

DANIELA ANITA RUIZ ROJAS

**DESLOCAMENTO DOS OPERÁRIOS DE CUPINS EM FUNÇÃO
DO CONTEXTO SOCIAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

R934d
2016 Ruiz Rojas, Daniela Anita, 1982-
 Deslocamento dos operários de cupins em função do
 contexto social / Daniela Anita Ruiz Rojas. – Viçosa, MG, 2016.
 ix, 38f : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndice.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Térmita. 2. *Cornitermes cumulans*. 3. Térmita -
Comportamento. 4. Térmita - População. 5. Sociedade de
insetos. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Biologia Animal. Programa de Pós-graduação em Entomologia.
II. Título.

CDD 22 ed. 595.736

DANIELA ANITA RUIZ ROJAS

**DESLOCAMENTO DOS OPERÁRIOS DE CUPINS EM FUNÇÃO
DO CONTEXTO SOCIAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 16 de maio de 2016.

Leticia Ribeiro de Paiva

Ricardo Ribeiro de Castro Solar

Og Francisco Fonseca de Souza
(Orientador)

DEDICATÓRIA

”Strange is our situation here upon earth.
Each of us comes for a short visit,
not knowing why, yet sometimes seeming to a divine purpose.
From the standpoint of daily life, however,
there is one thing we do know:
That we are here for the sake of others...”
Albert Einstein (1879-1955).

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa OEA-GCUB e CAPES pela concessão da bolsa que permitiu a realização deste curso.

À Universidade Federal de Viçosa junto com o programa de pós graduação de Entomologia pela oportunidade oferecida. Do mesmo jeito em nome destas duas entidades quero estender os meus agradecimentos a cada administrativo, técnico e funcionário pelo apoio logístico fornecido neste dois anos, inclusive quando estiveram de greve.

Aos proprietários das fazendas de Viçosa que gentilmente me permitiram coletar cupinzeiros na suas terras.

E sem dúvida neste parágrafo quero resumir um grande agradecimento a tanta gente que contribuiu na conclusão desta nova etapa da minha vida: mãe, irmãos, tia, amigos, colegas termitólogos, professores, membros da banca e particularmente ao professor Og. Gostaria de agradecer em extenso a cada pessoa representada nestas linhas porque realmente fizeram uma diferença pra mim nesta etapa, mas quem me conhece também sabe que sou enrolada, rs ... assim que simplesmente direi:

¡Muchísimas gracias!

SUMÁRIO

Lista de Figuras	v
Lista de Tabelas	vii
Resumo	viii
Abstract	ix
1 Deslocamento dos operários de cupins em função do contexto social	1
1.1 Introdução	1
1.2 Materiais e métodos	3
1.2.1 Coleta de colônias	3
1.2.2 Ensaio Experimental	3
1.2.3 Registro dos movimentos	4
1.2.4 Exploração do espaço	6
1.2.5 Análise Estatística	8
1.3 Resultados	10
1.3.1 Deslocamento quadrático médio	10
1.3.2 Velocidade média.	12
1.4 Discussão	13
1.5 Referências Bibliográficas	16
Apêndice	18

LISTA DE FIGURAS

	Página
1.1 Exemplo da trajetória de um operário de cupins dentro de uma placa de Petri (representada pelo círculo grande), os círculos pequenos representam posições (x,y) do operário a cada 0,5 segundos, sendo estas posições unidas por linhas retas para seguir o seu deslocamento. Neste exemplo, a trajetória está baseada em um registro de posições durante 250 segundos.	5
1.2 Diagrama esquemático de uma série de caminhamento. A porção (a) representa a seção desconsiderada da série que contém interrupções maiores a 5 segundos e um intervalo de registros menor a 15000 posições. A porção (b) representa a seção considerada da série que contém interrupções menores aos 5 segundos e um intervalo de registros maior ou igual às 15000 posições.	6
1.3 Curva com as posições relativas de uma partícula em função do tempo. A linha contínua representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 0,5 (s). A linha tracejada representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 1 (s). A linha pontilhada representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 2 (s).	8
1.4 Deslocamento quadrático médio de uma partícula em diferentes regimes de difusão. A linha contínua representa um regime de difusão normal, onde as taxas de aumento do DQM são proporcionais ao intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta linearmente com o aumento do intervalo de tempo. A linha pontilhada representa um regime de difusão anômala (subdifusiva), onde as taxas de aumento do DQM são menores que as taxas de aumento no intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta sublinearmente com o aumento do intervalo de tempo. A linha tracejada representa um regime de difusão anômala (superdifusiva), onde as taxas de aumento do DQM são maiores que as taxas de aumento no intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta superlinearmente com o aumento do intervalo de tempo. Modificado de MacKintosh (2012).	9
1.5 Efeito da densidade de larvas de cupins no valor do expoente alfa exploratório do operário focal, de acordo às densidades de operários nas arenas. A linha pontilhada refere à categoria de densidade mínima de operários (0,025), a linha tracejada refere à categoria de densidade média de operários (0,133) e a linha contínua refere à categoria de densidade máxima de operários (0,300).	11

- 1.6 Efeito da densidade larvas de cupins na velocidade média do operário focal, de acordo às densidades de operários nas arenas. A linha pontilhada refere à categoria de densidade mínima de operários (0,025), a linha tracejada refere à categoria de densidade média de operários (0,133) e a linha contínua refere à categoria de densidade máxima de operários (0,300). 12

LISTA DE TABELAS

	Página
1.1 Lista dos ensaios experimentais considerando: número de larvas, número de operários, densidade e número de repetições.	4
1.2 Parâmetros no deslocamento de uma partícula hipotética.	7
1.3 Anova do modelo completo. Efeito da densidade de larvas (densL), densidade de operários (densW) e a interação densidade de larvas e a densidade de operários (densL:densW).	11
1.4 Anova do modelo completo. Efeito da densidade de larvas (densL), densidade de operários (densW) e a interação densidade de larvas e a densidade de operários (densL:densW).	12

RESUMO

RUIZ ROJAS, Daniela Anita, Ms., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2016. **Deslocamento dos operários de cupins em função do contexto social.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Coorientador: Alessandra Marins.

Operários de cupins são responsáveis de executar diversas tarefas na colônia, entre estas o cuidado da prole parece ter uma proeminente significância sobre a sua atividade. Operários deveriam então, otimizar o seu deslocamento, de modo atender todas as demandas que permitam garantir o funcionamento da colônia. Assim é esperado que a presença de larvas poderia elicitar maiores efeitos no deslocamento de operários de cupins. Para testar esta hipótese avaliamos o deslocamento individual dos operários de *Cornitermes cumulans*, em arenas experimentais contendo diferentes densidades de larvas e operários. O comportamento exploratório foi medido (i) expoente alfa do Deslocamento Quadrático Médio (DQM) em função dos diferentes intervalos de tempo e (ii) velocidade média. O comportamento exploratório dos operários exibiu características superdifusivas, em todas as condições registradas. O expoente alfa foi afetado tanto pelo incremento na densidade de larvas como pelo incremento na densidade operários confinados nas arenas. A densidade de larvas não afetou a velocidade média mas se correlacionou negativamente com o aumento na densidade de operários. Os nossos resultados indicam que a presença de coespecíficos nas arenas afeta o deslocamento de operários tanto em termos físicos como biológicos. O efeito físico na restrição dos deslocamentos pode ser caracterizado pela ocupação do espaço pelos corpos dos indivíduos, dependente da densidade nas arenas. Enquanto o efeito biológico pode ser caracterizado pelas interações operário-operário que teriam restringido a velocidade. A demanda por interações com larvas parece não ser um fator determinante no deslocamento de operários. Esta tendência no padrão de interatividade interindividual pode determinar na importância da conectividade entre operários, mas não entre operários e larvas para a regulação de trabalho na colônia.

ABSTRACT

RUIZ ROJAS, Daniela Anita, Ms., Universidade Federal de Viçosa, may, 2016. **Displacement of termite workers related with the social context.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-adviser: Alessandra Marins.

Termite workers are responsible to perform various tasks in the colony, among this tasks the care of offspring seems to have a prominent significance in their activity. Workers must, then displace themselves effectively to meet all these demands in order to guarantee a well-functioning colony. Thus it is expected that the presence of larvae should elicit major effects over the displacement of termite workers. To test this hypothesis, we evaluated the individual displacement of workers of *Cornitermes cumulans*, kept in arenas containing different densities of larvae and workers. Exploratory behavior was measured by (i) alpha exponent of the Mean Square Displacement (MSD) in function of different intervals of the time and (ii) average speed. The exploratory behavior of the workers exhibited superdiffusive characteristics, in all conditions recorded. The alpha exponent was affected by both the increase in the density of larvae and the increase in density workers confined in arenas. The density of larvae did not affect the average speed, it was negatively correlated with the increase in density of workers. Our results indicate that the presence of conspecifics in arenas affects the displacement of workers both in physical and biological terms. The physical effect on the restriction of displacement can be characterized by the occupation of space for the bodies of individuals associated with the increase in density of larvae and workers. While the biological effect can be characterized by worker-worker interactions that restrict the average speed. The demand for interactions with larvae appears to have no significant effects on workers displacement. The trend in the pattern of interindividuals interactivity may underlie the importance of connectivity of between workers, but not between workers and larvae in the regulation of the colony work.

Deslocamento dos operários de cupins em função do contexto social

1.1 Introdução

5 Em insetos sociais, são os operários que regulam coordenadamente a obtenção, processamento e distribuição de recursos. Baseados na informação que possuem, os operários atuam de forma local, mas coletivamente conseguem resolver problemas globais, na ausência de qualquer controle centralizado (Gordon, 2007). Para isto, os indivíduos conformam uma rede que distribui rapidamente a informação e permite
10 responder de forma flexível e eficiente ao ambiente flutuante (Fewell, 2003). Em resposta às flutuações do ambiente, operários são capazes de mudar de atividade de acordo com os requerimentos na colônia.

Entre as demandas que os operários podem encontrar na colônia, o cuidado dos juvenis tem uma proeminente significância, pois a sobrevivência assegura a persistência da colônia no tempo. Em himenópteros devido ao seu desenvolvimento holo-
15 metábolo, larvas são mais ou menos imóveis e inteiramente dependentes do cuidado das operárias (Lopes et al., 2005). Por sua vez, os cupins apresentam desenvolvimento de tipo hemimetábolo, o que implica que os juvenis também conhecidos como larvas, possam participar da atividade social na colônia logo em seus primeiros ins-
20 tares (Noirot, 1989). Entretanto nesta fase, a natureza acentuadamente embrionária

das larvas faz que tenham uma condição dependente do cuidado de operários (Nalepa, 2011). Desta forma operários alimentam as larvas boca a boca e se acham frequentemente carregando-as desde um lugar a outro na colônia, movendo-as para locais mais adequados dentro do ninho. Operários também encarregam-se de outras
5 interações com parceiros, como soldados, outros operários ou mesmo com o casal real dentro da colônia, principalmente fornecendo-os com alimento e “allogrooming”. Além de tudo isso, operários tomam cuidado da estrutura do ninho, forrageamento do alimento e ajudam aos soldados nos deveres da defesa.

Neste sentido Gordon (1999) discute que para insetos sociais, a dinâmica da colô-
10 nia impõe restrições conflitantes sobre o comportamento exploratório dos operários. Operários de cupins deveriam então, otimizar o seu deslocamento, de modo a encontrar e atender a todas as demandas que permitam garantir o regular funcionamento da colônia. De fato, isto foi recentemente demonstrado (Miramontes et al., 2014), operários isolados usam padrões de busca que são compatíveis com estratégias de
15 livre escala baseada em uma exploração fractal do espaço. Este tipo de estratégia é vital para o fluxo eficiente de informação na interatividade entre os indivíduos da colônia. Portanto é plausível considerar que sob uma demanda significativa por interação, operários de cupins deveriam ajustar o seu deslocamento consistentemente. Além disso, entre todas as demandas interatuantes, as larvas teriam altas priori-
20 dades, pelo que a sua presença deveria elicitar maiores efeitos no deslocamento de operários. Nós aqui investigamos a hipótese que enquanto o deslocamento de operários naturalmente utiliza estratégias de livre escala, este poderia ser afetado pela frequência com que estes indivíduos encontram larvas enquanto exploram o espaço. Para isto observamos o deslocamento bidimensional de um operário focal confinado
25 em uma placa Petri com diferentes números de larvas e operários, sob diferentes densidades para simular diferentes demandas pelos cuidados da prole.

1.2 Materiais e métodos

1.2.1 Coleta de colônias

Os experimentos foram realizados com cupins da espécie *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832) (Isoptera: Termitidae: Syntermitinae) coletados em 40 colônias entre fevereiro e julho de 2015, no município de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. Cada colônia teve fragmentos coletados e confinados em caixas de isopor visando manter ausência de luminosidade e temperatura constante, para seu posterior transporte ao laboratório de Termitologia da Universidade Federal de Viçosa. No laboratório foram selecionadas amostras com larvas e operários com tamanhos predeterminados (conforme metodologia descrita a seguir) para desenvolver o ensaio experimental. Nos ensaios se avaliou o deslocamento dos operários em função de diferentes densidades de larvas e operários.

1.2.2 Ensaio Experimental

O comprimento e largura do corpo de larvas e operários foram medidos a fim de determinar o área média ocupada por um indivíduo nestes estágios. As larvas foram selecionadas de acordo com o maior tamanho e que ainda não apresentassem mandíbulas esclerotizadas, correspondendo assim ao segundo ou terceiro instar. No caso de operários foram selecionados indivíduos com o maior tamanho, correspondente ao quarto ou quinto instar. A área dos indivíduos foi estimada a partir do comprimento máximo do corpo (cabeça e antenas) e sua largura máxima (distância entre os dois tarsos do segundo par de pernas) quando foram dispostos em sua posição natural.

Larvas tiveram uma área média de 13,54 mm² e operários uma área média de 18,42 mm². Os grupos de indivíduos com larvas e operários provenientes de um mesmo ninho foram colocados em placas de Petri de 53 mm de diâmetro em quatro densidades.

A densidade de larvas foi calculada dividindo a área ocupada pelo total de larvas pela área total da placa, dessa forma o valor da densidade variou entre 0 e 0,18. O mesmo procedimento foi utilizado para estimar a densidade de operários, neste caso o valor da densidade variou entre 0,02 e 0,3. Desta forma a densidade de indivíduos totais na placa (variando o número de larvas e operários) foi definida de acordo a estudos prévios em valores de: 0,08, 0,12, 0,2 e 0,3 (Miramontes & DeSouza, 2008). Na Tabela 1.1 são descritos os ensaios experimentais, organizados em função do número de larvas, número de operários, densidade e número de repetições:

Tabela 1.1: Lista dos ensaios experimentais considerando: número de larvas, número de operários, densidade e número de repetições.

Nº larvas	Nº operários	Dens. larvas	Dens. operários	Dens. total indiv.	Repetições
0	10	0,000	0,083	0,08	3
2	8	0,012	0,067	0,08	3
3	7	0,018	0,058	0,08	1
6	5	0,037	0,042	0,08	1
9	3	0,055	0,025	0,08	1
0	14	0,000	0,117	0,12	3
2	13	0,012	0,109	0,12	1
4	12	0,025	0,100	0,12	3
8	8	0,049	0,067	0,12	1
14	4	0,086	0,033	0,12	2
0	24	0,000	0,200	0,20	3
4	22	0,025	0,184	0,21	3
14	14	0,086	0,117	0,20	2
24	8	0,147	0,067	0,21	2
0	36	0,000	0,301	0,30	3
6	32	0,037	0,267	0,30	1
10	30	0,061	0,250	0,31	2
20	20	0,123	0,167	0,29	3
30	10	0,184	0,083	0,27	2

40

Para facilitar o deslocamento dos indivíduos dentro da área da placa se utilizou um vidro jateado como substrato. Para seguir o deslocamento de um indivíduo, em cada placa um operário foi previamente marcado nos tergitos abdominais, com pigmento atóxico de cor branca. A toxicidade da tinta foi acessada em pré-testes atestando que não houve diminuição na sobrevivência de indivíduos marcados quando comparados com os não marcados (Loreto et al., 2009). Durante o ensaio, os cupins não tiveram acesso a nenhuma fonte de recursos como água ou alimentos.

1.2.3 Registro dos movimentos

Para avaliar o deslocamento dos operários marcados, foram realizados registros em vídeo dos indivíduos nas placas, durante 6 horas consecutivas. Para isso, foi uti-

lizado o software EthovisionXT[®] (version 8.5.614, Noldus Information Technology) que digitalizou as trajetórias dos operários marcados a partir de quadros de imagens definidos a cada 0,5 segundos (Miramontes et al., 2014).

A partir destes quadros o software pode determinar a posição do centro geométrico da marca na configuração do sistema (Noldus et al., 2001). Isto permitiu seguir as posições (x,y) do operário marcado ao longo dos 43200 intervalos de tempo definidos para cada série. A partir deste registro de posições, a trajetória contínua dos operários foi reconstruída traçando linhas retas entre cada coordenada, como apresenta a Figura 1.1.

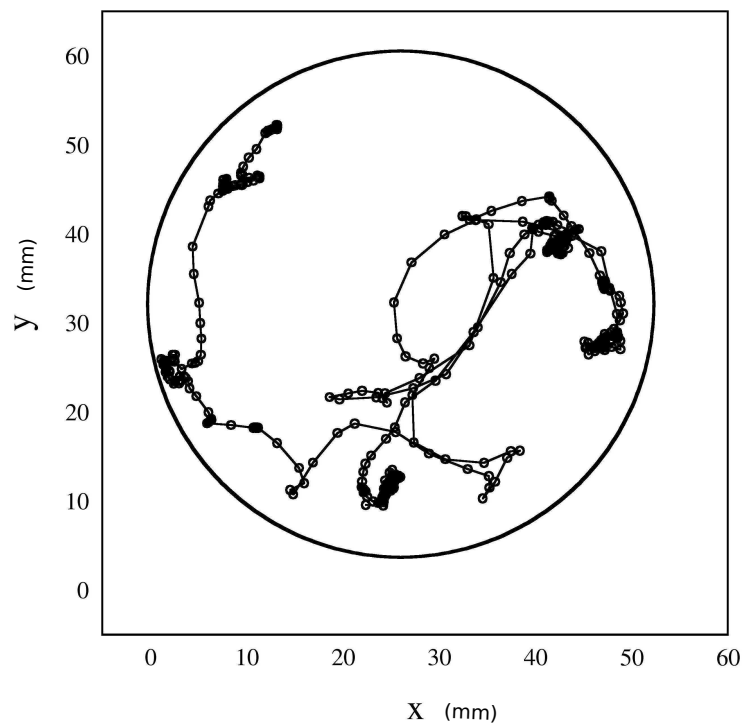


Figura 1.1: Exemplo da trajetória de um operário de cupins dentro de uma placa de Petri (representada pelo círculo grande), os círculos pequenos representam posições (x,y) do operário a cada 0,5 segundos, sendo estas posições unidas por linhas retas para seguir o seu deslocamento. Neste exemplo, a trajetória está baseada em um registro de posições durante 250 segundos.

Eventualmente alguns operários marcados tombam na placa, impossibilitando a leitura pelo programa. Caso o erro ocorresse consecutivamente por mais de 5 segundos, foi considerado uma interrupção na leitura. Nos ensaios experimentais consideramos apenas como registros de caminhada úteis, aqueles sem interrupções maiores que 5 segundos conforme com a Figura 1.2. Quando houve um erro de menos de 5 segundos, as posições desconhecidas foram estimadas traçando uma

linha reta entre o último registro da posição do indivíduo antes da interrupção e o primeiro após a interrupção. Neste trabalho foram utilizados os ensaios de acordo às considerações anteriormente descritas e que tiveram um mínimo de 15000 registros de posições (2 horas e 5 minutos).

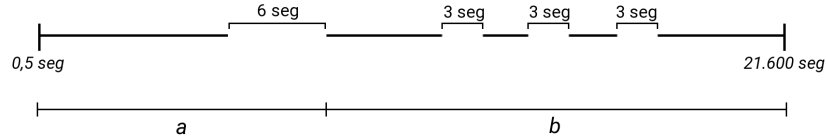


Figura 1.2: Diagrama esquemático de uma série de caminhamento. A porção (a) representa a seção desconsiderada da série que contém interrupções maiores a 5 segundos e um intervalo de registros menor a 15000 posições. A porção (b) representa a seção considerada da série que contém interrupções menores a 5 segundos e um intervalo de registros maior ou igual às 15000 posições.

5 1.2.4 Exploração do espaço

Com as posições do operário nos diferentes intervalos de tempo, avaliamos a estratégia de exploração do espaço usando duas medidas: a velocidade escalar média e o deslocamento quadrático médio (DQM).

10 A velocidade escalar média foi calculada através da distância total percorrida pelo operário dividida pelo tempo total da série. A velocidade escalar média é usada para distinguir taxas de variação das distâncias percorridas por uma partícula em função de um intervalo de tempo, sem considerar a direção do movimento. Daqui em diante, só para fins práticos chamaremos este parâmetro simplesmente como
15 velocidade média.

O deslocamento dos operários foi estimado a partir do somatório dos quadrados das distâncias percorridas em ambos eixos (hipotenusa), estimando-se uma média destes deslocamentos em diferentes intervalos de tempo τ , de forma a obter o parâmetro conhecido como deslocamento quadrático médio (DQM), de acordo com a
20 seguinte Equação 1.1:

$$DQM(\tau) = \frac{1}{N-n} \sum_{i=1}^{N-n} [(x_{n+i} - x_i)^2 + (y_{n+i} - y_i)^2] \quad (1.1)$$

Aqui o intervalo τ representa o intervalo de tempo entre as sucessivas medições,

N é o número total de posições registradas, n é a faixa de posições desde 1 até $N-1$, $(x_n + i, y_n + i)$ são as posições da partícula em deslocamento de acordo com o intervalo de tempo τ , depois da posição inicial (x_i, y_i) .

A utilização dos valores quadráticos das distâncias permite adicionar sempre
 5 quantidades positivas ao total de distâncias percorridas. Isto dá uma melhor ideia do aumento no deslocamento da partícula com o aumento do tamanho de cada passo, assumindo que cada passo ocorre em um intervalo regular de tempo. A medida que aumenta-se o intervalo de tempo temos um aumento no deslocamento quadrático médio em espaços não confinados, conforme vemos no exemplo da Figura 1.3 e
 10 Tabela 1.2. Neste exemplo, as taxas de deslocamento hipotéticas de uma partícula foram calculadas considerando mudanças de posições em um eixo único em função de 13 registros de posições. As fórmulas para estimar o DQM a cada diferente intervalo de tempo são descritas a seguir baseadas na Figura 1.3.

$$DQM(\text{intervalo } \tau = 0,5s) = \frac{[(x(1) - x(0))^2] + [(x(2) - x(1))^2] \dots [(x(n) - x(n-1))^2]}{12}$$

$$DQM(\text{intervalo } \tau = 1s) = \frac{[(x(2) - x(0))^2] + [(x(0) - x(1))^2] \dots [(x(n) - x(n-1))^2]}{11}$$

$$DQM(\text{intervalo } \tau = 2s) = \frac{[(x(-1) - x(0))^2] + [(x(-3) - x(1))^2] \dots [(x(n) - x(n-1))^2]}{10}$$

Tabela 1.2: Parâmetros no deslocamento de uma partícula hipotética.

Intervalo τ (s)	Deslocamento quadrático total (mm ²)	Deslocamento quadrático médio (mm ²)
0,5	24	2,00
1,0	59	5,36
2,0	69	6,90

Atualmente o análise do DQM é uns dos métodos mais utilizados para avaliar
 15 as propriedades difusivas das partículas. A taxa de crescimento da curva do DQM em função dos diferentes intervalos de tempo é determinada pelo expoente alfa, que é equivalente ao valor da inclinação da reta. Este valor é então comparável com os modelos matemáticos conhecidos que explicam padrões de exploração do espaço na busca de recursos.

20 Se a taxa de mudança do DQM é proporcional aos intervalos de tempo, o valor de alfa é igual a 1, ou seja, a medida que o intervalo de tempo aumenta, a área

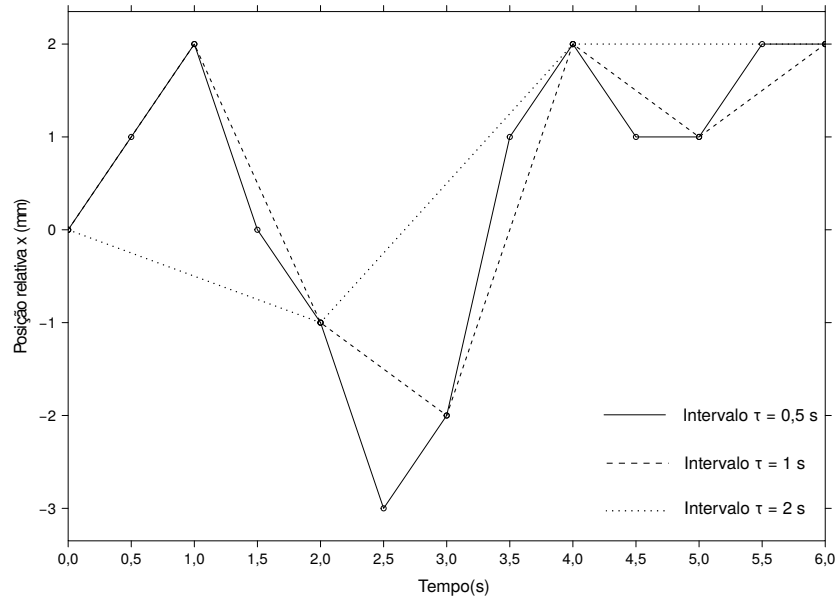


Figura 1.3: Curva com as posições relativas de uma partícula em função do tempo. A linha contínua representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 0,5 (s). A linha tracejada representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 1 (s). A linha pontilhada representa os deslocamentos da partícula de acordo a um intervalo de 2 (s).

explorada aumenta linearmente. Este padrão de deslocamento é um tipo de regime difusivo normal conhecido como movimento browniano. Entretanto se a taxa de mudança do DQM em função dos intervalos de tempo descreve um valor de alfa menor que 1, o padrão de deslocamento é sub-difusivo. Já se o DQM aumenta exponencialmente com o aumento no intervalo de tempo, o valor do alfa é maior que 1, caracterizando um movimento tipo super-difusivo, como os vôos de Lévy (Figura 1.4). Neste trabalho o cálculo do alfa foi feito através de uma regressão linear da relação do DQM (y) com os diferentes intervalos de tempo (x) sob uma escala logarítmica. Para maior detalhe sobre como foi calculado o expoente alfa em cada série revisar a seção 1.1 do Apêndice.

1.2.5 Análise Estatística

Para testar a hipótese que a demanda de larvas afeta o deslocamento dos operários, foi avaliada a relação dos valores do expoente alfa e a velocidade média, duas variáveis respostas independentes (y), com a densidade de larvas e a densidade de operários, ambas como variáveis explanatórias (x_1, x_2). Desta forma os dois mode-

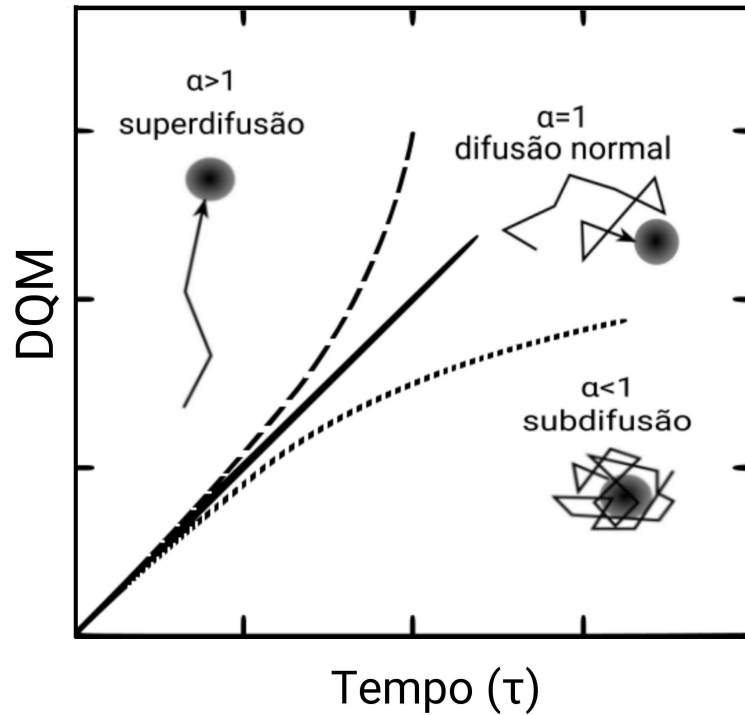


Figura 1.4: Deslocamento quadrático médio de uma partícula em diferentes regimes de difusão. A linha contínua representa um regime de difusão normal, onde as taxas de aumento do DQM são proporcionais ao intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta linearmente com o aumento do intervalo de tempo. A linha pontilhada representa um regime de difusão anômala (subdifusiva), onde as taxas de aumento do DQM são menores que as taxas de aumento no intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta sublinearmente com o aumento do intervalo de tempo. A linha tracejada representa um regime de difusão anômala (superdifusiva), onde as taxas de aumento do DQM são maiores que as taxas de aumento no intervalo de tempo, ou seja, a área explorada aumenta superlinearmente com o aumento do intervalo de tempo. Modificado de MacKintosh (2012).

los construídos para avaliar o efeito da presença de coespecíficos no deslocamento do operário (expoente alfa e velocidade média) obedeceram a seguinte estrutura respectivamente Equações 1.2 e 1.3.

$$Alfa \sim (DensLv * DensOp) \quad (1.2)$$

$$Vel. md. \sim (DensLv * DensOp) \quad (1.3)$$

Onde *Alfa* representou o expoente alfa, *Vel. md.* a velocidade média, *DensLv* a densidade de larvas e *DensOp* a densidade de operários.

As análises foram feitas a partir de uma Modelagem Linear Generalizada (GLM) seguidas pelas análises gráficas da distribuição de resíduos para conferir a distribuição de erros, homogeneidade das variâncias e a adequação da equação proposta. Os valores do expoente alfa e a velocidade média são variáveis contínuas, portanto os dados foram analisados nos modelos GLM com uma distribuição de erros normais.

ANOVA com o teste F foi usada para alcançar o modelo final a partir de uma simplificação dos parâmetros não significativos ($p < 0,05$), começando com o modelo de maior complexidade.

1.3 Resultados

A distribuição espacial e as características dos 40 ninhos amostrados em Viçosa se encontram na Tabela 1 do Apêndice. Cada ninho coletado originou uma série de caminhamento, totalizando assim 40 séries para a caracterização do deslocamento de operários, que se descrevem na Tabela 2 do Apêndice. Exemplos das métricas avaliadas no deslocamentos dos operários são apresentados na Seção 1.2 do Material complementar.

1.3.1 Deslocamento quadrático médio

Em todas as condições experimentais, o deslocamento dos operários marcados apresentou valores no expoente do DQM maiores a 1, em uma faixa de valores entre 1,66 e 1,82 e com uma média de 1,75, estes valores no expoente descrevem regimes superdifusivos.

A variação no valor de alfa foi explicada por ambas variáveis: densidade de larvas e a densidade de operário, enquanto que a interação entre as variáveis não foi significativa (Tabela: 1.3).

Como tendência geral vimos que o aumento na densidade de larvas nas placas diminui o valor do alfa, enquanto que a densidade de operários também reduz o valor

Tabela 1.3: Anova do modelo completo. Efeito da densidade de larvas (*densL*), densidade de operários (*densW*) e a interação densidade de larvas e a densidade de operários (*densL:densW*).

	GL	Dev.	Resid.	GL	Resid.	Dev	F	Pr(>F)
NULL				39		0,05		
<i>densL</i>	1	0,01		38		0,05	5,70	0,0223
<i>densW</i>	1	0,01		37		0,04	6,70	0,0138
<i>densL:densW</i>	1	0,00		36		0,04	0,06	0,8130

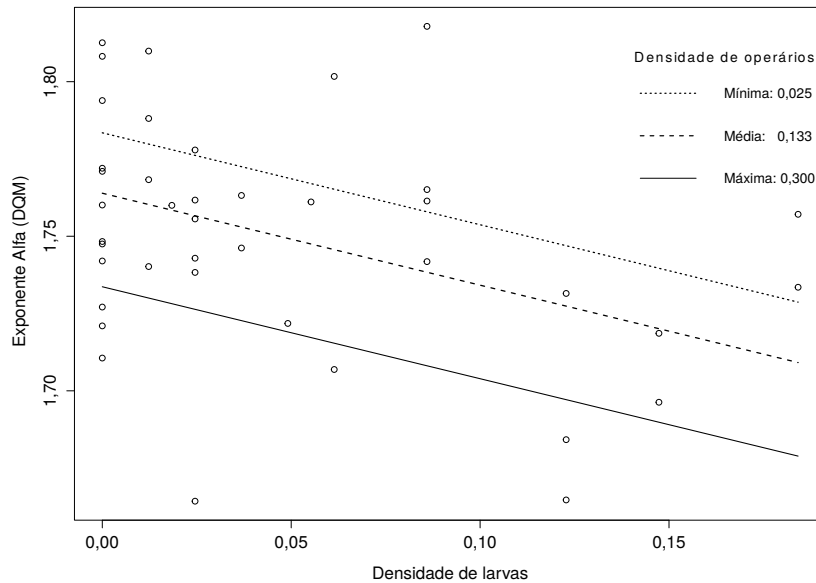


Figura 1.5: Efeito da densidade de larvas de cupins no valor do expoente alfa exploratório do operário focal, de acordo às densidades de operários nas arenas. A linha pontilhada refere à categoria de densidade mínima de operários (0,025), a linha tracejada refere à categoria de densidade média de operários (0,133) e a linha contínua refere à categoria de densidade máxima de operários (0,300).

de alfa, como se descreve na seguinte equação do modelo final 1.4:

$$Alfa \sim (1,78799 - 0,29745 * densL - 0,18075 * densW) \quad (1.4)$$

Assim é possível confirmar que a densidade de larvas foi mais impactante sobre o valor de alfa que a densidade de operários, pois cada incremento em uma unidade da densidade de larvas representa um decréscimo no valor alfa aproximado com 0,30 unidades. Simultaneamente cada unidade de incremento na densidade de operários respectivamente representa um decréscimo no valor de alfa em 0,18 unidades aproximadamente.

Um resumo geral desses resultados detalhando a relação entre o valor de alfa e o número de larvas em função das densidades de operários na arena é apresentado na Figura 1.5.

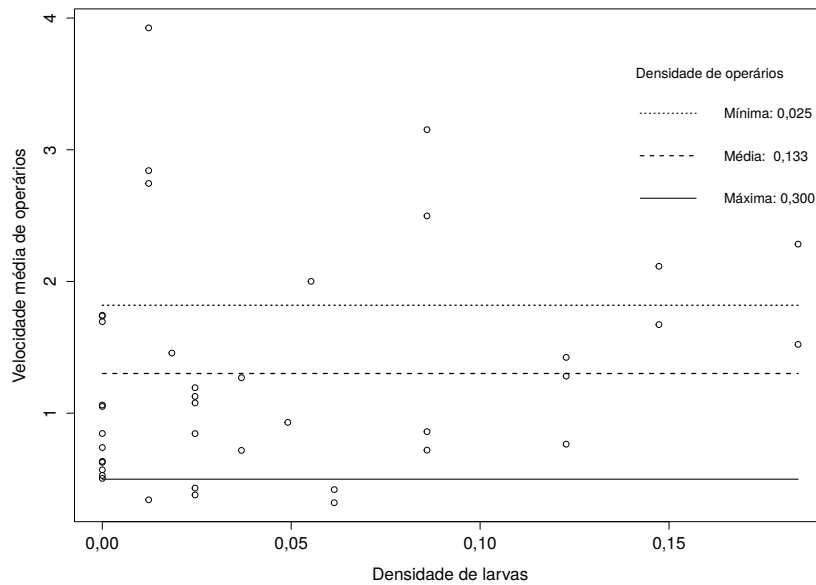


Figura 1.6: Efeito da densidade larvas de cupins na velocidade média do operário focal, de acordo às densidades de operários nas arenas. A linha pontilhada refere à categoria de densidade mínima de operários (0,025), a linha tracejada refere à categoria de densidade média de operários (0,133) e a linha contínua refere à categoria de densidade máxima de operários (0,300).

1.3.2 Velocidade média.

A velocidade média dos operários, variou entre 0,32 e 3,93 mm/s, com um valor médio de 1,30 mm/s.

A velocidade média do operário focal foi melhor explicada pela densidade de operários nas arenas mas não foi afetada pela densidade de larvas nem pela interação entre a densidade de larvas e densidade de operários (Tabela: 1.4).

Tabela 1.4: Anova do modelo completo. Efeito da densidade de larvas (densL), densidade de operários (densW) e a interação densidade de larvas e a densidade de operários (densL:densW).

	Df	Dev.	Resid.	Df	Resid.	Dev	F	Pr(>F)
NULL				39		28,27		
densL	1	1,32		38		26,95	2,34	0,1346
densW	1	4,62		37		22,32	8,22	0,0069
densL:densW	1	2,08		36		20,24	3,70	0,0622

Como tendência geral vimos que o aumento na densidade de operários nas arenas diminui a velocidade média de deslocamento, independente da densidade de larvas. Um resumo geral desses resultados, detalhando a relação entre a velocidade média e o número de larvas em função da densidade de operários nas arenas é apresentado na Figura 1.6.

1.4 Discussão

Neste estudo confirmamos parcialmente a nossa hipótese, pois o padrão de exploração dos operários de acordo com o valor do expoente alfa foi impactado negativamente com o pelo incremento na densidade de larvas na arena. Do mesmo modo, o incremento na densidade de operários na arena correlacionou-se negativamente com o valor deste expoente, embora seu efeito foi menor que no caso das larvas (Tabela: 1.3 , Figura: 1.5 e Equação: 1.4). Entretanto a velocidade média de operários não foi afetada pela densidade de larvas mas sim com o incremento na densidade de operários na arena (Tabela: 1.4 e Figuras: 1.6).

Estes resultados evidenciam que as demandas no contexto social afetam diferentemente o uso do espaço pelos operários. É importante considerar que no efeito da densidade de indivíduos sobre o deslocamento de operários estão embutidos dois fatores inerentes aos encontros interindividuais (colisões e interatividade). Isto porque a redução do espaço disponível para o deslocamento aumentaria as chances de colisões entre os indivíduos o que impactaria negativamente no valor do expoente alfa e no valor da velocidade média. Da mesma forma, é plausível esperar que o aumento do número de indivíduos aumente as chances de interações entre eles, o que se traduziria em um aumento do tempo parado dos indivíduos, impactando negativamente o valor da velocidade média. Portanto operários quanto larvas podem afetar o caminhamento dos operários via encontros de duas maneiras: fisicamente, ocupando espaço na arena, ou biologicamente por garantirem maior taxa de interações sociais.

Neste trabalho vimos que operários exploraram o espaço sempre de maneira superdifusiva ($\alpha > 1$), mas o incremento na densidade de coespecíficos nas arenas deprimiu esta estratégia. O incremento na densidade de coespecíficos exerceu um efeito similar sobre o deslocamento de mexilhões (De Jager et al., 2013): a superlotação de indivíduos deprimiu a estratégia de exploração desde movimentos Lévy (superdifusão) para movimentos brownianos (difusão normal). Supõe-se que isso seja

resultado da restrição física que provoca sob o movimento do indivíduo um aumento na frequência de encontros com coespecíficos no espaço. É provável então, que o efeito descrito no caminhar de operários seja também o resultado da restrição que proporcionam as frequentes colisões, ambientes lotados de indivíduos. Assim, os encontros interindividuais (principalmente os mediados por larvas) afetaram o deslocamento de cupins, mas não mudaram a estratégia geral de exploração do espaço. Pode-se verificar a resposta deste padrão na proposta de Miramontes et al. (2014), que prevê que uma estratégia que optimize o uso do espaço garantindo a interatividade do grupo. Isto permitiria explicar que os operários de cupins sejam tal forma adaptados para otimizar a exploração do espaço ao ponto de conseguir contornar eventuais empecilhos nos diferentes contextos sociais na colônia.

Entanto a velocidade média de operários foi afetada pelo aumento na densidade de operários e não pela densidade de larvas. Portanto é possível que a demanda que representam as larvas não fosse determinante do deslocamento de operários. E por outro lado, que a redução na velocidade em função do aumento da densidade de operários possa ser explicada pelo aumento do tempo parado, como é típico de eventos de interatividade interindividual. A exploração do espaço é intrinsecamente dependente da comunicação interindividual a qual precisa de interações que mediem a troca de informações via antenação, “grooming” e trofalaxia. Assim, os nossos resultados sugerem que as eventuais interações operário-operário parecem ser mais importantes que as interações operário-larva na regulação da velocidade dos operários.

Esta diferença no padrão de interatividade interindividual é plenamente plausível porque operários desenvolvem diferentes tarefas na colônia. A coordenação e integração das atividades dos operários é fundamental na organização do trabalho na colônia (Fewell, 2003). Nesta conectividade de atividades, operários podem usar a sua recente experiência de interações para decidir qual tarefa irão realizar na colônia (Gordon, 1999). Trabalhos empíricos com formigas demonstram que a informação obtida a partir da taxa de interações entre as operárias afeta a alocação de tarefas na colônia (Gordon & Mehdiabadi, 1999; Greene & Gordon, 2007). Por outro lado, como as larvas de cupins não desempenham nenhuma tarefa específica na colônia é provável que sejam menos interativas que os operários. Isto pode explicar

as mudanças na velocidade dos operários focais registradas em função da densidade de operários, dado que a velocidade pode afetar a sua probabilidade de interagir. Enfim, nossos resultados parecem indicar que operários sejam adaptados a contornar eventuais flutuações no contexto social, de modo a garantir um funcionamento

5 satisfatório na colônia.

1.5 Referências Bibliográficas

- DE JAGER, M.; BARTUMEUS, F.; KÖLZSCH, A.; WEISSING, F. J.; HENGEVELD, G. M.; NOLET, B. A.; HERMAN, P. M.; VAN DE KOPPEL, J. How superdiffusion gets
 5 arrested: ecological encounters explain shift from Lévy to Brownian movement. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v.281, n.1774, 2013.
- FEWELL, J. H. Social insect networks. **Science**, v.301, n.5641, p.1867–1870, 2003.
- GORDON, D. **Ants at work: how an insect society is organized**. Free Press, 1999.
- 10 GORDON, D. M. Control without hierarchy. **Nature**, v.446, n.7132, p.143–143, 2007.
- GORDON, D. M.; MEHDIABADI, N. J. Encounter rate and task allocation in harvester ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.45, n.5, p.370–377, 1999.
- GREENE, M. J.; GORDON, D. M. Interaction rate informs harvester ant task decisions. **Behavioral Ecology**, v.18, n.2, p.451–455, 2007.
- 15 LOPES, J.; HUGHES, W.; CAMARGO, R.; FORTI, L. C. Larval isolation and brood care in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Insectes Sociaux**, v.52, n.4, p.333–338, 2005.
- LORETO, R. G.; DESOUZA, O.; ELLIOT, S. L.; ET AL. Colored Glue as a Tool to Mark Termites (*Cornitermes cumulans*; Isoptera. Termitidae) for Ecological and Behavioral Studies. **Sociobiology**, v.54, n.2, p.351, 2009.
- 20 MACKINTOSH, F. C. Active diffusion: The erratic dance of chromosomal loci. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.109, n.19, p.7138–7139, 2012.
- MIRAMONTES, O.; DESOUZA, O. Individual basis for collective behaviour in the termite, *Cornitermes cumulans*. **Journal of Insect Science**, v.8, n.1, p.22, 2008.
- MIRAMONTES, O.; DESOUZA, O.; PAIVA, L. R.; MARINS, A.; OROZCO, S. Lévy
 25 flights and self-similar exploratory behaviour of termite workers: beyond model fitting. **PloS One**, v.9, n.10, p.e111183, 2014.

NALEPA, C. A. . In: BIGNELL, E. D.; ROISIN, Y.; LO, N. (Ed.). **Altricial Development in Wood-Feeding Cockroaches: The Key Antecedent of Termite Eusociality**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p.69–95.

NOIROT, C. Social structure in termite societies. **Ethology Ecology & Evolution**, v.1, n.1, p.1–17, 1989.

NOLDUS, L. P.; SPINK, A. J.; TEGELENBOSCH, R. A. EthoVision: a versatile video tracking system for automation of behavioral experiments. **Behavior Research Methods, Instruments, & Computers**, v.33, n.3, p.398–414, 2001.

Apêndice

Tabela 1: Informações das colônias de *Cornitermes cumulans* provenientes de 40 ninhos amostrados entre fevereiro e julho de 2015, no Município de Viçosa, Minas Gerais. *Ninho*: sigla identificadora de cada ninho, *Lat.*: latitude de cada ninho em graus decimais, *Long.*: longitude de cada ninho em graus decimais, *Dt. col.*: data de coleta de cada ninho, *Hr. col.*: hora de coleta de cada ninho, d_1 : diâmetro maior na base do ninho (cm), d_2 : diâmetro perpendicular ao d_1 (cm), H : altura máxima de cada ninho (cm), *Vol.*: volume de cada ninho (cm³).

Ninho	Lat.	Long.	Dt. col.	Hr. col.	d_1	d_2	H	Vol.
N01	-20,76	-42,84	26/02/2015	09:30	85	88	74	289675,47
N02	-20,76	-42,84	27/02/2015	09:05	72	79	46	136929,12
N03	-20,76	-42,84	04/03/2015	10:05	73	71	68	184445,69
N04	-20,76	-42,84	04/03/2015	09:25	113	117	82	567357,18
N05	-20,76	-42,84	05/03/2015	09:10	73	69	44	115985,32
N06	-20,76	-42,84	12/03/2015	08:31	67	72	41	103506,96
N07	-20,59	-42,84	19/03/2015	09:15	66	87	46	138229,08
N08	-20,76	-42,84	20/03/2015	09:30	68	59	32	67187,63
N09	-20,76	-42,84	20/03/2015	08:35	60	72	42	94953,60
N10	-20,75	-42,85	24/03/2015	09:26	67	59	30	62062,10
N11	-20,78	-42,84	26/03/2015	09:30	77	83	55	183954,28
N12	-20,73	-42,91	01/04/2015	08:55	67	80	38	106592,53
N13	-20,73	-42,91	01/04/2015	09:15	70	78	51	145727,40
N14	-20,74	-42,91	07/04/2015	09:25	62	69	62	138806,84
N15	-20,74	-42,91	07/04/2015	09:55	72	66	58	144239,04
N16	-20,73	-42,91	09/04/2015	09:05	65	70	37	88103,17
N17	-20,73	-42,91	09/04/2015	09:25	103	87	41	192273,19
N18	-20,73	-42,91	09/04/2015	09:45	55	59	46	78117,97
N19	-20,76	-42,84	13/04/2015	08:45	100	95	55	273441,67
N20	-20,74	-42,91	17/04/2015	11:47	86	74	37	123228,25
N21	-20,74	-42,91	29/04/2015	14:30	78	69	53	149278,74
N22	-20,74	-42,91	07/05/2015	08:50	86	78	38	133399,76
N23	-20,74	-42,91	07/05/2015	09:45	62	60	32	62297,60
N24	-20,74	-42,92	20/05/2015	08:45	99	77	56	223404,72
N25	-20,74	-42,92	20/05/2015	09:00	67	74	68	176438,69
N26	-20,74	-42,92	20/05/2015	09:25	75	66	38	98439,00
N27	-20,74	-42,92	25/05/2015	10:25	48	36	33	29842,56
N28	-20,74	-42,92	27/05/2015	09:20	65	55	47	87933,08
N29	-20,74	-42,92	02/06/2015	08:50	90	65	40	122460,00
N30	-20,74	-42,92	08/06/2015	09:30	75	82	50	160925,00
N31	-20,74	-42,92	09/06/2015	09:00	66	56	63	121857,12
N32	-20,74	-42,92	10/06/2015	09:40	83	78	45	152462,70
N33	-20,74	-42,92	10/06/2015	10:00	71	71	60	158287,40
N34	-20,76	-42,86	15/06/2015	08:56	60	53	49	81545,80
N35	-20,75	-42,86	16/06/2015	09:05	83	83	60	216314,60
N36	-20,75	-42,86	16/06/2015	09:20	83	83	60	216314,60
N37	-20,75	-42,86	25/06/2015	09:15	80	60	43	108016,00
N38	-20,75	-42,86	22/07/2015	09:10	68	67	42	100140,88
N39	-20,74	-42,84	23/07/2015	08:35	90	64	46	138662,40
N40	-20,75	-42,84	24/07/2015	11:00	90	64	46	138662,40

O volume de cada ninho foi calculado de acordo com a seguinte equação:

$$Vol. = \frac{2}{3} * \pi * r_1 * r_2 * H \quad (1)$$

Onde r_1 é o raio maior na base do ninho, r_2 é o raio que é perpendicular ao r_1 , e H é a altura máxima do ninho.

Tabela 2: Informações sobre os registros das 40 séries utilizadas na avaliação do deslocamento de operários de *Cornitermes cumulans*. *Série*: Sigla identificadora de cada série experimental, *Dt. exp.*: Data de realização de cada série experimental, *Hr. exp.*: Hora de início de cada série experimental, *DensL.*: densidade de acordo ao número total de larvas na arena experimental, *DensOp.*: densidade de acordo ao número total de operários na arena experimental, *Arena*: sigla identificadora de cada arena experimental, *Dist*: distância total percorrida pelo operário no registro da série (mm), *T. total*: intervalo de tempo total do registro da série (s), *% Error*: porcentagem de error no registro da série exportada pelo Ethovision[®], *Ninho*: sigla identificadora de cada ninho amostrado.

Série	Dt. exp.	Hr. exp.	DensL.	DensOp.	Arena	Dist	T. total	% Error	Ninho
S01	04/03/2015	20:08	0,00	0,08	A3	37507,54	21577,00	0,50	N03
S02	20/03/2015	13:17	0,00	0,08	A2	9731,11	13173,50	0,70	N08
S03	23/07/2015	19:27	0,00	0,08	A3	5691,62	11270,00	1,10	N39
S04	19/03/2015	21:44	0,01	0,07	A1	5221,14	15256,50	0,20	N07
S05	17/04/2015	15:54	0,01	0,07	A1	30434,97	10710,00	0,10	N20
S06	07/05/2015	19:47	0,02	0,06	A3	22634,83	15541,50	0,40	N22
S07	10/06/2015	20:08	0,01	0,07	A2	43559,28	11096,50	0,90	N32
S08	26/02/2015	20:35	0,06	0,03	A4	39741,78	19862,50	0,20	N01
S09	20/03/2015	21:18	0,04	0,04	A1	22926,32	18064,50	1,70	N09
S10	05/03/2015	13:07	0,00	0,12	A1	22680,71	21577,00	0,00	N05
S11	07/04/2015	14:39	0,00	0,12	A2	8925,71	14248,50	0,30	N14
S12	20/05/2015	20:29	0,00	0,12	A3	8777,13	10378,00	0,80	N24
S13	09/04/2015	12:58	0,02	0,10	A3	6607,18	15322,50	0,50	N16
S14	20/05/2015	13:48	0,01	0,11	A1	31464,31	11465,00	0,40	N25
S15	25/05/2015	20:22	0,02	0,10	A2	14241,75	11934,00	0,30	N27
S16	27/05/2015	17:59	0,02	0,10	A1	23257,30	21577,00	0,10	N28
S17	01/04/2015	13:51	0,09	0,03	A2	32452,16	10293,00	1,10	N12
S18	20/05/2015	20:29	0,05	0,07	A2	10706,82	11512,00	0,30	N26
S19	25/06/2015	18:28	0,09	0,03	A2	39275,32	15725,50	0,00	N37
S20	12/03/2015	21:25	0,00	0,20	A2	22957,78	13545,00	0,40	N06
S21	09/04/2015	21:51	0,00	0,20	A3	11380,31	21577,00	0,00	N17
S22	29/04/2015	18:37	0,00	0,20	A1	12292,85	21577,00	0,00	N21
S23	13/04/2015	19:39	0,02	0,18	A1	8531,79	10098,00	2,30	N19
S24	09/06/2015	14:16	0,02	0,18	A4	4248,35	11206,50	0,20	N31
S25	10/06/2015	19:29	0,02	0,18	A1	17846,38	15834,50	0,00	N33
S26	24/03/2015	13:13	0,09	0,12	A1	12229,80	17000,50	0,30	N10
S27	07/04/2015	22:10	0,15	0,07	A4	21538,68	10182,50	1,10	N15
S28	09/04/2015	21:51	0,09	0,12	A2	8809,15	10248,50	1,10	N18
S29	16/06/2015	12:44	0,15	0,07	A4	19224,94	11495,50	1,40	N35
S30	08/06/2015	19:25	0,00	0,30	A3	20213,69	11593,00	0,80	N30
S31	22/07/2015	22:19	0,00	0,30	A2	7789,39	12279,50	0,50	N38
S32	24/07/2015	18:59	0,00	0,30	A3	22913,26	21577,00	0,10	N40
S33	27/02/2015	12:45	0,06	0,25	A2	8860,30	21111,00	0,10	N02
S34	07/05/2015	19:47	0,06	0,25	A2	6006,61	18754,00	0,20	N23
S35	02/06/2015	13:31	0,04	0,27	A1	7288,09	10160,00	0,70	N29
S36	04/03/2015	13:13	0,12	0,17	A3	12596,78	16476,50	0,10	N04
S37	26/03/2015	23:00	0,12	0,17	A2	16864,69	11848,00	0,40	N11
S38	01/04/2015	20:16	0,18	0,08	A1	18032,71	11848,00	1,70	N13
S39	15/06/2015	19:21	0,18	0,08	A3	28391,42	12434,50	1,60	N34
S40	16/06/2015	18:57	0,12	0,17	A2	17761,70	13863,50	0,40	N36

1 Material complementar

1.1 Determinação do tipo de regime difusivo dos operários

Para cada série foram plotados os valores do DQM em função dos intervalos de tempo τ de acordo a uma escala logarítmica como na (Figura 1). Nesta curva, se observa uma primeira região (a) com um incremento nos valores do DQM que denominaremos como região insaturada. Na seguinte região da curva (b) representa a região onde começa a saturação de valores, pois a maiores escalas de tempo considera-se que o deslocamento dos operários foi restringido pelo confinamento nas placas. Para a determinação do tipo de regime difusivo do operário focal foi estimada uma regressão linear a partir dos valores do DQM e dos intervalos de tempo τ da região insaturada na curva. O número de pontos considerados na regressão foi definido para maximizar o coeficiente de correlação da reta. Na equação linear resultante, o expoente escalar que acompanha ao fator (x) representa o expoente alfa que descreverá o tipo de regime difusivo do operário focal.

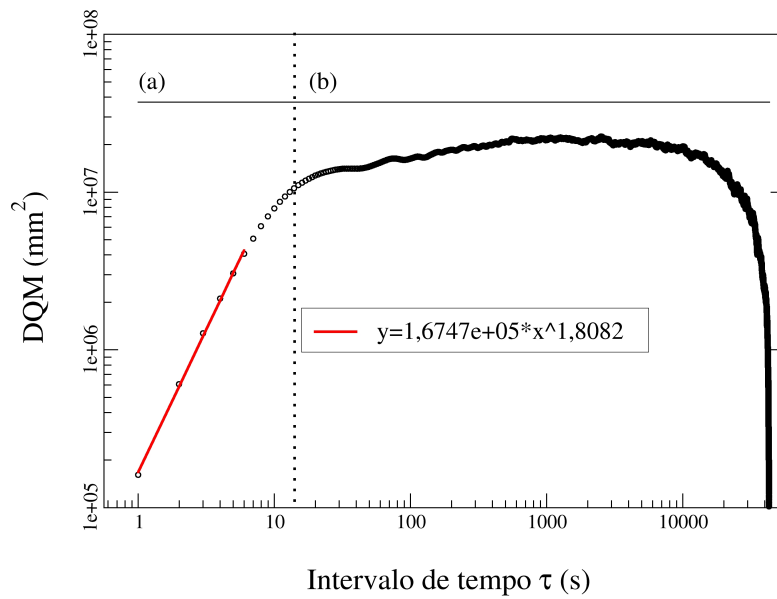


Figura 1: Curva do DQM em função dos intervalos de tempo τ da série S01. A linha tracejada na gráfica delimita regiões (a) e (b) na curva. A equação da reta representada na curva foi estimada a partir dos primeiros 6 pontos na região insaturada, o expoente alfa desta curva foi igual a 1,8082.

1.2 Exemplo das métricas avaliadas no deslocamento dos operários de cupins

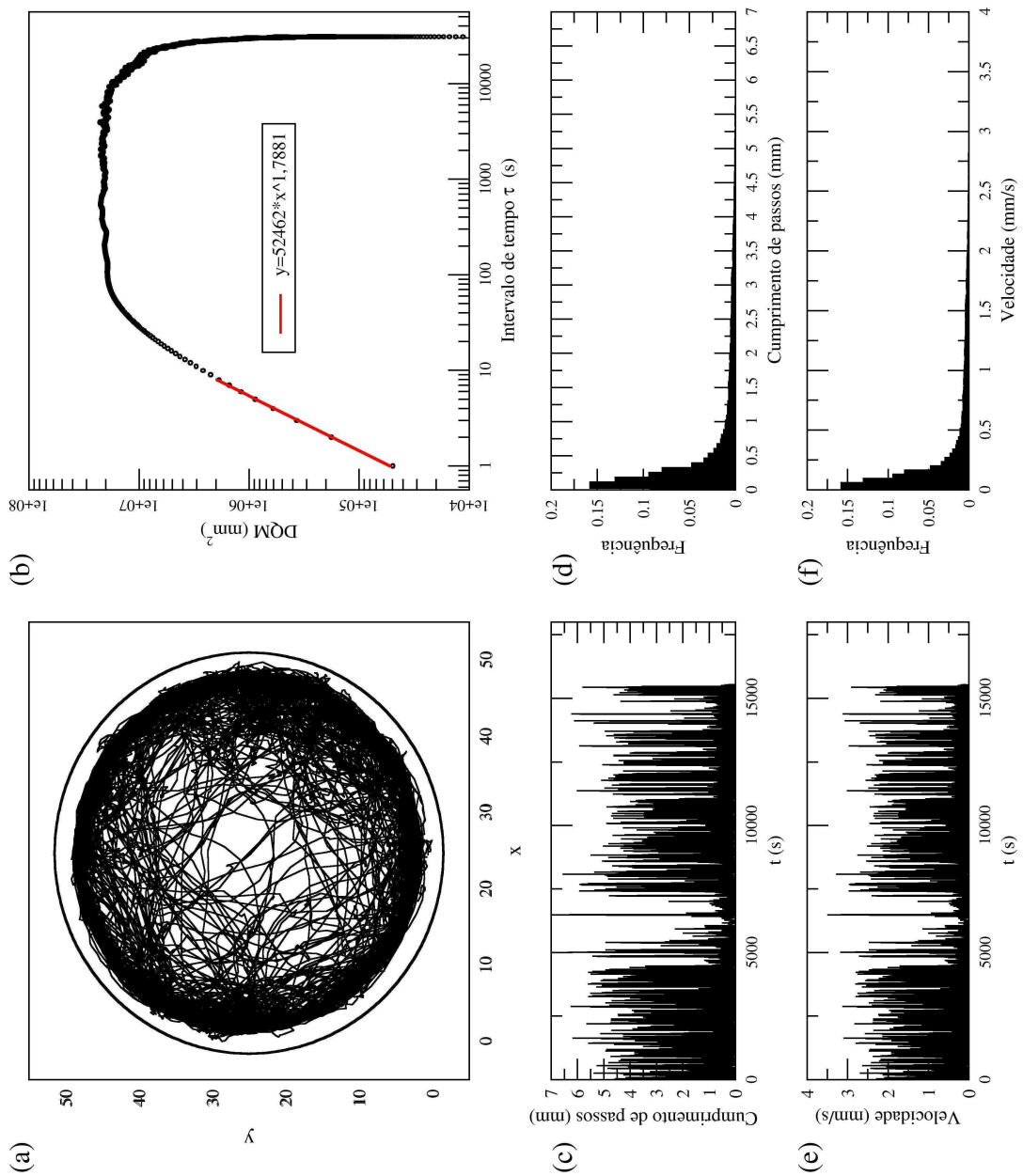


Figura 2: Exemplo das métricas avaliadas no deslocamento dos operários neste trabalho, os dados correspondem à série S05 com uma duração de de 15541,5 segundos. Os gráficos representam: (a) trajetória total do operário no eixo x e y , (b) curva do DQM em função dos intervalos de tempo τ com a equação da reta estimada a partir dos pontos na região insaturada, (c) curva do comprimento dos passos em função do tempo, (d) curva da velocidade em função do tempo, (e) histograma do comprimento de passos e (f) histograma da velocidade.

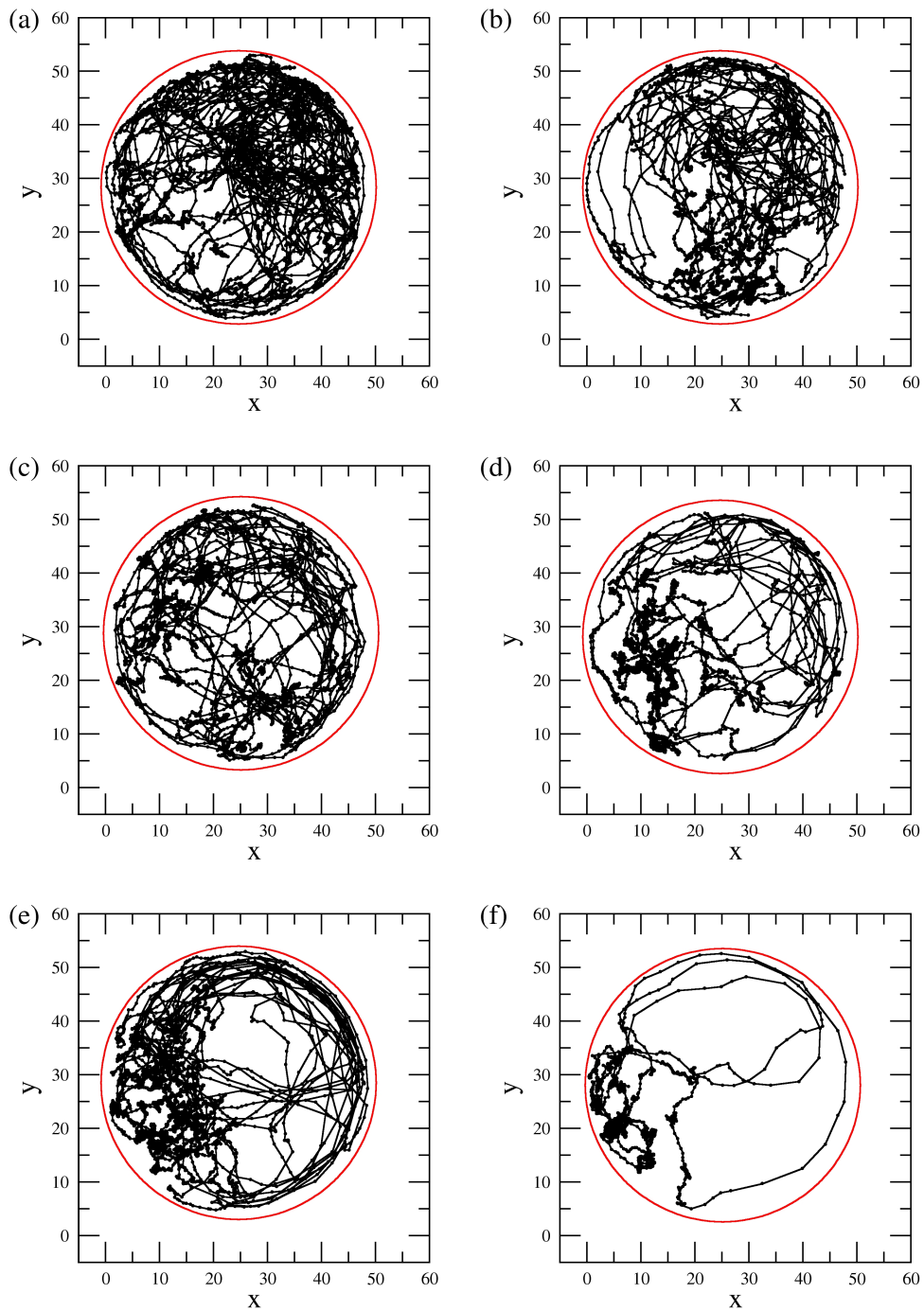


Figura 3: Sequência de trajetórias de um operário da série S40, as posições (x,y) do indivíduo a cada 0,5 segundos (círculos pequenos) foram unidas por linhas retas. O registro está baseado na duração total da série equivalente a 13863,5 segundos. Os gráficos (a)-(f) representam o registro das posições de acordo a intervalos de 2500 segundos de duração: (a) (1-2500) segundos, (b) (2501-5000) segundos, (c) (5001-7500) segundos, (d) (7501-10000) segundos, (e) (10001-12500) segundos, (f) (12501-13863,5) segundos.

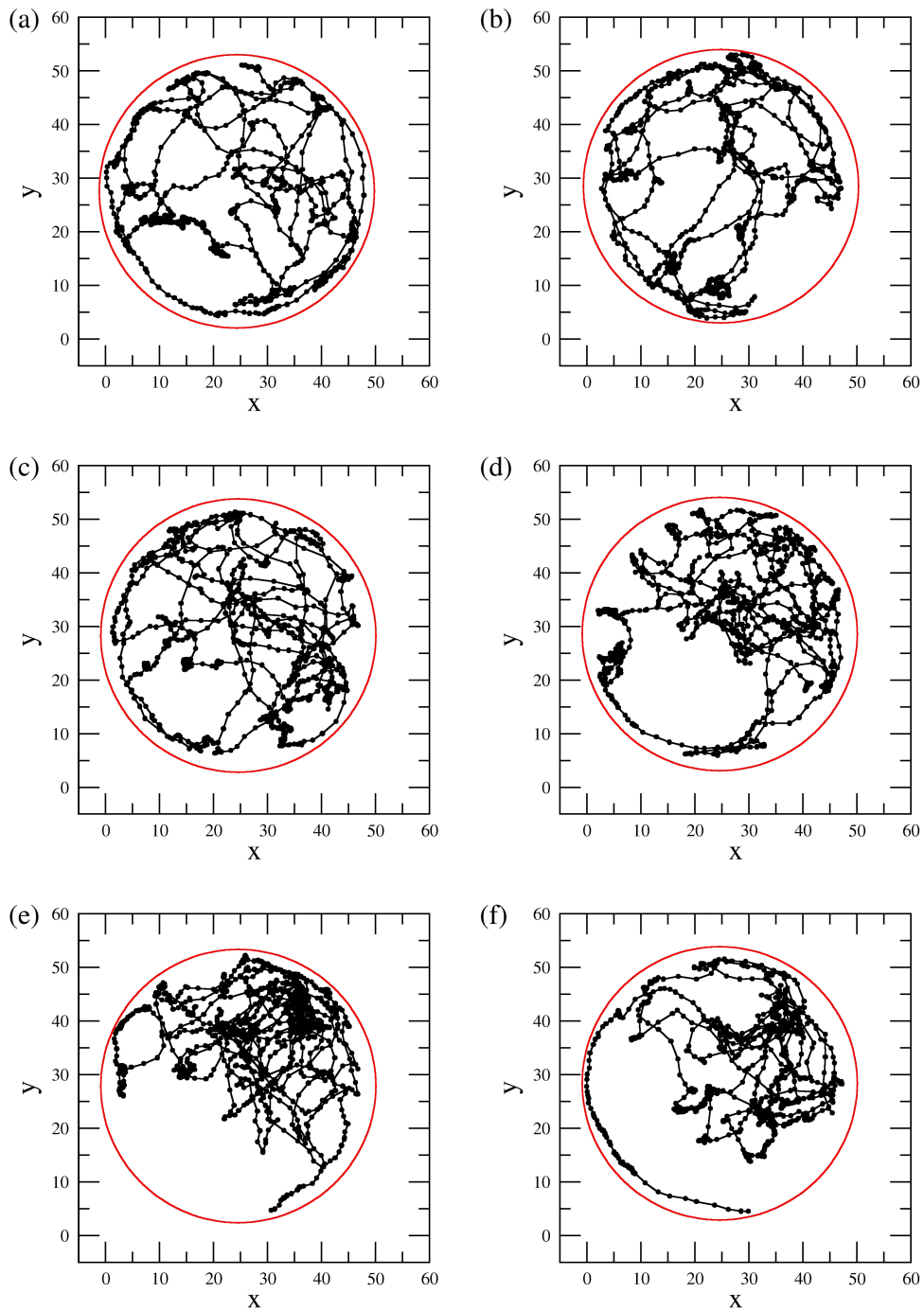


Figura 4: Sequência de trajetórias de um operário da série S40, as posições (x,y) do indivíduo a cada 0,5 segundos (círculos pequenos) foram unidas por linhas retas. O registro das trajetórias está baseado nos primeiros 3000 segundos de duração da série. Os gráficos (a)-(f) representam registro de posições de acordo a intervalos de 500 segundos de duração: (a) (1-500) segundos, (b) (501-1000) segundos, (c) (1001-1500) segundos, (d) (1501-2000) segundos, (e) (2001-2500) segundos, (f) (2501-3000) segundos.

Alpha (MSD) and average speed, using larvae density and worker density

1 Hypothesis

Termite workers displacements, while naturally underlined by scale-free strategies, will be affected by how often they meet larvae as they explore space.

2 Data

In datafile, each line is a Petri dish ($\varnothing = 53$ mm) where *Cornitermes cumulans* termite workers have been confined with their larvae. The numbers of workers and larvae in each arena vary so that o simulate distinct densities. Workers' area is 18.4205 mm². Larvae's area is 13.5435 mm².

```
> setwd("~/Escritorio/Tese correcciones/Estadisticos")
> read.table("dadostese.csv", h=T)->dados
> summary(dados)
```

Serie	Densidade	Number_worker	Number_larvae	Alpha
S01	: 1	Min. :0.0800	Min. : 3.00	Min. : 0.0
S02	: 1	1st Qu.:0.1200	1st Qu.: 8.00	1st Qu.: 0.0
S03	: 1	Median :0.2000	Median :13.50	Median : 4.0
S04	: 1	Mean :0.1805	Mean :15.95	Mean : 7.7
S05	: 1	3rd Qu.:0.3000	3rd Qu.:22.00	3rd Qu.:14.0
S06	: 1	Max. :0.3000	Max. :36.00	Max. :30.0
(Other):34				
Average_speed	Distance_traveled	Total_Time	Nest_Field	
Min. :0.3203	Min. : 4248	Min. :10098	01-BAR	: 1
1st Qu.:0.6966	1st Qu. : 8848	1st Qu.:11416	01-S/TRU	: 1
Median :1.0699	Median :17313	Median :13359	02-BAR	: 1
Mean :1.3012	Mean :18040	Mean :14632	02-NOB	: 1
3rd Qu.:1.7058	3rd Qu.:22934	3rd Qu.:17266	02-S/E-UFV	: 1
Max. :3.9255	Max. :43559	Max. :21577	02-S/TRU	: 1
(Other) :34				
Nest_Diameter1_.cm.	Nest_Diameter2_.cm.	Heighth_.cm.	Volume_.cm3.	
Min. : 48.00	Min. : 36.00	Min. :30.00	Min. : 29843	

1st Qu.: 66.75	1st Qu.: 64.00	1st Qu.:40.75	1st Qu.: 99715
Median : 72.50	Median : 71.00	Median :46.00	Median :137579
Mean : 75.50	Mean : 71.88	Mean :48.85	Mean :147788
3rd Qu.: 83.50	3rd Qu.: 79.25	3rd Qu.:56.50	3rd Qu.:164803
Max. :113.00	Max. :117.00	Max. :82.00	Max. :567357

Latitude	Longitude	Date_collect	Hour_collect	Hour_experiment
Min. : -20.78	Min. : -42.92	09/04/2015: 3	09:25 : 4	13:13 : 2
1st Qu.: -20.76	1st Qu.: -42.91	20/05/2015: 3	09:30 : 4	19:47 : 2
Median : -20.74	Median : -42.91	01/04/2015: 2	09:05 : 3	20:08 : 2
Mean : -20.74	Mean : -42.88	04/03/2015: 2	09:15 : 3	20:29 : 2
3rd Qu.: -20.74	3rd Qu.: -42.84	07/04/2015: 2	08:35 : 2	21:51 : 2
Max. : -20.59	Max. : -42.84	07/05/2015: 2	08:45 : 2	12:44 : 1
		(Other) :26	(Other):22	(Other):29

```
> head(dados)
```

	Serie	Densidade	Number_worker	Number_larvae	Alpha	Average_speed
1	S01	0.08	10	0	1.8082	1.7383916
2	S02	0.08	10	0	1.7601	0.7386884
3	S03	0.08	10	0	1.7720	0.5050238
4	S04	0.08	8	2	1.7683	0.3422240
5	S05	0.08	8	2	1.7881	2.8417339
6	S06	0.08	7	3	1.7600	1.4564124

	Distance_traveled	Total_Time	Nest_Field	Nest_Diameter1_.cm.		
1	37507.537	21577.0	08-US/AL	73		
2	9731.112	13173.5	28-US/AL	68		
3	5691.618	11270.0	01-S/TRU	90		
4	5221.140	15256.5	23-US/AL	66		
5	30434.970	10710.0	24-NOB	86		
6	22634.833	15541.5	37-NOB	86		
	Nest_Diameter2_.cm.	Heighth_.cm.	Volume_.cm3.	Latitude	Longitude	Date_collect
1	71	68	184445.69	-20.75917	-42.83725	04/03/2015
2	59	32	67187.63	-20.75719	-42.83653	20/03/2015
3	64	46	138662.40	-20.74369	-42.84225	23/07/2015
4	87	46	138229.08	-20.59008	-42.83678	19/03/2015
5	74	37	123228.25	-20.73686	-42.91178	17/04/2015
6	78	38	133399.76	-20.73711	-42.91392	07/05/2015

	Hour_collect	Hour_experiment
1	10:05	20:08
2	09:30	13:17
3	08:35	19:27
4	09:15	21:44
5	11:47	15:54
6	08:50	19:47

```
>
```

2.1 Preparing variables

```
> petriArea <- (pi*53^2)/4
> petriArea

[1] 2206.183

> densL <- (dados$Number_larvae*13.5435)/petriArea # density of larvae
> densL

[1] 0.00000000 0.00000000 0.00000000 0.01227776 0.01227776 0.01841665
[7] 0.01227776 0.05524994 0.03683329 0.00000000 0.00000000 0.00000000
[13] 0.02455553 0.01227776 0.02455553 0.02455553 0.08594435 0.04911106
[19] 0.08594435 0.00000000 0.00000000 0.00000000 0.02455553 0.02455553
[25] 0.02455553 0.08594435 0.14733317 0.08594435 0.14733317 0.00000000
[31] 0.00000000 0.00000000 0.06138882 0.06138882 0.03683329 0.12277764
[37] 0.12277764 0.18416646 0.18416646 0.12277764

> densW <- (dados$Number_worker*18.4205)/petriArea # density of workers
> densW

[1] 0.08349487 0.08349487 0.08349487 0.06679590 0.06679590 0.05844641
[7] 0.06679590 0.02504846 0.04174744 0.11689282 0.11689282 0.11689282
[13] 0.10019384 0.10854333 0.10019384 0.10019384 0.03339795 0.06679590
[19] 0.03339795 0.20038769 0.20038769 0.20038769 0.18368871 0.18368871
[25] 0.18368871 0.11689282 0.06679590 0.11689282 0.06679590 0.30058153
[31] 0.30058153 0.30058153 0.25048461 0.25048461 0.26718358 0.16698974
[37] 0.16698974 0.08349487 0.08349487 0.16698974

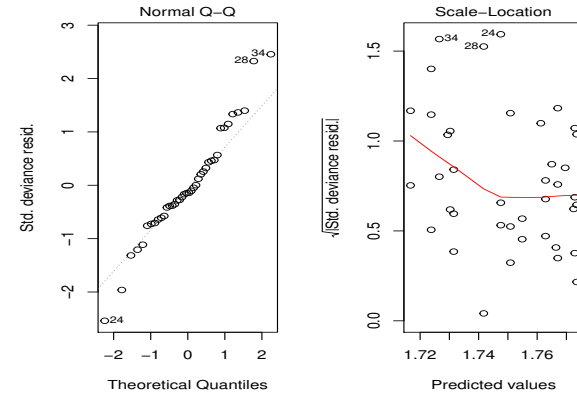
>
>
```

3 Modelling: Alpha

```
> # full model
> mfull_alp <- glm(Alpha~(densL*densW)^2,data=dados,
+ family=gaussian, na.action='na.fail')

Inspection of residuals does not show any violation of the assumptions on
error distribution:

> par(mfrow=c(1,2))
> plot(mfull_alp, which=2)
> plot(mfull_alp, which=3)
> par(mfrow=c(1,1))
```



Assessing significance and simplifying the model:

```
> anova(mfull_alp,test="F")

Analysis of Deviance Table

Model: gaussian, link: identity

Response: Alpha

Terms added sequentially (first to last)

          Df Deviance Resid. Df Resid. Dev      F Pr(>F)
NULL                39    0.054113
densL                1  0.0063679    38    0.047745  5.7027 0.02231 *
densW                1  0.0074822    37    0.040263  6.7006 0.01382 *
densL:densW         1  0.0000634    36    0.040199  0.0568 0.81299
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> mma <- update(mfull_alp, ~. -densL:densW)
> anova(mfull_alp,mma,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

```
Model 1: Alpha ~ (densL * densW)^2
Model 2: Alpha ~ densL + densW
  Resid. Df Resid. Dev Df    Deviance      F Pr(>F)
1         36   0.040199          0.0568  0.813
2         37   0.040263 -1 -6.3421e-05 0.0568  0.813
```

```
> # simplification accepted
>
> anv<-anova(mfull_alp,test="F")
> anv
```

Analysis of Deviance Table

Model: gaussian, link: identity

Response: Alpha

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			39	0.054113		
densL	1	0.0063679	38	0.047745	5.7027	0.02231 *
densW	1	0.0074822	37	0.040263	6.7006	0.01382 *
densL:densW	1	0.0000634	36	0.040199	0.0568	0.81299

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> pL <- anv$`Pr(>F)`[2]
> pL
```

[1] 0.02230828

```
> pW <- anv$`Pr(>F)`[3]
> pW
```

[1] 0.01381644

Both, the density of workers (0.0138) and the density of larvae (0.0223) negatively affect α parameter of Mean Square Displacement.

```
> library(xtable)
> xtable(anv)
```

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			39	0.05		
densL	1	0.01	38	0.05	5.70	0.0223
densW	1	0.01	37	0.04	6.70	0.0138
densL:densW	1	0.00	36	0.04	0.06	0.8130

3.1 Graphs

```
> sm<-summary(mma)
> int<-sm$coef["(Intercept)",1]
> int
```

[1] 1.787994

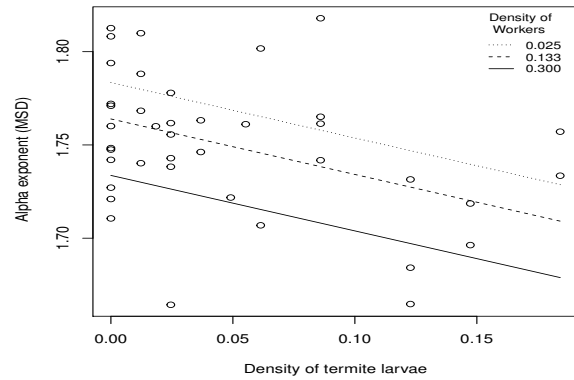
```
> dL <- sm$coef["densL",1]
> dL
```

[1] -0.2974525

```
> dW <- sm$coef["densW",1]
> dW
```

[1] -0.1807498

```
> plot(Alpha ~ densL,
+      data = dados,
+      xlab="Density of termite larvae",
+      ylab=" Alpha exponent (MSD)")
> # legend
> text(0.155,1.815,"Density of\n Workers",cex=0.8,adj=0)
> legend(0.15,1.81,
+        legend=c("0.025", "0.133", "0.300"),
+        cex=0.8,
+        lty= c(3,2,1),
+        bty = "n")
> ## curves
> # min(dW)
> curve(int + dL*x + min(densW)*dW, add=T,lty=3)
> curve(int + dL*x + mean(densW)*dW, add=T,lty=2)
> curve(int + dL*x + max(densW)*dW, add=T,lty=1)
>
```



Max and min values for α :

```
> maxAlpha <- max(int + min(densL)*dL + min(densW)*dW)
> maxAlpha
[1] 1.783467
> minAlpha <- min(int + max(densL)*dL + max(densW)*dW)
> minAlpha
[1] 1.678883
```

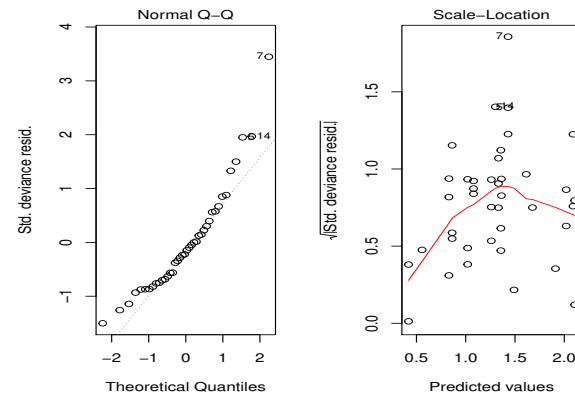
Alpha ranges from 1.68 to 1.78

4 Modelling: Average speed

```
> # full model
> mfull_avg <- glm(Average_speed ~ (densL*densW)^2, data=dados,
+                 family=gaussian, na.action='na.fail')
```

Inspection of residuals does not show any violation of the assumptions on error distribution:

```
> par(mfrow=c(1,2))
> plot(mfull_avg, which=2)
> plot(mfull_avg, which=3)
> par(mfrow=c(1,1))
```



Assessing significance and simplifying the model:

```
> anova(mfull_avg, test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: gaussian, link: identity

Response: Average_speed

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			39	28.266		
densL	1	1.3173	38	26.949	2.3429	0.134596
densW	1	4.6243	37	22.324	8.2244	0.006869 **
densL:densW	1	2.0827	36	20.242	3.7041	0.062212 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> mma <- update(mfull_avg, .~. -densL:densW)
> anova(mma,mfull_avg,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

```
Model 1: Average_speed ~ densL + densW
Model 2: Average_speed ~ (densL * densW)^2
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance      F Pr(>F)
1         37      22.324
2         36      20.242  1    2.0827  3.7041 0.06221 .
---
```

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> # simplification accepted (even though interaction was barely significant!)
>
```

```
> mma2 <- update(mma, .~. -densL)
> anova(mma2,mma,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

```
Model 1: Average_speed ~ densW
Model 2: Average_speed ~ densL + densW
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance      F Pr(>F)
1         38      22.666
2         37      22.324  1    0.34179  0.5665 0.4564
```

```
> # simplification accepted
>
```

```
> anv<-anova(mfull_avg,test="F")
> anv
```

Analysis of Deviance Table

Model: gaussian, link: identity

35

Response: Average_speed

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			39	28.266		
densL	1	1.3173	38	26.949	2.3429	0.134596
densW	1	4.6243	37	22.324	8.2244	0.006869 **
densL:densW	1	2.0827	36	20.242	3.7041	0.062212 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> pL <- anv$`Pr(>F)`[2]
> pL
```

[1] 0.1345961

```
> pW <- anv$`Pr(>F)`[3]
> pW
```

[1] 0.00686905

```
> sm<-summary(mma2)
> sm
```

Call:

```
glm(formula = Average_speed ~ densW, family = gaussian, data = dados,
     na.action = "na.fail")
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.2772	-0.4827	-0.2086	0.3372	2.3061

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.9396	0.2415	8.032	1.03e-09 ***
densW	-4.7935	1.5644	-3.064	0.004 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 0.5964762)

Null deviance: 28.266 on 39 degrees of freedom
Residual deviance: 22.666 on 38 degrees of freedom
AIC: 96.795

Number of Fisher Scoring iterations: 2

36

```
> int<-sm$coef["(Intercept)",1]
> int
```

```
[1] 1.939614
```

```
> dW <- sm$coef["densW",1]
> dW
```

```
[1] -4.793467
```

```
>
```

The average speed of workers was affected by their own density (0.0069), but it was not affected by the density of larvae (0.1346).

```
> xtable(anv)
```

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			39	28.27		
densL	1	1.32	38	26.95	2.34	0.1346
densW	1	4.62	37	22.32	8.22	0.0069
densL:densW	1	2.08	36	20.24	3.70	0.0622

4.1 Graphs

```
> plot(Average_speed ~ densL,
+      data = dados,
+      xlab="Density of termite larvae",
+      ylab="Average speed of workers")
> # legend
> text(0.155,3.7,"Density of\n Workers",cex=0.8,adj=0)
> legend(0.15,3.6,
+       legend=c("0.025", "0.133", "0.300"),
+       cex=0.8,
+       lty= c(3,2,1),
+       bty = "n")
> ## curves
> # min(dW)
> curve(int + 0*x + min(densW)*dW, add=T,lty=3)
> curve(int + 0*x + mean(densW)*dW, add=T,lty=2)
> curve(int + 0*x + max(densW)*dW, add=T,lty=1)
```

