

Marcela Reinecke Bonin

Modelos Matemáticos de Emergência na  
Organização Social para Ação Coletiva:  
Forrageamento de Formigas

Campinas  
2012

Universidade Estadual de Campinas  
Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica  
Departamento de Matemática Aplicada

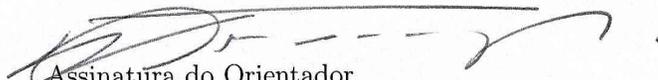
**Marcela Reinecke Bonin**

**Modelos Matemáticos de Emergência na  
Organização Social para Ação Coletiva:  
Forrageamento de Formigas**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de  
Matemática, Estatística e Computação Científica da  
UNICAMP, para obtenção do título de Mestre em  
Matemática Aplicada.

Orientador: Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Junior

Este exemplar corresponde à versão final da Dissertação defendida pela aluna Marcela  
Reinecke Bonin, e orientada pelo Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Junior.

  
Assinatura do Orientador

CAMPINAS, 2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
ANA REGINA MACHADO - CRB8/5467  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E  
COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA - UNICAMP

Bonin, Marcela Reinecke, 1981-  
B641m Modelos matemáticos de emergência na organização social  
para ação coletiva : forrageamento de formigas / Marcela Reinecke  
Bonin. – Campinas, SP : [s.n.], 2012.

Orientador: Wilson Castro Ferreira Junior.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas,  
Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.

1. Modelagem matemática. 2. Forrageamento. 3. Formigas.  
4. Estrutura social. I. Ferreira Junior, Wilson Castro, 1948-. II.  
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Matemática,  
Estatística e Computação Científica. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em inglês:** Mathematical models of social organization for collective  
action : ant foraging

**Palavras-chave em inglês:**

Mathematical models

Foraging

Ants

Social structure

**Área de concentração:** Matemática Aplicada

**Titulação:** Mestre em Matemática Aplicada

**Banca examinadora:**

Wilson Castro Ferreira Junior [Orientador]

João Frederico da Costa Azevedo Meyer

Silvia Martorano Raimundo

**Data de defesa:** 18-05-2012

**Programa de Pós-Graduação:** Matemática Aplicada

**Dissertação de Mestrado defendida em 18 de maio de 2012 e aprovada**

**Pela Banca Examinadora composta pelos Profs. Drs.**



---

**Prof.(a). Dr(a). WILSON CASTRO FERREIRA JUNIOR**



---

**Prof.(a). Dr(a). JOÃO FREDERICO DA COSTA AZEVEDO MEYER**



---

**Prof.(a). Dr(a). SILVIA MARTORANO RAIMUNDO**



# Dedicatória

Aos meus pais, Breno e Suzana,  
à Erika e à Gabriela.



# Agradecimentos

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer aos meus pais, Breno Bonin e Suzana Reinecke, pela educação e suporte que me proporcionaram durante toda a minha vida. Por sempre me incentivarem a estudar e a lutar pelos meus sonhos.

Gostaria de agradecer à UNICAMP e ao IMECC por me receberem durante os anos de Mestrado, aos funcionários da Secretaria pela eficiência e, especialmente, aos Professores do Departamento de Matemática Aplicada por toda a Matemática ensinada. E ao CNPq e à FAPESP pela bolsa parcial.

Ao Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Junior, pela orientação, paciência, apoio e, mais importante, por todo o conhecimento proporcionado que foi fundamental para o desenvolvimento desta Dissertação.

Aos colegas de IMECC, em especial ao Raphael Villamiu por toda ajuda com a parte computacional.

Gostaria de agradecer à minha família por sempre acreditar e torcer por mim, em especial, agradecer à Erika Moura pela colaboração e companheirismo durante os anos de Mestrado.

E um último agradecimento à minha filha, Gabriela, que veio ao mundo, durante o Mestrado, para tornar a minha vida completa.



# Epígrafe

*“O notável, afinal, não é que tenhamos entendido melhor um fenômeno qualquer, mas que possamos entender qualquer coisa que seja.”*

Albert Einstein



# Resumo

O objetivo central desta Dissertação de Mestrado é propor um Modelo Matemático Minimalista para explicar a Dinâmica Forrageadora das Formigas que possa ser desenvolvido em outros modelos, dependendo dos comportamentos analisados. No primeiro capítulo foi feito um levantamento bibliográfico de Modelos Matemáticos Básicos de Dinâmica de Populações que descrevem comportamentos e que podem ser interpretados de diferentes maneiras e, conseqüentemente, aplicados a uma ampla variedade de situações biológicas. Os modelos abordados neste capítulo são: Modelo de Decaimento Poisson-Malthus (Reação Unimolecular de Decaimento); Modelo de Ação de Massas (Holling I); Modelo de Reações Enzimáticas (Michaelis-Menten); Modelo Presa Predador de Holling II e Holling III. No Capítulo 2 foram abordadas a etologia e a sociobiologia das formigas que serviram como fundamentos para a construção dos modelos propostos no Capítulo 3. Simulações numéricas foram realizadas para confirmar a coerência dos modelos com dados biológicos. As três primeiras, e mais simples, simulações foram realizadas levando-se em consideração somente as interações entre os grupos de formigas (internas, escoteiras, exploradoras e recrutadoras), comparando a importância do recrutamento para o forrageamento. Uma quarta simulação levou em consideração a degradação e volatilização dos feromônios nas trilhas, e as duas últimas simulações mostram como a variação na quantidade de alimento (seja ela linear ou cíclica) influenciam na dinâmica populacional das formigas. Observou-se, contudo, que é possível fazer pequenas adequações no modelo proposto para que ele se adapte a diferentes situações, sejam elas provenientes de variações comportamentais das formigas ou variações ambientais. Além disso, é importante destacar que modelos similares, com as devidas interpretações e alterações, podem ser aplicados à dinâmica de outras populações sociais, bactérias, insetos sociais e além deles.

**Palavras-chave:** Modelagem Matemática; Organização Social; Forrageamento; Formigas.

# Abstract

The main goal of this Dissertation is to propose and analyze minimalistic Mathematical Model to explain the social phenomena arising during Ant Colony Foraging. In the first chapter we review some of the basic mathematical models of Population Dynamics that describe fundamental interactive social processes which can be interpreted in many different ways and thus, are applied to construct a wide variety of biological situations. The models covered in this chapter are: Poisson-Malthus Model (Unimolecular Reaction); Law of Mass Action (Holling I); Enzymatic Reaction Model (Michaelis-Menten); Predator-Prey Models (Holling II and Holling III). In Chapter 2 we discuss the ethology and sociobiology of ants that serve as foundations for the construction of the proposed models in Chapter 3. Numerical simulations were performed to confirm the consistency between the mathematical models and the social organization of foraging ants, comparing the importance of recruiting in foraging. Simulations also took into account volatilization and degradation of pheromones from the trails. The last two simulations showed how the change of the food resources (either linearly or cyclic) influence the population dynamics of the ants. It was observed, also, that it is possible to make small adjustments to the proposed model so that it can be adjusted to different situations, whether from ants behaviour changes or environmental variations. Furthermore, it is important to highlight that similar models, with appropriate interpretation and modification, can be applied to other social populations dynamics, bacteria, social insects and beyond.

**Key words:** Mathematical Models; Social Organization; Foraging; Ants.



# Sumário

Dedicatória	v
Agradecimentos	vii
Epígrafe	ix
Resumo	xi
Abstract	xiii
<b>1 Prefácio</b>	<b>1</b>
<b>2 Modelos Matemáticos de Dinâmica de Populações</b>	<b>7</b>
2.1 Modelo de Decaimento Poisson-Malthus (Reação Unimolecular de Decaimento) . . . . .	9
2.2 Modelo de Ação de Massas - Holling I (Reação Bimolecular de Interação)	13
2.3 Modelo de Reações Enzimáticas Michaelis-Menten . . . . .	17
2.4 Modelo Presa Predador de Holling II . . . . .	29
2.5 Modelo Presa Predador de Holling III . . . . .	33
<b>3 Populações de Formigas</b>	<b>41</b>
3.1 Características Gerais . . . . .	41
3.2 A Sociedade das Formigas . . . . .	42
3.3 Forrageamento . . . . .	45
<b>4 Modelos Matemáticos do Forrageamento de Formigas</b>	<b>51</b>
4.1 Modelos Simples Não Interativos Entre Classes Distintas . . . . .	52

4.2	Modelo com Interação Via Feromônio . . . . .	56
4.3	Modelo Interativo com Recrutamento via Contato Direto . . . . .	58
4.4	Modelo Matemático Proposto para o Forrageamento de Formigas . . . . .	60
4.5	Adimensionalização do Modelo Matemático Proposto . . . . .	60
<b>5</b>	<b>Simulações Numéricas</b>	<b>63</b>
5.1	<i>Gnamptogenys moelleri</i> sem recrutamento . . . . .	63
5.2	<i>Gnamptogenys moelleri</i> com recrutamento . . . . .	65
5.3	Formiga do fogo <i>Solenopsis invicta</i> . . . . .	67
5.4	Modelo com Degradação e Volatização do Feromônio . . . . .	70
5.5	Modelo com Variação na Quantidade de Alimento . . . . .	73
5.6	Modelo com Variação Cíclica na Quantidade de Alimento . . . . .	74
<b>6</b>	<b>Discussão</b>	<b>79</b>
<b>A</b>	<b>Programa do Modelo Proposto para a Dinâmica de Forrageamento de Formigas</b>	<b>85</b>
<b>B</b>	<b>Programa do Modelo Proposto com Degradação de Feromônio</b>	<b>87</b>
<b>C</b>	<b>Programa do Modelo Proposto com Variação Linear na Quantidade de Alimento</b>	<b>89</b>
<b>D</b>	<b>Programa do Modelo Proposto com Variação Cíclica na Quantidade de Alimento</b>	<b>91</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>93</b>

# Capítulo 1

## Prefácio

Podemos definir Biomatemática como um ramo científico onde se desenvolvem métodos e modelos matemáticos destinados ao estudo de problemas biológicos. Há séculos a Matemática vem sendo empregada como instrumento intelectual para a elucidação de diversos “enigmas” e problemas da natureza física e, recentemente, também da biológica.

O tema mais pertinente e fundamental da Biologia pode ser genericamente denominado “Dinâmica Populacional”, que compreende o estudo dos processos de variação quantitativa e qualitativa de populações biológicas, incluindo desde moléculas bioquímicas até o próprio *homo sapiens*, passando por células, microorganismos, insetos e animais superiores.

O início da Biomatemática pode ser convincentemente fixado no ano de 1760, quando foi publicado o histórico e seminal trabalho de Leonhard Euler (1707-1783) “A general investigation into the mortality and multiplication of the human species” [28] (traduzido e reproduzido). Embora este artigo tenha permanecido obscuro e pouco mencionado ao longo dos séculos <sup>1</sup>, a “popularização” ideológica de seus resultados por Thomas R. Malthus (1766-1834) no seu mais famoso ensaio (“An Essay of the Principal of Population”), foi inspiração para Charles Darwin (1809-1882) [20] [19] e

---

<sup>1</sup>Tanto que em 1959, H. von Foerster publicou o muito citado artigo “Some remarks on changing populations” [31] onde ele obtém essencialmente a mesma equação obtida originalmente por Euler dois séculos antes sem mencioná-lo, certamente por não conhecê-lo. Curiosamente, muitos textos modernos ainda se referem a esta equação como sendo Equação de von Foerster, enquanto outros a atribuem a Kermack-McKendrick, Alfred Lotka, A. Cole, etc. O próprio Darwin se refere ao trabalho de Euler em uma nota de rodapé em uma re-edição de seu famoso “The Origin of Species”, possivelmente após ter sido alertado por algum leitor da edição original.

Alfred R. Wallace (1823-1913) e, sendo assim, se constitui em um marco fundamental para toda a Biologia Moderna.

Os experimentos de Genética de Gregor J. Mendel (1822-1884) (1865) deram origem, muito tempo depois, a uma outra vertente de Dinâmica Populacional mais matemática com R. Fisher (1890-1962), seguido por Sewall Wright (1889-1988) e outros. A dinâmica de populações em um sentido mais demográfico, tal como abordada por Euler, desenvolveu-se com os trabalhos de S. D. Poisson (1781-1840), D. Bertoulli (1700-1782), P. F. Verhulst (1804-1849) em 1838 e, posteriormente, com a inclusão de interações do tipo presa predador com Alfred Lotka (1880-1949), Vito Volterra (1860-1940) (1910 e 1926) e C. S. Holling (1930-) em 1959.

Hoje em dia, e cada vez mais, os métodos matemáticos da Dinâmica de Populações vem sendo aplicados aos mais variados contextos biológicos, como em Epidemiologia [1], Neurobiologia [68], Imunologia [55] [71], Oncologia [68], Ecologia [56], Teoria da Evolução e Genética de Populações [12] [70] e, em Sociobiologia, que será o tema geral abordado nesta dissertação.

As ferramentas matemáticas utilizadas nestes estudos são as mais variadas e dependem do problema em questão, sendo provenientes principais das teorias de Sistemas Dinâmicos, Probabilidade, Equações Diferenciais Ordinárias e Parciais, dentre outras.

Neste trabalho iremos fazer uso de alguns conceitos fundamentais para a construção de Modelos Matemáticos de Dinâmica Populacional e, por esta razão, os apresentaremos inicialmente na forma que nos parece mais apropriada para a sua aplicação no tema central da dissertação, que nem sempre é aquela presente em livros textos. Como as populações que aboraremos são categoricamente discriminadas (isto é, em número finito pequeno e, não distribuídas) os modelos matemáticos serão descritos por Sistemas de Equações Diferenciais Ordinárias. Iniciaremos com os estudos de populações isoladas *Modelo de Decaimento Malthus-Poisson* (Seção 2.1) e passaremos em seguida ao estudo de populações que se considera as interações inter ou intra-específicas (dependendo da interpretação do modelo) representadas pelos Modelos de Holling I, II e III (Seções 2.2 a 2.5). Com este Capítulo 2 concluímos a apresentação dos fundamentos que serão utilizados para a construção dos modelos matemáticos.

Após esta visão mais ampla sobre os Modelos Matemáticos de Dinâmica de Populações, focalizaremos nossa atenção na Sociobiologia, tal como ela se originou na década de 1970 com os trabalhos de Edward O. Wilson (“The Insect Societies” [96] e

“Sociobiology: The New Synthesis” [97]) e com a escola de Jean Louis Deneubourg da Université Libre de Buxelles, também sobre insetos sociais, especialmente, formigas. Diga-se de passagem que esses trabalhos foram procedidos por Karl von Fisch, K. Lorenz e N. Tinbergen (que compartilham o Prêmio Nobel de Fisiologia em 1973) e, no Brasil, pela escola de W. Estevam Kerr (USP-Ribeirão Preto e Universidade Federal de Uberlândia), que se especializou em meliponíneas (abelhas sem ferrão).

Nos livros acima mencionados, Edward Wilson, introduz o conceito de *Sociobiologia* para o estudo de populações de insetos sociais (formigas, abelhas, vespas e cupins), em seu primeiro livro, que ele extrapola para o comportamento social de todas as sociedades animais, incluindo os vertebrados e a população humana, em seu segundo livro. Em ambos, são analisadas com especial atenção a comunicação entre os indivíduos e a divisão de trabalho que decorrem da teoria genética da origem do comportamento social, biologia evolutiva [96] [98]. Mais especificamente, iremos abordar a Sociobiologia das Formigas, tema muito bem desenvolvido por Wilson, juntamente Bert Hölldobler em seus livros “The Ants”, de 1990 [46], ganhador do prêmio Pulitzer e o mais recente, de 2009, “The Superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies” [47].

A hipótese de existência rígida de castas geneticamente distinguidas, utilizada inicialmente por E. O. Wilson, foi posteriormente modificada por Deborah Gordon, pesquisadora da Stanford University, a partir da década de 1980, com seus trabalhos experimentais sobre o comportamento de formigas, muito bem descrito em seu livro “Ants at work” [37]. Nesta teoria, denominada por ela de *Teoria de Alocação de Tarefas*, as subpopulações de uma colônia variam dinamicamente em dependência de informações bioquímicas e de contato entre si e por estímulos exteriores, ou seja, por intermédio de interações e não apenas por determinação da casta. Gordon publicou diversos artigos sobre a organização de colônia de formigas [39], investigando como os indivíduos da colônia, usando informações locais, produzem o comportamento da colônia como um todo, o que levou a conclusão de que elas agem sem um sistema centralizado [38], e de que a troca de tarefas exercidas varia com a idade e tamanho das formigas [36]. Gordon observou que a decisão das tarefas depende de experiências recentes e da frequência de breves encontros entre elas, ou seja, a tomada de decisões baseia-se na taxa de interações e na concentração de feromônios (hidrocarbonetos) [42], que são substâncias de comunicação. O ajuste na atividade forrageadora da colônia, de acordo com esta observação, se dá por um sistema de feedback baseado no padrão de encontros entre as formigas inativas no formigueiro e as forrageadoras

que obtiveram sucesso em sua busca por alimento [35] [39].

Os modelos que apresentaremos partem destas hipóteses e descendem diretamente dos trabalhos de Gordon e a contribuição da escola de David Sumpter (Uppsala Universitet) [37] [85].

Trabalhos experimentais e pioneiros com formigas e outros insetos sociais foram realizados por Jean-Louis Deneubourg, com o objetivo de entender processos de auto-organização de sistemas biológicos, comportamento emergente, comportamento coletivo e de agregação, estrutura dissipativa, sistema dinâmico não-linear aplicado à biologia e sistemas complexos biológicos [21]. Deneubourg e outros pesquisadores fizeram diversos experimentos com formigas, nos quais elas tinham dois caminhos (pontes) para chegar até a fonte de alimento [26] [25] [62], com o objetivo de compreender as tomadas de decisões individuais e, conseqüentemente, a inteligência coletiva da sociedade de formigas. Modelos matemáticos para a descrição destes comportamentos foram desenvolvidos, dentre outros, por Raul A. Assis em sua dissertação de mestrado IMECC-DMA-Unicamp [2]. Decendentes diretos da escola de Bruxelas, E. Bonabeau, M. Dorigo, e G. Theraulaz, vem desenvolvendo algoritmos computacionais de uso comercial e científico (“AntCol”) inspirados no comportamento forrageador de insetos sociais, especialmente formigas [9]. Com isso, se vê que não somente a Biologia lucra com a utilização de Modelos Matemáticos, mas estes também são gradualmente favorecidos neste intercambio, em particular nesta área.

A recente escola liderada por David Sumpter (Departamento de Matemática da Uppsala Universitet, Suécia) utiliza modelos matemáticos para a descrição e compreensão do que se denomina *Comportamento Coletivo* [85] e baseia-se na colaboração com os biólogos Stephen Pratt (Cornell University) e Madeleine Beekman (University of Sidney) [6] [84] [87]. Estuda-se, neste caso, o surgimento de diversos comportamentos sociais complexos descentralizados (insetos sociais). Identificando-se as regras de comportamentos e os sinais usados pelos indivíduos, o grupo propõe hipóteses e faz experimentos com o objetivo de compreender os sistemas biológicos e as interações produzidas pelos indivíduos, de forma a resultar no comportamento da colônia como um todo, fazendo assim, uma analogia entre os organismos individuais e o colonial, ou superorganismo [86] [75].

Muitos outros pesquisadores vem estudando o comportamento social das formigas, bem como seu comportamento forrageador, entre eles podemos ainda mencionar o biólogo Nigel Franks na University of Bristol [83] [67]; e os pesquisadores Eric Bonabeau, Marco Dorigo e Guy Theraulaz, com seu trabalho sobre a inteligência do

formigueiro [9].

Sendo assim, no Capítulo 3 iremos abordar as principais escolas referentes aos estudos de Sociobiologia de Formigas, entre eles: Bert Hölldobler e Edward O. Wilson [46] [47] [96]; Deborah Gordon [35]-[40] [43] [81]; Jean-Louis Deneubourg [10] [22] [25] [62]; David Sumpter, Stephen C. Pratt e Madeleine Beekman [6] [84] [87]; Eric Bonabeau e Guy Theraulaz [10].

No Capítulo 4 aplicaremos as ferramentas matemáticas abordadas no Capítulo 2 a alguns dos fenômenos biológicos abordados no Capítulo 3, de forma a construir alguns Modelos Matemáticos para a Sociobiologia de Formigas, que é o objetivo central desta dissertação.

Simulações Numéricas serão feitas no Capítulo 5 para exemplificar os modelos trabalhados no Capítulo 4, assim como comparar os resultados obtidos das simulações numéricas dos modelos com os dados obtidos experimentalmente. As primeiras simulações serão feitas baseadas nos artigos de Rodrigo Cogni e Paulo S. Oliveira, da Universidade de Campinas, sobre as observações das formigas brasileiras *Gnamptogenys moelleri* sem e com recrutamento [16] [17]. Posteriormente, utilizaremos dados da formiga *Solenopsis invicta* [99] e, considerando que estas utilizam-se do recrutamento para o forrageamento de forma mais eficiente, ou seja, envolvem mais formigas em tal atividade, faremos adaptações ao modelo principal, de forma a percebermos como as taxas de feromônio e variação de alimento podem interferir na dinâmica de forrageamento de formigas.

E por fim, no Capítulo 6 iremos discutir os resultados obtidos nesta dissertação e compará-los com os trabalhos existentes na literatura, assim como propor trabalhos futuros que podem ser derivados desta dissertação.



## Capítulo 2

# Modelos Matemáticos de Dinâmica de Populações

Para este estudo, o termo população é utilizado, de forma ampla, como um grupo de organismos nos quais podemos mensurar as taxas de natalidade, mortalidade, imigração e emigração. As populações aqui encontradas podem ser consideradas como grupos de moléculas, bactérias, plantas ou animais.

Dinâmica de Populações, por sua vez, é uma síntese matemática de uma grande variedade de processos físicos, químicos ou biológicos e tem como objetivo a descrição do número de indivíduos de uma população ao longo do tempo e de suas subpopulações de interesse. Subpopulações de uma espécie analisada são caracterizadas por índices discretos ou contínuos. No primeiro caso, cada subpopulação  $\alpha$  é descrita por um número  $N_\alpha(t)$ , enquanto que no segundo caso, cada população é descrita por uma densidade  $\rho(\alpha, t)$  que é distribuída segundo  $\alpha$ , por exemplo, no espaço ou por idade [29]. Neste trabalho, utilizaremos apenas modelos em que as subpopulações são discretas, em número finito (e pequeno).

A partir de dados iniciais e hipóteses teóricas destas populações e suas subpopulações são construídos os Modelos Matemáticos de Dinâmica de Populações que podem ser aplicados ao estudo de populações de átomos ou moléculas (processos físico-químicos), células (processos fisiológicos), além de populações de animais (em epidemiologia ou sociobiologia), pois vários argumentos e resultados matemáticos são similares e independem do campo de estudo [29].

Modelos Matemáticos para o estudo de Dinâmicas de Populações utilizam Equações Diferenciais Ordinárias (EDO) ou Equações Diferenciais Parciais (EDP), para

descrever o número de indivíduos das subpopulações ao longo do tempo [27] [68]. Neste capítulo estudaremos alguns Modelos Matemáticos básicos de grande importância em Biologia de Populações. Iniciaremos com alguns modelos fundamentais de Dinâmica de População e dos quais dependerão todos os outros: *Modelo de Decaimento Poisson-Malthus*, que é o resultado dos estudos de reações unimoleculares, de decaimento radioativo e dos estudos de crescimento populacional proposto por Thomas Malthus, no qual o crescimento da população é dado por uma taxa constante e independente de sua densidade. Neste caso, não há como prever quando um determinado indivíduo irá nascer ou morrer, nem quando a reação irá ocorrer, levando assim a uma interpretação probabilística para a sua ocorrência (Seção 2.1); e o *Modelo de Ação de Massas – Holling I*, conhecido como “Lei de Ação de Massas” (Reação Bimolecular de Interação), no qual deve haver um encontro (bem sucedido) entre duas moléculas ou indivíduos de populações para que um evento ocorra, resultando no aumento ou diminuição desta população (Seção 2.2).

Em seguida, analisaremos o *Modelo de Reações Enzimáticas de Michaelis-Menten* (1913), um dos precursores no estudo de reações químicas. Os argumentos utilizados nele foram muito importantes para o desenvolvimento da dinâmica de populações em diversas áreas, como ecologia e fisiologia (Seção 2.3). Finalizaremos este capítulo com o estudo de modelos matemáticos voltados especificamente para o entendimento do comportamento de populações (sociobiologia) e ecologia, que é o objetivo deste trabalho: *Modelo Presa Predador de Holling II* (1965), no qual a taxa de predação é constante, porém a mortalidade das presas diminui com a densidade (Seção 2.4); e *Modelo Presa Predador de Holling III* (1978), no qual a atividade de busca do predador aumenta com o aumento da densidade de presas (Seção 2.5).

Sob o ponto de vista matemático consideraremos apenas três tipos de dinâmica populacional: Malthus, Ação de Massas e Holling, que representam padrões de comportamento. Pois o objetivo maior nesta dissertação é enfatizar com exemplos o fato de que modelos matemáticos podem (e devem) ser interpretados de maneira distintas sob o ponto de vista da dinâmica populacional de tal maneira que possam ser aplicadas como constituintes básicos para a descrição de uma ampla variedade de situações biológicas, o que faremos no Capítulo 4.

## 2.1 Modelo de Decaimento Poisson-Malthus (Reação Unimolecular de Decaimento)

Uma reação unimolecular é aquela em que participa apenas uma molécula sem interferência de outras, ou seja, não há encontros nem troca de informações, apenas uma “decisão” espontânea do indivíduo. Este é um processo essencialmente probabilístico: não há como observar um indivíduo e determinar o momento exato em que ocorrerá a “reação”. A hipótese probabilística de ocorrência do episódio que é utilizada neste modelo é chamada de *Processo de Poisson* [63], pois este estudo foi realizado por Siméon Denis Poisson (1781-1840), um notável matemático francês que estudou problemas de EDO e EDP, principalmente aplicados a problemas físicos e químicos [72].

Um fenômeno típico descrito por este modelo é o decaimento radioativo, também descrito por Ernest Rutherford no início do século XX. Embora não seja possível determinar quando ocorrerá o episódio específico (reação) com um indivíduo determinado, se tivermos uma grande população destes, podemos determinar a taxa de decaimento por unidade de tempo. Em vez de partirmos do modelo probabilístico utilizaremos o *Modelo de Malthus*, que será então interpretado probabilisticamente. Neste modelo, Thomas Robert Malthus (1766-1834), economista e demógrafo britânico muito bem conhecido por seu trabalho sobre crescimento populacional humano “An Essay on the Principle of Population” (1798), considera este crescimento em progressão geométrica. Malthus também estudou algumas formas de restringir o crescimento populacional pois, segundo ele, os meios de subsistência poderiam crescer somente em progressão aritmética, além disso o crescimento populacional é restringido pelo aumento da mortalidade e restrições ao nascimento [5].

Consideremos uma população com  $N(t)$  indivíduos<sup>1</sup>. Se a taxa específica de mortalidade destes indivíduos é constante, o modelo será escrito na forma Malthusiana:

---

<sup>1</sup>Não se mede grandes populações contando “cabeças” (indivíduo por indivíduo) e sim por “lotes”, ou seja, utiliza-se outra unidade e, desta forma, o gráfico  $N(t)$  pode ser tipicamente descrito por uma função contínua e diferenciável com relação ao tempo. Por exemplo, considere a população do Brasil mensurada pela unidade de “lote” de  $p = 10^8$ . O que, de acordo com o último censo 2010 seria representado por  $1,90p$  [48]. Não é razoável estudar a evolução temporal desta população em unidade de segundo e nem de séculos, talvez na unidade de meses. Se soubéssemos os valores de  $N(t)$  nestas unidades, certamente poderíamos representá-la como um gráfico na tela de um computador, que apareceria tão contínua e diferenciável quanto o gráfico de uma função seno ou polinomial, cuja representação é necessariamente discreta.

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = -\mu, \quad (2.1)$$

onde  $\mu$  é positivo, pois aqueles que reagiram são retirados e, em  $N(t)$  são contados apenas os sobreviventes.

A solução desta equação é, obviamente,

$$N(t) = N(0)e^{-\mu t}. \quad (2.2)$$

A primeira questão que surge é saber do que se trata o parâmetro  $\mu$ . Uma análise dimensional rápida mostra que a sua dimensão é  $[\mu] = T^{-1}$ ,  $[\mu^{-1}] = T$ , mas que medida de tempo é esta?

Para responder a esta questão, suponha que a população inicial seja de  $N_0 = N(0)$  indivíduos e, naturalmente, só decresce, já que não há introdução de novos indivíduos na população. Observe, agora, que  $N(t) - N(t + \delta)$  representa, aproximadamente, o número de indivíduos que “morreram” no instante  $t$  (isto é, estavam lá em  $t$  e logo depois não estavam mais). Se forem tomados valores seguidos de  $t$ ,  $0 = t_0 < t_1 < \dots < t_m < t_{m+1} = t_{m+\delta} \dots$  separados por pequenos intervalos,  $\delta$ , a soma ponderada (por tempo de sobrevivência)

$$\frac{1}{N_0} \sum t_m (N(t_m) - N(t_m + \delta)) \quad (2.3)$$

representa, aproximadamente, o tempo médio de vida dos indivíduos. Se agora diminuirmos o comprimento  $\delta$  dos intervalos e escrevermos a expressão (2.3) na forma

$$\frac{1}{N_0} \sum t_m (N(t_m) - N(t_m + \delta)) = \frac{-1}{N_0} \sum t_m \frac{(N(t_m + \delta) - N(t_m))}{\delta} \delta, \quad (2.4)$$

é fácil ver que no limite para  $\delta \rightarrow 0$  obtemos uma integral:

$$\frac{-1}{N_0} \lim_{\delta \rightarrow 0} \sum t_m \frac{(N(t_m + \delta) - N(t_m))}{\delta} \delta = \frac{-1}{N_0} \int_0^\infty t \frac{dN}{dt} dt = \frac{1}{\mu}. \quad (2.5)$$

Portanto, a medida intrínseca de tempo  $1/\mu$  representa o tempo médio de vida, ou ainda, o tempo médio de espera para que a reação ocorra em uma determinada molécula no caso de uma reação química monomolecular.

Utilizando a solução da Equação Malthusiana (2.2) e, interpretando o modelo depois de um período de tempo como sendo o resultado de observações da mesma

experiência (reações, mortes ou decaimento) para muitos indivíduos (que são independentes entre si, pois não interagem), a expressão

$$\frac{N(0) - N(t)}{N(0)} = 1 - e^{-\mu t} \quad (2.6)$$

pode ser interpretada como a razão entre a quantidade de experiências que resultaram em morte e o número total de experiências realizadas, o que caracteriza a definição usual (frequencial) de probabilidade de que tal evento (morte) ocorra em um período de tempo  $t$  para um único indivíduo observado. Observe que esta probabilidade se aproxima de 1 conforme o período de tempo de observação é maior.<sup>2</sup>

Por outro lado,

$$\frac{N(t)}{N(0)} = e^{-\mu t} \quad (2.7)$$

é interpretado como a probabilidade de sobrevivência de um determinado indivíduo depois de um período de tempo  $t$ , que obviamente se aproxima de zero exponencialmente. Se pensarmos, agora, apenas em um pequeno intervalo de tempo,  $\delta$ , podemos perguntar: qual a probabilidade de que ocorra um evento para um indivíduo neste pequeno período de tempo? A resposta para esta questão pode ser escrita na forma

$$\frac{N(t) - N(t + \delta)}{N(t)} = 1 - e^{-\mu\delta} = \mu\delta + O(\delta^2). \quad (2.8)$$

Um *Processo de Poisson* é definido como eventos naturais ao longo do tempo de tal forma que “a probabilidade de que ocorra o evento em um pequeno intervalo de tempo é proporcional ao comprimento deste intervalo a menos de um erro de segunda ordem, com relação a este intervalo” [63]. Partindo deste Modelo de Poisson, é possível demonstrar que a população, em média, evolui proporcionalmente como no Modelo de Malthus [4]. Neste caso, o parâmetro  $k$  tem significado probabilístico: “probabilidade de que em um intervalo de tempo  $\delta$  ocorra o episódio por unidade de tempo” [63]. Estas são as interpretações para o mecanismo de reação unimolecular que utilizaremos a seguir.

---

<sup>2</sup>A definição frequencial de probabilidade e ocorrência de um determinado evento  $E$  (quando um tipo de “experimento” é realizado) é dado pela razão:  $\rho(E) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{N_E}{N}$ , onde  $N \equiv$  número total de repetições do experimento e  $N_E \equiv$  número de experimentos em que ocorreu o evento  $E$ , onde  $N$  é “muito grande”. O exemplo clássico é do “experimento de lançamento de uma moeda” em que o evento observado é “cara para cima”.

Este argumento mostra que qualquer Modelo Malthusiano pode ser interpretado probabilisticamente pelo Processo de Poisson e vice-versa. Estas duas formas de abordar o mesmo fenômeno são importantes para a compreensão de Modelos Matemáticos de Dinâmica de População.

Com tudo isso, é importante enfatizar que em qualquer modelo de dinâmica populacional o primeiro cuidado a ser tomado é especificar, com precisão, quem serão os indivíduos que fazem parte da população contada por  $N(t)$ .

Observe que no caso anterior estamos observando uma população de  $N_0$  ( $N(0)$ ) indivíduos onde apenas incide a mortalidade, não estamos contando os que nascem, imigram ou emigram. A especificação desta população,  $N(t)$ , equivale aos indivíduos vivos no instante  $t$  dentre aqueles  $N_0$  que foram inicialmente discriminados.

O modelo completo de Malthus:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \kappa = \nu - \mu, \quad (2.9)$$

contempla a taxa de fertilidade ou natalidade,  $\nu$ , e a taxa de mortalidade,  $\mu$ . Desta forma, quando a taxa de natalidade for maior do que a de mortalidade teremos  $\kappa$  positivo, neste caso o crescimento populacional ao longo do tempo pode ser representado como no Gráfico 2.1; e quando a taxa de mortalidade for maior do que a de natalidade teremos  $\kappa$  negativo, havendo um decaimento populacional, aqui representado pelo Gráfico 2.2.

Para uma melhor interpretação probabilística do processo, é interessante especificar três populações:

- $N(t)$  = população no instante  $t$ ;
- $S(t)$  = sobreviventes da população original  $N_0$  no instante  $t$ ;
- $R(t)$  = indivíduos da população original  $N_0$  que já se reproduziram, pelo menos uma vez, até o instante  $t$ .

Observe que em um pequeno intervalo de tempo  $(t, t + \delta)$  para  $\delta \gtrsim 0$ , se nasceram  $\nu N(t)\delta$  indivíduos da população, de acordo com o modelo Malthusiano, podemos dizer que esta mesma quantidade de indivíduos pode ser retirada da população  $R(t)$ , de onde

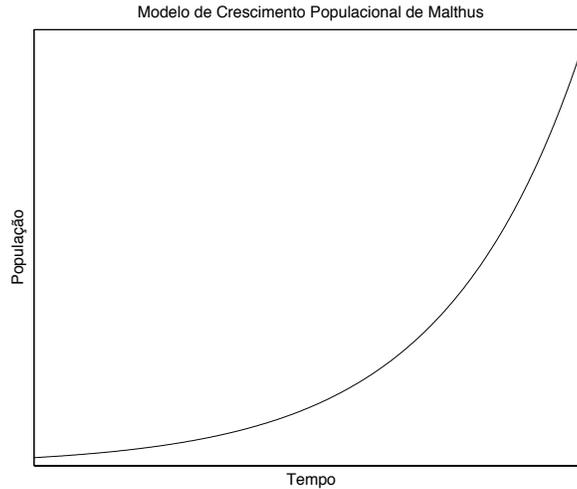


Figura 2.1: Gráfico que representa o *Modelo de Crescimento Populacional de Malthus*:  $N(t) = N(0)e^{kt}$ , onde  $N(t)$  é a população ao longo do tempo,  $N(0)$  a população inicial e  $k$  uma constante positiva.

$$\begin{cases} \frac{dR}{dt} = -\nu R \\ R(0) = R_0 \end{cases} \quad (2.10)$$

Utilizando argumentos semelhantes aos que foram empregados para a interpretação de  $\mu$  podemos concluir que  $1/\nu$  é o tempo médio que indivíduos de uma população Malthusiana utiliza para se reproduzir.

Analogamente, podemos interpretar  $e^{-\nu t}$  como a probabilidade de que um indivíduo da população não se reproduza no intervalo de tempo  $[0, t]$ . Com isto, completamos a interpretação do Modelo Malthusiano completo [30].

## 2.2 Modelo de Ação de Massas - Holling I (Reação Bimolecular de Interação)

A “Lei de Ação de Massas” é assim chamada porque o conceito foi herdado da *Teoria Cinética de Reações Químicas*, mas, de fato, nada há de dogmático nas suas

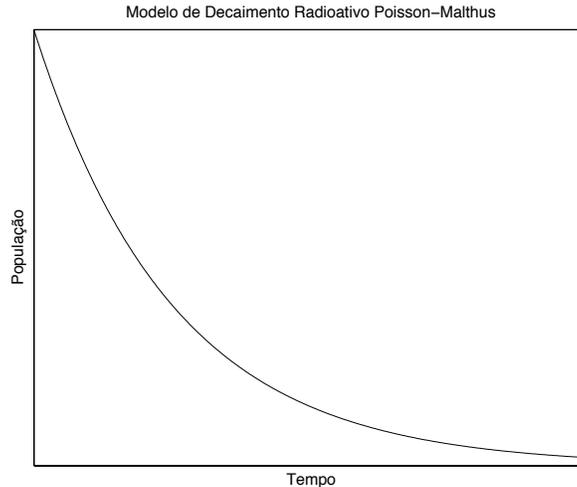


Figura 2.2: Gráfico que representa o *Modelo de Decaimento de Poisson-Malthus*, também conhecido como Modelo de Reação Unimolecular de Decaimento:  $N(t) = N(0)e^{-kt}$ , onde  $N(t)$  é a população ao longo do tempo,  $N(0)$  a população inicial e  $k$  uma constante.

afirmações que justifique o termo “lei”, ela é tão somente um modelo matemático útil. Melhor seria chamar sua formulação de *Modelo Matemático de Ação de Massas (Holling I)*, pois pode ser modificado por conta de várias circunstâncias.

O *Modelo de Ação de Massas (Holling I)*, como qualquer outro modelo, é aplicável sob certas condições que, se não verificadas, enfraquecem a argumentação para sua utilização.

No caso, há basicamente duas hipóteses simples, mas essenciais para a sua argumentação. Primeiro, de uma forma geral, supõe-se que há “reação” ou “interação” em decorrência de encontros bem sucedidos. Lembrando que nem todos os encontros entre indivíduos são bem sucedidos (no sentido de ocorrer a reação) e várias razões podem concorrer para isto. Por exemplo, no caso de uma reação química, este encontro é um choque que não pode nem ser muito “fraco” e nem muito “forte”. O mesmo acontece com interações entre organismos, onde encontros “casuais” podem ser insuficientes para troca de informações. Portanto, uma das hipóteses básicas da “Lei de ação de Massas” é que apenas uma fração destes encontros resulta em uma interação, e no caso mais simples, supomos que esta fração seja fixa, constante.

Um caso particular interessante que invalida o *Modelo de Ação de Massas* é o

caso da predação para alimentação. Para este predador, quando saciado, os encontros “bem sucedidos” caem a quase zero porque não lhe interessa se alimentar além da sua capacidade digestiva. Por outro lado, há predadores, tais como as joaninhas (insetos da Família Coccinellidae), em que saciedade não diminui o seu ânimo trucidador contra as suas presas preferidas, os pulgões (insetos da Família Aphididae) [27] [68].

A próxima hipótese refere-se à taxa de encontros entre os indivíduos. Neste caso, supõe-se que os indivíduos estejam executando um movimento aleatório, ou seja, não existe uma busca deliberada e planejada de encontros, *taxia*, que poderia melhorar a qualidade dos encontros (fração bem sucedida). A busca aleatória pode ser eficiente e, de fato, é muito empregada por organismos, pequenos e grandes [7]. Em química, as moléculas não “buscam”, obviamente, mas são agitadas por movimentos térmicos que, no final das contas, é um movimento aleatório. Um modelo intuitivo para este processo considerando apenas um “predador insaciável” seria supor que o seu encontro com uma “presa” se dê a uma taxa proporcional ao número (densidade) destes que caracteriza um processo de Poisson. Neste caso, tomando-se um indivíduo (molécula) consideramos que a probabilidade de encontro com outro indivíduo em um intervalo de tempo é de

$$\delta t = \kappa \delta t + O(\delta t). \quad (2.11)$$

Supondo, então, que esta seja a estratégia de busca empregada pelos organismos em questão, é razoável considerar que “*o modelo produz a taxa de encontros bem sucedidos proporcional ao produto entre as respectivas densidades dos ‘encontreiros’*” [63]. Observe que esta taxa de encontros não é o número de encontros, e sim, a frequência deles: encontros por unidade de tempo.

A dependência do produto das densidades pode ser também interpretada da seguinte maneira: tomando-se um indivíduo de uma das espécies (digamos predador ou informador) imerso em uma população da espécie de indivíduos a serem encontrados, a frequência de encontros aumenta linearmente com a densidade destes. Este é, de fato, o argumento para o *Modelo de Holling I*. Portanto, é razoável supor que indivíduos que se movimentam com maior rapidez terão uma frequência de encontros proporcionalmente maior. Este movimento depende não apenas da mobilidade dos indivíduos, ou seja, sua capacidade de movimentação, mas também da “transitabilidade” da região. (Compare a frequência de encontro de coelhos com um predador em região de fácil trânsito, por exemplo um campo, e em uma região com obstáculos,

por exemplo uma floresta).

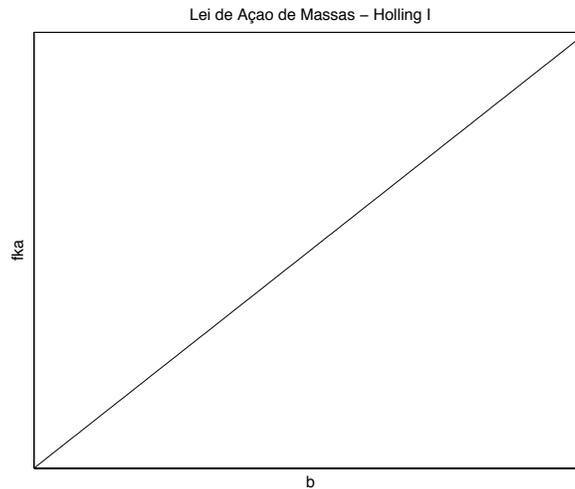


Figura 2.3: Gráfico que representa o *Modelo de Ação de Massas*, também conhecido como *Modelo de Holling I*, onde os termos  $a$  e  $b$  representam duas populações,  $k$  representa a taxa de encontros e  $f$  a fração bem sucedida.

Resumindo, o *Modelo de Ação de Massas (Holling I)* para a taxa de encontros entre indivíduos de duas espécies  $A$  e  $B$  será escrito como

$$kab, \tag{2.12}$$

onde  $a$  e  $b$  são densidades respectivas às populações e  $k$  uma constante de proporcionalidade. Destes encontros uma fração  $f$  é bem sucedida e, portanto, a taxa de encontros bem sucedidos pode ser escrita como

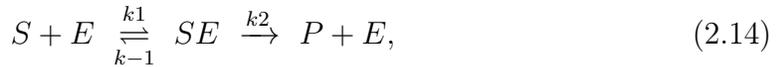
$$fkab. \tag{2.13}$$

Interpretando o modelo matemático de reação bimolecular segundo o argumento apresentado para o modelo unimolecular, podemos dizer que o termo  $fka$  representa o tempo médio que uma molécula  $b$  levará para reagir, ou encontrar com sucesso, uma molécula  $a$  (Gráfico 2.3). Aplicando este modelo à Biologia, podemos interpretá-lo como um Modelo de Encontros, Influência ou Transmissão de Informação, não somente como Modelo de Reações.

A taxa de encontro entre dois indivíduos, sejam eles presa e predador, parasita e hospedeiro, ou duas formigas realizando forrageamento, pode ser diretamente proporcional a densidade desses indivíduos. Entretanto, variações na probabilidade da taxa desses encontros podem ser observadas em diferentes grupos de indivíduos, e podem ser explicadas por diferenças comportamentais, distribuição geográfica, interferência ambiental, entre outros fatores, como será visto mais adiante nas Seções (2.4) e (2.5) [49].

## 2.3 Modelo de Reações Enzimáticas Michaelis-Menten

Em 1913, Leonor Michaelis [33], um renomado bioquímico alemão, juntamente com a médica fisiologista canadense Maud Leonora Menten [34] descreveram um modelo básico de reações enzimáticas resultantes da conversão de um substrato  $S$  em um produto  $P$ , através de uma enzima catalítica  $E$ . Este processo envolve a ligação do substrato com a enzima, formando um complexo  $SE$ , que posteriormente dará origem ao produto e liberará a enzima. Esta reação podem ser representada esquematicamente pela notação estequiométrica:



na qual  $k_1$ ,  $k_2$  e  $k_{-1}$  são parâmetros constantes associados às taxas de reações. A dupla seta  $\rightleftharpoons$  indica que a reação pode ocorrer nas duas direções, ou seja, tanto o substrato pode se ligar à enzima formando  $SE$ , quanto o complexo pode se desfazer, liberando  $S$  e  $E$ . A seta em um único sentido  $\rightarrow$  indica que o complexo pode dar origem ao produto mais a enzima, porém, após formado o produto, este não pode voltar a forma de complexo, ou seja, esta é uma reação unilateral [68].

Obviamente, para a análise da dinâmica de reações químicas não contaremos molécula por molécula, para tal utilizaremos a concentração das substâncias, que em química é dado por mols por unidade de volume (supondo que ela esteja uniformemente distribuída no espaço) e representadas pela notação auto-explicativa  $[S]$ ,  $[E]$ ,  $[SE]$  e  $[P]$ . Matematicamente, é comum o emprego de uma notação mais simples:

$$s = [S]; \quad e = [E]; \quad c = [SE]; \quad p = [P]. \quad (2.15)$$

Assume-se que estas reações unimoleculares comportam-se como no *Modelo de Decaimento de Poisson* (Seção 2.1) e que as reações bimoleculares comportam-se como no *Modelo de Holling I*, a chamada “Lei de Ação de Massas” (Seção 2.2), onde a taxa das reações bimoleculares é proporcional ao produto das concentrações dos reagentes. Por exemplo, a taxa de formação do complexo  $c$  é proporcional a taxa de encontros entre  $s$  e  $e$ , neste caso aplicaremos a “Lei de Ação de Massas”, enquanto que a reversão do complexo em substrato é uma reação unimolecular que tomaremos como um Processo de Poisson com constante  $k_{-1}$  e assim por diante. Desta forma, o *Modelo de Reações Enzimáticas Michaelis-Menten* resulta no Sistema de Equações Diferenciais Ordinárias Não-Lineares [68]:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -k_1 es + k_{-1}c \\ \frac{de}{dt} = -k_1 es + (k_{-1} + k_2)c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 es - (k_{-1} + k_2)c \\ \frac{dp}{dt} = k_2c. \end{cases} \quad (2.16)$$

Considerando que iniciamos as reações com certa quantidade de substrato e enzima, e que estes darão origem aos primeiros complexos  $e$ , conseqüentemente, aos primeiros produtos, as condições iniciais são dadas por:

$$s(0) = s_0; \quad e(0) = e_0; \quad c(0) = 0; \quad p(0) = 0. \quad (2.17)$$

Uma vez que estamos interessados apenas na evolução da interação entre enzima e substrato, se tomarmos a solução do sistema de equações (2.16) com os valores iniciais de (2.17), teremos como resultado as concentrações e as taxas das reações em função do tempo. É importante lembrar que os valores das concentrações não podem ser negativos e o modelo matemático, consistentemente, não atinge pontos fora da região positiva, uma vez iniciado o processo com valores positivos para as concentrações das substâncias.

Para simplificar o sistema (2.16) observamos que estas equações não são todas independentes, o que será visto logo a seguir. A última equação é desacoplada das demais e podemos escrever o seu resultado como uma operação integral na forma

$$p(t) = k_2 \int_0^t c(t') dt', \quad (2.18)$$

uma vez que a equação  $c(t)$  tenha sido determinada.

Por outro lado, a enzima  $E$ , neste tipo de reação catalítica, não se decompõe e nem é componente dos produtos finais, ou seja, ela é totalmente liberada (ou preservada) para participar novamente em outro processo com outra molécula de substrato. Portanto, para uma análise com populações biológicas, podemos interpretar a “população de enzimas” como predadoras que “consomem” a “população de substrato” (presas) e preservam a sua identidade após o processo. O complexo pode ser interpretado como o momento da captura antes do consumo propriamente dito da “presa”, que pode, eventualmente, escapar (da mesma forma que a reação pode não se completar). Este último processo pode ser, então, interpretado como a reversibilidade da reação que permite, em algumas poucas situações, a quebra da ligação enzima-substrato (ou, “presa-predador”) e retorno à situação original [78] [45].

Com tudo isso, pode-se notar que a concentração total de enzimas (ou na interpretação, predadores) livres ou nos complexos é constante, o que pode ser observado adicionando a 2ª e a 3ª equações de (2.16), nas quais temos as concentrações de enzimas livres ( $e$ ) e as enzimas no complexo ( $c$ ), respectivamente. Desta forma, observa-se que:

$$\frac{de}{dt} + \frac{dc}{dt} = 0 \Rightarrow e(t) + c(t) = e_0. \quad (2.19)$$

Usando as condições iniciais dadas em (2.17), com a alteração de (2.18) e substituindo  $e(t) = e_0 - c(t)$  (2.19) nas 1ª e 3ª equações de (2.16), o Sistema de Equações Diferenciais Ordinárias fica reduzido a somente duas equações [68]:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -k_1 e_0 s + (k_1 s + k_{-1}) c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 e_0 s - (k_1 s + k_{-1} + k_2) c. \end{cases} \quad (2.20)$$

Nota-se que a condição inicial das enzimas está embutida no sistema de equações. Desta forma, para completar a formulação matemática, resta definir as condições iniciais para  $s$  e  $c$ :

$$s(0) = s_0; \quad c(0) = 0. \quad (2.21)$$

Portanto, as soluções do sistema são funções da seguinte forma:

$$\begin{cases} s(t, k_1, k_{-1}, k_2, e_0, s_0) \\ c(t, k_1, k_{-1}, k_2, e_0, s_0), \end{cases} \quad (2.22)$$

ou seja, as soluções dependem da variável “independente”  $t$  e ainda de cinco parâmetros. Esta quantidade de parâmetros dimensionais dificulta o estudo qualitativo e quantitativo (simulações numéricas) do processo. Por exemplo, se tivermos que simular numericamente o comportamento das soluções teríamos que resolvê-lo, *minimum minorum* para três valores (“pequeno, médio e grande”) de cada parâmetro, o que daria um total de  $3^5 = 243$  gráficos, o que resultaria em uma enorme quantidade de cálculos numéricos, impossível de se analisar a “olho nu”. Portanto, para evitar cálculos desnecessários e inúteis, uma análise adimensional do modelo é imprescindível. O fato é que estes parâmetros não são “independentes” (em um sentido que irá se tornar mais claro mais adiante) e uma análise dimensional deve ser feita para que se reescreva o modelo com um número reduzido de parâmetros que serão denominados adimensionais. O modelo adimensional exibirá apenas um conjunto “base” indispensável de parâmetros [61] [3].

Antes de ser feita a adimensionalização do sistema (2.20), é importante a análise da dimensão dos parâmetros presentes nele.

$$\begin{aligned} [s] &= [s_0] = [c] = [e_0] = P(\text{densidade de população}), \\ [t] &= T(\text{tempo}), \\ \left[ \frac{ds}{dt} \right] &= \left[ \frac{dc}{dt} \right] = PT^{-1}, \\ [k_2] &= [k_{-1}] = T^{-1} \text{ e} \\ [k_1] &= (PT)^{-1}. \end{aligned} \quad (2.23)$$

Com base nestas informações, pode-se adimensionalizar este sistema, substituindo os seguintes parâmetros [68]

$$\begin{aligned}\tau &= k_1 e_0 t, \quad u(\tau) = \frac{s(t)}{s_0}, \quad v(\tau) = \frac{c(t)}{e_0}, \\ K &= \frac{k_{-1} + k_2}{k_1 s_0}, \quad \lambda = \frac{k_2}{k_1 s_0}, \quad \epsilon = \frac{e_0}{s_0}\end{aligned}\tag{2.24}$$

no sistema (2.20), obtendo:

$$\begin{aligned}\frac{d(s/s_0)}{d(k_1 e_0 t)} &= \frac{[-k_1 e_0 s + (k_1 s + k_{-1})c]}{k_1 e_0 s_0} \\ \epsilon \frac{d(c/e_0)}{d(k_1 e_0 t)} &= \frac{[k_1 e_0 s - (k_1 s + k_{-1} + k_2)c]}{k_1 e_0 e_0} \times \frac{e_0}{s_0}.\end{aligned}\tag{2.25}$$

É importante observar que a escolha de escalas, isto é, unidades intrínsecas de tempo e população acima, diferencia as duas populações, de enzima e substrato ( $s_0$ ,  $e_0$ ), enquanto que a unidade de tempo é tomada como o tempo médio de “espera” da reação para uma molécula de substrato ( $T_0 = (k_1 e_0)^{-1}$ ) ou, na interpretação populacional, o tempo médio que uma presa passa sem ser percebida por um predador. (Quanto ao tempo médio, este é referente ao mesmo conceito tratado acima para um processo Malthusiano).

Desta forma, temos um sistema adimensionalizado com as seguintes condições iniciais [68]:

$$\begin{aligned}\frac{du}{d\tau} &= -u + (u + K - \lambda)v; \quad u(0) = 1 \\ \epsilon \frac{dv}{d\tau} &= u - (u + K)v; \quad v(0) = 0.\end{aligned}\tag{2.26}$$

Assim, solucionando os valores de  $u(\tau)$  e  $v(\tau)$ , imediatamente obteremos os valores de  $p$  e  $e$ , através das equações (2.18) e (2.19). Com a adimensionalização, reduzimos o número de parâmetros ao seu mínimo (uma “base”), ou seja, agora as funções incógnitas podem ser descritas na forma:

$$\begin{cases} u(t, K, \lambda, \epsilon) \\ v(t, K, \lambda, \epsilon), \end{cases}\tag{2.27}$$

onde os parâmetros essenciais são apenas três e o número de simulações numéricas *minimum minimorum* cai para 27. Observa-se que não há perda de casos qualita-

tivos com relação ao modelo dimensionalizado; o que ocorre é que as várias simulações dimensionais são qualitativamente iguais, o que dificilmente se constataria observando-se um conjunto de mais de duas centenas delas.

Da reação original (2.14), na qual ocorre a reação de conversão de  $S$  em  $P$ , é razoável concluir que, no estágio final, as concentrações de substrato e de complexo (enzima-substrato) serão iguais a zero, ou seja,  $u = 0$  e  $v = 0$ . Para entendermos a evolução temporal das reações é necessário analisar o sistema não-linear (2.26), o qual não pode ser resolvido analiticamente de uma forma simples. Soluções “explícitas” desta equação envolve funções de Lambert, que são relativamente obscuras, o que não ajuda muito ao nosso propósito. Entretanto, é possível analisar estas equações qualitativamente, o que faremos a seguir. Para instantes iniciais, ou seja, para  $\tau \approx 0$ ,  $\tau \ll 1$  (o que significa um intervalo de tempo bem menor do que aquele tempo médio de “vida livre” para uma molécula de substrato, antes de ser capturada por uma molécula de enzima e, de fato, muito pequeno, pois as moléculas de enzima são muito “vorazes”), vemos, pela primeira equação, que  $(du/dt) < 0$ , ou seja,  $u$  decresce de  $u = 1$ , o que é razoável de se esperar, já que o substrato será consumido e pouco dele será devolvido pela reação reversa, que é bem mais lenta. Também, perto de  $\tau = 0$ ,  $(dv/dt) > 0$ , devido ao pequeno valor de  $v$  inicial, lembrando que  $v(0) = 0$ . Entretanto, nestes primeiros instantes temos:

$$\frac{dv}{dt} = \frac{1}{\epsilon}(u - (u + K)v). \quad (2.28)$$

E, sendo  $\epsilon \ll 1$ , o valor desta derivada é muito alto, o que significa que  $v$  aumenta violentamente nos primeiros instantes da reação, chamado “período transiente” de zero até as imediações do valor  $v = u/(u+K)$ , onde  $(dv/dt) \approx 0$ . Depois que  $v$  atinge seu máximo ele passa a diminuir, porém, lentamente, assim como  $u$ , o qual o faz monotonicamente para todo o processo. A concentração da enzima  $E$ , diminui de  $e_0$ , perto de  $t = 0$ , e aumenta até  $e_0$  novamente, quando  $t \rightarrow \infty$  [68].

Sob o ponto de vista matemático, se o parâmetro  $\epsilon = (e_0/s_0)$  for muito pequeno, ou seja, se a quantidade de enzimas é muito menor do que a de substrato, (2.27) se configura como um sistema com perturbação singular do tipo “Tikhonov”. A singularidade é por conta do parâmetro  $\epsilon = (e_0/s_0)$  que multiplica a derivada da segunda equação e a classificação “Tikhonov” se deve ao fato de que este problema foi inicialmente estudado por A.N.Tikhonov, A.B Vasil’eva e sua escola na União Soviética a partir da década de 1940 [92]. Os sistemas de “Tikhonov” são aqueles da

forma:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, y) \\ \epsilon \frac{dy}{dt} = g(x, y), \quad \epsilon \ll 1, \end{cases} \quad (2.29)$$

tais que, zerando “ingenuamente” o termo a esquerda da segunda equação (afinal  $\epsilon \approx 0$ ), ela se reduz a uma equação não diferencial na forma  $0 = g(x, y)$  que, em princípio, pode ser resolvida  $y = \phi(x)$ . Obviamente, em geral, esta curva não está sobre a solução do sistema. Mas, se

$$\begin{cases} g(x, y) < 0, \text{ para } y > \phi(x) \\ g(x, y) > 0, \text{ para } y < \phi(x), \end{cases} \quad (2.30)$$

concluimos que esta curva “captura” a solução do sistema rapidamente após um pequeno período transiente, no sentido de que a solução permanece em uma vizinhança tubular dela no período permanente (isto é, depois do transiente). A ilustração gráfica (Figura 2.4) mostra, com clareza, os argumentos de Tikhonov que são aplicáveis diretamente para o sistema Michaleis-Menten.

Em sistemas com perturbação singular deste tipo diz-se que satisfazem a hipótese do estado quase estacionário (do inglês: “QSSA = Quase-Steady State Assumption”) [61].

Considerando, então, este estágio quase estável, com  $\epsilon = 0 \Rightarrow \epsilon (dv/dt) = 0$ , e substituindo em (2.30), obtém-se:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = -u + (u + K - \lambda)v; \quad u(0) = 1 \\ 0 = u - (u + K)v; \quad v(0) = 0. \end{cases} \quad (2.31)$$

Observa-se em (2.31) que as condições iniciais não são todas cumpridas, pois a segunda equação se reduziu a uma equação não-diferencial e, portanto,  $v_0 = u_0/(u_0+K) \neq 0$ . Entretanto, como as reações  $v$  são muito mais rápidas do que as reações  $u$ , isto significa que o equilíbrio do modelo pode ser alcançado quando temos a aproximação dada em (2.31) [68].

Por outro lado, resolvendo algebricamente o sistema de equações (2.31) e substituindo  $v = u/(u+K)$  na 1ª equação, tem-se:

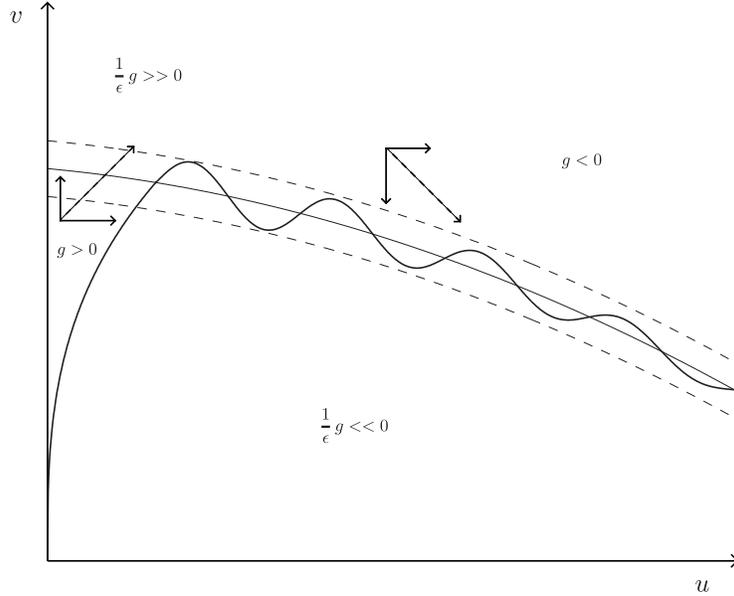


Figura 2.4: Gráfico que representa os argumentos de Tikhonov, pela Equação  $(u(\delta), v(\delta))$ , com  $v(0) = 0$ .

$$\frac{du}{d\tau} = -u + (u + K - \lambda) \frac{u}{(u + K)} \Rightarrow \frac{du}{d\tau} = -\lambda \frac{u}{(u + K)}, \quad (2.32)$$

onde  $du/d\tau$  é a taxa da reação dada pela concentração do substrato. É interessante observar que, sabendo-se a concentração do substrato, obtém-se a magnitude da taxa da reação. Nota-se que (2.32) é uma equação elementar cuja solução é facilmente obtida de forma implícita:

$$\frac{d\tau}{du} = -\frac{1}{\lambda} \frac{u + K}{u} = -\frac{1}{\lambda} - (K/\lambda) \frac{1}{u}. \quad (2.33)$$

Revertendo as equações às medidas originais (dimensionais e extrínsecas) e fazendo as substituições inversas de (2.24), observa-se que:

$$\frac{ds}{dt} = \frac{e_0 k_2 s}{s + \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}}. \quad (2.34)$$

Considerando  $Q = k_2e_0$  e  $K_m = (k_{-1}+k_2)/k_1$ , pode-se escrever a equação da taxa de reação (2.34), da seguinte forma:

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{Qs}{s + K_m}, \quad (2.35)$$

onde  $Q$  é a velocidade máxima das reações e  $K_m$  é a constante de Michaelis (Gráfico 2.5) [68].

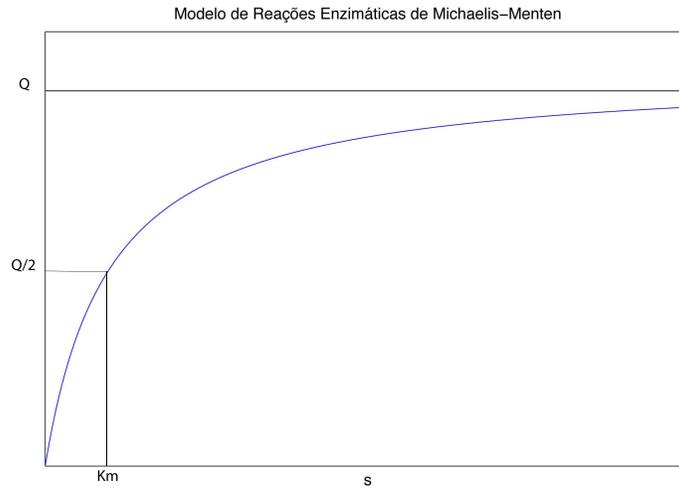


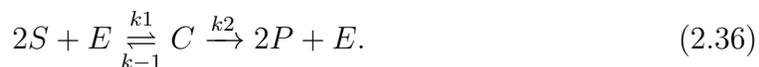
Figura 2.5: Este gráfico representa o Modelo de Reações Enzimáticas de Michaelis-Menten representado pela Equação (2.35), onde  $Q$  é a velocidade máxima das reações,  $K_m$  é a constante de Michaelis e  $s$  a concentração de substrato. Também conhecido como *Modelo Presa Predador de Holling II*

A equação (2.35) também utilizada nos sistemas de interação presa-predador é denominada de *Holling II* e será mais estudada na Seção 2.4.

O modelo do mecanismo de reações enzimáticas de (2.14) combina um substrato com uma enzima, que possui apenas um sítio de ligação para formar o complexo (enzima-substrato). É comum, entretanto, enzimas que possuem mais de um sítio de ligação. Nestes casos, as reações enzima-substrato são chamadas de cooperativas, pois somente a ligação da enzima com dois ou mais substratos dará origem ao complexo, que por sua vez dará origem a dois ou mais produtos e liberará novamente a enzima.

Retomando a interpretação biológica, estas enzimas alostéricas (que dispõe de vários sítios, ou “portas”, de reação com moléculas de substratos e a ocupação de um sítio diminui ou facilita a capacidade de reação com outros sítios) podem ser interpretadas como predadores que necessitam de mais de um indivíduo-presa para se saciarem e, naturalmente, após capturada uma presa os predadores podem não ser tão vorazes com relação a próxima, por estarem cansados, ou serem ainda mais vorazes, por estarem com mais energia [45].

Uma simples derivação da teoria de Michaelis-Menten pode ser obtida nos casos em que uma enzima  $E$  utiliza-se de duas moléculas de substrato  $S$  para formar o complexo  $C$  que, então, dará origem a duas moléculas de produto  $P$  e liberará a enzima, como mostra a reação estequiométrica a seguir [27]:



Neste modelo, temos duas moléculas de substrato ligando-se a uma enzima para formar o complexo e, pela “Lei de Ação de Massas”, esta reação dará origem a seguinte equação:

$$k_1 s^2 e. \quad (2.37)$$

E, como no modelo anterior,  $k_{-1}$  e  $k_2$  são constantes de reações unimoleculares de *Poisson*. Com tudo isso, temos o sistema de equações para o modelo (2.36):

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = -k_1 s^2 e + k_{-1} c \\ \frac{de}{dt} = -k_1 s^2 e + (k_{-1} + k_2) c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 s^2 e - (k_{-1} + k_2) c \\ \frac{dp}{dt} = k_2 c. \end{array} \right. \quad (2.38)$$

Com as condições iniciais iguais ao exemplo anterior (2.17).

Nota-se que a última equação do sistema (2.38) é desacoplada das demais, assim como no sistema (2.16), desta forma, pode-se utilizar a mesma operação integral (2.18) e teremos o valor de  $p$  uma vez que  $c$  for determinado. Pode-se, ainda, aplicar

a lei de conservação às enzimas, pois trata-se de um sistema fechado, no qual não há perda nem ganho de enzimas (2.19). Assim, substituindo

$$e(t) = e_0 - c(t) \quad (2.39)$$

nas 1ª e 3ª equações do sistema (2.38), teremos o sistema reduzido a somente duas equações:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -k_1 s^2 e_0 + (k_1 s^2 + k_{-1})c \\ \frac{dc}{dt} = k_1 s^2 e_0 - (k_1 s^2 + k_{-1} + k_2)c. \end{cases} \quad (2.40)$$

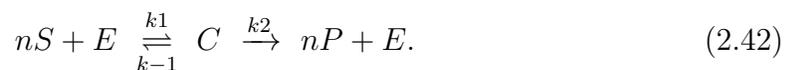
Nota-se que este sistema (2.40) é semelhante ao sistema de duas equações do exemplo anterior (2.20), a única diferença é que  $s$  foi alterado para  $s^2$ . Fazendo esta mesma alteração no resultado do desenvolvimento do exemplo anterior (Equação 2.35), teremos [27]:

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{Qs^2}{s^2 + K_m} = V(s), \quad (2.41)$$

que pode ser representado de acordo com o Gráfico (2.6).

Observa-se que o termo de reação tem um comportamento parabólico para pequenos valores de  $s$  e que, após uma inflexão, ele se aproxima do limite máximo que é  $Q$ . Este modelo foi considerado por Holling em um contexto ecológico da Teoria de Populações e se refere à predação do “substrato” por um predador que atua com pouca voracidade para pequenas populações da presa e aumenta esta voracidade conforme a sua densidade aumenta. Este modelo foi utilizado por Ludwig, Jones e Holling em seu famoso artigo de 1978 para o estudo da infestação de pragas em plantações de árvores [65] e é referência indispensável nesta área de Biomatemática e, por esta razão, será melhor discutido na Seção 2.5: *Modelo Presa Predador de Holling III*.

Pode-se generalizar os modelos de reação estequiométrica (2.14 e 2.36), para reações cooperativas envolvendo duas ou mais moléculas, da seguinte forma:



Onde teremos a taxa de conversão de  $n$ -substratos em complexo escrita como uma *Equação de Hill*, demonstrada no Gráfico (2.7).

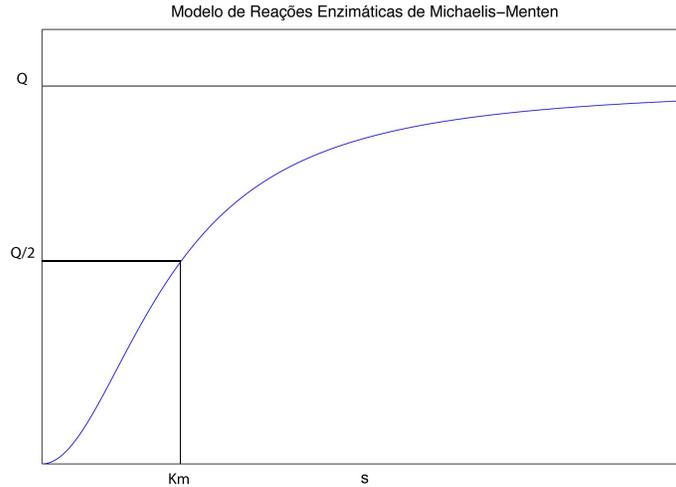


Figura 2.6: Este gráfico representa o Modelo de Reações Enzimáticas de Michaelis-Menten com duas moléculas de substrato reagindo com uma enzima, representado pela Equação (2.41), onde  $Q$  é a velocidade máxima das reações,  $K_m$  é a constante de Michaelis e  $s$  a concentração de substrato. Também denominado de *Modelo Presa Predador de Holling III*.

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{Qs^n}{s^n + K_m}. \quad (2.43)$$

Embora a *Equação de Hill* possa ser uma forma quantitativa razoável para descrever a velocidade das reações na compreensão de Michaelis-Menten, os detalhes das reações que dão origem para isto não decorrem diretamente dos argumentos da *Lei de Ação de Massas*, pois ao invés de  $E + S$ , nós necessitamos de  $E + nS$  combinado para formar o complexo em apenas um passo. Isto é um tanto improvável se  $n$  não é um número inteiro, apesar de que isto poderia ser uma forma de estequiometria<sup>3</sup>. Se  $n$  é um número inteiro e  $n \geq 2$ , a reação é tri-molecular ou maior. Rigorosamente, tais reações não ocorrem, mas representam bem situações onde ocorrem diversas reações intermediárias extremamente rápidas, comparadas com outras reações mais lentas [68] [27]. Podemos fazer esta mesma comparação com populações de “predadores”, que precisam se alimentar de várias “presas” e que conseguem fazer a captura e

<sup>3</sup>A palavra estequiometria é de origem grega, onde stoicheion (elemento) e meitrein (medir) se referem a cálculos matemáticos utilizados para determinar quantidades de matéria envolvidas em um processo químico.

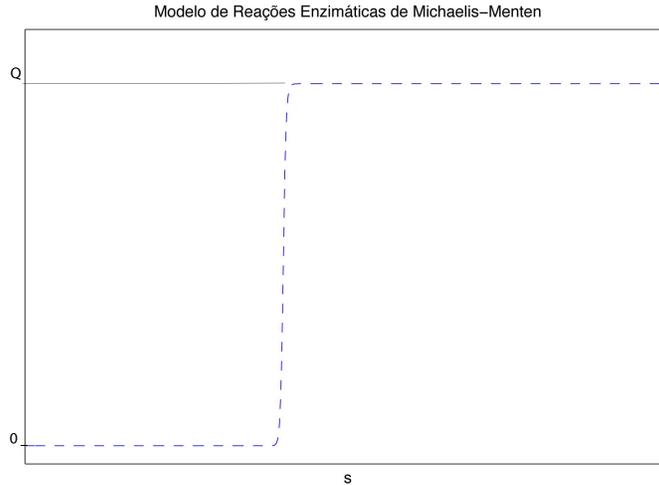


Figura 2.7: Este gráfico representa o Modelo de Reações Enzimáticas de Michaelis-Menten com  $n$  moléculas de substrato reagindo com uma enzima, representado pela Equação (2.43), onde  $Q$  é a velocidade máxima das reações. Denominada de Equação de Hill, para  $n = \infty$  teremos praticamente uma função descontínua de Heaviside.

manuseio delas de forma muito mais rápida do que outros predadores que consomem, geralmente, presas maiores (proporcionalmente a seu tamanho) [45].

## 2.4 Modelo Presa Predador de Holling II

Um dos primeiros e mais importantes estudos teóricos sobre a dinâmica específica de interação entre indivíduos de populações distintas, especialmente no contexto de presa-predador, foi realizado por Crawford Stanley Holling, “Buzz”, um ecologista canadense reconhecido pelo seu trabalho de manejo de recursos naturais [57]. Em seu famoso trabalho publicado em 1959 [44], baseado em resultados experimentais cuidadosamente planejados, Holling introduz o conceito e o termo *Resposta Funcional* para representar a dependência da taxa de consumo de um predador individual, em relação à densidade das presas disponíveis. A *Resposta Funcional* é um componente básico na formulação de modelos matemáticos de interação populacional e para a descrição do comportamento de predadores.

Para a compreensão de um sistema presa-predador é fundamental o entendimento da *Resposta Funcional*, pois com esta informação é possível determinar a quantidade de presas capturadas em um período de tempo [54].

Para explicar a *Resposta Funcional* tal como definida por Holling [44] em seu estudo analítico sobre Modelo Presa Predador, consideram-se os termos presa e predador em seus sentidos amplos. Portanto, predadores são, por exemplo, seres carnívoros, herbívoros, parasitas, entre outros, ou seja, qualquer ser vivo que se alimente ativamente de outros seres vivos. E as presas são os seres vivos consumidos parcial ou inteiramente pelos predadores [53]. De uma forma geral, esta classe de modelos matemáticos considera a dinâmica de duas populações, onde a taxa de interação efetiva resultante de encontros entre indivíduos destas duas populações implica em aumento populacional (taxa específica positiva) para uma delas (predador) e um decréscimo para a outra (presa). Em certas circunstâncias o efeito da interação presa-predador é notável apenas em uma das populações envolvidas como, por exemplo, quando uma ou outra população for suficientemente grande para que não sinta o efeito desta interação, por exemplo, no caso das presas em Ludwig *et al.* [65] (Seção 2.5).

Ao invés de iniciarmos os estudos de dinâmica de populações com sistemas matemáticos complexos, o mais indicado é observar uma situação cuja resposta funcional seja simples, que será modificada apropriadamente e paulatinamente, conforme necessária, para uma situação mais complexa. Desta forma, a explicação matemática mais simples, além de explicar uma primeira abordagem, se torna a base para o desenvolvimento de sistemas mais complexos, para modelos que, assim, serão melhor compreendidos.

Para a análise de um sistema simples, Holling (1959) desenvolveu um experimento artificial no qual as “presas” eram representadas por discos de lixa de 4 cm de diâmetro. Estes discos foram espalhados em uma mesa com área de  $0,3m^2$  e a ação do “predador” era representada por uma pessoa (possivelmente uma aluna de pós-graduação) de olhos vendados que deveria detectar a posição dos tais discos apenas pelo uso do tato e retirá-los da mesa. Observa-se que a ação do “predador” se constituía de duas etapas: detecção e retirada dos discos. Sob o ponto de vista biológico, isto poderia ser substituído por encontro e consumo (ou captura) das presas e, sob o ponto de vista químico, como colisão e reação efetiva. O agente “predador” permanecia em frente à mesa e procurava “capturar” as “presas”, isto é, detectar e excluir os discos encontrados, apalpando-os com os dedos; esta tarefa era realizada por períodos de um minuto. Conforme o “predador” encontrava as “presas” (discos),

retirava-as da mesa, e continuava a busca por mais “presas”. Cada experimento foi repetido oito vezes com densidades de discos que variava entre 5 e 305 discos por  $m^2$  de área.

Em uma primeira análise, talvez seja natural supor uma relação de proporcionalidade entre a densidade de discos e a taxa de retirada de discos, por exemplo, dobrando-se a densidade de discos, dobra-se a quantidade de discos retirados. No entanto, os resultados do experimento de Holling (1959) mostraram que, há uma quebra de linearidade, que possivelmente pode ser explicada pelo tempo total envolvido entre a atividade de achar o disco e retirá-los da área da busca. Em outras palavras, nesta situação de alta densidade, muitos discos são “capturados” e uma grande proporção do tempo de caça é gasto na logística de retirada das presas e não especificamente na atividade de busca. Como resultado, a taxa de descoberta “per capita” em área de alta densidade, pode ser menor do que em áreas de baixa densidade, onde poucos discos são encontrados e a maior parte do tempo pode ser gasta na procura (caça) por outras presas.

A análise de Holling sobre o processo de captura que apresentaremos a seguir é instrutivo e revelador de como um experimento simples, mas bem planejado, e seguido de uma argumentação também simples, mas objetiva, pode produzir importantes resultados. Assumindo que esta relação, uma espécie de “Lei de Ação de Massas”, esteja correta, tem-se a simples expressão:

$$y = aT_s x. \quad (2.44)$$

Onde  $y$  é o número de discos removidos,  $x$  é a densidade de discos,  $T_s$  é o tempo disponível para procura (caça) e  $a$  é a constante igual a taxa de procura (caça) multiplicada pela probabilidade de encontrar um disco, ou seja,  $a$  é a taxa de encontros do predador com a presa. Esta constante  $a$  será chamada de taxa instantânea de procura (caça). Se em um intervalo fixo de tempo  $T$  é permitido para um experimento, então  $T$  deve variar em relação ao número de discos encontrados, pois é preciso considerar que a retirada dos discos encontrados diminui o tempo de procura (caça). Então se  $b$  é igual ao tempo gasto para retirar um disco, tem-se:

$$T_s = T - by. \quad (2.45)$$

E, substituindo (2.45) em (2.44) tem-se:

$$y = a(T - by)x. \quad (2.46)$$

Isolando o número de discos retirados  $y$ , a equação (2.46) pode ser simplificada na equação:

$$y = \frac{Tax}{(1 + abx)}. \quad (2.47)$$

Nota-se em (2.47) que quando  $x \ll 1$  o termo a direita apresenta um crescimento aproximadamente linear de  $x$ , que é dado por  $Tax$ . Desta mesma equação, observa-se que para  $x$  muito grande, a taxa de reação se aproxima de seu valor limite  $T/b$  que é o intervalo de tempo fixo pelo tempo gasto na busca de um disco, ou seja, o tempo  $T$  é quase todo utilizado para a remoção já que a taxa de um encontro é muito rápida. Isto acontece, em geral, quando  $ax \gg 1$  mesmo que  $a$  ou  $x$  sejam pequenos.

De acordo com Holling, a equação (2.47) determina a *Resposta Funcional* do Modelo Presa Predador [44]. Esta equação, denominada de *Equação de Holling II*, foi e, ainda é, muito utilizada em vários modelos de dinâmica populacional. Uma representação gráfica da *Resposta Funcional de Holling II* foi feita para um maior entendimento do seu desenvolvimento ao longo do tempo (Gráfico 2.8).

Observa-se, contanto, que a taxa de resposta “per capita” é dada pela Equação

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{Ta}{1 + abx} \quad (2.48)$$

e pode ser representado pelo Gráfico (2.9)

Se analisarmos a *Resposta Funcional* em relação à escala de tempo, podemos notar que, em alguns casos, o comportamento de busca dos predadores é dado em uma escala de tempo consideravelmente rápida (minutos ou horas), se comparada com a da dinâmica da população descrita, que é expressa, normalmente, em dias ou anos. De forma a solucionar este problema, a *Resposta Funcional* pode ser expressa em função da taxa de presas por predadores, podendo ser escrita na seguinte forma:

$$f(N/P) = \frac{a(N/P)}{b + N/P} = \frac{aN}{bP + N}, \quad (2.49)$$

onde  $N$  é a população de presas,  $P$  a população de predadores,  $a$  é a taxa máxima de predação e  $b$  é a densidade de presas na qual a taxa de predação é  $1/2$  de sua saturação [8].

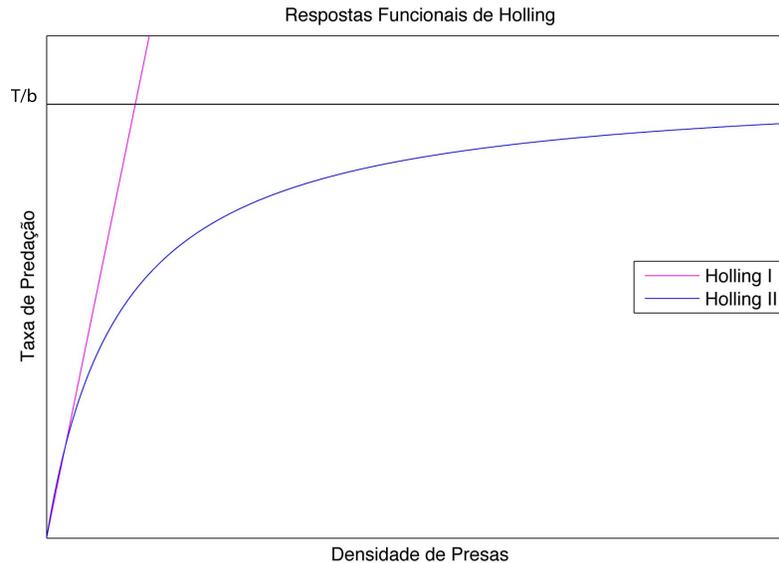


Figura 2.8: Este gráfico representa a Resposta Funcional do *Modelo Presa Predador de Holling II*, representado pela Equação 2.47 e o Modelo de Ação de Massas ou Holling I, representado por  $y_1 = Tax$

Para os propósitos deste trabalho frequentemente interessam o tempo de “caça” como atividade de forrageamento, ou seja, de busca de alimento, e o tempo de remoção como sendo exatamente isso, ou seja, de transporte do alimento encontrado [45].

Observamos que o *Modelo Presa Predador de Holling II*, tal como apresentado acima, tem semelhanças conceituais com o *Modelo de Reações Enzimáticas de Michaelis-Menten* e são exatamente iguais formalmente. Poderíamos interpretar ecologicamente este modelo como um predador voraz (enzima) que captura rapidamente uma presa (substrato), mas que leva um tempo para processá-la (tempo em que permanece na “forma de complexo”) podendo, inclusive, perder a presa.

## 2.5 Modelo Presa Predador de Holling III

Em um trabalho publicado em 1978, juntamente com D. D. Jones (ecólogo canadense) e Donald Ludwig (matemático canadense que realizou diversos trabalhos aplicados

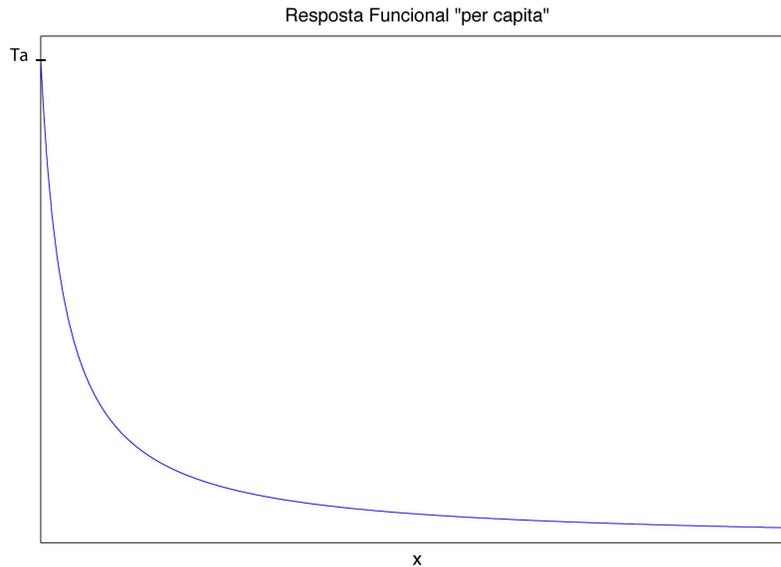


Figura 2.9: Este gráfico representa a Resposta Funcional “per capita” do *Modelo Presa-Predador de Holling II*, representado pela Equação 2.48.

principalmente ao manejo de recursos e à conservação [64]), Crawford Stanley Holling, utilizando ferramentas teóricas do estudo de ecologia, mais especificamente da teoria qualitativa de equações diferenciais, descreve a dinâmica de populações de larvas de mariposas (genero *Choristoneura*) em uma floresta de coníferas (Divisão Pinophyta) no noroeste da América do Norte, ecossistema típico de regiões temperadas [65].

Para um melhor entendimento da dinâmica de populações destas larvas, deve-se considerar sua interação com o ambiente. Os fatores limitantes para o crescimento desta população serão o suprimento de alimento e o efeito de predadores. Uma abordagem inicial e natural para esta dinâmica pode ser feita com o *Modelo de Verhulst*. Portanto, se  $B$  representa a densidade de larvas, então, na ausência de predadores,  $B$  satisfaz a seguinte equação:

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K}\right). \quad (2.50)$$

Assume-se que a capacidade suporte  $K_B$  depende da densidade de folhas (alimento) disponível, ou seja, de árvores. O crescimento populacional de mariposas

também poderia ser explicado por outro modelo que envolvesse um crescimento auto-limitado, entretanto, o *Modelo de Verhulst* foi escolhido para este caso, pois envolve somente dois parâmetros, o que mais tarde facilitará a análise matemática. Entretanto, este é um modelo muito simples para explicar aspectos importantes do processo, pois não há nele a taxa de predação que estas larvas sofrem pelos pássaros.

Portanto, é imprescindível adicionar ao modelo o efeito desta predação, sobre as mariposas (presas) por pássaros (predadores), que é incluso subtraindo-se o termo  $g(B)$  (taxa de predação) do lado direito da equação (2.50):

$$\frac{dB}{dt} = rB \left( 1 - \frac{B}{K} \right) - g(B). \quad (2.51)$$

Na qual considera-se que a população de pássaros se mantém constante neste período.

Uma característica da predação é que ela se satura com uma alta densidade de presas, isto é, há um limite superior para a taxa de mortalidade de mariposas devido à predação. O consumo de presas por ave predadora é limitado por saturação, e o número de aves é limitado por vários fatores, tais como comportamento territorial, e não apenas pela quantidade de alimento (larvas de mariposas) disponível. Assim, mesmo que o número de presas aumente, o número de pássaros se manterá constante, fazendo com que este limite de saturação da predação mantenha-se.

Conclui-se que  $g(B)$  deve-se aproximar a um limite superior de  $\beta$  para  $B \gg 1$ , ou seja, uma taxa suficiente quando  $B \rightarrow \infty$ . O valor do limite  $\beta$  é naturalmente a capacidade máxima da taxa de predação da população de pássaros. Há, também, uma diminuição no valor de  $g(B)$  com a efetividade da predação em baixas densidades de mariposas. Esta é uma característica no número de predadores e ocorre com os pássaros, em parte, por causa do efeito da aprendizagem. Os pássaros, em geral, têm o que se denomina em ecologia “imagem mental” das presas e raramente atacam os organismos que não se enquadram no seu “cardápio” que, embora, conservados é passível de ser modificado por fontes circunstanciais. Por exemplo, havendo escassez dos “ingredientes” do cardápio visual e ocorrendo encontros fortuitos com outros organismos potencialmente adequados à sua alimentação, pode haver uma mudança no comportamento predatório. Entretanto, é importante enfatizar que há uma “inércia” coletiva comportamental do predador para modificação de seu “cardápio”. Esta é a razão do crescimento lento (quadrático) da predação para pequenas quantidades de presas. Então, pode-se assumir que  $g(B)$  diminui quando  $B \rightarrow 0$ . Com o aumento da densidade de mariposas, elas se tornam mais comuns, os pássaros começam a

associá-las a presas e iniciam uma busca seletiva pelas mesmas, até que seja atingido o limite superior  $\beta$ . Uma forma conveniente para  $g(B)$ , na qual há a propriedade de saturação em um nível  $\beta$ , com  $B \rightarrow \infty$  e na qual há a diminuição com  $B \rightarrow 0$ , é dado pela equação [65][66]:

$$g(B) = \beta \frac{B^2}{\alpha^2 + B^2}. \quad (2.52)$$

A equação (2.52) é denominada de *Holling III*, onde o parâmetro  $\alpha$  determina a escala de densidade de larvas de mariposas na qual a saturação começa a tomar lugar. O Gráfico 2.10 representa o efeito da predação com aprendizado (2.52).

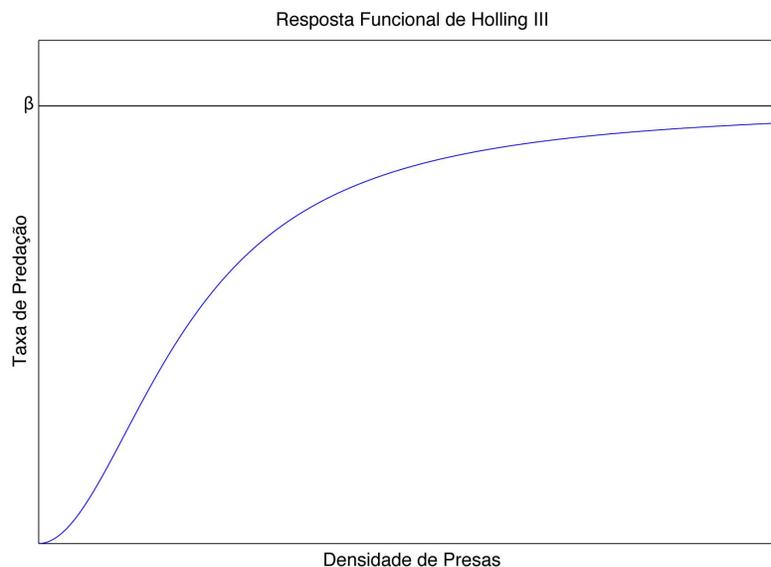


Figura 2.10: Este gráfico representa o efeito da Resposta Funcional do *Modelo Presa Predador de Holling III* (2.52) sob uma determinada população animal.

Substituindo  $g(B)$  (2.52) na equação (2.51), temos que a dinâmica de populações de mariposas, considerando a taxa de predação, é dada por:

$$\frac{dB}{dt} = rB \left(1 - \frac{B}{K}\right) - \beta \frac{B^2}{(\alpha^2 + B^2)}. \quad (2.53)$$

Esta equação foi escolhida, pois explica de forma mais sucinta, ou seja, com o menor número de parâmetros possíveis, o que ocorre com a população de mariposas

na floresta de coníferas no leste da América do Norte [65].

A *Equação de Holling III* passou a ser aplicada por pesquisadores em outros modelos de populações, entre elas, as de formigas e abelhas, explicando inclusive suas dinâmicas de forrageamento ou busca por um novo ninho. De acordo com Sumpter e Pratt [87], durante o processo de forrageamento as formigas desempenham papéis transitórios, entre eles o de busca e exploração de uma fonte de alimento, que são realizados pelas formigas  $S$  (escoteiras) e  $E$  (exploradoras), respectivamente. Temos também que para o forrageamento são utilizados caminhos marcados (ou trilhas), com a liberação de feromônio, pelas exploradoras para ligar o formigueiro à fonte de alimento, que está sendo explorada (explicado em detalhes no Capítulo 3). Quanto maior a concentração destes feromônios na trilha, maior a probabilidade de uma formiga  $S$  encontrá-la e segui-la. Esta concentração está relacionada com o número de indivíduos  $E$  nas trilhas e com a taxa de liberação de feromônios, que chamaremos de  $k$ , depositada por estes indivíduos. Onde  $k$  é determinado pela qualidade e quantidade de alimentos encontrados.

Considerando que  $d$  é a função que determina a taxa de descoberta de uma fonte de alimento pelas formigas  $S$ , com a utilização de trilhas de feromônio realizadas por  $E$ , o modelo desta dinâmica pode ser proposto utilizando a *Equação de Holling III*, como descrito abaixo:

$$d(E, S) = \beta \frac{(kE)^2}{(kE)^2 + K^2} S. \quad (2.54)$$

Na equação (2.54),  $\beta$  é a constante determinada pela taxa na qual  $S$  encontra a trilha de feromônio e  $K$  determina o número de formigas na trilha na qual  $d(E, S)$  encontra o seu ponto médio [87]. Para uma análise mais detalhada, simulações numéricas devem ser realizadas.

Resumindo as Seções (2.2), (2.4) e (2.5), temos que as populações animais, dependendo de suas estratégias de predação, podem demonstrar um destes três tipos de *Resposta Funcional* (Gráfico 2.11) [78][59]:

- *Holling I*, onde a taxa de consumo de alimento é proporcional à taxa de encontros com as presas e não há taxa de saturação, um exemplo de indivíduos que apresentam este tipo de resposta funcional são os organismos filtradores;
- *Holling II*, na qual os predadores gastam certo tempo na busca e captura das presas, desta forma, em baixas densidades de presa, há um crescimento quase

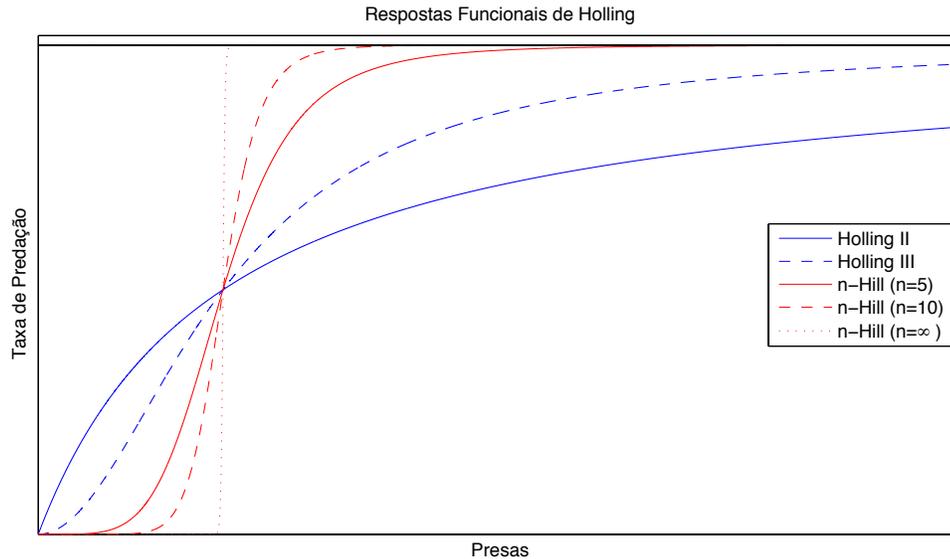


Figura 2.11: Gráfico que representa as Respostas Funcionais de Holling: Holling I ou Lei de Ação de Massas; Holling II, onde há um fator limitante para o crescimento populacional; e Holling III, que além do fator limitante, também leva em consideração um comportamento de aprendizagem, resultando em uma curva sigmóide.

que linear no consumo de alimento e, conforme esta densidade aumenta a taxa de predação vai aproximando-se de um limite de saturação, este processo ocorre, por exemplo, com populações de insetos;

- *Holling III*, na qual os animais mostram uma aprendizagem de comportamento (os vertebrados, por exemplo), ou seja, quando há poucas presas o consumo é bem baixo e, o aumento na taxa de encontros presa-predador apresenta um crescimento quadrático em relação ao consumo destas presas, e, assim como em *Holling II*, este aumento na taxa de predação ocorre até um certo nível de saturação. O que resulta em uma curva sigmóide.

Com base nos Modelos Matemáticos de Dinâmica de População apresentados, discutidos e interpretados neste primeiro capítulo, iremos propor Modelos Matemáticos para o Forrageamento de Formigas (Capítulo 4). Para tal, precisamos da motivação biológica que nos levem aos mesmos, e assim, antes de tratarmos destes modelos, discutiremos brevemente sobre a etologia e sociobiologia das formigas, dando ênfase,

obviamente, ao comportamento forrageador destes animais (Capítulo 3).

É importante observar que cada modelo, seja um *Malthus-Euler* ou de *Resposta Funcional de Holling (I, II ou III)* pode ser interpretado de forma distinta com relação à dinâmica populacional adjacente. Por exemplo, o modelo com saturação de primeira ordem

$$f(N) = B \frac{N}{\alpha + N} \quad (2.55)$$

pode ser o modelo matemático de uma grande população  $N(t)$  (“substrato”) submetida à predação de uma população de predadores vorazes (“enzimas”) considerando seu estado quase estacionário, mas também, pode ser o modelo matemático de uma população (“discos”) submetida a uma predação cujo agente (“aluno de pós”) depende um tempo para manipulação de cada presa. Estas duas interpretações são distintas, o que nos indica que o mesmo modelo matemático pode ser utilizado em diversas situações. (A propósito, estas duas interpretações não são as únicas para este modelo). Da mesma forma, o *Modelo Holling III* (ou Hill  $n \geq 2$ )

$$f(B) = \beta \frac{B^n}{\alpha^n + B^n} \quad (2.56)$$

pode ser interpretado sob o ponto de vista da dinâmica de enzimas alostéricas, isto é, enzimas com mais de um sítio de reação que se interferem; ou sob o ponto de vista do *Modelo Ludwig-Holling* em que o predador apresenta uma mudança de comportamento de apreensão com o aumento da densidade de presas.

A diversidade de interpretações dos modelos de interação (predação) foi exemplificada neste capítulo com o objetivo de ampliar o leque de aplicações que faremos no Capítulo 4, quando vários modelos serão considerados.



# Capítulo 3

## Populações de Formigas

### 3.1 Características Gerais

A explanação das características gerais das formigas deve se iniciar com uma breve descrição de sua classificação biológica, que é o sistema que ordena os seres vivos e os distribuem em grupos hierárquicos. As formigas pertencem ao maior grupo de animais, o Filo Arthropoda, que perfaz cerca de 80% de todas as espécies de animais conhecidas. Dentro deste filo está a Classe Insecta, com mais de um milhão de espécies descritas atualmente e, dentro desta, está a Ordem Hymenoptera a qual contém a Família Formicidae, ou seja, as formigas.

Com base na sua classificação biológica, podemos afirmar que as formigas são animais que possuem o corpo segmentado, recoberto por um exoesqueleto e dividido basicamente em três regiões: a cabeça, responsável pela recepção sensorial, integração neural e alimentação; o tórax, onde se encontram os três pares de pernas articuladas e os dois pares de asas transparentes (presentes apenas nos indivíduos férteis); e o abdômen, cujo primeiro segmento está amplamente ligado ao tórax e separado do restante do abdômen por um peíolo estreito, a cintura [79].

A família Formicidae possui entre 12.000 e 20.000 espécies descritas e sua diversidade é resultado de sua adaptação ao ambiente terrestre, ao voo e à coevolução com plantas que produzem flores. Elas habitam quase todos os ambientes terrestres, com exceção das regiões polares. Seu sucesso, assim como o dos insetos, pode ser atribuído a diversos fatores, sendo os mais importantes: seu esquema corpóreo, sua resistência à dessecação, sua adaptação ao voo e seu desenvolvimento indireto. Na

sociedade de formigas, os indivíduos adultos e imaturos são muito diferentes entre si, morfológica e ecologicamente, permitindo a divisão de recursos, a especialização para efetuar diferentes funções, evitando assim a competição pelas mesmas fontes de alimento [41][79].

Desenvolvimento indireto, para formigas, significa que todas iniciam a vida como ovos, depois se tornam larvas minúsculas, semelhantes a vermes, e finalmente transformam-se em pupas. Uma vez que emergem das pupas são consideradas adultas e não crescem mais, isto se deve à estrutura de seu exoesqueleto, que não é capaz de esticar e se acomodar em relação ao seu crescimento. Ao emergir, a formiga pode ser uma reprodutiva alada (macho ou rainha) ou uma operária fêmea não-alada. Apenas a rainha se acasala e pode produzir fêmeas, sejam operárias ou rainhas. Mas, em muitas espécies, tanto as rainhas, quanto as operárias que não se acasalam, podem produzir machos, pois estes provêm de ovos não fertilizados [37].

As rainhas e os machos são responsáveis pela reprodução, enquanto as operárias são responsáveis pelo trabalho físico e cuidado com a prole. Estas são características de uma organização social, ou eussocialidade, que surgiu em apenas dois táxons de insetos, nos Isoptera (cupins) e nos Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas) e foi, aparentemente, responsável pelo enorme êxito desses táxons. Todas as formigas são eussociais e nenhum indivíduo é capaz de sobreviver sozinho [79].

## 3.2 A Sociedade das Formigas

As colônias de formigas são consideradas como eussociais, por apresentarem as três características organizacionais típicas: sobreposição de gerações (descendentes cooperam ativamente com os ascendentes); indivíduos adultos cooperam nos cuidados com a prole; e divisão reprodutiva de trabalho (entre indivíduos férteis e não-férteis) [79].

Uma formiga adulta, fêmea, fértil é chamada de formiga rainha. A formiga rainha jovem tem uma função única na fundação de novas colônias [41]. Uma nova colônia de formigas se forma quando um macho de uma colônia-mãe se acasala com uma nova rainha de outra colônia e, em seguida, a rainha recém-acasalada funda uma nova colônia. Uma vez estando a colônia estabelecida, a rainha continuará a por ovos [96]. Apesar do nome, as formigas rainhas não reinam na colônia, elas não têm autoridade, nem privilégios e seu principal trabalho é por ovos. Mesmo assim,

sem a rainha, uma colônia de formigas está fadada à extinção, não sendo possível a reposição ou adoção de outra rainha [37].

Os machos, por sua vez, aparecem apenas quando é necessário fecundar a rainha, o que acontece durante um vôo em que participam milhares de fêmeas e machos alados; depois da fecundação, os machos não entram no formigueiro e geralmente morrem rapidamente [83].

As formigas operárias, por sua vez, realizam todo o trabalho da colônia e, nenhuma formiga é capaz de avaliar as necessidades globais da colônia, de contar quantas operárias estão engajadas em cada tarefa ou decidir quantas devem ser remanejadas e, cada operária toma decisões razoavelmente simples. A colônia utiliza um sistema de divisão de tarefas baseado em uma distribuição por idade ou tamanho, que proporciona uma eficiência na realização do trabalho [83]. Esta divisão é baseada em um sistema descentralizado, no qual não há uma formiga (nem a rainha), ou um grupo delas, decidindo quais atividades as demais irão realizar [36][38].

Em espécies de formigas *polimórficas* (isto é, formigas da mesma espécie que apresentam características morfológicas, tamanho e forma, distintas), operárias de certos tamanhos realizam tarefas fixas durante suas vidas adultas [36][47].

Em espécies *monomórficas*, ocorre a troca de tarefas quando elas envelhecem [35]. No início do seu ciclo de vida, as formigas monomórficas mais jovens trabalham dentro do formigueiro (operárias internas), em sua construção, armazenando os alimentos coletados, cuidando da rainha e alimentando a prole [40]. Após meses ou semanas, tempo que varia de espécie para espécie, elas passam a exercer atividades externas [37].

As formigas externas podem ser divididas em quatro grupos [35][37]:

- As *operárias da manutenção*, que são responsáveis pelos reparos do formigueiro;
- As *operárias do monturo*, que tem a função de limpar o ninho e trocar de local o monturo (depósito de substâncias que não servem mais para a colônia);
- As *patrulheiras*, que realizam a defesa do formigueiro e, de algum modo, são elas, também, que determinam as direções a serem tomadas pelas forrageadoras; e
- As *forrageadoras*, que percorrem maiores distâncias em busca de alimento.

A troca de tarefas entre as formigas operárias ocorre de acordo com a percepção química e tátil do meio e as necessidades da colônia (Figura 3.1). Por exemplo, quando ocorre uma chuva, no dia seguinte mais formigas trabalharão em reparos do formigueiro e, operárias que antes realizavam atividades internas, passam a ser do grupo das operárias da manutenção. Da mesma forma, se o número de operárias do monturo é diminuído, formigas internas passam a desempenhar esta função. Assim, a manutenção e o cuidado com o monturo são as primeiras atividades que as formigas realizam quando passam a exercer funções externas [37][46].

No caso em que há um aumento no número de formigas intrusas, serão formigas da manutenção e/ou monturo que irão auxiliar as patrulheiras. E, quando aumenta a quantidade de alimento disponível no ambiente, aumenta-se a atividade forrageadora e as formigas que passam a exercer esta atividade podem ser tanto patrulheiras, como da manutenção ou do monturo [35][36]. De uma forma geral, elas seguem este fluxo de troca de tarefas e, uma vez que passam a desempenhar a nova função não retornam para a antiga [37][47].

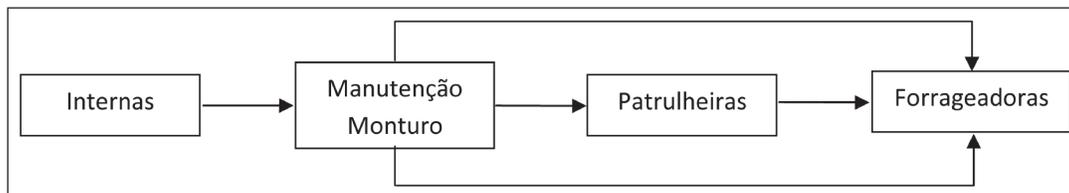


Figura 3.1: Modelo esquemático da troca de tarefas em formigas monomórficas.

Este sistema de troca de tarefas (Figura 3.1) pode ser explicado pelo Modelo de Estruturas Etárias de Euler, o qual considera a evolução temporal populacional de populações heterogêneas quanto às taxas de natalidade e mortalidade etárias. Obtem-se com esse modelo, além do número total de indivíduos da população ao longo do tempo, a dinâmica da população, em cada instante de tempo, com maiores detalhes, ou seja, no caso das formigas, obtém-se o número de indivíduos em cada atividade, seja ela interna, manutenção, monturo, patrulha ou forrageadora [29].

As formigas, assim como os demais insetos sociais, têm diversas vantagens em relação aos insetos solitários. A presença de muitos indivíduos pode aumentar o sistema de segurança e a divisão de tarefas pode aumentar a organização e a eficiência do trabalho, pois o total de trabalho realizado por uma colônia é maior do que a soma dos trabalhos individuais. Outra vantagem é a possibilidade de troca de

informações, que permite: alimentar as larvas e as formigas adultas internas, “lembrar” de um local previamente visitado, escolher entre dois caminhos e “controlar” o total de atividade forrageadora [51]. Isso porque, apesar da colônia de formiga ser formada por indivíduos separados, cada forrageadora não se alimenta do que ela mesma coletou, assim, a colônia não é formada por um grupo de forrageadoras independente [40], desta forma, podemos considerar a colônia de formigas como um super-organismo, capaz de se alimentar, desenvolver, crescer e se reproduzir [47]. Além disso, e principalmente, está a capacidade de adequação da coletividade às exigências ou oportunidades que o meio exterior e as circunstâncias oferecem, que otimizem a eficiência e as suas chances de sobrevivência [77].

### 3.3 Forrageamento

A intensidade da atividade forrageadora (ou o comportamento interativo entre as formigas e seus alimentos) varia entre os dias do ano, devido aos fatores ambientais, como sol, chuva e, principalmente, a quantidade de alimento encontrado. Durante o dia, as forrageadoras são estimuladas a saírem do ninho em busca de alimento, se elas encontram alimento, voltam para o formigueiro e “estimulam” outras formigas a realizarem a atividade forrageadora, caso não encontrem nada, não há o estímulo para que outras formigas iniciem a busca por alimento. As decisões tomadas por uma colônia de formigas, em relação a atividade forrageadora, não é baseada em um sistema de informações ou controle centralizado, é resultado da forma como as formigas, usando informações locais, decidem como irão forragear naquele momento e como elas interagem umas com as outras, pois não há um sistema centralizado [81][40]. Mas como as formigas percebem os estímulos ambientais ao seu redor? Como ocorre a interação entre elas?

A atividade forrageadora é propiciada pela percepção visual, química e tátil das formigas em relação ao ambiente e aos indivíduos da mesma colônia. E é através destes três sentidos que as formigas forrageadoras conseguirão perceber o ambiente ao seu redor e interagir umas com as outras [47]. Mas, como esses sentidos funcionam?

A *percepção visual* acontece através de seus dois olhos compostos, que são formados por muitas unidades receptoras de luz, chamadas omatídios, na qual cada unidade contém sua própria lente, ou córnea. Desta forma, pode-se dizer que a visão das formigas é formada por uma superposição de informações luminosas, que possi-

bilitam a percepção principalmente de padrões de movimento ao seu redor e não de imagens estáticas [46][79].

A *percepção tátil* ocorre principalmente pelo contato entre antenas. Acredita-se que o toque entre antenas sirva para receber informação ao invés de enviá-las. Com suas antenas as formigas tocam o corpo de outras formigas de modo a percebê-las, literalmente senti-las, e não de modo a informar-lhes algo. Alguns experimentos mostraram que a frequência de toques entre antenas desempenha um papel importante no recrutamento, visando à exploração de determinada fonte de alimento [46]. Deste modo, é possível perceber que a informação obtida seja feita por percepção “olfativa”, dos alimentos e/ou feromônios que tenham entrado em contato com a formiga tocada. Ou seja, as forrageadoras inativas, através do toque entre antenas, ao perceberem a presença de hidrocarbonetos nas formigas que estão retornando ao formigueiro, são estimuladas a deixarem o formigueiro. É da mesma forma que, no início da manhã, as primeiras forrageadoras são estimuladas, pelas patrulheiras, a saírem do ninho [40].

O *sistema de comunicação química* entre os membros de uma mesma espécie de formigas ocorre através da produção e percepção de substâncias químicas, denominadas feromônios. Estes feromônios são excretados no ambiente pelas glândulas anal, torácica e abdominal, glândula de veneno e glândula Dufour. Múltiplos feromônios podem ser utilizados por uma única formiga tornando a comunicação durante o forrageamento complexa [51].

Os feromônios excretados pela glândula Dufour são utilizados na mediação dos sistemas de defesa, recrutamento e atração sexual. A glândula de veneno produz ácido fórmico (veneno), sendo responsável pela predação e defesa, entretanto, em algumas espécies ela pode também ser utilizada para recrutamento e alarme. As glândulas, abdominal e anal são homólogas e, dependendo da espécie, podem atuar no sistema de alarme ou no sistema de recrutamento e *tandem run*, um comportamento que será explicado mais adiante. A glândula torácica, por sua vez, produz substâncias que ficam na superfície do corpo da formiga, tendo a função anti-séptica e de reconhecimento e identificação de indivíduos do mesmo formigueiro. Estas substâncias, quando excretadas no formigueiro, o protege contra microorganismos e, quando excretadas em regiões ao redor deste, são responsáveis pela marcação territorial [46].

Dependendo da espécie e das circunstâncias ambientais as formigas liberam feromônios nas trilhas, para comunicação e recrutamento, que podem conter diferentes estruturas, que incluem: álcoois, aldeídos, ácidos fórmico e nerólico, heterociclos de

nitrogênio, terpenoides, lactonas, isocumarinas, entre outros [47].

O comportamento forrageador das formigas é dividido basicamente em quatro etapas: a procura por alimento; sua manipulação (que envolve a exploração da fonte e o transporte do alimento até o formigueiro); o recrutamento de outras formigas para exploração da mesma fonte (que pode ser feito por comunicação química ou percepção tátil); e o consumo do alimento em si, que não será feito somente pela formiga que o manejou [87] [85] (Figura 4.2).

Assim, no início do dia, ao sair do formigueiro à procura de alimento, as forrageadoras depositam feromônio em seu caminho, o que servirá de “pista” para a volta, formando assim, uma rede de trilhas [58]. Ao encontrar uma boa fonte de alimento, elas voltam para o formigueiro pelas trilhas previamente marcadas, que neste momento apresentam uma quantidade menor de feromônio, por se tratar de substâncias voláteis. Entretanto, dando continuidade ao processo de marcação, elas depositam mais feromônios nestas trilhas, o que as reforçará. Essas trilhas de feromônio promovem um mecanismo de feedback positivo [51].

Aqui, é natural observar que uma trilha curta e bem sucedida terá uma quantidade maior de feromônio do que uma trilha longa, pois será reforçada em menos tempo. Esta maior quantidade de feromônio no percurso permite que outras operárias encontrem a mesma trilha. À medida que a trilha é reforçada, mais forrageadoras adicionam sua substância química nela, fazendo com que exista um feedback positivo, que facilitará a troca de informação sobre os locais onde estão a comida e o formigueiro. Quando a fonte de alimento se esgota, a passagem de formigas diminui e conseqüentemente cessa o depósito de feromônios que, sendo substâncias voláteis, levam a uma redução gradual de sua concentração, e, portanto à diminuição da intensidade do feedback sobre as outras forrageadoras [50].

O grande número de espécies de formigas gerou uma diversidade de adaptações ecológicas e sociais. A grande variedade de habitats e de hábitos alimentares, por exemplo, evita a competição entre as espécies. Algumas espécies de formigas se especializaram em apenas um tipo de alimento, como, por exemplo, as *Leptogenys* que predam apenas Isópodes (pequenos crustáceos), espécies do gênero *Discothyrea* e *Proceratium* que se alimentam apenas de ovos de artrópodes. Outras espécies, a maioria, são mais generalistas e tem uma grande variedade de presas; algumas se alimentam de sementes, como as *Pogonomyrmex*; outras apresentam relações mutualísticas com plantas, na qual as formigas se alimentam de néctar, e com culturas de fungos [83][96].

O forrageamento, dependendo da espécie de formiga e do alimento encontrado, pode ser realizado de duas maneiras: de forma solitária ou pela cooperação entre as formigas do formigueiro. Neste segundo caso, há o recrutamento, comportamento no qual uma forrageadora, após encontrar uma fonte de alimento, retorna ao ninho e “transmite” informações sobre a localização desta, seja pela trilha de feromônios deixada no caminho, ou pelo contato entre antenas [16]. É importante ressaltar que a quantidade em que as formigas utilizam-se da ferramenta “recrutamento” varia de espécie para espécie e de acordo com a fonte alimentar encontrada. Por exemplo, formigas da espécie *Gnamptogenys molelleri* (Seções 5.1 e 5.2), consideradas formigas “ancestrais” não utilizam-se sempre do recrutamento e, quando o fazem, é um recrutamento pequeno. Principalmente se comparadas às formigas dos gêneros *Camponotus*, *Formica*, *Pheidole*, *Solenopsis* (Seção 5.3), que apresentam um comportamento recrutador mais elaborado [23] [17] [32] [90] [99].

Quando o forrageamento é feito com a cooperação entre as formigas e há a opção de escolha entre dois caminhos para chegar à mesma fonte de alimento, ela é feita pelo tempo mais curto entre o formigueiro e a fonte. Inicialmente, a quantidade de formigas nos dois caminhos ocorre de forma simétrica e, com o passar do tempo, elas escolhem uma das trilhas, geralmente a mais curta. Mas, uma vez que esta trilha fica superlotada, ocorre a passagem para um outro caminho mais longo ou mais largo, pois o tempo gasto por uma formiga para ir até a fonte e voltar em uma trilha superlotada é maior do que em outra mais vazia. Esta escolha é feita através das percepções visuais, químicas e táteis, mas sem que haja conhecimento explícito por parte das forrageadoras em um nível individual [25][62].

Outros experimentos que demonstram de forma explícita a presença e importância das trilhas de feromônio e do contato entre antenas para o forrageamento são aqueles referentes à escolha entre duas fontes de alimento [43]. E, novamente, através de pistas locais, o comportamento social da colônia privilegia a fonte que será mais conveniente para o formigueiro e evolui para uma estratégia que assegura uma exploração eficiente [10][22].

É importante, aqui, enfatizar que insetos como formigas não tem um cérebro suficientemente sofisticado que permite (a cada uma delas) realizar planejamento com objetivos a serem cumpridos, visualizar situações abstratas e avaliar melhor opções; estas são capacidades humanas e o estudo social de formigas deve sempre estar alerta quanto ao perigo da “antropomorfização”.

Para evitar esta armadilha, embora utilizemos termos como “transmitir infor-

mações” na verdade procuraremos modelar (no Capítulo 4) a dinâmica social das formigas supondo sempre que o comportamento individual é resultado de influências muito simples e diretas que não envolvem em nenhuma circunstância capacidade de arquivamento, recuperação de informações e nem decisões individuais. A capacidade e a sofisticação operacional de “formigas” ocorre unicamente como um fenômeno “emergente” e social, que se torna tão extraordinário exatamente por depender de indivíduos com comportamentos extremamente simples [37][38][80][96].



## Capítulo 4

# Modelos Matemáticos do Forrageamento de Formigas

Diariamente, as formigas realizam a atividade de forrageamento percebendo o meio físico e biológico através de suas características visuais, químicas (feromônios) ou táteis (taxas de encontros), principalmente pelas duas últimas. Como visto anteriormente, em todas as espécies de formigas, o início do forrageamento, em uma região ainda não demarcada ou cuja marcação por feromônios já se volatilizou, é feito (como não poderia deixar de ser) de maneira aleatória, ou seja, quando não há qualquer informação a respeito da localização de alimentos a busca aleatória rápida é a única opção. Somente quando elas encontram uma fonte de alimento conveniente é que se inicia a exploração sistemática da mesma. O objetivo deste trabalho é analisar a experiência de uma organização social e forrageamento que resulta de modelos de comportamento ativados por estímulos externos.

Podemos separar as formigas forrageadoras em diferentes grupos, conforme suas atividades forrageadoras: “espera”; busca; exploração; e recrutamento. Estas representações são, obviamente, dinâmicas, pois as formigas podem passar de uma atividade para outra de acordo com os estímulos ambientais e sociais que recebem ao seu redor, assim como permanecer na mesma atividade.

## 4.1 Modelos Simples Não Interativos Entre Classes Distintas

Em um primeiro modelo de forrageamento, representado esquematicamente na Figura (4.1), temos três grupos de formigas:

1. as que estão dentro do formigueiro e ainda não exerceram nenhuma atividade externa, e por isto, chamadas de operárias *Internas* ( $I$ );
2. as que estão em busca de alimento, denominadas de *Escoteiras* ( $S$ );
3. e as que já encontraram uma determinada fonte de alimento e estão explorando o local, denominadas de *Exploradoras* ( $E$ ).

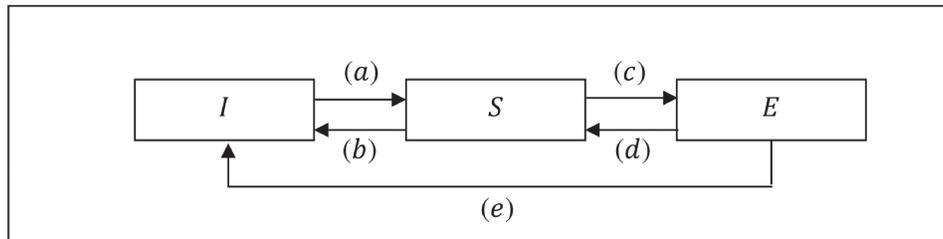


Figura 4.1: Modelo compartimental esquemático do forrageamento de formigas, no qual  $I$  são as formigas que estão dentro do ninho (internas),  $S$  são as formigas que estão em busca de alimento (escoteiras) e  $E$  são as formigas que estão explorando uma fonte de alimento (exploradoras). As setas indicam as direções nas quais as operárias mudam de estágio, ou seja,  $(a)$  é a taxa pela qual as formigas iniciam a busca de alimento,  $(b)$  é a taxa pela qual elas param de procurar,  $(c)$  é taxa pela qual elas encontram uma determinada fonte e iniciam a exploração da mesma,  $(d)$  é a taxa pela qual elas desistem da fonte, e  $(e)$  a taxa pela qual as operárias param de trabalhar e retornam para o ninho.

As formigas podem, como visto anteriormente (Capítulo 3), trocar de função de acordo com os estímulos do ambiente ou da sociobiologia (interação). Neste primeiro modelo utilizaremos as seguintes notações:

1.  $(a)$  representando o início das atividade de forrageamento, ou seja, a passagem de formigas de Internas para Escoteiras;
2.  $(b)$  o retorno destas formigas para o formigueiro;

3. (c) o encontro de uma fonte, ou seja, a passagem de  $S$  para Exploradoras;
4. (d) a volta de  $E$  para a atividade de busca; e
5. (e) a passagem de  $E$  para  $I$ , quando as exploradoras retornam ao formigueiro.

Nota-se que não foram considerados, no modelo, os efeitos da natalidade e da mortalidade, pois estamos tratando de um período de tempo razoavelmente curto (um dia de trabalho); essas taxas podem ser facilmente acrescentadas em um modelo um pouco mais complexo.

Neste Modelo Compartimental (a), (b), (c), (d) e (e) podem ser interpretados como Funções de Resposta, que são assumidas das seguintes formas.

O forrageamento é uma atividade diária. A taxa das formigas que saem do ninho para iniciar a atividade de busca (a) será dada em função do número de formigas internas e independem de qualquer outro fator:

$$a(I) = \alpha I, \quad (4.1)$$

onde  $1/\alpha$  é o tempo médio que uma forrageadora espera para sair do ninho antes de iniciar a busca. Pode-se interpretar o parâmetro  $\alpha$ , também, como a probabilidade, por unidade de tempo, de uma formiga qualquer do ninho passar à fase de forrageamento, um *Processo Poisson* que não depende da influência de outras na vizinhança, ou seja,  $\alpha$  é um parâmetro que não tem componente “social”.

Em um modelo diário poderíamos utilizar  $\alpha(t)$  dependendo de  $t$ , ou seja, variando de acordo com as horas do dia, uma vez que as formigas tem picos de atividades em determinados horários. As formigas colhedoras vermelhas (*Pogonomyrmex barbatus*), por exemplo, iniciam sua atividade forrageadora por volta das 7h30min da manhã e voltam ao formigueiro por volta das 11h-12h, quando aumenta a temperatura. As *Aphaenogaster*, outra espécie de formiga que habita a mesma região das *Pogonomyrmex*, divisa do Arizona com o Novo México, “preferem” forragear em um período ainda menos quente e, por isso, iniciam suas atividades no início da noite e permanecem, muitas vezes, até a manhã seguinte [37].

Quando as formigas escoteiras iniciam a atividade de busca de alimento e não encontram nada, elas retornam para o formigueiro a uma taxa que será dada em função do número de formigas escoteiras  $S$ .

$$b(S) = \beta S, \quad (4.2)$$

onde  $1/\beta$  é o tempo médio que uma operária gasta procurando alimento antes de retornar ao ninho. Observação análoga quanto ao parâmetro  $\alpha$ , ou seja,  $\beta$  também é um parâmetro “não social”. Eventualmente pode ser que  $\beta$  dependa inversamente da quantidade de alimento disponível  $A$ .

Por outro lado, quando as escoteiras encontram uma fonte de alimento de seu interesse, elas iniciam a exploração ( $c$ ) a uma taxa em função de  $S$ . Assim, se tem:

$$c(S) = \gamma_1(A)S, \quad (4.3)$$

onde  $1/\gamma_1$  é o tempo médio gasto para que uma determinada fonte possa ser encontrada. Observação análoga para o parâmetro acima  $\gamma_1$ , que pode depender diretamente da quantidade de alimento disponível  $A$ .

Este parâmetro  $\gamma_1(A)$  depende naturalmente da facilidade com que uma fonte é encontrada pelas formigas, ou seja, depende da quantidade de alimento disponível, que pode ser abundante e praticamente constante em um dia de atividade ou variável conforme a exploração. Neste primeiro caso, assumiremos  $\gamma_1$  constante; e posteriormente, acrescentaremos um decréscimo de  $A$  na forma

$$\frac{dA}{dt} = f(E, A) \quad (< 0), \quad (4.4)$$

e  $\gamma_1(A)$  decrescente com  $A$ .

Portanto, as formigas escoteiras responderão a duas formas alternativas distintas para modificar o seu estado. Em outras palavras, as escoteiras apresentarão duas possibilidades: desistir da exploração e voltar à população interna do ninho ou, se encontrar alimento passar a ser uma exploradora. Assim, temos que  $1/(\beta + \gamma_1)$  é o tempo médio em que as formigas permanecem exercendo a função de busca [87].

Seja pelo esgotamento da fonte de alimento ou por se perderem no caminho, as formigas abandonam a exploração de uma fonte de uma forma aleatória (*Poisson*), que erá descrita em função das formigas que exercem a exploração:

$$d(E) = \delta E, \quad (4.5)$$

onde o tempo médio em que uma operária explora uma fonte antes de retomar a atividade de busca é dado por  $1/\delta$ . Observa-se que, assim como para o parâmetro  $\alpha$ ,  $\delta$  é um parâmetro sem componente “social” e também pode ser interpretado como a probabilidade de uma formiga exploradora qualquer retornar a atividade de busca, em um *Processo Poisson*.

Observa-se que a taxa de abandono  $\delta$  pode ser tomada como dependente da disponibilidade de alimentos, ou seja, como função da abundância (riqueza) da fonte, quanto menor a riqueza, mais formigas desistem. Assim, podemos considerar  $\delta$ , não como uma constante, mas variando com a quantidade de alimento ( $A$ ), desta forma, teríamos:

$$d(E) = \delta(A)E, \quad (4.6)$$

Naturalmente a fonte de alimento  $A$  diminui de acordo com a exploração feita pelas formigas  $E$ . Se isto acontecer de maneira notável, podemos modelar o processo da seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{dA}{dt} = -\theta EA \\ A(0) = A_0, \end{cases} \quad (4.7)$$

onde  $\theta$  é a taxa de consumo do alimento ( $A$ ) pelas formigas exploradoras ( $E$ ). Também, podemos supor a fonte de alimento variando em função do tempo, uma vez que as formigas tem um pico de atividade em determinado horário [37], como por exemplo:

$$A(t) = A_0 \cos(\omega t). \quad (4.8)$$

Neste caso, a distância entre cada pico de atividade corresponde à 24h.

Tem-se, ainda, que a taxa de formigas que param de trabalhar ( $e$ ) é dada, somente, em função das exploradoras:

$$e(E) = \mu E, \quad (4.9)$$

onde  $1/\mu$  é o tempo médio em que uma formiga explora a fonte antes de voltar para o ninho. O parâmetro  $\mu$ , em geral também pode depender da “riqueza” da fonte, analogamente ao parâmetro anterior.

Este é um modelo simplificado do forrageamento de formigas que, sozinhas, exploram o alimento (Figura 4.1). Até o presente momento, não foi incluído nenhuma interação social que modificasse o comportamento de cada formiga, ou seja, cada mudança de atitude é resultado apenas de um evento probabilístico de *Poisson* com taxa fixa ou com uma taxa que dependa da taxa de alimento. A dependência da

adaptação do comportamento com relação à disponibilidade de alimento pode, entretanto, ser considerada como uma forma indireta de interação social já que ela é modificada pela exploração da fonte e sua variação é “sentida” por outras formigas.

## 4.2 Modelo com Interação Via Feromônio

O objetivo deste trabalho, entretanto, é analisar o comportamento coletivo de insetos eussociais, tal como no forrageamento de formigas onde há interações sociais em que a probabilidade de alteração de estado de uma formiga depende da presença de “interação”, ou seja, de “comunicação” com formigas de outras classes. Exemplos dessas interações sociais são o *recrutamento via feromônio*, que ocorre em quase todas as espécies de formiga e o *recrutamento via contato direto*, que ocorre em formigas com comportamento mais evoluído. No primeiro exemplo, após o encontro de uma boa fonte de alimento, as formigas retornam ao formigueiro deixando uma trilha de feromônio, que pode ser detectada por outras formigas que estão buscando alimento [60] [47] (Figura 4.2).

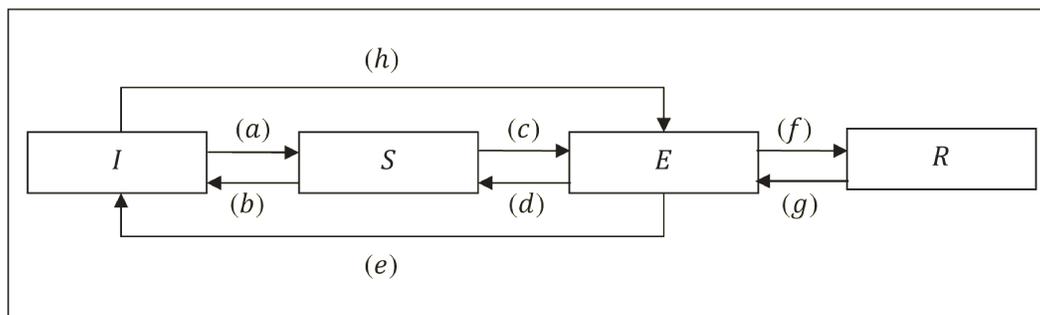


Figura 4.2: Modelo esquemático do forrageamento de formigas, que exploram a fonte de alimento e realizam recrutamento.  $I$ ,  $S$ ,  $E$ ,  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  e  $e$  são dados de populações e funções de resposta, tal como na Figura 4.1.  $R$  são as recrutadoras.  $f$  e  $g$  são as taxas de formigas que passam de  $E$  (exploradoras) para  $R$  e vice-versa, e  $h$  é a taxa de formigas que passam de internas ( $I$ ) para explorar uma fonte ( $E$ ), com a ação das  $R$ .

Consideremos, agora, o caso em que as exploradoras deixam uma trilha de feromônio, que auxiliam as escoteiras  $S$  a encontrarem a mesma fonte [37]. Neste caso, a função de resposta ( $c$ ) passará a ter um significado de interação social que iremos expressar de acordo com a “Lei de Ação de Massas” (Seção 2.3), em função de  $S$  e  $E$  [6]:

$$c(S, E) = \gamma_0 SE, \quad (4.10)$$

onde  $\gamma_0$  passa a ser a taxa de encontro de  $S$  com as trilhas feitas por  $E$ . Esta expressão será tomada como primeira abordagem e o parâmetro  $\gamma_0$  é “carregado de informações”. Esta abordagem, pode inclusive ser considerada incompleta, uma vez que ela não leva em consideração a saturação e nem que esta interação não é direta, mas intermediada pelo feromônio que é deixado nas trilhas pelas exploradoras  $E$ .

Com este modelo assume-se, implicitamente, que há apenas uma pequena quantidade de formigas da classe  $E$ , uma vez que não há saturação do efeito da quantidade  $E$ . Um modelo que remedia esta restrição é dado pela interação *Holling II* (Seção 2.4) [87]:

$$c(S, E) = \gamma_2 \frac{E}{E_0 + E} S, \quad (4.11)$$

onde  $E_0$  é a quantidade de exploradoras que provocam uma taxa de contato que resulta em uma probabilidade, por unidade de tempo,  $1/2$  para que uma formiga  $S$  passe a ser uma exploradora e  $\gamma_2$  é a taxa de encontros bem sucedidos entre as escoteiras as trilhas deixadas pelas exploradoras.

Uma outra interpretação desta função resposta pode ser feita notando que a interação via feromônio deveria, eventualmente, incluir um termo de “*time lag*” ou “memória” já que a substância química é extremamente degradável e, também, porque a influência das formigas  $E$  (exploradoras) sobre  $S$  (escoteiras) não se dá no momento  $t$  pela quantidade de  $E(t)$ , mas pela quantidade de  $E(t - \delta)e^{-\mu_1 t}$ , variando  $\delta$  e onde  $\mu_1$  é a taxa de degradação do feromônio. Este assunto pode ser melhor apresentado em um modelo mais sofisticado. Uma forma (rudimentar) de fazer isto seria introduzir uma “população” de feromônio  $F$  que é suprida pelas exploradoras bem sucedidas e que degrada na forma

$$\frac{dF}{dt} = \phi E - \xi F. \quad (4.12)$$

Onde  $1/\xi$  é o tempo médio de degradação do feromônio e, considerando que ela ocorre em um pequeno intervalo de tempo, temos um valor alto para  $\xi$ . E  $\phi$  é a taxa de depósito de feromônios deixadas pelas formigas  $E$  nas trilhas. Consideraremos, também,  $\phi$  e  $\xi$  como constantes.

Assim, a passagem de escoteiras para exploradoras seria regulada pela taxa de encontros “atual” (no instante  $t$ ) entre as escoteiras  $S(t)$  e a quantidade de feromônio encontrada na trilha  $F(t)$ , ou seja,

$$c = \gamma SF. \quad (4.13)$$

Obviamente, alguma saturação deveria ser incluída em uma segunda abordagem, em que a função  $c$  poderia ser escrita como uma Resposta Funcional de Holling III:

$$c = \gamma S \frac{F^2}{F^2 + \varphi^2}, \quad (4.14)$$

onde  $\varphi$  é uma constante.

É importante ressaltar que no caso em que consideramos a “população” de feromônio, quanto mais formigas tivermos explorando uma fonte de alimento mais feromônio haverá na trilha, uma vez que são as exploradoras que reforçam a trilha. Em contrapartida, uma vez que o alimento se torna escasso, a trilha entre a fonte e o ninho não é suficientemente reforçada, pois o trânsito de formigas diminui e, conseqüentemente, a quantidade de feromônio depositado será pouca. Além disso, sua degradação rápida (representada pela constante  $\xi$ ) impede uma eficiência na comunicação.

### 4.3 Modelo Interativo com Recrutamento via Contato Direto

Quando da exploração de uma fonte de alimento, as forrageadoras são levadas a uma série de procedimentos que caracteriza uma estratégia para tal exploração. Em síntese, a estratégia emergente depende do tamanho e qualidade da fonte de alimento encontrada. Uma boa fonte de alimento faz com que o número de exploradoras aumente, assim como o número encontros entre estas e as formigas internas. E, somente após haver certo número de encontro entre essas formigas, inicia-se o suprimento apreciável de recrutadoras  $R$ , que irão, através de contato direto, recrutar formigas internas para explorar a fonte de alimento. Para modelar matematicamente tal processo, utilizamos a *Função de Resposta de Holling III* (Seção 2.5):

$$f(E) = \rho E \frac{E^2}{E_1^2 + E^2}, \quad (4.15)$$

onde  $\rho$  deve depender da “fartura” de alimento. Observa-se que a “comunicação” por contato supõe-se que seja imediata e não envolva um retardamento (“time lag”), ao contrário da sinalização por feromônios.

No início, as recrutadoras vão até o formigueiro e através, do contato entre antenas, elas “conduzem” as formigas internas uma a uma para a fonte de alimento, este fenômeno é chamado de *tandem run*. Após certo período, as recrutadoras voltam ao formigueiro e passam a conduzir várias formigas para a fonte (quantidade que varia de espécie para espécie), este fenômeno é chamado de recrutamento em grupo [76]. A taxa específica (probabilidade por unidade de tempo) com que ocorre este processo de recrutamento, sendo um processo que depende essencialmente da interação social entre recrutadoras e internas, é natural que dependa monotonicamente da frequência de encontros entre elas, mas não de maneira ilimitada, pois há obviamente uma saturação. Novamente, o *Modelo Presa Predador de Holling II*, será o modelo simples indicado para representar este caso, pelo menos em primeira instância, expresso, portanto, da seguinte maneira [87]:

$$h(I, R) = \lambda \frac{R}{R_0 + R} I, \quad (4.16)$$

onde  $\lambda$  é a taxa máxima (de encontros bem sucedidos entre as recrutadoras e as internas) e  $R_0$  é a quantidade de recrutadoras que faz uma probabilidade, por unidade de tempo,  $1/2$  para que uma  $I$  passe a ser uma exploradora.

A atividade de recrutamento é abandonada (neste modelo) pelas recrutadoras  $R$  que voltam ao grupo das exploradoras  $E$  a uma taxa fixa  $\sigma$ :

$$g(R) = \sigma R, \quad (4.17)$$

no qual  $1/\sigma$  é tempo médio que as recrutadoras permanecem neste estágio.

## 4.4 Modelo Matemático Proposto para o Forrageamento de Formigas

Apresentaremos inicialmente um modelo genérico do forrageamento de formigas que, posteriormente, será adaptado para casos específicos. Consideraremos a existência de interações via feromônio (contato indireto) e via contato entre antenas (contato direto). Em um primeiro momento, serão considerados os coeficientes das taxas de passagem de uma atividade para outra constantes, de forma que eles possam ser adaptados de acordo com a necessidade. Além disso, desconsideraremos a taxa de degradação do feromônio, que será adicionada mais tarde (Seção 5.4).

Portanto, juntando as Equações que melhor explicam as passagens de uma atividade para outra do forrageamento no modelo esquemático representado na Figura 4.2, podemos escrever a variação das populações em função do tempo em um sistema de equações ordinárias não-lineares:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dI}{dt} = -\alpha I + \beta S + \mu E - \lambda \frac{R}{R_0 + R} I \\ \frac{dS}{dt} = \alpha I + \delta E - \left( \beta + \gamma_1 + \gamma_2 \frac{E}{E_0 + E} \right) S \\ \frac{dE}{dt} = \left( \gamma_1 + \gamma_2 \frac{E}{E_0 + E} \right) S + \sigma R + \lambda \frac{R}{R_0 + R} I - (\delta + \mu) E - \rho E \frac{E^2}{E_1^2 + E^2} \\ \frac{dR}{dt} = \rho E \frac{E^2}{E_1^2 + E^2} - \sigma R. \end{array} \right. \quad (4.18)$$

## 4.5 Adimensionalização do Modelo Matemático Proposto

Para realizarmos a adimensionalização do modelo tomamos  $T$  para representar a dimensão de tempo e  $P$  para população, onde:

$$[I] = [S] = [E] = [R] = P, \quad (4.19)$$

$$[E_0] = [E_1] = [R_0] = P, \quad (4.20)$$

$$[t] = T, \quad (4.21)$$

$$[\alpha] = [\beta] = [\mu] = [\gamma_1] = [\gamma_2] = [\delta] = [\lambda] = [\sigma] = [\rho] = T^{-1}. \quad (4.22)$$

A adimensionalização do modelo proposto (??) é feito de forma a diminuir a quantidade de parâmetros e facilitar o estudo quantitativo do processo (Seção 2.3). Para tal, utilizaremos as unidades intrínsecas do problema:  $E_0$  para população e  $1/\gamma_2$  para tempo. Tais unidades foram escolhidas por serem os parâmetros que determinam a mudança de estágio de uma escoteira para uma exploradora onde há interação social, que é o foco deste modelo.

Desta forma, temos o resultado da multiplicação de ambos os lados das equações do sistema (??) por  $(E_0\gamma_2)^{-1}$  dado por:

$$\begin{cases} \frac{di}{d\tau} = -\alpha'i + \beta's + \mu'e - \lambda'\frac{r}{r_0+r}i \\ \frac{ds}{d\tau} = \alpha'i + \delta'e - \left(\beta' + \gamma + \frac{e}{e+1}\right)s \\ \frac{de}{d\tau} = \left(\gamma + \frac{e}{e+1}\right)s + \sigma'r + \lambda'\frac{r}{r_0+r}i - (\delta' + \mu')e - \rho'e\frac{e^2}{e_0^2 + e^2} \\ \frac{dr}{d\tau} = \rho'e\frac{e^2}{e_0^2 + e^2} - \sigma'r. \end{cases} \quad (4.23)$$

No qual o parâmetro adimensional de tempo  $\tau$  é dado por:

$$\tau = t\gamma_2. \quad (4.24)$$

E os parâmetros adimensionais de população são dados por:

$$i = \frac{I}{E_0}; s = \frac{S}{E_0}; e = \frac{E}{E_0}; r = \frac{R}{E_0}; e_0 = \frac{E_1}{E_0}; r_0 = \frac{R_0}{E_0}. \quad (4.25)$$

Ou seja,  $i$ ,  $s$ ,  $e$  e  $r$  são as proporções das populações de formigas em cada uma das quatro funções, internas, escoteiras, exploradoras e recrutadoras, respectivamente, sobre a quantidade de exploradoras que fazem uma probabilidade, por unidade de tempo,  $1/2$  para que uma formiga escoteira passe a ser uma exploradora  $E_0$ . Podemos definir  $E_0$  como sendo a população de Exploradoras necessária para que seja notada totalmente pelas escoteiras.

Temos ainda que:

$$\alpha' = \frac{\alpha}{\gamma_2}; \beta' = \frac{\beta}{\gamma_2}; \mu' = \frac{\mu}{\gamma_2}; \lambda' = \frac{\lambda}{\gamma_2};$$

$$\delta' = \frac{\delta}{\gamma_2}; \sigma' = \frac{\sigma}{\gamma_2}; \rho' = \frac{\rho}{\gamma_2}; \lambda = \frac{\lambda_1}{\gamma_2}.$$
(4.26)

Continuando a análise dos parâmetros temos que a taxa de passagens de formigas internas para escoteiras em relação à taxa de passagem de escoteiras para exploradoras (levando em consideração a interação social) é dado por  $\alpha'$ , ou seja,  $1/\alpha'$  é o tempo médio que uma interna leva para passar para a atividade de busca de alimento em relação ao tempo de passagem do estágio de escoteira para exploradora.

Analogamente temos:  $\beta'$  para a mudança de estágio de formigas escoteiras para internas;  $\mu'$ ,  $\delta'$  e  $\rho'$  para a passagem de exploradoras para internas, escoteiras e recrutadoras, respectivamente; e  $\sigma'$  para o retorno de formigas recrutadoras para exploradoras. Ou seja, neste caso, temos que o tempo de mudança de estágio é sempre dado em relação ao tempo de passagem de escoteiras para exploradoras.

Por fim, temos que  $\lambda'$  é a taxa de encontros bem sucedidos entre recrutadoras e internas em relação à taxa de passagem de escoteiras para exploradoras.

# Capítulo 5

## Simulações Numéricas

### 5.1 *Gnamptogenys moelleri* sem recrutamento

As duas primeiras simulações que iremos apresentar neste trabalho é referente ao comportamento forrageador de *Gnamptogenys moelleri*, uma espécie de formiga considerada “ancestral”, pois possui colônias pequenas, se comparadas às colônias de outras espécies, e não apresenta um recrutamento muito elaborado. A grande maioria dos itens alimentares que estas formigas exploram são pequenos e levados ao formigueiro por forrageadoras individuais, o mesmo ocorre quando elas encontram um grupo de presas pequenas. Entretanto, ao encontrar presas maiores ou uma fonte abundante de néctar, elas utilizam o recrutamento [17].

A principal razão para iniciarmos este capítulo com o estudo de uma espécie com comportamento menos elaborado é o de melhor entendermos a evolução do recrutamento e, assim, podermos avaliar a influência deste comportamento no forrageamento como um todo.

Na primeira simulação consideraremos o comportamento forrageador de uma colônia de *G. moelleri* quando suas operárias encontram apenas fontes alimentares pequenas, por exemplo, moscas *Drosophila* de 1mm. Para iniciarmos esta simulação, precisamos do número de formigas em cada uma das etapas do forrageamento: Internas ( $I$ ), Escoteiras ( $S$ ), Exploradoras ( $E$ ) e Recrutadoras ( $R$ ). Suponha, então, que no início do dia todas as formigas estão dentro do formigueiro ( $I$ ), assim podemos considerar:

$$S(0) = 0; E(0) = 0; R(0) = 0. \quad (5.1)$$

E o número inicial de formigas internas, aqui consideradas as formigas forrageadoras inativas, mas que com o passar do dia podem vir a desempenhar tal função, será dado pelo

número médio de forrageadoras encontradas em oito formigueiros de *Gnamptogenys moelleri* nos experimentos de Cogni e Oliveira [16]:

$$I(0) = 94. \quad (5.2)$$

O número de formigas que deixam o ninho, ou seja, o número de formigas que passam de Internas ( $I$ ) para Escoteiras ( $S$ ), antes de encontrar uma fonte de alimento, é de aproximadamente 1 formiga a cada 2 minutos, o que pode variar de acordo com as condições climáticas. Por exemplo, mais formigas saem para forragear no verão do que no inverno [17]. Por outro lado, as formigas ficam mais tempo exercendo a função de busca (até retornarem ao ninho ou encontrarem uma fonte de alimento) no inverno do que no verão. Em média, elas ficam 137 segundos no inverno e 96 segundos no verão [16]. Como o foco, nessas simulações, não é comparar as variações sazonais, utilizaremos os valores e médios mencionados.

Assim, podemos considerar as taxas médias de  $\alpha$  e  $\beta$ , como:

$$\alpha = 0,0053 \quad (5.3)$$

$$\beta = 0,5315. \quad (5.4)$$

Agora, consideremos um primeiro momento em que as formigas estejam encontrando alimento, mas ainda sem recrutamento. Então, a taxa de sucesso, ou seja, a taxa de formigas  $S$  que encontram alimento, varia entre 1,9% (inverno) e 5,2% (verão), o que nos levará ao valor médio de  $\gamma_1$  [16]:

$$\gamma_1 = 0,0355 \text{ e} \quad (5.5)$$

$$\rho = 0. \quad (5.6)$$

Considere agora que o tempo que uma forrageadora leva exercendo a função de exploradora  $E$  é de aproximadamente 2 minutos, ou seja, este é o tempo que uma exploradora  $G. moelleri$  leva pegando o alimento e levando-o ao formigueiro, o que a fará retornar à função de escoteira  $S$  ou voltar a ser uma formiga interna  $I$ . Assim,

$$\delta + \mu = 0,5. \quad (5.7)$$

Essas taxas variam com a qualidade e quantidade de alimento, para simplificar, vamos considerá-las com mesmos valores, ou seja,

$$\delta = \mu = 0,25. \quad (5.8)$$

Além disso, a taxa de formigas deixando o formigueiro aumenta, passando para 6 formigas por minuto [17]:

$$\alpha = 0,0638. \quad (5.9)$$

Considere agora que a quantidade de formigas que provocam uma taxa de contato que resulta em uma probabilidade  $1/2$  para que uma formiga  $S$  passe para  $E$  seja de 5 exploradoras e que a taxa de encontros bem sucedidos entre as escoteiras e as trilhas deixadas pelas exploradoras seja de  $1/2$ . Logo,

$$E_0 = 5 \quad (5.10)$$

$$\gamma_2 = 0,5. \quad (5.11)$$

Os dados em (5.10) e (5.11) nos permitem fazer a adimensionalização do problema, que resultará em uma população inicial, dada por:

$$i(0) = 18,8 \quad (5.12)$$

$$s(0) = e(0) = r(0) = 0. \quad (5.13)$$

E variáveis médias dadas por:

$$\alpha' = 0,1276 \quad \beta' = 1,063 \quad \gamma = 0,0710 \quad (5.14)$$

$$\delta' = 0,5 \quad \mu' = 0,5 \quad \rho' = 0. \quad (5.15)$$

Fazendo a simulação numérica do forrageamento de *G. moelleri* para o encontro de uma fonte alimentar, com os dados obtidos em (5.12), (5.13), (5.14) e (5.15) no programa (Apêndice A) em Matlab 7.11.0 (R2010b), teremos o Gráfico (5.1). No qual observamos uma pequena quantidade de escoteiras e exploradoras em atividade, mas nenhuma recrutadora, uma vez que a taxa de passagem de exploradoras para recrutadoras é nula.

Observa-se que o número de formigas buscando alimento é maior do que o número de exploradoras.

## 5.2 *Gnamptogenys moelleri* com recrutamento

As formigas da espécie *Gnamptogenys moelleri* são forrageadoras oportunistas e sua dieta é formada por invertebrados de diferentes tamanhos, variando de 0,1mg a 100mg, além de

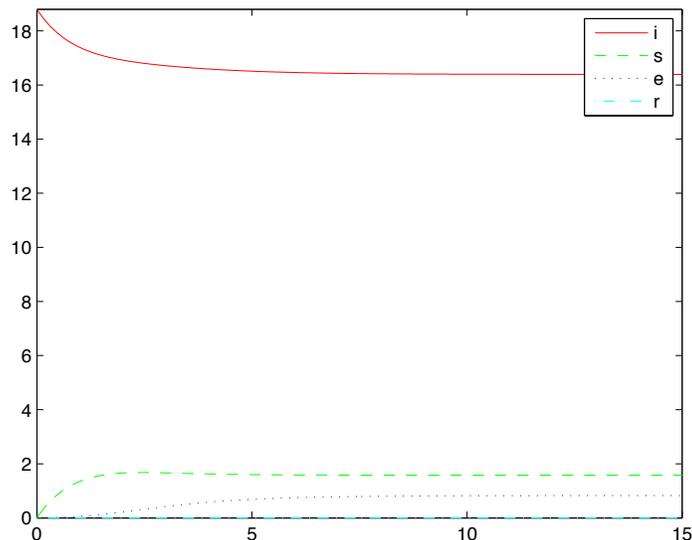


Figura 5.1: Gráfico do Modelo Adimensionalizado de Forrageamento de Formigas *G. moelleri*, com as seguintes variáveis:  $\alpha' = 0,1276$ ,  $\beta' = 1,063$ ,  $\gamma = 0,0710$ ,  $\delta' = 0,5$ ,  $\mu' = 0,5$ ,  $\rho' = 0$ . O gráfico mostra o número de formigas em cada uma das atividades (Internas (*i*), Escoteiras (*s*), Exploradoras (*e*) e Recrutadoras (*r*)) ao longo do tempo.

néctar extrafloral. Enquanto pequenos itens são explorados por operárias solitárias, itens maiores são levados ao formigueiro por pequenos grupos de formigas. Além disso, segundo Cogni e Oliveira [16], a probabilidade de uma operária recrutar outras formigas do seu formigueiro aumenta com o peso bruto do alimento. Na primeira simulação (Capítulo 5.1) consideramos que as formigas encontraram um alimento leve e que a taxa de recrutamento foi nula ( $\rho = 0$ ).

Na segunda simulação, vamos analisar o comportamento forrageador de *G. moelleri* quando uma operária encontra uma presa de 100mg e utiliza o recrutamento para sua exploração. Para tal, manteremos o número de formigas que deixam o ninho, ou seja,  $\alpha$  permanece o mesmo (5.9), assim como o tempo de viagem das escoteiras,  $1/\beta$  (5.4) e a taxa de sucesso associada a  $\gamma$ . Entretanto, como para presas maiores uma formiga gasta mais tempo em sua exploração, considere que este tempo seja de 6,2 minutos (duração máxima observada em uma viagem, no inverno, de uma operária, menos o tempo de busca [16]). Assim, temos:

$$\delta' = \mu' = 0,1613. \quad (5.16)$$

Cogni e Oliveira [16] observaram 104 itens explorados pelas forrageadoras e, em apenas 25 deles houve recrutamento, com isso podemos considerar

$$\rho' = 0,2404. \quad (5.17)$$

Considere que uma formiga fique em torno de 1 minuto realizando a tarefa de recrutar, logo,

$$\sigma' = 1,0 \quad (5.18)$$

e que o recrutamento ocorre em grupos de 3 a 12 indivíduos [16]. Desta forma, poderemos supor o valor da taxa de recrutamentos bem sucedidos como

$$\lambda' = 0,2070. \quad (5.19)$$

Se considerarmos, ainda,  $E_0 = E_1 = R_0$ , teremos no modelo adimensionalizado:

$$e_0 = r_0 = 1,0. \quad (5.20)$$

Utilizando, no Modelo Adimensionalizado de Forrageamento de Formigas (4.23) (Apêndice A), os valores de  $\alpha'$ ,  $\beta'$  e  $\gamma$  obtidos em (5.14) e, para as demais variáveis, os dados obtidos nesta seção (5.16 a 5.19), obteremos o gráfico (5.2) no qual observar-se um pequeno número de recrutadoras, que provocam, conseqüentemente, um aumento no número de exploradoras. Este fato pode ser observado comparando os dois Gráficos do comportamento forrageador de *G. moelleri*: sem recrutamento (5.1) e com recrutamento (5.2).

### 5.3 Formiga do fogo *Solenopsis invicta*

O comportamento forrageador de *Solenopsis invicta*, também conhecida como formiga do fogo ou lava-pés, consiste de três etapas: busca, exploração (que inclui a retirada do alimento da fonte e o transporte até o formigueiro) e recrutamento (direto e indireto). Os três principais fatores que controlam a atividade forrageadora são: necessidades do formigueiro, recursos alimentares disponíveis e parâmetros ambientais. Com base nessas informações, vamos escolher um exemplo, dentre os ambientes e alimentos analisados no estudo de Yijuan *et al.* [99], para determinarmos a quantidade de formigas empregadas em cada uma das atividades de forrageamento. Para esta simulação vamos considerar a dinâmica de formigas

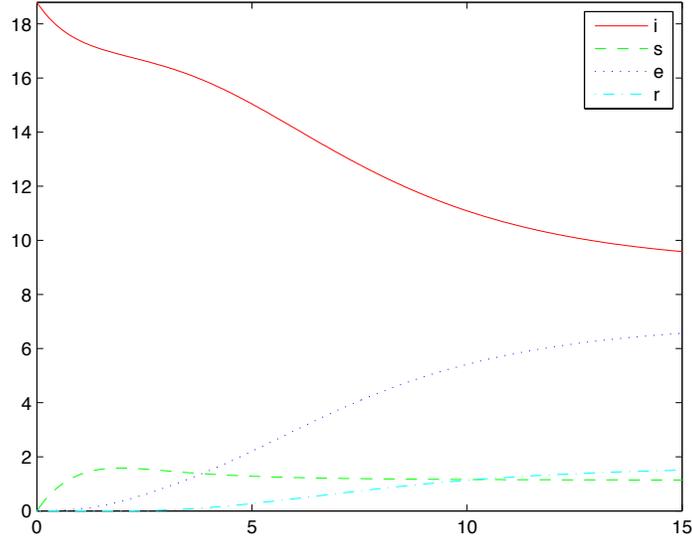


Figura 5.2: Gráfico do Modelo Adimensionalizado de Forrageamento de Formigas *G. moelleri*, com as seguintes variáveis:  $\alpha' = 0,1276$ ,  $\beta' = 1,063$ ,  $\gamma = 0,0710$ ,  $\delta' = 0,1613$ ,  $\mu' = 0,1613$ ,  $\rho' = 0,2404$ ,  $\sigma' = 1,0$ ,  $r_0 = 1,0$ ,  $\lambda' = 0,2070$ . O gráfico mostra o número de formigas em cada uma das atividades (Internas (*i*), Escoteiras (*s*), Exploradoras (*e*) e Recrutadoras (*r*)) ao longo do tempo.

forrageadoras no experimento feito com *S. invicta*, em um pomar de lichia, com salsichas como fonte de alimento.

O número de formigas envolvidas na atividade de forrageamento em uma colônia de *S. invicta* é maior do que o número de formigas envolvidas na atividade de forrageamento de *Gnamptogenys moelleri*. Suponha, então, que o número inicial de internas (formigas forrageadoras inativas, ou seja, apenas as operárias que desempenham tal função) seja:

$$I = 200. \quad (5.21)$$

Suponha, ainda, que o número de formigas internas que passam a fazer a busca de alimento é de aproximadamente 10 por minuto, assim teremos

$$\alpha = 0,05. \quad (5.22)$$

Se o tempo que uma *Solenopsis* depende na atividade de busca de alimento em um pomar de lichia for de aproximadamente 486,2 segundos [99], consideraremos a taxa de

descoberta de uma fonte de salsicha como 10% e assim podemos supor:

$$\beta = 0,1111 \text{ e} \quad (5.23)$$

$$\gamma_1 = 0,0123. \quad (5.24)$$

O tempo empregado na exploração de alimentos de  $0,5g$  foi em média 26,2 minutos [99]. Se considerarmos que, após a exploração da fonte, a probabilidade de uma formiga voltar a ser uma interna ou uma escoteira seja a mesma, teremos:

$$\delta = \mu = 0,0382. \quad (5.25)$$

Com a finalidade de compararmos os resultados obtidos nesta simulação e nas anteriores, as variáveis utilizadas na adimensionalização do problema serão as mesmas para as duas espécies, ou seja, consideraremos:

$$E_0 = 5 \text{ e} \quad (5.26)$$

$$\gamma_2 = 0,5. \quad (5.27)$$

Fazendo a adimensionalização das variáveis acima (5.21), (5.22), (5.23), (5.24) e (5.25) teremos:

$$i = 40; \quad \alpha' = 0,1; \quad \beta' = 0,2222; \quad (5.28)$$

$$\gamma = 0,0246; \quad \delta = 0,0764; \quad \mu = 0,0764. \quad (5.29)$$

Considerando, agora, que uma formiga recrutadora fique cerca de 3 minutos exercendo tal função, o valor adimensionalizado de  $\sigma$  é de:

$$\sigma' = 0,6667 \quad (5.30)$$

Podemos, ainda, supor os valores para a taxa específica com que ocorre o recrutamento e a taxa de encontros bem sucedidos entre internas e recrutadoras, respectivamente, como:

$$\rho' = 0,4 \text{ e} \quad (5.31)$$

$$\lambda' = 0,8. \quad (5.32)$$

Assim como podemos considerar a quantidade de recrutadoras que faz uma probabilidade  $1/2$  para que uma interna passe a ser uma exploradora de  $R_0 = 4$  e o mesmo valor para  $E_1$ , ou seja,

$$r_0 = 0,8 \text{ e} \tag{5.33}$$

$$e_0 = 0,8. \tag{5.34}$$

Assim, se juntarmos todos os valores adimensionalizados (5.28), (5.30), (5.31), (5.32), (5.33) e (5.34) e plotarmos no Programa (Apêndice A) feito para o modelo proposto (Capítulo 4), obteremos o Gráfico (5.3) com duas curvas sigmoidais, que mostram nitidamente o comportamento de *Resposta Funcional de Holling III* para as formigas exploradoras e recrutadoras.

Temos nos primeiros instantes do Gráfico (5.3), um aumento gradual no número de escoteiras; após certo tempo começa a aumentar o número de exploradoras, que tem um aumento rápido até atingir um valor limitante; o mesmo acontece com as recrutadoras, um pouco depois de ocorrer com as exploradoras; o que, obviamente, acarreta em uma diminuição brusca no número de formigas internas, uma vez que são elas que passam a exercer as demais funções do forrageamento.

## 5.4 Modelo com Degradação e Volatização do Feromônio

A Equação (4.11) leva em consideração a taxa de encontros indiretos, ou seja, a taxa de encontros entre as formigas escoteiras e as trilhas de feromônios deixadas pelas exploradoras. Uma vez que o feromônio é uma substância degradável, é importante que haja um termo de retardamento, como mencionado na Seção (4.2). Portanto, a ideia para esta simulação é adicionar uma “população” de feromônio no Modelo Proposto para Forrageamento de Formigas (??), a qual originará das formigas exploradoras e irá interagir diretamente com a população de escoteiras. A dinâmica da “população” de feromônio será dado pela equação (4.11):

$$\frac{dF}{dt} = \phi E - \xi F.$$

onde  $\phi$  é a taxa de deposição de feromônio proveniente das formigas exploradoras  $E$ , a qual iremos considerar hipoteticamente como

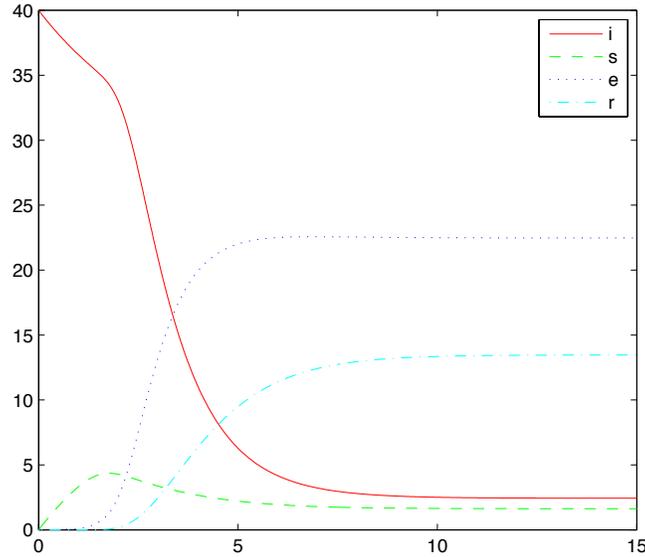


Figura 5.3: Gráfico do Modelo Adimensionalizado de Forrageamento de Formigas *Solenopsis invicta*, com as seguintes variáveis:  $\alpha' = 0,1$ ,  $\beta' = 0,2222$ ,  $\gamma = 0,0246$ ,  $\delta' = 0,0764$ ,  $\mu' = 0,0764$ ,  $\rho' = 0,4$ ,  $\sigma' = 0,6667$ ,  $r_0 = 0,8$ ,  $e_0 = 0,8$  e  $\lambda' = 0,8$ . O gráfico mostra a dinâmica das formigas em cada uma das atividades (Internas ( $i$ ), Escoteiras ( $s$ ), Exploradoras ( $e$ ) e Recrutadoras ( $r$ )) ao longo do tempo.

$$\phi' = 1,0; \tag{5.35}$$

e  $\xi$  é o tempo médio de degradação ou volatilização do feromônio e, uma vez que este tempo médio é de 30 segundos [11], vamos considerar

$$\xi' = 4,0. \tag{5.36}$$

Neste novo modelo a passagem de escoteiras para exploradoras é dada em função da taxa de encontros entre escoteiras e a trilha de feromônio. Tal interação será descrita matematicamente como:

$$\gamma_2 S \frac{F^2}{F^2 + F_0^2} \tag{5.37}$$

Utilizando as variáveis  $\gamma_2$  e  $F_0$  para a adimensionalização do Modelo com Degradação e Volatilização de Feromônio, teremos:

$$\begin{cases} \frac{di}{d\tau} = -\alpha'i + \beta's + \mu'e - \lambda'\frac{r}{r_0+r}i \\ \frac{ds}{d\tau} = \alpha'i + \delta'e - \left(\beta' + \gamma + \frac{f}{f+1}\right)s \\ \frac{de}{d\tau} = \left(\gamma + \frac{f}{f+1}\right)s + \sigma'r + \lambda'\frac{r}{r_0+r}i - (\delta' + \mu')e - \rho'\frac{e^2}{e_0^2 + e^2} \\ \frac{dr}{d\tau} = \rho'\frac{e^2}{e_0^2 + e^2} - \sigma'r \\ \frac{df}{d\tau} = \phi'e - \xi'f \end{cases} \quad (5.38)$$

Como continuamos a trabalhar com as formigas da espécie *Solenopsis invicta* tomaremos os valores das demais taxas iguais aos da simulação anterior (Seção 5.3).

Os Gráficos (5.4 a, b, c) resultantes das simulações em Matlab 7.11.0 (R2010b) (Apêndice B) do Modelo Proposto com a presença da “população” de feromônio estabelecem uma sequência de comportamento.

- Em (a) temos as formigas escoteiras saindo do formigueiro e um pequeno número de exploradoras.
- Em (b) temos a descoberta de uma fonte de alimento, na qual as formigas exploradoras passam a depositar feromônio pelo caminho, formando uma “trilha de feromônio” para a localização da fonte. Neste exemplo podemos observar um aumento inicial de escoteiras, que após certo período de tempo passam a explorar determinada fonte, o que resulta em uma diminuição das escoteiras e conseqüentemente um aumento no número de exploradoras.
- E em (c) temos, além do recrutamento indireto via feromônio, o recrutamento direto, o que resulta em uma queda brusca na quantidade de internas após o início do recrutamento, pois estas passam a integrar o grupo das exploradoras que, por sua vez, passam à atividade de recrutamento. Com isso, é possível observar uma grande quantidade de exploradoras e recrutadoras e uma quantidade pequena de internas e escoteiras. Observa-se, ainda, que o número de formigas internas diminui progressivamente de (a) → (b) → (c), uma vez que o número de formigas exercendo atividades externas aumenta.

## 5.5 Modelo com Variação na Quantidade de Alimento

Uma outra forma de modificarmos o modelo proposto (??) é considerar que o alimento não é constante. Uma vez que as formigas começam a explorar determinada fonte, a quantidade de alimento diminui proporcionalmente ao número de exploradoras. Desta forma, teremos  $A$  como sendo a fonte de alimento e representada de acordo com a Equação (4.7).

Neste caso, uma vez que a quantidade de exploradoras varia diretamente com a quantidade de alimento, podemos considerar as passagens  $c$  e  $f$ , do Modelo Esquemático representado na Figura (4.2), variando de acordo com a quantidade de alimento,  $A$ . Ou seja, teremos, no modelo adimensionalizado, as seguintes equações descrevendo tal comportamento:

$$\begin{cases} c(s, e, a) = \gamma a s + a \frac{e}{(e_0 + e)} s \\ f(e, a) = \rho a \frac{e^2}{e^2 + e_0^2} \end{cases} \quad (5.39)$$

onde  $a$  é a quantidade de alimento, ou de uma forma mais complexa, a taxa de influência da quantidade de alimento na passagem de uma atividade para outra, que por sua vez é diretamente proporcional à quantidade de alimento e sua facilidade de ser encontrado no ambiente.

Assim, teremos o Modelo de Forrageamento de Formigas com Variação na Quantidade de Alimento, já adimensionalizado, representado pelo sistema de equações

$$\begin{cases} \frac{di}{d\tau} = -\alpha' i + \beta' s + \mu' e - \lambda' a \frac{r}{r_0 + r} i \\ \frac{ds}{d\tau} = \alpha' i + \delta' e - \left( \beta' + \gamma a + a \frac{e}{e + 1} \right) s \\ \frac{de}{d\tau} = \left( \gamma + \frac{e}{e + 1} \right) a s + \sigma' r + \lambda' a \frac{r}{r_0 + r} i - (\delta' + \mu') e - \rho' a \frac{e^2}{e_0^2 + e^2} \\ \frac{dr}{d\tau} = \rho' a \frac{e^2}{e_0^2 + e^2} - \sigma' r \\ \frac{da}{d\tau} = -\theta e a. \end{cases} \quad (5.40)$$

Se utilizamos para esta simulação os valores inicial da quantidade de alimento ( $a_0$ ) e da taxa de consumo da fonte de alimento pelas exploradoras ( $\theta$ ) como, respectivamente,

$$\begin{aligned} a_0 &= 10 \text{ e} \\ \theta &= 0,005, \end{aligned} \tag{5.41}$$

obteremos o Gráfico (5.5) com o Programa (Apêndice C) em Matlab 7.11.0 (R2010b). Neste gráfico podemos notar que o encontro de uma fonte de alimento, gera um aumento no número de formigas exploradoras e recrutadoras. O aumento destas formigas, leva a uma diminuição gradual na quantidade de alimento, uma vez que elas estão explorando a fonte. Essa diminuição na quantidade de alimento resulta em uma diminuição na quantidade de exploradoras e recrutadoras, que irão voltar ao interior do formigueiro ou para a atividade de busca.

## 5.6 Modelo com Variação Cíclica na Quantidade de Alimento

Se considerarmos agora uma variação diária na quantidade de alimento, ao invés da exploração de uma única fonte, podemos interpretar a variação da quantidade de alimento de forma cíclica, e não linearmente negativa como visto na simulação anterior (Seção 5.5). Assim, podemos substituir a última equação do Sistema (5.40), por:

$$\frac{da}{d\tau} = -\sin(\omega t). \tag{5.42}$$

E podemos considerar, ainda, que o recrutamento varia com a quantidade de alimento, ou seja,

$$h(i, r, a) = \lambda a \frac{r}{r_0 + r} i \tag{5.43}$$

Assim, teremos a dinâmica populacional das formigas ao longo dos dias. E, se supormos

$$\begin{cases} a_0 = 4 \\ \omega = 0,3. \end{cases} \tag{5.44}$$

obteremos o Gráfico (5.6) com o Programa (Apêndice D) em Matlab 7.11.0 (R2010b), demonstrando os picos de atividade da formigas forrageadoras em um determinado horário do dia, que podem ser determinados por diversos fatores ambientais como, por exemplo,

temperatura, luminosidade, etc., dependendo da fonte alimentar [37] e das características biológicas da espécie.

Neste Gráfico (5.6) podemos observar que a quantidade de formigas exploradoras e recrutadoras aumenta com o aumento da quantidade de alimento, enquanto que a quantidade de formigas internas e escoteiras aumentam com a diminuição da mesma.

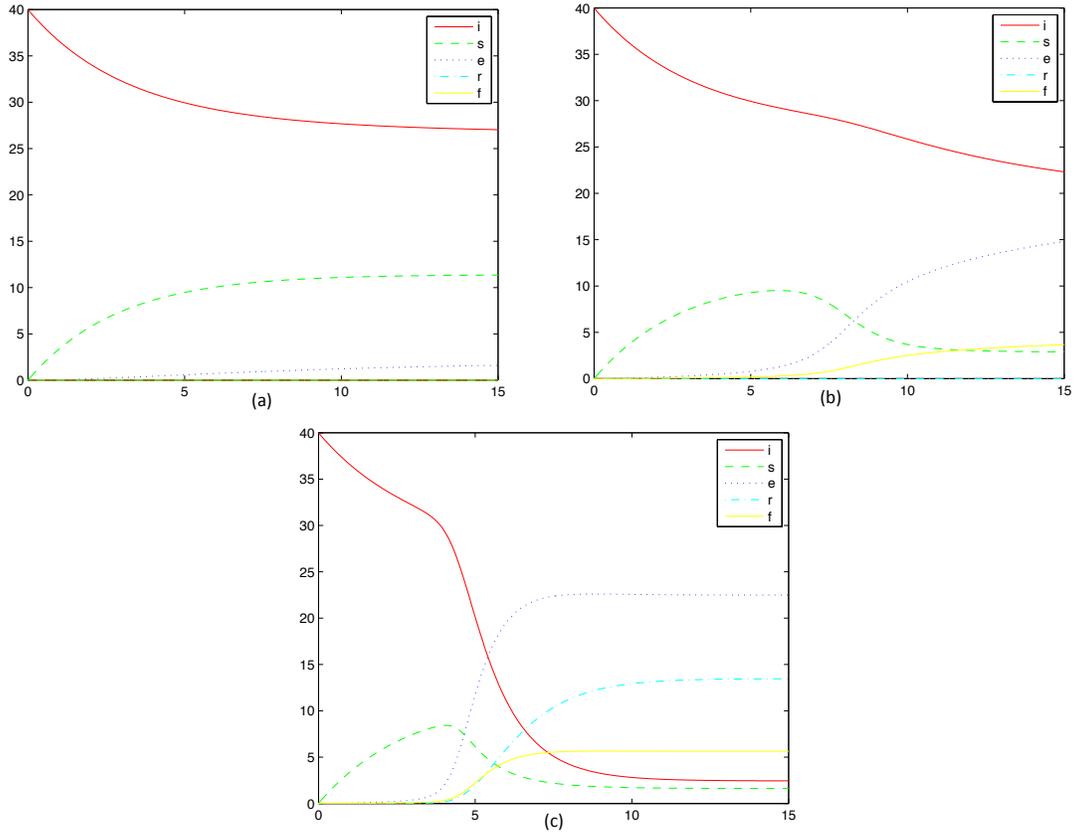


Figura 5.4: Gráficos da dinâmica do comportamento forrageador das formigas *S. invicta*. As taxas comuns utilizadas para estes gráficos são:  $\alpha' = 0,1$ ,  $\beta' = 0,2222$ ,  $\gamma = 0,0246$ ,  $\delta' = 0,0764$ ,  $\mu' = 0,0764$ ,  $\sigma' = 0,6667$ ,  $r_0 = 0,8$ ,  $e_0 = 0,8$  e  $\lambda' = 0,8$ . Em (a) temos as taxas de produção de feromônio e de recrutamento nulas, ou seja,  $\phi = 0$  e  $\rho = 0$ ; em (b) adicionamos uma taxa de produção de feromônio  $\phi = 1,0$  e uma taxa de degradação  $\xi = 4,0$ ; em (c) utilizamos as mesmas taxas de (b) e ainda adicionamos  $\rho = 0,4$ .

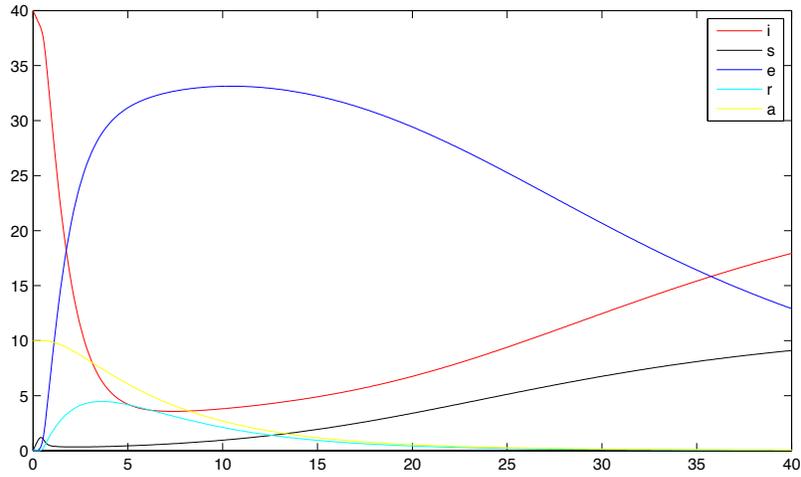


Figura 5.5: Gráfico da dinâmica do comportamento forrageador das formigas com variação linear na quantidade de alimento proporcional à exploração feita pelas exploradoras. Com valores  $a_0 = 10$  e  $\theta = 0,005$

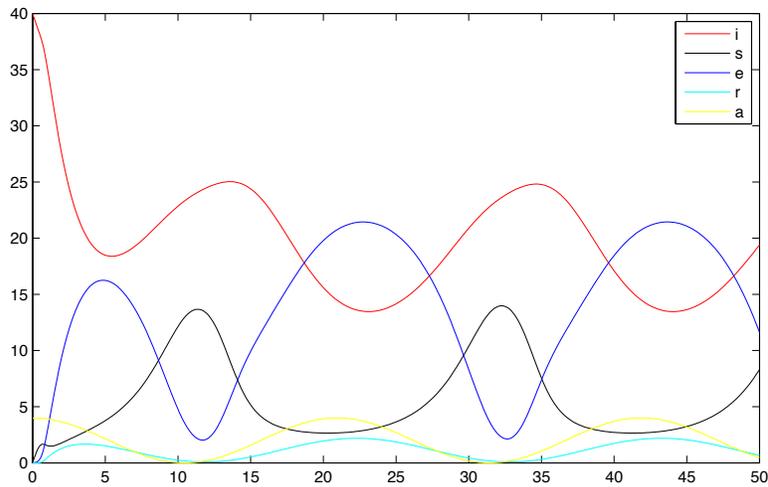


Figura 5.6: Gráfico da dinâmica do comportamento forrageador das formigas com variação cíclica na quantidade de alimento, com a fonte de alimento variando em função do tempo,  $a = [0, 4]$ .



# Capítulo 6

## Discussão

Nesta Dissertação de Mestrado foram apresentados Modelos Matemáticos de Dinâmica Populacional que serviram de base para a formulação de Modelos Matemáticos para Dinâmica de Forrageamento de Formigas, objetivo principal desta dissertação.

O primeiro Modelo Matemático apresentado foi o de *Decaimento Poisson-Malthus* (Equação 2.1), o qual explica a reação na qual apenas uma molécula participa, e por não haver encontro ou troca de informação com outras moléculas torna-se um processo essencialmente probabilístico [63].

Os modelos seguintes apresentados dependem da presença de dois indivíduos, sejam eles moléculas, insetos ou vertebrados. No *Modelo de Ação de Massas* ou *Modelo de Holling I* (Equação 2.13) considerando-se que para haver uma reação é necessário que haja encontros e que estes sejam bem sucedidos. Além do mais, temos que a taxa de encontros bem sucedidos é proporcional a concentração das populações destes indivíduos.

O *Modelo Presa Predador de Holling II* (Equação 2.47), por sua vez, explica matematicamente o conceito de *Resposta Funcional*, que representa a dependência da taxa de consumo de um predador individual voraz, em relação à densidade das presas disponíveis. É importante resaltar aqui que, mesmo que haja uma quantidade muito grande de presas, há um limite na quantidade de alimento que é consumido por uma determinada população de predadores [44].

Por fim, foi apresentado o *Modelo Presa Predador de Holling III* (Equação 2.52), o qual considera a *Resposta Funcional* com um comportamento de aprendizagem, ou seja, em baixas concentrações de presa a predação é pequena e cresce lentamente (como em uma função de segundo grau) com o aumento no número de presas e, com uma maior concentração destas, o crescimento é quase linear até começar a chegar próximo a taxa de saturação, em que o crescimento da taxa de predação volta a crescer lentamente, formando

uma sigmóide [65] [66].

Os *Modelos de Poisson-Malthus, Holling I, II e III* são explicações matemáticas de padrões de comportamento que podem ser aplicados a diferentes situações biológicas. O *Modelo de Poisson-Malthus*, além de ser aplicado às reações moleculares [63], pode também ser aplicado às sub-populações de formigas, que alteram sua atividade de forma probabilística. Os *Modelos Presa Predador de Holling* podem ser aplicados a diferentes animais, tais como, herbívoros e plantas, carnívoros e suas presas, parasitas e hospedeiros [66]. Além disso, este mesmo comportamento pode ser aplicado às reações químicas, onde consideramos enzimas como predadores vorazes e o substrato como as presas [68], ou ao comportamento forrageador de formigas, onde consideramos as presas e os predadores como duas sub-populações de formigas forrageadoras, escoteiras e exploradoras, por exemplo [88].

Foram apresentados comportamentos de Sociobiologia que serviram como fundamento aos Modelos Matemáticos do Forrageamento de Formigas. As formigas forrageadoras foram divididas em quatro sub-populações, cada qual desenvolvendo uma determinada atividade: internas (espera); escoteiras (busca); exploradoras; e recrutadoras. Foi analisado como ocorre a passagem das formigas de uma atividade para outra: aleatória; através de depósitos de feromônios nas trilhas entre o formigueiro e as fontes de alimento; e por contato entre antenas entre as formigas internas e as recrutadoras. Tais comportamentos foram explicados matematicamente pelos *Modelos de Poisson-Malthus, Holling II e Holling III*.

No primeiro Modelo Matemático do Forrageamento de Formigas apresentado não foi considerado nenhum tipo de interação entre as sub-populações de formigas, sendo consideradas todas as passagens de uma atividade para outra como aleatórias. Neste primeiro modelo foram utilizados apenas equações do tipo *Decaimento de Poisson-Malthus*, por se tratar de eventos probabilísticos. Este modelo pode ser aplicado a algumas espécies de formigas, tais como algumas formigas do deserto [37], que fazem a busca de alimento sozinhas, sem se comunicar com outras da colônia. Esse padrão de comportamento também ocorre com formigas que utilizam-se de interação para a busca quando as formigas encontram um alimento que pode ser transportado apenas por elas mesmas [16].

Entretanto, a maioria das espécies de formigas faz uso dos feromônios (hidrocarbonetos) de forma a se comunicar com as outras formigas da colônias [42] [51], por isso, foi proposto o *Modelo com Interação Via Feromônio*, no qual utilizamos o *Modelo de Holling II* para descrever a passagem de formigas escoteiras para exploradoras.

Com este segundo modelo foram feitas algumas simulações do forragemaneto de formigas das espécie *Gnamptogenys moelleri* e *Solenopsis invicta*. Se compararmos os resultados obtidos de *G. moelleri* sem recrutamento (Gráfico 5.1) e com recrutamento (Gráfico 5.2), notamos que no segundo gráfico o número de internas diminui muito mais do que no primeiro (mais formigas deixam o formigueiro para forragear), uma vez que o número de exploradoras

aumenta mais. Além disso, a sub-população de recrutadoras aparece apenas no segundo caso, o que era de se esperar, uma vez que não há recrutamento no (Gráfico 5.1).

Notamos, também, no (Gráfico 5.2) que o crescimento da sub-população de exploradoras, assim como de recrutadoras, é comparável ao *Modelo Presa Predador de Holling II*. Em contrapartida, na dinâmica de *Solenopsis invicta* (Gráfico 5.3) após o encontro de uma fonte de alimento, o crescimento de exploradoras e recrutadoras ocorre como no *Modelo de Holling III*, ou seja, há um crescimento lento no número de exploradoras no início do forrageamento e, após um certo número de exploradoras encontrar a fonte, algumas formigas passam a recrutar outras (surgem, assim, as recrutadoras), o que resulta em um crescimento acelerado no número de exploradoras até chegar a um limite. Isso ocorre devido ao comportamento recrutador que é descrito como no *Modelo de Holling III* (Equação 4.15). Biologicamente, essa diferença é explicada pelo comportamento forrageador mais evoluído das formigas da espécie *Solenopsis invicta* em relação às *Gnamptogenys moelleri* [16] [99]. Dessa forma, o Gráfico (5.3) mostra um recrutamento mais intenso do que o (Gráfico 5.2), o que resulta em uma quantidade maior de exploradoras e, conseqüentemente, um número menor quantidade de formigas no interior do formigueiro, como era de se esperar.

O terceiro Modelo Matemático do Forrageamento de Formigas foi desenvolvido considerando a “população” de feromônios, uma vez que no primeiro modelo estávamos considerando um contato indireto entre as formigas escoteiras e as exploradoras, e é o contato das escoteiras com a trilha de feromônio que faz com que estas vão até a fonte de alimento (Modelo 5.38). Três situações foram consideradas para as simulações com a “população” de feromônio (degradando a uma taxa constante): na primeira simulação foi realizada apenas para fins de comparação, nela consideramos que as formigas não estavam deixando feromônio no caminho; na segunda, consideramos a presença de feromônio deixada pelas exploradoras e, neste caso, observamos que o número de exploradoras aumentou significativamente com a presença do feromônio na trilha, o que fez reduzir o número de escoteiras (uma vez que estas passaram a explorar a fonte); e, na terceira simulação, consideramos a presença de feromônio na trilha e de recrutamento via contato direto das recrutadoras com as formigas internas, neste caso observamos um aumento ainda maior do número de exploradoras que se deu pela passagem de formigas internas para esta sub-população, desta forma o número de formigas que deixaram o ninho foi ainda maior do que na segunda simulação. Com estas três simulações (Gráfico 5.4) observamos o efeito destes dois tipos de recrutamento (indireto por feromônio e direto por contato entre antenas) nas mudanças de atividade (transição entre as sub-populações), na ordem em que elas ocorrem na natureza [22] [76] [83].

O quarto Modelo Matemático do Forrageamento de Formigas foi desenvolvido considerando uma variação na quantidade de alimento, uma vez que as fontes de alimento na

natureza não são constantes e ilimitadas. Em um primeiro momento consideramos uma diminuição da quantidade de alimento variando com a taxa de exploração da fonte (Modelo 5.40). É observado no (Gráfico 5.5) um rápido aumento na densidade de exploradoras, assim que as primeiras escoteiras encontram uma boa fonte de alimento. Em seguida, com a diminuição de alimento na fonte (coletado pelas exploradoras e levado até o formigueiro), o número de exploradoras e recrutadoras nesta fonte começa a diminuir e o número de internas e escoteiras passa a aumentar, ou seja, parte das formigas volta para o ninho e a outra parte inicia uma nova busca por outras fontes de alimento. Esse comportamento foi descrito por Liefke *et al.* (2001) em seu trabalho sobre o recrutamento de formigas do gênero *Polyrhachis*, onde após a descoberta de uma fonte de alimento, há um crescimento sigmóide no número de formigas deixando o ninho e indo até a fonte de alimento e, após meia hora o número de formigas exercendo a atividade de forrageamento começa a diminuir [60]. É importante observar, também, que enquanto há forrageamento, o número de escoteiras nunca chega a zero, tal comportamento é também observado na natureza e é muito importante para a sobrevivência das formigas, pois uma vez que a fonte se esgota (pela própria exploração ou por forças externas a elas) ou a trilha é perdida, há outras formigas que já estão buscando uma nova fonte [13] [14].

Uma Variação Cíclica na Quantidade de Alimento foi considerada neste quarto Modelo Matemático do Forrageamento de Formigas. Nele observamos que quando há um aumento na quantidade de alimento o número de exploradoras e recrutadoras aumenta, enquanto o número de formigas internas e escoteiras diminui e, quando a quantidade de alimento diminui, o contrário é observado, da mesma forma como foi esperado na construção do modelo. Nota-se novamente, que quando não há alimento o número de exploradoras e recrutadoras chega a zero, mas quando a quantidade de alimento chega ao seu máximo o número de escoteiras e internas nunca atinge zero, isso porque as formigas não colocam todos os seus esforços em uma única fonte [77]. Esse padrão cíclico de comportamento forrageador é observado quando as formigas exploram completamente uma fonte e depois passam para outra e também em formigas que possuem um padrão diário de comportamento [37].

É importante ressaltar que o trabalho de modelagem e simulações não se esgota nesta dissertação e muitas outras poderiam ser realizadas observando-se o comportamento de formigas, assim como foi descrito no Capítulo 3. Podem ainda ser feitas modelagens e simulações considerando: tanto a variação da quantidade de feromônio quanto a de alimento; mais de uma fonte de alimento encontrada ao mesmo tempo; considerando outros fatores externos como predadores, competidores ou algum outro fator que colabore com o aumento na quantidade de alimento. Além do mais, a população de formigas forrageadoras nesta dissertação foi tratada como um todo, pode, ainda, ser feita uma distribuição por idade

(com entrada de formigas para este grupo e saída por mortalidade) ou distribuição espacial destas formigas ao forragear [37] [47] [87].

Este tipo de Modelagem Matemática também pode ser aplicada às populações de abelhas, cujo comportamento forrageador se assemelha ao das formigas, uma vez que as abelhas também são insetos eussociais e também utilizam-se de feedback positivo quando encontram uma boa fonte de alimento; mesmo havendo algumas diferenças biológicas no padrão de comunicação entre esses dois animais (as formigas realizam o forrageamento pela terra (caminhando) e as abelhas pelo ar (voando)). Seeley e Visscher realizaram diversos experimentos com as abelhas *Apis mellifera* e observaram que após um certo número de indivíduos começar a explorar a fonte, há um aumento grande no número de abelhas que passam a ir para a mesma fonte [82] [93], mesmo padrão observado nos Gráficos (5.3) e Gráfico (5.4 c). Já no trabalho de Jarau *et al.* (2000), foram observadas abelhas de duas espécies de *Melipona* por 180 minutos consecutivos e que descreveram um padrão de comportamento semelhante ao descrito do Gráfico (5.6), onde há um aumento e diminuição de sub-populações de abelhas variando com o encontro de fontes de alimento [52].

Essa mudança de comportamento no forrageamento de formigas e abelhas, após haver um certo número de insetos exercendo tal atividade é denominado de *Quorum Sensing* [76] [74] [82] [89]. Esse termo foi introduzido por Dr. Steven Winans em 1994 para descrever o comunicação entre bactérias que, utilizando-se da produção e liberação de autoindutores, conseguem mensurar a concentração bacteriana. E, quando as bactérias conseguem perceber um limite mínimo da concentração desses autoindutores, elas passam a expressar um gene que vai resultar em uma mudança no comportamento coletivos delas [95] [91]. Ou seja, a percepção de um quorum permite que um grande número de bactérias ajam juntas [15]. Muitas bactérias apresentam esse comportamento, entre elas, as bactérias bioluminescentes *Photobacterium* e *Beneckeia*, as quais produzem sistemas de bioluminescência após a detecção de uma grande quantidade de autoindutores [69]. Outro exemplo é a das bactérias da espécie *Pseudomonas aeruginosa*, um patógeno humano responsável por diversos tipos de doenças (infecções no trato urinário, nos vasos sanguíneos e até pneumonias), que só expressa seus fatores de virulência depois que a população bacteriana atinge uma certa densidade, desta forma elas conseguem produzir uma quantidade suficiente de fatores de virulência para superar a o sistema de defesa do hospedeiro [24] [73].

Esse conceito de *Quorum Sensing* passou a ser aplicado a diversos campos da Biologia de Populações, passando pelas populações de insetos sociais, tanto para o recrutamento com a finalidade de migração (mudança de ninho) [74] [76], quanto de forrageamento [87] [84], até os animais vertebrados com o processo de tomada de decisões coletivas de populações de peixes [94] e de populações de humanos [18] [97].



# Apêndice A

## Programa do Modelo Proposto para a Dinâmica de Forrageamento de Formigas

```
function modelo

clc

%pars = [alpha, beta, gamma, delta, lambda, mu, rho, r0, e0, sigma]
parmin = [0.1276 1.0630 0.0710 0.1613 0.2070 0.1613 0.2404 1.0 1.0 1.0];
parmax = [0.1276 1.0630 0.0710 0.1613 0.2070 0.1613 0.2404 1.0 1.0 1.0];
parmed = (parmin + parmax)/2;

y0 = [18.8 0 0 0]; %i, s, e, r
[t,y] = ode45(@dinamica,[0 20],y0,odeset('MaxStep',0.1),parmed);

doplots(t,y)

function doplots(t,y)
clf
styles = {'r-', 'g--', 'b:', 'c-.'};

hold on
for k = 1:4, plot(t,y(:,k),styles{k}), end
hold off
```

```

legend('i','s','e','r','Location','East')

function s = dinamica(~,y,pars)
[alpha,beta,gamma,delta,lambda,mu,rho,r0,e0,sigma] = deal(pars(1),...
    pars(2),pars(3),pars(4),pars(5),pars(6),pars(7),pars(8),pars(9),pars(10));

[i,s,e,r] = deal(y(1),y(2),y(3),y(4));

s = [
    -alpha*i + beta*s + mu*e - lambda*(r/(r + r0))*i;
    alpha*i + delta*e - (beta + gamma + e/(e + 1))*s;
    (gamma + e/(e + 1))*s + sigma*r + lambda*(r/(r + r0))*i - (delta + mu)*e
    - rho*(e^2/(e0^2+e^2));
    rho*(e^2/(e0^2+e^2)) - sigma*r;
];

```

## Apêndice B

# Programa do Modelo Proposto com Degradação de Feromônio

```
function modelo2

clc

%pars = [alpha, beta, gamma, delta, lambda, mu, rho, r0, e0, sigma, phi, xi]
parmed = [0.1 0.2222 0.0246 0.0764 0.8 0.0764 0.4 0.8 0.8 0.6667 1.0 4.0];

y0 = [40 0 0 0 0]; %i, s, e, r
[t,y] = ode45(@dinamica,[0 15],y0,odeset('MaxStep',0.1),parmed);

doplots(t,y)

function doplots(t,y)
clf
styles = {'r-','g--','b:','c-.','y-'};

hold on
for k = 1:5, plot(t,y(:,k),styles{k}), end
hold off
box on

axis([0 15 -inf inf])
legend('i','s','e','r','f','Location','Northeast')
```

```

function s = dinamica(~,y,pars)
[alpha,beta,gamma,delta,lambda,mu,rho,r0,e0,sigma,phi,xi] = deal(pars(1),...
    pars(2),pars(3),pars(4),pars(5),pars(6),pars(7),pars(8),pars(9),pars(10),
    pars(11),pars(12));

[i,s,e,r,f] = deal(y(1),y(2),y(3),y(4),y(5));

s = [
    -alpha*i + beta*s + mu*e - lambda*(r/(r + r0))*i;
    alpha*i + delta*e - (beta + gamma + f^2/(f^2 + 1))*s;
    (gamma + f^2/(f^2 + 1))*s + sigma*r + lambda*(r/(r + r0))*i
    - (delta + mu)*e - rho*e*(e^2/(e0^2+e^2));
    rho*e*(e^2/(e0^2+e^2)) - sigma*r;
    phi*e - xi*f;
];

```

# Apêndice C

## Programa do Modelo Proposto com Variação Linear na Quantidade de Alimento

```
function modelo3

clc
%pars = [alpha, beta, gamma, delta, lambda, mu, rho, r0, e0, sigma, theta]
parmed = [0.1 0.2222 0.0246 0.0764 0.8 0.0764 0.4 0.8 0.8 0.6667 0.005];

y0 = [40 0 0 0 10]; %i, s, e, r, a
[t,y] = ode23s(@dinamica,[0 100],y0,odeset('MaxStep',0.1),parmed);

doplots(t,y)

function doplots(t,y)
clf
styles = {'r-','k-','b-','c-','y-'};

hold on
for k = 1:5, plot(t,y(:,k),styles{k}), end
hold off
box on, axis([0 40 -inf inf])
legend('i','s','e','r','a','Location','Northeast')
```

```

function s = dinamica(~,y,pars)
[alpha,beta,gamma,delta,lambda,mu,rho,r0,e0,sigma,theta] = deal(pars(1),...
    pars(2),pars(3),pars(4),pars(5),pars(6),pars(7),pars(8),pars(9),pars(10),
    pars(11));

[i,s,e,r,a] = deal(y(1),y(2),y(3),y(4),y(5));

s = [
    -alpha*i + beta*s + mu*e - lambda*(r/(r + r0))*i;
    alpha*i + delta*e - (beta + gamma*a + a*e/(e + 1))*s;
    (gamma*a + a*e/(e + 1))*s + sigma*r + lambda*(r/(r + r0))*i
    - (delta + mu)*e - rho*a*(e^2/(e0^2+e^2));
    rho*a*(e^2/(e0^2+e^2)) - sigma*r;
    -theta*e*a;
];

```

# Apêndice D

## Programa do Modelo Proposto com Variação Cíclica na Quantidade de Alimento

```
function modelo3

clc
%pars = [alpha, beta, gamma, delta, lambda, mu, rho, r0, e0, sigma, omega]
parmed = [0.1 0.2 0.1 0.5 0.1 0.2 0.4 0.8 0.8 0.7 0.3];

y0 = [40 0 0 0 4]; %i, s, e, r, a
[t,y] = ode23s(@dinamica,[0 100],y0,odeset('MaxStep',0.1),parmed);

doplots(t,y)

function doplots(t,y)
clf
styles = {'r-','k-','b-','c-','y-'};

hold on
for k = 1:5, plot(t,y(:,k),styles{k}), end
hold off
box on, axis([0 50 -inf inf])
legend('i','s','e','r','a','Location','Northeast')
```

```

function s = dinamica(t,y,pars)
[alpha,beta,gamma,delta,lambda,mu,rho,r0,e0,sigma,omega] = deal(pars(1),...
    pars(2),pars(3),pars(4),pars(5),pars(6),pars(7),pars(8),pars(9),pars(10),
    pars(11));

[i,s,e,r,a] = deal(y(1),y(2),y(3),y(4),y(5));

s = [
    -alpha*i + beta*s + mu*e - lambda*a*(r/(r + r0))*i;
    alpha*i + delta*e - (beta + gamma*a + a*e/(e + 1))*s;
    (gamma*a + a*e/(e + 1))*s + sigma*r + lambda*a*(r/(r + r0))*i
    - (delta + mu)*e - rho*a*(e^2/(e0^2+e^2));
    rho*a*(e^2/(e0^2+e^2)) - sigma*r;
    -2*sin(omega*t)*omega;
];

```

# Referências Bibliográficas

- [1] ANDERSON, R. M., AND M., M. R. *Infectious Diseases of Humans: dynamics and control*. Oxford University Press, New York, 1992.
- [2] ASSIS, R. A., PACHECO, E. F., C, F.-J. W., AND VENTURINO, E. A decision-making: differential model for social insects. *International Journal of Computer Mathematics*, 86 (2009), 1907–1920.
- [3] BARENBLATT, G. I. *Scaling, self-similarity, and intermediate asymptotics*. Cambridge University Press, New York, 1996.
- [4] BASSANEZI, R. C., AND FERREIRA-JR, W. C. *Equações Diferenciais com Aplicações*. Harbra, São Paulo, 1988.
- [5] BBC. [http://www.bbc.co.uk/history/historic\\_figures/malthus\\_thomas.shtml](http://www.bbc.co.uk/history/historic_figures/malthus_thomas.shtml), Fev 2011.
- [6] BEEKMAN, M., SUMPTER, D. J. T., AND RATNIEKS, F. L. W. Phase transition between disordered and ordered foraging in pharaoh’s ants. *PNAS* 98, 17 (2001), 9703–9706.
- [7] BERG, H. C. *Random Walks in Biology: expanded edition*. Princeton Press University, New Jersey, 1993.
- [8] BERRYMAN, A. A. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73, 5 (1992), 1530–1535.
- [9] BONABEAU, E., DORIGO, M., AND THERAULAZ, G. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Oxford University Press, New York, 1999.
- [10] BONABEAU, E., THERAULAZ, G., AND DENEUBOURG, J.-L. Group and mass recruitment in ant colonies: the influence of contact rates. *J. Theor. Biol.*, 195 (1998), 157–166.
- [11] BRADSHAW, J. W. S., AND HOWSE, P. E. *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, London, 1984.
- [12] CHALUB, F. A. C. C., AND RODRIGUES, J. F. *The Mathematics of Darwin’s Legacy*. Springer Basel, Berlin, 2011.
- [13] CHARNOV, E. L. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *The American Naturalist* 110, 971 (1976), 141–152.

- [14] CHARNOV, E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 2 (1976), 129–135.
- [15] CHEN, X., SCHAUDER, S., PELCZER, I., BASSLER, B. L., M, H. F., POTIER, N., AND VAN DORSSELAER, A. Structural identification of a bacterial quorum sensing signal containing boron. *Nature*, 415 (2002), 545.
- [16] COGNI, R., AND OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae: Ponerinae). *Insect. Soc.*, 51 (2004), 123–130.
- [17] COGNI, R., AND OLIVEIRA, P. S. Recruitment behavior during foraging in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae: Ponerinae): Does the type of food matter? *Journal of Insect Behavior* 17, 4 (2004), 443–458.
- [18] CONRADT, L., AND LIST, C. Group decisions in humans and animals: a survey. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364 (2008), 719–742.
- [19] DARWIN, C. *A Origem das Espécies*. Itatiaia, Belo Horizonte, 2002.
- [20] DARWIN, C., AND BARLOW, N. *The Autobiography of Charles Darwin*. WW Norton, New York, 1993.
- [21] DENEUBOURG, J. L. <http://www.ulb.ac.be/sciences/use/deneubourg.html>, 2011.
- [22] DENEUBOURG, J.-L., ARON, S., GOSS, S., PASTEELS, J. M., AND DUERINCK, G. Random behaviour, amplification processes and number of participants: How they contribute to the foraging properties of ants. *Physica D*, 22 (1986), 176–186.
- [23] DENNY, A. J., WRIGHT, J., AND GRIEF, B. Foraging efficiency in the wood ant, *formica rufa*: is time of the essence in trail following. *Animal Behaviour*, 61 (2001), 139–146.
- [24] DOCKERY, J. D., AND KEENER, J. P. A mathematical model for quorum sensing in *Pseudomonas aeruginosa*. *Bulletin of Mathematical Biology*, 63 (2001), 95–116.
- [25] DUSSUTOUR, A., C, N. S., J-L, D., AND V, F. Collective decisions in ants when foraging under crowded condition. *Behav Ecol Sociobiol*, 61 (2006), 17–30.
- [26] DUSSUTOUR, A., V, F., D, H., AND J-L, D. Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Letters to Nature* 428 (2004), 70–73.
- [27] EDELSTEIN-KESHET, L. E. *Mathematical Models in Biology*, vol. 46 of *Classics in Applied Mathematical*. SIAM, New York, 1988.
- [28] EULER, L. A general investigation into the mortality and multiplication of the human species. *Theoretical Population Biology*, 1 (1970), 307–314.
- [29] FERREIRA-JR, W. C. Dinâmica de populações: de angstroms a quilômetros, de íons a "sapiens". <http://www.comciencia.br/reportagens/modelagem/mod16.htm>, Fev 2002.
- [30] FERREIRA-JR, W. C. Notas de biomatemática. IMMEC-UNICAMP, 2005.

- [31] FOERSTER, H. V. *The Kinetics of Cellular Proliferation*. Grune and Stratton, New York, 1959.
- [32] FOWLER, H. D., AND B, R. R. Foraging behavior of carpenter ant, *camponotus pennsylvanicus*, (Hymenoptera: Formicidae) in New Jersey. *Kansas Entomology Society* 2, 53.
- [33] GODZILLA. <http://www.answers.com/topic/leonor-michaelis>, Out 2010.
- [34] GODZILLA. <http://www.cdnmedhall.org/dr-maud-menten>, Fev 2011.
- [35] GORDON, D. M. Dynamics of task switching in harvest ants. *Anim. Behav.* 38 (1989), 194–204.
- [36] GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. *Nature* 380 (1996), 121–124.
- [37] GORDON, D. M. *Ants at work: how an insect society is organized*. The Free Press, New York, 1999.
- [38] GORDON, D. M. Control without hierarchy. *Nature* 446, 8 (2007), 143.
- [39] GORDON, D. M. <http://www.stanford.edu/~dmgordon/research.html>, Set 2011.
- [40] GORDON, D. M., SUSAN, H., AND NACU, S. The short-term regulation of foraging in harvester ants. *Behavioral Ecology* 19, 1 (2008), 217–222.
- [41] GOTWALD JR, W. H. *Army Ants: the biology of social predation*. Cornell University Press, New York, 1995.
- [42] GREENE, M. J., AND GORDON, D. M. Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, 423 (2003), 32.
- [43] HIRSH, A. E., AND GORDON, D. M. Distributed problem solving in social insects. *Annals of Mathematics and Artificial Intelligence*, 31 (2001), 199–221.
- [44] HOLLING, C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91, 7 (1959), 385–398.
- [45] HUISMAN, G., AND DE BOER, R. J. A formal derivation of Beddington functional response. *Journal of Theoretical Biology*, 185 (1997), 389–400.
- [46] HÖLLDOBLER, B., AND WILSON, E. O. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, 1990.
- [47] HÖLLDOBLER, B., AND WILSON, E. O. *The Superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. Norton, New York, 2009.
- [48] IBGE. <http://www.ibge.gov.br/censo2010/>, Fev 2011.
- [49] IOANNOU, C. C., RUXTON, G. D., AND KRAUSE, J. Search rate, attack probability, end the relationship between prey density and prey encounter rate. *Behavioral Ecology* (2008), 842–846.

- [50] JACKSON, D. E., MARTIN, S. J., HOLCOMBE, M., AND RATNIEKS, F. L. W. Longevity and detection of persistent foraging trails in pharaoh's ants, *Monomorium pharaonis* (L.). *Animal Behaviour*, 71 (2006), 351–359.
- [51] JACKSON, D. E., AND RATNIEKS, F. L. W. Communication in ants. *Current Biology* 16, 15 (2006), R570–R574.
- [52] JARAU, S., HRNCIR, M., ZUCCHI, R., AND BARTH, F. G. Recruitment behavior in stingless bees, *melipona scutellaris* and *melipona quadrifasciata*. foraging at food sources differing in direction and distance. *Apidologie*, 31 (2000), 81–91.
- [53] JESCHKE, J. M. Density-dependent effects of prey defenses and predator offenses. *Journal of Theoretical Biology*, 242 (2006), 900–907.
- [54] JESCHKE, J. M., KOPP, M., AND TOLLRIAN, R. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72, 1 (2002), 95–112.
- [55] KEENER, J., AND SNEYD, J. *Mathematical Physiology*. Springer-Verlag, New York, 1998.
- [56] KOT, M. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [57] LARKIN, P. <http://www.thecanadianencyclopedia.com/index.cfm?PgNm=TCE&Params=A1ARTA0003815>, Feb 2011.
- [58] LATTY, T., RAMSCH, K., ITO, K., NAKAGAKI, T., SUMPTER, D. J. T., MIDDENDORF, M., AND BEEKMAN, M. Structure and formation of ant transportation networks. *The Royal Society* 8, 62 (2011), 1298–1306.
- [59] LEEUWEN, E. V., JANSEN, V. A. A., AND BRIGHT, P. W. How population dynamics shape the functional response in a one-predator-two-prey system. *Ecology* 6, 88 (2007), 1571–1581.
- [60] LIEFKE, C., HÖLLDOBLER, B., AND MASCHWITZ, U. Recruitment behavior in the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, formicidae). *Journal of Insect Behavior* 14, 5 (2001), 637–657.
- [61] LIN, C. C., AND SEGEL, L. A. *Mathematics Applied to Deterministic Problems in the Natural Sciences*. Classics in Applied Mathematics. SIAM, Philadelphia, 1988.
- [62] LIONI, A., AND DENEUBOURG, J.-L. Collective decision through self-assembling. *Naturwissenschaften*, 91 (2004), 237–241.
- [63] LUDWIG, D. *Stochastic Population Theories*, vol. 3 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin-New York, 1974.
- [64] LUDWIG, D. <http://www.math.ubc.ca/~ludwig/>, Feb 2011.
- [65] LUDWIG, D., JONES, D. D., AND HOLLING, C. S. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology*, 47 (1978), 315–332.
- [66] LUDWIG, D., WALKER, B., AND HOLLING, C. S. Sustainability, stability and resilience. *Conservation Ecology* 1, 1 (1997).

- [67] MARSHALL, J. A. R., BOGACZ, R., DORNHAUS, A., PLANQUE, R., KOVACS, T. M. D., AND FRANKS, N. R. On optimal decision-making in brains and social insect colonies. *Journal of the Royal Society: Interface*, 6 (2009), 1065–1074.
- [68] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*, 3rd ed., vol. 17 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer Verlag, New York, 2002.
- [69] NEALSON, K. H., AND HASTINGS, W. Bacterial bioluminescence: Its control and ecological significance. *Microbiological Reviews* 43, 4 (1979), 496–518.
- [70] NOWAK, M. A. *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Harvard University Press, London, 2006.
- [71] NOWAK, M. A., AND M, M. R. *Virus Dynamics: Mathematical Principles of Immunology and Virology*. Oxford University Press, New York, 2000.
- [72] O’CONNOR, J. J., AND ROBERTSON, E. F. <http://www-history.mcs.st-and.ac.uk/Biographies/Poisson.html>, Feb 2011.
- [73] PESCI, E. C., PEARSON, J. P., SEED, P. C., AND IGLEWSKI, B. H. Regulation of las and rhl quorum sensing in pseudomonas aeruginosa. *Journal of Bacteriology* 179, 10 (1997), 3127–3132.
- [74] PRATT, S. C. Quorum sensing by encounter rates in the ant *Termitothorax albipennis*. *Behavioral Ecology* 16, 2 (2005), 488–496.
- [75] PRATT, S. C. <http://sols.asu.edu/people/faculty/spratt.php>, Set 2011.
- [76] PRATT, S. C., MALLON, E. B., SUMPTER, D. J. T., AND FRANKS, N. R. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behav Ecol Sociobiol*, 52 (2002), 117–127.
- [77] PYKE, G. H., PULLIAM, H. R., AND CHARNOV, E. L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* 52, 2 (1977), 137–154.
- [78] REAL, L. A. The kinetics of functional response. *The American Naturalist* 111, 978 (1977), 289–300.
- [79] RUPPERT, E. E., FOX, R. S., AND BARNES, R. D. *Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva*, 7 ed. Editora Roca Ltda, 2005.
- [80] SASAKI, T., AND PRATT, S. C. Emergence of group rationality from irrational individuals. *Behavioral Ecology* 22, 2 (2011), 276–281.
- [81] SCHAFER, R. J., HOLMES, S., AND GORDON, D. M. Forager activation and food availability in harvester ants. *Animal Behaviour*, 71 (2006), 815–822.
- [82] SEELEY, T. D., AND VISSCHER, P. K. Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behav Ecol Sociobiol*, 56 (2004), 594–601.

- [83] SUDD, J. H., AND FRANKS, N. R. *The behavioural ecology of ants*. Chapman and Hall, New York, 1987.
- [84] SUMPTER, D. J. T. The principles of collective animal behavior. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 361 (2006), 5–22.
- [85] SUMPTER, D. J. T. *Collective Animal Behavior*. Princeton University Press, New Jersey, 2010.
- [86] SUMPTER, D. J. T. [http://www2.math.uu.se/~david/web/Collective\\_Behaviour\\_Group/Home.html](http://www2.math.uu.se/~david/web/Collective_Behaviour_Group/Home.html), Set 2011.
- [87] SUMPTER, D. J. T., AND BEEKMAN, M. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Animal Behaviour*, 66 (2003), 273–280.
- [88] SUMPTER, D. J. T., AND PRATT, S. C. A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav Ecol Sociobiol.*, 53 (2003), 131–144.
- [89] SUMPTER, D. J. T., AND PRATT, S. C. Quorum responses and consensus decision making. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 364 (2009), 743–753.
- [90] TSCHINKEL, W. R. Sociometry and sociogenesis of colonies of the fire ant *solenopsis invicta* during one annual cycle. *Ecological Monographs* 4, 63 (1993), 425–457.
- [91] TUROVSKIY, Y., KASHTANOV, D., PASKHOVER, B., AND CHIKINDAS, M. L. Quorum sensing: Fact, fiction and everything in between. *Adv Appl Microbiol*, 62 (2007), 191–243.
- [92] VASIL’EVA, A. B., F, B. V., AND V, K. L. *The Boundary Function Method for Singular Perturbed Problems*, vol. 14 of *Studies in Applied Mathematics*. SIAM, New York, 1995.
- [93] VISSCHER, P. K., AND SEELEY, T. D. Coordinating a group departure: who produces the piping signals on honeybee swarm? *Behav Ecol Sociobiol*, 61 (2007), 1615–1621.
- [94] WARD, A. J. W., SUMPTER, D. J. T., COUZIN, I. D., HART, P. J. B., AND KRAUSE, J. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *PNAS* 105, 19 (2008), 6948–6953.
- [95] WATERS, C. M., AND BASSLER, B. L. Quorum sensing: Cell-cell communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 21 (2005), 319–346.
- [96] WILSON, E. O. *The Insect Societies*. Harvard University Press, London, 1971.
- [97] WILSON, E. O. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, London, 1975.
- [98] WILSON, E. O. <http://www.eowilson.org/>, Set 2011. Wilson life and work.
- [99] YIJUAN, X., YONGYUE, L., LING, Z., AND GUANGWEN, L. Foraging behavior and recruitment of red imported fire ant *Solenopsis invicta*, Buren in typical habitats of South China. *Acta Ecologica Sinica* 27, 3 (2007), 855–861.