

Um Modelo Computacional de Recrutamento em Formigas

R. Assis¹,

Dep. de Matemática, UNEMAT, 78390-000 – Barra do Bugres, MT.

W. C. Ferreira Jr.²,

DMA, IMECC–UNICAMP, 13.083-970 – Campinas, SP.

Resumo. Apresentamos um modelo computacional para o recrutamento social através de feromônio em formigueiros. O modelo construído foi baseado nos trabalhos de Denebourg *et al.*, os quais generalizamos para diversas situações. Com esse modelo computacional, podemos representar diversas estratégias de forrageamento distintas, apenas variando os parâmetros do mesmo. Realizamos também simulações que apresentam resultados coerentes com observações de laboratório e de campo.

Palavras-chave: *Formigas. Modelagem Matemática. Biomatemática. Forrageamento.*

1. Introdução

Este é um artigo introdutório para modelagem de recrutamento através de feromônio em formigueiros, cujo objetivo principal é elaborar um modelo-base, que possa servir como ponto e partida para aqueles que desejam simular esse fenômeno. Inicialmente, buscaremos introduzir um modelo para o comportamento de recrutamento através de feromônio, utilizando uma situação experimental simples, estendendo-o, posteriormente, a situações mais gerais.

Uma vez que tenhamos um modelo generalizado para o recrutamento social em formigueiros, apresentaremos aplicações do modelo a diferentes tipos de estratégias de forrageamento* adotadas por colônias de formigas. Através dessas aplicações, pretendemos apresentar ao leitor o grande número de possibilidades de simulações que o modelo oferece, para isso sendo necessário apenas realizar pequenas modificações em seus componentes ou parâmetros.

¹raulassis@yahoo.com

²wilson@ime.unicamp.br

*Atividades relacionadas com a procura, captura e transporte de presa pelos indivíduos em estudo.

2 Orientação através de feromônio

Um dos principais meios de comunicação entre os insetos é a comunicação química (Murlis et al., 1992). Nesse tipo de comunicação, indivíduos de uma mesma espécie[†] podem se comunicar através da emissão de uma substância química, denominada *feromônio*. Marcação de territórios (Gordon, 1999), procura por parceiros, determinação de trilhas (Wilson, 1962) e alarme (Hölldobler e Wilson, 1990) são algumas das finalidades desse tipo de comunicação.

No caso específico da atividade de forrageamento, o feromônio é utilizado para *recrutar* indivíduos para o local da fonte de alimento. Ao encontrar uma fonte de comida, indivíduos de diversas espécies de formigas são capazes de marcar o caminho ao retornar para a colônia, deixando uma trilha de feromônio para que seus companheiros possam encontrar os nutrientes.

A seguir, apresentamos uma situação experimental de recrutamento e um modelo que busca modelar esse comportamento.

2.1 O Experimento da ponte binária

Utilizando uma montagem experimental simples, Denebourg *et al.* realizaram observações (Denebourg et al., 1990) sobre o comportamento de recrutamento da espécie *Linepithema humile*. Através dos dados obtidos, os autores criaram um modelo matemático para o experimento, comparando os resultados do modelo com os dados experimentais.

A montagem experimental consistiu em uma colônia conectada por uma ponte de dois ramos (ponte binária) a uma área de forrageamento onde se deposita o alimento, conforme figura 1-a).

Para modelar matematicamente o processo de recrutamento, iniciamos, definindo as seguintes variáveis:

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

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

Assumindo que a quantidade de feromônio em um ramo é proporcional ao número de agentes que passaram pelo mesmo, temos que as quantidades de feromônio nos ramos são $F_A(i) = \alpha A_i$ e $F_B(i) = \alpha B_i$, onde α é a quantidade de feromônio depositada por agente por passagem.

Como os agentes escolhem, com maior chance, o ramo com maior quantidade de feromônio, Denebourg *et al.* adotaram a seguinte função para expressar a probabilidade de um agente escolher o ramo A após i agentes terem utilizado a ponte:

$$P_A(i) = \frac{(F_A(i) + k)^n}{(F_A(i) + k)^n + (F_B(i) + k)^n} \quad (2.1)$$

onde k e n são parâmetros. A interpretação biológica para esses parâmetros é a seguinte: k representa uma quantidade de feromônio significativa para que os agentes perce-

[†]Na verdade esse tipo de comunicação também pode ocorrer entre espécies distintas, entretanto, estamos interessados apenas no caso da comunicação entre indivíduos da mesma espécie.

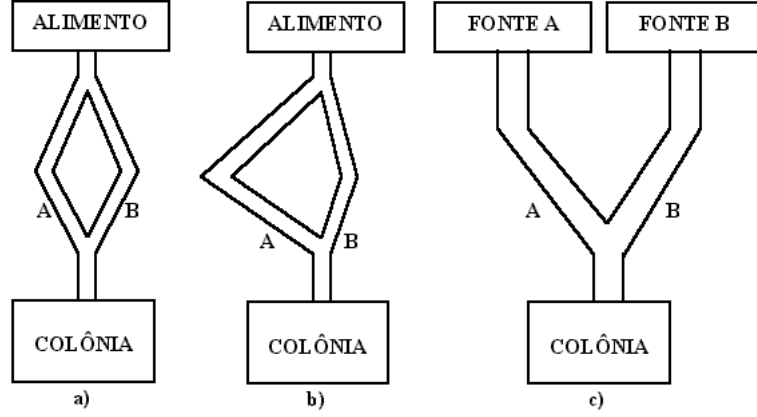


Figura 1: Ilustração das montagens experimentais de Denebourg *et al.* (Denebourg *et al.*, 1990; Bonabeau *et al.*, 1999). **a)** Montagem experimental com ramos de igual comprimento e uma fonte. **b)** Montagem experimental com ramos de comprimentos distintos e uma fonte. **c)** Montagem com ramos de mesmo comprimento e duas fontes de qualidades distintas.

bam a diferença entre um ramo marcado e um não-marcado, enquanto que o parâmetro n pode interpretado como uma medida da sensibilidade dos indivíduos com respeito à sinalização pelo feromônio. Um valor elevado de n significa que os agentes são capazes de perceber *pequenas* diferenças de concentração de feromônio. Analogamente, temos para o ramo B:

$$P_B(i) = \frac{(F_B(i) + K)^n}{(F_A(i) + K)^n + (F_B(i) + K)^n} = 1 - P_A(i) \quad (2.2)$$

Dessa forma, temos uma maneira de expressar a probabilidade de escolha dos ramos por um agente. Todavia, as próprias quantidades $F_A(i)$ e $F_B(i)$ estão se modificando, já que os agentes que cruzam a ponte também depositam feromônio. Assim, definimos a dinâmica do sistema:

$$F_A(i+1) = \begin{cases} F_A(i) + \alpha & \text{se } \delta < P_A(i) \\ F_A(i) & \text{se } \delta \geq P_A(i) \end{cases} \quad (2.3)$$

$$F_B(i+1) = \begin{cases} F_B(i) + \alpha & \text{se } \delta < P_B(i) \\ F_B(i) & \text{se } \delta \geq P_B(i) \end{cases} \quad (2.4)$$

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

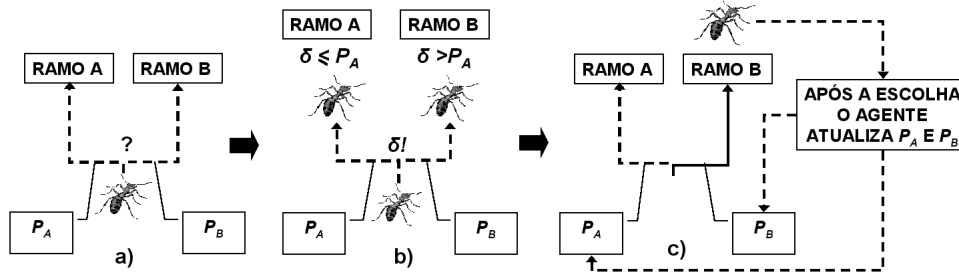


Figura 2: Esquema do modelo de simulação do experimento da ponte binária. a) Ao atravessar a ponte, cada agente tem uma probabilidade P_A de escolher o ramo A e uma probabilidade P_B de escolher o ramo B. b) Através de uma variável aleatória δ , o agente opta entre os ramos. c) Finalmente, o agente atualiza as probabilidades P_A e P_B , devido a ação do depósito de feromônio no ramo escolhido.

A dinâmica introduzida acima apenas reflete o seguinte fato: o agente escolhe apenas um ramo, acrescentando feromônio a ele.

Através das equações 2.1 até 2.4, podemos realizar simulações computacionais do experimento da ponte binária, conforme ilustrado na figura 2. A seguir, listamos os principais resultados obtidos:

1. Constata-se um excelente ajuste do modelo aos dados obtidos em laboratório (Denebourg et al., 1990; Bonabeau et al., 1999), indicando que a escolha da expressão 2.1 para modelar o comportamento de escolha dos ramos pelos agentes é, de fato, razoável.
2. O modelo, com os parâmetros ajustados à espécie do experimento, apresenta um comportamento de *quebra de simetria*. Isto é, ao invés dos agentes se distribuírem uniformemente entre os ramos da ponte, o tráfego se concentra em apenas um dos ramos da ponte. Esse foi exatamente o comportamento observado no experimento de laboratório (Denebourg et al., 1990).
3. O comportamento do modelo depende dos parâmetros utilizados. Por exemplo, se temos n muito grande (representando uma situação na qual os agentes são bastante sensíveis ao feromônio), então se observa uma rápida quebra de simetria, sendo esta mais lenta para valores de n pequenos (agentes pouco sensíveis).
4. Variações do experimento da ponte binária indicaram que, ao se oferecerem *duas* fontes de qualidades distintas à colônia (figura 1-c)), o tráfego de indivíduos se concentra, em geral, no ramo que leva à fonte mais rica, isto é, a colônia é capaz de “escolher” explorar apenas a fonte de melhor qualidade. Assis estendeu o modelo de Denebourg et al. para essa situação (Assis, 2003), mostrando que o comportamento de escolha da fonte mais rica é uma propriedade emergente da interação dos agentes entre si e com o meio.
5. O modelo explicita a presença do efeito auto-catalítico do recrutamento: quanto mais feromônio um ramo contém, maior a probabilidade de que ele atraia mais agentes para

si, fazendo com que a quantidade de feromônio no mesmo aumente ainda mais, atraindo mais agentes. Esse fenômeno leva à quebra de simetria observada nos experimentos, sendo responsável pela “escolha” de apenas um dos ramos.

2.2 Extensão do modelo para o caso bidimensional

Nosso objetivo é gerar um modelo que possa simular o processo de recrutamento através de feromônio das formigas. Dados os excelentes resultados obtidos pelo modelo da ponte binária (Bonabeau et al., 1999; Denebourg et al., 1990), buscaremos estendê-lo para o forrageamento em duas dimensões. Em primeiro lugar, representaremos o plano bidimensional por uma malha, com coordenadas i e j . Definimos também a quantidade de feromônio no ponto (i, j) como sendo $F(i, j)$, uma matriz que contém a distribuição de feromônio no plano.

Ao efetuar um forrageamento, é comum que as formigas o façam em uma direção específica (Harkness e Maroudas, 1985), isto é, o agente, ao deixar a colônia escolhe uma direção principal na qual vai procurar por alimento. Uma vez escolhida essa direção, o agente passa a se mover de acordo com os estímulos captados por ele (feromônio, presença de outros indivíduos, presas, etc.).

A maneira como essa direção é escolhida varia de espécie para espécie, existem espécies em que os indivíduos desenvolvem uma “fidelidade setorial”, familiarizando-se exclusivamente com uma direção de busca (Hölldobler e Wilson, 1990; Traniello, 1989). Outras utilizam trilhas de grande duração estabelecidas pela colônia (“*trunk trails*”) (Gordon, 1999; Carrol e Janzen, 1973), e há também aquelas que se orientam simplesmente através das trilhas de feromônio utilizadas para o recrutamento.

Como estamos lidando especificamente com o caso de recrutamento através de feromônio, consideramos que a escolha de direção principal é determinada pelas quantidades de feromônio presentes na vizinhança da colônia.

Definimos então oito direções principais de forrageamento, indicadas pelos oito pontos adjacentes à colônia, conforme figura 3-a). De maneira análoga à escolha do ramo na ponte binária, definimos a probabilidade do agente escolher a direção i como:

$$P_i = \frac{(F_i + \bar{k})^{\bar{n}}}{\sum_{j=1}^8 (F_j + \bar{k})^{\bar{n}}} \quad i = 1, \dots, 8. \quad (2.5)$$

onde \bar{k} e \bar{n} são parâmetros.

Assim, toda vez que um agente deixa a colônia ele escolhe uma nova direção principal de busca, de acordo com a equação 2.5. Uma vez definida a direção principal de busca, o agente passa a escolher somente entre *três* possíveis direções de movimentação, conforme figura 3-b), isto é, apesar de buscar preferencialmente em uma direção, o indivíduo ainda tem liberdade de movimento, levando em conta as trilhas de feromônio e efeitos aleatórios. A probabilidade de escolha de cada uma dessas três direções é dada por:

$$P_i = \frac{(F_i + k)^n}{\sum_{j=-1}^1 (F_{p+j} + k)^n} \quad i = p - 1, p, p + 1. \quad (2.6)$$

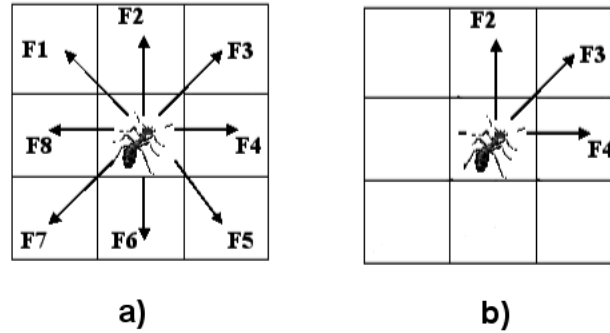


Figura 3: **a)** No espaço discretizado, o agente que deixa a colônia pode escolher entre oito direções de forrageamento. A probabilidade de escolha de cada direção é dada por $P_i = (F_i + \bar{k})^n / [\sum_{j=1}^8 (F_j + \bar{k})^n]$. **b)** Uma vez escolhida a direção principal de forrageamento, o agente passa a escolher entre apenas três direções possíveis de movimento. No caso acima a direção 3 foi escolhida como principal, a movimentação é regida pela expressão 2.6.

onde p denota o índice da direção principal de forrageamento escolhida pelo agente, k e n são os parâmetros da função de escolha, como no modelo da ponte binária.

Com essa duas funções de movimentação, podemos simular a movimentação de um agente na malha bidimensional, dada a matriz com as quantidades de feromônio em cada ponto, $F(i, j)$. Para simular a busca por presas, criamos também uma matriz de distribuição de presas na malha, onde $C(i, j)$, fornece a quantidade de presas no ponto (i, j) . Dessa forma, quando um agente encontra uma presa no ponto (i, j) , ele subtrai uma unidade de $C(i, j)$ e passa a se movimentar na direção *oposta* àquela que era sua direção principal, de maneira que ele retorne à colônia. Por exemplo, se um agente ao procurar por presas tinha como direção principal de busca a direção 3, então, ao encontrar uma presa e iniciar o retorno à colônia, ele passa a ter como direção principal a direção 7. Essa medida não garante o retorno do agente *exatamente* para a colônia, sendo necessário implementar rotinas extras para que isso ocorra. Para diversas espécies, a explicação da capacidade de retorno à colônia ainda está em aberto, sendo intensamente estudada por Rudiger Wehner e colaboradores (Wehner, 1992).

Todavia, uma vez que os agentes estabelecem trilhas de feromônio bem definidas, raramente essas rotinas são utilizadas.

Para simular o efeito de recrutamento, faz-se com que cada agente ao se movimentar transportando uma presa deposite F_c unidades de feromônio no ponto em que se movimentou. Além disso, como algumas espécies depositam feromônio mesmo sem estar carregando presas (Franks et al., 1991), o agente deposita F_s unidades de feromônio ao se movimentar sem presa. Além disso, definimos F_{sat} como sendo uma quantidade de saturação a partir da qual os agentes não depositam mais feromônio em um ponto.

Em várias espécies de formigas (Franks et al., 1991; Denebourg et al., 1989), os

indivíduos são quase cegos, de maneira que a orientação química é fundamental para sua movimentação. Dessa forma, sua *velocidade* de movimentação pode variar bastante de acordo com a quantidade de estímulo químico percebido pelo agente. Portanto, de maneira a incluir essa variação de velocidade dos agentes de acordo com a quantidade de feromônio percebida, estabelecemos que cada agente possui uma *probabilidade* de se movimentar por iteração, dependente da quantidade de feromônio na sua vizinhança. Denebourg *et al.* (Denebourg et al., 1989; Franks et al., 1991), utilizaram a seguinte função de forma sigmoidal:

$$P(T) = [1 + \tanh(T/100 - 1)]/2 \quad (2.7)$$

onde T é a quantidade de feromônio percebida pelo agente e $P(T)$ é a probabilidade do agente se mover. Em nosso modelo T será dado pela soma das quantidades F_{p-1}, F_p, F_{p+1} , onde p é o índice da direção principal de busca do indivíduo. Assim, quanto mais bem marcada estiver a trilha, mais rapidamente os agentes se movimentarão pela mesma.

Finalmente, o feromônio decai a taxa λ por iteração, simulando a evaporação do mesmo.

2.3 Observação sobre os parâmetros

Como vimos na seção anterior, o modelo incorpora diversos parâmetros em sua composição: $k, n, \bar{k}, \bar{n}, F_c, F_s, F_{sat}$ e a própria função de velocidade das agentes, $P(T)$, pode variar, pois existem espécies que se orientam bem visualmente. Esse grande número de parâmetros deve ser ajustado de acordo com as informações biológicas da espécie cujo recrutamento desejamos simular. Por exemplo, se os indivíduos da espécie somente depositam feromônio ao carregar presas, então devemos ter $F_s = 0$. Se apenas um indivíduo é suficiente para recrutar eficientemente outros indivíduos, então devemos ter o cuidado de ajustar os parâmetros n (sensibilidade), k (quantidade de feromônio significativa) e F_c (quantidade de feromônio depositada pelo agente) de maneira a representar essa situação.

Obter estimativas numéricas dos parâmetros através de experimentos de laboratório para certas espécies é possível (Franks et al., 1991), porém extremamente trabalhoso e impraticável de ser realizado para um grande número de espécies. Todavia, acreditamos que o modelo pode ser utilizado para representar *qualitativamente* certos comportamentos, servindo como um instrumento para gerar novas idéias e testar conjecturas a respeito de estratégias de forrageamento.

3 Aplicações do modelo

Nas duas seções a seguir ilustraremos duas aplicações do modelo delineado anteriormente a duas estratégias de forrageamento distintas: recrutamento e correição.

3.1 Recrutamento: escolha da fonte mais próxima

Através de variações do experimento da ponte binária (ver figura 1-b)), Denebourg *et al.* constataram que a colônia de *Linepithema humile* é capaz de escolher o caminho mais

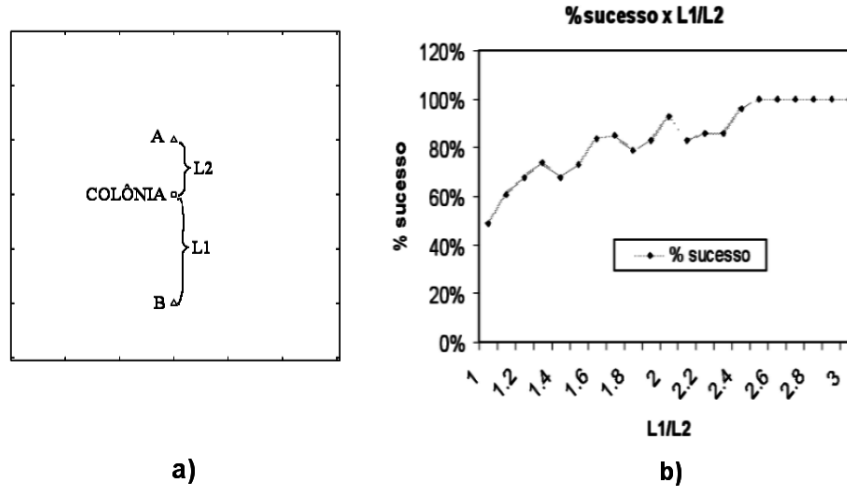


Figura 4: a) Cenário para estudar o comportamento de seleção do caminho mais curto. Duas fontes de alimento são oferecidas à colônia, uma mais próxima (fonte A) e outra mais distante (fonte B). b) O comportamento é estudado variando-se o valor de L_1 , sendo que o índice de sucesso indica o percentual de simulações em que colônia escolheu a fonte mais próxima.

curto para uma fonte de alimento (Bonabeau et al., 1999). Entretanto, o modelo elaborado para a ponte binária não é suficiente para explicar esse comportamento no plano.

Para determinar se o modelo bidimensional apresenta a propriedade da escolha do caminho mais curto, realizamos simulações com duas fontes distintas, sendo que uma, que denominaremos A, é mantida a uma distância fixa da colônia L_2 e a outra (B) a uma distância variável L_1 , conforme figura 4-a).

Para obter um comportamento de recrutamento, os seguintes parâmetros foram inseridos no modelo bidimensional:

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

onde N_{max} é o número total de indivíduos da colônia envolvidos na atividade de forrageamento. Os parâmetros k, \bar{k}, n, \bar{n} são aqueles ajustados ao modelo da ponte binária por Denebourg *et al* (Bonabeau et al., 1999), enquanto que os outros parâmetros foram ajustados de maneira a se obter um comportamento qualitativo análogo ao recrutamento.

O modelo bidimensional, assim como o da ponte binária, apresentou uma quebra de simetria entre as fontes, concentrando o tráfego dos indivíduos em apenas uma delas. Dessa forma, definimos o índice de “sucesso” da colônia, como o percentual do número total de simulações em que ela escolheu a fonte mais próxima.

A figura 4-b) ilustra o percentual de sucesso em função da razão L_1/L_2 . Claramente,

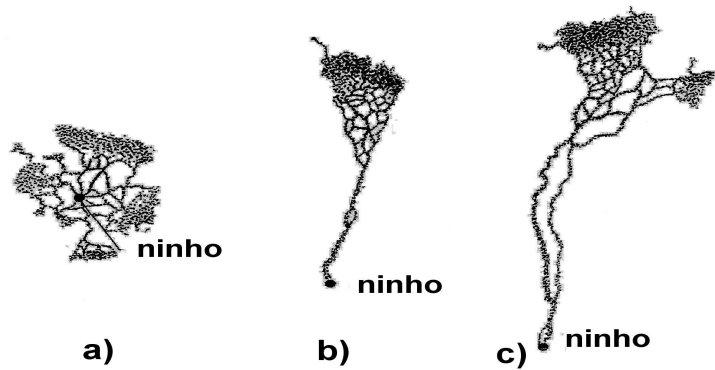


Figura 5: O processo de escolha de direção principal, ilustrado por um biólogo. De Gotwald 1995, p.114.

a escolha da fonte mais próxima é uma propriedade emergente e o modelo exibe um comportamento eficiente e coerente com as observações experimentais.

3.2 Correição: escolha de uma direção coletiva de busca

As formigas-correição adotam uma estratégia de forrageamento de bando, isto é, ao invés de procurarem solitariamente por presas, os indivíduos caçam em bando, realizando um verdadeiro “arrastão” de formigas. Em nosso modelo, abordaremos apenas o comportamento da espécie *Eciton burchelli*.

O processo de formação do padrão de correição está ilustrado na figura 5 (Gotwald 1995, p.114). É interessante observar no padrão de forrageamento a existência de uma direção coletiva principal, em que os indivíduos concentram seus esforços de busca de presas.

Denebourg *et al.* (Denebourg *et al.*, 1989; Franks *et al.*, 1991) utilizaram modelos para descrever esse padrão de forrageamento. Todavia, o processo pelo qual a colônia “escolhe” uma direção coletiva ainda não é bem conhecido (Couzin e Franks, 2003).

Simulações do modelo bidimensional de recrutamento sugerem que a escolha de uma direção coletiva principal é uma propriedade emergente do sistema, não sendo necessária nenhuma hipótese biológica extra para explicar o fenômeno. O processo de escolha de uma direção coletiva pelo modelo está ilustrado na figura 6. Para obter esse tipo de comportamento, utilizamos alguns parâmetros estimados por Franks *et al.* (Franks *et al.*, 1991), sendo que outros foram obtidos através de simulações do modelo. Abaixo listamos os parâmetros utilizados:

$\bar{n} = 4$	$n = 2$	$\bar{k} = 60$	$k = 5$	$N_{max} = 300000$
$P(T) = \text{eq. 2.7}$	$F_{sat} = 1000$	$F_c = 10$	$F_s = 1$	$\lambda = 1/30$

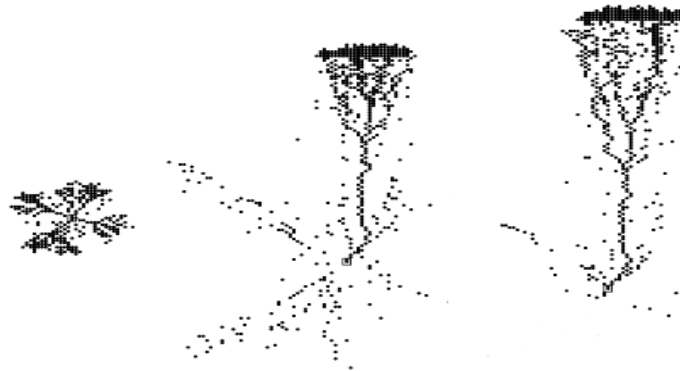


Figura 6: Emergência de uma direção coletiva de forrageamento em simulações do modelo bidimensional.

4 Pontos de Cautela e observações finais

Finalmente, gostaríamos de observar que, apesar do modelo ser bastante flexível e ter apresentado resultados coerentes com observações de campo e laboratório, devemos ter cautela ao inferir deduções sobre o fenômeno biológico de recrutamento. O modelo pode, sim, oferecer *direções* para uma investigação biológica do fenômeno.

Um ponto que necessita maior cautela é a suposição de que os agentes se movem ao longo de uma direção principal, que pode ser válida para algumas espécies, mas absolutamente falsa para outras. Um outro padrão de movimentação bastante comum (Traniello et al., 1991) em formigas é aquele em que o agente apresenta dois comportamentos distintos: um de viagem e outro de procura. Durante a fase de viagem, o agente segue uma direção principal bem determinada, desviando pouco seu caminho. Uma vez iniciada a fase de procura, então o padrão de movimentação do agente se caracteriza por um alto índice de curvas e o caminho se torna sinuoso, sem uma direção principal.

Encontrar as hipóteses adequadas para a movimentação dos agentes para cada espécie é fundamental para o sucesso da aplicação do modelo, e deve levar em conta a parcimoniosamente a maior quantidade de informações biológicas que for possível para sua formulação e análise.

Agradecimentos

Raul Assis gostaria de agradecer à CAPES pela bolsa concedida para realização da pesquisa de mestrado e Wilson Castro Ferreira Jr. tem o prazer de agradecer o pagamento apenas de seu salário, necessário e suficiente para realizar este trabalho

Referências

- Assis, R. A. (2003). *Modelos em Estratégias de Forrageamento de Formigas*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Bonabeau, E., Dorigo, M., e Theraulaz, G. (1999). *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Oxford University Press.
- Carrol, C. R. e Janzen, D. H. (1973). Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Eco. Syst.*, 4:231–257.
- Couzin, I. D. e Franks, N. R. (2003). Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270:139–146.
- Denebourg, J. L., Aron, S., Goss, S., e Pasteels, J. M. (1990). The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. *J. of Insect Behavior*, 3:159–168.
- Denebourg, J. L., Goss, S., Franks, N., e Pasteels, J. M. (1989). The blind leading the blind: Modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. of Insect Behavior*, 2(5):719–725.
- Franks, N. R., Gomez, N., Goss, S., e Denebourg, J. L. (1991). The blind leading the blind in army ant raid patterns: Testing a model of self-organization. *Journal of Insect Behavior*, 4(5):583–607.
- Gordon, D. (1999). *Ants at Work*. The Free Press.
- Harkness, R. D. e Maroudas, N. G. (1985). Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor*): a model of searching. *Animal Behavior*, 33:916–928.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press.
- Murlis, J., Elkinton, J. S., e Cardé, R. T. (1992). Odor plumes and how insects use them. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:505–532.
- Traniello, J. F. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomol.*, 34:191–210.
- Traniello, J. F., Fourcassié, V., e Graham, T. P. (1991). Search behavior and foraging ecology of the ant *Formica schaufussi*: Colony-level and individual patterns. *Ethology, Ecology & Evolution*, 3:35–47.
- Wehner, R. (1992). *Animal Homing*. Chapman-Hall.
- Wilson, E. O. (1962). Chemical communication in the fire ant *Solenopsis saevissima* 1. The organization of mass recruitment 2. An information analysis of the odour trail 3. The experimental induction of social response. *Animal Behavior*, 10:134–164.

