



Inteligència col·lectiva en formigues

Frederic Bartumeus ^{1,2,3}  i Pol Fernández ¹ 

¹ Grup d'Ecologia Teòrica i Computacional, Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC),
17300 Blanes, Catalunya, Espanya

² CREA, Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, 08193 Bellaterra, Catalunya, Espanya

³ ICREA, Institut Català de Recerca i Estudis Avançats, 08010 Barcelona, Catalunya, Espanya.
Centre d'Estudis Avançats (CEAB-CSIC).

Resum: Les formigues són insectes socials d'una gran diversitat taxonòmica i ecològica, però totes elles comparteixen una particular forma d'organització en societat: la colònia. Per garantir el progrés i la supervivència de la colònia, aquests animals executen tasques senzilles de nivell individual (p.ex. construcció del niu, recol·lecció de menjar, cura de les larves) que acaben repercutint en un benefici col·lectiu. Les tasques no es desenvolupen de forma aïllada sinó que existeixen mecanismes de comunicació i transmissió d'informació entre els individus que modulen l'activitat de tota la colònia i permeten una resposta síncrona i coherent. Un clar exemple, és la cerca i recol·lecció d'aliment: quan una sola formiga troba una font d'aliment, és capaç de mobilitzar per mecanismes diferents desenes, centenars o milers d'individus per explotar de forma eficient un recurs. Aquest comportament col·lectiu és objecte d'interès en àmbits de recerca ben diferents. En l'àmbit de les ciències cognitives, sovint es compara l'activitat d'una colònia de formigues amb la capacitat de processament d'un cervell. Tant és així, que models matemàtics que s'utilitzen per explicar el funcionament del cervell, són també aplicables a una colònia de formigues. El comportament de les formigues ha inspirat el desenvolupament d'algoritmes que utilitzem diàriament, per exemple, durant la cerca d'informació per Internet. Al nostre laboratori volem contribuir a entendre els mecanismes de comportament que modulen la dinàmica de tota la colònia a partir del context ecològic. Per això, apostem per la generació de nous dissenys experimentals que permeten obtenir dades d'alta qualitat, tractables en marcs matemàtics i de modelització adequats per tal d'esbrinar com funciona la seva intel·ligència col·lectiva.

Summary: COLLECTIVE INTELLIGENCE IN ANTS. – Ants are very diverse social insects from both a taxonomical and an ecological perspective. However, they all share a particular form of organization: the colony. To guarantee the progress and survival of the colony, these animals perform simple tasks at the individual level (i.e. nest building, food collection and brood nursing) that end up benefiting the whole colony. Accordingly, ants do not act in isolation but communicate with one another and transfer the information so that the general activity of the colony is modulated and synchronised. A clear example occurs during food searching and collection: when a single ant discovers a new food source, it is capable of mobilizing tens to thousands of individuals in order to exploit this resource efficiently. This collective behaviour has attracted the interest of many researchers belonging to a wide range of disciplines. In the context of cognitive sciences, the activity of a colony of ants is often compared to the computational capability of a brain. Along these lines, the mathematical frameworks that explain how the brain works are also useful for modelling ants' activity. The behaviour of these animals has inspired the development of algorithms that we commonly use, for instance, during internet searches. In our laboratory, we aim to further the understanding of the mechanisms underlying the dynamics of a whole ant society, depending on the ecological context. Therefore, we rely on new experimental methods that allow us to obtain high-quality data that can be used in well-established mathematical frameworks. Overall, we expect to help discover how ant collective intelligence works.

“Gairebé tothom queda fascinat per les formigues; els seus números, habilitats cooperatives, eficiència, aparent coneixement i elegància, són massa remarcables com per no fixar-s'hi. Agnollar-se per mirar-les de més a prop pot resultar contraproductiu: les interaccions són masses per comprendre, les formigues individuals són difícils de seguir i, quan finalment et pots centrar en

una, sovint sembla estar una mica desorientada. Aquestes característiques descriuen gran part del món biològic que està compost per conjunts densos, comunicants, i difícils d'entendre.”

Ofer Feinerman

<http://www.weizmann.ac.il/complex/feinerman/>

Les formigues: diversitat d'espècies, formes d'organització, i cicles de vida

Les formigues són un grup d'organismes de la classe Insecta i de l'ordre Hymenoptera, emparentades amb les vespes i les abelles. Els himenòpters representen un 13% de la diversitat dels insectes. A tall de comparació amb altres ordres importants dins de la classe dels insectes hi trobem les papallones (Lepidoptera) que representen un 16%, les mosques i mosquits (Díptera) un 13%, o els escarabats (Coleoptera) un 38%.

Actualment es coneixen 339 gèneres i 13.956 espècies de formigues. La major part d'aquesta riquesa d'espècies (aproximadament la meitat) es troba en latituds tropicals, particularment al voltant de l'equador. Treballs recents (Economo *et al.*, 2018) demostren que la diversitat filogenètica decreix en augmentar la latitud, i ho fa més ràpidament a l'hemisferi nord que no pas a l'hemisferi sud. Això indica que els llinatges de les zones temperades del nord es concentren en un poc nombre de classes taxonòmiques. Per una banda, s'observa també que els tàxons en zones temperades són més recents i formen part o deriven dels tàxons més antics que es troben a les zones tropicals. A més, la taxa de diversificació no mostra una variació sistemàti-

ca amb la latitud. Tot plegat suggereix que els gradients de diversitat geogràfica que podem observar actualment en les formigues, tenen més a veure amb el temps amb què s'han anat diversificant els diferents tàxons, que no pas amb un decrement de les taxes de diversificació amb la latitud.

Com a insectes socials que són, aquesta diversificació ha produït també una alta variabilitat de cicles de vida i d'organització social, que va des de formes molt senzilles fins a formes realment sofisticades (Hölldobler i Wilson, 1990; Keller i Gordon, 2010; Lach *et al.*, 2010; Choe, 2012). Ja només pel que fa a l'arquitectura bàsica d'organització de les colònies de formigues (Peeters i Molet, 2010; Florian *et al.*, 2010) hi podem observar una gran variabilitat d'opcions segons el nombre i la identitat de les femelles reproductores (les reines), el nombre d'obreres (la mida de la colònia), les estratègies fundacionals de les colònies, les estratègies de reproducció, o el grau de relació entre les formigues dins i fora de la colònia, i altres aspectes com la capacitat de divisió del treball o la presència o no de variabilitat morfològica associada a les diferents tasques a realitzar ("castes"). A la taula 1 podem veure un petit resum de les opcions conegudes pel que fa a l'organització bàsica de la colònia.

Taula 1. Resum de les diferents organitzacions possibles en les colònies de formigues. S'explica la classificació a partir de diferents barems com són el nombre de reines o les estratègies fundacionals (a l'esquerra).

Nombre de reines	Una sola reina Diverses reines	Monogínia Les reines conviuen i cooperen en un mateix niu (poligínia) Diverses reines de forma esporàdica o ocasional segons les necessitats (poligínia facultativa) Només una de les reines es pot reproduir (monogínia funcional) Les reines no conviuen ni es barregen (oligogínia)
Nombre de mascles	Classificació pel nombre de mascles amb què s'aparella cada reina	Monoàndriques, un sol mascle per reina Poliàndriques, més d'un mascle per reina
Mida de la colònia	Petita Mitjana Gran	De dotzenes a centenars d'individus Entre milers i desenes de milers d'individus Milions d'individus
Estratègies fundacionals	Classificació segons la seva cooperació Classificació a partir de com es desplacen per dispersar-se	Cooperen (pleometrosi), característica que poden tenir tan monògines com polígines No cooperen (haplometrosi), propi de colònies monògines Mitjançant vol Caminant
Rols funcionals	Poden tenir diversos rols, morfològicament distingibles o no. És a dir, no necessàriament els diferents rols implicaran adaptacions fenotípiques distintives. Algunes de les tasques més representatives o comunes són:	Patrulladores, que fan exploracions curtes al principi del dia a la recerca de potencials fonts d'aliment o de perill Exploradores, que duen a terme la cerca exhaustiva de fonts d'aliment Infermeres o vetlladores, que tenen cura de les larves Netejadores, que fan tasques de manteniment al niu (desfer-se de restes, per exemple) Soldats, que defensen el niu de depredadors, competidors i d'altres

Sistemes de comunicació i transmissió d'informació

Les formigues tenen diversos sistemes de comunicació. Per una banda es comuniquen per contacte físic, mitjançant les antenes. S'han descrit diferents tipus de patrons de moviment antenals, des de moviments relacionats amb la neteja i cura de larves, la identificació de companys de niu i l'exploració o mostreig de l'entorn, fins a disposicions de les antenes per al combat (sovint entre formigues d'espècies o colònies diferents) (Frasnelli *et al.*, 2012; Sharma *et al.*, 2015; Draft *et al.*, 2018). Per altra banda, les formigues es comuniquen químicament mitjançant la deposició d'hormones que contenen informació de diversos tipus i abast (des de les més individuals fins a les més generals, des de les més efímeres a les més duradores) (Boulay *et al.*, 2007; Signorotti *et al.*, 2014). Aquests "missatges" es dipositen al terra mitjançant una petita pausa i un moviment abdominal amb una freqüència que ve modulada pel grau de motivació. Se'n coneix força bé el seu rol a l'hora d'afiançar els camins tant d'anada com de tornada i recollida de recursos (Cerdá *et al.*, 2009; Wendt *et al.*, 2019). Aquestes molècules, algunes del grup de les feromones poden ser "illegides" pel mateix individu que les hi diposita, o bé per tota la resta de membres de la colònia. Una altra font d'informació química important per al funcionament de les colònies es troba en forma d'hidrocarburs cuticulars (CHC, cuticular hydrocarbons). Els CHC són molècules hidrocarbonades complexes i greixoses que s'exposen a la cutícula de les formigues (Lenoir *et al.*, 2001; d'Etorre i Lenoir 2010; Sharma *et al.*, 2015), mediades pel mateix metabolisme intern o l'acumulació d'algunes altres substàncies externes amb les que aquestes molècules poden reaccionar. Tant les hormones com els CHC són "etiquetes" que conformen la memòria del sistema, tant a nivell individual com poblacional.

Moviment i palpació d'antenes, deposició d'hormones, i CHCs són els mecanismes bàsics de comunicació entre formigues. A més a més, s'han demostrat alguns sistemes de navegació com ara la "integració de camí" (Mittelstaedt, 1983; Wehner i Wehner, 1986; Müller i Wehner 1988), l'orientació solar (Wehner 1992), l'olfacte, la direcció del vent (Wolf i Wehner, 2000) o inclús mitjançant petits còmputos aritmètics (Ryabko i Reznikova, 2009; Reznikova, 2017). Amb tot, la capacitat de processar la informació de nivell individual és limitada, atesa l'estructura relativament senzilla del cervell de les formigues (Bulova *et al.*, 2016; Gordon *et al.*, 2017). És per això que es teoritza que les formigues poden interpretar informació i recordar-la localment, tant espacial com temporalment (Solé i Manrubia, 1993). És doncs en el conjunt de les accions de les formigues, on s'aconsegueix un efecte a gran escala i que repercuteix en el funcionament de la colònia, modulant la seva activitat.

Divisió del treball, flexibilitat comportamental, i presa de decisions

Des d'un punt de vista adaptatiu, la diversitat funcional i la flexibilitat comportamental del col·lectiu (la colònia) és clau. L'evolució ha seleccionat mecanismes que vinculen els canvis de comportament individual (microscòpic) amb canvis en l'àmbit de colònia, i que a més, s'ajusten en *tempo* als canvis ambientals. Similar a la relació que existeix entre cèl·lules i òrgans, en el cas de les formigues, la colònia és en realitat el (super)-organisme operatiu i funcional, i la formiga una peça del sistema que només té sentit combinada amb totes les altres. Però quins són aquests mecanismes que permeten establir aquests lligams tan forts entre el que fa un individu i el que li passa a la colònia?

En algunes espècies, l'organització de la colònia ve mediada per una clara divisió del treball, que pot venir acompanyada, en alguns casos, de clares adaptacions morfològiques segons el tipus de tasca a realitzar. Tasques típiques són tenir cura de les cries (larves), netejar el niu, explorar i recol·lectar menjar fora del niu, vigilar i netejar el territori al voltant del niu, i defensar la colònia de possibles enemics (Hölldobler i Wilson, 1990; Gordon, 1999, 2010; Lach *et al.*, 2010).

Estudis recents (Ulrich *et al.*, 2018), mostren com la mida de la colònia és determinant en l'emergència de la divisió de treball. Com més gran és la colònia, més probable és que aparegui divisió de treball entre els individus, però no calen colònies de mida molt gran per observar un cert repartiment de tasques entre els individus. Aquest treball (Ulrich *et al.*, 2018) mostra una clara flexibilitat comportamental pel que fa als rols dins d'una colònia a partir de la seva mida i mostra possibles camins evolutius des de les societats amb estructures de divisió de treball més bàsiques i reversibles fins a les que es basen en estructures més rígides i organitzades.

En els casos d'espècies socialment més senzilles s'observa que la divisió de treball ve principalment donada per l'edat de les obreres: les més joves fan tasques dins del niu (tenir cura de les cries, netejar i endreçar diferents cambres del niu, etc.), i a mesura que van envellint s'exposen a tasques més arriscades fora del niu com la neteja de l'entrada del niu, la recollida de menjar o material de construcció, o la vigilància. Els treballs de la investigadora Deborah Gordon, coneguda com la "Jane Goodall de les formigues" pels seus estudis de camp a Arizona seguint el naixement, vida i mort de colònies de l'espècie *Pogonomyrmex barbatus* durant dècades, mostren els mecanismes bàsics que faciliten a les formigues canviar de tasques. Com ella mateixa resumeix: "En la taxa d'interacció resideix el missatge" (Gordon, 2010). Segons la taxa d'interacció d'una formiga amb totes les altres de la colònia (o si més no amb les veïnes) la formiga en qüestió pot avaluar

quines tasques s'estan executant per excés o per defecte a la colònia identificant què fan les seves veïnes. És justament la taxa d'interacció relativa amb formigues dedicades a diferents tasques el que permet a una formiga "percebre" les necessitats de la colònia.

Així doncs, malgrat que en el nostre imaginari pensem que la base de l'organització d'una societat de formigues consisteix en l'establiment d'un sistema de "castes" amb una divisió estricta i immutable del treball, la norma és que aquesta organització es fonamenta en la flexibilitat comportamental que prové d'una re-avaluació constant de les activitats que estan tenint lloc al voltant de cada individu. D'aquesta manera es poden anar processant els biaixos en les taxes d'interacció dels diferents "missatges" rebuts per part de les veïnes, i interpretar aquesta informació com una mesura de les necessitats de la colònia. Necessitats que van variant al llarg del cicle diari, estacional, o bé a causa de perturbacions ambientals de caràcter més sobtat (pluja, depredació, catàstrofes ambientals).

Estratègies de cerca, recollida i re-distribució d'aliment a la colònia: biaixos cognitius

En insectes socials, com ara les formigues, la decisió d'explotar un recurs es fa en l'àmbit individual (les obreres carreguen el menjar peça a peça) i en l'àmbit de colònia (un conjunt d'obreres poden comunicar l'existència d'una font de menjar). Les formigues han desenvolupat una gran varietat d'estratègies i mecanismes tant individuals com col·lectius per transmetre informació i recollir l'aliment. Les formigues poden recollir menjar de forma individualitzada. Normalment són peces fàcils de manipular en l'àmbit individual i que no generen un excés de motivació, per exemple. Simplement un individu de la colònia porta allò que ha trobat cap a la colònia, i no es produeix cap reclutament d'individus. Les estratègies de reclutament, són seqüències de comportament en què una obrera que ha descobert una font d'aliment torna cap al niu a reclutar unes poques companyes per portar-les cap allà. Les estratègies de reclutament, malgrat diverses en els seus detalls, es poden classificar en tres tipus (Wilson, 1971).

El 'reclutament en tàndem' es considera la menys eficient de les estratègies, però ha evolucionat en diverses espècies i per tant en diversos contextos on els temps de recollida no són tan importants, és funcional. Cada reclutador només recluta un individu, que al seu torn es transformarà en reclutador i en tornar al niu amb aliment reclutarà un altre individu, i així successivament. Durant una seqüència de "tàndem running" el reclutat segueix al reclutador de molt a prop mitjançant un contacte antenal que es produeix al llarg de tot el camí d'anada cap a la font d'alimentació.

El 'reclutament massiu' és la més eficient de les estratègies i en aquest cas els exploradors que han trobat una font d'aliment tornen al niu dipositant una feromona que avisa a qualsevol altra obrera de la colònia.

El 'reclutament de grup' és una estratègia intermedia entre el reclutament en tàndem i el massiu: en tornar de la font de menjar cap al niu el reclutador pot deixar o no un senyal químic al llarg del camí, i tornar a la font d'aliment, guiat o no per aquest senyal, però sempre seguit per un petit grup de tres a cinc reclutes.

La diferència principal entre el reclutament massiu i el de grup és que el primer és anònim i el segon implica un líder (Bonabeau, 1997). En el reclutament en massa, el senyal químic (feromona) és social (totes les obreres la poden detectar) i molt més duradora. Això dona lloc a la formació de camins senyalitzats químicament que són molt més duradors i estables i permeten el reclutament de centenars d'obreres per monopolitzar una determinada font d'aliment. En canvi, en el reclutament en grup, s'explota el menjar mitjançant la formació de camins amb una presència de senyal químic molt més temporal i privada, en què només l'obrero líder pot traçar el camí que connecta el niu i el menjar. Això converteix aquesta estratègia en molt més eficient quan es tracta de recollir fonts de menjar esparses, que requereixen l'ajuda d'unes poques obreres (Cerdá *et al.*, 2009; Caut *et al.*, 2013).

En el cas de la cerca i recollida d'aliment també existeix plasticitat comportamental. Una obrera pot per exemple passar de recol·lectar el menjar individualment a fer-ho mitjançant reclutament de grup, o bé es pot passar de reclutament de grup a reclutament massiu si la font d'aliment s'ho val. Els factors que poden modular el tipus d'estratègia de cerca d'aliment són molts (la mida de la colònia, la presència o no de cries, el risc de depredació un cop fora del niu, la distribució i quantitat de menjar, etc). Planqué *et al.*, 2010 han modelat el desenvolupament d'estratègies de reclutament segons la mida de la colònia. Aquests models prediuen l'emergència d'estratègies úniques i estables per al reclutament d'individus (en lloc d'explotar facultativament múltiples estratègies) a partir d'una certa mida de colònia. Això sense modificar-ne els tipus d'interacció, sinó simplement imposant que els paràmetres que governen els comportaments siguin denso-dependents. És a dir, canvien les taxes en què ocorren certs comportaments, mediades pel nombre de formigues o densitat, però no els comportaments en si. Recuperant el lema de la investigadora Deborah Gordon: "la clau està en la taxa d'interacció i no en el missatge, perquè la taxa d'interacció és el missatge".

No només factors com la mida de la colònia poden determinar l'estratègia de recol·lecció d'aliment, sinó que treballs recents (Wendt *et al.*, 2019) mostren que la percepció sobre la qualitat

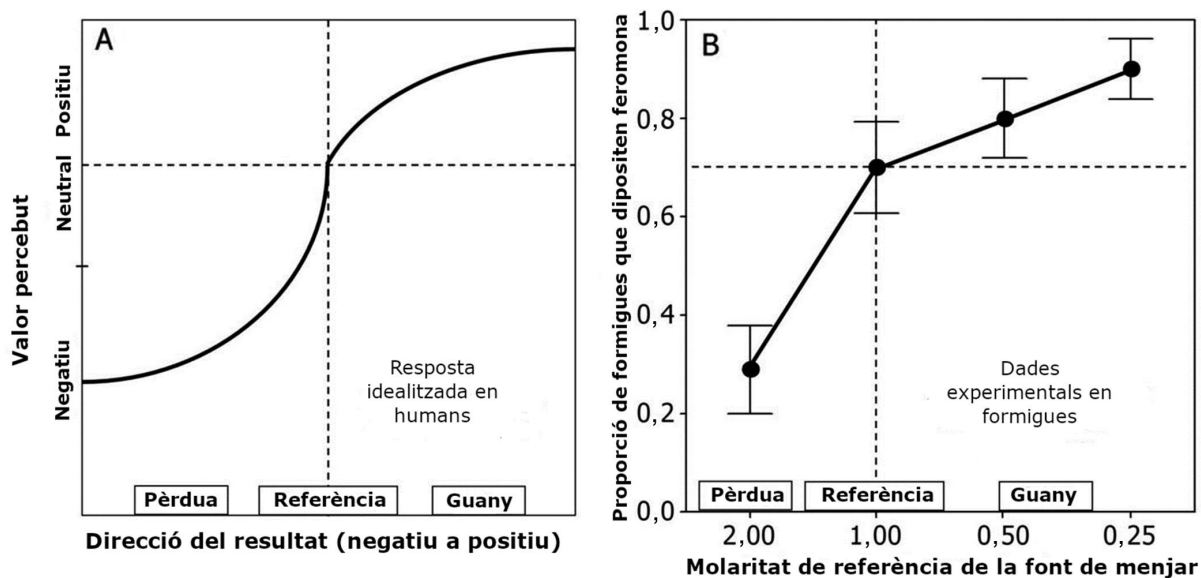


Figura 1. Resposta a la troballa d'aliment segons les expectatives de la formiga recol·lectora. A l'esquerra (A) es mostra una representació de la resposta humana als estímuls segons les expectatives. A més expectativa (part esquerra de l'eix x, "pèrdua"), pitjor és la percepció del valor de l'objecte en qüestió, mentre que a menys expectativa, la percepció de valor de l'objecte en qüestió és més gran (fins i tot excedint el valor objectiu, "guany"). En un símil amb aquest gràfic qualitatiu, el panell de la dreta (B) mostra els resultats experimentals de l'estudi de Wendt i col·laboradors (Wendt *et al.*, 2019). En l'estudi es condicionava a formigues a menjar una concentració determinada de sucre (l'eix x mostra la molaritat de referència del menjar usada per cada condició experimental). Un cop condicionades, se'ls donava sucre a una mateixa concentració (1M, valor de referència). La proporció de formigues que diposita feromona (eix y) varia a partir de la concentració a la qual s'han adaptat: les formigues acostumades a menjar més sucre, no solen dipositar feromona (ho fan amb poca probabilitat) quan se'ls presenta aliment amb una concentració mitjana de sucre "infravalorant" així el menjar. Mentre que les formigues acostumades a menjar menys quantitat de sucre, dipositaven feromona amb més probabilitat. Així doncs, la percepció del valor que té un determinat aliment és subjectiu i contextual, depèn de la història precedent de l'individu (Font original de la figura: <https://www.animal-economics.com/value-perception>).

del menjar és subjectiva, condicionada per les experiències prèvies de cada individu (fig. 1). Això implicaria una modulació en la transmissió del missatge que el descobridor reenvia a la colònia, i podria tenir impacte en l'estratègia de recol·lecció de tota colònia. Si un individu és condicionat a alimentar-se en una baixa concentració de sucre, quan trobi una font d'aliment ensucrada donarà un valor a aquella troballa per sobre del que altres formigues, alimentades amb una dieta normal de sucre, donarien. Això vol dir que aquesta formiga retornarà al niu amb un "extra" de motivació, amb la qual cosa dipositarà molta més feromona en el seu camí de retorn, comparat amb el que faria una formiga mitjana, propagant així aquesta motivació a la resta d'obreres recol·lectores i individus reclutats per a la recollida. Per altra banda, si la formiga ha estat alimentada amb una dieta rica en sucre, donarà molt menys valor a una font d'aliment ensucrada. Les formigues, així com els humans i molts altres animals, segueixen doncs les lleis de la Teoria Prospectiva (*Prospect Theory*) (Kahneman i Tversky, 1979), que és la base de l'economia i publicitat moderna. Malgrat tot, aquesta teoria és limitada pel fet de no considerar el comportament social. Fonamentalment, es pretén condicionar les persones a través de les

emocions o de certs valors socials d'estatus, per tal que aquestes posin en valor necessitats que racionalment no existeixen.

Aquests biaixos cognitius contrasten amb d'altres processos que miren de compensar o no amplificar possibles diferències individuals, com és la trofal·laxis, mitjançant la qual es transfereix el menjar entre els membres de la colònia, un a un, de boca en boca. El menjar recopilat és empassat per les obreres que l'han recollit i que un cop al niu el van regurgitant cap a les seves companyes. Un estudi recent (Greenwald *et al.*, 2019), on van ser capaços de marcar l'aliment amb fluorescència, permet veure perfectament la distribució final de diferents tipus d'aliments en la colònia mitjançant trofal·laxis (fig. 2). L'estratègia de redistribució del menjar recollit es podria definir d'un "café per a tothom sense ordre ni concert". És a dir, no es dona més menjar a les formigues amb més gana, o a les més petites, sinó que a l'interior del niu es va redistribuint l'aliment seguint un procés purament a l'atzar, a partir de per on es mouen les formigues recol·lectores i amb quines altres obreres es van trobant com a veïnes dins el niu. Malgrat tot, els investigadors comenten que la distribució no és perfectament equitativa, i que per tant, existeixen petites diferències en la dieta

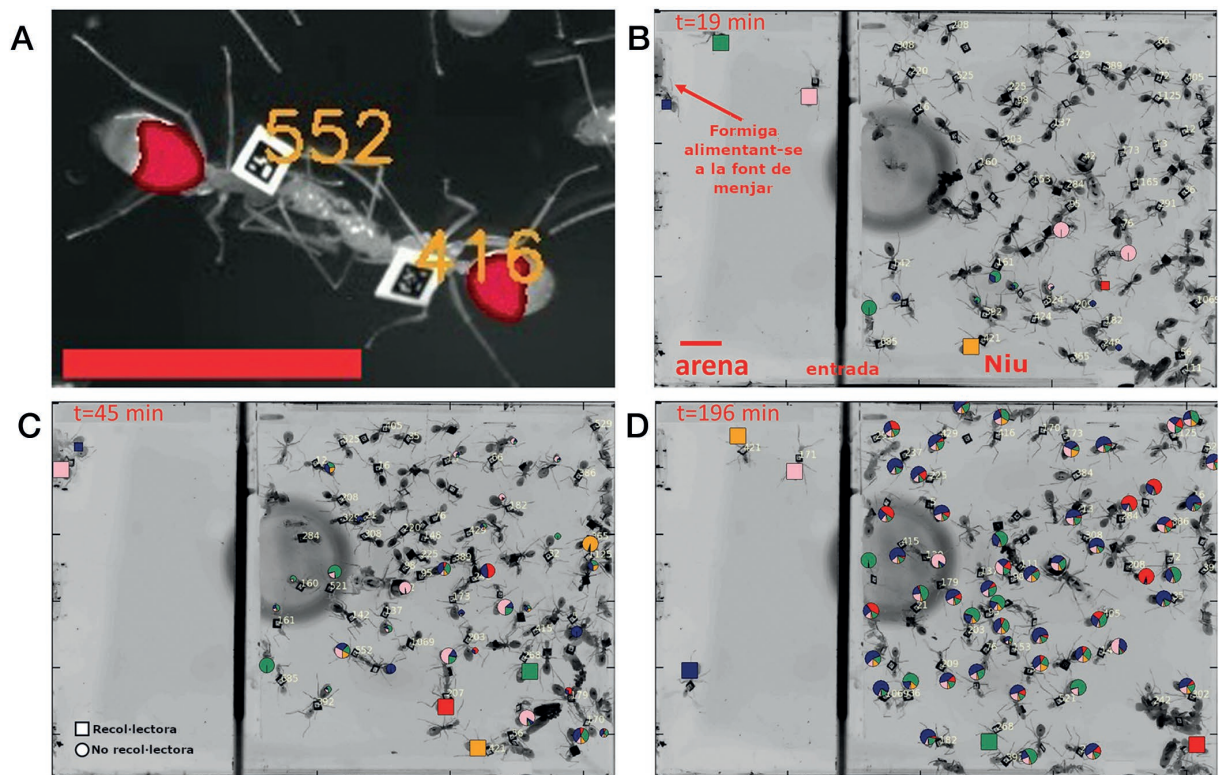


Figura 2. Distribució del menjar, mitjançant el mecanisme de la trofal-laxis, en una colònia de formigues. Aquesta imatge forma part d'un experiment fet al laboratori d'Ofer Feinerman i col·laboradors (Greenwald *et al.*, 2019), en què varen marcar el menjar amb fluorescència per establir el mecanisme de repartiment del menjar dins del niu per part de les formigues recol·lectores, i fer-ne un seguiment en tota la colònia. A, visualització de dues formigues establint contacte i compartint menjar. Es mostren els identificadors de les formigues (552 i 416) que es poden llegir a través de marcadors enganxats al seu tòrax, i es pot observar una taca vermella a la regió abdominal d'ambdues formigues, corresponent al menjar marcat amb fluorescència. En les subseqüents imatges (B-D) es mostren captures a diversos temps (19, 45 i 196 minuts) i es descriu la disposició de l'arena (esquerra, on es diposita el menjar) i el niu (dreta, on "viuen" les formigues), si les formigues han recollit menjar (marcades amb quadrats, recol·lectora) o no (marcades amb un cercle, no recol·lectora) i el tipus de menjar (en colors taronja, vermell, verd o gris). En l'últim fotograma (D) s'aprecia com les formigues han rebut, de mitjana, la mateixa quantitat dels diferents tipus de menjar (amb variacions fruit de l'estocasticitat del procés amb què es reparteix) (Font original de la imatge: Greenwald *et al.*, 2019, <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006925>).

individual que podrien ser una de les fonts d'heterogeneïtat i variabilitat comportamental dins de la colònia.

En tot cas, aquesta distribució de l'aliment principalment homogeneïtzadora i equilibrant entre individus de la colònia és el que permet pensar que l'existència de biaixos cognitius individuals, pel que fa a la valoració de la qualitat de l'aliment per part de les obreres, pugui estar reflectint de forma efectiva un biaix dietètic mitjà i integrat en el temps de tota la colònia. Aquest procés "equitatiu" de trofal-laxis, comú a la gran majoria d'espècies de formigues, permet minimitzar les diferències dietètiques dels individus d'una colònia, de manera que, si manca sucre a un individu, vol dir que manca sucre a tota la colònia. Les formigues que surten a explorar amb déficits de sucre sobrevaloraran les fonts d'aliment dolces (biaix cognitiu) i així en fomentaran la seva recol·lecció. Igualment, si es generen algunes diferències dietètiques perquè el

mecanisme de la trofal-laxis no és efectiu al cent per cent, aquestes petites diferències poden ser compensades en l'àmbit de colònia mitjançant biaixos cognitius individuals. En definitiva, la trofal-laxis sumada a biaixos cognitius en la valoració del menjar, representarien un mecanisme adaptatiu per mantenir un equilibri dietètic en el conjunt de la colònia.

Intel·ligència col·lectiva, complexitat i cervells líquids

La trofal-laxis és un bon exemple d'intel·ligència col·lectiva on agents simples (les formigues) comparteixen informació parcial de forma probabilística amb els seus veïns (atès que estan en constant moviment), i aquest procés acaba convertint-se en informació processada en l'àmbit de colònia, que és qui finalment pren decisions. La intel·ligència, en aquest cas, consistiria en una certa noció o capacitat de mesura de les necessitats

alimentàries de la colònia en cada moment. Això que qualifiquem d'intel·ligència ha sorgit en realitat d'un procés de computació emergent a partir d'interaccions probabilístiques entre agents veïns, que acaba resultant en una informació coherent en benefici de la colònia. En última instància, la colònia adequarà el seu comportament com a conseqüència de la "suma de microprocessos locals", i és per això que s'anomena intel·ligència col·lectiva o distribuïda.

Un altre exemple de com la probabilitat i la computació emergent juga un paper important en el funcionament d'aquests tipus de sistemes biològics el trobem en els algorismes de cerca multi-agents inspirats en formigues, coneguts amb el nom d'algorismes ACO (*Ant Colony Optimization algorithms*) (Dorigo *et al.*, 1999a; Dorigo *et al.*, 1999b). Aquests algorismes reproduïen les dinàmiques de cerca i recollida d'informació de les formigues i s'usen, per exemple, en bots de rastrejament web. Els bots (multi-agents) són "enviats" a explorar i descobrir paraules clau o pàgines web en xarxes com ara la d'internet o xarxes socials. Una de les millores importants dels algorismes ACO que va permetre fer més eficient la cerca en sistemes tan dinàmics com ara les xarxes digitals, és la presumpció que un cop localitzat un objectiu diana o recurs, calia explotar-lo sense oblidar que un altre objectiu diana o recurs, encara millor que l'anterior, podia aparèixer. Per això era necessari posar a zero (ressetejar) la memòria del sistema i això es fa, eliminant temporalment els senyals que els bots deixen (tal com si fossin formigues) en tornar amb informació rellevant. Aquest fenomen equivaldria a esborrar els senyals químics deixats per les exploradores quan retornen al niu motivades i amb algun recurs trobat, talment com si la pluja o l'evaporació modulessin la quantitat de "senyal" en el sistema.

En insectes socials, moltes tasques que determinen la seva supervivència s'emmarquen dins el concepte de computació emergent i intel·ligència distribuïda o col·lectiva. Alguns exemples són els processos de construcció del niu (Solé i Goodwin, 2000), el repartiment de tasques dins del niu (Lach *et al.*, 2010), o bé la cerca i recollida d'aliment a l'exterior (Deneubourg *et al.*, 1986; Campos *et al.*, 2014, 2016). Si hom pot definir una tasca de forma clara i objectiva la idea d'intel·ligència pot mesurar-se de forma operativa com una mesura d'eficiència (Deneubourg *et al.*, 1986; Dorigo *et al.*, 1999a; Campos *et al.*, 2014). Sovint però, això tampoc simplifica les coses atès que, igual que existeixen diverses concepcions d'intel·ligència, l'eficiència d'una tasca pot mesurar-se també de formes ben diferents. En el cas de les estratègies de recollida d'aliment (Campos *et al.*, 2014, 2016), l'eficiència pot tenir a veure amb diverses mètriques com ara la proporció de formigues actives, el temps invertit en la recollida de menjar, la manera com s'explora l'espai abans de trobar l'aliment, etc.

La intel·ligència s'ha relacionat sovint amb determinats estats dinàmics dels sistemes cognitius, a mig camí entre l'ordre i el desordre. Justament, és en aquest punt d'equilibri on emergeix la idea de sistema complex (Solé i Manrubia, 1993). La complexitat, pot mesurar-se de diverses maneres, però la idea clau és que es tracta d'un estat dinàmic dels sistemes compostos per molts agents (Derrida i Stauffer, 1986; Miramontes, 1995; Solé i Miramontes, 1995; Solé *et al.*, 1996; Luque i Solé, 1997). Aquest estat sol aparèixer de forma espontània i sobtada en variar, de forma gradual i contínua, un 'paràmetre de control' del sistema. Així doncs, una petita variació en aquest paràmetre de control pot provocar grans canvis d'estat o fase en el sistema. Un exemple típic, no biològic, és el cas de l'aigua. Petites variacions de temperatura poden provocar canvis moleculars que transformin radicalment l'estat macroscòpic del sistema (passar d'estat líquid a vapor o gel). Sovint, les mesures de complexitat impliquen determinar un paràmetre de control del sistema i un conjunt de 'paràmetres d'ordre': paràmetres macroscòpics que descriuen canvis en l'estat d'ordre o desordre del sistema (Solé *et al.*, 1996, Luque *et al.*, 2005).

Així doncs, la caracterització quantitativa de la complexitat va associada a l'estudi del comportament de certes magnituds en el temps i l'espai, en un seguit de paràmetres d'ordre (Solé i Manrubia, 1993). Resulta que aquests paràmetres d'ordre que descriuen la complexitat d'un sistema, són els mateixos en sistemes de naturalesa ben diferent, i per tant, la mateixa descripció de complexitat no depèn molt dels detalls microscòpics del sistema en qüestió. Alguns paràmetres d'ordre mesuren les fluctuacions mitjana del sistema en el temps, d'altres el grau de connectivitat mitjana o la presència d'heterogeneïtat espacial (grups de mides molt diverses), o la presència d'estructures fractals (elements o propietats del sistema que es van repetint a diferents escales, com si d'una nina russa es tractés). Estudis anteriors en el cas de les formigues (Solé i Manrubia, 1993; Miramontes, 1995; Solé i Miramontes, 1995), assenyalen el nombre de formigues o la taxa d'interacció entre formigues veïnes com el paràmetre de control que regula o "controla" la dinàmica de la colònia (el sistema). En aquests mateixos treballs, usen les fluctuacions en l'activitat de les formigues, la connectivitat de les fileres de formigues, o l'heterogeneïtat en la mida de les agrupacions de formigues, com a paràmetres d'ordre amb els quals es pot arribar a caracteritzar bé l'estat del sistema.

Les xarxes neuronals (base estructural i funcional del cervell) i els insectes socials són sistemes discrets multi-agent que mostren símptomes de complexitat en les seves dinàmiques. Les similituds entre el funcionament del cervell i una colònia de formigues són moltes i s'han discutit abundantment en el passat (Hofstadter 1979, Gordon *et al.*, 1992; Solé *et al.*, 1993, 1995; Adler i Gordon, 1992).

Taula 2. Comparació entre cervells sòlids (com el sistema nerviós central humà) i dos sistemes entesos com a cervells líquids: una colònia de formigues i el sistema immunitari. En aquesta taula es resumeixen els trets qualitius compartits entre un cervell entès com una xarxa de neurones, i sistemes que es poden tractar o modelar de forma similar. Mentre que la computació bàsica és “en paral·lel” al llarg de tot el sistema, hi ha un cert grau d’especialització en els sistemes, que es pot entendre com un sistema modular o de repartiment de tasques. Marcats amb un asterisc, es destaquen aquelles propietats que no estan ben establertes o que es podrien estudiar millor en el marc dels cervells líquids. (Font original: Piñero i Solé (2019), <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0376>).

	Cervell	Formigues	Sistema immunitari
Naturalesa computacional	Distribuïda / Modular	Distribuïda / Repartiment de tasques	Distribuïda / Repartiment de tasques
Fiabilitat sota pèrdua d’agents	Alta	Alta	Alta
Connectivitat	Físicament connectats però amb plasticitat	Líquida però limitada a l’espai	Líquida (*)
Memòria i aprenentatge	Sinàptica	Basada en població i sinàptica	Basada en població (Burnet) i sinàptica (Jerne)
Possibilitat de regeneració	Baixa	Alta	Alta
Externalitats	Sistema nerviós perifèric i tecnologia	Nius i agricultura	No
Interacció	Hebbiana (lleis de Hebb)	Mediada per feromona o contacte antenal	Mediada per anticossos
Estat dinàmic	Llindars crítics	Llindars crítics (*)	Llindars crítics (*)

Recentment, a causa probablement del desenvolupament de nous sistemes experimentals i la possibilitat d’enregistrar i emmagatzemar dades d’alta resolució sobre aquests sistemes, l’anàlisi comparativa entre sistemes biològics tan dispars com són els sistemes immunològics, el cervell o els insectes socials, és possible. Aquesta revolució de dades ha anat acompanyada d’una nova síntesi teòrica i conceptual, esperonada en part pels investigadors pioners d’aquestes idees, que coneixen bé el potencial de marcs teòrics com ara les xarxes de Kauffman o xarxes Booleanes a l’atzar (*Random Boolean Networks*) (Kauffman 1969; Derrida i Stauffer, 1986; Luque *et al.*, 2005), els automàtics cel·lulars (Miramontes *et al.*, 1993; Solé i Goodwin 2000), o les xarxes neurals fluides (Miramontes *et al.*, 1993, Solé i Miramontes, 1995, Miramontes, 1995) per estudiar fenòmens crítics i d’intel·ligència col·lectiva en sistemes discrets i multi-agent.

Totes aquestes idees han ressorgit amb força sota el concepte de cervells líquids (*liquid brains*) (Solé *et al.*, 2019). L’Institut de Sistemes Complexos a Santa Fe, a Nou Mèxic, ha organitzat simposis, monogràfics en revistes científiques (i.e. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*) i grups de treball per desenvolupar aquestes línies de recerca en profunditat. En la taula 2 resumim trets similars i diferencials entre cervells líquids (p. ex. una colònia de formigues, sistema immune) i cervells sòlids (p. ex. una xarxa de neurones). Per una banda, està clar que ambdós sistemes (colònies de formigues i cervells) presenten interaccions locals de tipus llindar que poden representar-se de forma binària, sent la seva combinació agregada en el temps o l’espai una sèrie de valors booleans que representen l’estat del sistema. Això fa que aquests sistemes biològics aparentment tan dispars puguin estudiar-se sobre

marcs matemàtics comuns. Per l’altra banda, un tret clarament diferencial entre una colònia de formigues i una xarxa de neurones, és la possibilitat de moviment per part dels agents que conformen el sistema (en aquest cas les formigues), que poden variar la intensitat i el veïnatge amb d’altres agents, i modificar així la connectivitat del sistema que deixa de ser fixa, i per tant introduir un factor més de variabilitat en la capacitat de transmetre (o rebre) informació al (o del) sistema.

Òbviament, el tipus de dinàmica col·lectiva que mostren grans poblacions d’agents interactuant de forma no lineal depèn clarament de si els components bàsics de la xarxa són mòbils o no. De fet, la densitat i el moviment dels agents expliquen la base dels fenòmens d’intel·ligència col·lectiva en els models de cervell líquid (Solé *et al.*, 2019; Piñero i Solé, 2019). Així doncs, i de forma general, la mobilitat de l’agent (per exemple, molècules, cèl·lules, organismes), modula fortament les respostes dels sistemes cognitius.

Efectivament, les formigues són agents independents, amb comportaments més o menys definits, o “limitats”. En una visió pragmàtica i simplificada, les formigues poden tenir dos estats: (I) o bé l’individu està inactiu, (II) o bé es troba actiu. La inactivitat de les formigues respon a un estat força característic: la formiga resta en un lloc, quieta, inactiva, i “a l’espera” d’estímuls. Pel que fa a l’estat actiu, com ja s’ha comentat, les formigues poden estar entretingudes en tasques diverses. Seguint aquestes directrius més o menys senzilles, les formigues habitualment responen a l’activitat de les formigues més properes. És a dir, quan una formiga (A) està inactiva, generalment no deixarà d’estar-ho fins que tingui contacte amb una altra formiga (B), en aquest cas activa, o bé si rep algun tipus d’estímul químic pel camí.

Igualment, una formiga activada que no trobi informació sobre tasques a fer amb una certa taxa (ja sigui mitjançant senyalització química o la presència de formigues actives al seu voltant), probablement acabarà cessant la seva activitat. Malgrat tot, aquests cicles no són perfectament mecànics i molts models requereixen incorporar un nivell d'incertesa de nivell individual. Per exemple, la possibilitat de recuperar l'activitat de forma espontània un cop aturades (sense cap estímul aparent), o bé la interrupció d'una activitat particular (Bonabeau, 1996; Bonabeau *et al.*, 1998). Aquest nivell d'incertesa és clau i confereix certa plasticitat en les tasques i l'activitat de la colònia, permetent reorganitzar-se i potencialment adaptar-se a les noves necessitats.

Aquesta simplificació binària permet entendre les formigues com una xarxa de neurones mòbils en un espai delimitat. Malgrat les formigues no estan restringides a interactuar amb un conjunt concret de formigues, sí que comparteixen un tret característic fonamental amb una xarxa de neurones tradicional: les interaccions succeeixen en l'àmbit local, amb les neurones veïnes. Així doncs, encara que una formiga tingui la capacitat de moure's i interactuar amb formigues "diferents", sempre quedarà limitada a interactuar amb les formigues més "properes".

Per traslladar aquestes idees a un marc matemàtic, mostrem aquí el model més senzill i canònic de xarxa neural (Piñero i Solé, 2019) que es basa en considerar un conjunt d'agents (les neurones) que poden estar en dos estats: activat o desactivat. Aquests estats els podem anotar com: $S_i(t) \in \{0, 1\}$ (amb $i=1, \dots, N$), on N indica el nombre de neurones. A més, aquests agents estan interconnectats per mitjà d'unions sinàptiques (que representarien el veïnatge) des d'on cada agent pot enviar i rebre senyals dels altres. La connectivitat d'aquestes unions sinàptiques queda representada per una matriu $J_{ij} \in R$. Aquest sistema es pot modelar per un set d'equacions dinàmiques:

$$S_i(t+1) = \Theta \left(\sum_{j=1}^N J_{ij} S_j(t) - \theta_i \right)$$

on $\Theta(z)=1$ per $z>0$ i zero en altre cas. L'escalar θ_i és un valor llindar. Per altra banda, l'expressió $h_i = \sum_j J_{ij} S_j(t)$, coneguda com a camp extern, pesaria i avaluarà l'activitat de totes les entrades que determinen el seu estat. En altres paraules, conté la informació sobre tots els veïns que influeixen l'agent focal i .

En el cas d'una xarxa neural fluida (o cervell líquid) la descripció seria similar, però amb una diferència fonamental, els agents (per exemple, formigues) en moure's poden canviar de veïns, i per tant la matriu de connectivitat és estat-dependent i es defineix així: $J(\eta_j(t), \eta_i(t))$, on $\eta_i = \Theta[S_i - \theta]$ és un valor que determina si l'agent està actiu o inactiu a partir d'un valor llindar (θ). Si l'activitat en aquell node queda per sota d'un cert llindar crític,

l'agent cessarà l'activitat i restarà in mòbil ($S_i=0$). Contràriament, si se supera el llindar l'agent es mourà ($S_i=1$) de forma aleatòria per la xarxa (p. ex. un sistema 2D reticulat o autòmata cel·lular, on les interaccions només poden tenir lloc de forma local amb un conjunt de veïns de Γ_i de S_j). En considerar la mobilitat de l'agent, el que en realitat estem considerant és que podrà tenir influència en d'altres agents de la xarxa, i veure's ell mateix influenciat per grups de veïns que aniran variant. L'expressió matemàtica que representa aquest escenari seria aquesta:

$$S_i(t+1) = \Theta \left(\sum_{j \in \Gamma_i} J[\eta_j(t), \eta_i(t)] S_j(t) \right)$$

la matriu d'interaccions $J(\eta_j(t), \eta_i(t))$ és una funció que ve especificada pel parell d'agents (formigues) que interaccionen en un moment determinat, i inclouria les probabilitats de les quatre combinacions possibles d'estats binaris que poden existir en una parella d'agents:

$$[J(\eta_j, \eta_i)] = \begin{bmatrix} J_{00} & J_{01} \\ J_{10} & J_{11} \end{bmatrix}, \text{ on } J \geq 0.$$

Aquesta matriu definirà l'estat de l'agent en qüestió. Sovint, en els models de xarxes neurals fluides, s'hi afegeix una altra regla i és que un agent inactiu pot esdevenir actiu amb certa probabilitat λ , sense necessitat que cap dels seus veïns l'hagin activat. Un dels fenòmens rellevants que s'observen en aquest tipus de models són patrons d'activitat oscil·latoris i sincrònics, en què l'activitat es propaga com una ona per tota la xarxa, seguida d'un període refractari on l'activitat disminueix. Cal destacar que aquest efecte dinàmic sorgeix d'un procés probabilístic i de veïnatge, atès que els agents es mouen de forma aleatòria i propaguen la seva activitat localment cap als seus veïns. És a dir, la sincronització de l'activitat global (aquesta ona d'activitat) emergeix de processos locals i probabilístics.

Establint ponts entre la teoria i les dades experimentals

Complexitat, intel·ligència col·lectiva i estocasticitat, no són pas conceptes nous en l'estudi dels sistemes biològics. L'estudi dels patrons d'activitat dels insectes socials, en particular les formigues, sempre ha anat acompanyat d'aquests conceptes ja sigui des d'una perspectiva més naturalista i inductiva (Wilson, 1971; Hölldobler i Wilson, 1990) o des d'un vessant més teòricodeductiu (Piñero i Solé, 2019). Malgrat això, la connexió entre els marcs matemàtics i teòrics que exploren aquestes qüestions (i.e. xarxes de Kauffman o Booleanes, autòmats cel·lulars, teoria de fenòmens crítics i percolació) i el món experimental, ha estat limitada per la manca de capacitat computacional i d'adquisició de dades, per una banda, i pel tipus de dissenys experimentals per l'altra. En aquest darrer cas, ens trobem que els

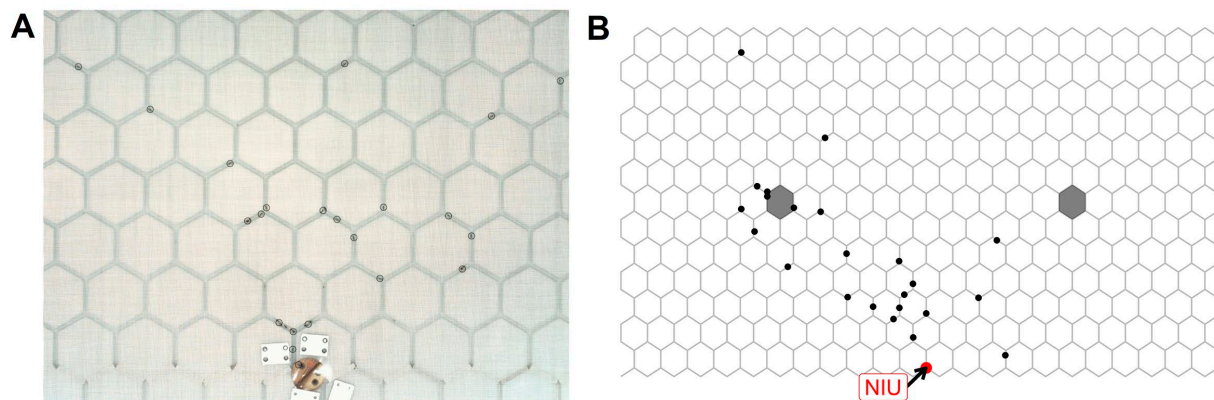


Figura 3. Trasllació de les posicions reals de les formigues a l'enregistrament de coordenades de forma automatitzada. A, fotograma de la càmera 1 que enfoca el niu en el nostre laberint experimental. La peça de fusta (envoltada de peces metàl·liques) en el centre de la part inferior de la imatge és on hi ha els orificis per on surten les formigues del niu. Els cercles indiquen les formigues detectades explorant en la taula. Per tal que no s'escapin dels passadissos hi posem una malla mosquitera ben tensada a sobre de la taula (amb una llum que les formigues no poden travessar). Les peces metàl·liques al voltant del niu refermen el pes de la malla en aquest punt. B, representació visual de les coordenades (punts negres) on es troben formigues en l'arena experimental un cop processades i integrades les imatges les 12 càmeres que conformen el nostre muntatge experimental. En gris clar es dibuixen els "passadissos" del laberint, i els dos hexàgons en gris fosc indiquen la ubicació del menjar (6 trossets de larva de *Tenebrio*).

estudis s'han fet a escales espacials molt reduïdes i portant les densitats del sistema al límit (e.g. grans concentracions de formigues). Això ajuda a analitzar certes propietats dinàmiques i explorar espais de fase d'interès teòric, però fent això, es perden les escales naturals, en espai i temps, a les quals aquests processos ocorren realment.

Al nostre laboratori estem obrint una nova línia de recerca que pretén cobrir aquest buit i establir ponts més sòlids entre les idees teòriques i les dades experimentals. El nostre sistema experimental és artefactual, no només en el sentit que les formigues viuen en un niu artificial dins un laboratori, sinó que a més, fem caminar les formigues per un espai discret. Malgrat tot, si que hem mirat de mantenir les escales naturals a les quals les colònies de formigues despleguen el seu comportament. A través d'un tub connector, les formigues surten lliurement del niu cap a l'arena a recol·lectar menjar, i un cop feta la feina tornen cap al niu. Connectem el niu amb l'arena un parell de cops al dia i les gravem durant tres hores amb 12 càmeres sincronitzades a una elevada resolució temporal (fig. 3). Treballem amb la formiga gitana (*Aphaenogaster senilis*) que a la natura fa la seva vida en un espai d'uns 4 metres quadrats on recull aliments de forma oportunística. És una espècie generalista amb una dieta omnívora ben variada (ex: llavors i material de plantes diverses, altres insectes vius o morts) mitjançant diverses estratègies que inclouen la recol·lecció individual, i la recol·lecció de grup, que pot ser sense o amb mediació de feromona. És una espècie comuna al Mediterrani, d'hàbitats tant urbans com forestats (p. ex. pinedes), i que conviu en comunitat amb d'altres espècies de formigues prenent un rol subdominant. Això vol dir que en el marc de les comunitats d'espècies amb les que conviu, no és l'espècie dominant, i això l'obliga a presentar una

gran flexibilitat d'estratègies pel que fa a les estratègies d'abastament i recol·lecció d'aliment (Caut *et al.*, 2013). Les espècies més dominants, solen ser les que acostumen a explotar els recursos mitjançant reclutament massiu i l'ús de feromones socials. La flexibilitat comportamental d'*Aphaenogaster senilis* és especialment interessant per estudiar estratègies col·lectives de recollida d'aliment i explorar-ne les possibles transicions dinàmiques de l'una a l'altra.

Hem dissenyat una arena de 2x2 metres amb un laberint massiu de passadissos en forma d'hexàgons (Czaczkas, 2018) per on les formigues poden caminar. A cadascun dels nodes dels hexàgons les obreres es veuen forçades a prendre la decisió d'anar pel passadís de l'esquerra, el de la dreta, o bé tornar enrere, fins a trobar-se amb el següent node. Així van fent recursivament a mesura que van explorant l'espai. Aquest sistema redueix els graus de llibertat direccionals de les formigues a només tres, i facilita la quantificació de certes propietats de moviment i ocupació de l'espai tant en l'àmbit individual com poblacional. Podem mesurar l'activitat de la colònia com un seguit de 1s (presència) i 0s (absència) en cada node, i podem quantificar de forma unívoca els patrons d'ús de l'espai. En particular ens interessa mesurar propietats com el nombre de nodes visitats o revisitats, la connectivitat del sistema (conjunts de nodes veïns ocupats per formigues en la seva distribució de mides), les fluctuacions temporals de presència/absència de formigues en cadascun dels nodes (en forma d'entropia o mesures de variança) en diferents fases de la recollida d'aliment. Aquestes mesures poden després contextualitzar-se en els marc matemàtics de sistemes dinàmics discrets (esmentats amb anterioritat) com ara les xarxes de Kauffman o Bo-

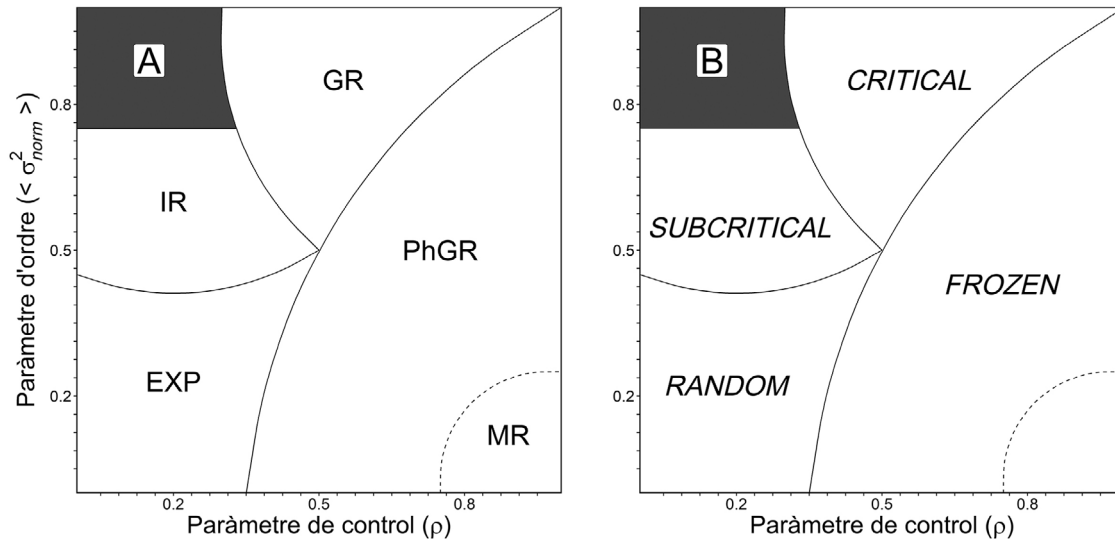


Figura 4. Estats dinàmics i transicions de fase en el comportament de cerca i recollida d'aliment d'una colònia de formigues. A, representació qualitativa de com s'interrelacionen la densitat de formigues fora del niu (paràmetre de control, ρ) amb les estratègies d'exploració i recollida d'aliment. La caracterització d'aquestes estratègies de sistema requereix d'un paràmetre d'ordre (p. ex. $\langle \sigma_{norm}^2 \rangle$) que reflecteix, en aquest cas que exemplifiquem, la variabilitat temporal en l'ocupació de l'espai. En els nostres experiments $\langle \sigma_{norm}^2 \rangle$ mesura les fluctuacions en les visites de les formigues als nodes del sistema. Aquesta és una mesura integrada en el temps i feta la mitjana per tots els nodes que permet caracteritzar bé l'estat dinàmic de tota la colònia, però se'n poden trobar d'altres. L'espai de paràmetres que suggerim basat en $\langle \sigma_{norm}^2 \rangle$, descriuria les possibles estratègies de cerca i recollida de menjar que es poden observar, de forma genèrica, en una colònia de formigues: 'exploració' (EXP), on hi ha poca activitat de formigues i les fluctuacions temporals són baixes, la 'recollida individual' (IR) del menjar, on segueix havent poques formigues, però les fluctuacions temporals en l'ocupació de nodes són més fortes, atès que les formigues estan en un estat més excitable (es pressuposa la presència d'algun tipus d'aliment). A partir d'una certa densitat de formigues, el sistema pot assolir un punt crític, que a partir dels valors del paràmetre d'ordre pot portar el sistema cap a un estat altament dinàmic i no estacionari on s'observarien fenòmens de criticalitat ('reclutament de grup', GR) o cap a un estat menys dinàmic i més aviat estacionari, estable o "congelat" ('reclutament amb feromona', PhGR). A més, hem destacat una sub-regió dins d'aquest estat "congelat", que correspondria amb un estat de "supercongelació", que quedaria representat per la clàssica fila de formigues ordenades que van seguint un camí marcat químicament cap a una font d'aliment ('reclutament en massa', MR). En aquest tipus de reclutament les densitats de formigues són molt elevades, i certament hi ha molta activitat, però les fluctuacions espaciotemporals del sistema són mínimes. El sistema doncs, mostra estructures d'ocupació de l'arena estables en el temps i l'espai promogudes per la senyalització química (senders de feromones). B, interpretació dels possibles estats dinàmics del sistema segons les estratègies de recollida d'aliment definits en A. *Random* (aleatori), el sistema es troba desordenat i no es pot identificar un patró, o bé els patrons són clarament dependents de la densitat. *Subcritical* (subcrític), estat semitransitori on el sistema pot retornar cap a un estat aleatori i "relaxat", o assolir un estat crític (*critical*) de màxima complexitat i transferència d'informació. Aquest estat crític és relativament estable, i comprèn un punt de màxima excitabilitat/activació des d'on es podria assolir un estat amb més densitat de formigues, més ordenat (*frozen*), o bé retornar a una fase de menor activitat i més desordenada (subcrítica o aleatòria).

oleanes, o els autòmats cel·lulars, i analitzar-ne l'existència de fenòmens crítics i de percolació. Al seu torn, un altre objectiu que tenim és comprovar si les assumpcions i la representativitat d'aquests models es compleixen també a escales més "biològiques" (amb els temps i l'espai amb què ocorren aquests processos en la natura).

Seguint l'estel·la de treballs previs (Miramontes *et al.*, 1993; Solé *et al.*, 1993; Miramontes 1995) on s'han pogut quantificar les dinàmiques d'activitat de formigues a diferents densitats, però sense un context ecològic clar, la nostra hipòtesi de partida (fig. 4) és que podem descriure els sistemes d'abastament i recollida d'aliment com a un sistema dinàmic que transiciona entre diverses fases i que pot quedar completament descrit amb determinats 'paràmetres d'ordre'. Alguns exemples de paràmetres d'ordre impliquen

mesurar la magnitud de les fluctuacions temporals en patrons d'ocupació de l'espai, mesurar alguna forma d'entropia, o el grau de connectivitat del sistema (Solé i Manrubia, 1993; Luque *et al.*, 2005). Per altra banda, la densitat de formigues o la intensitat de les interaccions són les que podrien estar modulant el sistema, i per tant es podrien considerar 'paràmetres de control'. Manipulant la qualitat, la quantitat, i la predictibilitat del menjar, volem portar el sistema cap a diferents punts d'aquest espai de fases conceptual (fig. 4) i analitzar-ne els patrons d'activitat i ocupació de l'espai. Volem conèixer quins detalls importen a nivell microscòpic i quins detalls són negligibles per explicar els patrons observats en la colònia-sistema, i volem que el nostre marc quantitatiu recuperi tot el possible repertori de comportaments observats en la colònia.

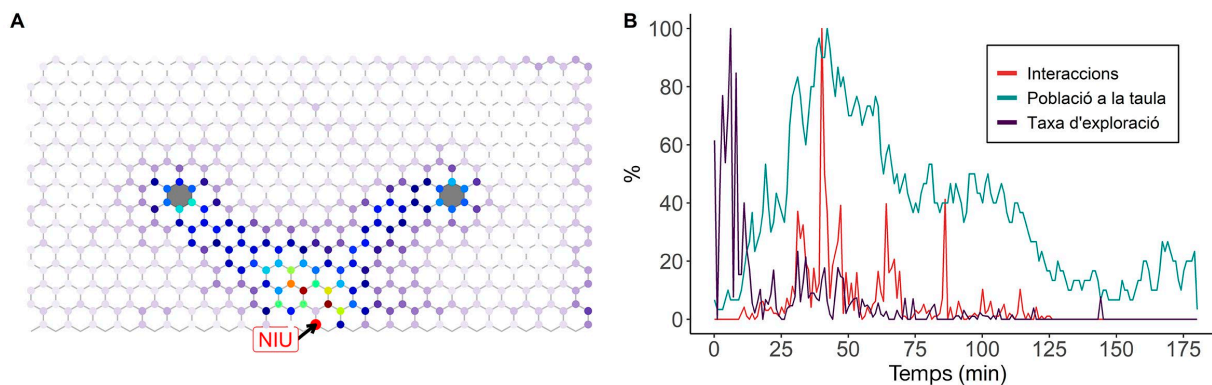


Figura 5. Dinàmica espaciotemporal en un experiment amb formigues. A, representació del nostre disseny experimental, un laberint amb motius hexagonals, on els cercles en color corresponen a les interseccions (o nodes) entre els segments dels hexàgons. La gradació de color representa la fluctuació temporal en els patrons d'ocupació de cada node. En tons blanc-gris fluix es representen els nodes amb menor fluctuació, els valors intermedis queden representats en tons blau fosc, i de verd a vermell es representen els valors més alts d'aquest paràmetre. A la part cèntrica-inferior s'hi indica el niu (des d'on les formigues accedeixen a la taula). Els hexàgons marcats en gris indiquen la localització de l'aliment. En aquest exemple, es van disposar sis trossets de larva de *Tenebrio* en cadascun dels vèrtexs, i es poden apreciar els camins que van fer servir les formigues per arribar-hi. B, dinàmica temporal de la taxa d'exploració per càpita (corba porpra, nodes nous descoberts per unitat de temps), de la població (corba blava, nombre de formigues presents a la taula per unitat de temps) i de la taxa d'interaccions per càpita (corba vermella, nombre de contactes/creuaments entre formigues per unitat de temps). Tant el nombre de formigues com les taxes per càpita han estat estandarditzades en forma de percentatge.

La idea bàsica doncs, és produir una descripció quantitativa i general del funcionament d'una colònia de formigues, on les diferents estratègies de recollida d'aliment s'interpreten com a possibles estats o 'atractors' de tot l'espai dinàmic abastable en aquests sistemes (fig. 4B). Cal destacar que el procés de recollida d'aliment no és un procés estacionari, i que per tant, aquestes transicions cap a diferents estats o atractors dinàmics són reversibles, essent cadascun d'aquests estats més o menys transitoris depenent del context ecològic. L'objectiu de la nostra recerca és esbrinar si hom pot descriure l'activitat de les formigues en aquest marc conceptual i quantitatiu, i si és el cas, comprendre com diferents contextos ecològics determinen la prevalença relativa d'aquests 'atractors dinàmics' i com l'ecologia modula la probabilitat de transicionar d'un a altre.

Així mateix, volem establir mesures d'eficiència per a les diferents estratègies de cerca d'una forma quantitativa i objectiva. Compararem els patrons observats amb models teòrics basats en la minimització de l'entropia de camí o de la distribució de temps de recollida. O bé podem mesurar la informació mútua (ex: divergència de Kullback-Leibler) existent entre la distribució d'ocupació de l'espai per part de les formigues i possibles camins òptims que les portin cap al menjar. Aquests tipus de quantificacions ens permeten establir vincles entre possibles transicions de fase i estats o atractors dinàmics i l'eficiència del sistema pel que fa a l'objectiu de trobar i portar menjar cap al niu. En d'altres paraules, esperem poder connectar mecanísticament les dinàmiques observades amb els elements que expliquen la base dels fenòmens d'intel·ligència col·lectiva, com ara la densitat, i els moviments i interaccions dels agents. Ja tenim la infraestructura en

marxa i alguns primers resultats (fig. 5), ens queda ara un llarg camí de la mà de les nostres amigues formigues, ple d'emocions i descoberta científica.

Agraïments

El treball aquí redactat forma part d'una iniciativa excel·lent que permet fomentar la cultura científica i coordinada entre l'Ajuntament de Mataró (Departament de Cultura) i la revista *Atzavara*. Agraïm a tot l'equip del Grup d'Ecologia Teòrica i Computacional del CEAB-CSIC per la seva passió encomanadissa, i per les discussions i visions constructives, però sempre crítiques de tot el que s'hi fa, on cal també sumar-hi Dani Campos i Vicenç Méndez del Departament de Física de la UAB, amb qui col·laborem estretament en aquestes qüestions. Dins del Grup TEC del CEAB-CSIC, volem agrair en particular a Meritxell Genovart i Roger Lloret-Cabot per la seva ajuda en la realització dels experiments i manteniment de les colònies, i a Joan Garriga per la seva feina en el postprocessat de les dades. També agrair a en Francesc Xavier Coloma totes les seves hores extres dedicades a millorar els nostres sistemes de seguiment d'organismes (òptica, electrònica, programari). Finalment, voldríem agrair en Xavier Espadaler (mirmecòleg, ecòleg comportamental) del CREA la seva generositat i motivació, i la seva inestimable ajuda a recollir colònies de formigues del camp. Ell és qui ens va dur cap a *Aphaenogaster senilis*. Finalment, agrair Ricard V Solé del laboratori de Sistemes Complexos a la UPF per ser font constant d'inspiració. La recerca aquí explicada s'ha desenvolupat en el marc del projecte del Programa Estatal I+D+i (MINECO) amb referència GL2016-78156-C2-1-R.

Referències

- Adler, F.R. i Gordon D.M. 1992. Information, collection and spread by networks of patrolling ants. *American Naturalist*, 140: 373.
<https://doi.org/10.1086/285418>
- Bonabeau, E. 1996. Marginally Stable Swarms Are Flexible and Efficient. *Journal de Physique I*, 6(2): 309-324.
<https://doi.org/10.1051/jp1:1996151>
- Bonabeau, E. 1997. Flexibility at the Edge of Chaos: a Clear Example from Foraging in Ants. *Acta Biotheoretica*, 45: 29-50.
<https://doi.org/10.1023/A:1000259222500>
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L. 1998. The synchronization of recruitment-based activities in ants. *Biosystems*, 45(3): 195-211.
[https://doi.org/10.1016/S0303-2647\(98\)00004-5](https://doi.org/10.1016/S0303-2647(98)00004-5)
- Boulay, R., Hefetz, A., Cerdá, X., Devers, S., Francke, W., Twele, R. i Lenoir, A. 2007. Production of sexuals in a fission-performing ant: dual effects of queen pheromones and colony size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:1531-1541.
<https://doi.org/10.1007/s00265-007-0385-3>
- Bulova, S., Purce, K., Khodak, P. *et al.*, 2016. Into the black and back: the ecology of brain investment in Neotropical army ants (Formicidae: Dorylinae). *Scientist Naturalist*, 103: 31.
- Campos, D., Bartumeus, F., Méndez, V., Espadaler, X. 2014 Reorientation patterns in central-place foraging: internal clocks and klinokinesis. *J. R. Soc. Interface*, 11: 20130859.
<https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0859>
- Campos, D., Bartumeus, F., Méndez, V., Andrade J.S. Jr., Espadaler, X. 2016. Variability in individual activity bursts improves ant foraging success. *Journal of the Royal Society Interface*, 13: 20160856.
<https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0856>
- Caut, S., Barroso A., Cerdá X., Amor F., Boulay R.R. 2013. A year in an ant's life: Opportunism and seasonal variation in the foraging ecology of *Aphaenogaster senilis*. *Écoscience* 20(1): 19-27.
<https://doi.org/10.2980/20-1-3559>
- Cerdá, X., Angulo, E., Boulay, R. *et al.*, 2009. Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 551-562.
- Choe, J. 2012. *Secrets Lives of Ants*. JHU Press.
- Czaczkes, T.J. 2018. Using T- and Y-mazes in myrmecology and elsewhere: a practical guide. *Insect Sociaux*, 65: 213-224.
<https://doi.org/10.1007/s00040-018-0621-z>
- Deneubourg J.L., Aron S., Goss S., Pasteels J., Duerinck G. 1986. Random behavior, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica*, 22D.
[https://doi.org/10.1016/0167-2789\(86\)90239-3](https://doi.org/10.1016/0167-2789(86)90239-3)
- Derrida, B., Stauffer, D. 1986. Phase transitions in two-dimensional Kauffman cellular automata. *Europhysics Letters*, 2(10): 739-745.
<https://doi.org/10.1209/0295-5075/2/10/001>
- d'Etorre, P., Lenoir, A. 2010. Nestmate recognition. In: Lach, L., Parr, C., Abbott, K. (eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.003.0011>
- Dorigo, M., di Caro, G., Gambardella, L.M. 1999a. Ant algorithms for discrete optimization. *Artificial Life*, 5(2):137-172.
<https://doi.org/10.1162/106454699568728>
- Dorigo, M., di Caro, G. 1999b. The Ant Colony Optimization meta-heuristic. In: D. Corne, M. Dorigo i F. Glover (eds.), *New Ideas in Optimization*. McGraw Hill, London, UK, pp. 11-32.
- Draft, R.W., McGill, M.R., Kapoor, V., Murthy, V.N., 2018. Carpenter ants use diverse antennae sampling strategies to track odor trails. *Journal of Experimental Biology*, 221: jeb185124.
<http://doi.org/10.1242/jeb.185124>
- Economio E.P., Narula N., Friedman N.R., Weiser M.D., Guénard B. 2018. Macroecology and macroevolution of the latitudinal diversity gradient in ants. *Nature Communications*, 9: 1778
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-04218-4>
- Florian M.S., Croizer R.H., Schlick-Steiner B.C. 2010. Colony structure. In: Lach L., Parr C., i Abbott K. (eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press.
- Frasnelli, E., Iakovlev, I., Reznikova, Z. 2012. Asymmetry in antennal contacts during trophallaxis in ants. *Behavioural Brain Research*, 232(1): 7-12.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.03.014>
- Gordon, D.M. 1999. *Ants At Work: How An Insect Society Is Organized*. The Free Press.
- Gordon, D.M. 2010. *Ant Encounters: Interaction Networks and Colony Behavior. Primers in Complexity Science*. Princeton University Press.
<https://doi.org/10.1515/9781400835447>
- Gordon D.M., Goodwin B.C., Trainor L.E.H. 1992. A parallel distributed model of the behaviour of ant colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 156: 293.
[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80677-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80677-0)
- Gordon D.G., Iliş I., Traniello J.F.A. 2017. Behavior, brain, and morphology in a complex insect society: trait integration and social evolution in the exceptionally polymorphic ant *Pheidole rhea*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71: 166.
<https://doi.org/10.1007/s00265-017-2396-z>
- Greenwald, E., Eckmann, J.-P., Feinerman, O. 2019. Colony entropy-Allocation of goods in ant colonies. *PLoS Computational Biology*, 15(8): e1006925.
<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006925>
- Hofstadter, D. 1979. *Gödel, Escher, Bach*. Harvester Press, Brighton.
- Hölldobler, B. i Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Springer, Berlin.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>
- Kahneman, D., Tversky, A. 1979. Prospect theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica*, 47:263-291.
<https://doi.org/10.2307/1914185>
- Kauffman, S.A. 1969. Metabolic stability and epigenesis in randomly constructed genetic nets. *Journal of Theoretical Biology*, 22(3): 437-467.
- Keller, L.E., Gordon 2010. *The lives of ants*. Oxford University Press.
- Lach, L., Parr, C., Abbott, K. (eds.). 2010. *Ant Ecology*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.001.0001>
- Mittelstaedt, H. 1983. The role of multimodal convergence in homing by path integration. *Fortschritte der Zoologie*, 28: 197-212.
- Lenoir, A., Cuisset, D. Hefetz 2001. Effects of social isolation on hydrocarbon pattern and nestmate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 48: 101-109.
<https://doi.org/10.1007/PL00001751>
- Luque B and Solé RV (1997) Phase transitions in random networks: Simple analytic determination of critical points. *Physical Review E*, 55(1): 257-260.
<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.55.257>
- Luque, B., Ballesteros, F., Fernández, M. 2005. Variances as order parameter and complexity measure for random Boolean networks. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 38: 1031.
<https://doi.org/10.1088/0305-4470/38/5/005>
- Miramontes O., Solé R.V., Goodwin B.C. 1993. Collective

- behaviour of random activated mobile cellular automata. *Physica D*, 63:145.
[https://doi.org/10.1016/0167-2789\(93\)90152-Q](https://doi.org/10.1016/0167-2789(93)90152-Q)
- Miramontes, O. 1995. Order-disorder transitions in the behaviour of ant societies. *Complexity*, 1: 56.
- Müller, M., Wehner, R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 85(14): 5287-5290.
<https://doi.org/10.1073/pnas.85.14.5287>
- Planqué, R., van den Berg, J.B., Franks, N.R. 2010. Recruitment Strategies and Colony Size in Ants. *PLoS ONE*, 5(8): e11664.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011664>
- Peeters, C. Molet, M. 2010. Colonial reproduction and life histories. In: Lach L., Parr C., i Abbott K. (eds.), *Ant Ecology*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.003.0009>
- Piñero, J., Solé, R.V. 2019. Statistical physics of brains. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374: 20180376.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0376>
- Reznikova, Z.I. 2017. Ant “Language” Gives Insight into Studying Animal Numerical Competence. In: *Studying Animal Languages Without Translation: An Insight from Ants*, pp. 73-92. Springer-Verlag.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-44918-0_6
- Ryabko, B.Y., Reznikova Z.I. 2009. The use of ideas of information theory for studying “language” and intelligence in ants. *Entropy*, 11: 836-853.
- Sharma, K.R., Enzmann, B.L., Schmidt, Y., Moore, D., Jones, G.R., Parker, J., Berger, S.L., Reinberg, D., Zwiebel, L.J., Breit, B., Liebig, J., Ray, A. 2015. Cuticular Hydrocarbon Pheromones for Social Behavior and Their Coding in the Ant Antenna. *Cell Reports*, 12(8): 1261-1271.
<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.07.031>
- Signorotti, L., Jaisson, P., d’Ettorre, P. 2014. Larval memory affects adult nest-mate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis*. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132579.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2579>
- Solé, R.V., Manrubia, S. 1993. *Orden y caos en sistemas complejos*. Edicions UPC.
- Solé, R.V., Manrubia, S., Luque, B., Delgado, J., Bascompte, J. 1996. Phase transitions and complex systems. *Complexity*, 1(13): 13-26.
<https://doi.org/10.1002/cplx.6130010405>
- Solé, R.V., Miramontes, O., Goodwin, B.C. 1993. Oscillations and chaos in ant societies. *Journal of Theoretical Biology*, 161: 343.
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1993.1060>
- Solé, R.V., Miramontes, O. 1995. Information at the edge of chaos in fluid neural networks. *Physica D*, 80:171.
[https://doi.org/10.1016/0167-2789\(95\)90075-6](https://doi.org/10.1016/0167-2789(95)90075-6)
- Solé, R.V., Goodwin, B.C. 2000. *Ants, brains, and chaos. In: Signs of life: how complexity pervades biology*. Basic Books, NY, USA.
- Solé, R.V., Moses, M., Forrest, S. 2019. Liquid brains, solid brains. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374: 20190040.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0040>
- Ulrich, Y., Saragosti, J., Tokita, C.K., Tarnita, C.E., Kronauer D. 2018. Fitness benefits and emergent division of labour at the onset of group living. *Nature*, 560(7720): 635-638.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0422-6>
- Wehner, R. 1992. Arthropods. In: Papi F. (eds.), *Animal Homing*. Chapman & Hall Animal Behaviour Series. Springer, Dordrecht.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-1588-9_3
- Wehner, R., Papi F. (ed.). 1992. *Animal Navigation*, Chapman and Hall, London, pp. 45-144.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-1588-9_3
- Wehner, R., Wehner, S. 1986. Path integration in desert ants: approaching a long standing puzzle in insect navigation. *Monitore Zoologico Italiano*, (NS) 20: 309-331
- Wendt, S., Strunk, K.S., Heinze, J., Roider, A., Czaczkes, T.J. 2019. Positive and negative incentive contrasts lead to relative value perception in ants. *eLife*, 8: e45450
<https://doi.org/10.7554/eLife.45450>
- Wilson, E.O. 1971. *The insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Wolf, H., Wehner, R. 2000. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Experimental Biology*, 203(5): 857-868.