



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

MODELOS ESTADÍSTICOS DE DIFUSIÓN EN  
AMBIENTES DESORDENADOS.  
APLICACIÓN AL FORRAJE Y DISPERSIÓN  
DE SEMILLAS EN SELVAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

FÍSICO

P R E S E N T A :

OLIVER XAVIER LÓPEZ CORONA

TUTOR: DR. DENIS PIERRE BOYER

2007





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

<p>1. Datos del alumno López Corona Oliver Xavier 55945260 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Físico 097582715</p>
<p>2. Datos del tutor Doctor Denis Pierre Boyer</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Doctor Pablo Padilla Longoria</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 Doctor Carlos Villareal Luján</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 Doctora María de Lourdes Esteva Peralta</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 M. en C. Elvia María Ramírez Carrillo</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito Modelos estadísticos de difusión en ambientes desordenados. Aplicación al forrajeo y dispersión de semillas en selvas. 96 2007</p>

**A mis padres, y a mi cavernicolita**

## **Agradecimientos.**

Al CONACyT por haberme otorgado la beca que hizo posible el desarrollo de este proyecto. Al Instituto de Física de la UNAM, por haberme brindado su infraestructura y su apoyo económico, por medio del presupuesto operativo otorgado al Dr. Denis Boyer.

Al programa de becas PRONABES por el apoyo económico que me brindo durante mis estudios de licenciatura.

Al grupo de Biomatemáticas, en especial a la Dra. Luordes Esteva, de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por la beca que me permitió asistir a la VIII Escuela de Biomatemáticas, donde expandí mi visión de la ecología y las matemáticas

Al doctor Denis Boyer, por haber sido un tutor paciente, siempre ejemplo de trabajo y profesionalismo. Por apoyarme, sabiendo llevarme en todo momento de la investigación. Gracias por siempre buscar que tuviera los recursos materiales desde equipo de computo, becas y oportunidades.

A los doctores Pablo Padilla, Lourdes Esteva, Carlos Villareal y a la M. en C. Elvia Ramírez, por aceptar ser sinodales en este trabajo, por su tiempo y por sus comentarios que contribuyeron a mejorar la calidad del mismo.

A los doctores Victor Magaña y Rolando Castillo por abrirme las puertas de sus laboratorios y por su comprensión

Al doctor Gustavo Cruz, uno de los mejores y más comprometidos maestros que tuve en la carrera y a quien debo en buena medida mi formación científica. Gracias por forzarme a dar siempre más.

Al doctor Sergio Mendoza, por abrirme las puertas del mundo del GNU/linux y del software libre. Por todas las horas en que me ayudo para transitar a ese mundo sin decirme RTFM. Por ser para mi un ejemplo a seguir y por su amistad.

Finalmente, gracias a mi familia y amigos por su afecto y apoyo.

# Índice general.

Agradecimientos.....	III
0 <b>Resumen</b> .....	1
1 <b>Introducción</b> .....	2
2 <b>Las caminatas aleatorias y su aplicación al forrajeo animal.</b>	
2.1 Caminatas aleatorias.....	5
2.1.2 Difusión normal.....	6
2.1.3 Difusión anómala.....	10
2.2 Dispersión de semillas.....	15
2.3 Patrones de forrajeo invariantes de escala.....	19
3 <b>Objetivos</b> .....	27
4 <b>Método Numérico.</b>	
4.1 Caracterización del patrón de forrajeo.....	28
4.1.1 Corridas.....	30
4.1.2 Determinación de los intervalos de tiempo.....	31
4.1.3 Desplazamiento cuadrático como función del tiempo.....	32
4.1.4 Histogramas del desplazamiento.....	33
5 <b>Resultados del modelo de un caminante forrajeador con mapas mentales.</b>	
5.1 Trayectorias típicas.....	34
5.2 El Tiempo como función del número de pasos.....	36
5.3 Desplazamiento cuadrático como función del tiempo.....	42
5.4 Histogramas del desplazamiento.....	46
6 <b>Un modelo de dinámica de selvas basado en la dispersión de semillas.</b>	
6.1 Resultados.....	59
7 <b>Discusión y conclusiones</b> .....	71
8 <b>Apéndice</b> .....	77
9 <b>Referencias</b> .....	85

## 0. Resumen.

En este trabajo modelamos la interacción de un animal forrajeador: los monos araña (*Ateles geoffroyi*), con un medio ambiente desordenado: un bosque tropical. El modelo considera a los monos como caminantes deterministas, dotados de mapas mentales, que se mueven de un árbol a otro buscando comida según un criterio de minimización local.

Mediante la obtención cuidadosa del desplazamiento cuadrático medio para el desplazamiento de los monos, construimos las curvas de dispersión correspondientes. Ambos, el desplazamiento cuadrático medio y las curvas de dispersión, presentaron leyes de potencia, robustas respecto del parámetro libre del modelo, la inhomogeneidad del bosque ( $\beta$ ). Estas leyes de potencia:  $\langle R^2 \rangle \sim T^{1.2}$ ,  $P(x, T) \sim x^{-4}$ ; están relacionadas respectivamente con un carácter superdifusivo en el sistema y con la dispersión de largo alcance. Los resultados anteriores se validaron mediante la comparación con datos de campo disponibles, encontrando un buen acuerdo entre ambos.

Acoplando al modelo de caminatas un modelo simple de bosque, se estudió el efecto que sobre la estructura espacial del medio tienen los patrones de forrajeo de los monos. Analizando la biomasa promedio del bosque como función de la competencia entre semillas, encontramos la existencia de dos máximos no esperados: uno en un factor de competencia  $k_{max}=7$ , relacionado con posibles fenómenos de colonización; y otro meta-estable en  $k_{max}=58$ . Por otro lado, se obtuvo la distribución de tamaño de parches de vegetación, la cual presenta una insipiente ley de potencia  $P(k) \sim k^{-3}$ . Del estudio del espectro de potencia de la biomasa, encontramos que sigue un proceso  $1/f^\lambda$ , con  $\lambda=1.4$ . De esta forma nuestro trabajo sugiere que los bosques tropicales, entendidos como sistemas fuera de equilibrio, disipativos y con muchos grados de libertad espaciales; pueden alcanzar estados de criticalidad auto-organizada. Además constituye una evidencia, de la relación general entre la existencia de leyes de escalamiento en la estructura espacial y leyes de escalamiento dinámicas.

## 1. Introducción.

De manera resumida, la Ecología es el estudio a escala macroscópica, de las interacciones entre organismos vivos, así como entre estos y su medio.

Una parte central de la Ecología es el estudio de la dispersión de plantas y de animales, dentro de la cual se ha reconocido que es crucial estudiar los patrones espaciales de dispersión. El entendimiento de estos patrones, que se reflejan en las curvas de dispersión, conllevan una mejor comprensión de la estructura y dinámica de las poblaciones que las producen. (Tilman y Kareiva, 1997).

Por otro lado, se ha observado que entre los agentes dispersores en bosques tropicales, los primates son algunos de los de mayor importancia y se ha relacionado sus patrones de forrajeo con curvas de dispersión con colas anchas, las que a su vez dan lugar a eventos de dispersión de gran alcance (Wehncke et al. 2003; Ramos-Fernández et al. 2004; Boyer et al. 2006).

En acuerdo con lo anterior, uno de los objetivos principales de este trabajo es la construcción de las curvas de dispersión producidas por los patrones de forrajeo de los monos, al moverse en bosques con diferentes estructuras espaciales. Esto permitirá por un lado conocer el efecto que tiene la estructura del bosque, sobre los patrones de forrajeo de los monos; al tiempo que nos proporcionará un mejor entendimiento de la dispersión de gran alcance., lo cual es importante debido a la dificultad de este estudio por métodos tradicionales (Muller-Landau., 2000).

En esta tesis usamos un modelo estadístico que busca describir la interacción de un organismo forrajeador, como los monos araña (*Ateles geoffroyi*), con un medio de estructura espacial compleja, un bosque tropical (Boyer et al. 2006). Para ello aproximamos el problema ecológico, con el de una partícula que se difunde en un medio desordenado. Se sabe que en este tipo de problemas se pueden presentar difusiones anómalas (que no siguen una distribución normal), que surgen ya sea de la estructura espacial del medio, o bien de la existencia de correlaciones de largo alcance (Bouchaud y Georges 1995).

El modelo consiste en un caminante determinista que conoce la localización y contenido de comida de

su interés (Sigg y Stolba, 1981; Janson 1998), es decir que está dotado de mapas mentales. El caminante se mueve entre árboles con diferentes contenidos de comida  $k$ , distribuidos según una función  $P(k) \sim k^{-\beta}$ ; donde  $3.0 \leq \beta \leq 4.5$  (Condit et al. 2000; Enquist y Niklas, 2001; Niklas et al. 2003) es el parámetro libre del modelo que determina la estructura espacial del bosque y representa la inhomogeneidad del medio. El caminante minimiza a cada paso la distancia a recorrer para conseguir la mayor cantidad de alimento posible.

Usando este modelo construiremos primero el desplazamiento cuadrático medio de los monos, para con él obtener las curvas de dispersión. Habiendo hecho esto procederemos a buscar la posible existencia de leyes de potencia en dichas curvas y en caso de existir, determinaremos bajo que condiciones se presentan. Finalmente buscaremos validar nuestros resultados mediante la comparación de las curvas obtenidas del modelo con datos de campo (Wehncke et al. 2003).

Como un segundo objetivo general, estudiaremos el efecto que tienen los patrones de forrajeo de los monos, sobre la estructura espacial del bosque.

Para este fin acoplaremos el modelo desarrollado de caminantes, con un modelo bastante simplificado de dinámica de bosque; que a pesar de las aproximaciones que tiene, busca conservar dos elementos claves: por un lado tenemos la competencia por los recursos cerca del árbol progenitor y por otro lado la competencia en el sitio de dispersión. Esto impone una cota al número de árboles que puede haber en un mismo parche de vegetación y que consideramos como el factor  $k_{max}$ .

Nuestro estudio sobre la dinámica del bosque comenzará con un análisis sobre el comportamiento de la biomasa promedio como función de la competencia ( $k_{max}$ ). Como en el caso de las curvas de dispersión nos interesa averiguar si existen leyes de potencia, pues esto nos establecerá la estructura espacial propia del bosque.

Posteriormente enfocamos la atención en el espectro de potencia de esta biomasa, en particular para determinar si este espectro decae como una ley de potencia y de ser el caso cual es el exponente

característico. Finalmente integraremos todos estos análisis en el contexto más general de los sistemas, espacialmente extendidos con criticalidad auto-organizada (Bak y Chen, 1991, Solé y Manrubia, 1995). La estructura general de la tesis busca establecer en el capítulo 2 las bases conceptuales bajo las cuales nos vamos a mover. En este capítulo atenderemos en primera instancia la teoría general de las caminatas aleatorias y más en específico de la difusión anómala. Posteriormente se hará una exposición de los aspectos biológicos relacionados a nuestro problema y finalizaremos presentando resultados anteriores obtenidos con el modelo usado de caminantes. El capítulo 3 es la mera presentación de los objetivos particulares de la tesis, mientras que el capítulo 4 pretende hacer una presentación clara del método numérico usado en el estudio. Por su parte los capítulos 5 y 6 presentan los resultados de los objetivos generales de la tesis y el capítulo 7 constituye la discusión y conclusiones del trabajo. En el apéndice se incluyen algunos ejemplos de los programas usados, pero si el lector requiere tener acceso a algún programa no incluido en el apéndice, puede solicitarle al autor una copia de los códigos fuentes en su correo electrónico. Esta tesis, así como los programas usados en su elaboración, están disponibles al lector bajo la siguiente declaración de derechos de autor:

*Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Se otorga permiso para copiar, distribuir y/o modificar este documento; así como para usar los resultados en él contenidos, sin necesidad de avisar al autor; bajo los términos de la Licencia de documentación Libre de GNU, Versión 2.0 o cualquier otra posterior publicada por la Fundación de Software Libre (Free Software Foundation); con no secciones Invariantes, con no textos de la cubierta frontal y con no textos de la cubierta trasera. Para información acerca de la Fundación de Software Libre y sus licencias visitar <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>*

## 0. Resumen.

En este trabajo modelamos la interacción de un animal forrajeador: los monos araña (*Ateles geoffroyi*), con un medio ambiente desordenado: un bosque tropical. El modelo considera a los monos como caminantes deterministas, dotados de mapas mentales, que se mueven de un árbol a otro buscando comida según un criterio de minimización local.

Mediante la obtención cuidadosa del desplazamiento cuadrático medio para el desplazamiento de los monos, construimos las curvas de dispersión correspondientes. Ambos, el desplazamiento cuadrático medio y las curvas de dispersión, presentaron leyes de potencia, robustas respecto del parámetro libre del modelo, la inhomogeneidad del bosque ( $\beta$ ). Estas leyes de potencia:  $\langle R^2 \rangle \sim T^{1.2}$ ,  $P(x, T) \sim x^{-4}$ ; están relacionadas respectivamente con un carácter superdifusivo en el sistema y con la dispersión de largo alcance. Los resultados anteriores se validaron mediante la comparación con datos de campo disponibles, encontrando un buen acuerdo entre ambos.

Acoplando al modelo de caminatas un modelo simple de bosque, se estudió el efecto que sobre la estructura espacial del medio tienen los patrones de forrajeo de los monos. Analizando la biomasa promedio del bosque como función de la competencia entre semillas, encontramos la existencia de dos máximos no esperados: uno en un factor de competencia  $k_{max}=7$ , relacionado con posibles fenómenos de colonización; y otro meta-estable en  $k_{max}=58$ . Por otro lado, se obtuvo la distribución de tamaño de parches de vegetación, la cual presenta una insipiente ley de potencia  $P(k) \sim k^{-3}$ . Del estudio del espectro de potencia de la biomasa, encontramos que sigue un proceso  $1/f^\lambda$ , con  $\lambda=1.4$ . De esta forma nuestro trabajo sugiere que los bosques tropicales, entendidos como sistemas fuera de equilibrio, disipativos y con muchos grados de libertad espaciales; pueden alcanzar estados de criticalidad auto-organizada. Además constituye una evidencia, de la relación general entre la existencia de leyes de escalamiento en la estructura espacial y leyes de escalamiento dinámicas.

## 1. Introducción.

De manera resumida, la Ecología es el estudio a escala macroscópica, de las interacciones entre organismos vivos, así como entre estos y su medio.

Una parte central de la Ecología es el estudio de la dispersión de plantas y de animales, dentro de la cual se ha reconocido que es crucial estudiar los patrones espaciales de dispersión. El entendimiento de estos patrones, que se reflejan en las curvas de dispersión, conllevan una mejor comprensión de la estructura y dinámica de las poblaciones que las producen. (Tilman y Kareiva, 1997).

Por otro lado, se ha observado que entre los agentes dispersores en bosques tropicales, los primates son algunos de los de mayor importancia y se ha relacionado sus patrones de forrajeo con curvas de dispersión con colas anchas, las que a su vez dan lugar a eventos de dispersión de gran alcance (Wehncke et al. 2003; Ramos-Fernández et al. 2004; Boyer et al. 2006).

En acuerdo con lo anterior, uno de los objetivos principales de este trabajo es la construcción de las curvas de dispersión producidas por los patrones de forrajeo de los monos, al moverse en bosques con diferentes estructuras espaciales. Esto permitirá por un lado conocer el efecto que tiene la estructura del bosque, sobre los patrones de forrajeo de los monos; al tiempo que nos proporcionará un mejor entendimiento de la dispersión de gran alcance., lo cual es importante debido a la dificultad de este estudio por métodos tradicionales (Muller-Landau., 2000).

En esta tesis usamos un modelo estadístico que busca describir la interacción de un organismo forrajeador, como los monos araña (*Ateles geoffroyi*), con un medio de estructura espacial compleja, un bosque tropical (Boyer et al. 2006). Para ello aproximamos el problema ecológico, con el de una partícula que se difunde en un medio desordenado. Se sabe que en este tipo de problemas se pueden presentar difusiones anómalas (que no siguen una distribución normal), que surgen ya sea de la estructura espacial del medio, o bien de la existencia de correlaciones de largo alcance (Bouchaud y Georges 1995).

El modelo consiste en un caminante determinista que conoce la localización y contenido de comida de

su interés (Sigg y Stolba, 1981; Janson 1998), es decir que está dotado de mapas mentales. El caminante se mueve entre árboles con diferentes contenidos de comida  $k$ , distribuidos según una función  $P(k) \sim k^{-\beta}$ ; donde  $3.0 \leq \beta \leq 4.5$  (Condit et al. 2000; Enquist y Niklas, 2001; Niklas et al. 2003) es el parámetro libre del modelo que determina la estructura espacial del bosque y representa la inhomogeneidad del medio. El caminante minimiza a cada paso la distancia a recorrer para conseguir la mayor cantidad de alimento posible.

Usando este modelo construiremos primero el desplazamiento cuadrático medio de los monos, para con él obtener las curvas de dispersión. Habiendo hecho esto procederemos a buscar la posible existencia de leyes de potencia en dichas curvas y en caso de existir, determinaremos bajo que condiciones se presentan. Finalmente buscaremos validar nuestros resultados mediante la comparación de las curvas obtenidas del modelo con datos de campo (Wehncke et al. 2003).

Como un segundo objetivo general, estudiaremos el efecto que tienen los patrones de forrajeo de los monos, sobre la estructura espacial del bosque.

Para este fin acoplaremos el modelo desarrollado de caminantes, con un modelo bastante simplificado de dinámica de bosque; que a pesar de las aproximaciones que tiene, busca conservar dos elementos claves: por un lado tenemos la competencia por los recursos cerca del árbol progenitor y por otro lado la competencia en el sitio de dispersión. Esto impone una cota al número de árboles que puede haber en un mismo parche de vegetación y que consideramos como el factor  $k_{max}$ .

Nuestro estudio sobre la dinámica del bosque comenzará con un análisis sobre el comportamiento de la biomasa promedio como función de la competencia ( $k_{max}$ ). Como en el caso de las curvas de dispersión nos interesa averiguar si existen leyes de potencia, pues esto nos establecerá la estructura espacial propia del bosque.

Posteriormente enfocamos la atención en el espectro de potencia de esta biomasa, en particular para determinar si este espectro decae como una ley de potencia y de ser el caso cual es el exponente

característico. Finalmente integraremos todos estos análisis en el contexto más general de los sistemas, espacialmente extendidos con criticalidad auto-organizada (Bak y Chen, 1991, Solé y Manrubia, 1995). La estructura general de la tesis busca establecer en el capítulo 2 las bases conceptuales bajo las cuales nos vamos a mover. En este capítulo atenderemos en primera instancia la teoría general de las caminatas aleatorias y más en específico de la difusión anómala. Posteriormente se hará un exposición de los aspectos biológicos relacionados a nuestro problema y finalizaremos presentando resultados anteriores obtenidos con el modelo usado de caminantes. El capítulo 3 es la mera presentaciones de los objetivos particulares de la tesis, mientras que el capítulo 4 pretende hacer una presentación clara del método numérico usado en el estudio. Por su parte los capítulos 5 y 6 presentan los resultados de los objetivos generales de la tesis y el capítulo 7 constituye la discusión y conclusiones del trabajo. En el apéndice se incluyen algunos ejemplos de los programas usados, pero si el lector requiere tener acceso a algún programa no incluido en el apéndice, puede solicitarle al autor una copia de los códigos fuentes en su correo electrónico. Esta tesis, así como los programas usados en su elaboración, están disponibles al lector bajo la siguiente declaración de derechos de autor:

*Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Se otorga permiso para copiar, distribuir y/o modificar este documento; así como para usar los resultados en él contenidos, sin necesidad de avisar al autor; bajo los términos de la Licencia de documentación Libre de GNU, Versión 2.0 o cualquier otra posterior publicada por la Fundación de Software Libre (Free Software Foundation); con no secciones Invariantes, con no textos de la cubierta frontal y con no textos de la cubierta trasera. Para información acerca de la Fundación de Software Libre y sus licencias visitar <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>*

---

## **2. Las caminatas aleatorias y su aplicación al forrajeo animal.**

Un borracho que quiere llegar a su casa, pero que a cada paso avanza en una dirección diferente, sin ninguna preferencia en particular, puede considerarse una caminata aleatoria. No obstante lo simple de este ejemplo, en la naturaleza se pueden encontrar muchos procesos donde un objeto se mueve de esta manera azarosa. En este capítulo teórico, veremos a las caminatas aleatorias como una abstracción de los procesos de difusión, de tal forma que su estudio nos permita entender cuando es que se produce una difusión anómala. Este adjetivo “anómala” se le da a una caminata cuando sus características estadísticas no coinciden con el prototipo idealizado del borracho, cuyo movimiento está descrito por una distribución de probabilidad gaussiana. Bajo la hipótesis de que la dispersión de largo alcance surge como una consecuencia de una difusión anómala, ligaremos la teoría de las difusiones anómalas con la de los patrones de dispersión de semillas en bosques tropicales.

### ***2.1 Caminatas aleatorias.***

El problema de la difusión de pequeñas partículas dentro de un medio homogéneo varios ordenes de magnitud mayor es conocido como movimiento browniano, en honor a su descubridor (Brown, R.), quien observó el movimiento azaroso del polen en una solución. Aunque este fenómeno fue descrito matemáticamente desde 1900 por Bachelier, fue Einstein en uno de sus artículos de 1905, quien lo aborda adecuadamente, desde un punto de vista físico, por primera vez.

En términos generales, los fenómenos de difusión se pueden pensar como procesos donde las partículas difusivas son tratadas como caminantes aleatorios cuyas posiciones estarán dadas por sumas discretas de variables aleatorias.

De manera más general el problema está caracterizado por la función de distribución de probabilidad de los pasos  $P(l_1, l_2, \dots, l_n)$  (donde  $l_i$  representa el vector del  $i$ -ésimo paso del caminante aleatorio, colocado inicialmente en el origen) y la función de probabilidad de los tiempos de espera  $Q(\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n)$  (donde  $\tau_i$  representa el tiempo transcurrido entre el paso  $i$  y el paso  $i+1$ ).

Si cada paso que da el caminante es estadísticamente independiente de los anteriores, entonces las funciones de probabilidad descritas arriba se puede expresar como un producto. En la presentación que sigue, nos enfocaremos en el caso unidimensional donde definimos a  $p(l)dl$  como la probabilidad de que un paso cualquiera tenga una longitud entre  $[l, l+dl]$  y  $q(\tau)d\tau$  como la probabilidad de que un tiempo de espera tenga una duración entre  $[\tau, \tau+d\tau]$ . En este contexto tendremos dos grandes clases de problemas, el de la difusión normal (incluye al movimiento browniano) y las difusiones anómalas.

A continuación presentamos una descripción estadística de ambos tipos de difusión, basados principalmente en Bouchaud y Georges (1995) y Chandrasekhar (1943)

### ***2.1.2 Difusión normal***

La difusión normal suele surgir cuando el sistema macroscópico, en el cual se difunde una partícula, es completamente isotrópico y homogéneo. Esto corresponde desde la perspectiva de caminatas aleatorias a garantizar que al sumar desplazamiento o pasos aleatorios, se satisfará el teorema del límite central (TLC).

La primera versión del TLC fue postulada por el matemático franco inglés Abraham de Moivre en un artículo publicado en 1733, en el cual uso la distribución normal para aproximar el número de veces que en un número muy grande de lanzamientos de

moneda sale cara. Sin embargo este resultado estaba demasiado avanzado a su época y hubo que esperar a que Pierre-Simon Laplace lo rescatara del olvido en su monumental trabajo *Théorie Analytique des Probabilités*, publicado en 1812. En este trabajo Laplace toma los resultados de Moivre y los expande, aproximando a la distribución binomial con una normal. Sin embargo, como pasó con de Moivre, la importancia del trabajo de Laplace sólo se entendió hasta principios del siguiente siglo, cuando en 1901 Aleksander Lyapunov mostró en su trabajo sobre el teorema, la manera precisa en que trabaja matemáticamente. La prueba formal del teorema corrió a cargo del gran matemático ruso Pafnuty Chebyshev junto con dos de sus estudiantes, el mismo Lyapunov y Andrei Markov.

Para entender el TLC, pensemos en un caso muy simple de caminata aleatoria, en la cual el caminante sólo se puede mover a la derecha o a la izquierda del origen sobre un línea recta, dando pasos unitarios (por simplicidad), independientes unos de otros y con la misma probabilidad  $\frac{1}{2}$  de ser a la derecha o a la izquierda.

Bajo estas condiciones, después de dar  $N$  pasos, el caminante puede estar en cualquiera de los puntos  $-N, -N+1, \dots, N-1, N$ . Dado que la probabilidad de cualquier secuencia de  $N$  pasos sera  $(1/2)^N$  entonces la probabilidad de que el caminante esté en la posición  $m$  después de  $N$  pasos  $W(m, N)$  será  $(1/2)^N$  veces el número de diferentes secuencias de pasos que llevaran a la posición  $m$  después de  $N$  pasos. Para lograr esto, aproximadamente  $(N+m)/2$  pasos deben haber sido dados a la derecha, mientras que el restante,  $(N-m)/2$ , a la izquierda. El número de estas distintas secuencias será entonces,  $N!/[1/2(N+m)]! [1/2(N-m)]!$ , con lo que:

$$W(m, N) = \frac{N!}{([1/2(N+m)]! [1/2(N-m)]!)} \left(\frac{1}{2}\right)^N$$

$$W(m, N) = C_{(N+m)/2}^N \left(\frac{1}{2}\right)^N.$$

Donde  $C_{(N+m)/2}^N$  es el símbolo de las combinaciones de  $N$  en  $\frac{N+m}{2}$ .

Esto corresponde a un proceso de Bernoulli, donde se puede demostrar que

$$1/2 \langle N+m \rangle = \frac{1}{2} N$$

$$\langle \left[ \frac{1}{2}(N+m) - \frac{1}{2}N \right]^2 \rangle = \frac{1}{4} N$$

$$\langle m \rangle = 0; \quad \langle m^2 \rangle = N.$$

Tanto en las líneas anteriores como en lo subsiguiente, hemos adoptado la notación de la física estadística de  $\langle \rangle$  para denotar un promedio.

Ahora bien, Si  $N$  es suficientemente grande y  $m \ll N$  entonces podemos usar la fórmula de Stirling.

$$\log(n!) = (n + \frac{1}{2}) \log(n) - n + \frac{1}{2} \log(2\pi) + O(n^{-1}), \text{ cuando } n \rightarrow \infty$$

$$\Rightarrow \log(W(m, N)) \approx (N + \frac{1}{2}) \log(N) - \frac{1}{2}(N+m+1) \log\left(\frac{N}{2}\left(1 + \frac{m}{N}\right)\right)$$

$$- \frac{1}{2}(N-m+1) \log\left(\frac{N}{2}\left(1 + \frac{m}{N}\right)\right) - \frac{1}{2} \log(2\pi) - N \log(2).$$

$$\text{Como } m \ll N \Rightarrow \log\left(1 \pm \frac{m}{N}\right) = \pm \frac{m}{N} - \frac{m^2}{2N^2} + O(m^3/N^3)$$

$$\Rightarrow \log(W(m, N)) \approx -\frac{1}{2} \log(N) - \frac{1}{2} \log(2\pi) - m^2/2N.$$

Cuando  $N$  es lo suficientemente grande, tenemos que

$$W(m, N) = (2\pi N)^{-1/2} e^{-m^2/2N},$$

lo que nos dice que  $W(m, N)$  tiene una forma asintótica para  $N$  muy grandes, en la

cual si hacemos el cambio de variable  $m=x/l$ , donde  $x$  es la posición del caminante inicialmente en el origen y  $l$  el tamaño de los pasos.

Podemos, a partir del ejemplo sencillo, enunciar el TLC para el caso general

### **Teorema del límite central (TLC)**

Sea  $l_1, \dots, l_N$  una sucesión de variables aleatorias independientes, definidas en el mismo espacio de probabilidad, tales que comparten la misma distribución de probabilidad para la cual los primeros dos momentos  $\langle l_i \rangle = \mu$ ,  $\langle l_i^2 \rangle = \sigma^2$  son finitos.

Entonces la distribución probabilidad de  $x_N = l_1 + \dots + l_N$  cuando  $N \rightarrow \infty$  tenderá a la distribución normal

$$W(x, \mu, \sigma, N) = \frac{1}{\sqrt{2\pi N(\sigma^2 - \mu^2)}} e^{-\frac{(x - N\mu)^2}{2(\sigma^2 - \mu^2)N}} \quad (1)$$

Supongamos además que todos los tiempos de espera son instantes de tamaño  $\tau_0$ , entonces el TLC nos asegura que si los pasos son estadísticamente independientes  $\langle l_i l_j \rangle - \langle l_i \rangle \langle l_j \rangle = 0$  y los dos primeros momentos  $\mu, \sigma$  son finitos, entonces la función de probabilidad de presencia  $W(x, t) = \langle \delta(\mu - x_N) \rangle$  del caminante, será una normal de la forma de la ecuación (1) de la que se puede deducir

$$\langle l \rangle = \mu \quad (2)$$

$$t = N \tau_0 \quad (3)$$

$$V = \mu / \tau_0 \quad (4)$$

$$\langle X_N \rangle = Vt \quad (5)$$

$$\sqrt{\langle X_N^2 \rangle - \langle X_N \rangle^2} \sim t^{1/2} \quad (5)$$

Se puede definir el coeficiente de difusión como:

$$D = \frac{\langle l^2 \rangle - \langle l \rangle^2}{2\tau_0} \quad (7)$$

En el caso más específico donde por efectos de isotropía del medio, la velocidad de difusión sea tan pequeña que se puede considerar que  $V=0$ , tendremos que se satisface la ecuación de difusión:

$$\frac{\partial W}{\partial t} = D \frac{\partial^2 W}{\partial x^2}. \quad (8)$$

En cuanto a la función de probabilidad de los tiempos de espera, tendremos que el TLC seguirá satisfaciéndose con tal de que el primer momento  $\langle \tau \rangle$  sea finito.

Es necesario resaltar la importancia del resultado de la ec. (5) que establece que el desplazamiento de una partícula  $\sqrt{\langle X_N^2 \rangle}$  crece como la raíz cuadrada del tiempo, pues será la característica más reconocible de una difusión normal.

Por su parte las difusiones anómalas pueden surgir por varias razones. Por ejemplo, cuando el medio en el cual esta embebida la partícula difusiva es inhomogéneo o bien cuando existen trampas en las cuales la partícula permanece por largos periodos de tiempo (fenómeno de trapeo). En nuestro caso, estudiaremos sistemas inhomogeneos que puedan ser modelados como medios desordenados y en los cuales efectivamente existe un fenómeno de trapeo. Pensando de nuevo en términos de caminatas aleatorias, ahora estamos considerando el caso en que por alguna razón no se satisface el TLC.

### **2.1.3 Difusión anómala**

Este tipo de difusión aparece principalmente cuando en las funciones de probabilidad para los pasos y tiempos de espera del caminante:  $P(l)$  y  $Q(\tau)$  son anchas, lo que definiremos más adelante, debido a grandes fluctuaciones en los valores de las

variables aleatorias. Otro mecanismo independiente del anterior es cuando entre pasos existen correlaciones de largo alcance.

En estos casos las ecuaciones de la (2)-(6) dejan de ser válidas. En particular se pierde la ley de la raíz cuadrada del tiempo en la ecuación (5), lo cual significa que el fenómeno puede ser superdifusivo o subdifusivo.

*a) Distribuciones de pasos anchas.*

La distribución de las longitudes de pasos  $P(l)$  es ancha cuando decrece asintóticamente como  $l^{-(1+\mu)}$ ,  $\mu$  un índice tal que  $0 < \mu < 2$ . En estos casos, el segundo momento de las distribuciones diverge  $\langle l^2 \rangle = \infty$  por tanto no se puede definir un coeficiente de difusión como en (6). En dichos casos las caminatas son conocidas como procesos o vuelos de Lévy, en los que la función de probabilidad de presencia

$P(x, t)$  tiene una forma límite no gaussiana, conocida como distribución de Lévy,  $L_\mu(x, t)$ .

Sea  $X_N = \sum_{i=1}^N l_i$  una suma de variables aleatorias independientes que se distribuyen según la ley de distribución  $\rho(l)$ . Cuando  $N$  es grande (Laplace, 1812), la probabilidad que  $X_N$  este en el intervalo  $[X, X+dX]$ ,  $W(X_N)$ , se escribe como:

$$W(X) = \int_{-\infty}^{\infty} dl_1 \rho(l_1) \int_{-\infty}^{\infty} dl_2 \rho(l_2) \dots \int_{-\infty}^{\infty} dl_N \rho(l_N) \delta(X - l_1 - \dots - l_N).$$

$$\text{Usando la igualdad } \delta(l) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{iql} dq,$$

$$\text{se obtiene } P(x) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{iqx} dq \left[ \int_{-\infty}^{\infty} \rho(l) e^{-iql} dl \right]^N.$$

Si  $0 < \mu < 1$  entonces no se puede expandir la exponencial compleja en su serie de

Taylor pero se puede usar el hecho que  $\int_{-\infty}^{\infty} dl \rho(l) e^{-iq l} = 1 + \int_{-\infty}^{+\infty} \rho(l) (e^{-iq l} - 1) dl$ . Si el

segundo momento de la distribución es divergente entonces  $\rho(l)$  disminuye más lentamente que  $l^{-3}$  lo cual la define como una distribución ancha. De esta forma,

suponiendo que  $\rho(l) \approx \frac{A}{l^{1+\mu}}$  para  $l \gg 1$ , y suponiendo que hay simetría ( $\langle l \rangle = 0$ ), por

ejemplo se satisface  $\rho(l) = \rho(-l)$  y que  $0 < \mu < 1$ ; podemos escribir (Lévy y Khintchine, 1954),

$$\text{de donde se obtiene } \int_{-\infty}^{\infty} dl \rho(l) e^{-iq l} = 1 + A \left[ \int_0^{\infty} \frac{dl}{l^{1+\mu}} (e^{-iq l} - 1) + \int_0^{\infty} \frac{dl}{l^{1+\mu}} (e^{+iq l} - 1) \right]$$

$$\left[ \int_{-\infty}^{\infty} dl \rho(l) e^{-iq l} \right]^N = \left( 1 - \frac{C |q|^\mu}{N} \right)^N \text{ cuando } N \rightarrow \infty.$$

En el límite  $|q|^\mu \ll 1$  se obtiene  $\left[ \int dl \rho(l) e^{-iq l} \right]^N = e^{-C |q|^\mu N}$  con  $N |q|^\mu$  finito.

Si definimos  $\hat{L}_\mu(Q) = e^{-C |Q|^\mu N}$  como la transformada de Fourier de  $L_\mu$ , una función de

Lévy Obtenemos finalmente que

$$W(X) = \frac{1}{N^{1/\mu}} L_\mu \left( \frac{X}{N^{1/\mu}} \right). \quad (9)$$

Para  $1 < \mu < 2$ , se llega al mismo resultado. De lo anterior podemos resumir un

conjunto de resultados para  $0 < \mu < 2$ ,  $\langle X_N \rangle = 0$ ;  $X_N$  es del orden de  $N^{1/\mu}$  o bien de

$N \ln N$  para el caso  $\mu = 2$ . Además se obtiene que  $\sqrt{\langle X_N^2 \rangle} \sim N^{1/\mu}$  a diferencia de una

difusión normal para la cual  $\sqrt{\langle X_N^2 \rangle} \sim N^{1/2}$  lo que implica que el proceso es

superdifusivo ( $1/\mu > 1/2$ )

Para estos valores de  $\mu$  el proceso es de Lévy y está caracterizado de manera cualitativa como una caminata donde el caminante puede dar  $i$  pasos del mismo orden de magnitud, pero el paso  $i+1$  es varios ordenes de magnitud mayor que los anteriores. Luego el caminante vuelve a dar  $j$  pasos de la misma magnitud, para volver a dar el paso  $j+1$  de varios ordenes de magnitud mayor y así sucesivamente. Son estos pasos grandes, los que dan lugar a la superdifusión.

*b) Correlaciones de largo alcance.*

Un segundo mecanismo con el cual surge una difusión anómala es cuando los dos primeros momentos de la distribución de pasos son finitos pero existen correlaciones entre los pasos.

Se dice que los pasos  $k$  y  $k+n$  están correlacionados si

$$\langle l_k l_{k+n} \rangle \neq \langle l_k \rangle \langle l_{k+n} \rangle, \quad (10)$$

Si el proceso es estacionario se define la función de correlación para los pasos

$$C(n) = \langle l_k l_{k+n} \rangle - \langle l_k \rangle \langle l_{k+n} \rangle \quad (11)$$

De la misma forma en que al ser la distribución de pasos ancha (disminuye más lentamente que  $l^{-3}$  surge una difusión anómala, si  $C(n)$  disminuye más lentamente que  $n^{-1}$  digamos como  $n^{-y}$  con  $y < 1$ , la correlación es de largo alcance y también dará lugar a una difusión anómala.

En este caso no existe un tipo específico de distribución límite, sino que ésta dependerá de los valores y forma de la función de correlación. En una dimensión se puede demostrar que el desplazamiento cuadrático medio para un proceso simétrico

$\langle X_N \rangle = 0$  está dado por

$$\langle X_N^2 \rangle = NC(0) + 2 \sum_{k=1}^N (N-k)C(k). \quad (12)$$

En el que si tomamos el límite cuando  $N$  tiende a infinito y consideramos el caso continuo, sustituyendo la suma por una integral, entonces tenemos que el segundo término de (12) domina cuando  $C(n) \propto n^{-y}$  con  $y < 1$ , con lo que

$$\langle X_N^2 \rangle \sim N \int_0^N C(n) dn \sim \begin{cases} N^{2-y}; (y < 1) \\ N \ln N; (y = 1) \end{cases} \quad (13)$$

Que también es un proceso superdifusivo, pues  $X_n$  es mucho mayor que  $N^{1/2}$ . El caso límite  $y=0$  corresponde a un proceso “balístico” donde  $X_n \sim N$ . Un ejemplo importante de este tipo de procesos con correlaciones a largo alcance es el de las caminatas autoevitantes (Bouchard J.P. y Georges A. 1990) por su aplicación entre otros campos al estudio de polímeros.

### *c) Difusión en estructuras con trampas temporales.*

En esta última sección teórica sobre caminatas aleatorias, consideraremos el caso de una caminata aleatoria en una red regular en la que por alguna razón, el caminante tiene que esperar un tiempo  $\tau_i$  en cada sitio antes de dar el siguiente paso.

Suponemos que este tiempo de espera es una variable aleatoria independiente para cada paso que se puede escoger según una distribución  $Q(T)$ , que por simplicidad consideraremos independiente de la distribución de pasos  $P(l)$  Este caso de estudio está inmerso de dentro de las llamadas Caminatas Aleatorias en tiempo Continuo (CTRW) en sus siglas en inglés. Por otro lado, si los tiempos  $\tau_i$  están fijos para cada sitio  $i$ , se hablará entonces del problema de trampas, con desorden congelado. Hay que hacer notar que el caso de las CTRW es más simple que el de trampas con

desorden congelado, debido a que el tiempo total  $T$  de la caminata después de  $N$  pasos

será una suma de variables aleatorias independientes  $T = \sum_{n=1}^N \tau_n$ , como las estudiadas

en el inciso a) de esta sección, por lo cual veremos que de la forma en que decaiga  $Q(\tau)$  dependerá el tipo de difusión que habrá.

i) Si  $\langle \tau \rangle$  es finito, entonces  $T \sim N \langle T \rangle$  con lo que la difusión será normal a tiempos largos.

ii) Si  $Q(\tau)$  es ancha, es decir  $Q(\tau) \sim \tau^{-(1+\mu)}$  ( $\tau \rightarrow \infty$ ) con  $0 < \mu \leq 1$  tendremos

que  $T \sim \tau_0 N^{1/\mu}$  lo que da lugar a un proceso subdifusivo, donde se pasa en promedio mucho tiempo por sitio. El desplazamiento cuadrático medio esta dado por

$$\langle X_\alpha^2 \rangle = \begin{cases} \langle l_\alpha^2 \rangle (T/\tau)^\mu; & (0 < \mu < 1) \\ \langle l_\alpha^2 \rangle T / [\tau_0 \ln(T/\tau_0)]; & (\mu = 1) \end{cases} \quad (14)$$

se puede demostrar (Bouchaud y Georges, 1990) además que la probabilidad de  $P(T, N)$  que  $N$  pasos tarden un tiempo  $T$  es

$$P(T, N) \sim \frac{1}{\tau_0 N^\mu} L_\mu(T/\tau_0 N^\mu). \quad (15)$$

Se pueden aplicar las relaciones (14) al caso de las trampas si la dimensión espacial es superior a dos.

## 2.2 *Dispersión de semillas*

La dispersión de semillas, se entiende como todos aquellos procesos a través de los cuales una población vegetal mantiene o expande su distribución espacial. La dispersión de semillas tiene un efecto directo en las distribuciones de individuos dentro de una población de árboles, así como en la colonización de nuevos habitats,

que a su vez afecta los flujos genéticos y con ello las estructuras genéticas de las poblaciones de plantas (Dirzo y Dominguez, 1986; Hanrick et al. 1993, Martinez-Ramos y Soto-Castro, 1993; Schupp, 1988). Estos procesos de propagación de plantas, son tan importantes que el propio Darwin le dio mucha atención en su *Origen de las Especies*.

En términos generales la dispersión de plantas involucra a tres agentes primordiales:

- *Caída libre*. Puede ser vertical o en un tiro parabólico, pues hay semillas que son expelidas violentamente por la planta, alcanzando distancias de dispersión desde centímetros a varios metros.
- *Transporte por fluidos, en especial el viento*. Aún cuando existe el caso extremo de algunas orquídeas cuyas semillas especialmente adaptadas logran ser arrastradas por el viento hasta la estratósfera y por tanto logran distancias de dispersión de escala global, típicamente el viento puede transportar las semillas sólo algunos metros a kilómetros (Torres y Tessieri, 2005).
- *Animales*. Hay diferentes mecanismos a través de los cuales animales pueden dispersar semillas, sin embargo nosotros centraremos la atención en el forrajeo. Aves, roedores, primates y otros mamíferos transportan las semillas en sus estómagos al haber comido los frutos, para luego depositarlas a través de sus excrementos. Se sabe que los mamíferos grandes (como los monos araña de interés en este trabajo) suelen ser los vectores más importantes de dispersión a largas distancias en selvas tropicales.

En estudios recientes se ha reconocido la importancia crítica de la dispersión a larga distancia en el contexto de los patrones de fragmentación (Malason y Amstrong, 1996), las tasas de migración y las invasiones por otras especies de plantas (Shaw 1995; Higin y Richardson, 1999; Richardson, 2000), así como en la diferenciación

genética de las poblaciones (La Corre et al. 1977). En última instancia, la dispersión a larga distancia define en buena medida la dinámica de regeneración de los bosques y por tanto su estructura espacial (Lambert y Garber, 1998; Webb y Peart, 2001; Stevenson, 2002). Entre otros efectos, la probabilidad de sobrevivencia de semillas, en periodos cortos, crece con la distancia ente dos cualesquiera de ellas (Wehncke et al. 2003) así como con la distancia al árbol progenitor.

Dada la complejidad de los mecanismo posibles de dispersión de semillas, los modelos matemáticos que podrían describirlos, se encuentran aún en desarrollo (Torres y Tessieri, 2005), teniendo su antecedente inicial en los trabajos de Skellman (1951) el cual propone que la distribución espacio-temporal de dispersión de semillas se puede aproximar por una gaussiana. No obstante esta primera aproximación es satisfactoria para algunos casos, como veremos más adelante son las distribuciones “anchas” las que pueden reproducir con mayor detalle el comportamiento real de la dispersión de semillas.

Por otra parte, de entre todos los agentes dispersores en bosques tropicales, los primates son algunos de los de mayor importancia (Wehncke et al. 2003) tanto por el número de especies que consumen que van de 50 a 150 especies diferentes (van Roosmalen and Klein, 1987; Ramos-Fernández y Ayala-Orozco, 2002), como por sus patrones de forrajeo de tipo Lévy (Ramos-Fernández et al. 2004; Boyer et al. 2006). Son estas características las que hacen de los primates un sistema obvio de investigación sobre dispersión de largo alcance. No obstante, las consecuencias ecológicas (transporte, daño, germinación etc) para semillas comidas por primates, cambian dependiendo de las especies de primates. Podemos hacer una primera clasificación agrupándolos en especies estrictamente frugívoras y especies no-estrictamente frugívoras (Janzen, 1970; Show, 1971; McKey, 1975; Howe y

Estabrook, 1977; Howe y Samalwood, 1982). Entre estos dos tipos de especies de primates son las estrictamente frugívoras, como los monos araña estudiados en Ramos-Fernandez et al. (2004), las que tienen un mayor impacto ecológico. Esto es tal, que los atributos de los frutos que consumen estos primates estrictamente frugívoros, son en buena medida el resultado de las presiones de selección que ejercen (Fleming, 1989; Fleming, 1993; Fleming et al. 1993; Russo, 2003). Adicionalmente a lo ya mencionado, debemos tomar en consideración dos procesos más que compiten entre sí.

1. *Limitación de establecimiento*. Son las limitaciones que sobre la población surgen debido a que no todas las semillas producidas alcanzan sitios aptos para su crecimiento.
2. *Limitación por semillas*. Son las limitaciones que sobre la población surgen debido a que no haya suficientes sitios de crecimiento para todas las semillas producidas.

Estas limitaciones, se pueden pensar como dos tipos diferentes de competencia entre semillas. En el primer caso la ventaja la tendrán semillas que estén mejor adaptadas, mientras que en el segundo caso la ventaja estará con las semillas que tengan un mejor sistema de dispersión.

Si la limitación por establecimiento domina, entonces las abundancias relativas de especies están determinadas principalmente por sus nichos de regeneración y la abundancia relativa de microhabitats. (Grubb, 1977). En contraste, si es la limitación por semillas el proceso dominante, entonces se tendrá que de todos los sitios posibles, un porcentaje menor será alcanzado por las especies más adaptadas, mientras que la mayoría de los nichos serán ganados por la primera especie que llegue a él (Hubbell y Foster, 1986; Cornell y Lawton, 1992). En este contexto, el patrón de dispersión

heterogéneo, típico de los forrageadores estrictamente frugívoros tiene consecuencias positivas a nivel de población como de comunidad, conduciendo a una dinámica poblacional más estocástica (Hurt y Pacala, 1995; Wehncke, 2003). Todo lo anterior nos permite concluir que primates estrictamente frugívoros, que tienen patrones de desplazamiento con desviaciones estandar grandes y cuya digestión no afecta en gran medida la calidad de las semillas, pueden estar gobernando los patrones espaciales de diversidad en bosques tropicales a largo plazo.

### ***2.3 Patrones de forrajeo invariantes de escala.***

El estudio de la dispersión de plantas y animales, que comenzara con el trabajo pionero de Darwin y que ahora se ha convertido en la moderna biogeografía, ha mostrado que es común el surgimiento de patrones de forrajeo invariantes de escala tipo Lévy, como los reportados para diferentes tipos de insectos como hormigas, abejas y moscas de la fruta (Cole, 1995); albatros (Viswanathan et al. 1996,1999; ben-Avraham y Havlin 2000,); chacales (Atkinson et al. 2002); renos (Bartumeus et al. 2003) e inclusive el grupo Ju/'Hoansi de bosquimanos del Kalahari (Clifford et al. 2007).

El surgimiento de estos patrones se atribuye a dos posibles causas:

- Estrategias óptimas de búsqueda de alimento en un ambiente completamente desconocido.
- Interacción de un individuo (dotado de mapas mentales) con un ambiente complejo.

#### *a) Búsquedas óptimas*

Tradicionalmente la teoría del forrajeo considera que los patrones de forrajeo tienen una escala característica y que sus funciones de distribución son gaussianas, de Rayleigh u otras distribuciones clásicas. Sin embargo, este planteamiento no puede

explicar las distribuciones de colas largas observadas en campo. Una nueva perspectiva se planteó por Viswanathan y colaboradores (1996,1999) en su estudio sobre los patrones de vuelo de los albatroses al buscar alimento. En su artículo, postulan que la existencia de esas colas largas surge del comportamiento de un caminante aleatorio en un medio con recursos poco abundantes, distribuidos aleatoriamente y que pueden ser explotados varias veces. En este escenario, se propone que la probabilidad de que el caminante de un paso de longitud entre  $l$  y  $l+dl$  es  $P(l)dl$  la cual a distancias grandes se supone sea una ley de potencia del tipo:  $P(l) \sim l^{-m}; 1 < m \leq 3$  donde  $m$  es un exponente que caracteriza al caminante. Usando un modelo en el cual se ignoran interacciones depredador-presa y considerando que los albatroses no conocen la localización de su comida (peces), los autores logran mediante un conjunto de reglas sencillas detalladas a continuación, reproducir los resultados de campo. Los agentes no interactuantes buscan llegar de la manera más eficiente posible a blancos puntuales y de posición fija, distribuidos aleatoriamente en el plano, siguiendo las reglas:

1. En cualquier momento, si un blanco está a una distancia del caminante menor que su radio medio de visión  $R_v$ , entonces el caminante va en línea recta a ese blanco.
2. Desde cualquier blanco previamente alcanzado, si no existe un blanco visible a una distancia finita  $R_v$ , entonces el caminante escoge una dirección aleatoria y se desplaza en línea recta en dicha dirección una longitud  $l_i$  tomada de la distribución  $P(l) \sim l^{-m}; 1 < m \leq 3$ . Si alcanza el final de ese desplazamiento sin

haber encontrado un blanco entonces se para y vuelve a escoger una dirección y longitud  $l_j$  de la distribución  $P(l)$ .

Se define la eficiencia de búsqueda como  $e = \frac{1}{\langle l \rangle N}$ , siendo  $N$  el número promedio de pasos recorridos por el caminante entre dos blancos visitados sucesivos.

Lo que Viswanathan y colaboradores encontraron fue que dicha eficiencia tiene su máximo para  $m=2$ , que corresponde a una distribución límite de Levy. Estos

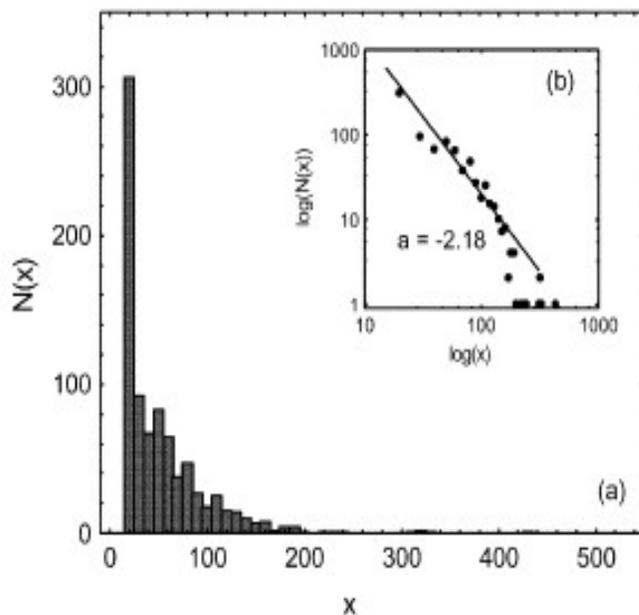


Fig. A. Resultados de campo

patrones invariantes de escala están en buen acuerdo con las observaciones de campo para las especies mencionadas anteriormente.

### *b) Interacción del individuo con un ambiente complejo.*

Entre septiembre y diciembre de 1999 G. Ramos-Hernandez estudió los patrones de forrajeo de 20 monos araña (*Ateles geoffroyi*) de una población en los alrededores del lago Punta Laguna en el estado de Yucatán, México. Debido a que los monos se mueven a una altura de entre 5 y 25 metros, estos pudieron ser seguidos por dos observadores, quienes anotaban su posición cada cinco minutos, desde el amanecer hasta el anochecer.

En la Fig. A tomada de (Ramos-Fernandez et al. 2004) se muestra la distribución del número de pasos,  $N(x)$ , en los cuales los monos viajan una distancia  $x$  en metros, es decir lo que hemos estado manejando como  $P(l)$ . En la figura se tienen un total de 841 intervalos de 5-min, provenientes de 20 monos adultos.

Lo que se encuentra, entre otros resultados interesantes, es que la distribución va como una ley de potencia (recuadro)  $P(l) \sim l^{-m}; m=2.18$  lo cual corresponde a un proceso tipo Lévy.

Recientemente, Boyer y colaboradores (2004) abordaron este problema de manera teórica, desde una perspectiva completamente diferente hasta lo hecho a ese momento. Los autores introdujeron un modelo simple de forrajeo, donde se considera un ambiente espacialmente desordenado en el que se distribuyen aleatoriamente árboles puntuales con distintos contenidos de comida, con la diferencia fundamental respecto del estudio de Viswanathan, de que no se presupone ningún tipo de distribución específica para los pasos del caminante. Por otro lado, el uso sofisticado de información sobre los recursos para buscar comida ha sido reportado para aves (Kamil and Balda, 1985) e insectos (Dyer, 1994; Kamil, 1994), no obstante existe una carencia de información al respecto para los primates (Garber, 2000). Observaciones de campo sugieren (Sigg y Stolba, 1981) que los babuinos (*Papio cynocephalus*) usan representaciones espaciales de su medio, mientras que monos capuchinos (*Cebus apella*) visitan fuentes cercanas de comida mucho más seguido de lo esperado según modelos nulos de búsqueda aleatoria (Janson, 1998). Por ello, Boyer y colaboradores dotaron a los caminantes aleatorios en el modelo del conocimiento de la posición y contenido de comida de los árboles del dominio, de tal forma que los monos se moverían usando mapas mentales y siguiendo un criterio de máxima eficiencia local.

Para el modelo se usó un dominio cuadrado con área normalizada a uno, conteniendo  $N$  blancos puntuales distribuidos aleatoria y uniformemente (proceso de Poisson), que representan árboles con comida de interés para el mono. El modelo asocia a cada blanco  $i$  un número entero, su peso  $k_i \geq 1$ , que representa la carga de comida del árbol. El contenido de fruta de los árboles tropicales es más o menos proporcional a su diámetro a la altura del pecho (DBH) (Chapman et al 1992). Se ha observado que tanto la masa de las estructuras reproductivas de los árboles, así como su tamaño son en buena medida una función lineal del DBH (McDiarmid et al. 1977, Snook et al 2005, Crawley 1997, Fenner y Thompson 2005). Por lo tanto el peso  $k_i \geq 1$  representa tanto el contenido de fruta en el blanco como el tamaño del árbol asociado al mismo y por ende su biomasa. Estudios recientes (Enquist y Niklas 2001, Niklas et al 2003) han mostrado que en muchos bosques tropicales y templados, la probabilidad de encontrar un árbol de tamaño  $k$  decae como una ley de potencia, por lo cual el modelo supone que el contenido de comida de un blanco se distribuye según  $P(k) = ck^{-\beta}$  donde  $c$  es una constante de normalización y  $\beta$  es un exponente que caracteriza el medio, siendo el único parámetro libre del modelo. Si el exponente  $\beta$  es cercano a uno,  $P(k)$  decae lentamente con  $k$ , de tal forma que tendremos prácticamente todos los tamaños posibles. En contraste cuando  $\beta \gg 1$  lo que tenemos es que prácticamente todo los árboles tienen la misma  $k_i = 1$  por lo que podríamos entender al coeficiente  $\beta$  como una medida de la inhomogeneidad del medio. Lo que se ha observado en campo (Condit et al. 2000, Enquist y Niklas 2001, Niklas et al. 2003) es que, en general, un buen número de bosques tanto tropicales como templados están

caracterizados por un exponente  $1.5 \leq \beta \leq 4$ , por lo cual será útil hacer una clasificación cualitativa de estos valores:

1.  $\beta_{grande}$  (3.0–4.5) implica que  $\langle k^2 \rangle, \langle k \rangle$  son finitos: la mayoría de los blancos tienen el mismo tamaño, la diferencia entre tamaños es pequeña.
2.  $\beta_{intermedia}$  (2.0–3.0) implica que  $\langle k^2 \rangle$  diverge (o en la práctica es muy grande) pero  $\langle k \rangle$  permanece finita: existen blancos grandes pero son escasos y no están cerca los unos de los otros, la diferencia entre tamaños es media.
3.  $\beta_{pequeña}$  (1.0–2.0) Implica que  $\langle k^2 \rangle, \langle k \rangle$  divergen: existen árboles grandes y relativamente abundantes, la diferencia de tamaños es grande.

Inicialmente el agente forrajeador está colocado cerca del centro del dominio. Como hemos mencionado el agente está dotado de mapas mentales perfectos (en primera aproximación) con la posición y peso de cada blanco. En un paso de tiempo

$t \rightarrow t+1$  se aplican recursivamente las siguientes reglas:

- Si  $k_i > 0$  el agente consume una unidad de peso (una fruta) entonces

$$k_i \rightarrow k_i - 1$$

- Cuando  $k_i = 0$  el agente escoge nuevo blanco  $j$  de tal forma que  $d_{ij}/k_j$  sea mínima sobre todos los posibles  $j$ , con  $j \neq i$ , donde  $d_{ij}$  es la distancia en línea recta entre el blanco  $i$  y el blanco  $j$ , que el agente recorre a velocidad constante, mientras que  $k_j$  es el contenido de comida del blanco  $j$ . Es decir, que el agente minimiza la razón entre costo/beneficio a cada paso.
- El agente no visitará blancos visitados anteriormente.

Este modelo establece una hipótesis nula de forrajeo con conocimiento perfecto del

medio, aislando el movimiento inducido por el mismo, para lo cual no toma en cuenta interacciones entre agentes o búsquedas azarosas.

Con esta aproximación Boyer y colaboradores (Boyer et al. 2006) lograron reproducir numericamente algunos datos de campo:

1. Para valores del exponente de inhomogeneidad  $3 < \beta < 4$ , la distribución de longitud de pasos normalizada  $P_\beta(l)$  sigue una ley de potencia que está dada por  $P_\beta(l) \sim l^{-(\beta-1)}$ .
2. En particular, para  $\beta=3.0$  tenemos  $P_\beta(l) \sim l^{-2}$  y la distribución de tamaño de árboles visitados  $P_v(k)$  está dada por  $P_v(k) \sim k^{-2}$ . Estos resultados concuerdan con las distribuciones, medidas en campo (Ramos-Fernandez, 2004) de longitudes de pasos y tiempos de permanencia (o espera) en un árbol, respectivamente.
3. El modelo logra la mejor aproximación de los patrones de forrajeo para  $\beta=3.0$  que adicionalmente corresponde al valor de exponente  $\beta$  para el cual el desplazamiento cuadrático medio es máximo. De las mediciones de campo se tiene un valor del exponente  $\beta \approx 2.6$ .

En la siguiente tabla resumimos los resultados mas importantes de Boyer et al. 2006

<i>Propiedades</i>	$\beta=1-3$	$\beta=3-4$	$\beta>4$
Variación en el tamaño de los árboles	Grande	Media	Pequeña
Patrón de forrajeo	Tipo caminante aleatorio confinado	Tipo caminante de Lévy	Tipo browniano
Tiempo promedio de permanencia en blanco	Alto	Mediano	Bajo
Longitud promedio de pasos entre blancos	Grandes, con distancia característica	Grandes, sin distancia característica	Pequeños, con distancia característica
Difusión	Muy lenta	Rápida	Lenta

Que la longitud de pasos tenga una distancia característica significa que la desviación estándar es finita.

### 3. Objetivos.

---

A continuación mostramos los objetivos de este trabajo de tesis:

1. Describir los patrones de forrajeo de los monos araña usando el modelo estadístico de caminatas determinísticas presentado en la sección anterior. En particular determinaremos el desplazamiento cuadrático medio como función del tiempo de manera más detallada que en el primer estudio de Boyer et al. 2006.
2. Debido a su importancia ecológica, obtener curvas de dispersión y concentración de semillas generadas con el modelo. En el lenguaje de caminatas aleatorias, se trata de determinar la densidad de probabilidad de presencia del caminante.
3. Determinar las características estadísticas más importantes de las curvas de dispersión y concentración de semillas, para determinar si existen leyes de escalamiento.
4. Comparar las curvas de dispersión y concentración de semillas con algunos datos de campo disponibles para validar los resultados generados por el modelo.
5. Analizar los resultados aún no explorados del modelo es la posible retroalimentación entre los patrones de forrajeo de los monos y la evolución de los patrones espaciales del medio, el cual a su vez gobierna los patrones de forrajeo de los monos. Para estudiar esta complejidad *medio-caminante*, del sistema, usaremos un modelo adicional que acopla la dinámica del forrajeo con la dinámica poblacional del hábitat.

## 4. Método numérico.

### 4.1 Caracterización del patrón de forrajeo.

Usando la implementación en Fortran del modelo desarrollado por Boyer, et al (2006), se obtuvieron caminatas deterministas, según las reglas de maximización local expuestas anteriormente. Se estudiaron varios tipos de ambientes, caracterizados por los parámetros:  $N$ , el número total de árboles;  $T_{max}$ , el tiempo total de la caminata; y  $\beta$ , el parámetro de inhomogeneidad del medio. En particular analizamos los casos  $N=10^4$ ,  $T_{max}=10^3$  y  $N=10^5$ ,  $T_{max}=10^3$  usando en cada uno  $\beta \in [2.0, 4.5]$  en incrementos de 0.5. Se permitieron visitar un total de  $N_v=10^3$  árboles y se realizaron un total de  $N_c=10^3$  corridas independientes para el ambiente con  $N=10^4$  árboles, mientras que para el ambiente con  $N=10^5$  árboles, donde se hicieron  $N_c=2 \times 10^3$  corridas independientes.

Debido a los requerimientos de hardware de los programas escritos para esta tesis, se consiguió acceso a Brodix, el cluster del Instituto de física de la UNAM, el cual está compuesto por 20 nodos, diez de ellos con las siguientes características:

- 1 procesador Pentium IV a 1.8 GHz.
- 640 Mb en memoria RAM.
- Disco duro de 40 Gb ATA100. El nodo master tiene dos disco SCSI a 10,000 rpm.
- Tarjeta de red FastEthernet 100Mb/s.

Los otros diez nodos, con las siguientes características:

- 1 procesador AMD Athlon 2000XP+ (equivalente a 2.10 GHz).
- 1 Gb en memoria RAM.
- Disco duro de 40 Gb ATA100.
- Tarjeta de red FastEthernet 100Mb/s.

A continuación mostramos en la Fig. 1 el diagrama de análisis que se siguió para la caracterización de los patrones de forrajeo.

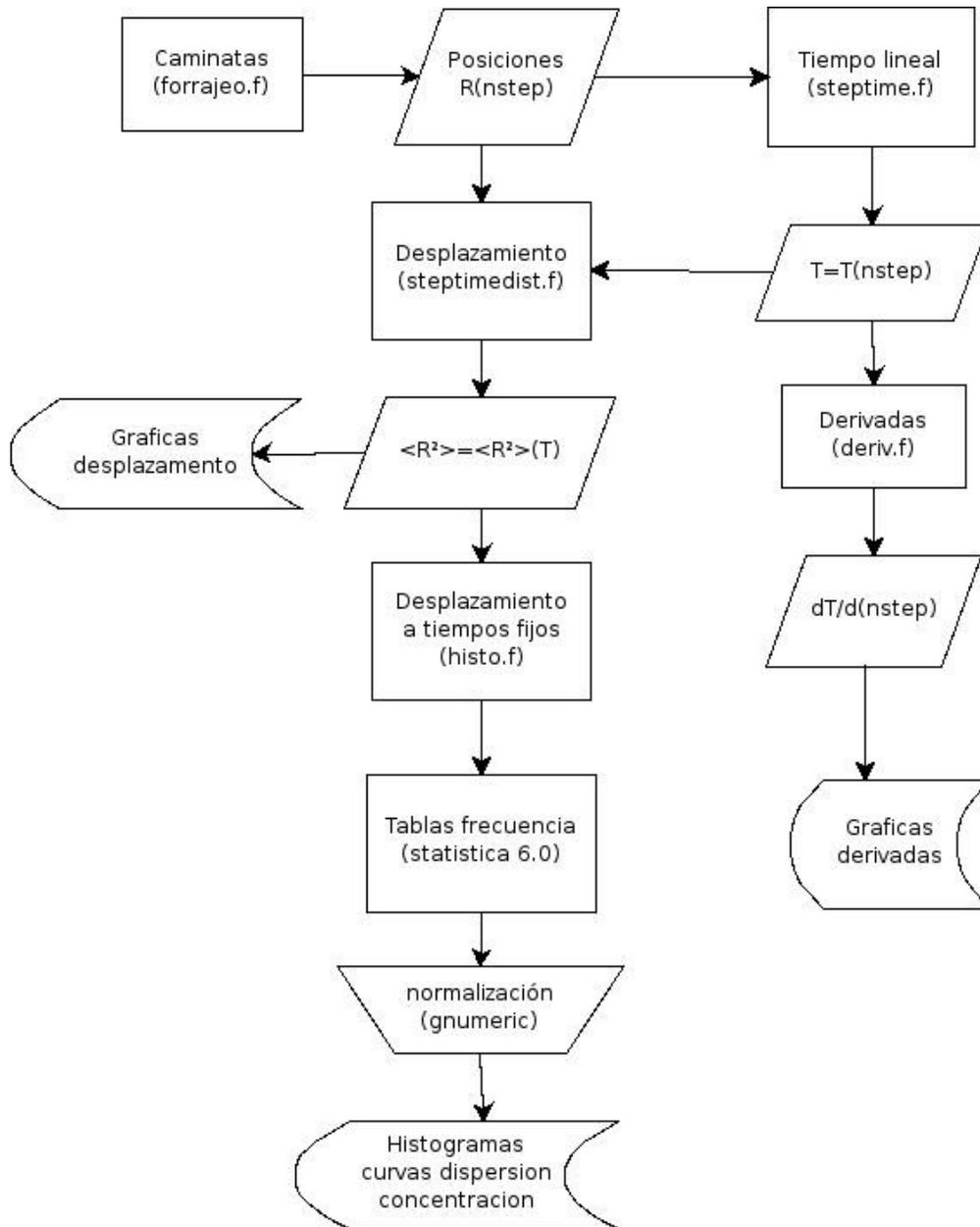


Fig. 1 Diagrama de análisis. Los rectángulos representan procesos automáticos; los rombos, datos de entrada/salida; los trapecios, procesos manuales y las cintas son los resultados finales.

#### 4.1.1. *Corridas.*

Para generar las caminatas que son la base del análisis de este capítulo y el siguiente, se usó la implementación `forrajeo.f` que se encuentra en el apéndice A1. Dicho programa se basa en determinar cuál es el blanco accesible desde la posición actual del caminante, para el cual se obtiene el menor cociente costo/beneficio. De esta forma se crearon los siguientes datos de posición.

Ambiente	# corridas ( $N_c$ )	Valores inhomogeneidad ( $\beta$ )
$N=10^4, T_{max}=10^3$	1000	2.5, 3.0, 3.5, 4.0, 4.5
$N=10^5, T_{max}=10^3$	2000	2.5,3.0,3.5,4.5

Estos archivos de posición generan un arreglo de cuatro columnas: Número de blancos visitados desde el inicio, coordenada  $x$  del blanco ocupado, coordenada  $y$  del blanco ocupado y contenido de comida ( $k$ ) del blanco ocupado.

#### 4.1.2. *Determinación de los intervalos de tiempo .*

Debido a que el archivo de posición solo contiene los pasos sucesivos del caminante de blanco a blanco fue necesario determinar el tiempo físico  $T$  a partir de estos datos, para lo cual se escribió el programa `steptime.f` que está en el apéndice A2. Este programa genera un tiempo lineal discreto  $T$  como función del número de paso  $n$ .

Como en el modelo tenemos un área normalizada ( $A=1$ ), dos blancos cercanos estarán separados por una distancia típica  $l_0$  tal que  $A=Nl_0^2 \Rightarrow l_0=N^{-1/2}$ . De esta forma, se eligen las siguientes reglas para contar el tiempo discreto  $T$ . Si el caminante se encuentra en un blanco, se queda en la misma posición durante un tiempo  $k$ , el contenido en fruta del árbol (el caminante come entonces una fruta por unidad de tiempo). El caminante se mueve en línea recta desde el árbol vacío hasta el nuevo árbol elegido, con una velocidad de una distancia  $l_0$  por unidad de tiempo.

Entonces el tiempo que toma ir de un blanco a otro es donde  $E(x)$  es la parte entera de la distancia entre dos blancos  $x$ .

El tiempo de espera  $\tau_k$  en un blanco es igual a su contenido de comida  $k$  con lo

que el tiempo total que demora un paso es  $\tau_l + \tau_k = [E(\frac{l}{l_0}) + 1] + k$ . Se elige el termino

+1 para evitar tener viajes de duración cero. Con este procedimiento se obtiene  $T = T(n)$ , el tiempo acumulado transcurrido después de  $n$  pasos. Este tiempo se promedia a  $n$  fijo sobre  $N_c$  corridas en medios independientes y lo notaremos como  $\langle T(n) \rangle$ . Podemos obtener así la duración promedio del  $n$ -ésimo paso calculando  $\langle T(n) \rangle - \langle T(n-1) \rangle$ . El programa deriv.f toma las diferencias entre un tiempo promedio y su anterior, proporcionandonos la derivada discreta del tiempo  $T(n)$  con respecto a  $n$ . Las gráficas correspondientes se construyeron usando gnumeric 1.6.3

#### 4.1.3 Desplazamiento como función de tiempo.

Se escribió el programa steptimedist.f que esta en el apéndice, tomando como base steptime.f del cual obtenemos para cada corrida  $T = T(n)$ .

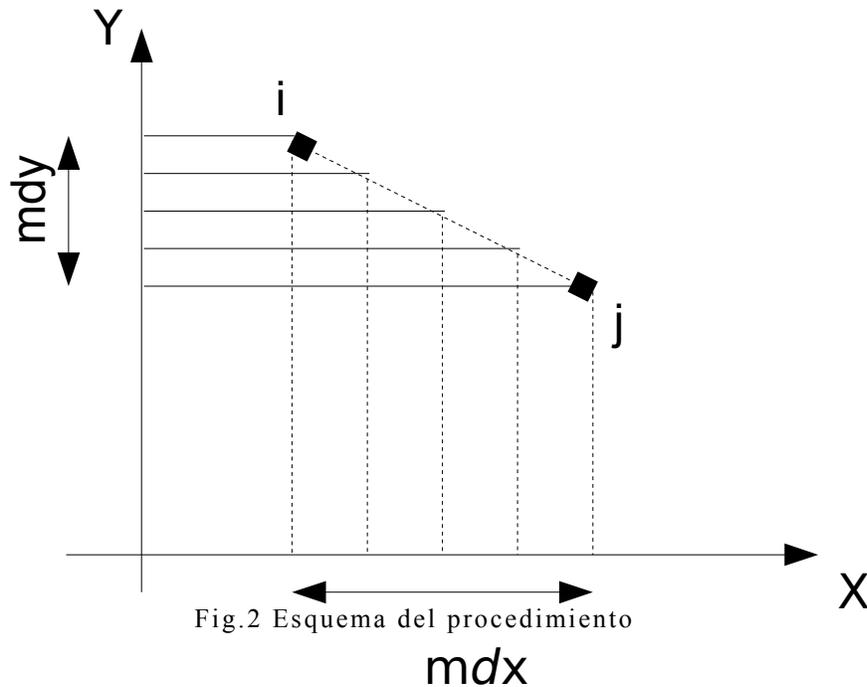
Definimos el desplazamiento cuadrático medio como  $\langle R^2(T) \rangle = \langle |\vec{R}(T) - \vec{R}(0)|^2 \rangle$  donde  $\vec{R}(0)$  es la posición inicial del caminante (cerca del centro del dominio) y  $\vec{R}(T)$  su posición al tiempo  $T$ , transcurrido en la caminata. Los promedios se hacen sobre diferentes caminatas en medios desordenados independientes. Para obtener  $R^2(T)$  para una trayectoria dada, hay que considerar que entre dos blancos consecutivos hay

una distancia  $l_{ij}$  que se puede subdividir en  $m = E(\frac{l_{ij}}{l_0}) + 1$ , pasos de la misma

longitud. Entonces, en el intervalo  $[t, t+1]$ , el caminante avanza de una longitud cercana a  $l_0$ .

Dado que tenemos  $l_{ij}^2 = (x_j - x_i)^2 + (y_j - y_i)^2$ , calculamos  $m = E(\frac{l_{ij}}{l_0}) + 1$ , con lo que

podemos obtener  $dx = \frac{x_j - x_i}{m}$ ;  $dy = \frac{y_j - y_i}{m}$



Durante el viaje de  $i$  a  $j$ , a cada intervalo de tiempo  $T \rightarrow T+1$  las coordenadas  $(x, y)$  del caminante se actualizan a  $(x+dx, y+dy)$  con  $x(T)=x_i+(T-T_i)dx$ ,  $0 \leq T-T_i \leq m$ , donde  $T_i$  es el tiempo cuando el caminante deja el árbol  $i$ . Podemos finalmente construir  $R^2$  como función de  $T$ , para una corrida. Si a partir de este resultado promediamos sobre todas las corridas a un  $T$  constante, tenemos finalmente a  $\langle R^2 \rangle = \langle R^2 \rangle (T)$  que fue graficado para cada ambiente y  $\beta$  usando genumeric 1.6.3.

#### 4.1.4 Histogramas del desplazamiento: curvas de dispersión y concentración de semillas.

Para incluir la dispersión en nuestro modelo, suponemos que después de haber comido una fruta, el caminante la dispersa después de un cierto tiempo  $\tau_{dig}$  (tiempo de digestión). Se sabe que los monos araña son buenos dispersores de semillas, pues muchas de las semillas comidas en las frutas pueden ser defecadas sin ser destruidas y en muchos casos sin afectar su probabilidad de germinación (Stevenson, P. et al 2001) Para analizar este fenómeno ecológico, se escribió una modificación a `steptimedist.f`

(que se incluye en el apéndice A4 como histo.f) en la que solo se guardan los desplazamientos obtenidos de  $N_c$  corridas independientes ( $10^3$  para el ambiente pequeño y  $2 \times 10^3$  para el grande) para tiempos fijos, con la intención de construir histogramas y con ellas las densidades de probabilidad de presencia.

Se define  $P(R, T)dR$  como la probabilidad de encontrar al caminante a una distancia del origen comprendida en el intervalo  $[R, R+dR]$  en el instante  $T$ . Esta función esta relacionada con la probabilidad de presencia del caminante en un punto, como

$$P(R, T) = 2\pi R \rho(R, T), \text{ donde } \rho(\vec{R}, T) = \rho(R, T) \text{ para un sistema isotrópico.}$$

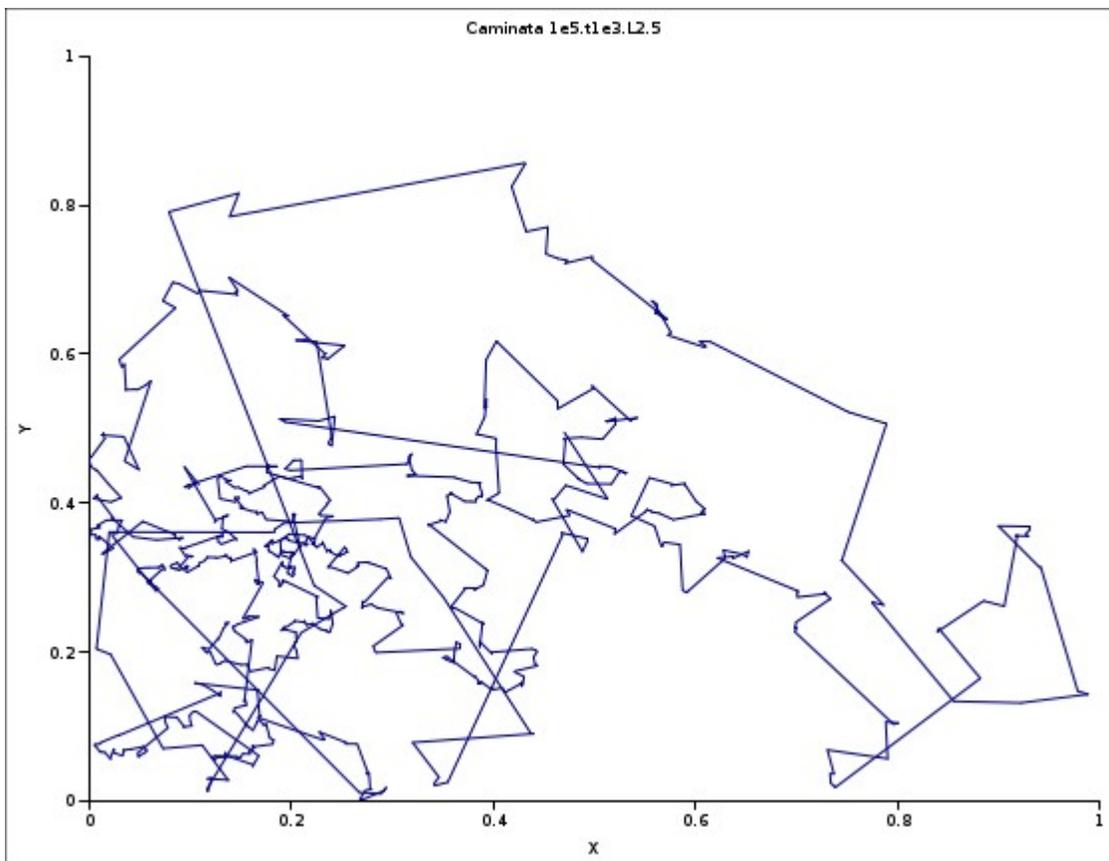
Llamaremos como “curvas de dispersión” a las curvas  $P(R, T)$  como funciones de  $R$  a un tiempo fijo  $T$ , y como “curvas de concentración” (dado que corresponden a la concentración de semillas dispersadas) a las curvas  $\rho(R, T)$  como funciones de  $R$ . Curvas de dispersión han sido determinadas en estudios de campo (Wehncke et al. 2004), que nos servirán como punto de comparación para nuestros resultados.

## 5. Resultados: modelo de caminante forrajeador con mapas mentales.

### 5.1 Trayectorias típicas.

A continuación presentamos dos gráficas que ejemplifican los tipos de patrones de desplazamientos que surgen del modelo, los cuales se agrupan en tres regímenes (Boyer et al 2006):

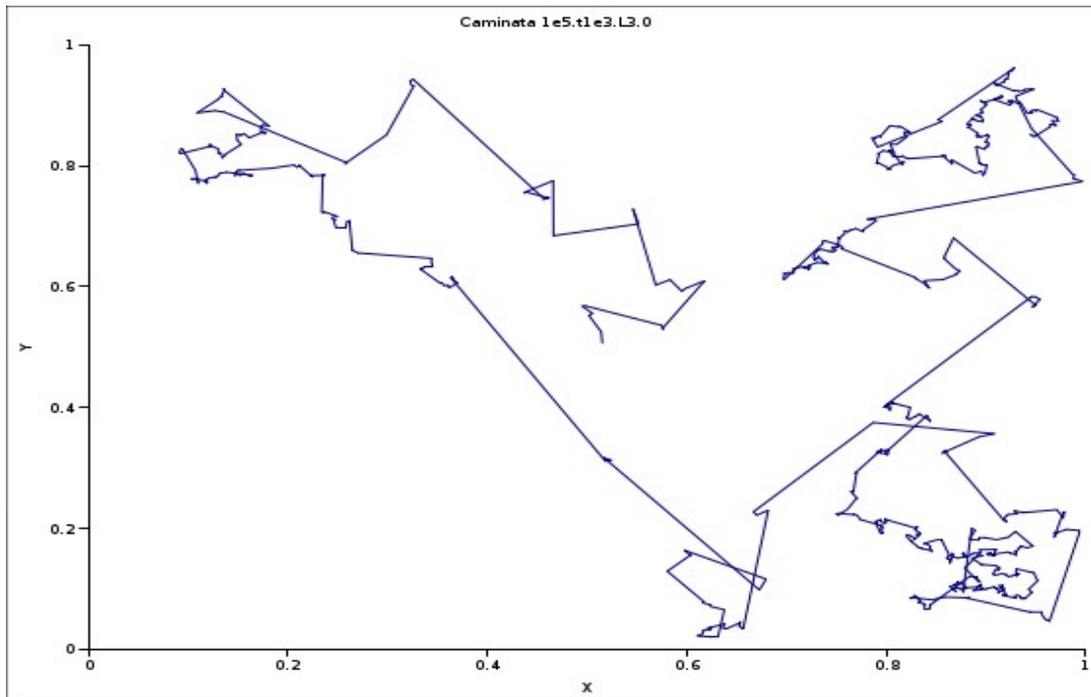
a) Con  $\beta < 3.0$ : el ambiente es abundante en arboles grandes y se obtiene el patrón de un caminante aleatorio confinado, para el cual hay muchos pasos grandes que pueden llegar a ser del orden del tamaño del sistema, que se ejemplifica en la Graf. 1



Graf. 1 Muestra un patrón parecido al de un caminante aleatorio confinado en un dominio cerrado que surge al usar un ambiente con  $N=10^5$  arboles, un exponente de inhomogeneidad  $\beta=2.5$  y un tiempo de caminata de  $T_{\max}=10^3$

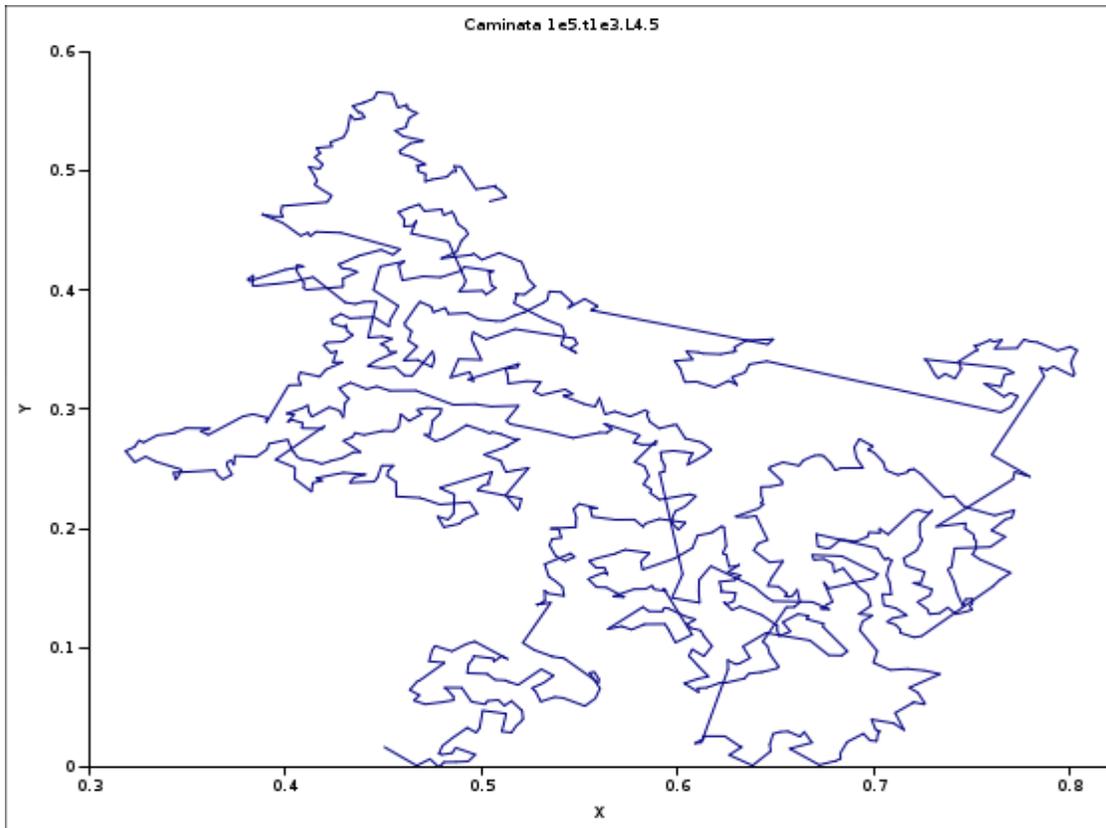
b) Con  $3 \leq \beta < 4$ : el medio ambiente es heterogéneo donde unos pocos arboles atractivos (con mucha fruta) inducen pasos grandes. Se obtiene un patrón tipo

caminata de Lévy, que mostramos en la Graf.2, siendo el valor  $\beta=3.0$  el valor del exponente de inhomogeneidad que mejor reproduce los datos de campo  $P(l)\sim l^{-2}$ .



Graf.2 Muestra una trayectoria parecida a una caminata de Lévy, generada al usar un ambiente con  $N=10^5$  arboles, con un exponente de homogeneidad  $\beta=3.0$  y un tiempo de caminata  $T_{\max}=10^3$

c) Con  $\beta > 4$ : un medio ambiente homogéneo, con arboles prácticamente del mismo tamaño; se obtiene un patrón tipo caminante aleatorio “browniano”, que mostramos en la Graf. 3, dominado por pasos chicos.

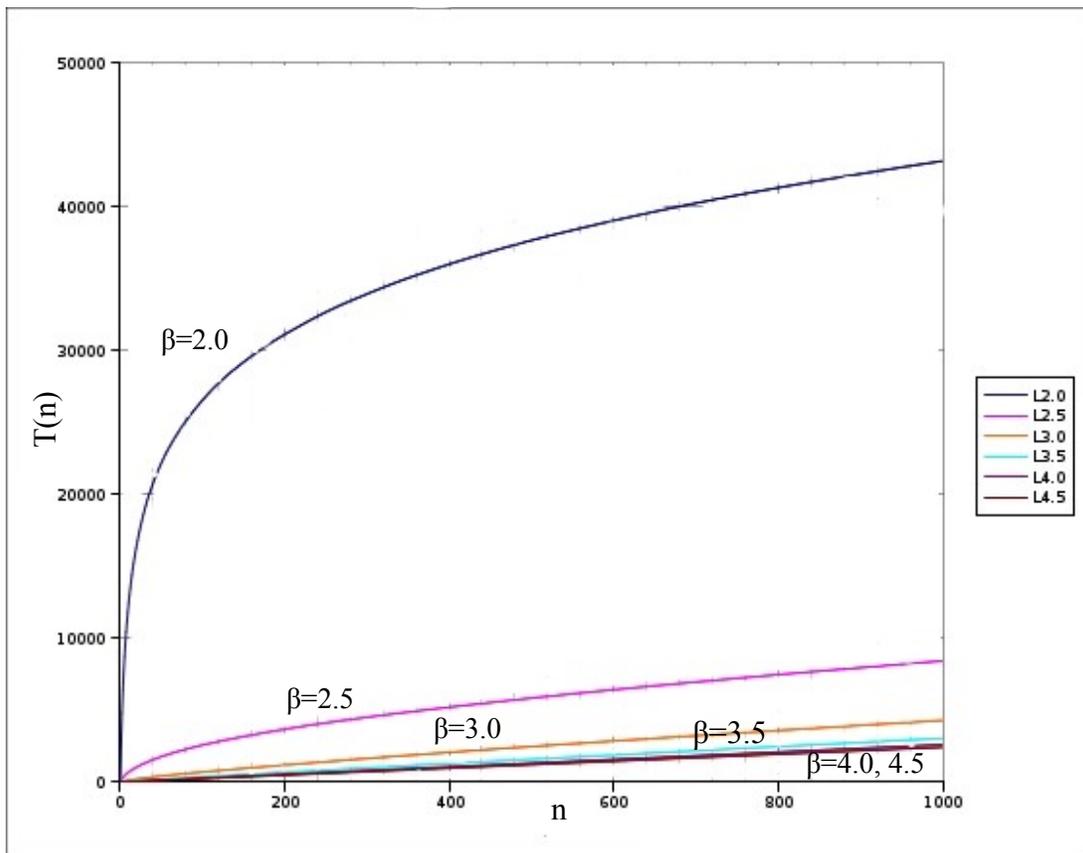


Graf. 3 Muestra una trayectoria parecida a un caminante aleatorio browniano, generada al usar un ambiente con  $N=10^5$  arboles, con un exponente de homogeneidad  $\beta=4.5$  y un tiempo de caminata  $T_{\max}=10^3$ .

### 5.2 Tiempo como función del número de pasos.

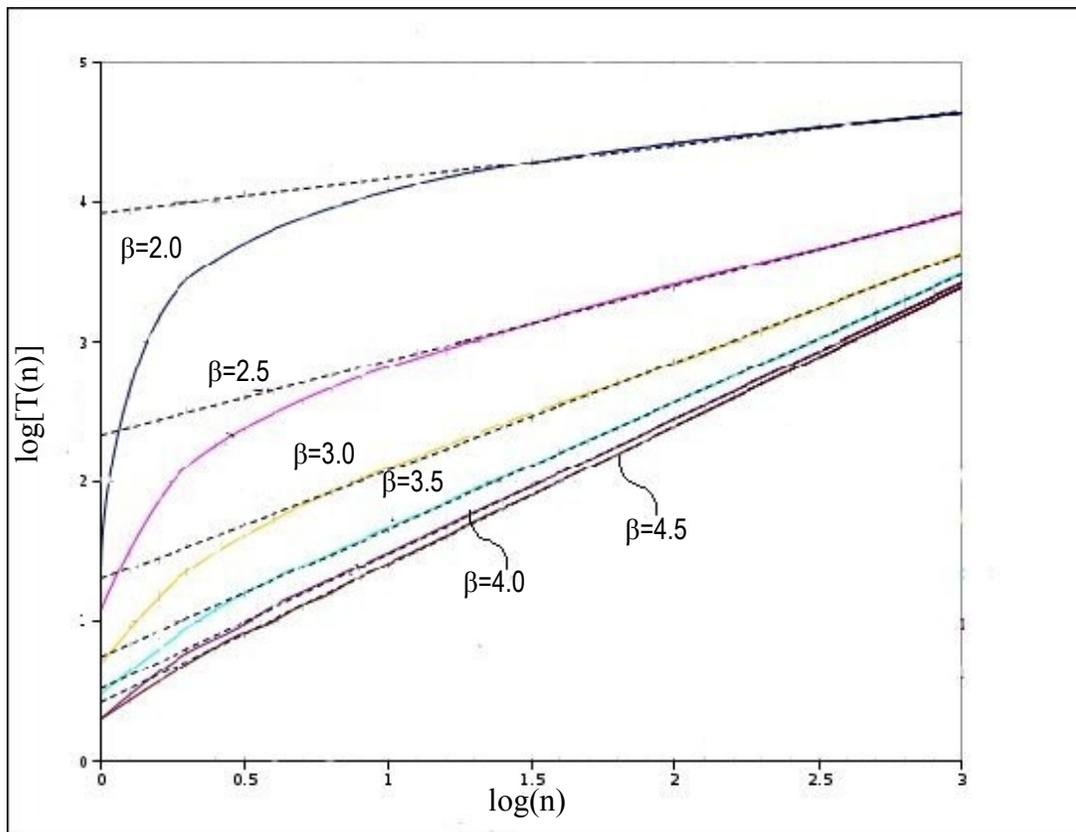
Ahora mostramos las gráficas del tiempo promedio transcurrido como función del número de pasos, para un caminante colocado inicialmente en un medio donde todos los arboles tienen fruta, pero tomando diferentes grados de inhomogeneidad del medio.

De la Graf. 4 vemos comportamientos claramente diferentes para los valores de  $\beta$  escogidos. La pendiente  $T(n+1)-T(n)$  de las curvas representa el tiempo que demora en  $n$ -ésimo paso. Podemos ver que para valores grandes de  $\beta$  los pasos son de igual magnitud es decir que  $T(n) \approx \langle \tau \rangle n$  donde  $\langle \tau \rangle$  representa la duración promedio de un paso; lo cual indica que el proceso es estacionario. Mientras que para valores pequeños de  $\beta$ , la caminata pareciera ser poco estacionaria, dado que los primeros pasos tardan mucho tiempo, lo cual también indica desde un punto de vista ecológico que el mono visita primero los arboles con más fruta.



Graf. 4. Comparación de  $T=T(n)$  para diferentes grados de inhomogeneidad, dentro del mismo ambiente con  $N=10^4$  arboles.

Por lo anterior, es claro que nos interesará investigar más acerca de los casos para los cuales el proceso es estacionario, es decir ¿cuando  $T(n)$  crece linealmente con  $n$ ? Presentaremos a continuación la misma Graf.4. pero en escala logarítmica, de tal forma que podamos examinar si existe alguna ley de potencia  $T(n) \sim n^\alpha$  de tal forma que valores de  $\alpha$  cercanos a la unidad, indican una mayor estacionalidad.

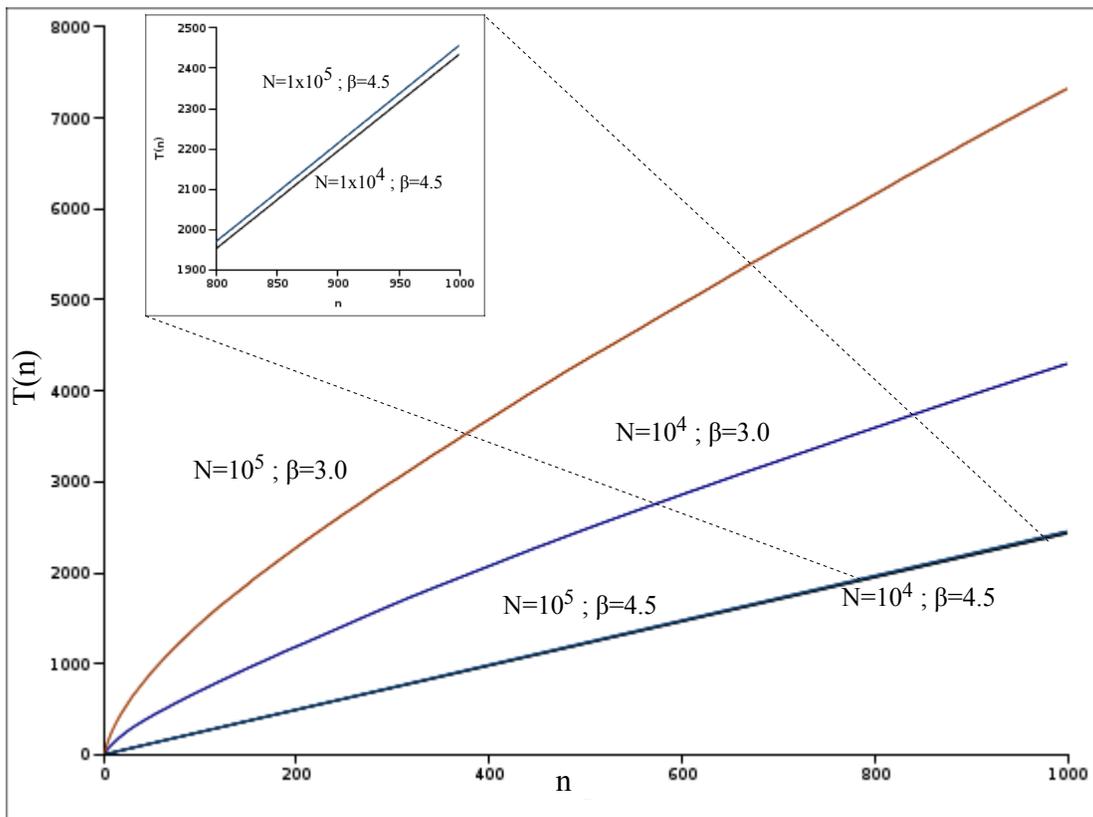


Graf. 5  $T=T(n)$  para  $N=10^4$  en escala log-log junto con posibles aproximaciones en ley de potencia (lineas punteadas), para diferentes valores de inhomogeneidad.

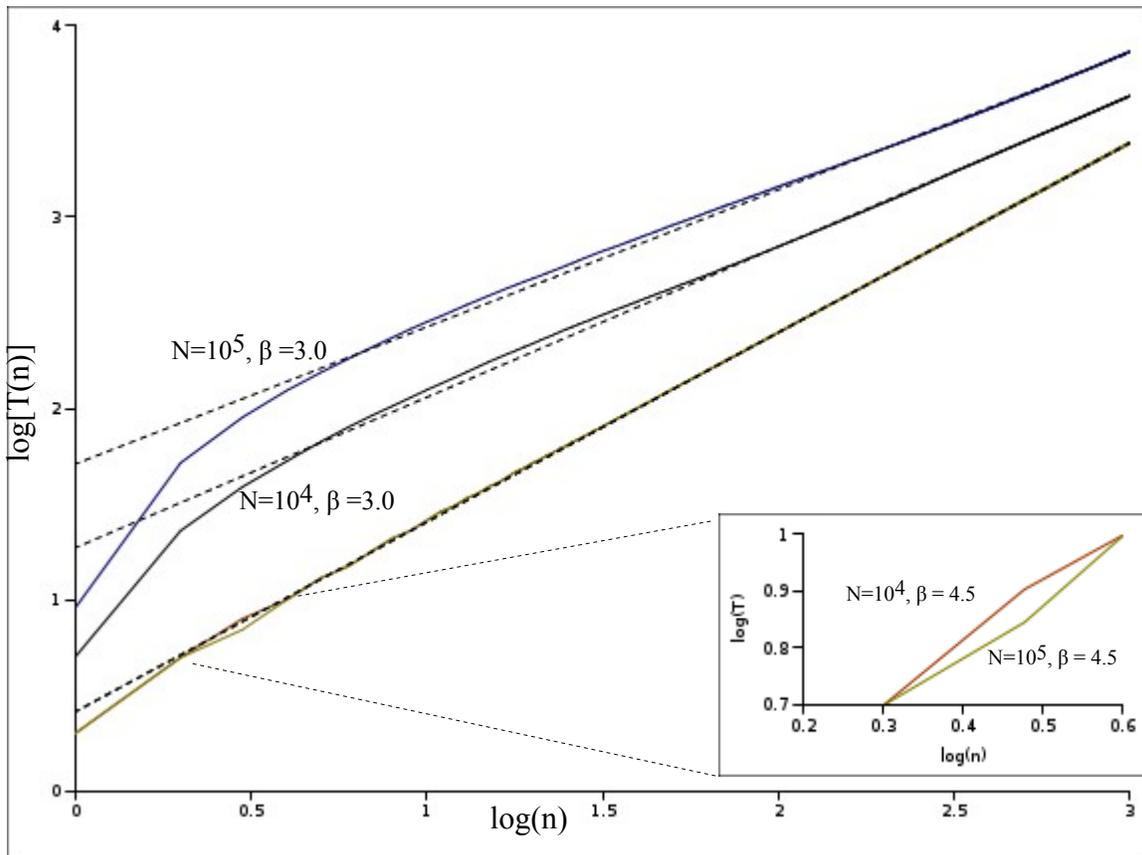
Como se puede ver en la Graf. 5, para tiempos muy cortos, para ningún valor del exponente de inhomogeneidad  $\beta$  considerado, existe una ley de potencia, sin embargo el tiempo a partir del cual una ley de potencia sería válida es menor conforme  $\beta$  crece. Debemos notar también que el intervalo en el que no hay ley de potencia es bastante pequeño pues es del orden de una década, es decir una decena de unidades de tiempo. Eliminando el intervalo de tiempos iniciales obtenemos las leyes de potencia con sus exponentes característicos  $\alpha$ , reportados en la Tabla 2. Esta tabla sugiere fuertemente que los pasos del caminante son efectivamente no estacionarios ( $\alpha \neq 1$ ) para  $\beta \leq 3.0$ . Esto también implicaría que  $\beta=3.0$  es un valor dinámicamente importante, pues el sistema estaría transitando de una dinámica fuertemente no estacionaria a una dinámica muy estacionaria.

	$N=10^4$	$N=10^5$
$\beta$	$\alpha$	$\alpha$
2.0	0.24	.....
2.5	0.53	.....
<b>3.0</b>	<b>0.77</b>	<b>0.71</b>
3.5	0.91	.....
4.0	0.96	.....
<b>4.5</b>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>

Tabla 2. Exponentes de leyes de potencia,  $T(n) \sim n^\alpha$  Para dos tamaños de sistema diferentes.



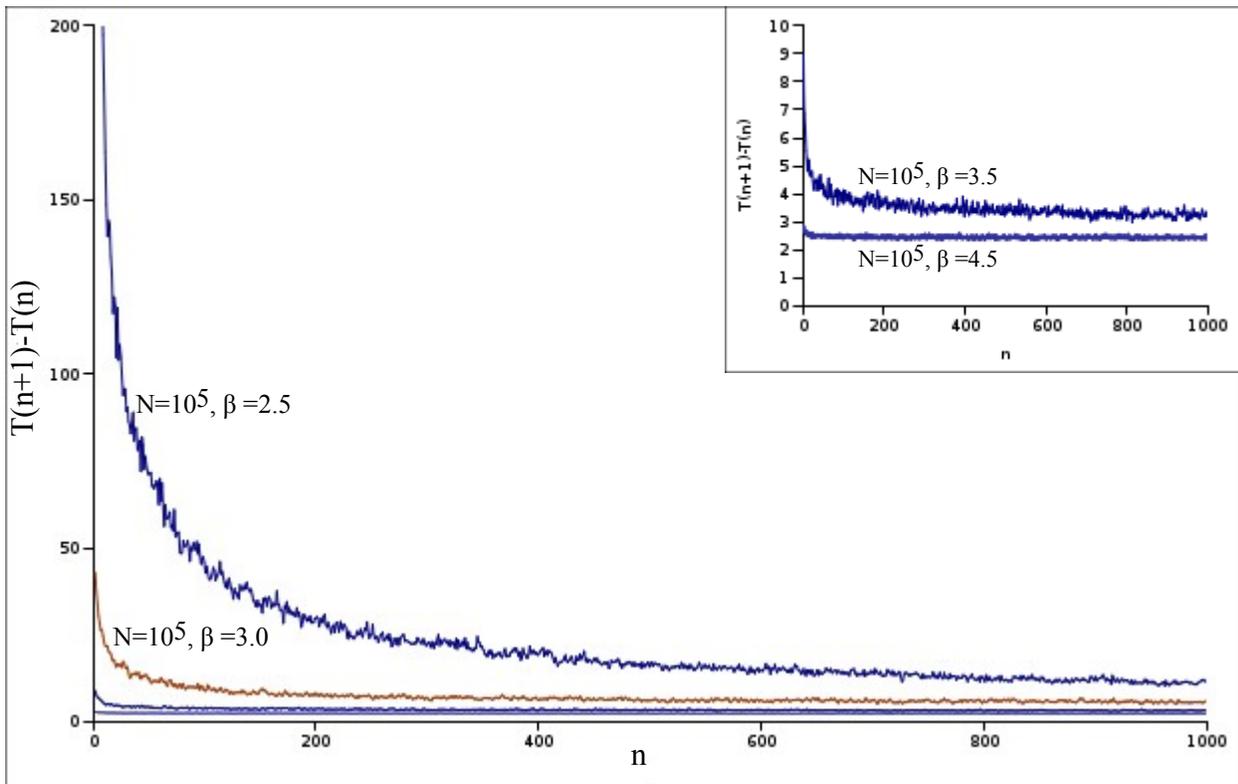
Graf. 6 Comparación del comportamiento de  $T=T(n)$  para dos valores diferentes de  $\beta$  y de  $N$ , en el recuadro se muestra un acercamiento para  $\beta=4.5$  en ambos ambientes.



Graf. 7 Mismas curvas que en la Graf. 6 pero en escala log-log.

De la Graf. 6 y Graf. 7 donde presentamos una comparación entre dos ambientes de tamaño distinto para un par de valores de inhomogeneidad, podemos concluir que para valores de  $\beta$  grande (4.5) el comportamiento dinámico  $T(n) \sim n^{0.99}$  del sistema no depende del tamaño ambiente (numero de arboles), mientras que alrededor del posible valor de transición dinámica  $\beta=3.0$  hay una diferencia muy clara entre los ambientes, lo cual nos sugiere que existe una relación entre la no estacionalidad del proceso y efectos de tamaño finito del sistema.

Ahora bien, como ya habíamos mencionado, la estacionalidad del sistema debe analizarse con la derivada discreta de  $T(n)$  o más bien con  $T(n+1)-T(n)$ , que representa el tiempo que toma el paso n-ésimo. Dichas derivadas se presentan a continuación en la Graf. 8.

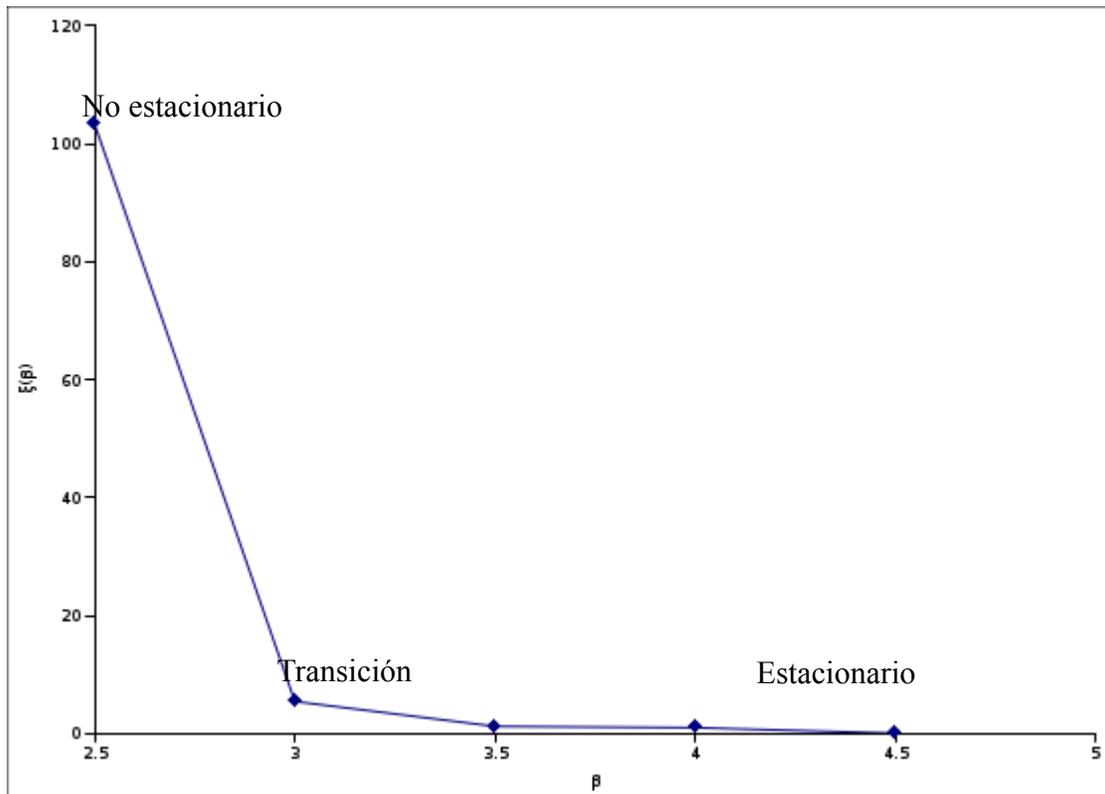


Graf. 8 Mostramos la derivada de  $T(n)$  para un ambiente con  $N=10^5$  y diferentes valores de  $\beta$ . El recuadro muestra un acercamiento de las curvas inferiores.

Para completar este análisis, definimos un parámetro de no estacionalidad  $\xi$  como el valor absoluto de la segunda derivada discreta de  $T(n)$  en el tercer paso de la caminata,  $n=3$ , entonces

$$\xi = \left| \frac{d^2 T(n)}{dn^2} \right|_{n=3} = |T(n-1) + T(n-1) - 2T(n)|_{n=3} \quad (25)$$

Este parámetro  $\xi$  nos dice que tanto cambia la derivada de  $T(n)$  entre el tercer y el segundo paso de la caminata. Como se puede ver en la Graf. 9 a esos tiempos pequeños, el sistema está lejos de ser estacionario si  $\beta < 3.0$ .



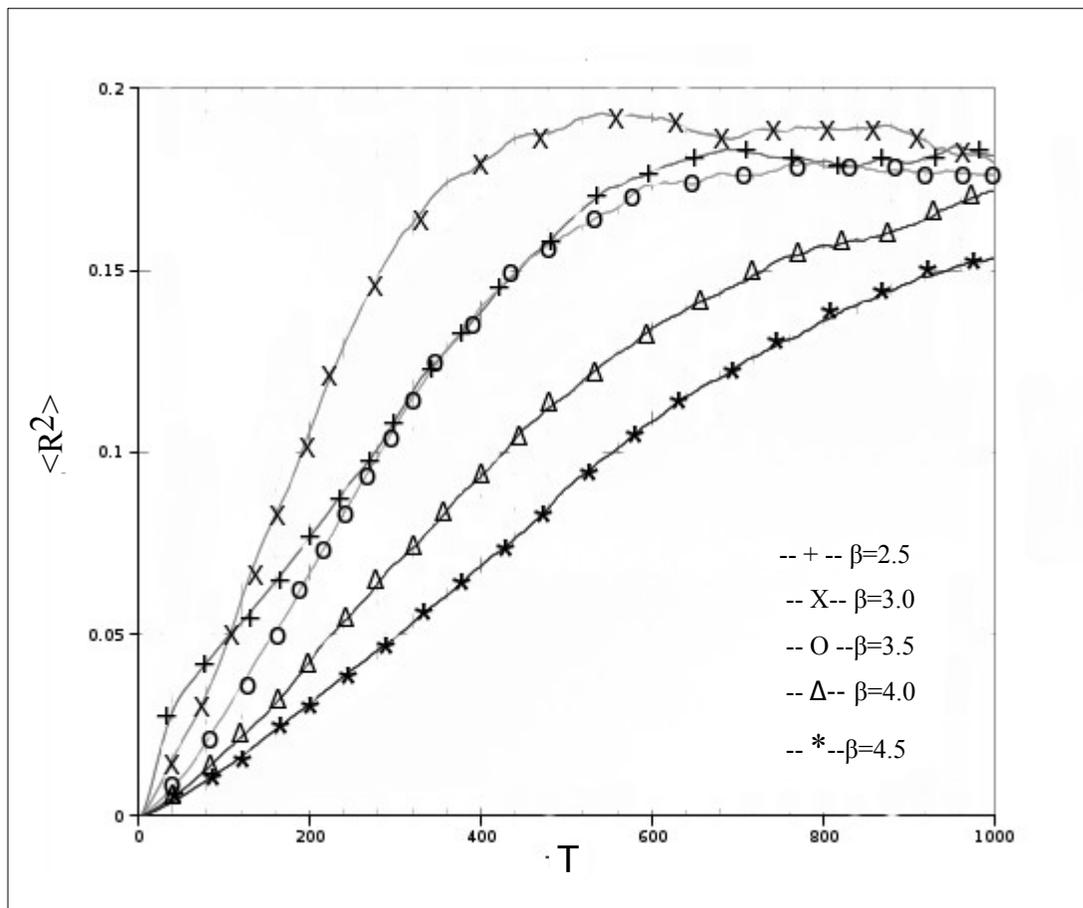
Graf. 9 Presentamos los resultados para el parámetro de no estacionariedad  $\xi$  para diferentes valores de  $\beta$

De las gráficas 7,8,9 podemos concluir entonces que

- **$\beta < 3.0$**  El sistema es altamente no estacionario ( $\xi$  grande), con un transitorio de ordenes de magnitud mayor al caso  $\beta > 3.0$  alcanzando un estado estacionario solo para tiempos muy grandes.
- **$3.0 \leq \beta \leq 4.0$**  En ambos ambientes existe una casi estacionariedad que se alcanza para tiempos cercanos a 200 ( $\xi$  pequeño), con lo que podemos decir que  $\beta = 3.0$  esta cerca del valor de transición al régimen estacionario.
- **$\beta \geq 4.0$**  El sistema es altamente estacionario ( $\xi$  tiende a cero) y las curvas  $T(n)$  no dependen del tamaño del ambiente.

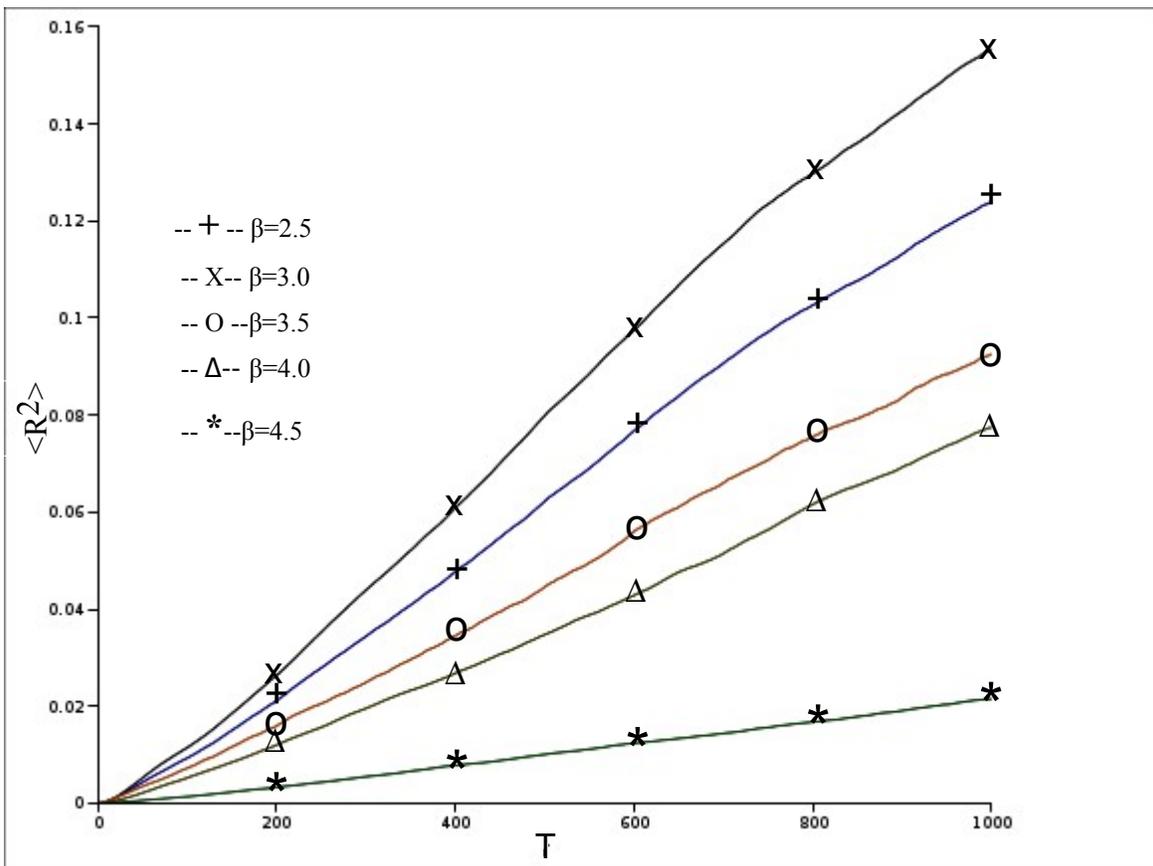
### 5.3 Desplazamiento cuadrático.

A continuación presentamos las gráficas de  $\langle R^2 \rangle = \langle R^2 \rangle(T)$  para ambientes que contienen  $10^4$  y  $10^5$  arboles, permitiendo en ambos casos una duración de  $10^3$  unidades de tiempo por caminata. Las gráficas muestran la comparación entre diferentes valores del parámetro de inhomogeneidad  $\beta$ .



Gráf. 10 Comparación entre diferentes valores de  $\beta$  del comportamiento de  $\langle R^2 \rangle$  en el ambiente de  $10^4$  arboles, donde cada curva es el promedio sobre 1000 corridas independientes.

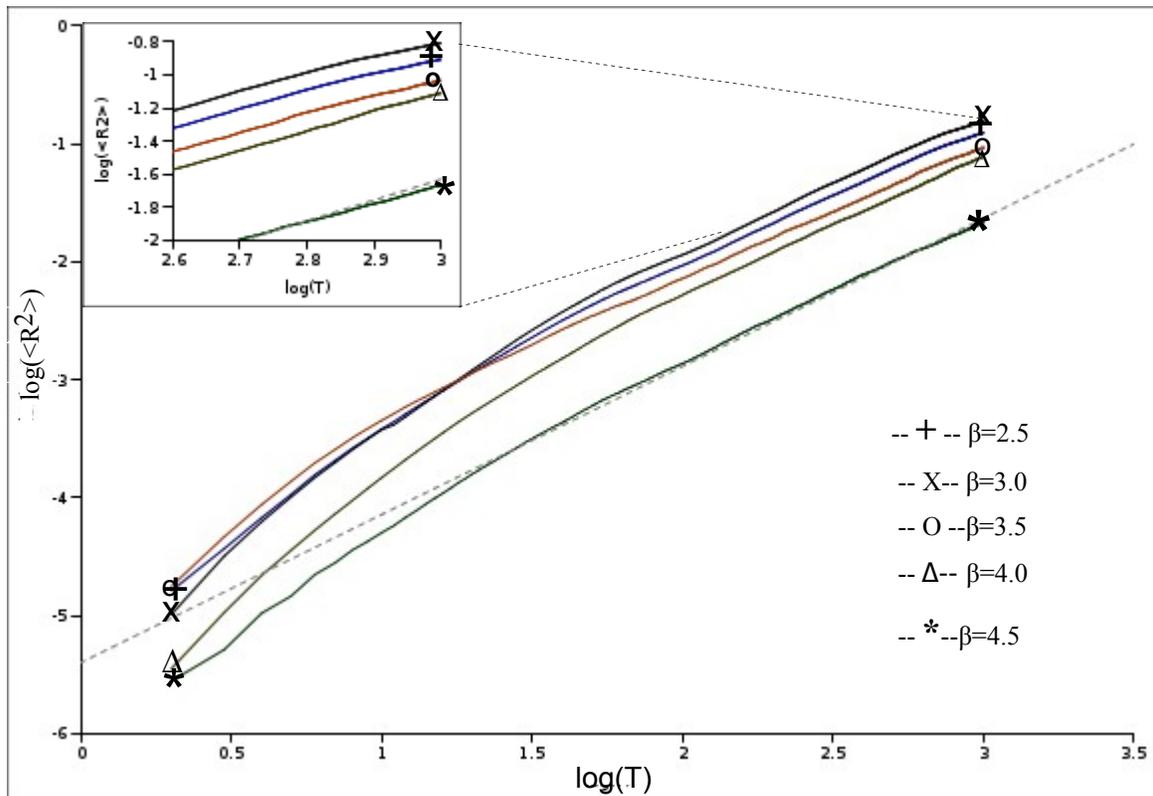
Después de una parte creciente, podemos ver en la Graf. 10 que con  $N=10^4$  a tiempos largos se presenta una saturación del desplazamiento cuadrático medio, debido al tamaño (número de arboles visitados) finito del sistema. Estos efectos de tamaño finito se presentan por que el agente al tener un número de blancos finito, tiene suficiente tiempo para llegar al borde del sistema. Hay que hacer notar también que  $\langle R^2 \rangle$  es máximo a tiempos suficientemente grandes cuando  $\beta=3.0$ . Entonces para este valor de inhomogeneidad, la difusión del caminante en el medio es la más rápida. Como vemos en las Graf. 11, 12 el efecto de saturación no se observa en el ambiente de  $10^5$  arboles, para el intervalo de tiempos considerado, por lo que en el análisis subsecuente, solo consideraremos este ambiente.



Graf. 11 Comparación entre diferentes valores de  $\beta$  del comportamiento de  $\langle R^2 \rangle$  el ambiente de  $10^5$  arboles, donde cada curva es el promedio sobre 2000 corridas independientes.

Si no consideramos los tiempos iniciales (una década) en las curvas de la Graf. 12 donde el régimen transitorio es muy fuerte, podemos ver una clara ley de potencia:

$\langle R^2 \rangle \sim T^\gamma$  donde  $\gamma$  es el exponente de difusión, cuyos valores se resumen en la Tabla 2 para  $N=10^4, 10^5$ .



Graf. 12 Ahora mostramos la misma comparación en log-log. En línea punteado mostramos una regresión lineal.

Hay que hacer notar que para  $N=10^4$  además de la década de tiempos iniciales, también hay que quitar la última década, donde se presentan los efectos del tamaño finito.

$\beta$	$N=10^4$	$N=10^5$
2.5	1.25	1.25
3.0	1.24	1.25
3.5	1.24	1.26
4.0	1.23	1.25
4.5	1.20	1.26

Tabla 2.

De los resultados anteriores, podemos destacar tres comentarios importantes:

1. A tiempo fijo, se obtiene el mayor desplazamiento para  $\beta=3.0$ , resultado que concuerda con lo encontrado por (Boyer et al. 2006).
2. Sorprendente el exponente  $\gamma \approx 1.2$  es independiente del tamaño del ambiente

(N) y del exponente de inhomogeneidad ( $\beta$ ) del medio para  $\beta \geq 2.5$ . Lo cual nos dice que aunque tenemos medios muy distintos, se presenta el mismo tipo de difusión levemente superdifusiva ( $\alpha > 1.0$ )

3. Por otra parte, sabemos que para  $\beta = 3.0$  el modelo tiene una distribución de longitud de pasos  $P(l) \sim l^{-\alpha}$ ;  $\alpha \approx 2$  y una distribución de tiempos de espera  $\Psi(\tau) \sim \tau^{-\delta}$ ;  $\delta = 2$ . Si el proceso fuera equivalente a una caminata aleatoria de tiempo continuo (CTRW), el exponente  $\gamma$  debería satisfacer  $\gamma = 2 + \delta - \alpha$  (Zumofen & Klafter, 1995). Esto implicaría  $\gamma = 2$ . Dado que nosotros encontramos que  $\gamma \approx 1.2$ , entonces podemos concluir que las caminatas en el modelo no son equivalentes a una CTRW, sino que se trata de un proceso más complicado.
4. El exponente  $\gamma$  medido en campo para los monos araña es de  $\gamma = 1.7$  (Ramos-Fernández et al. 2004) que aunque no está en un muy buen acuerdo con nuestros resultados, podemos pensar como un valor intermedio entre lo esperado para una CTRW ( $\gamma = 1.7$ ) y lo generado por nuestro modelo ( $\gamma = 1.2$ ).

#### **5.4 Histogramas del desplazamiento.**

Realizando las normalizaciones mencionadas en la sección de método, se construyeron las correspondientes distribuciones de probabilidad  $P(R, T)$  del desplazamiento al tiempo  $T$ , las cuales se re-escalan para buscar posibles relaciones de escalamiento. Para ello construimos las gráficas de las curvas:

$$P'(x, T) = P(R, T) \langle R^2 \rangle^{1/2}(T) \text{ como función de la variable reducida } x = \frac{R}{\langle R^2 \rangle^{1/2}(T)}$$

Estas distribuciones  $P(R, T)$  tomadas en un tiempo fijo (el de digestión de las semillas por los monos araña) son desde la perspectiva ecológica las curvas de dispersión de semillas. Si existieran leyes de escalamiento, como en la difusión browniana, podríamos describir el proceso por una sola curva “universal”

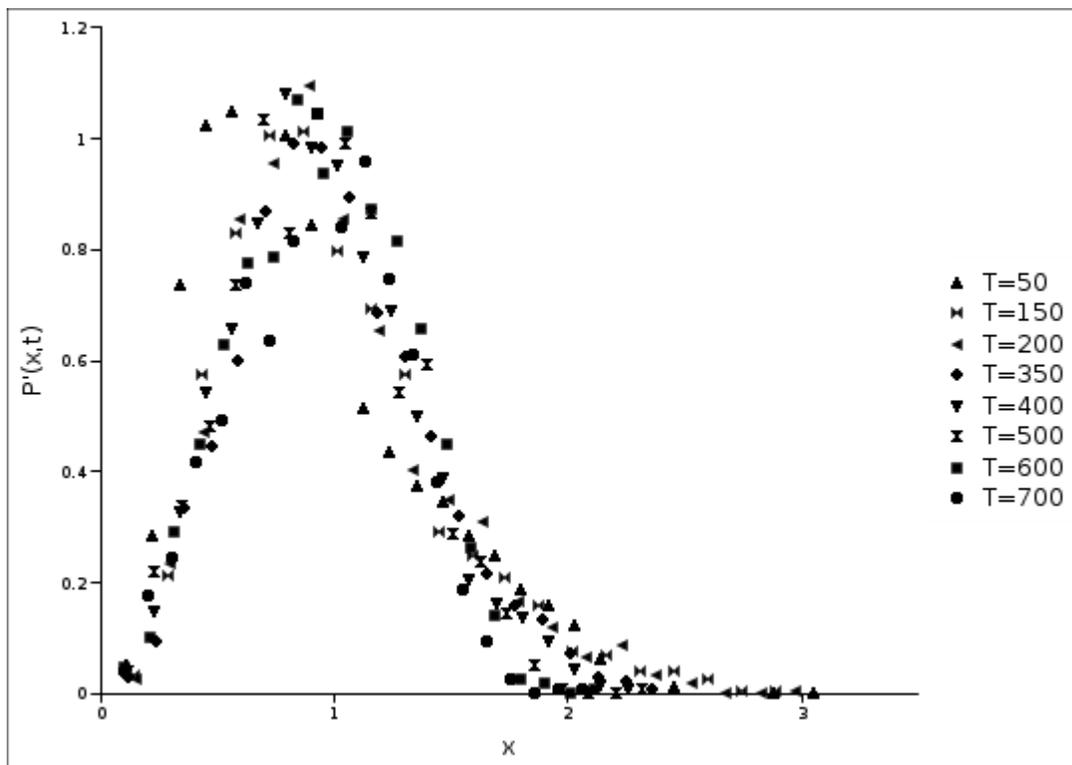
$P'(x, T) \sim P'(x)$  independiente de las escalas temporales o espaciales en las que ocurriera la dispersión. Es decir que si graficamos  $P'(x, T)$  a distintos tiempos fijos

T, las curvas se superponen unas sobre las otras.

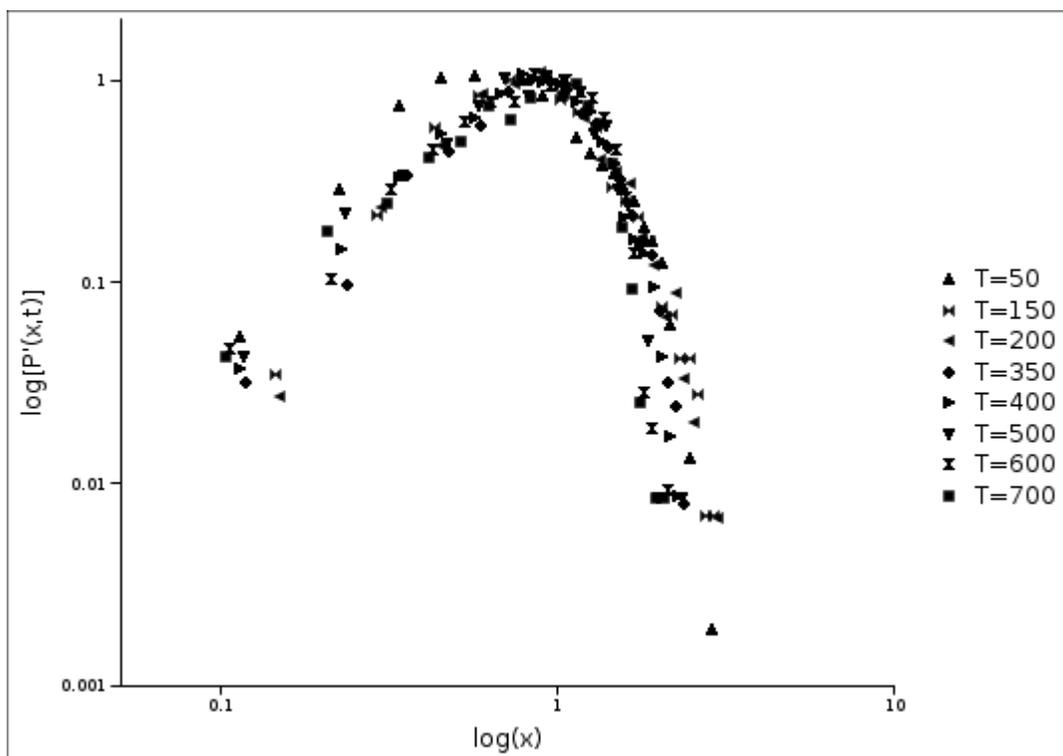
A continuación mostramos los resultados obtenidos (Graf. 13- 20) para el ambiente con  $N=10^5$  arboles y con dos diferentes valores del exponente de inhomogeneidad:

$\beta=3.0, 4.5$  para los cuales notamos las siguientes características generales:

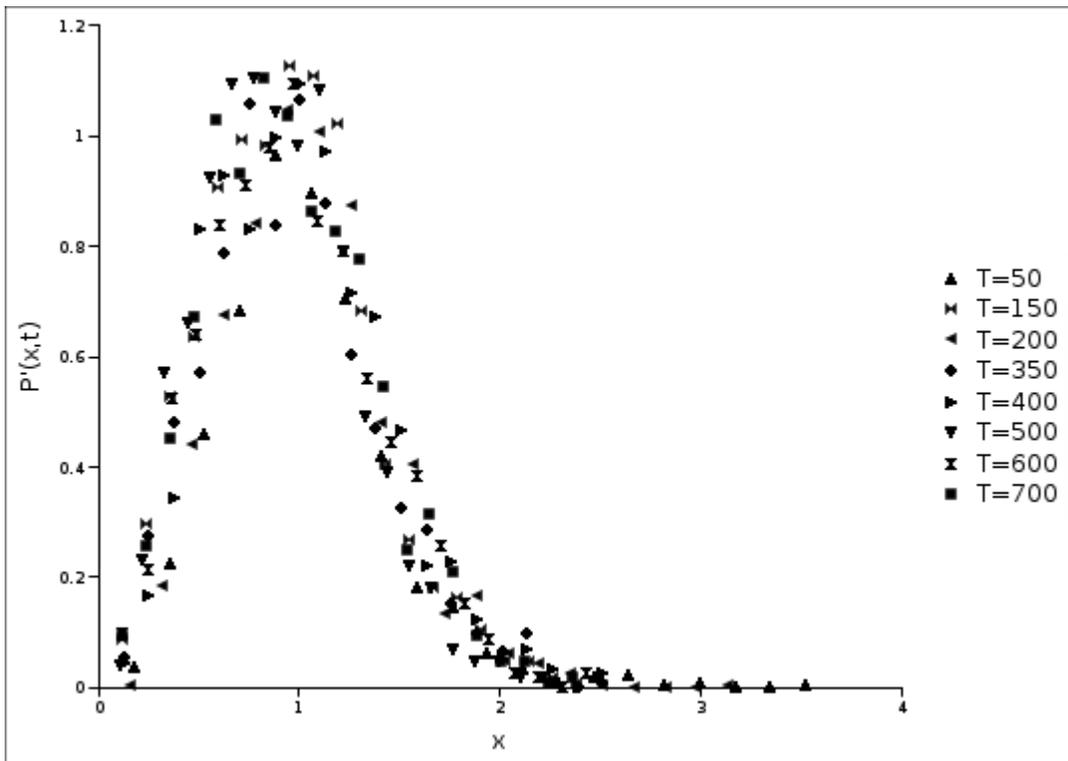
1. Se observa un escalamiento bastante bueno para el caso  $\beta=4.5$ , sobre todo para tiempos de digestión mayores a 50 como se ve en la Graf. 15-16.
2. Para  $\beta=3.0$  hay una incipiente indicación de escalamiento a tiempos largos, pero como las curvas no colapsan completamente una sobre la otra no podemos considerar que existe escalamiento (Graf. 14). Esto puede ser consecuencia a que la caminata para este valor de inhomogeneidad es fuertemente no estacionaria, como lo muestra la Graf. 9.
3. Para  $\beta=3.0$ , el decaimiento a tiempos largos, de  $P(x,T)$  con  $x$  es muy rápido, pero a su vez es bastante lento para tiempos cortos. Esta última observación se presenta también en  $\beta=4.5$ . Estos resultados nos indicaron que debíamos investigar con mayor precisión lo que ocurre a tiempos cortos ( $T=15,30,50$ ).



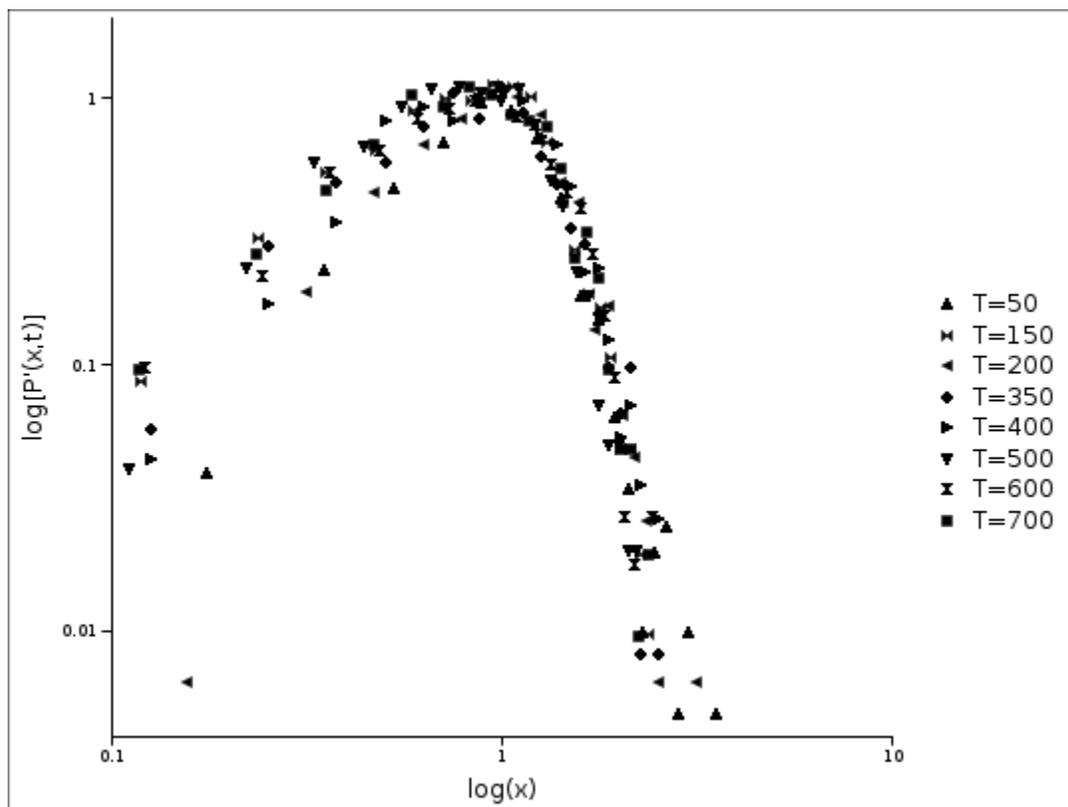
Graf.13 Curva de dispersión para  $\beta=3.0$ .



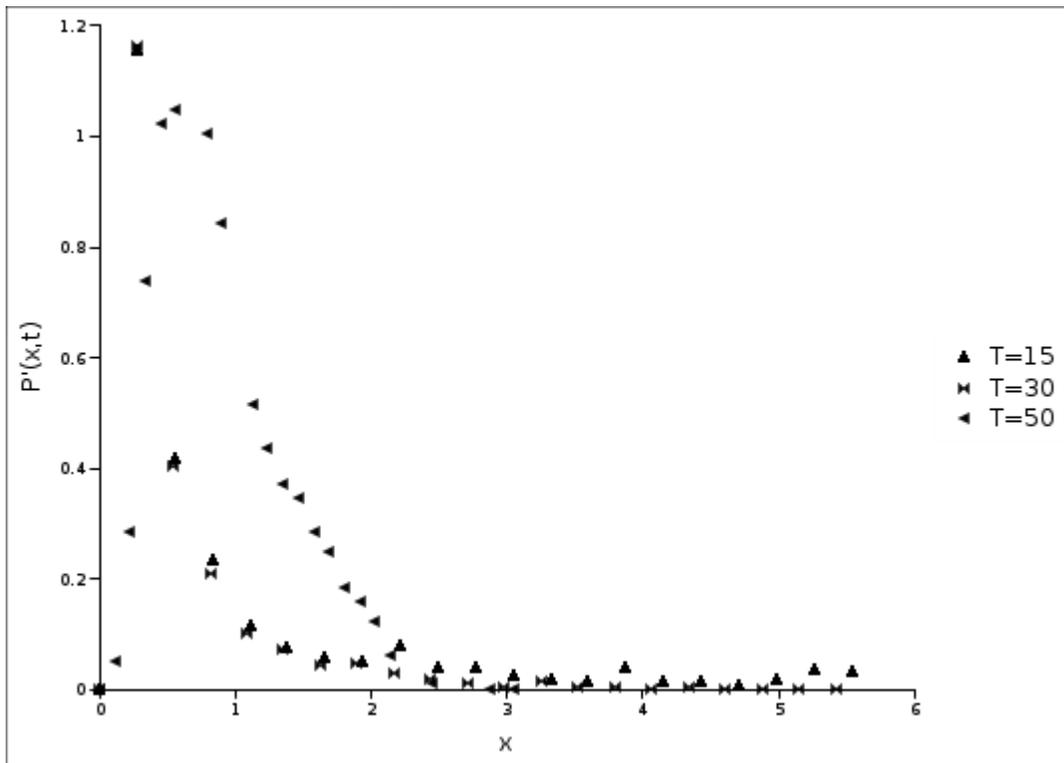
Graf. 14 Curva de dispersión para  $\beta=3.0$ , en log-log.



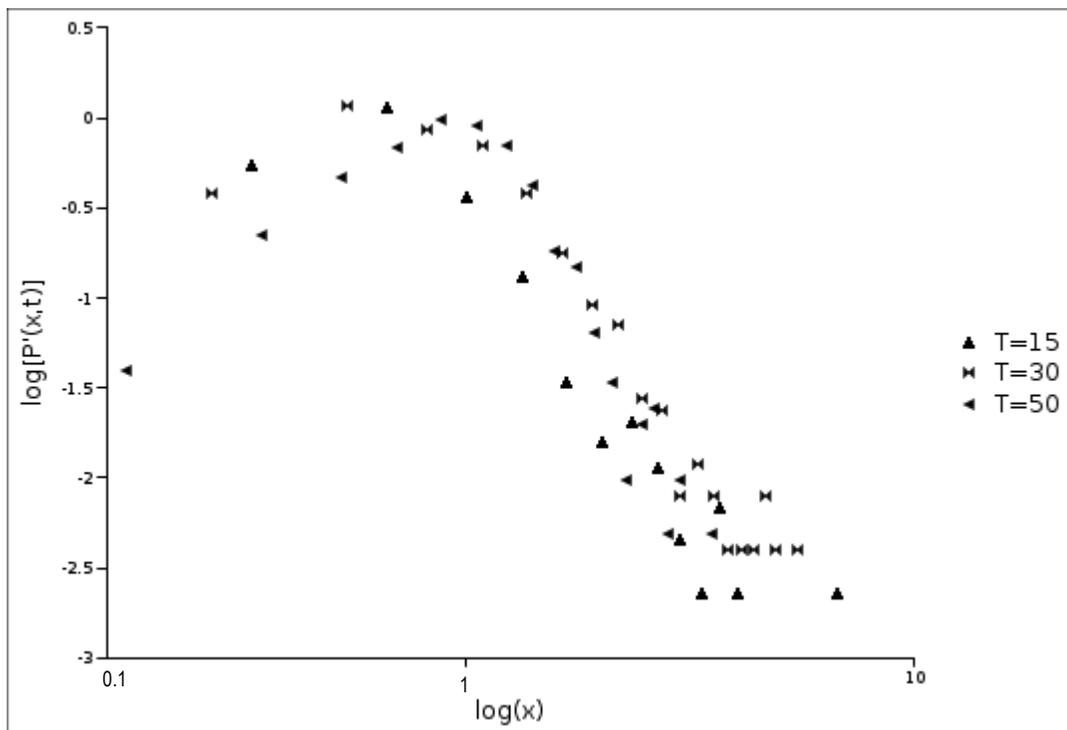
Graf. 15 Curva de dispersión para  $\beta=4.5$ .



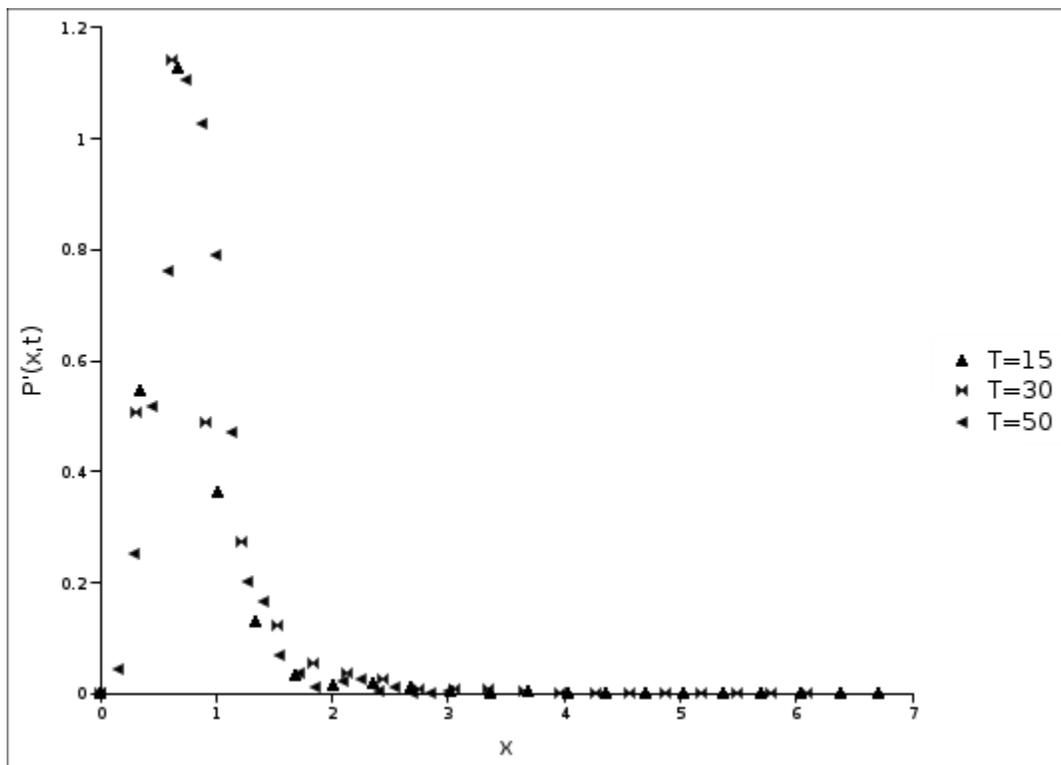
Graf. 16 Curva de dispersión para  $\beta=4.5$ , en log-log.



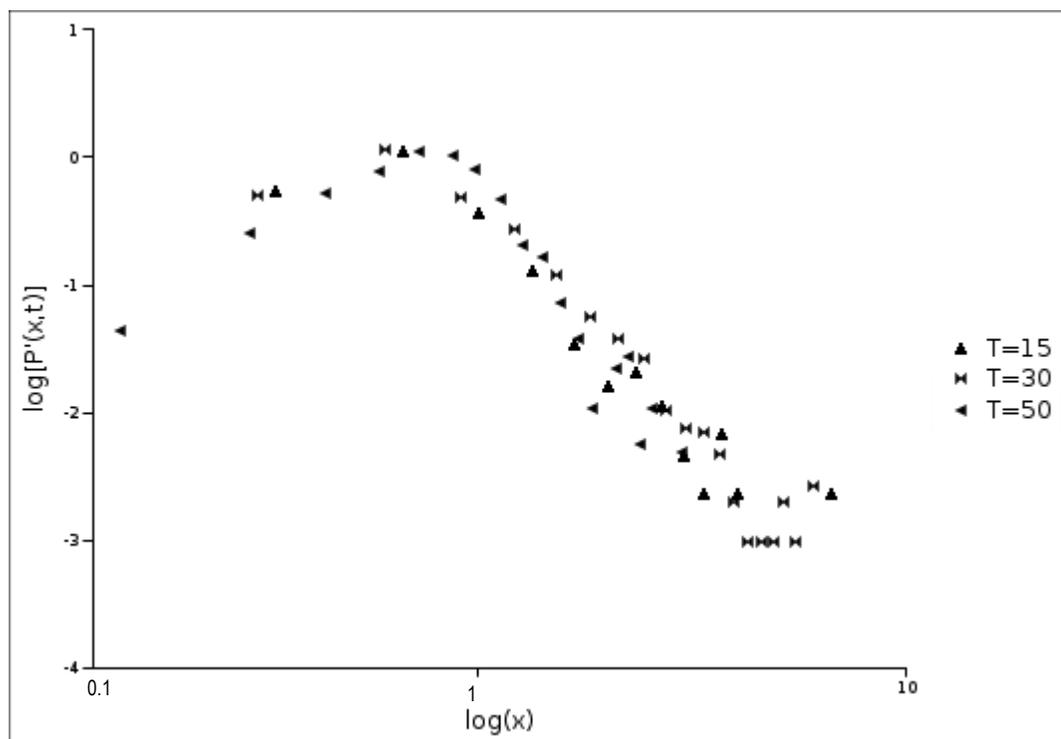
Graf. 17 Curva de dispersión a tiempos cortos para  $\beta=3.0$ .



Graf. 18 Curva de dispersión a tiempos cortos para  $\beta=3.0$  en log-log.



Graf. 19 Curva de dispersión a tiempos cortos para  $\beta=4.5$ .



Graf. 20 Curva de dispersión a tiempos cortos para  $\beta=4.5$  en log-log.

Para describir el decaimiento de  $P'(x, T)$  con la distancia  $x$ , buscamos la posible

existencia de una ley de potencia:  $P'(x, T) \sim x^{-a}$  con  $a$  un exponente. Los resultados de este análisis considerando solo las colas de las curvas, los presentamos en la

Tabla 3.

	$\beta=3.0$	$\beta=3.0$
T	$a$	$a$
15	4.2	4.2
30	4.3	4.2
50	4.3	4.4

Tabla 3.

Para tiempos largos ( $T > 50$ ), el decaimiento de  $P'(x, T)$  parece ser más rápido que una ley de potencia. Por otro lado, como pasó en los tiempos largos, el escalamiento es mejor para  $\beta=4.5$  haciendo notar que para  $\beta=3.0$  la curva que se sale más de un posible escalamiento es la de  $T=50$ .

Es notable que de manera similar al exponente  $\gamma$  de la ley de potencia para el desplazamiento cuadrático medio, ahora encontramos que para la ley de potencia de la distribución de probabilidad del desplazamiento, existe un exponente  $a \approx 4.3$  que también es independiente de  $\beta$ . Este resultado de nueva cuenta contrasta con lo que correspondería a una CTRW, con longitudes de pasos distribuidos con  $P(l) \sim l^{-\alpha}$ , donde se observa que  $P'(x, T) \sim x^{-a}$  con  $a = \alpha$  (ver ejemplo en Brockmann et al. 2006) lo que nos daría  $a=2$ .

A continuación presentamos las curvas de concentración de semillas

$$\rho(x, T) = \frac{P(R, T) \langle R^2 \rangle^{1/2}}{2\pi R \langle R^2 \rangle^{1/2}} \quad \text{con} \quad x = \frac{R}{\langle R^2 \rangle^{1/2}(T)}$$

Existe una relación muy simple con las curvas obtenidas, de las que se diferencian en esencia por un factor de  $2\pi R$ . Hay que hacer notar que en el presente caso, se observa que  $\rho(x, t) \rightarrow 0$  cuando  $x \rightarrow 0$ , mientras que en un proceso de difusión simple  $\rho(x, t)$ , sería una Gaussiana con máximo en  $x=0$ . Esto pone en manifiesto que los

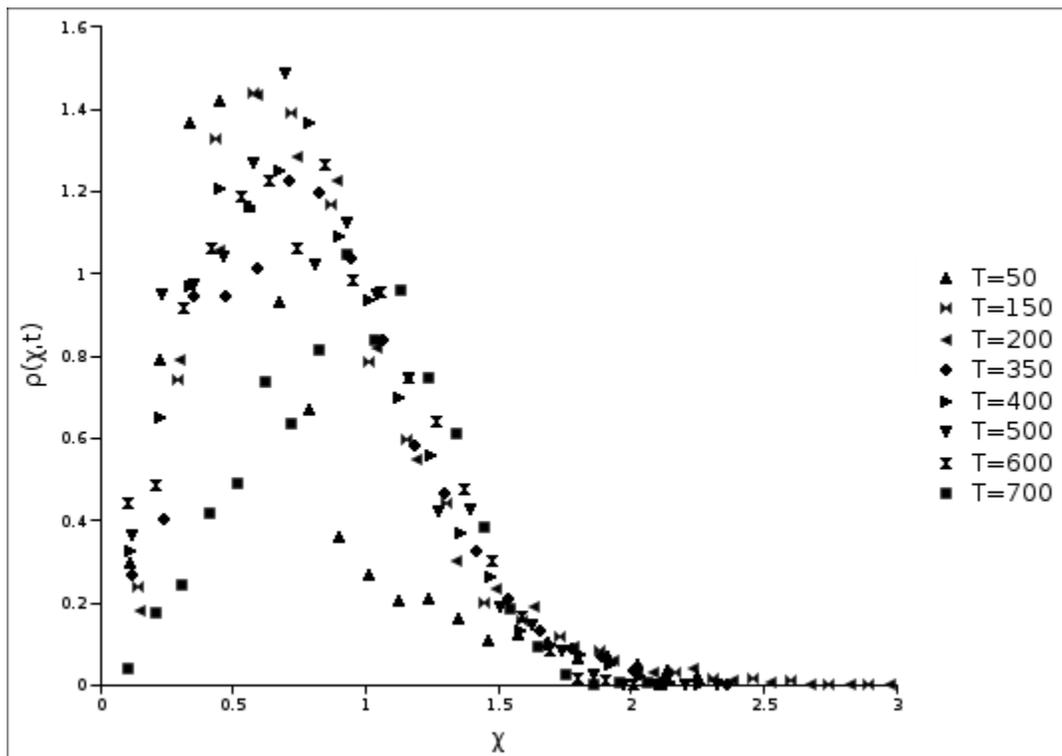
procesos que estamos estudiando no son simples caminata aleatorias.

Un carácter auto-evitente surge de las características del modelo, en el cual el caminante no vuelve a visitar blancos ya visitados, con lo que no regresa al origen.

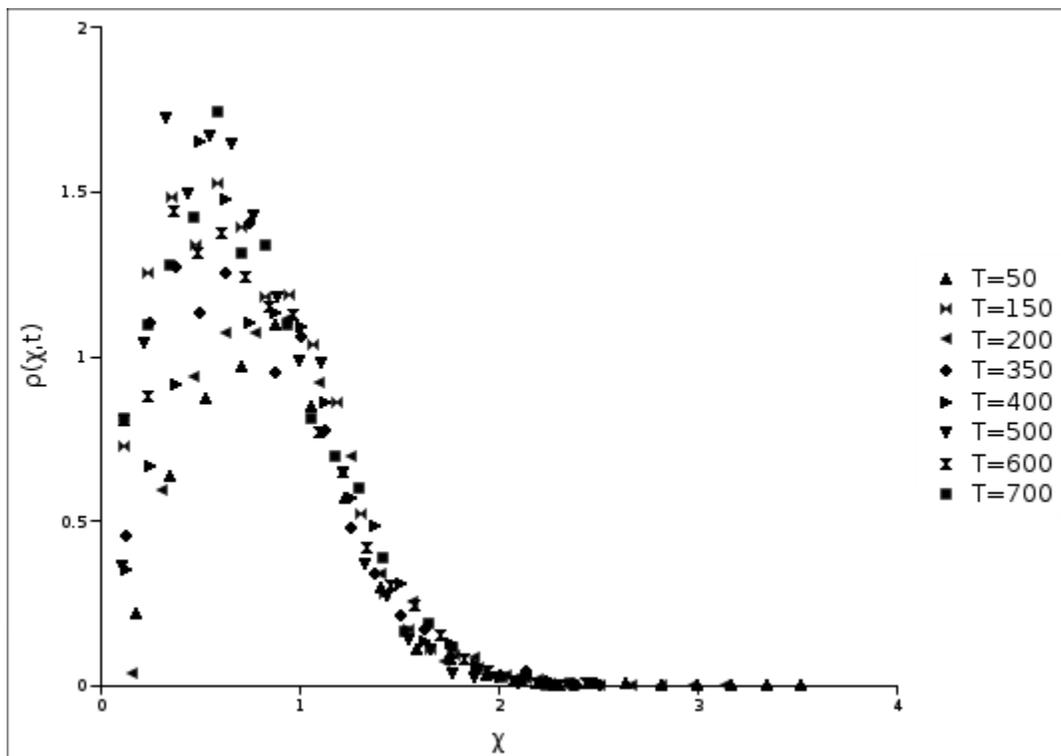
Las curvas de  $\rho(x,t)$  (gráficas 21 y 22) ilustran esa propiedad.

Finalizar esta parte, comparando nuestras curvas con una curva experimental (Wehncke et al. 2003) de dispersión de semillas producida por los patrones de forrajeo de *Cebus Capucinis* una especie de mono de Panamá (gráfica 23). Para dicha comparación digitalizamos la gráfica mostrada en el artículo usando el programa

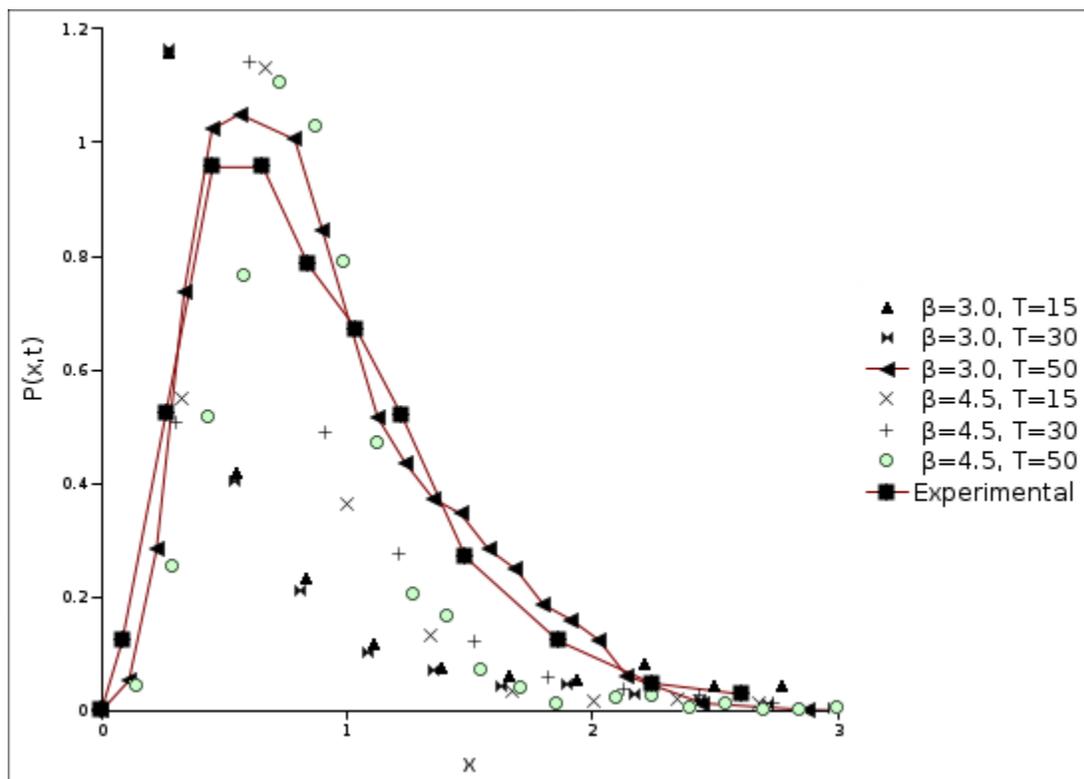
*g3data* para normalizar los datos y construir así la variable adimensional  $\frac{R}{\langle R^2 \rangle^{1/2}}$ .



Graf. 21 Curva de concentración de semillas para  $\beta=3.0$ .



Graf. 22 Curva de concentración de semillas para  $\beta=4.5$ .

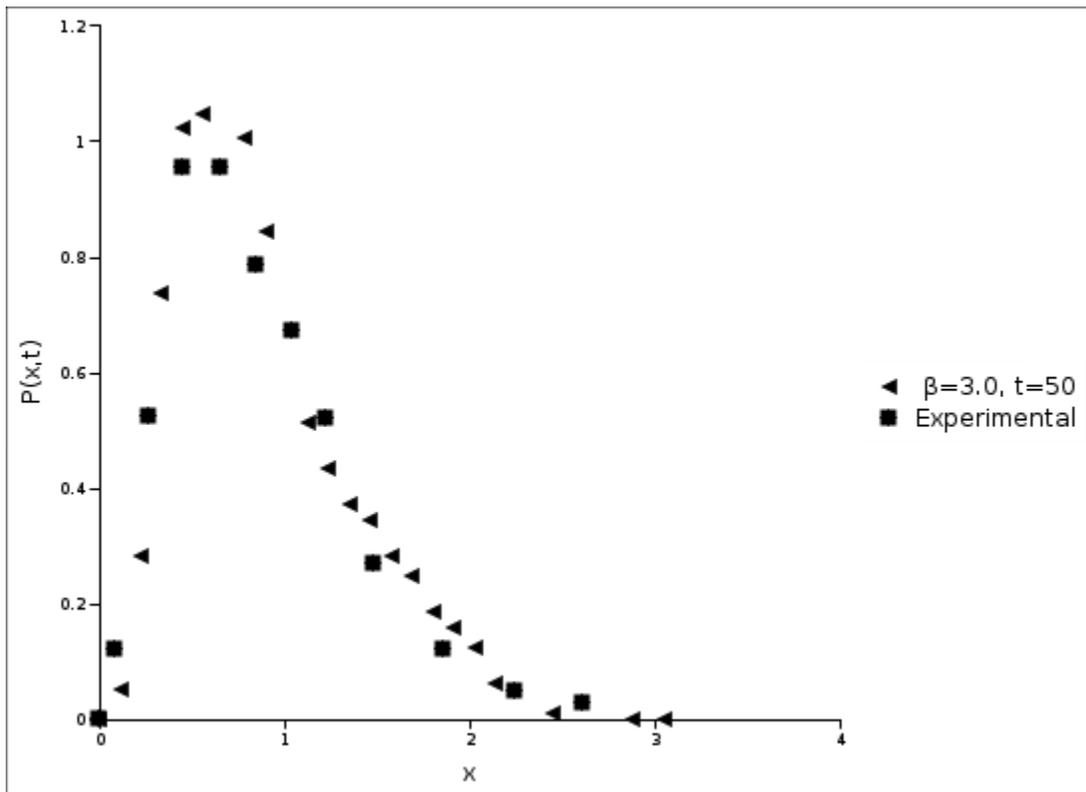


Graf. 23 Comparación entre una curva experimental normalizada de dispersión y las generadas por el modelo.

En la Graf. 23 mostramos la curva experimental, que es única, junto con las curvas

teóricas que generamos para varios valores de  $\beta$  y  $T$ , que son los dos parámetros libres en este caso.

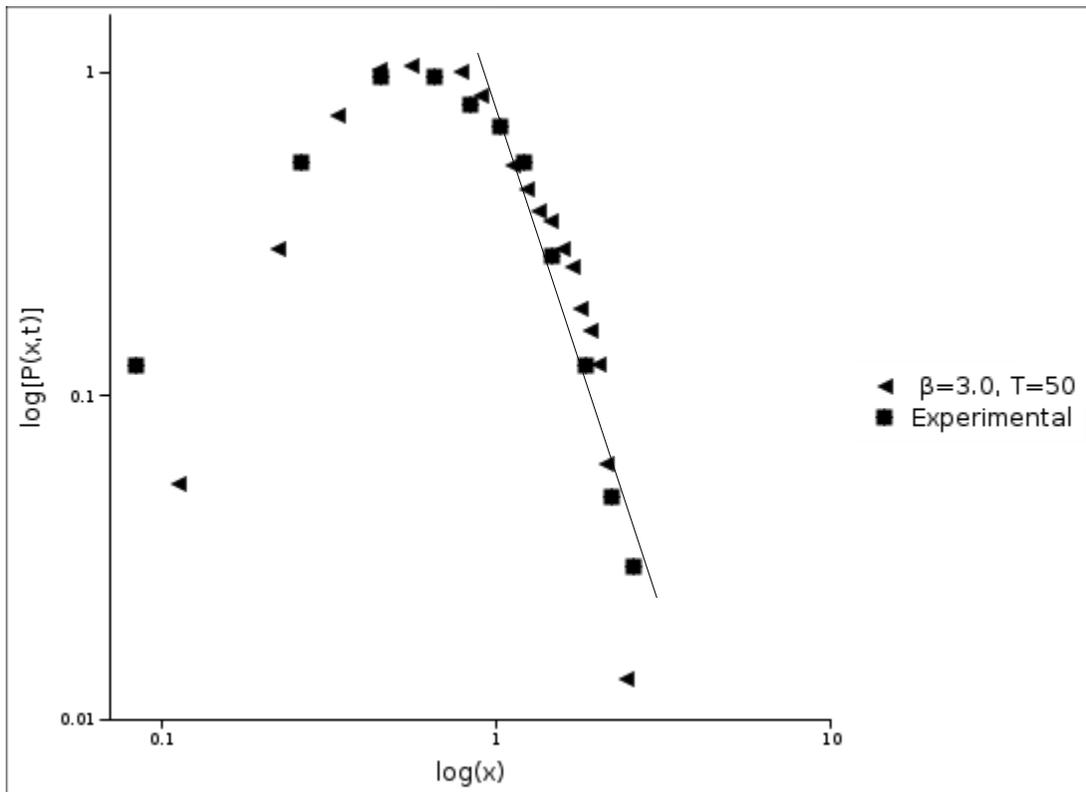
Como se puede observar (Graf. 24) el mejor ajuste lo proporciona la curva con  $\beta=3.0$ ,  $T=50$ .



Graf. 24 La misma comparación pero mostrando solo la curva experimental con la curva teórica que mejor ajusta los datos.

De esta forma haciendo un ajuste de las colas por rectas en la Graf. 25, vemos que existe una región muy pequeña, menor a una década, donde se muestra una insipiente ley de potencia con  $a=4.1$  que es un valor cercano al obtenido para  $\beta=3.0$ ,  $T=50$  que es de  $a=4.3$ . Este resultado nos permite concluir que existe un exponente para las distribuciones de probabilidad de desplazamiento  $P(x,t)$  característico del proceso de dispersión que estamos estudiando, con un valor  $a=4$  tal que

$$P(x,t) \sim x^{-4} \text{ para } x \text{ grande.}$$



Graf. 25 La misma comparación de la Graf. 24, en log-log y un ajuste por rectas

Hay que hacer notar que el régimen de ley de potencia se observa para un intervalo muy chico de valores de  $x$ , que podría ser aproximado también por una exponencial. Por otro lado, en la construcción de estos resultados, tuvimos que ajustar dos parámetros en el modelo  $(\beta, T)$  para poder reproducir los datos de campo. Finalmente notamos que  $P(x, t) \sim x^{-4}$  representa un decaimiento relativamente rápido (con  $\langle x \rangle, \langle x^2 \rangle$  finitos). Esto nos dice que la dispersión tanto en el campo como en el modelo no es de tan largo alcance como una del CTRW.

## 6. Un modelo de dinámica de selvas basada en dispersión de semillas.

---

Hasta aquí hemos hecho una descripción de los patrones de forrajeo de los monos araña, sin embargo todavía no hemos avanzado en responder a la pregunta del efecto a largo plazo de estos patrones sobre la estructura misma del bosque. La importancia ecológica de esta pregunta estriba en que se ha reconocido que los monos araña, entre otras especies de primates con las que comparte el mismo tipo de forrajeo, son los principales dispersores de semillas en diferentes tipos de bosques (Whencke, 2004). La dispersión de semillas está íntimamente ligada a la dinámica de regeneración del bosque y por tanto de su mantenimiento a largo plazo (Lambert & Garber, 1998; Webb & Peart, 2001), así como en la dinámica de las poblaciones (Crawley, 1990; Eriksson & Ehrlén, 1992; Turnbull et al. 1990) que componen al bosque.

### *Modelo*

Para abordar esta cuestión, proponemos un modelo idealizado con algunas aproximaciones drásticas basado en las mismas reglas de forrajeo descritas en las secciones anteriores. Este modelo es claramente una primera aproximación pues entre otras aproximaciones trabaja con un solo caminante dispersor, cuando en la realidad no se trata de un caminante sino de una o más poblaciones de monos, así como diferentes generaciones de las mismas. Sin embargo esta aproximación se pueden justificar debido a que estudios recientes (Ramos-Fernández et al. 2004) han mostrado que un forrajeador solitario o un grupo, generan cualitativamente los mismos patrones, diferenciándose esencialmente en los valores de los exponentes de las leyes de potencia que los caracterizan. Adicionalmente, se puede pensar que aún cuando el modelo usa un solo caminante, a lo largo del tiempo no se trata del mismo individuo, sino de diferentes generaciones del mismo.

En este modelo consideramos un bosque con  $10^4$  sitios puntuales de comida, que deben ser considerados como parches de vegetación más que como árboles aislados. Los sitios son pensados como blancos puntuales inicialmente distribuidos de forma aleatoria a los cuales no se les impone *a priori* ninguna distribución de recursos

$P(k)$ . Consideramos que un valor (entero) de recursos  $k$  en un sitio, significa que en dicho sitio hay un número  $k$  de árboles todos con el mismo tamaño (contenido de fruta). Inicialmente cada sitio tiene un contenido de recursos de

$k=1$  , que significa que en el sitio hay un árbol vivo.

Inicialmente el agente forrajeador es colocado cerca del centro del bosque, para moverse siguiendo las mismas reglas de minimización local descritas en el capítulo 2. Cuando el agente llega a un sitio se queda ahí un tiempo  $k$  mientras consume la comida, tras lo cual brinca instantáneamente al siguiente sitio que resulta de la minimización local de los pasos. Este modelo define un tiempo de digestión  $\tau_d=10$  con lo que si  $t = \text{mod}(\tau_d)$  entonces se dispersa una semilla, de esta forma, la semilla que fue comida al instante  $t - \tau_d$  se dispersa al tiempo  $t$ . Se ha observado que en muchos casos la probabilidad de sobrevivencia,  $P_s$ , de una semilla depositada aumenta al aumentar la distancia entre ésta semilla y el árbol progenitor ( Wehncke, 2004; Muller-Landau et al. 2002). Para el modelo,  $P_s$  depende entonces de dos factores:

- La distancia  $l$  entre el sitio de depósito y el árbol progenitor.

De esta forma como los procesos se consideran probabilísticamente independientes,

podemos escribir  $P_s = (P_c)(P_d)$ ; donde se elige  $P_c = 1 - \frac{k}{k_{max} + 1}$ ,  $P_d = f(l)$  con  $f(l)$

una función decreciente, tal que  $f(l) \rightarrow 1$  cuando  $l \rightarrow \infty$ .

A continuación elegimos  $f(l) = \frac{l/l_0}{1 + l/l_0}$ .

Donde  $P_c$  es una probabilidad asociada a la competencia por germinar entre semillas y  $P_d$  es una probabilidad asociada a la distancia de dispersión de la semilla respecto de los árboles parentales.

- El número de arboles ya existentes en el sitio de depósito. Para dar cuenta de esto el modelo impone un cota máxima  $k_{max}$  (parámetro de competencia) al número de arboles en un sitio. Una semilla depositada en un parche de tamaño  $k$  sobrevive con una probabilidad proporcional a  $P_c(k)$ , que es una función decreciente de  $k$ .

Si la semilla es depositada lo suficientemente lejos de su progenitor y el número de

vecinos es menor que  $k_{max}$  entonces puede sobrevivir de lo contrario el modelo no la registra, implicando que murió. Una caminata dura 500 unidades de tiempo, tras lo cual los sitios donde las semillas depositadas sobrevivieron, incrementan sus recursos en una unidad  $k \rightarrow k+1$  y un nuevo caminante se coloca en el medio iterando el proceso descrito anteriormente. Por su parte cada corrida consiste en  $10^4$  caminatas. Cada 10 caminatas se registra el estado del medio (biomasa, distribuciones de tamaños de parches) Hay que aclarar que los arboles tienen un tiempo finito de vida

$\tau_v = m \tau_d$  con  $m=5000$ , después de lo cual mueren. Es decir que al tiempo

$t, k \rightarrow k-1$  en un sitio que haya recibido una semilla sobreviviente al tiempo  $t - \tau_d$ .

Para evitar que desaparezcan los parches de vegetación cuando se les ha acabado momentáneamente el contenido de comida y así permitir su recarga posterior,  $k$  no puede ser menor a uno, lo cual hace que la biomasa comience con un valor inicial de 10000 unidades, las cuales sustraeremos en nuestros análisis, para solo considerar la dinámica propia del modelo.

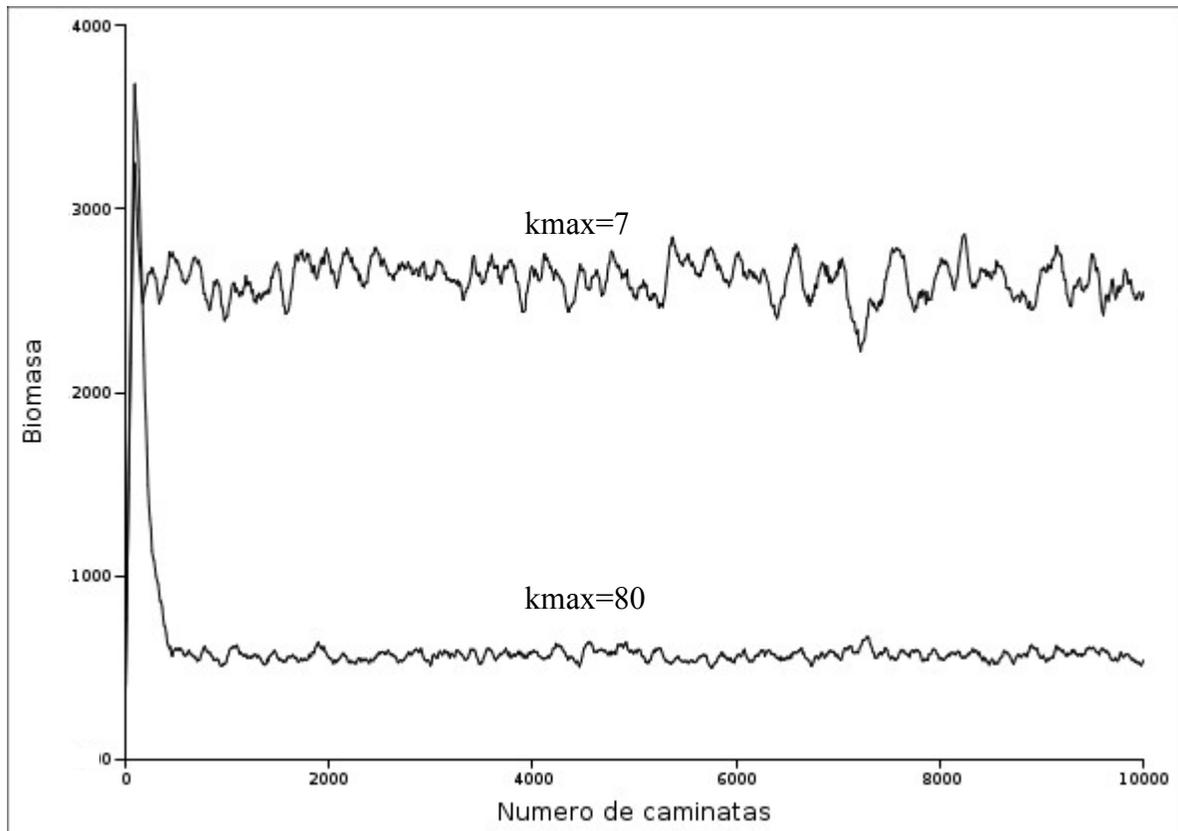
Como hipótesis principal en este modelo, se considera que la probabilidad  $P_d(l)$  favorece la dispersión a mayor distancia, siendo  $\beta=3$  el medio que mejor permite esto (Graf. 11).

Ahora bien, con esto en mente y sin haber puesto una distribución particular, nos planteamos la pregunta principal ¿Una selva con una función de distribución de parches arbitraria, evoluciona de forma natural a un estado que podríamos llamar de criticalidad auto-organizada (Bak et al. 1987), caracterizada por una distribución proporcional a  $k^{-3}$  ?

## *Resultados*

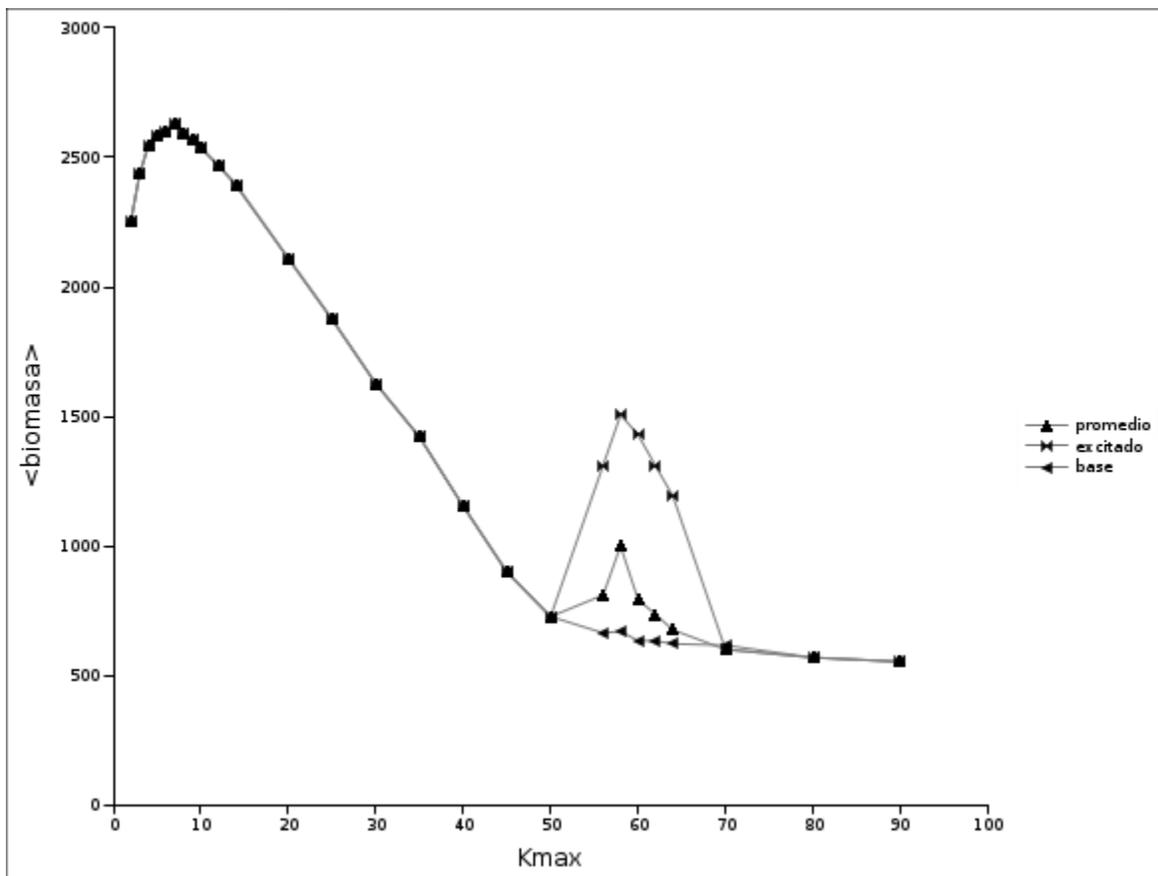
Se calculo la biomasa de la selva como la suma de todas las  $k$ . En la Graf. 26, se grafico la biomasa como función del tiempo (una unidad de tiempo corresponden el modelo a una caminata), par diferentes valores de  $k_{max}$ . Solo mostramos dos de estas curvas  $k_{max}$  pues todas muestran el mismo comportamiento; un transitorio con  $t \in [0,100]$  caracterizado por un inesperado crecimiento continuo de biomasa,

seguido por una señal de ruido, de la cual hablaremos más a detalle después. Existe un tiempo  $T_{max} \approx 100$  para el cual la biomasa es máxima.



Graf. 26. Se muestra a la biomasa como función del tiempo, para dos valores diferentes de competencia

Lo que hicimos a continuación fue calcular la biomasa promedio sobre diez señales independientes, sin incluir el transitorio, para poder visualizar más claramente como cambia la biomasa promedio en función del parámetro de competencia  $k_{max}$ .



Graf. 27 Se muestra a la biomasa como función del parámetro de competencia.

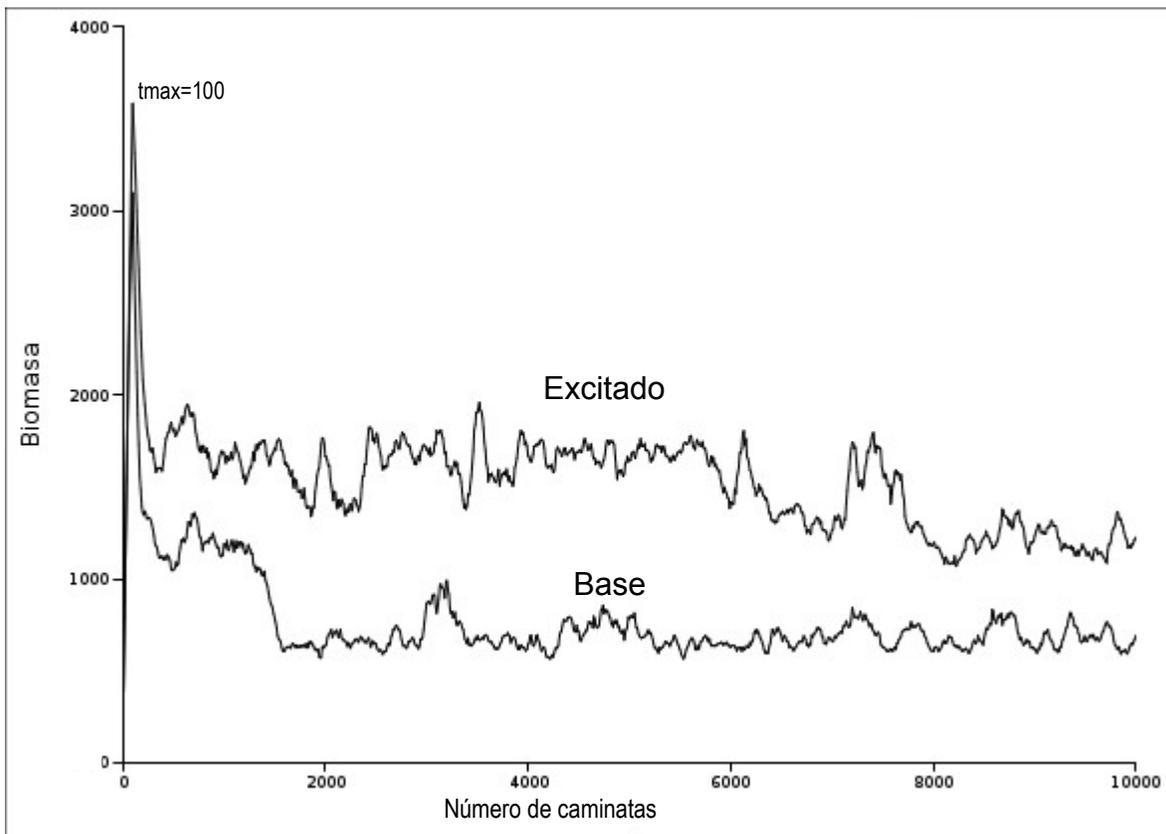
La Graf. 27 muestra dos comportamientos interesantes, el primero es la existencia de un máximo de biomasa para  $k_{max}=7$ . Dado que valores pequeños de  $k_{max}$  representan situaciones de alta competencia, resulta sorprendente notar que valores pequeños de  $k_{max}$  producen las mayores biomasa. Este resultado poco esperable, se podría interpretar desde un punto de vista ecológico, pensando en que cierto grado de competencia promueve el crecimiento del bosque por efecto de colonización de regiones poco pobladas. Por el contrario, en situaciones donde hay poca competencia ( $k_{max} \gg 1$ ) no hay necesidad de colonizar nuevos sitios y eso en general provoca una menor biomasa en el bosque.

Además, notamos la existencia de un segundo máximo local en  $k_{max}=58$ , valor en el que dependiendo de las condiciones iniciales, el sistema puede evolucionar hacia dos estados dinámicos distintos:

- *Estado excitado*: son señales cuyo promedio de la biomasa (después del transitorio) es mucho mayor a la tendencia de la gráfica.

- *Estado base.* Son señales que tienen un promedio de biomasa (después del transitorio) también mayor a la tendencia de la Graf. 27, pero menores que el estado excitado.

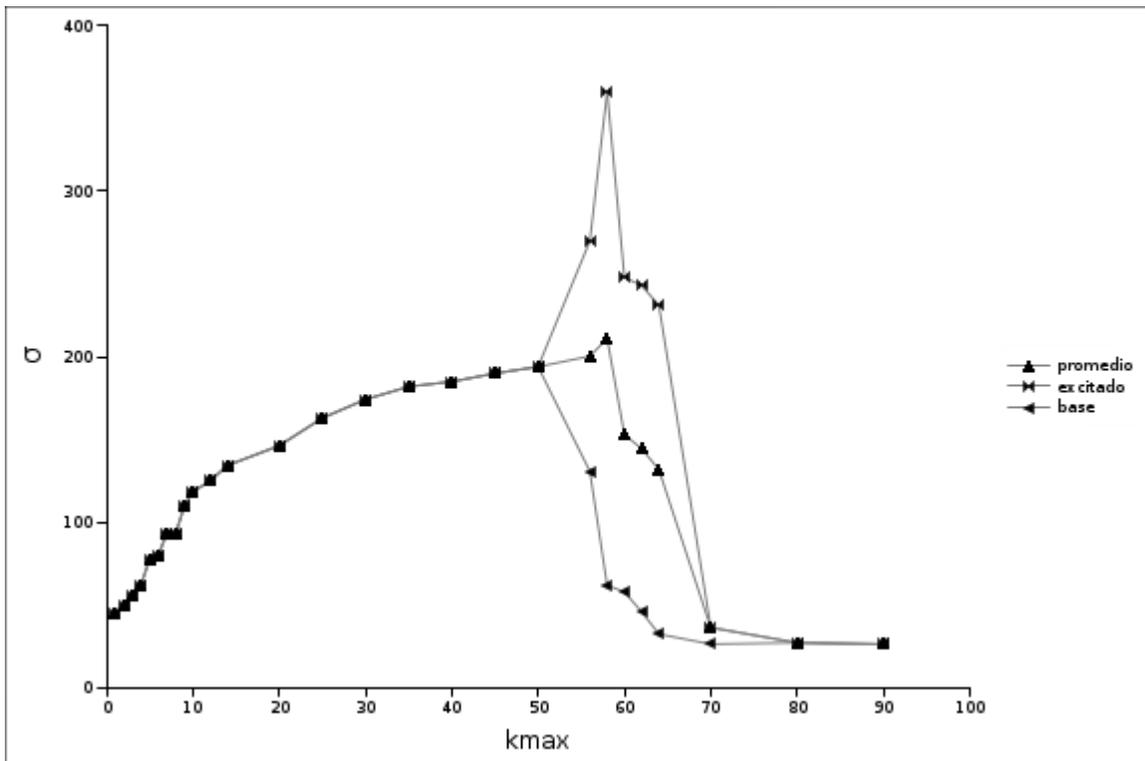
Por lo tanto en la gráfica se muestran los datos que corresponden al promedio de las señales de *estado excitado*, los correspondientes al promedio de las señales de *estado base* y los que corresponden al promedio de todas las señales (100 corridas independientes). Este comportamiento se ejemplifica en la Graf. 28 donde mostramos las señales correspondientes a un estado excitado y uno estable. Es posible que el estado excitado sea metaestable como se comienza a observar en la Graf.28.



Graf. 28 Máximo local en  $k_{max} = 58$ .

Completando esta descripción, realizamos una gráfica de la desviación estandar de la biomasa, dada por  $\sigma = \sqrt{(biomasa(t) - \langle biomasa \rangle)^2}$ , para los varios valores de  $k_{max}$ , mostrando que la región donde coexisten los dos estados dinámicos (excitado y base), es a su vez una región de grandes fluctuaciones.



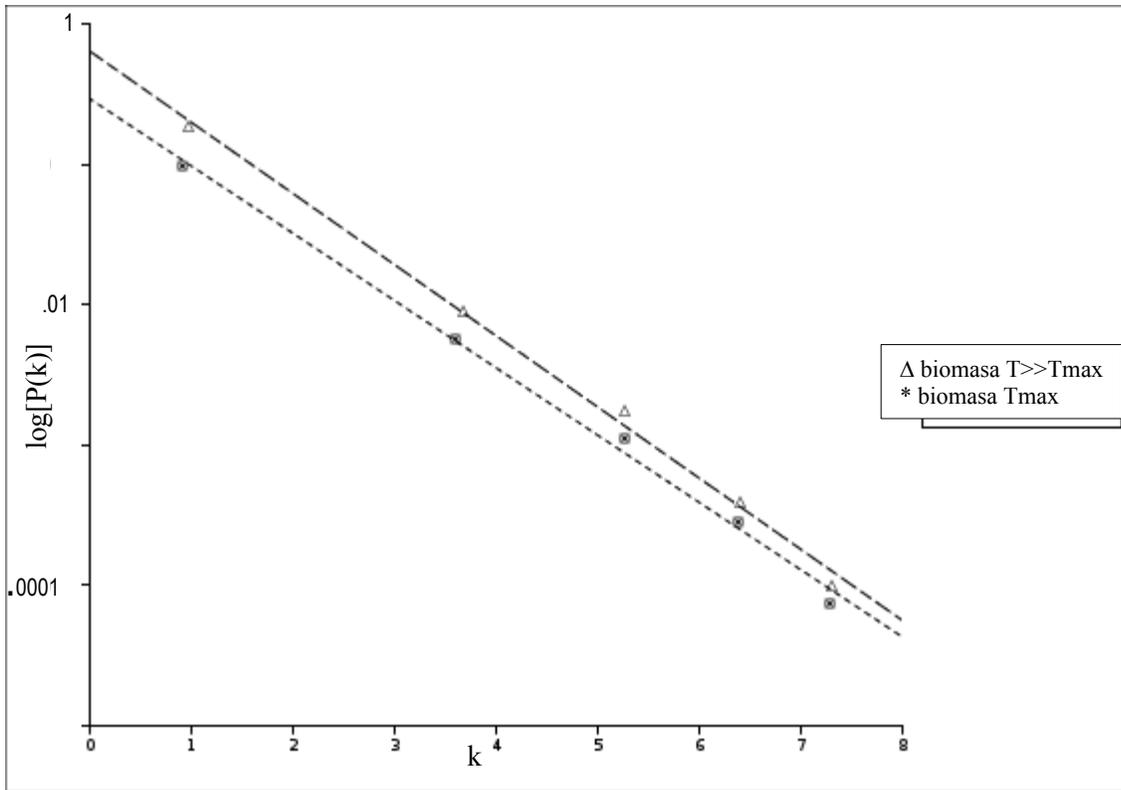


Graf. 29. gráfica de la desviación estandar promedio sobre 10 señales, con diferentes  $k_{max}$ .

Se observa que la desviación estandar se maximiza ( $\sigma \rightarrow \sigma_{max}$ ) en  $k_{max}=58$ , lo cual indica que la dinámica de la selva es muy variable en esta región, lo cual a su vez se puede interpretar como estados de competencia intermedia.

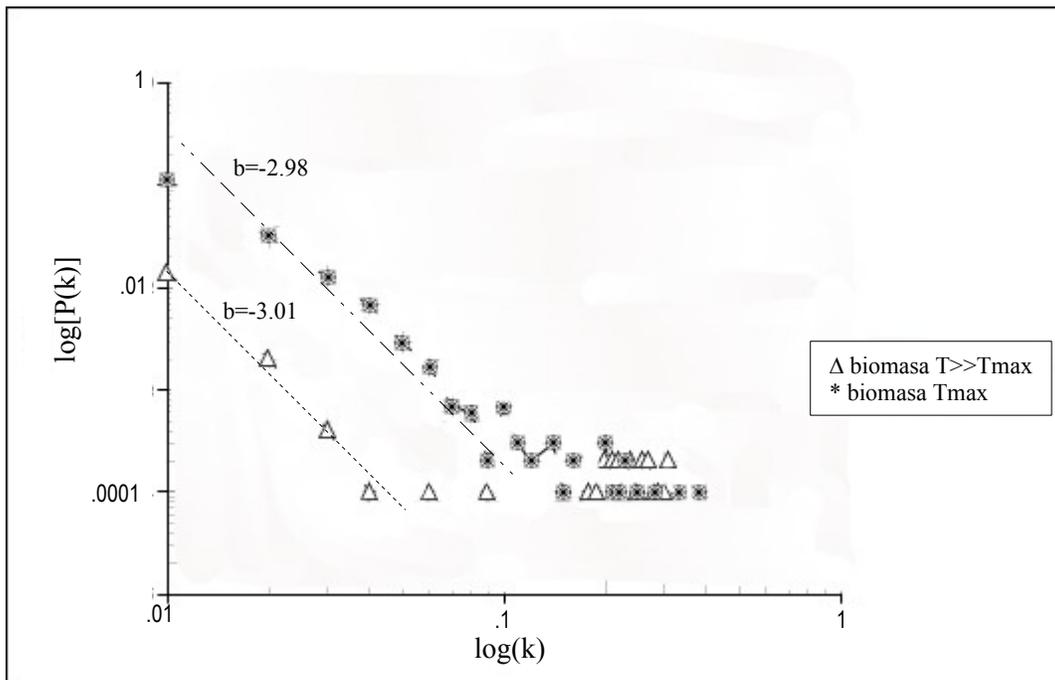
Por otro lado, para estudiar la estructura interna del bosque, realizamos histogramas de los tamaños de parches  $P(k)$ , para diferentes valores de  $k_{max}$ , en tres regiones específicas: en el máximo de la biomasa promedio, en la región cercana al segundo máximo local (zona metaestable) y en la región de ruido pero lejos de la zona meta estable ( $k_{max} > 80$ ).

Mostramos solo tres casos, que corresponden a comportamientos bien diferenciados (Graf. 30-32).

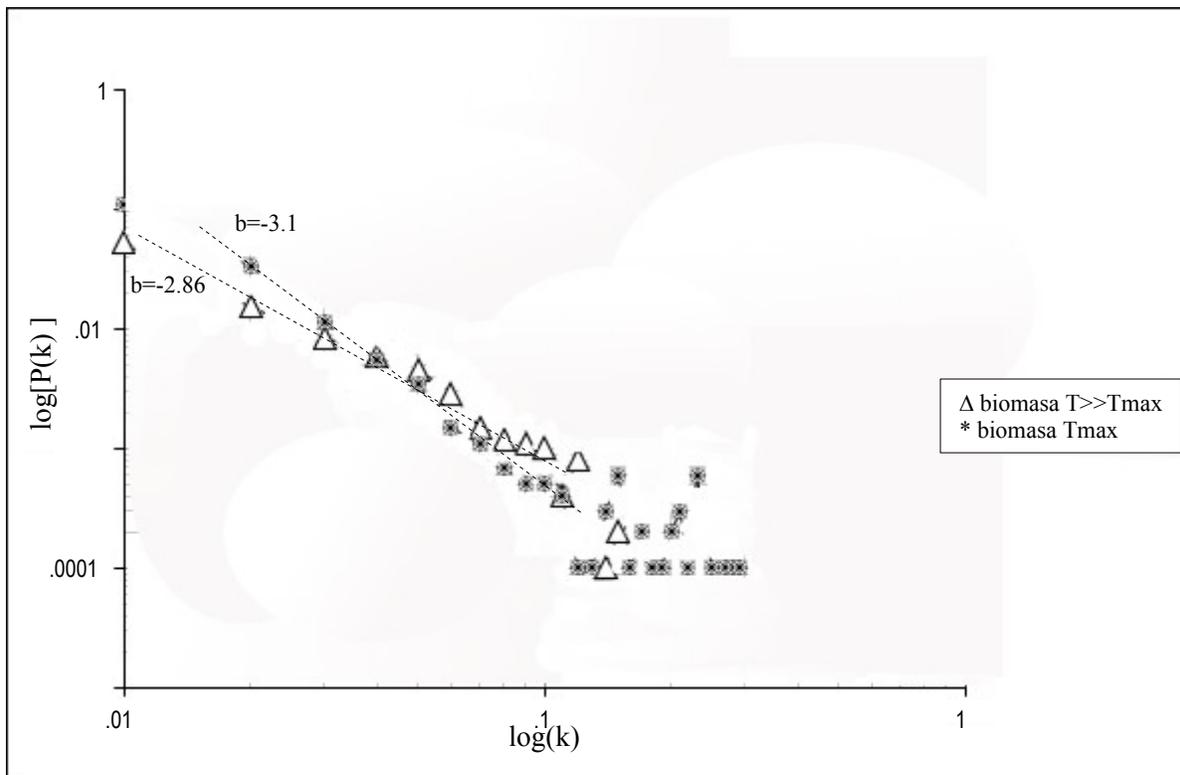


Graf. 30. Distribución  $P(k)$  para  $k_{max}=5$  en semi-log aproximada por exponenciales

negativas  $P(k)_{igrande} = 0.36 e^{-0.57 k}$ ;  $P(k)_{tmax} = 0.40 e^{-0.61 k}$



Graf. 31. Distribución  $P(k)$  para  $k_{max}=20$  en log-log.



Graf.32. Distribución  $P(k)$  para  $k_{max}=50$  en log-log.

Entonces, tenemos que cerca del máximo  $k_{max}=7$ , la función de probabilidad para el contenido de comida va como exponenciales negativas (Graf. 30). Para  $k_{max}=20, 50$  existen dos tipos diferentes de distribuciones:

- Para  $T \approx T_{max}$ ,  $P(k) \sim k^{-3}$  que corresponde a un estado de criticalidad auto-organizada con dispersión máxima.
- Para  $T > T_{max}$  tenemos un decaimiento muy rápido, pero con parches muy grandes representados en la gráfica por los “outliers” (que salen de la tendencia completamente)

De esta forma, aún cuando a tiempos cortos, existe una ley de potencia, a tiempos más largos (outliers), esto no persiste, posiblemente por que el bosque no alcanza la dispersión máxima cuando la competencia es débil ( $k_{max}$  grande). De esta forma el bosque estará conformado por una mayoría de parches pequeños, pero algunos alcanzan tamaños muy grandes.

En particular en la región de metaestabilidad ( $k_{max} \sim 50$ ) tenemos leyes de potencia,

aunque no a tiempos largos, donde el ajuste por  $k^{-3}$  no es tan bueno

### *Análisis espectral de la serie de tiempo de la biomasa*

Por último, buscaremos caracterizar la evolución temporal de la señal de biomasa. Para ello será necesario introducir un poco de teoría general sobre series de tiempo. Para una variable aleatoria dependiente del tiempo  $x(t)$  sabemos que en el límite continuo podemos introducir su transformada de Fourier como

$$\hat{x}(f) = \int_0^T dt x(t) e^{-ift}$$

Donde  $T$  es el tiempo de medición. Podemos definir su espectro de potencia como

$$S(f) = \langle |\hat{x}_f|^2 \rangle = \langle \hat{x}(f) \hat{x}(-f) \rangle$$

Si ocurre que el proceso es estacionario, se define a la función de correlación  $C(t)$  como  $C(t) = \langle x(t') x(t'+t) \rangle$ . De esta forma se puede mostrar que

$$S(f) = T \int dt' C(t') e^{-ift'} \quad \text{donde} \quad C(t') = T \hat{C}(f)$$

Calculando el modulo cuadrado de la transformada de Fourier de la señal, estamos simultáneamente caracterizando la función de correlación.

Se puede demostrar que si  $C(t) \sim \frac{1}{t^\kappa}$  con  $0 < \kappa < 1$  se obtiene que  $S(f) \sim \frac{1}{f^\lambda}$  con

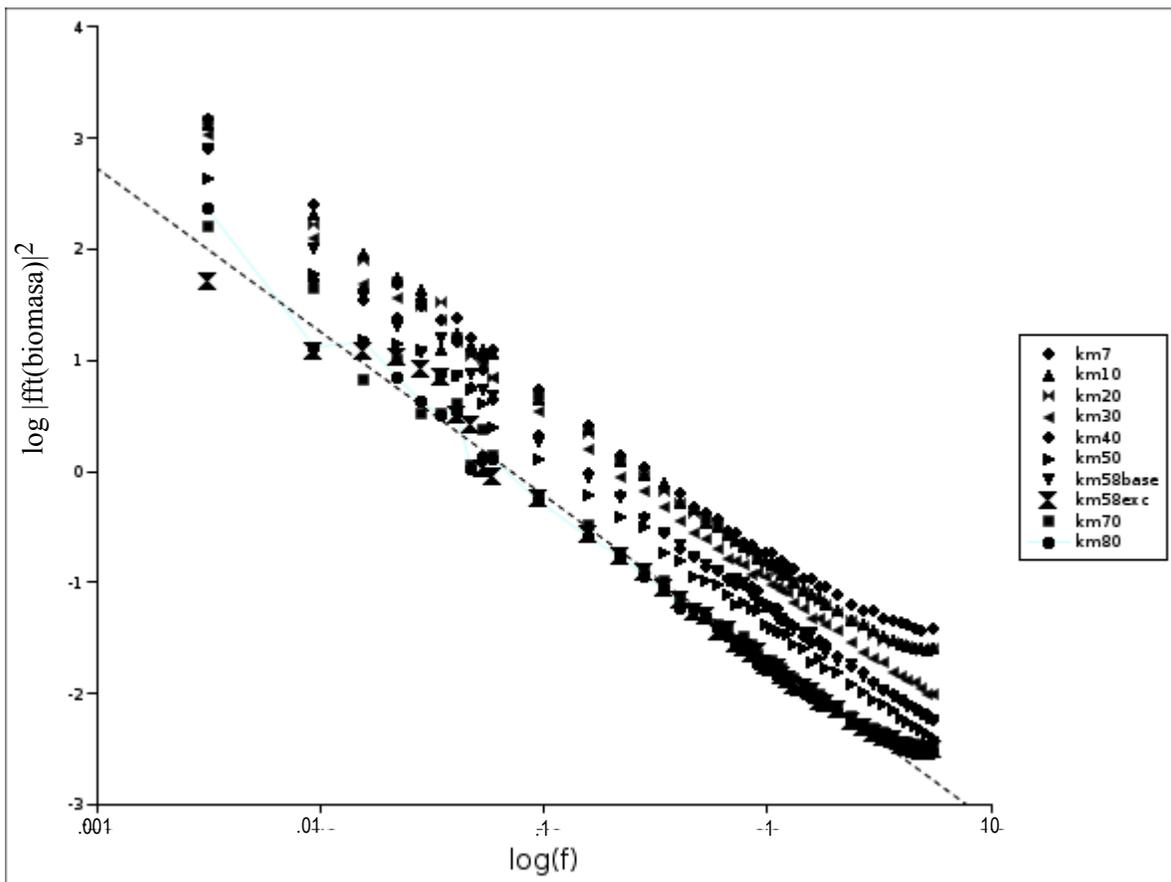
$\lambda = 1 - \kappa$ . Esta expresión que es de gran utilidad, debido a que el exponente  $\lambda$  se obtiene de los datos como el exponente de la ley de potencia que mejor describa al

espectro de potencia. Por otro lado si  $C(t) \sim \frac{1}{t^\kappa}$  con  $\kappa > 1$ , se obtiene  $S(f) = cte$ ,

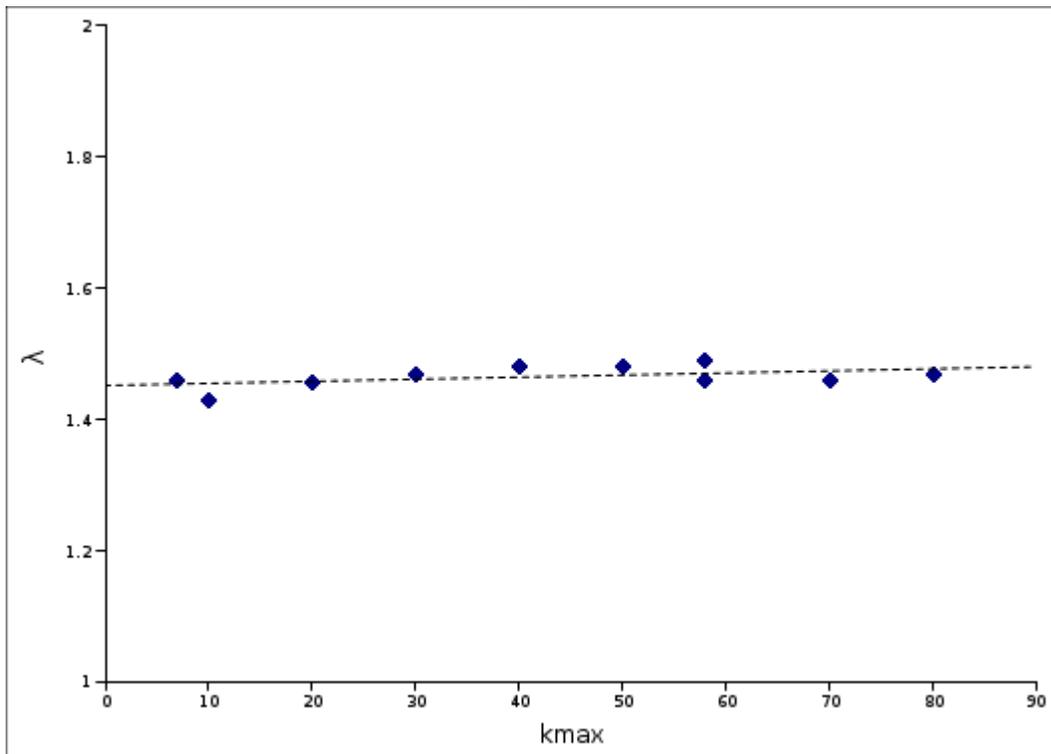
cuando  $f \rightarrow 0$ . Podemos entonces distinguir entre los siguientes casos:

$\lambda$	Tipo de correlación	C(t)
0	Ruido blanco sin correlación o con correlación pero de corto alcance	$\delta(t)$ , $\exp(-t/t_0)$ , decae mas rápido que $t^{-1}$
(0,1)	Correlaciones de largo alcance Con estructura autosimilar	Decae como una ley de potencia $1/t^{1-\lambda}$
(1,2)	Ruido "1/f" con muchas correlaciones de largo alcance. Con estructura autosimilar	Decae más lento que ley de potencia $1/t^\lambda$

En la siguiente gráfica presentamos los espectros de potencia de la biomasa, correspondientes a diferentes valores del factor de competencia  $kmax$ , así como un ajuste por rectas a uno de esos valores, para ejemplificar que efectivamente dichos espectros van como leyes de potencia, cuyos exponentes se reportan en la Graf. 34



Graf.33 Espectro de potencia de la biomasa. La linea punteada indica una regresión lineal.



Graf. 34 valores de los exponentes  $\lambda$  de las leyes de potencia para el espectro de potencia que tienen una  $\langle \lambda \rangle = 1.46$

De la Graf. 34 concluimos que en nuestro caso de estudio tenemos un proceso  $1/f^\lambda$  con  $\lambda=1.4$ , exponente que no depende del parámetro  $kmax$ . Esa propiedad nos indica que fluctuaciones de la biomasa del bosque modelo, están gobernadas por una ley de potencia, es decir que la intensidad con que se presenta un evento de cierta frecuencia, decae como una línea recta en una escala logarítmica de la frecuencia y por tanto los patrones temporales que el sistema genera, son similares a diferentes escalas de tiempo. Que esto pase significa que eventos frecuentes (f grande) tienen una intensidad pequeña, mientras que eventos de probabilidad baja (f pequeña), tienen grandes intensidades. En nuestro caso los eventos son variaciones en la biomasa del bosque, donde tanto los episodios de mortandad (caídas de la biomasa), como los de regeneración (subidas de la biomasa), tienen magnitudes impredecibles, con una dinámica que se parece a las avalanchas en una pila de arena (Bak et al. 1987). Relacionado a esto, se han encontrado resultados cualitativamente similares a los que nosotros hemos generado (Sole & Manrubia, 1995) en el estudio de la dinámica espacio-temporal de claros en bosques tropicales, usando un modelo sencillo de caída de árboles. Otro ejemplo de estos comportamientos es la conocida ley de Gutenberg-

Ritchter que relaciona la magnitud de los temblores con la probabilidad de que estos ocurran. Esta ley nos dice que los terremotos al ser producidos por la liberación súbita de energía almacenada entre dos placas tectónicas que están chocando en algún punto. Si hay muchos temblores, la energía se reparte entre todos ellos y ninguno es demasiado grande. Pero si no ocurren terremotos en la zona de choque durante mucho tiempo, entonces toda la energía almacenada será liberada en un solo temblor como el que afectó la ciudad de México en 1985. En otro contexto, el economista Vilfredo Pareto (1916) descubrió que bajo el sistema económico actual, la acumulación de riquezas sigue una ley de potencias, trabajo validado por los estudios posteriores de Schroeder (1991). Esto nos indica que bajo el sistema económico prevalente, siempre existirán unas cuantas personas muy ricas, una inmensa mayoría con poca riqueza y otros sumidos en la miseria absoluta. Por su parte Mandelbrot (1983) encontró que los índices de variación de los precios en varios bienes de consumo en USA también siguen una ley de potencia. Octavio Miramontes en *Perspectivas de las teorías de sistemas*, analiza estos resultados dejándonos ver que el llamado blindaje macroeconómico mexicano no es sino una ilusión.

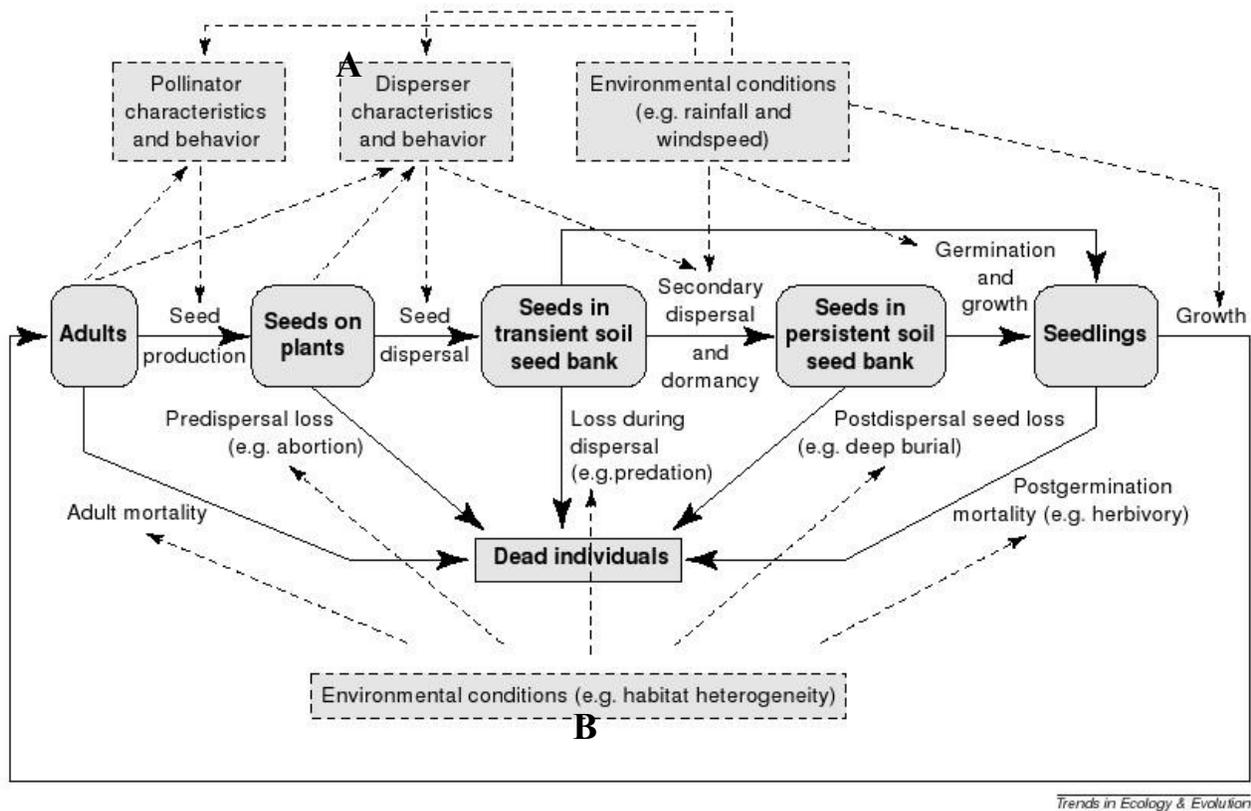
En la música, que se pensaría muy lejana a la física, (Braun, E. 1996) si se analiza la estructura de diferentes obras musicales y se demuestra que la selección de las notas que han hecho diferentes compositores, en distintas épocas, tiene algunos elementos comunes. Trátese de uno de los *Conciertos de Brandemburgo* de Bach, del *Cuarteto de cuerdas # 3* de Babbit, de obras de piano de Scott Joplin, todas estas obras tienen la misma forma si se considera sus espectros de frecuencia.

Sin embargo estos son solo unos cuantos ejemplos de sistemas cuya dinámica esta gobernada por un espectro de potencia que sigue una ley del tipo  $1/f^\lambda$  la cual se ha reportado en las emisiones de cuasares (Nolan et al. 1987), la densidad de las manchas solares (Mandelbrot et al. 1969), la corriente eléctrica que fluye por un resistor (Voss & Clarke, 1976), el flujo de arena en un reloj de arena (Shick & Verveen, 1974), entre otros. Sin embargo queremos describir un ultimo ejemplo que esta íntimamente ligado en su dinámica con el problema que nosotros estamos tratando. Imaginemos que en la esquina de una caja de madera comenzamos a depositar arena fina de manera continua. La altura de la pila de arena compensara a crecer hasta que se alcance el angulo de reposo de la pila, a partir de lo cual la pila

transitara a un estado de auto organización crítica (Bak et al. 1987,1988) en el cual compensarán a presentarse avalanchas en todas las escalas posibles. El espectro de potencia de la pila de arena, sigue una ley de potencia, como los casos descritos anteriormente, pero la aplicación de estos resultados al problema de los claros y la biomasa de los parches de un bosque tropical es aunque no es inmediata, de nuestro estudio podemos concluir que en lo fundamental son fenómenos equivalente dinámicamente hablando.

## 8. Discusión y conclusiones.

El estudio de los procesos espaciales es crucial para entender la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades (Tilman & Kareiva, 1997). En particular los patrones espaciales de dispersión de semillas no solo determinan el área potencial para el reclutamiento, sino que además sirve para examinar procesos subsecuentes como la predación, competencia y apareamiento (Muller-Landau, 2000). Sin embargo estos patrones varían entre especies de plantas, poblaciones e inclusive individuos, así como entre diferentes distancias a los progenitores, entre otros factores, que se muestran esquematizados en la Fig. 3



*Trends in Ecology & Evolution*

Fig 3. Mostramos un esquema modificado del que se muestra en Muller-Landau, 2000. En el esquema se muestran causas y consecuencias (en tiempos ecológicos) de patrones de dispersión en varias etapas del proceso. Las flechas punteadas indican las influencias sobre los procesos, cajas punteadas muestran los factores de influencia y las cajas de línea sólida indican los patrones de dispersión de semillas en la etapa de interés.

En la primera parte de esta tesis, nos concentramos en estudiar los patrones de dispersión de semillas que surgen del comportamiento de forrajeo de los monos araña (caja punteada A, figura 3), los cuales hemos argumentado son unos de los más

importantes dispersores de semillas (de mas de 100 especies de plantas) en bosques tropicales. Para esto utilizamos un modelo de caminante con mapas mentales y minimización local, que nos permitió investigar a detalle sus características dinámicas, obteniendo como resultados principales los siguientes:

<b><i>Propiedades</i></b>	<b><math>\beta &lt; 3</math></b>	<b><math>3 \leq \beta \leq 4</math></b>	<b><math>\beta &gt; 4</math></b>
Variación en el tamaño de los arboles	Grande	Media	Pequeña
Patrón de forrajeo	Tipo caminante aleatorio confinado	Tipo caminante de Lévy	Tipo browniano
Tiempo promedio de permanencia en blanco	Alto	Mediano	Bajo
Longitud promedio de pasos entre blancos	Grandes, con distancia característica	Grandes, sin distancia característica	Pequeños, con distancia característica
Difusión	Muy lenta	Rápida	Lenta
Estacionalidad	(Altamente) No estacionario	Transición a la estacionalidad	(Altamente) Estacionario

Basados en los resultados anteriores, decidimos investigar más sobre las propiedades del sistema para dos valores del coeficiente de inhomogeneidad,  $\beta = 3.0, 4.5$ .

Para  $\beta = 3.0$ , se obtiene el mayor desplazamiento cuadrático medio, resultado que concuerda con lo encontrado por (Boyer, et al, 2006). Este valor para  $\beta$  está en concordancia con los exponentes encontrados en los estudios de campo para la distribución de pasos, tamaño de arboles y tiempos de espera, por lo cual se puede considerar que el modelo efectivamente captura las interacciones entre monos araña y su ambiente. Adicionalmente encontramos que este valor  $\beta = 3.0$ , corresponde al valor de inhomegeneidad del medio para el cual comienza la transición al régimen estacionario. Por su parte  $\beta = 4.5$ , es un valor que esta por completo en el régimen de estacionalidad y para el cual existió un claro escalamiento en las curvas de distancias de dispersión, lo cual apenas se esboza para  $\beta = 3.0$ .

Por otro lado encontramos dos leyes de potencia robustas y relativamente independientes del coeficiente de inhomogeneidad del medio.

1. Para el desplazamiento cuadrático medio obtuvimos una ley de potencia  $\langle R^2 \rangle \sim T^{1.2}$  nos indica que a pesar de ser menos probables, un caminante en nuestro modelo da pasos muy grandes, lo cual lleva al sistema a un régimen super-difusivo.
2. Las curvas de dispersión de semillas siguen una ley de potencia  $P(x, T) \sim x^{-4}$ , la cual nos permite dar una explicación sobre la dispersión a largo alcance que no se puede explicar de manera sencilla por otros medios de análisis (Muller-Landau, 2000). Al disminuir la curva de dispersión como una ley de potencia, permite la existencia de eventos de gran magnitud, en este caso de grandes distancias de dispersión. Sin embargo la magnitud de esta dispersión de largo alcance no es tan grande como se presentaría en una CTRW, pues hemos mostrado que la dispersión por este tipo de agentes (monos, por ejemplo) resulta ser mas compleja.
3. Por otro lado, las curvas de dispersión de semillas con datos de campo, no son fáciles de encontrar en la literatura debido a los varios problemas que su obtención presenta (Muller-Landau, 2000), por lo que nuestra comparación con los datos publicados por Wehncke et al. (2003), es en si una buen contribución de este trabajo de tesis.

Esto es interesante por que estas leyes de potencia surgen del patrón de forrajeo de nuestros caminantes al moverse dentro de un ambiente cuyos recursos se distribuyen a su vez por una ley de potencia  $P(k) = ck^{-\beta}$ . A pesar de lo que se hubiera podido pensar inicialmente, las características dinámicas  $\langle R^2 \rangle \sim T^{1.2}$  y ecológicas  $P(x, t) \sim x^{-4}$  de nuestro sistema son robustas respecto de  $\beta$ , lo cual permitiría aplicar nuestros resultados a una gran variedad de bosques, contrariamente a otro tipo de modelos mecanistas como los discutidos por Muller-Landau (2000) cuya aplicabilidad depende del sistema que se desea estudiar.

En la segunda parte de la presente tesis estudiamos uno de los factores ambientales ejemplificados en el recuadro puntado B de la Fig. 3: la estructura espacial de los parches de vegetación que constituyen la cobertura vegetal de un bosque. En este análisis introdujimos un modelo bastante simplificado de la dinámica del bosque, al cual no se le asigno a priori ninguna distribución particular de recursos. Para este estudio consideramos efectos de competencia entre semillas, reflejados en un coeficiente  $k_{max}$ , así como efectos debidos las distancias de dispersión.

En un primer análisis macroscópico de la estructura de bosque, estudiamos las tendencias de series de tiempo de la biomasa, calculando la biomasa promedio como función de  $k_{max}$ .

Encontrando la existencia sorpresiva de un máximo de la biomasa promedio para valores bastante altos de competencia ( $k_{max}=7$ ) y la existencia de un segundo máximo en valores bajos de competencia ( $k_{max}=58$ ). Este máximo “metaestable” está caracterizado por presentar dos estados dinámicos bien diferenciados:

- *Estado excitado*: son señales cuyo promedio, después del transitorio, es mucho mayor a la tendencia de la gráfica.
- *Estado base*: son señales que tienen un promedio de la biomasa, más bajo.

La existencia real, así como las posibles consecuencias ecológicas de estos dos máximos de la biomasa tendrán que ser tema de estudios posteriores, pues requerirían un análisis con mayor alcance del de esta tesis, así como datos de campo acordes.

Posteriormente, comenzamos el estudio de la estructura del bosque, calculando la distribución de tamaños de parches  $P(k)$  para diferentes valores de competencia, obteniendo que para competencia alta (cerca del máximo de biomasa promedio)

$P(k)$  decae como exponenciales negativas, mientras que para valores grandes de  $k_{max}$  (menor competencia),  $P(k)$  presenta un incipiente comportamiento de ley de potencia  $P(k) \sim k^{-3}$ . Este resultado nos indica que para la gran mayoría de los bosques, podremos encontrar desde parches de vegetación muy pequeños hasta grandes parches, lo cual concuerda con lo observado en campo (Condit et al. 2000). Más aún, estos resultados están relacionados con la posible dimensión fractal de los bosques tropicales como lo reportan otros estudios (Solé & Manrubia, 1995) sobre la estructura de claros (y por tanto de parches de vegetación) en un bosque tropical en Panamá.

Finalmente realizamos un análisis sobre el espectro de potencia de las señales de tiempo de la biomasa, encontrando que esta es un proceso  $1/f^\lambda$  con  $\lambda=1.4$  lo cual implica que:

- Existen muchas correlaciones largo alcance entre los valores de biomasa a diferentes tiempos. Estas correlaciones pueden surgir de la estructura espacial compleja del bosque.

- Los patrones o propiedades emergentes que el sistema genera, son similares a diferentes escalas de observación.

Estos fenómenos de escalamiento que han sido observados ya en diferentes sistemas ecológicos como arrecifes de coral (Bradbury, 1984), patrones de vegetación y paisaje (Morse et al. 1985; Wiens & Milne, 1989; Scheuring, 1991), se ha considerado que reflejan que el sistema está en un proceso de auto-organización cerca de una transición de fase, donde correlaciones de gran alcance emergen (Bak & Creutz, 1994). Esto hace surgir la pregunta de si la existencia de leyes de escalamiento en la estructura espacial de un sistema implica la existencia de leyes de escalamiento en su dinámica (series de tiempo).

Se ha podido demostrar (Bak et al. 1987, 1988; Bak & Chen, 1989, 1991) mediante simulaciones numéricas que sistemas dinámicos disipativos con muchos grados de libertad extendidos, pueden evolucionar hacia la auto-organización en estado crítico, con la existencia de escalamiento por leyes de potencia espaciales y temporales. Las leyes de potencia espaciales dan lugar a fenómenos de auto-similitud, mientras que las leyes de potencia temporales son origen de espectros de potencia de la forma  $S(f) \approx f^{-\lambda}$  con  $\lambda \sim 1$ . Estos resultados se obtuvieron estudiando sistemas dinámicos como una pila de arena la cual va creciendo al añadirle continuamente granos de arena hasta alcanzar un valor umbral de pendiente (ángulo de reposo), a partir del cual el sistema comienza a disipar energía en forma de avalanchas de todas las magnitudes posibles, inclusive del tamaño mismo del sistema. De esta forma el número de granos  $N(r)$  que caen en una avalancha una distancia  $r$ , sigue una ley de potencia  $N(r) \sim r^{-D}$  (Bak et al. 1987, 1988; Bak & Chen, 1989, 1991; Solé & Manrubia, 1995), donde  $D$  es la dimensión fractal del proceso de avalanchas.

De esta forma nuestro trabajo parece confirmar que efectivamente la existencia de leyes de escalamiento en la estructura de un sistema, implican la existencia de leyes de escalamiento en su dinámica (series de tiempo). Más aún, nuestro trabajo se erige como una evidencia sobre la posible universalidad de la existencia de criticalidad auto-organizada en los sistemas dinámicos espacialmente extendidos (Bak et al. 1988), donde se puede incluir a los bosques tropicales (Solé & Manrubia, 1995) al ser sistemas fuera de equilibrio, disipativos y con muchos grados de libertad

espaciales.

Estos resultados pueden de ser de gran utilidad como marco teórico de referencia para entender entre otros fenómenos, el surgimiento de la biodiversidad bajo dinámicas lejos del equilibrio (Connell, 1978). La existencia de estas leyes de potencia nos asegura que todas las escalas tanto temporales como espaciales están involucradas en la dinámica del sistema, pero desde un punto de vista ecológico eso significa que todas las oportunidades biológicas también están presentes, permitiendo con ello el surgimiento de la mayor diversidad posible ( Solé & Manrubia, 1995).

## Apéndice A: códigos fuente de algunos de los programas usados en la elaboración de esta tesis.

# steptime2. f : Programa fuente que genera las  $T=T(n)$ , n el numero de paso.

#Este programa es una modificación Hecha por Oliver López (lopezoliverx@gmail.com) del original escrito #por el Dr. Denis Boyer, del departamento de sistemas complejos del Instituto de física de la UNAM.

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Permission is granted to copy, distribute #and/or modify this document under terms of the GNU General Public License as published by the Free #Software Foundation; either version 2.0 #of the License, or (at your option) any later version.

#For information about the free software foundation and/or GNU, visit <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Se otorga permiso para copiar, distribuir y/o #modificar este documento bajo los terminos de la Licencia de documentación Libre de GNU, Versión 2.0 o #cualquier otra posterior publicada por la Fundación de Software Libre.

#Para información acerca de la Fundación de Software Libre y sus licencias visitar

#<http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

programa paso de tiempo

```
implicit none
real*8 pi,x(100000,1000),y(100000,1000),eta(100000,1000),
& dd(10000),r,lmax,l0,a,b
integer i,nstep,nb,n,it,nech,nechmax,c,d,u,nf,ntrap,
& T,T2(100000,1000)
character*13 namerun
character*40 outputf
character(len=10) nombres
character*30 resfile
character(len=1) cc,cd,cu
nombres='0123456789'
```

cccccccccccccccccccccc definiciones ccccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
cc                                     cc
cc ntrap: numero de blancos                cc
cc nstep: numero de pasos en una caminata    cc
cc nech: caminata                          cc
cc nechmax:# caminatas a analizar           cc
cc nf: # identificacion de la caminata      cc
cc x(i,nech):valor de x del iesimo paso de la caminata # nech    cc
cc l0: distancia tpica entre blancos        cc
cc tl=a*(l/l0) tiempo de viaje entre en lanco y el siguiente    cc
cc tk=b*(eta) tiempo de permanencia en un blanco dado            cc
cc T=tl+tk                                     cc
cc T'=T(i,nech)                                cc
cc                                     cc
```

cccccccccccccccccccccc ccc

```
namerun='1e4.t1e3.L3.0'
outputf='1e4.t1e3.time2'
ntrap=10000
nstep=1000
nechmax=1000
a=1
b=1
```

```
l0=(real(ntrap))**(-0.5)
lmax=50.*l0
T=0
```

cccccccccccccccc abro archivo resultados ccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
open(unit=2,file=outputf,form='formatted',status='new')
do nech=1,nechmax
  c=nech/100
  d=(nech-100*c)/10
  u=nech-100*c-d*10
  cc=nombres(c+1:c+1)
  cd=nombres(d+1:d+1)
  cu=nombres(u+1:u+1)
  resfile=namerun/'./cc/cd/cu/'.pos'
  nf=69+nech
  open(unit=nf,file=resfile,form='formatted',status='old')
end do
```

cccccccccccccccc lectura de datos ccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
do nech=1,nechmax
  nf=69+nech
  do i=1,nstep
    read(nf,*) x(i,nech),y(i,nech),eta(i,nech)
  end do
end do
```

cccccccccccccccc calculos ccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
do nech=1,nechmax
  T=0
  do i=1,nstep-1
    r=(x(i,nech)-x(i+1,nech))**2+(y(i,nech)-y(i+1,nech))**2
    r=r**0.5
    T=T+(int(r/l0)+1)+eta(i,nech)
    T2(i,nech)=T
  end do
end do
```

```
do i=1,nstep
  T=0
  do nech=1,nechmax
    T=T+T2(i,nech)
  end do
  T=real(T/real(nechmax))
  write(2,*) i,T
end do
```

cccccccccccccccc cierre archivo resultados ccccccccccccccccccccccccccccc

```
do nech=1,nechmax
  nf=69+nech
  close(nf)
end do
```

close(2)

end

# steptimedist. f : Programa fuente que genera los los datos para el desplazamiento cuadrático medio como #función del tiempo.

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Permission is granted to copy, distribute #and/or modify this document under terms of the GNU General Public License as published by the Free #Software Foundation; either version 2.0 #of the License, or (at your option) any later version.

#For information about the free software foundation and/or GNU, visit <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Se otorga permiso para copiar, distribuir y/o #modificar este documento bajo los terminos de la Licencia de documentación Libre de GNU, Versión 2.0 o #cualquier otra posterior publicada por la Fundación de Software Libre.

#Para información acerca de la Fundación de Software Libre y sus licencias visitar

#<http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

programa paso de tiempo y distancia

implicit none

real\*8 pi,x(100000,50),y(100000,50),eta(100000,50)

real\*8 r2(100000,50),r,lmax,l0,xm,ym,dx,dy,rr

integer i,j,k,m,nstep,nb,n,it,nech,nechmax,c,d,u,nf

integer ntrap,T,T2(10000,50)

character\*13 namerun

character\*40 outputf1,outputf2,outputf3

character(len=10) nombres

character\*30 resfile

character(len=1) cc,cd,cu

nombres='0123456789'

cccccccccccccccccccccc definiciones ccccccccccccccccccccccccccccccccccc

```

cc                                     cc
cc  ntrap: numero de blancos                cc
cc  nstep: numero de pasos en una caminata    cc
cc  nech: caminata                          cc
cc  nechmax:# caminatas a analizar           cc
cc  nf: # identificacion de la caminata      cc
cc  x(i,nech):valor de x del iesimo paso de la caminata # nech  cc
cc  l0: distancia tpica entre blancos        cc
cc  tl=a*(l/l0) tiempo de viaje entre en lanco y el siguiente  cc
cc  tk=b*(eta) tiempo de permanencia en un blanco dado         cc
cc  T=tl+tk                                    cc
cc  T'=T(i,nech)                                cc
cc  r2=dist entre punto inicio caminata al punto actual        cc
cc                                     cc

```

```
cccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
namerun='1e4.t1e3.L3.0'  
cc outputf1='1e4.t1e3.L3.posm'  
outputf2='1e4.t1e3.L3.dist'
```

```
ntrap=10000  
nstep=1000  
nechmax=200  
l0=(real(ntrap))**(-0.5)  
lmax=50.*l0
```

```
cccccccccccccccccccc abro archivo resultados ccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
cc open(unit=1,file=outputf1,form='formatted',status='new')  
open(unit=2,file=outputf2,form='formatted',status='new')
```

```
do nech=1,nechmax  
c=nech/100  
d=(nech-100*c)/10  
u=nech-100*c-d*10  
cc=nombres(c+1:c+1)  
cd=nombres(d+1:d+1)  
cu=nombres(u+1:u+1)  
resfile=namerun//'. '//cc//cd//cu//'.pos'  
nf=69+nech  
open(unit=nf,file=resfile,form='formatted',status='old')  
end do
```

```
cccccccccccccccccccc lectura de datos ccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
do nech=1,nechmax  
nf=69+nech  
do i=1,nstep  
read(nf,*) x(i,nech),y(i,nech),eta(i,nech)  
end do  
end do
```

```
cccccccccccccccccccc calculos ccccccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
do nech=1,nechmax  
rr=0  
T=0  
do i=1,nstep-1  
r=(x(i,nech)-x(i+1,nech))**2.0+(y(i,nech)-y(i+1,nech))**2.0
```

```
r=r**0.5
m=(int(r/10)+1)
```

```
dx=((x(i+1,nech)-x(i,nech)))/m
dy=((y(i+1,nech)-y(i,nech)))/m
```

```
cccccccccccccccccccc loop tiempo espera ccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
do j=1,eta(i,nech)
  xm=x(i,nech)
  ym=y(i,nech)
```

```
rr=(x(1,nech)-xm)**2+(y(1,nech)-ym)**2
```

```
T=T+1
r2(T,nech)=rr
```

```
cc      write(1,*) T,xm,ym
end do
```

```
cccccccccccccccccccc loop tiempo viaje ccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
do j=1,m
  xm=xm+dx
  ym=ym+dy
```

```
rr=(x(1,nech)-xm)**2+(y(1,nech)-ym)**2
```

```
T=T+1
r2(T,nech)=rr
```

```
cc      write(1,*) T,xm,ym
end do
```

```
end do
end do
```

```
cccccccccccccccccccc guardo resultados ccccccccccccccccccccccccccccccccc
```

```
do T=1,nstep
  rr=0
  do nech=1,nechmax
    rr=rr+r2(T,nech)
  end do
  rr=rr/real(nechmax)
  write(2,*) T,rr
end do
```

```
cccccccccccccccccccc cierro archivo resultados ccccccccccccccccccccccccc
```

```
do nech=1,nechmax
  nf=69+nech
  close(nf)
end do
```

```
cc close(1)
close(2)

end
```

# deriv. f : Programa fuente que genera las derivadas de dT/dpaso

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Permission is granted to copy, distribute #and/or modify this document under terms of the GNU General Public License as published by the Free #Software Foundation; either version 2.0 #of the License, or (at your option) any later version.

#For information about the free software foundation and/or GNU, visit <http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

#Copyright © 2007 Oliver López <[lopezoliverx@gmail.com](mailto:lopezoliverx@gmail.com)>. Se otorga permiso para copiar, distribuir y/o #modificar este documento bajo los terminos de la Licencia de documentación Libre de GNU, Versión 2.0 o #cualquier otra posterior publicada por la Fundación de Software Libre.

#Para información acerca de la Fundación de Software Libre y sus licencias visitar

#<http://www.gnu.org/licenses/licenses.html>

```
implicit none
real*8 pi,x(10000,1000),y(10000,1000),eta(10000,1000),c
& dd(10000),r,lmax,l0,a,b,T,T2(10000,1000)
integer i,nstep,nb,n,it,nech,nechmax,c,d,u,nf,ntrap
character*13 namerun
character*40 outputf
character(len=10) nombres
character*30 resfile
character(len=1) cc,cd,cu
nombres='0123456789'
```

cccccccccccccccccccccc definiciones ccccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
cc
cc
cc ntrap: numero de blancos cc
cc nstep: numero de pasos en una caminata cc
cc nech: caminata cc
cc nechmax:# caminatas a analizar cc
cc nf: # identificacion de la caminata cc
cc x(i,nech):valor de x del iesimo paso de la caminata # nech cc
cc l0: distancia tpica entre blancos cc
cc tl=a*(l/l0) tiempo de viaje entre en lanco y el siguiente cc
cc tk=b*(eta) tiempo de permanencia en un blanco dado cc
cc T=tl+tk cc
cc T'=T(i,nech) cc
cc
```



```
do i=1,nstep
  T=0
  do nech=1,nechmax
    T=T+T2(i,nech)
  end do
  T=T/real(nechmax)
  c=real(real(T)/real(nechmax))
  write(2,*) i,T,c
end do
```

cccccccccccccccc cierre archivo resultados ccccccccccccccccccccccccccccccccc

```
do nech=1,nechmax
  nf=69+nech
  close(nf)
end do
close(2)

end
```

## 9. Referencias.

- Ammerman A.J. & Cavalli-Sforza L.L. 1979. The wave of advance model for the spread of agriculture in Europe. En: Renfrew C. & Cooke K.L.(eds.). *Transformations: Mathematical Approaches to Culture Change*. Academic, New York. Pp:275-293.
- Atkinson R.P., Rhodes C.J., Macdonald W. & Anderson R.M. 2002. Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos* 98:134-140.
- Bak P., & Chen K. 1991. Selforganized criticality. *Sci. Am.* January, 26-33
- Bak P., Chen K. & Creutz M. 1989. Selforganized criticality in the game of life. *Nature, Lond.* 342:780-782
- Bak P., Tang C. & Wiesenfeld K. 1987. Self-organized criticality: An explanation of  $1/f$  noise. *Physical review letters.* 59(4):381-384.
- Bak P., Tang C. & Wiesenfeld K. 1988. Self-organized criticality. *Physical review A.*38(1):364-374.
- Bartumeus F., Peters F., Pueyo S., Marrasé C. & Catalan J. 2003. Helical Lévy Walks: Adjusting searching statistics to resource availability in microzooplankton. *Proceeding of the national academic of science* 100(22):12771-12775.
- Ben-Avraham D. & Havlin S. 2000. *Diffusion and reactions in fractals and disordered systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bouchaud J. & Georges A. 1995. Anomalous diffusion in disordered media: statistical mechanisms, models and physical applications. *Physics letters.* 195(4,5):127-293.
- Boyer D., Miramontes O., Ramos-Fernández G., Mateos J.L. & Cocho G. 2004. Modeling the searching behaviour of social monkeys. *Physica A.* 342: 329-335.
- Boyer D., Ramos-Fernández., Miramontes O., Mateos J., Cocho G., Larralde H., Ramos H. & Rojas F.2005. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proc. R. Soc. B.*1-7.
- Bradbury R.H., Reichtel R.E. & Green D. 1984. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14:295-296
- Brown C., Liebovitch L. & Glendon R. 2007. Lévy flights in dove *Ju/hoanse* foraging patterns. *Hum Ecol.* 35:129-138.
- Chadrasekhar, S. 1943. Stochastic problems in physics and astronomy. *Reviews on modern physics.* 5(1)
- Chapman C. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seed. *Biotropica* 21:148-154
- Clark J.S., et al. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration: dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience* 48, 13-24.
- Clark J.S., Macklin E. & Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forest. *Ecological Monographs.* 68:213-235.
- Cole B.J. 1995. Fractal time in animal behaviour: The movement activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 50:1317-1324.
- Collett T.S., Cartwright B.A. & Smith B.A. 1986. *J. Comparative Physiol. A* 158(6):835.
- Condit R., Ashton P., Baker P., Bunyavejehwin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S., Foster R., Itoh A., LaFrankie V. Seng Lee H., Losos E., Manokaran N., Sukumar R. & Yamakura T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science.* 288:1414-1417.
- Connell J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Cornell H.V. & Lawton J.H. 1992. Species Interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61:1-2.
- Da Luz M.G., Buldyrev S.V., Havlin S., Raposo E.P., Stanley H.E. And Viswanathan G.M. 2001. Improvements in the statistical approach to random Lévy flight searches. *Physica A* 295:89-92.
- Del Faro Odi H & Torres J.L. 2005. An extension of some classic results on species competition in structured habitats. *Revista Mexicana de Física.* 51(6):585-590.
- Dirzo R. & Dominguea C. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. Pp 237-249 en Estrada A. & Fleming T. (eds). *Frugivores and seed dispersal*.
- Dutta P. & Horn P.M. 1981. For reviews on  $1/f$  noise. *Rev. Mod. Phys.* 53:497.
- Dyer F.C. 1994. En: Real L.A.(ed.). *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*, Univesrity of Chicago Press, Chicago (capítulo 4).
- Garber P.A. 1989. *Am. J. Primatol.* 19:203.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- Hamrick J., Murawsky D., & Nanson J. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree opulations. *Vegetatio* 107/108:281-297
- Harper J.C. 1977. *Population Biology of Plants*, Academic Press
- Howe H.R. & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 201-228.
- Hubbell S.P. & Foster R.B. 1986. Biology, chance, and history, and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond J. & Case T.J. (eds.). *Community ecology*. Harper and Row, New York, pp:314-329.
- Hurt G.C. & Pacala S.W. 1995. The consequences of recruitment limitation:reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176:1-12.
- Janson C.H. & DiBitetti M.S. 1997. *Behav. Sociobiol.* 41:17.
- Janson C.H. 1998. *Anim. Behav.* 55:1229.
- Janzen D. 1982a. Removal of seed from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 6(3):1887-1900

- Kadanoff L.P. 1986. *Phys. Today* 39(2):6
- Kamil A.C. & Jones J.E. 1997. *Nature* 390:276.
- Krummerl J., Gardner R., Sugihara G. & Onell R. 1987. *Oikos* 48:321-324
- Lambert J.E. 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. *Evol. Anthropol.* IX:8-20.
- Lambert J.E. 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evol. Anthropol.* IX:8-20.
- Lawrence A., Watson M.G., Pounds K.A. & Elvis M. 1987. *Nature* 325:694.
- Levandowsky M., Klafner J. & White B.S. 1988. *Bull. Mar. Sci.* 43: 758.
- Lévy P. 1937. *Théorie de l'addition de variables aléatoires*, Gaunther Villars, Paris.
- Lilman D. & Kareivfa P. 1997. *Spatial Ecology. The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific*, Princeton University Press.
- Mandelbrot B. & Wallis J.R. 1969. *Water Resour. Res.* 5:321.
- Mandelbrot B. 1982. *The fractal geometry of nature*. Freeman, San Francisco.
- Mandelbrot B. 1982. *The fractal geometry of nature*. Freeman. San Francisco.
- Martinez-Ramos M. & Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299-318
- McHardy I. & Czerny B. 1987. *ibid.* 325:696.
- Morse D., Lawton J., Dodson M. & Williamson M. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature, Lond.* 314:731-733
- Muller-Landau H, Wright J, Calderón O., Hubbell S. & Foster R. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. En Levey D.J., Silva W.R. & Galetti M. (eds). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Published, Wallingford UK.
- Nathan R. & Muller-Landau H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE.* 15(7):278-285.
- Nolam L., et al. 1981. *Astrophys. J.* 246:494.
- Press W. 1978. *Commun. Mod. Phys.* C7
- Ramos-Fernández G., Boyer D. & Gómez V.P. 2006. A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*
- Ramos-Fernández G., Mateos J.L., Miramontes O., Cocho G., Larralde H. & Ayala-Oreozco B. 2004. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:223.
- Scheuring I. 1991. The fractal nature of vegetation and the species-area relation. *Theor. Popul. Biol.* 39:170-177
- Schick L. & Verveen A.A. 1974. *Nature* 251:599.
- Schupp E. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108 15-29
- Schupp E. 2002. The efficacy of the dispersal agent. Pp 357-360 en Guariguata M. & Kattan G. (eds) *Ecología y conservación de bosques neotropicales. Libro universitario regional*, Costa Rica.
- Solé R.V. & Manrubia S.C. 1995. Are rainforest self-organized in a critical state?. *J. Theor. Biol.* 173:31-40.
- Solé R.V. 1991. *Strange attractors, Spatiotemporal chaos and criticality in complex biosistemas*. PhD dissertation, Universitat Politècnica de Catalunya.
- Solé R.V., López D., Ginovart M. & Valls J. 1992. Self organized criticality in Monte Carlo simulated ecosystems. *Phys. Lett. A* 172:56-61
- Stevenson P.R., Castellanos M.C., Pizarro J.C. & Garavito M. 2002. Effects of seed dispersal by three Ateline monkey species on seed germination at Tinigua national park, Colombia. *International Journal of Primatology.* 23(6):1187-1204.
- Sugihara G. & May R. 1990. Application of fractals in ecology. *Trends. Ecol.* 5:79-86
- Torres J.L. & Tessieri L. 2005. *Dispersión de plantas y animales en ecosistemas*. *Ciencia Nicolaita.* 40:145-156.
- Turchin P. 1998. *Quantitative Analysis of Movement*, Sinaure.
- Viswanathan G.M., Afanasyev V., Buldyrev S.V., Havlin S. Da Luz M.G. & Raposo E.P. 2000. *Physica A* 282:1.
- Viswanathan G.M., Bulyrev S.V., Havlin S., Da Luz M.G. & Raposo E.P. 1999. *Nature* 401:911.
- Voss R. & Clarke J. 1976. *Phys. Rev. B* 13:556
- Voss R.F. & Clarke J. 1976. *Phys. Rev. B* 13:556.
- Wehncke E.V., Hubbell P., Foster R.B & Dalling W. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology.* 91:677-685.
- Wehncke E.V., Numa Valdez C. & Domínguez César. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of tropical ecology.* 20:535-543.
- Wenny D.G. & Levery D.J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95, 6204-6207.
- Whitmore T. 1991 *An introduction to tropical rain forests*. Oxford: Clarendon press
- Wiens J. & Milne B. 1989 Scalling of 'Landscapes' in Landscape ecology or landscape ecology in a beetle's perspective. *Landscape Ecol.* 3:419-424
- Willson M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108,261-280.