



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

EXPLORANDO O PAPEL DO FECHAMENTO DE RESTRIÇÕES NA
EMERGÊNCIA DA AUTONOMIA EM COLÔNIAS DE ABELHAS VIRTUAIS

THIAGO ARGOLO ESPÍRITO SANTO CARVALHO

Trabalho de Conclusão do Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade
Federal Bahia como exigência para obtenção do grau de
Bacharel em Ciências Biológicas

Salvador
2025



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

EXPLORANDO O PAPEL DO FECHAMENTO DE RESTRIÇÕES NA
EMERGÊNCIA DA AUTONOMIA EM COLÔNIAS DE ABELHAS VIRTUAIS

THIAGO ARGOLO ESPÍRITO SANTO CARVALHO

Trabalho de Conclusão do Curso
apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade
Federal Bahia como exigência para obtenção do grau de
Bacharel em Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassú

Coorientador: Prof. Dr. Vitor Passos Rios

Salvador
2025

Folha de Aprovação

Nome do discente: Thiago Argolo Espírito Santo Carvalho

Título do trabalho: Explorando o papel do fechamento de restrições na emergência da autonomia em colônias de abelhas virtuais

Data da Defesa: 12/02/2025

Banca Examinadora:

Dr. Hilton Ferreira Japyassú

Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia

Dr. Bruno Vilela de Moraes e Silva

Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia

Dr. Yuri Costa

Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas da UFRB

1. RESUMO

A teoria do superorganismo propõe que coletivos de indivíduos, como colônias de insetos eusociais podem atingir um nível de integração e autonomia comparável aos organismos individuais. Nesse contexto, o conceito de fechamento de restrições, oriundo da teoria da autonomia biológica, emerge como uma ferramenta promissora para investigar a viabilidade desses sistemas alcançarem uma autonomia e complexidade organizacional características de um superorganismo. A partir disso, investigamos o impacto do fechamento de restrições em colônias virtuais de abelhas do gênero *Meliponini* usando modelagem baseada em agentes (MBA), com foco na eficiência no processamento de mel, em cenários com diferentes intensidades do fechamento e variações espaciais no recurso de néctar ofertado. Os resultados apontam uma maior ineficiência no processamento de mel em cenários onde o recurso se encontrava mais agregado, assim como em colônias com fechamento de restrições em comparação às sem fechamento, sugerindo que essa característica não impacta significativamente a dinâmica social da colônia ou que esta dinâmica ainda seja muito dependente de aspectos ambientais como a dispersão do recurso. No entanto, observou-se um efeito positivo crescente na eficiência à medida que o fechamento de restrições se torna mais intenso, ou seja, mais socialmente modulado, indicando a necessidade de explorar níveis maiores de intensidade a fim de averiguar se este efeito pode ultrapassar a eficiência de uma colônia sem fechamento de restrições. A pesquisa contribui para a discussão sobre superorganismos, apresentando uma nova perspectiva para testar os pré-requisitos para a autonomia biológica e um possível indicativo do surgimento desse estado social mais complexo.

2. ABSTRACT

The superorganism theory proposes that collectives of individuals, such as colonies of eusocial insects can achieve a level of integration and autonomy comparable to individual organisms. In this context, the concept of closure of constraints, derived from the theory of biological autonomy, emerges as a promising tool to investigate the feasibility of these systems attaining the autonomy and organizational complexity characteristic of a superorganism. Based on this premise, we investigated the impact of the closure of constraints in virtual colonies of bees from the genus *Meliponini* using agent-based modeling (ABM), focusing on honey processing efficiency in scenarios with different intensities of constraints closure and spatial variations in the availability of nectar resources. The results indicate greater inefficiency in honey processing in scenarios where resource was more aggregated, as well as in colonies with closure of constraints compared to those without it, suggesting that this feature does not significantly impact the social dynamics of the colony or that this dynamic is still highly dependent on environmental aspects, such as resource dispersion. However, a positive effect on efficiency was observed as closure of constraints became more intense, that is, more socially modulated, indicating the need to explore higher levels of intensity to determine whether this effect could surpass the efficiency of a colony without closure of constraints. This research contributes to the discussion on superorganisms by presenting a new perspective for testing the prerequisites for biological autonomy and offering a potential indication of the emergence of this more complex social state.

3. AGRADECIMENTOS

A finalização deste trabalho de conclusão de curso representa o fechamento de um ciclo de aprendizado, dedicação e realização pessoal. No entanto, seria impossível alcançar este resultado sem o apoio e colaboração de diversas pessoas e instituições as quais sou profundamente grato.

Primeiramente, agradeço à UFBA, por proporcionar um ambiente acadêmico de qualidade e pelo apoio administrativo durante minha jornada. Agradeço também ao NuEVo, onde este trabalho foi desenvolvido, por me oferecer a infraestrutura necessária para a execução deste projeto. Sou grato a todos os colegas do laboratório que compartilharam comigo seu conhecimento, apoio e momentos de descontração, faço uma menção especial a Juliana Moraes e Renata Galvão pelo apoio e incentivo desde sempre e Jéssica Suellen e Endrick Santana pelas discussões teóricas que enriqueceram o trabalho, tenho muita admiração pelos meus colegas e me sinto grato por fazer parte deste grupo.

Agradeço ao meu orientador, Professor Dr. Hilton Ferreira Japyassú, por sua orientação paciente, pelos ensinamentos e por acreditar no meu potencial em meio as dificuldades encontradas. Ao meu coorientador, Professor Dr. Vitor Passos Rios, expresso minha gratidão pelo apoio técnico na modelagem, pelas discussões enriquecedoras e motivadoras e por me ajudar a aprimorar minha visão crítica ao longo do projeto.

Não poderia deixar de mencionar o apoio incondicional da minha família, em especial Alessandra Argolo Espírito Santo Carvalho, Gilson Correia de Carvalho, Giovana Argolo Espírito Santo Carvalho e Tereza Cristina de Souza Correia que estiveram ao meu lado em todos os momentos, oferecendo suporte emocional e incentivo constante, tenho muito orgulho de estar pisando onde meus pais pisaram. Aos meus amigos, que souberam compreender minha ausência em diversos momentos e me motivaram a seguir em frente, meu muito obrigado. Estendo um agradecimento especial a Vitor Hugo Borges, Lucas Sena, Ivan Gonçalves, Lidiane Santos, Alice Contreiras, Joyce Santana, Viviam Baião, Julia Andrade, Maria Eduarda, Marina Oliveira, Marília Marques e Kevin Fernandes.

Por fim, agradeço a todas as pessoas que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho. A cada um de vocês, dedico este TCC, com a certeza de que sua contribuição foi indispensável para a minha formação acadêmica e pessoal.

4. SUMÁRIO

1.	Resumo
2.	Abstract
3.	Agradecimentos
4.	Sumário
5.	Sumário das figuras
6.	Sumário das tabelas
7.	Introdução
8.	Objetivos
9.	Metodologia
10.	Resultados
11.	Discussão
12.	Conclusões
13.	Referências
14.	Anexos

5. SUMÁRIO DAS FIGURAS

1. Figura 1 - Na imagem podemos ver as flores distribuídas em vermelho, as abelhas forrageadoras em laranja, as processadoras em verde e abelhas jovens ociosas em branco. Além disso temos a colmeia no centro do modelo, representada pelo cubo laranja e a melgueira representada pelo cubo branco fora da colmeia apenas para que seja possível visualizar o comportamento de processamento. 11
2. Figura 3 – Resultados das médias dos efeitos para interações, onde temos a relação da ineficiência com a presença e ausência do fechamento de restrições (com e sem) e demais variáveis independentes como diferentes intensidades do fechamento (i2, i4 e i6), diferentes valores de dispersão de flores (d1, d5 e d80) e diferentes quantidades de flores surgindo nos momentos de florescimento (bf1, bf4 e bf10)..... 17
3. Figura 4 – Resultados da probabilidade de colapso das colônias relacionadas com as variáveis independentes presença e ausência do fechamento de restrições (com e sem) e demais variáveis independentes como diferentes intensidades do fechamento (i2, i4 e i6), diferentes valores de dispersão de flores (d1, d5 e d80) e diferentes quantidades de flores surgindo nos momentos de florescimento (bf1, bf4 e bf10)..... 18

6. SUMÁRIO DAS TABELAS

4. Tabela 1 - Resultado da ANOVA multi-way com somatórios de quadrados do tipo III, onde temos as interações entre as fontes de variação: Presença e ausência do fechamento de restrições (FR), intensidade do fechamento de restrições (IF), dispersão das flores (D. Flores) e quantidade de flores a cada florescimento (Qntd. Flores).....16

7. INTRODUÇÃO

a. Queda e ascensão do superorganismo

A teoria do superorganismo já foi discutida amplamente e reformulada em várias ocasiões, tendo sido popularizada, em referência a colônias de insetos eusociais, principalmente formigas, por William Morton Wheeler em 1911 (SEELEY, 1989). Esta corrente como um todo foi eventualmente declarada como morta pelos selecionistas individuais com o reestabelecimento do indivíduo como unidade de seleção principal (MORITZ; FUCHS, 1998), questionando a credibilidade da seleção a nível de grupo e com isso, de superorganismos, o que corrobora com linhas de pensamento reducionistas, que focam a causalidade em um gene supostamente egoísta (DAWKINS, 1976).

No entanto, a teoria do superorganismo foi resgatada, desafiando a visão predominante do selecionismo individual. Se considerarmos a organização funcional como a característica essencial de um organismo, teríamos uma contradição lógica ao não considerar como organismo um coletivo de indivíduos que também possui tal característica (SOBER; WILSON, 1989). Sendo assim, a seleção natural poderia agir num nível coletivo de forma similar à que atua em organismos unitários, fazendo destes coletivos unidades de seleção, facilitando o surgimento de soluções fenotípicas cooperativas (SOBER; WILSON, 1989). A partir de um certo nível de integração social a seleção a nível de grupo poderia ser priorizada em relação ao nível individual, visto que a aptidão dos membros passaria a depender fortemente do sucesso do grupo (SASAKI; PRATT, 2018).

Aspectos de história de vida, como expectativa de vida e taxa metabólica, escalam de forma similar em colônias de insetos sociais e insetos individuais (GILLOOLY; HOU; KASPARI, 2010), corroborando a ideia de que ambos os níveis são organizados por princípios semelhantes. Esta analogia sugere um ponto em comum nos diferentes níveis de organização, ainda que os dois sistemas complexos (o coletivo e o individual) sejam regidos por diferentes mecanismos. Desta forma, no nível coletivo a ênfase é nas correntes de sinais entre os indivíduos que compõem um possível superorganismo, já nos organismos individuais, os padrões auto-organizados são mais relevantes (MORITZ; FUCHS, 1998).

Dado que a característica essencial de um organismo seja sua organização funcional, definida como o conjunto de características que compõe um organismo biológico, sendo essas: altruísmo, coesão, função, integração, seleção, níveis múltiplos (SOBER; WILSON, 1989), uma possível definição de superorganismo seria um coletivo de organismos que juntos possuem tal nível de organização. Esta classificação, parece lógica, uma vez que estas unidades cooperativas são também unidades reprodutivas, desde que seja mantida uma certa homogeneidade genética. De forma análoga, células de um corpo formam uma unidade cooperativa e também passam seus genes adiante (MORITZ; FUCHS, 1998).

No entanto, não se pode assumir que qualquer coletivo gere uma maior aptidão a nível de grupo ou uma inteligência coletiva, sendo provável que a maioria dos grupos sociais não se enquadrem como superorganismos e permaneçam como aglomerados de indivíduos que podem possuir maior ou menor nível de integração (SASAKI; PRATT, 2018). Isso se deve, principalmente, à influência da competição dentro das colônias pelo sucesso reprodutivo (REEVE; HÖLLDOBLER, 2007). Já em colônias de abelhas mais próximas do nível de superorganismo, a presença da rainha pode induzir uma restrição reprodutiva que impede o conflito intragrupo (SEELEY, 1989). Sendo assim, são necessárias condições para que os grupos atinjam maior grau de cooperação. Os critérios de organicidade de um grupo são baseados no aumento do parentesco dentro da colônia, diminuindo a seleção intragrupo e aumentando a cooperação e alinhamento de aptidão do coletivo, como ocorre nas colônias onde existem indivíduos trabalhadores e reprodutores morfologicamente distintos (polimorfismo), fazendo com que a unidade reprodutiva seja a própria colônia (HELANTERÄ, 2016).

b. Problemas na abordagem social evolutiva

Características que fortalecem a organicidade de um grupo social estão presentes em colônias eusociais, as quais, segundo classificação de Wilson (WILSON, Edward O., 1971), são caracterizadas por apresentarem sobreposição de gerações, cuidado cooperativo da prole e divisão reprodutiva do trabalho, de forma que membros estéreis cooperam com os reprodutivos, normalmente separados morfologicamente entre si, e, no caso dos grupos estéreis, são frequentemente separados em castas temporais e físicas (JOHNSON; LINKSVAYER, 2010).

Estes coletivos, graças a seleção a nível de grupo, estabeleceram uma dinâmica que depende de colônias numerosas agindo como unidades coesas, a partir do aumento da sua complexidade coletiva e redução da complexidade individual, persistindo a ponto de poderem ser consideradas um organismo biológico.

Apesar de ter um papel precursor, adicionando informação ao conceito de eusocialidade, e ser bem consolidada, essa definição de carácter qualitativo da eusocialidade (WILSON, Edward O., 1971), baseada nos critérios expostos, apresenta problemas que já geram discussão na literatura. A grande quantidade de novas espécies com diferentes mecanismos sociais descobertas desde então, tornam o conceito difícil de ser aplicado devido a quantidade de exceções e espécies que não se encaixam completamente nos pré-requisitos criados, tornando os critérios utilizados um pouco vagos para classificar um grupo extremamente diverso (NECO *et al.*, 2018). Estas dificuldades acerca da definição da eusocialidade tornam a discussão em volta do superorganismo ainda mais confusa e incerta, já que colônias eusociais são o nível social frequentemente associado a esse nível de maior complexidade de grupo. Portanto, existe a necessidade de elucidar o ruído conceitual nesta área de estudo, para isso, Carnap em seu livro Fundamentos Filosóficos da Física (CARNAP, 1966) sugere que um bom caminho para futuros conceitos é a adição de um carácter quantitativo do mesmo, dessa forma, a partir de medições diretas e indiretas do objeto de estudo, é possível alcançar um poder explicativo maior. Ainda visando elucidar os problemas enfrentados pelo conceito de Wilson (WILSON, Edward O., 1971), é importante abordar critérios evolutivamente significativos, que adicionem informação a respeito do surgimento evolutivo da socialidade, assim como enfatizar quais características mudam em um organismo integrante daquele grupo que atinge esse nível de eusocialidade (NECO *et al.*, 2018). Com isso, seria possível delimitar de forma precisa o ponto de transição de um nível social menos complexo para o status de superorganismo, ou o “ponto sem volta“, como é chamado por Boomsma & Gawne (BOOMSMA; GAWNE, 2018).

O principal problema de encarar a eusocialidade por lentes estritamente evolutivas, como um fruto da seleção de grupo é que, por se tratar de um fenômeno complexo, a socialidade não pode ser resumida a um grupo de características que se aplicam de forma igual em diferentes grupos. Neco et al. (NECO *et al.*, 2018) propõem uma análise da socialidade que segue os trabalhos de Freeberg et al.(FREEBERG; DUNBAR; ORD, 2012) e Hinde (HINDE, 1976), focada nas interações entre os organismos integrantes de um grupo e a estrutura resultante delas, enxergando o fenômeno social de baixo para cima ¹Existe portanto, a necessidade de uma alternativa ao caráter comparativo do conceito de eusocialidade de Wilson (WILSON, Edward O., 1971), a qual, é compreendida como um degrau para um possível estado de superorganismo, e para demais classificações similares desse estado mais complexo, como a de Wilson e Sober, que caracteriza os organismos e, por consequência, os superorganismos a partir da unidade de seleção unida à presença da organização funcional (SOBER; WILSON, 1989). Tirando a ênfase do aspecto evolutivo e focando nas interações que regem a socialidade, temos uma concepção de organismo voltada para o aspecto relacional. Nesse contexto, a relevância da individuação está nas relações entre características e propriedades dos organismos, bem como nas relações entre organismos e entre os mesmos e o ambiente (EL-HANI; GABRIEL DA ENCARNAÇÃO COUTINHO; MACHADO PINTO LEITE, 2024; MONTÉVIL; MOSSIO, 2020). Com base nesta individuação relacional dos organismos, podemos adotar uma de suas abordagens, a teoria organizacional, que, embora geralmente aplicada a indivíduos fisiológicos unitários, adotamos como principal estrutura conceitual no estudo dos superorganismos.

1. _____

¹ Para discutir colônias eusociais como superorganismos é preciso definir que conceito de organismo está sendo tratado e evitar a confusão gerada a partir do uso do termo como sinônimo de indivíduo. A teoria do superorganismo, foi inicialmente aplicada para argumentar que colônias poderiam ser indivíduos biológicos a partir de critérios fisiológicos e evolutivos. As colônias eusociais foram caracterizadas dessa forma por possuírem unidade coesa, serem individualizadas, persistirem ao longo do tempo e poderem ser unidades reprodutoras. Atualmente, o aspecto evolutivo ganhou uma ênfase maior, mudando o foco do conceito para a individualidade evolutiva, logo, o critério mais relevante é configurar uma unidade de seleção (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019). Tratar um indivíduo evolutivo como sinônimo de organismo passa a ideia equivocada de que os aspectos fisiológicos vão sempre acompanhar os evolutivos, quando as definições nem sempre coincidem. Dessa forma, organismos são indivíduos evolutivos, mas nem todo indivíduo evolutivo pode ser considerado um organismo (PRADEU, 2016).

c. Abordagem organizacional

Levando em consideração as dificuldades conceituais a respeito da eusocialidade e por consequência do superorganismo, e dando ênfase aos aspectos relacionais dos organismos, estudamos as colônias eusociais de abelhas sem ferrão, analisadas sob a luz da perspectiva organizacional hierárquica. Segundo esta perspectiva a autoorganização não seria suficiente para explicar completamente a organização social em colônias eusociais, sendo necessário incluir a regulação social (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019)

A auto-organização presente na colônia surgiria de interações e decisões locais que geram uma dinâmica complexa. Como grupos sociais não apresentam órgãos e sistema nervoso a nível coletivo, supõe-se que não ocorra regulação entre os componentes da colônia, o que mantém o foco na auto-organização. Dito isso, uma abordagem mais convincente para argumentar a favor da ideia de que essas colônias podem ser caracterizadas como um superorganismo seria a abordagem organizacional-hierárquica, que se baseia na existência de um mecanismo regulatório no nível coletivo que controla os processos auto-organizados do nível abaixo (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019). Esse controle coordenaria as flutuações de feedbacks positivos e negativos que estabelecem a organização da colônia, com a divisão e especialização de tarefas sendo regida pelas castas temporais e mudanças na expressão gênica dos indivíduos (MORITZ; FUCHS, 1998). Isso pode ser visto em colônias eusociais complexas como em *Apis mellifera*, onde ocorre uma regulação hierárquica complexa mediante sinais de segunda ordem emitidos pela classe trabalhadora, que regulam, a nível da colônia a quantidade de indivíduos em cada casta a partir da necessidade do grupo (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019).

A abordagem organizacional hierárquica é recente e argumenta a favor da existência do superorganismo, de forma que se for evidenciada a existência dessa hierarquia, pode ser dito que a colônia, como um superorganismo, está no controle e exerce uma causalidade social sobre os organismos constituintes (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019; MORITZ; FUCHS, 1998), ou seja, o social como uma restrição para o desenvolvimento individual.

d. Autonomia biológica

A abordagem organizacional está intimamente associada com a teoria da autonomia biológica. Na mesma, sistemas vivos são estabelecidos com base na autonomia e na auto-determinação, simbolizadas pela ideia de fechamento, de forma que, os componentes e operações de um sistema dependem uns dos outros e ao mesmo tempo constituem as condições da existência do sistema em si (EL-HANI; GABRIEL DA ENCARNAÇÃO COUTINHO; MACHADO PINTO LEITE, 2024; VARELA, 1979). No entanto, sistemas vivos realizam um tipo específico de fechamento organizacional caracterizado como fechamento de restrições (MOSSIO; SABORIDO; MORENO, 2009), de modo que para atingir o nível de autonomia de um organismo, uma colônia deve ser capaz de executar esse tipo de fechamento, ou seja, para além da existência das restrições no sistema social, deve haver uma organização circular, em um encadeamento de restrições. O nível de complexidade necessário para esse feito é maior do que o presente num sistema auto-organizado, já que os mesmos possuem apenas uma única restrição a nível macro (JAPYASSÚ; NECO; NUNES-NETO, 2021).

e. Fechamento de restrições

Uma restrição pode ser caracterizada como uma limitação que molda o funcionamento ou o comportamento de uma dinâmica ou processo num sistema, reduzindo o grau de liberdade dos mesmos, a exemplo dos vasos sanguíneos, que restringem o movimento do sangue dentro do corpo (EL-HANI; GABRIEL DA ENCARNAÇÃO COUTINHO; MACHADO PINTO LEITE, 2024). Já um fechamento de restrições se estabelece quando cada restrição de um sistema exerce e depende de pelo menos outra restrição formando um ciclo causal onde as estruturas biológicas do sistema afetam umas às outras numa relação de interdependência, reduzindo o grau de liberdade do fluxo de matéria e energia, resultando em uma organização complexa que é característica intrínseca dos organismos biológicos (MONTÉVIL; MOSSIO, 2015). A partir disso, organismos biológicos funcionam mediante o estabelecimento desse fechamento organizacional específico, que além de ser um dos pré-requisitos mínimos citados para atingir uma autonomia biológica, possibilitam um nível de complexidade maior comparado aos sistemas auto-organizados.

Pouco se sabe a respeito dos efeitos do estabelecimento de fechamentos de restrições em um sistema social. Além de aproximar a colônia de um nível de superorganismo e alcançar uma autonomia biológica, as implicações práticas e propriedades emergentes a partir dessa adição não foram exploradas na literatura, além disso, a execução de experimentos *in situ* é desafiadora. A partir dessa lacuna, se o fechamento de restrições de fato conferir uma diferença importante para a colônia, podemos considerar que esta, cumprindo este pré-requisito para alcançar autonomia e auto-determinação está mais próxima de um possível estado de superorganismo.

Portanto, a partir do uso da modelagem baseada em agentes (MBA), aplicada frequentemente em estudos comportamentais de colônias de insetos (CRONIN, 2018; EASTER; LEADBEATER; HASENJAGER, 2022; STAMATOPOULOU; SAKELLARIOU; KEFALAS, 2007), pretendemos criar um espaço virtual onde utilizaremos uma colônia modelo de abelhas eusociais do gênero *Meliponini* para simular um fechamento de restrições e analisar os efeitos da adição do fechamento de restrições em um sistema social complexo. A colônia eusocial modelada exibirá comportamentos simulados de forrageamento na forma de coleta de néctar e processamento do mesmo em mel no interior da colônia, de forma que, o fechamento de restrição será estabelecido entre as dinâmicas de recrutamento cruzado para a realização dessas duas tarefas. Os recrutamentos cruzados de trabalhadoras entre uma tarefa e a outra permitem que uma abelha que pertence a trilha de forrageadoras possa ativar abelhas da trilha de processadoras e vice-versa, permitindo a ocorrência de um fechamento de restrições na colônia (JAPYASSÚ; NECO; NUNES-NETO, 2021). Para entender isso, precisamos entender que um processo social auto-organizado, como uma trilha aérea de forrageadoras, formada por várias abelhas forrageadoras saindo para forragear e retornando para a colmeia, pode atuar como uma restrição duradoura às transientes decisões de dezenas e dezenas de processadoras individuais, criando assim, uma coordenação decisória na colônia. Quando esta mesma coordenação é estabelecida, agora no sentido oposto, temos a situação onde a trilha de processadoras de mel, que irão processar os recursos obtidos em mel, um segundo processo social auto-organizado e estável, passa a coordenar as decisões transientes de dezenas e dezenas de forrageadoras individuais. A partir disso, temos uma situação onde um restritor social (trilha de forrageadoras) se encontra acoplado a um segundo restritor social (a trilha de processadoras), de modo que o primeiro restritor produz o segundo e vice-versa.

Esta codependência entre restritores é o que Moreno & Mossio (MORENO; MOSSIO, 2015) denominam, se referindo a organismos individuais, fechamento de restrições. Aqui estamos aplicando este conceito no âmbito de uma colônia de indivíduos, o que potencialmente permitiria o surgimento de um superorganismo. Partindo do pressuposto que o fechamento de restrições concede um nível maior de complexidade e autonomia à organização social, podemos projetar alguns resultados esperados decorrentes do seu estabelecimento na colônia, como por exemplo, podemos inferir um ajuste mais eficiente na dinâmica da colônia em relação às restrições programadas nos recursos ofertados, dada a presença do processamento de sinais de segunda ordem entre os dois núcleos de tarefas no modelo (forrageamento e processamento), o que pode levar a uma produtividade e eficiência maiores da colônia.

Estes parâmetros serão avaliados no modelo em um estado de presença e ausência do fechamento de restrições, adicionando variáveis como perturbações na oferta de recurso e uma distribuição espacial variada do mesmo, visando elucidar se com a presença deste pré-requisito para a autonomia biológica, o sistema caminha em direção a um estado menos sujeito a perturbações ambientais.

Nosso estudo pode ajudar a fechar a insepulta discussão a respeito dos superorganismos. Poderemos trazer evidências acerca dos mecanismos (fechamentos de restrição) que garantiriam uma maior estabilidade, autonomia e complexidade para o sistema social. Considerando que, a partir da teoria organizacional hierárquica, o fechamento de restrição é o mecanismo que garante estabilidade e autonomia para um organismo vivo, nosso modelo indicaria semelhanças fundacionais entre um organismo vivo e um sistema social, o que traria elementos a favor da existência do superorganismo.

8. OBJETIVOS

O presente trabalho objetivou estabelecer um comparativo da eficiência de processamento de mel entre duas configurações de colônias de abelhas sem ferrão (*Meliponini*), uma delas com um recrutamento baseado em fechamento de restrições e uma sem fechamento de restrições, avaliando o desempenho e capacidades de ajuste dos dois grupos a partir de um recurso ofertado.

9. METODOLOGIA

Para a realização do experimento, foi confeccionado um modelo utilizando a MBA (modelagem baseada em agentes) na linguagem Netlogo, a qual, permite programar um ambiente virtual e o comportamento dos agentes que interagem com ele.

Inspirado no modelo BeesMart-Hive Finding (GUO; WILENSKY, 2014), o mundo virtual foi criado com uma medida de 33x33 em formato de torus, com quatro tipos de agentes, as flores que produzem nectar, as abelhas trabalhadoras que o coletam e processam em mel, uma colmeia que abriga a colônia e armazena o néctar coletado por elas e os potes de mel ou melgueiras, que armazenam o mel produzido.

As flores foram distribuídas de forma aleatória, com uma flor surgindo a cada passo de tempo, ou “tick” (unidade que representa a passagem de tempo no modelo), com um número máximo de 100 flores nascidas automaticamente e um valor de 10 de néctar para cada uma, o qual, chegando a 0, remove a flor do modelo. Caso as flores ficassem 500 unidades de tempo sem serem coletadas, uma nova flor, (nesse caso podendo extrapolar o número máximo de 100 flores) com a mesma quantidade de néctar inicial, florescia a uma certa distância da primeira. Essa distância é controlável, não apenas para tornar a oferta de recurso mais realista, dados os diversos padrões de dispersão da grande riqueza de flores na natureza (HRNCIR; MAIA-SILVA, 2013), mas também para permitir uma maior variação espacial da oferta de recurso, desde ofertas mais agregadas a ofertas mais dispersas. Isto permite uma avaliação do efeito do fechamento de restrições em condições diversas.

Para as abelhas trabalhadoras, foi definido um limite populacional de 600 indivíduos, levando em consideração que o gênero *Meliponini* normalmente apresenta colônias variando de menos de 100 até 100000 indivíduos em espécies como *Trigona amazonensis* (GRÜTER, 2020), com isso, foi escolhido um valor que estivesse dentro da amplitude de variação natural, mas que não elevasse o custo computacional à um nível inviável. As trabalhadoras da colônia virtual vivem um total de 200 passos de tempo. Na literatura, a expectativa de vida da casta no gênero de *Meliponini* pode chegar a 161 dias em espécies como *Austroplebeia australis* (HALCROFT; HAIGH; SPOONER-HART, 2013), no entanto, esse tempo foi condensado para que as dinâmicas de recrutamento pudessem ser melhor observadas.

O modelo era iniciado com 20 abelhas iniciais, sendo que cinco delas assumiam a função de forrageadoras iniciais. As demais abelhas surgiam na colmeia numa taxa similar à das flores, desde que houvesse mel disponível para uso como fonte de energia e nutrição para as larvas, ainda que o néctar ou pólen sejam recursos normalmente consumidos prioritariamente (GRÜTER, 2020). De forma que, a partir da dinâmica estabelecida, a simulação era encerrada com a escassez de mel, em seguida, as abelhas entravam num estado ocioso até começarem a executar uma das duas tarefas disponíveis à casta trabalhadora, forrageamento e processamento de mel. As abelhas virtuais integraram apenas essa casta, visto que o modelo tem o foco voltado para a dinâmica de recrutamento que ocorre entre as tarefas realizadas pela mesma. Os indivíduos virtuais, assim como em grupos de *Meliponini* e *Apis*, apresentam polietismo temporal, ou seja, mudam de tarefa à medida que envelhecem, de forma que os mais novos (menos de 50 passos de tempo) tendiam a realizar tarefas dentro da colmeia, como processamento de mel, enquanto os mais velhos (mais de 60 passos de tempo) ficavam responsáveis por forragear (GRÜTER, 2020), com a presença de um intervalo intermediário em que podiam realizar ambas as tarefas, suavizando a transição entre as tarefas.

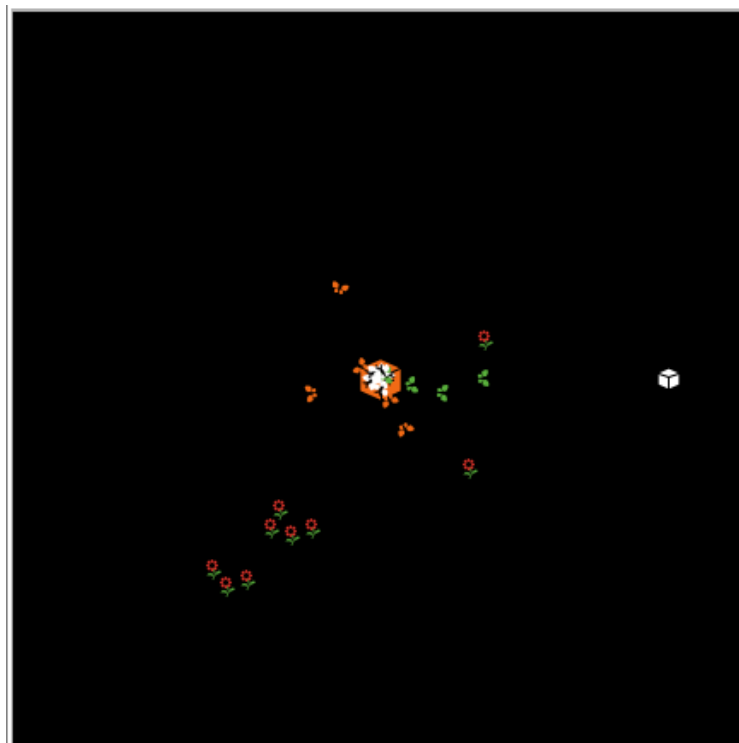


Figura 1 - Na imagem podemos ver a interface gráfica do modelo, onde as flores estão distribuídas em vermelho, as abelhas forrageadoras em laranja, as processadoras em verde e abelhas jovens ociosas em branco. Além disso temos a colmeia no centro do modelo, representada pelo cubo laranja e a melgueira representada pelo cubo branco fora da colmeia apenas para que seja possível visualizar o comportamento de processamento.

A dinâmica de forrageamento foi baseada em aspectos de outros trabalhos que envolvem modelos de forrageamento de abelhas (GRÜTER, 2022) e funcionou mediante a saída das forrageadoras iniciais, que coletavam néctar das flores e davam início ao recrutamento cíclico de abelhas ociosas ao retornarem para a colmeia. As abelhas ociosas com a devida idade para forragear eram, então, recrutadas e também saíam para coletar néctar, escolhendo floradas de qualidade (floradas mais agregadas), de acordo com a sua capacidade de discriminar melhores fontes de alimento (BIESMEIJER; ERMERS, 1999; HRNCIR; MAIA-SILVA, 2013; NIEH *et al.*, 2003; NIEH; RAMIREZ; NOGUEIRA-NETO, 2003), e depositavam o recurso em potes (no modelo simbolizados pela própria colmeia - Figura 1-), segundo ocorrências deste depósito na literatura (SOMMEIJER *et al.*, 1983). Embora o comportamento mais comum de armazenamento de néctar seja por intermédio de uma outra abelha que recebe o recurso das forrageadoras via trofalaxia, optamos por encurtar o processo diretamente das forrageadoras para os potes de mel, como ocorre em espécies como *Plebeina armata* (GRÜTER, 2020; KRAUSA; HAGER; KIRCHNER, 2017), visando evitar um aumento de complexidade desnecessário no modelo.

O recrutamento de outras abelhas para a mesma atividade do indivíduo recrutador se deu pela aproximação do mesmo a abelhas ociosas e consequente alteração do seu estado para abelhas ativas que poderiam forragear, caso cumprissem o critério de idade. Essa forma de recrutamento, funciona como uma representação do comportamento de “empurrão” das abelhas sem ferrão, o qual, cumpre a função de ativar outro indivíduo a partir de um leve choque físico para passarem a executar o forrageamento (GRÜTER, 2020).

Já a tarefa de processamento de mel foi realizada pelos indivíduos mais jovens, e seu recrutamento segue a mesma lógica de recrutamento de forrageamento. Processadoras coletavam o néctar armazenado na colmeia, realizavam o processamento, e depositavam o mel assim obtido na melgueira, em seguida retornavam para a colmeia, recrutando por proximidade uma processadora ociosa, que se juntava à tarefa. Para as duas tarefas, as trabalhadoras possuíam uma cognição individual que permitia o acesso à informações de armazenamento dos recursos com os quais elas interagem, impedindo que adicionassem néctar ou mel acima do limite de estoque.

Uma das abelhas trabalhadoras, a cada passo de tempo, também poderia começar a forragear ou processar sem a necessidade de ser recrutada por outra, esse comportamento representa situações em que os indivíduos, percebendo que existe uma escassez de néctar, ou néctar armazenado sem estar sendo processado, passariam a ocupar a tarefa por necessidade da colônia.

Há no modelo a opção de permitir recrutamentos cruzados entre castas. No recrutamento cruzado, indivíduos ociosos pertencentes a uma casta temporal podem ser recrutados por indivíduos ativos de outra casta temporal, ou seja, forrageadoras podem recrutar abelhas ociosas para ir processar mel, e vice-versa. O recrutamento cruzado permite não apenas sinalizações positivas, mas também sinalizações negativas das processadoras para as forrageadoras, permitindo assim, que uma casta iniba o recrutamento de outra casta.

Quando permitidos, os recrutamentos cruzados são ativados de forma contexto-dependente. Por exemplo, forrageiras passam a recrutar processadoras ociosas quando encontram um recurso de alta qualidade (representado por um agregado de 4 ou mais flores juntas). No sentido inverso, processadoras podem também recrutar forrageiras inativas caso o aporte de mel caia muito (no modelo, cair para um valor abaixo de 300), o que simula uma situação de estresse alimentar. Já o recrutamento cruzado negativo pode ocorrer no contexto de um excesso de estoque nas melgueiras, o que leva as processadoras a inibir o processo de forrageamento.

A sinalização entre abelhas (negativa ou positiva), visando o recrutamento (cruzado ou direto) tende a levar à (in)ativação de abelhas, que por sua vez, tenderão a (in)ativar outras abelhas, criando alças de retroalimentação no sistema. O número de sinalizações necessárias para alterar o estado (inativo/ativo) da abelha receptora indica o quanto que o recrutamento é um processo coletivo. Quanto maior o número de emissores individuais necessários para alterar a decisão de um receptor individual, mais temos um fenômeno coletivo, a partir disso, temos que nos recrutamentos diretos, apenas uma sinalização é necessária para permitir o processo, visto que se trata de um recrutamento a nível individual.

Já no caso dos recrutamentos cruzados, o processamento social de informação, por oposição a uma influência simples e direta entre um emissor e um receptor, tem mais importância na colônia (KAMHI; TRANIELLO, 2013), nesse sentido, introduzimos um número mínimo de dois emissores individuais (necessários para alterar a decisão de um receptor individual) como uma nova variável, que indica a intensidade social do recrutamento cruzado.

Essa nova configuração da colônia simulada possibilita a comparação entre uma dinâmica com e sem fechamento de restrições no recrutamento para as tarefas, ou seja, uma colônia que apresentava a adição do recrutamento cruzado estabelecido pelo fechamento de restrições além do recrutamento individual restrito para cada tarefa e uma outra que apresentava apenas o recrutamento individual. Com isso, é possível avaliar a eficiência média obtida em ambos os casos a partir da razão entre o néctar armazenado na colmeia, e o mel obtido (N/M). A partir disso, quanto mais néctar fosse convertido em mel, melhor seria a eficiência da colônia, de forma que, valores mais próximos de 1, representam uma eficiência maior, já que todo néctar armazenado estaria sendo convertido em mel.

Foram realizadas 54.000 repetições do modelo, variando quatro parâmetros independentes, a presença ou ausência de fechamento de restrição, três níveis de intensidade desse fechamento, definindo quantos sinais seriam necessários para permitir o recrutamento cruzado (2, 4 ou 6), três níveis de dispersão espacial das flores (1, 5 ou 80) e três níveis de quantidade de flores originadas a partir do florescimento de outra (1, 4 ou 10). Cada repetição teve acesso a mesma quantidade de néctar ofertado (10000), e ao final de cada uma foi registrado o valor de eficiência média considerando os valores individuais de eficiência para cada passo de tempo, para cada repetição.

Com relação aos resultados obtidos, uma vez que em algumas simulações do modelo a colônia virtual apresentou ausência de eficiência e consequentemente um colapso do sistema social, devido a incapacidade de se manter, nestes casos seria impossível avaliar a variável resposta, as simulações que convergiam nesse resultado foram excluídas do resultado de eficiência e utilizados para uma análise separada de probabilidade de colapso da colônia.

Nesta análise foi feita uma transformação dos os dados para 1 quando houve colapso da colônia ou 0 quando não houve colapso, então foi ajustado um modelo linear generalizado com distribuição binomial e função de ligação logit usando o pacote glm do R e os resíduos do modelo foram analisados para checar a adequação do mesmo usando resíduos de Dunn-Smyth no pacote DHARMA (HARTIG, 2024) do R (R CORE TEAM, 2024).

A variável resposta da eficiência média das repetições foi transformada em $|x - 1|$ com o intuito de facilitar a interpretação e tratamento dos dados. De forma que, como a eficiência máxima é igual a 1 na razão (Néctar/Mel) estabelecida, essa transformação garantiu que qualquer desvio da eficiência máxima seria considerado como valor crescente positivo tanto para resultados abaixo de 1 quanto para resultados acima de 1, resultando numa nova variável resposta que corresponde a ineficiência das colônias, que cresce a medida que os valores se afastam do resultado ideal de 1.

Para as análises estatísticas, foram testados modelos lineares generalizados com diversas distribuições de probabilidade contínuas (p.ex. gama, beta, tweedie, log normal, inversa da log normal e normal). Foi então realizada uma análise de variância multi-way considerando os somatórios de quadrados do tipo 3, realizada no pacote estatístico car (FOX; WEISBERG, 2019) na linguagem R. Para visualização dos padrões gerais foi construído um gráfico com as medias de interações utilizando emmeans (LENTH, 2025) e ggplot 2 (WICKHAM, 2016) da linguagem R.

10. RESULTADOS

Para os resultados obtidos a partir da análise de variância multi-way (Tabela 1), temos que todas as variáveis independentes tiveram impacto significativo, com destaque para os valores do fechamento de restrições (Sum Sq = 4,8 e F-value = 6,25E+06) e dispersão das flores (Sum Sq = 112,0 e F-value = 7,28E+07) como fatores mais relevantes. Desconsideramos o efeito da intensidade do fechamento de restrições (IF) para cenários sem fechamento de restrição, o que não faria sentido para a interpretação dos dados.

Foi encontrado efeito significativo nas interações entre as variáveis independentes, a exemplo das interações entre o fechamento de restrições e a dispersão das flores e dispersão das flores e quantidade das flores por florescimento. Os resultados das interações entre os fatores de variação demonstram que o efeito de todas as variáveis não é significativo apenas de forma isolada, portanto devem ser levadas em consideração as respectivas interações que tornam seus efeitos estatisticamente relevantes.

Tabela 1 - Resultado da ANOVA multi-way com somatórios de quadrados do tipo III, onde temos as interações entre as fontes de variação: Presença e ausência do fechamento de restrições (FR), intensidade do fechamento de restrições (IF), dispersão das flores (D. Flores) e quantidade de flores a cada florescimento (Qntd. Flores).

Fontes de Variação	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	
Fechamento de restrições (FR)	4,8	1	6,25E+06	< 2,2e-16	***
Intensidade de Fechamento (IF)	1,9	2	1,24E+06	< 2,2e-16	***
Dispersão das flores (D. Flores)	112,0	2	7,28E+07	< 2,2e-16	***
Quantidade de flores a cada florescimento (Qntd.Flores)	0,2	2	1,46E+05	4,43E-04	***
FR * IF	1,9	2	1,21E+06	< 2,2e-16	***
FR * Dispersão das flores	0,7	2	4,68E+05	< 2,2e-16	***
IF * Dispersão das flores	0,3	4	1,11E+05	5,62E-06	***
FR * Quantidade de flores a cada florescimento	0,0	2	1,28E+04	0,2768	
IF * Quantidade de flores a cada florescimento	0,0	4	1,61E+04	0,1680	
Dispersão das flores * Qntd.Flores	0,5	4	1,55E+05	1,22E-09	***
FR * IF * Dispersão das flores	0,5	4	1,65E+05	1,59E-10	***
FR * IF * Quantidade de flores a cada florescimento	0,0	4	1,27E+04	0,2788	
FR * D. Flores * Qntd.Flores	0,0	4	6,69E+03	0,6135	
IF * Dispersão das flores * Qntd.Flores	0,1	8	8,88E+03	0,5253	
FR * IF * D. Flores * Qntd.Flores	0,1	8	1,14E+04	0,3310	
Resíduos	397,5	51621			

A partir dos gráficos de ineficiência obtidos (Figura 2), é possível perceber maiores valores de ineficiência para as colônia com fechamento de restrições, além disso, identificamos valores de ineficiência menores quando associados a maior dispersão de flores e maior quantidade de flores a cada florescimento(d80 e bf10), sendo que a dispersão parece ter um impacto maior nos resultados. Podemos perceber também, uma tendência de redução na ineficiência em colônias com fechamento de restrições à medida que a intensidade do fechamento aumenta, que se aproximam dos observados em colônias sem fechamento, especialmente nos maiores valores de intensidade (i6).

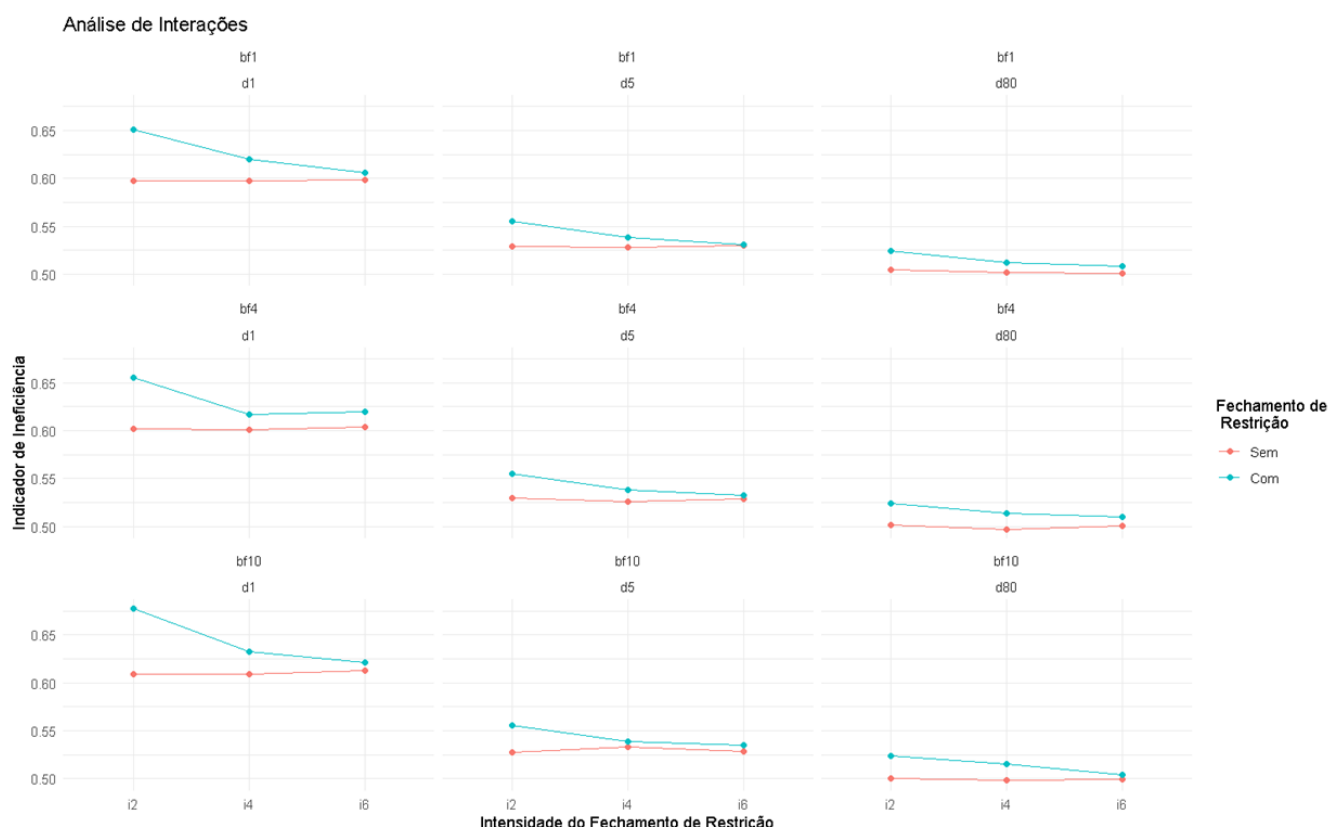


Figura 2 – Resultados das médias dos efeitos para interações, onde temos a relação da ineficiência com a presença e ausência do fechamento de restrições (com e sem) e demais variáveis independentes como diferentes intensidades do fechamento (i2, i4 e i6), diferentes valores de dispersão de flores (d1, d5 e d80) e diferentes quantidades de flores surgindo nos momentos de florescimento (bf1, bf4 e bf10).

De acordo com os resultados para probabilidade de colapso das colônias (Figura 3), foi encontrada uma relação significativa entre valores de dispersões agregadas (d1) e maiores probabilidades de colapso das colônias virtuais, no entanto, não foi encontrada diferença significativa entre as probabilidades de colapso de colônias com e sem fechamento de restrições.

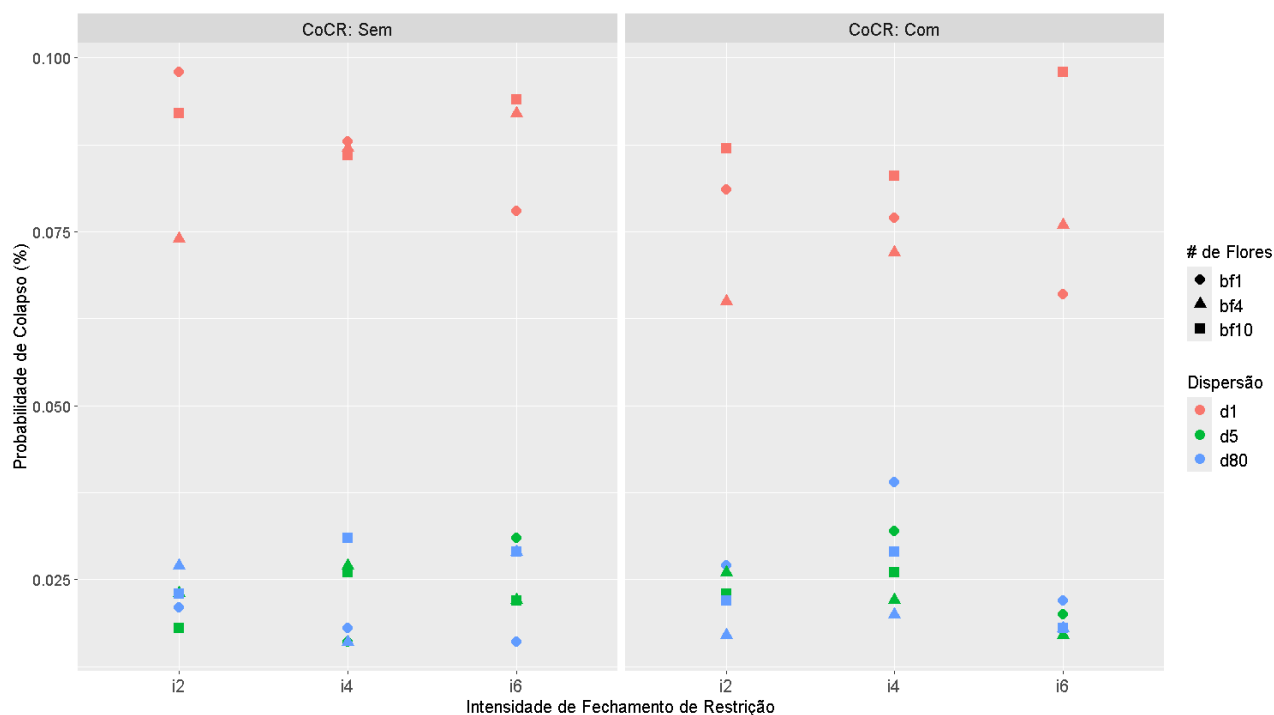


Figura 3 – Resultados da probabilidade de colapso das colônias relacionadas com as variáveis independentes presença e ausência do fechamento de restrições (com e sem) e demais variáveis independentes como diferentes intensidades do fechamento (i2, i4 e i6), diferentes valores de dispersão de flores (d1, d5 e d80) e diferentes quantidades de flores surgindo nos momentos de florescimento (bf1, bf4 e bf10).

11. DISCUSSÃO

Insetos sociais têm a comunicação e fluxo de informação como partes fundamentais dos processos realizados em suas colônias, de forma que, ao serem perturbados, a ausência de aspectos relevantes da comunicação pode chegar a alterar o caráter social do grupo de volta para uma vida solitária (YAN *et al.*, 2017). O fluxo de informação presente na colônia é uma forma possível de se identificar um nível superior de organização, ou seja, uma entidade social autônoma (JAPYASSÚ; NECO; NUNES-NETO, 2021), a partir disso, parece lógica a conclusão de que um sistema que transporta informação de forma mais dinâmica e flexível, a partir de recrutamentos cruzados contexto-dependentes, poderia desenvolver uma eficiência maior na realização de tarefas coletivas e, portanto, atingir esse nível superior.

No entanto, dados os resultados obtidos, essa relação não parece ser tão direta e aparenta depender de outros fatores. Valores de dispersão das flores maiores, assim como quantidades maiores de flores nascendo por florescimento tiveram um impacto na redução da ineficiência, de forma que, recursos mais espaçados e em maior quantidade podem ser necessários como oportunidade para evidenciar os ajustes dinâmicos no forrageamento, proporcionados pelos recrutamentos cruzados estabelecidos no fechamento de restrições. Com isso, temos que a distribuição espacial do recurso tem uma relevância na comparação do desempenho das dinâmicas de forrageamento em colônias mais ou menos socialmente complexas. Estas flutuações de variáveis ambientais independentes no modelo, como distribuição espacial das flores e quantidade de florescimentos parecem ter um impacto significativo na eficiência das colônias com fechamento de restrições.

Esse indício advoga contra a ideia de autonomia deste sistema possivelmente mais complexo, dado que, apesar de que seja esperado que as estruturas sociais de um sistema auto-organizado apresentem certo acoplamento com características abióticas, sistemas autônomos deveriam possuir a capacidade de operar de forma menos dependente em relação as condições do ambiente (GORDON, 2018). Dessa forma, esperaríamos que a eficiência das colônias com fechamento de restrição fosse superior à das colônias sem fechamento independente da variação espacial dos recursos disponíveis, podendo ocorrer uma diferença maior em cenários de oferta de recursos de maior qualidade.

No entanto, dado que a modulação individual e coletiva dos comportamentos da colônia são balanceadas, em nível de participação, a depender das limitações ambientais e necessidades da colônia (FEINERMAN; KORMAN, 2017), uma variação maior desses aspectos ambientais e tarefas coletivas além do forrageamento é necessária para avaliar o seu impacto no comportamento coletivo das colônias, pois determinadas configurações podem exibir resultados distintos na comparação entre estados de colônia mais e menos sociais, possibilitando a existência de casos em que a colônia com fechamento de restrições apresente de fato uma diferença significativa na realização das tarefas e portanto uma possível autonomia. Outro ponto que necessita de atenção neste tipo de comparação é o tamanho populacional da colônia, visto que a heterogeneidade da rede de conexões formadas entre os indivíduos aumenta de acordo com o mesmo. Quanto maior o tamanho populacional, mais a colônia se divide em compartimentos de informação, aumentando a chance de interações (feedbacks positivos e negativos) se estabelecerem e consequentemente, aumentando também a chance de situações que possibilitem o estabelecimento de fechamento de restrições ocorrerem (NAUG, 2009).

Além do aspecto do tamanho populacional do modelo, um dos contextos que acionam os recrutamentos cruzados em colônias com fechamento de restrições apresentava ocorrência menor do que os demais nas simulações. O recrutamento que ativava abelhas forrageadoras a partir de um sinal proveniente das processadoras quando o valor de mel atingia valores abaixo de 200, não era tão frequente no modelo, com isso, talvez um aumento das situações de estresse em que este recurso era experimentalmente removido ou uma reformulação geral dos contextos sejam necessários para que o efeito dos recrutamentos cruzados em conjunto seja mais fiel para comparação com colônias sem fechamento de restrições.

Outra mudança necessária em uma futura versão é a forma como as médias de eficiência são calculadas a cada passo de tempo. Os valores de mel não consumidos pela colônia que permaneciam armazenados após a contabilização da eficiência podem ter inflado os denominadores nas razões de eficiência futuras (N/M), resultando em médias que não representam de forma fiel a conversão da colônia em determinados passos de tempo e que podem, consequentemente, ter gerado um ruído nas variáveis resposta. Portanto, para uma representação mais precisa da eficiência, deve ser levado em consideração apenas o mel processado em cada passo de tempo, removendo da conta de eficiência qualquer excedente.

As colônias simuladas em cenários onde o recurso se encontrava mais agregado apresentaram uma maior frequência de colapso em comparação às demais (Figura 3). Esse resultado pode ter sido causado por simulações onde este recurso agregado surgia em distâncias muito grandes das forrageadoras. Considerando a capacidade das mesmas de priorizar os recursos de qualidade (BIESMEIJER; ERMERS, 1999; HRNCIR; MAIA-SILVA, 2013; NIEH et al., 2003; NIEH; RAMIREZ; NOGUEIRA-NETO, 2003), caracterizados como recurso de floradas agregadas no modelo, essas longas viagens se tornavam a opção preferencial. No entanto, ao focarem nesses recursos distantes, as forrageadoras não conseguiam suprir o consumo da prole, resultando no colapso da colônia. Dessa forma se fazem necessários ajustes na longevidade dos agentes para melhor retratar a comparação de diferentes distribuições espaciais de recurso e sua influência na eficiência da colônia. Futuras versões do modelo devem sanar as complicações relacionadas aos casos atípicos obtidos em valores agregados de dispersão, valores mais fiéis de eficiência na conversão de néctar em mel, maior amplitude de variação na intensidade do fechamento de restrições e diferentes análises de fatores ambientais e comportamentais do grupo estudado.

Embora não tenha sido detectado efeito positivo da presença do fechamento de restrição na eficiência das colônias, as dinâmicas de recrutamento estabelecidas, assim como as interações presentes entre elas a partir de sinais de segunda ordem positivos e negativos dos recrutamentos cruzados, indicam o estabelecimento de dois vórtices de recrutamento que restringem o fluxo de informação, criando a relação de codependência necessária para o estabelecimento do fechamento de restrições (JAPYASSÚ; NECO; NUNES-NETO, 2021). Dessa forma, essa configuração estabelecida no modelo desenvolvido pode servir como estrutura para futura experimentação, levando em consideração diferentes fatores e escalas de variação maiores (p.ex. intensidades de fechamento).

A partir dos resultados de ineficiência relacionados a intensidade do fechamento de restrições, percebemos que à medida que mais sinais são necessários para ativar o recrutamento cruzado, ou seja, à medida que o fenômeno de recrutamento se torna mais socialmente modulado e menos dependente das decisões individuais (FEINERMAN; KORMAN, 2017; JAPYASSÚ; NECO; NUNES-NETO, 2021), os valores de ineficiência são reduzidos, se aproximando dos valores da colônia sem fechamento de restrições (Figura 2).

Esse resultado sugere que valores maiores de intensidade de fechamento poderiam levar a situações de maior eficiência dos sistemas com fechamento. Dessa forma, considerando a capacidade dos insetos sociais de alocar forças de trabalho com base nas necessidades da colônia (ROBINSON; FEINERMAN; FRANKS, 2009), é provável que uma modulação social mais refinada na atividade de recrutamento seja essencial. Essa modulação permitiria ajustes mais precisos nas tarefas de forrageamento e processamento, que ocorreriam em momentos estrategicamente definidos devido à comunicação refinada associada ao maior número de feedbacks positivos e negativos envolvidos (FEINERMAN; KORMAN, 2017), aumentando assim o impacto dessas atividades na dinâmica da colônia. Essa modulação social mais intensa poderia indicar uma possível autonomia e a partir desta, uma vantagem relativa (maior eficiência) para o possível estado de superorganismo. Com o seu estabelecimento, teríamos os fundamentos para efeitos sociais top-down sobre os indivíduos da colônia, para além da tradicional concepção de efeitos bottom-up, do indivíduo sobre a colônia (CANCIANI; ARNELLOS; MORENO, 2019) (MORITZ; FUCHS, 1998). .

12. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos a partir das simulações do modelo indicam que variáveis ambientais como quantidade e dispersão de flores, assim como a presença e intensidade do fechamento de restrições, são fatores relevantes na eficiência na produção de mel das colônias virtuais, com algumas das variáveis apresentando impacto negativo na eficiência, como a presença do fechamento de restrições. No entanto, as variáveis independentes não apresentaram um efeito simples e direto, de forma que, as mesmas apresentam interações de segunda e terceira ordem que também demonstram influência significativa nos resultados. A interação entre a presença do fechamento e a dispersão das flores revelou que os ajustes finos proporcionados pelos recrutamentos cruzados das colônias com fechamento não foram capazes de causar um impacto significativo na eficiência em comparação as colônias que não o possuíam, tanto em cenários de recursos agregados quanto distribuídos, no entanto, a diferença entre os resultados das duas colônias diminuiu em cenários onde o recurso era mais disperso (Figura 2). Além disso, a dispersão das flores e quantidade de flores por florescimento influenciaram-se mutuamente, moldando os padrões espaciais do recurso.

Foi identificada uma interação de terceira ordem estabelecida entre a presença do fechamento, sua intensidade e a distribuição das flores, devido a força do efeito da presença ou não do fechamento e seu impacto negativo na eficiência da colônia. Apesar do impacto negativo do fechamento de restrição nos resultados, o estudo do seu efeito em sistemas sociais é recente e necessita de maior experimentação para elucidar as lacunas a respeito das implicações do mesmo. Adicionalmente, as dinâmicas dos comportamentos coletivos dos grupos sociais são diversas entre si, sendo necessária uma análise individual dos casos a serem estudados. Como a experimentação *in situ* desse fenômeno encontra dificuldades de execução, a modelagem baseada em agentes (MBA) pode servir como solução prática para melhor entender seu funcionamento.

Os resultados aqui obtidos sugerem que futuros estudos devem explorar contextos em que a modulação social dos comportamentos da colônia seja mais evidente, assim como contextos mais frequentes na ocorrência dos comportamentos regidos pelo fechamento de restrições, tais ajustes podem permitir uma comparação mais robusta entre um estado com e sem o fechamento de restrições, de forma que, a hipótese deste pré-requisito como degrau para um estado de superorganismo não pode ser descartada de forma precipitada.

Por fim, o uso de modelagem baseada em agentes (MBA), mais especificamente na linguagem Netlogo, facilita o estudo de colônias de insetos eusociais principalmente pela facilidade de uso e disponibilidade de ferramentas que tornam tarefas complexas como a modificação de estados internos dos agentes (como os estados de ociosidade e atividade). Esse estilo de modelagem se provou útil para análises de comportamentos complexos de colônias em larga escala e como estrutura piloto para confecção de experimentos *in vivo*.

13. REFERÊNCIAS

5. BIESMEIJER, J. C.; ERMERS, M. C. W. Social foraging in stingless bees: how colonies of *Melipona fasciata* choose among nectar sources. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 46, n. 2, p. 129–140, 4 jul. 1999. <https://doi.org/10.1007/s002650050602>.
6. BOOMSMA, J. J.; GAWNE, R. Superorganismality and caste differentiation as points of no return: how the major evolutionary transitions were lost in translation. **Biological Reviews**, v. 93, n. 1, p. 28–54, fev. 2018. <https://doi.org/10.1111/brv.12330>.
7. CANCIANI, M.; ARNELLOS, A.; MORENO, A. Revising the Superorganism: An Organizational Approach to Complex Eusociality. **Frontiers in Psychology**, v. 10, p. 2653, 3 dez. 2019. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02653>.
8. CARNAP, R. **Fundamentos filosóficos da física**. [S. l.: s. n.], 1966.
9. CRONIN, A. L. An agent-based model of nest-site selection in a mass-recruiting ant. **Journal of Theoretical Biology**, v. 455, p. 54–63, out. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2018.07.004>.
10. DAWKINS, R. **The selfish gene**. 30th anniversary ed. Oxford: Oxford university press, 1976.
11. EASTER, C.; LEADBEATER, E.; HASENJAGER, M. J. Behavioural variation among workers promotes feed-forward loops in a simulated insect colony. **Royal Society Open Science**, v. 9, n. 3, p. 220120, mar. 2022. <https://doi.org/10.1098/rsos.220120>.
12. EL-HANI, C. N.; GABRIEL DA ENCARNAÇÃO COUTINHO, J.; MACHADO PINTO LEITE, C. Closure of Constraints and the Individuation of Causal Systems in Biology. In: ILLARI, P.; RUSSO, F. **The Routledge Handbook of Causality and Causal Methods**. 1. ed. New York: Routledge, 2024. p. 215–229. DOI 10.4324/9781003528937-24. Disponível em: <https://www.taylorfrancis.com/books/9781003528937/chapters/10.4324/9781003528937-24>. Acesso em: 2 jan. 2025.
13. FEINERMAN, O.; KORMAN, A. Individual versus collective cognition in social insects. **Journal of Experimental Biology**, v. 220, n. 1, p. 73–82, 1 jan. 2017. <https://doi.org/10.1242/jeb.143891>.
14. FREEBERG, T. M.; DUNBAR, R. I. M.; ORD, T. J. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1597, p. 1785–1801, 5 jul. 2012. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0213>.
15. GILLOOLY, J. F.; HOU, C.; KASPARI, M. Eusocial insects as superorganisms: insights from metabolic theory. **Communicative & Integrative Biology**, v. 3, n. 4, p. 360–362, jul. 2010. <https://doi.org/10.4161/cib.3.4.11887>.
16. GORDON, D. M. **The Ecology of Collective Behavior in Ants**. 2018. .

17. GRÜTER, C. Sociality is a key driver of foraging ranges in bees. **OPEN ACCESS, Current Biology** 32. dez. 2022. .
18. GRÜTER, C. **Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution**. Cham: Springer International Publishing, 2020(Fascinating Life Sciences). DOI 10.1007/978-3-030-60090-7. Disponível em: <http://link.springer.com/10.1007/978-3-030-60090-7>. Acesso em: 10 abr. 2024.
19. GUO, Y.; WILENSKY, U. Small Bugs, Big Ideas: Teaching Complex Systems Principles Through Agent-Based Models of Social Insects. **International Journal of Computers for Mathematical Learning**, v. 14, n. 1, p. 21–50, 2014. <https://doi.org/10.1007/s10758-009-9144-z>.
20. HALCROFT, M.; HAIGH, A. M.; SPOONER-HART, R. Ontogenic time and worker longevity in the Australian stingless bee, *Austroplebeia australis*. **Insectes Sociaux**, v. 60, n. 2, p. 259–264, maio 2013. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0291-9>.
21. HELANTERÄ, H. An Organismal Perspective on the Evolution of Insect Societies. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 4, 11 fev. 2016. DOI 10.3389/fevo.2016.00006. Disponível em: <http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fevo.2016.00006/abstract>. Acesso em: 31 maio 2024.
22. HINDE, R. A. Interactions, Relationships and Social Structure. **Man**, v. 11, n. 1, p. 1, mar. 1976. <https://doi.org/10.2307/2800384>.
23. HRNCIR, M.; MAIA-SILVA, C. The fast versus the furious – On competition, morphological foraging traits, and foraging strategies in stingless bees. 2013. .
24. JAPYASSÚ, H. F.; NECO, L. C.; NUNES-NETO, N. Minimal Organizational Requirements for the Ascription of Animal Personality to Social Groups. **Frontiers in Psychology**, v. 11, p. 601937, 29 abr. 2021. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.601937>.
25. JOHNSON, B. R.; LINKSVAYER, T. A. Deconstructing the Superorganism: Social Physiology, Groundplans, and Sociogenomics. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 1, p. 57–79, mar. 2010. <https://doi.org/10.1086/650290>.
26. KAMHI, J. F.; TRANIELLO, J. F. A. Biogenic Amines and Collective Organization in a Superorganism: Neuromodulation of Social Behavior in Ants. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 82, n. 4, p. 220–236, 2013. <https://doi.org/10.1159/000356091>.
27. KRAUSA, K.; HAGER, F. A.; KIRCHNER, W. H. The effect of food profitability on foraging behaviors and vibrational signals in the African stingless bee *Plebeina hildebrandti*. **Insectes Sociaux**, v. 64, n. 4, p. 567–578, nov. 2017. <https://doi.org/10.1007/s00040-017-0578-3>.
28. MONTÉVIL, M.; MOSSIO, M. Biological organisation as closure of constraints. **Journal of Theoretical Biology**, v. 372, p. 179–191, maio 2015. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.02.029>.
29. MONTÉVIL, M.; MOSSIO, M. The Identity of Organisms in Scientific Practice: Integrating Historical and Relational Conceptions. **Frontiers in Physiology**, v. 11, p. 611, 17 jun. 2020. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00611>.

30. MORENO, A.; MOSSIO, M. **Biological Autonomy: A Philosophical and Theoretical Enquiry**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2015. v. 12, (History, Philosophy and Theory of the Life Sciences). DOI 10.1007/978-94-017-9837-2. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/978-94-017-9837-2>. Acesso em: 14 maio 2024.
31. MORITZ, R. F. A.; FUCHS, S. Organization of honeybee colonies: characteristics and consequences of a superorganism concept. **Apidologie**, v. 29, n. 1–2, p. 7–21, 1998. <https://doi.org/10.1051/apido:19980101>.
32. MOSSIO, M.; SABORIDO, C.; MORENO, A. An Organizational Account of Biological Functions. **The British Journal for the Philosophy of Science**, v. 60, n. 4, p. 813–841, 2009. .
33. NAUG, D. Structure and Resilience of the Social Network in an Insect Colony as a Function of Colony Size. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 7, p. 1023–1028, 2009. .
34. NECO, L. C.; JAPYASSÚ, H. F.; EL-HANI, C. N.; CHÂLINE, N. From Classificatory to Quantitative Concepts in the Study of Sociality in Animals: An Epistemological View. **Biological Theory**, v. 13, n. 3, p. 180–189, set. 2018. <https://doi.org/10.1007/s13752-018-0300-3>.
35. NIEH, J. C.; CONTRERA, F. A. L.; RANGEL, J.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Effect of food location and quality on recruitment sounds and success in two stingless bees, *Melipona mandacaia* and *Melipona bicolor*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 55, n. 1, p. 87–94, 1 nov. 2003. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0680-6>.
36. NIEH, J. C.; RAMIREZ, S.; NOGUEIRA-NETO, P. Multi-source odor-marking of food by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 54, n. 6, p. 578–586, 1 out. 2003. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0658-4>.
37. PRADEU, T. Organisms or biological individuals? Combining physiological and evolutionary individuality. **Biology & Philosophy**, v. 31, n. 6, p. 797–817, nov. 2016. <https://doi.org/10.1007/s10539-016-9551-1>.
38. REEVE, H. K.; HÖLLDOBLER, B. The emergence of a superorganism through intergroup competition. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 23, p. 9736–9740, 5 jun. 2007. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703466104>.
39. ROBINSON, E. J. H.; FEINERMAN, O.; FRANKS, N. R. Flexible task allocation and the organization of work in ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1677, p. 4373–4380, 22 dez. 2009. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1244>.
40. SASAKI, T.; PRATT, S. C. The Psychology of Superorganisms: Collective Decision Making by Insect Societies. **Annual Review of Entomology**, v. 63, n. 1, p. 259–275, 7 jan. 2018. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043249>.
41. SEELEY, T. D. The Honey Bee Colony as a Superorganism. **American Scientist**, v. 77, n. 6, p. 546–553, 1989. .

42. SOBER, E.; WILSON. Reviving the superorganism. **Journal of Theoretical Biology**, v. 136, n. 3, p. 337–356, fev. 1989. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80169-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80169-9).
 43. SOMMEIJER, M. J.; PUNT, W.; DE BRUJIN, L. L. M.; DE ROOY, G. A. A COMPARATIVE STUDY OF FORAGING BEHAVIOR AND POLLEN RESOURCES OF VARIOUS STINGLESS BEES (HYM., MELIPONINAE) AND HONEYBEES (HYM., APINAE) IN TRINIDAD, WEST-INDIES. 1983. .
 44. STAMATOPOULOU, I.; SAKELLARIOU, I.; KEFALAS, P. Formal Modelling for In-silico Experiments with Social Insect Colonies. 2007. .
 45. VARELA, F. **Principles of Biological Autonomy**. [S. l.: s. n.], 1979.
 46. WILSON, E. O. **The insect societies**. [S. l.: s. n.], 1971.
 47. YAN, H.; OPACHALOEMPHAN, C.; MANCINI, G.; YANG, H.; GALLITTO, M.; MLEJNEK, J.; LEIBHOLZ, A.; HAIGHT, K.; GHANINIA, M.; HUO, L.; PERRY, M.; SLONE, J.; ZHOU, X.; TRAFICANTE, M.; PENICK, C. A.; DOLEZAL, K.; GOKHALE, K.; STEVENS, K.; FETTER-PRUNEDA, I.; ... DESPLAN, C. An Engineered orco Mutation Produces Aberrant Social Behavior and Defective Neural Development in Ants. **Cell**, v. 170, n. 4, p. 736-747.e9, ago. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.06.051>.
- Hartig F (2024). `_DHARMa`: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models_. R package version 0.4.7,
- Lenth R (2025). `_emmeans`: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means_. R package version 1.10.7,
- Fox J, Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA.
- H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag NewYork, 2016.
- R Core Team. 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing - Reference Index - Version 4.4.2 (2024-10-31)*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

14. ANEXOS

Código do modelo em Netlogo

```
globals [  
  efficiency ; variavel de eficiencia de processamento de mel  
  max-workers ; variavel de número máximo de trabalhadores  
  available-nectar  
  run-seed  
]  
  
breed [ hives hive ] ; colmeia  
breed [ flowers flower ] ; flores  
breed [ workers worker ] ; trabalhadores  
breed [ honey-pots honey-pot ] ; melgueiras ou potes de mel  
  
flowers-own [  
  bloom ; variável de florescimento  
  resource-target ; variável indicativa de recurso de qualidade  
  nectar ; néctar produzido pelas flores  
]  
  
workers-own [  
  Positive-feedbackFP ; feedback positivo do recrutamento de forrageadoras para  
processadoras  
  Positive-feedbackPF ; feedback positivo do recrutamento de processadoras para  
forrageadoras  
  Negative-feedback ; feedback negativo para recrutamento  
  my-hive ; registro da posição da colmeia  
  age ; idade dos trabalhadores  
  collected-nectar ; nectar coletado pelas forrageadoras  
  foraging ; variável que indica o forrageamento em andamento  
  processing ; variável que indica o processamento em andamento  
  target ; alvo para recrutamento de outras forrageadoras/processadoras  
  target-honey-pot ; alvo para depositar o mel  
  recruited-f ; variável que confirma o recrutamento na trilha forrageadora  
  recruited-p ; variável que confirma o recrutamento na trilha processadora  
  deposited ; variável que confirma o depósito de mel  
  coc-recruited ; variavel que sinaliza o recrutamento cruzado  
  hunger ; fome dos trabalhadores  
  resource-quality ; variavel que indica que um recurso de qualidade foi encontrado  
  state ; variavel de estado entre ocioso e ativo  
  feedback-clock ; relógio para resetar os feedbacks para recrutamento cruzado  
]  
  
hives-own [  
  stored-nectar ; nectar armazenado na colmeia  
]  
  
honey-pots-own [  
  honey ; mel depositado  
]
```

```

to setup
  clear-all
  set run-seed new-seed
  setup-flowers
  setup-hives
  setup-bees
  setup-honey-pots
  set available-nectar 50
  set max-workers 600
  set efficiency [ 0 ]
  reset-ticks
  ; setup geral do modelo
end

to setup-honey-pots
  create-honey-pots 1 [
    setxy 13 0
    set shape "box"
    set color white
    set honey 0
    ; cria um pote de mel longe da colmeia mas na mesma linha horizontal dela
  ]
end

to setup-flowers
  create-flowers 5 [
    setxy (random 15) - 10 (random 15) - 10
    set shape "flower"
    set color red
    set nectar 10
    set resource-target 0
    set bloom 0
    ; cria as flores iniciais no mundo com coordenadas aleatórias dentro de uma certa
    proximidade da colmeia
  ]
end

to setup-hives
  create-hives 1
  ask hives [
    set size 2
    set stored-nectar 0
    setxy 0 0
    set shape "box"
    set color orange
    ; cria a colmeia no centro do mundo
  ]
end

```

```

To setup-bees
  create-workers 20 [
    set age random 50
    set size 0.8
    set shape "butterfly"
    set color white
    set my-hive one-of hives
    set target nobody
    set recruited-f false
    set recruited-p false
    set processing true
    set hunger 0
    set state "idle"
    set resource-quality 0
    set positive-feedbackFP 0
    set positive-feedbackPF 0
    set negative-feedback 0
    set feedback-clock 0
    ; cria 20 trabalhadoras iniciais
  ]
  ask n-of 5 workers [
    set age 100
    set recruited-f true
    set color orange
    set state 0
    ; designa 5 trabalhadoras para sustentar o forrageamento inicial
  ]
end

```



```

to go
  feed-colony ; procedimento de alimentar a colonia
  worker-birth ; controle de nascimento das trabalhadoras
  flower-growth ; crontrol de nascimento das flores
  closure-of-constraints ; procedimento de fechamento de restrições
  if ticks = 200 or ticks = 400 [ natural-disaster ] ; ativa o procedimento de escassez
  de mel em 1000 e 2000 ticks
  ask workers [
    set feedback-clock feedback-clock + 1
    ask workers with [feedback-clock >= 10] [
      set positive-feedbackFP 0
      set positive-feedbackPF 0
      set negative-feedback 0
      set feedback-clock 0
      ; reset de feedbacks positivos e negativos automatico
    ]
  ]
  ask flowers [
    set bloom bloom + 1
    if nectar <= 0 [ die ]
    ; remoção de flores sem nectar e aumento da variavel de florescimento
  ]
  ask workers [
    set age age + 1
    set hunger hunger + 1
    ; envelhecimento e aumento da fome das trabalhadoras
    if age >= 200 [ die ]
    ; idade máxima e posterior morte
    if state = "idle" [
      rt (random 60 - random 60) fd random-float .1
      if distance my-hive >= 2 [ facexy 0 0 fd 1 ]
      ; movimento de abelhas ociosas em volta da colmeia
    ]
    if ticks >= 200 and count workers with [ recruited-f = true ] < count workers
  with [ recruited-p = true ] [
    if count workers with [recruited-f] > 0 [
      ask n-of 1 workers with [ recruited-f = true and foraging = true ] [
        if count workers with [recruited-p = true and processing = true] in-radius 1 >
0 [
          ask n-of 1 workers with [ recruited-p = true and processing = true ] in-
radius 1 [
            set recruited-p false
            set recruited-f true
            set foraging true
            set coc-recruited true
            set color blue
            set state 0
            set positive-feedbackPF 0
            move-to-flower
            forage
          ]
        ]
      ]
    ]
  ]
]

```

```

if recruited-p = true [
  if [ stored-nectar ] of my-hive > 0 and collected-nectar > 0 [ store-honey ]
  if [ stored-nectar ] of my-hive <= 0 and collected-nectar > 0 [ store-honey ]
  if [ stored-nectar ] of my-hive <= 0 and collected-nectar = 0 [ idle ]
  if [ stored-nectar ] of my-hive > 0 and collected-nectar = 0 [ process-honey ]
  ; linha de condições para garantir que as processadoras armazenem e processem
  nectar corretamente
]
if deposited = true and recruited-p = true [ return2 ]
; caso faça parte da trilha de processamento e já tenha depositado, retornar para
colmeia
if age > 60 and recruited-f = false [
  set color yellow
  idle
  set recruited-p false ;trocar o 2 para processamento
  ; mudança de tarefa a partir da idade nas processadoras para poderem forragear
  ; aguardar recrutamento
]
if recruited-f = true [
  ifelse any? flowers in-radius 3 [
    move-to-flower
    forage ]
  [move]
  if collected-nectar >= 10 [
    return
    recruit ]
  ; checagem para viabilidade do forrageamento e posterior execução da
  tarefa/recrutamento
]
]
ask hives [
  if stored-nectar <= 100 [ set size 2 ]
  if stored-nectar > 100 [ set size 3 ]
  if stored-nectar > 200 [ set size 4 ]
  if stored-nectar > 300 [ set size 5 ]
  ; aumento de tamanho da colmeia para representar o aumento de nectar depositado
  if stored-nectar > 0 [
    if count workers with [ age <= 60 and state = "idle" ] in-radius 1 > 0 [
      ask n-of 1 workers with [ age <= 60 and state = "idle" ] in-radius 1 [
        set processing true
        set recruited-p true
        set deposited false
        set color green
        set state 0
        process-honey
        ; dada uma certa quantidade de nectar depositado, iniciar a tarefa de
        processamento
      ]
    ]
  ]
]

```

```

    if stored-nectar <= 10 [
      if count workers with [ age > 60 and state = "idle" ] in-radius 1 > 0 [
        ask n-of 1 workers with [ age > 60 and state = "idle" ] in-radius 1 [
          set color orange
          set foraging true
          set recruited-f true
          set state 0
          forage
          ; iniciar a tarefa de forrageamento automaticamente caso o nectar caia abaixo
de 10
        ]
      ]
    ]
  ]
]
ask honey-pots [
  if honey <= 100 [ set size 1 ]
  if honey > 100 [ set size 3 ]
  if honey > 200 [ set size 4 ]
  if honey > 300 [ set size 5 ]
  ; aumento de tamanho da colmeia para representar o aumento de nectar depositado
]
let total-honey sum [ honey ] of honey-pots
let total-nectar sum [ stored-nectar ] of hives
ifelse total-honey > 0 [
  set efficiency lput (total-nectar / total-honey) efficiency
]
[ set efficiency lput 0 efficiency ]
; aumento da variavel de eficiencia baseada na razão Nectar/Mel produzido
ask flowers with [ bloom = 500 ] [
  set bloom 0 hatch bloomed-flowers [
    lt random 360 fd dispersion
    set shape "flower"
    set color yellow
    set nectar 10
    set available-nectar available-nectar + (10 * bloomed-flowers)
    set resource-target 0
    set bloom 0
  ]
  ; Flores que atingem um nivel de bloom florescem uma nova flor com distancia
baseada na dispersão
]
]
tick
end

to natural-disaster
ask honey-pots [
  set honey honey - 500
  ; retirada de mel programada para representar situação de stress
]
end

```

```

to closure-of-constraints
  if CoCR = true [
    if ticks >= 200 and sum [ honey ] of honey-pots >= 500 [
      let potentialf-target workers with [ recruited-f = true ]
      let foraging-target one-of potentialf-target
      if foraging-target != nobody [
        if count workers with [ recruited-p = true ] > 0 [
          ask n-of 1 workers with [ recruited-p = true and processing = true ] [
            ask foraging-target [ set negative-feedback negative-feedback + 1 ]
            if [ negative-feedback ] of foraging-target >= coc-intensity [
              ask foraging-target [
                set recruited-f false
                set foraging false
                set coc-recruited true
                set color pink
                idle
                return
                set negative-feedback 0
            ]
          ]
        ]
      ]
    ]
  ]
end

to feed-colony
  ask workers with [ hunger >= 30 ] [
    ask honey-pots [
      ifelse honey > 0 [
        set honey honey - 1
        ask workers with [ hunger >= 30 ]
        [ set hunger 0 ]
      ]
      [ask workers with [ hunger >= 30 ] [
        ;print (word "morri de fome")
        die]
      ]
    ]
  ]
  ; caso haja mel disponivel, alimentar as trabalhadoras com fome, em caso de escassez
  matar de fome
end

```

```

to idle
  set state "idle"
  set foraging false
  set processing false
  set recruited-p false
  set recruited-f false
  if coc-recruited = false [
    if age >= 50 [ set color yellow ]
    if age < 50 [ set color white ]
  ]
  ; procedimento de ociosidade
end

to move
  rt (random 20 - random 20)
  if not can-move? 1 [ rt 180 ]
  fd 1
  ; mover as abelhas e evitar obstáculos
end

to move-to-flower
  ifelse count flowers with [ resource-target = 1 ] > 0 [
    face one-of flowers with [ resource-target = 1 ]
    fd 1
  ]
  [ let nearest-flower min-one-of flowers [ distance myself ]
  if nearest-flower != nobody [
    face nearest-flower
    fd 1
    ; encontrar e ir até a flor mais próxima caso não seja um recurso de qualidade
  ]
  ]
end

```

```

to forage
  ask workers [
    if [ stored-nectar ] of my-hive >= 600 [ idle ]
  ]
  ifelse any? flowers with [ resource-target = 1 ] in-radius 1 and collected-nectar <
10 [
    let target-flower one-of flowers with [ resource-target = 1 ] in-radius 1
    ifelse [nectar] of target-flower > 0 [
      ask target-flower [ set nectar nectar - 10 ]
      set collected-nectar collected-nectar + 10
    ]
    [ face target-flower fd -1 ]
  ]
  [ if any? flowers in-radius 1 and collected-nectar < 10 [
    let target-flower one-of flowers in-radius 1
    ifelse [nectar] of target-flower > 0 [
      ask target-flower [ set nectar nectar - 10 ]
      set collected-nectar collected-nectar + 10
    ]
    [ face target-flower fd -1 ]
  ]
  ; coletar nectar da flor caso ela tenha, caso não tenha, recuar
]
]
if count flowers in-radius 1 >= 3 [
  set resource-quality true
  ask flowers in-radius 1 [
    set resource-target 1
    set color orange
  ]
  ; designar uma florada agregada como recurso de qualidade se possível
]
]
if collected-nectar >= 10 [
  return
]
; depois de coletar, parar o forrageamento e retornar para colmeia
end

to return
  face my-hive
  fd 1
  store-nectar
  ; retornar para a colmeia para depositar nectar
end

to store-nectar
  if any? hives-here [
    let target-hive one-of hives-here
    if [ stored-nectar ] of target-hive >= 600 [ idle ]
    if [ stored-nectar ] of target-hive < 600 [
      if [ collected-nectar ] of self > 0 [
        set collected-nectar collected-nectar - 10
        ask target-hive [ set stored-nectar stored-nectar + 10 ]
      ]
      ; depositar o nectar coletado na colmeia
    ]
  ]
]
; Depositar nectar na colmeia caso haja espaço, se não, ficar ocioso
end

```

```

to recruit
  ifelse CoCR = false [
    set target one-of workers with [
      age >= 50 and recruited-f = false and coc-recruited = false and recruited-p = false
and state = "idle" ] in-radius 1
    if target != nobody[
      ask target[
        set color orange
        set foraging true
        set recruited-f true
        set state 0
      ]
      ; recrutar uma abelha mais velha para a trilha de forrageamento
    ]
  ]
  [ set target one-of workers with [
    age >= 50 and recruited-f = false and coc-recruited = false and recruited-p = false
and state = "idle" ] in-radius 1
    if target != nobody[
      ask target[
        set color orange
        set foraging true
        set recruited-f true
        set state 0
      ]
      ; recrutar uma abelha mais velha para a trilha de forrageamento
    ]
  ]
  if resource-quality = true [
    let target2 one-of workers with [
      age <= 60 and recruited-f = false and coc-recruited = false and recruited-p =
false and state = "idle" ] in-radius 1
    if target2 != nobody and target2 != target [
      ask target2 [ set positive-feedbackFP positive-feedbackFP + 1 ]
      if [positive-feedbackFP] of target2 >= coc-intensity [
        ask target2 [
          set color violet
          set processing true
          set recruited-p true
          set state 0
          set positive-feedbackFP 0
        ]
      ]
    ]
  ]
  ; recrutamento por fechamento de restrições de uma abelha processadora a partir de um
  sinal forrageador
  ; sinal ocorre em casos de recurso de qualidade
]
]
end

```

```

to recruit2
  ifelse CoCR = false [
    set target one-of workers with [
      age <= 60 and recruited-p = false and coc-recruited = false and recruited-f = false
and state = "idle"] in-radius 2
    if target != nobody[
      ask target[
        set color green
        set processing true
        set recruited-p true
        set deposited false
        set state 0
      ]
      ; recrutar uma abelha mais nova para a trilha de processamento
    ]
  ]
  [set target one-of workers with [
    age <= 60 and recruited-p = false and coc-recruited = false and recruited-f =
false and state = "idle"] in-radius 2
    if target != nobody[
      ask target[
        set color green
        set processing true
        set recruited-p true
        set deposited false
        set state 0
      ]
      ; recrutar uma abelha mais nova para a trilha de processamento
    ]
  ]
  if sum [ honey ] of honey-pots < 300 [
    let target2 one-of workers with [
      age >= 50 and recruited-f = false and coc-recruited = false and recruited-p =
false and state = "idle" ] in-radius 1
    if target2 != nobody and target2 != target [
      ask target2 [ set positive-feedbackPF positive-feedbackPF + 1 ]
      if [ positive-feedbackPF ] of target2 >= coc-intensity [
        ask target2 [
          set color red
          set size 10
          set foraging true
          set recruited-f true
          set state 10
          set positive-feedbackPF 0
        ]
      ]
    ]
  ]
  ; recrutamento por fechamento de restrições de uma abelha forrageadora a partir de um
  sinal processador
  ; sinal ocorre em casos de escassez de mel
]
]
]
end

```



```

to return2
  if deposited = true and recruited-p = true [
    face my-hive
    if distance my-hive > 1 [ fd 1 ] ;print distance my-hive
    if distance my-hive <= 1 [
      set deposited false
      recruit2
    ]
    ; se o deposito de mel ja tiver sido feito, retornar para a colmeia e recrutar
    processadores
  ]
end

to Process-honey
  if deposited = false [
    let target-hive one-of hives
    if collected-nectar = 0 and distance target-hive < 1 [ face target-hive move ]
    if [ stored-nectar ] of target-hive >= 0 [
      if collected-nectar = 0 and [stored-nectar] of target-hive <= 600 [
        ask target-hive [set stored-nectar stored-nectar - 10]
        set collected-nectar collected-nectar + 10 ;print (word "coletei")
        ; se a quantidade de nectar da colmeia for maior que 0 e menor que 600 coletar
        nectar
      ]
      if [ stored-nectar ] of target-hive >= 600 [ idle ]
      if collected-nectar > 0 [ store-honey ]
      ; depois de coletar nectar da colmeia, depositar
    ]
  ]
end

to store-honey
  set target-honey-pot one-of honey-pots
  if distance target-honey-pot > 1 [ face target-honey-pot move ]
  if distance target-honey-pot <= 1 [
    ifelse [ honey ] of target-honey-pot <= 600 and collected-nectar >= 0 [
      set collected-nectar collected-nectar - 10
      ask target-honey-pot [ set honey honey + 10 ]
      set deposited true
    ]
    ; depositar o mel processado se possivel
  ]
  [ return idle ]
end

```

```

to flower-growth
  let max-flowers 100
  if count flowers < max-flowers [
    ask n-of 1 flowers [ hatch 1 [
      lt random 360 fd dispersion
      set shape "flower"
      set color red
      set nectar 10
      set available-nectar available-nectar + 10
      set resource-target 0
      set bloom 0
    ]
  ]
]
; criar novas flores com número máximo de 100 flores totais
end

```

```

to worker-birth
  let honey-total sum [ honey ] of honey-pots
  if honey-total > 0 [
    if count workers <= max-workers [
      create-workers 1 [
        set age 0
        set size 0.8
        set shape "butterfly"
        set color white
        set my-hive one-of hives
        set foraging false
        set recruited-f false
        set processing false
        set recruited-p false
        set deposited false
        set coc-recruited false
        set hunger 0
        set state "idle"
        set positive-feedbackFP 0
        set positive-feedbackPF 0
        set negative-feedback 0
        set feedback-clock 0
      ]
    ]
  ]
; nascimento de novas abelhas caso haja mel
end

```

Análise de dados no R

1. Carregar pacotes

```
library(ggeffects)
```

```
library(ggplot2)
```

```
library(emmeans)
```

```
library(tidyverse)
```

```
library(car)
```

```
library(gt)
```

2. Obter dados

```
dados<-read.csv("dados_thiago_27122024_uso.csv")
```

3. Avaliar sumário dos dados

```
head(dados,6)
```

```
str(dados)
```

4. Transformar strings em fatores / Remover Zeros / Alterar rótulos / Adequar variáveis

```
# transformar strings em fatores
```

```
dados$CoCR<-as.factor(dados$CoCR)
```

```
dados$CoC_intensity<-as.factor(dados$CoC_intensity)
```

```
dados$dispersion<-as.factor(dados$dispersion)
```

```
dados$bloomed_flowers<-as.factor(dados$bloomed_flowers)
```

```
# mudar rótulos dos fatores
```

```
names(dados)
```

```
levels(dados$CoCR)<-c("Sem","Com")
```

```
levels(dados$CoC_intensity)<-c("i2","i4","i6")
```

```
levels(dados$dispersion)<-c("d1","d5","d80")
```

```
levels(dados$bloomed_flowers)<-c("bf1","bf4","bf10")
```

```
# remover zeros
```

```
dados_sz<-dados[dados$mean_efficiency!=0,]
```

```

# transformar variável resposta em |x-1|
dados_sz$mean_efficiency<-abs(dados_sz$mean_efficiency-1)
# # Não foi feita a remoção de outliers, resultados semelhantes com e sem
# # remoção de outliers
# q1<-quantile(dados_sz$mean_efficiency,0.25)
# q3<-quantile(dados_sz$mean_efficiency,0.75)
# inf<-q1-1.5*(q3-q1)
# sup<-q3+1.5*(q3-q1)
#
# #dados sem zeros e sem outliers
#      dados_sz_so<-dados_sz[dados_sz$mean_efficiency>=inf      &
dados_sz$mean_efficiency<=sup,]
##### 5. Análise de variância multi-way #####
anova_multway                                     <-
aov(mean_efficiency~CoCR*CoC_intensity*dispersion*bloomed_flowers,
      data=dados_sz)
summary(anova_multway)
# anova com soma de quadrados tipo III
options(contrasts = c("contr.sum", "contr.poly"))
Anova(anova_multway, type = "III")
##### 6. Gráficos finais de resultados #####
# visualização dos principais padrões
boxplot(mean_efficiency~CoCR+CoC_intensity+dispersion+bloomed_flowers,
      dados_sz,
      las=2,
      par(mar=c(8,4,1,2)),
      xlab = "",
      cex.axis = 1,
      ylim=c(0,3.5),
      ylab = "Indicador de Ineficiência")

```

```

# visualização dos principais padrões
ggplot(dados_sz, aes(x = dispersion, y = mean_efficiency, color =
bloomed_flowers)) +
  geom_point(position = position_jitter(width = 0.2), size = 2) +
  facet_grid(CoC_intensity ~ CoCR) +
  labs(x = "Dispersão", y = "Indicador de ineficiência", color = "# de flores") +
  theme_minimal()

# visualização de interações
emmeans_results <- emmeans(anova_multway, ~ CoCR * CoC_intensity *
dispersion * bloomed_flowers)

interaction_plot <- emmeans_results %>%
  as.data.frame() %>%
  ggplot(aes(x = CoC_intensity, y = emmean, color = CoCR, group = CoCR)) +
  geom_line() +
  geom_point() +
  facet_wrap(~ bloomed_flowers + dispersion) +
  labs(title = "Análise de Interações",
    x = "Intensidade do Fechamento de Restrição",
    y = "Indicador de Ineficiência",
    color = "Fechamento de \n Restrição") +
  theme_minimal()
interaction_plot

interaction_plot_sem_intensidade <- emmeans_results %>%
  as.data.frame() %>%
  ggplot(aes(x = 1, y = emmean, color = CoCR, group = CoCR)) +
  geom_line() +
  geom_point() +
  facet_wrap(~ dispersion) +
  labs(title = "Análise de Interações",
    x = "Intensidade do Fechamento de Restrição",
    y = "Indicador de Ineficiência",

```

```

        color = "Fechamento de \n Restrição") +
        theme_minimal()
interaction_plot_sem_intensidade
##### 7. Modelar colapsos #####
# Alterar dados para colapso 1 não colapso 0 (pac)
dados_pac<-dados
dados_pac$mean_efficiency<-ifelse(dados_pac$mean_efficiency>0,0,1)
tapply(dados_pac$mean_efficiency, dados_pac$CoCR, sum)
tapply(dados_pac$mean_efficiency, dados_pac$CoC_intensity, sum)
tapply(dados_pac$mean_efficiency, dados_pac$dispersion, sum)
tapply(dados_pac$mean_efficiency, dados_pac$bloomed_flowers, sum)
# analisando presença ausência de colapso com 4 preditoras usando glm
binomial
regrelogist<-
glm(mean_efficiency~CoCR*CoC_intensity*dispersion*bloomed_flowers,
      data=dados_pac,
      family=binomial(link="logit"))
summary(regrelogist)
# avaliando envelope simulado de resíduos da regressão logística
residuos_PIT<-DHARMA::simulateResiduals(regrelogist, n = 1000)
DHARMA::plotResiduals(residuos_PIT, form = dados_pac$CoCR)
DHARMA::plotResiduals(residuos_PIT, form = dados_pac$dispersion)
DHARMA::plotResiduals(residuos_PIT, form = dados_pac$CoC_intensity)
DHARMA::plotResiduals(residuos_PIT, form = dados_pac$bloomed_flowers)
DHARMA::plotResiduals(residuos_PIT)
plot(residuos_PIT)
DHARMA::testZeroInflation(residuos_PIT)
DHARMA::testDispersion(residuos_PIT)
DHARMA::testOutliers(residuos_PIT)

```

```

ecostats::plotenvelope(regrelogist)
hnp::hnp(regrelogist,how.many.out = T)
# tentar plotar os resultados
preditores <- expand.grid(
  CoCR = c("Sem", "Com"),
  dispersion = c("d1", "d5", "d80"),
  CoC_intensity = c("i2", "i4", "i6"),
  bloomed_flowers = c("bf1", "bf4", "bf10"))
# Probabilidades previstas
preditores$prob <- predict(regrelogist, newdata = preditores, type = "response")
# Gráfico de probabilidades
ggplot(preditores, aes(x = CoC_intensity, y = prob, color = dispersion, shape =
bloomed_flowers)) +
  geom_point(size = 3) +
  facet_wrap(~ CoCR, labeller = label_both) +
  labs(title = "",
    x = "Intensidade de Fechamento de Restrição",
    y = "Probabilidade de Colapso (%)",
    color = "Dispersão",
    shape = "# de Flores") +
  theme(y.text = element_text(size = 12),
    axis.text.x = element_text(size = 12),
    axis.text.y = element_text(size = 11),
    axis.title = element_text(size = 12),
    legend.title = element_text(size = 12),
    legend.text = element_text(size = 12),
    strip.text.x.top = element_text(size = 12))

```