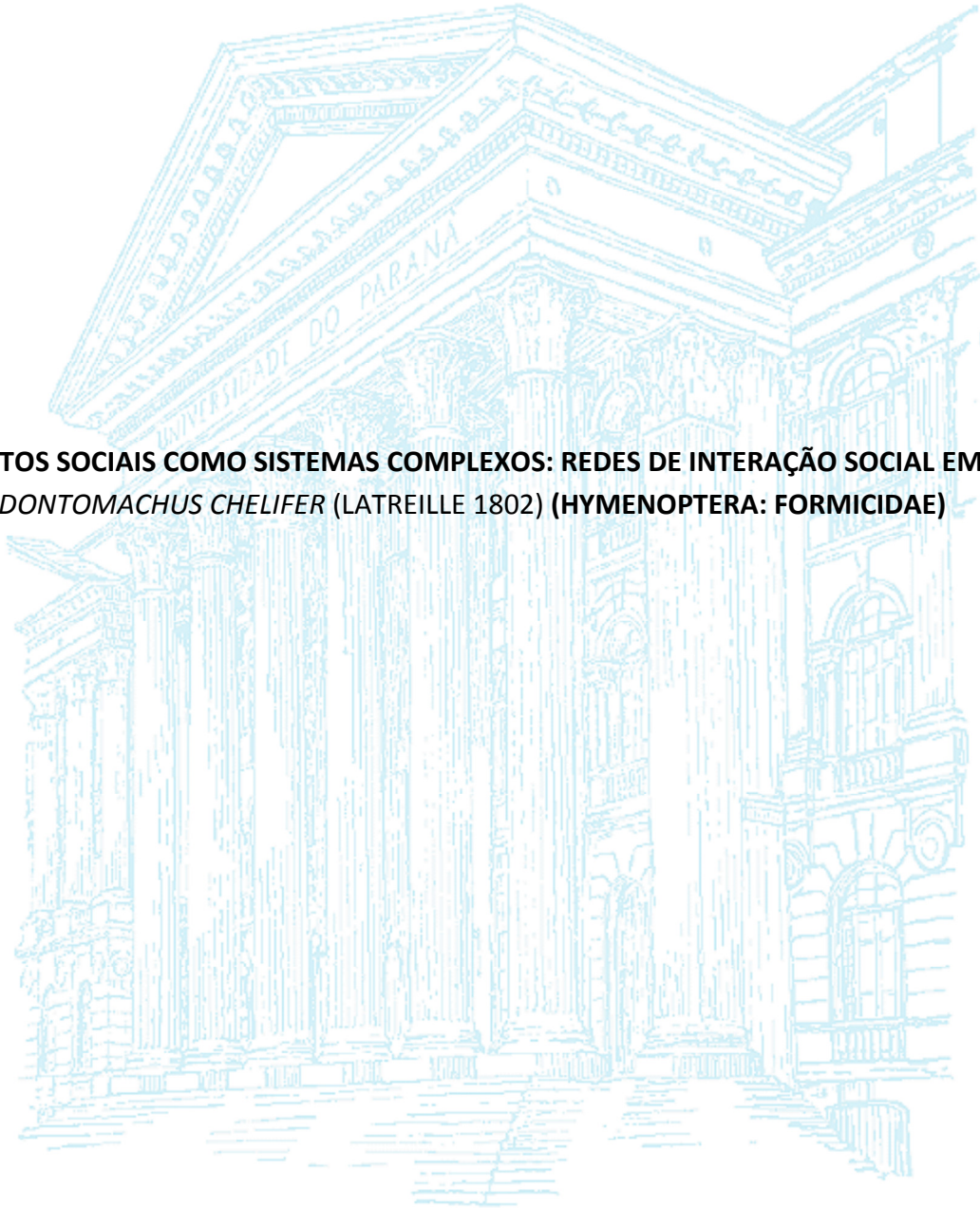


MARCELO EDUARDO BORGES

**INSETOS SOCIAIS COMO SISTEMAS COMPLEXOS: REDES DE INTERAÇÃO SOCIAL EM  
*ODONTOMACHUS CHELIFER* (LATREILLE 1802) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**



Curitiba

2012

MARCELO EDUARDO BORGES

**INSETOS SOCIAIS COMO SISTEMAS COMPLEXOS: REDES DE INTERAÇÃO SOCIAL EM  
*ODONTOMACHUS CHELIFER* (LATREILLE 1802) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial de obtenção de título de Mestre em Entomologia, sob orientação do Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

**Curitiba**

**2012**

À minha família,

João Fernando  
Maria do Socorro  
Luis Fernando  
Heloisa Carolina

e à aqueles que não estão mais presentes.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente ao meu orientador Marcio Pie pela oportunidade da realização deste trabalho tão gratificante. Agradeço na mesma intensidade por todos os conselhos, colaboração, compreensão e confiança depositada. Certamente me ensinou muitas coisas nestes últimos anos, que pretendo levar para a vida toda como aprendizado.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia, aos professores e colegas com quem convivi nestes últimos anos. Aos colegas do PieLab, cujo senso de companheirismo e cooperação certamente é um tesouro dentro do meio acadêmico. Um agradecimento especial ao meu colega Felipe Neves, que dividiu o projeto comigo, assim como ajudou imensamente no trabalho não-trivial de coletar os ninhos, cuidado das colônias no laboratório e observação dos comportamentos.

Agradeço os amigos incríveis com quem compartilhei esta jornada nos últimos anos, com um carinho especial em relação aos meus amigos da biologia tanto de Curitiba quanto de diversas outras cidades. A vida é muito mais valiosa quando se conhece pessoas como vocês, “seus lymdos”. Agradeço também aos amigos não-biólogos, que também temperam minha vida com uma gama de possibilidades, visões e experiências totalmente novas. Seria difícil listar cada uma dessas pessoas, mas aqui dentro sei muito bem o carinho especial que tenho por cada um de vocês.

Agradeço ao Cristiano Alvarez e Albert Friesen por todo o suporte e orientação em relação ao meu amadurecimento emocional e desenvolvimento psicológico. Graças a vocês consegui ter forças para superar todas minhas dificuldades e tornar-me uma nova pessoa.

Um agradecimento especial também vai a toda a equipe do INODAP, em especial Mabel e Maria Lúcia por todo o apoio e afeto nestes últimos dois anos. O tempo em que lhes conheço é relativamente pouco, mas o número de experiências compartilhadas já me fazem imaginar que fazem anos. Agradeço também a todas as pessoas incríveis, intensas e talentosas que conheci através de vocês. É bom saber que mesmo sendo tão diferentes, também somos tão semelhantes por dentro. Minha felicidade e paz de espírito atuais não seriam possíveis se nossos caminhos não tivessem se cruzado. Gostaria de incluir aqui meu amigo de longa data, que me apresentou a esse mundo e fez um diferencial significativo em minha história.

Por último e não menos importante, um agradecimento de todo coração ao meu pai, minha mãe, meu irmão, minha irmã e a toda minha família. Existo apenas graças a vocês, e peço desculpas pela relativa ausência nos últimos anos. Espero poder compensar ajudando a transformar o mundo em que vivem em um local muito melhor. E certamente estarei mais presente daqui em diante. Este trabalho é dedicado a vocês.

*"A fim de aprender a finalidade e o sentido da vida, é preciso amar a vida por ela mesma, inteiramente; mergulhar, por assim dizer, no redemoinho da vida. Somente então apreender-se-á o sentido da vida, compreender-se-á para que se vive. A vida é algo que, ao contrário de tudo criado pelo homem, não necessita de teoria, quem aprende a prática da vida também assimila sua teoria".*

Kostya Ryabtsev

## RESUMO

Investigações sobre organismos sociais como sistemas complexos, juntamente à aplicação da teoria de redes sociais para compreensão de padrões comportamentais, vêm ganhando grande espaço dentro da biologia nos últimos anos. Neste trabalho, analisamos características estruturais das redes de interação social em colônias de formigas da espécie *Odontomachus chelifer*. Estas características foram investigadas de acordo com os avanços mais recentes na teoria de grafos embasada pela metodologia de análise de redes sociais. Duas colônias com rainhas foram coletadas entre março e abril de 2011 na cidade de Curitiba, Paraná. Após a coleta, as colônias foram mantidas em ninhos artificiais de gesso e aclimatadas por 3 semanas antes das observações. As interações de limpeza social e comportamentos agonísticos de dominância, assim como os pares de indivíduos que interagiram, foram registrados para ambas colônias em um total de 20 horas de observação. A partir destes dados, três sociogramas foram construídos para cada colônia: i) rede total de interações, ii) rede de limpeza social e iii) rede de interações de dominância. As análises corresponderam à caracterização de métricas básicas das redes, sua distribuição de graus e evolução das métricas ao longo do gradiente temporal. O tamanho da rede, número de interações e conectância variaram de acordo com cada colônia. O caminho mínimo médio e o coeficiente de agrupamento não diferiram do esperado para redes aleatórias, de modo que as redes não apresentaram característica de mundo pequeno. A distribuição de graus assemelha-se ao esperado para redes aleatórias, sendo diferente de um padrão livre-de-escala ou larga-escala. Ela foi caracterizada como heterogênea, decrescente e enviesada para a direita. Padrões semelhantes já foram relatados para outras redes de interação em insetos sociais e podem conferir vantagens adaptativas para o funcionamento da colônia. O crescimento do número de vértices ao longo do tempo foi bem descrito por uma lei de potência, e as características estruturais variaram consideravelmente de acordo com o gradiente temporal. Um maior número de estudos sobre a estrutura e dinâmica da redes de interações sociais em formigas podem ser de grande contribuição para o estudo de fenômenos complexos, assim como oferecer novas maneiras de se compreender a ecologia comportamental e o impacto da estrutura social em processos evolutivos.

## ABSTRACT

Investigations regarding social organisms as complex systems along with the application of social network analysis for the understanding of behavioral patterns have been a major issue in biology in the most recent years. In the present work we analyse the structure of social interaction networks in the ant colonies of *Odontomachus chelifer*. These characteristics were investigated according to the most recent advances in graph theory grounded by the methodology of social network analysis. Two queen-right colonies were collected between March and April 2011 in Curitiba, Paraná. After collection, the colonies were kept in artificial nests of gypsum and acclimated for 3 weeks before the observations. The interactions of social grooming and agonistic behaviors of dominance, as well as the interacting pairs of individuals were recorded for both colonies in a total of 20 hours of observation. Three sociograms were constructed for each colony: i) total interaction networks, ii) allo-grooming networks iii) dominance interaction networks. The analysis corresponded to the characterization of basic metrics of the networks, degree distribution and temporal evolution of the metrics along with the time gradient. Network size, number of interactions and connectance varied according to each colony. The average shortest path and clustering coefficient did not differ from the expected for random networks, therefore the networks were not depicted as small world. The degree distribution resembles the expected for random networks, and is significantly different from scale-free or broad-scale networks. The distribution were also characterized as heterogeneous, decreasing and right-skewed. Similar patterns have been reported for other interaction networks in social insects and may grant adaptive advantages to the functioning of the colony. The growth of the vertex numbers over time was well fitted by a power law, and the structural characteristics varied considerably according with the temporal gradient. A larger number of studies on the structure and dynamics of ant social interactions networks offers great contributions to the understanding of complex phenomena, along with new ways to better comprehend the impact of behavioral ecology and social structure in evolutionary processes.

## SUMÁRIO

<b>Capítulo 1 Organismos sociais como modelos de estudo para sistemas complexos.....</b>	<b>1</b>
1. Introdução.....	2
1.1 Justificativa epistemológica do tema de estudo.....	2
1.2 Sistemas complexos e suas propriedades.....	4
1.3 Insetos sociais como sistemas complexos .....	6
1.4 Redes complexas e estudo de grupos sociais .....	8
Referências bibliográficas .....	11
<b>Capítulo 2 Teoria de grafos e análise de redes sociais: embasamento metodológico .....</b>	<b>17</b>
2. Introdução.....	18
2.1 Definição de grafo .....	18
2.2 Características estruturais.....	19
2.3 Caminhos e distâncias .....	20
2.4 Índices de centralidade .....	21
2.5 Distribuição de graus.....	22
2.6 Tipos de rede.....	24
2.6.1 Rede regular .....	24
2.6.2 Rede aleatória .....	24
2.6.3 Rede de mundo pequeno.....	25
2.6.4 Rede livre-de-escala .....	26
2.6.5 Rede de larga-escala .....	27
Referências bibliográficas .....	28
<b>Capítulo 3 Padrões de redes de interação social em colônias de <i>Odontomachus chelifer</i>...</b>	<b>30</b>
3.1 Introdução.....	31
3.1.1 Formicidae e seu comportamento social.....	31
3.1.2 <i>Odontomachus chelifer</i> .....	32
3.2 Objetivos .....	35
3.2.1 Objetivos gerais.....	35
3.2.2 Objetivos específicos.....	35

3.3 Materiais e métodos.....	36
3.3.1 Coleta da colônia e criação em laboratório .....	36
3.3.2 Observação dos comportamentos .....	36
3.3.3 Análise dos dados .....	37
3.3.3.1 Métricas básicas .....	38
3.3.3.2 Distribuição de graus.....	38
3.3.3.3 Evolução das características da rede ao longo do tempo.....	39
3.4 Resultados.....	40
3.4.1 Métricas básicas .....	40
3.4.2 Distribuição de graus.....	42
3.4.3 Evolução das características da rede ao longo do tempo.....	49
3.5 Discussão.....	53
3.5.1 Propriedades gerais.....	53
3.5.2 Distribuição de graus.....	54
3.5.3 Evolução temporal das métricas .....	59
3.6 Considerações finais .....	61
Referências bibliográficas .....	62
<b>Apêndice I.....</b>	<b>67</b>
<b>Apêndice II.....</b>	<b>81</b>

## **CAPÍTULO 1**

### **ORGANISMOS SOCIAIS COMO MODELO DE ESTUDO PARA SISTEMAS COMPLEXOS**

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 Justificativa epistemológica do tema de estudo

Reduccionismo é o nome dado ao princípio epistemológico de que objetos, fenômenos, teorias e significados complexos podem sempre ser explicados e entendidos através de sua redução às suas partes mais simples. O paradigma reducionista predominou durante muito tempo na visão da ciência. Sua aplicação foi precedida por diversos avanços no campo científico, principalmente nas disciplinas de química e física ao longo dos últimos três séculos. A própria visão da ciência como dividida em disciplinas e subdisciplinas cada vez mais específicas e separadas pode ser considerada como um desdobramento de tal visão (Capra, 1983). Paralelamente, muitos dos conceitos metodológicos e epistemológicos criados por estas áreas foram aplicados no desenvolvimento de estudos acerca de fenômenos vivos (Mayr, 1998). Não obstante, não é de se surpreender que ao longo de muitas décadas considerou-se que todos os fenômenos biológicos poderiam ser explicados unicamente através de redução a processos físicos e químicos que ocorrem no interior dos organismos vivos. A herança do pensamento reducionista levou ainda a considerar que a própria vida era decorrente da atuação de forças mecânicas entre as diferentes moléculas que compõe um ser vivo. Essa visão passou a mudar gradativamente com a descoberta e aprofundamento acerca de novos fenômenos físicos que não o de força mecânica, como a descoberta da energia elétrica e campos magnéticos. Entretanto, por mais que tais teorias fossem incorporadas na explicação de fenômenos biológicos, nunca eram suficientes para explicar a diversidade de perguntas e dúvidas acerca de como funcionavam os organismos vivos em suas mais diversas estruturas e níveis de organização. Muita da dificuldade também se originava pelo fato de que determinadas explicações poderiam ser aplicadas apenas a determinados organismos ou fenômenos, sendo difícil a extração de “leis universais de funcionamento da vida” que pudessem ser aplicadas diretamente a qualquer situação. Tal constatação delegou por muito tempo a visão de que as ciências biológicas não se tratavam de fato de uma ciência verdadeira, pois a dificuldade da reprodução rigorosa de determinados experimentos violava o princípio de “reprodutibilidade dos resultados e falseabilidade”, advogado como sendo uma das características fundamentais do método científico (Popper, 1976). Como levantado em Mayr (1998), de fato muitos dos princípios

epistemológicos ou conceitos discutidos pela filosofia da ciência ao longo do último século não podem ser aplicados de maneira inequívoca para as ciências biológicas, pois muitos de seus preceitos foram baseados em uma visão de mundo criada a partir dos avanços na física e química. A ausência de uma filosofia que respaldasse filosoficamente os conceitos científicos acerca dos fenômenos vivos, por sua vez, não impediu diversos avanços e descobertas fundamentais do campo das ciências biológicas nos últimos 200 anos. De fato, o surgimento de novas tecnologias permitiu que uma grande variedade de fenômenos aos quais as explicações tratavam-se anteriormente apenas de especulações metafísicas pudessem ser estudados e descritos minuciosamente. Além disso, a proposta da teoria do surgimento das espécies por Darwin (Darwin, 1959), a descoberta dos mecanismos de hereditariedade por Mendel (Mendel, 1866), revivido anos mais tarde por de Vries, Correns e Tschermak (Sturtevant, 1965), e a nova síntese evolutiva (Huxley, 1942; Dobzhansky, 1951) levaram as ciências biológicas a um diferente patamar aos olhos da comunidade científica e da sociedade em geral. Gradativamente, substituiu-se a visão de organismos vivos como sistemas fechados e cujo funcionamento pode ser explicado pela dissecação separada de cada uma de suas partes. Por sua vez, cada vez mais os fenômenos vivos passaram a ser entendidos como sistemas abertos e complexos, no qual é dada grande ênfase entre a inter-relação entre as partes e o processo emergente como um todo. Uma transição de paradigma já havia sido antecipada na metade do século anterior, no qual o clássico artigo de Weaver (1948) afirma:

Alguns cientistas irão buscar e desenvolver para si próprios novos tipos de disposições colaborativas; que estes grupos terão membros ilustrando basicamente todos os campos da ciência; e que essas novas maneiras de trabalhar, efetivamente instrumentada por grandes computadores, irão contribuir consideravelmente para o avanço no qual na próxima metade do século irá certamente alcançar a possibilidade de lidar os complexos, porém essencialmente orgânicos, problemas das ciências biológicas e sociais.

(Weaver, 1948)

Esta previsão veio a se concretizar nas décadas seguintes. A multidisciplinaridade veio a obter cada vez mais importância para a investigação de diferentes fenômenos, ao abrir novas possibilidades de compreendê-los em uma abordagem mais ampla e multifacetada. Atualmente, podemos considerar que as maiores descobertas a serem feitas não serão através de uma especialização contínua dentro de uma única área, e sim pela visão inovadora e interpretações alternativas, múltiplas óticas e correlação entre campos antes vistas de forma separada e agora criativamente utilizadas de forma sinérgica e conjugada. É

interessante perceber que tal abordagem, que já havia sido preconizada por Weaver em 1948, e amplamente discutida e defendida por diversos filósofos e cientistas deste último século, atualmente encontra grande força e desenvoltura pelo que se veio a ser denominado de Ciências da Complexidade (Bar-Yam, 1997). Tal conceito filosófico e epistemológico hoje em dia é conhecido como “pensamento da complexidade”, o qual já possui uma rica literatura discutindo seus preceitos e aplicações. Para maior aprofundamento, consultar obras de Atlan (1975), Capra (1983), Morin (1991, 1996), e Prigogine (1996). Tais ciências representam hoje em dia o conhecimento acumulado ao longo das últimas décadas pelo desenvolvimento que começou inicialmente de forma independente em diversas áreas através de uma abordagem holística dos fenômenos. Dentre estes, podemos citar os avanços consideráveis nos campos de economia, ciências sociais, físico-química, ciências computacionais, e as próprias ciências biológicas. Embora todas estas áreas tratem de fenômenos de natureza completamente diferentes, o ponto em comum é que todos podem ser analisados essencialmente como sistemas complexos.

## **1.2 Sistemas complexos e suas propriedades**

Um sistema complexo refere-se a um sistema cujas propriedades não podem ser deduzidas através de seus constituintes analisados de forma isolada ou por uma relação linear entre eles. Adicionalmente, para tais sistemas é dada grande ênfase para a interação e a relação de interdependência entre suas partes. São características comuns a todos esses sistemas o surgimento de efeitos não-lineares, o processo de emergência, a auto-organização e a possibilidade de abstração de sua estrutura como uma rede. Como exemplos de sistemas complexos, podemos citar: a atividade de neurônios, a dinâmica econômica, a constituição de proteínas por aminoácidos, células em um tecido vivo, redes de comunicação entre seres humanos, sociedades, grupos de animais, insetos sociais, entre diversos outros (Bar-Yam, 1997).

O termo emergência se refere ao processo dinâmico no qual um sistema como um todo adquire qualitativamente novas propriedades que não poderiam ser detectadas pelo simples exame de seus componentes isolados (Detrain & Deneuboug, 2006). As propriedades emergentes podem ocorrer tanto em nível local (como por exemplo a existência de pressão e temperatura em conjuntos de partículas) quanto em nível global (como o funcionamento

de processos cognitivos em redes neurais). Quando ocorre a emergência de padrões em nível global, cada parte é considerada inter-dependente em relação às outras que compõe o sistema. Desta forma, o funcionamento de um pequeno conjunto isolado é diferente de quando inserido em um sistema maior. O comportamento coletivo por sua vez também é afetado pela remoção de suas partes (Bar-Yam, 1997)

A auto-organização é um conjunto de mecanismos dinâmicos pelo qual estruturas ou comportamentos emergem em nível global do sistema à partir de interações entre seus componentes de menor nível (Haken, 1977; Nicols & Prigogine, 1977). As regras especificando as interações entre os elementos do sistema são executadas com base em informações estritamente locais, sem haver conhecimento em relação ao padrão global. O padrão final resultante trata-se de uma propriedade emergente do sistema, ao invés de ser regida por uma ordem ou propriedade imposta por alguma influência externa a ele. Os mecanismos básicos da auto-organização são: i) *feedback* positivo (ou amplificação), no qual sinais específicos retroalimentam a formação de novas estruturas ou realização de comportamentos adicionais; ii) *feedback* negativo: contrabalança o *feedback* positivo e ajuda a estabilizar o padrão coletivo: ele pode se configurar através de saturação, exaustão ou competição; iii) amplificação de flutuações (caminhos aleatórios, erros, mudança de tarefa ao acaso, e assim por diante): flutuações, assim como heterogeneidades dos ambientes pré-existentes ou induzidas por comportamento, podem atuar como inicializadores a partir do qual estruturas ou comportamentos passam a se agrupar e crescer; 4) interações múltiplas, tanto interações diretas entre indivíduos, ou entre elementos que podem ser manipulados entre eles. Sistemas auto-organizados geralmente precisam de uma densidade mínima de indivíduos mutuamente tolerantes. Além disso, considera-se que indivíduos devem ser capazes de usar os resultados de suas próprias atividades assim como das atividades de outros indivíduos (Bonabeau et al, 1997; Bonabeau et al, 1999). Padrões emergentes de auto-organização em grupos sociais foram relatados repetidamente para diversos sistemas biológicos (Kauffman, 1993; Theralauz et al, 1998; Anderson & McShea, 2001; Camazine et al, 2001), e considera-se que o seu funcionamento parece atender aos mesmos princípios físicos baseados na termodinâmica (Glansdorff & Prigogine, 1971). Em particular, destacamos a utilização de insetos sociais como modelo ideal de estudos de sistemas complexos. As suas colônias apresentam múltiplos níveis de

organização e integração. Além disso, é possível rastrear com relativa facilidade o comportamento de seus indivíduos, tornando estas sociedades mais acessíveis à manipulação e observação experimental do que muitos outros sistemas complexos (Fewell, 2003)

### **1.3 Insetos sociais como sistemas complexos**

As interações que ocorrem dentro de uma colônia de insetos formam um padrão de grande complexidade (Anderson & McShea, 2001). Cada indivíduo possui intrinsecamente uma programação própria de comportamento, que irá se relacionar com a sua posição dentro da colônia, trajetória adotada, tarefas e comportamentos realizados. Por outro lado, estas mesmas características irão ser influenciadas pela interação com outros membros do formigueiro e pistas ambientais próprias, que por sua vez irão influenciar o comportamento dos outros indivíduos. A soma dos comportamentos de cada indivíduo leva à emergência dos padrões de interação observáveis apenas em nível coletivo (Camazine et al, 2001; Detrain & Deneuboug, 2006). As regras que regem estas dinâmicas podem ser aplicadas transversalmente a diversos taxons no qual seus membros apresentam comportamento social, de modo a produzir padrões universais de organização social como respostas de ação em massa, hierarquias sociais e divisão de trabalho (Camazine et al, 2001; Hemelrijk, 2002). Wilson e Hölldobler (1988) já haviam conjecturado corretamente que a organização social de uma colônia de insetos demonstra diversas propriedades estruturais que são emergentes em nível de colônia e que dificilmente poderiam ser detectadas pelo estudo individual de seus membros. Até então, muitos estudos das propriedades globais da colônia haviam focado-se em mecanismos operando a nível de indivíduos sem levar em conta explicitamente a natureza da conectividade entre eles.

Além da propriedade emergente, a auto-organização permeia todos os aspectos do funcionamento da colônia. Isto inclui atividades de forrageamento, defesa do ninho, armazenamento de recursos, construção do ninho, seleção de locais novos, termorregulação e divisão de trabalho (Camazine et al, 2001). Esta emergência de comportamentos coletivos através da auto-organização produz fenótipos em nível de colônia, estando eles próprios sujeitos à seleção (Moore et al, 1997; Seeley, 1997). Este conceito é intimamente

relacionado com a hipótese de seleção de grupos em insetos sociais, que considera cada colônia como uma unidade evolutiva (Wheeler 1911). A teoria de seleção de grupos ajuda a explicar porque a cooperação entre indivíduos foi favorecida entre os grupos sociais, assim como o contínuo aperfeiçoamento da divisão de trabalho (Wilson & Wilson, 2008). Em uma colônia de formigas, a rainha (ou gine) detém o controle do potencial reprodutivo da colônia, porém não possui controle direto de muitos outros aspectos do funcionamento cotidiano da colônia (Hölldobler & Wilson, 1990). Esta tarefa é exercida pelos indivíduos estéreis (operárias) que realizam comportamentos paralelos baseados apenas em informações locais.

Um dos exemplos melhores descritos na literatura de auto-organização em formigas é a sua estratégia de forrageamento. Goss et al, (1989) demonstraram que as formigas conseguem encontrar o menor caminho para alcançar determinado recurso através da utilização da demarcação da trilha com feromônios. O caminho mais curto será aquele em que as operárias irão demorar uma menor quantidade de tempo da fonte até a entrada do ninho, e portanto o farão em maior concentração. O aumento da concentração de feromônios na menor trilha irá causar um efeito de feedback positivo de modo a ser dada uma maior prioridade ao caminho mais curto (Goss et al, 1989). Uma ilustração da aplicação deste conhecimento é sua utilização na área de ciências computacionais. Baseado neste processo, Moyson e Manderick (1988), seguidos por Dorigo (1997) propuseram o conceito de “Otimização por Colônia de Formigas” (em inglês *Ant Colony Optimization, ACO*). Este método foi utilizado como método de otimização do problema do caixeiro viajante, e então foi estendido a uma classe completamente nova de problemas de otimização. Os algoritmos resultantes são utilizados hoje em dia no roteamento de telecomunicações, no design de circuitos eletrônicos e na organização de processos industriais (Caro & Dorigo, 1998; Chen & Zhang, 2009; Zhang et al, 2009).

Por fim, os insetos sociais destacam-se como um sistema promissor para ser estudado à luz da abordagem de redes complexas. A evolução da divisão de trabalho e as interações entre operárias podem ser melhor compreendidas por uma abordagem no qual o funcionamento do sistema é descrito a partir do estudo das relações de unidades sub-sociais, ou em última análise a partir de interações sociais diádicas. Como levantado por Gordon et al (1993), o número de interações que um indivíduo recebe influencia diretamente o seu comportamento assim como a informação que irá transmitir adiante para

outros indivíduos, como demonstrado no comportamento de forrageamento de formigas coletoras. As propriedades ao nível de rede, como o tamanho do grupo, densidade de conexões e a variação individual na resposta a estímulos acabam por moldar a função adaptativa do grupo social (Pacala et al, 1996; Page & Mitchell, 1998). De modo a compreender melhor as relações entre a complexidade e seleção em sistemas sociais, é preciso antes de tudo a descrição do grupo social como uma rede e quais suas características estruturais (Fewell 2003).

#### **1.4 Redes complexas e estudo de grupos sociais**

Redes complexas descrevem padrões e dinâmicas de fenômenos pela visualização destes como um conjunto de diversos elementos que interagem entre si (Albert & Barabási, 2002). Recentemente demonstrou-se que uma variedade de sistemas compartilha semelhanças estruturais e dinâmicas em comum quando analisados sob a perspectiva de redes (Albert & Barabási, 2002; Proulx, 2005). Até hoje, a abordagem de redes complexas já foi aplicada em diversas áreas como na investigação de redes tecnológicas como a internet (Barabási et al, 2000), sistemas físicos como o comportamento de partículas de gases (Bianconi & Barabási, 2001), redes biológicas como de interações protéicas (Jeong et al, 2001), metabolismo (Ravasz et al, 2002), entre outros. Este crescimento considerável na investigação de redes tem sido em grande parte facilitado pelo aumento da capacidade de processamento de computadores nas últimas décadas, capazes de lidar com enormes base de dados a uma velocidade que não era possível com a tecnologia anterior (Proulx, 2005). Este avanço foi acompanhado por uma maior disponibilidade de dados empíricos e o surgimento de novas ferramentas de análises computacionais e estatísticas (Strogatz, 2001; Albert & Barabási, 2002; Newman, 2003; Proulx, 2005, Boccaletti et al, 2006). No que tange às ciências biológicas, espera-se que muito do que venha a ser apreendido em relação a sistemas biológicos seja permitido por um enfoque multidisciplinar na interface ecológica, estatística e da ciência de computação (Green et al, 2005; Vera-Licona & Laubenbacher, 2008).

Muitos sistemas biológicos já foram estudados pela perspectiva de redes complexas, de modo a fornecer contribuições fundamentais para o entendimento destes. Trabalhos com redes de genes e interações de proteínas ampliaram consideravelmente nosso conhecimento acerca da organização funcional da célula (Barabasi & Oltvai 2004), pesquisas

com redes neurais demonstraram como as células estão interconectadas no controle de processos cognitivos complexos (Laughlin & Sejnowski, 2003), e a compreensão de interações tróficas como redes têm fornecido *insights* relevantes de como as comunidades se organizam e podem se comportar de modo a serem estáveis em relação a perturbações ou invasão de novas espécies (Bascompte et al, 2003; Dunne et al, 2002; Dunne 2009). Em particular, destacamos o desenvolvimento da análise de redes sociais no estudo da dinâmica social em diversos grupos de animais (Wey et al, 2008; Kasper & Voelkl, 2009).

A análise de redes sociais fornece uma coleção de ferramentas analíticas enraizada na estrutura da teoria de grafos que foram desenvolvidos no estudo de padrões de organização social em seres humanos (Wasserman & Faust, 1994). Ela já possui um grande e notável histórico de aplicação em estudos de ciências sociais e psicologia (Degegne & Forse 1999, Scott 2000, Hanneman & Riddle 2005). Além da comunidade científica, o estudo de redes sociais tem também se tornado tópico de grande interesse na literatura popular (Gladwell 2000; Barabási, 2002; Watts, 2003; Christakis & Fowler, 2009). Mais recentemente, a compreensão de padrões de interação vem sendo aplicada para descrição de comportamento social de diversas espécies de animais como primatas, zebras e cetáceos (Lusseau, 2003; Sundaresan et al, 2006; Kasper & Voelkl, 2009). A análise de redes sociais nas ciências comportamentais tem sofrido um rápido crescimento nos últimos anos, principalmente no entendimento de padrões de associações entre grupos de vertebrados vivos (Croft et al, 2008; Whitehead, 2008). Tal perspectiva nos permite colocar as interações entre os indivíduos em um contexto social mais amplo da população, comparado com as abordagens tradicionais que geralmente focam em interações diádicas entre animais isolados (Krause et al 2007). Embora de aplicação apenas mais recente, a abordagem de redes sociais em animais já havia sido sugerida anteriormente no livro “Sociobiologia – Uma Nova Síntese” (Wilson, 1975). Wilson reconheceu o potencial da teoria de redes para o estudo de comportamento animal muito antes do desenvolvimento da capacidade computacional capaz de fazer o uso apropriado desta abordagem. Por outro lado, muitos dos avanços conceituais mais significativos só foram desenvolvidos nos anos mais recentes. Em seu estado de arte atual, as redes sociais são capazes de descrever uma boa parte da complexidade da organização social que antes era evasiva a outros métodos. As interações em rede podem representar qualquer tipo de comportamento social, como interações cooperativas, agonísticas, predatórias, competitivas, associativas, lúdicas, só para citar

algumas. Ela pode também investigar a intensidade, frequência e direcionalidade destas interações. O foco de muitos destes estudos tem sido como ocorre o fluxo de informações dentro do grupo e a rede de contato que possibilita a dispersão de doenças (Otterstatter & Thomson, 2007, Naug 2008, Naugh 2009). Esta visão emergente de grupos sociais como redes vêm contribuindo para uma maior percepção de como a aptidão de indivíduos e grupos é gerada interativamente através de seus diferentes níveis de organização biológica (Solé & Goodwin, 2000; Wilson & Dugatkin, 1997; Moore et al, 1997).

A utilização da abordagem de redes sociais mostra-se crítica para um verdadeiro entendimento da estrutura de organização de insetos sociais (Naug, 2009). É através da estrutura da rede de interações que os membros da colônia compartilham informações sobre demandas da colônia e coordenam diversas de suas atividades (Oster & Wilson 1978; Wilson & Hölldobler, 1988). A compreensão da estrutura da interação entre cada indivíduo assim como o seu papel nestas redes pode nos dar informações mais acuradas de como a informação flui em um grupo e como emergem os comportamentos coletivos (Pinter-Wollman et al, 2011). Existem relativamente poucos estudos empíricos que estudam e descrevem a estrutura de rede em insetos sociais (Naug 2008; Naug 2009; Bhadra et al 2009; Sendova-Franks et al 2009; Benjamin & Dornhaus, 2011; Pinter-Wollman et al, 2011). Em formigas, até o momento a maior parte dos estudos concentrou-se em investigar características estruturais básicas como a distribuição do número de interações entre os indivíduos de cada colônia (Sendova-Franks et al 2009; Benjamin & Dornhaus, 2011; Pinter-Wollman et al, 2011). Antes de buscar-se compreender quais fatores podem influenciar na dinâmica da formação destas redes, propomos inicialmente investigar as características estruturais da mesma a fim de descrever qual a sua topologia. Existe a necessidade de uma descrição formal da estrutura destas redes baseada nos avanços recentes na teoria de redes complexas e teoria de grafos (Wey et al, 2008). Procuramos demonstrar através de uma investigação mais detalhada o quanto é possível extrair de informações de cada rede a partir de análises mais elaboradas. Este trabalho visa utilizar uma abordagem pioneira no estudo de redes de interação em insetos sociais, mais especificamente no grupo das formigas. Esta forma de análise pode fornecer novas ferramentas ao se procurar responder questões chaves sobre ecologia comportamental, particularmente em relação à evolução da organização social de insetos e o impacto da estrutura social em processos evolutivos (Krause et al, 2007).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, R. & BARABÁSI, A. L. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of Modern Physics**. v. 74, p. 47-97, 2002.
- ALBERT, R.; BARABÁSI, A.L. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of Modern Physics**. v.74, p. 47–97, 2002.
- AMARAL, L.A.N.; SCALA, A.; BARTHÉLÉMY, M.; STANLEY, H.E. Classes of small-world networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, p.11149–11152, 2000.
- ANDERSON, C. & MCSHEA, D. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**. v.76, p. 211-237, 2001.
- ATLAN, H. On a formal definition of organization. **Journal of Theoretical Biology**. v. 45:, p. 295–304, 1975.
- BARABÁSI A.L. & OLTVAI, Z.N. Network biology: understanding the cell's functional organization. **Nature Reviews Genetics**. v. 5, p. 101-113, 2004.
- BARABÁSI, A. L. **Linked: the New Science of Networks**. Cambridge: Perseus. 2002.
- BARABÁSI, A.L.; ALBERT, R.; JEONG, H. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. **Physica A**. v. 281, p. 69-77, 2000.
- BAR-YAM, Y. **Dynamics of Complex Systems**. Cambridge: Westview Press. 1997
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. v. 100, p. 9383-9387, 2003.
- BHADRA, A.; JORDAN, F.; SUMANA, A.; DESHPANDE, S.; GADAGKAR, R. Comparing social networks of wasp colonies and classrooms: heterogeneity and functioning. **Ecological Complexity**. V. 9, P. 48-55, 2009.
- BLONDER, B. & DORNHAUS, A. Time-ordered networks reveal limitations to information flow in ant colonies. **PLoS One**. v. 6, e20298. 2011.
- BOCCALETTI, S.; LATORA, V.; MORENO, Y.; CHAVEZ, M.; AND HWANGA, D.-U. Complex networks: Structure and dynamics. **Physics Reports**. v.424, p.175–308, 2006.
- BONABEAU E.; DORIGO M.; THÉRAULAZ G. **Swarm Intelligence: from Natural to Artificial Systems**. Oxford: Oxford University Press. p. 8-14. 1999.
- BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG J-L.; ARON, S.; CAMAZINE, S. Self-organization in social insects. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 12, p. 188-193, 1997.

CAMAZINE, S.; DENEUBORG, J.-L.; FRANKS, N.R.; SNEYD, J.; THERAULAZ, G.; BONABEAU, E. **Self-Organization in Biological Systems**. Princeton: Princeton University Press. 2001.

CAPRA, F. **The Turning Point: Science, Society, and the Rising Culture**. New York: Bantam Books. 1983.

CARO G.D. & DORIGO, M. Two ant colony algorithms for best-effort routing in datagram networks. **Proceedings of the Tenth International Conference on Parallel and Distributed Computing and Systems**. v. 98, p.541-546, 1998.

CHEN, W.N. & ZHANG, J. Ant Colony Optimization Approach to Grid Workflow Scheduling Problem with Various QoS Requirements. **IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, Part C: Applications and Reviews**. v. 31, p. 29-43, 2009.

CHRISTAKIS, N.A. & FOWLER, J.H. **Connected: The Surprising Power of Our Social and How They Shape Our Lives**. New York: Little, Brown and Company. 2009

CROFT D.P.; JAMES R.; KRAUSE J. **Exploring Animal Social Networks**. Princeton: Princeton University Press. 2008.

DARWIN, C. R. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray. 1859.

DEGENNE, A. & FORSÉ, M. **Introducing Social Networks**. California: Sage. 1999.

DENEUBOURG, J.-L.; MILLOR, J.; THERAULAZ, G.; DERTAIN, C. Plan d'organisation et population dans les sociétés d'insectes. In: PRIGOGINE I. **L'homme devant l'incertain**. Paris: Odile Jacob, p. 141-155. 2001.

DETRAIN, C. & DENEUBOURG, J.-L. Self-organized structures in a superorganism: do ants "behave" like molecules? **Physics of Life Reviews**. v.3 p.162–187. 2006.

DOBZHANSKY T. **Genetics and the Origin of Species**. New York: Columbia University Press. 1951

DORIGO M. & GAMBARDILLA L. M. Ant Colonies for the Traveling Salesman problem. **BioSystems**. v. 43, p. 73-81, 1997.

DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 99, p. 12917–12922, 2002.

DUNNE, J.A. Food webs. **Encyclopedia of Complexity and Systems Science**. Springer, New York. p. 3661-3682. 2009

FEWELL, J.H. Social Insect Networks. **Science**. v. 301, p. 1867-1870, 2003.

GLADWELL, M. **The Tipping Point: How Little Things Can Make a Big Difference**. New York: Little, Brown. 2000.

GLANSDORFF, P. & PRIGOGINE, I. **Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations**. London: Wiley. 1971.

GORDON, D. M.; PAUL, R. E.; THORPE, K. What is the function of encounter patterns in ant colonies? **Animal Behavior**. v. 45, p. 1083–1100, 1993.

GOSS, S.; ARON, S.; DENEUBOURG, J-L.; PASTEELS, J-M. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften**. v. 76, p. 579-581, 1989.

GREEN J.L.; HASTINGS A.; ARZBERGER P.; AYALA F.; COTTINGHAM K.L.; CUDDINGTON K.; DAVIS F.; DUNNE J.A.; FORTIN M-J.; GERBER L.; NEUBERT, M. Complexity in ecology and conservation: mathematical, statistical, and computational challenges. **Bioscience**. v.55, p.501-510, 2005.

HAKEN, H. **Synergetics: An Introduction**. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag. 1977.

HANNEMAN, R. & RIDDLE, M. **Introduction to Social Network Methods**. Riverside: University of California. 2005.

HEMELRIJK, C.K. Understanding Social Behaviour with the Help of Complexity Science. **Ethology**. v. 108, p. 655-671, 2002.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. **The Ants**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 1990.

HUXLEY J. **Evolution: the modern synthesis**. London: George Allan & Unwin Ltd. 1942

JEONG, H.; MASON, S.P.; BARABÁSI, A.L.; OLTVAI, Z.N. Lethality and centrality in protein networks. **Nature**. v.411, p.41-42. 2001.

KASPER, C & VOELKL, B. A social network analysis of primate groups. **Primates**. v.50, p. 343-356. 2009.

KAUFFMAN S.A. **The origins of order: Self-organization and selection in evolution**. Cambridge: Oxford University Press. 1993.

KRAUSE, J.; CROFT, D.P.; JAMES, R. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.62, p. 15-27, 2007.

LAUGHLIN S.B. & SEJNOWSKI T.J. Communication in neuronal networks. **Science**. v. 301, p.1870–1874, 2003.

LUSSEAU, D. The emergent properties of a dolphin social network. **Proceedings of the Royal Society of London B**. v. 270, p.186-188, 2003.

MAYR, E. **This Is Biology: The Science of the Living World**. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1998

MENDEL, G. Versuche über Pflanzenhybriden. **Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn**. v.4, p. 3–47, 1866.

- MOORE, A.J.; BRODIE, E.D.; WOLF, J.B. Interacting phenotypes and the evolutionary process I: Indirect genetic effects and the evolution of social interactions. **Evolution**. v. 51, p. 1352-1362, 1997.
- MORIN, E. **Introdução ao Pensamento Complexo**. Lisboa: Instituto Piaget. 1991.
- MORIN, E. **O problema epistemológico da complexidade**. Lisboa: Europa-América. 1996.
- MOYSON F. & MANDERICK B. The Collective Behaviour of Ants: an Example of Self-Organisation in Massive Parallelism. **Proceedings of the AAI Spring Symposium on Parallel Models of Intelligence**. Stanford, California. 1988.
- NAUG, D. Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 62, p. 1719-1725, 2008.
- NAUG, D. Structure and resilience of the social network as a function of colony size in social insects. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 63, p.1023-1028, 2009.
- NEWMAN, M. E. J. Scientific collaboration networks. I. Network construction and fundamental results. **Physical Review E**, v. 64, p. 1-8, 2001.
- NEWMAN, M. E. J. The structure and function of complex networks. **Society for Industrial and Applied Mathematics Review**, v. 45, p. 167-256, 2003.
- NICOLS G. & PRIGOGINE, I. **Self-organization in non-equilibrium systems**. New York: Wiley & Sons. 1977.
- OSTER G.F & WILSON E.O. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton: Princeton University Press. 1978.
- OTTERSTATTER, M.C.; THOMSON, J.D. Contact networks and transmission of an intestinal pathogen in bumble bee (*Bombus impatiens*) colonies. **Oecologia**. v. 154, p. 411-421, 2007.
- PACALA, S.W.; GORDON, D.M.; GODFRAY, H.C.J. Effects of social group size on information transfer and task allocation. **Evolutionary Ecology**. v. 10, p. 127-165, 1996.
- PAGE, R.E. & MITCHELL, S.D. Self- organization and the evolution of division of labor. **Apidologie**. v. 29, p. 171-190, 1998.
- PINTER-WOLLMAN, N.; WOLLMAN, R.; GUETZ, A.; HOLMES, S.; GORDON, D.M. The effect of individual variation on the structure and function of interaction networks in harvester ants. **Journal of the Royal Society Interface**. v. 8, p.1562-1573, 2011.
- POPPER, K. Is Falsifiability the Touchstone of Scientific Rationality? Karl Popper Versus Inductivism. In: COHEN, R.S.; FEYERABEND, P.K.; WARTOFSKY M.W. **Essays in Memory of Imre Lakatos**. Boston Studies in the Philosophy of Science. Dordrecht: Reidel. v.39, p. 213–252. 1976
- PRIGOGINE I. **La fin des certitudes: temps, chaos et les lois de la nature**. Paris: Editions Odile Jacob. 1996.

- PROULX, S.R.; PROMISLOW, D.E.L.; PHILLIPS, P.C. Network thinking in ecology and Evolution. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 20, n. 6, p. 345-353, 2005.
- RAVASZ, E.; SOMERA, A. L.; MONGRU, D. A.; OLTVAI, Z. N.; BARABÁSI, A.L. Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. **Science**. v.297, p.1551-1555, 2002.
- SCOTT J. **Social network analysis**. London: Sage. 2000
- SEELEY, T.D. Honey Bee Colonies are Group-Level Adaptive Units. **The American Naturalist**. v. 150, p. 22-41, 1997.
- SENDOVA-FRANKS, A. B.; HAYWARD, R.; WULF, B.; KLIMEK, T.; JAMES, R.; PLANQUE, R.; BRITTON, N. F.; FRANKS, N. R. Emergency networking: Famine relief in ant colonies. **Animal Behaviour**. V. 79, P. 473-485, 2010.
- SOLÉ, R.; GOODWIN, B.C. **Signs of Life: How Complexity Pervades Biology**. New York: Basic Books. 2000.
- STROGATZ, S. H. Exploring complex networks. **Nature**. v. 410, p. 268-276, 2001.
- STROGATZ, S. H. Exploring complex networks. **Nature**. v. 410, p. 268–276, 2001.
- STURTEVANT, A. H. The early Mendelians. **Proceedings of the American Philosophical Society**. v. 109, p. 199-204, 1965.
- SUNDARESAN, S.R.; FISCHHOFF, I.R.; DUSHOFF, J.; RUBENSTEIN, D.I. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. **Oecologia**, v.151, p.140-149, 2006.
- THERALAUZ, G.; BONABEAU, E.; DENEUBOURG, J. L. The origin of nest complexity in social insects. **Complexity**. v. 3, p. 15–25, 1998.
- VERA-LICONA, P.; LAUBENBACHER, R. Inference of ecological interaction networks. **Annales Zoologici Fennici**. v. 45, p. 459-464, 2008.
- WASSERMAN, S. & FAUST, K. **Social Network Analysis: Methods and Applications**. New York: Cambridge University Press. 1994.
- WATTS, D. J. **Six Degrees: the Science of a Connected Age**. New York: W.W. Norton. 2003.
- WEAVER, W. Science and complexity. **American Scientist**. v. 36, p.536-544, 1948
- WEY, T; BLUMSTEIN, D.T; SHEN, W; JORDAN, F. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. **Animal Behaviour**. v.75, p. 333-344. 2008
- WEY, T; BLUMSTEIN, D.T; SHEN, W; JORDAN, F. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. **Animal Behaviour**. v.75, p. 333-344. 2008
- WHEELER, W.M. The ant-colony as an organism. **Journal of Morphology**. v. 22, p. 307–325, 1911.

WHITEHEAD, H. **Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis**. Chicago: University of Chicago Press. 2008.

WILSON, D. S., & WILSON, E. O. Evolution "for the good of the group". **American Scientist**. v. 96, p. 380-389, 2008.

WILSON, D.S. & DUGATKIN, L.A. Group selection and assortative interactions. **The American Naturalist**. v. 149, p. 336-351, 1997.

WILSON, E. O. & HÖLLDOBLER, B. Dense heterarchies and mass communication as the basis of organization in ant colonies. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 3, p. 65–68, 1988.

WILSON, E.O. **Sociobiology: The New Synthesis**. Cambridge: Harvard University Press. 1975.

ZHANG, J.; CHUNG, H.; LO, W.J.; HUANG, T. Extended Ant Colony Optimization Algorithm for Power Electronic Circuit Design. **IEEE Transactions on Power Electronic**. v. 24, p. 147-162, 2009.

## **CAPÍTULO 2**

### **TEORIA DE GRAFOS E ANÁLISES DE REDES SOCIAIS: EMBASAMENTO METODOLÓGICO**

## 2. INTRODUÇÃO

O termo “rede” é aplicável a qualquer sistema no qual é possível criar uma representação matemática abstrata de um grafo, em que os vértices referem-se aos elementos deste sistema e o conjunto de ligações entre estes vértices representam a relação ou interação de seus elementos (Barrat et al, 2008). A utilização da teoria de grafos permite representar de forma conveniente as inter-relações em sistemas complexos, no qual a caracterização do sistema implica no mapeamento das interações entre um grande número de elementos. Devido ao desenvolvimento da investigação de redes em diversas áreas de estudo diferentes, existe uma vasta terminologia relativa aos termos empregados. Cada um desses campos muitas vezes passaram a utilizar termos próprios para descrever as mesmas métricas ou conceitos. Neste capítulo é descrito minuciosamente cada termo a ser tratado neste trabalho, de modo a padronizar a terminologia que será utilizada ao longo de seu desenvolvimento e facilitar a comparação com outras investigações. Quando na ausência de referências, as informações presentes neste capítulo relacionadas a descrição das propriedades e métricas de redes complexas foi baseada no trabalho de Barrat et al (2008).

### 2.1 Definição de grafo

Um grafo  $G$  é definido por um par de conjuntos  $G = (V, \mathcal{E})$ , no qual  $V$  é um conjunto não-vazio de elementos contáveis, denominados *nós* ou *vértices*, e  $\mathcal{E}$  é um conjunto de pares não-ordenados de diferentes vértices, denominados *interações*, *ligações* ou *arestas*. Ainda, as arestas podem ser denominadas de *arcos* quando é definido um direcionamento para a aresta. Os vértices podem ser referidos pela sua ordem  $i$  no conjunto  $V$ . Uma aresta  $e = (i, j)$  une os vértices  $i$  e  $j$ , de modo que estes podem ser denominados vértices *adjacentes*, *conectados* ou *vizinhos*. Quando um grafo é dito não-direcionado (Figura 2.1) o par de uma ligação  $e = (i, j)$  conecta os vértices em ambas as direções, isto é, não existe qualquer relação implícita de direcionalidade entre os dois vértices. Por outro lado, em um grafo direcionado (ou digrafo, Figura 2.1) a ligação  $e = (i, j)$  representa um par ordenado de modo que  $(i, j) \neq (j, i)$ . Neste caso, a presença de uma aresta direcionada entre  $i$  e  $j$  não implica na presença de uma aresta direcionada no sentido inverso. Um grafo é representado matematicamente através de uma matriz de adjacência. Em análise de redes sociais, a matriz de adjacência também

pode ser referida como sociomatrix ou sociograma (Croft et al, 2008). Uma matriz de adjacência relativa a uma rede de  $N$  vértices é definida da seguinte maneira:

$$\mathbf{M}_{N \times N} = [a_{ij}]_{N \times N}$$

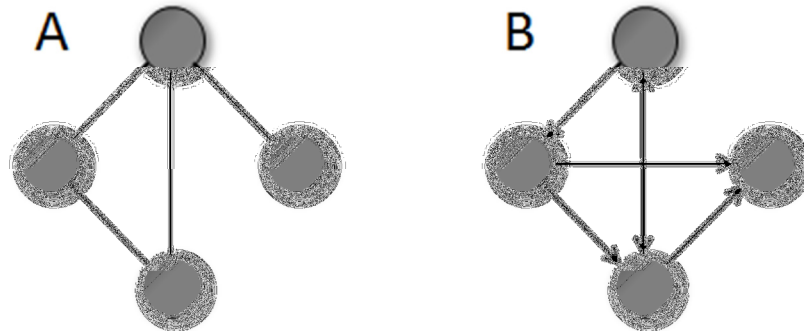


FIGURA 2.1 REPRESENTAÇÃO DE UM GRAFO NÃO-DIRECIONADO (A) E DIRECIONADO (B).

Ao termo  $a_{ij}$  é atribuído o valor de 1 caso ocorra uma interação entre os elementos  $i$  e  $j$ , e “zero” caso contrário. As linhas da matriz referem-se aos elementos que emitem as interações, e as colunas aos elementos que recebem as interações. Em redes no qual é levado em consideração a frequência de interações entre dois vértices, o valor  $a_{ij}$  pode referir-se ao valor desta frequência. No caso de um grafo não-direcionado, os elementos desta matriz sempre são simétricos. Quando um vértice interage consigo próprio, esta interação é denominada de “loop”. Em muitos casos não convém levar em consideração tal interação, de modo que os elementos da diagonal principal da matriz são elementos vazios.

## 2.2 Características estruturais

A característica mais básica de uma matriz é a sua *conectância* (densidade da matriz, ou ainda, preenchimento), que refere-se ao percentual de interações que de fato ocorrem em relação ao total de conexões possíveis. A conectância de uma matriz de adjacência é dada como:

$$C = \frac{L}{N^2}$$

Onde  $L$  refere-se ao número total de arestas da rede, o  $N$  o número de elementos. Em matrizes que não admitem *loops* (como no caso de sociogramas) ainda é necessário uma

pequena modificação da fórmula, pois não é necessário considerar as possíveis interações de cada elemento consigo próprio. Deste modo, a conectância é definida por:

$$C = \frac{L}{(N^2 - N)}$$

### 2.3 Caminhos e distâncias

Uma característica fundamental na estrutura de um grafo é como se configura a acessibilidade entre diferentes vértices. Em outras palavras, como é possível transitar entre diferentes nós de uma rede seguindo as conexões já estabelecidas para determinado grafo. Em um componente totalmente conectado de uma rede, é possível acessar cada vértice da rede a partir de qualquer outro. Tal estrutura de “caminhos” define diversas propriedades da rede e apresenta diversas consequências para a sua dinâmica. Desta forma, o caminho  $\mathcal{P}_{i_0, i_n}$  de um grafo  $G = (V, \mathcal{E})$  é definido por uma coleção ordenada de  $n+1$  vértices  $V_p = \{i_0, i_1, \dots, i_n\}$  e  $n$  arestas  $\mathcal{E} = \{(i_0, i_1), (i_1, i_2), \dots, (i_{n-1}, i_n)\}$  de modo a conectar dois vértices do grafo  $G$ . O comprimento do caminho, ou número de passos, é dado por  $n$ .

A distância geodésica (ou simplesmente distância) entre dois vértices é dada pelo caminho de menor comprimento ( $l_{ij}$ ) entre ambos. O número de caminhos  $N_{ij}$  de tamanho  $n$  entre dois vértices  $i$  e  $j$  é calculado pelo elemento  $ij$  da  $n$ -ésima potência da matriz de adjacência  $N_{ij} = (\mathbf{X}^n)_{ij}$ . Quando não existe qualquer caminho possível entre dois vértices do grafo, define-se  $l_{ij}$  como igual a infinito. A menor distância entre dois vértices coincide em grafos não-direcionados, porém a recíproca nem sempre é verdadeira em grafos direcionados.

Outras duas métricas importantes relacionadas ao tamanho do grafo são o diâmetro ( $d_G$ ) e o caminho mínimo médio ( $l_m$ ). O diâmetro é definido como o maior valor de geodésica presente em um grafo:

$$d_G = \max_{i,j} l_{ij}$$

O caminho mínimo médio, por sua vez, é definido pelo valor médio de  $l_{ij}$  de todos os possíveis pares da rede:

$$l_m = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{ij} l_{ij}$$

## 2.4 Índices de centralidade

As medidas de centralidade permitem quantificar qual a importância estrutural de um indivíduo em um grupo (Freeman, 1979; Friedkin, 1991). O grau ou conectividade ( $k_i$ ) de um vértice  $i$  é definido como o número total de interações realizadas pelo mesmo vértice. Em grafos direcionados, é ainda feita a distinção entre graus de entrada (*in-degree*:  $k_{in,i}$ ) e graus de saída (*out-degree*:  $k_{out,i}$ ) das interações. Deste modo, o grau total do vértice é dado pela soma dos graus de saída e graus de entrada. Quando um elemento realiza uma interação em *loop*, este grau é contado duas vezes. A definição formal para estas medidas são:

$$k_{in,i} = \sum_j (x_{ji}), \quad k_{out,i} = \sum_j (x_{ij}), \quad k_i = k_{in,i} + k_{out,i}$$

O coeficiente de agrupamento (em inglês, *clustering coefficient*) de um vértice é uma medida do quanto a rede ao redor de algum vértice é unida entre si (Figura 2.2). Esta medida em alguns casos também é denominada de “transitividade”, segundo Wasserman & Faust (1994). A sua propriedade implica que dado o vértice  $i$  conectado simultaneamente a  $j$  e  $l$ , deve haver uma ligação entre  $j$  e  $l$ . Dado o vértice  $i$ , o seu coeficiente de agrupamento ( $CA_i$ ) é definido pelo número de interações entre todos os vizinhos do vértice  $i$  racionalizado pelo número total possível de interação entre eles:

$$CA_i = \frac{e_i}{k_i(k_i - 1)/2}$$

O número de interações entre os vizinhos  $i$  ( $e_i$ ) pode ser computado da seguinte forma, em termos da matriz de adjacência  $\mathbf{M}$ :

$$e_i = \frac{1}{2} \sum_{j,l} x_{ij} x_{jl} x_{li}$$

Os valores de  $CA_i$  sempre variam entre 0 e 1. Caso o vértice seja desconectado de qualquer outro, é atribuído automaticamente o valor de  $CA_i \equiv 0$ . O coeficiente de agregação final da rede é a média aritmética entre todos esses valores:

$$CA = \frac{1}{N} \sum_i^N C(i)$$

Uma maneira alternativa de calcular o coeficiente de agrupamento da rede é dividir o número de tríades fechadas (todas as combinações de três vértices da rede que apresentam interações entre todos os seus nós) pelo número total de tríades possíveis:

$$CA_{\Delta} = \frac{3 \times \text{número de tríades fechadas}}{\text{número total de tríades possíveis}}$$

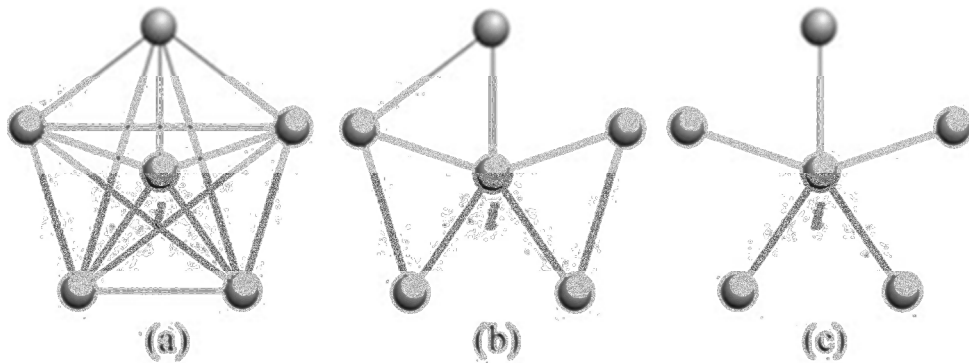


FIGURA 2.2 EXEMPLO DE UM CONJUNTO DE VÉRTICES E OS VALORES DO COEFICIENTE DE AGRUPAMENTO PARA O VÉRTICE CENTRAL. A) VÉRTICE COM VALOR  $CA_i$  MÁXIMO (IGUAL A UM), NO QUAL TODOS OS NÓS VIZINHOS REALIZAM INTERAÇÃO ENTRE SI. B) VÉRTICE COM VALOR DE  $CA_i$  INTERMEDIÁRIO, NO QUAL SOMENTE PARTE DOS NÓS VIZINHOS REALIZAM INTERAÇÃO ENTRE SI. C) VÉRTICE COMO VALOR DE  $CA_i$  MÍNIMO (IGUAL A ZERO), POIS NENHUM NÓS VIZINHO REALIZA INTERAÇÃO COM OS OUTROS.

## 2.5 Distribuição de graus

A distribuição de graus  $P(k)$  é uma das mais importantes descrições da topologia de uma rede, de modo que para diferentes padrões de distribuições são atribuídas denominações específicas (Amaral et al, 2000). A distribuição de graus é definida como a probabilidade de que determinado vértice da rede escolhido ao acaso possua o grau  $k$  (Albert & Barabási, 2002). Ela é descrita através de um histograma da frequência cumulativa de todos os graus da rede (Barrat et al, 2008). A utilização de uma distribuição cumulativa evita a contagem de intervalos nulos ( $P_{cum}(k) = 0$ ), de modo a permitir descrições mais acuradas e minimizar a presença de ruídos nos dados (Dunne et al, 2002). A discriminação entre diferentes classes de topologias é feita por uma análise do melhor ajuste de correlação da distribuição da frequência cumulativa de  $P(k)$  a funções específicas. Existem três modelos principais de distribuição que caracterizam diferentes topologias de redes:

- (i) Distribuição de frequência exponencial, associada à topologia de rede de escala-única ou rede aleatória:

$$P(k) \sim \exp(-yk);$$

- (ii) Distribuição em lei de potência, associada à topologia de rede livre-de-escala:

$$P(k) \sim k^{-\gamma}$$

- (iii) Distribuição de lei de potência truncada, caracterizada por uma distribuição de frequência que decresce como uma lei de potência com uma “cauda longa”. Uma rede com esta topologia é denominada de rede em larga-escala:

$$P(k) \sim k^{-\gamma} \exp(-k/k_x)$$

Para facilitar a visualização destas distribuições, os dados são plotados em um gráfico com eixos de escala logarítmica. Desta maneira, a distribuição adquire um novo aspecto:

- (i) a distribuição exponencial decresce como uma curva de concavidade apontada para baixo; (ii) a distribuição em lei-de-potência decresce como uma reta; (iii) uma combinação das duas anteriores, apresentando um truncamento verticalizado no seu final (Figura 2.3).

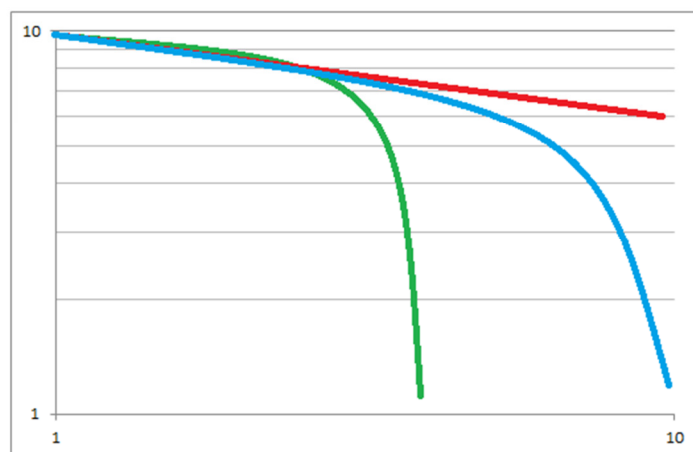


FIGURA 2.3 TRÊS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS EM DIFERENTES TOPOLOGIAS DE REDES. VERDE: DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL PARA REDES DE ESCALA-ÚNICA OU ALEATÓRIAS; VERMELHO: DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA PARA REDES LIVRE-DE-ESCALA; AZUL: DISTRIBUIÇÃO DE LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA PARA REDES DE LARGA-ESCALA.

## 2.6 Tipos de redes

Diversos estudos acerca de redes complexas detectaram que muitas das redes estudadas no mundo real possuem características peculiares em comum. Estas características referem-se principalmente a padrões semelhantes no conjunto de métricas que a descrevem. Embora na teoria de grafos exista uma infinidade de possibilidades de tipos de redes, concentramo-nos aqui nos tipos mais comuns e de maior relevância para este trabalho:

### 2.6.1 Rede regular

Uma rede regular (Fig 2.4) configura-se como o tipo mais simples de rede. Todos os vértices possuem o mesmo número de graus  $k$ . Caso seja um grafo direcionado, este deve satisfazer à condição de que os graus de saída sejam numericamente equivalentes aos graus de entrada (Chen, 1997). Um grafo regular com vértices de grau  $k$  é denominado um grafo  $k$ -regular. Nestas redes, os coeficientes de agrupamento e o caminho mínimo médio são caracterizados por valores elevados (Watts & Strogatz, 1998).

### 2.6.2 Rede aleatória

Um grafo aleatório (Fig 2.4) é definido como um grafo  $G_{N,M}$  por  $N$  vértices no qual todas as  $M$  interações são determinadas ao acaso, e  $N$  e  $M$  são parâmetros fixos (Erdős-Rényi, 1959). No modelo de Erdős-Rényi, as arestas são posicionadas ao acaso por uma probabilidade  $p$  fixa, sendo escolhidas entre as  $N(N-1)/2$  possibilidades existentes. Para estes valores, existem  $C_{N(N-1)/2}^M$  grafos possíveis que formam um espaço de probabilidade equiprovável para cada grafo. E a probabilidade de obtê-lo para valores de  $N$  e  $M$  fixos são:

$$P(G) = p^m(1 - p)^{N(N-1)/2 - m}$$

O grafo aleatório  $G_{n,p}$  geralmente tem uma distribuição de graus binomial. Para um  $N$  grande e  $\langle k \rangle$  fixo, a distribuição dos graus é aproximada por uma distribuição de Poisson:

$$P(k) = e^{-\langle k \rangle} \frac{\langle k \rangle^k}{k!}$$

Redes menores formadas de acordo com este modelo tendem a ter uma distribuição de graus bem ajustada pelo modelo de distribuição exponencial (Barabási & Albert, 1999). As redes aleatórias costumam ser caracterizadas por um baixo valor do coeficiente de agrupamento e caminho mínimo médio (Watts & Strogatz, 1998).

### 2.6.3 Rede de mundo pequeno

As redes de mundo pequeno (Fig 2.4) foram propostas pela primeira vez por Watts e Strogatz (1998), de modo a descrever melhor como poderiam ser as características das redes no mundo real. No modelo proposto, as redes são inicialmente construídas como grafos  $k$ -regulares. À partir disto,  $m$  interações são aleatoriamente realocadas com uma probabilidade  $p$  de conectar-se a outro vértice (Fig 2.4). Comparando as propriedades destas redes com redes aleatórias de mesmo parâmetro  $N$  e  $M$ , as redes de mundo pequeno possuem um coeficiente de agrupamento consideravelmente maior, porém mantendo um baixo valor do caminho médio. Estas redes passaram a descrever diversos tipos de sistemas, entre eles redes sociais (Watts & Strogatz, 1998), redes tróficas (Montoya & Solé, 2002) e redes comportamentais (Bhadra et al, 2009) com uma precisão e realidade muito maior do que redes simplesmente aleatórias.

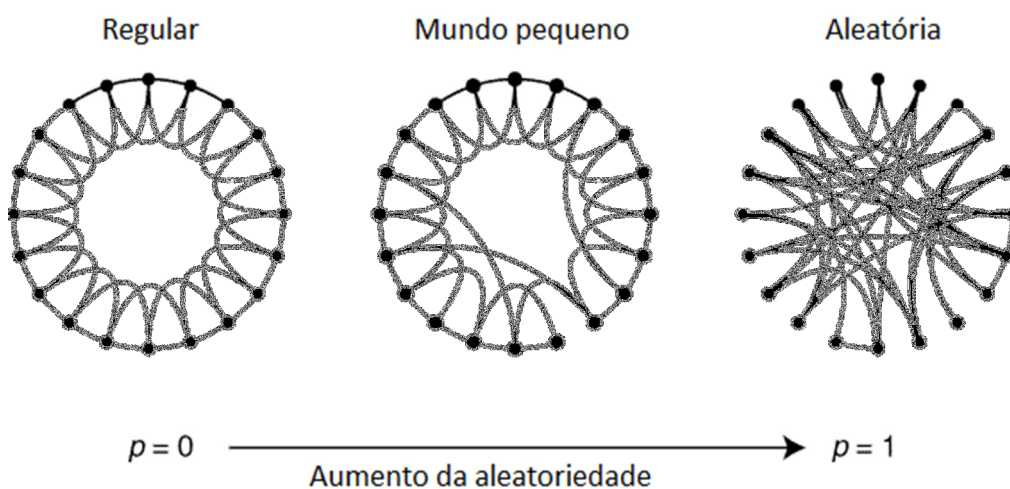


FIGURA 2.4 – UM GRAFO EM FORMATO DE ANEL, COM VINTE NÓS E QUATRO LIGAÇÕES PARA CADA. AS LIGAÇÕES SÃO REDIRECIONADAS ALEATORIAMENTE DE ACORDO COM UMA PROBABILIDADE  $P$  (WATTS & STROGATZ, 1998).

### 2.6.4 Rede livre-de-escala

Uma rede com topologia livre-de-escala é bem descrita por possuir uma distribuição de graus que decresce como uma lei de potência. Esta estrutura implica em um número muito elevado de nós que realizam um baixo número de interações. Entretanto, alguns poucos nós destacam-se nesta rede por possuírem um número significativamente alto de interações que dominam o grafo. Estes vértices são denominados de “*hubs*”, e constituem os vértices de maior importância estrutural da rede (Barabási, 2003). A existência de *hubs* por sua vez não é prevista pelo modelo de redes aleatórias de Erdős-Renyi (Barabási & Albert, 1999). As redes livre-de-escala já foram descritas em uma variedade de redes analisadas com base em dados empíricos, como a topologia de endereços da internet, metabolismo celular, rede regulatória de proteínas, relacionamentos sexuais, rede de co-autoria de artigos científicos e rede de colaboração de atores em filmes (Watts & Strogatz, 1998; Barabási et al, 2000; Wagner & Fell, 2000; Newman, 2001a; Newman 2001b; Newman 2001c; Albert & Barabási, 2002). O primeiro modelo de formação de uma rede livre-escala foi proposto por Barabási & Albert (1999) com base em dois mecanismos: crescimento contínuo e ligação preferencial. Inicialmente é criada uma rede com  $m_0$  vértices, conectados entre si. Durante sucessivos passos, um vértice com  $m$  arestas são adicionados ao grafo que ligam-se aos vértices pré-existentes. A probabilidade destes vértices conectarem-se aos vértices já presente nas redes é definido pela proporção de ligações já existente em cada nó:

$$\prod(k_i) = \frac{k_i}{\sum_{k=1}^N k_i}$$

no qual  $\prod(k_i)$  representa a probabilidade de conectividade do  $i$ -ésimo vértice,  $k_i$  o seu grau do vértice  $i$ , e  $N$  o número de vértices para qualquer instante da formação da rede. Os dois mecanismos devem ser simultaneamente satisfeitos para o surgimento de uma rede livre-de-escala. Caso um deles não esteja presente no modelo de formação da rede, ela não conseguirá formar esta topologia (Barabási & Albert, 1999). As redes livre-de-escala possuem características relevantes, como a robustez à perda aleatória de vértices (Albert & Barabási, 2002). Por outro lado, apresentam uma vulnerabilidade particular quanto à remoção de *hubs*, pois a eliminação dos vértices que seguram a maior parte das conexões resulta da fragmentação da rede e ao colapso de seu funcionamento, visto que são perdidas boa parte das suas características originais (Albert & Barabási, 2002).

### 2.6.5 Rede de larga escala

Embora as redes livre-de-escala sejam amplamente descritas para redes reais, uma topologia muito semelhante é representada pelas redes denominadas de “larga-escala” (Amaral et al, 2000). Estas redes apresentam como característica um limite em relação a quantas ligações os seus vértices mais conectados podem suportar. A sua formação se dá por variações do modelo de Barabási-Albert. Estas variações ocorrem devido a mecanismos adicionais aos já citados crescimento contínuo e ligação preferencial. Entre eles podemos citar o “envelhecimento” dos vértices, que a partir de um determinado número de passos não podem mais receber novas ligações. Outro mecanismo que gera esta configuração é o custo de adicionar novas ligações ou limite da capacidade do vértice (Amaral et al, 2000). Esta restrição pode ocorrer devido a limitações físicas ou temporais dos *hubs* estabelecerem um número muito alto de ligações. Estas tipo de rede representa bem diversas redes já estudadas como o de redes de aeroportos, redes sociais de atores e determinados sistemas ecológicos (Amaral et al, 2000; Jordano et al, 2003).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMARAL, L. A. N.; SCALA, A.; BARTHÉLÉMY, M.; STANLEY, H. E. Classes of small-world networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, p. 11149–11152, 2000.
- ALBERT, R.; A.L. BARABÁSI. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of Modern Physics**. v.74, p. 47–97, 2002.
- BARABÁSI, A-L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. **Science**. v. 286, p. 509-512, 1999.
- BARABÁSI, A.L.; ALBERT, R.; JEONG, H. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. **Physica A**. v. 281, p. 69-77, 2000.
- BARABÁSI, A.L. **Linked: How Everything is Connected to Everything Else and What It Means for Business, Science, and Everyday Life**. Nova York. Plume. 2003.
- BARRAT, A.; BARTHÉLÉMY, M.; VESPIGNANI, A. **Dynamical Processes on Complex Networks**. Cambridge: Cambridge University Press. 2008
- BHADRA, A.; JORDAN, F.; SUMANA, A.; DESHPANDE, S.; GADAGKAR, R. Comparing social networks of wasp colonies and classrooms: heterogeneity and functioning. **Ecological Complexity**. V. 9, P. 48-55, 2009.
- CHEN, W-K. **Graph theory and its engineering applications**. Singapore: World Scientific. 1997.
- CROFT D.P.; JAMES R.; KRAUSE J. **Exploring Animal Social Networks**. Princeton: Princeton University Press. 2008
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 99, p. 12917–12922, 2002.
- ERDÖS, P. & RÉNYI, A. On Random Graphs. **Publicationes Mathematicae**, v. 6, p. 290-297, 1959.
- FREEMAN, L. C. Centrality in social networks: conceptual clarification. **Social Networks**. v. 1, p. 215-239, 1979.
- FRIEDKIN, N. E. Theoretical foundations for centrality measures. **American Journal of Sociology**. v. 96, p. 1478-1504, 1991.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. **Ecology Letters**, v. 6, p.69-81, 2003.
- MONTOYA J.M. & SOLÉ R.V. Small world patterns in food webs. **Journal of Theoretical Biology**. v.214, p.405–412, 2002.

NEWMAN, M. E. J. The structure of scientific collaboration networks, **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 98, p. 404-409, 2001a.

NEWMAN, M. E. J. Scientific collaboration networks. I. Network construction and fundamental results. **Physical Review E**, v. 64, p. 1-8, 2001b.

NEWMAN, M. E. J. Scientific collaboration networks. II. Shortest paths, weighted networks, and centrality. **Physical Review E**, v. 64, p. 1-7, 2001c.

WAGNER, A. & D. FELL. The Small World Inside Large Metabolic Networks. Working Papers 00-07-041. **Santa Fe Institute**. 2000.

WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of “small-world” networks. **Nature**, v. 393, p. 440-442, 1998.

### **CAPÍTULO 3**

#### **PADRÕES DE REDES DE INTERAÇÃO EM COLÔNIAS DE *ODONTOMACHUS CHELIFER***

### 3.1 INTRODUÇÃO

#### 3.1.1 Formicidae e seu comportamento social

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) constituem um grupo consideravelmente diverso de insetos, com 14.887 espécies descritas até hoje (Hymenoptera Name Server, 2012) e grande variação em morfologia, comportamento, história de vida, ecologia e organização social (Smith et al. 2009). Sua distribuição é cosmopolita, distribuindo-se por todas as regiões do planeta, exceto as polares (Wilson & Taylor, 1967). Considera-se que o sucesso evolutivo do grupo está relacionado com a grande variedade de habitats de nidificação, preferências alimentares e seu comportamento social com divisão de trabalho (Wilson, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990). Formigas também apresentam relevante papel ecológico, de modo que em determinados ecossistemas chegam a constituir cerca de 15 a 20% de toda a biomassa animal terrestre (Schultz, 2000) e um terço da biomassa de insetos nas florestas tropicais úmidas da América do Sul (Fittkau & Klinge, 1973).

Uma das características mais marcantes em formigas é o comportamento social altamente desenvolvido (Hölldobler & Wilson, 1990). As formigas formam níveis avançados de sociedade, sendo consideradas insetos eussociais (Hölldobler & Wilson, 2009). A eussocialidade é caracterizada pela presença de sobreposição de gerações em uma mesma colônia, cuidado parental cooperativo, e divisão reprodutiva do trabalho, a qual inclui esterelidade (ou condições próximas à esterelidade) de uma grande parte dos indivíduos da colônia (Hölldobler & Wilson, 1990). Em formigas, a divisão reprodutiva é bastante conspícua, de modo que cada colônia é dividida por um elaborado sistema de castas bem delimitadas (Hölldobler & Wilson, 1990). A integração das atividades e divisão de trabalho é tão bem definida que as colônias de formigas são comumente referidas como super-organismos (Wheeler, 1911). Define-se um super-organismo como uma colônia de indivíduos que apresenta auto-organização na divisão do trabalho e são unidos por um sistema de comunicação bastante próximo (Hölldobler & Wilson, 2009). Este sistema representam um nível superior na hierarquia de organização em seres vivos, e forças seletivas atuam sobre a colônia como um todo e não ao nível individual. A coesão da colônia é mantida por uma intensa e constante comunicação entre seus indivíduos através de sinais químicos e táteis (Hölldobler & Wilson, 2009).

### 3.1.2. *Odontomachus chelifer*

*Odontomachus chelifer* (Fig 3.1) é uma formiga da subfamília Ponerinae de hábitos primariamente carnívoros, cuja distribuição se estende do México até o norte da Argentina (Brown, 1976). Descrições da história natural do grupo indicam que *O. chelifer* possui hábito forrageador solitário no qual procuram alimento sobre a superfície do solo e na serrapilheira, e ocasionalmente sobre a vegetação baixa e troncos de árvores (Fowler, 1980). Sua dieta concentra-se na predação de pequenos artrópodes (Fowler, 1980), embora também tenha sido relatada uma dieta mais oportunista que compreende pequenos frutos, óleos de sementes e líquidos açucarados (Passos & Oliveira 2003, Passos & Oliveira 2004, Núñez et al 2010). Como característico do gênero, os ninhos são localizados abaixo do solo e seu tamanho varia de alguns poucos centímetros até 1,5 metros de profundidade (Cerquera & Tschinkel, 2009). O número de indivíduos de cada colônia pode chegar até por volta de 200 indivíduos (Hölldobler & Wilson, 1990). As colônias podem ser mono ou poligínicas (Medeiros et al, 1992) e existem evidências de polidomia (observação pessoal). Indivíduos do gênero *Odontomachus* podem ser reconhecidas pela presença de um par de mandíbulas lineares e alongadas, inseridas no centro da margem anterior da cabeça contendo 2 dentes apicais, capazes de abrirem-se em até 180 graus. A margem occipital da cabeça forma uma convergência em formato de “V”, que se prolonga pela porção mediana em direção aos lobos frontais (Bolton, 1995). Os caracteres diagnósticos da espécie que a distingue são a presença de finas estrias longitudinais na superfície dorsal da cabeça e estrias transversais na superfície dorsal do gáster (Brown, 1976). Um comportamento bastante específico do grupo está relacionado ao uso de suas mandíbulas. A partir da sua aplicação em ângulos pré-determinados em relação ao substrato ou outro ponto de apoio, elas podem regular diferentes tipos de saltos utilizando para a força de propulsão a energia elástica armazenada nos músculos da mandíbula. Longos cílios mandibulares atuam como gatilho da propulsão balística realizada por suas mandíbulas articuladas, podendo gerar forças até 400 vezes maior que o peso do corpo do indivíduo (Patek et al. 2006; Spagna et al. 2008). Quando posicionada de modo a fechar sobre uma superfície consideravelmente rígida, o indivíduo é lançado a uma distância horizontal considerável do local onde estava, manobra denominada “*bounce jump*”. Quando dobradas perpendicular em relação ao solo, o fechamento da mandíbulas pode lançar o indivíduo uma altura de 6 a 8 cm, manobra

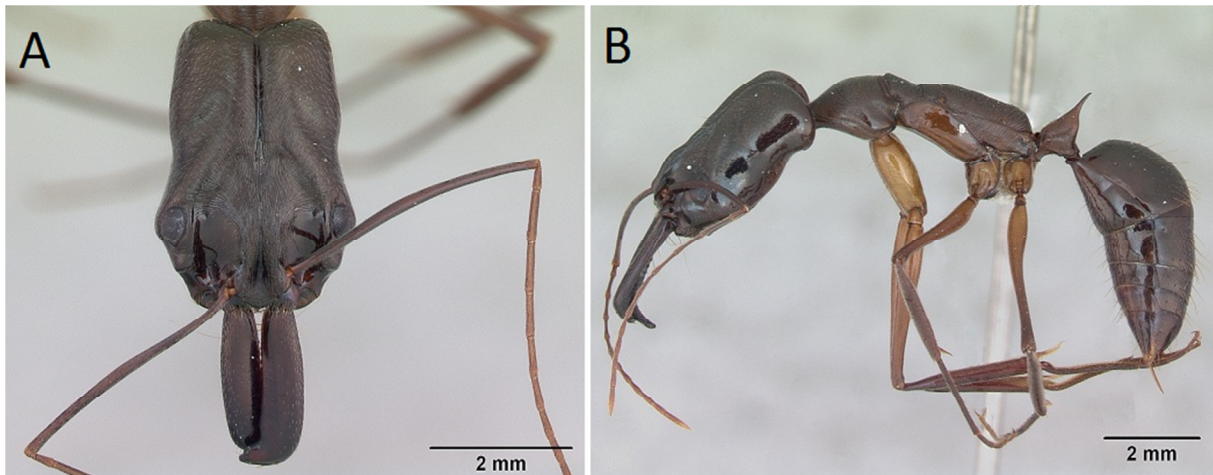


FIGURA 3.1: ODONTOMACHUS CHELIFER A. VISTA FRONTAL DA CABEÇA B. VISTA LATERAL DO CORPO. FONTE: ANTWEB (2012)

utilizada para esquivar-se de potenciais ameaças e denominada de “*escape jump*” (Patek et al. 2006). A possibilidade de tal comportamento decorre de adaptações fisiológicas e morfológicas específicas dentro do gênero (Patek et al. 2006). Hipotetiza-se de que o surgimento de tais comportamentos tenha ocorrido por cooptação comportamental devido a variações contexto-dependentes no uso da mandíbula (Spagna et al, 2009).

A integração social destas formigas se manifesta através de uma variedade de comportamentos sociais altamente desenvolvidos. Dois comportamentos de merecido destaque são a limpeza social (em inglês, *alo-grooming*) e os conflitos agonísticos ritualizados (Fig 3.2) (Hölldobler & Wilson, 1990, Powell & Tschinkel, 1998). A limpeza social desempenha diversos papéis importantes dentro da colônia. Estes incluem principalmente o compartilhamento de sinais químicos, processos de higienização e controle da transmissão potencial de patógenos (Resh & Carde, 2003; Nielsen et al, 2010). Os conflitos agonísticos ritualizados (daqui para frente denominados “*interação de dominância*”) são importantes para a definição de uma hierarquia dentro do formigueiro, mesmo entre operárias. Eles permitem a resolução dos conflitos sem a necessidade de confrontos diretos que poderiam representar um gasto desnecessário de energia para a colônia e ainda evitam danos físicos que poderiam prejudicar a taxa de sobrevivência dos indivíduos. Por fim, hipotetiza-se que tais interações agonísticas possam desempenhar um papel fundamental da divisão de trabalho dentro das colônias (Powell & Tschinkel, 1998). Em *O. chelifer*, tais comportamentos ritualizados ocorrem através de “*duelos antenais*”. Os dois indivíduos que irão participar do conflito posicionam suas cabeças uma de frente para a outra, e tremulam

a antena encostando a ponta dos flagelos antenais sobre a região dorsal da cabeça da outra operária. Esta tremulação ocorre a uma frequência muito rápida, possibilitada pela utilização de músculos específicos que regem os movimentos da antena (Ehmer & Gronenberg, 1997). O embate é decidido pela operária que tiver oscilado a antena com maior frequência de movimentos (Powell & Tschinkel, 1998).

Devido à importância destas interações na manutenção e sobrevivência da sociedade, a eficiência destes processos pode refletir a própria aptidão evolutiva de cada colônia (Moore et al, 1997). Tendo em vista que as colônias de formigas são ótimos modelos para estudo de organismos sociais como sistemas complexos (ver Capítulo 1), utilizando o embasamento metodológico de redes sociais (ver Capítulo 2), e dada a escassez de investigações de redes sociais em comportamentos específicos de insetos sociais (Krause et al, 2007), buscamos neste capítulo descrever como ocorre a rede de interação social de *O. Chelifer* em relação aos comportamentos de limpeza social e interações de dominância.

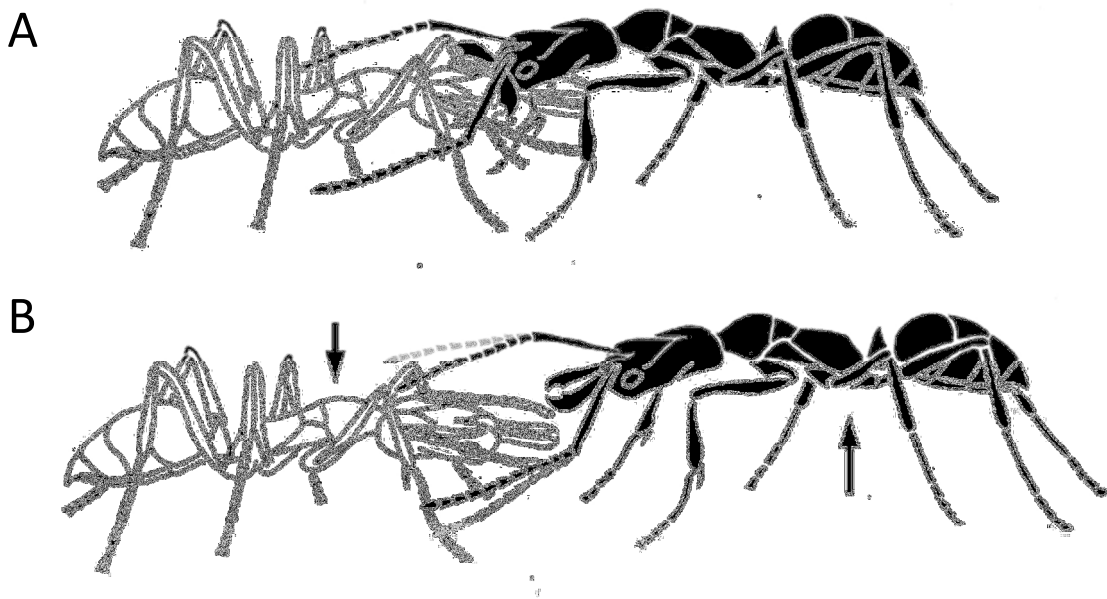


FIGURA 3.2 ILUSTRAÇÃO DE DOIS COMPORTAMENTOS SOCIAIS EM ODONTOMACHUS CHELIFER DE MERCIDO DESTAQUE. A: COMPORTAMENTO DE LIMPEZA SOCIAL. B: COMPORTAMENTO DE DUELO ANTENAL (POWELL & TSCHINKEL, 1998).

## **3.2 OBJETIVOS**

### **3.2.1 Objetivo Geral**

O presente trabalho visa investigar a estrutura de redes de interação social em colônias da espécie *Odontomachus chelifer* utilizando a metodologia de análise de redes sociais.

### **3.2.2 Objetivos Específicos**

- Caracterizar estruturas topológicas básicas das redes de interação em micro escala, a citar: conectância, índice de proximidade, coeficiente de agregação, caminho mínimo médio e diâmetro geodésico.
- Caracterizar estruturas topológicas das redes de interação em macro escala: característica do tipo de rede e distribuição de graus.
- Estabelecer a relação da evolução de características estruturais chave ao longo do tempo e de acordo com o tempo de amostragem.
- Comparar as estruturas descritas com outros estudos de redes de comportamento em diferentes grupos de animais.

### 3.3 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.3.1 Coleta da colônia e criação em laboratório

O rastreamento dos ninhos de *Odontomachus chelifer* foi realizado entre abril e maio de 2011. As coletas se deram no Centro Politécnico (-49,234 S; -25,448 O) e no Museu de História Natural Capão da Imbuia -49,220 S; -25,436 O), Curitiba, Paraná, Brasil. Para localização dos ninhos, iscas de sardinha foram colocadas em transectos no campo a uma distância aproximada de 5 metros cada. Caso algum indivíduo forrageador fosse encontrado perto da isca, este era acompanhado em todo o seu trajeto até a entrada do ninho. Adicionalmente, foi realizada a busca ativa da entrada dos ninhos em locais propícios como embaixo de troncos e pedras. Após a localização e marcação da entrada dos formigueiros, foram escavados os ninhos de *O. chelifer*. Para cada um, escavou-se uma trincheira circular a uma pequena distância da abertura e com profundidade suficiente para a coleta de toda a colônia. Os indivíduos foram capturados com pinças e acondicionados em caixas de plástico até serem levados ao laboratório.

No laboratório, as colônias foram inicialmente mantidas em caixas plásticas com três ou quatro tubos de ensaio contendo algodão umedecido e reserva de água no fundo. A alimentação era composta de dieta artificial (Bhatkar & Whitcomb, 1970) e larvas de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758, fornecida em intervalos de dois a três dias (Hölldobler & Wilson, 1990).

#### 3.3.2 Observação dos comportamentos

Cada formiga foi colorida com tinta especial para aerodelismo de secagem rápida (Testors®) com combinações individuais de três cores em quatro pontos do corpo: vértice da cabeça, pronoto, primeiro segmento do gáster e seguimentos posteriores do gáster. As observações comportamentais se deram em ninhos de gesso construídos com duas câmaras (Figura 3.3), uma menor e mais próxima da saída e outra maior e mais distante da abertura do ninho. As saídas do ninho e o túnel de ligação entre as câmaras foram escavados com aproximadamente 1,5 cm de altura e 2 cm de comprimento. As extremidades foram revestidas com Fluon® para dificultar a saída de operárias. A parte superior do ninho foi coberta com uma tampa de vidro de modo a permitir a observação das atividades internas

do ninho, e espaços periféricos foram utilizados como arena de forrageamento. No total foram escavadas cinco colônias diferentes, embora apenas três tiveram as rainhas localizadas. Destes, dois ninhos foram escolhidos para a continuação do estudo, e contaram com 68 e 31 indivíduos. Antes das observações, cada colônia permaneceu por ao menos 15 dias em ambiente de temperatura controlada (20º) e regime de iluminação constante para sua aclimatação. Posteriormente, foi registrado um período de 10 horas contínuas do comportamento da colônia, iniciando às 9h e finalizando às 19h. Cada indivíduo foi identificado com uma numeração correspondente. Foram registrados todos os comportamentos de limpeza social e interação agonística e o tempo no qual os eventos ocorreram em relação ao início das observações, em segundos. Os indivíduos que emitiram ou receberam os comportamentos foram identificados e registrados na forma de uma lista de adjacência, da qual foram criadas as matrizes finais de interações.

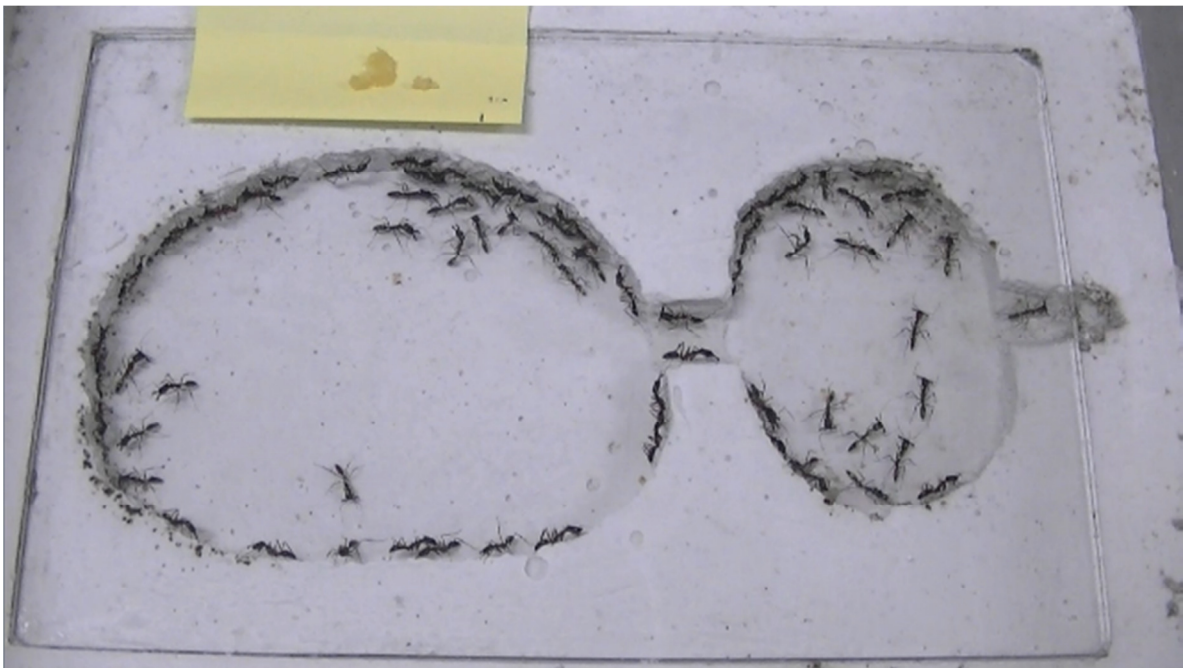


FIG 3.3: ARENA DE FILMAGEM DOS NINHOS ARTIFICIAIS DE *ODONTOMACHUS CHELIFER*.

### 3.3.3 Análise dos dados

As colônias de 68 e 31 indivíduos foram denominadas, respectivamente, de Colônia 1 e Colônia 2. Para cada colônia, foi criada uma matriz de adjacência levando em consideração a soma de todas as interações (**Odo1** e **Odo2**), apenas as interações de limpeza social (**AG1** e **AG2**) e por fim as interações de dominância (**DI1** e **DI2**). As análises de estatísticas e de

estrutura das redes foram conduzidas no software R 2.13.0 utilizando como base os seguintes pacotes: BIPARTITE (Dormann et al, 2009) e SNA (Butts, 2008), IGRAPH (Csardi & Nepusz, 2006), e TIMEORDERED (Blonder & Dornhauss, 2011). Alterações e adaptações nos códigos fonte dos pacotes foram feitas quando necessário, assim como funções e scripts próprios foram criados pelo autor (ver Apêndice II). A representação gráfica das redes foi feita pela representação visual da matriz de adjacência (Dormann et al, 2009) e a visualização do grafo com utilização do algoritmo Fruchterman-Reingold (Fruchterman & Reingold, 1991).

### **3.3.3.1 Métricas básicas**

Para cada rede, medimos o número de vértices ( $N$ ), número de interações ( $L$ ), conectância ( $C$ ), coeficiente de agrupamento ( $CA$ ), caminho mínimo médio ( $L_m$ ) e diâmetro da rede ( $D$ ). Verificamos então se os valores medidos diferem significativamente do esperado ao acaso pela comparação com valores gerados por um modelo nulo. Este modelo consistiu na simulação de  $10^3$  redes aleatórias de Erdős-Rényi com os mesmos parâmetros  $N$  e  $L$  da rede original. As métricas obtidas foram utilizadas para a criação de um intervalo de confiança de 95%, com o qual foram comparadas as métricas originais. Também investigamos se as redes analisadas possuem características de redes regulares, aleatórias ou de mundo pequeno pela análise da combinação dos valores de  $CA$  e  $L_m$  (Capítulo 2).

### **3.3.3.2 Distribuição de graus**

A distribuição de grau foi calculada por um histograma de probabilidade cumulativa de determinado vértice apresentar um número  $k$  de interações (Albert & Barabási, 2002). Em uma primeira análise, a distribuição cumulativa de graus da rede foi ajustada a três modelos diferentes de distribuição (ver Capítulo 2) e comparadas de acordo com o Akaike Information Criterion (AIC). Os ajustes com menor valor de AIC foram considerados como os que melhor descrevem a topologia da rede analisada. Este é o método mais comum para análise de distribuição de graus e discriminação de topologias, sendo amplamente utilizado na literatura (Amaral et al, 2000; Bascompte et al, 2003).

Como houve dúvida em relação à capacidade de inferência do método ao se levar em consideração o pequeno tamanho da distribuição de graus para as redes, avaliamos o comportamento do índice AIC com simulações de distribuições de frequência explicitamente exponenciais. Caso outro modelo seja apontado como possuindo o melhor ajuste, existe a possibilidade de que tal inferência represente um erro de tipo I. Realizamos este teste para valores de grau máximo de pequenas ordens de grandeza. Sendo  $N$  o grau máximo encontrado nesta distribuição hipotética, para cada  $N$  foram geradas artificialmente  $10^3$  distribuições de frequência com decrescimento exponencial. Os valores de  $N$  avaliados variaram de 10 a 1000, em intervalos regulares de 50 a partir de  $N=50$ . Em seguida, calculamos a frequência de melhores ajustes indicados para cada  $N$  de acordo com o modelo AIC. Por último, plotamos os melhores ajustes de modo a avaliar o poder de acerto do teste de acordo com o tamanho da rede. Foi considerada que o método escolheu dois modelos simultaneamente quando  $\Delta AIC < 3$ .

De acordo com as conclusões geradas pelos resultados obtidos com a meta-análise anterior, propusemos outra abordagem alternativa para investigar a distribuição de graus em redes pequenas através da comparação com simulações de valores estocásticos de distribuições geradas por um modelo nulo. Estas simulações tem como objetivo averiguar diretamente se a distribuição de graus medida para as redes de colônias de formigas difere significativamente da distribuição de graus de uma rede aleatória. Utilizando o mesmo parâmetro de tamanho ( $N$ ) e número de ligações ( $L$ ) da rede original, foram criadas redes aleatórias de acordo com o modelo de crescimento de redes de Erdos-Renyi (Croft et al, 2011) através da função *erdos.renyi.game* do pacote *igraph* do R (Csardi e Nepusz, 2006). O processo foi repetido  $10^4$  vezes e todas as distribuições cumulativas de graus foram plotadas em um único gráfico para a obtenção de um “espaço nulo” que representa a distribuição dos intervalos de confiança de 95% do teste ao longo de um espaço bidimensional. Em seguida, a distribuição de graus da rede original foi sobreposta no mesmo espaço para comparação.

### **3.3.3.3 Evolução das características da rede ao longo do tempo**

As redes sociais representam sistemas dinâmicos, cujas propriedades alteram-se ao longo do tempo (Benjamin & Dornhaus, 2011). De modo a compreender a evolução de tais características ao longo do gradiente temporal, plotamos i) a variação do grau médio ao

longo do tempo e ii) a variação do número de vértices ao longo do tempo. Nesta última, ajustamos a um modelo de crescimento em lei de potência e analisamos o coeficiente de correlação dos dados.

### 3.4 RESULTADOS

#### 3.4.1 Métricas básicas

Os valores das métricas básicas das seis redes analisadas estão presentes na Tabela 1. Para a primeira colônia, o período de observação de 10h resultou no registro de 145 interações entre os indivíduos da colônia, dos quais 60 (88%) de um total de 68 indivíduos do ninho participaram das interações. Na segunda, foram registradas um total de 255 interações dos quais 30 (96,7%) realizaram os comportamentos analisados. A proporção de interações de limpeza social na colônia 2 (71% das interações) foi maior do que a proporção encontrada para a colônia 1 (53%). Em nenhum dos ninhos a rainha realizou qualquer um dos comportamentos estudados. Nas análises que seguem, não foram considerados os indivíduos que não estabeleceram conexão com nenhum outro. Todas as redes demonstraram-se bastante esparsas, foram realizadas apenas uma pequena fração do número total de interações possíveis. A conectância foi de 0,034 na colônia 1 e de 0,192 na colônia 2. Os valores do coeficiente de agrupamento foram menores para a colônia 1 (CA = 0,079) do que para a colônia 2 (CA = 0,384). O caminho mínimo médio variou entre valores de 2 e 4 passos entre os vértices das redes. O diâmetro chegou a um máximo de 8 passos em três redes (**Odo 1**, **AG1** e **DI2**) e mínimo de 5 passos na rede **Odo2**.

**Tabela 1.** Métricas descritivas básicas para as redes de comportamento de *O. chelifera*. N: número de vértices; L: número de interações; C: conectância;  $L_m$ : caminho mínimo médio; D: diâmetro da rede; CA: coeficiente de agrupamento; \*valores correspondentes às simulações do modelo nulo.

Rede	N	L	C	CA	$L_m$	D	CA médio*	CA máx*	CA mín*	$L_m^*$	D*
<b>Odo1</b>	60	145	0,034	0,079	3,784	8	0,061	0,159	0,008	3,069	6,5
<b>AG1</b>	56	78	0,022	0,047	2,892	8	0,030	0,129	0	4,060	9,4
<b>DI1</b>	40	62	0,035	0,036	2,931	7	0,053	0,182	0	3,422	7,6
<b>Odo2</b>	30	255	0,192	0,384	2,246	5	0,357	0,441	0,274	1,655	3,0
<b>AG2</b>	30	182	0,140	0,354	2,568	6	0,260	0,386	0,178	1,840	3,1
<b>DI2</b>	29	73	0,080	0,217	3,221	8	0,142	0,305	0,017	2,395	4,8

Todos os valores dos coeficientes de agrupamento, caminho mínimo médio e diâmetro da rede não apresentaram diferença significativa quando comparados aos intervalos de confiança de 95% gerados pelo modelo nulo (Tabela 1, Figura 3.4).

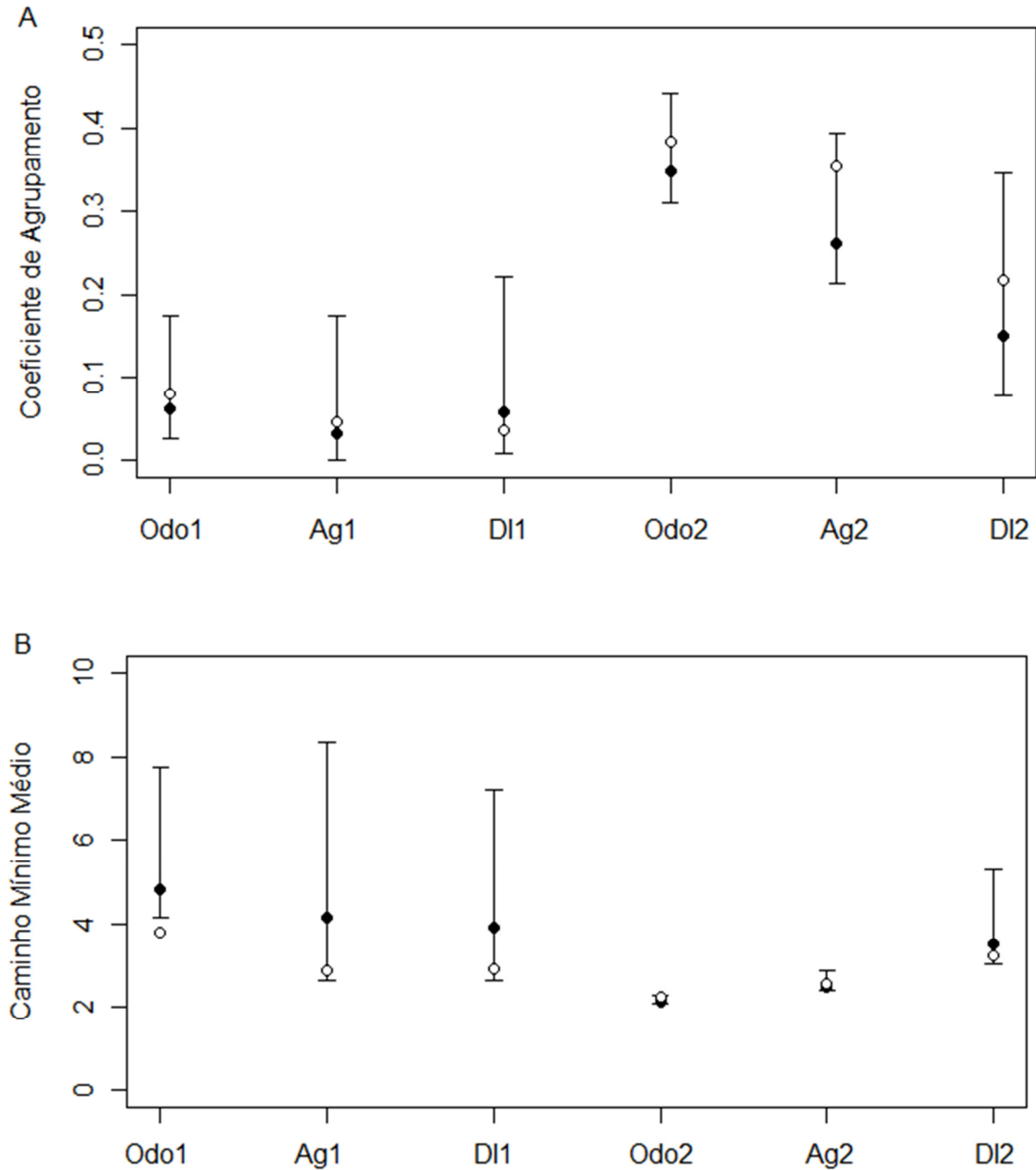


FIGURA 3.4. INTERVALOS DE CONFIANÇA DE 95% PARA O COEFICIENTE DE AGRUPAMENTO (A) E O CAMINHO MÍNIMO MÉDIO (B) ESPERADO PARA 1000 SIMULAÇÕES DE REDES ALEATÓRIAS. CÍRCULO BRANCO: VALOR MEDIDO PARA A REDE ORIGINAL. CÍRCULO PRETO: MÉDIA DOS VALORES DAS SIMULAÇÕES.

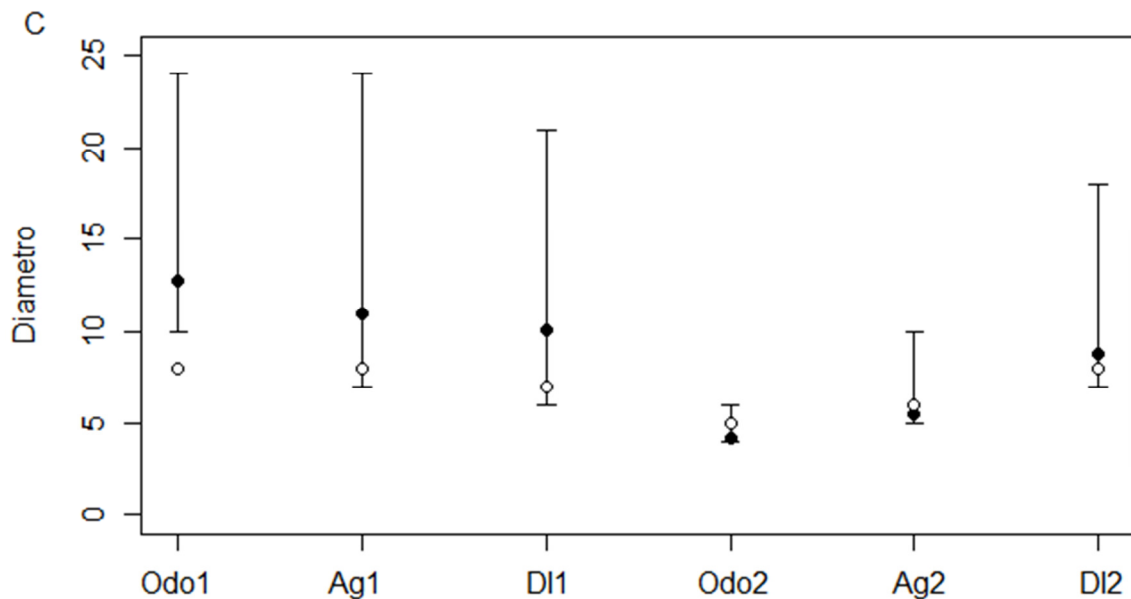


FIGURA 3.4 (CONTINUAÇÃO). INTERVALOS DE CONFIANÇA DE 95% PARA O COEFICIENTE DE AGRUPAMENTO (CA) ESPERADO PARA 1000 SIMULAÇÕES DE REDES ALEATÓRIAS. CÍRCULO BRANCO: VALOR MEDIDO PARA A REDE ORIGINAL. CIRCULO PRETO: MÉDIA DOS VALORES DAS SIMULAÇÕES.

### 3.4.2 Distribuição de graus

Os resultados de distribuição de graus apontaram um ajuste de lei de potência truncada como o melhor ajuste tanto para os graus de saída, graus de entrada e graus totais das redes de interações completa de acordo com os valores AIC (Tabela 2 e 3, Figuras 3.6 a 3.9). O mesmo ocorreu para a distribuição total de graus das redes de limpeza social e interações de dominância. A rede AG1 foi a única que obteve valores de AIC próximos tanto para o modelo de distribuição em lei de potência quanto o de lei de potência truncada. As distribuições dos graus de saída e graus de entrada das redes de comportamentos específicos não foram realizadas pois o tamanho da rede não é grande suficiente para uma análise precisa dos dados (a distribuição de graus possui menos de cinco pontos para o ajuste dos modelos).

Quando foi analisada a proporção de melhores ajustes das distribuições de graus simuladas, a frequência com que a distribuição foi corretamente discriminada não foi significativa. A taxa com que estas distribuições foram classificadas como exponenciais cresceu assintoticamente e convergindo para uma porcentagem próxima a 90% quando se aproximando do valor de  $N=1000$ . Nos outros casos, os valores de AIC eram próximos tanto para ajustes exponenciais quanto de lei de potência truncada. Para redes com grau máximo

igual a 200, a taxa de acerto atingiu um valor máximo em apenas 73% das vezes. Este resultado demonstra uma dificuldade na discriminação de um modelo de distribuição para redes de pequenos tamanhos de acordo com o método AIC.

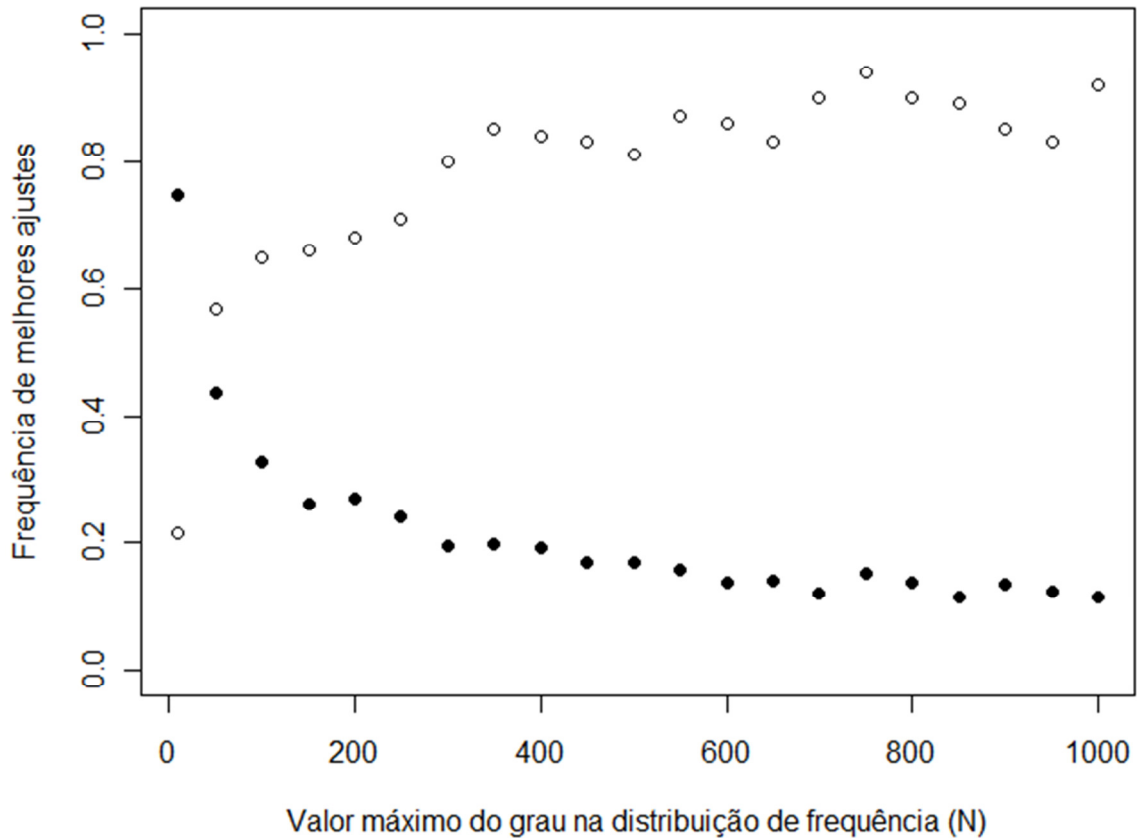


FIGURA 3.5 RELAÇÃO ENTRE A FREQUÊNCIA DE MELHORES AJUSTES DE ACORDO COM O MÉTODO AIC PARA DISTRIBUIÇÕES DE FREQUÊNCIA EXPONENCIAIS SIMULADAS ARTIFICIALMENTE. PONTOS BRANCOS: FREQUÊNCIA DE MELHOR AJUSTE PARA MODELO EXPONENCIAL APENAS. PONTOS PRETOS: FREQUÊNCIA DE MELHOR AJUSTE PARA MODELO EXPONENCIAL E EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA SIMULTANEAMENTE.

Por outro lado, na comparação da distribuição de graus medido para as redes de comportamento em relação ao espaço nulo gerado pelos modelos, todos os pontos da distribuição encontraram-se dentro do esperado ao acaso em todas as redes (Figura 3.10). A distribuição tanto das redes analisadas quanto das simulações para redes aleatórias mostraram-se decrescentes com o aumento do número de graus e enviesadas para a direita.

**Tabela 2.** Análises de distribuição de grau para a rede total de interações da colônia 1 de *O. chelifer*. EXP: ajuste exponencial; PL: ajuste de lei de potência; TPL: ajuste de lei de potência truncada

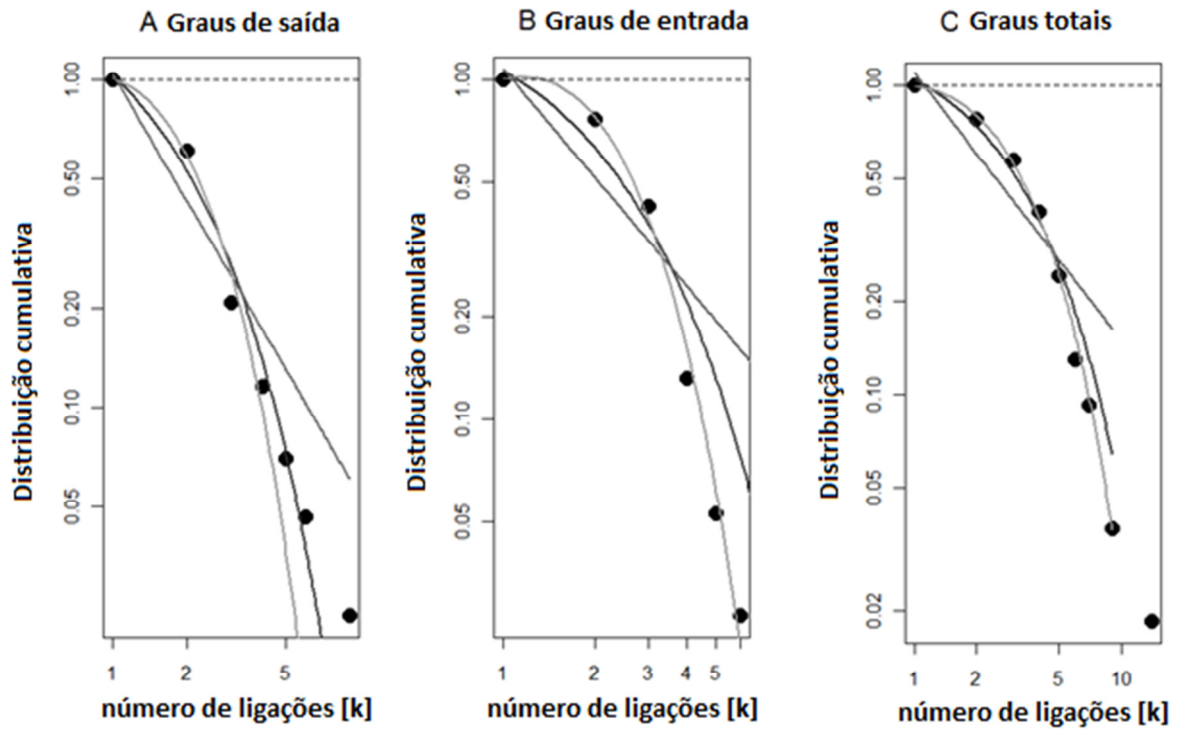
Odo 1	Expoente	Erro padrão	Pr(> t )	R <sup>2</sup>	AIC
<b>Graus de saída</b>					
EXP	0,6637	0,05784	8,8373e-05	0,9930	-19,0746
PL	1,2922	0,19253	1,1116e-03	0,9729	-9,1259
TPL	-1,0191	0,48485	1,0341e-01	0,9975	-22,0124
<b>Graus de entrada</b>					
EXP	0,5240	0,08762	0,0039276	0,9775	-6,91380
PL	1,0650	0,27794	0,0185899	0,9253	-0,14979
TPL	-1,5415	0,24689	0,0082864	0,9986	-22,23711
<b>Graus totais</b>					
EXP	0,3479	0,02185	9,3651e-07	0,9941	-27,820
PL	0,8673	0,13811	4,1197e-04	0,9448	-7,705
TPL	-0,4516	0,07590	1,0072e-03	0,9991	-43,917
<b>DI1</b>					
EXP	0,6722	0,05022	4,1643e-05	0,9949	-21,212
PL	1,3230	0,19725	1,1150e-03	0,9731	-9,067
TPL	-0,9757	0,33435	4,3318e-02	0,9988	-27,226
<b>AG1</b>					
EXP	0,6353	0,07948	4,9492e-04	0,9887	-15,284
PL	1,2363	0,05866	4,4550e-06	0,9970	-25,894
TPL	1,0414	0,18908	5,300e-03	0,9976	-25,958

**Tabela 3.** Análises de distribuição de grau para a rede total de interações da colônia 2 de *O. chelifer*. EXP: ajuste exponencial; PL: ajuste de lei de potência; TPL: ajuste de lei de potência truncada

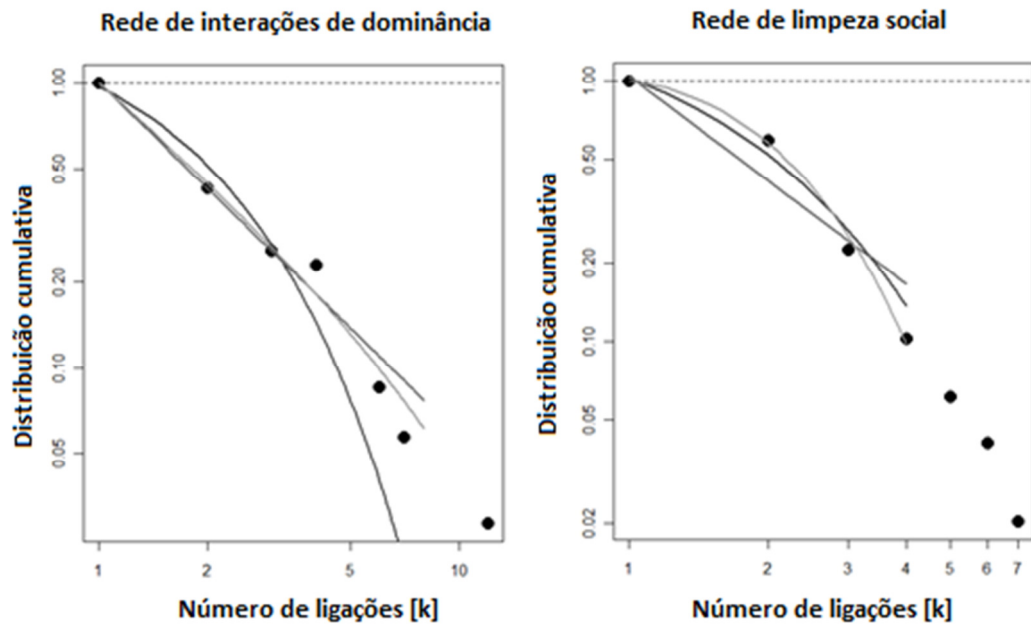
Odo 2	Expoente	Erro padrão	Pr(> t )	R <sup>2</sup>	AIC
<b>Graus de saída</b>					
EXP	0,1993	0,03168	0,0002352	0,9425	-7,933
PL	0,5865	0,15480	0,0053200	0,8072	2,948
TPL	-0,8324	0,11230	0,0001478	0,9946	-29,500
<b>Graus de entrada</b>					
EXP	0,1878	0,0091	1,7320e-09	0,9931	-39,990
PL	0,6189	0,08586	2,8992e-05	0,9250	-11,298
TPL	-0,1426	0,07549	9,1325e-02	0,9950	-42,073
<b>Graus totais</b>					
EXP	0,1191	0,01376	1,6612e-06	0,9507	-19,828
PL	0,9218	0,15506	6,7651e-05	0,8777	-7,974
TPL	-1,3729	0,34980	2,3733e-03	0,9819	-31,834
<b>DI2</b>					
EXP	0,2384	0,02444	2,5191e-05	0,9843	-18,147
PL	0,6681	0,14064	2,0824e-03	0,9019	-2,210

Tabela 3. (continuação)

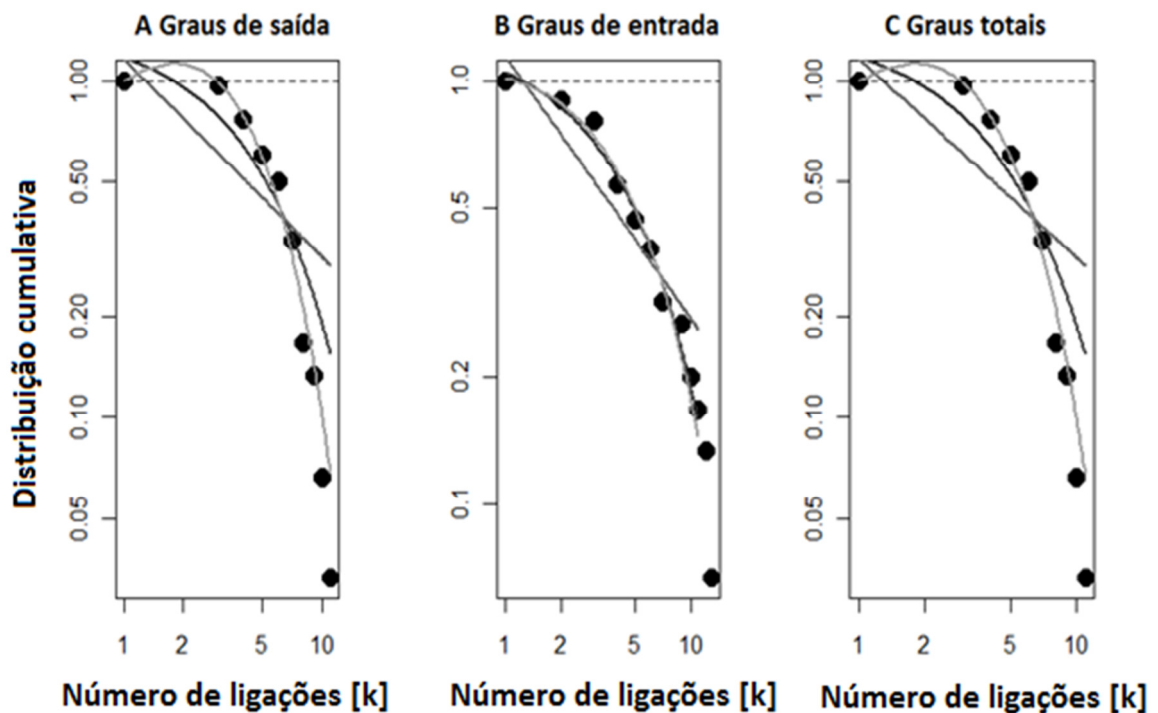
DI2 (continuação)					
TPL	-0,5284	0,09425	1,3728e-03	0,9976	-33,768
<b>AG2</b>					
EXP	0,1208	0,01630	1,3397e-05	0,9466	-14,392
PL	0,4676	0,10392	9,0175e-04	0,8203	0,239
TPL	-0,4352	0,15278	1,7282e-02	0,9724	-21,047



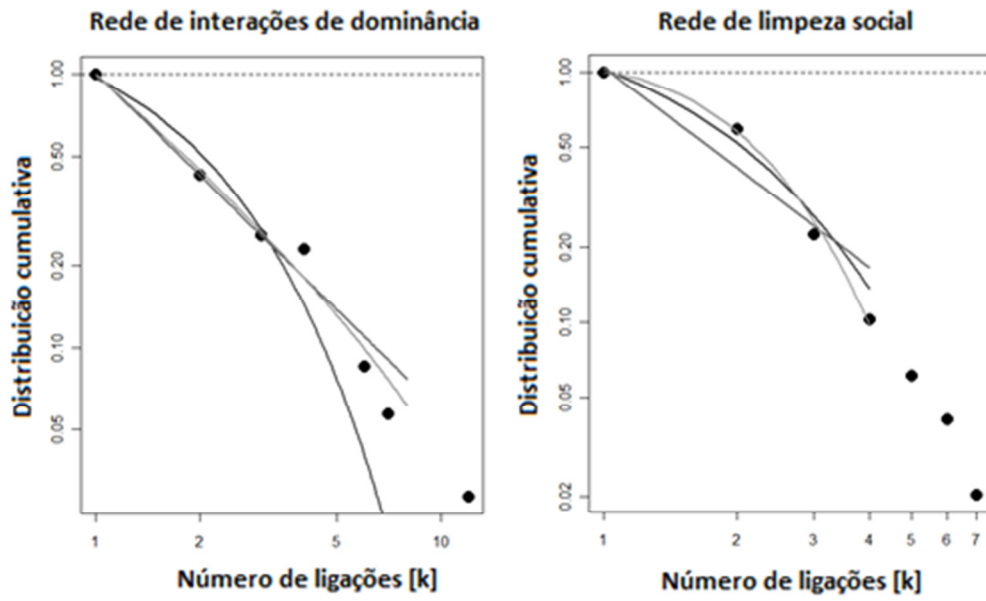
**Fig. 3.6** DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS PARA A) GRAUS DE SAÍDA, B) GRAUS DE ENTRADA E C) GRAUS TOTAIS DA REDE **ODO1**. A DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS OBTVE MELHOR AJUSTE PARA O MODELO DE DISTRIBUIÇÃO TRUNCADA EM TODOS OS CASOS. CINZA-ESCURO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL; CINZA-MÉDIO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA; CINZA-CLARO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA.



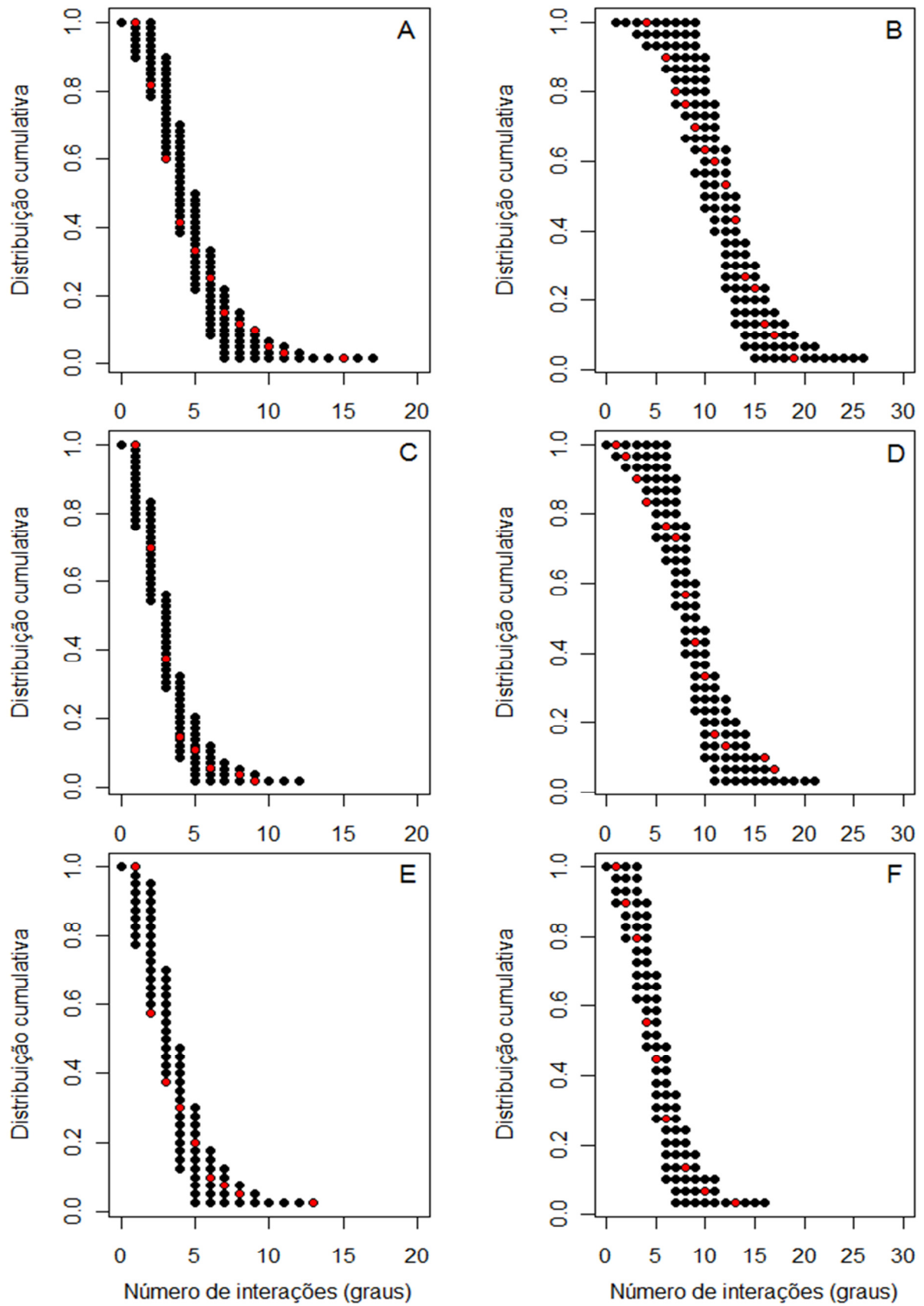
**Fig. 3.7** DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS TOTAL PARA A REDE DE INTERAÇÃO DE DOMINÂNCIA E LIMPEZA SOCIAL DA COLÔNIA 1; CINZA-ESCURO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL; CINZA-MÉDIO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA; CINZA-CLARO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA.



**Fig. 3.8** DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS PARA A) GRAUS DE SAÍDA, B) GRAUS DE ENTRADA E C) GRAUS TOTAIS DA REDE **ODO 2**. A DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS OBTVEU MELHOR AJUSTE PARA O MODELO DE DISTRIBUIÇÃO TRUNCADA EM TODOS OS CASOS. CINZA-ESCURO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL; CINZA-MÉDIO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA; CINZA-CLARO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA.



**FIGURA 3.9** DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS TOTAL PARA A REDE DE INTERAÇÃO DE DOMINÂNCIA E LIMPEZA SOCIAL DA COLÔNIA 2; CINZA-ESCURO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EXPONENCIAL; CINZA-MÉDIO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA; CINZA-CLARO: AJUSTE PARA DISTRIBUIÇÃO EM LEI DE POTÊNCIA TRUNCADA.

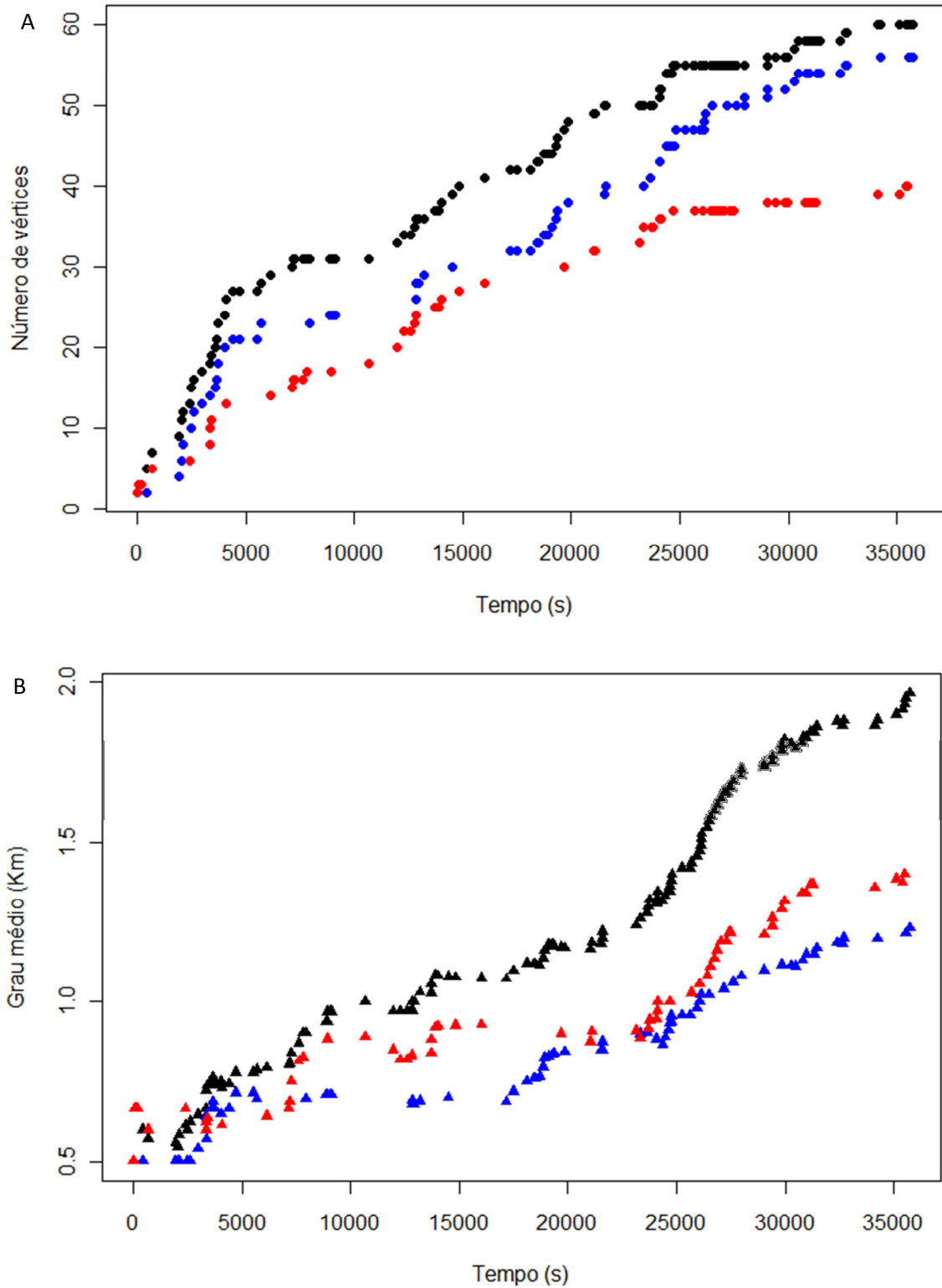


**FIGURA 3.10.** ESPAÇO DA DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS GERADA PELO MODELO NULO DE REDES ALEATÓRIAS DE ACORDO COM O MODELO DE ERDOS-RENYI. OS PONTOS PRETOS CORRESPONDEM AOS VALORES SIMULADOS, E OS PONTOS VERMELHOS AOS VALORES MEDIDOS PARA AS REDES. A: **ODO1**. B: **ODO 2**. C: **AG1**. D: **AG2**. E: **DI1**. F: **DI2**

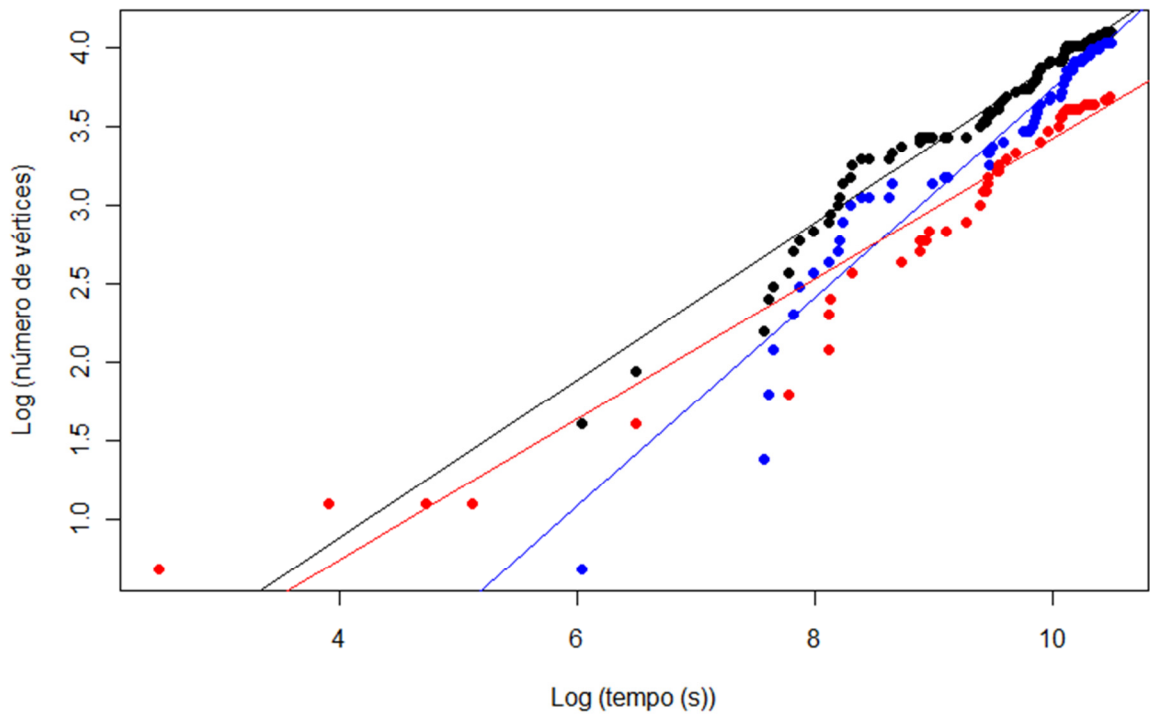
### 3.4.3 Evolução temporal das métricas

A análise de evolução temporal das métricas mostrou um crescimento dos valores de grau médio ( $K_m$ ) e número de vértices ( $N$ ) para a Colônia 1, ao longo de todo o intervalo de amostragem (Figura 3.10). O padrão de crescimento foi muito semelhante tanto para as redes de interações totais (**Odo1**) quanto para as redes de limpeza social (**AG1**) e interações de dominância (**DI1**). Em relação ao número de vértices, o aumento foi mais acentuado nos primeiros 5000 segundos (aproximadamente 83 minutos) de amostragem, crescendo em um ritmo menor após este período. A rede de interações de limpeza social (**AG1**) teve um aumento de vértices maior quando comparada à rede de interações de dominância (**DI1**). Inversamente, o número médio de interações ( $K_m$ ) entre os indivíduos foi maior para a rede **DI1** em relação à rede **AG1**. O crescimento dos vértices ao longo do tempo foi bem descrito por um ajuste em lei de potência (**Odo1**:  $R^2 = 0,9752$ ,  $P < 0,0001$ ; **AG1**:  $R^2 = 0,9391$ ,  $P < 0,0001$ ; **DI1**:  $R^2 = 0,9402$ ,  $P < 0,0001$ ) (Figura 3.12).

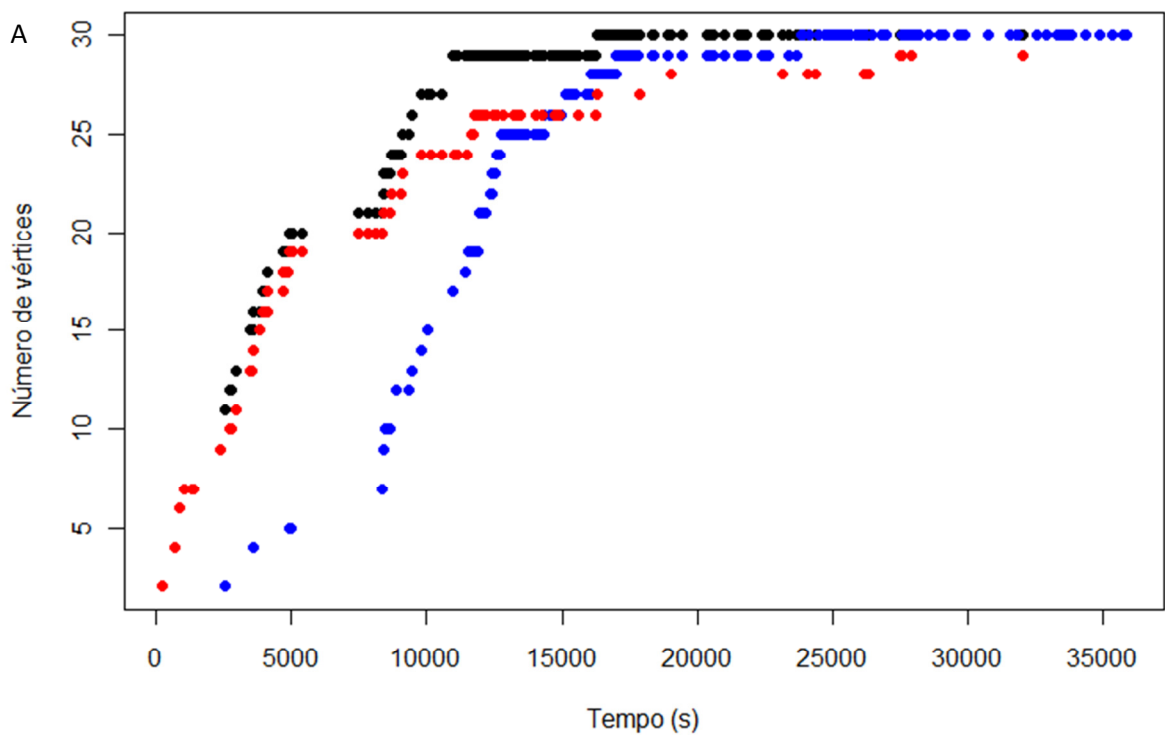
Por sua vez, o crescimento da colônia 2 atingiu o nível máximo de crescimento da rede em 16313 segundos (aproximadamente 250 minutos) (Figura 3.13). A rede de interações de limpeza social alcançou o mesmo patamar em 23828 segundos (aproximadamente 400 minutos). Apenas a rede de interações de dominância não incluiu as 30 operárias da colônia, permanecendo com um máximo de 29 indivíduos ao longo de todo o tempo de amostragem. O crescimento dos valores de grau médio ( $K_m$ ) ocorreu continuamente ao longo de todo o tempo para **Odo2** e **AG2**, enquanto o da rede de interações sociais (**DI2**) atingiu um patamar praticamente constante por volta de 15000 segundos. Os valores de ajustes de correlação de crescimento em lei de potência do número de vértices ao longo do tempo foram muito mais baixos para **Odo2** ( $R^2 = 0,7944$ ,  $P < 0,0001$ ) e **AG2** ( $R^2 = 0,6747$ ), porém obteve um valor mais alto para a rede **DI2** ( $R^2 = 0,9163$ ;  $P < 0,0001$ ) (Figura 3.14).



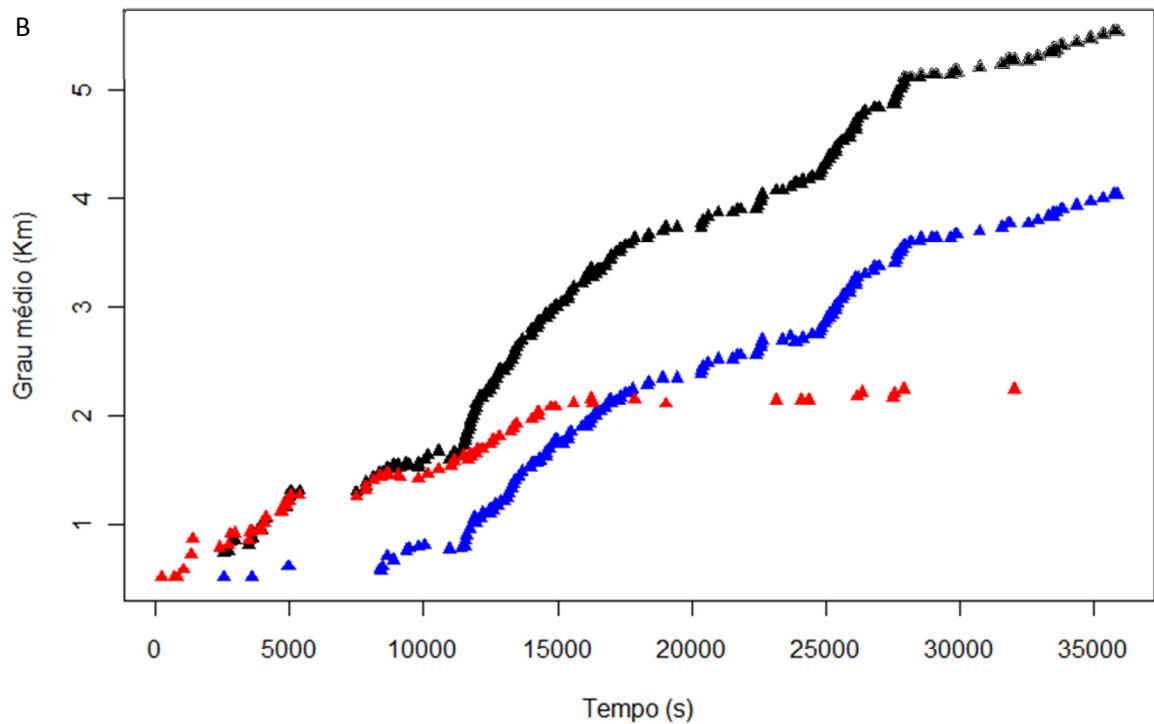
**FIG 3.11.** CRESCIMENTO DA REDE DE INTERAÇÕES TOTAIS (PRETO), LIMPEZA SOCIAL (AZUL) E INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA (VERMELHO) DA COLÔNIA 1 EM TERMOS DE NÚMERO DE VÉRTICES (A) E GRAU MÉDIO (B) AO LONGO DO TEMPO (SEGUNDOS).



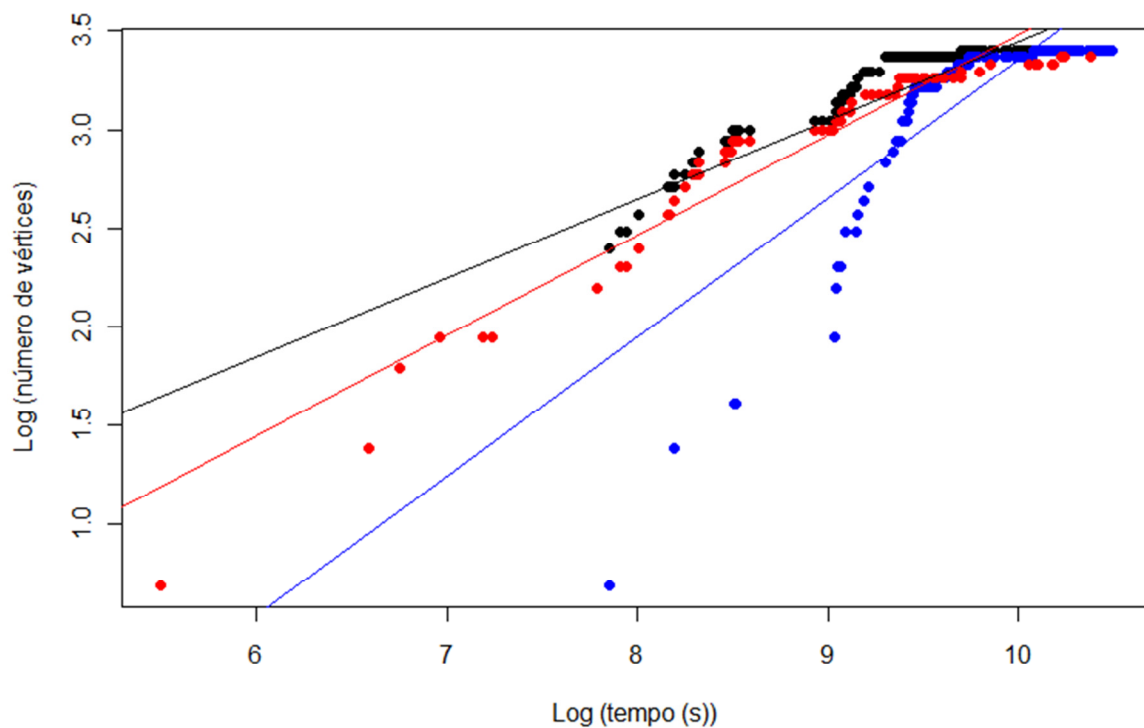
**FIGURA 3.12.** GRÁFICO LOG-LOG DA REGRESSÃO EM LEI DE POTÊNCIA PARA O NÚMERO DE VÉRTICES EM FUNÇÃO DO TEMPO DA COLÔNIA 1. VALORES PARA A REDE DE INTERAÇÕES TOTAIS (PRETO), LIMPEZA SOCIAL (AZUL) E INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA (VERMELHO).



**FIGURA 3.13.** CRESCIMENTO DA REDE DE INTERAÇÕES TOTAIS (PRETO), LIMPEZA SOCIAL (AZUL) E INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA (VERMELHO) DA COLÔNIA 2 EM TERMOS DE NÚMERO DE VÉRTICES (A) E GRAU MÉDIO (B) AO LONGO DO TEMPO (SEGUNDOS).



**FIGURA 3.13 (CONTINUAÇÃO).** CRESCIMENTO DA REDE DE INTERAÇÕES TOTAIS (PRETO), LIMPEZA SOCIAL (AZUL) E INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA (VERMELHO) DA COLÔNIA 2 EM TERMOS DE NÚMERO DE VÉRTICES (A) E GRAU MÉDIO (B) AO LONGO DO TEMPO (SEGUNDOS).



**FIGURA 3.14.** GRÁFICO LOG-LOG DA REGRESSÃO EM LEI DE POTÊNCIA PARA O NÚMERO DE VÉRTICES EM FUNÇÃO DO TEMPO DA COLÔNIA 2. VALORES PARA A REDE DE INTERAÇÕES TOTAIS (PRETO), LIMPEZA SOCIAL (AZUL) E INTERAÇÕES DE DOMINÂNCIA (VERMELHO).

## 3.5 DISCUSSÃO

### 3.5.1 Propriedades gerais

Este trabalho descreve pela primeira vez a estrutura das redes de comportamento de limpeza social e interações de dominância para formigas. Diferente de estudos anteriores as interações não foram apenas estimadas através de amostragens regulares (ex. Naug 2008) ou inferidas por proximidade dos indivíduos (Pinter-Wollman et al, 2011), e sim observadas em sua totalidade dentro de um intervalo de tempo considerável. As abordagens utilizadas nestes outros estudos podem levar, respectivamente, a uma subestimativa ou superestimativa do número real de interações ocorridas. No caso da análise da estrutura de redes sociais tais alterações podem levar a mudanças consideráveis acerca das métricas que caracterizam determinada rede (Croft et al, 2011). Por sua vez, o registro de cada interação na totalidade do tempo de observação permite reconstruir o processo de formação da rede e descrever sua topologia com bastante precisão.

As métricas de tamanho da rede (N), número de ligações (L) e conectância (C) das duas redes diferiram consideravelmente acerca de suas medidas. Embora a colônia 1 tenha apresentado um maior número de indivíduos, a colônia 2 obteve um maior número total de interações sociais. Este padrão é semelhante ao encontrado para redes de vespas sociais da espécie *Ropalidia marginata* (Naug, 2009) e é corroborado por outros estudos que já haviam sugerido que o tamanho da colônia influencia no número de interações (Gordon et al 1993, Pinter-Wollman et al 2011). Porém devido ao baixo n amostral de colônias estudadas consideramos que é preciso um maior número de comparações para poder-se avaliar corretamente qual o impacto do tamanho da colônia na conectância das redes (Naug 2008; Pinter-Wolmann et al 2011). É possível supor que o aumento do número de indivíduos e restrições das dimensões espaciais em ninhos maiores podem limitar ou tornar mais improvável que a proporção de interações mantenha-se constante para todos os membros da colônia (Naug 2009). Além do tamanho, o número de interações que ocorrem dentro da colônia podem ser alteradas de acordo com outros fatores como a idade da colônia, o número de imaturos e condições ecológicas como mudanças sazonais (Pinter-Wollman et al, 2011).

Os baixos valores do coeficiente de agrupamento (CA) e caminho mínimo médio ( $L_m$ ) de todas as redes são consistentes com o esperado por uma rede aleatória. Esta característica se assemelha ao descrito para colônias das vespas sociais *R. marginata* and *R. cyathiformis* no qual as rainhas foram removidas experimentalmente (Bhadra et al 2009). Estas são as únicas descrições de redes sociais com estas características encontradas na literatura até o momento. Elas diferem da maior parte das descrições de redes sociais de animais, no qual é observada a configuração de “mundo pequeno”. Redes de mundo pequeno são caracterizadas por possuírem um pequeno caminho mínimo médio e o valor do coeficiente de agrupamento significativamente maior do que esperado ao acaso (Watts & Strogatz, 1998). Redes sociais deste tipo foram encontradas nas mesmas espécies de vespas, porém cujos ninhos contavam com a presença da rainha (Bhadra et al, 2009, Naug 2009). Outros exemplos incluem abelhas (Naug, 2008), peixes (Croft et al, 2004), búfalos (Cross et al 2004), golfinhos nariz-de-garrafa (Lusseau, 2003; Lusseau et al, 2007) e seres humanos (Watts & Strogatz, 1998, Newmann et al, 2001; Bhadra et al 2009).

### 3.5.2 Distribuição de Graus

A distribuição de graus de acordo com o ajuste a diferentes modelos discriminados pelo AIC demonstra que o melhor ajuste para todas as redes foi de uma lei de potência truncada. Este resultado poderia nos levar a inferir que a rede possui uma topologia do tipo de larga-escala (Amaral et al, 2000). Entretanto, a análise combinada de inferências dos melhores ajustes de acordo com distribuições exponenciais simuladas demonstrou que um percentual considerável das redes analisadas tiveram apontadas como melhor modelo tanto a distribuição em lei de potência truncada quanto a exponencial. Tais resultados demonstram a tendência de tal abordagem levar a resultados de interpretação ambígua, pois o esperado é que todas as redes fossem melhor caracterizadas apenas por um ajuste exponencial. Estes resultados ocorrem com maior frequência nas redes menores, sendo que o poder do teste demonstrou-se baixo para redes com menos de 200 vértices. A probabilidade de erro decresce assintoticamente até um percentual cada vez mais próximo de 10% com o aumento do número de nós. Frisamos a importância da escolha apropriada da abordagem para estudar a distribuição de graus visto a possibilidade da caracterização incorreta da topologia da rede. Esta pode levar a falsas conclusões acerca de sua estrutura e

funcionamento. Como o tamanho das redes estudadas encontraram-se abaixo do limiar de confiança do teste, a discussão sobre a estrutura da rede baseia-se na abordagem alternativa de comparação da distribuição de graus com a simulação de valores dos modelos nulos proposta neste trabalho.

A comparação da distribuição de grau com o modelo nulo demonstrou que não existe diferença em relação a redes aleatórias de mesmo tamanho e número de interações em nenhuma das redes. A distribuição das interações, por sua vez, não foi homogênea. Como observado em todas as redes, existe uma variação do número de graus dos indivíduos que decresce com o aumento do número de interações, como característico de redes aleatórias (Barabási & Albert, 1999). Uma boa parte dos indivíduos tem um baixo número e alguns poucos um número maior de interações de modo a criar uma distribuição decrescente e enviesada para a direita. Entretanto, esta diferença não é significativa em ordem de magnitude em relação à frequência de indivíduos menos conectados (Pinter-Wollman et al, 2011). Este resultado demonstra que as redes estudadas diferem de um padrão livre-de-escala ou de larga-escala, como já havia sido descrito em outros estudos de rede sociais (Albert & Barabási, 2002; Lusseau, 2003; Croft et al, 2004; Flack et al, 2006). Previsões teóricas sobre a estrutura de colônias de formigas afirmavam inicialmente que alguns poucos indivíduos-chave poderiam estabelecer interações para um grande número de outros companheiros de ninho (Fewell, 2003). Citava-se a potencial existência de indivíduos-chaves presentes em grupos de forrageadores que estimulariam a realização de uma tarefa e criariam um núcleo central ao redor do qual o trabalho seria organizado (Robson & Traniello, 1999). Tais indivíduos seriam então responsáveis por comunicar a maior parte das informações acerca da localização de recursos e sua disponibilidade (Robson & Traniello, 1999; Holldobler & Wilson, 1990; Seeley & Camazine, 1991). Em relação às tarefas de limpeza social e interações de dominância em *O. chelifera*, não foram encontrados “indivíduos-chave” na realização destas atividades. Outras hipóteses consideravam como candidatos para ocupar a posição de *hub* na rede a rainha, que poderia formar interações através de feromônios e suprimir a reprodução de trabalhadores de modo a manter a coesão da colônia (Fewell, 2003). No presente trabalho, a rainha não chegou a estabelecer qualquer um dos comportamentos estudados (de limpeza social e interações de dominância), chegando a ser desconsiderada nas análises. Estudos com a vespa social *R. marginata* (Naug 2009) e a formiga *Temnothorax rugatulus* (Blonder & Dornhauss, 2011)

também não encontraram diferenças significativas na conectividade da rainha em relação aos outros indivíduos do formigueiro.

As hipóteses assumidas inicialmente por alguns autores é decorrente da observação de um alto número de redes cujas distribuições de conectividade são bem descritas por leis de potência. Entretanto, é importante ressaltar que estas redes muitas vezes correspondem a redes com altíssimo número de vértices, como por exemplo a rede da internet ou de linguagem humana (Amaral et al, 2000; Barabasi et al 2000; Sole et al, 2010). Não obstante, muitas redes de sistemas biológicos são consideravelmente menores em ordens de magnitude e podem apresentar configurações diferentes de um padrão livre-de-escala (Dunne et al, 2002). Como sugerido por Naug (2009), podemos supor que existam limites superiores em relação ao número de interações que um vértice pode acomodar relacionados a restrições físicas nestas redes biológicas. Também propomos que a própria escala de tamanho da rede limita o número máximo de interações a serem estabelecidas por determinado indivíduo. A ausência destas características corrobora a sugestão de outros estudos, no qual é refutada a noção da universalidade de padrões estruturais em sistemas auto-organizados (Dunne et al, 2002; Proulx et al, 2005; Naug, 2009; Blonder & Dornhauss, 2011).

Em insetos sociais, também foram encontradas distribuições de graus decrescentes e enviesadas para a direita, semelhantes ao encontrado para nossos dados. Estes exemplos incluem as redes de trofalaxia de *Temnothorax albipennis* (Sendova-Franks et al, 2010), redes de contato em arenas de forrageamento de *Pogonomyrmex barbatus* (Pinter-Wollman et al, 2011), redes de contato de *R. marginata* (Naug, 2009) e *T. rugatulus* (Blonder & Dornhauss, 2011). Entretanto, apenas em redes de trofalaxia de abelhas melíferas foi demonstrado que esta distribuição é diferente do esperado para redes aleatórias de modo a possuir vértices mais conectados do que esperado ao acaso (Naug, 2008). Todos estes trabalhos ressaltam a importância de uma diferença da conectividade da rede entre seus indivíduos como importante para uma dinâmica efetiva da rede. A presença de alguns indivíduos mais conectados pode acelerar o fluxo de mensagens (ou recursos) transmitidos a uma extensão equivalente a um aumento no número total de interações. Este acréscimo é maior do que o aumento da probabilidade de interação em todos os membros da rede em resposta à determinadas pistas ambientais (Pinter-Wollman, 2011). Os indivíduos de maior conectividade portanto reduzem o número de interações necessárias para conectar vértices

antes distantes entre si (Bansal et al, 2007; Colizza et al, 2006; Muller-Linow, 2008). Tal característica na estrutura destas redes pode ser essencial, pois a velocidade de fluxo de informações determina o quão rápido a colônia poderá responder adequadamente a um estímulo e efetuar a melhor decisão coletiva (Sumpter & Pratt, 2009). É possível sugerir por analogia que uma distribuição heterogênea contribua para a otimização do processo de limpeza social nas colônias de *O. chelifer*. Entretanto, talvez sejam necessários estudos mais aprofundados para uma melhor elucidação desta hipótese. Em relação aos comportamentos de interações de dominância, a diferença no número de interações por indivíduo pode estar relacionada com o estabelecimento de uma hierarquia entre as operárias do formigueiro. Esta por sua vez pode ser importante de modo a regular corretamente a divisão de trabalho e disposição espacial dos indivíduos dentro das colônias (Powell & Tschinkel, 1998).

Abordagens atuais para explicar a emergência dos padrões de distribuição de graus encontradas em insetos sociais incluem o auxílio de simulações de computador baseadas em agentes. Tais modelos são interessantes para comparação com dados empíricos visto que podem permitir explorar o quanto pressupostos simples são suficientes em explicar os padrões observados. O modelo de Blonder & Dornhauss (2011), por exemplo, assume que a movimentação dos indivíduos é aleatória e análoga à dinâmica de gases em um espaço bidimensional, de modo que interações ocorrem sempre a partir da “colisão” entre dois agentes. Entretanto, as simulações desse modelo levam a uma distribuição binomial, diferente do encontrado para nossas redes. No trabalho de Pinter-Wollman et al (2011), os modelos de agentes que assumem uma probabilidade de interação igual ou semelhante para todos os indivíduos levaram a uma distribuição bem descrita por uma distribuição de Poisson. Ela indica que quase todos os indivíduos são homogêneos entre si em relação ao número de interações. Tais modelos também não corresponderam aos dados observados empiricamente em *P. barbatus*. Por sua vez, o modelo “skewed” apresentou uma distribuição de graus decrescente, semelhante ao encontrado em nossos resultados. A base deste modelo consiste em assinalar uma probabilidade  $p$  de ocorrer uma interação que decresce exponencialmente para cada indivíduo da rede. Esta alta variabilidade na possibilidade de interação a cada encontro entre dois indivíduos do formigueiro pode ser uma hipótese interessante que poderia explicar a conectividade heterogênea encontrada em nossas redes. Isto é corroborado pelo fato de que, como observado, nem sempre uma interação foi iniciada quando os indivíduos se encontraram.

Não se sabe ainda quais fatores especificamente podem levar a desencadear estes comportamentos, e é provável que as interações sejam uma consequência de informações transmitidas quimicamente pelos indivíduos somados a pistas ambientais (Hölldobler & Wilson, 1990). Interações podem ser determinadas pelo estado reprodutivo (Sundaresan et al, 2007), rank de dominância (Flack et al, 2006; McDonald, 2007), familiaridade (Pinter-Wollman et al, 2009), traços comportamentais (Croft et al, 2009), tarefas (Gordon & Mehdiabadi, 1999; Fewell, 2003; Greene & Gordon, 2003), tamanho do corpo (Croft et al, 2005) ou localização espacial (Wolf et al, 2007). Outro fator a ser considerado é a observação de que a frequência de interações realizadas possui grande correlação com o formato do caminho trilhado pelo indivíduo. Quanto mais torcido a trajetória adotada por algum membro do formigueiro, menor a distância percorrida e menor a possibilidade de encontrar-se com outras operárias (Pinter-Wollman et al, 2011). É possível que a dinâmica de movimento dentro do formigueiro e as restrições de espaço físico também desempenhem um papel importante na formação das redes de comportamento em *O. chelifer*.

Por fim, Blonder e Dornhauss (2011) argumentam que esta distribuição heterogênea das interações possa representar apenas um estado temporário da rede, restrito a pequenos intervalos de tempo ou “janelas de observação”. Segundo os autores, é provável que nestes casos ocorra a emergência de alguns indivíduos altamente conectados apenas temporariamente, que possam ter um papel importante a desempenhar dentro de contextos específicos. Ao se registrar a totalidade de interações por intervalos de tempo gradativamente crescentes, existe uma tendência da distribuição adquirir cada vez mais uma configuração binomial (Figura 3.15, Blonder & Dornhauss, 2011). A emergência deste padrão é explicada devido ao número de indivíduos na rede que permanece constante enquanto o número de interações aumenta ao longo do tempo. Logo, pressupõe-se que mesmo que a diferença da distribuição de interações seja acentuada a uma curta escala de tempo, após um intervalo de tempo significativo o aumento no número de interações levará o sistema a um estado no qual virtualmente todos os vértices estão conectados (Barabasi & Albert, 1999). Sendo assim, é fundamental considerar que o tamanho do intervalo de amostragem da rede afeta as suas características estruturais (Blonder & Dornhauss, 2011). Consideramos que o tempo de amostragem das interações neste trabalho foi significativa, tendo consistido em um período vinte vezes maior do que o próprio estudo de Blonder & Dornhauss (2011).

Não é possível excluir a hipótese de que a distribuição de graus em *O. chelifera* possa adquirir uma configuração binomial com um acréscimo do tempo de amostragem.

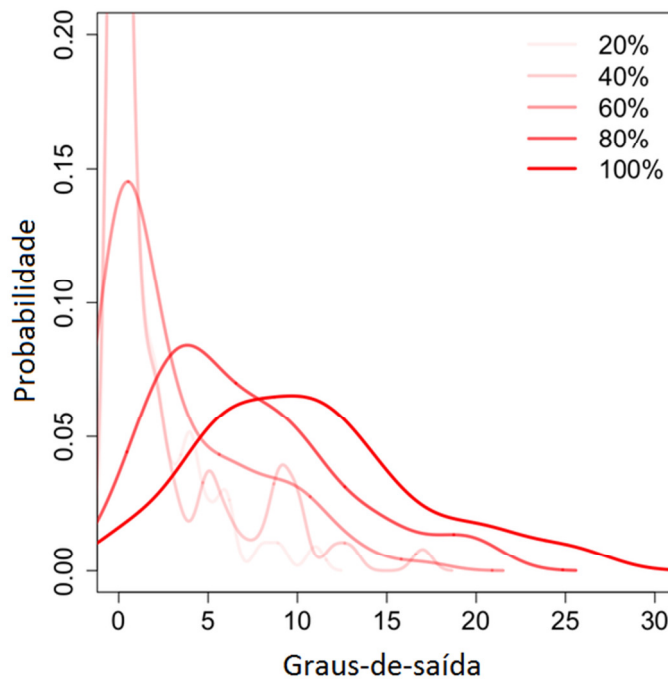


FIGURA 3.15. DISTRIBUIÇÃO DE GRAUS PARA UMA COLÔNIA DE *T. RUGATULUS* PARA INTERVALOS DE TEMPO CRESCENTES, COM A PORCENTAGEM EM RELAÇÃO A DURAÇÃO TOTAL DO TEMPO DE OBSERVAÇÃO (BLONDER & DORNHAUSS, 2011).

Entretanto, seria necessário um tempo de observação significativamente maior dos comportamentos estudados para averiguar corretamente esta possibilidade.

### 3.5.3 Evolução temporal das métricas

Existem poucos estudos até o momento que documentam a variação temporal na estrutura de grafos em redes sociais. Isto é motivado pela tradição histórica de que muito do desenvolvimento das análises de redes tem sido voltado para o estudo de “grafos estáticos” (Bramsen, 2006). Apenas mais recentemente ferramentas para análises de grafos que levam em consideração a dimensão temporal têm sido formulado (Kostavos, 2009). Não obstante, a inclusão de dados temporais pode enriquecer consideravelmente a análise da estrutura e dinâmica de uma rede e permitir a observação de características que dificilmente seriam percebidas pela simples visualização de um grafo atemporal.

O ritmo de crescimento em lei de potência descreve um rápido aumento do número de indivíduos nos instantes iniciais de amostragem. Este aumento é gradativamente menor com o passar do tempo. Para cada nova interação, aumenta a possibilidade de que os indivíduos que realizaram já tenham sido amostrados anteriormente como fazendo parte da rede. Este

aumento do número de nós é contínuo, mesmo que a ritmos decrescentes, de modo a incluir quase todos os possíveis indivíduos da colônia em tempos maiores de amostragem. Em relação aos comportamentos específicos, o ritmo de crescimento de cada um foi diferente de acordo com as colônias. Na colônia 1 houve um aumento mais rápido do número de interações de limpeza social, enquanto na colônia 2 os indivíduos que realizaram as interações de dominância foi inicialmente maior.

A frequência com que os comportamentos de interação de dominância e limpeza social ocorreram foi significativamente menor em relação à frequência das interações registradas em outros estudos de redes sociais em formigas (Sedona-Franks et al, 2009; Blonder & Dornhauss, 2011; Pinter-Wollman et al, 2011). Na colônia 2 praticamente todos os membros do formigueiro puderam ser observados realizando ao menos uma interação dentro do período de 10 horas (com exceção da rainha). Entretanto na colônia 1 este período não foi suficiente, de modo que 12% dos indivíduos não foram observados realizando qualquer interação. A obtenção de um valor quantitativo da frequência destas interações é de grande importância, pois pode permitir um melhor planejamento de estudos futuros que visem um aprofundamento da investigação destes comportamentos.

### 3.6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho é de caráter exploratório acerca da natureza das redes sociais de formigas, devido à relativa escassez de estudos que utilizem esta abordagem na caracterização das interações em formigas (o que como espero demonstrar, são tão ricos em informações e possibilidades quanto o estudos de comportamentos, moléculas, filogenias, diversidade, etc). Não espero encontrar ou sugerir padrões gerais de redes para estes organismos, devido também à altíssima heterogeneidade de possibilidades e comportamentos que existem em cada ninho ao longo de seus ciclos ontogenéticos e sazonais, ou em cada espécie (filogenia). Porém, busco contribuir mostrando as possibilidades de estudos, abstrações e informações que podem ser empregadas em e extraídas de tal tipo de investigação, assim como demonstrar maneiras de aplicações de metodologias de análise de redes sociais para compreensão de comportamentos de animais. Pretendo também contribuir elaborando hipóteses acerca dos resultados encontrados, que espero que possam algum dia ser corroboradas ou falseadas de acordo com o progresso dos experimentos e coleta de um número e variedade maior de dados. Por fim, espero ao longo desta dissertação estar contribuindo para um melhor entendimento da ecologia e comportamento destas criaturas tão fascinantes que são as formigas e seus próprios mundos de existência.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, R.; BARABÁSI, A.L. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of Modern Physics**. v.74, p. 47–97, 2002.
- AMARAL, L.A.N.; SCALA, A.; BARTHÉLÉMY, M.; STANLEY, H.E. Classes of small-world networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, p.11149–11152, 2000.
- BANSAL, S.; GRENFELL, B.T.; MEYERS, L.A. When individual behaviour matters: homogeneous and network models in epidemiology. **Journal of the Royal Society Interface**. v. 4, p. 879–891, 2007.
- BARABÁSI, A.L.; ALBERT, R.; JEONG, H. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. **Physica A**. v. 281, p. 69-77, 2000.
- BARABÁSI, A-L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. **Science**. v. 286, p. 509-512, 1999.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. v. 100, p. 9383-9387, 2003.
- BHADRA, A.; JORDAN, F.; SUMANA, A.; DESHPANDE, S.; GADAGKAR, R. Comparing social networks of wasp colonies and classrooms: heterogeneity and functioning. **Ecological Complexity**. V. 9, P. 48-55, 2009.
- BHATKAR, A. & WHITCOMB, W.H. Artificial diet for rearing various species of ants. **The Florida Entomologist**. v. 53, p. 229-232, 1970.
- BLONDER, B. & DORNHAUS, A. Time-ordered networks reveal limitations to information flow in ant colonies. **PLoS One**. v. 6, e20298. 2011.
- BOLTON, B. **A New General Catalogue of the Ants of the World**. Cambridge: Harvard University Press. 1995.
- BRAMSEN, P.J. **Doing Time: Inducing Temporal Graphs**. 51 f. Dissertação (Master's Degree of Engineering in Computer Science and Engineering) - Department of Electrical Engineering and Computer Science, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, 2006.
- BROWN, W.L.J. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. **Studia Entomologica**. v. 19, p.67-171, 1976.
- BUTTS, C.T. Social Network Analysis with sna. **Journal of Statistical Software**. v. 24, i. 6, 2008.
- CERQUERA, L.M. & W. R. TSCHINKEL. The nest architecture of *Odontomachus brunneus*. **Journal of Insect Science**. v. 10, p. 1536-2442, 2010.

- COLIZZA, V.; BARRAT, A.; BARTHELEMY, M.; VESPIGNANI, A. The role of the airline transportation network in the prediction and predictability of global epidemics. **Proceedings of the National Academy of Science USA**. v. 103, p. 2015–2020, 2006.
- CROFT, D. P., JAMES, R., WARD, A. J. W., BOTHAM, M. S., MAWDSLEY, D. & KRAUSE, J. Assortative interactions and social networks in fish. **Oecologia**. v. 143, p. 211–219, 2005.
- CROFT, D. P.; KRAUSE, J.; DARDEN, S.K.; RAMNARINE, I. W.; FARIA, J. J.; JAMES, R. Behavioural trait assortment in a social network: patterns and implications. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 63, p.1495–1503, 2009.
- CROFT, D.P.; KRAUSE, J.; JAMES, R. Social networks in the guppy (*Poecilia reticulata*). **Proceedings of the Royal Society of London B**. v. 274, p. 516-519, 2004.
- CROFT, D.P.; MADDEN, J.R.; FRANKS, D.W.; JAMES, R. Hypothesis testing in animal social networks. **Trends in Ecology and Evolution**. v.26, p.502-507, 2011.
- CROSS, P.C.; LLOYD-SMITH, J.O.; BOWERS, J.; HAY, C.T.; HOFMEYR, M.; GETZ, W.M. Integrating association data and disease dynamics: an illustration using African Buffalo in Kruger National Park. **Annales Zoologici Fennici**. v.41, p.879-892, 2004.
- CSARDI, G. & NEPUSZ T. The igraph software package for complex network research. **InterJournal: Complex Systems**. 1695, 2006.
- DORMANN, C.F.; FRÜND, J.; BLÜTHGEN, N.; GRUBER, B. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, v. 2, p. 7-24, 2009.
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 99, p. 12917–12922, 2002.
- EHMER, B. & GRONENBERG, W. Antennal muscles and fast antennal movements in ants. **The Journal of Comparative Physiology B**. v.167. p.287-296, 1997.
- FEWELL, J.H. Social insect networks. **Science**. v.301, p.1867–1870, 2003.
- FITTKAU, E.J. & KLINGE, H. On biomass and trophic structure of central amazonian rain Forest ecosystems. **Biotropica**. v.5, p. 2-14. 1973.
- FLACK, J.C.; GIRVAN, M.; DEWAAL, F. B.M.; KRAKAUER, D.C. Policing stabilizes construction of social niches in primates. **Nature**. v. 439, p. 426–429, 2006.
- FOWLER, H. G. The genus *Odontomachus* (Hymenoptera: Formicidae) in the south- eastern United States. **Entomological News**. v. 95, p. 188-195, 1980.
- FRUCHTERMAN, T. M. J. & REINGOLD, E. M. Graph Drawing by Force-directed Placement. **Software – Practice and Experience**. v. 21, p. 1129-1164, 1991.
- GORDON, D. M. & MEHDIABADI, N. J. Encounter rate and task allocation in harvester ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 45, p. 370–377, 1999.

GORDON, D. M.; PAUL, R. E.; THORPE, K. What is the function of encounter patterns in ant colonies? **Animal Behavior**. v. 45, p. 1083–1100, 1993.

GREENE, M. J. & GORDON, D. M. Social insects: cuticular hydrocarbons inform task decisions. **Nature**. v. 423, p. 32, 2003.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. **The ants**. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1990.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. **The Superorganism: the Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies**. New York: W.W. Norton & Company, 2009.

HYMENOPTERA NAME SERVER. **Number of species recorded in Formicidae**. Disponível em: <[http://osuc.biosci.ohiostate.edu/hymenoptera/tsa.sppcount?the\\_taxon=Formicidae](http://osuc.biosci.ohiostate.edu/hymenoptera/tsa.sppcount?the_taxon=Formicidae)> Acessado em: 30 de janeiro de 2012.

**Journal of Insect Behavior**. v. 24, p. 220–229, 2010.

KOSTAKOS, V. Temporal graphs. **Physica A**. v.388, p. 1007–1023, 2009.

KRAUSE, J.; CROFT, D.P.; JAMES, R. Social network theory in the behavioural sciences: potential applications. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.62, p. 15-27, 2007.

LUSSEAU, D. The emergent properties of a dolphin social network. **Proceedings of the Royal Society of London B**. v. 240, p. 186–S188, 2003.

LUSSEAU, D. Evidence for social role in a dolphin social network. **Evolutionary Ecology**. v. 21, p. 357-366, 2007.

MCDONALD, D. B. Predicting fate from early connectivity in a social network. **Proceedings of the National Academy of Science USA**. v.104, p. 10910–10914, 2007.

MEDEIROS, F.N.S.; LOPES, L.E.; MOUTINHO, P.R.S.; OLIVEIRA, P.S.; HÖLLDOBLER, B. Functional Polygyny, Agonistic Interactions and Reproductive Dominance in the Neotropical Ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Ethology**. v. 91, p. 134-146, 1992.

MOORE, A.J.; BRODIE, E.D.; WOLF, J.B. Interacting phenotypes and the evolutionary process I: Indirect genetic effects and the evolution of social interactions. **Evolution**. v. 51, p. 1352-1362, 1997.

MULLER-LINOW, M.; HILGETAG, C. C.; HUTT, M. T. Organization of excitable dynamics in hierarchical biological networks. **PLoS Computational Biology**. v.4, e1000190, 2008.

NAUG, D. Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 62, p. 1719-1725, 2008.

NAUG, D. Structure and resilience of the social network as a function of colony size in social insects. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 63, p.1023-1028, 2009.

- NEWMAN, M. E. J. The structure of scientific collaboration networks, **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 98, p. 404-409, 2001.
- NIELSEN, C.; AGRAWAL, A.A.; HAKEK, A.E. Ants Defend Aphids Against Lethal Disease. **Biology Letters**. v.6, p. 205-208, 2010.
- NÚÑES, J.L.A.; NAYA, M.; CALCAGNO-PISSARELLI, M.P.; OTERO, L.D. Behaviour of *Odontomachus chelifer* (Latreille) (Formicidae: Ponerinae) Feeding on Sugary Liquids.
- PASSOS, L. & OLIVEIRA, P.S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia**. v. 139, p. 376-382, 2004.
- PASSOS, L. & OLIVEIRA, P.S. Interactions between ants, fruits, and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. v. 19, p. 261-270, 2003.
- PATEK, S. N.; BAILO, J.E.; FISHER, B.L.; SUAREZ, A.V. Multifunctionality and mechanical origins: Ballistic jaw propulsion in trap-jaw ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v. 103, p. 12787-12792, 2006.
- PINTER-WOLLMAN, N.; WOLLMAN, R.; GUETZ, A.; HOLMES, S.; GORDON, D.M. The effect of individual variation on the structure and function of interaction networks in harvester ants. **Journal of the Royal Society Interface**. v. 8, p.1562-1573, 2011.
- POWELL, S. & TSCHINKEL, W.R. Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. **Animal Behavior**. v. 58, p. 965-972, 1999.
- PROULX, S.R.; PROMISLOW, D.E.L.; PHILLIPS, P.C. Network thinking in ecology and Evolution. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 20, n. 6, p. 345-353, 2005.
- RESH, V.H. & CARDE, R.T. **Encyclopedia of Insects**. Maryland Heights: Academic Press. p.29-32. 2003
- ROBSON, S.K. & TRANIELLO, J. F. A. Key individuals and the organisation of labour in ants. IN: DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J-L.; PASTEELS, J.M. **Information Processing in Social Insects**. Basel: Birkhauser Verlag. pp. 239–259, 1999.
- SCHULTZ T.R. In search of ant ancestors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v.26, p.4028-14029, 2000.
- SEELEY, T.D.; CAMAZINE, S.; SNEYD, J. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 28, p. 277-290, 1991.
- SENDOVA-FRANKS, A. B.; HAYWARD, R.; WULF, B.; KLIMEK, T.; JAMES, R.; PLANQUE, R.; BRITTON, N. F.; FRANKS, N. R. Emergency networking: Famine relief in ant colonies. **Animal Behaviour**. V. 79, P. 473-485, 2010.

- SMITH C.R., DOLEZAL A., ELIYAHU D., HOLBROOK C.T., GADAU J. Ants (Formicidae): Models for social complexity. In: **Emerging Model Organism - Vol.2**. New York: Cold Spring Harbor Press. 2009.
- SOLE, R.V.; COROMINAS-MURTRA, B.; VALVERDE, S.; STEELS, L. Language networks: Their structure, function, and evolution. **Complexity**. v.15, p.20-26, 2010.
- SPAGNA, J. C.; SCHELKOPF, A.; CARRILLO, T.; SUAREZ, A.V. Evidence of behavioural co-option from context-dependent variation in mandible use in trap-jaw ants (*Odontomachus spp.*). **Naturwissenschaften**. v. 96, p.243-250, 2009.
- SPAGNA, J.C.; VAKIS, A.I.; SCHMIDT, C.A.; PATEK, S.N.; ZHANG, X.; TSUTSUI, N.D.; SUAREZ, A.V. Phylogeny, scaling, and the generation of extreme forces in trap-jaw ants. **The Journal of Experimental Biology**. v. 211, p. 2358-2368, 2008.
- SUMPTER, D.J.T. & PRATT, S.C. Quorum responses and consensus decision making. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**. v. 364, p. 743–753, 2009.
- SUNDARESAN, S. R.; FISCHHOFF, I. R.; DUSHOFF, J.; RUBENSTEIN, D. I. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. **Oecologia**. v. 151, p. 140–149, 2007.
- WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of “small-world” networks. **Nature**, v. 393, p. 440-442, 1998.
- WHEELER, W.M. The ant-colony as an organism. **Journal of Morphology**. v. 22, p. 307–325, 1911.
- WILSON, E.O. & TAYLOR, R.W. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). **Pacific Insects Monograph**. n. 76, p.1-109. 1967.
- WILSON, E.O. Causes of Ecological Success: the case of the Ants. **Journal of Animal Ecology**. v.59, p.1-9, 1987.
- WOLF, J. B. W., MAWDSLEY, D., TRILLMICH, F. & JAMES, R. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. **Animal Behavior**. v. 74, p. 1293–1302, 2007.

## APÊNDICE I

Funções programadas no R para a análise dos dados:

```
require(bipartite)
```

```
#Count function
```

```
count <- function(vector,x) {
  count=0
  n<-length(vector)
  for (i in 1:n) {if (vector[i]==x) {
    count<-count+1}}
  count}

```

```
#Frequency Table
```

```
FreqTab <- function (vector,zero=FALSE) {
  count <- function(vector,x) {
    count=0
    n<-length(vector)
    for (i in 1:n) {if (vector[i]==x) {
      count<-count+1}}
    count}
  if (zero==FALSE) {
    freq.array<-c(1:max(vector))
    for (i in 1:length(freq.array)) {
      freq.array[i]=count(vector,i)
    }
  }
  if (zero==TRUE) {
    freq.array<-c(0:max(vector))
    for (i in 1:length(freq.array)) {
      freq.array[i+1]=count(vector,i)
    }
  }
  freq.array[1]=count(vector,0)
}
freq.array
}
```

```
#Select Behavior
```

```
Bselect<-function(AdjList,behave) {
  V.out<-(AdjList[,1]==behave)*AdjList$V.out
  V.in<-(AdjList[,1]==behave)*AdjList$V.in
  time<-(AdjList[,1]==behave)*AdjList$time
  List<-cbind(V.out,V.in,time)
  FinalList<-empty(List)
  N<-dim(FinalList)[1]
  rownames(FinalList)=c(rep(behave,N))
  FinalList
}
```

```
#Remove Singular Components
```

```
RemoveSing <- function(web){
```

```

rowD<-rowSums(web)
colD<-colSums(web)
rowBoolean<-(rowD > 0 ) * 1
colBoolean<-(colD > 0 ) * 1
Boolean <- rowBoolean + colBoolean
RBool<-Boolean[length(Boolean):1]
for (i in 1:length(RBool)){
  if(RBool[i]==0){
    web=web[-((length(RBool)+1)-i),]
  }
  for (i in 1:length(RBool)){
    if(RBool[i]==0){
      web=web[-((length(RBool)+1)-i)]
    }
  }
  web
}

```

#Adjacency List to Adjacency Matrix

```

AtM <-function(Adj.list) {
  if (class(Adj.list)!="matrix") {rownames(Adj.list)=NULL}
  AL=data.frame(Adj.list)
  max.in<-max(AL$V.out)
  max.out<-max(AL$V.in)
  size<-max(max.in,max.out)
  AM<-matrix(0,size,size)
  for (i in 1:dim(AL)[1]){
    AM[(AL$V.out[i]),AL$V.in[i]]=AM[(AL$V.out[i]),(AL$V.in[i])] +1
  }
  colnames(AM)=c(1:size)
  rownames(AM)=c(1:size)
  AM<-RemoveSing(AM)
  AM
}

```

#Adjacency List Post-Time Restriction

```

AtMT <-function(Adj.list,x) {
  if (class(Adj.list)!="matrix") {rownames(Adj.list)=NULL}
  AL=data.frame(Adj.list)
  max.in<-max(AL$V.out)
  max.out<-max(AL$V.in)
  size<-max(max.in,max.out)
  AM<-matrix(0,size,size)
  for (i in 1:x){
    AM[(AL$V.out[i]),AL$V.in[i]]=AM[(AL$V.out[i]),(AL$V.in[i])] +1
  }
  colnames(AM)=c(1:size)
  rownames(AM)=c(1:size)
  AM<-RemoveSing(AM)
  AM
}

```

#Give number of nodes and medium degree with time limit

```

GiveND <-function(AL,time.limit) {
  AdjM<-AtMT(AL,time.limit)
}

```

```

Bin<-(AdjM>0)*1
MediumK=sum(Bin)/dim(AdjM)[1]
Result<-c(dim(AdjM)[1],MediumK)
Result
}

```

#Give number of nodes and medium degree all data

```

NDAll <-function(AL) {
ResultTable<-data.frame(0,0)
for (i in 1:dim(AL)[1]){
ResultTable[i,1:2]<-GiveND(AL,i)
}
colnames(ResultTable)=c("N","Medium K")
ResultTable
}

```

#Mean path length

```

mean.path= function(web){
web=(web>0)*1
lm=sort(geodist(web,inf.replace=0)$gdist)
lm <- lm[lm != 0]
L=mean(lm)
L
}

```

#Diameter

```

diameter= function(web){
web=(web>0)*1
D=max(geodist(web,inf.replace=0)$gdist)
D
}

```

# Clustering coefficient

```

clust = function(web){
web=(web>0)*1
EBin<-graph.adjacency(web)
t=transitivity(EBin,type="local")
for (i in 1:dim(web)[1]) {
if (t[i]=="NaN") {t[i]=0}}
mean(t)
}

```

# All size metrics

```

net.size = function (web) {
table=data.frame(clust(web),mean.path(web),diameter(web))
names(table)=c("Clustering coef","Mean path length","Diameter")
table
}
net.size(Odoweb)

```

## Null Models

#Modelo Nulo: obter valores médios, máximos e mínimos de C,  $L_m$  e D para  $nreps$  matrizes aleatórias

```

Cl.DL=function(web,reps) {

web=(web>0)*1
n=dim(web)[1]
l=sum(web)

clust.ca=c()
clust.geo=c()
clust.l=c()

findL = function (matrix) {
L=as.vector(matrix)
L=L[is.finite(L)]
L=L[L!=0]
Lm = mean(L)
Lm
}

clust = function(web){
web=(web>0)*1
EBin<-graph.adjacency(web)
t=transitivity(EBin,type="local")
for (i in 1:dim(web)[1]) {
if (t[i]=="NaN") {t[i]=0}}
mean(t)
}

for (i in 1:reps){

sim=erdos.renyi.game(n,l,type="gnm",loops=F,directed=T)
simulation=geodist(get.adjacency(sim))$gdist
dists=sort(unique(as.vector(simulation)))

clust.ca[i]=clust(get.adjacency(sim))
clust.l[i]=findL(simulation)
clust.geo[i]=max(dists[is.finite(dists)])
}

# 95% Confidence Interval

clust.ca=sort(clust.ca)[(reps*0.05)+1:(reps*0.95)]
clust.geo=sort(clust.geo)[(reps*0.05)+1:(reps*0.95)]
clust.l=sort(clust.l)[(reps*0.05)+1:(reps*0.95)]

max.ca=max(clust.ca)
min.ca=min(clust.ca)
mean.ca=mean(clust.ca)
ca.null=c(max.ca,min.ca,mean.ca,clust(web))
names(ca.null)=c("Max","Min","Mean","Original")

maxD=max(clust.geo)
minD=min(clust.geo)
meanD=mean(clust.geo)
Dnull=c(maxD,minD,meanD,diameter(web))

```

```

names(Dnull)=c("Max","Min","Mean","Original")

maxL=max(clust.l)
minL=min(clust.l)
meanL=mean(clust.l)
Lnull=c(maxL,minL,meanL,mean.path(web))
names(Lnull)=c("Max","Min","Mean","Original")

webnull=list(ca.null,Dnull,Lnull)
names(webnull)=c("Clustering Coefficient","Diameter","Mean Path Length")
webnull}

# Gráficos dos intervalos

plot.int = function (point,mean,max,min,x){
arrows(x,min,x,max,angle=90,code=3,length=0.05)
points(x,mean,pch=21,bg="black")
points(x,point,pch=21,bg="white")}

# Meta-análise: obter frequência de melhores ajustes de acordo com o índice AIC para uma distribuição de
grau hipotética de distribuição máximo N para um número reps de simulações

nullapply = function (N,reps) {

dados<-list()
for (i in 10:(9+reps)) {
  dados[[i]]<-rexp(N,1) }

table=c(0,0,0)
table=t(degree(dados[[10]],plot.it=FALSE)[[2]][,5])
for (i in 11:(9+reps)){
newline=t(degree(dados[[i]],plot.it=FALSE)[[2]][,5])
table=rbind(table,newline)
}

remover=c(rep(0,nrow(table)))

for (i in 1:nrow(table)) {
if (is.na(table[i,1]) == TRUE)
{remover[i]=i}
if (is.na(table[i,3]) == TRUE)
{remover[i]=i}
}

if (sum(remover)>0) {
remover=remover[!remover==0]
table=table[-remover,]
}

mat=matrix(0,nrow(table),2)

for(i in 1:nrow(mat)){
if ((-table[i,1]+table[i,3]<3)&(-table[i,1]+table[i,3]>-3)){mat[i,1]=2
} else {if (table[i,1]>table[i,3]){mat[i,1]=1 }
{mat[i,2]=9+i}
}
}

```

```

i=1
results=data.frame(0,0,0,0)
names(results)=c("exp","tplt","both","total")
results[i,1]=count(mat[,1],0)
results[i,2]=count(mat[,1],1)
results[i,3]=count(mat[,1],2)
results[i,4]=nrow(mat)
write.table(results,file=sprintf("result%d.txt",N))
results
}

# Degree distribution throught time

DDtime <- function (list,type=c("l","p")){

if (class(list)=="matrix") {rownames(list)=NULL}
list=data.frame(list)
web=AtM(list)
OdoDD<-colSums((web>0)*1)+rowSums((web>0)*1)
ddtotal <- OdoDD
Pto <- sapply(sort(unique(ddtotal)), function(x) sum(ddtotal >= x))
Ptotal <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddtotal)), P = Pto/max(Pto))
plot(Ptotal,pch=21,bg="black",type="xy")

timeslices=c(rep(0,6))
times=c()
for (i in 1:6) {
times[i]=6000+(6000*(i-1))
}
for (i in 1:6){
timeslices[i]=sum((list$time<=times[i])*1)
}
vec = timeslices[(length(timeslices)-1):1]
col=c("darkred","red","darkblue","blue","green")
j=0

for (i in vec) {
web=AtMT(list,i)
OdoDD<-colSums((web>0)*1)+rowSums((web>0)*1)
ddlower <- OdoDD
Plo <- sapply(sort(unique(ddlower)), function(x) sum(ddlower >= x))
Plower <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddlower)), P = Plo/max(Plo))
points(Plower,pch=21,bg=col[1+j],col=col[1+j],type="xy")
j=j+1
}
points(Ptotal,pch=21,bg="black",col="black",type="xy")
}

# Degree Distribution Null Model

create.dd<-function(n,l,lim){

create.dd1<-function(n,l,lim){
x<-erdos.renyi.game(n,l,type="gnm",loops=F,directed=TRUE)
g<-get.adjacency(x)
web=g
web <- (web > 0) * 1

```

```

k <- sum(web)
S <- sum(dim(web))
ddhigher <- colSums(web)+rowSums(web)
Phi <- sapply(sort(unique(ddhigher)), function(x) sum(ddhigher >=x))
Phigher <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddhigher)), P = Phi/max(Phi))
Phigher
plot(Phigher,col="black",type="p",pch=16,xlab="Número de interações (graus)",ylab="Distribuição
cumulativa",xlim=lim)
}

```

```

create.dd2<-function(n,l){
x<-erdos.renyi.game(n,l,type="gnm",loops=F,directed=TRUE)
g<-get.adjacency(x)
web=g
web <- (web > 0) * 1
k <- sum(web)
S <- sum(dim(web))
ddhigher <- colSums(web)+rowSums(web)
Phi <- sapply(sort(unique(ddhigher)), function(x) sum(ddhigher >=x))
Phigher <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddhigher)), P = Phi/max(Phi))
Phigher
points(Phigher,col="black",pch=16)
}

```

```

create.dd1(n,l,lim)
for (i in 1:9999){
create.dd2(n,l)
}
}

```

#Add Points Cumulative Degree Distribution

```

AddDD <- function (web) {
web <- (web > 0) * 1
k <- sum(web)
S <- sum(dim(web))
ddhigher <- colSums(web)+rowSums(web)
Phi <- sapply(sort(unique(ddhigher)), function(x) sum(ddhigher >=x))
web.dd <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddhigher)), P = Phi/max(Phi))

points(web.dd,bg="red",pch=21)
}

```

#Order matrix in most nested conformation

```

OrderMatrix <- function(matrix) {
rS<-rowSums(matrix)
cS<-colSums(matrix)
mat<-data.frame(matrix)
mat.r<-cbind(mat,rS)
mat.rc<-rbind(mat.r,cS)
mat.rc[dim(mat.rc)[1],dim(mat.rc)[2]]=NA
mat.rc[1:(dim(mat.rc)[1]-1),] = mat.rc [order(mat.rc$rS[1:(dim(mat.rc)[1]-1)],decreasing=T) , ]
mat.rc[,1:(dim(mat.rc)[2]-1)] = mat.rc [ , order(mat.rc[,dim(mat.rc)[1],(1:(dim(mat.rc)[2]-1))],decreasing=T) ]
finaldf<-mat.rc[1:(dim(mat.rc)[1]-1),1:(dim(mat.rc)[2]-1)]
finalmatrix<-as.matrix(finaldf)
finalmatrix
}

```

```

}

# Connectance
connectance <- function (web) {
  sum((web>0)*1)/(dim(web)[1]*dim(web)[2])
}

# Total degree distribution (modified from BIPARTITE package)

degreetotal<-function (web, plot.it = TRUE, pure.call = TRUE, silent = TRUE)
{
  web <- (web > 0) * 1
  k <- sum(web)
  S <- sum(dim(web))
  ddlower <- rowSums(web)
  ddhigher <- colSums(web)+ddlower
  Plo <- sapply(sort(unique(ddlower)), function(x) sum(ddlower >=
    x))
  Plower <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddlower)), P = Plo/max(Plo))
  if (nrow(Plower) < 5)
    warning("Too few data points (< 5) for lower trophic level! Fitting makes no sense! The truncated fit is the
first to fail because it has a parameter more.")
  Phi <- sapply(sort(unique(ddhigher)), function(x) sum(ddhigher >=
    x))
  Phigher <- cbind.data.frame(k = sort(unique(ddhigher)), P = Phi/max(Phi))
  if (max(Phigher) < 5)
    warning("Too few data levels of degrees (< 5) for higher trophic level! Fitting makes no sense! The
truncated fit is the first to fail because it has a parameter more.")
  fitdd <- function(...) {
    start.trials.b <- c(0.01, 0.5, 1, 2, 4, 10, 100, 1000)
    start.trials.gamma <- c(0.01, 0.1, 1, 10)
    starts <- expand.grid(start.trials.b, start.trials.gamma)
    for (i in 1:nrow(starts)) {
      EXP <- try(nls(P ~ b * exp(-gamma * k), start = list(gamma = starts[i,
        2], b = starts[i, 1]), ...), silent = silent)
      if (!inherits(EXP, "try-error"))
        break
    }
    for (i in 1:nrow(starts)) {
      PL <- try(nls(P ~ b * k^(-gamma), start = list(gamma = starts[i,
        2], b = starts[i, 1]), ...), silent = silent)
      if (!inherits(PL, "try-error"))
        break
    }
  }
  if (!inherits(PL, "try-error")) {
    for (kx.try in 10^c(-4:4)) {
      TPL <- try(nls(P ~ b * (k^(-gamma)) * exp(-k/kx),
        start = list(gamma = coef(PL)[1], b = coef(PL)[2],
        kx = kx.try), ...), silent = silent)
      if (!inherits(TPL, "try-error"))
        break
    }
  }
  else {
    TPL <- try(sqrt("w"))
  }
  list(EXP, PL, TPL)
}

```

```

}
fitl <- fitdd(data = Plower, nls.control(maxiter = 1000))
fith <- fitdd(data = Phigher, nls.control(maxiter = 1000))
indexl <- which(sapply(fitl, function(x) !inherits(x, "try-error")) !=
  0)
fitnew <- fitl[indexl]
indexh <- which(sapply(fith, function(x) !inherits(x, "try-error")) !=
  0)
fithnew <- fith[indexh]
if (plot.it) {
  plotfit <- function(data, fit, ...) {
    plot(data$P ~ data$k, log = "xy", pch = 16, xlab = "Number of links (degree)",
      ylab = "Cumulative distribution", ...)
    for (i in 1:length(fit)) {
      lines(seq(1, max(ddlower), by = 0.1), predict(fit[[i]],
        newdata = data.frame(k = seq(1, max(ddlower),
          by = 0.1))), col = paste("grey", i * 20,
          sep = ""), ...)
    }
    abline(h = 1, lty = 2)
  }
  if (pure.call)
    par(mfrow = c(1, 1), mar = c(5, 5, 4, 1))
  plotfit(data = Plower, fit = fitnew, lwd = 2, cex = 1.8,
    cex.lab = 1.5, main = "Degree Distribution")
}
res.out <- matrix(ncol = 5, nrow = 3)
rownames(res.out) <- c("exponential", "power law", "truncated power law")
colnames(res.out) <- c("Estimate", "Std. Error", "Pr(>|t|)",
  "R2", "AIC")
resl.out <- res.out
resl2 <- t(sapply(fitl[indexl], function(mod) try(c(R2 = cor(eval(mod$data)$P,
  predict(mod)), AIC = AIC(mod)))))
resl.out[indexl, 4:5] <- resl2
resl1 <- t(sapply(fitl[indexl], function(mod) coef(summary(mod))[1,
  c(1, 2, 4)])))
resl.out[indexl, 1:3] <- resl1
resh.out <- res.out
resh2 <- t(sapply(fith[indexh], function(mod) try(c(R2 = cor(eval(mod$data)$P,
  predict(mod)), AIC = AIC(mod)))))
resh.out[indexh, 4:5] <- resh2
resh1 <- t(sapply(fith[indexh], function(mod) coef(summary(mod))[1,
  c(1, 2, 4)])))
resh.out[indexh, 1:3] <- resh1
list(`lower trophic level dd fits` = resl.out, `higher trophic level dd fits` = resh.out)
}

#Funcao acessoria "empty" do bipartite

empty<- function (web, count = FALSE)
{
  web[is.na(web)] <- 0
  if (NCOL(web) == 1 | NROW(web) == 1) {
    if (NCOL(web) == 1 & NROW(web) != 1) {
      nr <- sum(web > 0)
      nc <- 1
    }
  }
}

```

```

if (NROW(web) == 1 & NCOL(web) != 1) {
  nc <- sum(web > 0)
  nr <- 1
}
if (NROW(web) == 1 & NCOL(web) == 1) {
  nr <- 1
  nc <- 1
}
out <- web[1:nr, 1:nc, drop = FALSE]
if (count)
  attr(out, "empty") <- c(`empty rows` = NROW(web) -
    nr, `empty columns` = NCOL(web) - nc)
return(out)
}
cempty <- which(colSums(web) == 0)
rempty <- which(rowSums(web) == 0)
cind <- if (length(cempty) == 0)
  1:NCOL(web)
else (1:NCOL(web))[-cempty]
rind <- if (length(rempty) == 0)
  1:NROW(web)
else (1:NROW(web))[-rempty]
out <- web[rind, cind, drop = FALSE]
if (count)
  attr(out, "empty") <- c(`empty rows` = length(rempty),
    `empty columns` = length(cempty))
return(out)
}

```

----

### Script utilizado no R:

```

require(bipartite)
require(igraph)
require(timeordered)

#Script Rede 1

setwd("C:/R Workspace")

Odo<-read.table("OdontoTime.txt",header=TRUE)

AG<-Bselect(Odo,"AG")
rownames(AG)=NULL
AG<-data.frame(AG)

DI<-Bselect(Odo,"DI")
rownames(DI)=NULL
DI<-data.frame(DI)

Odoweb<-AtM(Odo)
AGweb<-AtM(AG)
DIweb<-AtM(DI)

# Número de vértices vs grau médio (separado)

ND.Odo=NDAll(Odo)

```

```

plot(ND.Odo,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")

ND.AG=NDAll(AG)
plot(ND.AG,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")
ND.DI=NDAll(DI)
plot(ND.DI,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")

#OU
# Número de vértices vs grau médio (todos juntos)

plot(ND.Odo,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio",bg="black",col="black",pch=21)
points(ND.AG,pch=21,bg="blue",col="blue")
points(ND.DI,pch=21,bg="red",col="red")

# Número de vértices ao longo do tempo

plot(Odo$time,ND.Odo$N,xlab="Tempo (s)",ylab="Número de vértices",bg="black",col="black",pch=21)
points( Bselect(Odo,"AG")[,3],ND.AG$N,bg="blue",col="blue",pch=21)
points( Bselect(Odo,"DI")[,3],ND.DI$N,bg="red",col="red",pch=21)

# Grau médio ao longo do tempo

plot(Odo$time,ND.Odo$"Medium K",xlab="Tempo (s)",ylab="Grau médio
(Km)",bg="black",col="black",pch=17)
points( Bselect(Odo,"AG")[,3],ND.AG$"Medium K",bg="blue",col="blue",pch=17)
points( Bselect(Odo,"DI")[,3],ND.DI$"Medium K",bg="red",col="red",pch=17)

# Log e regressão do número de vértices ao longo do tempo

NT<-NDAll(Odo)
lm.nt=lm(log(NT$N)~log(Odo$time))
lm.ag1=lm(log(ND.AG$N)~log(Bselect(Odo,"AG")[,3]))
lm.di1=lm(log(ND.DI$N)~log(Bselect(Odo,"DI")[,3]))

plot(log(Odo$time),log(NT$N),xlab="Tempo (s)",ylab="Número de vértices",pch=21,bg="black")
points(log(Bselect(Odo,"AG")[,3]),log(ND.AG$N),bg="blue",col="blue",pch=21)
points(log(Bselect(Odo,"DI")[,3]),log(ND.DI$N),bg="red",col="red",pch=21)

abline(lm.nt)
abline(lm.ag1,col="blue")
abline(lm.di1,col="red")
summary(lm.nt)
summary(lm.ag1)
summary(lm.di1)

# Degree distribution through time

par=(mfrow=c(1,3))
DDtime(Odo,type="b")
DDtime(AG,type="b")
DDtime(DI,type="b")

DDtime(Odo,type="l")
DDtime(AG,type="l")
DDtime(DI,type="l")
DDtime(Odo2,type="l")
DDtime(AG2,type="l")

```

```

DDtime(DI2,type="l")

#Script Rede 2

Odo2<-read.table("OdontoTime2.txt",header=TRUE)

AG2<-Bselect(Odo2,"AG")
rownames(AG2)=NULL
AG2<-data.frame(AG2)

DI2<-Bselect(Odo2,"DI")
rownames(DI2)=NULL
DI2<-data.frame(DI2)

Odoweb2<-AtM(Odo2)
AGweb2<-AtM(AG2)
DIweb2<-AtM(DI2)

# Número de vértices vs grau médio (separado)

ND.Odo2=NDAll(Odo2)
plot(ND.Odo2,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")

ND.AG2=NDAll(AG2)
plot(ND.AG2,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")

ND.DI2=NDAll(DI2)
plot(ND.DI2,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio")

#OU
# Número de vértices vs grau médio (todos juntos)

plot(ND.Odo2,xlab="Número de vértices",ylab="K Médio",bg="black",col="black",pch=21)
points(ND.AG2,pch=21,bg="blue",col="blue")
points(ND.DI2,pch=21,bg="red",col="red")

# Número de vértices ao longo do tempo

plot(Odo2$time,ND.Odo2$N,xlab="Tempo (s)",ylab="Número de vértices",bg="black",col="black",pch=21)
points( Bselect(Odo2,"AG")[,3],ND.AG2$N,bg="blue",col="blue",pch=21)
points( Bselect(Odo2,"DI")[,3],ND.DI2$N,bg="red",col="red",pch=21)

# Grau médio ao longo do tempo

plot(Odo2$time,ND.Odo2$"Medium K",xlab="Tempo (s)",ylab="Grau médio
(Km)",bg="black",col="black",pch=17)
points( Bselect(Odo2,"AG")[,3],ND.AG2$"Medium K",bg="blue",col="blue",pch=17)
points( Bselect(Odo2,"DI")[,3],ND.DI2$"Medium K",bg="red",col="red",pch=17)

# Log e regressão do número de vértices ao longo do tempo

NT2<-NDAll(Odo2)
lm.nt2=lm(log(NT2$N)~log(Odo2$time))
lm.ag2=lm(log(ND.AG2$N)~log(Bselect(Odo2,"AG")[,3]))
lm.di2=lm(log(ND.DI2$N)~log(Bselect(Odo2,"DI")[,3]))

plot(log(Odo2$time),log(NT2$N),xlab="Tempo (s)",ylab="Número de vértices",pch=21,bg="black")

```

```

points(log(Bselect(Odo2,"AG")[,3]),log(ND.AG2$N),bg="blue",col="blue",pch=21)
points(log(Bselect(Odo2,"DI")[,3]),log(ND.DI2$N),bg="red",col="red",pch=21)

abline(lm.nt2)
abline(lm.ag2,col="blue")
abline(lm.di2,col="red")

summary(lm.nt2)
summary(lm.ag2)
summary(lm.di2)

## Modelos nulos para métricas básicas

CIAI=list()
CIAI[[1]]=Cl.DL(Odoweb,10000)
CIAI[[2]]=Cl.DL(AGweb,10000)
CIAI[[3]]=Cl.DL(DIweb,10000)
CIAI[[4]]=Cl.DL(Odoweb2,10000)
CIAI[[5]]=Cl.DL(AGweb2,10000)
CIAI[[6]]=Cl.DL(DIweb2,10000)

names(CIAI)=c("Odo1","AG1","DI1","Odo2","AG2","DI2")

CIAI

j=1
plot(10,xlim=c(1,6),ylim=c(0,0.5),xlab=" ",ylab="Coeficiente de Agrupamento")
for (i in 1:6)
{ plot.int(CIAI[[i]][[4]],CIAI[[i]][[3]],CIAI[[i]][[1]],CIAI[[i]][[2]],i)
}

j=2
plot(100,xlim=c(1,6),ylim=c(0,25),xlab=" ",ylab="Diametro")
for (i in 1:6)
{ plot.int(CIAI[[i]][[4]],CIAI[[i]][[3]],CIAI[[i]][[1]],CIAI[[i]][[2]],i)
}

j=3
plot(100,xlim=c(1,6),ylim=c(0,10),xlab=" ",ylab="Caminho Mínimo Médio")
for (i in 1:6)
{ plot.int(CIAI[[i]][[4]],CIAI[[i]][[3]],CIAI[[i]][[1]],CIAI[[i]][[2]],i)
}

## Modelos nulos para distribuição de graus

par(mfrow=c(2,1))

#Odo1 Total
create.dd(60,118,lim=c(0,20))
AddDD(AGweb)

#Odo2 Total
create.dd(30,166,lim=c(0,30))
AddDD(DIweb)

#Odo1 AG
create.dd(59,69,lim=c(0,20))

```

```
AddDD(AGweb)

#Odo2 AG
create.dd(30,121,lim=c(0,30))
AddDD(AGweb2)

#Odo1 DI
create.dd(40,56,lim=c(0,20))
AddDD(DIweb)

#Odo2 DI
create.dd(29,65,lim=c(0,30))
AddDD(DIweb2)

## Script para meta-análise

hnetsizes=c(10,seq(50,1000,by=50))
len=length(hnetsizes)

rtable=matrix(0,len,4)
a=1
for (i in hnetsizes) {
x=as.numeric(nullapply(i,1000))
rtable[a,]=x
a=a+1}

rtable

# Lista de melhores ajustes
ppl=rtable[,2]/rtable[,4]
both=rtable[,3]/rtable[,4]

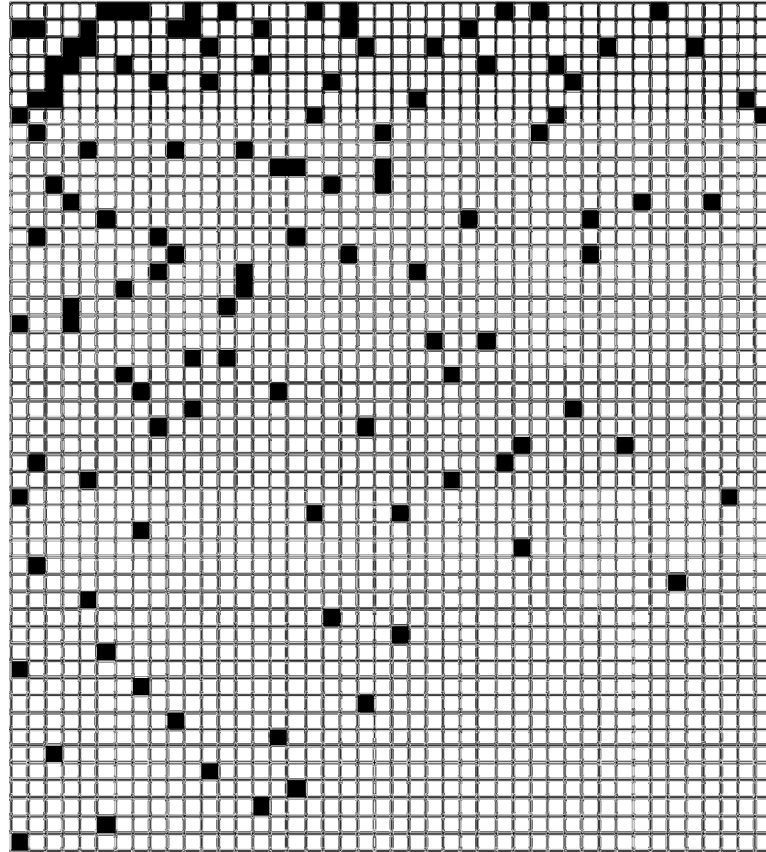
# Plotar simultaneamente
plot(hnetsizes,ppl,ylim=c(0,1),ylab="Porcentagem de melhores ajustes",xlab="Tamanho das redes em
vértices")
points(hnetsizes,both,pch=21,col="black",bg="black")

write.table(rtable,file="rtable1000reps.txt",row.names=F,col.names=F)
```

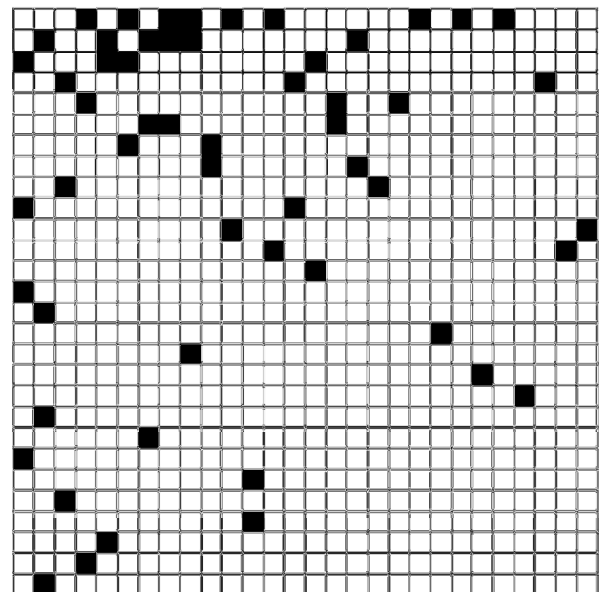
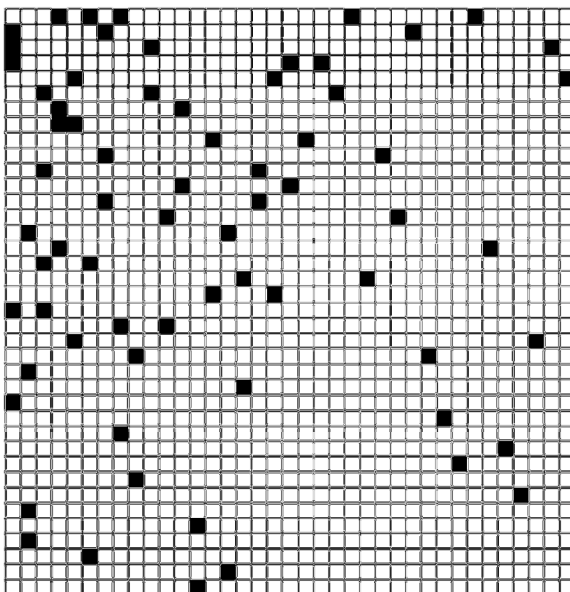
## APÊNDICE II

## 1. Visualização da matriz de interações das redes:

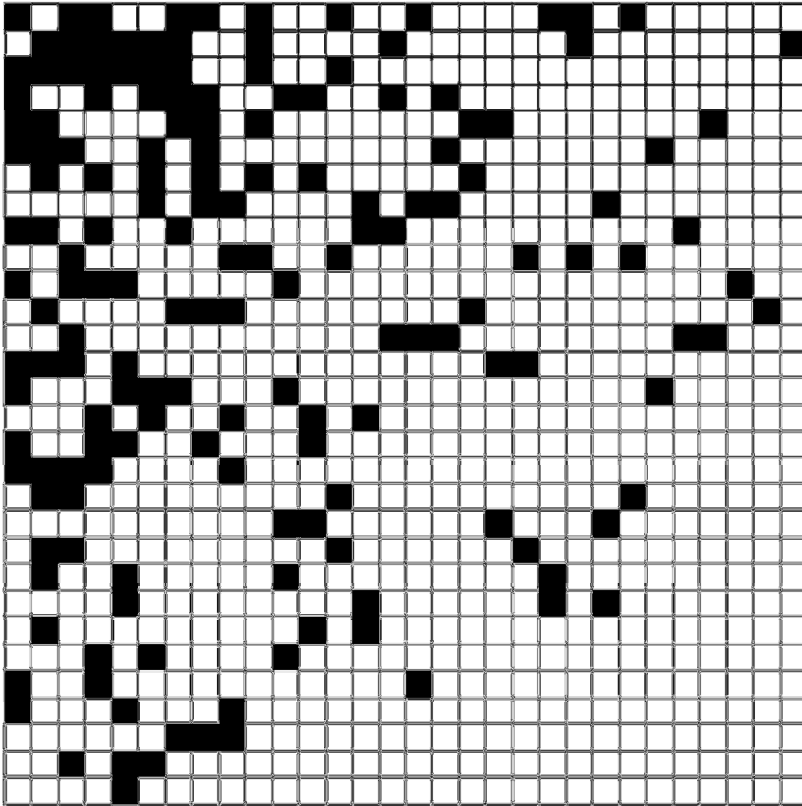
## a) Rede completa



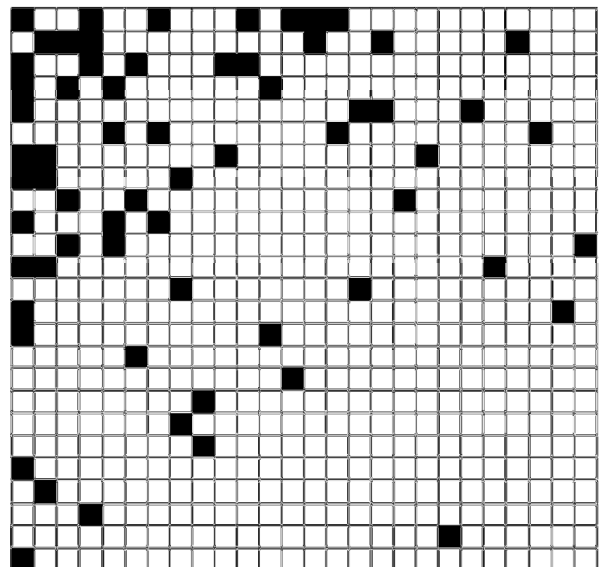
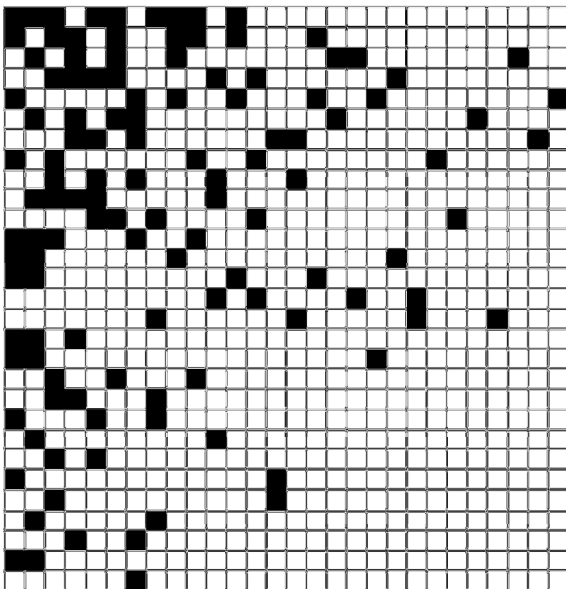
## b) Rede de alo-grooming e de interações de dominância



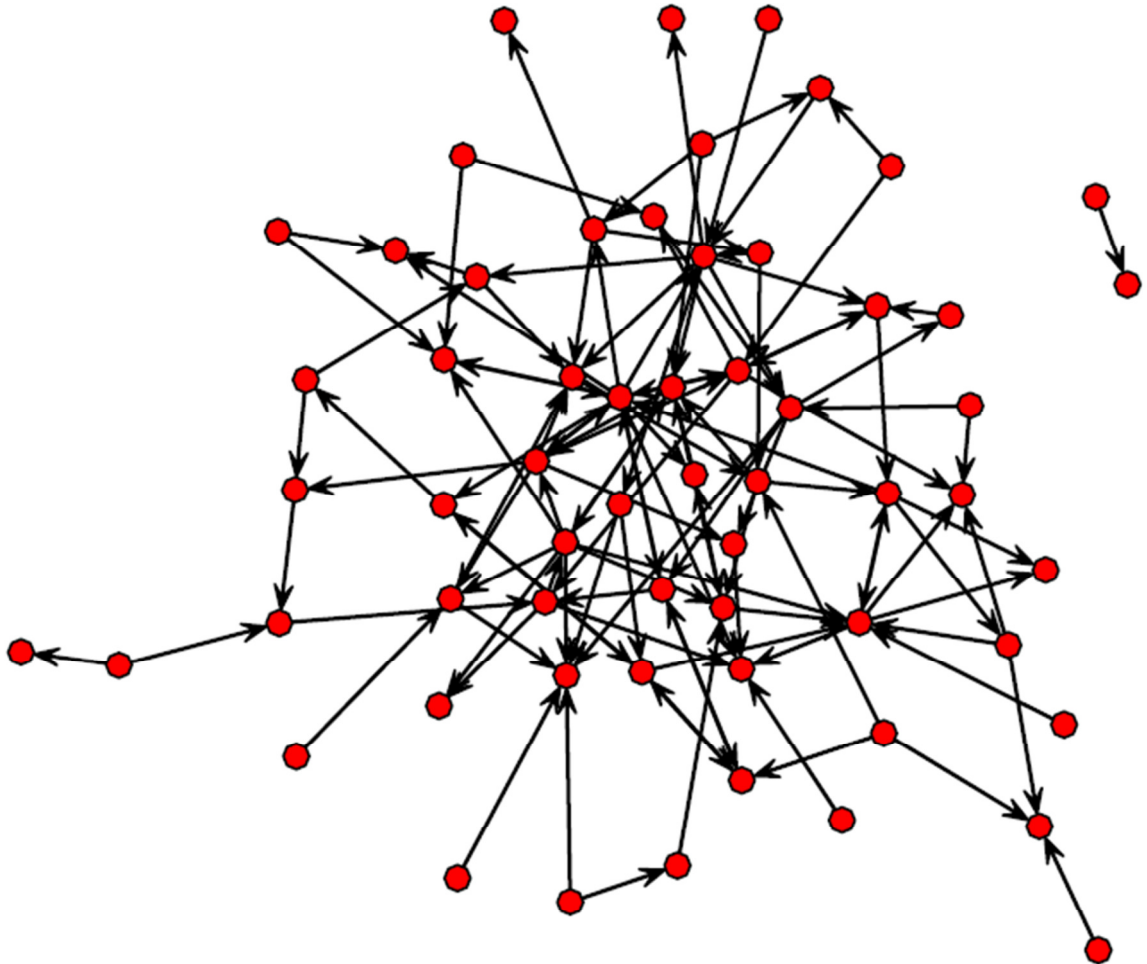
a) Rede completa



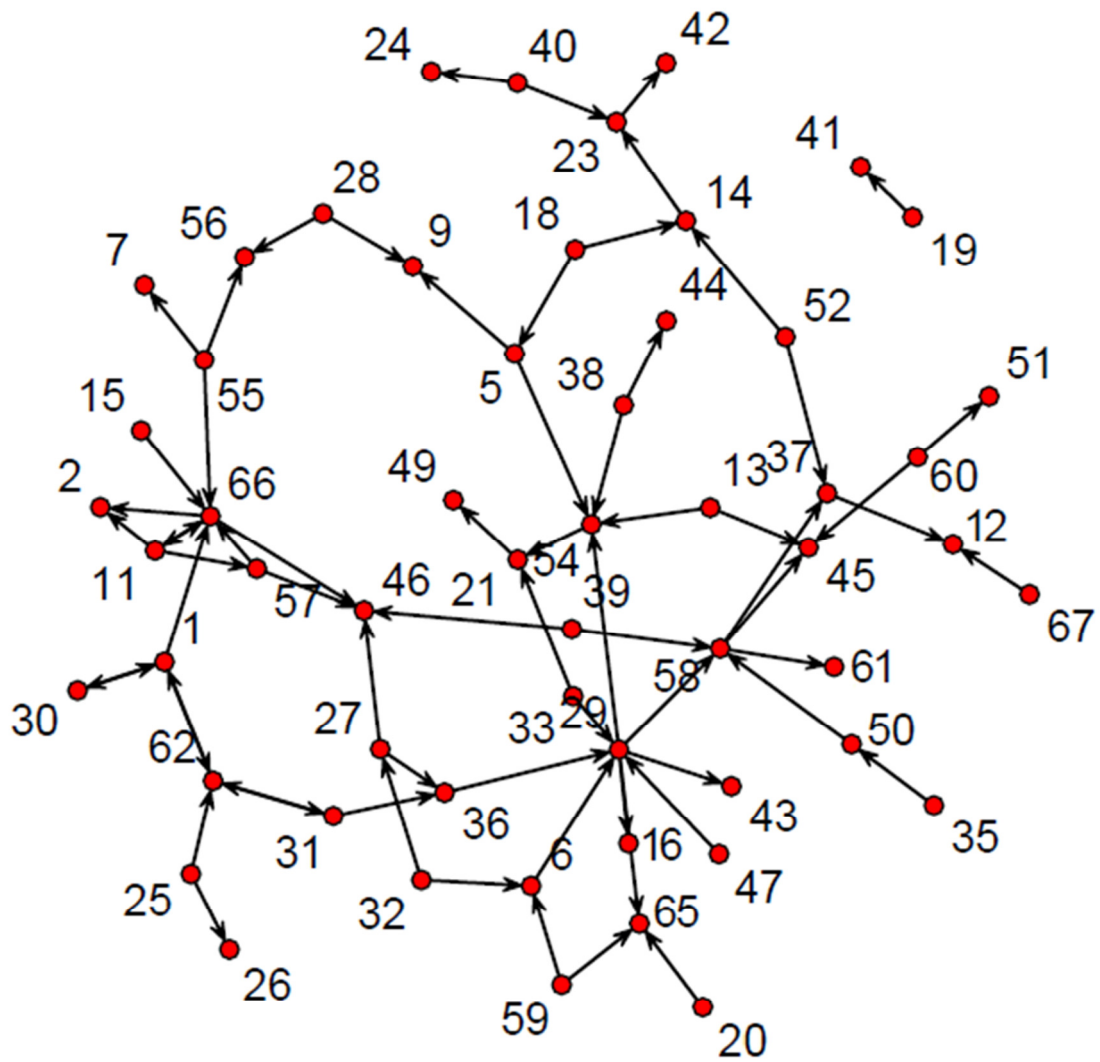
b) Rede de alo-grooming e de interações de dominância



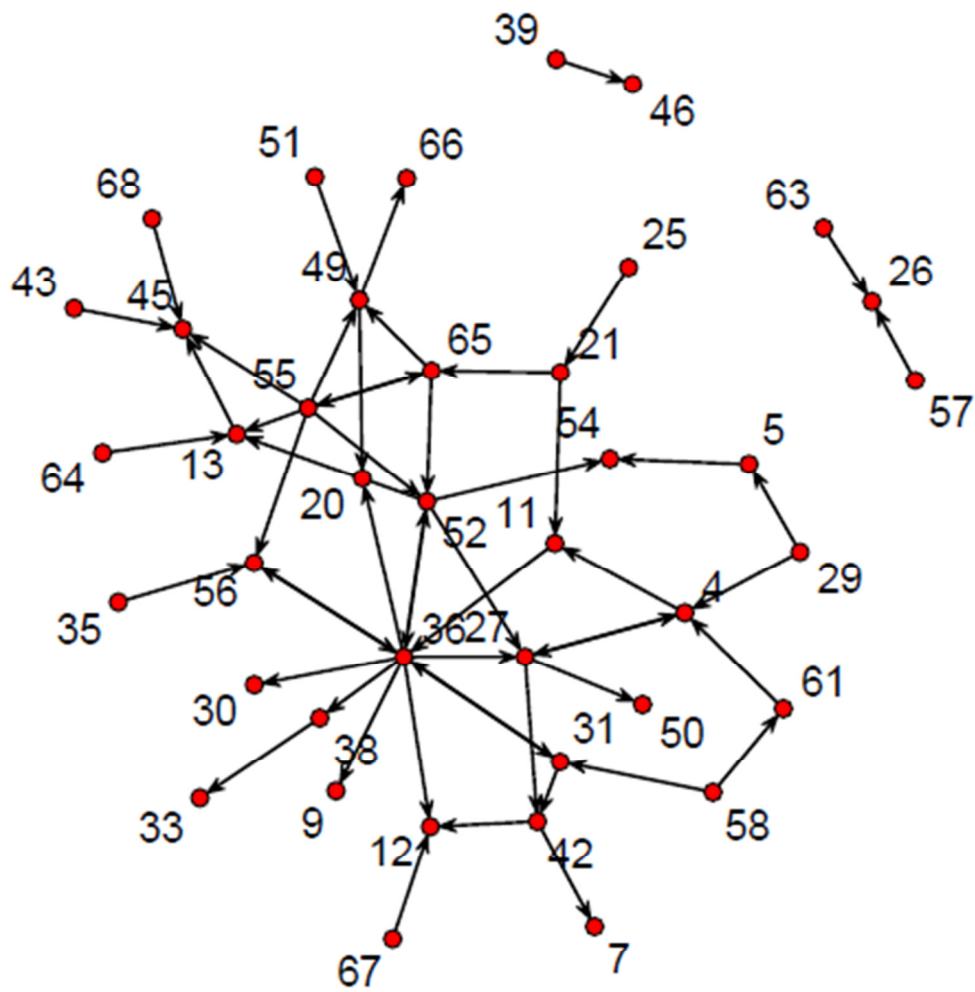
## 2. Visualização do grafo de interações



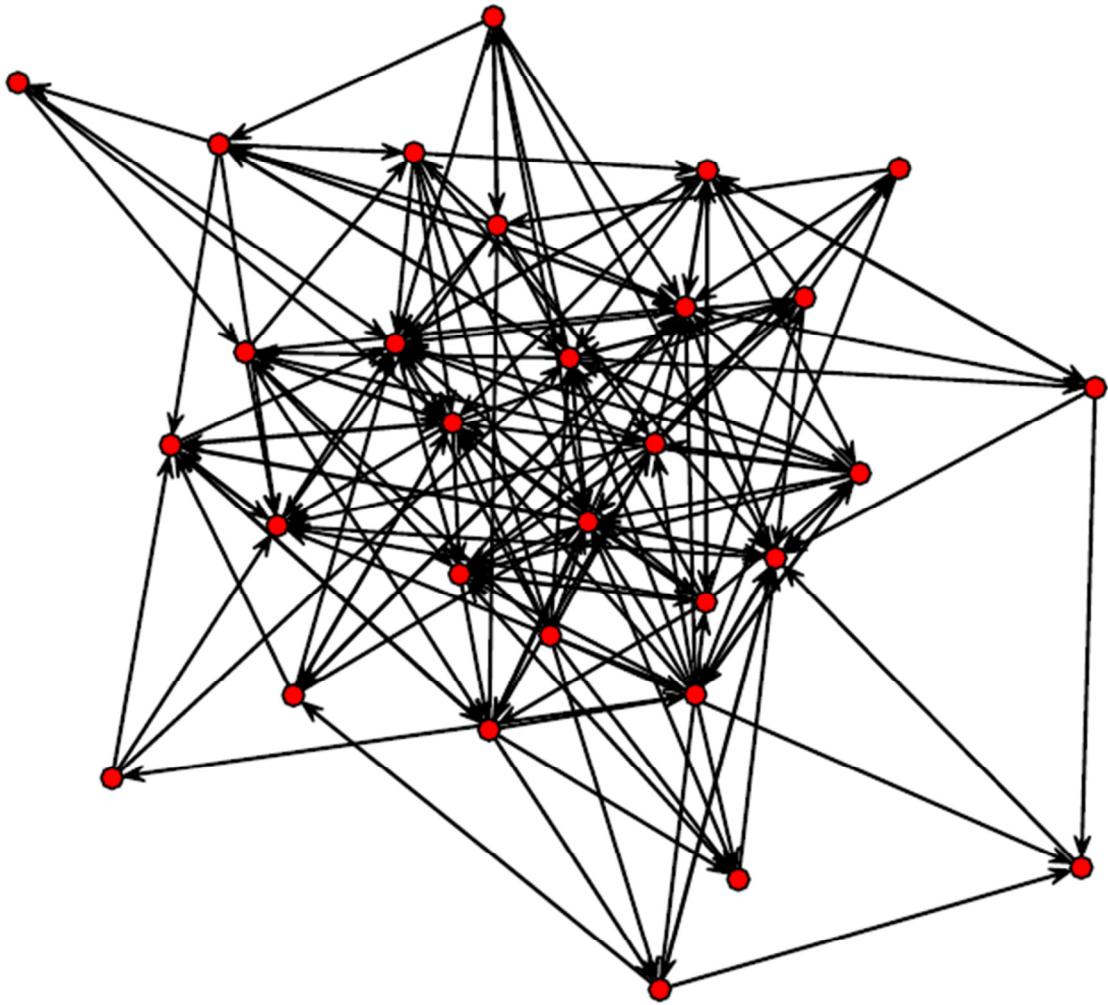
**Figura A1.** Representação do grafo compreendendo as interações sociais registradas para a colônia 1 de *Odontomachus chelifer*. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos.



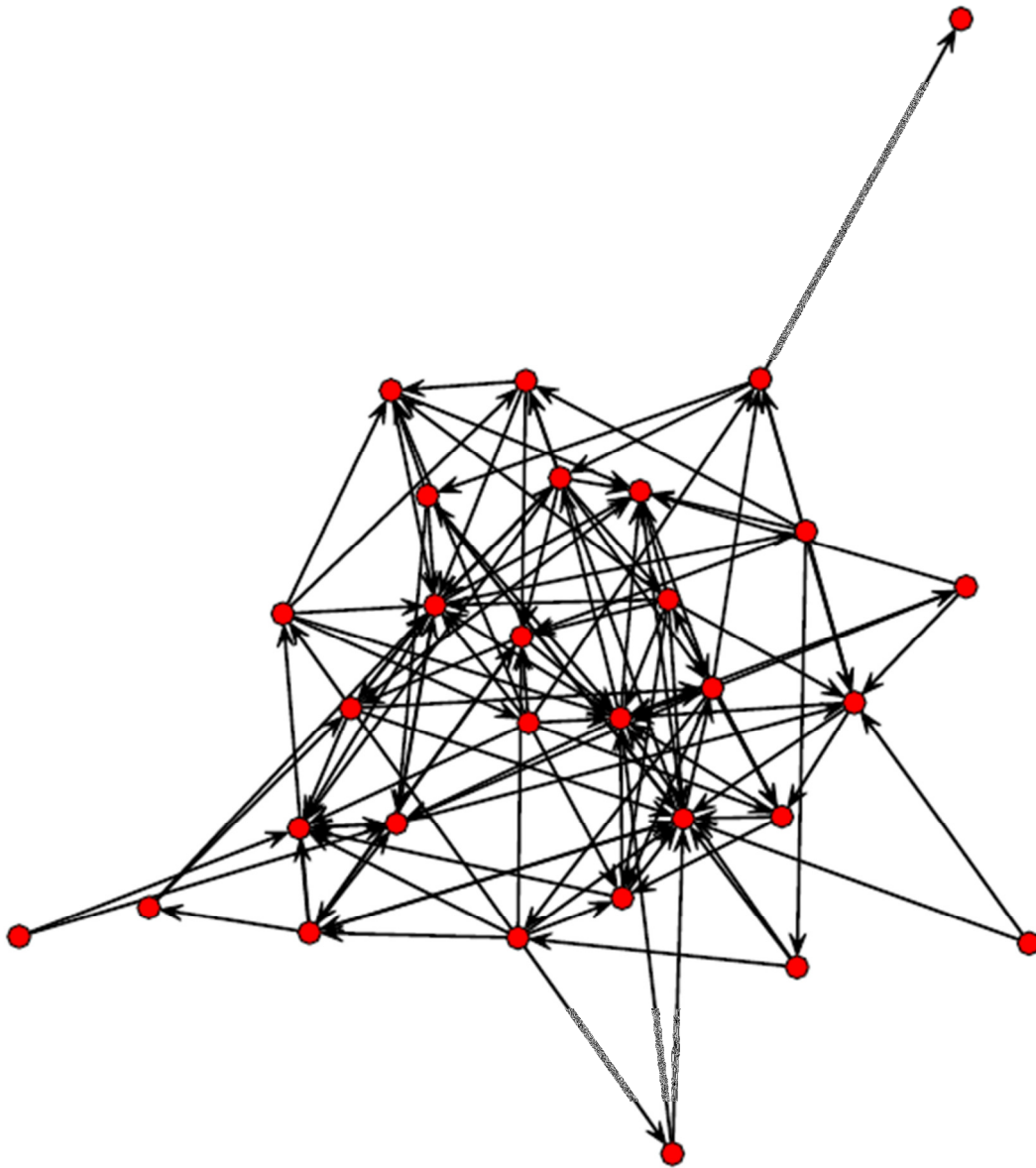
**Figura A2.** Representação do grafo de interações sociais para o comportamento de limpeza social para a colônia 1. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos. Os números correspondem ao código de identificação de cada indivíduo da colônia.



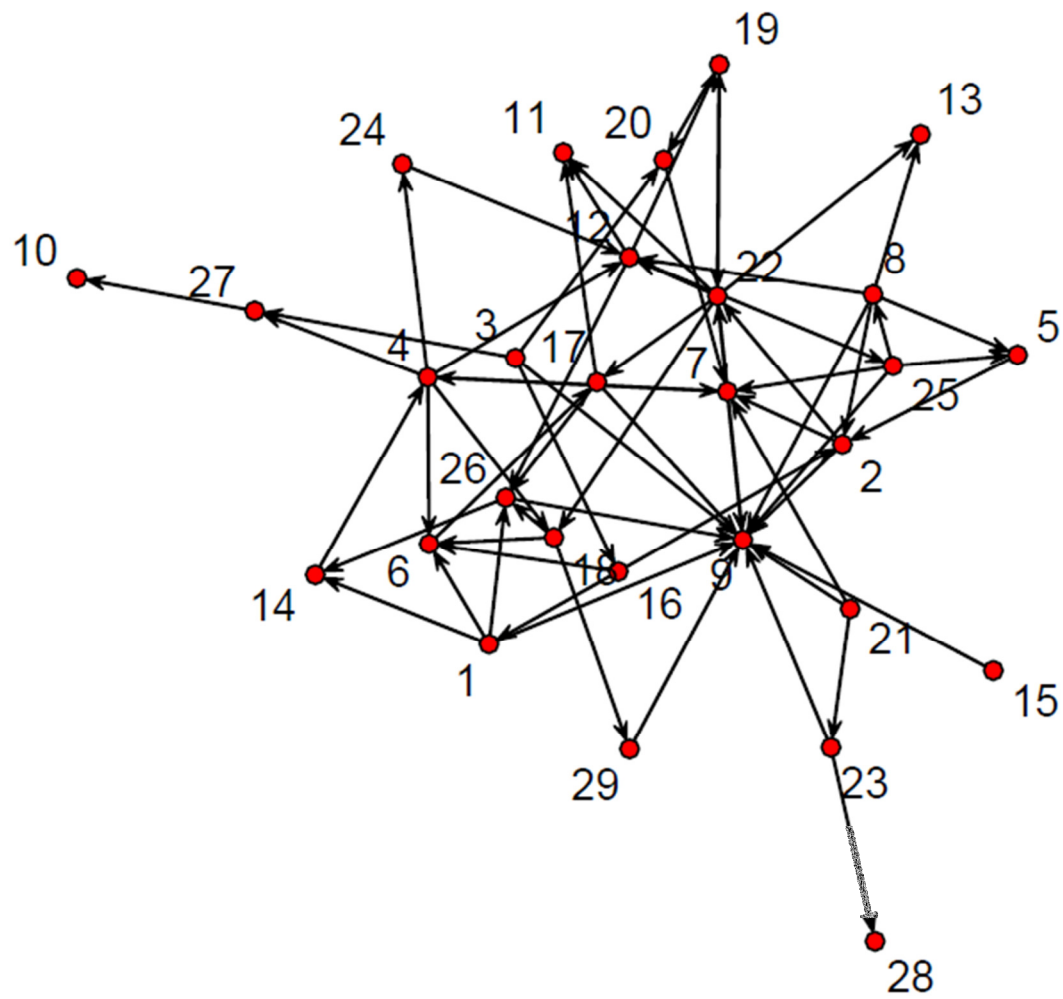
**Figura A3.** Representação do grafo de interações sociais para o comportamento de interações de dominância. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos. Os números correspondem ao código de identificação de cada indivíduo da colônia.



**Figura A4.** Representação do grafo compreendendo as interações sociais registradas para a colônia 2 de *Odontomachus chelifer*. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos.



**Figura A5** Representação do grafo de interações sociais para o comportamento de limpeza social. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos.



**Fig. A6** Representação do grafo de interações sociais para o comportamento de interação de dominância. Os vértices em vermelho representam os indivíduos, e as arestas representam a ocorrência de interação social entre os mesmos. Os números correspondem ao código de identificação de cada indivíduo da colônia.