



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E COMPUTAÇÃO
CIENTÍFICA

Modelos em Estratégias de Forrageamento de
Formigas

Raul Abreu de Assis

Dissertação de Mestrado orientada pelo
Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Jr.

2003.2.6.159



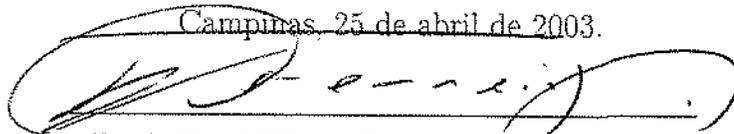
UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Modelos em Estratégias de Forrageamento de Formigas

Este exemplar corresponde à redação final da dissertação de mestrado devidamente corrigida e defendida por **Raul Abreu de Assis** e aprovada pela comissão julgadora.

Campinas, 25 de abril de 2003.



Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Jr..

Orientador

Banca Examinadora:

1. Wilson Castro Ferreira Jr.
2. Luiz Alberto Diaz Rodrigues
3. Diomar Cristina Mistro

Dissertação apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica, UNICAMP, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Matemática Aplicada.

UNIDADE	BE
Nº CHAMADA	UNICAMP
	As76m
V	
TOMEO	54978
PAGE	16.124103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	09/08/03
Nº CPD	

CM00187023-6

BIB ID 295525

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO IMECC DA UNICAMP**

Assis, Raul Abreu de
As76m Modelos em estratégias de forrageamento de formigas / Raul Abreu de Assis – Campinas, [S.P. :s.n.], 2003.

Orientador : Wilson Castro Ferreira Jr.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.

1. Sistemas auto-organizadores. 2. Formigas. 3. Simulação (Computadores). 4. Biomatemática. 5. Computação – Matemática. 6. Matemática aplicada. I. Ferreira Jr., Wilson Castro. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica. III. Título.

Dissertação de Mestrado defendida em 25 de abril de 2003 e aprovada pela Banca Examinadora composta pelos Profs. Drs.



Prof (a). Dr (a). WILSON CASTRO FERREIRA JÚNIOR



Prof (a). Dr (a). DIOMAR CRISTINA MISTRO



Prof (a). Dr (a). LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

Resumo e Abstract

Resumo

Realizamos uma seleção de modelos matemáticos em forrageamento de formigas, introduzindo as hipóteses e detalhes de suas construções. Os modelos foram utilizados para apontar possíveis mecanismos de fenômenos auto-organizados em colônias de formigas. Em especial, o fenômeno de rotação de direção de forrageamento de uma colônia *E. burchelli* foi estudado. Finalmente, apontamos possibilidades de extensões dos modelos, bem como novas direções de pesquisa na área.

Abstract

We accomplished a selection of mathematical models in ant foraging, introducing the hypotheses and details of their constructions. The models were used to point possible mechanisms of self-organized phenomena in colonies of ants. Particularly, the phenomenon of rotation of foraging direction of a colony of *E. burchelli* was studied. Finally, we indicate possibilities of extensions of the models, as well as new directions of research in the area.

*À minha amada esposa Karla, por todo apoio, amor e
compreensão. Aos meus pais, por tudo que fizeram por
mim. Aos 3M de minha república, à amiga Patrícia e ao
companheiro Chilavert. O mundo não seria o mesmo sem
essas pessoas.*

Agradecimentos e Homenagem aos Mestres

O que é a matemática, meu amigo? Ela já foi considerada uma arte, uma seita e até mesmo algo relacionado com a magia e o mistério. Hoje, não temos dúvida: a matemática é uma *ciência*. Mas, ao meu ver, ela se parece mais com um grandioso e belo deserto, onde os menos tenazes e precavidos correm grande risco de sucumbir, frente à sua aridez e imensidão.

Entretanto, existem aqueles poucos e generosos viajantes mais experientes que, com sua sabedoria e paciência, sabem indicar os caminhos seguros e os recantos, criando um oásis no meio do deserto. A eles tenho muito a agradecer, os mestres que me guiaram através do Deserto da Matemática: a João Frederico da Costa Azevedo Meyer, pela sua maravilhosa maneira de tratar as pessoas como pessoas e não como meros números ou registros acadêmicos. A Wilson de Castro Ferreira Jr, que me ensinou a maneira “aplicada” de se pensar em matemática. A Luís Antônio Barrera San Martín, pela sua sincera preocupação com o aprendizado de seus alunos. A Edmundo Capelas de Oliveira, pelo seu irreparável senso de ética e respeito pelos alunos. E a todos aqueles que, sem saber, contribuíram para minha formação.

Agradeço aos colegas pela agradável convivência, em particular a Marcos Eduardo Ribeiro do Valle Mesquita, por todas as vezes que gentilmente me ajudou. Finalmente, gostaria também de agradecer aos componentes da banca examinadora, Luiz Alberto Diaz Rodrigues, Diomar Cristina Mistro pelas excelentes sugestões e Rodney Carlos Bassanezi pelo incentivo.

Raul Assis

Sumário

Resumo e Abstract	iii
Agradecimentos e Homenagem aos Mestres	v
Lista de Figuras	viii
1 Introdução	1
1.1 Perguntas	1
1.2 Formigas, Auto-Organização e Sistemas Complexos	4
1.3 Objetivos	6
2 Modelos	7
2.1 O Experimento da Ponte Binária	7
2.1.1 A Montagem Experimental e Observações	8
2.1.2 O Modelo da Ponte Binária	9
2.1.3 Simulações da Ponte Binária: Ramos e Fontes Iguais	13
2.1.4 A Comunicação Faz a Inteligência: A Escolha da Fonte Mais Rica	16
2.1.5 Resumo das Idéias	20
2.2 Extensão do Modelo de Denebourg <i>et al.</i> para o Fenômeno de Correição	21
2.2.1 Cegos Guiando Cegos	22
2.2.2 A Escolha da Direção de Forrageamento no Fenômeno de Cor- reição: Uma Propriedade Emergente?	26
2.2.3 Rotação da Direção de Forrageamento: Inteligência Coletiva? .	34

2.3	Sobre Outras Estratégias de Forrageamento	42
2.3.1	Forrageamento Solitário	45
2.3.2	Recrutamento	47
2.4	A Escolha do Caminho mais Curto	48
3	Conclusão	53
3.1	Do Cumprimento dos Objetivos	53
3.2	Novas Direções de Pesquisa	57
3.3	Algumas Considerações Sobre Modelagem	59
A	Programas	61
A.1	Ponte Binária	61
A.1.1	Ramos e Fontes Iguais	61
A.1.2	Fontes de Qualidades Distintas	63
A.2	Formigas-correição	64
A.2.1	Pontos da Malha	64
A.2.2	Formigas Retornando	65
A.2.3	Um Esboço do Programa	67
	Bibliografia	70

Lista de Figuras

- 2.1 Ilustrações da montagem experimental da ponte binária. a)Dois ramos de igual comprimento ligados à mesma fonte. b)Ramos de comprimentos distintos ligados à mesma fonte. c)Ramos de igual comprimento que levam a fontes distintas. . . . 8
- 2.2 Gráficos da função de probabilidade da escolha do caminho A, $P(A) = (A + k)^n / [(A + k)^n + (B + k)^n]$, para diferentes valores do parâmetro k . $B = 40$ $n = 2$. Quanto menor k maior chance de escolha do ramo com maior concentração. . . . 12
- 2.3 Gráficos da função de probabilidade da escolha do caminho A, $P(A) = (A + k)^n / [(A + k)^n + (B + k)^n]$, para diferentes valores do parâmetro n . $B = 40$ e $k = 20$. Quanto maior n maior chance de escolha do ramo de maior concentração. 12
- 2.4 Percentagem das passagens no ramo vencedor como uma função do total de agentes que atravessaram a ponte. Percentagem das passagens medidas sobre as últimas 100 passagens, dados experimentais tomados como a média sobre vinte experimentos. Dados da simulação sobre 200 experimentos. De Denebourg *et al.* [11]. Linha sólida: modelo com ajuste. Linha pontilhada: dados experimentais. . . 14
- 2.5 Simulações do modelo da ponte binária para diferentes valores do parâmetro k . Percentagem do tráfego no ramo vencedor tomada com relação às últimas 100 passagens. Média sobre 200 simulações. 15
- 2.6 Frequência de escolha da melhor fonte em função da razão da quantidade de feromônio depositada no ramo de melhor qualidade e no de pior ($\gamma = \alpha_A / \alpha_B$). . . 19

2.7	Malha bidimensional onde os agentes se movem. A cada passo, o agente deve escolher movimentar-se ou ficar parado, de acordo com a equação 2.16. No caso de movimentação, uma das direções é escolhida, em um processo análogo a uma ponte binária.	23
2.8	Movimentação dos agentes na malha bidimensional. Ao encontrar uma presa os agentes retornam à colônia depositando 10 unidades de feromônio por onde passam. De Bonabeau <i>et al.</i> [3] p. 39.	24
2.9	Padrões de forrageamento de três espécies de formiga-soldado: <i>Eciton hamatum</i> , <i>Eciton rapax</i> e <i>Eciton burchelli</i> (da esquerda para direita). De Burton e Franks [4], p. 133.	25
2.10	Padrões obtidos por Denebourg <i>et al.</i> . Direita: cada ponto tem uma probabilidade de 1/100 de conter 400 unidades de comida. Esquerda: 1/2 de probabilidade de conter 1 unidade de comida. De Denebourg <i>et al.</i> [12].	26
2.11	No espaço discretizado, o agente que deixa a colônia pode escolher entre oito direções de forrageamento. A probabilidade de escolha de cada direção é dada por $P_i = (F_i + \bar{k})^n / [\sum_{j=1}^8 (F_j + \bar{k})^n]$	27
2.12	Uma vez escolhida a direção principal de forrageamento, o agente passa a escolher entre apenas três direções possíveis de movimento. No caso acima a direção 3 foi escolhida como principal, a movimentação é regida pela eq. 2.18.	28
2.13	Concentração de feromônio em cada um dos quadrados adjacentes à colônia, representando a escolha de direção. Note como há o estabelecimento de uma direção principal, neste caso, F2.	29
2.14	Padrão de correção obtido na mesma simulação da figura 2.13. Observe como os indivíduos se concentram na direção F2. Programa da seção A.2.3.	30
2.15	Fase inicial do processo de escolha de direção de forrageamento. Observe como nos instantes iniciais ainda não há uma direção bem estabelecida, gerando um período de “indecisão”.	31

2.16	Exemplos de simulações em que há formação de mais de uma frente de correição no início do processo de escolha de direção em uma simulação.	33
2.17	O processo de escolha de direção principal, ilustrado por um biólogo. De Gotwald [19] p.114.	33
2.18	“Taxia” da frente de correição, dois forrageamentos consecutivos são ilustrados em um mesmo mapa. Note-se como a área de sobreposição das frentes de correição é pequena. Primeiro forrageamento à esquerda, segundo à direita.	36
2.19	Cenários de distribuição de presas com γ variável (razão entre abundância de presas da direção mais rica e da mais pobre). Estuda-se a freqüência com que a colônia é capaz de escolher a direção de maior concentração de presas.	37
2.20	Freqüência com que a colônia escolhe a direção de forrageamento de maior abundância em função de $\gamma = P/p$. Dados tomados sobre 100 simulações para cada valor de γ	38
2.21	Cenários com r variável. As presas estão presentes apenas a uma distância maior que r , medido em pontos da malha. Estuda-se qual é o valor máximo de r em que as presas influenciam a direção de forrageamento da colônia.	39
2.22	Freqüência com que a colônia escolhe com “sucesso” a direção de forrageamento em função de r , a distância mínima das presas à colônia. Dados tomados sobre 100 simulações para cada valor de r	40
2.23	a) Posições de agentes no plano. b) Divisão do padrão de movimentação dos indivíduos que procuram por artrópodes em fase de viagem e procura. c) Trajetos de indivíduos da espécie <i>F. schaufussi</i> , linhas pontilhadas: coletores de secreções, linhas sólidas: coletores de artrópodes. De Traniello <i>et al.</i> [36] fig.2, p.39.	43
2.24	Um exemplo de trajeto de forrageamento difuso, em que os agentes escolhem aleatoriamente uma das oito direções de movimentação. A distância à colônia aumenta proporcionalmente à raiz quadrada do tempo de forrageamento.	46
2.25	Um exemplo de trajeto de forrageamento em que os agentes dividem seu padrão de movimentação em duas fases: uma de viagem e outra de procura.	46

2.26	Um exemplo de simulação de forrageamento com recrutamento. Inicialmente os agentes procuram solitariamente pelas fontes, recrutando seus companheiros para formar filas organizadas. Observe-se que não há a formação de um forrageamento de "bando".	48
2.27	Cenário para estudar o comportamento de seleção do caminho mais curto. Duas fontes de alimento são oferecidas à colônia, uma mais próxima (fonte A) e outra mais distante (fonte B). O comportamento é estudado variando-se o valor de L_1 . . .	49
2.28	Frequência com que a colônia escolhe a fonte mais próxima em função da razão entre as distâncias.	51
A.1	Malha bidimensional onde os agentes se movem. Ao tentar se mover para um ponto com mais de 20 agentes, o indivíduo é transferido para o ponto adjacente. No caso de ambos pontos conterem mais de 20 indivíduos, o agente não se move.	65
A.2	Malha bidimensional onde os agentes se movem. Ao tentar se mover para um ponto com mais de 20 agentes, o indivíduo é transferido para um dos pontos adjacentes com probabilidade 1/2. No caso de ambos pontos conterem mais de 20 indivíduos, o agente não se move.	66
A.3	Após a escolha de uma direção principal, o agente escolhe entre apenas três (setas sólidas) direções possíveis de movimento. Ao retornar, o agente passa a escolher entre três direções <i>opostas</i> (setas pontilhadas) ao movimento anterior, utilizando as mesmas equações de movimento.	66
A.4	Restrição ao movimento dos agentes que retornam à colônia. O agente 1 movia-se, ao se afastar da colônia, na direção preferencial 7, ao retornar, seu movimento fica restrito à área delimitada pelo quadrado pontilhado. O agente 1 tinha a direção 4 como preferencial, ao retornar, sua movimentação fica restrita à área delimitada pelo triângulo pontilhado.	67

Capítulo 1

Introdução

“Newton não mostrou a causa da maçã caindo, mas a similaridade entre a maçã e as estrelas”.

Sir D’arcy W. Thompson

1.1 Perguntas

Quem um dia, admirando o céu em uma noite estrelada, já não se perguntou até onde ele se estende? Ou, espantado ante a complexidade da vida, que se desenrola frente aos nossos olhos perplexos, não imaginou que leis e simetrias coordenam toda essa luta pela sobrevivência? Ao contemplar a natureza, são inúmeras as perguntas que nos invadem a mente: como? onde? por quê? quando? Sem dúvida, nos agitamos em nosso pensar.

Muitos homens já fizeram essas perguntas. Alguns deles, inclusive, obtiveram respostas fascinantes para muitas questões que desafiaram a mente humana por séculos: por que os planetas giram ao redor do Sol? por que as maçãs caem? E imagine! A resposta veio na linguagem matemática: $F = ma$! A natureza parece falar na língua dos números.

Talvez a formulação das leis de Newton e a criação do cálculo diferencial e integral tenham marcado o início de um período em que ocorreu a simbiose mais produtiva entre Matemática e Física. Com a formulação matemática de suas leis de movimento,

Newton foi capaz de explicar de maneira coerente e ordenada as Leis de Kepler para as órbitas planetárias. Ou seja, através da construção de um *modelo matemático* da realidade (que inclusive teria de ser corrigido posteriormente para movimentos em altas velocidades), ele foi capaz de esclarecer observações do mundo real, revelando conexões entre fatos que antes pareciam desconexos (a maçã e os planetas). Com essa belíssima aplicação, os cientistas do século XVII já começavam a notar o poder unificador dos conceitos matemáticos.

Atualmente, a modelagem matemática tem seu valor reconhecido como método científico, servindo como ferramenta de auxílio em problemas das mais diversas áreas, inclusive no ensino de matemática [2]. A relação entre a Física e a Matemática é tão evidente que é praticamente impossível ensinar a teoria eletromagnética sem mencionar as equações de Maxwell. Da mesma maneira, Mecânica dos Fluidos, Resistência dos Materiais, Física Matemática, Mecânica e mais uma quantidade imensa de áreas da Engenharia e da Física utilizam uma linguagem de equações diferenciais, sem a qual seria extremamente difícil expressar as idéias e os resultados dessas áreas.

Mais recentemente, a Matemática passou também a ser utilizada em outros campos do conhecimento, como por exemplo, a Biologia, dando origem a uma área denominada *Biomatemática*. Em dinâmica populacional, vários modelos foram desenvolvidos e aplicados aos mais diversos tipos de populações [30, 14, 27, 7, 1, 6], sendo muitas vezes utilizados para previsão de crescimento demográfico. Em Fisiologia, Hodgkin e Huxley [25] foram os primeiros a obter um modelo quantitativo para a propagação de um sinal elétrico ao longo de um axônio, estimulando a pesquisa nessa área. Modelos para os batimentos cardíacos, difusão facilitada através de membranas celulares e troca de gases na respiração são apenas alguns exemplos do desenvolvimento nessa área, apresentados em [25].

No estudo do desenvolvimento de padrões em embriões (*Morfogenia*), Alan Turing [37] sugeriu um mecanismo (mais tarde chamado de mecanismo de Turing) através do qual substâncias que controlam o desenvolvimento embrionário poderiam gerar padrões espaciais não-homogêneos (listras, por exemplo). Inspiradas nesses mecanismos, surgiram uma variedade de aplicações na formação de padrões em processos biológicos. Como exemplos, podemos citar a formação das manchas nas peles de animais [30], padrões em sistemas neurais [15] e mais recentemente a formação de cemitérios por formigas [3].

Mas não apenas as áreas que entram em contato com a matemática podem se beneficiar dessa interação inter-disciplinar, muitas vezes, novos métodos e conceitos matemáticos podem ser desenvolvidos a partir de problemas com origem em outros ramos do conhecimento. O método da Função de Lyapunov é exatamente o conceito de minimização de energia aplicado a um sistema dinâmico. Da mesma maneira, o Método de Fourier talvez jamais tivesse sido criado se não fosse o interesse em resolver a equação do calor. Atualmente a matemática também passou a receber os benefícios da interação com a biologia, que gerou, por exemplo, uma série de algoritmos inspirados em fenômenos biológicos. Os Algoritmos Genéticos são uma reprodução do processo de seleção natural, enquanto a formação de trilhas por formigas inspirou a criação de vários algoritmos para solução de problemas de otimização (o problema do caixeiro viajante, por exemplo) [3, 13].

Nosso trabalho se situa exatamente nessa interface entre Biologia e Matemática, mais especificamente, no estudo de formigas. As formigas e os insetos sociais de uma maneira geral, apresentam uma característica interessante em sua estrutura social: a ausência de um gerenciamento, de um comando central de onde partem “decisões” da colônia. É exatamente essa característica que torna tão interessante o estudo desses organismos. Como pode, um sistema cujos componentes agem de maneira “independente”, exibir um grau tão alto de organização? Como uma colônia é capaz

de decidir entre duas fontes de alimentos? “Quem” decide qual será a direção que a colônia irá seguir? Como podem as tarefas serem distribuídas tão perfeitamente sem que ninguém decida quem está encarregado das mesmas? Como elas se organizam em filas tão ordenadas? Enfim, são inúmeras as perguntas que podem ser feitas sobre esse tema tão fascinante. Ao longo de nossa dissertação, exibiremos possíveis respostas para algumas delas, deixando ainda muitas por serem respondidas em trabalhos futuros.

1.2 Formigas, Auto-Organização e Sistemas Complexos

A Natureza é complexa. Basta-nos um breve momento de observação para constatar a veracidade dessa afirmação. A teoria atômica nos oferece a visão de um mundo composto de uma quantidade gigantesca de partículas, colidindo, reagindo, formando moléculas, gerando campos elétricos e magnéticos e ainda mais uma infinidade de fenômenos conhecidos ou por serem descobertos. Apenas o exercício de visualizar essa atividade frenética já desafia nossa capacidade de imaginação.

No entanto, apesar das leis da Física estarem bem definidas (ao menos até certa escala), elas por si só não explicam a formação de fenômenos complexos, como a vida em si. Em princípio, deveríamos ser capazes de reproduzir todas as conseqüências das leis da Física, entretanto, a realidade é um sistema de tal complexidade que não podemos esperar reproduzi-la. Além disso, existe o problema de que alguns sistemas são inerentemente caóticos, aumentando ainda mais a dificuldade de previsão sobre sistemas naturais. Átomos interagem para formar moléculas, moléculas formam células que por sua vez são capazes de gerar organismos e ecossistemas. Empresas e governos trabalham em um mercado competitivo, criando o complexo cenário da economia internacional.

É na verdade uma propriedade surpreendente que a vida possa emergir da simples

interação entre átomos, sendo essa uma área de pesquisa em que existem muitas lacunas abertas na discussão do processo de como isso possa ter ocorrido. Por que esses átomos se “organizaram” em moléculas? Por que essas moléculas formaram células? Por que os átomos não formaram simplesmente uma “sopa morta”, inerte e sem nenhum padrão? A propriedade de um sistema evoluir para um estado de ordem através de seu próprio mecanismo de dinâmica, sem uma influência externa, chamamos de auto-organização.

Há cientistas [24] que argumentam que somente o processo de seleção natural não seria suficiente para explicar a origem da vida na Terra, sugerindo, através de modelos matemáticos, que na verdade uma outra força também estaria presente: a capacidade de auto-organização que alguns sistemas complexos exibem. Uma fila de formigas rumo a sua fonte de alimentação é um exemplo de sistema auto-organizado: nenhuma formiga-chefe teve de proferir ordens, ou desenhar linhas, nem ninguém construiu barreiras ao redor delas para que elas terminassem formando uma fila organizada. Os próprios mecanismos de interação entre os agentes gerou o padrão de organização.

O próprio cérebro pode ser visto como um sistema auto-organizado, onde os neurônios interagem, apresentando propriedades que não são observadas nos componentes isolados [15]. O desenvolvimento embrionário de organismos é um processo auto-organizado, as reações entre as moléculas, genes, átomos e células criam o padrão final: o indivíduo. O pensamento não é observado em um neurônio, mas no conjunto formado por eles. A vida não está contida em um átomo, mas na interação entre um número imenso deles. Um enxame de abelhas decide por um novo local para a colméia de maneira coletiva através de um processo dinâmico auto-organizado, em que uma “decisão” coletiva emerge das ações dos indivíduos [38, 31]. Existem propriedades de um sistema complexo que só são observadas quando analisamos o “todo”, sendo comum encontrarmos a seguinte expressão relacionada com

sistemas complexos: “*o todo é mais do que a soma das partes*”.

Assim, ao estudar algumas questões pertinentes às formigas e ao processo pelo qual são capazes de se organizar sem um controle central, esperamos também estar aprendendo um pouco sobre sistemas complexos que, como vimos, consistem em várias partes interagindo, formando um todo orgânico.

1.3 Objetivos

Nesta dissertação de Mestrado, cumpriremos os seguintes objetivos:

1. Realizar uma seleção de modelos de forrageamento de formigas, buscando enfatizar os modelos que julgamos serem os mais importantes e organizá-los de uma maneira didática para que este trabalho sirva como ponto de partida para futuras pesquisas.
2. Observar e analisar fenômenos e mecanismos de auto-organização que possam se apresentar em modelos estudados.
3. Implementar e realizar simulações com esses modelos, buscando confirmar resultados já obtidos.
4. Sugerir pequenas modificações, realizando simulações de forma a obter novos resultados ainda não conhecidos ou publicados.
5. Delinear, finalmente, novas direções de pesquisa na área.

Capítulo 2

Modelos

“A ciência é feita de dados, assim como uma casa é feita de tijolos, mas um conjunto de dados não é ciência, assim como um monte de tijolos não é uma casa.”

Poisson

2.1 O Experimento da Ponte Binária

Neste capítulo, introduziremos os modelos que julgamos serem os mais importantes na modelagem de forrageamento¹ de formigas, descrevendo as hipóteses e detalhes assumidos para a construção de cada um.

Através de um processo denominado *recrutamento*, colônias de insetos sociais são capazes de explorar de maneira organizada uma fonte de alimento. Nesta seção introduziremos o primeiro modelo que sugere um mecanismo matemático de como essa tarefa pode ser realizada. Utilizando uma montagem experimental simples, Denebourg *et al.* [11] conseguiram realizar observações interessantes, gerando um modelo rico em idéias e extensível para outras situações.

¹Atividades relacionadas com a procura, captura e transporte de alimento para a colônia.

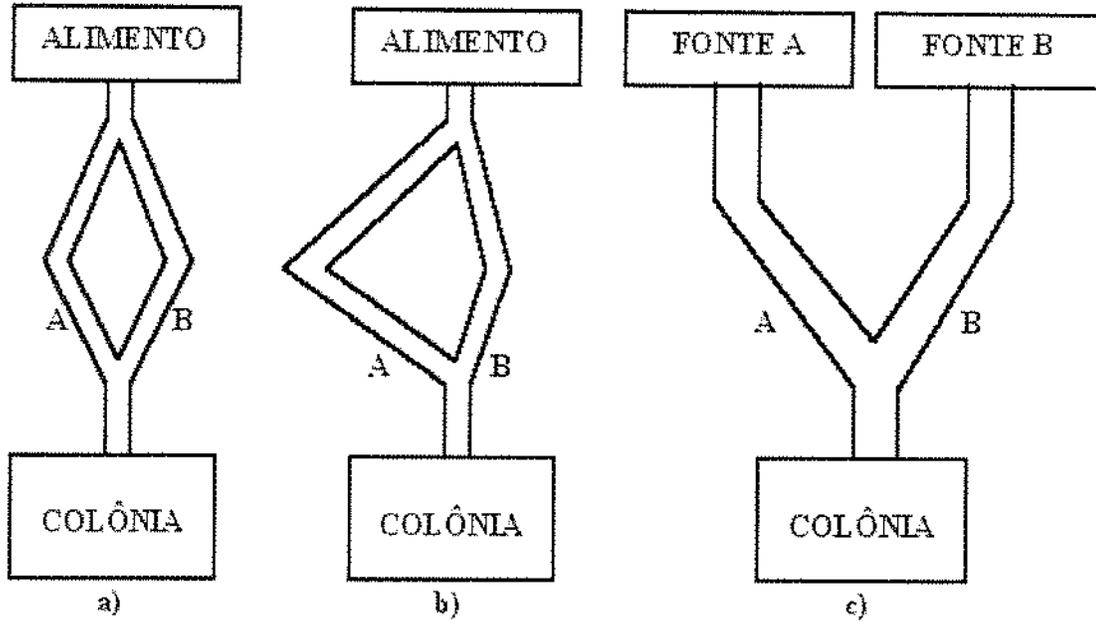


Figura 2.1: Ilustrações da montagem experimental da ponte binária. a) Dois ramos de igual comprimento ligados à mesma fonte. b) Ramos de comprimentos distintos ligados à mesma fonte. c) Ramos de igual comprimento que levam a fontes distintas.

2.1.1 A Montagem Experimental e Observações

A montagem experimental utilizada foi a seguinte: uma colônia de formigas (*Linepithema humile*) é conectada à área de forrageamento por uma ponte que possui dois ramos. Ao observar o tráfego das formigas através da ponte, Denebourg *et al* puderam realizar as seguintes conclusões [3, 28]:

1. Ao se apresentar dois ramos, de comprimentos iguais (figura 2.1 a)), conectados à colônia, em geral se observava uma quebra de simetria, ou seja, a maior parte do tráfego se concentrava em apenas um dos ramos.
2. Se dois ramos de comprimento distintos (figura 2.1 b)) fossem oferecidos à colônia, em geral, o tráfego se concentrava no ramo mais curto. Nessa última

observação, constatou-se também que quanto maior fosse a diferença de tamanho entre os ramos, maior era a frequência com que a colônia era capaz de escolher o caminho mais curto.

3. A mesma quebra de simetria era observada quando, ao se alterar um pouco a montagem experimental, se ofereciam duas fontes de alimento distintas (mas de mesma qualidade), ligadas à colônia por ramos de igual comprimento (figura 2.1 c)).
4. Ao se deparar com duas fontes de alimento de qualidades diferentes (figura 2.1 a)), a colônia era capaz de escolher aquela que fosse de melhor qualidade.

Dessa maneira, temos uma série de observações experimentais que podemos utilizar para verificar a validade de um modelo. Uma vez que o modelo esteja de acordo com esses dados, é possível que o mesmo seja capaz de trazer alguma luz ao entendimento do fenômeno, sugerindo ou explicitando mecanismos pelos quais a espécie seja capaz de escolher um ramo. Vejamos, a seguir, o modelo proposto pelos autores do experimento.

2.1.2 O Modelo da Ponte Binária

Um meio de comunicação muito comum entre insetos e seres vivos em geral é a comunicação química [29]. Nesse tipo de comunicação, um sinal é transmitido entre indivíduos através da emissão e percepção de uma substância química específica. Tais substâncias são denominadas *feromônios*. Em particular, existem muitas espécies de formigas [22, 20] que possuem várias glândulas especializadas para esse tipo de comunicação. Uma das utilidades desse tipo de mecanismo é a capacidade que certas espécies (em particular, a do experimento) têm de indicar o caminho que leva à fonte de alimento, marcando-o com uma trilha de feromônio [39].

Assim, utilizaremos essa informação biológica para a construção do modelo, definindo as seguintes variáveis:

A_i = número de formigas que utilizaram o ramo A após i formigas terem cruzado a ponte.

B_i = número de formigas que utilizaram o ramo B após i formigas terem cruzado a ponte.

Neste ponto faremos a hipótese de que a quantidade de feromônio em um ramo é proporcional ao número de formigas que utilizaram aquele ramo. Consideramos essa hipótese bastante razoável, já que podemos assumir que os indivíduos são bastante semelhantes entre si, tendo, portanto, um comportamento similar. Além disso, por simplicidade, assume-se que não há uma evaporação relevante do feromônio durante o período de duração do experimento (da ordem de uma hora).

Com essas hipóteses, podemos modelar o comportamento de uma formiga que venha a cruzar a ponte, de acordo com as concentrações de feromônio em cada ramo.

A idéia central do modelo é transformar a noção intuitiva de que quanto maior for a quantidade de feromônio em um ramo, maior a chance de que a formiga o escolha como caminho. Se denominamos $P_A(i)$ como a probabilidade de um agente escolher o ramo A depois que i agentes já cruzaram a ponte, uma forma de representar matematicamente essa idéia é a seguinte:

$$P_A(i) = \frac{(\alpha A_i + K)^n}{(\alpha A_i + K)^n + (\alpha B_i + K)^n} \quad (2.1)$$

onde α é a quantidade de feromônio depositada por agente, K e n parâmetros cuja interpretação biológica forneceremos a seguir. Na verdade, essa relação apenas quer dizer que, quanto maior αA_i (concentração de feromônio no ramo A) for em relação à αB_i (concentração de feromônio no ramo B), maior será a chance que a formiga escolha o caminho A.

Com uma simples adimensionalização², podemos simplificar 2.1, fazendo $k =$

²Na verdade essa adimensionalização é equivalente à medida da concentração de feromônio em

K/α :

$$P_A(i) = \frac{(A_i + k)^n}{(A_i + k)^n + (B_i + k)^n} \quad (2.2)$$

e, analogamente, para a probabilidade de escolher o ramo B:

$$P_B(i) = \frac{(B_i + k)^n}{(A_i + k)^n + (B_i + k)^n} = 1 - P_A(i) \quad (2.3)$$

Nas expressões 2.2 e 2.3, o parâmetro $k = K/\alpha$ pode ser interpretado como o grau de atração dos agentes por um ramo não marcado. Além disso, podemos interpretar k como uma estimativa do número de agentes que deve passar por um ramo para que exista uma influência significativa sobre a probabilidade de escolha do mesmo.

O parâmetro n pode ser interpretado como a sensibilidade dos agentes à substância de marcação dos ramos, de forma que, quanto maior for n , maior a sensibilidade. Para perceber isso, basta imaginar uma situação em que A_i seja um pouco maior que B_i , então, se tivermos um valor muito grande para n , teremos $(A_i + k)^n \gg (B_i + k)^n$ e portanto $P_A(i) \gg P_B(i)$.

A figura 2.2 apresenta alguns gráficos da função $P(A) = (A+k)^n / [(A+k)^n + (B+k)^n]$ para valores fixos $B = 40$ e $n = 2$, variando o parâmetro k . Note que quanto maior k (α pequeno ou K grande) mais aleatória se torna a decisão ($P(A) \approx 1/2$), e já para valores menores de k , temos que uma pequena diferença entre A e B gera uma grande alteração no valor de $P(A)$.

Da mesma forma, a figura 2.3 contém gráficos para valores fixos $k = 20$ e $B = 40$, variando-se apenas o parâmetro n . Observe que para valores elevados de n , os agentes são extremamente sensíveis, percebendo *pequenas* diferenças de concentrações. Biologicamente, podemos dizer que k pequeno significa grandes quantidades de feromônio sendo depositadas, enquanto n grande significa uma grande *sensibilidade* dos agentes.

um ramo em uma outra unidade. Nesse caso, a unidade α é o quanto de feromônio que cada agente deposita nos ramos por passagem.

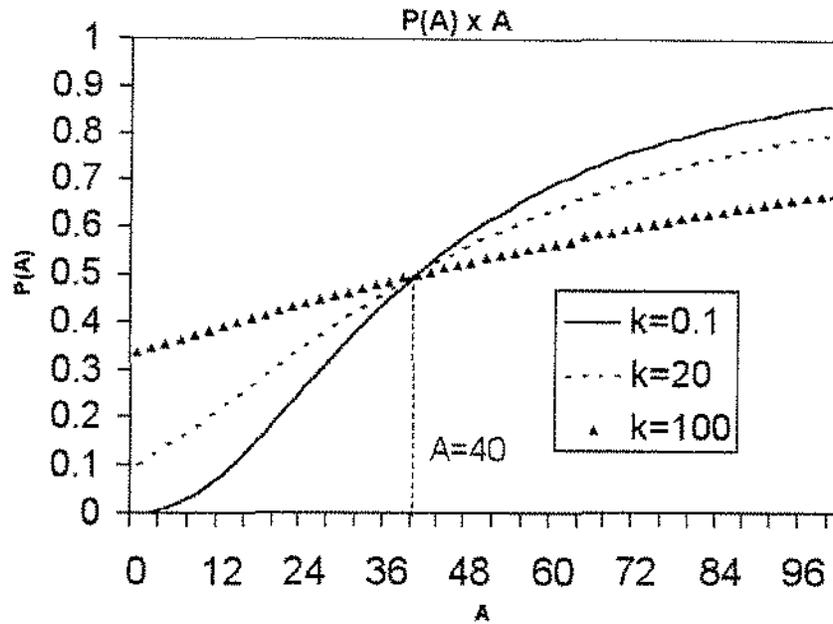


Figura 2.2: Gráficos da função de probabilidade da escolha do caminho A, $P(A) = (A+k)^n / [(A+k)^n + (B+k)^n]$, para diferentes valores do parâmetro k . $B = 40$ $n = 2$. Quanto menor k maior chance de escolha do ramo com maior concentração.

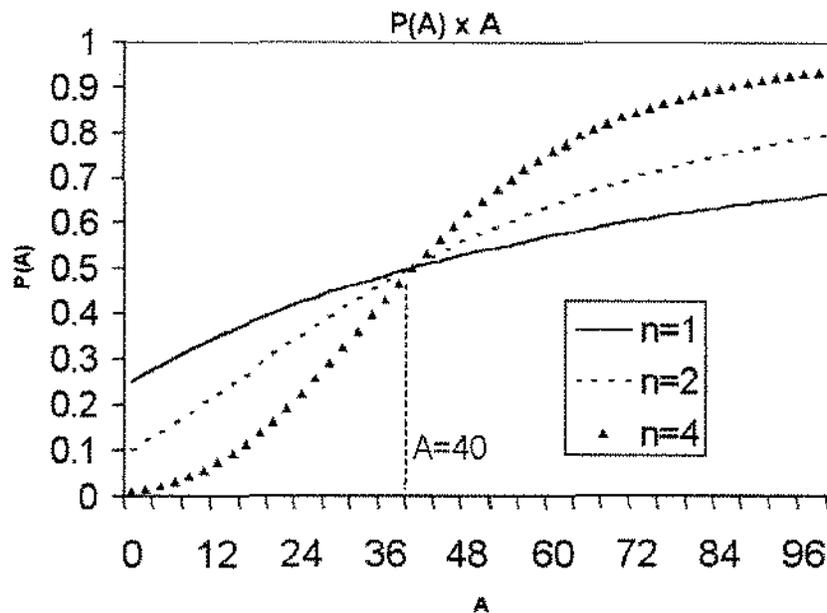


Figura 2.3: Gráficos da função de probabilidade da escolha do caminho A, $P(A) = (A+k)^n / [(A+k)^n + (B+k)^n]$, para diferentes valores do parâmetro n . $B = 40$ e $k = 20$. Quanto maior n maior chance de escolha do ramo de maior concentração.

Uma vez que modelamos matematicamente a noção de que uma formiga escolhe, com maior chance, o ramo que possua a maior concentração de feromônio, podemos definir a dinâmica do sistema:

$$A_{i+1} = \begin{cases} A_i + 1 & \text{se } \delta < P_A(i) \\ A_i & \text{se } \delta \geq P_A(i) \end{cases} \quad (2.4)$$

$$B_{i+1} = \begin{cases} B_i + 1 & \text{se } \delta < P_B(i) \\ B_i & \text{se } \delta \geq P_B(i) \end{cases} \quad (2.5)$$

onde δ é uma variável aleatória uniformemente distribuída em $[0, 1]$. Aqui, δ representa a componente aleatória do sistema, enquanto $P_A(i)$ e $P_B(i)$ incorporam o fato de que os agentes escolhem *com maior chance* aquele ramo que possuir maior quantidade de feromônio.

Apenas com as expressões 2.2, 2.3, 2.4 e 2.5, já é possível realizar simulações do experimento da ponte binária, testando a validade do modelo. Portanto, seguimos com algumas simulações para o experimento da ponte binária.

2.1.3 Simulações da Ponte Binária: Ramos e Fontes Iguais

Utilizando as equações de dinâmica definidas anteriormente, escrevemos um programa em Matlab, listado no apêndice A, para simular o tráfego dos agentes nos ramos. Adotamos um número de passagens máximo de 2000 formigas, o mesmo utilizado por Denebourg *et al.* em seus experimentos.

Denebourg *et al.* obtiveram excelentes resultados [11, 3] aplicando esse modelo a situações experimentais controladas, com grande semelhança entre o comportamento do modelo e das formigas. A figura 2.4 ilustra parte desses resultados. Para esse experimento em particular, os valores obtidos, através de um ajuste, para os parâmetros foram $n \approx 2$ e $k \approx 20$. Dessa maneira, o modelo se ajustou bem aos dados experimentais, confirmando que a escolha da equação 2.2 para modelar o comportamento de decisão do ramo a ser seguido pelo agente é, de fato, razoável.

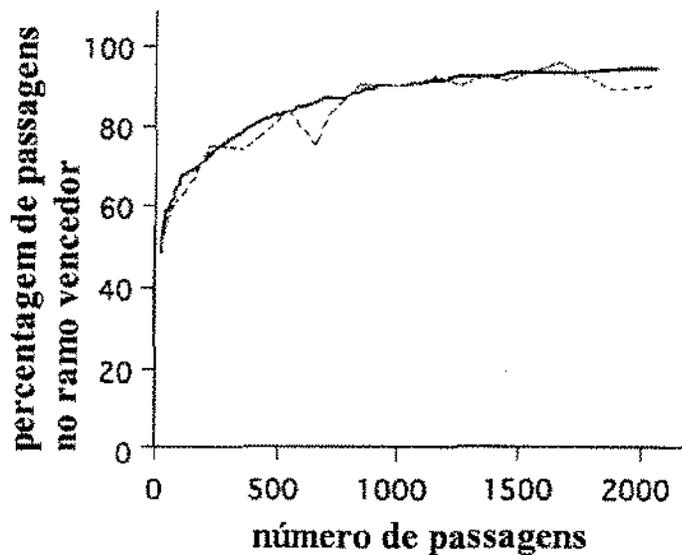


Figura 2.4: Percentagem das passagens no ramo vencedor como uma função do total de agentes que atravessaram a ponte. Percentagem das passagens medidas sobre as últimas 100 passagens, dados experimentais tomados como a média sobre vinte experimentos. Dados da simulação sobre 200 experimentos. De Denebourg *et al.* [11]. Linha sólida: modelo com ajuste. Linha pontilhada: dados experimentais.

Na figura 2.5, ilustramos algumas simulações realizadas pelo nosso programa, para diferentes valores de k . O parâmetro k também pode ser interpretado como o quanto um ramo não marcado atrai os agentes. Observe como a colônia demora mais a escolher um ramo conforme aumentamos o valor de k .

Essa demora pode ser interpretada também como uma falta de precisão em seguir a trilha deixada pelos outros indivíduos da colônia, assim, quanto maior o valor de k , maior a taxa de “erro” dos agentes. Sudd e Franks [34] sugerem que, em algumas espécies, essa falta de precisão pode ser adaptativa a algumas situações naturais. Por exemplo, se a fonte de alimento não for um ponto bem determinado, mas toda uma área onde se encontra uma maior abundância de recursos (sob uma planta que deixa cair sementes, por exemplo), então o agente não precisa seguir *exatamente* a trilha. Ou seja, nesse caso, pequenos desvios não prejudicarão o desempenho da

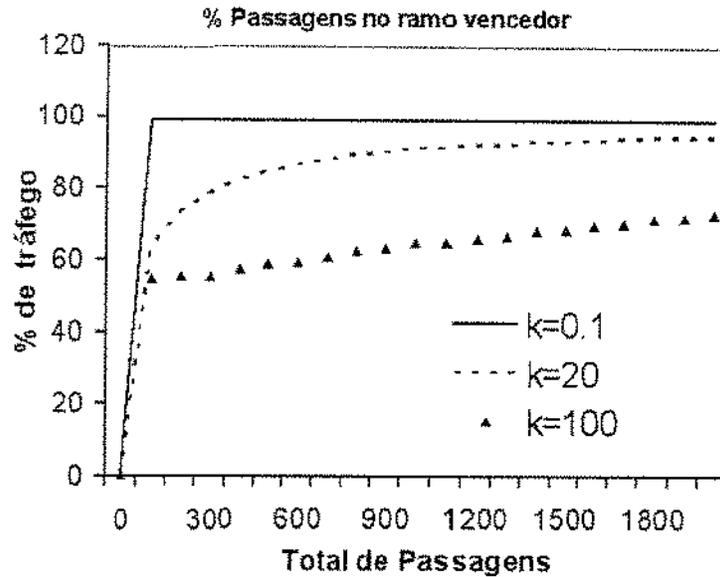


Figura 2.5: Simulações do modelo da ponte binária para diferentes valores do parâmetro k . Percentagem do tráfego no ramo vencedor tomada com relação às últimas 100 passagens. Média sobre 200 simulações.

colônia.

Naturalmente, resultados similares podem ser obtidos se variarmos o parâmetro n , que controla a sensibilidade dos agentes ao feromônio. Quanto maior for n , maior será a rapidez na escolha do ramo. Dessa maneira, vimos que, apesar da velocidade de escolha variar, o tráfego se concentra em apenas um ramo da ponte, ou seja, o modelo já exhibe o comportamento da quebra de simetria (observações experimentais 1 e 3). É claro que se aumentarmos arbitrariamente o valor de k , ou reduzirmos demais n ($n = 0$ implica escolha aleatória), teremos uma distribuição de tráfego cada vez mais parecida com uma distribuição aleatória entre os ramos (50%,50%).

Na verdade, com apenas um pouco de bom senso, podemos perceber de fato porque ocorre a quebra de simetria. Vimos, através de nossa modelagem, que quando um agente toma um caminho, ele “estimula” (através do feromônio) o próximo agente a escolher o mesmo ramo. É fácil perceber que isso gera um processo auto-catalítico, análogo a uma avalanche. Esse fenômeno auto-catalítico é essencial para

o processo de escolha de um dos ramos. Dessa maneira, concluímos que, sem que nenhum indivíduo em particular tivesse que escolher, a colônia como um todo é capaz de decidir por apenas um dos ramos, sem nenhum controle central.

Mas, e quanto às outras observações? O que o modelo de Denebourg *et al.* pode nos dizer sobre elas? O modelo em si ainda não explica a capacidade da colônia escolher o caminho mais curto nem a capacidade de escolher a fonte mais rica. Na verdade, o modelo nos fornece uma boa maneira de expressar em forma de probabilidade a escolha de um agente em função da concentração de feromônio nos ramos.

A seguir, sugerimos uma pequena modificação no modelo, de forma a explicar como uma colônia é capaz de escolher, dentre duas fontes, aquela de melhor qualidade.

2.1.4 A Comunicação Faz a Inteligência: A Escolha da Fonte Mais Rica

Em primeiro lugar, recordemos a situação a ser analisada: a colônia é conectada às duas fontes de alimento de qualidades distintas por dois ramos de *mesmo comprimento*. A observação experimental é que ela é capaz de escolher aquela que for mais rica.

Devemos observar que, se a colônia é capaz de escolher a fonte mais rica, então devemos supor que a mesma, de alguma maneira, “sabe” diferenciar fontes de diferentes qualidades. Caso contrário, não haveria razão para essa assimetria de escolha, de maneira que observações experimentais da escolha da fonte pela colônia apresentariam uma distribuição aleatória entre as fontes (50%,50%).

De fato, Hangartner demonstrou (Sudd e Franks [34],p.114) que, para a espécie *Acanthomyops subterraneus*, a quantidade de feromônio depositada pelos agentes é modulada pela qualidade³ da fonte de alimento. Portanto, temos uma informação

³O conceito de qualidade da fonte pode variar para cada situação, sendo, em alguns casos, o

biológica essencial para acrescentar ao modelo: modulação da quantidade de feromônio depositada em função da riqueza da fonte.

No modelo da ponte binária, fizemos a hipótese de que todos os agentes depositavam a mesma quantidade de feromônio nos ramos. Agora, como estamos lidando com fontes distintas, modificamos essa hipótese, fazendo com que a quantidade depositada varie de acordo com a qualidade da fonte de cada ramo.

Assumiremos que o ramo A é aquele que leva à fonte de melhor qualidade. Denotamos por α_A a quantidade de feromônio depositada por agente no ramo A e α_B a quantidade depositada no ramo B. Podemos então definir um novo parâmetro $\gamma = \alpha_A/\alpha_B$ que representa a razão entre a qualidade das fontes.

Dessa forma, podemos modificar a expressão 2.1 de maneira a incluir essa informação. Para fazer isso, observamos que $F_A(i)$, a concentração de feromônio no ramo A no instante i , é dada por $\alpha_A A_i$ e, no ramo B, $F_B(i) = \alpha_B B_i$. Assim, as probabilidades de escolha dos ramos ficam:

$$P_A(i) = \frac{(\alpha_A A_i + K)^n}{(\alpha_A A_i + K)^n + (\alpha_B B_i + K)^n} \quad (2.6)$$

$$P_B(i) = \frac{(\alpha_B B_i + K)^n}{(\alpha_A A_i + K)^n + (\alpha_B B_i + K)^n} \quad (2.7)$$

Se definimos a variável $b = \alpha_B \cdot 1$ que é a quantidade de feromônio depositada a por *um* indivíduo no ramo B, temos que b tem unidades de feromônio, pois $[b] = [\alpha_B] \cdot [1] = (\text{unidades de feromônio/indivíduo}) \cdot (\text{indivíduos}) = \text{unidades de feromônio}$. Assim, se definimos as adimensionalizações:

$$f_A(i) = \frac{\alpha_A}{b} A_i = \frac{\alpha_A}{\alpha_B \cdot 1} A_i = \gamma A_i \quad (2.8)$$

$$f_B(i) = \frac{\alpha_B}{b} B_i = \frac{\alpha_B}{\alpha_B \cdot 1} B_i = B_i \quad (2.9)$$

$$k = K/b = K/(\alpha_B \cdot 1) = B_i \quad (2.10)$$

valor calórico da fonte de alimento.

dessa maneira, f_A , f_B e k são quantidades adimensionais. Portanto, as expressões 2.6 e 2.7, ficam:

$$P_A(i) = \frac{(f_A(i) + k)^n}{(f_A(i) + k)^n + (f_B(i) + k)^n} \quad (2.11)$$

e

$$P_B(i) = \frac{(f_B(i) + k)^n}{(f_A(i) + k)^n + (f_B(i) + k)^n} = 1 - P_A(i) \quad (2.12)$$

Para escrever as equações da dinâmica, devemos lembrar que, com essa adimensionalização, quando um agente escolhe o ramo A, ele acrescenta uma quantidade γ à f_A , enquanto que ao escolher o ramo B, acrescentamos apenas uma unidade em f_B . Isso é natural, se lembramos que estamos medindo as concentrações dos ramos em termos de $b = \alpha_B \cdot 1$, a quantidade depositada por agente no ramo B.

Portanto, ficamos com as seguintes equações de dinâmica:

$$f_A(i+1) = \begin{cases} f_A(i) + \gamma & \text{se } \delta < P_A \\ f_A(i) & \text{se } \delta \geq P_A \end{cases} \quad (2.13)$$

$$f_B(i+1) = \begin{cases} f_B(i) + 1 & \text{se } \delta < P_B \\ f_B(i) & \text{se } \delta \geq P_B \end{cases} \quad (2.14)$$

onde δ é uma variável aleatória uniformemente distribuída em $[0, 1]$. Observe que as equações de dinâmica são exatamente as mesmas do modelo para fontes iguais, apenas com uma ligeira modificação da equação 2.13.

Note também que não assumimos nenhuma forma específica para a relação entre a quantidade de feromônio depositada e a qualidade da fonte (linear, quadrática, *etc.*). Se denotamos por Q_A a qualidade da fonte A, Q_B a da fonte B e $h(Q)$ a relação funcional entre a qualidade da fonte e a quantidade de feromônio depositada no ramo, temos que $\gamma = h(Q_A)/h(Q_B)$. Assim, estudaremos o comportamento da colônia com relação apenas ao parâmetro γ .

Realizamos simulações utilizando as equações de dinâmica 2.13 e 2.14, variando o

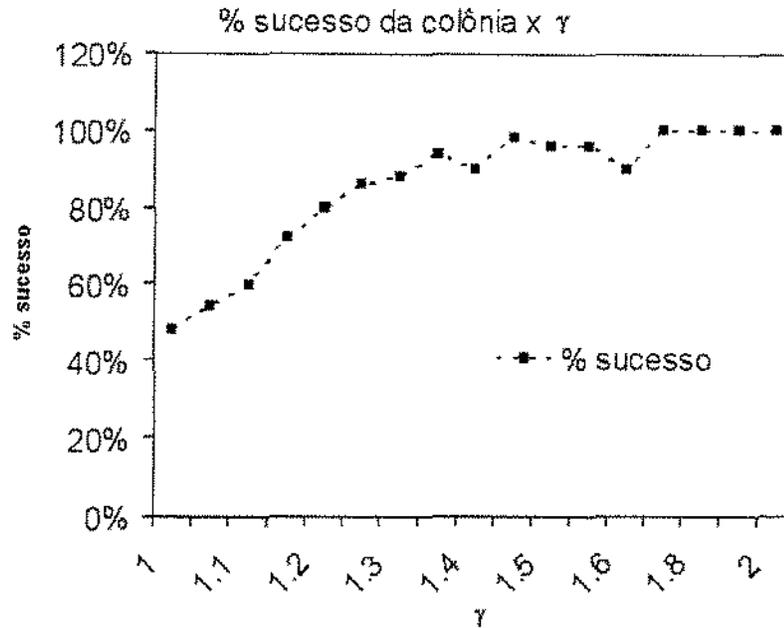


Figura 2.6: Frequência de escolha da melhor fonte em função da razão da quantidade de feromônio depositada no ramo de melhor qualidade e no de pior ($\gamma = \alpha_A/\alpha_B$).

parâmetro $\gamma = \alpha_A/\alpha_B$. Denotamos por F a frequência com que a colônia “escolhe”⁴ o ramo A. Assim, pudemos observar como essa escolha depende da razão entre a qualidade das fontes de alimento.

A figura 2.6 nos mostra F em função de γ , onde F foi obtido através de várias simulações, em um total de 200 experimentos para cada valor de γ . No caso limite em que $\gamma = 1$ (fontes de igual qualidade), esperamos que a escolha se distribua aleatoriamente entre as duas fontes. De fato, observamos no gráfico que se $\gamma = 1$ então $F \approx 50\%$. Nitidamente, conforme aumentamos o valor do parâmetro γ , vemos que a colônia é capaz de escolher com maior frequência o ramo de melhor qualidade.

Dessa maneira, se h (a relação funcional entre qualidade da fonte e quantidade de feromônio depositada) for monotonicamente crescente (o que implica $h(Q_A) > h(Q_B)$ e portanto $\gamma > 1$), a colônia exibirá uma tendência consistente de escolher

⁴Em nossas simulações, consideramos que a colônia escolheu um ramo quando pelos menos 80% do tráfego se efetuou pelo mesmo.

o ramo de melhor qualidade. Obviamente a frequência dessa escolha irá variar de acordo com a forma específica de h e dos valores de Q_A e Q_B , mas o resultado geral é o mesmo.

Portanto, concluímos que, através de um processo coletivo, a colônia é capaz de tomar uma decisão “inteligente”, escolhendo a fonte mais rica. Vimos também, através das observações experimentais, que a colônia é capaz de achar o caminho mais curto para uma fonte de alimento, exibindo, mais uma vez, uma capacidade de auto-organização. Retomaremos essa questão mais adiante, através de um modelo mais geral. Assim, continuamos, fazendo um pequeno resumo do que apresentamos até agora.

2.1.5 Resumo das Idéias

Antes de prosseguirmos com outros modelos, listamos abaixo as principais idéias desenvolvidas nesta seção:

- A escolha do caminho pelos agentes pode ser modelada através de uma função de probabilidade, dada pelas equações:

$$P_A(i) = \frac{(f_A + k)^n}{(f_A + k)^n + (f_B + k)^n}$$

e

$$P_B(i) = \frac{(f_B + k)^n}{(f_A + k)^n + (f_B + k)^n} = 1 - P_A(i)$$

- Fenômeno auto-catalítico leva à escolha de um caminho.
- Propriedade emergente do sistema: escolha do caminho mais curto ou da melhor fonte.
- Comportamento do modelo dependente dos parâmetros (como exemplo, quanto maior for n , maior será a sensibilidade dos agentes, portanto teremos maior rapidez na quebra de simetria).

Convém observar a importância de formularmos modelos simples para o entendimento de um fenômeno. Ao utilizarmos apenas o essencial, sabemos exatamente que ingredientes são responsáveis pelo comportamento observado. Muitas vezes, mesmo que o modelo simplificado falhe em prever os valores numéricos exatos do fenômeno modelado, podemos extrair idéias e sugestões para uma melhor compreensão do objeto de estudo.

Um ingrediente que foi propositadamente deixado de lado no modelo de Denebourg *et al.*, foi a evaporação do feromônio. Apesar da mesma poder ser desprezada nesse experimento em particular, observamos que essa evaporação pode exercer um papel importante em outras situações.

Por exemplo, ao se esgotar o alimento nas fontes, esperamos que a colônia abandone essas trilhas, de forma a não desperdiçar energia. E é exatamente o processo de evaporação que permite que a colônia possa deixar de utilizar “trilhas antigas”, onde os agentes já deixaram de depositar feromônio.

Para incluir essa evaporação no modelo, denominamos λ a taxa de evaporação específica por unidade de tempo, alterando ligeiramente a equação 2.13

$$f_A(i+1) = \begin{cases} f_A(i)(1-\lambda) + \gamma & \text{se } \delta < P_A \\ f_A(i)(1-\lambda) & \text{se } \delta \geq P_A \end{cases} \quad (2.15)$$

2.2 Extensão do Modelo de Denebourg *et al.* para o Fenômeno de Correição

O fenômeno de correição é tido como um dos fenômenos mais impressionantes do mundo dos insetos. Assim sendo, achamos que ele seria melhor descrito por um biólogo. Abaixo, transcrevemos um trecho do livro *Army Ants: The Biology of Social Predation* [19], escrito por W. H. Gotwald Jr. (p.118), em que ele descreve uma passagem de seu diário de campo :

This morning I watched a colony of driver ants forage. The advancing swarm of worker ants moved with the effortlessness of a rain-swollen river. It flowed across the forest floor with singleness of purpose, altered only by the most intrusive of natural barriers. At the forefront of the swarm, hearty explorers reached out, as if they were the fingers of this fleeting hand, determining in some instinctive way the path to be followed. Behind the swarm, orderly columns of moving workers created a sense of organization for what seemed superficially appeared to be monumentally chaotic. These columns merged to give the swarm its body. As the swarm progressed over the forest litter, small stationary groups of workers formed, giving the moving mass of foragers the appearance of an island choked delta. In advance of the swarm, all manner of creatures fled, warned in some mysterious way of impending danger. It would be fatal to face the onslaught.⁵

Denebourg *et al.* [12] propuseram um modelo baseado em auto-organização e trilhas de feromônio para explicar os padrões obtidos pelos “arrastões” de formigas-correição, que estudaremos a seguir.

2.2.1 Cegos Guiando Cegos

Denebourg *et al.* utilizaram as mesmas idéias extraídas do modelo da ponte binária para modelar a formação de padrões de forrageamento das formigas-correição, para as espécies *Eciton hamatum*, *Eciton burchelli* e *Eciton rapax*. Nesse modelo, utiliza-se uma representação do espaço como uma malha bidimensional, ilustrada na figura 2.7.

A cada instante, cada agente deve determinar se irá se movimentar ou se permanecerá parado. Essa decisão reflete a observação [17, 12] de que os indivíduos se

⁵Esta manhã eu assisti uma colônia de formigas-correição forragear. O enxame de formigas trabalhadoras avançando se moveu com a facilidade de um rio cheio pela chuva. Fluiu pelo chão da floresta com um propósito bem estabelecido, só alterado pelas mais difíceis barreiras naturais. À vanguarda do enxame, os corajosos exploradores se lançavam para frente, como se eles fossem os dedos desta mão passageira, determinando de algum modo instintivo o caminho a ser seguido. Atrás do enxame, os trabalhadores em movimento criaram colunas ordenadas, dando um senso de organização para o que superficialmente parecia ser monumentalmente caótico. Essas colunas se fundiram para dar ao enxame seu corpo. Conforme o enxame progrediu através do chão da floresta, formaram-se pequenos grupos estacionários de trabalhadores, dando a massa móvel de formigas a aparência de uma enxurrada. Antecipadamente ao enxame, todo tipo de criatura fugiu, advertidas de algum modo misterioso do perigo iminente. Seria fatal enfrentar o massacre.

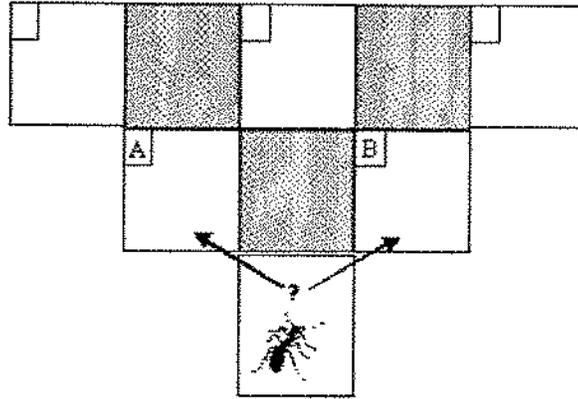


Figura 2.7: Malha bidimensional onde os agentes se movem. A cada passo, o agente deve escolher movimentar-se ou ficar parado, de acordo com a equação 2.16. No caso de movimentação, uma das direções é escolhida, em um processo análogo a uma ponte binária.

movem mais rapidamente onde as trilhas de feromônio estão bem marcadas, e mais lentamente onde não há nenhuma marcação. Isso se deve ao fato de que, nessas espécies, os indivíduos possuem baixa capacidade de visão, dependendo muito da orientação química para se movimentar.

Franks *et al.* realizaram experimentos [17] e constataram que a velocidade média dos agentes variava com a concentração de feromônio de acordo com uma função sigmóide (em forma de S). A função exata escolhida e ajustada aos dados pelos autores do modelo foi a seguinte:

$$P(T) = [1 + \tanh(T/100 - 1)]/2 \quad (2.16)$$

onde T é a concentração de feromônio percebida pelo agente e $P(T)$ é a probabilidade do agente se mover. Nesse modelo T é simplesmente dado pela soma da concentração nos dois ramos em frente ao agente ($T = A + B$, ver fig. 2.7). Não é tão importante a forma exata da função de resposta, basta ter em mente que ela representa a idéia de que a velocidade dos agentes cresce sigmoidalmente com a concentração de feromônio.

Uma vez que o agente decide se mover, ele deve optar entre esquerda e direita,

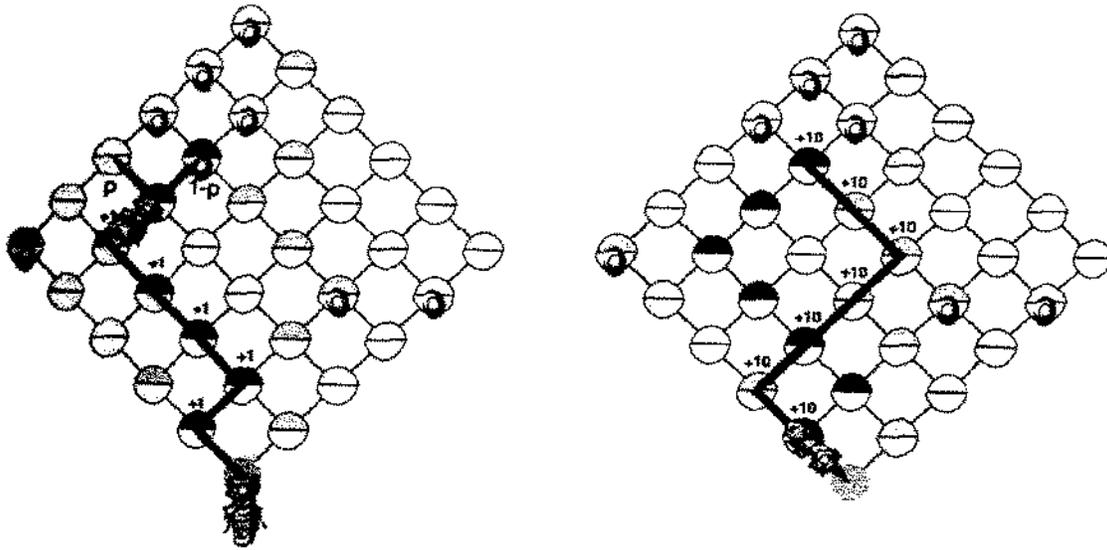


Figura 2.8: Movimentação dos agentes na malha bidimensional. Ao encontrar uma presa os agentes retornam à colônia depositando 10 unidades de feromônio por onde passam. De Bonabeau *et al.* [3] p. 39.

como na figura 2.7. Uma maneira de modelar essa escolha é imaginar que ela é análoga àquela feita pelas formigas no experimento da ponte binária, utilizando as equações 2.2 e 2.3 para definir qual direção (ramo) será escolhida.

Além disso, devemos lidar também com o depósito de feromônio realizado pelos agentes. Há evidências [12, 17] de que as formigas-correição depositam feromônio enquanto andam, mesmo não tendo encontrado presa. Dessa maneira fazemos com que os agentes depositem 1 unidade de feromônio toda vez que se movimentarem sem presa, denominando essa quantidade por um parâmetro F_s . Para modelar o comportamento de recrutamento, cada formiga deposita 10 unidades de feromônio ao se movimentar carregando uma presa, criando mais um parâmetro F_c . A figura 2.8 ilustra esses ingredientes.

A concentração de feromônio em cada ponto da malha decai a uma taxa λ , sendo que os agentes não depositam feromônio se a concentração for maior que um limite de saturação F_{sat} . Finalmente, há um limite máximo de 20 agentes por ponto da

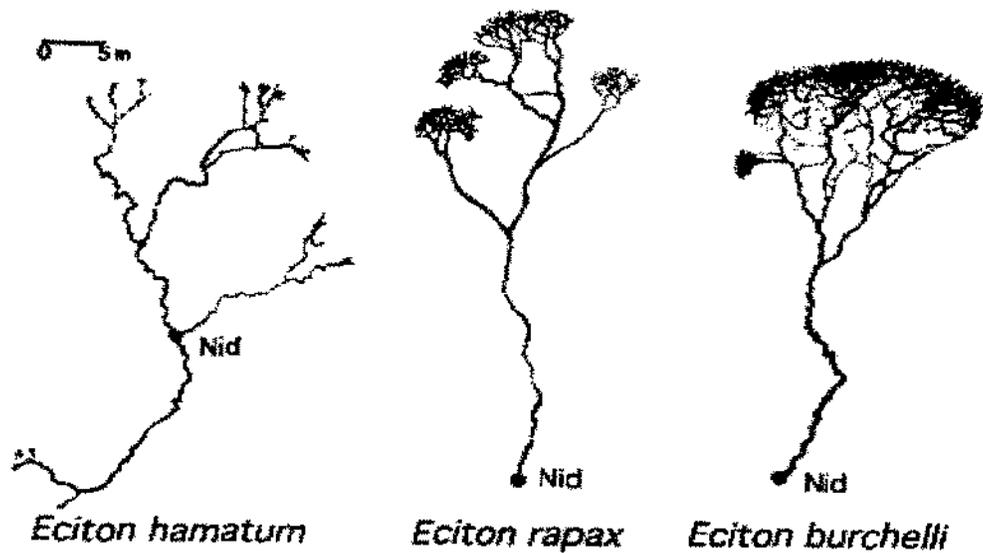


Figura 2.9: Padrões de forrageamento de três espécies de formiga-soldado: *Eciton hamatum*, *Eciton rapax* e *Eciton burchelli* (da esquerda para direita). De Burton e Franks [4], p. 133.

malha, sendo que quando um agente tenta se mover para um ponto já saturado, ele é transferido para o ponto adjacente na malha.

Denebourg *et al.* utilizaram esse modelo para tentar explicar a diferença observada entre os padrões de três espécies de formiga-soldado: *Eciton hamatum*, *Eciton rapax* e *Eciton burchelli*, ilustrados na figura 2.9. Enquanto *E. hamatum* se alimenta principalmente de indivíduos de colônias de insetos sociais, *E. burchelli* têm como presa artrópodes solitários. *E. rapax* possui uma dieta intermediária. Do ponto de vista de distribuição de presas, isso significa que a distribuição de itens de comida no plano para *E. hamatum* deve consistir de poucas fontes com grandes quantidades de alimento, enquanto que para *E. burchelli*, devemos ter um número elevado de fontes com pouca quantidade de alimento.

Dessa maneira, os autores do modelo buscaram observar diferenças nos padrões

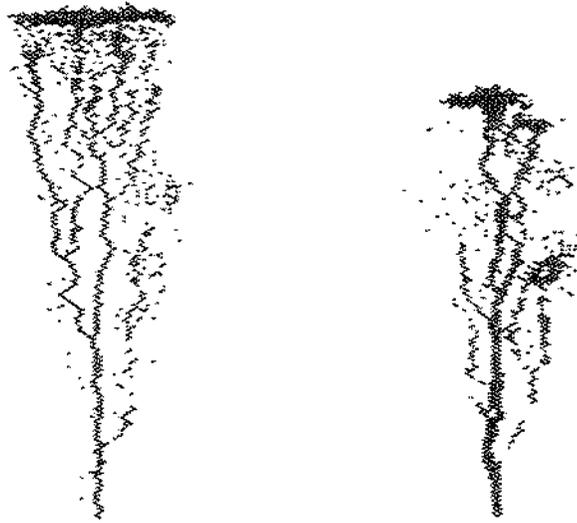


Figura 2.10: Padrões obtidos por Denebourg *et al.*. Direita: cada ponto tem uma probabilidade de 1/100 de conter 400 unidades de comida. Esquerda: 1/2 de probabilidade de conter 1 unidade de comida. De Denebourg *et al.* [12].

apresentados ao se modificar a distribuição dos nutrientes no plano. A figura 2.10 ilustra os diferentes padrões obtidos. Note que, apesar da semelhança com os padrões naturais estar longe de ser perfeita, o padrão da esquerda realmente possui um número maior de bifurcações do que o outro. Franks *et al.* [17] realizaram manipulações das distribuições das presas em campo, e constataram que é realmente possível afetar o padrão de forrageamento de uma espécie mudando apenas a distribuição das presas [12, 17, 3].

2.2.2 A Escolha da Direção de Forrageamento no Fenômeno de Correição: Uma Propriedade Emergente?

Ao realizar uma correição, uma colônia de formigas da espécie *Eciton burchelli* o faz em uma direção preferencial [19], resultando em padrões como o da figura 2.9. No entanto, o processo exato de como essa direção é escolhida ainda é desconhecido. Couzin e Franks [8] elaboraram um modelo computacional no qual é possível simular a movimentação de agentes sobre uma trilha de feromônio já formada. Sob

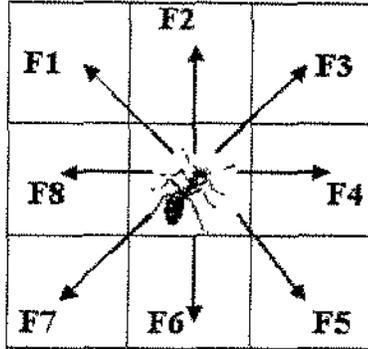


Figura 2.11: No espaço discretizado, o agente que deixa a colônia pode escolher entre oito direções de forrageamento. A probabilidade de escolha de cada direção é dada por $P_i = (F_i + \bar{k})^{\bar{n}} / [\sum_{j=1}^8 (F_j + \bar{k})^{\bar{n}}]$.

essas circunstâncias, Couzin e Franks demonstraram que, para uma certa região de parâmetros do modelo, havia a emergência de um sentido coletivo, ou seja, os indivíduos “escolhiam” entre mover-se todos para direita ou todos para esquerda.

Todavia, a própria trilha de feromônio é parte da dinâmica do sistema real. Ao passo que os agentes criam e depositam feromônio na trilha, a própria trilha influencia a movimentação dos agentes. Assim, realizamos uma pequena modificação no modelo de Denebourg *et al.*, buscando explicar o processo de escolha da direção apenas através da dinâmica de interação entre os agentes e a trilha.

Modificamos o modelo de correição de maneira que cada agente ao deixar a colônia tivesse a liberdade de escolher qualquer uma entre as oito direções, ilustradas na figura 2.11. A probabilidade de escolha de cada uma das direções é dada por:

$$P_i = \frac{(F_i + \bar{k})^{\bar{n}}}{\sum_{j=1}^8 (F_j + \bar{k})^{\bar{n}}} \quad i = 1, \dots, 8. \quad (2.17)$$

onde \bar{k} e \bar{n} são parâmetros, P_i é a probabilidade de escolha da direção i e F_i é a concentração de feromônio no quadrado i ao redor da colônia, como na figura 2.11.

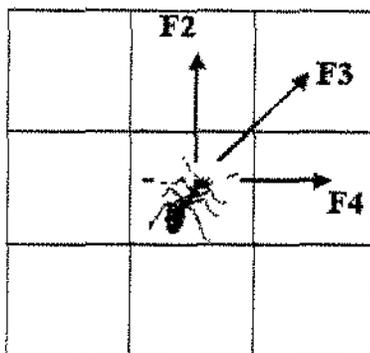


Figura 2.12: Uma vez escolhida a direção principal de forrageamento, o agente passa a escolher entre apenas três direções possíveis de movimento. No caso acima a direção 3 foi escolhida como principal, a movimentação é regida pela eq. 2.18.

Uma vez escolhida essa direção, o agente se move através da malha bidimensional de maneira análoga ao modelo de Denebourg *et al.*, isto é, utilizando as mesmas funções de probabilidade para determinar seu movimento, conforme ilustrado na figura 2.12. A expressão exata para as probabilidades de movimentação é dada por:

$$P_i = \frac{(F_i + k)^n}{\sum_{j=-1}^1 (F_{p+j} + k)^n} \quad i = p - 1, p, p + 1. \quad (2.18)$$

onde p denota o índice da direção principal de forrageamento, k e n são os parâmetros da função de escolha, como no modelo da ponte binária. No apêndice A, listamos um esboço do programa utilizado para simular o modelo.

Note que adotamos parâmetros distintos, \bar{k} e \bar{n} , para caracterizar a função de escolha da direção ao deixar a colônia, enquanto k e n caracterizam a escolha da movimentação local dos agentes. A principal razão para essa atitude é que essas escolhas são, fundamentalmente, fenômenos distintos. Enquanto uma ocorre em uma escala local em nível da percepção do agente (movimentação local), a outra se passa em uma escala da colônia, que tem uma dimensão bem maior que o indivíduo.

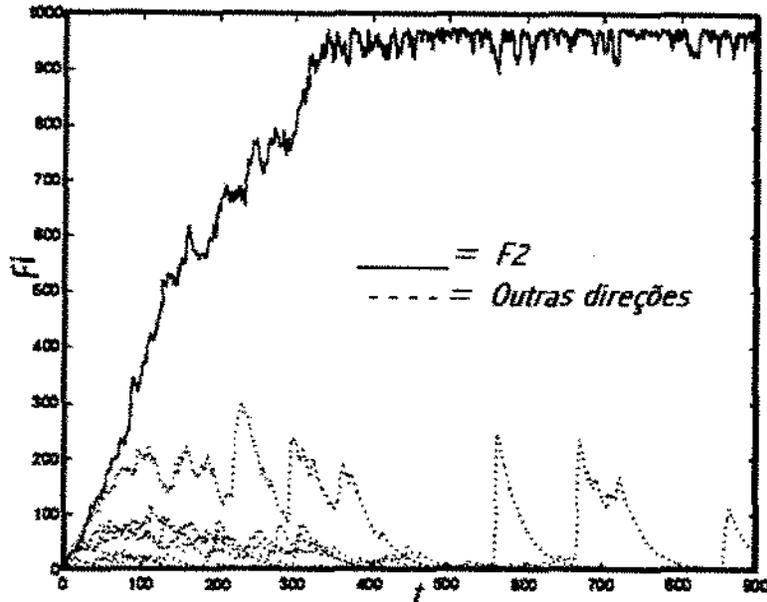


Figura 2.13: Concentração de feromônio em cada um dos quadrados adjacentes à colônia, representando a escolha de direção. Note como há o estabelecimento de uma direção principal, neste caso, $F2$.

Portanto, é razoável esperar que a função que caracteriza a escolha das direções apresente parâmetros distintos, dada a diferença entre os fenômenos.

Dessa maneira, utilizando a equação 2.17, buscamos analisar o comportamento das concentrações de feromônio em cada uma das direções $F1, F2, \dots, F8$, observando se há uma escolha preferencial de direção.

Utilizando os mesmos parâmetros dos experimentos numéricos de Denebourg *et al.*, os parâmetros $\bar{k} = 60$ e $\bar{n} = 4$, e uma distribuição aleatória de presas, onde cada ponto da malha tem uma probabilidade igual a $1/2$ de conter uma presas, realizamos simulações de correição, observando a variação dos valores de $F1, F2, \dots, F8$ no tempo. As figuras 2.13 e 2.14 foram obtidas através de uma mesma simulação, observa-se que há, de fato, a escolha de uma direção preferencial de forrageamento. Esse resultado é bastante robusto e se apresentou em todas as simulações realizadas com esse conjunto de parâmetros, sendo interessante observar a natureza complexa do comportamento do modelo. Apesar de não ser possível prever qual direção a

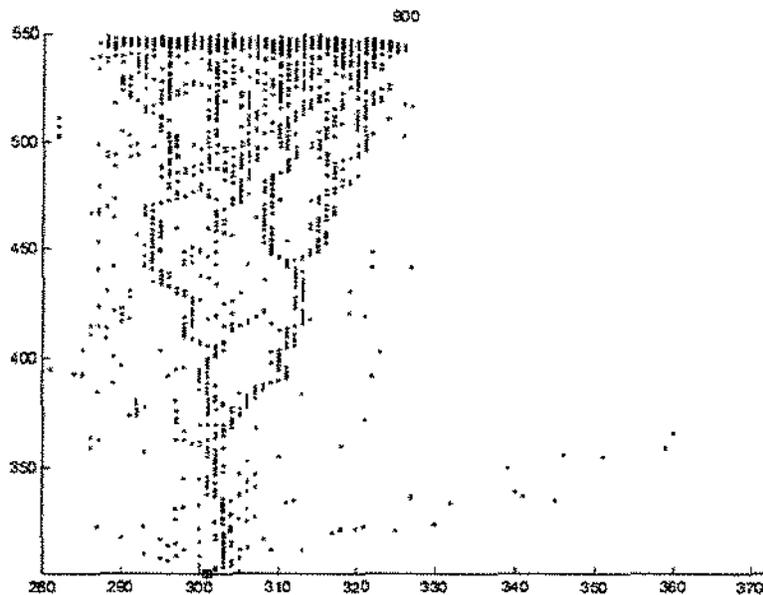


Figura 2.14: Padrão de correção obtido na mesma simulação da figura 2.13. Observe como os indivíduos se concentram na direção F2. Programa da seção A.2.3.

colônia irá tomar nem o formato exato da “nuvem” de correção, temos um padrão que se repete, uma certa “ordem” intrínseca do sistema.

A escolha de uma direção preferencial se deve basicamente a dois ingredientes do modelo:

- Efeito auto-catalítico (ou auto-ativador), como no modelo da ponte binária (quanto maior o número de agentes que tomam uma direção, maior a chance de que outros agentes também escolham a mesma direção).
- Efeito dos agentes que retornam com alimento para a colônia.

Observamos também que há uma fase na qual a colônia não possui uma direção preferencial bem determinada, um período de “indecisão” no qual os agentes se distribuem por todas as direções. Mostramos na figura 2.15 o início do processo de escolha da direção da simulação das figuras 2.13 e 2.14, para t entre 0 e 100. Note como as concentrações de feromônio são diferentes de zero em todas as direções e o início do processo de estabelecimento de uma direção preferencial.

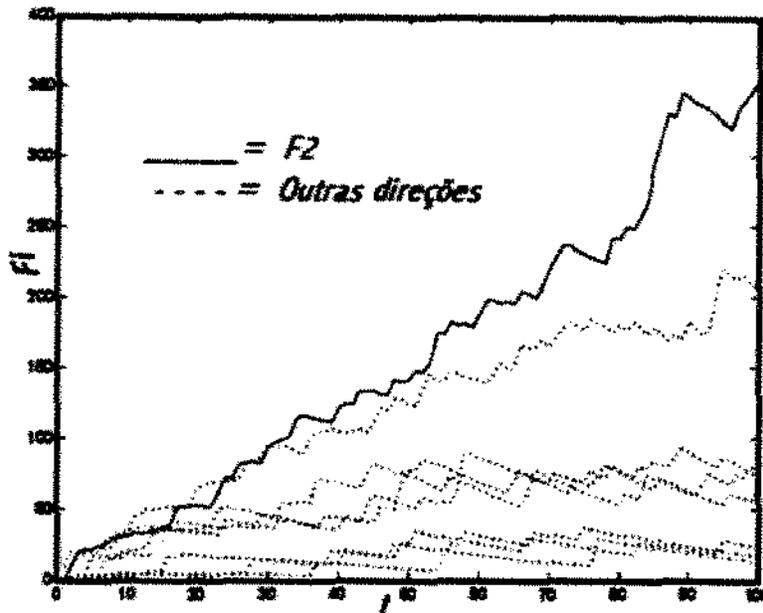


Figura 2.15: Fase inicial do processo de escolha de direção de forrageamento. Observe como nos instantes iniciais ainda não há uma direção bem estabelecida, gerando um período de “indecisão”.

Vale salientar que essas observações estão restritas ao *modelo* e não ao fenômeno biológico em si. Para determinar se, de fato, esses são os ingredientes que determinam a escolha de direção de forrageamento de uma colônia real, cuidadosos experimentos de campo devem ser realizados.

Apesar de a indicação dos ingredientes que geram o processo de escolha de direção no modelo parecer trivial aos olhos de um leitor com bom treinamento matemático, de maneira nenhuma podemos considerar que ela poderia ser tão facilmente obtida sem a ajuda do excelente modelo de Denebourg *et al.*. Para ilustrar, transcrevemos abaixo um trecho do livro *Army Ants: The Biology of Social Predation* [19], escrito por W. H. Gotwald Jr. (p.114-115), em que ele descreve o processo de formação da correição em uma colônia da espécie *Eciton burchelli* (itálico nosso):

[...]. Some of the aroused workers move from the bivouac to the ground, then begin advancing from the bivouac, hesitating and retreating repeatedly, expanding in *all* directions. [...]. Soon, one sector of this perinidal area becomes favored over the others, and workers are *drawn into to it from all*

sectors. This congregation of workers, which assume an elliptical form, constitutes the incipient swarm. As the swarm sets out, it is connected to the bivouac by a triangular-shaped series of anastomosing columns that Schneirla dubbed the fan. But eventually these feeder columns drop away, leaving the bivouac and foraging swarm connected by a *single* principal (base or trunk) column.⁶

Apesar do autor descrever como se dá o processo de escolha da direção de forrageamento, não encontramos explicitamente os *mecanismos* de como isso ocorre. Vale observar o processo de escolha descrito pelo autor: primeiro várias direções (*all*, em itálico) sendo exploradas, a criação de uma direção preferencial (*drawn into it from all directions*) e, finalmente, o estabelecimento de uma única direção (*single*).

De maneira nenhuma devemos acusar o autor e observador de inapto, senão que nos cabe destacar a importância do modelo matemático como uma valiosa ferramenta de auxílio à compreensão do fenômeno. Essa característica de modelos é tão importante que levou Oster e Wilson a dizer “[...]. The most important role models plays in science is to help us to perceive a problem more clearly and to generate thoughts that might not otherwise have occurred.[...]” (Oster & Wilson 1978 [32], prefácio p.8-9).

Ao entendermos primeiro o experimento simples da ponte binária, ganhamos intuição e domínio sobre o processo auto-catalítico de formação de trilhas. Dessa maneira, a extensão para o fenômeno de correção e a dedução dos mecanismos de escolha de direção nos parece natural e até mesmo óbvia.

Ainda como uma evidência de que o modelo realmente reflete o que ocorre na

⁶[...]. Alguns dos trabalhadores excitados se movem do ninho para o chão, então começam a avançar a partir dele, hesitando e retornando repetidamente, se espalhando em todas as direções. [...] Logo, um setor desta área vizinha é favorecido em relação aos outros, e os trabalhadores são drenados de todos os setores para ele. Esta congregação de trabalhadores que assume uma forma elíptica, constitui o enxame incipiente. Conforme o enxame avança, ele é conectado ao ninho por uma série de colunas interligadas em na forma triangular que Schneirla denominou de O Leque. Mas eventualmente estas colunas desaparecem, deixando o ninho e o enxame de correção conectados por uma única coluna principal (basal ou diretora).

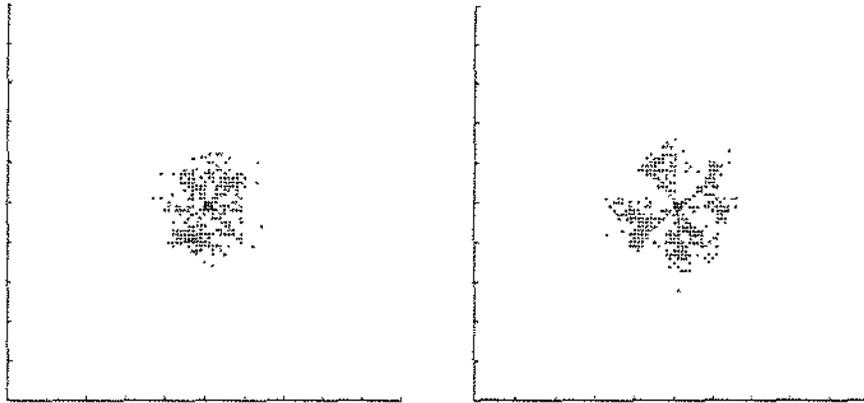


Figura 2.16: Exemplos de simulações em que há formação de mais de uma frente de correção no início do processo de escolha de direção em uma simulação.

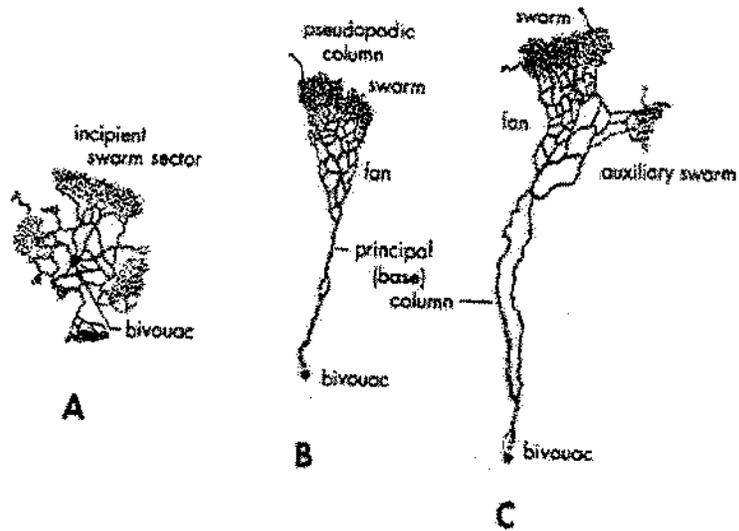


Figura 2.17: O processo de escolha de direção principal, ilustrado por um biólogo. De Gotwald [19] p.114.

escolha real da direção de forrageamento, observamos que um fato comum nas simulações é a formação de mais de uma frente de correição no início do processo de forrageamento. A figura 2.16 ilustra um exemplo da formação de mais de uma frente em uma simulação do modelo, enquanto a figura 2.17 representa o fenômeno biológico (Gotwald 1995 [19], p.114).

Finalmente, concluímos que, apenas com uma ligeira modificação, o modelo de Denebourg *et al.* nos fornece uma possível explicação de como ocorre o processo de escolha de direção de forrageamento. Observamos, novamente, a característica de auto-organização do sistema que, sem nenhum controle central, é capaz de exibir um comportamento ordenado.

Franks e Fletcher [16] observaram os padrões de forrageamento da espécie *Eciton burchelli*, dedicando uma atenção especial à seqüência de escolha de direções de forrageamento. Dessa maneira, constataram que a colônia realizava escolhas de direção significativamente diferentes de uma distribuição aleatória. Assim, o grupo de indivíduos aumentava a área varrida pelas correições, exibindo, portanto, um comportamento mais eficiente. A seguir, indicaremos alguns mecanismos pelos quais a colônia pode tomar esse tipo de decisão “inteligente”, apenas através da interação simples entre os indivíduos.

2.2.3 Rotação da Direção de Forrageamento: Inteligência Coletiva?

É difícil imaginar que os indivíduos da colônia sejam capazes de escolher “conscientemente” a direção de forrageamento. Para tanto, eles deveriam estimar ângulos, guardar essas informações em uma memória e, por fim, coordenar suas ações de forma que a direção coletiva seja escolhida de maneira eficiente. Não afirmamos de maneira nenhuma que isso seja impossível, dada a extrema complexidade dos organismos vivos em geral. Todavia, acreditamos ser mais provável que essa “decisão inteligente” seja, na verdade, uma propriedade emergente da interação quase cega

entre os indivíduos, própria do sistema. Dessa forma, de acordo com o princípio da parcimônia, não seria necessário supor uma grande capacidade de memória ou inteligência dos agentes, já que as formigas são relativamente limitadas nesse campo.

Identificamos, através de simulações do modelo, dois mecanismos principais pelos quais a rotação de direções de forrageamento pode ser implementada pelas formigas:

1. Uma “taxia” da frente de forrageamento em direção às regiões de maior densidade de presas.
2. Prospecção local durante o início da formação da direção preferencial de forrageamento, em que a colônia passa por um período de “indecisão”, com a formação de várias frentes de forrageamento, obtendo informações locais.

Para verificar se o modelo, apenas com os ingredientes já mencionados, exhibe o mecanismo 1 em seu comportamento, montamos a seguinte situação a ser simulada:

1. Cria-se uma distribuição aleatória de presas C na malha bidimensional, cada ponto com uma probabilidade de $1/2$ de conter um item de presa.
2. Faz-se com que os indivíduos escolham apenas uma direção ao deixar a colônia, deixando-os realizar o processo de forrageamento por um certo tempo t . Dessa maneira, os agentes atuam sobre a distribuição de presas C , removendo parte delas.
3. Realiza-se um novo forrageamento na *mesma direção*, utilizando-se a distribuição de presas já *modificada* pelo forrageamento anterior.

Dessa forma, podemos observar o comportamento da frente de correção ao se deparar com regiões de baixa densidade de presas. A figura 2.18 ilustra dois forrageamentos consecutivos sobre uma região. Note-se que na segunda correção a colônia é capaz de evitar a região do primeiro forrageamento, desviando a direção

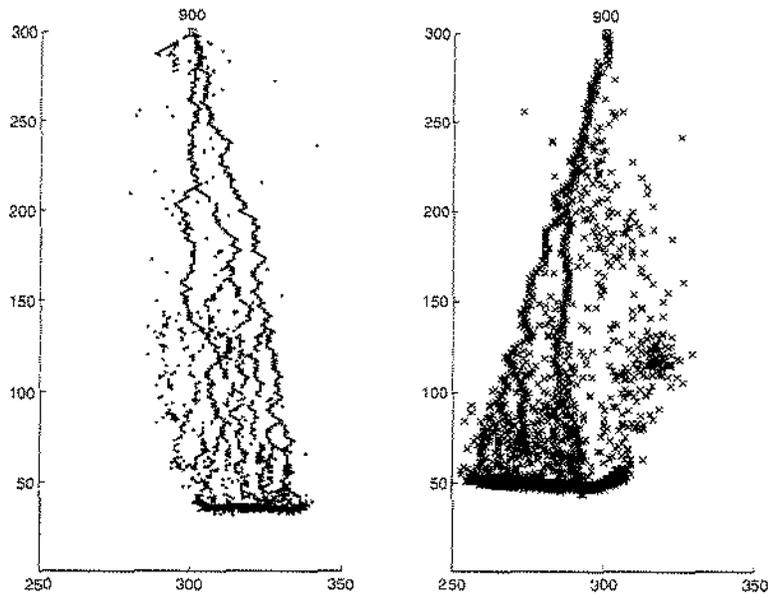


Figura 2.18: “Taxia” da frente de correção, dois forrageamentos consecutivos são ilustrados em um mesmo mapa. Note-se como a área de sobreposição das frentes de correção é pequena. Primeiro forrageamento à esquerda, segundo à direita.

da frente de correção. Notamos que essa também é uma propriedade bastante robusta, apresentando-se em todas as simulações realizadas com os parâmetros numéricos de Denebourg *et al.* Novamente, observamos um mecanismo de auto-organização; a colônia, como um todo, exibe propriedades que não são observadas no nível do indivíduo.

Acreditamos que esse pode ser um mecanismo importante para a eficiência do forrageamento das formigas-correção, já que ele possibilita uma mudança de direção inteligente por parte do grupo, evitando áreas que foram utilizadas previamente. Enquanto a direção principal de forrageamento é determinada no início do processo de formação da nuvem de correção, o recurso de “taxia” pode ser utilizado durante toda a duração do forrageamento. Dessa forma, esse mecanismo toma uma importância destacada, dada sua robustez e o fato de poder atuar durante todo o processo de forrageamento. Esse comportamento de “taxia de presa” também pode ser observado em bandos de indivíduos de outras espécies. Kareiva e Odell [23]

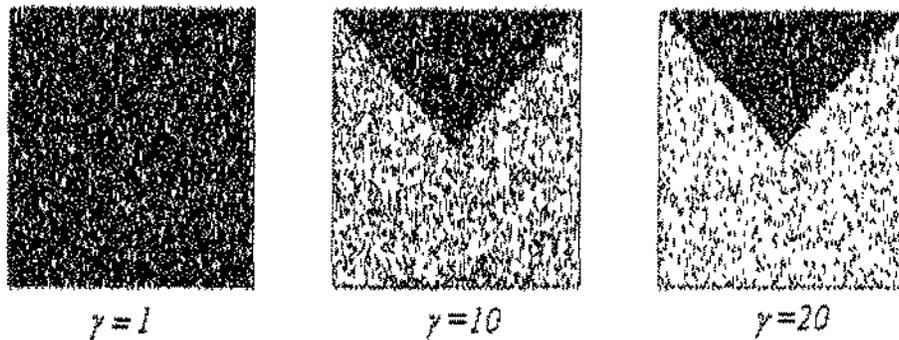


Figura 2.19: Cenários de distribuição de presas com γ variável (razão entre abundância de presas da direção mais rica e da mais pobre). Estuda-se a frequência com que a colônia é capaz de escolher a direção de maior concentração de presas.

mostraram que grupos de *Coccinella septempunctata* (joaninha) realizam uma taxaia com relação a concentrações de *Uroleucon nigrotuberculatum* (pulgão), através de um comportamento de procura restrita no nível do indivíduo.

Para podermos analisar o mecanismo 2, de prospecção local, realizaremos simulações de maneira a constatar três afirmações:

1. Maiores concentrações de presas em uma direção acarretam uma maior probabilidade de escolha daquela direção.
2. Existe uma “região de influência”, determinada por um valor r_{max} (distância da colônia), onde a distribuição de presas tem relevância para a escolha da direção preferencial de forrageamento. Presas além dessa região têm pouca ou nenhuma influência na escolha da colônia.
3. Ao forragear em uma direção, a colônia reduz significativamente a concentração de presas naquela direção, resultando em uma menor probabilidade de uma escolha consecutiva.

Para constatar a afirmação 1, montamos o seguinte cenário:

- Divide-se a distribuição de presas no plano em quatro setores: $C1, C2, C3$ e $C4$, cada uma ocupando um quadrante como na figura 2.19, e sem se sobrepor.

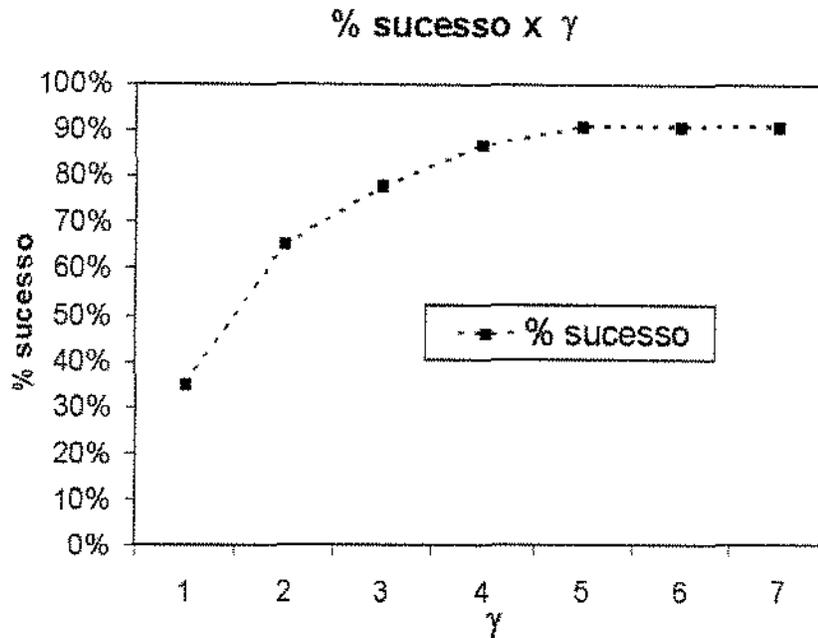


Figura 2.20: Frequência com que a colônia escolhe a direção de forrageamento de maior abundância em função de $\gamma = P/p$. Dados tomados sobre 100 simulações para cada valor de γ .

- Associa-se à distribuição da direção 2, isto é, aquela referente ao quadrante norte, uma probabilidade $P = 1/2$ de cada ponto da malha conter um item de nutriente, relacionando às demais uma probabilidade p , de tal forma que $P/p = \gamma > 1$.
- Realiza-se um grande número de simulações, registrando as direções escolhidas em cada uma. Observa-se que, a cada nova simulação, renovam-se as distribuições $C1, \dots, C4$.

Consideramos que a colônia escolheu com “sucesso” se a direção emergente foi a direção 2 ou suas direções adjacentes, 1 e 3, lembrando que existem oito possíveis direções de forrageamento, conforme ilustrado na figura 2.11. A razão pela qual consideramos “sucesso” um forrageamento nas direções 1 ou 3 é que as presas também podem ser acessadas através de um forrageamento nessas direções, já que as mesmas

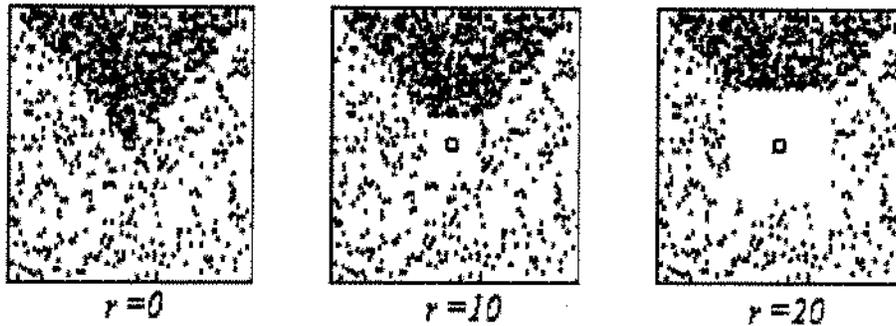


Figura 2.21: Cenários com r variável. As presas estão presentes apenas a uma distância maior que r , medido em pontos da malha. Estuda-se qual é o valor máximo de r em que as presas influenciam a direção de forrageamento da colônia.

estão distribuídas por todo o quadrante norte, como na figura 2.19.

Os resultados das simulações são apresentados na figura 2.20, em que observamos que, realmente, a colônia é capaz de escolher com maior probabilidade a direção de maior concentração de presas. Quanto maior for γ , tanto mais se acentua essa característica. Vale mencionar que $\gamma = 1$ representa uma situação em que todas as direções são igualmente ricas, de forma que, nesse caso, esperamos que a escolha entre as direções seja aleatória. Como consideramos “sucesso” as escolhas das direções 1, 2 ou 3, para $\gamma = 1$ esperamos um índice de “sucesso” aproximadamente igual à $3/8 = 37,5\%$. Em nossas simulações encontramos um valor muito próximo: 35%, o que é bastante razoável, já que estamos lidando com um modelo estocástico.

Para validarmos a afirmação 2 (existe um raio máximo para a região de influência), montamos o seguinte cenário:

- Da mesma maneira que nas simulações anteriores, divide-se a distribuição de presas no plano em quatro: $C1, C2, C3$ e $C4$. Escolhe-se então uma direção principal (direção 2) para distribuir as presas, de forma que essa região fosse mais rica que as outras ($\gamma = 5$).
- As distribuições são diferentes de zero apenas a partir de um certo r variável, isto é, as presas devem estar a uma distância mínima r da colônia como na

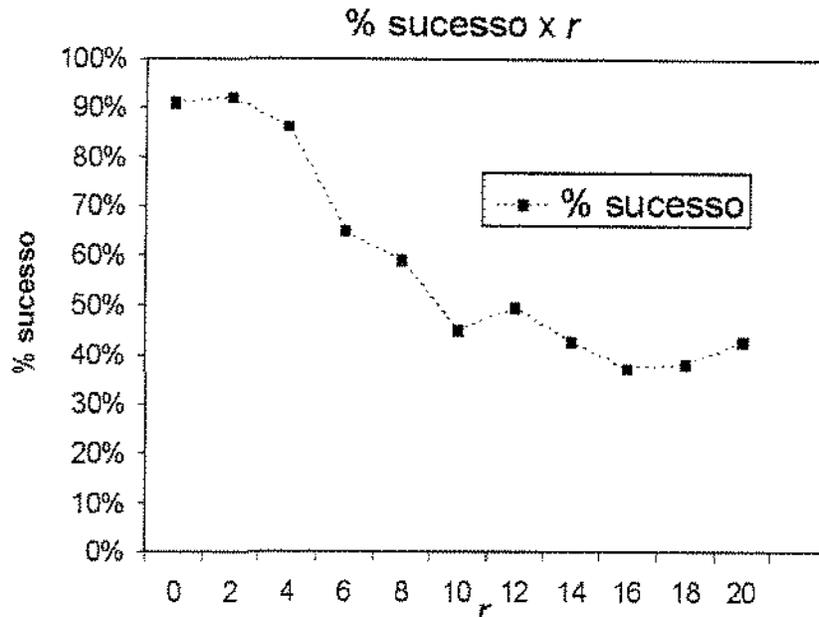


Figura 2.22: Frequência com que a colônia escolhe com “sucesso” a direção de forrageamento em função de r , a distância mínima das presas à colônia. Dados tomados sobre 100 simulações para cada valor de r .

figura 2.21 (r medido em pontos da malha).

- Para cada r , realizam-se várias simulações, verificando a direção escolhida pela colônia e a frequência com que a colônia é capaz de detectar a abundância de presas na direção que contém maior densidade de presas (direção 2).

A figura 2.22 nos mostra a relação da frequência de “sucesso” da colônia em função de r . Note-se como essa frequência tende a um valor mínimo $F_{min} \approx 40\%$, onde podemos considerar que as presas praticamente não influem na decisão da colônia. Lembramos que para uma distribuição aleatória de escolha de direções, o índice de “sucesso” esperado é de 37,5%, bastante próximo dos 40% obtidos nas simulações.

Assim, podemos concluir que, de fato, existe uma região de influência onde a distribuição local de presas contribui para a determinação de uma direção principal de forrageamento. Graficamente, estimamos esse raio de influência como $r_{max} \approx 16$

(r medido em pontos da malha).

Portanto, uma vez que o modelo exibe as características descritas pelas afirmações 1 e 2, podemos concluir que o mesmo exibe um mecanismo de “prospecção local”, permitindo à colônia detectar diferenças de concentrações ao seu redor, dentro de uma região de influência.

Assim, se constatarmos que a afirmação 3 é verdadeira, isto é, que o forrageamento em uma direção reduz significativamente a concentração de presas naquela direção, então esperamos que o mecanismo de prospecção local ajude a colônia a decidir de forma “inteligente” a direção de seu próximo forrageamento. Para verificar a afirmação 3 foi suficiente realizar simulações de forrageamento com distribuições de presas C aleatórias, comparando, em seguida, a concentração de presas *dentro* da região de influência (determinada por r_{max}) das diferentes direções.

Nossas simulações sugeriram que, em média, a densidade de presas *dentro* do raio de influência nas direções em que não foi efetuado o forrageamento era cerca de 2,7 vezes superior àquela da direção preferencial. Utilizando o gráfico da figura 2.20, vemos que para valores de γ maiores que 2, a colônia já exibe uma tendência consistente de escolher a direção de maior concentração de presas (probabilidade de “sucesso” sempre $> 65\%$). Vale notar que essa percentagem de “sucesso” ocorre quando há apenas *uma* direção de maior abundância competindo com outras *três* de menor concentração de presas. No caso de escolhas consecutivas, pode ocorrer o contrário: *três* regiões com maior concentração contra apenas *uma* de menor, o que aumentaria ainda mais a probabilidade de “sucesso” da colônia.

Finalmente, podemos concluir que o modelo matemático nos forneceu dois mecanismos através dos quais é possível implantar uma escolha “inteligente” de direções: “taxia” da frente de correição em direção às presas e um processo de prospecção local. É difícil não imaginar a comparação dessa “nuvem de indivíduos” em expansão com um microorganismo que coleta sinais de substâncias ao seu redor, em que a

colônia, assim como o microorganismo, detecta a direção mais favorável movendo-se nessa direção. Esse fenômeno observado em microorganismos é um assunto bastante estudado, conhecido como quimio-taxia.

2.3 Sobre Outras Estratégias de Forrageamento

Ao modelarmos a movimentação dos agentes de uma colônia, incluímos vários parâmetros e condições que determinam o seu comportamento: uma relação funcional entre velocidade e concentração de feromônio percebida (equação 2.16), sensibilidade dos agentes ao feromônio (n , k , \bar{n} , \bar{k}), quantidade depositada, taxa de evaporação do feromônio (λ), grau de liberdade na escolha das direções (figura 2.12), número de agentes presentes, padrão de distribuição das presas, *etc.*

Na verdade, para cada conjunto de parâmetros e condições podemos obter comportamentos extremamente distintos. Essa flexibilidade do modelo pode ser utilizada para representar diferentes tipos de estratégias observadas nas espécies de formigas. Evidentemente, não esperamos ser capazes de representar com um mesmo modelo *todas* as variedades de comportamentos das espécies. Todavia, acreditamos que o modelo de Denebourg *et al.*, se utilizado com critério e cuidado, pode fornecer aproximações para certas *classes* de estratégias.

Um sistema de classificação simplificado de estratégias de forrageamento é aquele adotado por Oster e Wilson [32], em que se utilizam apenas cinco classes principais, que apresentamos a seguir.

Tipo I - Forrageamento Solitário: Nessa classe de forrageamento a característica determinante é que os indivíduos caçam, transportam e lidam com a presa solitariamente. Em algumas situações, esse tipo de estratégia é denominado *forrageamento difuso* [21, 32], porque a distância dos indivíduos à colônia é aproximadamente proporcional à raiz quadrada do tempo de forrageamento [21], uma relação típica de

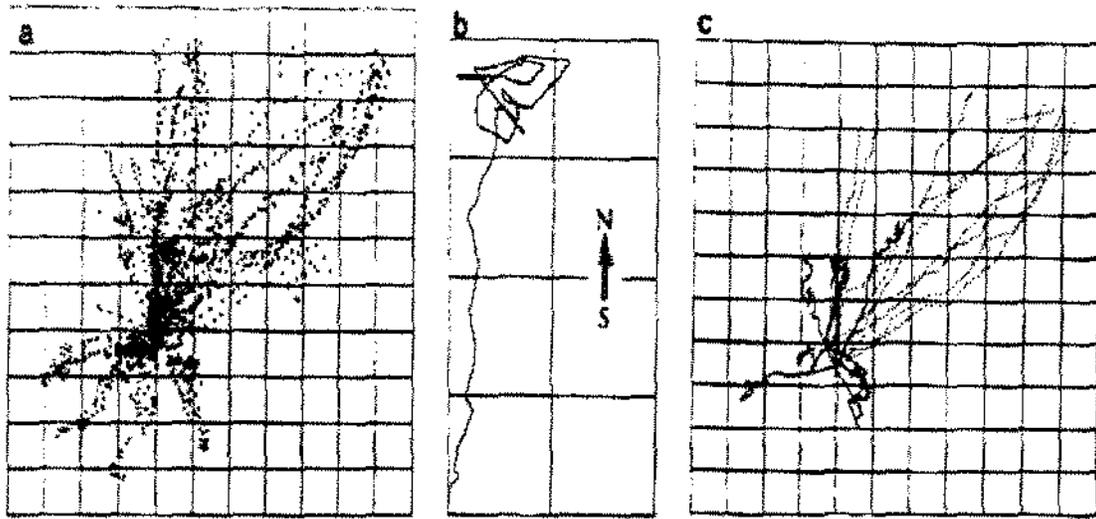


Figura 2.23: a) Posições de agentes no plano. b) Divisão do padrão de movimentação dos indivíduos que procuram por artrópodes em fase de viagem e procura. c) Trajetos de indivíduos da espécie *F. schaufussi*, linhas pontilhadas: coletores de secreções, linhas sólidas: coletores de artrópodes. De Traniello *et al.* [36] fig.2, p.39.

um processo de difusão. A dieta das espécies que utilizam esse tipo de estratégia varia bastante, influenciando definitivamente nos padrões de movimentação dos indivíduos. Como um exemplo, indivíduos da espécie *Formica schaufussi* coletam tanto secreções de carboidratos de outros insetos (homópteros) como artrópodes mortos [36]. A figura 2.23c ilustra as diferenças no padrão de movimentação de indivíduos que procuram artrópodes mortos e indivíduos que coletam secreção de homópteros.

Tipo II - Recrutamento: Nessa classe os indivíduos procuram por alimento solitariamente, possuindo meios (normalmente através de feromônios) de recrutar outros agentes da colônia para a fonte de alimento. Dessa maneira, as espécies podem acessar uma maior variedade de presas, transportando coletivamente itens grandes demais para um único indivíduo [22]. Alguns estudos [35] sugerem que algumas

espécies podem inclusive ser mais eficientes quando transportam as presas coletivamente, além de adicionar um fator de maior proteção ao alimento obtido [35]. Esse tipo de estratégia é o mais comum entre as espécies de formigas, sendo também observado em abelhas e cupins. Além de possibilitar a cooperação no transporte de presas, essa estratégia também favorece a exploração de recursos que desaparecem rapidamente, possibilitando à colônia explorá-los antes que se extingam.

Tipo III - Recrutamento com Trilhas: A classe III difere da classe II pela presença de trilhas de longa vida criadas pelos indivíduos da colônia. Essas trilhas podem ser criadas através do depósito de feromônios de longa duração, como na espécie *Pogonomyrma barbatus* [18]. Outras espécies, além de utilizar a marcação química, removem a vegetação da trilha, facilitando o movimento sobre a mesma. Essas trilhas além de facilitar a locomoção dos agentes, orientam a direção [35] que os mesmos procuram por alimento, sendo que algumas espécies as direcionam para fontes persistentes de presas [32] (uma região com grande renovação de sementes, por exemplo). É também nessa classe que se encontra grande parte das espécies que possuem sistemas de castas bem desenvolvido, tomando como exemplo a saúva, que possui diferentes castas: jardineiras, soldados e cortadeiras.

Tipo IV - Forrageamento de Bando: Essa classe inclui as formigas-correição, que, além de recuperar itens coletivamente, também “caçam em bando”. Essa estratégia possibilita que as espécies capturem presas de tamanho e força muito além da capacidade de um simples indivíduo, aumentando substancialmente a variedade de sua dieta [22]. Dessa maneira, as colônias de formigas-correição são capazes de obter grande quantidade de nutrientes, tornando possível um número muito grande de indivíduos na colônia, mas também forçando a maioria dessas espécies ao nomadismo [5, 22].

Tipo V - Predadores Especialistas: Consiste em espécies que se especializaram em um único tipo de presa: cupins, outras espécies de formigas ou outros insetos.

Para ilustrar como podemos obter aproximações iniciais para modelos de comportamentos pertencentes a essas diferentes classes de estratégias, utilizaremos as classes I e II, lembrando que a classe IV foi estudada nas seções anteriores (formigas-correição).

2.3.1 Forrageamento Solitário

De maneira a obter um comportamento análogo à estratégia de forrageamento solitário, devemos modelar o comportamento de cada agente da colônia de acordo com a mesma. No caso do forrageamento solitário, os agentes *não* depositam feromônio e *não* orientam sua movimentação pelos mesmos.

Assim, basta definir um padrão de movimentação para os agentes e teremos um modelo inicial para representar esse tipo de estratégia. Por exemplo, se adotamos que cada agente se move aleatoriamente em qualquer das oito direções, então obtemos um comportamento de forrageamento *difuso*, em que a distância dos agentes aumenta com a raiz quadrada do tempo de forrageamento. A figura 2.24 ilustra um trajeto típico de um agente no plano e a distância média à colônia, tomada sobre 50 simulações do mesmo, em função do tempo.

Por outro lado, existem espécies que possuem outros tipos de comportamentos de movimentação, como em *Formica schaufussi*, em que os indivíduos que procuram por artrópodes mortos dividem seu padrão em duas fases claramente distintas [36]: uma fase de viagem e uma fase de procura, como na figura 2.23b. Nesse caso, basta alterar um pouco a rotina de movimentação dos agentes, reduzindo o grau de liberdade de escolha de direções na fase de viagem. A figura 2.25 ilustra o tipo de padrão que pode ser obtido pelo modelo de forrageamento difuso modificado.

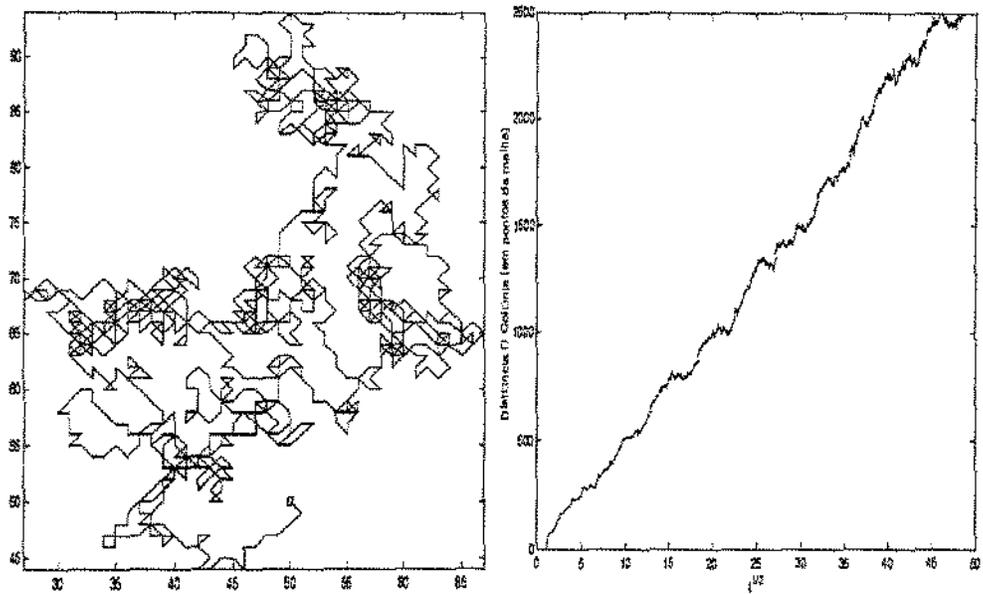


Figura 2.24: Um exemplo de trajeto de forrageamento difuso, em que os agentes escolhem aleatoriamente uma das oito direções de movimentação. A distância à colônia aumenta proporcionalmente à raiz quadrada do tempo de forrageamento.

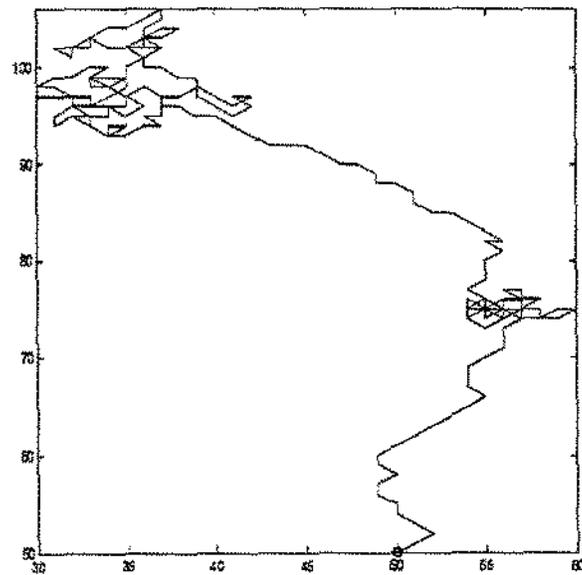


Figura 2.25: Um exemplo de trajeto de forrageamento em que os agentes dividem seu padrão de movimentação em duas fases: uma de viagem e outra de procura.

Portanto, podemos utilizar o modelo de Denebourg *al.* modificado para incluir o forrageamento em todas as direções como um *ponto de partida* para abordar o comportamento de uma espécie, incluindo as informações biológicas que são mais relevantes na estratégia de forrageamento da mesma.

2.3.2 Recrutamento

Na seção 2.2, vimos como construir um modelo para o forrageamento de bando (tipo IV), através do modelo de Denebourg *et al.*. Nesse modelo, os agentes depositam feromônio ao se movimentar com ou sem presas, incluindo-se uma função de resposta ao estímulo do feromônio, fazendo com que os agentes andassem mais rapidamente de acordo com o estímulo percebido, segundo a equação 2.16.

Esses dois ingredientes refletem as informações biológicas de que os indivíduos da espécie *E. burchelli* são quase cegos e se orientam principalmente pelo estímulo químico, movendo-se lentamente quando há uma baixa concentração de feromônio. Por essa mesma razão, os agentes depositam feromônio ao se movimentar, de forma que os indivíduos se mantêm unidos, criando uma frente de correição, um forrageamento de “bando”.

Todavia, para as espécies que utilizam uma estratégia do tipo II, não é comum [12] que os indivíduos depositem feromônio ao procurar por alimento, mas apenas ao retornar carregando uma presa. Além disso, existem espécies [5] (*Solenopsis saevissima*) que possuem um sentido de visão bem mais desenvolvido do que aquele da espécie *E. burchelli*, de maneira que sua velocidade e orientação podem não variar significativamente com a concentração de feromônio percebido. Portanto, uma forma simples de construir um primeiro modelo para a estratégia de recrutamento simples, é remover esses dois ingredientes do modelo de Denebourg *et al* modificado.

Ao fazer isso obtivemos um comportamento em que os indivíduos procuram pelas fontes de alimento solitariamente, recrutando seus companheiros apenas quando uma fonte é encontrada, conforme ilustramos na figura 2.26. Assim como para a

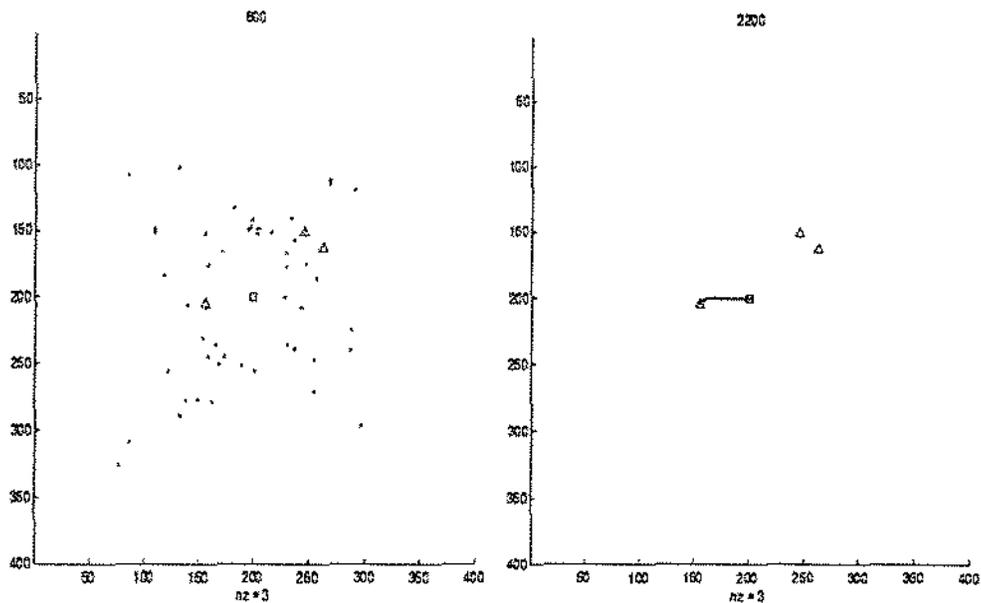


Figura 2.26: Um exemplo de simulação de forrageamento com recrutamento. Inicialmente os agentes procuram solitariamente pelas fontes, recrutando seus companheiros para formar filas organizadas. Observe-se que não há a formação de um forrageamento de “bando”.

classe de forrageamento solitário, podemos incluir detalhes referentes a cada espécie para obter modelos mais precisos e realistas, gerando uma enorme variedade de comportamentos.

2.4 A Escolha do Caminho mais Curto

Na seção 2.1 vimos que, além da quebra de simetria e da escolha da fonte mais rica, a colônia de formigas estudada por Denebourg *et al.* também era capaz de escolher o caminho mais curto para uma fonte de alimento. Uma vez que apresentamos as classes de forrageamento e ilustramos brevemente como obter aproximações para esses comportamentos, retornamos essa questão através de simulações do modelo computacional, criado a partir das idéias desenvolvidas neste capítulo.

Para determinar se o modelo apresenta a propriedade da escolha do caminho mais curto, realizamos simulações com duas fontes distintas, sendo que uma, que denominaremos A, é mantida a uma distância fixa da colônia L_2 e a outra (B) a

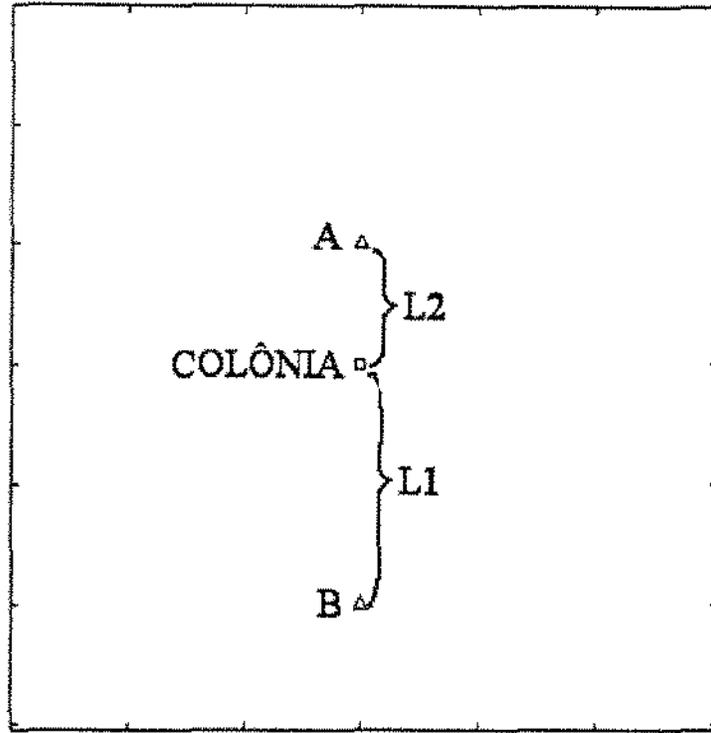


Figura 2.27: Cenário para estudar o comportamento de seleção do caminho mais curto. Duas fontes de alimento são oferecidas à colônia, uma mais próxima (fonte A) e outra mais distante (fonte B). O comportamento é estudado variando-se o valor de L_1 .

uma distância variável L_1 , conforme figura 2.27.

Na verdade, o cenário de nossa simulação difere um pouco da situação experimental preparada por Denebourg *et al.*, que preparou apenas *uma* fonte de alimento com *dois* ramos distintos conectando-a com a colônia [12, 3]. Todavia, acreditamos que esse cenário seja suficiente para captar os principais mecanismos responsáveis pela escolha do ramo mais curto, sendo de implementação computacional mais simples, uma vez que já possuímos um modelo computacional capaz de simular a movimentação dos agentes em um plano. Uma modificação do modelo computacional para corresponder exatamente à situação experimental de dois ramos com uma fonte é perfeitamente possível, sendo, todavia, trabalhosa. Portanto, utilizaremos esse cenário simplificado, cientes de que ele não representa *exatamente* os experimentos

de Denebourg *et al.*.

Para obter um comportamento do tipo recrutamento, utilizamos o mesmo programa que foi construído (vide apêndice A) para simular o forrageamento das formigas-correição. Os seguintes parâmetros foram inseridos de maneira a refletir a estratégia do tipo II:

$\bar{n} = 2$	$n = 2$	$\bar{k} = 5$	$k = 5$	$N_{max} = 100$
$P(T) = 1$	$F_{sat} = 1000$	$F_c = 10$	$F_s = 0$	$\lambda = 1/100$

Além disso, utilizamos um fluxo de agentes nulo, isto é, existe um número fixo de agentes atuando no forrageamento, nesse caso $N_{max} = 100$.

Os parâmetros foram escolhidos de maneira que o comportamento do modelo correspondesse a uma estratégia de tipo II (recrutamento), utilizando como ponto de partida os parâmetros do modelo de Denebourg *al.* Os resultados quantitativos obtidos podem variar de acordo com os parâmetros, assim como na seção 2.1.4 a frequência com que a colônia escolhia a melhor fonte variava de acordo com γ . Todavia, o mesmo comportamento qualitativo é observado para vários conjuntos diferentes de parâmetros.

A figura 2.28 ilustra a frequência com que o modelo apresenta uma escolha da fonte mais próxima em função da razão L_1/L_2 . Observe que, quanto maior a razão L_1/L_2 , maior a frequência com que a colônia decide com “sucesso” pela fonte A (a mais próxima). Dois fatores observados nas simulações indicam o mecanismo dessa seleção:

- Os indivíduos levam, em média, mais tempo para encontrar a fonte B, aumentando a chance de estímulos na direção da fonte A ocorram primeiro, levando ao efeito auto-catalítico de escolha da fonte A.
- Ainda que as fontes sejam encontradas simultaneamente, aqueles agentes que depositam feromônio na direção da fonte B o fazem com uma frequência *menor*

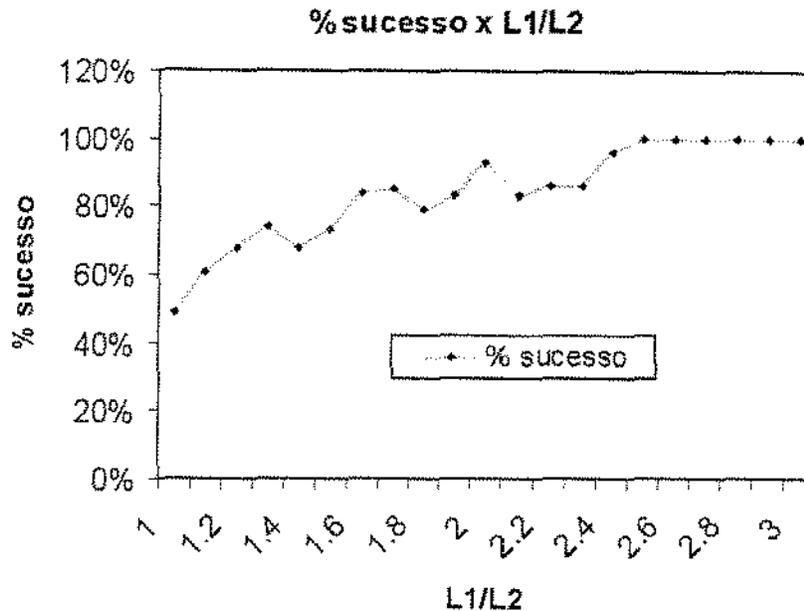


Figura 2.28: Frequência com que a colônia escolhe a fonte mais próxima em função da razão entre as distâncias.

do aqueles da fonte A. Por exemplo, tomemos $L_1/L_2 = 2$, então se durante um intervalo T o agente vai e volta à fonte B 3 vezes, então um outro agente que visita a fonte A realiza cerca de 6 visitas. Assim, um agente que explora a fonte A gera mais estímulo naquela direção do que um que visita a fonte B.

- Quanto mais distante uma fonte estiver da colônia, maior é a dificuldade dos agentes em se manter na trilha. Para distâncias elevadas, o fator de evaporação do feromônio é importante, fazendo com que os agentes falhem em seguir a trilha. Dessa forma, os indivíduos que utilizam a trilha mais longa possuem uma taxa de erro maior do que aqueles que utilizam a trilha mais curta, contribuindo para a escolha da fonte A.

Portanto, vimos que o modelo também é capaz de exibir o comportamento de escolha da trilha mais curta através de um mecanismo de interação entre os agentes e o meio. Essa é mais uma propriedade emergente que não é observada nos indivíduos

isoladamente, senão que o conjunto é capaz de tomar a decisão inteligente, em um processo auto-organizado.

Capítulo 3

Conclusão

“O estudo profundo da natureza é a mais fecunda fonte de descobertas matemáticas.”

Joseph Fourier

3.1 Do Cumprimento dos Objetivos

Na seção 1.3, definimos os objetivos a serem cumpridos nesta dissertação de mestrado. Abaixo, comentamos cada um desses objetivos, ilustrando sob que aspecto eles foram cumpridos.

1. Realizar uma seleção de modelos de forrageamento de formigas, buscando enfatizar os modelos que julgamos serem mais importantes e organizá-los de uma maneira didática para que este trabalho sirva como ponto de partida para futuras pesquisas.

Diversos são os fatores que influenciam a estratégia de forrageamento de uma espécie. Temperatura [22, 9], estação do ano [26, 9], distribuição espaço-temporal das presas [35, 17, 21], efeitos de vegetação [10, 9], competição intra e inter-específica [18], espécie das presas [36], predação e até mesmo necessidades nutricionais [33], são alguns desses fatores.

Assim, é comum que modelos sobre forrageamento de formigas sejam desenvolvidos para casos extremamente específicos, tendo pouco poder de generalidade e extensão a outras situações. Ao utilizar um modelo para um caso particular, ganhamos a vantagem de poder nos aproximar mais da realidade, porém perdemos um pouco da flexibilidade e a oportunidade de generalizar idéias para uma outra aplicação.

Escolhemos os modelos de Denebourg *et al.* como base de nossa seleção exatamente devido ao poder de extensão das idéias neles contidas, bem como sua flexibilidade em representar diferentes comportamentos. Todavia, essa vantagem não vem sem seus efeitos colaterais. Apesar de ser possível representar vários tipos de comportamentos distintos apenas através da variação dos parâmetros do modelo, conforme vimos na seção 2.3, existe o perigo dessa representação ser artificial demais para servir como modelo para a realidade. Ainda assim, acreditamos que o modelo pode servir como ponto de partida para o estudo de estratégias de forrageamento. O acréscimo de detalhes e complicações faz parte da atividade de modelagem, cabendo ao modelador decidir o que é ou não fundamental em cada caso.

Quanto a apresentação dos modelos, buscamos organizá-los em uma ordem de crescente complexidade, partindo do modelo simples da ponte binária até o modelo modificado de correição em todas as direções. Dessa forma, tornamos explícitas as idéias principais nos modelos mais simples, estendendo as mesmas para situações mais gerais. Finalmente, esperamos que essa dissertação possa servir como uma porta de entrada à modelagem de forrageamento de formigas, para pesquisadores interessados.

2. Observar fenômenos e mecanismos de auto-organização que possam se apresentar nos modelos estudados.

Várias propriedades auto-organizadas foram observadas nos modelos apresentados. Podemos citar: quebra de simetria, escolha da fonte mais rica e do caminho mais curto, emergência de uma direção principal de forrageamento e rotação “inteligente” da direção de forrageamento.

Todas essas características puderam ser observadas nos modelos, sendo, em todos os casos, uma propriedade *coletiva* dos agentes, ou seja, uma propriedade *emergente* da interação entre os indivíduos. Bonaebeau *et al.* [3] apontam que, em geral, fenômenos de auto-organização contêm basicamente quatro ingredientes, que identificamos em nossos modelos:

1. Auto-ativação (*positive feedback*): em nosso sistema, vimos que a escolha de um caminho ou direção por um agente estimulava o próximo agente a tomar o mesmo caminho, gerando um efeito auto-catalítico. Essa propriedade levou a quebra de simetria na escolha dos ramos, bem como a eleição de uma direção principal de forrageamento pela colônia. Assim, o depósito de feromônio pelos agentes é um mecanismo de amplificação.
2. Auto-inibição (*negative feedback*): a saturação das trilhas de feromônio, a evaporação das mesmas, o número limitado de agentes e de fontes de alimento desempenharam um papel de saturação nos modelos. Ao realizar simulações da estratégia do tipo II (recrutamento), criamos cenários em que se ofereciam várias fontes de alimento à colônia. Nessas simulações pudemos observar que o esgotamento de uma fonte levava à escolha de uma nova fonte para ser explorada. Isso é possível somente porque existem os mecanismos de saturação e auto-inibição, fazendo com que as trilhas antigas se saturem e posteriormente evaporem, possibilitando à colônia abandonar escolhas antigas.
3. Amplificação de efeitos aleatórios: Na escolha do caminho mais curto, vimos que a fonte mais próxima possuía uma chance maior de ser encontrada antes da

fonte mais distante. A capacidade de amplificar essas flutuações aleatórias em favor da melhor solução é crucial para a emergência da escolha mais eficiente. Ao amplificar esses efeitos aleatórios, a colônia exibe um comportamento consistente de escolha da fonte mais próxima.

4. Interações múltiplas: conforme já mencionamos, as propriedades de auto-organização observadas nos modelos são produtos da interação entre os agentes. Apenas um agente isolado não possui, no modelo, a característica de escolha da fonte mais rica, por exemplo.

3. Implementar e realizar simulações com esses modelos, buscando confirmar resultados já obtidos.

Realizamos simulações do experimento da ponte binária e do fenômeno de correção, observando o comportamento dos modelos com relação aos parâmetros envolvidos, confirmando, em todos os casos, os resultados publicados por outros autores.

4. Sugerir pequenas modificações, realizando simulações de forma a obter novos resultados ainda não conhecidos ou publicados.

Na seção 2.1.4, realizamos uma pequena modificação no modelo da ponte binária para explicar o comportamento de escolha da fonte mais rica, observando a frequência de sucesso da colônia com relação ao parâmetro γ incluído no modelo. Mais adiante na seção 2.2.2, adicionamos ao modelo de Denebourg *et al.* para correção a movimentação dos agentes em todas as direções, bem como os parâmetros \bar{k} e \bar{n} . Com essas modificações, pudemos observar uma série de mecanismos e comportamentos que não estavam disponíveis no modelo inicial (escolha de uma direção principal de forrageamento, rotação da direção).

Além disso, apontamos para a possibilidade de aplicação do modelo na análise de outras estratégias de forrageamento, bem como o utilizamos para observar a propriedade da escolha do caminho mais curto. Dessa forma, não apenas introduzimos os modelos de forrageamento, como também os estendemos a diferentes cenários.

Finalmente, na seção seguinte cumprimos nosso último objetivo, apontar novas direções de pesquisa na área.

3.2 Novas Direções de Pesquisa

Após termos trabalhado com os modelos de forrageamento de formigas, ocorre-nos uma série de sugestões de possíveis mecanismos através dos quais é possível explicar algumas observações acerca de colônias de formigas. Seguindo a mesma linha de pensamento que Oster & Wilson, Deborah Gordon, uma bióloga especialista em formigas escreveu, em seu livro *Ants at work* [18] (p.142):

[...]. Models offer possible ways that an ant colony might work, to guide our investigation of real ants. Model-making goes along with empirical work that investigates whether the kinds of behaviour suggested by the model take place in real ants. This line of work can stimulate the creation of better, more informative models.¹

Em concordância com Gordon, nos parece muito importante o trabalho empírico associado à modelagem matemática, de maneira que uma técnica possa ser complementar à outra, em um processo interativo. Assim, acreditamos que os resultados aqui obtidos são importantes como *direções* de pesquisa de campo sobre as formigas, mais especificamente, sobre a espécie *E. burchelli*.

¹[...]. Modelos oferecem possíveis modos que uma colônia de formiga pode realizar suas tarefas, guiando nossa investigação de formigas reais. A construção de modelos ocorre junto com trabalho empírico que investiga se os tipos de comportamentos sugeridos pelos modelos ocorrem em formigas reais. Esta linha de trabalho pode estimular a criação de modelos melhores e mais informativos.

A análise do modelo de correição nos forneceu possíveis mecanismos de como pode ser implementada a escolha coletiva de uma direção principal de forrageamento, bem como a rotação “inteligente” dessa direção por uma colônia dessa espécie. Continuar a analisar o modelo matemático sem fundamentar experimentalmente os resultados obtidos nos parece insensato e sem propósito, já que um esforço de campo pode gerar muitas idéias novas e apontar possíveis falhas e defeitos do modelo.

Portanto, uma das direções óbvias a seguir é um trabalho conjunto com mirmecólogos, visando verificar as alternativas apontadas pelos modelos estudados nessa dissertação. Essas podem incluir uma aplicação e ajuste do modelo de escolha da fonte mais rica em uma situação de laboratório bem controlada ou mesmo experimentos de campo com colônias de *E. burchelli*.

Com relação à possibilidade da aplicação do modelo de Denebourg *et al.* a outros tipos de estratégias também existe uma grande variedade de experimentos que podem ser realizados de maneira a verificar a validade do modelo. Criar uma situação experimental semelhante ao cenário de duas fontes a diferentes distâncias (como na figura 2.28) é uma delas.

No caso em que o modelo obtenha resultados satisfatórios quando comparado aos experimentos, este pode servir como “laboratório de testes” para conjecturas a respeito de estratégias de forrageamento. Por exemplo, existe a observação de que as espécies que possuem uma estratégia de forrageamento com recrutamento, em geral, possuem um número mais elevado de indivíduos do que aquelas que utilizam uma estratégia de forrageamento solitário. Ou seja, o tamanho da colônia de uma espécie depende do *tipo* de estratégia de forrageamento utilizado por ela. Uma análise da eficiência da colônia em função do número de indivíduos para cada tipo de estratégia poderia fornecer uma explicação para essa observação.

Também é possível criar cenários que representem o habitat de uma espécie, simulando então sucessivas gerações de colônias nesse cenário. A cada geração, os

parâmetros do modelo podem ser modificados, utilizando-se um algoritmo genético e observando as estratégias resultantes. Dessa maneira, se o comportamento final observado for semelhante ao da espécie em questão, podemos argumentar que a estratégia da espécie está adaptada ao meio graças ao processo de seleção natural.

Todavia, a aplicação do modelo sem uma fundamentação experimental adequada pode gerar resultados extremamente frágeis e questionáveis do ponto de vista científico. Portanto, para que exista verdadeiro progresso científico, acreditamos ser imprescindível uma seqüência de aplicações a dados experimentais dos modelos aqui apresentados.

3.3 Algumas Considerações Sobre Modelagem

Um aspecto final que gostaríamos de observar é sobre as ferramentas de modelagem matemática utilizadas. Como o leitor deve ter notado, utilizamos uma matemática relativamente simples para descrever processos extremamente complexos, como a interação de milhares de agentes das colônias.

Isso foi possível graças à abordagem de uma modelagem via agente e à utilização dos recursos computacionais que hoje estão disponíveis. Os modelos gerados aparecem então em forma de algoritmos, que podem ser executados para simular o sistema. Uma outra vantagem desse tipo de modelagem é a facilidade com que se incluem efeitos aleatórios no modelo, bastando, para isso, incluir algumas variáveis aleatórias na construção do mesmo (a variável δ do modelo da ponte binária, por exemplo).

Uma propriedade interessante desses modelos computacionais é a riqueza e complexidade de seu comportamento, provocadas pela introdução dos efeitos aleatórios na modelagem. Apesar de nenhum modelo ser capaz de exibir toda a riqueza de comportamentos que encontramos na natureza, o fato de um modelo *não* ser determinístico tende a aumentar a diversidade de seus resultados. Dessa maneira, a cada

simulação estamos gerando um evento “único”, cuja repetição exata é extremamente improvável, assim como um evento do mundo real.

É claro que não pretendemos defender esse tipo de abordagem computacional como a melhor, em detrimento de outras técnicas já estabelecidas. Uma modelagem via equações diferenciais parciais tem suas vantagens, possuindo grande poder de síntese e também, por ser uma área onde há mais de um século se faz pesquisa, existem um grande número de ferramentas para a sua análise.

O que realmente gostaríamos de observar é a riqueza dos comportamentos observados, dada a simplicidade dos modelos criados. Talvez os cursos de matemática aplicada devessem introduzir também esse tipo de ferramenta nos cursos de graduação, além das técnicas de equações diferenciais.

Finalmente, vale citar J. D. Murray, que, em seu livro *Mathematical Biology* [30] (prefácio, p. *vi*), escreve:

[...]. The mathematics is dictated by the biology and not vice-versa. Sometimes the mathematics can be very simple. Useful mathematical biology research is not judged by mathematical standards but by different and no less demanding ones.²

²A matemática é ditada pela biologia e não vice-versa. Às vezes a matemática pode ser muito simples. Pesquisa útil em Biomatemática não é julgada por padrões matemáticos, mas por padrões diferentes e não menos exigentes.

Apêndice A

Programas

A.1 Ponte Binária

Nesta seção listamos alguns programas utilizados para simular o modelo da ponte binária, seção 2.1.2.

A.1.1 Ramos e Fontes Iguais

Os programas desta seção estão escritos no programa Matlab. Observamos que o programa 1 nos fornece, nos vetores A e B , o número *total* de passagens em cada ramo. Para obter os gráficos do capítulo 2, devemos tomar a percentagem de passagens no ramo vencedor (isto é, com maior número total de passagens) sobre as últimas 100 passagens. Dessa maneira, incluímos o programa 2 que fornece o vetor com a percentagem do tráfego no ramo vencedor sobre as últimas 100 passagens.

Programa 1: Ramos e fontes iguais.

```
T=2000 % número de iterações

A=zeros(1,2000); % vetor com o número de agentes que passaram
pelo ramo A
B=zeros(1,2000); % vetor com número de agentes que passaram pelo
ramo B

% parâmetros do modelo

k=20;
n=2;

%início da repetição principal

for t=1:T
    P=(A(t)+k)^n / ((A(t)+k)^n + (B(t)+k)^n); %calcula
    P(A)
    delta=rand; %variável aleatória uniformemente
    distribuída em [0,1]
    if delta < P %se escolheu ramo A
        A(t+1)=A(t)+1;
        B(t+1)=B(t);
    else
        B(t+1)=B(t)+1;
        A(t+1)=A(t);
    end;
end;
end;
```

Programa 2: Percentual de tráfego.

```
function [y]=percent(A,B);

T=2001; %número de componentes dos vetores A e B
L=100; %intervalo sobre o qual se toma a percentagem do tráfego

if A(T)>=B(T) % verifica qual foi o ramo vencedor

    for i=1:20 % loop para obter 20 percentagens de
        tráfego
        total=A(i*L+1)-A(i*(L-1)+1)+B(i*L+1)-B(i*(L-1)+1);
        y(i)=(A(i*L+1))/total;
    end;

else

    for i=1:20
        total=A(i*L+1)-A(i*(L-1)+1)+B(i*L+1)-B(i*(L-1)+1);
        y(i)=(B(i*L+1))/total;
    end;

end;
```

A.1.2 Fontes de Qualidades Distintas

Este programa é referente à seção 2.1.4, onde a colônia de formigas escolhe entre duas fontes de diferentes qualidades. novamente, obtemos os vetores A e B com o número total de agentes que utilizaram o ramo. Para obter o percentual do tráfego, basta utilizar o programa 2, acima.

Programa 3: Ramos iguais, fontes de diferentes qualidades

```
T=2000 % número de iterações

A=zeros(1,1000); % vetor com o número de agentes que passaram
pelo ramo A
B=zeros(1,1000); %vetor com número de agentes que passaram pelo
ramo B

% parâmetros do modelo

k=20;
n=2;
gamma=2;

%início da repetição principal

for t=1:T
    P=(gamma*A(t)+k)^n / ((gamma*A(t)+k)^
n+(B(t)+k)^n); %calcula P(A)
    delta=rand; %variável aleatória uniformemente
distribuída em [0,1]
    if delta < P %se escolheu ramo A
        A(t+1)=A(t)+1;
        B(t+1)=B(t);
    else
        B(t+1)=B(t)+1;
        A(t+1)=A(t);
    end;
end;
end;
```

A.2 Formigas-correição

Dada a extensão do programa completo, preferimos expor aqui apenas alguns detalhes relevantes para a programação dos algoritmos de movimentação dos agentes. A partir desses detalhes é possível reconstruir o modelo computacional completo.

A.2.1 Pontos da Malha

Conforme mencionamos na seção 2.2.1, o modelo de Denebourg *al.* inclui um fator de “saturação” dos pontos na malha. Nesse modelo, se o agente tenta ocupar um ponto com

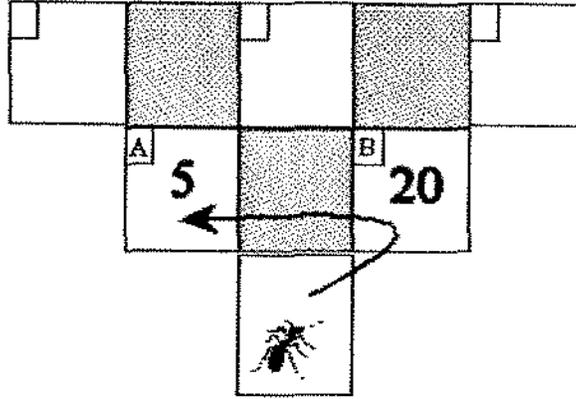


Figura A.1: Malha bidimensional onde os agentes se movem. Ao tentar se mover para um ponto com mais de 20 agentes, o indivíduo é transferido para o ponto adjacente. No caso de ambos pontos conterem mais de 20 indivíduos, o agente não se move.

mais de 20 indivíduos, então ele é movido para o ponto da malha adjacente [3], conforme a figura A.1. No caso de ambos pontos da malha estiverem lotados, o agente permanece parado.

Em nosso modelo modificado, o agente pode mover-se em três direções, conforme a figura 2.12. Na circunstância em que o agente escolhe um ponto onde já existem mais de 20 agentes, então definimos uma probabilidade 1/2 dele ocupar cada um dos outros pontos, conforme ilustrado na figura A.2. Se o novo ponto escolhido também estiver lotado, então o agente se move para a única posição restante. No caso em que todas as posições contenham mais de 20 agentes, o indivíduo permanece parado. É claro que essa é uma rotina que utilizamos para tornar o modelo mais simples e mais rápido computacionalmente. Poderíamos ter adotado uma função de probabilidade que dependesse das quantidades de feromônio no pontos adjacentes, e não apenas uma probabilidade constante de 1/2 de ocupação de cada ponto. Todavia, acreditamos que para uma primeira aproximação essa simplificação não introduz grande alteração.

A.2.2 Formigas Retornando

Nos modelos propostos para o forrageamento das formigas-correição, modelamos a movimentação dos agentes nos pontos da malha através das seguintes equações:

$$P_i = \frac{(F_i + k)^n}{\sum_{j=1}^3 (F_j + k)^n} \quad i = 1, \dots, 3. \quad (\text{A.1})$$

onde P_i é a probabilidade de escolha da direção i e F_i é a concentração de feromônio no quadrado i ao redor do indivíduo, como na figura A.3.

Ao encontrar presas, os agentes retornam à colônia, utilizando as mesmas funções de probabilidade para se movimentar, todavia, na “direção oposta” àquela que se movimentavam ao se afastar da colônia, conforme a figura A.3. Contudo, somente essas regras de movimentação não asseguram que o indivíduo irá voltar ao ponto *exato* onde se localiza

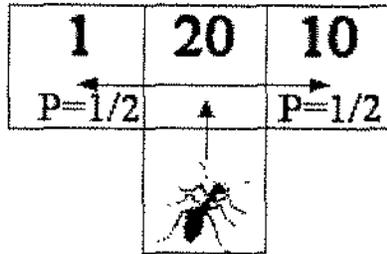


Figura A.2: Malha bidimensional onde os agentes se movem. Ao tentar se mover para um ponto com mais de 20 agentes, o indivíduo é transferido para um dos pontos adjacentes com probabilidade 1/2. No caso de ambos pontos conterem mais de 20 indivíduos, o agente não se move.

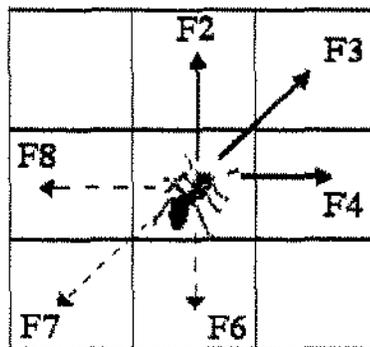


Figura A.3: Após a escolha de uma direção principal, o agente escolhe entre apenas três (setas sólidas) direções possíveis de movimento. Ao retornar, o agente passa a escolher entre três direções *opostas* (setas pontilhadas) ao movimento anterior, utilizando as mesmas equações de movimento.

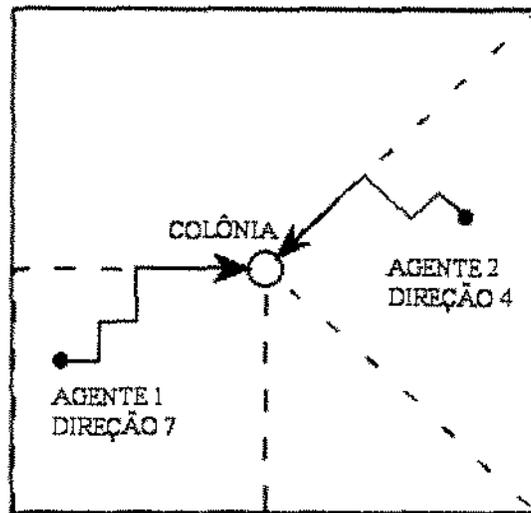


Figura A.4: Restrição ao movimento dos agentes que retornam à colônia. O agente 1 movia-se, ao se afastar da colônia, na direção preferencial 7, ao retornar, seu movimento fica restrito à área delimitada pelo quadrado pontilhado. O agente 1 tinha a direção 4 como preferencial, ao retornar, sua movimentação fica restrita à área delimitada pelo triângulo pontilhado.

a colônia. Dessa maneira, implementamos uma rotina que limita a movimentação dos agentes que estão retornando para a colônia, de tal forma que eles retornem *exatamente* ao ponto de partida. A rotina limita o movimento de um agente de acordo com sua direção principal de forrageamento, de acordo com a figura A.4.

Entretanto, observamos que uma vez que existe uma trilha bem delineada, essa rotina é muito pouco utilizada, já que os agentes são capazes de se manter na mesma, retornando diretamente à colônia. Convém mencionar que, apesar dessa rotina parecer um tanto “artificial”, muitas espécies possuem métodos de navegação extremamente eficientes, de maneira que os indivíduos retornam com facilidade à colônia [22, 21].

A.2.3 Um Esboço do Programa

A seguir, escrevemos uma versão do programa sem todos os detalhes de programação, a partir do qual é possível reconstruir todos os resultados obtidos nessa dissertação.

Programa 4: modelo genérico

% variáveis

C % matriz da distribuição de comida

F % matriz da distribuição de feromônio

I % lista ligada com os agentes

%parâmetros do modelo

Fluxo = 10 % fluxo de agentes que sai da colônia por iteração

n = 2 % expoente da equação de movimento A.1.

k = 5 % parâmetro da equação de movimento A.1.

$\bar{n} = 3$ % expoente da equação da escolha de direção principal 2.17

$\bar{k} = 60$ % parâmetro da equação da escolha de direção principal 2.17

$\lambda = 29/30$ % taxa de evaporação do feromônio

$F_c = 10$ % quantidade de feromônio depositada pelos agentes ao se movimentar carregando uma presa

$F_s = 1$ % quantidade de feromônio depositada pelos agentes ao se movimentar sem presa

$F_{sat} = 1000$ % concentração de feromônio a partir da qual os agentes não depositam mais feromônio

$N_{max} = 500000$ % número máximo de agentes

$P(T) = P(T) = [1 + \tanh(T/100 - 1)]/2$ % função que fornece a relação entre a concentração de feromônio percebida e a velocidade dos agentes

% início da repetição principal

Para t=1 até número de iterações

Insira x = Fluxo agentes em I % insere novos agentes que deixam a colônia na lista

Atualiza I , fazendo:

- Movimenta os agentes que deixam a colônia de acordo com as equações 2.17 e 2.16
- Movimenta os agentes que estão à procura de presa de acordo com as equações A.1 e 2.16
- Movimenta os agentes que retornam à colônia de acordo com a equação A.1 e restrição ao movimento

```
Atualiza  $F$  e  $C$ , de acordo com a movimentação dos  
agentes. %captura de presas e depósito de feromônio  
 $F = (1 - \lambda)F$ 
```

```
Fim (para)
```

Para maiores informações dos detalhes de programação, envie uma mensagem eletrônica para Raul Assis: raulassis@yahoo.com.

Bibliografia

- [1] ANDERSON, R. M., JACKSON, H. C., MAY, R. M., AND SMITH, A. M. Population dynamics of fox rabies in europe. *Nature* 289 (1981), 765–771.
- [2] BASSANEZI, R. C. *Ensino-Aprendizagem com Modelagem Matemática: uma Nova Estratégia*. Editora Contexto, 2002.
- [3] BONABEAU, E., DORIGO, M., AND THERAULAZ, G. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Oxford University Press, 1999.
- [4] BURTON, J. L., AND FRANKS, N. R. The foraging ecology of the army ant *Eciton rapax*: an ergonomic enigma? *Ecological Entomology* 10 (1985), 131–141.
- [5] CARROL, C. R., AND JANZEN, D. H. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Eco. Syst.* 4 (1973), 231–257.
- [6] CLARK, W. C. A delayed-recruitment model of population dynamics with an application to Baleen whale populations. *J. Math. Biol.* 3 (1976), 381–391.
- [7] COHEN, D. S., AND MURRAY, J. D. A generalized diffusion model for growth and dispersal in a population. *J. Math. Biol.* 12 (1981), 237–249.
- [8] COUZIN, I. D., AND FRANKS, N. R. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270 (2003), 139–146.
- [9] CRIST, T. O., AND MACMAHON, J. A. Foraging patterns of *Pogonomyrmes occidentalis* (hymenoptera:formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: The roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environ. Entomol.* 20, 1 (1991), 265–275.
- [10] CRIST, T. O., AND WIENS, J. A. Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *OIKOS* 69 (1994), 37–46.
- [11] DENEBOURG, J. L., ARON, S., GOSS, S., AND PASTEELS, J. M. The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. *J. of Insect Behavior* 3 (1990), 159–168.
- [12] DENEBOURG, J. L., GOSS, S., FRANKS, N., AND PASTEELS, J. M. The blind leading the blind: Modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. of Insect Behavior* 2, 5 (1989), 719–725.

- [13] DORIGO, M., AND CARO, G. D. Ant algorithms for discrete optimization. *Artificial Life* 5, 3 (1999), 137–172.
- [14] EDELSTEIN-KESHET, L. *Mathematical Models in Biology*. Random House, 1988.
- [15] FERREIRA JR., W. C. Modelos neurais distribuídos: A forma no conteúdo. *Modelos Matemáticos em Fisiologia, Seleta do CNMAC* (2003), 1–36.
- [16] FRANKS, N. R., AND FLETCHER, C. R. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton Burchelli* on Barro Colorado Island Panama. *Behavioral Ecol. Sociobiology* 12 (1983), 261–270.
- [17] FRANKS, N. R., GOMEZ, N., GOSS, S., AND DENEBOURG, J. L. The blind leading the blind in army ant raid patterns: Testing a model of self-organization. *Journal of Insect Behavior* 4, 5 (1991), 583–607.
- [18] GORDON, D. *Ants at Work*. The Free Press, 1999.
- [19] GOTWALD JR., W. H. *Army Ants: The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, 1995.
- [20] HANGARTNER, W. Trail-laying in the subterranean ant *Acanthomyops interjectus*. *Journal of Insect Physiology*, 15 (1969), 1–4.
- [21] HARKNESS, R. D., AND MAROUDAS, N. G. Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor*): a model of searching. *Animal Behavior* 33 (1985), 916–928.
- [22] HÖLLDOBLER, B., AND WILSON, E. O. *The Ants*. Harvard University Press, 1990.
- [23] KAREIVA, P., AND ODELL, G. Swarms of predators exhibit “preytaxis” if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist* 130, 2 (1987), 233–270.
- [24] KAUFFMAN, S. A. *The Origins of Order*. Oxford University Press, 1993.
- [25] KEENER, J., AND SNEYD, J. *Mathematical Physiology*. Springer-Verlag, 1998.
- [26] LEAL, I. R., AND OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: Colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37 (1995), 373–383.
- [27] LUDWIG, D., JONES, D. D., AND HOLLING, C. S. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm. *J. An. Ecol.* 47 (1978), 315–332.
- [28] MILLONAS, M. M. A connectionist type model of self-organized foraging and emergent behavior in ant swarms. *J. Theoretical Biology*, 152 (1992), 529–552.
- [29] MURLIS, J., ELKINTON, J. S., AND CARDÉ, R. T. Odor plumes and how insects use them. *Annu. Rev. Entomol.* 37 (1992), 505–532.
- [30] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, 1989.

- [31] MYERSCOUGH, M. R. Dancing for a decision: a matrix model for nest-site choice by honeybees. *The Royal Society* (2003).
- [32] OSTER, G. F., AND WILSON, E. O. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, 1978.
- [33] PORTHA, S., DENEBOURG, J.-L., AND DETRAIN, C. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology* 13, 6 (2002), 776–781.
- [34] SUDD, J. H., AND FRANKS, N. R. *The Behavioural Ecology of Ants*. Chapman and Hall, 1987.
- [35] TRANIELLO, J. F. Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomol.* 34 (1989), 191–210.
- [36] TRANIELLO, J. F., FOURCASSIÉ, V., AND GRAHAM, T. P. Search behavior and foraging ecology of the ant *Formica schaufussi*: Colony-level and individual patterns. *Ethology, Ecology & Evolution* 3 (1991), 35–47.
- [37] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. Lon.* B237 (1952), 27–36.
- [38] VISSCHER, P. K. How self organization evolves. *Nature* 421 (2003).
- [39] WILSON, E. O. Chemical communication in the fire ant *Solenopsis saevissima* 1. the organization of mass recruitment 2. an information analysis of the odour trail 3. the experimental induction of social response. *Animal Behavior* 10 (1962), 134–164.