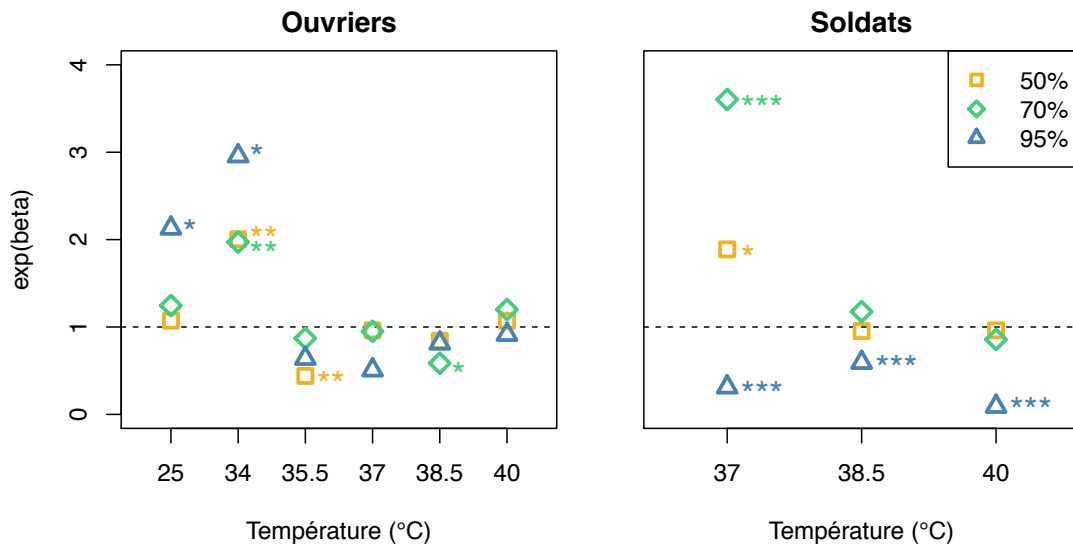


FIGURE 3.9 – Temps de survie moyen et effet espèce sur la survie lors de la seconde expérience. (A) Temps de survie moyen pour les deux espèces et les deux castes dans les différentes conditions de température et d'humidité relative. (B) Facteur par lequel change le *baseline hazard* entre *C. cumulans* et *P. araujo* selon les mêmes conditions (une valeur < 1 indique que le de premier vit plus longtemps). Les couleurs sont les mêmes que dans (A). Valeurs de p issues du tableau 3.4. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

3.3.3 Conclusion

Les résultats de cette seconde expérience de survie confirment les effets de la température sur la survie des termites. On observe également un taux de survie plus élevé pour les deux espèces et les deux castes dans les conditions d'humidité relative les plus élevées. De plus, on observe des résultats cohérents avec la première expérience réalisée avec une humidité élevée (plus de 90%). Dans des conditions d'humidité comparables lors de la seconde expérience, les ouvriers de *P. araujo* survivent également mieux que ceux de *C. cumulans* à des températures élevées (supérieurs à 35°C).

3.4 Mesure de la taille (Rio Claro (SP), novembre 2016)

3.4.1 Matériel biologique

Tous les termites ont été récoltés dans le champ du Campus de l'UNESP-Rio Claro, São Paulo, Brésil (22°23' S 47°32' W). Nous avons collecté et mesuré 5 individus de 5 colonies différentes pour chaque caste (ouvriers et soldats) et pour chaque espèce, soit un total de 25 individus par caste et par espèce.

3.4.2 Méthode de mesure

Pour estimer les différences de tailles entre les individus, nous nous sommes basés sur les critères morphométriques proposés par Roonwal (1970) repris par Canello (1989). Nous avons utilisé le logiciel ImageJ pour effectuer diverses mesures à partir des photographies prises avec la binoculaire (Fig 3.10). Nous avons mesuré la longueur de la tête (sans les mandibules), la largeur de la tête (entre les antennes) ainsi que la longueur du tibia de la patte postérieure droite de chaque termite.

3.4.3 Statistiques

L'hypothèse de différences de mesures entre les deux espèces est testée à l'aide d'un test *t*. On teste l'hypothèse de différences de mesures pour les 3 paramètres (longueur, largeur de

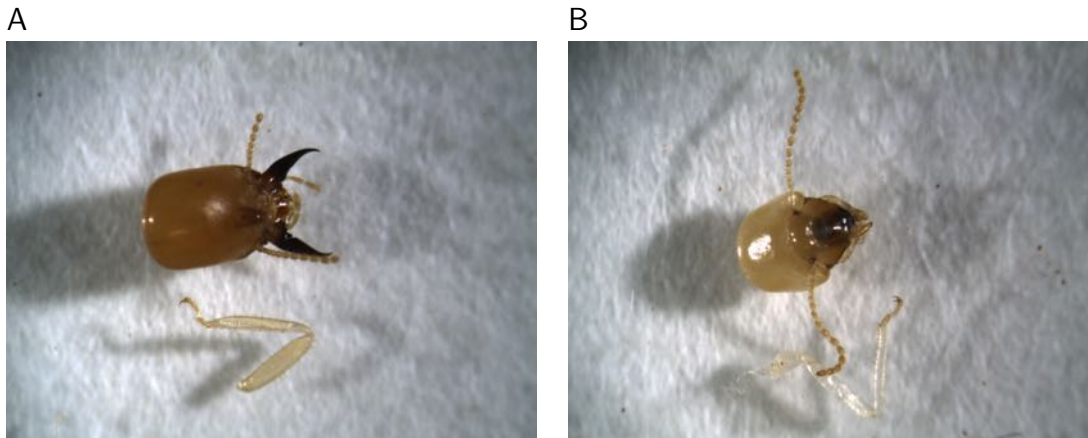


FIGURE 3.10 – Photographie prise avec la loupe binoculaire et utilisée pour estimer les dimensions des termites. On peut voir la tête et la patte postérieure droite (A) d'un soldat et (B) d'un ouvrier de *P. araujo*.

la tête et longueur du tibia) entre les deux espèces d'une part pour les ouvriers et d'autres part pour les soldats.

3.4.4 Résultats

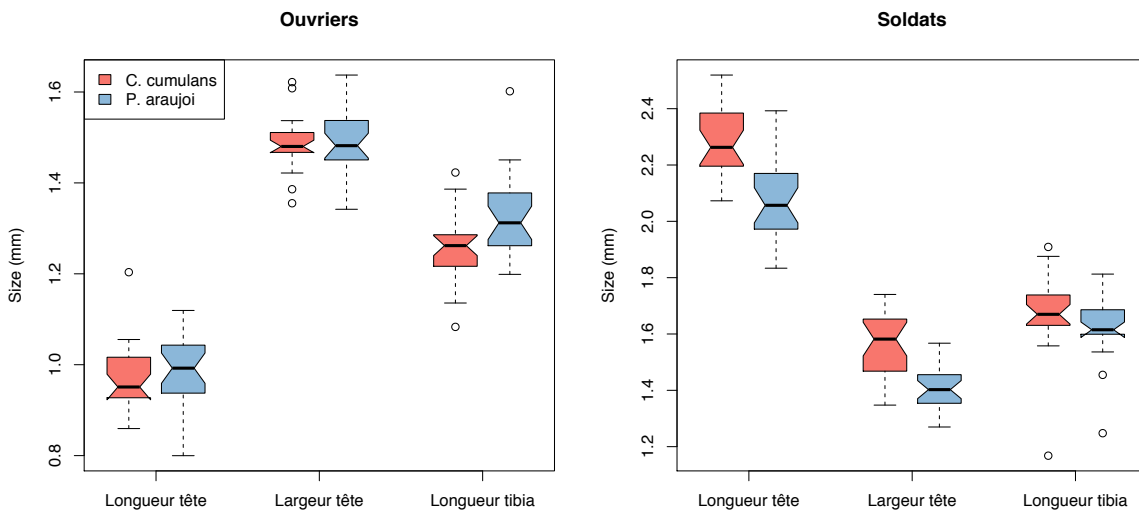


FIGURE 3.11 – Boîtes à moustaches pour les différentes mesures de taille pour les deux castes de *C. cumulans* et *P. araujo*. N=25 pour chaque boîte.

La longueur du tibia des ouvriers de *P. araujo* (1,33 mm) est significativement plus importante que celle des ouvriers de *C. cumulans* (1,26 mm ; $t = -2,78$, $df = 47,2$, $p = 0,008$). Il n'y a pas de différences significative pour la taille de la tête (longueur : $t = -0,22$, $df = 47,44$, $p = 0,827$; largeur : $t = -0,36$, $df = 46,63$, $p = 0,717$). Les soldats de *C. cumulans* ont

3.5 Identification des profils en hydrocarbures cuticulaires (Rio Claro (SP), novembre 2016)

une longueur et une largeur de tête (respectivement 2,29 mm et 1,57 mm) significativement plus importante que les soldats de *P. araujoi* (respectivement 2,07 mm et 1,41 mm ; $t = 5,31$, $df = 45,10$ et $t = 5,32$, $df = 41,38$, $p < 0,001$ dans les deux cas). Il n'y a pas de différence significative pour la longueur du tibia ($t = 1,45$ mm, $df = 43,64$, $p = 0,154$).

TABLE 3.5 – Taille des ouvriers et des soldats de *C. cumulans* et *P. araujoi*. (A) Ouvriers (B) Soldats. Longueur moyenne \pm écart-type de la tête et du tibia et largeur de la tête (mm). N=25 pour chaque caste de chaque espèce. Différences significatives : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Valeurs de p obtenues en effectuant un test t (Welch).

A. Ouvriers

Espèce	Longueur de la tête	Largeur de la tête	Longueur du tibia**
<i>C. cumulans</i>	0,97 \pm 0,08	1,48 \pm 0,06	1,26 \pm 0,08
<i>P. araujoi</i>	0,97 \pm 0,09	1,49 \pm 0,07	1,33 \pm 0,09
p	0,827	0,717	0,008

B. Soldats

Espèce	Longueur de la tête***	Largeur de la tête***	Longueur du tibia
<i>C. cumulans</i>	2,29 \pm 0,13	1,57 \pm 0,12	1,67 \pm 0,14
<i>P. araujoi</i>	2,07 \pm 0,16	1,41 \pm 0,09	1,62 \pm 0,11
p	< 0,001	< 0,001	0,154

3.5 Identification des profils en hydrocarbures cuticulaires (Rio Claro (SP), novembre 2016)

3.5.1 Matériel biologique

Tous les termites ont été récoltés dans le champ du Campus de l'Unesp Rio Claro (SP) (S 22°23.7' W 047°32.5'). Nous avons récoltés des ouvriers et des soldats dans 5 colonies différentes pour chaque espèce (*C. cumulans* et *P. araujoi*).

3.5.2 Protocole d'extraction et analyse des profils cuticulaires

Les extractions ont toutes été réalisées à L'UNESP–Rio Claro (SP), le 08 et 09 novembre 2016. Pour réaliser les extractions, nous avons utilisé d'abord une première série de tube pour réaliser l'extraction, puis une seconde série dans laquelle nous avons transféré uniquement les extraits. Nous avons d'abord commencé par rincer tous les tubes d'abord une fois à l'éthanol, puis deux fois à l'hexane, en laissant évaporer l'intégralité du produit à chaque fois. Nous

avons ensuite versé 1ml d'hexane dans chaque tube d'extraction. Les différents groupes de termites étaient ensuite déposés dans leurs tubes respectifs, avec 20 individus par tube pour les ouvriers et 10 individus par tube pour les soldats. Pour chaque caste de chaque espèce, on préparait ainsi 25 échantillons, en prenant à chaque fois 5 répliques dans les 5 colonies utilisées pour chaque espèce. Les tubes étaient agités délicatement pendant 1 minute, puis laissés au repos pendant 4 minutes. Enfin nous avons versé le contenu de chaque tube d'extraction dans un tube de stockage correspondant, puis laissé évaporer l'intégralité de l'hexane. Les tubes étaient ensuite refermés avec les bouchons en Teflon® correspondants.

Les échantillons ont ensuite été ramenés en France et analysés par Eric Darrouzet⁴ en suivant le protocole suivant :

(1) on ajoute 500 µl d'heptane dans chaque tube, ainsi que 10 µl de n-C20 (n-eicosane ; concentration 10^{-3} g/ml) qui servira de standard interne. (2) pour chaque tube, on récupère 2 µl de cette solution pour l'analyser en chromatographie en phase gazeuse (GC) dans un chromatographe CPG Agilent Technologies 7820A GC System équipé d'un détecteur à ionisation de flamme (FID) et une colonne capillaire (HP-5 Agilent Technology, Santa Clara, USA ; 30 m × 0.32 mm × 0.25 µm utilisant l'hélium comme gaz vecteur (1.7 ml/min). On chauffe d'abord de 50 à 200°C à raison d'une augmentation de la température de 8°C/min. On chauffe ensuite de 200 à 315°C avec une augmentation de 5°C/min et une température finale de 315°C.

3.5.3 Analyse des données

Les composés sont identifiés⁵ en suivant la méthode de Blomquist & Bagnères (2010) et en utilisant les n-alcanes standards. Pour caractériser les profils cuticulaires, les aires des pics principaux ont été identifiées en utilisant le logiciel ChemStation software (Agilent Technologies) et leurs proportions relatives ont été ensuite calculées (Tabs. 3.6 & 3.7).

Nous avons d'abord effectué une analyse discriminante en suivant la méthode de régression des moindres carrés partiels (PLSDA). Cette méthode nous a permis de calculer les distances géométriques entre les individus selon la valeur de proportion relative de chaque pic identifié. On peut alors vérifier visuellement si les distances entre les individus sont plus importantes en intra-groupe (même caste et même espèce) qu'en inter-groupe (caste et/ou espèce différente). Ces résultats sont présentés dans la figure 3.12.

Dans une démarche exploratoire précédant l'identification des pics, nous proposons une visualisation graphique permettant de voir si à l'intérieur d'une même caste, on observe des

4. Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI), UMR Université François Rabelais, Tours et CNRS

5. Identification en cours

différences entre les deux espèces concernant le temps de rétention de hydrocarbures. Nous pouvons faire l'hypothèse que plus le temps de rétention est élevé, plus les hydrocarbures sont lourds et protègent de la dessiccation (Gibbs & Pomonis, 1995). Nous cherchons donc ici à caractériser les différences de temps de rétention des composés entre les deux espèces, en regardant si ces dernières possèdent des proportions relatives plus ou moins importantes de ces composés dans leur profil (Fig. 3.13).

3.5.4 Résultats

L'analyse discriminante révèle une bonne ségrégation des individus selon leur groupe définis par leur espèce et leur caste (Fig. 3.12). On voit ainsi bien apparaître 4 groupes distincts, correspondant aux différences d'espèce et de castes. On constate que la distance entre les ouvriers et les soldats de *P. araujo* est plus importante que celle entre ceux de *C. cumulans*. Cela indique donc une plus grande différence entre les profils cuticulaires des individus de castes différentes chez *P. araujo* par rapport à ce qu'on observe chez *C. cumulans*.

Les graphiques exploratoires (Fig. 3.13) nous indiquent que les ouvriers et les soldats de *C. cumulans* possèdent en moyenne dans leur profil des composés ayant un temps de rétention plus important que ceux de *P. araujo* et possèdent donc *a priori* des composés cuticulaires plus lourds.

3.5 Identification des profils en hydrocarbures cuticulaires (Rio Claro (SP), novembre 2016)

TABLE 3.7 – Proportions relatives des composés trouvés chez les ouvriers de *C. cumulans* et de *P. araujo*. (A) *C. cumulans* (B) *P. araujo*. Les composés n'ont pas encore été identifiés et les pics sont ici identifiés par leur temps de rétention.

A. <i>C. cumulans</i> soldats																			
ID	Colonie	Temps de rétention												Somme (%)					
		35.1	37.24	37.55	37.97	38.4	40.07	41.16	41.23	41.31	41.7	42.11	44.05		45.18	46.15	49.99	50.26	55.39
D051	1	0.76	1.5	1.91	5.25	3.6	1.85	9.25	9.8	1.72	0.99	4.3	7.56	2.69	27.08	5.51	13.81	2.62	100
D052	1	1.12	2.05	2.19	5.3	3.85	2.19	8.86	8.49	1.95	1.01	4.79	6.03	2.79	27.13	5.64	13.53	2.47	100
D053	1	1.43	1.82	2.03	4.03	3.9	1.69	8.23	9.22	2.23	1.01	4.95	7.18	3.37	26.25	5.41	14.97	2.68	100
D054	1	0.8	1.4	3.59	5.91	4	2.49	8.88	9.66	2.06	1.04	4.16	6.92	2.71	23.65	5.48	14.86	2.38	100
D055	1	1.08	2.66	1.61	2.73	3.37	1.78	9.36	8.34	2.06	1.02	4.94	7.2	2.97	28.37	6.1	13.83	2.57	100
D056	2	1.1	2.22	1.47	1.71	5.03	0.89	9.14	5.64	2.66	1.08	5.85	4.21	2.43	37.01	5.16	13.6	1.82	100
D057	2	0.31	2.65	0.84	1.4	5.76	0.91	9.3	5.37	3.27	1.17	8	4.21	3.16	34.9	4.96	12.22	1.57	100
D058	2	0.43	2.35	1.27	2.99	5.22	1.01	9.1	5.72	2.37	1.32	7.98	4.45	2.85	34.51	5.25	11.42	1.76	100
D059	2	0.52	2.51	1.63	2.5	5.23	1.04	9.25	5.75	2.41	1.27	8.13	4.04	2.93	34.54	5.16	11.51	1.58	100
D060	2	1.75	1.69	2.12	3.26	5.22	0.92	8.34	6.1	1.96	1.13	6.36	3.97	2.74	35.31	4.99	12.41	1.72	100
D061	3	1.37	2.27	5.24	2.15	5.01	1.92	7.03	6.8	1.49	1	2.9	4.09	1.56	33.18	6.19	14.87	2.52	100
D062	3	1.83	2.59	4.88	2.76	4.33	2.08	7.85	4.87	2.17	1.17	4.14	4.35	1.9	33.53	6.27	13.23	2.05	100
D063	3	1.97	3.38	4.87	2.35	4.63	2.52	6.8	6.52	1.81	1	1.92	4.63	1.06	32.66	6.35	14.89	2.46	100
D066	7	5.3	3.85	4.81	7.74	5.23	3.22	6.11	5.93	1.62	1.42	7.56	3.32	4	25.94	3.46	9.57	0.92	100
D067	7	3.22	2.91	5.28	8.52	5.6	2.67	5.86	5.53	2	1.42	7.65	3.42	4.27	26.3	3.57	10.45	1.35	100
D068	7	6.02	4.84	7.34	7.96	5.67	3.86	6.16	5.8	2.02	1.07	8.31	2.94	4.21	21.8	2.97	8.11	0.91	100
D069	7	6.8	7.87	16.99	19.43	7.52	7.31	4.68	1.41	0	1.09	4.52	0	3.7	12.49	1.36	4.19	0.65	100
D070	7	3.39	2.9	2.79	3.9	5.33	1.93	6.83	4.89	2.09	1.35	9.84	3.32	4.35	29.67	4.53	11.43	1.47	100
D071	8	1.51	2.99	1.88	2.78	4.57	2.21	8.14	8.45	3.21	1.47	6.18	6.67	3.25	27.68	3.73	13.37	1.89	100
D072	8	1.54	3.68	1.19	1.52	4.57	1.81	7.87	9.42	2.43	1.47	6.37	7.25	3.51	28.65	3.87	12.81	2.05	100
D073	8	2.34	5.28	1.91	2.51	4.83	2.87	12.6	4.59	4.94	2.33	3.52	4.93	1.37	30.33	5.07	9.82	0.76	100
D074	8	1.53	2.69	1.43	2.41	3.75	1.88	7.13	9.59	2.38	1.34	6.66	12.73	3.88	23.53	3.86	12.31	2.89	100
D075	8	0.89	3.35	0.99	1.68	5.03	2.01	9.27	7.82	3.06	1.57	7.92	5.84	3.65	28.08	4.24	12.74	1.67	100

B. <i>P. araujo</i> soldats																		
ID	Colonie	Temps de rétention												Somme (%)				
		28.34	29.44	29.94	30.52	31.44	31.55	31.98	32.11	32.45	32.66	33.6	35.12		35.68	37.67	45.95	53.95
D076	4	8.61	3.19	1.69	1.49	8.2	10.71	1.28	22.01	2.83	6.71	3.59	17.59	4.26	1.31	3.7	2.83	100
D077	4	8.29	1.57	1.54	1.51	9.42	8.6	1.81	23.34	3.21	6.18	3.7	19.31	4.15	1.46	3.18	2.73	100
D078	4	9.21	2.09	1.94	1.69	8.43	11.48	1.35	23.31	3.02	5.81	3.49	18.39	3.16	1.8	2.35	2.47	100
D079	4	8.23	3.06	1.61	1.36	7.95	8.99	1.45	21.21	3.37	7.16	3.93	19.17	4.7	1.91	2.48	3.43	100
D080	4	7.67	2.58	1.72	1.58	7.02	8.18	1.19	23.47	4.34	7.22	3.9	20.59	3.74	2.46	2.15	2.19	100
D081	5	6.5	2.18	1.23	1.45	8.66	4.95	1.89	21.99	3.64	6.7	3.73	20.65	3.56	2.3	3.13	7.44	100
D082	5	6.85	2.16	1.22	1.48	9.04	4.77	2.05	22.35	2.81	6.43	3.75	21.7	3.66	2.85	3.16	5.71	100
D083	5	6.81	1.46	1.24	1.41	9.02	5.13	1.96	21.7	3.26	5.88	3.73	21.18	3.31	2.51	2.97	8.44	100
D084	5	7.55	2.86	1.52	1.48	9.77	6.56	1.81	23.03	3.25	6.49	3.89	20.77	3.82	1.87	3.03	2.29	100
D085	5	8.02	2.05	1.52	1.46	10.18	6.35	1.95	24.14	2.88	6.2	4.47	21.19	2.8	1.82	2.51	2.45	100
D086	10	8	1.54	1.44	1.72	9.56	6.34	1.93	26.42	2.74	4.69	4.73	21.01	3.74	1.13	2.42	2.59	100
D087	10	10.59	0.69	2.42	1.56	11.84	10.37	1.89	23.36	1.92	2.36	4.27	22.13	2	1.25	1.96	1.39	100
D088	10	8.44	1.65	1.58	1.72	9.73	8.63	1.67	24.7	2.7	5.29	4.32	20.53	3.08	1.25	2.33	2.38	100
D089	10	7.99	1.22	1.48	1.73	9.11	7.31	1.91	23.53	2.8	4.7	4.42	22.12	4.1	0.77	2.31	2.51	100
D090	10	7.64	2.22	1.41	1.73	8.69	6.97	1.9	24.98	2.67	6.31	4.23	19.47	4.95	1.35	2.46	3.02	100
D091	11	9.04	2.64	1.91	1.86	9.02	9.96	1.59	23.8	2.44	5.76	3.26	18.41	4.36	1.79	2.34	1.82	100
D092	11	9.15	2.84	1.82	1.72	8.94	9	1.64	23.01	2.39	6.05	3.66	18.74	3.97	1.73	2.71	2.63	100
D093	11	9.72	2.5	2.02	1.73	9.35	10.63	1.52	22.25	2.17	5.62	3.07	17.76	4.46	1.89	2.53	2.78	100
D094	11	9.22	2.27	1.96	1.79	9	10.73	1.61	22.92	2.3	6.18	3.48	17.51	3.33	1.58	2.22	3.9	100
D095	11	7.65	2.25	1.58	1.95	8.29	7.72	1.74	24.16	2.27	6.78	3.67	17.94	4.71	2.22	2.87	4.19	100
D096	12	8.75	2.71	1.77	1.37	7.83	9.86	1.33	21.82	3.72	7.89	3.74	19.65	3.62	1.78	2.82	1.35	100
D097	12	8.86	2.27	2.26	1.35	8.14	11.34	1.18	21.19	3.7	7.11	3.6	19.08	3.77	1.76	3.04	1.35	100
D098	12	7.99	2.88	1.54	1.41	7.45	7.86	1.32	22.24	4.32	8.64	4	19.07	4.39	1.92	3.95	2.22	100
D099	12	7.36	3.72	1.55	1.48	6.87	8.38	1.33	21.69	6.27	10.66	3.8	17.06	3.81	1.48	3.21	1.32	100
D100	12	8.49	2.64	2.07	1.58	7.91	10.79	1.4	22.23	3.06	7.68	3.34	17.51	4.67	1.68	3.13	1.81	100

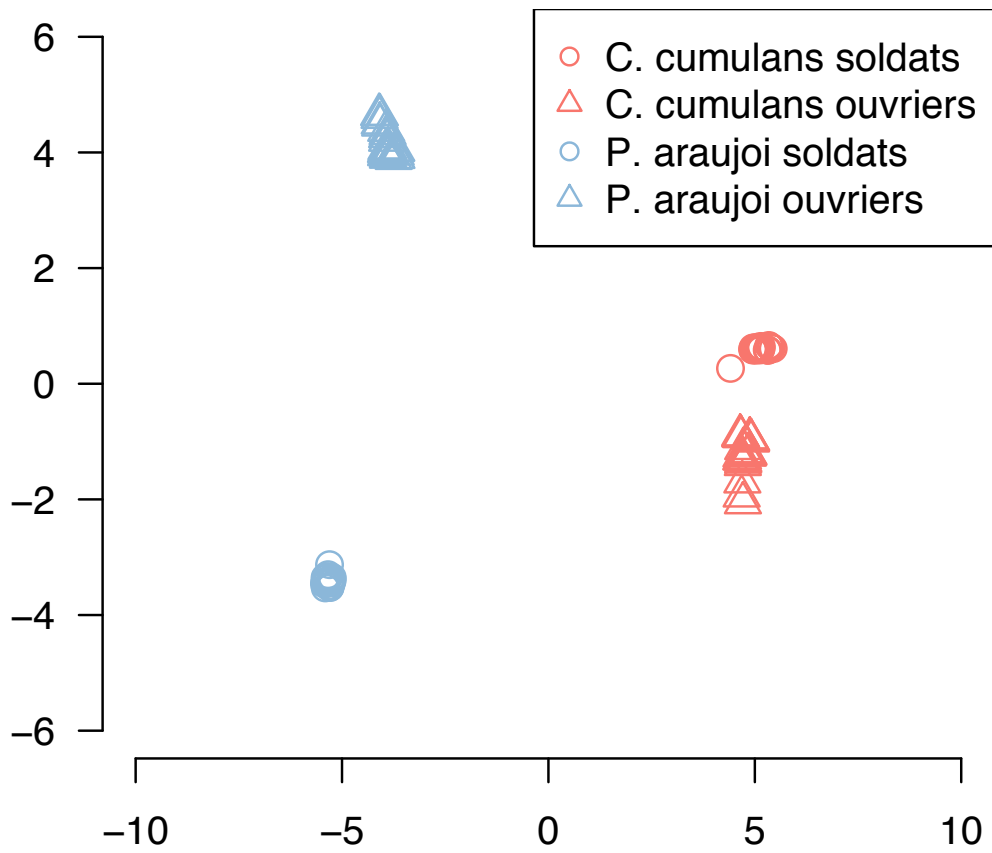


FIGURE 3.12 – Analyse discriminante entre les deux espèces et les deux castes. Nous avons utilisé la méthode de régression des moindres carrés partiels (PLSDA).

3.5 Identification des profils en hydrocarbures cuticulaires (Rio Claro (SP), novembre 2016)

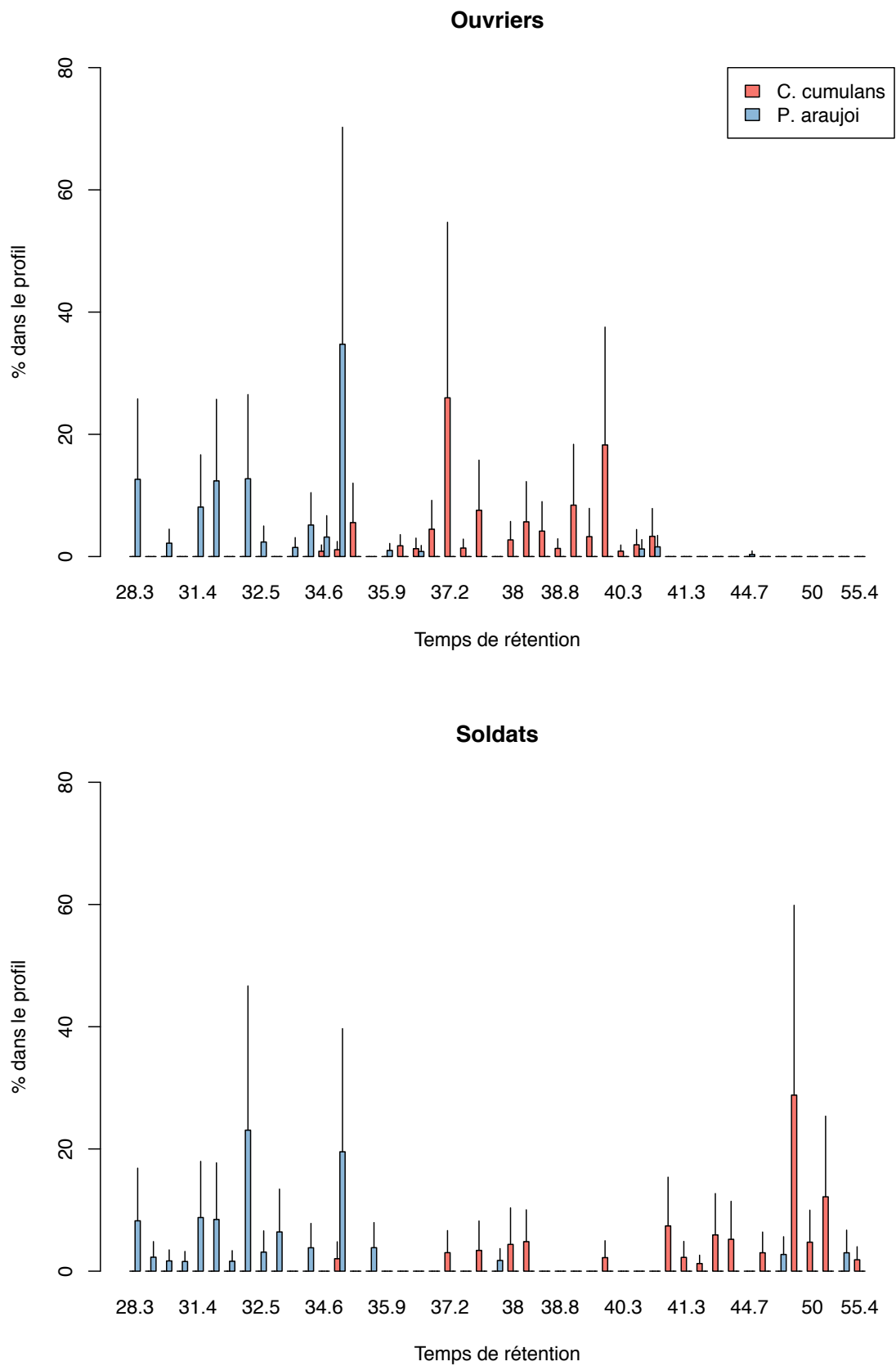


FIGURE 3.13 – Proportion relative moyenne des pics retenus selon leur temps de rétention. Les barres verticales indiquent les intervalles de confiance des moyennes à 95%. N=25 par condition

3.6 Discussion

Cette étude avait pour but de tester la résistance des termites *C. cumulans* et *P. araujo* à des températures extrêmes ainsi que leur résistance à la dessiccation. Les termites souterrains sont en effet connus pour être particulièrement affectés par ces deux paramètres diminuant leur survie (Sponsler & Appel, 1991; Gautam & Henderson, 2011). Pour confirmer ce phénomène chez nos deux espèces, nous avons placé des ouvriers et des soldats des deux espèces à différentes conditions de températures et d'humidité relative et étudié leur taux de survie sur plusieurs heures. Nous avons effectué deux expériences de survie menées à une année d'intervalle (novembre 2014 et 2015) sur la même population de la région de São Paulo (Brésil). Nous nous attendions donc à ce que le taux de survie soit affecté négativement à des températures élevées (au delà de 25°C) et à une humidité relative de l'air basse (inférieur à 90%) par rapport à la température de leur nid (chapitre 2). Les résultats de ces expériences ont confirmé cette hypothèse car on note un effet global de la température et de l'humidité relative de l'air sur la survie des termites des deux espèces et des deux castes, avec un taux de survie qui diminue avec l'augmentation de la température (Figs. 3.2 & 3.9.A) et la diminution de l'humidité relative (3.9.A).

Comme nous l'avons exposé dans l'introduction de ce chapitre (section 3.1) et dans le chapitre 2, nos deux espèces bien que sympatriques vivent dans des nids dont les conditions abiotiques diffèrent légèrement (bien qu'elles soient globalement proches). De plus les zones de fourragement diffèrent entre ces deux espèces, avec l'existence de tunnels de fourragement protégés chez *C. cumulans* et pas chez *P. araujo*. Ces deux espèces sont donc potentiellement exposés à des conditions abiotiques différentes. Nous souhaitions donc voir si ces deux espèces présentaient des aptitudes différentes à survivre à des températures élevées et à une humidité de l'air basse.

Nos expériences ont révélé un taux de survie plus important des ouvriers de *P. araujo* par rapport aux ouvriers de *C. cumulans* pour les températures élevées et une humidité relative importante (Figs. 3.2 & 3.5). De façon intéressante, nous avons également observé un taux de survie plus élevé des soldats de *P. araujo* comparé à ceux de *C. cumulans* pour une humidité et des températures élevées (95% d'humidité et 37, 38,5 et 40°C). Ce résultat est pourtant contre intuitif avec le fait que l'on observe une différence de taille significative entre les soldats des deux espèces en faveur de *C. cumulans* (Fig. 3.11 & Tab. 3.5.B). Les individus les plus gros étant en général plus aptes à résister à des températures élevées et à la dessiccations (Edney, 1977; Hood & Tschinkel, 1990; Bouchebti et al., 2014; Bujan et al., 2016), nous pouvions nous attendre à un résultat inverse avec un taux de survie plus élevé des soldats de *C. cumulans*. Néanmoins, il semble qu'une plus grande taille n'induit pas systématiquement une plus grande résistance à la température. Oms et al. (2017) ont par exemple montré chez

la fourmi *Aphaenogaster senilis* que les ouvrières élevées dans des conditions de températures élevées étaient en moyenne plus petites mais résistaient mieux à des températures élevées que des ouvrières élevées dans des conditions de températures plus basses. Ce phénomène met aussi l'accent sur le fait que les insectes peuvent faire preuve d'une certaine plasticité phénotypique qu'il peut être difficile de démêler des adaptations liées à la sélection naturelle. Ces mécanismes de plasticité phénotypique sont donc importants à considérer compte tenu des fluctuations de températures de l'environnement dans lequel se développe les individus. Dans cette expérience, les températures étaient fixées et ne changeaient pas au cours de l'expérience. Nous n'avons donc pas testé la capacité des termites à résister à des fluctuations de température dans un laps de temps court. Il serait donc aussi intéressant de tester la survie des individus dans des conditions de températures fluctuantes au cours de l'expérience (Colinet et al., 2015), pour voir si nos deux espèces montrent des différences d'aptitudes à survivre à des changements de températures (et pas seulement à résister plus ou moins longtemps à des températures élevées).

Nos premières analyses des profils cuticulaires de nos individus (Figs. 3.12 & 3.13) ont révélé des résultats contre-intuitifs avec les résultats de nos expériences de survie et les hypothèses de la littérature (Gibbs & Pomonis, 1995; Gibbs, 1998; Gibbs & Rajpurohit, 2010). Nous nous attendions en effet à ce que *P. araujo* qui semble globalement mieux survivre à la dessiccation que *C. cumulans* comporte des profils avec des composés ayant des temps de rétention plus longs liés au fait que ces composés soit plus lourds. Nous devons cependant nuancer ces résultats dans la mesure où nous n'avons pas encore identifié les composés. Les alcanes seraient *a priori* des composés clefs car ce sont principalement eux qui jouent le rôle de barrière imperméabilisante (Lockey, 1988; Blomquist & Bagnères, 2010; Gibbs, 1998; Gibbs & Pomonis, 1995; Gibbs & Rajpurohit, 2010). Il faut aussi prendre en compte le fait qu'ici nous présentons les données des proportions relatives de chaque composé dans les profils. Il serait plus pertinent de comparer les quantités absolues des composés, ce que nous serons à même de faire lors de nos prochaines analyses comme nous avons utilisé un standard interne qui nous permettra de normaliser les profils et de calculer les quantités.

Pour nuancer ces résultats, il faut également prendre en compte le fait que les hydrocarbures cuticulaires jouent un rôle particulièrement important dans les processus de communication et notamment dans la reconnaissance coloniale chez les insectes sociaux (Blomquist & Bagnères, 2010). Il est donc possible que certains hydrocarbures soient contre-sélectionnés pour leur rôle dans la communication et sélectionnés pour leur rôle en tant que protection contre la dessiccation, et inversement. Ceci pourrait donc expliquer la présence ou l'absence de certains composés plus ou moins lourds chez nos deux espèces.

Chapitre 4

Préférendum thermique des ouvrières de la fourmi *L. niger* sur un gradient de température

Rémi Gouttefarde, Julie Dos Santos, Maud Combe, Christian Jost

4.1 Introduction

Dans les chapitres 2 et 3, nous avons abordé les aspects fonctionnels des constructions concernant la régulation des facteurs abiotiques, ainsi que l'effet de ces derniers sur la survie des individus. Un autre objectif de cette thèse concerne l'effet de ces facteurs abiotiques sur les processus de construction du nid chez la fourmi *L. niger* choisie comme autre modèle d'étude (section 1.4.5.1). Nous nous sommes focalisés principalement sur la température, plus simple à manipuler expérimentalement que l'humidité. Notre approche consiste à manipuler la température pour évaluer son potentiel effet modulateur sur l'architecture des constructions émergentes. Initialement, nous pensions faire construire les fourmis sur un gradient de température, l'utilisation d'un gradient étant un bon moyen d'effectuer une première expérience exploratoire. En effet, cela permet d'effectuer des observations préliminaires des comportements/motifs produits dans un contexte avec des individus libres d'effectuer un choix sur une gamme de valeurs continues du facteur manipulé (température). On peut ainsi déterminer et quantifier à la fois les valeurs choisies par les individus (e.g. absence/présence de construction sur une température donnée) mais aussi effectuer des comparaisons qualitatives entre les motifs produits aux différentes températures (e.g. comparer l'architecture des constructions à deux températures différentes). Sur un gradient linéaire, les sujets évoluent dans *continuum*

de variations de la qualité du facteur manipulé, favorisant ainsi l'identification des zones de transition clefs des changements de comportement selon ce facteur.

Dans le cadre de notre expérience de construction sur un gradient de température, plusieurs problèmes d'ordres théorique et pratique se sont posés. Une contrainte imposée par le dispositif lui-même revient à l'humidité et plus précisément à l'évaporation de l'eau du matériau de construction constitué de terre argileuse. Ce dernier doit nécessairement être humide pour que les fourmis puissent agglomérer la terre et former les boulettes qu'elles utilisent comme des briques de construction. Si on augmente la température, on va augmenter le taux d'évaporation. Cet effet nous intéresse de prime abord puisqu'on pourrait ainsi manipuler l'évaporation de la phéromone de construction (c.f. section 1.4.5.1). Néanmoins le matériau de construction devant rester suffisamment humide tout au long de l'expérience, nous avons été contraints de fermer le dispositif à l'aide d'une vitre pour éviter un dessèchement du matériau. Cette solution pose deux problèmes majeurs :

1. De la condensation se forme, compliquant d'une part l'observation et rendant impossible l'utilisation d'un scanner de surface utilisé pour effectuer une reconstruction des constructions dans le but de quantifier l'architecture.
2. Le différentiel de température entre le côté chaud et le côté froid du dispositif dans une enceinte fermée crée un flux d'air convectif (section 1.3.1; Fig. 1.2.A), qui peut lui aussi être un facteur influençant les comportements collectifs, comme montré dans le cadre de l'agrégation des cadavres chez la fourmi *Messor sancta* (Jost et al., 2007).

Enfin, l'utilisation d'un gradient pose un dernier problème non négligeable. Si les fourmis manifestent un *préférendum* thermique, la distribution des individus ne sera pas régulière sur le dispositif. Hors la taille du groupe et la densité d'individus sont des paramètres clefs impliqués dans les comportements collectifs (Dornhaus et al., 2012), ce qui est donc probablement le cas pour la construction. Ces difficultés nous ont incité à changer de dispositif pour étudier l'influence de la température sur la construction. Nous avons donc finalement utilisé un dispositif proche de celui de Khuong et al. (2016) où les fourmis construisent dans un environnement homogène (chapitre 5), permettant d'éviter un certain nombre des biais évoqués précédemment.

Le gradient de température reste néanmoins un moyen pertinent pour déterminer l'influence de la température sur le déplacement des fourmis et pour déterminer l'existence d'un *préférendum* thermique. Comme nous nos résultats le montrent chez les termites néotropicaux *P. araujo* et *C. cumulans* dans (chapitre 2), la chaleur diffuse dans les nids de l'extérieur vers l'intérieur et on observe un gradient de température avec des valeurs pouvant être très élevées et fluctuantes en surface et relativement stables et autour de 25° vers l'intérieur. Les mêmes phénomènes semblent exister au sein du nid de la fourmi *L. niger* (Fig. 1.12) présentent de nombreuses analogies avec les nids de *P. araujo* (Fig. 1.7). En effet une expérience préliminaire

4.1 Introduction

(Annexe B) indique la présence d'un gradient avec une atténuation des températures avec la profondeur dans le nid. Les températures vont donc varier selon la zone considérée dans le nid et selon les variations climatiques externes qui peuvent changer fortement au cours d'une même journée. Certaines espèces de fourmis des climats froids vont alors déplacer leur couvain plusieurs fois par jour en le remontant vers la surface quand le nid se réchauffe et en le redescendant lorsque la température retombe (Hölldobler & Wilson, 1990). La colonie semble donc se déplacer à l'opposé des zones peu propices à son bon développement et en direction des zones favorables. Une étude réalisée chez la fourmi *Formica polyctena* (Horstmann & Schmid, 1986) a par exemple montré qu'un réchauffement artificiel du nid (dôme d'aiguilles) induit un déplacement des ouvrières et du couvain à l'opposé de la source de chaleur. La température semble également influencer le déplacement du couvain et du champignon chez la fourmi coupeuse de feuille *Acromyrmex lundii*, chez qui les ouvrières déplacent ces derniers vers des zones appropriées à leur bon développement lorsqu'on diminue la température des chambres où ils étaient situés initialement (Römer & Roces, 2014).

Il est donc nécessaire d'étudier les mécanismes de prise de décision collective qui vont conduire la colonie à se déplacer selon la température. Nous avons donc utilisé ce dispositif souhaité déterminer si les fourmis effectuaient le choix de se déplacer ou d'éviter des zones selon la température de ces dernières. On peut ainsi déterminer le préférendum thermique des fourmis ou du moins déterminer si la température influence le choix de présence/absence d'une zone par les ouvrières. Nous avons donc ici utilisé le dispositif permettant de créer un gradient de température pour essayer de déterminer le préférendum thermique des ouvrières de *L. niger*. Comme chez beaucoup d'espèces sociales, les ouvrières de *L. niger* montrent une forte propension à s'agréger (Deneubourg et al., 2002; Jeanson et al., 2005; Deneubourg et al., 2007), c'est-à-dire à former des groupes d'individus formant des agrégats qui montrent une certaine stabilité dans le temps (Depickère et al., 2004). L'agrégation est un phénomène auto-organisé résultant d'une combinaison entre la manifestation d'un *préférendum* individuel et l'influence du groupe sur la décision. Comme pour d'autres comportements collectifs, la taille du groupe pourrait être un paramètre clef modulant le processus d'agrégation chez la fourmi *L. niger* (Dornhaus et al., 2012). Nous avons donc voulu prendre en compte ce facteur et tester son interaction avec l'effet de la température. Nous faisons l'hypothèse que plus la taille de groupe est importante et plus le phénomène d'agrégation devrait être rapide. On s'attend à ce que l'emplacement de l'agrégat sur le gradient de température exprime le consensus des *préférendum* thermiques individuels.

Enfin, nous avons pris en compte l'effet potentiel de la caste, liée à un polyéthisme d'âge (Lenoir & Ataya, 1983), pour deux raisons : La première est que la caste joue un rôle sur la dynamique de cette agrégation (Depickère et al., 2004). Ainsi les nourrices forment des agrégats importants et stables dans le temps, alors que les fourrageuses forment des agrégats

plus petits et instables. La seconde raison est liée aux potentielles différences de sensibilité aux températures entre les castes. On peut faire l'hypothèse que les fourrageuses, exposées à des températures externes variables, sont moins sensibles aux températures extrêmes que les nourrices qui restent dans le nid où la température est plus stable.

Cette expérience a été réalisée avec l'aide de Julie Dos Santos¹.

4.2 Expérience : répartition sur un gradient de température

4.2.1 Matériel biologique

Pour cette expérience, nous avons utilisé 4 colonies de *Lasius niger*. La première (colonie 1) a été collectée sur le campus de l'Université Paul Sabatier (43°33'38,3" N 1°28'26,0" E) en mars 2016. Les 3 autres (colonie 2,3 et 4) ont été récoltées dans l'arrière pays toulousain à Marquefave (43°19'12,6" N ; 1°14'52,3" E) en octobre 2015 (colonie 2) et avril 2016 (colonies 3 et 4). Une fois ramenées au laboratoire, les colonies étaient installées dans des boîtes en plastique aux parois couvertes de Fluon[®] qui empêche les fourmis de s'échapper. Des tubes en plastique entourés de papier offrent des abris pour le couvain et les nourrices. Les colonies ont ensuite été stockées dans une salle d'élevage où la température est maintenue à 25±2 °C avec une humidité relative de 30±40 % et un cycle de lumière/obscurité de 12/12 heures. Les fourmis étaient nourries 3 fois par semaine avec une préparation enrichie en vitamines (Bhaktar & Whitcomb (1970) modifié par Dussutour & Simpson (2008)) et l'accès à l'eau est *ad libitum*. Les expériences ont été réalisées dans une pièce voisine où les conditions abiotiques sont similaires à celles de la salle d'élevage. Durant toute la durée de l'expérience, les colonies ont été stockées dans cette salle expérimentale.

4.2.2 Dispositif expérimental

Notre dispositif expérimental (Fig. 4.1) est un banc thermique permettant d'effectuer un gradient de température. Il est inspiré des dispositifs de Cannefax (1962) et de Wagner (1967). Il s'agit d'une barre d'aluminium (2 x 2 x 50 cm) disposée horizontalement et reposant à chaque extrémité sur deux autres barres verticales elles aussi en aluminium (2 x 2 x 30 cm).

1. Stagiaire des Master 1 de l'Université Pierre et Marie Curie - UPMC (Paris 6)

4.2 Expérience : répartition sur un gradient de température

Les deux barres verticales sont insérées dans des blocs en plastique servant de pieds. Elles sont ensuite chacune immergées respectivement dans un bain thermocryostat *MGW Lauda RC20* et *MGW Lauda RM20*. Le tout est recouvert de polystyrène et de papier bulle afin de l'isoler thermiquement et éviter les pertes de chaleur. Afin de créer un gradient de température (condition *test*), on règle la température de l'un des bains à 5°C et celle du second bain à 70°C. Dans le cas de la condition *contrôle* de l'expérience, les deux bains étaient réglés sur une température de 27°C. Afin de contrôler les températures, 17 thermocouples ont été placés tous les 3 cm le long de la barre horizontale. Ils étaient reliés à une unité d'acquisition (*Agilent 34970A*) programmée pour enregistrer les températures toutes les 30 secondes. Les données enregistrées montrent que les températures enregistrées par les thermocouples en surface de la barre sont contenues dans un intervalle de $[23\pm 1^\circ\text{C}; 37\pm 1^\circ\text{C}]$. Pour la condition *contrôle*, la température enregistrée était de $25\pm 1^\circ\text{C}$ tout au long de la barre, ce qui correspondait à la température de la pièce expérimentale. Afin de contenir les fourmis sur la barre lors de l'expérience, nous avons placé verticalement deux plaques de Plexiglas® (50 x 10 cm) de chaque côté de la barre. Les deux plaques étaient enduites de Fluon® qui empêchait les fourmis de grimper. La surface de la barre était quant à elle recouverte de papier filtre changé à chaque expérience. Pour l'éclairage, nous avons placé un tube néon parallèlement à la barre, environ 1,50 m au dessus du dispositif.

4.2.3 Protocol expérimental

Les expériences consistaient à introduire un groupe de fourmis au centre de la barre et à les laisser explorer le dispositif pendant 30 minutes. Lors de chaque expérience, des photographies étaient prises toutes les 10 secondes depuis le dessus du dispositif avec un appareil Canon® *PowerShot G9*. Nous avons testé des groupes de différentes tailles (1, 25, 50 ou 100 fourmis). Nous avons également contrôlé la caste des individus (Depickère et al., 2004) en sélectionnant soit des fourrageuses trouvées à l'extérieur de la boîte d'élevage, soit des nourrices trouvées à l'intérieur des tubes/abris. Toutes les tailles de groupes et les deux castes étaient testées chaque jour. Pour la condition *test*, nous avons contrôlé l'orientation spatiale du gradient de température dans la pièce. Pour cela on réalisait la moitié des réplifications en plaçant le côté chaud du côté du thermocouple n°1 (condition *test.h1*) et en inversant pour l'autre moitié des expériences (condition *test.h17*). Au total, nous avons 8 groupes expérimentaux par condition, soit 2 réplifications par condition pour chacune des 4 colonies utilisées. Toutes les expériences ont été réalisées au mois d'avril et mai 2016.

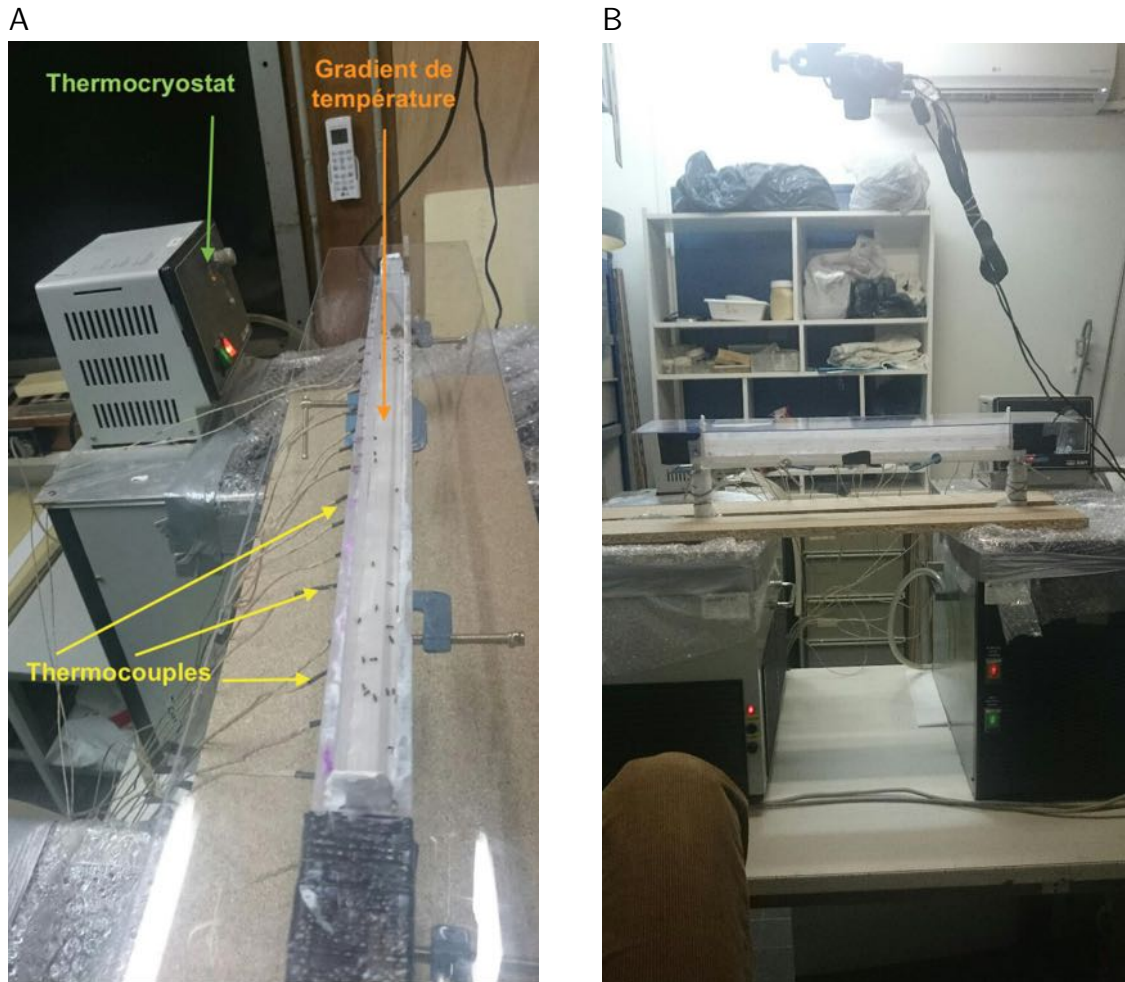


FIGURE 4.1 – Photographie du dispositif expérimental permettant de créer un gradient de température. Dispositif inspiré de [Cannefax \(1962\)](#) et [Wagner \(1967\)](#). (A) Vue du dessus. On voit l'un des thermocryostats (vert) et les fourmis se réparties sur le gradient de température (orange). On voit également les 17 thermocouples (jaune) disposés tous les 3 cm tout au long du dispositif. (B) Vue latérale. On voit les deux thermocryostats dans lequel sont placés le pieds du dispositif.

4.2.4 Analyse des données

Nous avons utilisé un programme² basé sur le logiciel ImageJ afin d'estimer automatiquement le nombre de fourmis sur différentes parties du dispositif (Fig. 4.2). Nous avons subdivisé le dispositif en 17 zones de 3 cm (correspondantes au 17 thermocouples placés le long de la barre). Pour chaque série expérimentale, on estimait la taille moyenne d'une fourmi (en pixel) à partir des 15 premières images d'une série en divisant la surface totale des agrégats formés par les fourmis (seules ou en groupe) divisé par le nombre de fourmis introduites dans le dispositif. L'estimation du nombre de fourmis présent dans chaque zone pour chacune des 180 photos, s'obtient en divisant la surface des agrégats de chaque zone par la taille moyenne d'une fourmi. Nous avons également effectué une analyse manuelle pour quelques expériences afin de vérifier la qualité de la méthode d'analyse automatique. Les résultats obtenus dans les deux cas sont

2. Développé par Maud Combe, ingénieure d'étude au CRCA.

4.2 Expérience : répartition sur un gradient de température

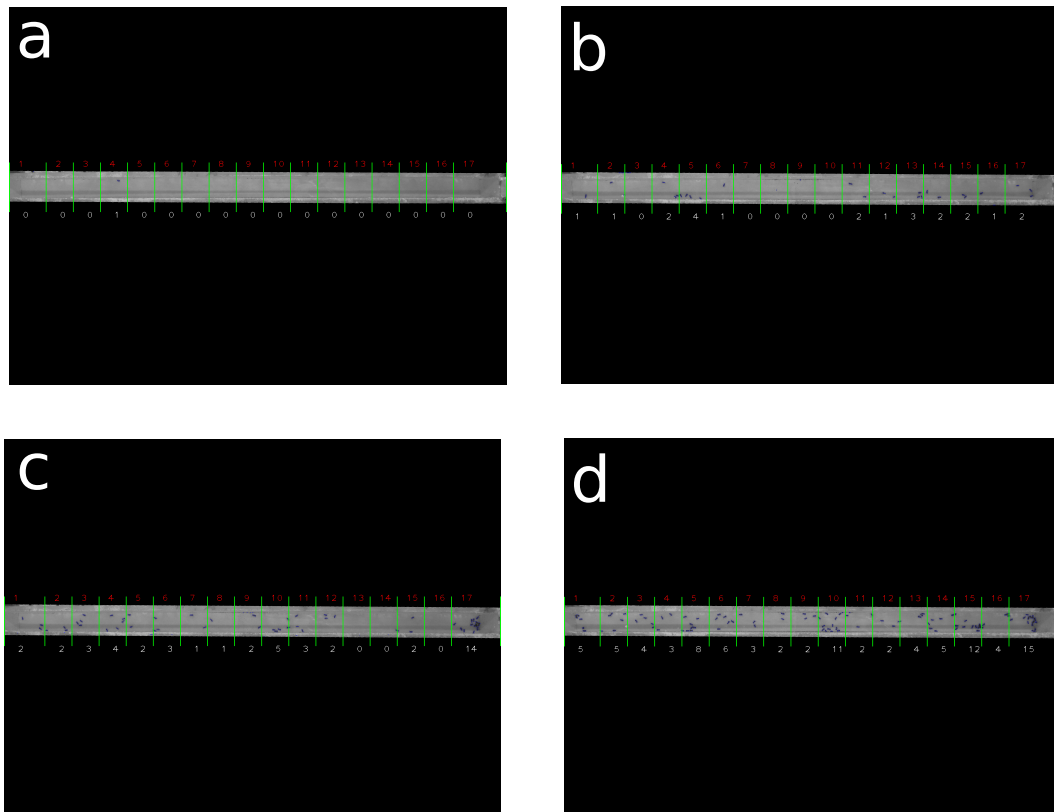


FIGURE 4.2 – Image produite avec la méthode d'estimation du nombre de fourmis par le logiciel ImageJ.. (a) 1 fourmi (b) 25 fourmis (c) 50 fourmis (d) 100 fourmis. Les traits verts représentent les 17 zones (le numéro des zones est indiqué par les chiffres rouges situé au dessus de chaque zone) de 3 cm de long correspondant aux 17 thermocouples. L'estimation du nombre de fourmis présent dans chaque zone est indiqué par le chiffre blanc présent sous la zone.

très similaires (Fig. 4.3).

Nous avons d'abord représenté la dynamique temporelle de la distribution spatiale des fourmis en prenant la moyenne des proportions moyennes de fourmis dans chaque zone sur les 4 répliques, pour chacune des conditions. On obtient ainsi une *heatmap* (carte d'activité) avec le temps en ordonnée, la position spatiale en abscisse et la proportion moyenne de fourmis en niveau de gris (Figs. 4.4 & 4.6). Comme dans la rasterisation (chapitre 2), on obtient ainsi une image permettant d'identifier les patrons représentant la dynamique de déplacement des fourmis au cours du temps.

Il est néanmoins difficile de réaliser des statistiques inférentielles étant donné les risques liés à la non indépendance des données (répétition dans le temps). Nous nous sommes donc focalisés uniquement sur les extrémités du gradient pour comparer le nombre de fourmis dans la zone 1 et dans la zone 17 à l'aide d'un test de Wilcoxon pour échantillons indépendants (Fig. 4.7, Fig. 4.5).

Toutes les analyses des données ont été réalisées sur R (R Core Team, 2017).

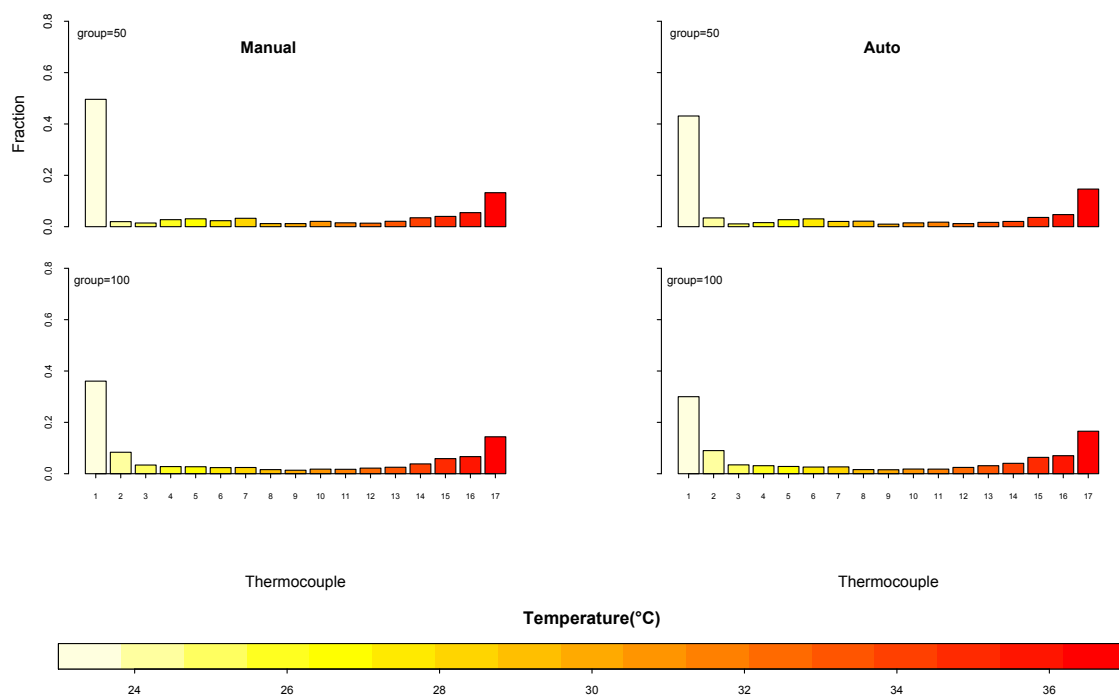


FIGURE 4.3 – Comparaison entre la méthode d'estimation automatique et une analyse manuelle.

4.2.5 Résultats

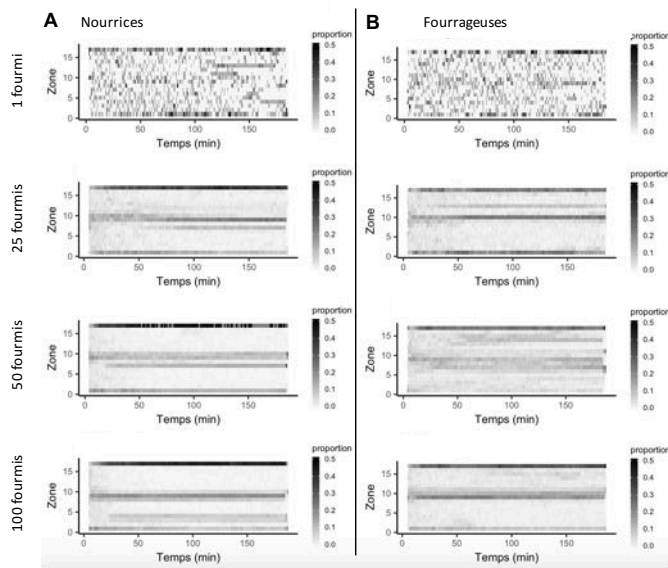


FIGURE 4.4 – **Heatmap** montrant la dynamique spatio-temporelle des proportions de fourmis sur les différentes zones du dispositif pour la condition *contrôle*. (A) Nourrices et (B) Fourrageuses. Le niveau de gris indique la moyenne des proportions moyennes des fourmis dans chaque zone. N=8 pour chaque combinaison de caste (nourrices et fourrageuses), de taille de groupe (1, 25, 50 et 100 fourmis).

On peut visualiser l'évolution spatio-temporelle de la proportion de fourmis dans chaque zone du dispositif pour la condition *contrôle* (Fig. 4.4) et pour la condition *test* (Fig. 4.6). Ces proportions évoluent de manière instable lorsqu'une seule fourmi est présente sur le dispositif. En revanche, en groupe, la distribution spatiale des fourmis révèle un patron plus clair. Les fourmis se concentrent dans des zones spécifiques très rapidement au début de l'expérience et leur distribution spatiale évolue peu par la suite (ce phénomène se manifeste sur les graphiques

par les bandes horizontales foncées).

Dans la condition *test*, pour les groupes de 25, 50 et 100 individus, il y a significativement plus de fourmis à l'extrémité la plus froide du dispositif par rapport à l'extrémité la plus chaude, que cela soit pour les nourrices ou pour les fourrageuses (Fig. 4.7 & Tab. 4.2). Pour la condition *contrôle*, la proportion de fourmis aux deux extrémités (de température équivalente) du dispositif ne diffère pas significativement, sauf dans le cas des nourrices pour les tailles de groupe à 50 et 100 individus où les fourmis sont en proportion plus nombreuses dans la zone 17. De plus si dans les autres cas, cette différence de proportion entre les deux zones n'est pas significative, les fourmis tendent à se concentrer du côté de la zone 17.

TABLE 4.1 – **Médianes des proportions moyennes de fourmis aux extrémités du dispositif expérimental pour la condition *contrôle***. Côté h1 (N=8) vs côté h17 (N=8). Résultat du test de Wilcoxon (W) et valeurs de p associé : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Condition	Médiane h1	Médiane h17	W	p
1 nourrice*	0,016	0,327	13	0,046
1 fourrageuse	0,086	0,152	26,5	0,599
25 nourrices	0,014	0,349	17	0,13
25 fourrageuses	0,045	0,07	29	0,798
50 nourrices**	0,017	0,488	12	0,038
50 fourrageuses	0,018	0,098	22	0,113
100 nourrices**	0,019	0,344	5	0,003
100 fourrageuses	0,04	0,219	15	0,083

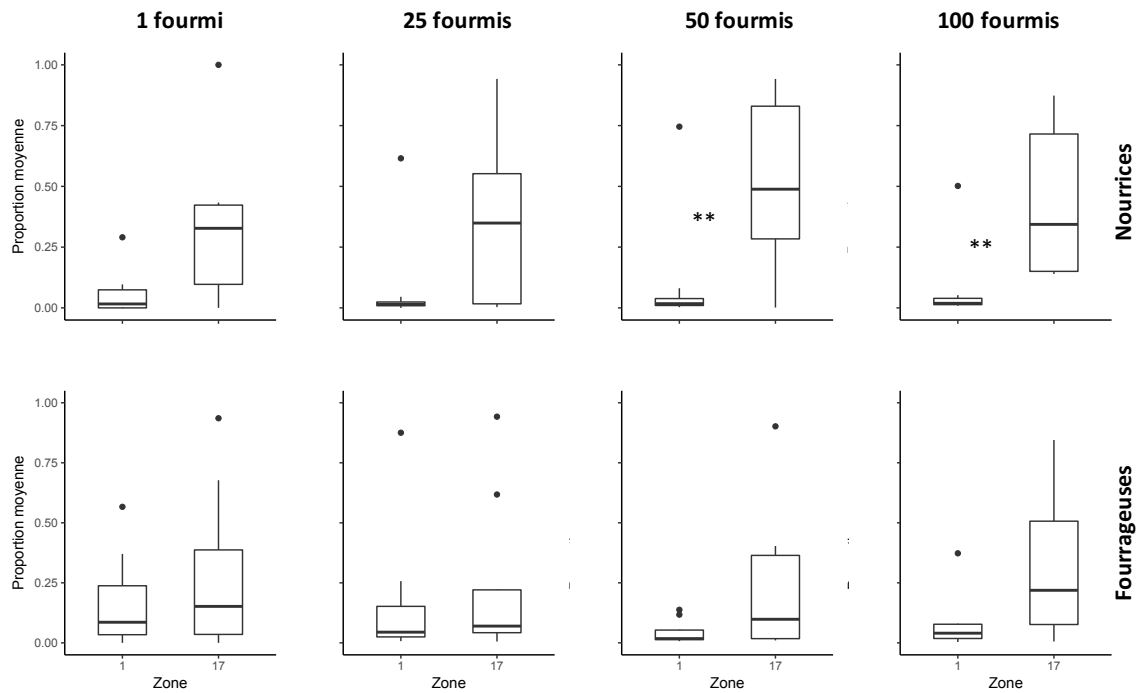


FIGURE 4.5 – Boîtes à moustaches montrant la distribution des proportions moyennes (sur toute la durée de l'expérience) des nourrices et des fourrageuses aux extrémités du dispositif pour la condition *contrôle*. Les données sont présentées d'une part pour la zone 1 (située du côté du thermocouple 1; N=8) et d'autre part pour la zone 17 (située du côté du thermocouple 17; N=8). Les bords des boîtes représentent les quartiles et les barres verticales les médianes. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

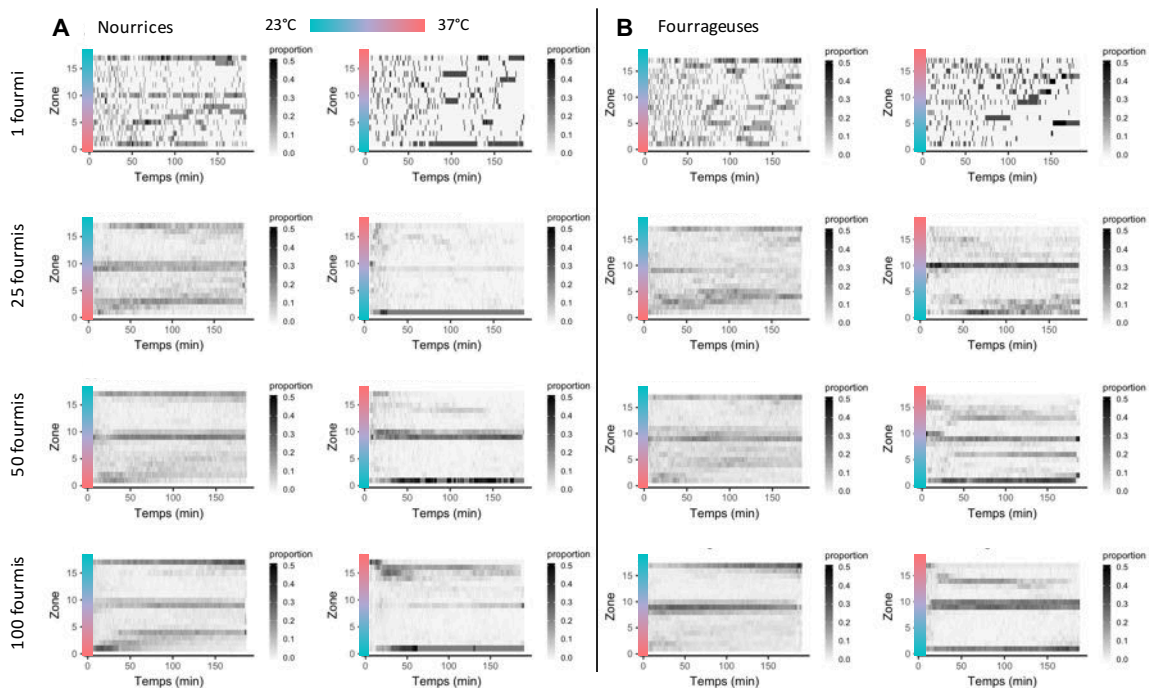


FIGURE 4.6 – *Heatmap* montrant la dynamique spatio-temporelle des proportions de fourmis sur les différentes zones du dispositif pour la condition *test*. (A) Nourrices et (B) Fourrageuses. Le niveau de gris indique la moyenne des proportions moyennes des fourmis dans chaque zone. N=4 pour chaque combinaison de caste (nourrices et fourrageuses), de taille de groupe (1, 25, 50 et 100 fourmis) et de condition (côté chaud (37°C) soit du côté de la zone 17 soit du côté de la zone 1).

4.2 Expérience : répartition sur un gradient de température

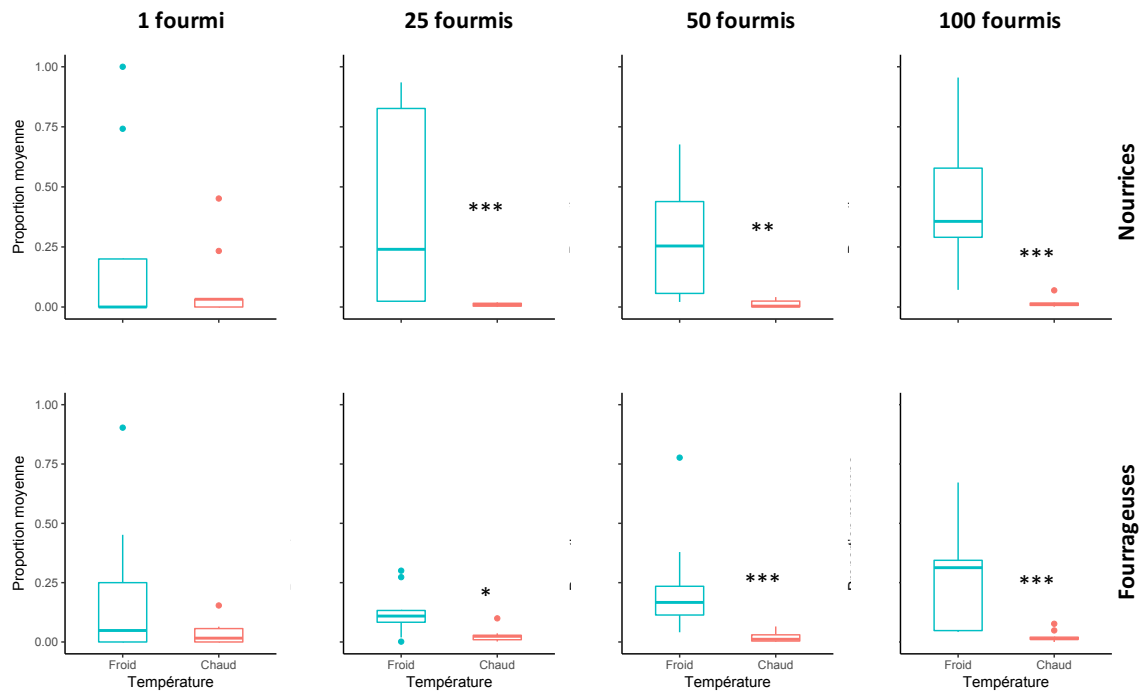


FIGURE 4.7 – Boîtes à moustaches montrant la distribution des proportions moyennes (sur toute la durée de l'expérience) des nourrices et des fourrageuses aux extrémités du dispositif pour la condition *test*. Les boîtes rouges (*hot*) représentent les données pour le côté chaud (condition h1 et h17 confondues; N=8) et en bleu (*cold*) le côté froid (condition h1 et h17 confondues; N=8). Les bords des boîtes représentent les quartiles et les barres verticales les médianes. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

TABLE 4.2 – Médianes des proportions moyennes de fourmis aux extrémités du dispositif expérimental pour la condition *test*. Côté chaud (N=8) vs côté froid (N=8). Résultat du test de Wilcoxon (W) et valeurs de p associé : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Condition	Médiane chaud	Médiane froid	W	p
1 nourrice	0,032	0	42	0,925
1 fourrageuse	0,016	0,048	60,5	0,419
25 nourrices***	0,009	0,24	64	0,001
25 fourrageuses*	0,024	0,109	64	0,04
50 nourrices**	0,004	0,254	62	0,002
50 fourrageuses***	0,011	0,167	79	<0,001
100 nourrices***	0,011	0,356	64	<0,001
100 fourrageuses***	0,013	0,313	75	0,001

4.2.6 Discussion

La visualisation des dynamiques spatio-temporelles (Figs. 4.4 & 4.6) indique que l'agrégation survient assez rapidement après le début de l'expérience dans la majorité des conditions. Le patron observé indique que les agrégats formés sont stables et évoluent peu au cours du temps. En revanche lorsqu'une seule fourmi est présente dans le dispositif, elle explore le dispositif et change de zone régulièrement au cours du temps. Que cela soit pour la condition *test* ou pour la condition *contrôle*, on observe de façon quasi systématique un motif d'agrégation au centre du dispositif, ce qui semble être expliqué par le fait que c'est l'endroit où l'on introduisait les fourmis dans le dispositif. Un agrégat s'est donc formé instantanément dans cette zone d'introduction et restant stable jusqu'à la fin de l'expérience.

La condition *contrôle* présente des résultats qui témoignent d'un biais expérimental lié à l'orientation spatiale du dispositif expérimentale. On constate en effet que les fourmis semblent systématiquement éviter le côté de la zone 1 du dispositif au profit de celui de la zone 17 alors que la température est homogène sur tout le dispositif. Ceci peut être expliqué par le fait que le bain thermocryostat situé du côté de la zone 1 avait tendance à vibrer, ce qui a peut-être dissuadé les fourmis de rester de ce côté. Malgré ce biais, on constate que dans toutes les conditions *test*, les fourmis choisissent systématiquement le côté le plus froid au détriment du côté le plus chaud, cela même malgré le biais mis en évidence précédemment. Les fourmis semblent donc manifester une sensibilité à la température car elles ont tendance à s'agréger de façon plus importante du côté le moins chaud.

Contrairement à ce que nous avons prédit compte tenu de l'étude de Depickère et al. (2004), nous n'avons pas observé de différences importantes entre les fourrageuses et les nourrices qui semblent manifester des comportements d'agrégation similaires. En effet les agrégats formés par les fourrageuses des agrégats ne semblent pas plus instables que ceux formés par les nourrices (Figs. 4.4 & 4.6). Nous n'avons cependant pas quantifié et décrit qualitativement précisément les motifs des agrégats et il pourrait être intéressant de voir si ces derniers varient selon la caste et la condition expérimentale. Il est également possible que notre méthode de discrimination des fourrageuses et des nourrices n'ait pas permis de réellement les identifier. En effet, nous avons considéré comme fourrageuses les individus trouvés en dehors des tubes servant de nid et comme nourrices les individus trouvés à l'intérieur, mais il aurait probablement fallu observer plus attentivement les comportements des individus pour déterminer avec plus de précision leur caste comportementale.

Chapitre 5

Effets de la température sur le processus de construction des piliers chez la fourmi *L. niger*

Rémi Gouttefarde, Mike Sergent, Estelle Bonin, Mathieu Moreau, Jacques Gautrais, Christian Jost

5.1 Introduction

Comme nous l'avons évoqué dans l'introduction de cette thèse (section 1.4) et dans le chapitre 4, le second objectif de cette thèse est d'étudier l'effet des facteurs abiotiques sur l'architecture des constructions réalisées par les insectes sociaux. Nous avons choisi d'étudier ce processus chez la fourmi *L. niger* (section 1.4.5.1). Cette espèce construit des nids comportant une partie épigée constituée de galeries (Fig. 1.12) à l'architecture homologue de celle des nids de *P. araujo* (Fig. 1.7) dont nous avons étudié les aspects fonctionnels des nids (chapitres 2 et 3).

Dans l'introduction de cette thèse nous avons signalé que la température pourrait être un des paramètres affectant l'architecture des nids de termites et de fourmis (section 1.3.2). On note par exemple des changements architecturaux après une manipulation des températures de l'environnement local des nids de *Macrotermes bellicosus* (Korb & Linsenmair, 1998b). Chez la fourmi *Formica polyctena*, un réchauffement artificiel de l'intérieur du nid conduit les ouvrières à réduire la hauteur du dôme d'aiguille qui constitue la partie épigée du nid (Horstmann & Schmid, 1986). Les ouvrières élargissent également les ouvertures de surface et les galeries à

l'intérieur du nid. Ceci permet probablement de faciliter l'évacuation de l'air trop chaud vers l'extérieur du nid et de maintenir des températures plus propices au bon développement de la colonie.

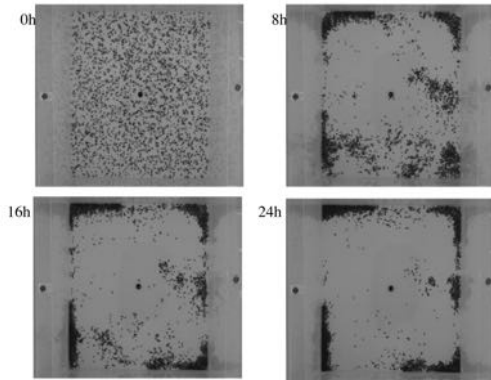


FIGURE 5.1 – Dynamique d'agrégation des cadavres chez la fourmi *Messor sancta*. Les cadavres répartis uniformément au début de l'expérience sont agrégés par les ouvrières. Images issues de Challet (2005).

Une hypothèse probable est donc que la température module le comportement constructeur des insectes ce qui en conséquence conduit à une modification de l'architecture du nid. Plusieurs mécanismes potentiels peuvent être à l'origine de cette modification de l'activité de construction. La température peut en effet à la fois agir directement sur l'activité des fourmis (e.g. vitesse de déplacement, taux de prise/dépôt des éléments de construction), mais aussi sur les paramètres permettant de coordonner le travail collectif (*phéromone de construction*).

On constate par exemple une augmentation de la vitesse de déplacement des fourmis lorsqu'on élève la température (Challet et al., 2005; Lecheval, 2013; Tizón et al., 2014). La température n'affecte pas seulement la vitesse de déplacement mais peut aussi moduler la trajectoire de la fourmi. Chez *Messor sancta*, la température augmente la diffusion¹ des ouvrières (Challet et al., 2005), ce qui augmente leur propension à se disperser. Ceci semble avoir des répercussions à l'échelle collective au niveau de la forme prise par les piles de cadavres construits par les ouvrières de cette espèce (Fig. 5.1). Ainsi, la plus grande diffusion des fourmis induite par l'augmentation de la température conduit à un transport plus rapide des cadavres par les fourmis porteuses et donc à un processus d'agrégation plus rapide et à la formation de plus d'agrégats à une température haute (30°C) qu'à des températures plus basses (25 et 16°C; Fig. 5.2.A).

Néanmoins, le déplacement n'est pas le seul paramètre affecté par la température. En effet, cette dernière module également les probabilités de prises et de dépôt des cadavres, ce qui modifie le processus d'amplification locale et donc la probabilité de survie des piles émergentes. En résulte ainsi des différences de taille des piles selon la température (Figs. 5.2.B & C).

Si l'agrégation de cadavre n'est pas un comportement de construction à proprement parler, il illustre bien la manière dont la température module la forme des patrons formés lors d'un processus de morphogenèse auto-organisé, en agissant sur les paramètres de déplacement et de prises/dépôts des objets assemblés.

Le déplacement des insectes n'est probablement pas le seul paramètre impliqué dans le processus de construction du nid. Il faut notamment expliquer le mécanisme par lequel les

1. Processus décrivant la dynamique de la densité de fourmis en fonction de l'espace et du temps.

5.1 Introduction

insectes coordonnent leur activité constructrice pour réaliser un travail collectif. L'hypothèse de la stigmergie théorisée par Grassé (1959, 1967) postule que les termites utilisent une *phéromone de construction*. Ce marqueur chimique volatil serait présent sur les boulettes de terre fraîchement manipulées par les termites et favoriserait les dépôts de nouvelles boulettes à proximité des boulettes marquées, ce qui augmenterait la probabilité de renforcer une pile de boulette naissante et conduirait *in fine* à la formation de piliers. Cette hypothèse a ensuite été reprise par les différents modèles de construction proposés au cours de ces 5 dernières décennies (Deneubourg, 1977; Courtois & Heymans, 1991; Bonabeau et al., 1998; Ladley & Bullock, 2005; Feltell & Bai, 2008; Khuong et al., 2016).

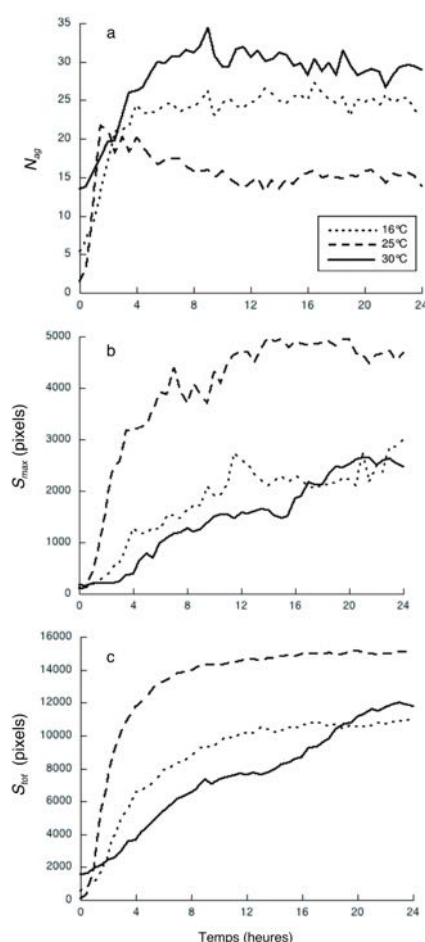


FIGURE 5.2 – Dynamique d'agrégation des cadavres à différentes températures. (A) évolution du nombre d'agrégats, (B) surface du plus grand agrégat et (C) surface totale des agrégats. Figures issues de la thèse de Challet (2005).

moyenne entre les piliers et la densité de piliers (Figs. 5.3.A & B). La phéromone étant un composé volatil dépendante de l'humidité du substrat sur laquelle elle se trouve et sa durée de vie serait donc directement dépendante du taux d'évaporation. Dans ce cas, il est donc hautement probable que la température joue un rôle important puisque qu'elle module la vitesse

Dans le modèle individu-centré basé sur des observations expérimentale proposé par Khuong et al. (2016) chez *L. niger*, il est impossible de produire une structure dans les simulations lorsqu'on supprime la *phéromone de construction* du modèle. En dessous d'une certaine durée de demi-vie ($< 800s$) de la phéromone ou sans phéromone, la construction n'est pas possible. En effet les fourmis ne sont plus capables de distinguer le matériel marqué du matériel non marqué et les prises et dépôts se font de manière totalement anarchique. La probabilité pour un pilier naissant de recevoir un nouveau dépôt et d'être renforcé est donc très faible, ce qui empêche la mise en place du phénomène de rétroaction positif responsable de la croissance des piliers. De plus, les résultats des différentes simulations réalisées à partir de ce modèle montrent que la durée de vie de la *phéromone de construction* a des répercussions importantes sur la forme des constructions bâties par les ouvrières de la fourmi *L. niger* (Fig. 5.3.C).

Les simulations montrent également que l'augmentation de la durée de vie de la phéromone se traduit par une augmentation de la distance

d'évaporation du matériau et impact donc directement la durée de vie de cette phéromone (Van Oudenhove et al., 2011).

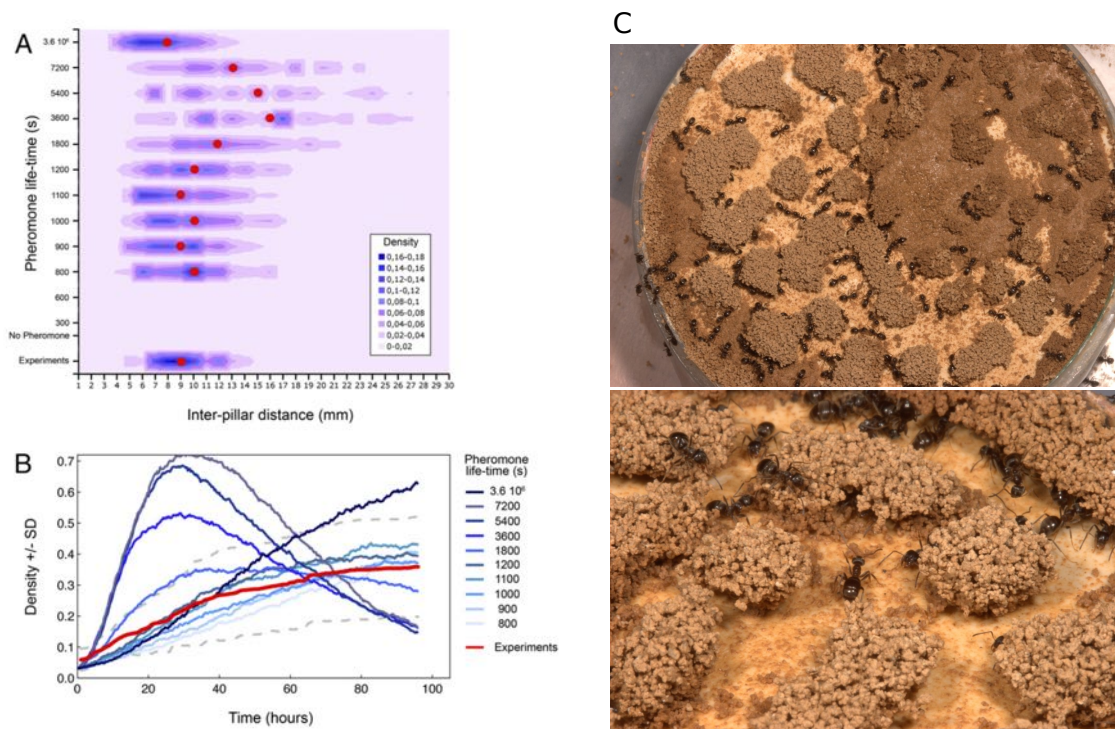


FIGURE 5.3 – Effet de la phéromone sur la croissance et la forme des patrons observés dans les simulations du modèle et dans les expériences de Khuong et al. (2016). (A) Distribution des distances aux plus proches piliers dans les expériences et dans le modèle pour différentes valeurs de la durée de vie de la phéromone. Les points rouges indiquent la médiane de la distance au plus proche pilier. (B) Densité moyenne des piliers construits en fonction de la durée de vie de la phéromone. La courbe rouge indique la moyenne des données expérimentales (écart-type en ligne pointillée grise). Figures issues de Khuong et al. (2016). (C) Photographie des piliers construits par les ouvrières de *L. niger* (photographie Guy Theraulaz).

Dans l'expérience que nous avons réalisé, nous avons étudié l'effet de la température sur la morphogenèse des constructions effectuées par les ouvrières de *L. niger*. Dans une étude préliminaires Khuong (2013) (données non publiées) rapportait un effet de la température sur la porosité² des structures construites par les ouvrières de *L. niger*. Leurs résultats indiquaient que la porosité semblait diminuer quand la température augmente, ce qui signifie que les structures construites à une température plus élevées étaient plus « compactes » que celles construites à une température plus faible. Néanmoins le nombre de réplicas (notamment à 22°C) dans cette expérience est très faible et ces résultats sont donc à prendre avec précaution.

Sur la base de ces résultats préliminaires, nous avons souhaité confirmer cet effet de la température sur l'architecture émergente en effectuant un suivi des structures sur plusieurs jours. Nous avons fait construire les fourmis sous différentes conditions de températures. Nous avons effectué des reconstructions en 3 dimensions de ces constructions à l'aide d'un scanner de surface en suivant l'évolution des constructions réalisées *de novo*. Nous avons ensuite quantifié

2. Mesure standard pour les matériaux désignant la fraction de volume vide interne par rapport au volume total du matériau

des différences qualitatives entre les constructions réalisées sous les différentes conditions de températures. Le *scanning* est néanmoins pourvu de limites (e.g. impossibilité de voir les cavités sous un plafond), nous avons donc effectué en complément des *tomographies* à rayon X des constructions obtenues à la fin de l'expérience.

5.2 Pré-expérience : construction *de novo* sur un dispositif « en libre accès »

Cette pré-expérience a été conduite en août 2016 avec l'implication d'Estelle Bonin³.

5.2.1 Matériel biologique

Les expériences ont été menées avec des ouvrières de *L. niger* issues de 8 colonies différentes : 2 colonies ont été récoltées sur le campus de l'Université Toulouse 3 – Paul Sabatier (43°33'38,3"N 1°28'26,0"E) en juin 2016 à Toulouse (France) et les 6 autres autres à Marquefave (43°19'12,6"N ; 1°14'52,3"E) en avril et en juillet 2016, à environ 35 km au sud-ouest de Toulouse (France). Au laboratoire, les fourmis étaient élevées dans des conditions identiques à celles décrites dans le chapitre 4 (section 4.2.1).

5.2.2 Dispositif et protocole expérimental

Dans cette expérience nous avons fait construire des fourmis à différentes températures (22, 26 et 30°C) en utilisant un dispositif de construction *de novo* similaire à celui de Khuong et al. (2016). Le dispositif était composé d'une boîte cylindrique de 10 cm et de diamètre de 1,5 cm de hauteur remplie d'une couche de plâtre d'environ 1 cm (Fig. 5.4.A). Un trou était percé au fond de la boîte et une mèche de coton était incorporée dans le plâtre. La mèche trempait ensuite dans un réservoir d'eau placé sous la boîte ce qui permettait de maintenir le plâtre humide tout au long de l'expérience. Le tout était ensuite placé dans un bac de 32 x 16 x 13 cm dont les parois étaient recouvertes de Fluon® afin d'empêcher les fourmis de sortir. On disposait une rampe (grillage de 1 cm de large) entre le sol du bac et le haut de la

3. Étudiante en Master 1 Biosanté à l'Université Toulouse 3 – Paul Sabatier

boîte cylindrique pour permettre aux fourmis d'accéder plus facilement au dispositif. Enfin un abreuvoir et de la nourriture (mélange de pomme et de miel) étaient également disposés dans le bac.



FIGURE 5.4 – Dispositif utilisé dans la pré-expérience de construction (dispositif « libre accès »). (A) Dispositif expérimental lors d'un scan. (B) 4 dispositifs placés dans une des 3 étuves. (C) Ensemble du dispositif d'acquisition (avec le scanner de surface sur le dessus).

10 g de terre étaient déposés sur le plâtre puis étalés à l'aide d'un pinceau afin de les répartir de manière uniforme sur l'ensemble du dispositif. La terre utilisée dans les expériences provenait du sol prélevé lors de la récolte de chaque colonie. Malgré le fait que les colonies sont issues de 2 sites différents, les propriétés des sols sont très comparables et sont typiques des sols argileux de la région⁴. La terre était préalablement séchée et tamisée à un diamètre 1mm. Le réservoir d'eau était rempli au dernier moment juste avant le début de l'expérience. Une fois la terre humide, on déposait 500 fourmis dans chaque bac expérimentale qu'on plaçait dans des étuves permettant de contrôler la température (Fig. 5.4.B). Les parois des étuves étaient recouvertes de papier noir pour uniformiser au maximum l'environnement. Pour stimuler l'activité des fourmis, on plaçait des lampes (spot DEL 15W) maintenues allumés en permanence pour stimuler l'activité des fourmis comme l'avait fait Khuong et al. (2013). En effet une expérience réalisée par Khuong et al. (2013) a montré que les fourmis construisent des structures même dans l'obscurité, mais l'activité semble moins forte.

Nous avons ensuite effectué des scans de surface avec un scanner de surface *NextEngine 3D* afin de produire un modèle 3D de la construction émergente (Fig. 5.4.C). Les scans étaient effectués toutes les 2h le premier jour, puis toutes les 4h le second jour, toutes les 6h le troisième jour et 12h au cours de la semaine. Enfin, des webcams étaient placées dans les étuves au

4. http://www.mp.chambagri.fr/article.php3?id_article=625

dessus de chaque dispositif. On prenait une photographie de chaque dispositif avant de le sortir de l'étuve pour estimer le nombre de fourmis présentes sur les dispositifs.

5.2.3 Statistiques

On compare la distribution du nombre de fourmis entre les 3 conditions de température à l'aide d'un test de *Kruskal-Wallis*. En cas de résultat significatif, on compare les conditions deux à deux en effectuant un test *post-hoc* à l'aide de la méthode de *Wilcoxon-Mann-Whitney* et en corrigeant les valeurs de p avec la méthode de *Bonferroni-Holm*. Ces analyses statistiques ont été réalisées sous R (R Core Team, 2017).

5.2.4 Résultats

Il s'est avéré qu'avec ce dispositif, les fourmis ont très peu construit et il ne nous a pas été possible d'exploiter les scans pour quantifier la construction.

La distribution du nombre de fourmis présentes sur le dispositif diffère significativement selon la condition de température (Kruskal-Wallis chi-squared = 80,89, ddl = 2, $p < 0,001$; Fig. 5.5.B). Il y a significativement plus de fourmis présentes à 22°C qu'à 26 et 30°C (*post-hoc* : tous les $p < 0,001$). Il y a aussi significativement plus de fourmis présentes à 30°C qu'à 26°C (*post-hoc* : $p < 0,001$).

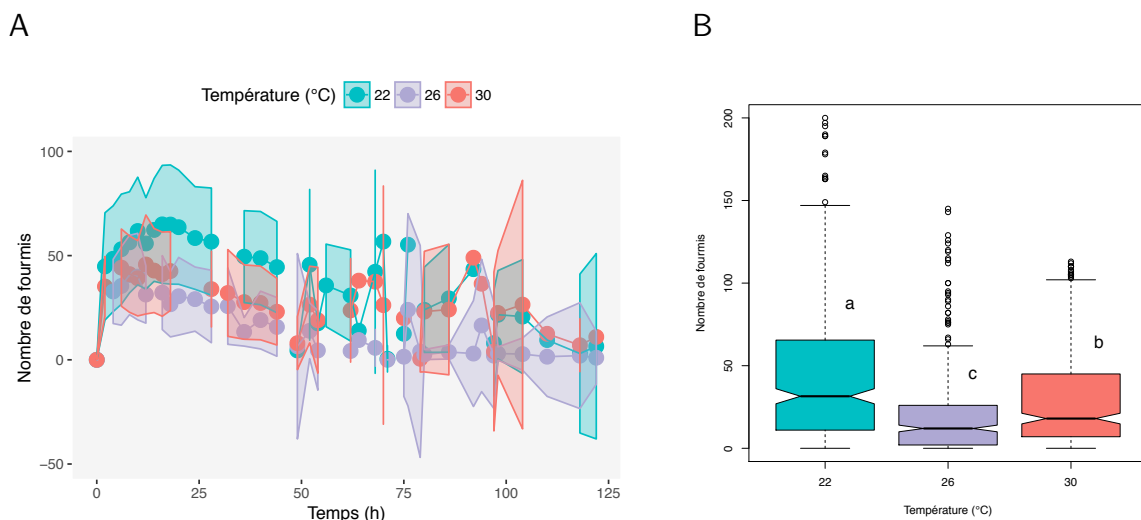


FIGURE 5.5 – Nombre moyen de fourmis présentes sur le dispositif de construction selon la température dans l'expérience en « libre accès ». (A) Nombre moyen de fourmis présentes sur les dispositifs au cours du temps. Les points représentent les moyennes et les bandes l'intervalle de confiance à 95% (B) Boîtes à moustaches montrant la distribution du nombre de fourmis sur le dispositif selon la température sur l'ensemble de l'expérience

5.2.5 Discussion

Dans beaucoup de dispositifs, les fourmis avaient tendance à s'agréger dans les recoins des bacs, principalement dans les zones d'ombre que nous n'avons pas pu empêcher même en jouant sur l'orientation des spots lumineux. Il y a donc eu très peu de construction et nous n'avons pas pu exploiter les scans de surface. Il semble que la température affecte l'activité des fourmis et on constate qu'il y avait significativement plus de fourmis présentes sur le dispositif à 22°C qu'à 26 et 30°C et significativement plus de fourmis à 30°C qu'à 26°C.

Suite à cette expérience, nous avons décidé de modifier notre dispositif expérimental afin de forcer les fourmis à rester en permanence sur le dispositif de construction. Cette nouvelle expérience est décrite dans la partie suivante (section 5.3).

5.3 Expérience : Construction *de novo* sur un dispositif « contraignant »

5.3.1 Matériel biologique

Les expériences ont été menées avec les mêmes colonies que dans l'expérience préliminaire précédente (section 5.2.1)

5.3.2 Dispositif et protocole expérimental

Toutes les expériences ont été réalisées au mois de Septembre 2016. Nous avons également fait construire des fourmis dans des étuves à différentes conditions de température (22, 26 et 30°C). Nous avons utilisé un dispositif inspiré de celui de Khuong et al. (2016) que nous avons modifié suite à la pré-expérience décrite précédemment et qui a montré le problème lié au dispositif « en libre accès ».

Dans cette expérience nous avons aussi utilisé des boîtes de 10 cm de diamètre, mais cette fois les boîtes étaient pourvues de bords de 5 cm de hauteur recouvert de Fluon® qui contraignait les fourmis à rester dans le dispositif en permanence (Fig. 5.6). Tout comme dans le dispositif « en libre accès », on coulait également une couche de plâtre d'environ 1 cm dans le fond de la boîte en y incorporant une mèche de coton connectée à un réservoir d'eau. Par

5.3 Expérience : Construction de novo sur un dispositif « contraignant »

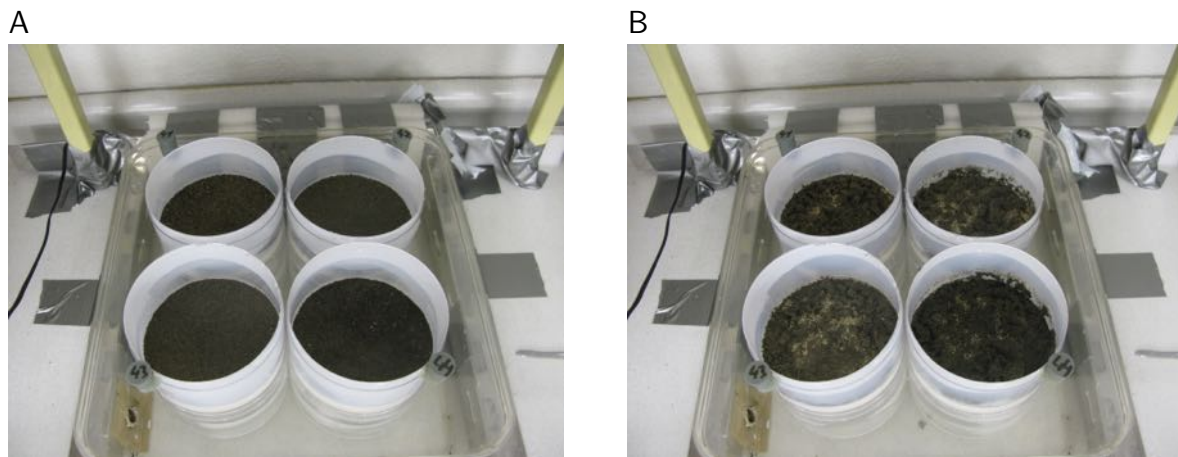


FIGURE 5.6 – Dispositif utilisé dans la seconde expérience de construction (dispositif « contraignant »). (A) 4 boîtes expérimentales placées sous le scanner avant ajout des fourmis. (B) Les mêmes 4 boîtes à la fin de l'expérience, 72h après l'ajout des fourmis

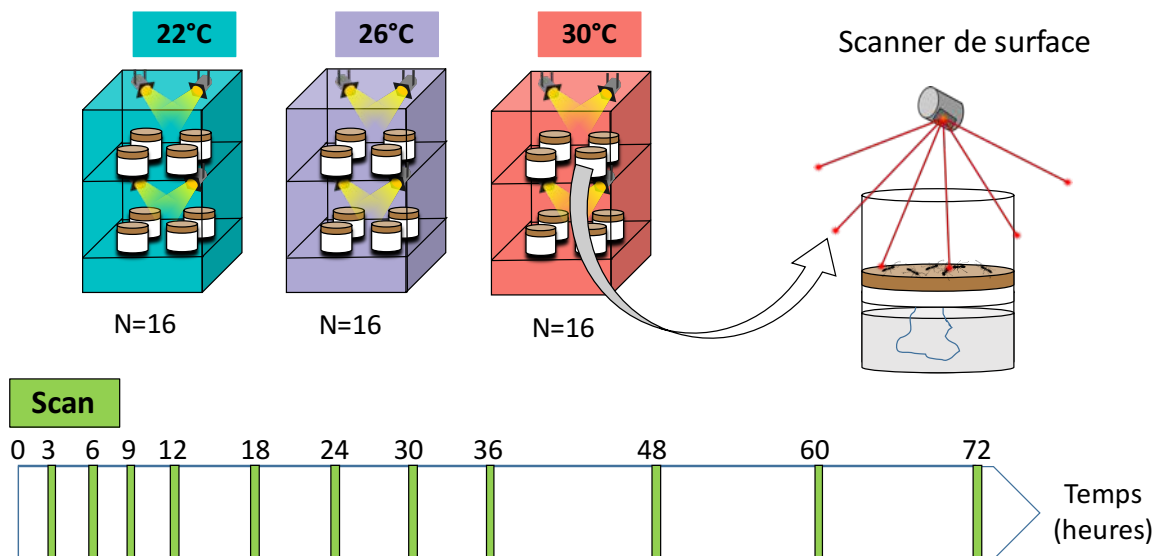


FIGURE 5.7 – Protocole expérimental de l'expérience de construction avec les dispositifs « contraignants ». 24 dispositifs expérimentaux sont placés en parallèle dans 3 étuves (8 dispositifs par étuve) réglées respectivement à 22, 26 et 30 °C. Les dispositifs sont ensuite sortis pour être scannés puis replacés dans les étuves jusqu'au scan suivant. Les scans ont lieu après 3, 6, 9, 12, 18, 24, 30, 36, 48, 60 et 72 heures. Cette expérience a été répliquée une fois (N=16 par condition de température).

la suite, on ajoutait également 10g de terre tamisée qu'on étalait uniformément au pinceau, puis on remplissait le réservoir d'eau.

Une fois la terre humidifiée, nous avons placé 250 fourmis dans chaque dispositif et placé ces derniers dans les étuves pour débiter l'expérience. 8 dispositifs étaient placés dans chacune des 3 étuves qui étaient respectivement réglées à une des trois températures (22, 26 ou 30°C) tout au long de l'expérience.

Les dispositifs étaient ensuite régulièrement sortis des étuves et scannés permettant de

produire un modèle 3D de la construction émergente. Un premier scan était effectué avant l'ajout des fourmis dans le dispositif afin d'avoir une référence pré-construction.

Nous avons effectué des scans à différents intervalles pendant toute la durée de l'expérience, avec des scans à 3, 6, 9, 12, 18, 24, 30, 36, 48, 60 et 72 heures après ajout des fourmis. Les dispositifs étaient scannés 4 par 4, la durée d'un scan étant approximativement 5min. Les dispositifs étaient ensuite replacés dans les étuves jusqu'au scan suivant. Nous avons mis en place un système de « guide » sous le scanner afin de replacer le dispositif à la même position et pouvoir comparer les différents scans d'un même dispositif. Malgré tout, un décalage est parfois apparu. Pour palier à ce problème, nous avons fixé des repères (bouchons en plastiques mates de 1,5 cm de diamètre) à chaque coin du dispositif.

Le *scanner de surface* ayant parfois des difficultés à scanner l'ensemble d'un même dispositif, nous avons effectué un scan dans deux position différentes pour minimiser le nombre de données manquantes. Les matrices de surface obtenues ont ensuite été toutes été reconstruites et réalignées en tenant compte de la position de ces repères. Ce travail a été effectué par Mike Sergent⁵.

5.3.3 Reconstruction des matrices de surfaces

Malgré les efforts réalisés pour standardiser la position du scanner entre les scans consécutifs d'une même expérience, un décalage a très souvent été introduit. Nous avons donc utilisé les repères (bouchons de chimie) placés aux 4 coins du dispositif pour réaligner tous les scans d'une même expérience.

Nous avons d'abord déterminé la position des repères, en isolant les données autour de la position globale d'un repère, et en créant une matrice de présence/absence (« matrice de présence ») de données en coordonnées (X,Y). A partir de cette « matrice de présence », nous avons créé une seconde matrice (« matrice des votes »), dans laquelle est indiquée, pour chaque case le nombre de points de présence de la « matrice de présence » se trouvant dans un rayon de 7,5 mm (rayon d'un bouchon) autour de la case considérée. On peut alors déterminer un ensemble de cercles 7,5 mm de rayon autour de chaque case, en comptant le nombre de données présentes dans chaque cercle, puis trouver quel est le cercle qui contient le plus de données, c'est-à-dire celui qui représente au mieux le repère.

Une fois la position des repères correctement identifiée, on peut ensuite produire des matrices de transformation effectuant des translations et des rotations et qui permettent de minimiser la somme des carrés des écarts entre la position des quatre repères sur le premier

5. Étudiant en Master 1 Biodiversité Écologie Évolution à l'Université Toulouse 3 – Paul Sabatier

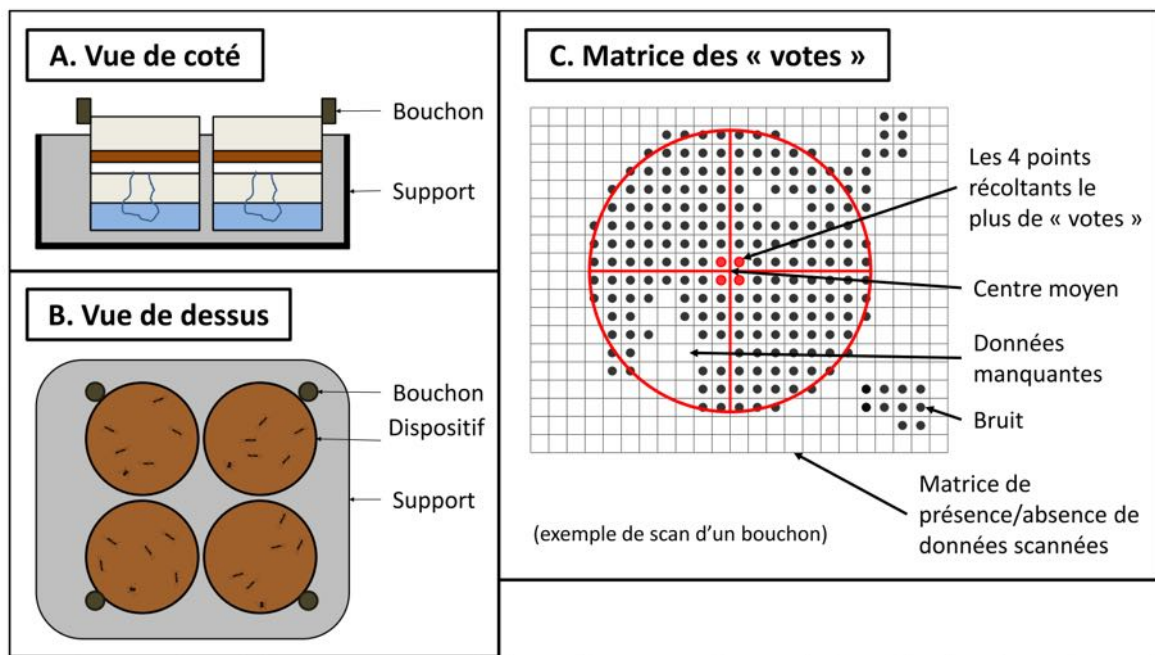


FIGURE 5.8 – Méthode de reconstruction des matrices de surface. (A) vue de coté d'un support. (B) vue de dessus d'un support. (C) exemple de matrice de présence absence et explication de la matrice des votes (schéma par Mike Sergent).

scan (utilisé comme référence) et la position des quatre repères sur les scans suivants. Comme décrit précédemment, nous avons à chaque fois effectué deux scans d'un même dispositif sous deux angles différents. Nous avons donc à chaque fois combiné les deux matrices issues de chaque scan dans une même matrice.

Nous avons reconstruit les matrices à l'aide d'un code combinant du langage *R* et *Pearl* développé par Jacques Gautrais⁶. À chaque étape de la reconstruction, nous avons procédé à des vérifications visuelles via des graphiques permettant de vérifier divers anomalies (mauvaise sélection des repères, décalage...). Enfin nous avons effectué une représentation graphique des matrices de surface à la fin de l'expérience et nous les avons comparé avec les vraies structures (Fig. 5.9). Suite à ce travail de reconstruction, nous avons pu obtenir un jeu de donné standardisé permettant d'évaluer l'évolution des structures au cours du temps.

6. CR1-CNRS, CRCA

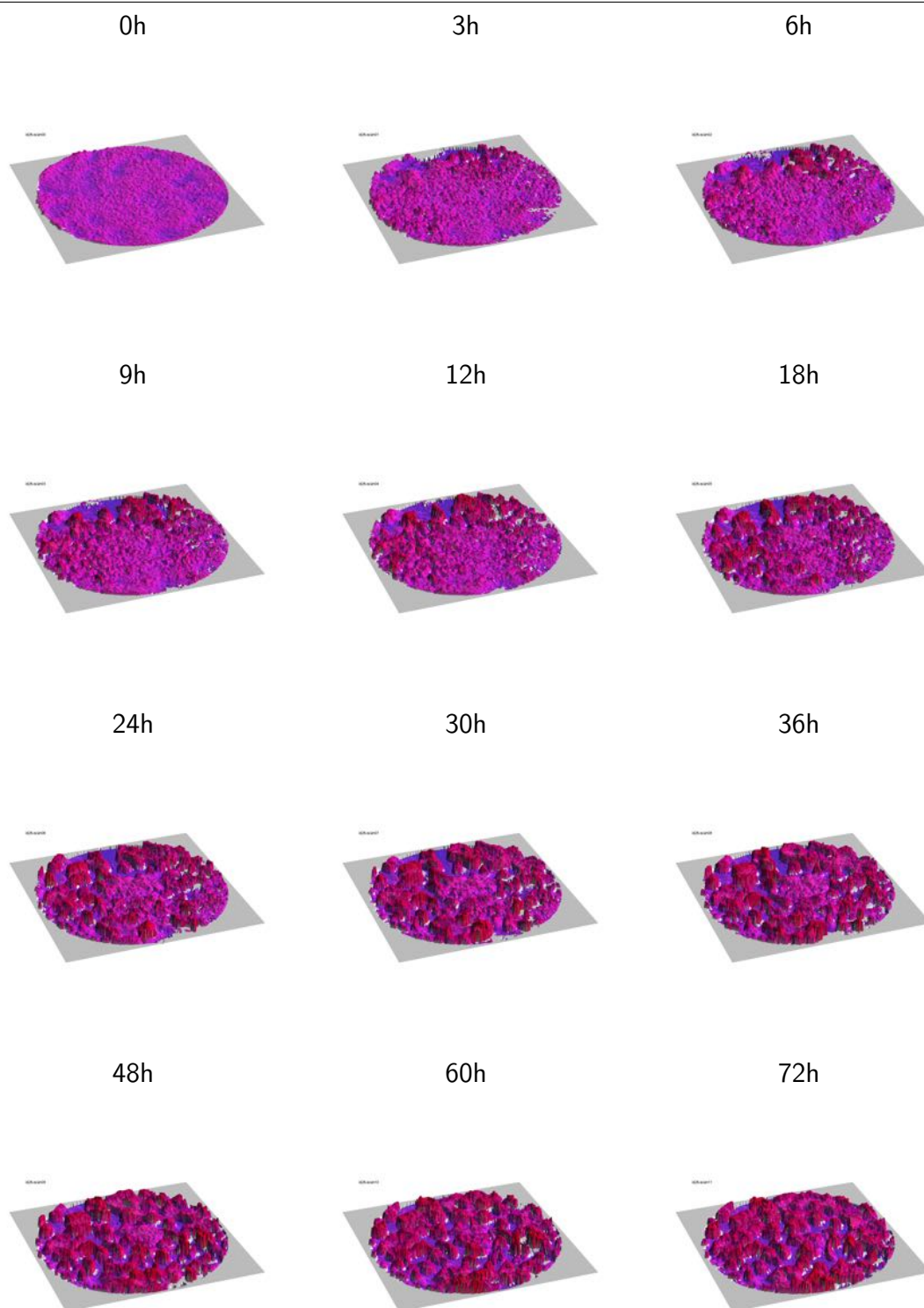


FIGURE 5.9 – **Représentation graphique des matrices de surfaces après reconstruction.** Sont représentées ici les matrices d'un même dispositif du début (0h) à la fin de l'expérience (72h). On peut voir sur ces représentation l'évolution des constructions au cours du temps, avec l'apparition de plusieurs piliers.

5.3.4 Tomographies à rayon X

Afin de palier aux problèmes liés au scanner de surface, nous avons effectué en complément des tomographies à rayon X des structures obtenues à la fin de l'expérience (après 72 heures). Cette technique d'imagerie médicale par rayonnement électromagnétique permet de scanner un objet en effectuant une série d'images de l'objet par tranches plus ou moins fines. Nous avons dans notre cas pris des tranches d'une épaisseur de 0,4 mm avec une résolution d'image de 0,4 pixel (filtre de convolution de Kernel à 30) soit 0,01 mm par tranche. Contrairement au *scanner de surface* qui ne permet de reconstruire qu'un modèle de la partie superficielle de l'objet, les tomographe permet donc de reconstruire un modèle complet de l'objet (cavité comprises). Comme on peut effectuer une visualisation tranche par tranche, cette technique nous a permis de mieux visualiser et d'identifier la base des piliers cachés sous les plafonds (Fig. 5.12).

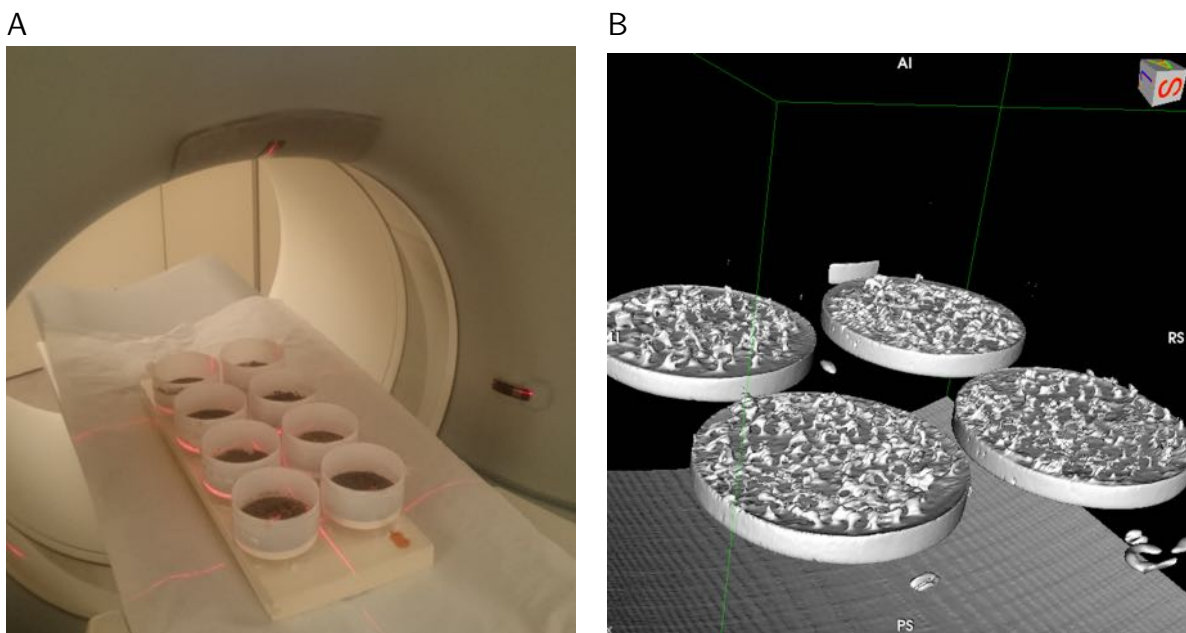


FIGURE 5.10 – Tomographie à rayon X des constructions de *L. niger*. (A) Photographie du tomographe lors de l'acquisition des données. (B) Visualisation 3D (modèle *surface rendering*) des données obtenues.

5.3.5 Analyse des données et statistiques

Toutes les analyses des données ont été réalisées sous R (R Core Team, 2017).

5.3.5.1 Volume creusé et construit : un indicateur du nombre de plafonds ?

Pour quantifier l'activité constructrice, on peut quantifier le volume creusé et le volume construit par les fourmis. Comme on est dans le cas d'un dispositif fermé (aucune terre ne peut sortir du dispositif), le volume construit devrait donc en théorie être égal au volume creusé. Pour modéliser la structure, nous avons utilisé un *scanner* de surface. Ce dernier ne prend en compte que le relief et ne rend pas compte des volumes vides sous la surface (cavité). Ceci va induire un biais de surestimation du volume construit et de sous-estimation du volume creusé lorsque les fourmis vont construire des plafonds au dessus des piliers quand ces derniers atteignent environ 4 mm de hauteur (Fig. 5.11). On peut alors quantifier la déviation du biais en calculant le ratio entre le volume construit estimé et le volume creusé estimé, ce qui donne donc une estimation de la quantité de plafond. Plus le ratio s'éloigne de 1 et plus la quantité de plafond est importante.

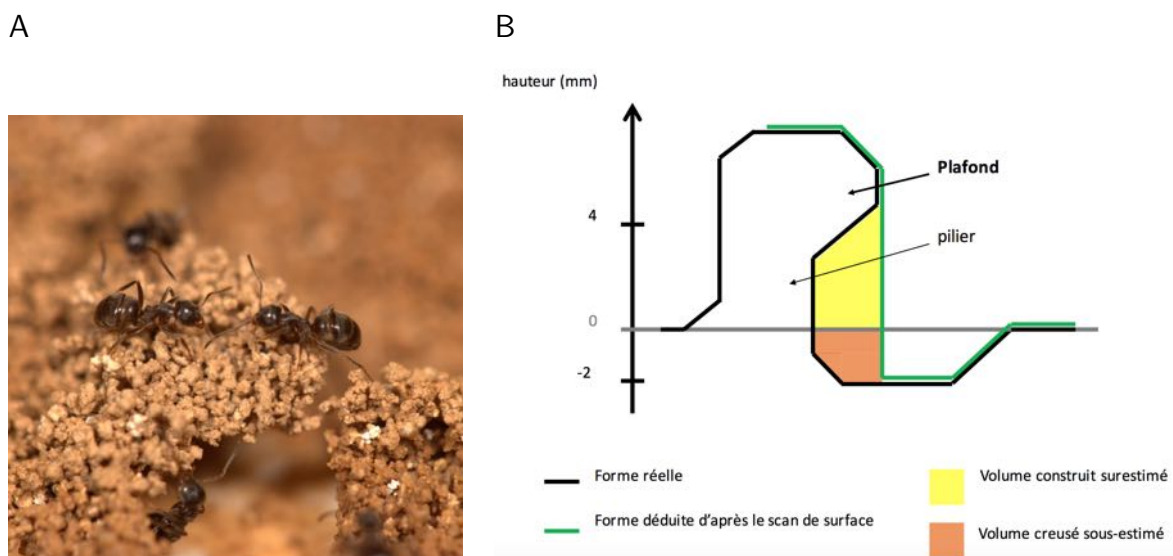


FIGURE 5.11 – **Plafond couvrants les piliers.** (A) Photographie d'un pilier recouvert d'un plafond et prêt à être relié à un second pilier par une arche (Photographie par Guy Theraulaz) (B) Schéma illustrant les problèmes de sous et de sur-estimation des volumes creusés et construits induits par la présence de chapeaux sur les piliers (schéma par Mike Sergent).

5.3.5.2 Distance inter-piliers

Pour quantifier la distance inter-pilier, nous avons utilisé un script R⁷ permettant de détecter automatiquement les piliers et de calculer les distances entre ces derniers.

Concernant les données du scanner de surface, la première étape de cette méthode consiste à transformer les matrices de données à 3 dimensions (x, y, z) en une image binarisée $(x, y, (0, 1))$. Pour cela, on met en place un seuil à 2 mm de hauteur (la hauteur moyenne d'un pilier étant d'environ 4 mm (Khuong et al., 2016)) et on binarise z selon que la valeur se situe en dessous (0) ou au dessus (1) du seuil. On obtient en général des patrons constitués de d'agrégats que constituent les piliers (ou les plafonds). On utilise ensuite la fonction *contour* de R pour déterminer automatiquement le contour des agrégats en générant des polygones autour des agrégats en question pour les discrétiser. On échantillonne ensuite au hasard un certain nombre de points (500 dans notre cas) sur les contours des agrégats et on calcule la distance jusqu'au prochain agrégat en faisant partir un vecteur perpendiculairement à la facette du polygone (Fig. 5.12). On calcule ensuite la distance moyenne entre les agrégats, ce qui donne une approximation de la distance inter-piliers. On calcule également la distance au plus proche voisin en retenant la distance la plus faible après un nombre de tirages aléatoires.

Pour ce qui est des données issues des tomographies, nous avons sélectionné manuellement pour chaque dispositif la coupe horizontale qui permettait de visualiser au mieux les piliers en se plaçant environ à mi-hauteur des piliers. On obtient alors une image en niveau de gris pixelisée qu'on binarise. On traite ensuite cette image dans R afin de la transformer en une matrice et effectuer le même traitement que celui effectué pour les matrices de surfaces. On peut alors visualiser les piliers plus facilement qu'avec les données issues du scanner de surface (Fig. 5.12A & B).

Néanmoins cette méthode peut induire un biais de surestimation des distances dans les cas où les fourmis n'ont construit que sur une partie du dispositif (Fig. 5.12C). En effet dans ce cas, des distances passant par un « trou » vont être calculées et comptées comme une distance inter-piliers, alors qu'elle reflète d'avantage une absence de construction. De plus ces distances sont en général très importantes par rapport aux « vraies » distances inter-piliers et biaisent fortement la distribution des données. Nous avons donc transformé les données par un logarithme pour obtenir une distribution gaussienne.

Enfin pour les données issues de la tomographie, nous avons parfois rencontré des problèmes pour effectuer une coupe permettant de bien visualiser tous les piliers. L'inclinaison de la coupe par rapport à l'horizontale n'étant en général pas parfaite, il est en effet parfois difficile de sélectionner une coupe permettant de bien visualiser tous les piliers d'un même dispositif (Fig. 5.12D).

7. Développé par Mathieu Moreau, ingénieur de recherche au CRCA.

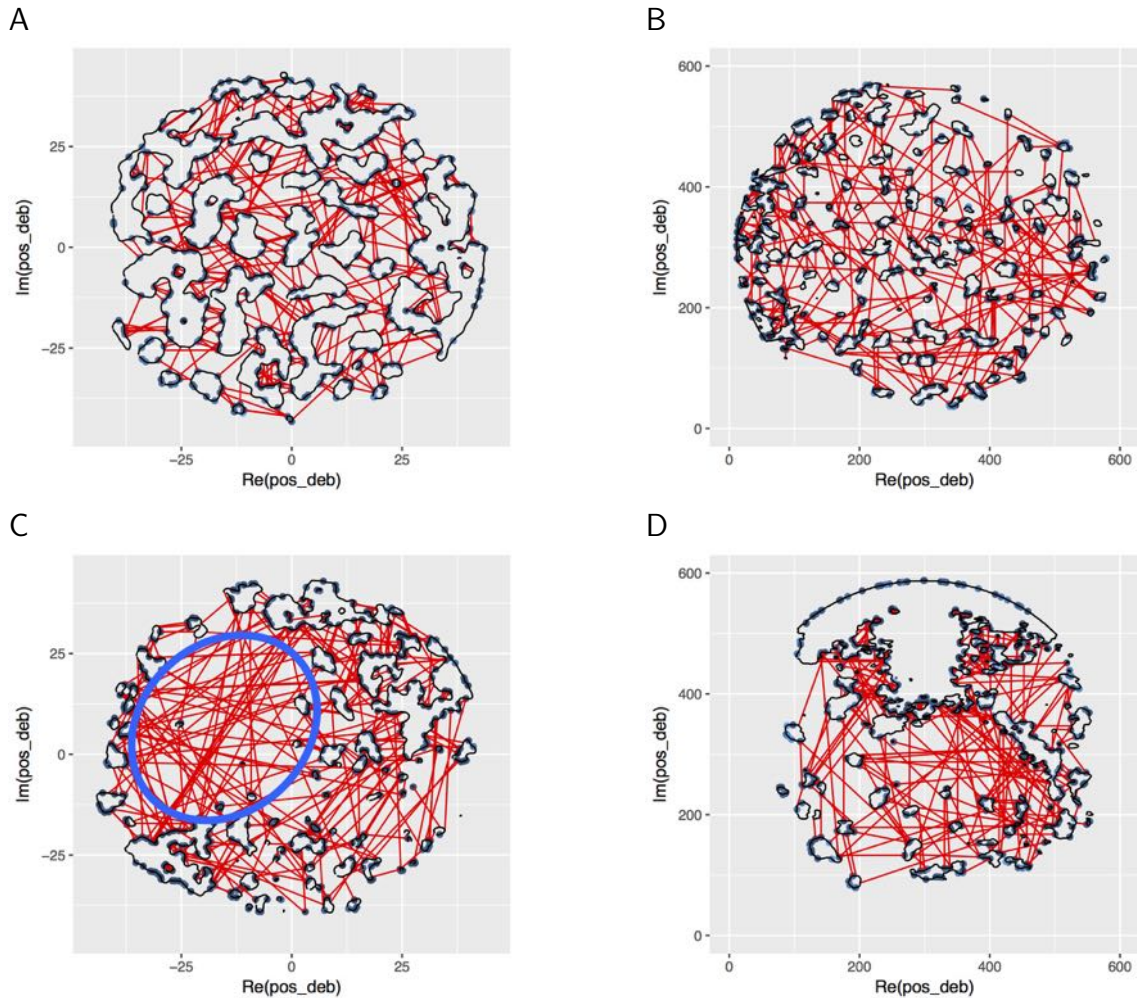


FIGURE 5.12 – Méthode de calcul des distances inter-piliers. Les contours des agrégats sont détectés automatiquement en produisant des polygones autour des agrégats à partir d'une image binarisée. On échantillonne ensuite aléatoirement un ensemble de points sur les contours des agrégats et on calcule les distances au prochain agrégat rencontré (flèches rouges). (A) Données issues du scanner de surface. Les piliers sont difficilement identifiables à ce stade car ils sont déjà recouverts par des plafonds (B) Données issues de la tomographie provenant du même dispositif que l'image A. On peut dans ce cas identifier les piliers avec beaucoup plus de facilité (C) Exemple de dispositif où la méthode sur-évalue les distances inter-piliers à cause de l'absence de construction au centre du dispositif (cercle bleu). (D) Exemple de données issues de la tomographie où la différence de niveau entre les piliers empêche de réaliser une coupe permettant de visualiser clairement tous les piliers.

5.3.5.3 Statistiques

Dynamique

Pour visualiser la dynamique de la construction, nous avons calculé les moyennes des différents paramètres mesurés pour quantifier l'activité constructrice des fourmis (volume construit et volume creusé, ratio de ces deux volumes pour estimer les plafonds, distances inter-piliers et distance au plus proche pilier). Nous avons calculé ces moyennes pour chaque condition de température et pour chaque scan effectués à 0, 3, 6, 9, 12, 18, 24, 30, 36, 48, 60 et 72 heures. Nous avons ensuite calculé les intervalles de confiance à 95% autour de ces moyennes (Figs. 5.13 & 5.16). Nous nous restreindrons à une interprétation graphique de ces dynamiques.

Fin de l'expérience

Nous nous sommes ensuite focalisés uniquement sur l'état des constructions à la fin de l'expérience (Fig. 5.14), que cela soit pour la quantité de plafonds ou pour la distance inter-piliers. Nous avons d'abord calculé et retenu la valeur médiane pour chaque expérience⁸. Nous avons ensuite calculé la moyenne de ces valeurs pour chaque condition de température (N=16 pour chaque condition). Nous avons ensuite comparé ces moyennes en utilisant des modèles linéaires en prenant la température comme effet fixe. On utilise ensuite la méthode des moindres carrés (*lsmeans*) pour estimer les moyennes des paramètres de chaque condition des températures (Figs. 5.14 B & 5.16 C & D) et un test de *Tukey* pour tester la significativité des différences estimées (Figs. 5.14 C & 5.16 E & F).

5.3.6 Résultats

5.3.6.1 Estimation de la quantité de plafonds

Dynamique

Le volume creusé estimé augmente de manière similaire pour les trois températures mais se stabilise à 30°C au bout d'une vingtaine d'heures alors qu'il continue d'augmenter à 22 et 26°C (Fig. 5.13 A). Concernant le volume construit estimé, celui-ci continue d'augmenter tout au long de l'expérience pour les 3 températures, mais il augmente de manière plus importante à 30°C qu'à 22 et 26°C (Fig. 5.13 B). On peut alors visualiser le rapport entre ces deux mesures, ce qui donne donc une estimation de la quantité de plafonds construits par les fourmis (*c.f.* section 5.3.5.1, Fig. 5.13 C). On constate que le ratio augmente pour les 3 températures pendant les 12 premières heures, mais que ce dernier diminue à 30°C après 12 heures alors qu'il continue d'augmenter à 22 et à 26°C. À 30°C, ce ratio continue de diminuer jusqu'à la fin de l'expérience. On note toutefois une très légère augmentation à 60 heures d'expérience.

8. La distribution n'étant pas normale nous avons choisi de retenir la médiane plutôt que la moyenne

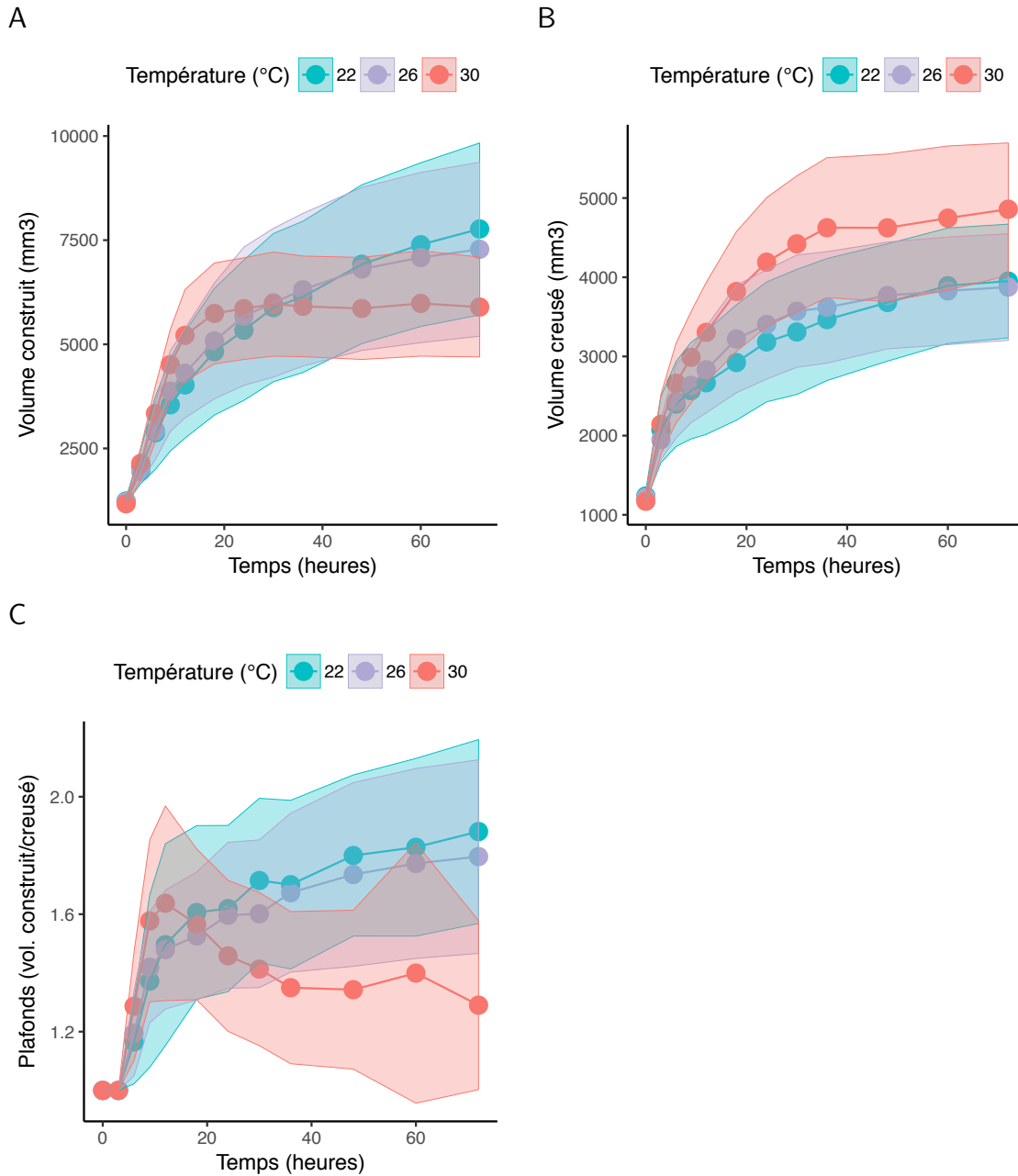


FIGURE 5.13 – **Dynamique des volumes construits et creusés au cours de l'expérience.** (A) Volume construit (\pm erreur standard ; N=16 par température). (B) Volume creusé (IC à 95% ; N=16 par température). (C) Estimation de la quantité de plafonds par le ratio volume construit/volume creusé (IC à 95% ; N=16 par température).

Fin de l'expérience

Lorsqu'on se focalise sur le ratio entre les volumes construits et creusés (estimant la quantité de plafonds) à la fin de l'expérience (après 72 heures), on note des différences significatives entre les 3 températures (Fig. 5.14, Tab. 5.1). Ce ratio est significativement plus bas à 30°C (moyenne : 1,29 ; intervalle de confiance à 95% : 1,00-1,58) qu'à 22°C (moyenne : 1,88 ; intervalle de confiance à 95% : 1,59-2,17 ; $p=0.017^*$) et qu'à 26°C (moyenne : 1,80 ; intervalle de confiance à 95% : 1,50-2,09 ; $p=0.047^*$). En revanche il n'y a pas de différences significatives

5.3 Expérience : Construction de novo sur un dispositif « contraignant »

entre les moyenne des ratios obtenus à 22 et 26°C ($p=0.910$; NS).

TABLE 5.1 – Tableaux récapitulatifs des comparaisons des ratios entre les volumes construit/creusé estimant la quantité de plafonds pour les 3 températures. (A) Moyennes estimées avec la méthode des moindre carrés (*lsmean*) pour chaque condition de température (Fig. 5.14.B). ddl : degré de liberté ; IC : Intervalle de confiance à 95%. (B) Résultats du test *post-hoc* (*test de Tukey*) effectué pour tester la significativité des différences des moyennes estimées pour les 3 conditions de températures (Fig. 5.14.C). Les différences significativement différentes de 0 sont marquées par des étoiles (* pour $p<0.05$).

A. Moyenne estimées

Température(°C)	Moyenne (<i>lsmean</i>)	ddl	IC inf.	IC sup.
22	1,88	45	1,59	2,17
26	1,80	45	1,50	2,09
30	1,29	45	1,00	1,58

B. Comparaison des moyennes estimées

Comparaison	Moyenne des différence estimées	IC inf.	IC sup.	<i>p</i>
26°C - 22°C	-0,09	-0,58	0,41	0,910
30°C - 22°C	-0,59	-1,09	-0,09	0,017*
30°C - 26°C	-0,51	-1,01	-0,01	0,047*

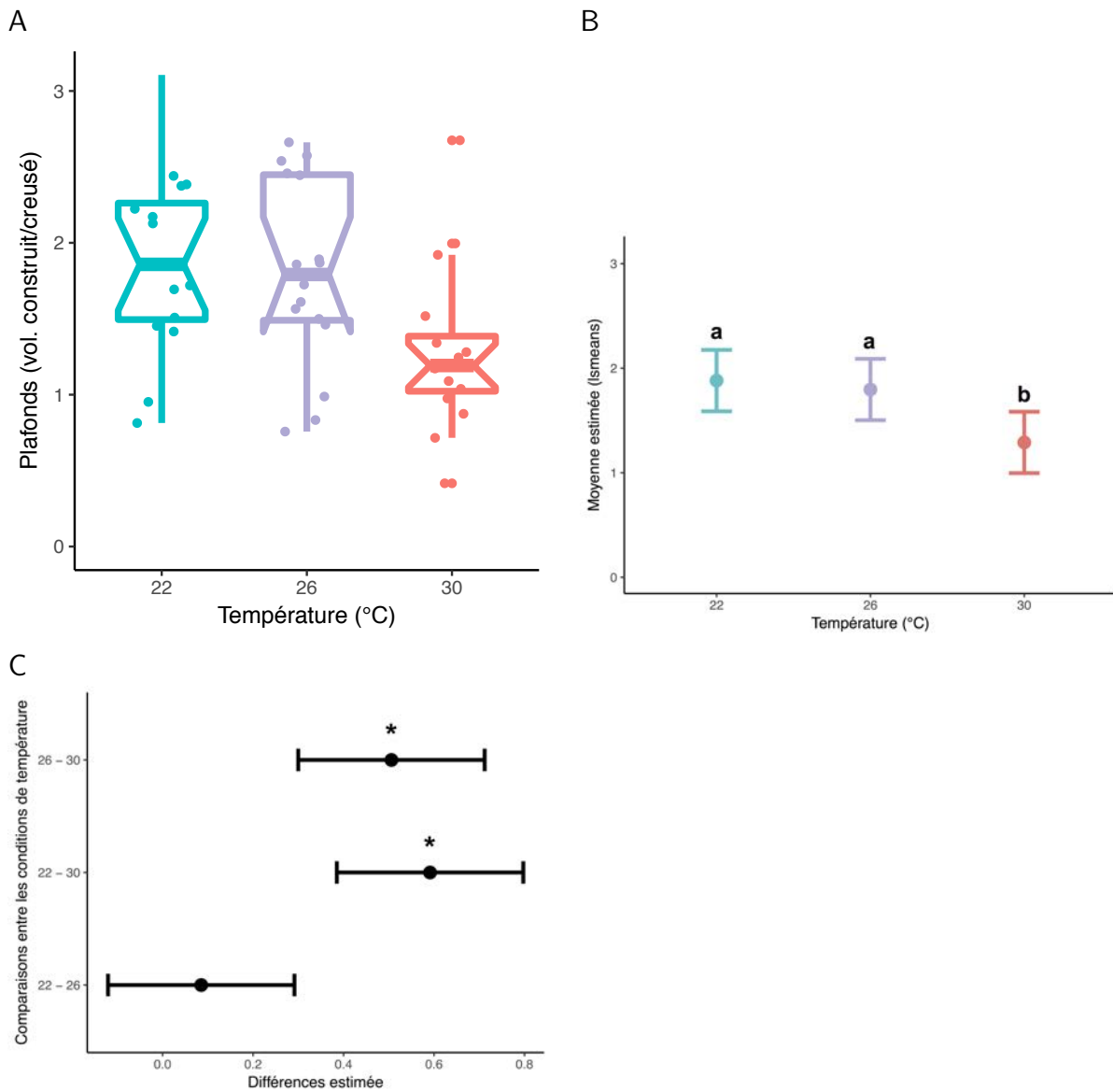


FIGURE 5.14 – Différence de quantité de plafonds entre les 3 températures à la fin de l'expérience. (A) Boîtes à moustaches représentant la quantité de plafonds par la moyenne du ratio volume construit/creusé à la fin de l'expérience (N=16 dans chaque condition de température). (B) Moyennes estimées pour chaque température avec la méthode des moindres carrés. Les barres verticales représentent intervalles de confiance à 95% autour de ces moyennes (N=16 dans chaque condition de température). Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0,05$). (C) Différences estimées entre chaque conditions de températures avec un test Tukey. Les barres horizontales représentent les écart-types des différences estimées avec la méthodes des moindres carrés. * $p < 0,05$

5.3.6.2 Distance inter-piliers

Dynamique (données du scanner de surface)

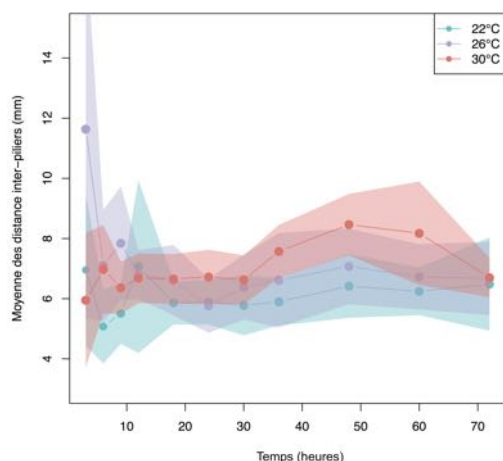


FIGURE 5.15 – Graphiques des distances inter-piliers. (A) Moyenne des distances inter-piliers par températures. Les bandes de couleurs représentent les intervalles de confiance à 95%. N=16 par conditions de température. (B) Boîtes à moustaches montrant la moyenne sur les 3 derniers scans des distances inter-piliers moyenne de chaque expérience pour les 3 conditions de températures.

Si les données issues du scanner de surface ne permettent pas de déterminer avec beaucoup de précision les piliers, elles permettent de visualiser la dynamique sur l'ensemble de l'expérience. On remarque ainsi une tendance à l'augmentation des distances inter-piliers à 30°C par rapport à 22 et 26°C après 30 heures d'expérience (Fig. 5.16). Néanmoins le chevauchement des intervalles de confiance à 95% des moyennes suggère que la différence entre les 3 dynamiques n'est probablement pas significative.

Fin de l'expérience

La distance inter-piliers est en moyenne significativement plus élevée à 26°C (moyenne : 9,06 ; intervalle de confiance à 95% : 7,67-10,45) C qu'à 22°C (moyenne : 6,49 ; intervalle de confiance à 95% : 5,15-7,83 ; $p=0,027^*$; Figs. 5.16, A, C & E & Tab. 5.2, A & B). En revanche la moyenne des distance inter-piliers à 30°C (moyenne : 7,75 ; intervalle de confiance à 95% : 6,41-9,10) ne diffère pas significativement significativement de celle des deux autres températures (30°C - 22°C : $p=0,381$; 30°C - 26°C : $p=0,368$).

Concernant la distance au plus proche pilier (Figs. 5.16, B, D & F & 5.2, C & D), on observe aucune différence significative entre les moyenne obtenues à 22°C (moyenne : 3,37 ; intervalle de confiance à 95% : 2,78-3,95), à 26°C (moyenne : 4,41 ; intervalle de confiance à 95% : 3,71-4,91) et à 30°C (moyenne : 3,43 ; intervalle de confiance à 95% : 2,84-4,01). On note néanmoins une tendance pour la comparaison entre les moyennes à 22 et 26°C ($p=0,071$).

TABLE 5.2 – Tableaux récapitulatifs des comparaisons entre les 3 températures pour les distances inter-piliers et la distance au plus proche pilier. (A) Moyennes des distances inter-piliers estimées avec la méthode des moindres carrés (*lsmean*) pour chaque condition de température (Fig. 5.16.C). ddl : degré de liberté; IC : Intervalle de confiance à 95%. (B) Résultats du test *post-hoc* (*test de Tukey*) effectué pour tester la significativité des différences des moyennes des distances inter-piliers estimées entre les 3 conditions de températures (Fig. 5.16.E). (C) Moyennes des distances au plus proche pilier estimées avec la méthode des moindres carrés (*lsmean*) pour chaque condition de température (Fig. 5.16.D). ddl : degré de liberté; IC : Intervalle de confiance à 95%. (D) Résultats du test *post-hoc* (*test de Tukey*) effectué pour tester la significativité des différences des moyennes des distances au plus proche pilier estimées entre les 3 conditions de températures (Fig. 5.16.F). Les différences significativement différentes de 0 sont marquées par des étoiles (* pour $p < 0.05$).

A. Moyennes estimées pour les distances inter-piliers

Température(°C)	Moyenne (<i>lsmean</i>)	ddl	IC inf.	IC sup.
22	6,49	44	5,15	7,83
26	9,06	44	7,67	10,45
30	7,75	44	6,41	9,10

B. Comparaison des moyennes estimées pour les distances inter-piliers

Comparaison	Moyenne des différence estimées	IC inf.	IC sup.	<i>p</i>
26°C - 22°C	2,57	0,25	4,90	0,027*
30°C - 22°C	1,26	-1,02	3,55	0,381
30°C - 26°C	-1,31	-3,63	1,02	0,368

C. Moyenne estimées pour les distances au plus proche pilier

Température(°C)	Moyenne (<i>lsmean</i>)	ddl	IC inf.	IC sup.
22	3,37	44	2,78	3,95
26	4,31	44	3,71	4,91
30	3,43	44	2,84	4,01

D. Comparaison des moyennes estimées pour les distances au plus proche pilier

Comparaison	Moyenne des différence estimées	IC inf.	IC sup.	<i>p</i>
26°C - 22°C	0,94	-0,07	1,95	0,071
30°C - 22°C	0,06	-0,93	1,05	0,989
30°C - 26°C	-0,89	-1,90	0,12	0,100

5.3 Expérience : Construction de novo sur un dispositif « contraignant »

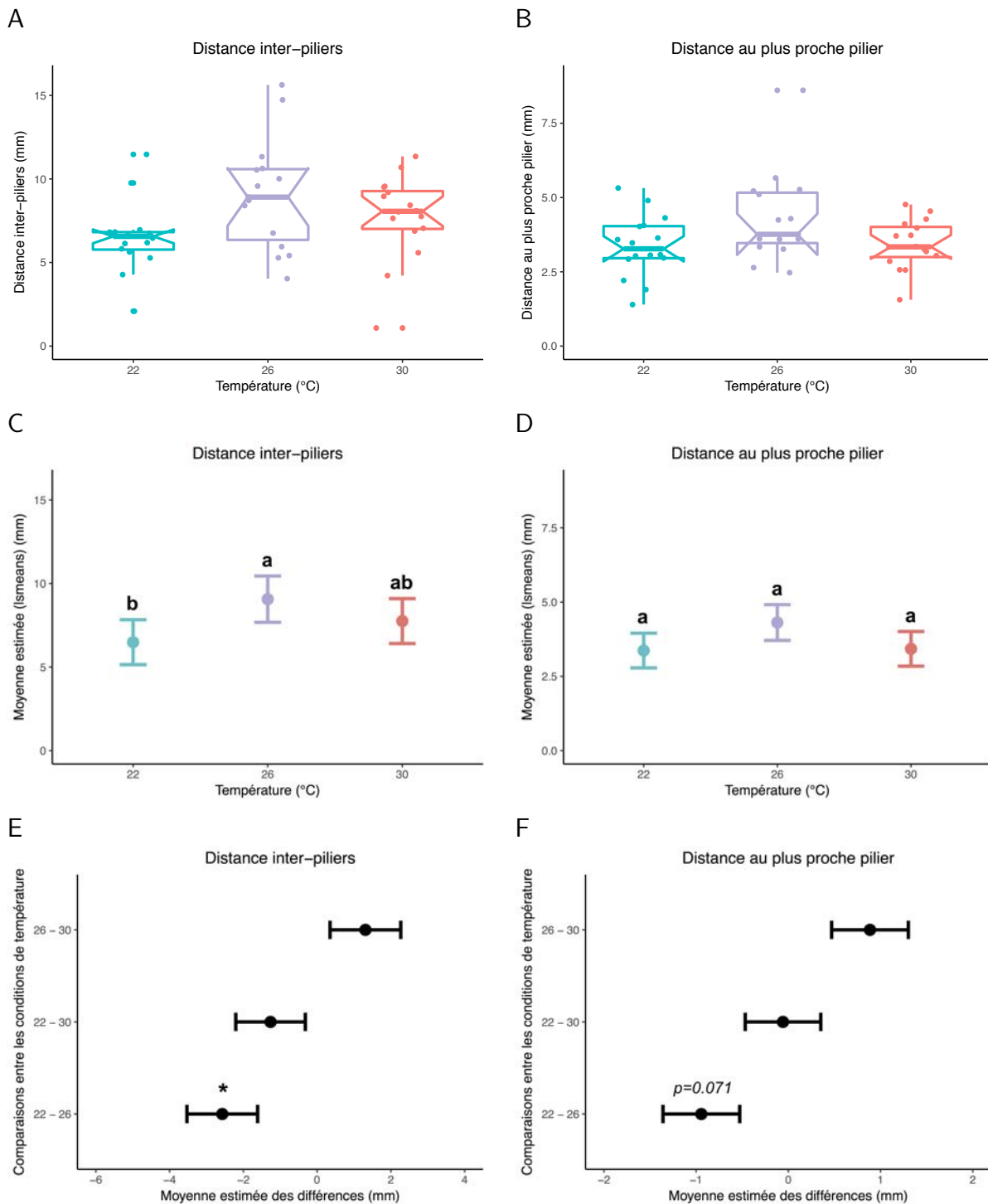


FIGURE 5.16 – Distances inter-piliers et distances au plus proche pilier calculées avec les données issues des tomographies. (A) Boîtes à moustache montrant la distribution des distances inter-piliers (mm) pour les 3 températures. (B) Boîtes à moustache montrant la distribution des distances au plus proche pilier (mm) pour les 3 températures. (C) Moyennes estimées pour les distances inter-piliers pour chaque température avec la méthode des moindres carrés. Les barres verticales représentent intervalles de confiance à 95% autour de ces moyennes. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0,05$). (D) Moyennes estimées pour la distance au plus proche pilier pour chaque température avec la méthode des moindres carrés. Les barres verticales représentent intervalles de confiance à 95% autour de ces moyennes. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0,05$). (E) Différences estimées entre chaque conditions de températures pour les distances inter-piliers avec un test Tukey. Les barres horizontales représentent les écart-types des différences estimées avec la méthodes des moindres carrés. * $p < 0,05$ (F). Différences estimées entre chaque conditions de températures pour la distance au plus proche pilier avec un test Tukey. Les barres horizontales représentent les écart-types des différences estimées avec la méthodes des moindres carrés. N=16 dans chaque condition de température

5.3.7 Discussion

Cette étude avait pour objectif de tester l'effet de la température sur l'architecture des structures construites par les ouvrières de *L. niger*. Nous avons réalisé des expériences de construction *de novo* dans lesquelles les ouvrières bénéficiaient de suffisamment de matériau de construction pour construire la base d'une structure épigée constituée de piliers et de plafonds. Nous avons combiné deux méthodes de mesure des constructions avec, d'une part l'utilisation d'un scanner de surface pour effectuer un suivi dans le temps, et d'autre part l'usage d'un tomographe à rayon X pour une modélisation plus fine de la structure « finale ». Cela nous a permis de quantifier divers paramètres (volume creusé et volume construit, quantité de plafonds, distance entre les piliers) permettant d'effectuer une description qualitative de l'architecture des structures.

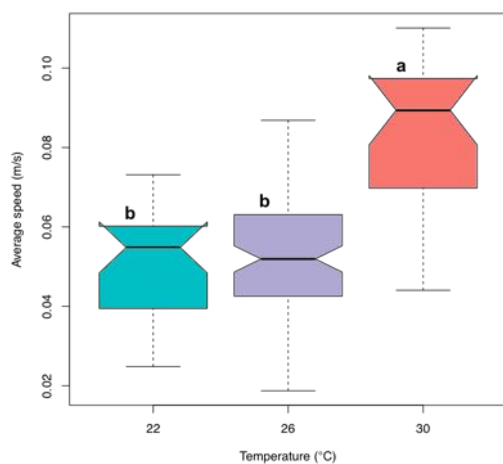


FIGURE 5.17 – Vitesse moyenne de déplacement des ouvrières de *L. niger*. La vitesse moyenne des fourmis est significativement plus importante à 30°C qu'à 22 et 26°C. D'après Lecheval (2013).

qu'à la fin de l'expérience (on note tout de même une légère augmentation à 60 heures). À 22 et 26°C, la quantité de plafond continue d'augmenter progressivement, ce qui semble correspondre au processus normale de construction, les fourmis mettant donc en place progressivement des plafonds pas dessus les piliers construits (Khuong et al., 2016). À 30°C, on assiste donc à un phénomène de déconstruction des plafonds initialement mis en place lors des premières 24 heures.

Comme nous l'avons vu dans l'introduction de ce chapitre (section 5.1) une augmentation de la vitesse de déplacement accroît la dispersion des fourmis, ce qui semble avoir des conséquences sur le mécanisme de rétroaction positive rencontré lors des processus d'agrégation des cadavres et *in fine* la forme des agrégats (Challet et al., 2005; Challet, 2005). Or une étude préliminaire réalisée chez *L. niger* par Lecheval (2013) aux mêmes températures que celle que

Une partie de nos résultats suggère un effet de la température sur l'architecture des structures bâties par les ouvrières de *L. niger*. Nous avons ainsi mis en évidence un effet de la température sur la quantité de plafonds construits par les fourmis (section 5.3.6.1; fig 5.13.C). Cette quantité de plafonds construits augmente plus rapidement à 30°C qu'à 22 et 26°C au début de l'expérience, mais elle diminue ensuite après 12 heures d'expérience. Après 24 heures, cette quantité de plafonds à 30°C devient inférieure à celle estimée pour les deux autres températures et continue de diminuer jus-

nous avons testé expérimentalement montre un effet de la température sur la vitesse de déplacement des ouvrières (Fig. 5.17.A). Dans notre expérience, l'augmentation de la vitesse de déplacement semble se traduire par une vitesse de construction plus rapide à 30°C qu'à 22 et 26°C (Fig. 5.13). Ce résultat est cohérent avec les résultats de Lecheval (2013) car dans les deux cas, on observe des différences significatives entre les expériences menées à 30°C et celles menées à 22 et 26°C, mais pas de différences significatives entre les expériences menées à 22 et celles menées à 26°C.

Notre expérience a également mis en évidence un effet de la température sur la distance inter-piliers (section 5.3.6.2). La distance inter-pilier est significativement plus importante à 26°C qu'à 22°C (Fig. 5.16.A,C & E). Il n'y a cependant pas de différences significatives entre les autres comparaisons. La différence entre 22 et 26°C n'est plus significative pour la distance au plus proche pilier, mais on observe tout de même une tendance (Figs. 5.16.B,D & F). Il faut nuancer ces résultats en tenant compte des biais de la méthode de détection des piliers et de calcul des distances inter-piliers (section 5.3.5.2). On peut par exemple imaginer que si le phénomène de déconstruction observé à 30°C a conduit à la formation d'espaces vides (sans construction) dans les dispositifs expérimentaux, ce qui pourrait expliquer la surestimation des distances inter-piliers (Fig. 5.12.C). La visualisation de la dynamique temporelle basée sur les données issues du scanner de surface (Fig. 5.15) confirme la tendance à l'augmentation de la distance moyenne inter-piliers à 30°C par rapport à 22 et 26°C. Ces résultats sont également à prendre avec précautions car avec ses données de surface, les plafonds masquent les piliers et rendent leur identification difficile (sections 5.3.5.1 & 5.3.5.2).

Nos résultats expérimentaux semblent en cohérence avec les résultats des simulations du modèle de Khuong et al. (2016) (Fig. 5.18). On observe ainsi une distance inter-piliers plus petite pour la condition de température la plus faible (22°C) et donc *a priori* un taux d'évaporation plus lent qui correspond à une durée de vie de la phéromone plus importante dans les simulations du modèle de Khuong et al. (2016). Si on augmente la température (26°C), on augmente le taux d'évaporation et donc on diminue la durée de vie de la phéromone, ce qui se traduit dans notre expérience comme dans les simulations de Khuong et al. (2016) par une augmentation significative de la distance inter-piliers. Enfin lorsque l'on augmente encore la température (30°C) et qu'on diminue encore la durée de vie de la phéromone, on observe une tendance à la diminution de la distance inter-piliers.

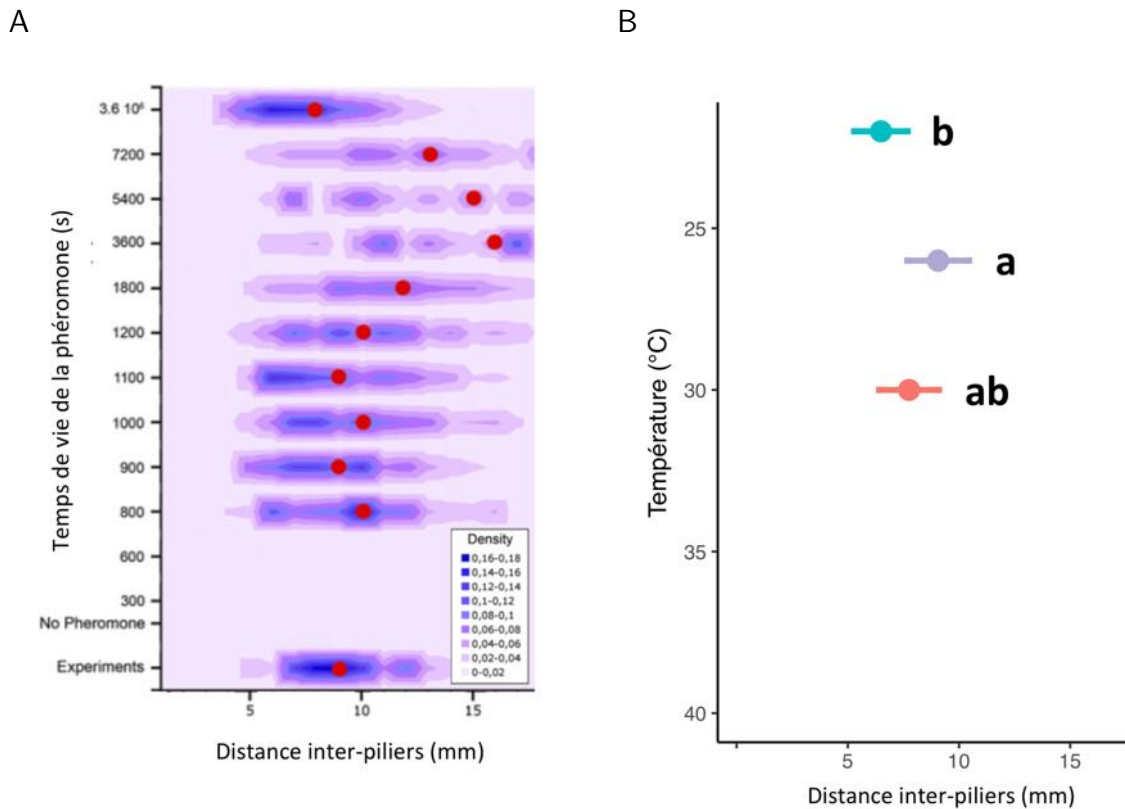


FIGURE 5.18 – Comparaison entre les résultats des simulations du modèle de Khuong et al. (2016) et des résultats expérimentaux obtenus dans nos expériences. (A) Simulations de Khuong et al. (2016). (B) Résultats expérimentaux de notre expérience. Dans la figure A, l'axe des abscisses représente le temps de vie de la phéromone de construction alors que dans la figure B il s'agit de la température. On suppose que la température joue sur le taux d'évaporation et donc sur la durée de vie de la phéromone de construction. Il faut également noter que les résultats des simulations de Khuong prédisent la distance au plus proche pilier pour lequel nous n'avons pas d'effet significatif dans notre expérience, mais seulement une tendance (Figs. 5.16, B, D & F). Nous présentons ici les résultats pour la distance moyenne inter-piliers.

Chapitre 6

Discussion générale

6.1 Rappel des objectifs principaux de la thèse

Dans ce travail de thèse nous nous sommes intéressés aux structures servant de nids aux termites et aux fourmis. Le nid, élément central de la vie de la colonie chez la majorité des insectes sociaux, présente une grande diversité de formes (Fig. 1.1).

Dans un premier temps, nous avons abordé l'aspect fonctionnel des structures, notamment leur capacité à réguler des facteurs abiotiques comme la température et l'humidité. Cette question constitue l'objet du chapitre 2 de ce manuscrit. Nous nous sommes en particulier interrogé sur la relation possible entre les différences au niveau de l'architecture et de la composition des nids et les différences de température et d'humidité au sein des nids. Pour aborder la question, nous avons choisi comme modèle biologique *P. araujo* et *C. cumulans*, deux espèces de termites néotropicaux vivant en sympatrie dans le *Cerrado* brésilien (section 1.3.3). Notre étude donne priorité aux mesures et à la manipulation de la température car l'humidité relative s'avère techniquement plus complexe à enregistrer et à manipuler expérimentalement. L'originalité de ce travail réside dans l'étude de la dynamique spatio-temporelle des variations de températures des deux espèces en utilisant d'une part, une méthode *quick-look* de visualisation de nos données et en appliquant d'autre part, l'équation de la chaleur pour quantifier la dynamique de diffusion de la chaleur dans le nid.

Les fonctions régulatrices (ou non) du climat interne des nids sont probablement étroitement liées aux capacités des insectes vivant dans ces nids à résister à différentes conditions de température et/ou d'humidité. Cette hypothèse nous a conduit à évaluer la capacité des deux espèces de termites, à résister sous plusieurs conditions de températures et d'humidité (chapitre 3).

Le second aspect qui a motivé cette thèse concerne l'étude des mécanismes et la compréhension des processus mis en œuvre lors de la construction collective du nid par les insectes

sociaux (chapitre 5). Nous souhaitons plus particulièrement évaluer en quoi les paramètres abiotiques et notamment la température pouvaient influencer sur l'architecture émergente. Pour cela, nous avons utilisé comme modèle biologique la fourmi *Lasius niger* (section 1.4.5.1), espèce très commune de l'hémisphère Nord qui construit des structures comportant une partie épigées dont l'architecture comporte des analogies avec les nids de *P. araujo*. Nous avons fait construire des fourmis dans différentes conditions de température pour évaluer les effets de cette dernière sur l'architecture des constructions bâties par les ouvrières lors des premiers stade de la construction¹

À l'origine, nous pensions tester l'effet de la température sur l'architecture en faisant construire les fourmis sur un environnement non homogène constitué d'un gradient linéaire de température. Néanmoins pour plusieurs raisons techniques et théoriques, nous n'avons pas pu réaliser cette expérience. Nous avons cependant utilisé ce dispositif produisant un gradient de température pour déterminer le préférendum thermique des ouvrières de *L. niger*, travail rapporté dans le chapitre 4.

Nous avons pour objectif général d'étudier l'effet de deux facteurs abiotiques, la température et l'humidité (principalement de la température), sur la morphogenèse du nid (chapitre 5), mais aussi d'étudier leur régulation par le nid lui même (chapitre 2). Nous avons approfondi l'approche fonctionnelle de notre travail en étudiant l'effet de ces facteurs abiotiques sur la survie (chapitre 3) et sur le préférendum thermique (chapitre 4) des insectes.

6.2 *Quid* de la régulation des facteurs abiotiques dans les nids de termites ?

Comme introduit dans ce manuscrit, plusieurs études ont montré que la thermorégulation des nids de termites et de fourmis n'était probablement pas aussi efficace que supposé préalablement pendant des années (section 1.3). Chez plusieurs espèces, les différences entre les températures dans le sol et celles dans le mont à profondeur équivalente sont mineures (Johsens, 1971; Turner & Soar, 2008; Field & Duncan, 2013). Néanmoins, il est légitime de penser que certaines architectures et formes de nids sont plus efficaces que d'autres pour réguler les paramètres abiotiques dont la température, l'humidité ou les gaz comme le CO_2 (Korb & Linsenmair, 1999).

Dans notre étude, les différences architecturales observées entre les nids de *C. cumulans* et de *P. araujo* ne semblent pas induire de différences notables concernant leur capacité à réguler

1. Construction *de novo*.

la température et l'humidité. En effet, nous avons enregistré des températures globalement très similaires dans différentes parties du nid (cœur, côté et surface) de ces deux espèces (chapitre 2). Il faut cependant souligner le fait que les valeurs de température enregistrées dans les parties externes (surface et côté du nid) restent en moyenne légèrement supérieures chez *C. cumulans* par rapport à *P. araujo*. À l'inverse la température du cœur légèrement plus basse (Fig. 2.13.A) chez *C. cumulans* que chez *P. araujo*. Ce phénomène pourrait être expliqué par des différences de formes observées entre les deux structures (Figs. 2.5 & 6.1). Dans ce même sens, les résultats de l'étude de Weaver (1987) suggèrent que la forme du nid influencerait la thermorégulation. Ainsi les nids coniques construits par *Psephotus chtysoptetygiu* chauffent moins rapidement, ont des températures maximales plus faibles et conservent mieux la chaleur que les nids méridiens² construits par *Amiternes laurensk*. Chez les fourmis des bois, il semble que la forme conique du nid permettrait un réchauffement optimal du nid (Kasimova et al., 2014).

Dans notre cas, les nids de *C. cumulans* possèdent globalement une forme plutôt cylindrique alors que les nids de *P. araujo* présentent une forme plutôt conique (Fig. 6.1.A). Il est donc possible que le profil plus élancé et la verticalité plus importante liée à la forme cylindrique de *C. cumulans* induisent un réchauffement supérieur des parties externes du nid de part l'incidence des rayons solaires par rapport à la forme conique du nid de *P. araujo* (Kasimova et al., 2014). Ces différences de forme pourraient également expliquer les différences de paramètres de forçage (Q)³ calculés avec l'équation de la chaleur. La forme « élancée » chez *C. cumulans* pourrait favoriser la dissipation de la chaleur (perte d'énergie observée avec des valeurs de Q négatives) tandis que la forme plus « dense » chez *P. araujo* pourrait à l'inverse favoriser une rétention de la chaleur accumulée. De plus, les nids de *P. araujo* ne sont pas pourvus de paraécie⁴, ce qui pourrait expliquer les valeurs de Q positives (apport de chaleur externe) observées. En effet, on peut faire l'hypothèse que la chaleur accumulée dans le sol à côté du nid va elle-même diffuser dans le nid. Malgré des valeurs de Q différentes de 0, on constate que l'équation classique de la chaleur est en adéquation avec nos résultats empiriques mesurés dans les deux types de structures. Il semble donc qu'un phénomène de diffusion de la chaleur classique ait lieu dans les deux cas, malgré les différences architecturales exposées précédemment. Il faudrait cependant effectuer de nouvelles mesures sur un nombre de nids plus important et avec plus de points de mesures dans le sol pour comparer les coefficients de diffusion du sol et du nid. Cela permettrait de véritablement évaluer l'effet de l'architecture sur la diffusion en contrôlant l'effet des propriétés du sol lui même.

Une étude de Yamane (1988) indique également des différences de thermorégulation proba-

-
2. Nids de forme allongés orientés par rapport au soleil.
 3. Rappelons que ce paramètre Q permet de quantifier les apports (valeur positive) ou les pertes (valeur négative) d'énergie externe au système (c'est à dire autre que les rayonnements solaires).
 4. Espace vide entre le nid et le sol.

blement liées à des différences d'architecture entre deux espèces de guêpes du genre *Ropalidia*. La température dans les nids verticaux et fins de *Ropalidia variegata jacobsoni* semblent plus à même de retenir les températures les plus basses et évacuent plus facilement la chaleur que les nids oblongues de *Ropalidia fasciata*. Les termites « boussoles » du genre *Amitermes* offrent également un exemple intéressant de lien entre architecture et régulation des facteurs abiotiques. Ces termites construisent des nids plats orientés longitudinalement selon un axe nord-sud (Gay & Calaby, 1970). L'orientation du nid est ici un facteur clef couplé à l'architecture. En effet, une expérience menée par Grigg (1973) a montré un lien entre l'orientation et la température du nid chez *Amitermes lauvensis*. Une rotation artificielle du nid, induit en effet une augmentation de la température d'environ 6°C.

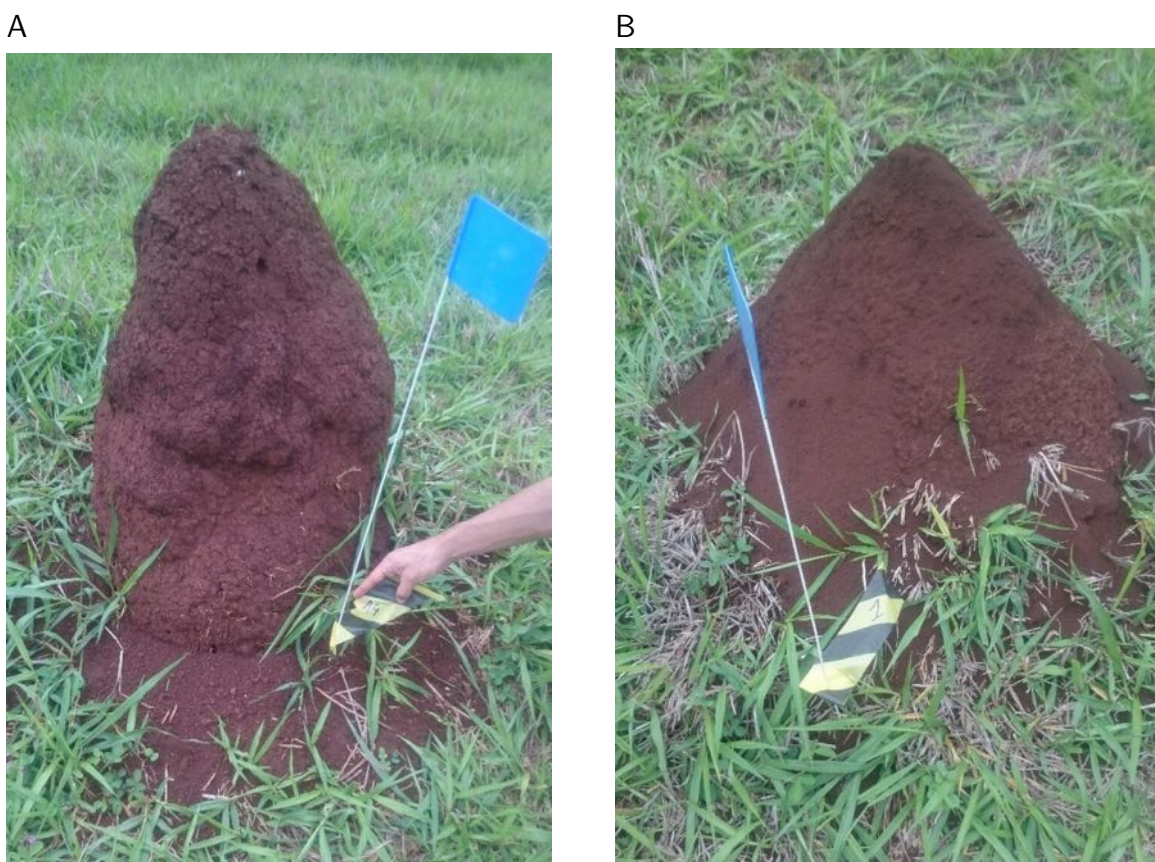


FIGURE 6.1 – **Comparaison de la forme entre les nids de *C. cumulans* et *P. araujo*.** (A) Nid cylindrique de *C. cumulans* (nid D de la seconde campagne de terrain) (B) Nid conique de *P. araujo* (nid A de la seconde campagne de terrain). Photographies par Rémi Gouttefarde.

Si nous avons estimé et quantifié la forme globale des nids des deux espèces, nous n'avons pu quantifier avec précision des paramètres architecturaux plus fins (*e.g.* dimension des galeries, taille des alvéoles...). Si nous disposons d'informations détaillées sur la composition et la micro-structure du nid de *C. cumulans* (Coles de Negret & Redford, 1982; Cosarinsky, 2003; Lopes de Oliveira et al., 2012), cela n'est pas le cas pour les nids de *P. araujo*, hormis la description établie sur l'observation du comportement constructeur des ouvriers par Coles de Negret &

Redford (1982). Or il est probable que la microstructure et la composition des nids soit un paramètre jouant également sur les différentes propriétés régulatrices du nid (Cosarinsky, 2003; Ptáček et al., 2013).

Enfin, signalons que nous n'avons pu contrôler ni l'activité des termites elles-mêmes (Bristow et al., 1987; Kadochová & Frouz, 2014), ni l'activité métabolique de la colonie (Kadochová & Frouz, 2013), qui pourraient jouer un rôle dans les processus de régulation des facteurs abiotiques au sein de ces structures. Effectuer un nouveau suivi des températures en comparant les données de températures dans des nids « vivants » et des nids « morts » serait donc intéressant. Field & Duncan (2013) ont par exemple montré, chez *Trinervitermes trinervoides*, que même lorsque qu'on tue la colonie, on observe un processus de thermorégulation assuré par la structure elle-même puisque les températures dans le nid sont plus stables que celles de l'air. Elles sont cependant en moyenne plus basses dans les nids « morts » que dans les nids « vivants », ce qui témoigne de l'influence de la présence des termites sur la température interne des nids.

Réciproquement, il est intéressant d'étudier l'impact qu'ont la température et l'humidité sur les insectes qui occupent ces structures aux propriétés régulatrices variables. Comme nous l'avons vu, nous pouvons nous intéresser aux conséquences de ces facteurs abiotiques sur les insectes à la fois d'un point de vue proximal et d'un point de vue ultime (section 1.5). Nous avons estimé la survie de nos deux espèces de termites sous différentes conditions de température et d'humidité relative et montré des différences entre les deux espèces potentiellement liées à des différences de climats de leurs nids et de leur espace de fourragement (chapitre 3). Ainsi les ouvriers et les soldats de *P. araujo* survivent globalement mieux aux hautes températures et aux humidités relatives basses que ceux de *C. cumulans*. Néanmoins, lorsque l'humidité relative est haute, les soldats de *C. cumulans* survivent mieux que ceux de *P. araujo*. Nous avons pris en compte des paramètres morphologiques (taille) et physiologiques (hydrocarbures cuticulaires) pour interpréter nos résultats. Plusieurs résultats se sont avérés contre-intuitifs, notamment la meilleure survie des *P. araujo* malgré des hydrocarbures cuticulaires *a priori* plus légers et donc potentiellement moins à même de les protéger de la dessiccation. Ces résultats sont néanmoins à nuancer car les composés n'ont pas encore été identifiés. La taille des individus s'est aussi révélée ne pas être un bon prédicteur de leur aptitude à résister à des températures élevées et à une hygrométrie basse car les soldats de *P. araujo*, plus petits, sont plus résistants que ceux de *C. cumulans*. Il faudrait cependant plus d'informations sur la façon dont les termites se déplacent dans leur nid au cours de la journée et les conditions abiotiques dans lesquelles le couvain se développe, car cela peut jouer sur la plasticité phénotypique des individus et sur leur capacité à résister plus ou moins bien à des conditions climatiques extrêmes (Oms et al., 2017).

Nous avons mis en avant un certain nombre de différences quant à la capacité des deux

espèces à survivre sous différentes conditions de températures et d'humidité relative. Il reste difficile de savoir si les différences observées entre les deux espèces sont dues à des adaptations spécifiques ou à des différences au niveau de la plasticité phénotypique des colonies étudiées.

Néanmoins dans notre cas, les deux espèces de termites que nous avons étudié étaient soumises aux mêmes conditions environnementales (colonies voisines) et on peut donc penser que malgré la plasticité phénotypique propre à chaque colonie, notre expérience met en avant des différences au niveau de l'espèce.

6.3 Mécanismes impliqués dans le processus de construction des structures

Les paramètres abiotiques n'affectent pas uniquement la survie et le développement des individus, mais aussi leur comportement. Dans l'expérience que nous avons rapportée dans le chapitre 5, nous avons étudié l'effet de la température sur l'architecture des structures construites par les ouvrières de la fourmi *L. niger*. Nous avons montré une modulation de l'architecture par la température avec un processus de déconstruction des plafonds initialement construits par les fourmis sous une condition de température élevée (30°C) ce qui n'est pas le cas avec des températures plus basses (22 et 26°C). Nous montrons également une tendance à l'augmentation, puis à la diminution de la distance inter-piliers avec l'augmentation de la température, suivant ainsi les prédictions du modèle de Khuong et al. (2016) (Fig. 5.18). Si nous avons montré un effet de la température sur l'architecture du nid à l'échelle collective, reste à étudier en détail l'effet de cette dernière sur les mécanismes à l'échelle individuelle (le déplacement, les prises/dépôts des boulettes de terre et l'interaction entre ces deux facteurs).

Comme abordé dans l'introduction du chapitre 5 (section 5.1), la température pourrait jouer sur deux paramètres affectant le comportement constructeur des fourmis. Le premier paramètre est lié au déplacement des fourmis. Il semble en effet que la température l'affecte en modifiant notamment la vitesse de déplacement et la sinuosité de leur trajet (Challet et al., 2005; Challet, 2005; Lecheval, 2013; Khuong, 2013; Tizón et al., 2014; Khuong et al., 2016). Or cet effet observé au niveau individuel semble avoir des répercussions au niveau collectif dans certains processus de morphogenèse (Challet et al., 2005; Challet, 2005). Le second paramètre affecté par la température est la *phéromone de construction*. Nous avons vu qu'une des hypothèses fortes est que les insectes utiliseraient cette *phéromone de construction* dont la concentration modulerait les probabilités de dépôt des boulettes de terre près des dépôts précédents. Par ce processus stigmergique et auto-organisé (section 1.4.4), les insectes parviendraient ainsi à coordonner collectivement leur activité constructrice. Dans un travail

6.3 Mécanismes impliqués dans le processus de construction des structures

combinant observations expérimentales et modélisation, [Khuong et al. \(2016\)](#) ont montré que le temps d'évaporation de la *phéromone de construction* putative était un paramètre influençant l'architecture des constructions réalisées par les ouvrières des *L. niger*, jouant notamment sur la distance inter-piliers (Fig. [5.3](#)). Leur modèle était basé sur des observations expérimentales qui leur ont permis d'établir les probabilités de prise et de dépôt des boulettes de terre à proximité d'une boulette de terre précédemment déposée, en fonction du temps écoulé entre ces deux dépôts. [Khuong et al. \(2016\)](#) ont ainsi pu calculer un temps de vie liée à l'évaporation de la phéromone putative. Plus le dépôt de la boulette est ancien, plus la phéromone présente sur cette boulette s'est évaporée. La probabilité de cette boulette de déclencher le dépôt de la boulette de la fourmi chargée passant à proximité diminuera avec l'ancienneté de cette boulette.

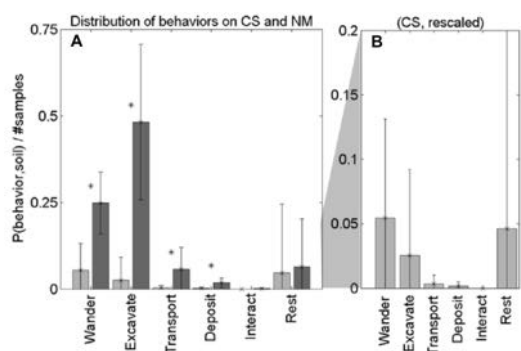


FIGURE 6.2 – Distribution des comportements réalisés par les ouvriers du termites *Macrotermes michaelseni* dans l'étude [Petersen et al. \(2015\)](#). Wander=Errance ; Excavate=Creusement ; Transport=Transport d'une boulette de terre, Deposit=Dépôt d'une boulette de terre, Interact=Interaction avec un congénère, Rest=Termite immobile). (A) Comportements réalisés sur le matériau marqué par l'odeur colonial en gris foncé et sur le matériau non marqué en gris clair. Il y a plus de comportement, notamment constructeurs réalisés sur le matériau marqué. (B) Comportements réalisés sur le matériau non marqué avec une échelle augmentée. On remarque ainsi que les proportions de comportement réalisés sur le matériau non marqué sont très semblables à celle observées pour les comportements sur le matériau marqué. L'augmentation des comportements constructeurs sur le matériau marqué par rapport au non marqué n'est donc pas spécifique, mais traduit juste d'une plus grande probabilité de l'apparition de n'importe quel comportement sur un matériau marqué plus attractif en général par rapport à un matériau non marqué. Figure issue de [Petersen et al. \(2015\)](#).

Bien que l'existence de cette phéromone n'ait jamais été réellement démontré, des résultats expérimentaux indiquent qu'un marqueur chimique pourrait bien jouer un rôle dans la construction, ou du moins exercer un effet attracteur. Chez *L. niger*, lorsqu'on effectue un test de choix collectif ([Giraudin, 2009](#)) (données non publiées), on constate que du matériau marqué passivement⁵ par les fourmis est plus attractif qu'un sol non marqué. De plus, la fraîcheur du matériau joue un rôle car un substrat fraîchement marqué est plus attractif qu'un substrat marqué mais ayant été congelé. De façon intéressante, le matériau marqué activement⁶ semble moins attractif que le matériau marqué passivement. Ceci pourrait néanmoins être expliqué là aussi par des différences de fraîcheur, le matériau actif ayant été stocké plus longtemps au congélateur que le matériau passif dans l'expérience de [Giraudin \(2009\)](#).

Une étude récente de [Petersen et al. \(2015\)](#) fait écho à ce résultat. Ces auteurs proposent une hypothèse alternative concernant le mécanisme sous-jacent à l'utilisation d'un message chimique. Ils postulent que plusieurs travaux auraient pu confondre un effet du *marquage colonial* avec celui d'une *phéromone de construction*. [Petersen et al. \(2015\)](#) ont réalisé une observation détaillée des comportements (dont les comportements constructeurs) des termites *Macrotermes michaelseni* dans un dispositif constitué d'une boîte de Petri couverte pour moitié

5. Substrat sur lequel se déplacent les fourmis.

6. Matériel manipulé par les fourmis lors de la construction.

de terre marquée par l'odeur coloniale et pour autre moitié de terre non marquée. Ces auteurs mettent en avant le fait que si le nombre de dépôts de boulettes dans les zones marquées est significativement plus important que dans les zones non marquées, c'est en fait le cas pour tous les autres comportements (« errance », excavation, transport, interaction avec les congénères, « repos »).

Les termites auraient donc simplement une plus grande probabilité de rester dans les zones marquées par rapport aux zones non marquées et d'y réaliser plus de comportements dont des dépôts de boulettes. Le marquage chimique du matériel ne déclencherait donc pas spécifiquement le comportement de dépôt, mais il posséderait simplement un effet *stoppant* augmentant ainsi les probabilités de dépôt. Cette hypothèse serait plus en accord avec le modèle de Deneubourg (1977) postulant un taux de dépôt fixe et un marquage chimique modulant simplement la probabilité des individus de se situer à proximité d'un pilier. Les résultats de Petersen et al. (2015) concorderaient aussi avec ceux de ce dernier montrant que le matériau passif semble plus attractif que le matériau actif chez *L. niger* (Giraudin, 2009). Néanmoins dans cette expérience, Petersen et al. (2015) utilisent du matériau colonial sans distinguer si ce matériau a été marqué activement ou passivement comme l'on fait Giraudin (2009). Il est *in fine* donc difficile de distinguer l'effet d'une potentielle *phéromone de construction* de celui d'un simple *marquage colonial*. Si tant est que l'hypothèse avancée par Petersen et al. (2015) soit valide, il reste à expliquer le mécanisme par lequel les termites parviennent à discriminer les piliers naissant dans un environnement saturé en odeur coloniale qu'est le nid. Les auteurs discutent d'ailleurs de l'existence de mécanismes complémentaires permettant aux termites de différencier les nouveaux piliers. Une possibilité serait que l'attraction exercée par les piliers sur termites dépendrait de la fraîcheur de l'odeur coloniale, hypothèse compatible avec les résultats de Giraudin (2009). Les termites pourraient également utiliser des stimuli tactiles, une hypothèse déjà avancée et validée expérimentalement par Bruinsma (1979) chez *Macrotermes subhyalinus*.

Enfin nous avons également vu que la température semblait affecter le comportement d'agrégation des ouvrières de *L. niger* (chapitre 4). Ces dernières montrent une préférence dans leur choix des températures où elles s'agrègent en évitant dans notre expérience plus systématiquement le côté le plus chaud (37°C) au profit du côté le plus froid (23°C) Ce phénomène pourrait également s'appliquer en condition naturelle au sein du nid et moduler les probabilités de présence dans une zone plutôt que dans une autre. En effet, dans une expérience préliminaire, nous avons mis en évidence l'existence un gradient de température dans le nid de *L. niger* (Annexe B). On peut penser qu'un mécanisme homologue à celui décrit par Petersen et al. (2015) pourrait également s'appliquer dans le cas de la température.

6.4 Conclusion et perspectives

Dans cette thèse, nous avons recueilli, analysé et interprété un certain nombre de données concernant les propriétés régulatrices des nids ainsi que concernant les mécanismes par lesquels ces derniers émergent. Nous avons systématiquement étudié l'implication de la température et parfois de l'humidité dans ces processus, ainsi que leur effet sur la survie des individus. Ces facteurs abiotiques qui fluctuent fortement en condition naturelle, sont susceptibles d'être des acteurs majeurs parmi les pressions sélectives s'appliquant sur les espèces. Il est donc nécessaire d'étudier leur implication à la fois sur les plans proximal et ultime afin de mieux comprendre certains traits d'histoire des vie des espèces.

Si nos résultats ont montré de probables différences d'adaptations entre *P. araujo* et *C. cumulans* quant à leur capacité à résister à des températures et une humidité relative extrêmes, ils faut les nuancer à la lumière de nos résultats du chapitre 2. En effet nous avons observé peu de différences de température et d'humidité entre les nids construits par les deux espèces. Néanmoins nous avons noté certaines divergence dans la dynamique de diffusion de la chaleur et dans cette optique, il faudrait acquérir plus de données, sur un échantillon plus conséquent, pour confirmer les tendances mises en avant par nos résultats. Il serait également intéressant de réaliser des mesures d'autres facteurs comme le CO_2 qui pourraient également affecter la survie des individus et semble aussi moduler les processus de construction (Römer, 2014).

Nous avons principalement étudié les liens entre facteurs abiotiques et construction à l'échelle collective (architecture de la structure). Si nous nous sommes intéressés à l'effet de la température et de l'humidité relative à l'échelle individuelle concernant la survie des individus, il faudrait dorénavant étudier plus en profondeur les effets de ces mêmes facteurs sur les comportements constructeurs au niveau individuel. L'enjeu étant de comprendre *in fine* la dynamique de la « boucle » liant l'architecture du nid (niveau collectif), la régulation des facteurs abiotiques par le nid et enfin les conséquences sur les comportements constructeurs guidant la morphogénèse du nid (transition entre les comportements individuels et collectifs). Pour cela, il faudra revenir à une étape de modélisation pour tester les prédictions d'un modèle individu centré en prenant en compte les résultats expérimentaux (c.f. Fig. 1).

L'étude de la construction du nid chez les insectes sociaux est un phénomène biologique intéressant, soulevant à la fois des questions sur les mécanismes proximaux impliqués dans la morphogénèse des structures, mais aussi sur la fonction évolutive de ces structures et les mécanismes évolutifs sous-tendant leur apparition au cours du processus de sélection naturelle.

Annexe A

Tunnel de fourragement chez *C. cumulans*

Cette annexe montre un exemple de tunnels de fourrages creusés par *C. cumulans*. Plusieurs tunnels d'un nid excavé en juin 2007 dans le cadre du Projet ESSAIM¹ (Brossard et al., 2007). Un nid a d'abord été excavé (Fig. A.1.A), puis différents tunnels ont été suivis en injectant du plâtre en poudre dans les tunnels et en continuant l'excavation une fois le plâtre sec. Les tunnels partent dans différentes directions mais sont toujours parfaitement rectilignes (Fig. A.1.B & C). On observe ainsi des tunnels soit parallèles, soit perpendiculaires au sol. On trouve aussi des tunnels avec des inclinaisons intermédiaires (Brossard et al., 2007), mais toujours parfaitement rectilignes sur plusieurs mètres. On compte d'une dizaine à une vingtaine de galeries par nid.

1. État Structural des Sols et Activité des Insectes sociaux en Milieu tropical : Analyse d'une interaction modèle termites-sol. Projet financé entre autre par l'ANR.

A

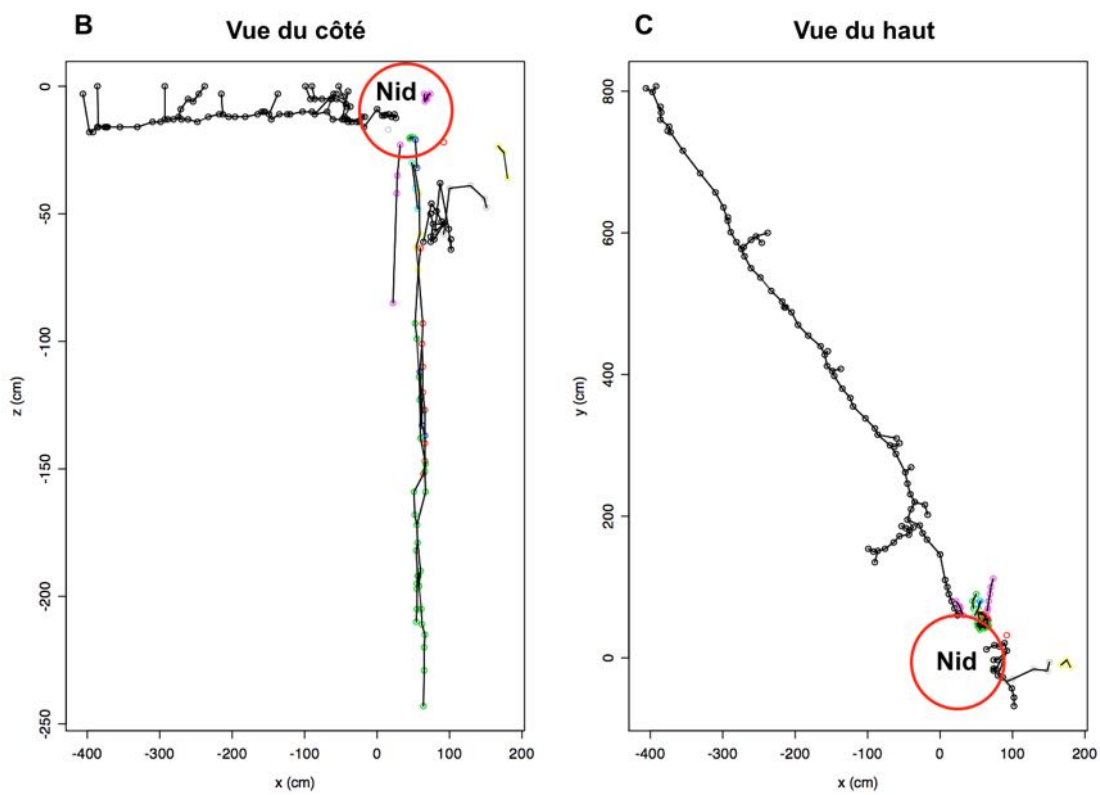
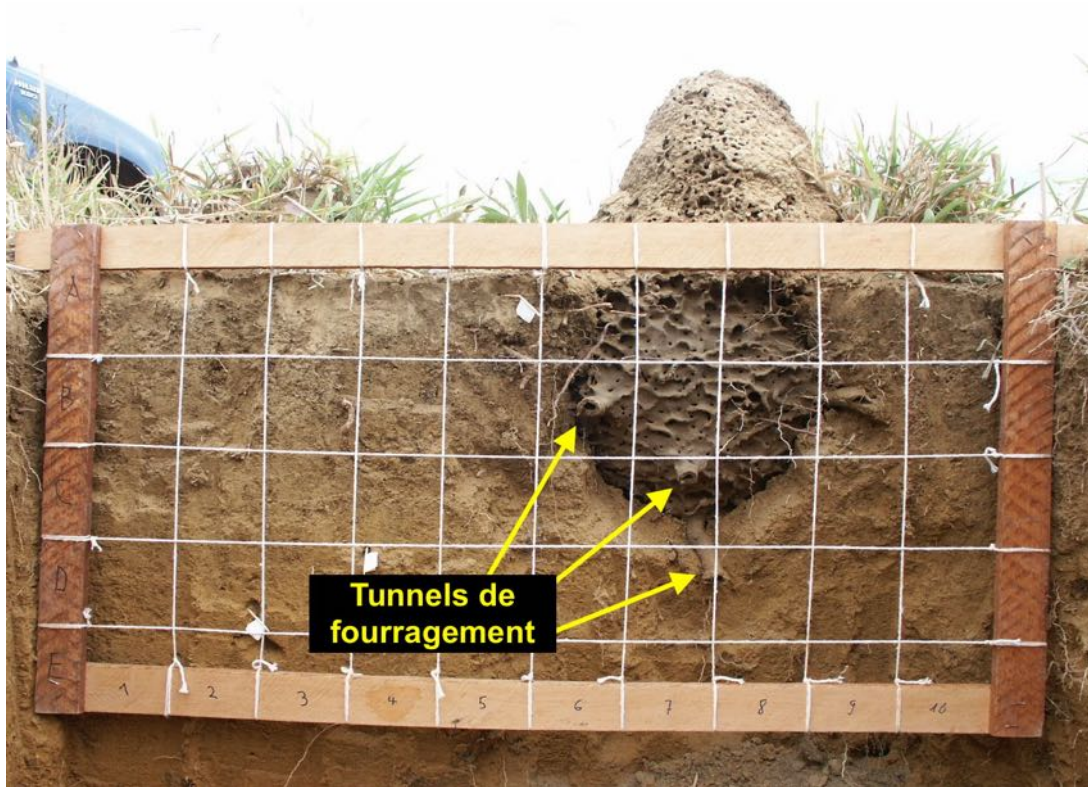


FIGURE A.1 – Tunnel de fourragement chez *C. cumulans*. (A) Photographie d'un des nids excavés. On peut voir les différents tubes protégeant les tunnels de fourragement partant du cœur du nid. Photographie par Christian Jost. (B) Cartographie des tunnels vue du côté. (C) Cartographie des tunnels vue du dessus.

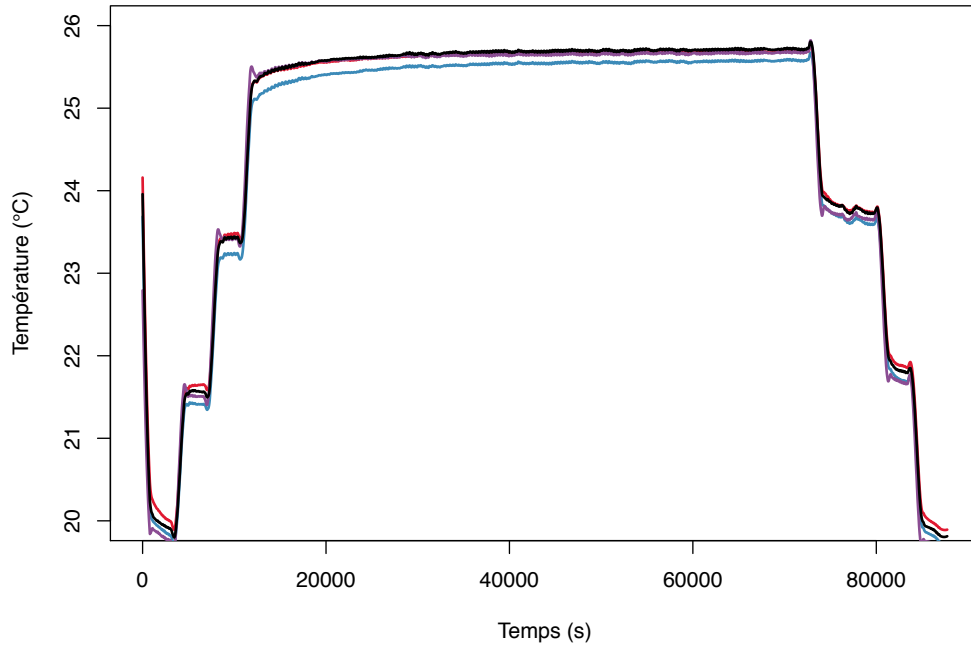
Annexe B

Enregistrement de la température et de l'humidité dans un nid de *L. niger* au laboratoire : test du dispositif d'enregistrement utilisé au Brésil

Nous avons enregistré la température et l'humidité relative dans un dôme de *L. niger* au laboratoire. Le nid était placé dans une étuve à une température de 20°C, puis la température était augmentée de 2°C toutes les heures jusqu'à atteindre 26°C. On laissait ensuite la température fixe pendant quelques heures, puis on redescendait la température de 2°C toutes les heures jusqu'à revenir à 20°C. On voit bien le gradient de température avec une température de plus en plus atténuée quand on va vers le cœur du nid. Au contraire, l'humidité relative est plus élevée au cœur et plus basse à l'extérieur du nid. Les données ont été acquise avec le même type de dispositif d'enregistrement et la même méthodologie que celle utilisée sur le terrain lors de la deuxième campagne d'enregistrement des nids de *C. cumulans* et *P. araujo* (section 2.3). Cette expérience a été conduite par Lou Schitter¹.

1. Étudiant en première années de BTS chimie

A



B

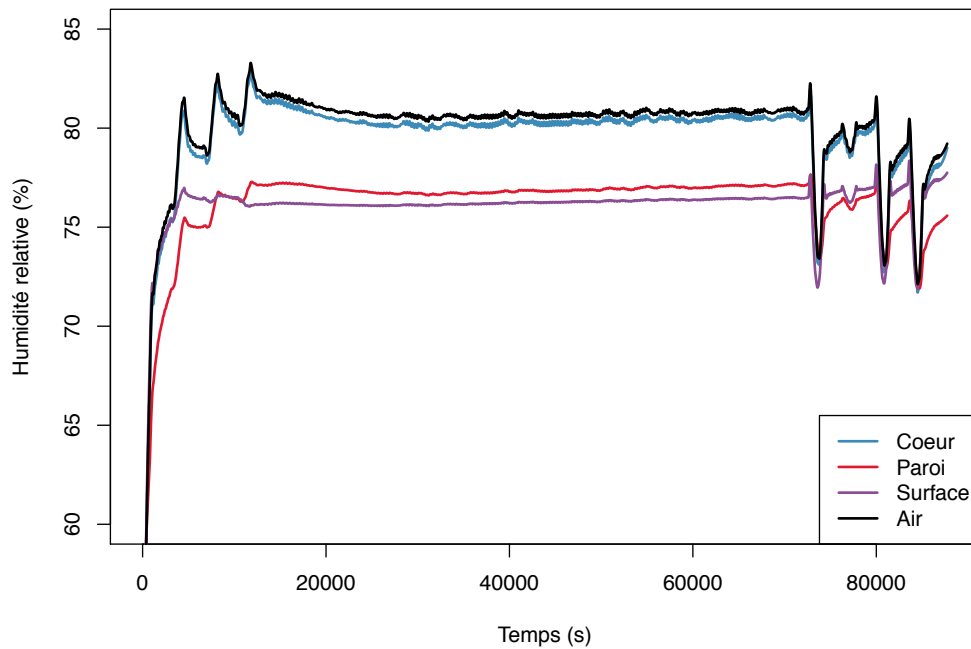


FIGURE B.1 – **Température et humidité relative enregistrée au laboratoire dans un nid de *L. niger*.** (A) Température (°C) (B) Humidité relative (%).

Bibliographie

- Balbino, L. C., Brossard, M., & Bruand, J. C. L. A. (2002). Mise en valeur des Ferralsols de la région du Cerrado (Brésil) et évolution de leurs propriétés physiques : une étude bibliographique. *Étude et Gestion des Sols*, 9 :83–104.
- Banks, C. J. (1958). Effects of the Ant, *Lasius niger* (L.), on the Behaviour and Reproduction of the Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bulletin of Entomological Research*, 49(pt. 4) :701–714 pp.
- Bhaktar, A. & Whitcomb, W. (1970). Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist*, 53 :229–232.
- Blomquist, G. J. & Bagnères, A. G. (2010). *Insect Hydrocarbons Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*. New York : Cambridge University Press.
- Blüthgen, N. & Feldhaar, H. (2010). Food and Shelter : How Resources Influence Ant Ecology. In Lach, L., Parr, C. L., & Abbott, K., editors, *Ant Ecology*, chapter 7, pages 115–136. Oxford University Press, Oxford, New York, oxford bio edition.
- Bollazzi, M. & Roces, F. (2010). The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant, *Acromyrmex heyeri*. *Journal of insect science (Online)*, 10(137) :1 :17.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L., Aron, S., & Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(5) :188–193.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-l., Franks, N. R., Rafelsberger, O., Joly, J.-l., & Blanco, S. (1998). A Model for the Emergence of Pillars, Walls and Royal Chambers in Termite Nests. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 353(1375) :1561–1576.
- Bouchebti, S., Jost, C., Caldato, L., & Fourcassié, V. (2014). Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*.

- Bristow, K. L., Holt, J. A., & Cloud, S. (1987). Can termites create local energy sinks to regulate mound temperature? *Journal of Thermal Biology*, 12(1) :19–21.
- Brossard, M., Benito, N. P., & Jost, C. (2007). Projet ESSAIM : État Structural des Sols et Activité des Insectes sociaux en Milieu tropical : Analyse d'une interaction modèle termite-sol. Technical report.
- Bruinsma, O. (1979). *An analysis of building behaviour of the termite Macrotermes subhyalinus (Rambur)*. PhD thesis, Lanbouwhoogeschool te Wageningen, Belgium.
- Bujan, J., Yanoviak, S. P., & Kaspari, M. (2016). Desiccation resistance in tropical insects : causes and mechanisms underlying variability in a Panama ant community. *Ecology and Evolution*, pages 1–10.
- Buschini, M. L. T. (2006). Spation ditribution of nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera : Termitidae) in a pasture in the municipality of Rio Claro (SP), Brazil. *Ambiência*, 2(1) :65–72.
- Camazine, S., Deneubourg, J., Franks, N. R., Sneyd, J., Theraulaz, G., & Bonabeau, E. (2001). *Self-organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, princeton edition.
- Canello, E. M. (1986). Revisão de *Procornitermes* Emerson (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 36 :189–236.
- Canello, E. M. (1989). *Revisão de Cornitermes Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae)*. PhD thesis, Universidade de São Paulo, USP, Brasil.
- Cannefax, G. R. (1962). A Temperature-Gradient Bar And Its Applications To The Study Of Temperature Effects On The Growth Of Reiter's Treponeme. *Journal of Bacteriology*, 83 :708–710.
- Cerda, X., Retana, J., & Cros, S. (1998). Critical thermal in Mediterranean limits ant species : between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12(1) :45–55.
- Challet, M. (2005). *Influence de la température et des courants d'air sur la morphogenèse des cimetières chez la fourmi Messor sancta*. PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Challet, M., Jost, C., Grimal, A., Lluc, J., & Theraulaz, G. (2005). How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor sancta*. *Insectes Sociaux*, 52(4) :309–315.

- Coles de Negret, H. R. & Redford, K. H. (1982). The biology of nine termite species (Isoptera : Termitidae) from the Cerrado of central Brazil. *Psyche*, 89 :81–106.
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60 :123–140.
- Collias, N. & Collias, E. (1984). *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, princeton edition.
- Collingwood, C. (1979). The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 8 :1–174.
- Collins, N. M. (1981). Populations , Age Structure and Survivorship of Colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera : Macrotermitinae). *Journal of Animal Ecology*, 50(1) :293–311.
- Constantino, R. (1998). Catalog of the living termites of the New World (Insecta Isoptera). *Arquivos de Zoologia*, 35 :135–231.
- Constantino, R. (1999). Chave Ilustrada Para Identificação Dos Gêneros De Cupins (Insecta : Isoptera) Que Ocorrem No Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40(25) :387–448.
- Cosarinsky, M. I. (2003). Micromorphology of the mound of *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera : Termitidae). *Asociación Paleontológica Argentina*, 9 :53–64.
- Cosarinsky, M. I. (2011). The nest growth of the Neotropical mound-building termite, *Cornitermes cumulans* : A micromorphological analysis. *Journal of insect science*, 11(122) :1–14.
- Courtois, P.-J. & Heymans, F. (1991). A simulation of the construction process of a termite nest. *Journal of theoretical biology*, 153(4) :469–475.
- Cox, M. D. & Blanchard, G. B. (2000). Gaseous templates in ant nests. *Journal of theoretical biology*, 204(2) :223–38.
- Darlington, J. P. E. C., Zimmerman, P. R., Greenberg, J., Westberg, C., & Bakwin, P. (1997). Production of metabolic gases by nests of the termite *Macrotermes jeanneli* in Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, 13(04) :491.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London.
- Dawkins, R. (1989). *The Extended Phenotype : The Long Reach of the Gene*. Oxford University Press, Oxford.

- Deneubourg, J., Halloy, J., Amé, J., Rivault, C., & Detrain, C. (2007). Self-organised choice based on inter-attraction : the example of gregarious animals. In Waldau N., Gattermann P., Knoflacher H., S. M. e., editor, *Pedestrian and Evacuation Dynamics 2005.*, pages 455–463. Springer, Berlin, Heidelberg, Berlin.
- Deneubourg, J. L. (1977). Application de l'ordre par fluctuations a la description de certaines étapes de la construction du nid chez les Termites. *Insectes Sociaux*, 24(2) :117–130.
- Deneubourg, J. L., Lioni, A., & Detrain, C. (2002). Dynamics of aggregation and emergence of cooperation. *Biological Bulletin*, 202(3) :262–267.
- Depickère, S., Fresneau, D., & Deneubourg, J. L. (2004). Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (Formicidae) : Influence of polyethism. *Insectes Sociaux*, 51(1) :81–90.
- Detrain, C. & Deneubourg, J. L. (2006). Self-organized structures in a superorganism : do ants "behave" like molecules? *Physics of Life Reviews*, 3(3) :162–187.
- Dornhaus, A., Powell, S., & Bengston, S. (2012). Group Size and Its Effects on Collective Organization. *Annual Review of Entomology*, 57(1) :123–141.
- Downing, H. A. & Jeanne, R. L. (1990). The regulation of complex building behaviour in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Animal Behaviour*, 39(1) :105–124.
- Dussutour, A. & Simpson, S. J. (2008). Description of a simple synthetic diet for studying nutritional responses in ants. *Insectes Sociaux*, 55(3) :329–333.
- Edney, E. B. (1977). *Water balance in land arthropods.* , Berlin. Springer-Verlag, Berlin, springer-v edition.
- Eggleton, P. (2011). An Introduction to Termites : Biology, Taxonomy and Functional Morphology. In Bignell, D. E., Roisin, Y., & Lo, N., editors, *Biology of Termites : a Modern Synthesis*, pages 1–26. Springer.
- Emerson, A. E. (1952). The neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). *American Museum OF Natural History*, 99 :475–540.
- Engel, M. S. & Krishna, K. (2004). Family-Group Names for Termites (Isoptera). *American Museum Novitates*, 3432 :1–9.
- Feltell, D. & Bai, L. (2008). An individual approach to modelling emergent structure in termite swarm systems Henrik Jeldtoft Jensen. *International Journal of Modelling, Identification and Control*, 3(1) :29–40.

- Fernandes, P. M., Czepak, C., & Veloso, V. R. S. (1998). Cupins de montículo em pastagens : prejuízo real ou praga estética ? In Fontes, L. R. & Berti Filho, E., editors, *Cupins. O desafio do conhecimento*, pages 187–210. Piracicaba : FEALQ, Piracicaba, piracicaba edition.
- Ferreira de Barros, M. F. (1994). *Os ninhos de Cornitermes cumulans (Kollar, 1832) e Cornitermes bequaerti (Emerson, 1952) (Isoptera : Termitidae) : Estrutura, População e Animais Associados*. PhD thesis, UNESP Botucatu.
- Field, M. A. & Duncan, F. D. (2013). Does thermoregulation occur in the mounds of the harvester termites, *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) (Isoptera : Termitidae)? *African Entomology*, 21 :45–57.
- Fisher, B. L. (2010). Biogeography. In Lach, L., Parr, C. L., & Abbott., K. L., editors, *Ant Ecology*, chapter Biogeograp, pages 18–37. Oxford University Press, Oxford, New York, oxford bio edition.
- Fouquet, D. (2011). *Construction du nid des termites Procornitermes araujoii*. PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Fouquet, D., Costa-Leonardo, A. M., Fournier, R., Blanco, S., & Jost, C. (2014). Coordination of construction behavior in the termite *Procornitermes araujoii* : structure is a stronger stimulus than volatile marking. *Insectes Sociaux*, 61(3) :253–264.
- Gautam, B. K. & Henderson, G. (2011). Relative Humidity Preference and Survival of Starved Formosan Subterranean Termites (Isoptera : Rhinotermitidae) at Various Temperature and Relative Humidity Conditions. *Environmental Entomology*, 40 :1232–1238.
- Gay, F. & Calaby, J. (1970). Termites of the Australian region. In Krishna, K. & Weesner, F., editors, *Biology of Termites*, pages 393–448. Academic press, New York, New York.
- Geyer, J. (1951). A comparison between the temperatures in a termite supplementary fungus garden and in the soil at equal depths. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 14 :36–43.
- Gibbs, A. & Pomonis, J. G. (1995). Physical properties of insect cuticular hydrocarbons : The effects of chain length, methyl-branching and unsaturation. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part B : Biochemistry and Physiology*, 112(2) :243–249.
- Gibbs, A. G. (1998). Water-Proofing Properties of Cuticular Lipids. *American Zoologist*, 38(3) :471–482.

- Gibbs, A. G. & Rajpurohit, S. (2010). Cuticular lipids and water balance. In Blomquist, G. J. & Bagnères, A.-G., editors, *Insect Hydrocarbons : Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*, number December, chapter 6, pages 100–120. Cambridge University Press, Cambridge, Cambridge edition.
- Gilliard, E. (1969). *Birds of paradise and Bowerbirds*. AMNH : Natural History Press ; First Edition edition.
- Giraudin, A. (2009). *Mise en évidence d'un marquage impliqué dans les constructions épigées du nid de la fourmi Lasius niger*. PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Gontijo, T. A. & Domingos, D. J. (1991). Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(4) :523.
- Grassé, P.-P. (1939). La reconstruction du nid et le travail collectif chez les termites supérieurs. *The Journal of Psychology*, 36 :370–396.
- Grassé, P.-P. (1958). Sur le nid et la biologie de *Cornitermes cumulans* (Kollar), Termites Brésilien. *Insectes Sociaux*, 5 :189–199.
- Grassé, P.-P. (1959). La Reconstruction Du Nid Et Les Coordinations Interindividuelles chez *Bellicositermes Natalensis* et *Cubitermes* Sp. La Théorie De La Stigmergie : Essai D'Interpretation Du Comportement Des Termites Constructeurs. *Insectes Sociaux*, 6 :41–80.
- Grassé, P.-P. (1967). Nouvelles Expériences Sur le Terme de Müller (*Macrotermes Mülleri*) Et Considérations Sur La Théorie De La Stigmergie. *Insectes Sociaux*, XIV :73–102.
- Grassé, P.-P. & Noirot, C. (1948). La biologie et les constructions du Terme, *Apicotermes arquieri*. *Les Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, 227 :735–736.
- Grassé, P.-P. & Noirot, C. (1961). Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes Sociaux*, 8 :311–359.
- Greaves, T. (1964). Temperature studies of termite colonies in living trees. *Australian Journal of Zoology*, 12 :250–262.
- Grigg, G. C. (1973). Some Consequences of the Shape and Orientation of 'magnetic' Termite Mounds. *Australian Journal of Zoology*, 21(1942) :231–237.
- Hangartner, W. (1969). Carbon Dioxide, a Releaser for Digging Behavior in *Solenopsis Geminata* (Hymenoptera : Formicidae). *Psyche : A Journal of Entomology*, 76 :58–67.
- Hansell, M. (2005). *Animal architecture*. Oxford University Press, New York.

- Hansell, M. (2007). *Built by animals : the natural history of animal architecture*. Oxford University Press, New York.
- Hansell, M. H., Ruxton, G. D., & Ennos, a. R. (2014). Collected and self-secreted building materials and their contributions to compression and tension structures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112 :625–639.
- Holdaway, F. & Gay, F. (1948). Temperature studies of the habitat of *Eutermes exitiosus* with special references to the temperatures within the mound. *Australian Journal of Scientific Research*, B1 :464–493.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Hood, W. G. & Tschinkel, W. R. (1990). Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology*, 15(1) :23–35.
- Horstmann, K. & Schmid, H. (1986). Temperature regulation in nests of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.*, 11(5) :229–236.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J. L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., & Theraulaz, G. (2005). Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, 69(1) :169–180.
- Jones, J. C. & Oldroyd, B. P. (2006). Nest Thermoregulation in Social Insects. *Advances in Insect Physiology*, 33(06) :153–191.
- Jones, R. J. (1979). Expansion of the nest of *Nasutitermes costalis*. *Insectes Sociaux*, 26 :322–342.
- Jonkman, J. C. M. (1980). The external and internal structure and growth of nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hym. : Formicidae). Part II. The internal nest structure and growth. *Z. ang. Ent.*, 89(3) :217–246.
- Josens, G. (1971). Variations thermiques dans les nids de *Trinervitermes geminatus* Wasmann, en relation avec le milieu extérieur dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Insectes Sociaux*, 18(1) :1–14.
- Joseph, G. S., Seymour, C. L., Coetzee, B. W. T., Ndlovu, M., Torre, A. D. L., Suttle, R., Hicks, N., Oxley, S., & Foord, S. H. (2016). Microclimates mitigate against hot temperatures in dryland ecosystems : termite mounds as an example. *Ecosphere*, 7(11) :1–10.
- Jost, C., Haifig, I., Camargo-Dietrich, C., & Costa-Leonardo, A. (2012). A comparative tunnelling network approach to assess interspecific competition effects in termites. *Insectes Sociaux*, 59 :369–379.

- Jost, C., Verret, J., Casellas, E., Gautrais, J., Challet, M., Lluc, J., Blanco, S., Clifton, M. J., & Theraulaz, G. (2007). The interplay between a self-organized process and an environmental template : corpse clustering under the influence of air currents in ants. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 4(12) :107–16.
- Kadochová, Š. & Frouz, J. (2013). Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on *Formica rufa*. *F1000Research*, 2(280) :1–15.
- Kadochová, Š. & Frouz, J. (2014). Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Sociaux*, 61(3) :297–306.
- Kasimova, R. G., Tishin, D., Obnosov, Y. V., Dlussky, G. M., Baksht, F. B., & Kacimov, A. R. (2014). Ant mound as an optimal shape in constructal design : Solar irradiation and circadian brood/fungi-warming sorties. *Journal of Theoretical Biology*, 355 :21–32.
- Khuong, A. (2013). *Modèle comportemental de la dynamique de construction de la structure épigée du nid chez la fourmi Lasius niger : Approches expérimentales et théoriques*. PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Khuong, A., Gautrais, J., Perna, A., Sbaï, C., Combe, M., Kuntz, P., Jost, C., & Theraulaz, G. (2016). Stigmergic construction and topochemical information shape ant nest architecture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(5) :1303–1308.
- Khuong, A., Lecheval, V., Fournier, R., Blanco, S., Weitz, S., Bezian, J.-J., & Gautrais, J. (2013). How do ants make sense of gravity? A Boltzmann Walker analysis of *Lasius niger* trajectories on various inclines. *PloS one*, 8(10) :e76531.
- King, H., Ocko, S., & Mahadevan, L. (2015). Termite mounds harness diurnal temperature oscillations for ventilation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(37) :11589–11593.
- Kleineidam, C. J., Ernst, R., & Roces, F. (2001). Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften*, 88(7) :301–305.
- Korb, J. (2003). Thermoregulation and ventilation of termite mounds. *Naturwissenschaften*, 90(5) :212–219.
- Korb, J. (2011). Termite mound architecture, from function to construction. In Bignell, D., Roisin, Y., & Lo, N., editors, *Biology of Termites : A Modern Synthesis*, pages 349–373. Springer Press, Heidelberg, springer p edition.

- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1998a). Experimental heating of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds : what role does microclimate play in influencing mound architecture? *Insectes Sociaux*, 45(3) :335–342.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1998b). The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes Sociaux*, 45(1) :51–65.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1999). The architecture of termite mounds : a result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange? *Behavioral Ecology*, 10(3) :312–316.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2000). Thermoregulation of termite mounds : what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? *Insectes Sociaux*, 47(4) :357–363.
- Ladley, D. & Bullock, S. (2005). The role of logistic constraints in termite construction of chambers and tunnels. *Journal of Theoretical Biology*, 234 :551–564.
- Lecheval, V. (2013). *How do the support inclination and the temperature affect the ant motion?* PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Lenoir, A. & Ataya, H. (1983). Polyethisme et Répartition des Niveaux d ' Activité chez la fourmi *Lasius niger*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 63 :213–232.
- Lockey, K. H. (1988). Lipids of the insect cuticle : origin, composition and function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B : Comparative Biochemistry*, 89(4) :595–645.
- Lopes de Oliveira, M. I., Benito, N. P., De Camargo, A. J. A., De Fátima Guimarães, M., & Brossard, M. (2012). Atividade de colônias de *Cornitermes Cumulans* (Isoptera, Nasutitermitinae) sobre estruturas edáficas macro e microagregadas em casa de vegetação. *Semina : Ciências Agrárias, Londrina*, 33(5) :1733–1744.
- Lüscher, M. (1961). Air-conditioned termite nests. *Scientific American*, 205((1)) :138–145.
- Malaka, S. L. O. (1977). Temperature Studies of the Mounds and Environment of *Amitermes evuncifer* Silvestri (Isoptera : Termitidae). *Australian Journal of Zoology*, 25 :711–719.
- Marques da Costa, B. (2003). Types of grazing lands under the ecologic point of view.
- Miramontes, O. & Desouza, O. (2008). Individual basis for collective behaviour in the termite , *Cornitermes cumulans*. *Journal of Insect Science*, 8(24) :1–11.
- Mukerji, D. (1970). Embryology of termites. In Krishna, K. & Weesner, F., editors, *Biology of Termites*, pages 37–72. New York Academic Press, New York, new york a edition.

- Nobre, T., Rouland-Lefèvre, C., & Aanen, D. K. (2011). Comparative Biology of Fungus Cultivation in Termites and Ants. In Bignell, D. E., Roisin, Y., & Lo, N., editors, *Biology of Termites : A Modern Synthesis*, pages 193–210.
- Noirot, C. & Darlington, J. P. (2000). Termite nests : architecture, regulation and defence. In Abe, T., Bignell, D. E., & Higashi, M., editors, *Termites : Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*, pages 121–139. Kluwer Academic Publishers, London, kluwer aca edition.
- Ocko, S. A., King, H., Andreen, D., Bardunias, P., Turner, J. S., Soar, R., & Mahadevan, L. (2017). Solar-powered ventilation of African termite mounds. *The Journal of Experimental Biology*, 220(18) :3260–3269.
- Oms, C. S., Cerdá, X., & Boulay, R. (2017). Is phenotypic plasticity a key mechanism for responding to thermal stress in ants? *Die Naturwissenschaften*, 104(5-6) :42.
- Pechabadens, C. (2014). *Role of pheromones in termite construction behavior and estimation of their evaporation rate*. PhD thesis, Université Toulouse 3 - Paul Sabatier, France.
- Petersen, K., Bardunias, P., Napp, N., Werfel, J., Nagpal, R., & Turner, S. (2015). Arrestant property of recently manipulated soil on *Macrotermes michaelseni* as determined through visual tracking and automatic labeling of individual termite behaviors. *Behavioural Processes*, 116 :8–11.
- Pisarski, B. & Czechowski, W. (1978). Influence de la pression urbaine sur la myrmecofaune. *Memorabilia Zoologica*, 29 :109–128.
- Powell, R. & Stradling, D. (1986). Factors influencing the growth of *Attamyces bromatificus*, a symbiont of attine ants. *Transactions of the British Mycological Society*, 87(2) :205–213.
- Prigogine, I. (1967). On Symmetry-Breaking Instabilities in Dissipative Systems. *The Journal of Chemical Physics*, 46 :3542.
- Prigogine, I. (1968). Symmetry Breaking Instabilities in Dissipative Systems. II. *The Journal of Chemical Physics*, 48 :1695.
- Ptáček, P., Brandštetr, J., & Šoukal, F. (2013). Investigation of Subterranean Termites Nest Material Composition , Structure and Properties. In Mastai, Y., editor, *Materials Science - Advanced Topics*, pages 519–549. InTech.
- Quinlan, R. J. & Cherrett, J. M. (1977). The role of substrate preparation in the symbiosis between the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. *Ecological Entomology*, 2(2) :161–170.

- R Core Team (2017). *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Römer, D. (2014). *Where and how to build? Influence of social and environmental cues on nest building behavior in leaf-cutting ants*. PhD thesis, Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
- Römer, D. & Roces, F. (2014). Nest enlargement in leaf-cutting ants : Relocated brood and fungus trigger the excavation of new chambers. *PLoS ONE*, 9(5) :e97872.
- Roonwal, M. L. (1970). Measurement of termites (Isoptera) for taxonomic purposes. *Journal of Zoological Society of India*, 21 :9–66.
- Sattar, A., Naeem, M., & Ul-Haq, E. (2013). Impact of environmental factors on the population dynamics , density and foraging activities of *Odontotermes lokanandi* and *Microtermes obesi* in Islamabad. *SpringerPlus*, 349(2) :1–7.
- Scharf, M. E., Buckspan, C. E., Grzymala, T. L., & Zhou, X. (2007). Regulation of polyphenic caste differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes* by interaction of intrinsic and extrinsic factors. *The Journal of Experimental Biology*, pages 4390–4398.
- Schmidt, A., Jacklyn, P., & Korb, J. (2014). 'Magnetic' termite mounds : Is their unique shape an adaptation to facilitate gas exchange and improve food storage ? *Insectes Sociaux*, 61 :41–49.
- Smith, A. P. (1978). An investigation of the mechanisms underlying nest construction in the mud wasp *Paralastor* sp. (Hymenoptera : Eumenidae). *Animal Behaviour*, 26 :232–240.
- Sponsler, R. C. & Appel, A. G. (1991). Temperature Tolerances Of The Formosan And Eastern Subterranean Termites (Isoptera : Rhinotermitidae). *Journal of Thermal Biology*, 16(1) :41–44.
- Stradling, D. J. (1970). The estimation of worker ant populations by the mark-release-recapture method : an improved marking technique. *J Anim Ecol*, 39(3) :575–591.
- Theraulaz, G. & Bonabeau, E. (1999). A Brief History of Stigmergy. *Artificial Life*, 5(2) :97–116.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J.-L. (1998). The origin of nest complexity in social insects. *Complexity*, 3(6) :15–25.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift fur Tierpsychologie (Ethology)*, 20 :410–433.

- Tizón, R., Wulff, J. P., & Peláez, D. V. (2014). The effect of increase in the temperature on the foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera : Formicidae). *Zoological Studies*, 53(1) :1–13.
- Tougeron, K., van Baaren, J., Burel, F., & Alford, L. (2016). Comparing thermal tolerance across contrasting landscapes : First steps towards understanding how landscape management could modify ectotherm thermal tolerance. *Insect Conservation and Diversity*, 9(3) :171–180.
- Turner, J. S. & Soar, R. C. (2008). Beyond biomimicry : What termites can tell us about realizing the living building . In *First International Conference on Industrialized, Intelligent Construction (I3CON)*, number May, pages 14–16.
- Turner, S. J. (1994). Ventilation and thermal constancy of a colony of a southern African termite (*Odontotermes transvaalensis* : Macrotermitinae). *Journal of Arid Environments*, 28 :231–248.
- Turner, S. J. (2000). *The Extended Organism : The Physiology of Animal-Built Structures*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Turner, S. J. (2001). On the mound of *Macrotermes michaelseni* as an organ of respiratory gas exchange. *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, 74(6) :798–822.
- Van Oudenhove, L., Billoir, E., Boulay, R., Bernstein, C., & Cerdá, X. (2011). Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. *Naturwissenschaften*, 98(12) :1009–1017.
- Vogel, S. (1978). Organisms that Capture Currents. *Scientific American*, 239(2) :128–139.
- Vogel, S. (1981). *Life in moving fluids*. Boston, Massachusetts : Willard Grant Press., Boston, Massachusetts, boston, ma edition.
- Vogel, S. & Bretz, W. (1972). Interfacial organisms : Passive ventilation in the velocity gradients near surfaces. *Science*, 175 :210–211.
- Wagner, R. H. (1967). Application of a Thermal Gradient Application Bar to the Study of Germination Patterns in Successional Herbs. *American Midland Naturalist*, 77(1) :86–92.
- Weaver, C. M. (1987). A Comparison of Temperatures Recorded in Nest Chambers Excavated in Termite Mounds by the Golden-shouldered Parrot. *Emu*, 87(1) :57.
- Weidenmüller, A., Kleineidam, C. J., & Tautz, J. (2002). Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Animal Behaviour*, 63(6) :1065–1071.

BIBLIOGRAPHIE

- Weir, J. S. (1973). Air Flow, Evaporation and Mineral Accumulation in Mounds of *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *The Journal of Animal Ecology*, 42(3) :509–520.
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Yamane, S. (1988). A Preliminary Note of the Thermal Property in Two Different Types of *Ropalidia* Combs (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyu, Tokyo*, 56(4) :896–900.

Functional aspects and morphogenesis of termite and ant nests: effects of temperature and humidity

ABSTRACT

For many social insects, the nest is a central element for the colony's survival. A presumed function of the nest is to ensure protection against climatic fluctuations of the environment. One has to ask how the nests achieve to regulate such abiotic factors, and whether this factors modulate the construction behavior and thus the architecture of the nests. For all these questions only partial and fragmentary answers exist in the literature.

The first aim of this thesis was to investigate the putative thermo regulating property of termite nests. We focused on two termite species found in the Brazilian cerrado: *Cornitermes cumulans* and *Procornitermes araujoi*. These two sympatric species both build nests consisting of an hypogeous and of an epigeous part. If these structures might seem similar, the internal architecture and the nest composition are quite different. We first aim to investigate whether these differences between the two structures influence their thermo regulating property. To do so, we monitored the temperatures inside the nests of the two species and we proposed a methodology to study the heat diffusion dynamics inside the structures. We also monitored the relative humidity, a factor that is essential for termite survival but that proved to be more complicated to understand. To complement this field work, we tested the survival of the two termite species in different conditions of temperature and relative humidity to test whether they present some adaptations to resist to such conditions related to their living environment.

The second aim of this thesis was to study the effects of abiotic factors and more precisely temperature on the nest construction process. In fact, abiotic factors are known to affect insects' behavior, as much on the individual than on the collective level. Here we used the ant *Lasius niger* in which the construction behavior had already have modelled. This really common species of the northern hemisphere build a nest also made of an hypogeous and of an epigeous part. In the lab, the workers quickly build pillars that they covered by caps and thereby established the first basis of the structure. We performed an experiment where we constrained ants to build under different temperature conditions to test the effect of this abiotic factor on the emerging architecture. It is then possible to establish a quantitative and qualitative description of the architecture by scanning the structure thanks to a surface scanner or with X-ray tomography. Before studying the construction behavior, we first did an experiment to study the ants thermal preferendum.

We found temperature regulation in the nest to follow the common heat equation where architecture only modifies the speed of heat diffusion in the nest. The studied environmental factors had complex effects on termite survival, ant distribution and the emerging ant architectures, the latter in agreement with the predictions of the construction model. However, we are still far from a coherent understanding of the interplay between the regulation of abiotic factors by the nest, their effect on his architecture architecture, and their influence on the animal's life history parameters.

Keywords: termite – ant – *Procornitermes araujoi* – *Cornitermes cumulans* – *Lasius niger* – nest – construction – temperature – humidity – thermoregulation – thermotolerance – desiccation

AUTEUR : Rémi GOUTTEFARDE

TITRE : *Aspects fonctionnels et morphogénèse des nids de termites et de fourmis : effets de la température et de l'humidité*

DIRECTEURS DE THÈSE : Christian JOST et Richard BON

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Université Toulouse 3 – Paul Sabatier, Toulouse, 15/12/2017

RÉSUMÉ

Chez de nombreuses espèces d'insectes sociaux, le nid joue un rôle central dans la survie de la colonie. Une fonction supposée du nid est d'assurer une protection contre les fluctuations climatiques importantes. Il est donc nécessaire d'étudier la façon dont les nids construits par les animaux régulent les facteurs abiotiques et réciproquement comment ces facteurs modulent le comportement constructeur et en conséquence l'architecture de ces nids. Pour toutes ces questions, des réponses partielles et fragmentaires existent dans la littérature.

Le premier objectif de cette thèse consiste à étudier les propriétés thermorégulatrices supposées des nids de termites. Nous avons choisi comme modèles d'étude deux espèces de termites du *cerrado* brésilien, *Cornitermes cumulans* et *Procornitermes araujo*. Ces deux espèces sympatriques construisent toutes les deux des nids composés d'une partie hypogée et d'une partie épigée. Si les nids de ces deux espèces offrent une morphologie externe similaire, les architectures internes diffèrent nettement et les parois externes semblent également posséder des propriétés différentes. Nous avons exploré si ces différences de structure étaient liées à des différences dans leurs propriétés thermorégulatrices. Nous avons enregistré les températures dans les nids de ces deux espèces et proposé une méthodologie pour étudier la dynamique de diffusion de la chaleur en leur sein. Des mesures de l'humidité relative, plus difficiles à traiter, sont également discutées. En complément de ces travaux de terrain, nous avons testé la survie des termites soumis à différentes conditions de température et d'hygrométrie. Ces expériences ont permis de tester l'hypothèse d'adaptation des individus aux conditions abiotiques potentiellement différentes, en relation avec les milieux de vie de ces deux espèces.

Le second objectif de cette thèse vise à apprécier l'effet des facteurs abiotiques, notamment de la température, dans les processus de construction du nid. En effet, les facteurs abiotiques sont connus pour affecter les comportements des insectes, aussi bien au niveau individuel que collectif. Pour aborder ce sujet, nous avons travaillé avec la fourmi *Lasius niger* dont le comportement constructeur, analogue à celui des termites, a déjà été modélisé. Cette espèce de fourmi très commune dans l'hémisphère nord, construit un nid également composé d'une partie sous-terrainne et d'une partie épigée, comme les deux espèces de termites étudiés. En laboratoire, les ouvrières de *L. niger* construisent en quelques heures des piliers qu'elles finissent par recouvrir de plafonds formant les premières bases de la construction. Nous avons étudié le comportement de construction des fourmis sous différentes conditions de températures afin de mesurer l'effet de ce paramètre abiotique sur l'architecture des structures émergentes. Une analyse quantitative et qualitative de l'architecture a été réalisée après avoir scanné ces structures à l'aide d'un scanner de surface et d'un tomographe à rayon X. Avant d'étudier le comportement constructeur, nous avons préalablement réalisé une expérience visant à étudier le préférendum thermique des fourmis.

Nos résultats indiquent que la régulation des températures dans les nids suit l'équation classique de la chaleur où l'architecture pourrait jouer un rôle sur la dynamique de diffusion dans le nid. Les facteurs abiotiques étudiés ont un effet sur la survie des termites, la distribution des fourmis et l'architecture émergente, en accord avec les prédictions d'un modèle de construction précédemment établi. Cependant, nous restons loin d'une compréhension globale de l'interaction entre la régulation des facteurs abiotiques par le nid, leur effet sur l'architecture de ce dernier et leur influence sur les traits d'histoire de vie des individus qui l'occupent.

Mots-clés : termite – fourmi – *Procornitermes araujo* – *Cornitermes cumulans* – *Lasius niger* – nid – construction – température – humidité – thermorégulation – thermotolérance – dessiccation

École doctorale et spécialité : SEVAB, *Écologie, biodiversité et évolution*

Unité de Recherche : *Centre de Recherches sur la Cognition Animale (CRCA) - UMR 5169*