



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO
POSGRADO EN CIENCIAS FÍSICAS**

**“Complejidad y dinámica en caminatas de
insectos”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS (FÍSICA)

PRESENTA:

SIRIO ANEL OROZCO FUENTES

DIRECTOR DE TESIS:

DR. OCTAVIO MIRAMONTES VIDAL

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTORAL:

[Dr. Denis Pierre Boyer](#)

[Dr. Germinal Cocho Gil](#)



posgrado en ciencias físicas
u n a m

MEXICO, D.F. A SEPTIEMBRE DE 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Dedicatoria

Esta tesis significa un paso más hacia
mi desarrollo como persona y marca el
comienzo de una nueva etapa en mi vida.
Se la dedico con todo mi corazón a:

mis padres:

Eloísa Fuentes Morales y Aníbal Orozco López

y mi hermano:

Aníbal Orozco Fuentes

Agradecimientos

A mis padres y hermano por el apoyo incondicional que me dieron a lo largo de toda la maestría.

A Luis, por brindarme su cariño y compañía.

A mis primos Aurelio, Cecilia y César quienes contribuyeron a que esta etapa no fuera difícil.

A mi director de tesis, el Dr. Octavio Miramontes Vidal por sus valiosos consejos durante los tres años que estuve bajo su tutela.

A los investigadores de laboratorio
de Termitología de la Universidad
Federal de Viçosa en Brasil:
Dr. Og de Souza y Danilo Lemus Bernardo
quienes realizaron los experimentos y me
facilitaron los datos que usé en este
trabajo

Al Dr. Denis Boyer por el tiempo
invertido en la solución a mis
dudas.

A mis amigos, amigas y compañeros de
cubículo: Ariadna, Laura, Leonor,
Miztli, Emerson,
Saúl, Manuel,
Eduardo, Félix,
Carlos, Jesús,
Enrique, Federico,
Josué, Luis Octavio,
Lorena, Ricardo,
Flavia, Sara, Lorea
Gamaliel, Andrei,
Rubén..., quienes
en mayor o menor medida contribuyeron
o siguen contribuyendo a mi crecimiento
académico y personal.

Extiendo mis más sinceros agradecimientos
a la DGAPA por el apoyo económico otorgado
a través del proyecto PAPIIT IN1183-06.

También extiendo mis agradecimientos al
CONACyT por la beca de maestría otorgada.

Al Instituto de Física y al
Departamento de Sistemas Complejos
por el lugar de trabajo asignado. En
especial a la Sra. María Luisa Araujo
y la Srita. Lizette Ramírez.

Índice general

Resumen	2
Introducción	3
1. Movimiento de insectos	9
1.1. Análisis y representación de trayectorias	10
1.2. Caminatas al azar y difusión	11
1.2.1. La caminata al azar de Rayleigh-Pearson	11
1.2.2. Movimiento Browniano	18
1.3. Modelos del movimiento de organismos	24
1.3.1. La caminata al azar correlacionada (CRW)	25
1.3.2. Vuelo al azar de Lévy	32
1.3.3. Vuelos de Lévy en el movimiento de animales	38
2. Diseño experimental y recolección de datos	43
2.1. Termitas	43
2.1.1. Castas	44
2.2. Detalles del experimento	46
2.3. Análisis de la caminata	48
2.3.1. Selección del intervalo de tiempo óptimo	48
2.3.2. Observaciones del comportamiento de una termita	56
3. Caracterización de trayectorias	61
3.1. Termitas como caminantes al azar	61
3.2. Análisis de las series temporales	64
3.2.1. Función de autocorrelación	67
3.2.2. Exponente de Hurst	70
3.2.3. Funciones iteradas del sistema (IFS)	74

3.3.	Análisis de desplazamientos sucesivos	75
3.3.1.	Desplazamiento cuadrático medio de la caminata	76
3.3.2.	Función de estructura	79
3.4.	Distribuciones estadísticas	81
3.4.1.	Distribución estadística de las longitudes de los pasos	82
3.4.2.	Distribución estadística de los ángulos de giro	84
3.4.3.	Autocorrelación direccional	86
3.5.	Distribuciones estadísticas en función del radio	88
3.5.1.	Distribuciones estadísticas para trayectorias en el rango 9.1 cm $\leq r \leq$ 10.25 cm	88
3.5.2.	Distribuciones estadísticas para trayectorias en el rango 0 cm $\leq r <$ 9.1 cm	90
3.6.	Tiempos de espera	90
3.6.1.	Método para estimar el exponente de una ley de potencias experi- mental	93
3.6.2.	Función de distribución cumulativa	93
4.	Modelos del movimiento de la termita	97
4.1.	Modelo balístico	97
4.1.1.	Muestreo a partir de una distribución arbitraria	98
4.1.2.	Introducción de los ángulos de giro en el modelo	99
4.2.	Otras distribuciones de ángulos de giro	109
4.2.1.	Distribución Gaussiana	109
4.2.2.	Distribución tipo ley de potencias	109
4.3.	Análisis del movimiento con el modelo del CRW	110
	Conclusiones	115
	Bibliografía	119

Resumen

Esta tesis de maestría es una investigación sobre el movimiento de una termita obrera del género *Cornitermes spp.*, en un medio homogéneo sin la presencia de alimentos o agua. Por medio de un sistema de video, monitoreamos el movimiento dentro de una arena circular de 20.5 cm de diámetro, la cual se mantuvo en condiciones controladas de laboratorio.

Efectuamos análisis estadísticos a una trayectoria típica usando modelos de caminantes al azar y herramientas estadísticas desarrolladas en el campo de la turbulencia y la difusión anómala. Demostramos que la caminata es un caminante al azar monofractal caracterizado por un exponente funcional de momentos de los desplazamientos lineal en función del tiempo.

Para entender el comportamiento general de la caminata de la termita calculamos las distribuciones estadísticas de los ángulos de giro y las distribuciones de los pasos de la caminata. Los resultados indican que la caminata es persistente y además muestra un comportamiento parecido a un decaimiento tipo ley de potencias. Estos resultados, junto con el resultado del exponente funcional de momentos indica que la trayectoria tiene longitudes de los pasos distribuidas siguiendo un proceso estadísticamente similar a un vuelo de Lévy con un índice $\mu = 1.838$.

Introducción

El movimiento es el mecanismo principal a través del cual los animales interactúan con el medio ambiente. Genera patrones espacio temporales muy complejos, cuyos análisis son importantes para una comprensión adecuada de los mecanismos ecológicos fundamentales de la dispersión de los individuos o la expansión y crecimiento de sus poblaciones. Las características obtenidas en estos estudios relacionan los patrones de movimiento de los individuos con medios ambientes heterogéneos y sus resultados pueden ser aplicables en casos de conservación de la biodiversidad o en la predicción y detención de plagas.

El estudio del movimiento de los animales es un problema complejo y el método más poderoso para cuantificarlo es la observación directa. El movimiento puede agregar o quitar individuos a una población, puede alterar las interacciones entre especies e incluso puede rescatar a poblaciones de la extinción [1]. El entendimiento cuantitativo de las consecuencias del movimiento en la dinámica de poblaciones es prácticamente imposible sin la ayuda de un modelo matemático, cuya utilidad es muy restringida si no se tiene un conocimiento empírico del problema.

El primer paso para generar un modelo matemático es la recolección de datos experimentales que serán usados para comparar las predicciones de los modelos teóricos. Si observamos el deambular de un animal, notamos que su movimiento se compone de trayectorias muy sinuosas y curvilíneas, frecuentemente afectadas por las interacciones con otros animales y por los obstáculos encontrados en el terreno o en el espacio donde se mueve.

El seguimiento de animales para la obtención de los datos de sus movimientos es un trabajo complicado, principalmente, debido a las restricciones tecnológicas para monitorear sus caminatas. Con el desarrollo de nuevos aparatos electrónicos de monitoreo, el estudio en animales de talla mediana y grande (chacales, lobos, caribús), cuyos hábitats abarcan espacios de kilómetros cuadrados, pudo efectuarse por medio de transmisores de radio, previamente colocados. Aunque la localización exacta del animal requería de un seguimiento continuo por parte de los investigadores. En décadas recientes, avances tecnológicos con dispositivos de rastreo directamente conectados con un satélite, como el GPS (*Global Positioning System*) permiten una localización exacta y en tiempo real de organismos de este tipo [1], lo cual ha facilitado considerablemente la recolección de

datos.

Sin embargo, en los animales de talla pequeña (gusanos, moscas, termitas, mariposas), la utilidad de estos dispositivos es reducida, ya que es difícil adaptarlos a sus cuerpos pequeños, además de que sus hábitats abarcan un rango de unos pocos metros cuadrados. Debido a esto, se han ideado otros métodos para monitorear el movimiento en términos de las características bajo las que se estudia: medio natural o laboratorio. El seguimiento de estos animales en el medio natural puede efectuarse con marcadores radiactivos o tintas fluorescentes, que son suficientes para la recolección de datos en terrenos agrestes, aunque, no tanto, cuando se trata de animales que tienden a moverse en el interior de nidos subterráneos como las termitas. Por otro lado, en un estudio en laboratorio, la recolección de los datos de movimiento es más sencilla, ya que el animal se puede marcar con algún tipo de tinta contrastante con el color del recipiente en que se mueve y grabar en video las posiciones, para posteriormente digitalizar y reconstruir la trayectoria en función de alguna característica del movimiento, tales como los puntos de aterrizaje de los insectos voladores o a intervalos constantes en el tiempo como en el caso de los animales terrestres, cuyos movimientos son continuos y no están marcados por ninguna característica a partir de la cual se pueda definir un paso. El intervalo apropiado será aquél que mejor capture las propiedades del movimiento.

Como resultado, la caminata inicialmente sinuosa y curvilínea es discretizada y se obtiene una serie temporal de coordenadas espaciales a partir de las cuales se puede reconstruir una nueva trayectoria aproximadamente similar a la real, al unir cada posición por medio de líneas rectas. En esta reconstrucción, la caminata queda compuesta por pasos de cierta longitud intercalados con cambios en la orientación, lo que es muy parecido a la caminata de un caminante al azar.

La aplicación de los caminantes al azar y los modelos de difusión a problemas ecológicos comenzó desde principios del siglo XX, aunque el marco matemático para el estudio de la dispersión estaba disponible desde finales del siglo XIX y fue utilizada por Maxwell en el desarrollo de la teoría cinética de los gases [2] y posteriormente, Einstein [3] modeló el movimiento Browniano como un caminante al azar simple y desarrolló la teoría matemática de este fenómeno.

Aplicaciones tempranas del modelo de caminante al azar en la biología fueron hechas por Pearson [4] en el problema de la migración aleatoria de especies y la dispersión de epidemias. Los caminantes al azar fueron usados como modelos microscópicos del fenómeno de la difusión y ambos modelos matemáticos están fuertemente relacionados. Durante la década de los 50's, Skellam [2] estudió el problema de la distribución espacial de poblaciones con la ecuación de difusión, sus resultados fueron certeros en la predicción de la densidad del número de organismos, medida con respecto a un punto inicial, después de cierto número de pasos.

Sin embargo, una comparación entre la caminata generada por un caminante al azar y una caminata real obtenida a partir del movimiento de un animal revela diferencias

entre ambas. La característica más notable, es que la última exhibe un movimiento persistente hacia alguna dirección preferencial, probablemente hacia sitios con abundancia de alimento, sitios de anidamiento o resultado de la interacción con obstáculos en el terreno.

Debido a esto, los modelos de caminantes al azar fueron modificados para tomar en cuenta el cambio gradual en la dirección. Esto se hizo con la introducción de correlaciones entre las direcciones de los pasos, lo que resultó en el modelo del caminante al azar correlacionado (CRW) [5]. Este nuevo modelo, mostró resultados correctos en el movimiento de mariposas mientras localizan sitios de oviposición [6] y en el movimiento de manadas de caribús (*Rangifer tarandus*) [7].

Posteriormente, la observación de patrones espaciales tipo fractales en el movimiento de ciertos animales, resultó en la aplicación de nuevos modelos de caminantes al azar, que reproducen las características observadas. Shlesinger y Klafter [8] fueron los primeros en sugerir que los patrones observados en el movimiento de algunos organismos tienen características similares a las de un vuelo al azar de Lévy, el cual se compone de secuencias de pasos escogidos aleatoriamente a partir de una distribución tipo ley de potencias. Se identificaron patrones de movimiento similares a un vuelo al azar de Lévy, (con un índice cercano a 2), en especies como los monos araña (*Ateles geoffroyi*) [9], chacales (*Canis adustus*) [10], abejas (*Apis mellifera*) [11], moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*, *Bactrocera tryoni*) [12, 13], escarabajos carábidos (*Pterostichus melanarius*) [14], albatros (*Diomedea exulans*) [15], (sin embargo ver [16, 17]) y varios animales acuáticos [18].

Simulaciones teóricas que modelan el movimiento de un sólo organismo buscando alimentos distribuidos aleatoriamente [19] identificaron que el vuelo de Lévy con un índice 2, es el que minimiza la distancia media viajada y probablemente la energía media gastada antes de localizar un objetivo. La identificación de estas características en las trayectorias de animales implican la existencia de patrones espaciales con propiedades fractales en el movimiento y en algunos casos, comportamientos libres de escala [20].

En este trabajo estudiamos el movimiento de una termita obrera del género *Cornitermes spp.*, dentro de una arena circular de 20.5 cm de diámetro y en condiciones controladas de laboratorio. Durante la recolección de datos se mantuvo al organismo sin alimentos ni agua.

Analizamos una trayectoria típica con las herramientas de los modelos de caminantes al azar y análisis estadísticos desarrollados en el campo de la turbulencia y la difusión anómala. Demostramos que la caminata es un caminante al azar monofractal caracterizado por un exponente funcional de momentos de los desplazamientos lineal en función del tiempo.

La tesis se divide en de la siguiente manera: En el capítulo 1, presentamos algunos modelos de caminantes al azar frecuentemente usados en la literatura para la descripción

del movimiento de animales y describimos las herramientas matemáticas necesarias para analizar el comportamiento difusivo de la caminata. El capítulo 2 está dedicado a explicar detalladamente los procedimientos usados en la recolección de datos y en la selección de un intervalo de tiempo óptimo. Así mismo recoge una descripción de las características observadas en las trayectorias, que sirven para establecer un método para el análisis de las mismas. En el capítulo 3 analizamos los desplazamientos por medio de la función de estructura y la función de correlación. En el primer caso detectamos un proceso estadísticamente similar a un vuelo de Lévy con índice $\mu = 1.838$. En el segundo caso indentificamos correlaciones de largo alcance caracterizadas por un decaimiento tipo ley de potencias. Además calculamos el exponente de rango re-escalado de Hurst y las funciones iteradas del sistema. También analizamos las distribuciones de las longitudes de los pasos, los ángulos de giro y los tiempos de espera que son de utilidad para identificar las características difusivas del proceso. Finalmente en el capítulo 4 estudiamos el movimiento con un modelo computacional y la teoría del caminante al azar correlacionado.

Capítulo 1

Movimiento de insectos

El movimiento es el mecanismo a través del cual los animales se acoplan e interactúan con su medio ambiente. Ha sido estudiado ampliamente en gran variedad de organismos, desde los acuáticos a los terrestres, entre los que se encuentran mariposas (*Pieris rapae*) [6], caribús (*Raginfer tarandus*) [7], monos araña (*Ateles geoffroyi*) [9], chacales (*Canis adustus*) [10], moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*, *Bactrocera tryoni*) [12, 13], delfines (*Tursiops truncatus*) [21], copépodos (*Temora longicornis*) [22], pulgas de agua (*Daphnia*) [23], erizos de mar (*Strongylocentrotus droebachiensis*) [24], peces dorados (*Carassius auratus*) [25], etcétera. Su estudio es importante para entender el comportamiento de los individuos, los grupos y de las poblaciones, ya que como resultado se agregan o quitan individuos a la mismas, se cambian las interacciones entre especies y se obtiene un cambio temporal en la densidad de organismos.

Durante la década de los 80's se aproximó el movimiento, o dispersión, de los animales en la naturaleza por medio de caminantes al azar tomando pasos aleatorios de longitudes obtenidas a partir de una distribución Gaussiana. Esto dió como resultado modelos válidos a tiempos y distancias grandes que; sin embargo, no tomaban en cuenta algunas propiedades importantes del movimiento real como la persistencia a moverse hacia alguna dirección o interacciones con el medio ambiente [1, 26].

La mejor forma de cuantificar el movimiento es por medio de la observación directa del comportamiento del animal o un grupo, durante alguna actividad en particular; como por ejemplo, la búsqueda de alimentos, de sitios de anidamiento o de compañeros. Esto puede efectuarse en la naturaleza o en experimentos diseñados y bajo condiciones controladas de laboratorio. Un método común en la literatura consiste en llevar registros de las posiciones espaciales de cada individuo a intervalos regulares en el transcurso del tiempo. Una vez que los datos son almacenados y procesados, las trayectorias se reconstruyen fácilmente al conectar las coordenadas consecutivas en el tiempo por medio de una de línea recta. Esta forma de obtener los datos lleva directamente a la formulación teórica de un caminante al azar.

Dependiendo de la especie involucrada y el medio ambiente en el que se desenvuelve

puede resultar difícil estudiar el movimiento de sus individuos en su estado natural sin afectar su comportamiento. Por otra parte, el análisis de los datos obtenidos en condiciones controladas de laboratorio e imponiendo restricciones espaciales en el movimiento, puede resultar aún más complicado si no existe una característica en la caminata (por ejemplo, los puntos de aterrizaje de un insecto volador) en la cual basarse para definir un paso.

Independientemente del método usado para obtener las trayectorias del organismo estudiado, una primera observación de los datos nos indica que los animales se mueven con cierto grado de aleatoriedad. Esta característica ha sido muy útil y ha llevado a plantear modelos de dispersión usando como aproximación la ecuación de difusión [2] y otros modelos de caminantes al azar igualmente importantes como los vuelos al azar de Lévy y el caminante al azar correlacionado.

En este capítulo introduciremos las herramientas matemáticas y métodos analíticos aplicados en la literatura en el estudio del movimiento de organismos vivos.

1.1. Análisis y representación de trayectorias

Los organismos terrestres trazan trayectorias continuas durante su movimiento, las cuales muchas veces se componen de curvas muy sinuosas y bucles que reflejan la complejidad implícita en el movimiento. Debido al tamaño, forma de locomoción, así como los rasgos del terreno en que se mueven, la manera más sencilla de obtener información de su movimiento es grabar en video las posiciones espaciales en el transcurso del tiempo, para posteriormente, reconstruir sus trayectorias conectando las posiciones por medio líneas rectas. Como resultado, obtenemos una caminata hecha de pasos de ciertas longitudes intercalados con cambios de orientación. Bajo esta nueva perspectiva del problema, introducimos las siguientes definiciones formales [1]:

Trayectoria: Es la grabación espacio-temporal del movimiento de un organismo. Se genera a partir de las posiciones $x(t_i), y(t_i), z(t_i)$ (con $t_i = 1, \dots, t_N$) del movimiento desde el tiempo inicial hasta el tiempo final (t_N) de la grabación.

Movida: Son los desplazamientos \mathbf{l}_i tomados por el organismo entre dos posiciones consecutivas en la trayectoria, las cuales se graban solamente cuando el organismo detiene su movimiento.

Pasos: Son los desplazamientos \mathbf{l}_i tomados por el organismo entre dos posiciones consecutivas en la trayectoria, grabadas a intervalos de tiempo constantes τ .

El método para la obtención de datos varía según el organismo estudiado y principalmente según el tipo de trayectoria generada en el movimiento. Para un animal efectuando vuelos es recomendable almacenar sus posiciones de aterrizaje, ya que éstas definen los pasos de manera natural. Por otra parte, para animales que se mueven continuamente en el espacio, como los insectos terrestres, el método recomendado para

recolectar datos es la grabación de sus posiciones a intervalos constantes en el tiempo [1], los cuales se deben escoger de manera cuidadosa de tal forma que la trayectoria obtenida no resulte en un sobre-muestreo (datos tomados demasiado frecuentemente) o en un sub-muestreo (datos tomados demasiado espaciadamente). Tanto un sobre-muestreo como un sub-muestreo tienen efectos importantes en los resultados, ya que el análisis estadístico de los desplazamientos es sensible al intervalo de tiempo con el cual se define un paso.

La representación aquí propuesta de las trayectorias en términos de las posiciones almacenadas en los aterrizajes o a intervalos de tiempo constantes se traduce en una caminata compuesta de pasos intercalados con cambios en la orientación. Esta nueva formulación del problema se asemeja al concepto de caminante al azar, mismo que se ha utilizado para modelar el movimiento de organismos vivos desde principios del siglo pasado en los trabajos realizados por Pearson [4] en la descripción de migraciones de especies de mosquitos relacionadas con la dispersión de epidemias (malaria).

1.2. Caminatas al azar y difusión

1.2.1. La caminata al azar de Rayleigh-Pearson

El concepto de caminante al azar fue introducido en el año de 1905 por Karl Pearson en un artículo publicado en una carta a Nature [4,27], que textualmente decía:

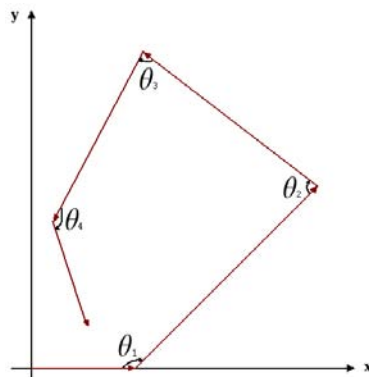
“Un hombre comienza en un punto O y camina l yardas en línea recta, posteriormente gira con cualquier ángulo y camina otras l yardas en una segunda línea recta. El proceso se repite N veces. ¿Cuál es la probabilidad de que después de estos N pasos se encuentre a una distancia entre R y $R + \delta R$ del punto inicial O ? ”.

El cual es un modelo simple para describir la infestación de mosquitos en una selva. El objetivo de Pearson era conocer la distribución de los mosquitos, modelados como caminantes al azar, después de que se han tomado muchos pasos de longitud fija l . Los elementos principales de aleatoriedad que definen al caminante al azar de Rayleigh-Pearson son los ángulos de giro sucesivos, $\theta_1, \theta_2, \theta_3, \dots, \theta_{n-1}$, figura (1.1), los cuales son variables aleatorias independientes distribuidas uniformemente sobre $(0, 2\pi)$.

Pearson llegó a la conclusión de que el problema no podía ser resuelto de manera determinista y posteriormente demostró que la dispersión de la malaria por los mosquitos podía modelarse desde el punto de vista microscópico por caminantes al azar y el fenómeno a través la ecuación de difusión.

La carta de Pearson fue respondida una semana después por Lord Rayleigh [28], quién resolvió el problema en 1888, de una forma más general, en el contexto de las ondas de sonido moviéndose en el interior de materiales heterogéneos. Rayleigh modeló una onda de sonido que viaja a través del material como la suma de una secuencia

Figura 1.1: Un diagrama de un caminante al azar bidimensional de Rayleigh-Pearson. Los ángulos θ son variables aleatorias independientes distribuidas uniformemente sobre el intervalo $(0, 2\pi)$ [29].



de N vectores de onda \mathbf{k} de amplitud constante y con fase aleatoria, con el objetivo de encontrar la función densidad de probabilidad de las ondas de sonido cuando N es muy grande.

En el contexto del caminante al azar de Rayleigh-Pearson, si $\Psi_N(R)dR$ es la probabilidad de viajar una distancia entre R y $R + dR$ en N pasos de longitud unitaria, la solución de Lord Rayleigh al problema en dos dimensiones cuando $N \rightarrow \infty$ es,

$$\Psi_N(R) dR \propto \frac{2}{N} e^{-\frac{R^2}{N}} R dR. \quad (1.1)$$

y también encontró la solución para un caminante al azar en una dimensión con pasos de longitud unitaria:

$$\Psi_N(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi N}} e^{-\frac{x^2}{2N}} dx, \quad (1.2)$$

ecuación que corresponde a un proceso Gaussiano con $\sigma^2 \equiv N$. El comportamiento de la ecuación (1.1) se muestra en la figura (1.2) cuando el caminante al azar ha tomado $N = 10, 50, 100, 150$ y 200 pasos. La dispersión del caminante al azar de Rayleigh-Pearson se obtiene a través de la varianza σ^2 y es proporcional a la raíz cuadrada del número de pasos \sqrt{N} .

Para comparar la aproximación de Rayleigh para el movimiento del caminante al azar de Rayleigh-Pearson, simulamos dos mil trayectorias de caminantes con movimientos que comienzan en el origen. Almacenamos la posición (x_{200}, y_{200}) de cada uno en el paso $N = 200$, figura (1.3A). A partir de estos datos, calculamos la distancia R de la posición (x_{200}, y_{200}) de cada uno de los caminantes con respecto al origen y obtuvimos su distribución (histogramas). Posteriormente, la comparamos con la aproximación de Lord Rayleigh (línea continua), figura (1.3B).

La aproximación de Rayleigh, ecuación (1.1), es un ajuste burdo a la distribución de las posiciones x_N, y_N del conjunto de caminantes cuando éstos han tomado más de 100 pasos.

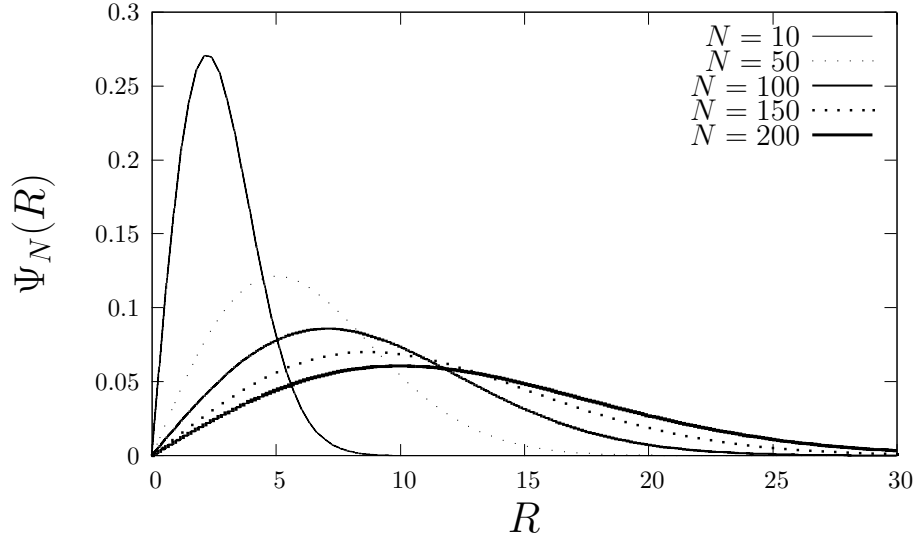


Figura 1.2: Aproximación asintótica de Rayleigh, ecuación (1.1), para la $\Psi_N(R)$ de la posición R en el paso $N=10, 50, 100, 150$ y 200 , para un caminante al azar de Rayleigh-Pearson que toma pasos de longitud unitaria.

En la misma época, la teoría de los caminantes al azar fue desarrollada por Louis Bachelier en su tesis doctoral titulada “*La Théorie de la Spéculation*”, escrita bajo la dirección de Poincaré y publicada en 1900. En esta tesis, Bachelier estudió las series temporales de las fluctuaciones en el mercado de valores y las modeló como un caminante al azar que toma pasos independientes.

Bachelier formuló las distribuciones de probabilidad de la posición x de los caminantes moviéndose en una dimensión después de N pasos (caso discreto) o tiempo t (caso continuo) como [30]:

$$\Psi_{N+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} \Psi_1(x - x') \Psi_N(x') dx' \quad (\text{caso discreto}) \quad (1.3)$$

$$\Psi(x, t + \tau) = \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(x - x', \tau) \Psi(x', t) dx' \quad (\text{caso continuo}),$$

y encontró la solución para el caso continuo:

$$\Psi(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2 t}} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2 t}}, \quad (1.4)$$

que corresponde a la función densidad de probabilidad de una distribución Gaussiana con $\mu = 0$ y varianza σ^2 .

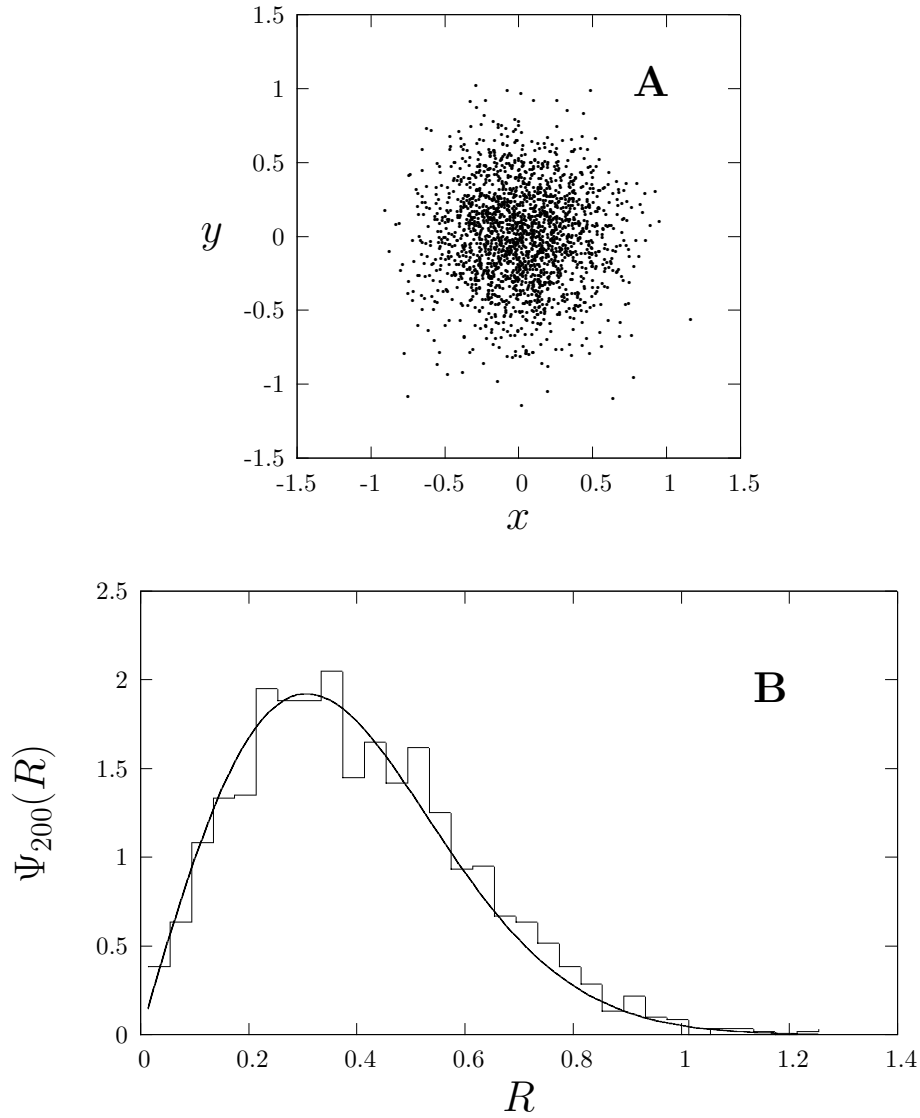
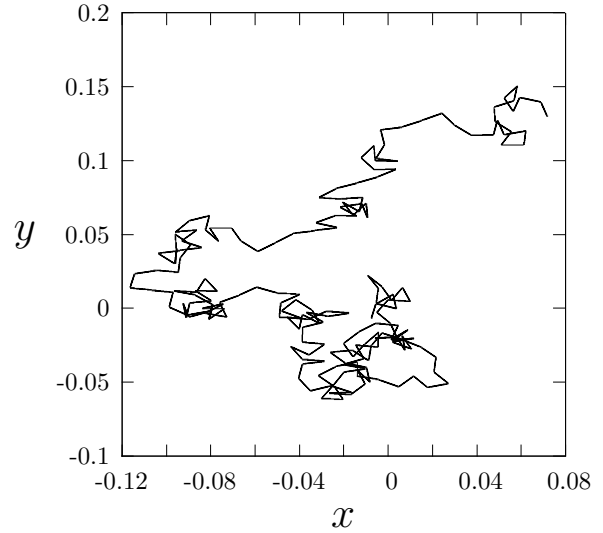


Figura 1.3: **A)** Las posiciones (x_{200}, y_{200}) en el paso $N = 200$ obtenidas de la simulación de las trayectorias de dos mil caminantes al azar de Rayleigh-Pearson que toman pasos de longitud $l=0.01$. **B)** Distribución de probabilidad (histogramas) de las distancias R con respecto al origen de las posiciones (x_{200}, y_{200}) mostradas en (A). La línea continua es el resultado asintótico de Rayleigh dado por la ecuación (1.1).

Louis Bachelier fue el primero en hacer una conexión entre los caminantes al azar discretos y la ecuación de difusión, ya que notó que la solución para el caso continuo, ecuación (1.4), satisface la ecuación de Fourier de la conducción del calor:

Figura 1.4: Primeros 200 pasos de longitud $l=0.01$ de un caminante al azar de Rayleigh-Pearson.



$$\frac{\partial \Psi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \Psi}{\partial x^2}, \quad (1.5)$$

ecuación análoga a la ecuación de difusión de Fick [27].

La caminata al azar simple fue el primer modelo de caminante al azar aplicado en el movimiento de organismos a términos largos (escalas espaciales y temporales grandes). Los modelos de difusión, son aproximaciones continuas a las caminatas al azar discretas y se aplican en el estudio de los patrones espaciales generados por las poblaciones por medio de ecuaciones diferenciales ordinarias [1].

La caminata al azar isotrópica

Consideremos un caminante al azar simple que inicia en el origen y se mueve en d dimensiones. El caminante, a cada paso i toma un desplazamiento \mathbf{l}_i con una longitud $l = |\mathbf{l}_i|$. Después de N pasos, termina en la posición \mathbf{R}_N , dada simplemente por la suma:

$$\mathbf{R}_N = \sum_{i=1}^N \mathbf{l}_i. \quad (1.6)$$

donde los \mathbf{l}_i se escogen de una distribución que genera desplazamientos aleatorios, distribuidos idénticamente e independientes. Si estos desplazamientos son isotrópicos, es decir, se toman con igual probabilidad en todas las direcciones, el desplazamiento promedio $\langle \mathbf{l}_N \rangle$ del caminante es después de N pasos es cero.

Supongamos que la posición \mathbf{R}_N del caminante después de N pasos tiene asociada una función densidad de probabilidad (FDP) $\Psi_N(\mathbf{R})$. La probabilidad de que el cami-

nante en el paso $N + 1$ llegue a una posición \mathbf{R} , con un desplazamiento dado por \mathbf{l} está dada por [31]:

$$\Psi_{N+1}(\mathbf{R}) = \int_{-\infty}^{\infty} \Psi_N(\mathbf{R} - \mathbf{l}) \Psi(\mathbf{l}) d^d \mathbf{l}, \quad (1.7)$$

donde $\Psi_N(\mathbf{R} - \mathbf{l})$ es la FDP de la posición $\mathbf{R} - \mathbf{l}$ de la partícula en el paso N y $\Psi(\mathbf{l})$ es la FDP del desplazamiento \mathbf{l} . El caso $d = 1$ corresponde a la ecuación de Bachelier para el caso discreto, véanse las ecuaciones (1.3).

Cuando $N \rightarrow \infty$, la función $\Psi_N(\mathbf{R} - \mathbf{l})$ varía en escalas de longitud que son más grandes que la escala característica de los desplazamientos, ($\mathbf{R}_N \gg \mathbf{l}_N$), por lo que el integrando se puede expandir en series de Taylor [31],

$$\Psi_{N+1}(\mathbf{R}) = \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(\mathbf{l}) \left[\Psi_N(\mathbf{R}) - \mathbf{l} \cdot \nabla \Psi_N(\mathbf{R}) + \frac{1}{2} \mathbf{l} \cdot \nabla \nabla \Psi_N(\mathbf{R}) \cdot \mathbf{l} + \dots \right] d^d \mathbf{l}.$$

Finalmente, después de evaluar las integrales del lado derecho obtenemos:

$$\begin{aligned} \Psi_{N+1}(\mathbf{R}) &= \Psi_N(\mathbf{R}) - 0 + \frac{1}{2} \sum_i \sum_j \langle l_i l_j \rangle \frac{\partial^2 \Psi_N}{\partial R_i \partial R_j} + \dots \\ &= \Psi_N(\mathbf{R}) + \frac{\langle \mathbf{l} \cdot \mathbf{l} \rangle}{2d} \nabla^2 \Psi_N(\mathbf{R}) + \dots \end{aligned} \quad (1.8)$$

Como el caminante toma pasos a cada intervalo de tiempo τ , el tiempo queda automáticamente definido según $t = N\tau$. Al sustituir en la ecuación (1.8) llegamos a:

$$\frac{\Psi_{N+1}(\mathbf{R}) - \Psi_N(\mathbf{R})}{\tau} = \frac{\langle l^2 \rangle}{2d\tau} \nabla^2 \Psi_N + \dots$$

Cuando $N \rightarrow \infty$, la FDP límite $\rho(\mathbf{R}, t)$, definida por $\Psi_N(\mathbf{R}) = \rho(\mathbf{R}, N\tau)$ satisface la ecuación

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = D \nabla^2 \rho, \quad (1.9)$$

donde $D = \langle l^2 \rangle / 2d\tau$ es el coeficiente de difusión. La ecuación (1.9) es conocida como la **ecuación de difusión**.

Para determinar la solución $\rho(\mathbf{R}, t)$ de la ecuación (1.9) es necesario especificar las condiciones iniciales para la función de densidad de probabilidad. Inicialmente el movimiento del caminante comienza en el origen $\mathbf{R} = 0$ en el tiempo $t = 0$, y tiene una probabilidad cero de estar en cualquier otra posición a ese tiempo, por lo que:

$$\rho(\mathbf{R}, 0) = 0 \quad \text{para} \quad \mathbf{R} \neq 0 \quad (1.10)$$

Así, la probabilidad total en el tiempo inicial $t = 0$ satisface la ecuación,

$$\int_{-\infty}^{\infty} \rho(\mathbf{R}, 0) d\mathbf{R} = 1,$$

por lo tanto la FDP se comporta como una función delta de Dirac [32]:

$$\rho(\mathbf{R}, 0) = \delta\mathbf{R}.$$

La solución de la ecuación difusión con la condición inicial dada en la ecuación (1.10) se obtiene al aplicar la transformada de Fourier d -dimensional,

$$\begin{aligned} \hat{\rho}(\mathbf{k}, t) &= \frac{1}{(\sqrt{2\pi})^d} \int_{-\infty}^{\infty} \cdots \int_{-\infty}^{\infty} e^{-i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}} \rho(\mathbf{x}, t) d^d\mathbf{x} \\ \rho(\mathbf{x}, t) &= \frac{1}{(\sqrt{2\pi})^d} \int_{-\infty}^{\infty} \cdots \int_{-\infty}^{\infty} e^{i\mathbf{k}\cdot\mathbf{x}} \hat{\rho}(\mathbf{k}, t) d^d\mathbf{k}, \end{aligned}$$

en ambos lados de la ecuación (1.9) [32]. Finalmente, se obtiene la ecuación diferencial:

$$\frac{d\hat{\rho}}{dt} = D\nabla^2\hat{\rho}$$

cuya solución es:

$$\hat{\rho}(\mathbf{k}, t) = \rho(\mathbf{k}, 0) e^{-Dk^2t} = e^{-Dk^2t}. \quad (1.11)$$

La solución en el espacio real se obtiene aplicando la transformada inversa de Fourier a la ecuación (1.11):

$$\rho(\mathbf{R}, t) = \frac{e^{-\frac{R^2}{4Dt}}}{(4\pi Dt)^{d/2}}, \quad (1.12)$$

la cual es una distribución Gaussiana con media $\mu = 0$ y varianza $\sigma^2 = 2Dt$. La solución del problema discreto se obtiene si sustituimos $t = N\tau$ y $D = \langle l^2 \rangle / 2d\tau$:

$$\Psi_N(\mathbf{R}) \propto \frac{e^{-\frac{R^2 d}{2\langle l^2 \rangle N}}}{\left(\frac{2\pi\langle l^2 \rangle N}{d}\right)^{\frac{d}{2}}}, \quad (1.13)$$

que es la solución en el límite $N \rightarrow \infty$ (a términos largos) de $\Psi_N(\mathbf{R})$ para un caminante al azar istrópico moviéndose d dimensiones.

En una dimensión ($d = 1$), la FDP de la posición del caminante después de que ha transcurrido un tiempo t , (caso continuo), tiende a la FDP de una distribución

Gaussiana cuyo ancho depende de \sqrt{t} , véase la ecuación (1.12). Por otro lado, en el caso discreto, después de que el caminante ha tomado N pasos, la FDP tiende a una distribución Gaussiana cuyo ancho depende de \sqrt{N} , véase la ecuación (1.13).

1.2.2. Movimiento Browniano

Un problema similar al planteado por Pearson era conocido desde 1827, en los experimentos realizados por el botánico Robert Brown sobre el movimiento de partículas de polen flotando en agua observado bajo el microscopio, véase la figura (1.5).

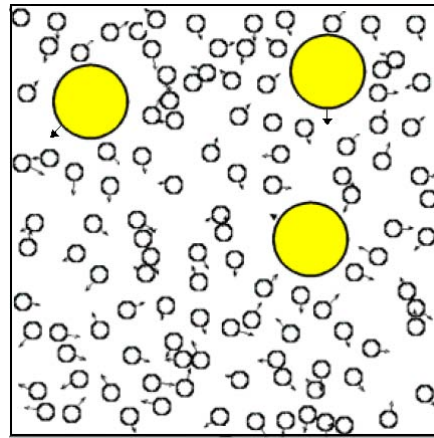


Figura 1.5: Los granos de polen (círculos grandes) flotando en agua, se observan bajo el microscopio en constante movimiento (agitación térmica) debido a las colisiones con las moléculas del agua (círculos pequeños).

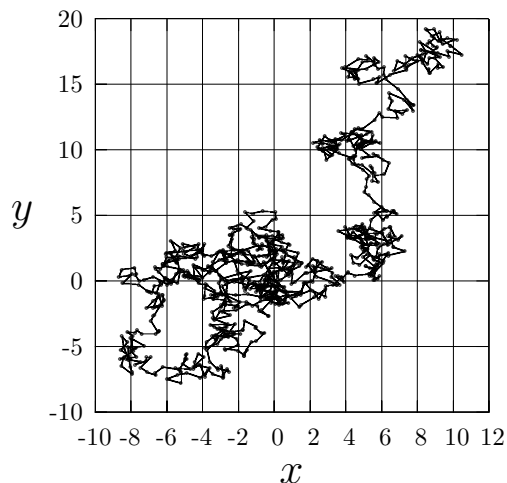
Brown comenzó su estudio con granos de polen de la planta *Clarkia pulchella*, [33], los cuales miden aproximadamente $5 \mu\text{m}$ de longitud. Los analizó bajo el microscopio inmersos en agua y notó que estaban en constante movimiento y además frecuentemente sufrían un cambio de forma (contracción de un lado y expansión en el otro). Debido a esto pensó que el fenómeno no era causado por corrientes en el fluido ni por la evaporación del líquido sino que eran una propiedad de la partícula misma. Cuando realizó nuevos experimentos con granos de polen más pequeños, encontró un movimiento más pronunciado y supuso que estaba observando el equivalente en las plantas a los espermatozoides en los animales, los cuales nadan en el líquido por medio de un flagelo. En su artículo [33] escribió la siguiente frase:

“Habiendo encontrado movimiento en las partículas de polen de todas las plantas vivas que he examinado, fuí llevado a continuación a preguntarme si esta propiedad continuaba después de la muerte de la planta y por cuanto tiempo era retenida¹.”

Continuó sus estudios examinando plantas muertas (algunas preservadas en herbarios por más de 20 años), tejidos de animales y vegetales, partículas pequeñas de vidrio

¹“Having found motion in the particles of the pollen of all the living plants which I had examined, I was led next to inquire whether this property continued after the death of the plant, and for what length of time it was retained.”

Figura 1.6: Caminata al azar en 2D construida a partir de 1000 segmentos de trayectoria donde las longitudes de los pasos se obtuvieron a partir de una distribución Gaussiana y las direcciones en el plano a partir de una distribución uniforme.



e incluso polvo de un fragmento de roca proveniente de la Esfinge. En todos los casos encontró un movimiento similar.

Su conclusión fue que estas “moléculas activas” son “fácilmente obtenidas de todos los cuerpos” y que, posiblemente, el movimiento era debido a la energía de la luz incidente sobre las partículas del polen o a vibraciones imperceptibles, ocurridas durante el experimento.

Una mejor comprensión del movimiento Browniano surgió medio siglo después, cuando James Clerk Maxwell y Ludwig Boltzmann desarrollaron la teoría cinética de los gases. Supusieron que un volumen de gas está hecho por un número grande de partículas muy pequeñas que están en constante movimiento aleatorio, chocan entre ellas y con las paredes del recipiente que las contiene. Mostraron que muchos resultados experimentales de la termodinámica se obtienen calculando el promedio del comportamiento estadístico de esta colección de partículas [34].

Esta teoría propuso que la materia está hecha de átomos o moléculas en constante movimiento (agitación térmica). Por lo tanto, si el líquido en el que flotan las partículas Brownianas está hecho de moléculas en agitación, entonces el fenómeno del movimiento Browniano era debido a las colisiones de estas moléculas con los granos de polen. Fue hasta el año 1905, con los trabajos de Albert Einstein sobre el movimiento Browniano cuando se dió una descripción física del fenómeno.

Aproximación de Einstein en sus estudios del Movimiento Browniano

El objetivo de Einstein era hallar evidencias de que la materia está hecha de átomos [3]. Supuso que si las predicciones de la teoría cinética son correctas, cualquier partícula inmersa en un baño calorífico de átomos, se comportará como si fuera un

átomo grande, ya que estará en equilibrio termodinámico con los átomos del baño [35]. Einstein consideró un sistema de partículas de tamaño microscópico suspendidas irregularmente en un líquido. Modeló el movimiento asumiendo lo siguiente:

- muchos caminantes al azar independientes, véase la figura (1.6),
- cada uno toma pasos de tamaño l que después de cierto intervalo de tiempo pequeño τ pueden ser considerados independientes en el tiempo.

En este pequeño intervalo de tiempo τ la coordenada x de cada partícula se incrementa por l , (cuyo valor puede ser negativo o positivo). Einstein usó una aproximación continua donde cada partícula tiene una función densidad de probabilidad (FDP) asociada a las longitudes de los pasos dada por $\Psi(l, \tau)$. La concentración C de las partículas en un tiempo $t + \tau$ se calcula a partir de la distribución de las partículas al tiempo t según la siguiente relación [3, 31]:

$$C(x, t + \tau) = \int_{-\infty}^{\infty} C(x - l, t) \Psi(l, \tau) dl, \quad (1.14)$$

donde $\Psi(l, \tau)$ está normalizada de acuerdo a:

$$\int_{-\infty}^{\infty} \Psi(l, \tau) dl = 1.$$

Si τ es muy pequeño podemos aproximar a primer orden el lado izquierdo de la ecuación (1.14) [3]:

$$C(x, t + \tau) = C(x, t) + \tau \frac{\partial C}{\partial t}.$$

Einstein asumió que la longitud del desplazamiento típico l dada por $\Psi(l, \tau)$ es pequeña comparada con la escala de longitud típica x de las variaciones en la distribución de la concentración $C(x, t)$. Esto permite efectuar una expansión en series de Taylor, hasta segundo orden [3] en el argumento de la integral en el lado derecho de la ecuación (1.14) :

$$C(x - l, t) = C(x, t) - l \frac{\partial C(x, t)}{\partial x} + \frac{l^2}{2!} \frac{\partial^2 C(x, t)}{\partial x^2} + \dots$$

Al sustituir ambas aproximaciones obtenemos:

$$\begin{aligned} C(x, t) + \tau \frac{\partial C}{\partial t} &= C(x, t) \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(l, \tau) dl - \frac{\partial C(x, t)}{\partial x} \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(l, \tau) l dl + \\ &+ \frac{\partial^2 C(x, t)}{\partial x^2} \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(l, \tau) \frac{l^2}{2!} dl + \dots \end{aligned}$$

e introduciendo la definición,

$$\langle l^n \rangle \equiv \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(l, \tau) l^n dl$$

de los momentos de orden n de $\Psi(l, \tau)$ llegamos a:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\frac{\langle l \rangle}{\tau} \frac{\partial C}{\partial x} + \frac{\langle l^2 \rangle}{2\tau} \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}. \quad (1.15)$$

Si el segundo momento $\langle l^2 \rangle$ de $\Psi(l, \tau)$ es finito, se pueden definir las siguientes constantes:

$$\nu \equiv \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{\langle l \rangle}{\tau} \quad D \equiv \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{\langle l^2 \rangle}{2\tau} \quad (1.16)$$

donde ν es el coeficiente de deriva (advección) de la distribución de las partículas y D es la constante de difusión. Al sustituir en la ecuación (1.15) llegamos a la ecuación de difusión con el término de deriva,

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \nu \frac{\partial C}{\partial x} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \quad (1.17)$$

para la concentración de las partículas $C(x, t)$. El coeficiente de deriva ν es la velocidad (*biased velocity*) que tienen las partículas cuando el movimiento no es isotrópico y por lo tanto el desplazamiento promedio $\langle l \rangle \neq 0$, es decir, existe una dirección preferencial en el movimiento.

Difusión isotrópica

Cuando las partículas tienen un movimiento isotrópico, el desplazamiento promedio $\langle l \rangle$ es cero y el coeficiente de deriva vale $\nu = 0$. La función densidad de probabilidad obedece la ecuación de difusión simple mostrada en la ecuación (1.9), cuya solución se obtiene al sustituir $d = 1$ en la ecuación (1.12):

$$C(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}}. \quad (1.18)$$

Esta ecuación da la concentración de las partículas en el líquido en la posición x en el tiempo t con un coeficiente de difusión D .

La medida de la dispersión de las partículas se obtiene a través del desplazamiento cuadrático medio:

$$\langle x^2 \rangle = \frac{\int_{-\infty}^{\infty} x^2 C(x, t) dx}{\int_{-\infty}^{\infty} C(x, t) dx} = 2Dt, \quad (1.19)$$

el cual es una función lineal en el tiempo. Por lo tanto, la raíz cuadrática media del desplazamiento de la partícula en difusión en el líquido es directamente proporcional a la raíz cuadrática del tiempo:

$$x_{r.m.s.} = \sqrt{\langle x^2 \rangle} = \sqrt{2Dt} \quad \text{para } t \gg \tau. \quad (1.20)$$

La funcionalidad del desplazamiento neto de la partícula con la raíz cuadrada del tiempo t [o en el número total de pasos N , véanse también las ecuaciones (1.12) y (1.13)], es una consecuencia típica de la naturaleza aleatoria de los pasos [36].

Difusión no isotrópica

Cuando $\nu \neq 0$, las partículas tienen una velocidad de deriva dada por ν . El término de advección puede ser reabsorbido con una transformación al sistema de coordenadas de una de las partículas en movimiento con velocidad ν :

$$\begin{aligned} x &= \chi - \nu t \\ t &= \mathbf{t} \end{aligned}$$

que sustituida en la ecuación (1.17), usando la regla de la cadena resulta en:

$$\begin{aligned} \frac{\partial C}{\partial t} \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial t} + \frac{\partial C}{\partial \chi} \frac{\partial \chi}{\partial t} + \nu \left(\frac{\partial C}{\partial \chi} \frac{\partial \chi}{\partial x} + \frac{\partial C}{\partial t} \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial x} \right) &= \\ &= D \left(\frac{\partial}{\partial \chi} \frac{\partial \chi}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial \mathbf{t}} \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial x} \right) \left(\frac{\partial C}{\partial \chi} \frac{\partial \chi}{\partial x} + \frac{\partial C}{\partial \mathbf{t}} \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial t} \right) \end{aligned}$$

lo que reduce el problema a:

$$\frac{\partial C}{\partial \mathbf{t}} = D \frac{\partial^2 C}{\partial \chi^2}, \quad (1.21)$$

la cual es la ecuación de difusión simple en en las coordenadas χ y \mathbf{t} , véase la ecuación (1.9), cuya solución está dada por la ecuación (1.18).

Einstein mostró que es posible calcular qué tan rápido se difunden las moléculas del líquido a partir de la difusión más lenta de las partículas Brownianas [34]. También hizo predicciones sobre las propiedades de los átomos, las cuales fueron posteriormente demostradas en los trabajos experimentales de Jean Perrin sobre partículas Brownianas, los cuales confirmaron la naturaleza atómica de la materia.

La convergencia del modelo de caminante al azar simple y el movimiento Browniano a una distribución Gaussiana es una consecuencia de un teorema fundamental de la probabilidad, el teorema del límite central.

El Teorema del Límite Central (TLC)

Consideremos un caminante al azar simple, unidimensional, cuya caminata consiste de pasos aleatorios de longitud l_i escogidos a cada intervalo de tiempo τ de manera independiente de una FDP $\Psi(l)$. La posición $R(t)$ después de N pasos a un tiempo $t = N\tau$ es la suma de los N desplazamientos independientes dada por:

$$R(t) = \sum_{i=1}^N l_i. \quad (1.22)$$

Si los primeros dos momentos $\langle l \rangle$ y $\langle l^2 \rangle$ de $\Psi(l)$ son finitos, la media y la varianza de la posición dependen linealmente del tiempo [37],

$$\begin{aligned} \mu &= \nu t \\ \sigma^2 &= 2Dt, \end{aligned} \quad (1.23)$$

donde ν y D son la velocidad y el coeficiente de difusión respectivamente, dados por:

$$\nu = \frac{\langle l \rangle}{\tau} \quad D = \frac{\langle l^2 \rangle - \langle l \rangle^2}{2\tau}.$$

Estas relaciones caracterizan el comportamiento de un caminante al azar con un término de deriva, relaciones (1.16), es decir, cuando el caminante tiene una dirección preferencial en el movimiento ($\langle l \rangle \neq 0$) y la difusión es no isotrópica normal.

El TLC da una caracterización más precisa del caminante al azar, ecuación (1.22). Este teorema establece que cuando las relaciones en la ecuación (1.23) se satisfacen, la FDP de la posición $R(t)$ toma a tiempos largos la forma de una distribución Gaussiana [37, 38]:

$$\text{FDP} \left\{ u_1 \leq \frac{R(t) - \nu t}{2\sqrt{Dt}} \leq u_2 \right\} \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{\pi} \int_{u_1}^{u_2} e^{-\xi^2} d\xi. \quad (1.24)$$

donde $\xi = (R(t) - \nu t)/(2\sqrt{Dt})$. Cuando $\langle l \rangle = 0$, la posición de la partícula $R(t)$ depende de \sqrt{N} y es la distribución de $\xi = R(t)/\sqrt{N}$ la que admite el límite en la ecuación (1.24).

El resultado del TLC, ecuación (1.24) es muy general y es válido para muchos fenómenos en la naturaleza. Como consecuencia de este teorema, el caminante al azar simple y el movimiento Browniano obedecen aproximadamente una distribución Gaussiana [35]. Para su validez se deben satisfacer las siguientes condiciones [37]:

1. La distribución de las variables aleatorias sumadas no debe demasiado ser ancha (*broad*), una condición suficiente es la existencia del segundo momento ($\langle l^2 \rangle$).
2. Las variables aleatorias no deben presentar correlaciones de largo alcance.

La difusión anómala ocurre cuando cualquiera de estas condiciones no se satisfacen.

1.3. Modelos del movimiento de organismos

De la misma forma en que el movimiento de las partículas Brownianas fue modelado con caminantes al azar simples y con la ecuación de difusión, en el estudio del movimiento de los animales también se ha recurrido a estos modelos para calcular la dispersión de los individuos en el tiempo [1, 2].

Los modelos biológicos de difusión son las herramientas matemáticas frecuentemente usadas para caracterizar la redistribución de poblaciones de organismos. Difusión se define como el transporte neto debido al movimiento aleatorio y la difusividad de los organismos dependerá del desplazamiento que puedan recorrer en un intervalo de tiempo dado. De manera general se calcula a partir de la relación entre el desplazamiento cuadrático medio (MSD) y el tiempo:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle \propto t^\eta \quad (1.25)$$

donde η describe la razón de dispersión del proceso y $\mathbf{R}(t)$ es la distancia radial de la posición del organismo en un tiempo t con respecto al punto de origen de la caminata. Para el caso particular $\eta = 1$ la difusión es **normal** y corresponde a la difusividad de una partícula Browniana (caminante al azar simple). En el movimiento de organismos, el cálculo del exponente η , caracteriza la dispersión y sirve de guía para modelar el movimiento.

Desplazamiento Cuadrático Medio (MSD)

El desplazamiento cuadrático medio (MSD, *Mean Square Displacement*) es una propiedad macroscópica que mide la evolución en el tiempo o el espacio del proceso difusivo. Se define como la distancia cuadrática que el organismo avanza desde el punto de origen del movimiento hasta su posición en un tiempo posterior t , promediado sobre un ensamble de trayectorias. En el caso del caminante al azar simple, el MSD está dado por la ecuación (1.19) y es una función lineal en el tiempo.

El MSD de un ensamble de organismos se calcula a partir de la serie temporal de las N posiciones de la trayectoria y en dos dimensiones está dado por la siguiente ecuación:

$$\begin{aligned}
\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle &= \langle |\mathbf{R}(t) - \mathbf{R}(t_0)|^2 \rangle \\
&= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \{ [x(t_i) - x(t_0)]^2 + [y(t_i) - y(t_0)]^2 \}
\end{aligned}
\tag{1.26}$$

donde $[x(t_0), y(t_0)]$ son las posiciones al tiempo inicial t_0 de grabación. Cuando se analiza la caminata de un sólo organismo, se puede obtener una medida correcta del MSD si el promedio sobre el ensamble se sustituye por un promedio sobre el tiempo. Esto se efectúa recorriendo en el tiempo la posición inicial $[x(t_0), y(t_0)]$ con respecto a la que se mide $\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle$ para obtener orígenes múltiples y mayor precisión en el cálculo [26].

El modelo del caminante al azar simple y la aproximación con la ecuación de difusión han funcionado correctamente en la cuantificación del movimiento de algunos organismos. La aproximación con la ecuación de difusión en el movimiento de la pulga saltana (*Phyllotreta spp.*), mostró una correspondencia alta entre los valores predichos y observados [1].

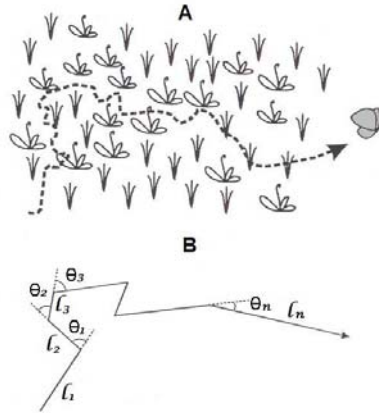
Estos modelos funcionan cuando no se toma en cuenta la persistencia direccional entre los pasos que componen el movimiento de los animales. Sin embargo, las trayectorias resultantes de la interacción de los organismos con medios ambientes homogéneos muestran cierto grado de correlación entre pasos sucesivos que pueden ser una propiedad del medio en que se mueve o aún de la escala en la que se observa el movimiento. En organismos con movimientos que muestran una persistencia direccional y efectos de memoria es necesario hacer modificaciones al modelo de caminante al azar simple, generalizándolo de tal forma de reproducir las características observadas en el movimiento real. Por ello, se han propuesto variantes de caminantes al azar que toman en cuenta de manera explícita las correlaciones entre pasos sucesivos. Uno de los modelos más interesantes y más simples es el del caminante al azar correlacionado (CRW) motivado por las características de las trayectorias y que constituye un punto más de comparación con otros datos experimentales. El MSD para caminantes al azar correlacionados se calcula analíticamente y se llama desplazamiento cuadrático neto esperado (NSD). Bajo parámetros específicos, el MSD promediado sobre un ensamble de caminantes al azar correlacionados y el desplazamiento cuadrático neto esperado deben coincidir [39].

1.3.1. La caminata al azar correlacionada (CRW)

El caminante al azar correlacionado (CRW) es la formulación de caminante al azar más simple usado para el análisis de trayectorias que se caracterizan por tener cierto grado de persistencia direccional entre pasos sucesivos. La formulación en una dimensión es sencilla, ya que sólo existen dos direcciones posibles del movimiento (izquierda o derecha), sin embargo, en dos o más dimensiones el problema es más complejo, ya que se tiene un número infinito de direcciones a considerar.

Supongamos que una mariposa explora un territorio en busca de alimentos, los

Figura 1.7: Representación del movimiento de un organismo (mariposa) como un caminante al azar correlacionado (CRW). **A** La trayectoria original trazada por la mariposa. **B** La representación discreta de la trayectoria [1].



cuales se encuentran distribuidos en plantas localizadas de manera dispersa como se muestra en la figura (1.7A). Mientras la mariposa explora una planta, se detendrá, y consecuentemente la caminata estará compuesta de paradas a intervalos irregulares en el tiempo. Si almacenamos las posiciones del insecto en cada una de estas paradas y posteriormente las unimos con líneas rectas obtenemos una representación discreta de la caminata original, véase la figura (1.7 B). La nueva trayectoria se compone de una serie de pasos, cada uno caracterizado por dos coordenadas espaciales y una temporal, a partir de las cuales podemos obtener la duración τ_i , la longitud l_i y dirección ξ_i (con respecto a un eje fijo) de cada paso i . Además, con dos ángulos consecutivos, ξ_{i-1} y ξ_i , obtenemos el ángulo de giro θ_i , que da la dirección del paso i con respecto a la dirección del paso $i - 1$.

La mariposa en el paso i se mueve una longitud l_i durante un tiempo τ_i , (cuyos valores son independientes entre sí), y continua el movimiento aproximadamente en la misma dirección del paso $i - 1$.

El caminante al azar correlacionado toma en cuenta esta persistencia direccional en el movimiento de la mariposa por medio de una correlación entre los ángulos ξ_i y ξ_{i-1} dada por el ángulo de giro θ_i . Si en el paso i el caminante gira con un ángulo de giro θ_i en el rango $[-180^\circ, 180^\circ]$, distribuido según una distribución Gaussiana centrada alrededor de 0° , la dirección del paso $i - 1$ tiene una autocorrelación con la dirección del paso i y la trayectoria resultante muestra un alto grado de persistencia, figura (1.8).

En el movimiento real de un organismo, la dependencia entre pasos sucesivos está relacionada directamente con la forma de la distribución de los ángulos de giro: una distribución concentrada alrededor de 0° indica una autocorrelación positiva en la dirección del movimiento o una persistencia en la dirección, mientras que una distribución de ángulos de giro agrupada alrededor de $\pm 180^\circ$ indica una autocorrelación negativa o una tendencia a revertir la dirección de movimiento. Cuando los ángulos de giro están distribuidos uniformemente el organismo no muestra una persistencia en el movimiento

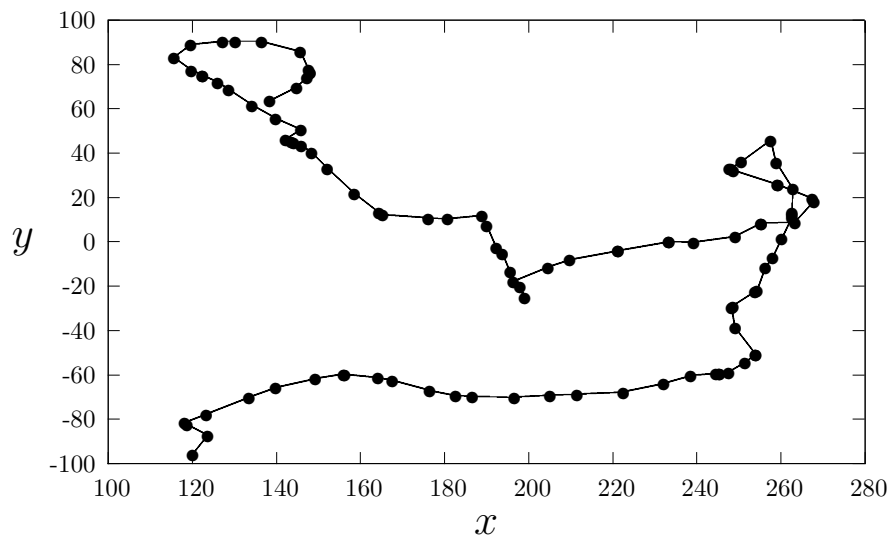


Figura 1.8: Simulación de la caminata de un CRW. La correlación se introduce a través de los ángulos de giro θ , los cuales están distribuidos según una distribución Gaussiana con ángulos en el rango $[-180^\circ, 180^\circ]$ centrada alrededor $\theta = 0^\circ$. Esta distribución introduce una autocorrelación entre las direcciones de los pasos $i - 1$ e i .

y el modelo del caminante al azar correlacionado se reduce al caminante al azar simple.

El caminante al azar correlacionado ha sido utilizado en la literatura para modelar movimientos de animales (individuos y grupos). La aplicación de este modelo se efectúa con tres parámetros [40]:

- el número de pasos N ,
- la longitud de los pasos l ,
- los ángulos de giro θ ,

con los que el movimiento queda caracterizado en términos de las distribuciones de probabilidad.

Fórmula para el desplazamiento cuadrático neto esperado

J.G. Skellam [2] fue el primero en derivar una fórmula para calcular el desplazamiento cuadrático neto (NDS) de una población teórica de organismos moviéndose como caminantes al azar correlacionados (CRW), con el objetivo de estudiar los patrones de la dispersión de la población. Posteriormente, Kareiva y Shigesada en [6] obtuvieron una ecuación para el NSD del CRW en términos de parámetros calculados a partir de la caminata de organismos vivos con distribuciones simétricas de ángulos de giro. El procedimiento fue el siguiente:

Consideremos un caminante que genera una trayectoria bidimensional cuyas posiciones \mathbf{R} están dadas por las coordenadas x_i, y_i , (donde $i = 1, \dots, N$), obtenidas a intervalos de tiempo constantes. A partir de esta serie, podemos calcular la longitud del i -ésimo paso, según la siguiente forma cartesiana,

$$l_i = \sqrt{(x_{i+1} - x_i)^2 + (y_{i+1} - y_i)^2}, \quad (1.27)$$

y el ángulo de giro θ_i entre el paso i y el paso anterior $i - 1$ con la relación:

$$\xi_i = \xi_{i-1} + \theta_i. \quad (1.28)$$

donde ξ_i y ξ_{i-1} son las direcciones del paso i e $i - 1$ con respecto a un eje fijo. Si θ_i y l_i son variables independientes, cada una dada por una función densidad de probabilidad (FDP):

$\Psi_l(l) dl$: la probabilidad de que la longitud de cada paso tenga un valor entre l y $l + dl$,
 $\Psi_\theta(\theta) d\theta$: la probabilidad de que un ángulo entre dos pasos consecutivos tenga un valor entre θ y $\theta + d\theta$,

las series de movimientos pueden generarse seleccionado aleatoriamente una longitud de $\Psi_l(l)$ y un ángulo de $\Psi_\theta(\theta)$ a cada paso. Como el valor seleccionado de cada variable aleatoria en un paso en particular es independiente del valor en pasos precedentes, se tiene un caminante al azar correlacionado donde $\Psi_\theta(\theta)$ da una medida del grado de correlación en la que el movimiento esta correlacionado.

En [6] asumen que las correlaciones cruzadas entre los valores de l y θ en los pasos i y j , dadas por l_i, l_j, θ_i y θ_j , valen cero para variables no adyacentes, ($|j - i| > 1$). Por lo tanto, el desplazamiento cuadrático neto esperado $\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle$ está dado por:

$$\begin{aligned} \langle \mathbf{R}_N^2 \rangle &= \sum_{i=1}^N \langle \mathbf{R}_i \cdot \mathbf{R}_i \rangle + 2 \sum_{i>j} \langle \mathbf{R}_i \cdot \mathbf{R}_j \rangle \\ &= N \langle l^2 \rangle + 2 \langle l \rangle^2 \sum_{i>j} \left\langle \left(\cos \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k \right) \right\rangle \end{aligned} \quad (1.29)$$

donde $(\mathbf{R}_i \cdot \mathbf{R}_j)$ es el producto interno de los vectores de desplazamiento de los pasos i y j respectivamente. Usando la fórmula de Euler:

$$\cos x = \frac{e^{ix} + e^{-ix}}{2},$$

donde i es la unidad compleja, el último término puede ser escrito como:

$$\cos \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k = \frac{1}{2} \left(e^{i \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k} + e^{-i \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k} \right), \quad (1.30)$$

y como los ángulos de giro θ_k ($k = 1, 2, \dots$) son variables independientes:

$$\left\langle \left(\cos \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k \right) \right\rangle = \frac{1}{2} \{ (\varepsilon + is)^{i-j} + (\varepsilon - is)^{i-j} \}, \quad (1.31)$$

donde $\varepsilon \equiv \langle \cos \theta \rangle$ y $s \equiv \langle \text{sen } \theta \rangle$.

Finalmente,

$$\begin{aligned} \left\langle \left(\cos \sum_{k=j}^{i-1} \theta_k \right) \right\rangle &= \frac{1}{2} \sum_{p=1}^{N-1} \sum_{j=1}^{N-p} \{ (\varepsilon + is)^p + (\varepsilon - is)^p \} = \\ &= \frac{\varepsilon + is}{2(1 - \varepsilon - is)} \left(N - \frac{1 - (\varepsilon + is)^N}{1 - \varepsilon - is} \right) + \\ &+ \frac{\varepsilon - is}{2(1 - \varepsilon + is)} \left(N - \frac{1 - (\varepsilon - is)^N}{1 - \varepsilon + is} \right) = \\ &= \frac{(\varepsilon - \varepsilon^2 - s^2)N - \varepsilon}{(1 - \varepsilon)^2 + s^2} + \\ &+ \frac{2s^2 + (\varepsilon^2 + s^2)^{\frac{N+1}{2}} \{ [(1 - \varepsilon)^2 - s^2] \cos\{(N+1)\alpha\} - 2s(1 - \varepsilon) \text{sen}\{(N+1)\alpha\} \}}{\{(1 - \varepsilon)^2 + s^2\}^2}, \end{aligned}$$

donde $\alpha \equiv \tan^{-1}(s/\varepsilon)$. Sustituyendo lo anterior en la ecuación (1.29) se obtiene la fórmula general de Kareiva-Shigesada para el desplazamiento cuadrático neto esperado:

$$\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle = N \langle l^2 \rangle + 2 \langle l \rangle^2 \frac{(\varepsilon - \varepsilon^2 - s^2)N - \varepsilon}{(1 - \varepsilon)^2 + s^2} + 2 \langle l \rangle^2 \frac{2s^2 + (\varepsilon^2 + s^2)^{\frac{N+1}{2}}}{[(1 - \varepsilon)^2 + s^2]^2} \gamma, \quad (1.32)$$

donde $\gamma \equiv \{ [(1 - \varepsilon)^2 - s^2] \cos\{(N+1)\alpha\} - 2s(1 - \varepsilon) \text{sen}\{(N+1)\alpha\} \}$.

La ecuación anterior se reduce a una expresión más simple en ciertos casos:

- Si $\Psi_\theta(\theta)$ es una FDP uniforme, la ecuación (1.32) se reduce a:

$$\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle = N \langle l^2 \rangle,$$

y el caminante al azar correlacionado se reduce al caminante al azar isotrópico.

• El movimiento de ciertos animales exhibe probabilidades iguales de girar a la izquierda o a la derecha. En este caso, $\Psi_\theta(\theta)$ es simétrica alrededor de $\theta = 0^\circ$, lo que resulta en $s = \langle \sin \theta \rangle = 0$ y $\gamma = 0$. Con esta simplificación, la ecuación (1.32) se reduce a:

$$\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle = N \langle l^2 \rangle + 2 \langle l \rangle^2 \frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon} \left(N - \frac{1 - \varepsilon^N}{1 - \varepsilon} \right). \quad (1.33)$$

El efecto de los ángulos de giro en el desplazamiento cuadrático neto esperado se observa en el límite cuando $N \gg 1$:

$$\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle \lim_{N \gg 1} N \langle l^2 \rangle + 2N \langle l \rangle^2 \left(\frac{\varepsilon}{1 - \varepsilon} \right) \quad (1.34)$$

y determina además la cantidad $\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle$ a través de la razón $\varepsilon/(1 - \varepsilon)$, donde los ángulos de giro pequeños producen una razón $\varepsilon/(1 - \varepsilon)$ más grande y desplazamientos más grandes.

Las ecuaciones (1.32) y (1.33) se aplicaron a caminatas de animales, donde el $\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle$ obtenido según los parámetros que aparecen en el cuadro (1.1) se comparó con el obtenido según la fórmula,

$$\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle = \sum_{i=1}^N [\{x_i - x_0\}^2 + \{y_i - y_0\}^2], \quad (1.35)$$

dada en términos de la posición del caminante en el paso i medida con respecto al punto inicial de la caminata (origen). Si las curvas resultantes no ajustan, se pueden usar los resultados del modelo de CRW para estudiar las posibles causas, como lo hicieron Kareiva y Shigesada con mariposas (*Pieris rapae*) [6], véase la figura (1.9). Este análisis también fue aplicado en el movimiento de escarabajos del frijol [41] (*Epilachna varivestis*), nemátodos (*Phasmarhabditis hermaphrodita*) [42], caribús (*Raginfer tarandus*) [7, 43] y en el crecimiento de plantas clonales (*Solidago odora*) [44, 45].

La ventaja de usar desplazamientos cuadráticos netos esperados es que muestran una relación con el tiempo y por lo tanto, pueden, hasta cierto grado, relacionarse directamente con la razón de dispersión de una población de organismos.

Además del CRW, existen otros modelos de caminantes al azar que se han aplicado en el movimiento de los animales. En estos modelos, el análisis ya no considera las correlaciones entre los pasos sucesivos y se centra principalmente en la distribución de las longitudes de los pasos del organismo. El modelo más interesante es el vuelo al azar de Lévy, el cual es un caminante al azar que toma pasos con longitudes distribuidas

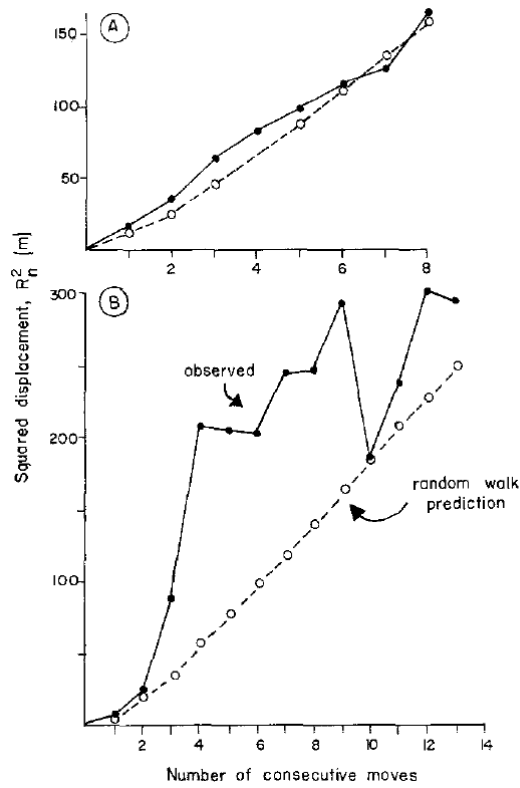


Figura 1.9: Resultados obtenidos por Kareiva y Shigesada en [6]: Relación entre el desplazamiento cuadrático neto esperado de mariposas (*Pieris rapae*) en función del número consecutivo de movidas hechas, en: (A) Vuelos mientras las mariposas buscan sitios de oviposición en jardines de col (repollo). (B) Vuelos mientras las mariposas se alimentan de néctar en un campo de varas de oro (*Solidago odora*). Los círculos (\circ) unidos con líneas punteadas muestran las predicciones obtenidas para el CRW usando la ecuación (1.33).

$\langle l \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N l_i$	longitud media de los pasos
$\langle l^2 \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N l_i^2$	longitud cuadrática media de los pasos
$\varepsilon \equiv \langle \cos \theta \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \cos \theta_i$	promedio de los cosenos de los ángulos de giro
$s \equiv \langle \sin \theta \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sin \theta_i$	promedio de los senos de los ángulos de giro

Cuadro 1.1: Medidas del desplazamiento cuadrático neto esperado (NSD) obtenidas con la fórmula de Kareiva-Shigesada para un caminante que efectúa una caminata al azar correlacionada con propiedades obtenidas a partir del movimiento real del organismo.

siguiendo una ley de potencias. Este caminante reproduce trayectorias caracterizadas por patrones fractales que muestran cierta similitud con las caminatas generadas por algunos organismos vivos.

1.3.2. Vuelo al azar de Lévy

Paul Lévy generalizó el movimiento Browniano y consideró otro tipo de distribuciones, de tal forma que la distribución de la longitud de un solo salto y todos los N saltos tuviera la misma forma matemática.

Lévy [46, 47] consideró un conjunto $\{l_i\}$ de variables aleatorias, idénticamente distribuidas, cada una gobernada por una función densidad de probabilidad (FDP) $\Psi(l_i)$ y se preguntó cuando la nueva variable l_0 , dada por:

$$c_0 l_0 = c_1 l_1 + \cdots + c_N l_N,$$

donde las c_i son constantes relacionadas por la condición auxiliar:

$$c_0^\gamma = c_1^\gamma + \cdots + c_N^\gamma,$$

tiene la misma FDP que el conjunto $\{l_i\}$. Cuando $i > 0$, $\langle l_i \rangle = 0$ y $\gamma = 2$, la suma de las N variables aleatorias:

$$l_0 = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N l_i$$

tiene una FDP Gaussiana normalizada por el coeficiente $1/\sqrt{N}$, ecuación (1.24).

Lévy demostró para el caso $\gamma < 2$, que la solución es una es una función cuya transformada de Fourier ($l \rightarrow \hat{k}$) tiene la forma [46]:

$$p(\gamma, \hat{k}) = e^{-a|\hat{k}|^\gamma} \quad \gamma < 2, \quad (1.36)$$

que en el espacio real corresponde a:

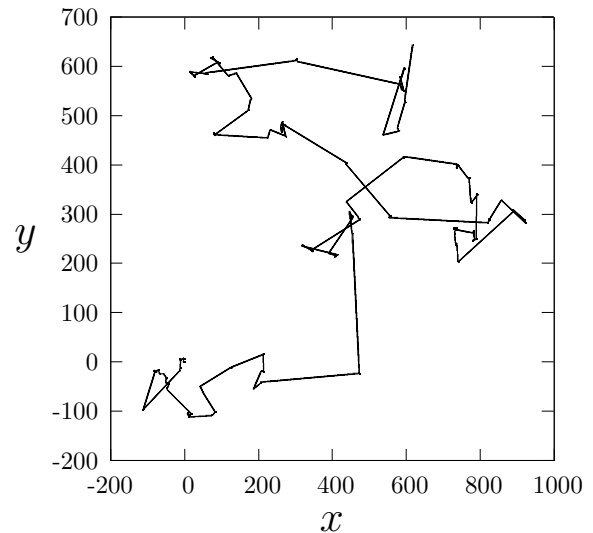
$$\Psi(\gamma, l) \propto \frac{1}{|l|^{1+\gamma}} \quad l \rightarrow \infty. \quad (1.37)$$

Si $|l|$ es una variable aleatoria cuya función densidad de probabilidad está dada por la ecuación (1.37) se dice que está distribuida siguiendo una **distribución de Lévy**. La letra γ representa el índice de Lévy y toma valores en el rango $0 < \gamma \leq 2$. Para el caso $\gamma = 2$, se obtiene la distribución Gaussiana y corresponde al único caso donde el segundo momento $\langle |l|^2 \rangle$ es finito.

De manera general, cuando el índice Lévy está en el rango $0 < \gamma < 2$, los momentos de orden n de la FDP de Lévy, ecuación (1.37), denotados con $\langle |l|^n \rangle$, son finitos si $n < \gamma$ y son infinitos para $n \geq \gamma$ [37]. Debido a esto, el Teorema del Límite Central, ecuación (1.24), ya no es aplicable y se tiene un proceso con difusión anómala.

Un caminante al azar siguiendo un vuelo de Lévy, genera desplazamientos aleatorios de longitud ($|l| = l$) con una FDP dada por la ecuación (1.37), y visita un conjunto autosimilar de puntos en el espacio, véase la figura (1.3.2). La divergencia del segundo momento (varianza) de la FDP implica una dependencia no lineal en el tiempo del desplazamiento cuadrático medio de la caminata ($\eta \neq 1$), véase la ecuación (1.26).

Figura 1.10: Simulación de un vuelo de Lévy con 10000 segmentos de trayectoria cuyas longitudes están distribuidas siguiendo una distribución de Lévy, ecuación (1.37), con un índice de Lévy $\gamma = 1.5$.



¿ Qué pasa al variar el índice de Lévy?

Casos especiales

La modificación del valor del índice Lévy resulta en un cambio directo en el patrón generado por el caminante al azar. Para valores del índice de Lévy $\gamma \leq 0$ la ecuación (1.37) tiene valores negativos, por lo que no es una FDP válida, sin embargo para $0 < \gamma \leq 2$ la transformada inversa de la ecuación (1.36) es una FDP válida, conocida como la distribución de Lévy de orden γ . Dependiendo del valor de γ se definen los siguientes casos especiales [46]:

- **Distribución Gaussiana** ($\gamma = 2$)

Cuando $\gamma = 2$, la variable aleatoria l tiene una función densidad de probabilidad dada por:

$$p(\hat{k}) = e^{-\frac{\sigma^2 \hat{k}^2}{2}} \quad \Psi(l) = \frac{e^{-l^2/2\sigma^2}}{\sqrt{2\pi\sigma^2}}, \quad (1.38)$$

en el espacio de Fourier y el espacio real, respectivamente [37, 46].

- **Distribución de Cauchy-Lorentz** ($\gamma = 1$)

Esta distribución asigna probabilidades suficientes para tener pasos muy largos intercalados con pasos cortos y el segundo momento (varianza) de la distribución es infinito. Tiene las siguientes formas en el espacio de Fourier y en el espacio real [46] respectivamente:

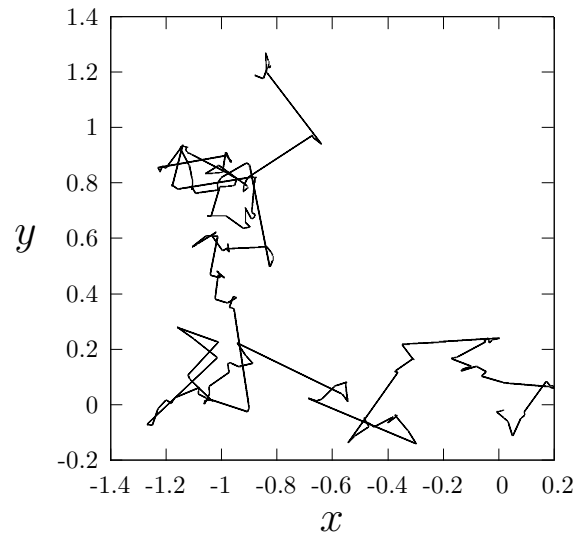
$$p(\hat{k}) = e^{-a|\hat{k}|} \quad \Psi(l) = \frac{a}{\pi(a^2 + l^2)}. \quad (1.39)$$

Un caminante al azar bidimensional, que toma desplazamientos de longitudes l distribuidas siguiendo la distribución de Cauchy-Lorentz se muestra en la figura (1.11). Observamos que la caminata toma la mayor de las veces pasos de longitud pequeña, aunque ocasionalmente hace saltos muy largos, comparados con el desplazamiento total. Esto es muy diferente al caso del caminante al azar isotrópico mostrado en la figura (1.6), donde el tamaño de los pasos es constante y se tiene una difusión normal.

- El caso $\gamma \leq 0$ corresponde a distribuciones de probabilidad que no pueden ser normalizadas.

Debido al decaimiento lento de la distribución de Lévy en los extremos, existe una probabilidad alta de pasos de longitudes pequeñas intercalados con pasos de longitudes más largas (vuelos), por lo que la caminata no muestra una escala característica [48]. Como resultado los vuelos al azar de Lévy generan patrones relacionados a geometrías de tipo **fractal**. En la figura (1.12) mostramos a diferentes escalas la simulación de la trayectoria de un caminante al azar cuyos pasos siguen un vuelo de Lévy. En cada escala aparecen los patrones fractales característicos que genera la distribución.

Figura 1.11: Simulación de la trayectoria (100 pasos) de un caminante al azar cuyas longitudes l de pasos están distribuidos de acuerdo a la distribución de Cauchy-Lorentz, ecuaciones (1.39), con $a=1$. Las direcciones en el plano están distribuidas uniformemente.



Vuelos de Lévy en el contexto del caminante al azar continuo en el tiempo (CTRW)

El movimiento de los organismos frecuentemente se encuentra caracterizado por “paradas” en las que el animal permanece en la misma posición durante cierto tiempo. En la grabación de la trayectoria, estas “paradas” aparecen como un conjunto de coordenadas (x, y) cuyo valor no cambia durante un lapso de tiempo, conocido como tiempo de espera. Los tiempos de espera tienen un efecto importante en la difusión del organismo, la cual ya no puede ser caracterizada con la fórmula para el desplazamiento cuadrático medio (MSD) dada en la ecuación (1.25).

Cuando un caminante al azar sigue un vuelo de Lévy, se difunde anómalamente y el MSD dado por la ecuación (1.25) tiene una dependencia no lineal en el tiempo ($\nu \neq 1$). Sin embargo, si además los tiempos de espera también siguen una ley de potencias, ecuación (1.37), el exponente del MSD no se obtiene con la ecuación (1.25). Las propiedades difusivas de un caminante al azar cuyos pasos y tiempos de espera siguen una distribución de Lévy pueden ser modeladas en el contexto del caminante al azar continuo en el tiempo (CTRW) donde la magnitud central es la función densidad de los tiempos de espera [37, 46, 49].

Caminata al azar continua en el tiempo (CTRW)

En la caminata al azar continua en el tiempo, el caminante tiene que esperar un tiempo τ_w en cada paso, antes de efectuar el siguiente desplazamiento. Consideremos un caminante al azar que se mueve en una latiz regular, con la restricción de esperar un tiempo τ_w en cada sitio antes de ejecutar un desplazamiento \mathbf{l} de longitud $|\mathbf{l}| = l$.

La posición $\mathbf{R}(t)$ del caminante después de que ha transcurrido un tiempo t está dada por:

$$\mathbf{R}(t) = \sum_{i=1}^N \mathbf{l}_i \quad (1.40)$$

la cual es una suma de variables aleatorias con un tiempo de espera aleatorio. Sea $\Psi(\mathbf{R}, t)$ la FDP asociadas a la posición $\mathbf{R}(t)$ del caminante en el tiempo t y $\Psi(\mathbf{l}, \tau_w)$ la FDP asociada a la probabilidad de que el caminante efectúe un paso de longitud \mathbf{l} después de que ha transcurrido un tiempo τ_w desde el último paso. Por simplicidad se asume que el tiempo de espera τ_w es una variable aleatoria escogida independientemente de una distribución $\Psi(\tau_w)$ y no está correlacionada con la longitud del paso \mathbf{l} , la cual se escoge siguiendo una distribución $\Psi(\mathbf{l})$. Si $\Psi(\mathbf{l}, \tau_w)$ puede desacoplarse [37, 49],

$$\Psi(\mathbf{l}, \tau_w) = \Psi(\mathbf{l})\Psi(\tau_w), \quad (1.41)$$

el movimiento del caminante al azar continuo en el tiempo se puede modelar como un proceso difusivo que ocurre con la presencia de trampas [37], figura (1.13). El caminante al caer en cada trampa le toma un tiempo τ_w salir de ella, asociado con el tamaño del hoyo, (las trampas no están asociadas para siempre con un sitio dado por lo que el caminante cae en una trampa diferente si regresa a un sitio ya visitado).

Nuestro interés principal es el comportamiento difusivo del caminante cuando $\Psi(\mathbf{l})$ y $\Psi(\tau_w)$ son funciones de densidad de probabilidad dadas por:

$$\Psi(\mathbf{l}) \propto \frac{1}{|\mathbf{l}|^{1+\alpha}} \quad \text{y} \quad \Psi(\tau_w) \propto \frac{1}{\tau_w^{1+\beta}}, \quad (1.42)$$

donde el desplazamiento promedio del paso $\langle \mathbf{l} \rangle$ es finito cuando $1 < \alpha < 2$ y es infinito cuando $\alpha < 1$, mientras que $\langle \mathbf{l}^2 \rangle$ es infinito cuando $\alpha < 2$. La media de τ_w (tiempos de espera) está dada por:

$$\langle \tau_w \rangle = \int_0^{\infty} \tau_w \Psi(\tau_w) d\tau_w,$$

y es finita cuando $\beta > 1$ e infinita cuando $\beta < 1$ ó τ_w está distribuido siguiendo una distribución exponencial (distribución de Poisson) [46]. Los casos $\beta < 1$ y $1 < \alpha < 2$, implican un caminante al azar que cae en trampas durante el movimiento y además realiza un vuelo al mismo tiempo [46].

Comportamiento difusivo

Si el caminante ejecutó N pasos durante un tiempo t , el desplazamiento cuadrático medio de la posición está dado por:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle = N \langle \mathbf{l}^2 \rangle \quad N \rightarrow \infty, \quad (1.43)$$

donde $\langle \mathbf{l}^2 \rangle$ es la longitud cuadrática media de los pasos,

$$\langle \mathbf{l}^2 \rangle \equiv \int_{-\infty}^{\infty} \Psi(\mathbf{l}) \mathbf{l}^2 d^d \mathbf{l}. \quad (1.44)$$

El tiempo total t es simplemente la suma de los N tiempos de espera ocurridos durante la caminata:

$$t = \sum_{i=1}^N (\tau_w)_i, \quad (1.45)$$

la cual es una suma de variables aleatorias independientes. Esto permite distinguir los siguientes casos:

(a) Si $\langle \tau_w \rangle$ es finito, t se comporta típicamente como $t \sim N \langle \tau_w \rangle$ y la difusión es normal a tiempos largos, ecuación (1.25) con $\nu = 1$ [37]:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle = 2Dt, \quad (1.46)$$

donde $D = \langle \mathbf{l}^2 \rangle / (2 \langle \tau_w \rangle)$ es el coeficiente de difusión y toma valores como si los saltos sucesivos ocurrieran a intervalos regulares en el tiempo.

(b) Si $0 < \beta \leq 1$, el tiempo t se comporta como:

$$t \approx N^{\frac{1}{\beta}}, \quad (1.47)$$

e introduce un comportamiento subdifusivo donde el desplazamiento cuadrático medio del caminante es [37]:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle \approx \begin{cases} \langle \mathbf{l}^2 \rangle t^\beta & \text{si } 0 < \beta < 1 \\ \langle \mathbf{l}^2 \rangle \frac{t}{\ln t} & \text{si } \beta = 1 \end{cases} \quad (1.48)$$

(c) Si $1 < \beta \leq 2$, sólo se introducen correcciones anómalas en el comportamiento normal a tiempos largos y el desplazamiento cuadrático medio es [37]:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle \approx \begin{cases} 2Dt + ct^{1/\beta} & \text{si } 1 < \beta < 2 \\ 2Dt + ct \ln t & \text{si } \beta = 2 \end{cases} \quad (1.49)$$

(d) Si $\beta > 2$ el desplazamiento cuadrático medio está dado por:

$$\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle \approx \frac{\langle l^2 \rangle}{\langle \tau_w \rangle} t + ct^{1/2}. \quad (1.50)$$

donde c es una constante.

El comportamiento difusivo del CTRW es anómalo cuando las longitudes de los pasos y los tiempos de espera siguen una ley de potencias con exponentes α y β . La caracterización de la difusión se hace a través de las fórmulas para el desplazamiento cuadrático medio $\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle$ dadas en las ecuaciones (1.46), (1.48), (1.49) y (1.50).

1.3.3. Vuelos de Lévy en el movimiento de animales

Los vuelos de Lévy se han usado para modelar el movimiento de animales cuando se mueven en el medio natural recorriendo distancias muy grandes durante tiempos largos [26]. Bajo ciertos supuestos [19], se demostró que la estrategia óptima de búsqueda de los organismos corresponde al vuelo al azar de Lévy cuyas longitudes de pasos están distribuidos de acuerdo a,

$$\Psi(l) \propto l^{-\mu}, \quad (1.51)$$

con $\mu = 1 + \gamma \approx 2$.

Este exponente se ajusta a las distribuciones de las longitudes de los pasos del movimiento de diversos animales, como monos araña [9], chacales (*Canis adustus*) [10], abejas (*Apis mellifera*) [11], moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*, *Bactrocera tryoni*) [12, 13], escarabajos carábidos (*Pterostichus melanarius*) [14], albatros (*Diomedea exulans*) [15] (sin embargo ver [16, 17]) y varios animales acuáticos [18]. El proceso difusivo de búsqueda es óptimo si el animal se dedica solamente a la localización de objetivos sin un conocimiento previo de la ubicación de los mismos y si la distancia promedio entre objetivos sucesivos excede por mucho el rango de visión del organismo. Cuando el número de caminantes involucrados en la búsqueda cambia ($N > 1$), la estrategia de búsqueda óptima corresponde a $\mu \rightarrow 1$ [11].

La optimización del movimiento puede ser resultado de la interacción con medios ambientes complejos [50]. Los procesos de búsqueda superdifusivos presentan características libres de escala [12, 51, 52], que los hace más eficientes en comparación con los resultados obtenidos si los animales se movieran como un caminante al azar simple (difusión normal).

Los vuelos de Lévy, además de servir como modelos de movimiento de animales, han tenido un gran número de aplicaciones importantes como modelos de series temporales financieras, polímeros, turbulencia, correlaciones en las secuencias de ADN y el movimiento Browniano en gases [46].

Los modelos presentados en este capítulo son los más recurridos en la literatura para el estudio y análisis de trayectorias de organismos. La aplicación de alguno de ellos

depende de las características que se encuentren durante el estudio del movimiento. En el siguiente capítulo daremos una breve descripción de la morfología de las termitas, prestando especial interés a las termitas obreras, sobre las que se centra este trabajo. También detallaremos el método y arreglo experimental usado para obtener los datos de la trayectoria de la termita, así como el intervalo de tiempo que usaremos para efectuar todo el estudio.

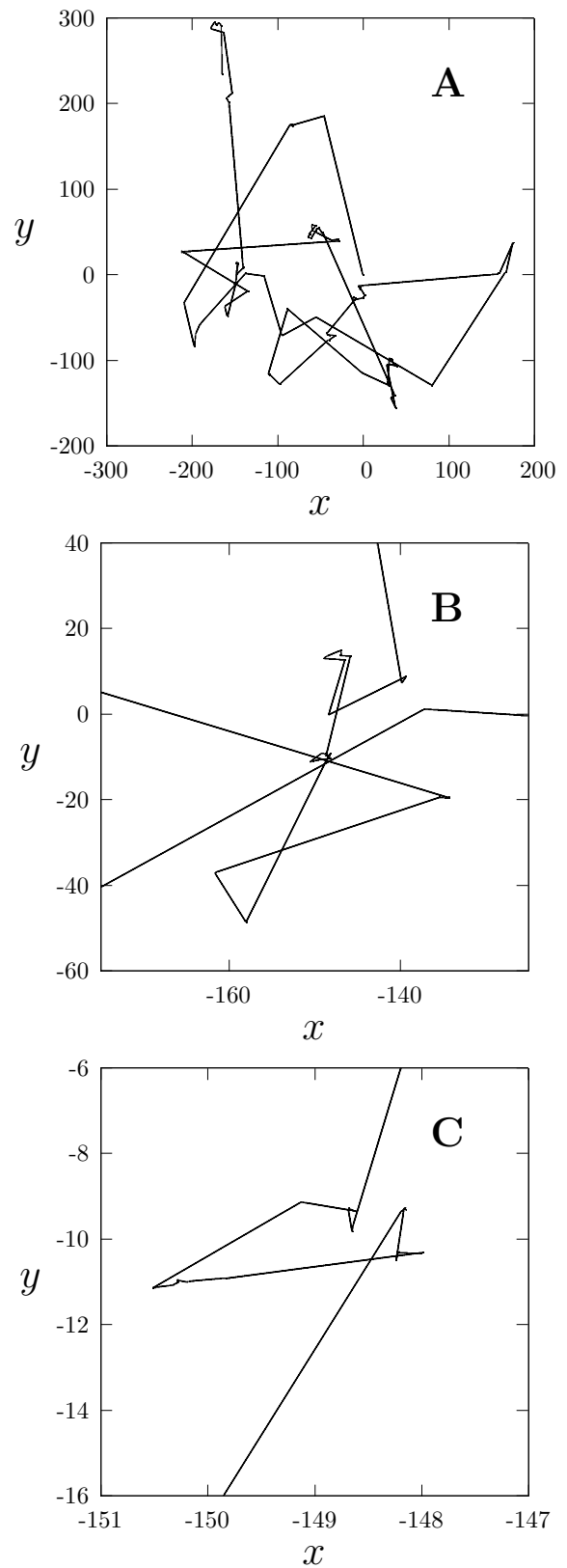
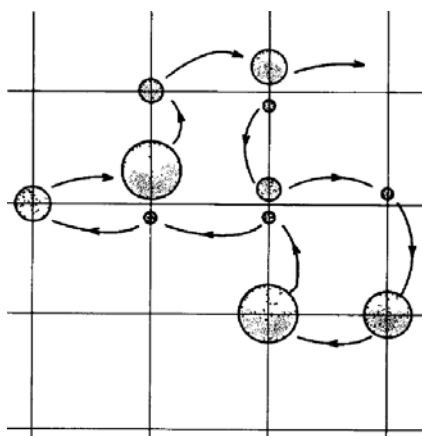


Figura 1.12: Vuelo de Lévy típico. En (A) el tamaño característico del sistema está dado en términos de la longitud paso más largo. Notemos además que el vuelo es autosimilar a magnificaciones superiores (B y C).

Figura 1.13: Representación de un caminante al azar continuo en el tiempo (CTRW) [37].



Capítulo 2

Diseño experimental y recolección de datos

La mejor manera de estudiar el movimiento de organismos vivos es con la obtención de datos de las caminatas efectuadas en la naturaleza mientras el organismo interactúa con su medio ambiente. Esto puede efectuarse con la ayuda de dispositivos electrónicos tales como localizadores de señales de radio o satélites como el GPS (*Global Positioning System*), o por marcación de individuos con materiales radiactivos [1].

El movimiento que efectúa una termita en su medio natural, dependiendo de la especie, puede ocurrir en el interior de nidos subterráneos o dentro de árboles; por lo que la recolección de datos en el medio natural es difícil. Debido a esto, se opta por estudiar a estos organismos bajo condiciones controladas de laboratorio. Este método fue aplicado en el estudio de las caminatas de las moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*, *Bactrocera tryoni*) [12, 13], copépodos (*Temora longicornis*) [22], pulgas de agua (*Daphnia*) [23] y peces dorados (*Carassius auratus*) [25]. En todos los casos, con fuertes restricciones espaciales en el movimiento.

En este capítulo describiremos las características morfológicas de las termitas. Posteriormente detallaremos sobre los métodos y herramientas experimentales usados para la obtención de los datos.

2.1. Termitas

Todos los organismos vivos, una vez que han sido descritos se clasifican en un sistema taxonómico que los ubica en una única jerarquía de categorías, desde reino, filo, clase, orden, género y finalmente especie. El orden Isóptera agrupa a insectos eusociales (especializados en distintas tareas) de tamaño mediano (2 a 22 mm de largo) comúnmente conocidos como termitas [54]. Éstas se encuentran entre los insectos más antiguos, con fósiles de 130 millones de años de antigüedad. Dentro de su ecosistema cumplen una función como consumidores primarios de celulosa y descomponedores de materia orgánica y

madera. Viven en colonias, en las cuales, diferentes grupos de individuos están dedicados a diversas labores para el beneficio común de la colonia. Construyen sus propios nidos, llamados termiteros y viven permanentemente en comunidades altamente organizadas. Algunas especies de termitas prosperan en medios ambientes calientes y húmedos, mientras que otras se han adaptado a sabanas abiertas y zonas templadas. Se encuentran distribuidas geográficamente en las partes tropicales de África, el Sur de Asia, Australia y América.

Las termitas presentan una organización social muy elaborada. Las interacciones sociales entre termitas aumentan su longevidad en casos de condiciones adversas [53]. Se ha documentado que la sobrevivencia de individuos aislados es menor comparada con la de individuos en grupos, probablemente debido a un fenómeno que se conoce como facilitación social.

Las termitas se dividen en dos grupos [54]: las termitas inferiores y las termitas superiores. Las **termitas inferiores**, están representadas por las siguientes familias: *Mastotermitidae*, *Hodotermitidae*, *Termopsidae*, *Kalotermitidae*, *Serritermitidae* y *Rhinotermitidae*. Este grupo se caracteriza por la presencia de protozoarios en el intestino y poseen una dieta principalmente de madera. Las **termitas superiores**, representadas por la familia *Termitidae*, se caracterizan por la ausencia de protozoarios en el intestino y una dieta más amplia.

La familia *Termitidae* abarca aproximadamente el 70% de todas las especies del orden Isóptera a nivel mundial, con 1900 de las 2800 especies descritas, y es la familia más diversa, abundante y especializada. Presentan mecanismos de defensa en los soldados, quienes expulsan sustancias químicas a través de un poro en forma de tubo frontal o *naso*. Se reconocen principalmente tres subfamilias de *Termitidae*: *Apicotermitinae*, *Termitinae* y *Nasutitermitinae*.

Los *Nasutitermitinae* muestran la distribución geográfica más amplia y la mayor diversidad de especies entre las termitas superiores. Esta subfamilia tiene soldados con mecanismos de defensa químicos o químicos y físicos, aunque debido a los hábitos subterráneos de muchas especies, el conocimiento de la biología de algunos géneros de termitas se encuentra incompleto. Las termitas objeto de estudio en este trabajo son del género **Cornitermes spp.** y se encuentran agrupados en la subfamilia *Nasutitermitinae*.

2.1.1. Castas

Los individuos que conforman una comunidad de termitas tienen rasgos anatómicos y funcionales que dependen del papel que desempeñan en la sociedad. Las tareas de cada termita determinan su casta específica. En total hay cuatro tipos fundamentales de castas, figura (2.1): el rey y la reina, los reproductores alados, los soldados y las obreras. A continuación se describen los rasgos que caracterizan a cada casta.

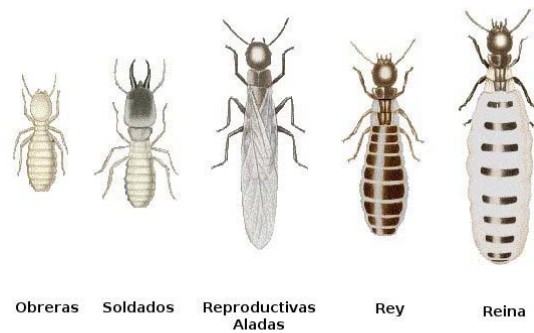


Figura 2.1: Estructura social de las termitas dividida en castas.

Obreras

Representan la mayoría de la población de la colonia. Sus funciones son: recolección de alimentos, construcción y mantenimiento de nidos y túneles, cuidado y alimentación de los jóvenes y de adultos que no se alimentan por sí mismos, como los soldados y la pareja real. Las obreras juveniles tienen trabajos diferentes a los de las adultas, y la mayoría de las veces permanecen dentro del nido.

Las obreras son individuos sin alas, sexualmente inmaduros y ciegos; su morfología externa es muy semejante en todas las especies de termitas y tanto machos como hembras pueden ser obreras. Sin embargo, en algunas familias existen dimorfismos sexuales (por ejemplo, los machos son más grandes que las hembras) y las tareas asignadas pueden diferenciarse según el sexo de la obrera.

Soldados

Tienen como función la defensa del nido, para ello poseen mandíbulas y/o glándulas de defensa. Además pueden fungir como forrajeadores en búsqueda de nuevas fuentes de alimento, reclutando posteriormente a las obreras para su explotación.

Esta casta presenta la mayor diversidad de formas en cuanto a su morfología externa. Son de cuerpos blancos y suaves y su cabeza alargada y dura contiene dos quijadas o mandíbulas duras que se usan como armas contra sus depredadores. Algunos soldados cuentan con dientes en el margen interno de la mandíbula (*Termitinae* y algunos géneros de *Nasutitermitinae*). También existe otro género que no posee mandíbulas y presenta una cabeza que termina en una prolongación conocida como *nasuto* en la que desemboca una glándula interna que produce una sustancia de defensa (*Nasutitermitinae*).

Reproductores

Son todos aquellos individuos alados que se convertirán en los futuros reyes y reinas y que fundarán una nueva colonia. Las colonias pueden tener tanto reproductivas primarias (el rey y la reina) como cientos de reproductivas secundarias que asisten en la puesta de huevos y el crecimiento de la colonia.

Rey: Fecunda y asiste a la reina y contribuye así a crear y atender la colonia durante su formación inicial, continúa como su compañero toda su vida para ayudar a incrementar el tamaño de la colonia.

Reina: Crea la colonia por medio de la puesta de huevos y mantiene un número suficiente de obreras y ninfas que cuidan el nido. Puede vivir por más de 10 años y produce cientos de huevos en un día. Las colonias de termitas pueden alcanzar varios millones de individuos con la ayuda de reinas secundarias, que producen huevos.

Las termitas necesitan cierto grado de humedad, que obtienen a través del suelo donde viven o en casos extremos por medio de su metabolismo. No pueden oír sonidos, sin embargo pueden percibir las vibraciones mediante sus patas.

2.2. Detalles del experimento

El experimento se realizó en la Universidad Federal de Viçosa, localizada en el Estado de Minas Gerais en Brasil. Se estudiaron termitas obreras *Cornitermes spp.*

Las termitas obreras recolectadas fueron marcadas en el abdomen con pintura negra para facilitar su seguimiento en video y posteriormente se les colocó en un recipiente circular de 20.5 cm de diámetro con fondo blanco, véase la figura (2.2). Previo a la obtención de datos, los individuos fueron aclimatados durante 24 horas, tiempo en el que fueron alimentados y mantenidos a una temperatura de constante 25°C. Durante la toma de datos se mantuvo la misma temperatura y la termita no tuvo acceso a alimentos ni agua.

La grabación del movimiento se efectuó con un software de seguimiento en video llamado EthoVision[®] (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands), el cual digitaliza las imágenes y graba de manera automática la actividad, el movimiento e incluso las interacciones sociales (en caso de haber muchas termitas) dentro de los contenedores. En este experimento se procesaron dos imágenes por segundo y como resultado se obtuvo una serie temporal de las posiciones (x, y) de la termita. El sistema EthoVision convierte directamente las distancias en píxeles en valores reales (milímetros). En el experimento la equivalencia fue de 1 píxel = 0.52 mm.

El sistema de video EthoVision[®] sigue de manera automática el grupo de píxeles conectados del mismo color en el área marcada en el abdomen, véase figura (2.2), cuyas dimensiones en las imágenes tomadas correspondieron a un área de 5 píxeles \times 5 píxeles ($\approx 4.7\text{mm}^2$). El software define la posición de la termita en términos de la posición de alguno de los píxeles del grupo, lo que equivale a un error de precisión del orden de ± 2

Figura 2.2: Esquema de la marcación con tinta efectuado en el abdomen de la termita para facilitar la localización por el sistema EthoVision[®]. El área marcada equivale a un área de 5 píxeles \times 5 píxeles ($\approx 4.7\text{mm}^2$) en las imágenes procesadas.

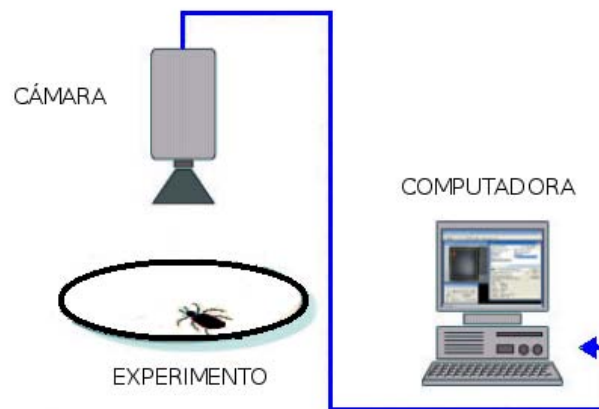
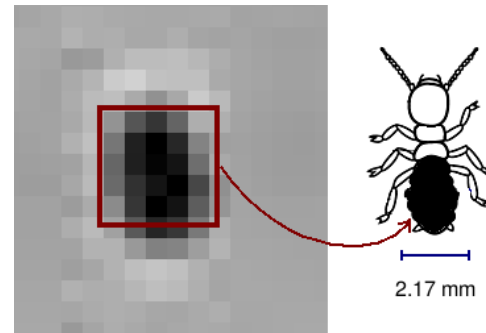


Figura 2.3: El arreglo experimental usado para la obtención de datos consiste en una cámara de video posicionada en la parte superior del experimento. La señal de la cámara se envía a una computadora y el movimiento se digitaliza con el software EthoVision[®].

píxeles $\approx \pm 1$ mm.

Con los datos de la serie de temporal de las posiciones, extraemos los siguientes parámetros:

- Ángulos de giro relativos (θ): que definen los cambios de dirección entre dos desplazamientos sucesivos.
- Longitudes de pasos (l): las distancias recorridas entre dos posiciones consecutivas.
- Distancia total viajada (DTV): la suma de todas las longitudes de los pasos.

En este trabajo estudiamos el movimiento de un individuo con el objetivo de analizar trayectorias no afectadas por interacciones sociales. La termita obrera analizada tiene

una longitud aproximada de 6.65 mm (cuerpo + antena) y esto equivale a aproximadamente 12.8 píxeles en las imágenes tomadas por el sistema EthoVision[®].

2.3. Análisis de la caminata

Los posiciones de la termita fueron grabadas a un intervalo ‘libre’ de 0.5 segundos y podemos reconstruir la trayectoria con este intervalo de tiempo. Sin embargo, debemos cerciorarnos de que los datos no estén sobre-muestreados. El siguiente paso es escoger un intervalo de tiempo óptimo que defina los pasos y que refleje las características más importantes del movimiento. Si este intervalo de tiempo no es el correcto, los resultados obtenidos no reflejarán las propiedades reales de la caminata.

2.3.1. Selección del intervalo de tiempo óptimo

El movimiento de los insectos terrestres es continuo y no está marcado por pausas frecuentes como el movimiento de los insectos voladores, cuyos pasos pueden fácilmente definirse en función de las posiciones en los puntos de aterrizaje. Las termitas efectúan movimientos continuos marcados esporádicamente por paradas (tiempos de espera). Si definimos un paso en terminos de las posiciones marcadas por estas paradas, la trayectoria resultante muestra un sub-muestreo donde la características de la caminata real se han perdido. Por lo tanto, no tenemos una guía natural para discretizar la caminata. Cuando el movimiento presenta las características antes mencionadas, se sugiere grabar las posiciones a intervalos de tiempo constantes [1, 6], seleccionados previamente de manera cuidadosa.

Un procedimiento usado para calcular el intervalo de tiempo óptimo consiste en sub-muestrear los datos, hasta eliminar las autocorrelaciones en la trayectoria (independencia en las observaciones) [55]. Sin embargo este procedimiento además de reducir la cantidad de datos a analizar, también limita el significado biológico del análisis [56]. Optaremos por un método sencillo que indica el efecto del intervalo temporal en la trayectoria por medio de dos parámetros de la caminata: las longitudes de los pasos y los ángulos de giro [57].

Con los datos obtenidos a intervalos temporales τ de 0.5 segundos, calculamos las longitudes de los pasos l_i y los ángulos de giro θ_i de cada paso de la trayectoria, figura (2.4). Con estos parámetros caracterizamos la tortuosidad de la trayectoria por medio de la dispersión angular y la distancia total viajada por el animal. El objetivo es detectar el efecto de aumentar el tamaño del intervalo de tiempo ‘libre’ de 0.5 segundos a 1, 2, 4, 6, 8, 10 y 15 segundos, en la tortuosidad de la trayectoria, en términos del sesgo (*bias*) introducido.

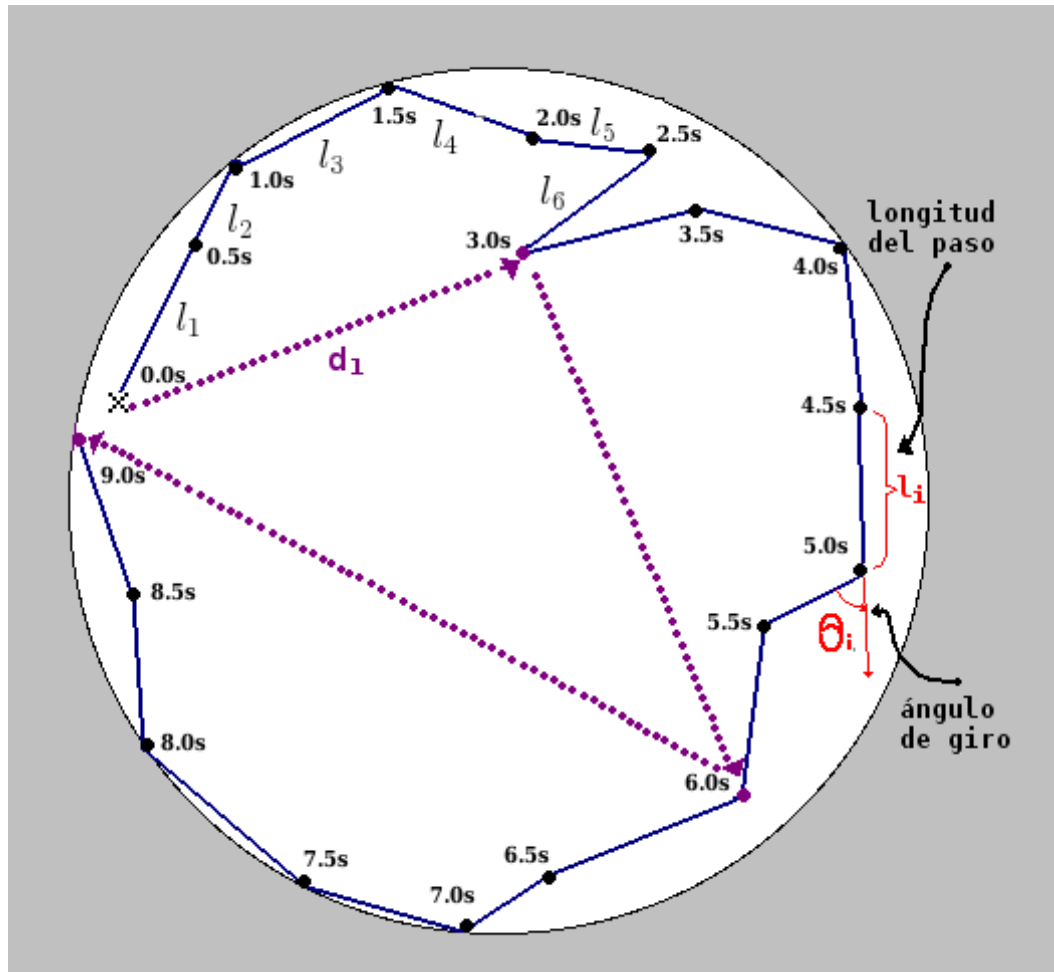


Figura 2.4: Ejemplo teórico de las trayectorias de la termita, donde los datos se almacenaron con el intervalo de tiempo 'libre' de 0.5 segundos (línea continua) y donde los datos se almacenaron con el intervalo de tiempo (τ) de 3 segundos (línea punteada). La distancia total viajada (DTV) en 3 segundos es la suma de las longitudes l_1 a la l_6 . Por otro lado, la DTV con $\tau = 3$ segundos es la longitud de la línea punteada d_1 .

Dispersión angular o tortuosidad

La dispersión angular o tortuosidad de la trayectoria de la termita mide la variabilidad en la dirección del movimiento [57]. Sean θ_i los ángulos de giro entre los pasos i y el $i - 1$ y N el número total de muestras obtenidas en el experimento, cuya duración total fue $t_N = N\tau$, a partir de estos parámetros se definen las siguientes relaciones,

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \cos \theta_i$$

y

$$\tilde{Y} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \text{sen } \theta_i.$$

La dispersión angular de las N muestras está dada como:

$$\bar{\tau}_\theta = \sqrt{\bar{x}^2 + \tilde{Y}^2}, \quad (2.1)$$

que toma valores entre 0 y 1, donde el valor 0 corresponde a una tortuosidad alta, es decir, la caminata está caracterizada por ángulos de giro que se escogen de manera uniforme en el rango $[-180^\circ, 180^\circ]$. Mientras que el valor 1 indica una tortuosidad baja, donde no hay variación en el ángulo de giro y la caminata tiene, aproximadamente, la misma dirección a cada paso.

Con la ecuación (2.1) calculamos la tortuosidad en el movimiento de la termita para trayectorias con una duración de 500 segundos, cuyas posiciones se almacenaron a intervalos temporales de 0.5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 y 15 segundos. En la figura (2.5) mostramos la dispersión angular promedio $\bar{\tau}_\theta(\tau)$ obtenida para un ensamble de trayectorias muestreadas a diferentes intervalos de tiempo τ . El resultado indica que la caminata tiene cambios de dirección muy pequeños para intervalos temporales pequeños (0.5 y 1 seg), lo que significa que la trayectoria es menos tortuosa. Estos cambios de dirección se vuelven más grandes si se incrementa el tamaño del intervalo temporal de muestreo.

El efecto del intervalo temporal en la trayectoria se observa si graficamos las posiciones de la termita a diferentes intervalos. En las figuras (2.6) y (2.7) mostramos una sección de trayectoria con una duración de 150 segundos a intervalos de 0.5, 1, 2, 4, 6, 8, 10 y 15 segundos. Claramente se observa que la caminata es más tortuosa mientras más grande es el intervalo.

Sesgo (*bias*)

Para determinar los efectos de incrementar el intervalo temporal, calculamos el sesgo (*bias*) de la distancia total viajada (DTV) y de la tortuosidad de la trayectoria cuando los datos se toman con $\tau = 1, 2, 4, 8, 10$ y 15 segundos, comparada con la DTV y la

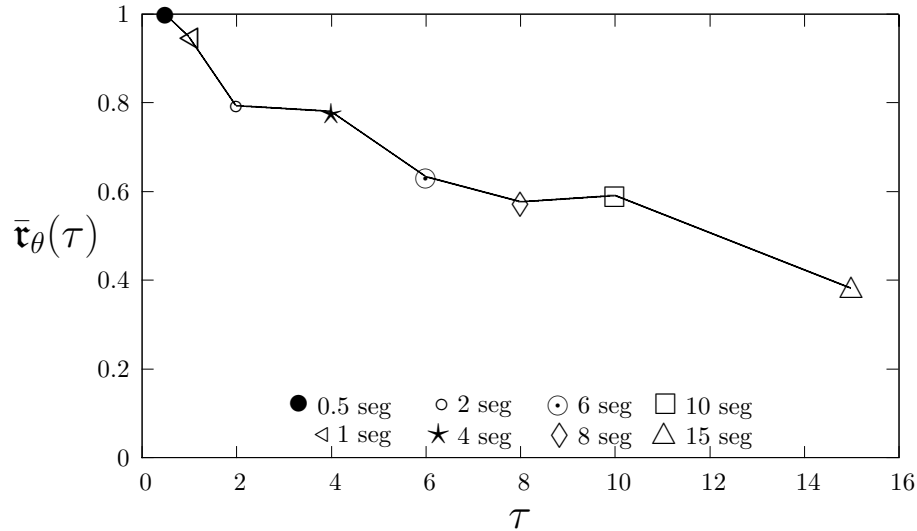


Figura 2.5: Dispersión angular o tortuosidad (\bar{r}_θ) de los ángulos de giro (θ) obtenidos para trayectorias con posiciones grabadas a intervalos temporales τ de 0.5, 1, 2, 4, 8, 10 y 15 segundos.

dispersión angular de la trayectoria cuando los datos se almacenan a intervalos de 0.5 segundos.

El sesgo en la DTV se calcula de la siguiente manera: Sea $D(\tau_i, t_j)$ la distancia total viajada durante el tiempo t_j , cuando las posiciones de la termita se toman a un intervalo de tiempo τ_i y $D(t_j)$ la distancia total viajada durante el mismo tiempo t_j cuando las posiciones se toman con el intervalo ‘libre’ de 0.5 segundos, el sesgo $S(\tau_i, t_j)$ introducido en la DTV con el intervalo τ_i está dado por la relación:

$$S(\tau_i, t_j) = D(\tau_i, t_j) - D(t_j). \quad (2.2)$$

Calculamos el sesgo, figura (2.8), para un ensamble de trayectorias con un máximo de duración de 500 segundos. El resultado indica que el sesgo S en la distancia total viajada se incrementa más mientras se aumenta el tamaño del intervalo temporal τ . Esto indica que la termita camina una distancia menor cuando el intervalo temporal es más grande. La DTV de la termita en 500 segundos, cuando las posiciones cada 0.5 segundos fue de 234.66 ± 72.86 cm (\pm desviación estándar) y el sesgo medido en la DTV durante ese mismo tiempo, al muestrear las posiciones con el intervalo de 15 segundos (línea amarilla) fue de 39 cm. Esto indica una subestimación del 17% en la DTV de la termita si la trayectoria se reconstruye con el intervalo de 15 segundos. En el cuadro (2.1) presentamos la subestimación en la distancia total viajada de la termita medida con otros intervalos temporales.

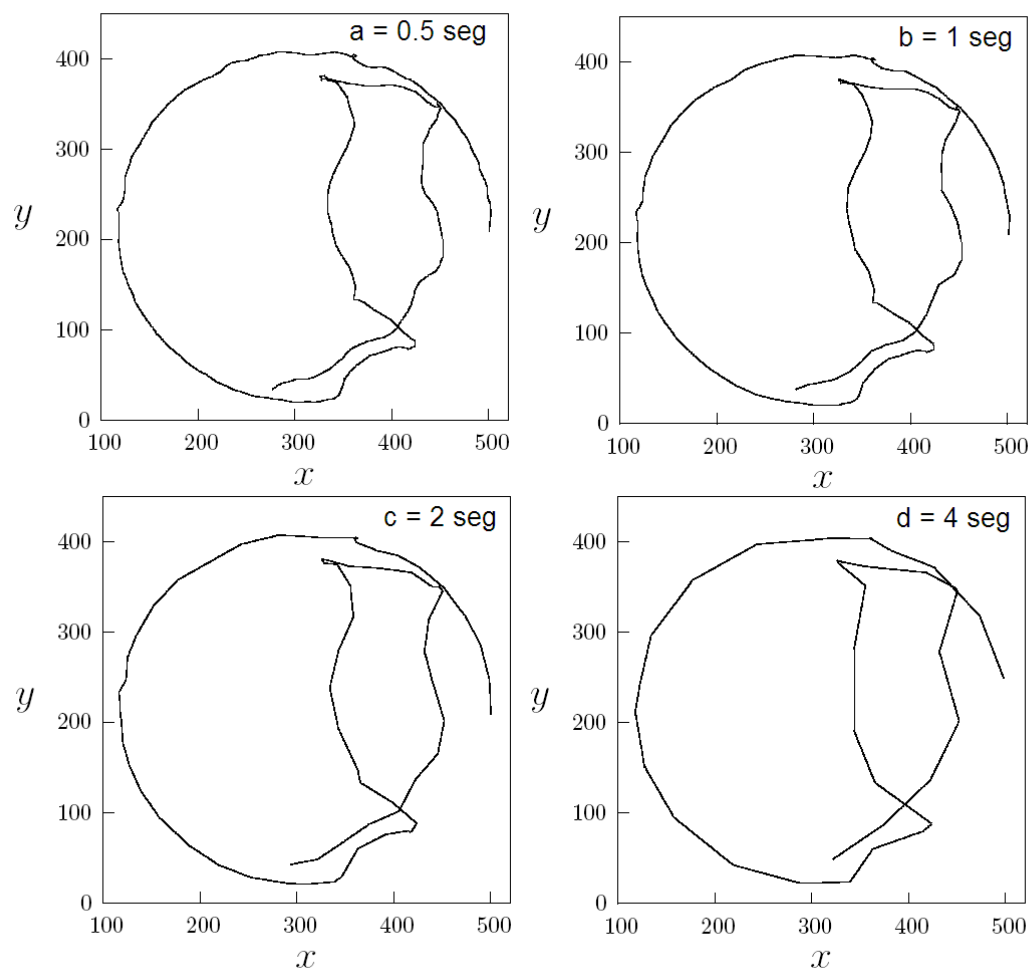


Figura 2.6: Secciones de trayectoria de la termita, con una duración de 150 segundos, cuando las posiciones que definen las longitudes de los pasos l_i y los ángulos de giro θ_i , se toman a intervalos de tiempo τ de: a) 0.5 segundos, b) 1 segundo, c) 2 segundos y d) 4 segundos.

Con la ecuación (2.2) también podemos calcular la dispersión angular (en términos de los ángulos de giro) de la trayectoria. En este caso, $D(\tau_i, t_j)$ es la tortuosidad de la trayectoria en el tiempo t_j cuando las posiciones de la termita se graban a intervalos de tiempo τ_i y $D(t_j)$ es la tortuosidad de la trayectoria en el tiempo t_j cuando las posiciones se graban a intervalos de 0.5 segundos.

El sesgo en la tortuosidad de la trayectoria, figura (2.9), indica un resultado similar

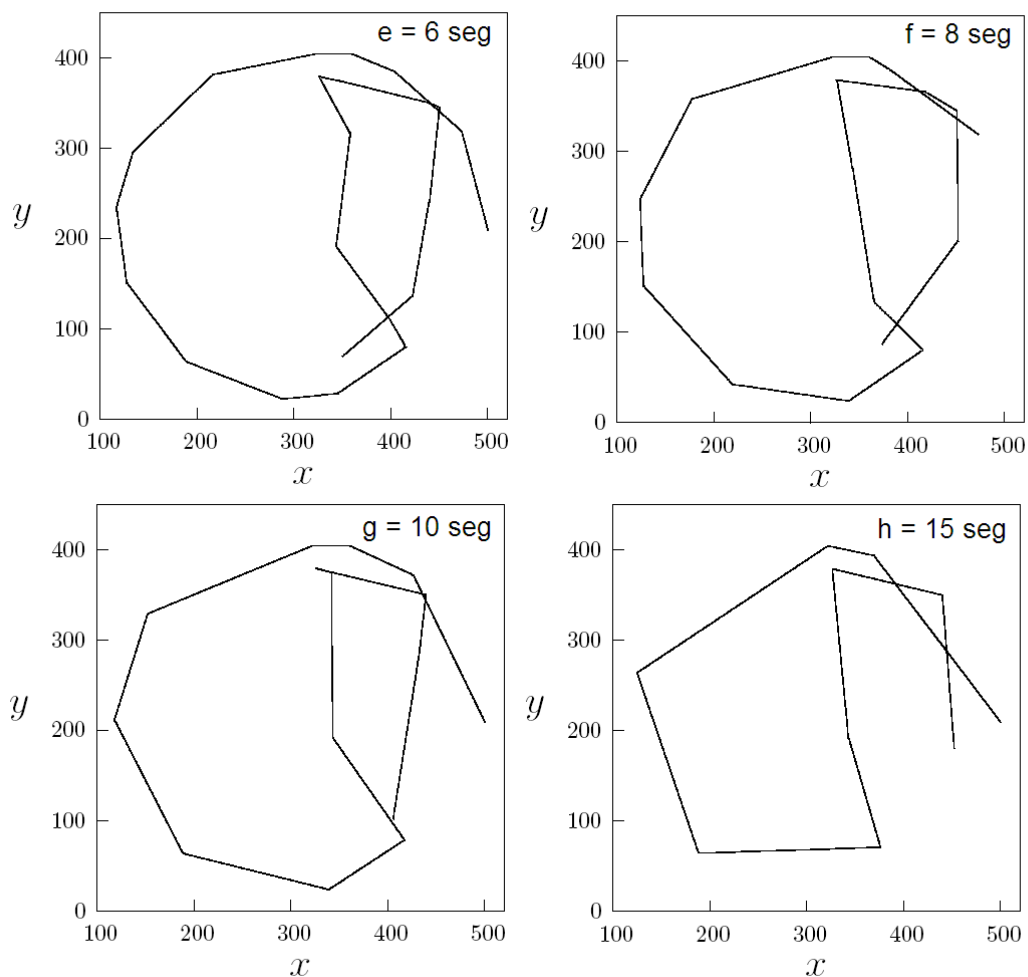


Figura 2.7: Sección de trayectoria de la termita, con una duración de 150 segundos, cuando las posiciones que definen las longitudes de los pasos l_i y los ángulos de giro θ_i , se toman a intervalos de tiempo τ de: e) 6 segundos, f) 8 segundos, g) 10 segundos y h) 15 segundos. Es evidente el submuestreo en los datos, ya que la termita ‘parece’ recorrer el perímetro del recipiente en unos pocos pasos.

al mostrado en la figura (2.8). El valor absoluto del sesgo disminuye (se acerca a 0) si τ aumenta, lo cual es característico de una trayectoria más tortuosa con respecto a la trayectoria obtenida con el intervalo de 0.5 segundos.

Los resultados del sesgo, figuras (2.8) y (2.9) indican que el aumento en el tamaño del intervalo temporal τ de muestreo tiene un impacto enorme en las trayectorias obtenidas.

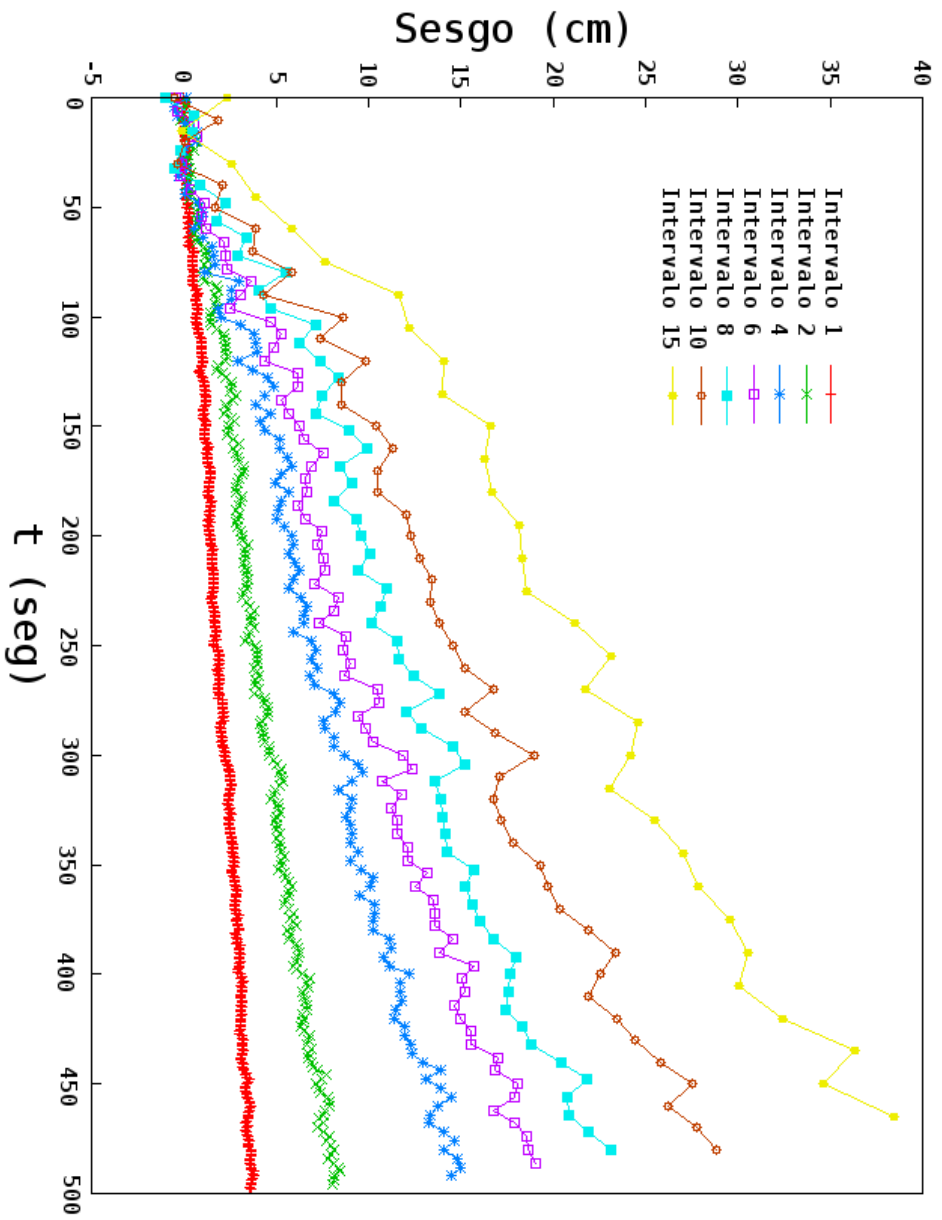


Figura 2.8: Sesgo promedio de la distancia total viajada (DTV) para un ensamble de trayectorias cuyos datos se almacenaron a intervalos temporales τ de 1, 2, 4, 6, 8, 10 y 15 segundos. El sesgo estimado aumenta cuando se incrementa τ , lo que indica que la distancia total viajada por la termita es menor.

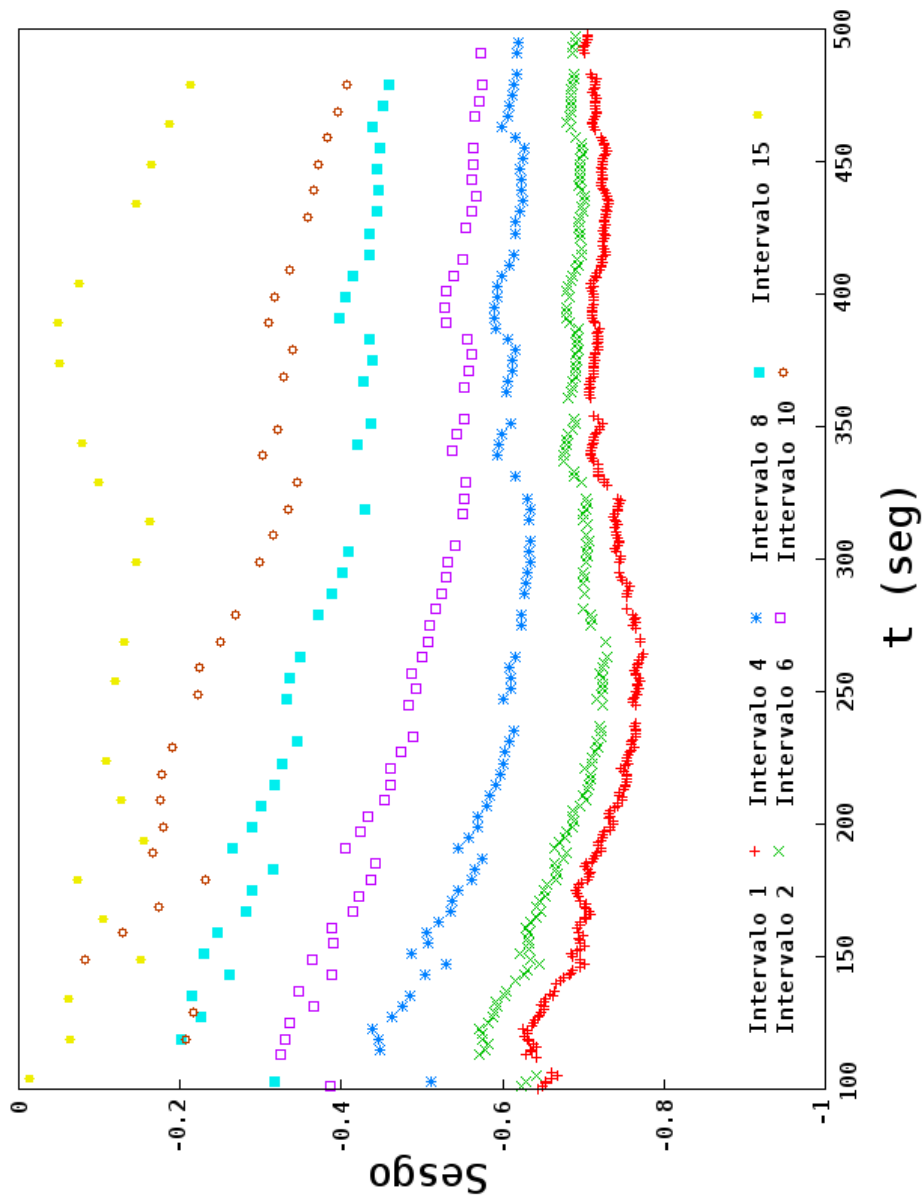


Figura 2.9: Sesgo promedio de la tortuosidad medida como dispersión angular para un ensamble trayectorias cuyos datos se almacenaron a intervalos temporales τ de 1, 2, 4, 6, 8, 10 y 15 segundos. El valor absoluto del sesgo estimado disminuye cuando el intervalo temporal se incrementa e indica una trayectoria más tortuosa.

τ (seg)	Distancia total viajada (cm)	Subestimación (%)
1	230.63 ± 72.50	2
2	225.44 ± 70.81	3
4	217.59 ± 68.25	6
6	210.72 ± 65.75	8
8	204.43 ± 63.58	10
10	200.00 ± 62.92	12
15	183.65 ± 57.62	17

Cuadro 2.1: Subestimación de la distancia total viajada (DTV) durante un tiempo de 500 segundos para las trayectorias de la termita capturadas a intervalos $\tau = 1, 2, 4, 6, 8, 10$ y 15 segundos, comparadas con la distancia total viajada para trayectorias capturadas con $\tau = 0.5$ segundos (234.66 ± 72.86 cm).

El sesgo de la distancia total viajada y de la dispersión angular empeoran progresivamente cuando el intervalo temporal se incrementa desde 0.5 segundos (intervalo ‘libre’) a 1, 2, 4, 6, 8, 10, y 15 segundos. El primer resultado indica que la distancia total viajada se subestima más mientras más se incrementa τ . El segundo resultado indica que la persistencia observada en la trayectoria con el intervalo de 0.5 segundos se pierde: las trayectorias sinuosas y con cambios de dirección suaves se convierten en trayectorias angulosas y con cambios de orientación abruptos, poco parecidas al movimiento real si aumentamos τ .

Para intervalos temporales τ mayores de 1 segundo obtenemos una inmediata aparición de un sesgo en la distancia total viaja y la dispersión angular, que se incrementa mientras más grande sea el intervalo escogido, cuadro (2.1). Por lo tanto, en este trabajo estudiaremos el movimiento de la termita en términos de las posiciones tomadas a intervalos de 0.5 segundos.

2.3.2. Observaciones del comportamiento de una termita

El movimiento de la termita dentro del recipiente estuvo caracterizado por una acumulación notable de trayectorias cercanas al borde, como se muestra en la figuras (2.10A) y (2.10B), alrededor del 53% de las 10 000 posiciones graficadas en la figura (2.10B) se encuentran distribuidas a un radio mayor de 9.1 cm (175 píxeles) del recipiente contenedor ($r=10.25$ cm ≈ 197 píxeles). Para visualizar mejor esto, calculamos la densidad de datos en función de la distancia de sus posiciones con respecto del centro del recipiente. Comenzamos calculando el número de datos $n(r)$ dentro de anillos con ancho $\Delta r = 0.52$ cm ≈ 10 píxeles, barriendo el área total del recipiente y posteriormente dividimos esta cantidad por el área del anillo $A(r)$. El resultado se muestra en la figura

(2.11), donde la línea perpendicular al eje r corresponde a un radio umbral de $r_{umb} = 9.1$ cm.

La acumulación de datos cerca del borde del recipiente puede indicar que la termita muestra un comportamiento diferente al interactuar con las paredes del recipiente. Debido a esto, consideramos conveniente subdividir las trayectorias del movimiento en función del radio del contenedor, figuras (2.12) y (2.13),

$$\left\{ \begin{array}{l} \bullet 0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}, \\ \bullet 9.1 \text{ cm} \leq r \leq 10.25 \text{ cm}. \end{array} \right.$$

Es muy probable que las distribuciones de las longitudes los pasos y de los ángulos de giro varíen significativamente de una región a otra, ya que la forma circular del recipiente lleva a choques frontales con el mismo. Por lo tanto, es posible que las trayectorias muestren cambios de dirección más angulosos en el rango $9.1 \text{ cm} \leq r \leq 10.25 \text{ cm}$ que en el rango $0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$.

Usando este análisis como punto de referencia, en el siguiente capítulo calcularemos,

- las distribuciones estadísticas de las longitudes de los pasos (l),
- las distribuciones estadísticas de los ángulos de giro (θ),
- las distribuciones estadísticas de los tiempos de espera (τ),

de las trayectorias en todo el recipiente ($0 \text{ cm} \leq r \leq 10.15 \text{ cm}$) y de las trayectorias en los rangos $0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$. y $9.1 \text{ cm} \leq r \leq 10.25 \text{ cm}$. Posteriormente compararemos los resultados en todos los casos para obtener información que nos permita seleccionar un modelo de caminante al azar y sentar las bases para plantear un modelo computacional.

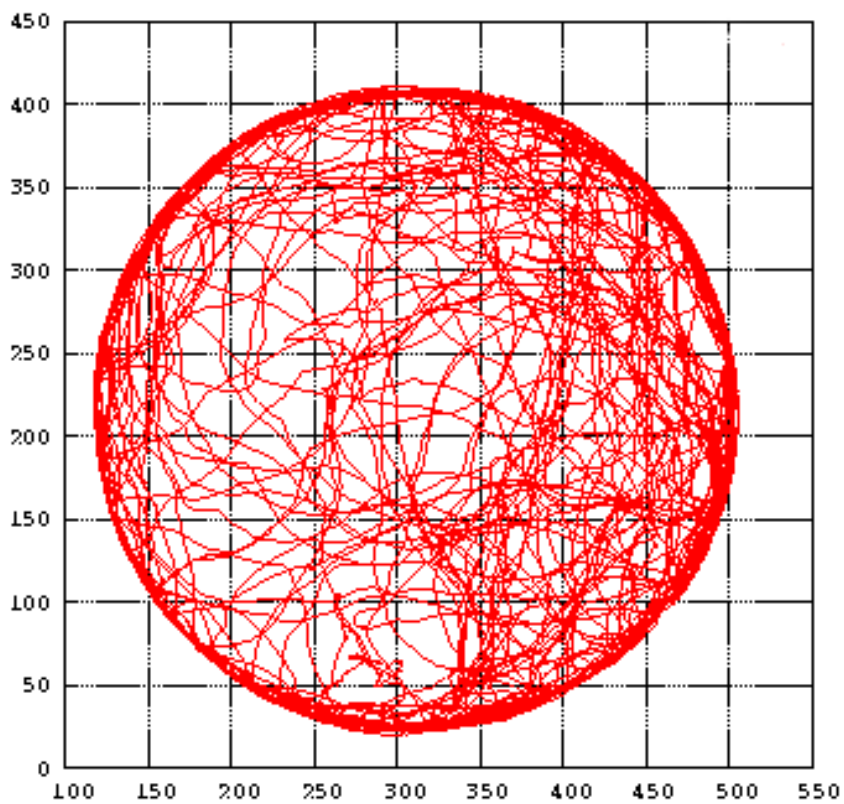


Figura 2.10: **A)** Imagen tomada durante el experimento. La termita aparece como un punto negro (marcación con tinta) para facilitar su localización. **B)** Trayectoria del movimiento de una termita *Cornitermes spp.*, de la clase obrera generada a partir de una caminata de aproximadamente 85 minutos de duración.

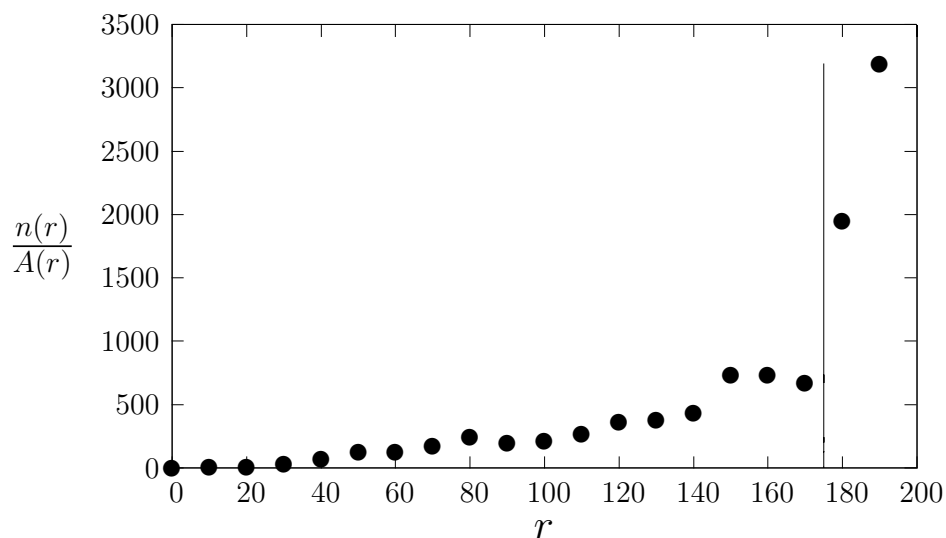


Figura 2.11: Densidad de datos $n(r)/A(r)$ de la trayectoria de la termita en función del radio del recipiente. Aquí $n(r)$ es el número de datos dentro del anillo con área $A(r)$ localizado a un radio r del centro del recipiente. La línea perpendicular al eje r representa un radio umbral $r_{umb} = 9.1$ cm (175 píxeles).

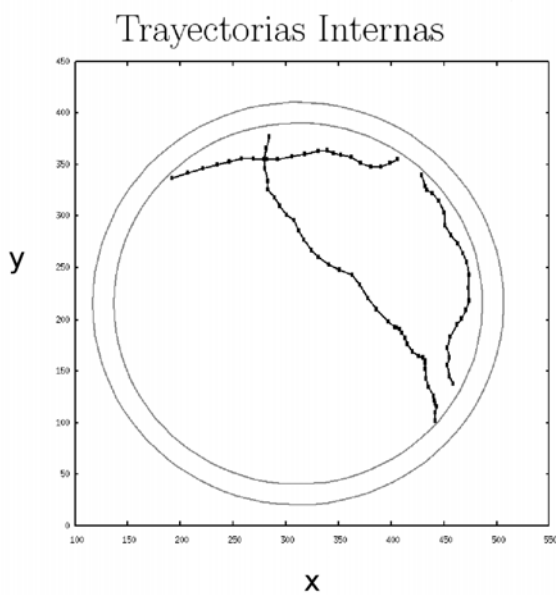


Figura 2.12: Secciones de trayectorias de la termita localizadas en el intervalo $r < r_{umb}$.

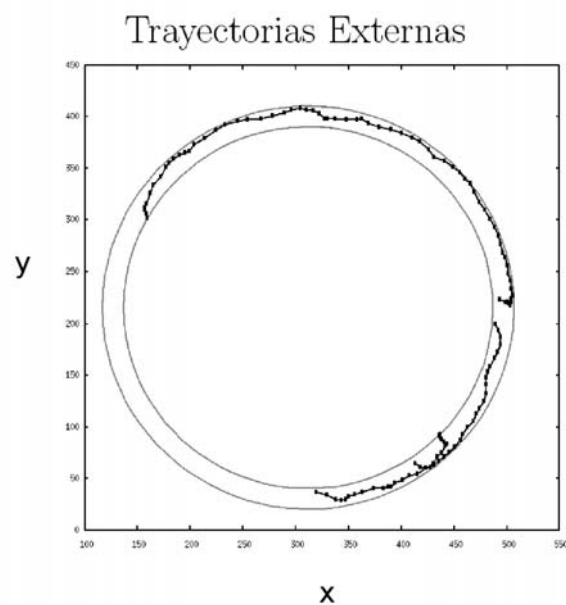


Figura 2.13: Secciones de trayectorias de la termita localizadas en el intervalo $r \geq r_{umb}$.

Capítulo 3

Caracterización de trayectorias

Las distribuciones estadísticas de las longitudes de los pasos y de los ángulos de giro son los cálculos más usados en la literatura para analizar el movimiento de animales. Su estudio correcto es de gran utilidad para caracterizar y cuantificar la caminata, ya que permiten detectar la presencia de patrones fractales o tendencias en la dirección (movimientos dirigidos). Estos rasgos facilitan la identificación del caminante al azar más adecuado como marco para modelar el movimiento.

Sin embargo, las cantidades estadísticas que podemos obtener de estas distribuciones, como la media y la varianza, pueden no ser suficientes para entender la dinámica subyacente en el movimiento. Por lo tanto, también es recomendable efectuar un análisis a las series temporales para identificar la presencia de un fenómeno no lineal.

En este capítulo, analizaremos las series temporales de longitudes de pasos y ángulos de giro con la función de autocorrelación, las funciones iteradas del sistema y el exponente de Hurst. Estas herramientas sirven para detectar la presencia de correlaciones. También analizaremos los desplazamientos de la caminata con el desplazamiento cuadrático medio y las funciones de estructuras. Estas últimas herramientas sirven para identificar la difusividad y la presencia de comportamientos libres de escala de la caminata.

3.1. Termitas como caminantes al azar

El movimiento de la termita es continuo y no está marcado por paradas. Una vez que grabamos las posiciones, la trayectoria se reconstruye uniéndolas por medio de líneas rectas. En este trabajo analizamos una trayectoria típica con 35 mil datos, figura (3.1).

Supongamos que la caminata real de la termita es una trayectoria curvilínea, similar a la esbozada en la figura (3.2). Una vez digitalizada, obtenemos una secuencia de coordenadas puntuales (x, y) tomadas a intervalos de tiempo (τ) constantes, que unimos con segmentos de líneas rectas para reconstruir una nueva trayectoria, en la que quedan inmediatamente definidas las longitudes de los pasos l y los ángulos de giro θ , figura

(3.3).

Las longitudes de los pasos (l) están dadas por la longitud de los desplazamientos entre dos posiciones consecutivas de la trayectoria, la longitud del paso i -ésimo es,

$$l_i = \sqrt{(y_{i+1} - y_i)^2 + (x_{i+1} - x_i)^2}, \quad (3.1)$$

y los ángulos de giro (θ) se definen como el cambio de dirección entre dos pasos consecutivos. Si ξ_{i-1} y ξ_i son los ángulos absolutos, medidos con respecto a un eje fijo, del paso $i - 1$ y el paso i , ecuación 1.28, el ángulo de giro está dado por, figura (3.3),

$$\theta_i = \xi_i - \xi_{i-1}. \quad (3.2)$$

Una forma práctica para calcular estos ángulos de giro es a través de los vectores \mathbf{A} y \mathbf{B} , figura (3.4), que parten de la posición i a la $i - 1$ e i a la $i + 1$ y están dados por las siguientes relaciones:

$$\mathbf{A} = \mathbf{r}_i - \mathbf{r}_{i-1},$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{r}_{i+1} - \mathbf{r}_i.$$

Con la definición del producto escalar,

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{B} = |\mathbf{A}| |\mathbf{B}| \cos \theta$$

$$\theta = \cos^{-1} \frac{\mathbf{A} \cdot \mathbf{B}}{|\mathbf{A}| |\mathbf{B}|},$$

obtenemos el ángulo de giro θ entre dos desplazamientos sucesivos en la trayectoria.

Es conveniente calcular los ángulos de giro θ en el rango $[-180^\circ, 180^\circ]$. Para esto, asignamos una dirección positiva o negativa a θ en función del paso anterior. Si la termita gira a la izquierda, θ estará en el rango $(0^\circ, 180^\circ]$ y si gira a la derecha, en el rango $[-180^\circ, 0^\circ)$.

Para diferenciar esta dirección rotacional (izquierda o derecha), consideramos el valor del producto vectorial entre \mathbf{A} y \mathbf{B} , figura (3.5). El resultado de $\mathbf{A} \times \mathbf{B}$ es el vector ortogonal al plano \mathbf{P} formado \mathbf{A} y \mathbf{B} , cuya dirección define el sentido del ángulo de giro: El ángulo de giro es positivo y dirigido hacia la izquierda (θ^+) si $\mathbf{A} \times \mathbf{B} > 0$ y es un ángulo negativo y dirigido hacia la derecha (θ^-) si $\mathbf{A} \times \mathbf{B} < 0$, como lo esquematiza la figura (3.4).

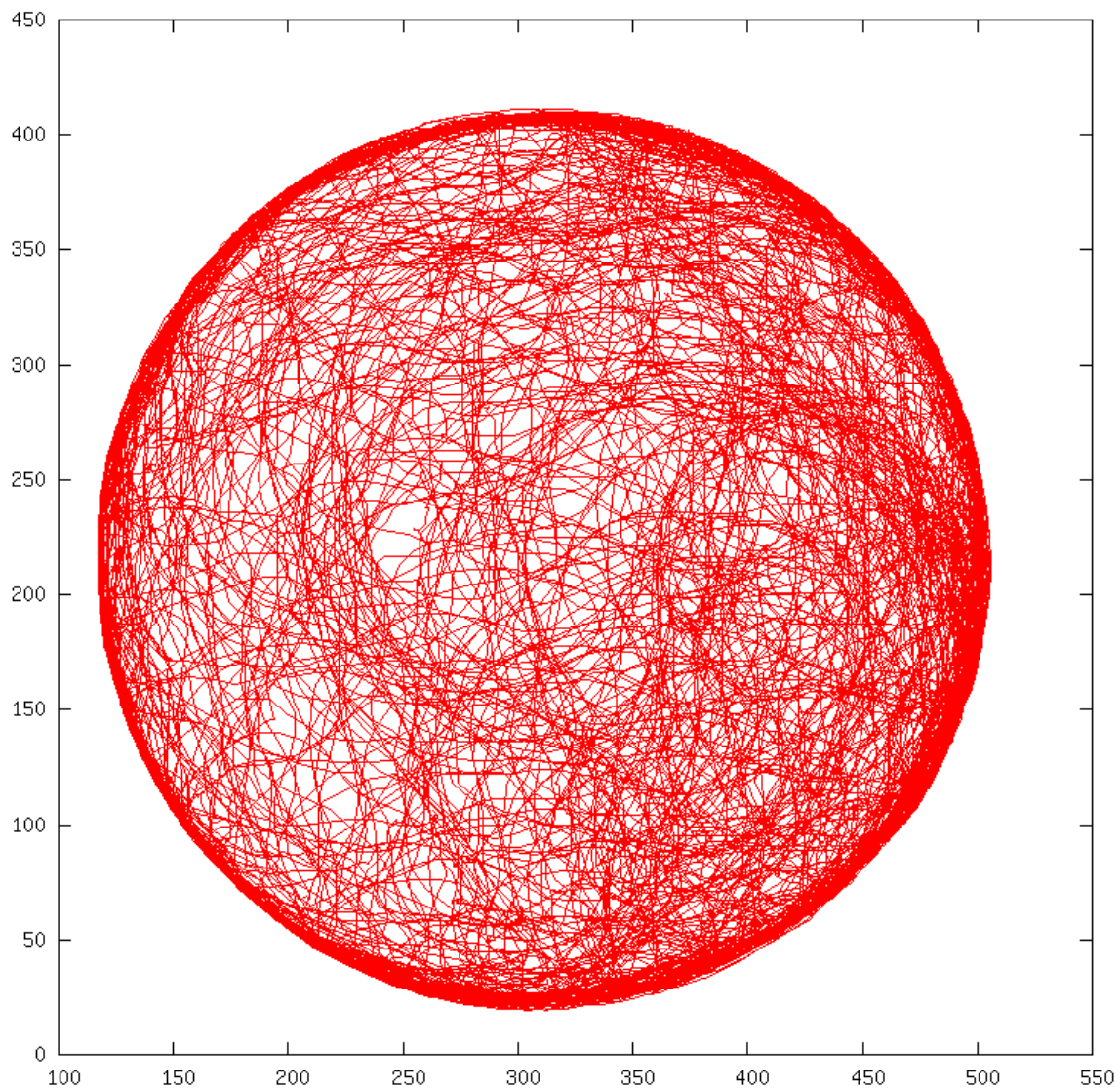


Figura 3.1: Trayectoria típica de una termita obrera del género *Cornitermes* spp. Se almacenaron 35 mil datos, los cuales analizaremos en este trabajo.



Figura 3.2: Esbozo de la trayectoria típica de la termita. Las imágenes de la termita indican las posiciones en que se almacenan los datos por el sistema de video.

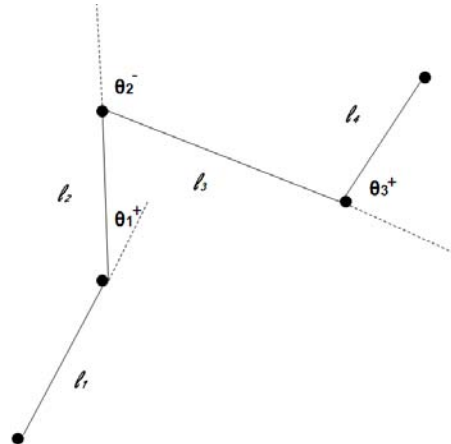


Figura 3.3: Reconstrucción de la trayectoria. Cada posición grabada se une con segmentos de líneas rectas. En esta nueva trayectoria quedan inmediatamente definidos las longitudes de los pasos (l) y los ángulos de giro (θ).

Ahora contamos tres nuevas series temporales para analizar el movimiento de la termita: las longitudes de los pasos l , los ángulos de giro θ y los ángulos absolutos ξ de la caminata. El siguiente paso es efectuar un análisis cualitativo para detectar la presencia de correlaciones o persistencias en el movimiento.

3.2. Análisis de las series temporales

En el estudio del movimiento de animales se estila el cálculo de las distribuciones estadísticas de las variables θ y l para caracterizar el proceso que genera los datos. Sin embargo, antes de calcular estas distribuciones, efectuaremos un análisis cualitativo de las series temporales con el objetivo de detectar patrones en la caminata.

La serie temporal de las longitudes de los pasos contiene los valores de la variable $l(t)$ de cada paso en la caminata, $t = 1, \dots, N$. En el panel superior de la figura (3.6) graficamos la evolución de l en función del tiempo t . En una primera impresión, podemos suponer que $l(t)$ resulta de la acumulación de eventos independientes y aleatorios, es decir, $l(t)$ no tiene correlaciones y por lo tanto, el proceso que la genera es similar al proceso que genera el ruido blanco.

Un método sencillo para detectar la presencia de correlaciones en la serie $l(t)$ consiste en reordenar aleatoriamente los datos de la serie [58]. Si el proceso que genera la serie es similar al proceso que genera el ruido blanco, la nueva serie temporal generará un

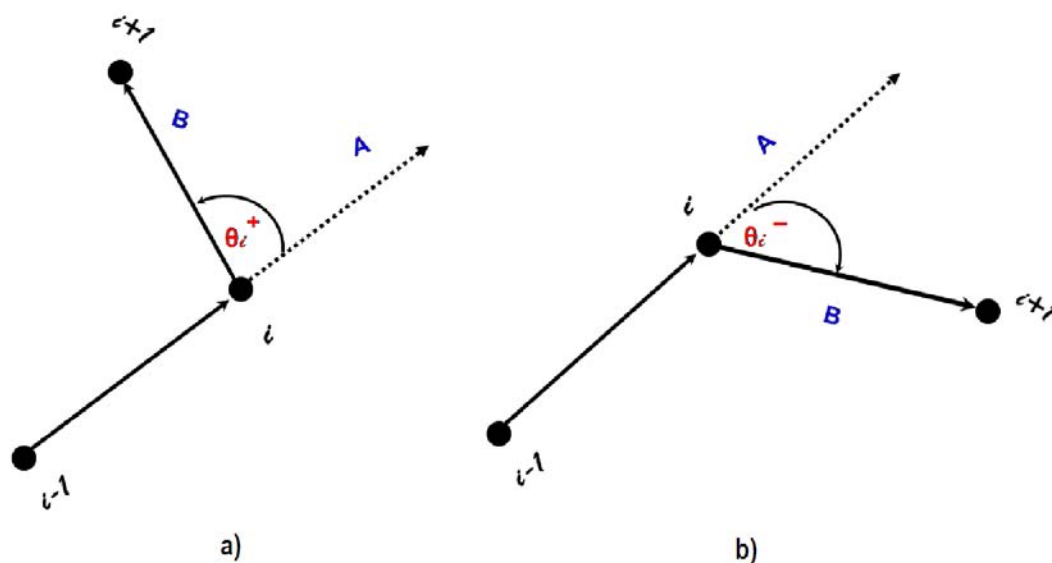


Figura 3.4: Los ángulos de giro (θ) se calculan a partir del ángulo complementario al obtenido a partir del producto escalar entre \mathbf{A} y \mathbf{B} . La dirección rotacional (positiva o negativa) se obtiene a partir del producto cruz entre \mathbf{A} y \mathbf{B} , véase la figura(3.5).

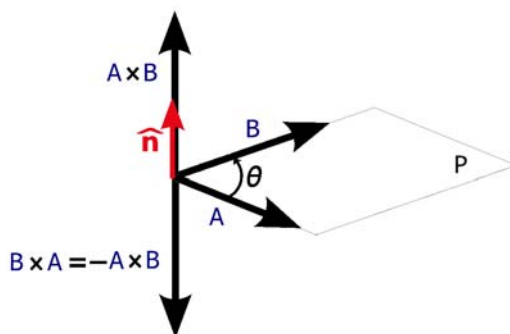


Figura 3.5: El vector resultado del producto cruz $\mathbf{A} \times \mathbf{B}$ define la dirección del ángulo de giro como positiva si $\mathbf{A} \times \mathbf{B} > 0$ y negativa si $\mathbf{A} \times \mathbf{B} < 0$.



Figura 3.6: **Panel superior:** Serie temporal de las longitudes de los pasos $l(t)$, $t = 1, \dots, N$. **Panel central:** Serie temporal obtenida con la reordenación aleatoria los datos de la serie en el panel superior. Indica que en la serie $l(t)$ existen correlaciones que se destruyen con la reordenación. **Panel inferior:** Serie temporal obtenida de la suma acumulada de los incrementos $l(t+1) - l(t)$ reordenados aleatoriamente. La comparación visual de los resultados en el panel superior y el panel central indica que la serie $l(t)$ no es una sucesión de muestras independientes, es decir, que existen correlaciones. La comparación visual entre el panel superior y el panel inferior revela que las correlaciones en $l(t)$ no son resultado de que sus incrementos sean independientes, lo que indica que las correlaciones no son triviales.

patrón similar al de la serie original, en términos cualitativos, panel superior de la figura (3.6) y esto es indicativo de que la serie no muestra correlaciones. En el panel central de la figura (3.6) mostramos la serie $l(t)$ reordenada aleatoriamente, una comparación visual indica que ambas series son diferentes y por lo tanto, en $l(t)$ existen correlaciones temporales que se destruyen con la reordenación aleatoria.

Otra posibilidad es que la señal sea resultado de incrementos independientes. En este caso el proceso que genera $l(t)$ es similar al proceso que genera el ruido Browniano (ruido café). Para detectar esto, calculamos los incrementos $l(t+1) - l(t)$ y posteriormente los reordenamos aleatoriamente para romper las correlaciones. La suma acumulada de los incrementos genera una nueva serie, panel inferior de la figura (3.6), que es cualitativamente diferente a la original. Esto nos permite concluir que la serie original

l tampoco es resultado de la acumulación de eventos independientes y por lo tanto el proceso que la genera no es un ruido Browniano.

Hasta ahora, descartamos las dos posibilidades más simples de no correlación temporal. Los resultados de la figura (3.6) indican la presencia de correlaciones no triviales en $l(t)$ y usaremos la función de autocorrelación para identificarlas.

3.2.1. Función de autocorrelación

En algunos estudios del movimiento de animales, se sugiere almacenar las posiciones del movimiento de tal manera que dos posiciones consecutivas sean independientes entre sí, con el objetivo de obtener resultados no sesgados (*unbiased*), [1,55]. Las caminatas de los animales muestran tendencias en la dirección y la eliminación de la autocorrelación en los datos del movimiento, por medio del submuestreo, limita considerablemente el significado biológico del estudio [59].

En el caso de animales con movimientos restringidos espacialmente es muy probable que no sólo existan correlaciones en la posición a tiempos cortos, ya que debido a la restricción es probable que después de cierto tiempo, el animal regrese a una posición cercana a otra que había visitado en un tiempo anterior y por lo tanto, existan correlaciones a tiempos largos.

En esta sección calculamos la función de autocorrelación de las longitudes de los pasos (dando continuidad al análisis de la sección anterior) y los ángulos absolutos de la trayectoria de la termita. Es posible que los valores de estas series temporales estén correlacionados a tiempos cortos, sin embargo, nos interesa detectar la presencia de correlaciones a tiempos largos.

Correlación

La correlación de dos variables indica el grado de relación que existe entre ellas o que tanto se separan de la independencia. Se mide en términos de qué tan rápido cambian en función del tiempo, por medio de los coeficientes de correlación, los cuales miden la relación entre dos valores en diferentes instantes de tiempo. En el caso de una única serie temporal, donde se estudia cómo cambian los valores de una sola variable en el tiempo o en el espacio, estos coeficientes se conocen coeficientes de autocorrelación, y se obtienen a partir de la función de autocorrelación al normalizar por la media y la varianza [60].

La función de autocorrelación entre dos valores observados de las longitudes de los pasos $l(t)$ y $l(t + \tau_l)$, separados por un lapso de τ_l está dada por:

$$|C(\tau_l)| = \frac{1}{(N - \tau_l)\sigma^2} \sum_{t=1}^{N-\tau_l} [l(t) - \mu][l(t + \tau_l) - \mu], \quad (3.3)$$

donde N es el número total de datos en la serie temporal, τ_l es el incremento, σ^2 y μ son la varianza y la media de las longitudes de los pasos l .

La función de autocorrelación de cualquier organismo puede ser alta si las mediciones están separadas por un lapso muy corto. Debido a que la termita tiene un movimiento continuo, es posible que exista una correlación alta entre longitudes de pasos separados por un lapso temporal corto, aunque el resultado más interesante será el tipo de correlación que exista entre dos valores de las longitudes de los pasos separados por un lapso temporal grande.

La función de autocorrelación es una herramienta matemática útil para encontrar patrones repetitivos en las señales ocultas por ruido, además podemos descubrir características importantes del proceso como:

- Qué tan rápido cambia la señal en el tiempo.
- Si existen componentes periódicas y con qué frecuencia de ocurren.

Para ruido blanco, $|C(\tau_l)| = 0$, siempre que $\tau_l \neq 0$. Esto indica que el valor que toma la serie en t no influye el valor en $t + \tau_l$ para ningún τ_l .

Cuando una serie es tal que la función de autocorrelación tiene la siguiente forma:

$$|C(\tau_l)| \propto e^{-\tau_l/\tau_s}, \quad (3.4)$$

se dice que la serie tiene correlaciones de corto alcance, ya que los valores de la serie en i solo tienen efecto en los valores de la serie hasta $i + \tau_s$ y las intensidades de estos efectos decaen exponencialmente.

Si las correlaciones decaen asintóticamente ($\tau_l \rightarrow \infty$) siguiendo una ley de potencias:

$$|C(\tau_l)| \propto \tau_l^{-\gamma} \quad 0 < \gamma < 1, \quad (3.5)$$

es porque la serie tiene correlaciones a largo plazo. Esto significa que la influencia del valor de la longitud en i se extiende sobre todos los valores en j para $j > i$.

El resultado de aplicar la ecuación (3.3) a la serie de longitudes de pasos se muestra en la figura (3.7) e indica un decaimiento tipo ley de potencias con un exponente $\gamma=0.312$ obtenido con un ajuste por mínimos cuadrados, lo cual es consistente con la existencia de correlaciones de largo alcance.

El decaimiento tipo ley de potencias de la función de autocorrelación indica que la longitud escogida por la termita en un paso en particular influirá en la longitud de los pasos siguientes y esta influencia decae como una ley de potencias. Este tipo de correlaciones también han sido identificadas en el movimiento de copépodos en [22].

Fución de correlación angular

También estudiamos la serie temporal de los ángulos absolutos ξ en busca de correlaciones. Para esto usamos la función de correlación angular [61], en lugar de la ecuación

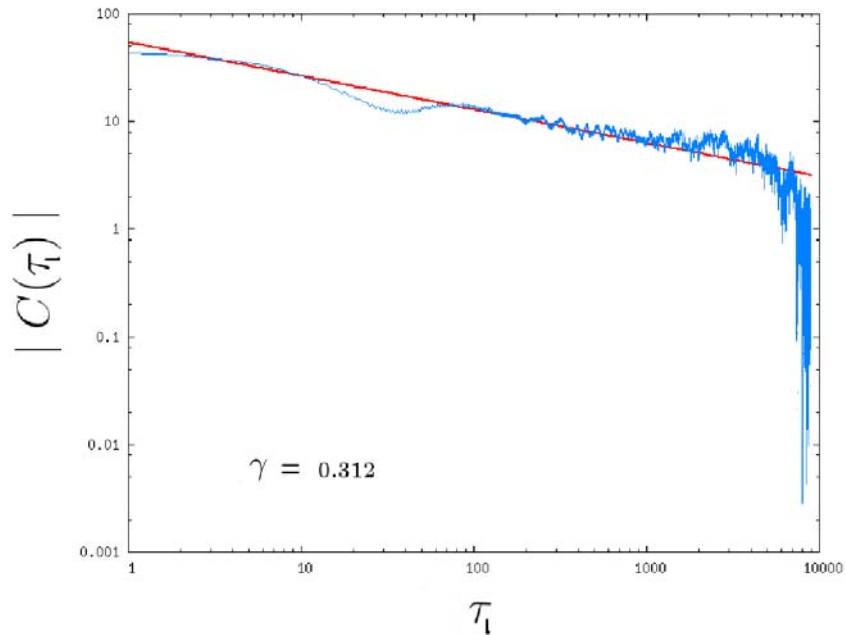


Figura 3.7: Función de autocorrelación de la serie de longitudes de los pasos. El resultado indica un decaimiento tipo ley de potencias, ecuación (3.5), con exponente $\gamma=0.312$, lo cual indica la presencia de correlaciones de largo alcance.

(3.3) que solo es válida para cantidades lineales. Esta función se calcula por medio de la siguiente fórmula:

$$C_{\xi}(\tau_l) = \frac{1}{N - \tau_l} \sum_{t=1}^{N-\tau_l} \langle \cos [\xi(t + \tau) - \xi(t)] \rangle. \quad (3.6)$$

El resultado de aplicar la ecuación (3.6) a la diferencia en los ángulos absolutos $\xi(t)$ se muestra en la figura (3.8) junto con el ajuste a una función exponencial, (línea continua), de la forma $C_{\xi}(\tau_l) = a e^{-\frac{\tau_l}{b}}$ con parámetros $a=0.947$ y $b=15.577$. Esto nos indica que existen correlaciones de corto alcance y que los valores de los ángulos en el tiempo t afectan los valores de los ángulos en la serie hasta un tiempo $t + b$ segundos, con una intensidad que decae exponencialmente.

Otra herramienta matemática muy útil para detectar la presencia de tendencias en las series temporales es el exponente de Hurst.

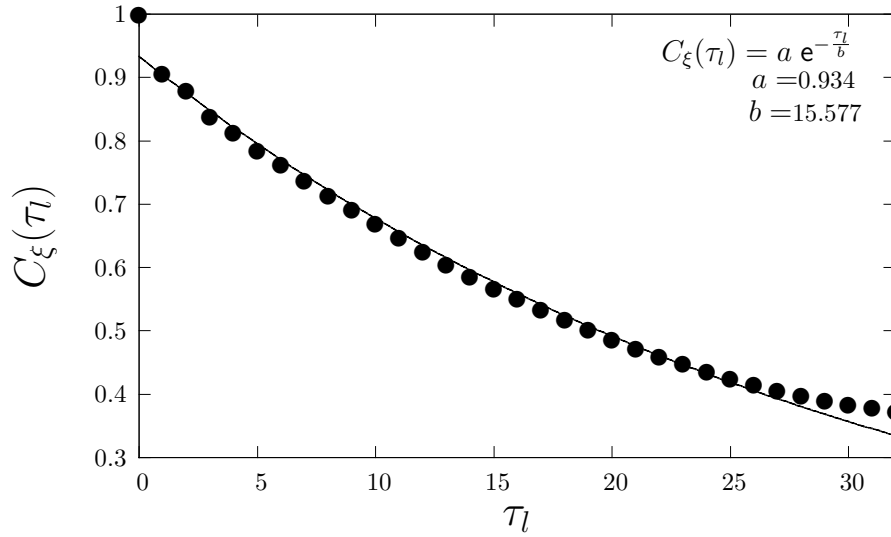


Figura 3.8: Función de correlación angular $[C_\xi(\tau_l)]$ para los ángulos absolutos ξ de la caminata en función del tiempo τ_l , mostrado en segundos, (\bullet). También mostramos el ajuste por el métodos de mínimos cuadrados a una función exponencial (línea continua). Esto indica la presencia de correlaciones de corto alcance en los valores de los ángulos: el valor de ξ a un tiempo t influye en el valor de ξ hasta un tiempo posterior $t + 15.577$ seg.

3.2.2. Exponente de Hurst

El exponente de Hurst mide el grado de autosimilaridad en una serie temporal [47]. Provee un medida cuantitativa de la existencia de tendencias o de eventos azarosos y su estimación se puede realizar por medio del método de rango re-escalado.

El hidrólogo Harold Edwin Hurst introdujo el rango re-escalado como una medida estadística de la variabilidad en una serie temporal [62]. El rango re-escalado se calcula al dividir el rango de valores R de una porción de la serie temporal por la desviación estándar S de los valores sobre la misma porción de la serie. Para obtener el rango reescalado R/S de la serie temporal de longitudes de los pasos $l(t)$, $t = 1, \dots, N$, calculamos el promedio de $l(t)$ sobre el tiempo τ_l , por medio de la siguiente relación:

$$\langle l(\tau_l) \rangle = \frac{1}{\tau_l} \sum_{t=1}^{\tau_l} l(t), \quad (3.7)$$

donde la desviación acumulada de la media desde $t = 1$ a $t = \tau_l$ viene dada por:

$$L(t, \tau_l) = \sum_{i=1}^t \{l(i) - \langle l \rangle_{\tau_l}\}, \quad (3.8)$$

y $\langle l \rangle_{\tau_l}$ indica el promedio de l en el lapso τ_l .

El rango $R(\tau_l)$ es la diferencia entre el valor máximo de L a un tiempo t_b y el valor mínimo de L a un tiempo t_a sobre el período de tiempo τ_l :

$$R(\tau_l) = \text{Máx}(L(t, \tau_l)) - \text{Mín}(L(t, \tau_l)) \quad 1 \leq t \leq \tau_l, \quad (3.9)$$

y el rango re-escalado,

$$R/S = \frac{R(\tau_l)}{S(\tau_l)}, \quad (3.10)$$

se calcula dividiendo la ecuación (3.9) por la desviación estándar [62]:

$$S(\tau_l) = \sqrt{\frac{1}{\tau_l} \sum_{t=1}^{\tau_l} \{l(t) - \langle l \rangle_{\tau_l}\}^2}. \quad (3.11)$$

Ambos, el rango re-escalado R y la desviación estándar S miden la divergencia de la serie temporal, pero R es una medida de dispersión lineal con el valor de los datos y S es una medida de dispersión cuadrática con el valor de los datos. Para algunos procesos, como el que genera el ruido blanco, donde los datos no muestran una persistencia, R y S son similares y R/S es asintóticamente constante en el tiempo, pero para procesos como el que genera el movimiento Browniano, R/S es proporcional a una potencia en el tiempo, donde el exponente es el exponente de Hurst. Esta potencia indica una dependencia a tiempos largos o persistencia en el proceso.

El exponente de Hurst se obtiene del rango re-escalado, ecuación (3.10), a partir del valor de expectación $\langle R/S \rangle$ sobre múltiples regiones de los datos de tamaño τ_l . Este valor de expectación converge a la función de potencias del exponente de Hurst de acuerdo a la relación [62]:

$$\left\langle \frac{R}{S} \right\rangle = C \tau_l^H \quad \tau_l \rightarrow \infty. \quad (3.12)$$

donde C es una constante de proporcionalidad. Finalmente,

$$H = \frac{\log(\langle \frac{R}{S} \rangle)}{\log(\tau_l)}, \quad (3.13)$$

y se obtiene a través de la pendiente de la gráfica de $\log(\langle R/S \rangle)$ en función de $\log(\tau_l)$.

El resultado de aplicar el método del rango re-escalado a la serie de longitudes de pasos de la termita se muestra en la gráfica de regresión lineal en la figura (3.9). La

línea punteada corresponde al ajuste efectuado con el método de mínimos cuadrados e indica un exponente de Hurst de $H=0.888$.

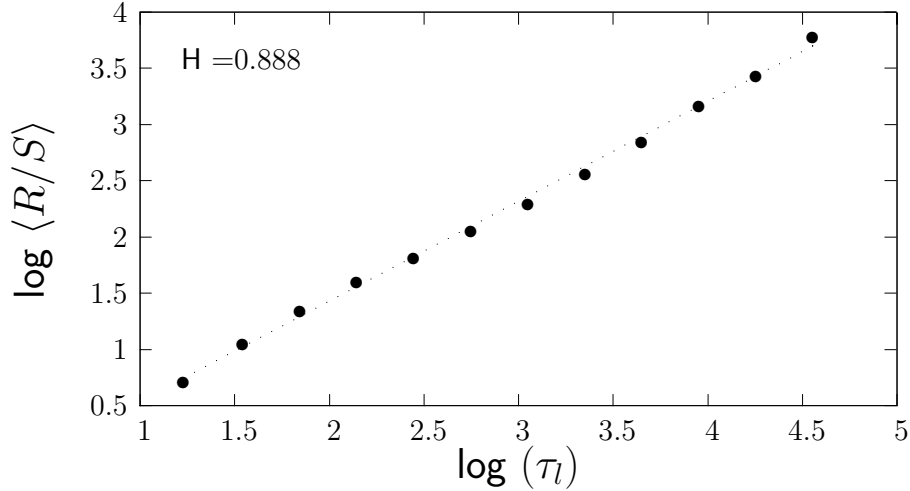


Figura 3.9: Gráfica de regresión lineal obtenida a partir de los datos de las longitudes de los pasos de la termita. Mostramos el valor de expectación del rango re-escalado $\langle \frac{R}{S} \rangle$ en función del tamaño de las regiones de los datos τ_l en escala logarítmica. El ajuste dado por el método de mínimos cuadrados (línea punteada) indica un $H=0.888$, lo cual indica la presencia de un comportamiento persistente y con efectos de memoria de largo alcance en la serie de longitudes de pasos l .

Los valores del exponente de Hurst yacen en el rango $0 \leq H \leq 1$. Cuando $H = 0.5$, el comportamiento de la serie de las longitudes de los pasos indica un proceso cuyos valores se generan independientemente (caminante al azar simple). Un exponente de Hurst $H > 0.5$ indica que la serie temporal tiene un comportamiento persistente o una autocorrelación positiva caracterizado por efectos de memoria de largo alcance; si el proceso que generó la serie temporal fuera un caminante al azar de algún tipo, éste camina una distancia más grande que el caminante al azar simple. Finalmente un exponente de Hurst entre $H < 0.5$ indica que la serie temporal tiene un comportamiento antipersistente o autocorrelación negativa, si comparamos nuevamente con un proceso generado por algún tipo de caminante al azar, éste camina una menor distancia que el caminante al azar simple.

Hemos visto que los procesos estocásticos que se caracterizan por una función de autocorrelación dada por la ecuación (3.5) muestran correlaciones de largo alcance. Consideremos un proceso estocástico cuya densidad espectral de potencias² está dada por:

²La densidad espectral de potencias o espectro de potencias $s(f)$ de una serie temporal describe

$$s(f) = \frac{c}{|f|^a} \quad 0 < a < 2 \quad (3.14)$$

donde c es una constante.

La función de autocorrelación de un proceso cuyo espectro de potencias tiene la forma de la ecuación (3.14), muestra un decaimiento ley de potencias cuando $0 < a < 1$ y $\tau_l > 0$ [63]. En este caso particular, ambos exponentes están relacionados con,

$$a = 1 - \gamma, \quad (3.15)$$

que en el caso $\gamma = 0.312$ resulta en $a = 0.688$.

Por otro lado, el exponente de Hurst H y el exponente a de la ecuación (3.14) se relacionan de acuerdo a [62]:

$$a = 2H - 1 \quad (3.16)$$

con la restricción de que el exponente de Hurst tenga valores en el rango $1/2 < H < 1$.

Con las ecuaciones (3.15) y (3.16) obtenemos una relación entre el exponente de Hurst (H) y el exponente de la función de autocorrelación (γ):

$$H = 1 - \frac{\gamma}{2}, \quad (3.17)$$

que permitirá hacer una comparación con el exponente obtenido usando el método del rango re-escalado.

Al sustituir $\gamma = 0.312$ en la ecuación (3.17) obtenemos $H = 0.844$, que es consistente con el exponente obtenido con el método del rango re-escalado $H = 0.888$. Un exponente de Hurst $H = 0.844$, es indicativo de la presencia un comportamiento persistente.

Los resultados de estos análisis indican que la serie de las longitudes de los pasos tomados por la termita exhiben un comportamiento persistente con efectos de memoria de largo alcance. Esto quiere decir que si hay un incremento en el valor de l del tiempo $t - 1$ al t , probablemente existirá también un incremento en l al ir del tiempo t al $t + 1$ y por lo tanto existen efectos de memoria de largo alcance en la serie temporal.

El valor del exponente de Hurst indica que la termita cubre una distancia más grande que un caminante al azar normal, esto quiere decir que si el valor de la longitud de un paso a cierto tiempo se incrementa con respecto al tiempo anterior, es muy probable que la longitud del paso siguiente también se incremente.

cómo se distribuye la varianza de la serie con la frecuencia. Para un proceso aleatorio estacionario es la transformada de Fourier de la función de autocorrelación: $s(f) = \int_{-\infty}^{\infty} C(\tau_l) e^{i2\pi f\tau_l} d\tau_l$ [60, 62, 63].

3.2.3. Funciones iteradas del sistema (IFS)

Otro método alternativo para detectar correlaciones temporales en las series temporales es por medio de la Función Iterada del Sistema (*Iterated Function System, IFS*) [64].

La IFS de cualquier serie temporal genera puntos espaciales agrupados cuando los valores presentan correlaciones y llena el espacio homogéneamente cuando los valores no están correlacionados. Es muy útil para conocer qué tanto los datos se desvían de un patrón aleatorio y para caracterizar las correlaciones presentes. Cualquier diferencia con respecto a una distribución uniforme de puntos es evidencia de una estructura correlacionada en los datos.

Las IFS de las series temporales que generan los ruidos de colores: blanco ($1/f^0$), rosa ($1/f^1$) y café ($1/f^2$), (f frecuencia de la señal temporal), son muy útiles como patrones base de las IFS de las series temporales. Los diferentes ruidos de colores tienen diferentes grados de correlación y generan unas IFS muy características. El ruido blanco produce una IFS con un patrón que llena uniformemente el espacio, figura (3.10A) y esto es indicativo de que los datos no están correlacionados. El ruido rosa produce estructuras triangulares autosimilares (fractales) y repetitivas de diferentes tamaños, dispersas cerca de las diagonales, que reflejan la existencia de correlaciones de largo alcance. Finalmente, el ruido café produce un patrón en el cual los puntos se acumulan sobre las diagonales y sobre los lados del cuadrado dejando la mayor parte del espacio vacío, lo que indica la presencia de correlaciones fuertes de corto alcance, figura (3.10C).

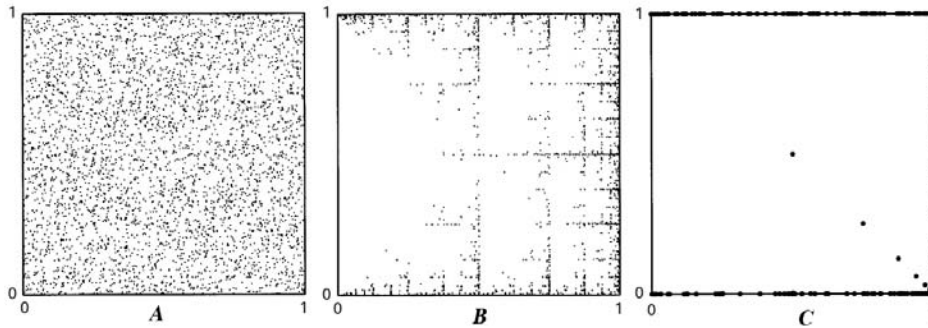


Figura 3.10: Resultado de la IFS efectuado a los ruidos blanco, rosa y café. Cada ruido genera un patrón característico: **A**) el ruido blanco llena el espacio uniformemente, **B**) el ruido rosa produce estructuras triangulares repetitivas auto-similares cerca de las diagonales, **C**) el ruido café produce un patrón que muestra los puntos acumulados sobre las diagonales y los lados del cuadrado.

Procedimiento para calcular la IFS

El primer paso para calcular la IFS de la serie temporal de las longitudes de los pasos $l(t)$, $t = 1, \dots, N$ es ordenar los datos desde el valor mínimo hasta el valor máximo. Posteriormente, dividimos la serie en cuatro cuartiles donde cada grupo contiene el mismo número de datos. Los datos sin ordenar son normalizados y agrupados en uno de cuatro valores, $1 \dots 4$, que representan el cuartil al que el dato pertenece.

En la figura (3.11) mostramos un ejemplo de la manera en la que se van generando los puntos de la IFS. La representación espacial es un cuadrado con una visualización bidimensional de la correlación presente en la serie temporal.

Una gráfica de la IFS representa una trayectoria del movimiento de la termita, ya que cada punto da una historia a tiempos cortos del movimiento (la influencia de cada punto en los posteriores disminuye con el tiempo).

La IFS de las longitudes de los pasos de la termita nos puede dar una indicación de la medida en que el proceso que genera la serie temporal está correlacionado. La IFS de las longitudes de pasos de la termita se muestra en la figura (3.12) e indica que la serie presenta correlaciones, lo cual confirma lo obtenido con la función de autocorrelación y el exponente de Hurst. El patrón espacial obtenido muestra una combinación de acumulación de puntos a lo largo de las diagonales que revela que los datos consecutivos están fuertemente correlacionados, típicamente encontrados en el ruido café. Adicionalmente, la estructura fractal que aparece en la IFS, refleja que los datos también presentan correlaciones débiles de largo alcance, frecuentemente asociadas con el ruido rosa.

La función de autocorrelación, el exponente de Hurst y las funciones iteradas del sistema indican la presencia de correlaciones de largo alcance en la serie temporal de longitudes de los pasos, lo que indica un comportamiento persistente en la manera en que se escogen los mismos. La IFS indica que estas correlaciones de largo alcance son débiles, mientras que las correlaciones entre las longitudes de los pasos escogidas a tiempos cortos son fuertes. Estos resultados demuestran que esta serie temporal no presenta características triviales y por lo tanto existe una dinámica más complicada subyacente en el comportamiento de la termita.

3.3. Análisis de desplazamientos sucesivos

Una de las propiedades comúnmente medidas en los modelos de caminantes al azar aplicados en el movimiento de animales es el desplazamiento cuadrático medio (MSD) y cuando tiene una dependencia lineal con el tiempo el proceso se difunde normalmente. Cuando el MSD no muestra un comportamiento lineal con el tiempo es útil para obtener la clasificación del proceso difusivo que genera el movimiento.

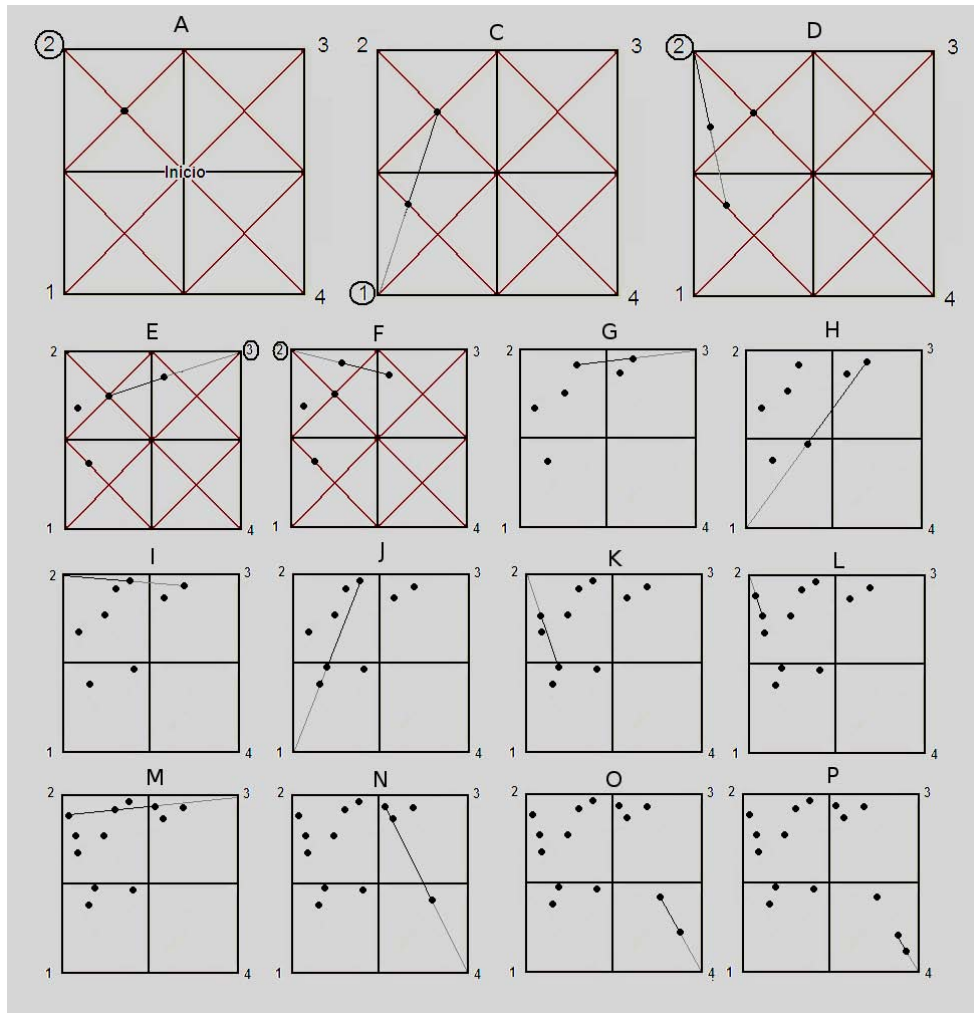


Figura 3.11: **A:** Supongamos que el primer dato, $l(1)$, de la serie $l(t)$ $t = 1, \dots, N$, le correspondió el segundo cuartil. El primer punto de la IFS se grafica a la mitad de la línea recta que une el centro del cuadrado de la IFS y el vértice 2, correspondiente al cuartil de $l(1)$. **B:** Si a $l(2)$ le correspondió el primer cuartil, el segundo punto de la IFS se grafica a la mitad de la recta que une el vértice 1 y el punto anterior de la IFS. **C:** Si a $l(3)$ le correspondió el segundo cuartil, el tercer punto de la IFS se grafica a la mitad de la recta que une el segundo punto de la IFS con el vértice 2. Este procedimiento continúa con cada uno de los datos de la serie. En las siguientes figuras (**E-P**), mostramos el patrón generado para los primeros quince datos.

3.3.1. Desplazamiento cuadrático medio de la caminata

La función de autocorrelación y el exponente de Hurst indican que el movimiento de la termita está caracterizado por correlaciones de largo alcance y persistencia. A

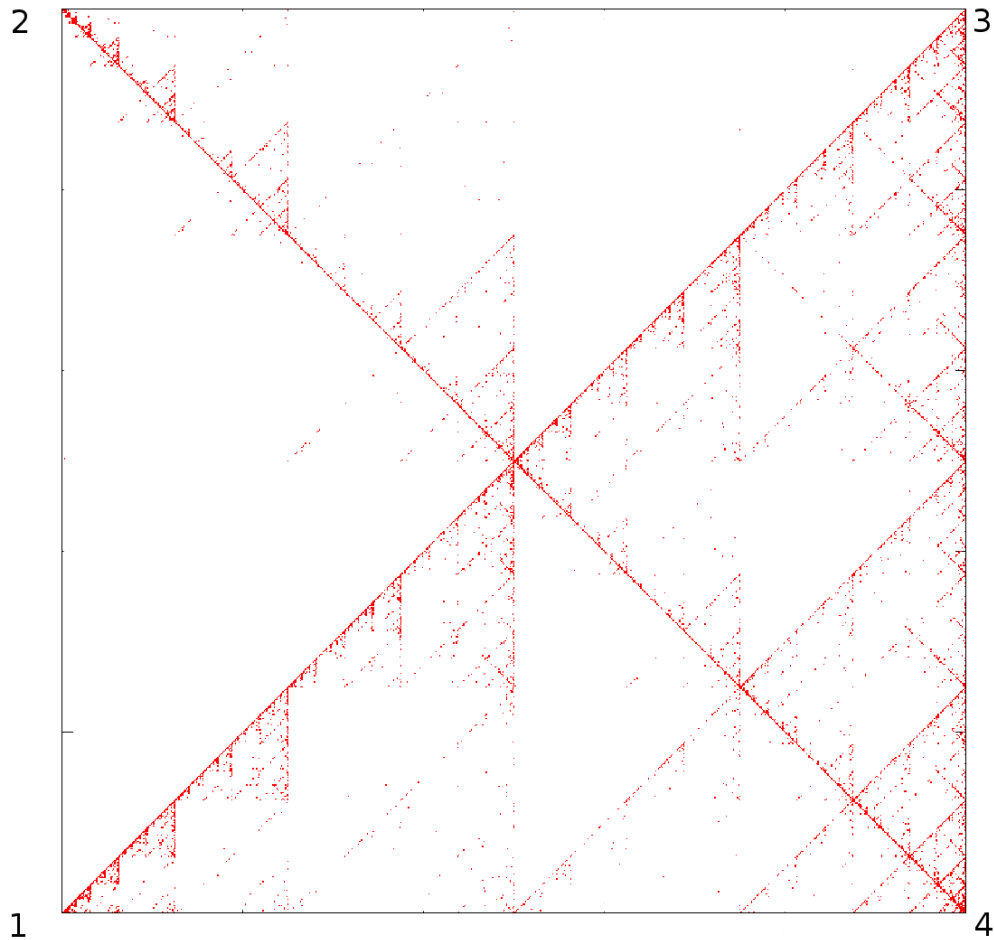


Figura 3.12: IFS obtenida para la serie temporal de longitudes de pasos de la termita. Los patrones fractales triangulares reflejan la existencia de correlaciones débiles de largo alcance, mientras que la acumulación de puntos sobre las diagonales indican la presencia de correlaciones fuertes de corto alcance.

partir de estos resultados se puede esperar que la dependencia del MSD con el tiempo, ecuación (1.25), no sea una función lineal ($\eta \neq 1$).

En la figura (3.13) mostramos el MSD de los desplazamientos \mathbf{R} de la termita obtenido con la ecuación (1.26) si consideramos dos casos:

- La serie temporal de las posiciones.
- La serie temporal de las posiciones con la eliminación de los datos consecutivos en los

que el insecto no cambió su posición (tiempos de espera).

La eliminación de los tiempos de espera cambia notoriamente las propiedades difusivas medidas de la caminata. La difusión real de la termita se calcula en función de la forma de la distribución de los tiempos de espera, véase la sección 1.2.5, y daremos la razón del uso de este método en la sección 3.5.

El desplazamiento cuadrático medio del movimiento con los tiempos de espera es indicativo de un comportamiento subdifusivo con un exponente $\eta_1 = 0.943$. Al eliminarlos, el desplazamiento cuadrático medio resultante indica un proceso superdifusivo con $\eta_2 = 1.407$.

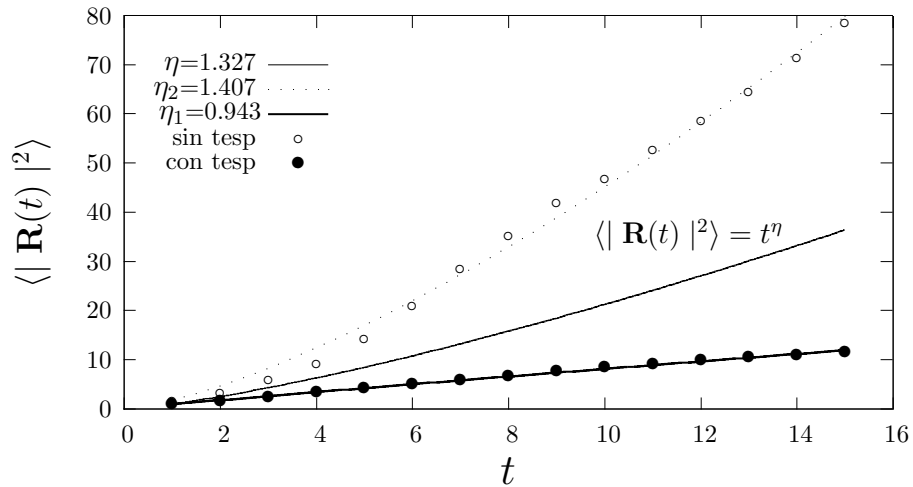


Figura 3.13: Desplazamiento cuadrático medio $\langle |\mathbf{R}(t)|^2 \rangle$ como función del tiempo t . El ajuste efectuado a una función de la forma $f(t) \propto t^b$ arroja un valor de $\eta_1=0.943$ para el MSD de los datos que toman en cuenta los tiempos de espera (●) y $\eta_2= 1.407$ para el MSD de los datos que no los consideran (○). El resultado es una dependencia funcional real para el MSD regida por un exponente $\eta = \eta_1\eta_2=1.327$

La dependencia del desplazamiento cuadrático medio en el tiempo viene dado por la multiplicación de ambos exponentes [37], y el resultado es $\eta= 1.327$, lo que indica que la caminata de la termita es un proceso superdifusivo. Recalcamos que la obtención de este resultado involucra la forma de la distribución de los tiempos de espera, que será analizada en la sección 3.6.

3.3.2. Función de estructura

Las funciones de estructura son funciones de correlación generalizadas, frecuentemente aplicadas en el estudio de la turbulencia. Tienen la ventaja de tener mayor certeza para conjuntos de datos pequeños y permiten una identificación fácil de no estacionariedad y escalamiento multifractal en los datos por medio de las propiedades de escalamiento de los momentos de órdenes más altos [65].

Esta herramienta fue aplicada en el movimiento de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) [12], las cuales exploran el terreno generando series de líneas rectas marcadas por giros rápidos y espontáneos de 90° llamados sacadas (del inglés *saccades*). Con las funciones de estructura se identificó que estas trayectorias son libres de escala y que el proceso búsqueda es intermitente. También se aplicó en el movimiento de copépodos (*Temora longicornis*) [22], los cuales generan trayectorias muy estructuradas donde la caminata total presenta una difusión anómala con características parecidas a las de un caminante al azar multifractal.

Si $\mathbf{R}(t)$ es la posición bidimensional de la termita en el tiempo t , la norma de los desplazamientos se obtiene por medio de la ecuación:

$$|\Delta \mathbf{R}(\tau_l)| = [\{x(t + \tau_l) - x(t)\}^2 + \{y(t + \tau_l) - y(t)\}^2]^{\frac{1}{2}}, \quad (3.18)$$

donde $x(t)$ y $y(t)$ es la posición en el tiempo t y τ_l es la longitud del salto en el tiempo.

Para un proceso no estacionario, la función de estructura de orden q , $|\Delta \mathbf{R}(\tau_l)|^q$, se define como los momentos de orden $q > 0$ de los desplazamientos, en términos del incremento τ_l , véase la ecuación (3.18).

Si el proceso es invariante de escala y autosimilar sobre algún rango del incremento τ_l , la función de estructura escala como:

$$\langle |\Delta R(\tau_l)|^q \rangle \propto \tau_l^{\zeta(q)}, \quad (3.19)$$

relación conocida como exponente funcional de momentos (*moment function exponent*) $\zeta(q)$ [12, 52]. Esta es la herramienta principal para caracterizar el proceso.

A partir de la ecuación (3.19) se pueden definir los siguientes casos:

- Cuando $\zeta(q) = \frac{1}{2}q$, el proceso tiene las mismas propiedades difusivas que el movimiento Browniano.
- Si $\zeta(q) \neq \frac{1}{2}q$ se tiene una difusión anómala. Si la función es no lineal en q , como en el caso del copépodo *Temora longicornis* [22], el proceso difusivo resultante es referido como multifractal por analogía con la caracterización multifractal de correlaciones e intermitencia en fenómenos de turbulencia [52].

Usando la ecuación (3.18) calculamos las funciones de estructura $\langle |\Delta R(\tau_l)|^q \rangle$ de la serie temporal $x(t)$ y $y(t)$, en función de τ_l , para los momentos de orden $q = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7$ y 8, donde el promedio se obtiene sobre un ensamble de trayectorias. La

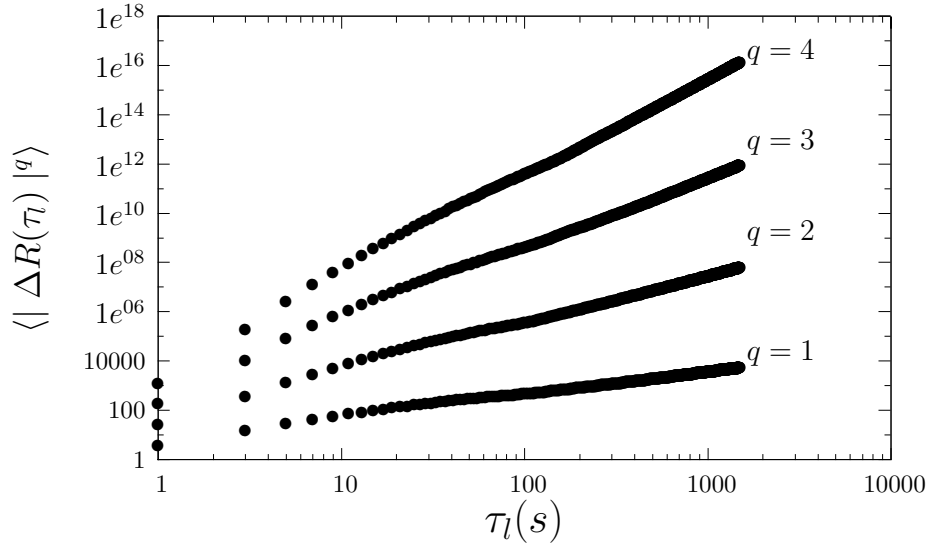


Figura 3.14: Funciones de estructura ($\langle |\Delta R(\tau_l)|^q \rangle$) de los desplazamientos $\Delta R(\tau_l)$ obtenidos en incrementos de tiempo τ_l . Estas funciones exhiben un escalamiento tipo ley de potencias $\langle |\Delta R(\tau_l)|^q \rangle \propto \tau_l^{\zeta(q)}$ y los exponentes de escalamiento ζ se obtienen a partir de un ajuste por mínimos cuadrados.

figura (3.14) indica un escalamiento tipo ley de potencias; ajustando la ecuación (3.19) por el método de mínimos cuadrados (solo se muestran $q = 1, 2, 3$ y 4) obtenemos el valor $\zeta(q)$ asociado a cada q , véase la figura (3.15).

Los exponentes de escalamiento $\zeta(q)$ obedecen la relación:

$$\zeta(q) = \alpha q. \quad (3.20)$$

En la figura (3.15) graficamos los exponentes $\zeta(q)$ en función de q . El ajuste por mínimos cuadrados resulta en $\alpha = 1.194$.

En [52] estudian las propiedades de las funciones de estructura para variables estocásticas con escalamientos autosimilares en el tiempo, cuyas funciones densidad de probabilidad son autosimilares. Esta propiedad la cumplen los vuelos de Lévy cuando $N \rightarrow \infty$. La relación entre los exponentes de escalamiento de las funciones de estructura y de los vuelos de Lévy está dada por la siguiente ecuación [12, 52] :

$$\alpha = \frac{1}{\mu - 1}.$$

El escalamiento de las funciones de estructura de los desplazamientos de la termita con $\alpha=1.194$, indica la presencia de un proceso estocástico estadísticamente parecido a un vuelo de Lévy, ecuación (1.51), con un índice $\mu = 1.838$ muy cercano al óptimo obtenido

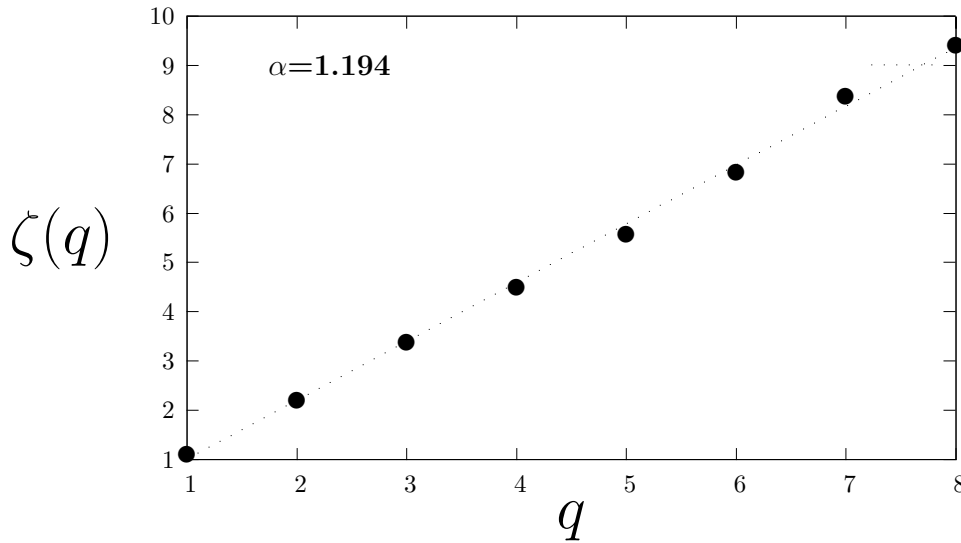


Figura 3.15: Los exponentes de escalamiento $\zeta(q)$ en función del valor de q (●) empleado para obtener la función de estructura. El mejor ajuste corresponde a un valor de $\alpha=1.194$ (línea a trazos).

en [19], $\mu_{\text{óptimo}}=2$.

Este análisis también se realizó en [12] a series temporales del movimiento de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*). En este caso, las trayectorias de las moscas se obtuvieron filmando su actividad dentro de una arena circular de 1 m de diámetro por 0.6 m de altura y fueron analizadas proyecciones bidimensionales en la sección circular. El ajuste de la función de estructura sugiere un comportamiento libre de escala con una dependencia lineal en la ecuación (3.20) con $\alpha_{Drosophila}=0.9$, lo que es consistente con un vuelo de Lévy con exponente $\mu_{Drosophila}=2.1$. Esta dependencia lineal indica que no existe multifractalidad en el movimiento de ambos organismos.

3.4. Distribuciones estadísticas

Los modelos de caminantes al azar analizados en el capítulo 1 están definidos en términos de las funciones de densidad de probabilidad de las longitudes de los pasos l y los ángulos ξ (o los ángulos de giro θ). Si l está distribuida siguiendo una distribución Gaussiana y ξ una distribución uniforme, obtenemos una caminata al azar simple; pero si introducimos correlaciones en la variable ξ , por medio del ángulo de giro θ , el problema se modifica considerablemente y el resultado es una caminata al azar correlacionada. Si l sigue una distribución de Lévy y ξ una distribución uniforme, obtenemos el vuelo de Lévy.

Por lo tanto, las distribuciones estadísticas de las variables l y θ de la caminata de la termita contienen información relevante sobre el movimiento que nos permitirá compararlo con un modelo de caminante al azar.

3.4.1. Distribución estadística de las longitudes de los pasos

En la figura (3.16) se muestra la distribución de probabilidad de las longitudes de los pasos. Esta gráfica indica que existe una probabilidad grande asociada a pasos de longitudes muy cortas $l < 0.05$ cm. La probabilidad decae rápidamente y vuelve a incrementarse hasta alcanzar un máximo secundario en $l \approx 0.5$ cm.

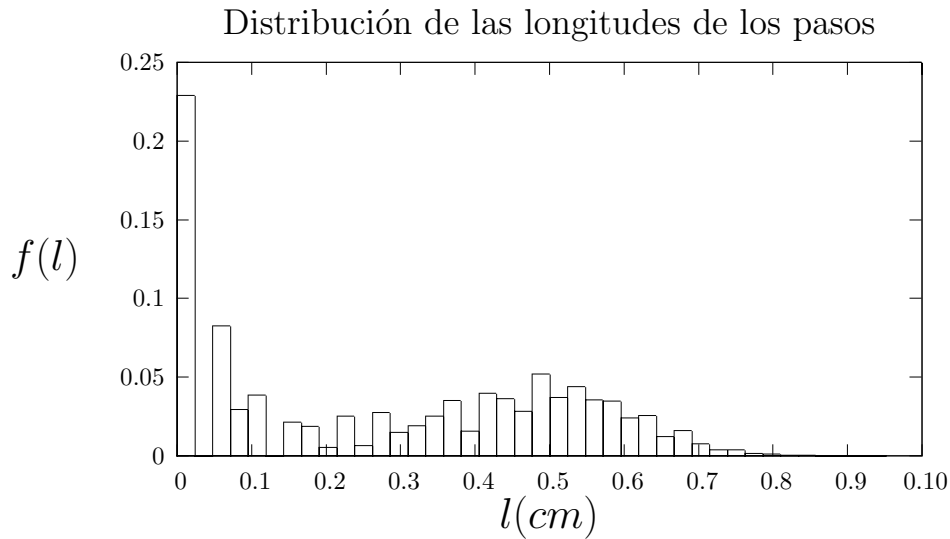


Figura 3.16: Distribución de las longitudes de los pasos caminados en intervalos de 0.5 segundos por la termita. La gráfica muestra un decaimiento muy rápido cuando l aumenta y alcanza un valor máximo (máximo secundario) en $l \approx 0.5$ cm.

Imaginemos un caminante al azar con longitudes de pasos distribuidas siguiendo esta distribución. La presencia de probabilidades grandes asociadas a pasos más pequeños indica que la trayectoria que genera se compone principalmente de pasos de longitudes muy cortas, mientras que el efecto del máximo secundario es la introducción más frecuente de pasos de longitudes medianas que en un vuelo de Lévy. Los pasos de longitudes muy grandes son eventos muy raros. El decaimiento inicial mostrado por la figura (3.16) se parece a una ley de potencias, aunque la presencia del máximo secundario en $l \approx 0.5$ cm indica además la presencia de otro tipo de proceso en el movimiento o del hecho de que en $f(l)$ existe un truncamiento asociado al valor escogido del intervalo τ de 0.5 segundos, debido a que hay una distancia máxima que puede recorrer la termita en este intervalo.

Supongamos que la distribución $f(l)$ de la figura (3.16) es resultado de seleccionar las longitudes de los pasos a partir de una ley de potencias $g(l)$, cuando el movimiento se efectúa con pasos cortos, más otra distribución arbitraria, desconocida, $h(l)$ que gobierna los pasos centrados en el máximo secundario.

$$f(l) = g(l) + h(l), \quad (3.21)$$

donde $g(l) = Al^{-B}$ y $h(l) = \frac{1}{C} e^{-\frac{(l-\mu)^2}{D}}$. Si usamos el método de los mínimos cuadrados para ajustar nuestra distribución en la figura (3.16), obtenemos los valores numéricos de los parámetros: $A=0.017$, $B=1.204$, $C=0.0396$, $D=0.2411$ y $\mu=4.762$.

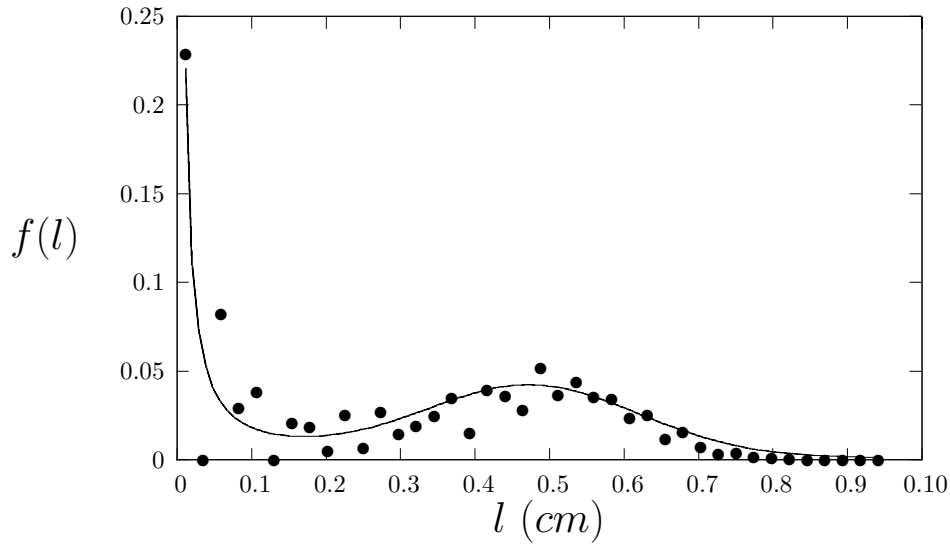


Figura 3.17: Distribución de las longitudes de los pasos de la termita. En línea continua se muestra el ajuste efectuado a una función $f(l)$, ecuación (3.21), que es una combinación de una ley de potencias más una distribución Gaussiana.

Si el máximo secundario en $l \approx 0.5$ cm es resultado de la distancia máxima que puede recorrer la termita en el intervalo de 0.5 segundos, la distribución $h(l)$ puede ser modelada como una distribución Gaussiana. En este caso el máximo de la distribución corresponde al máximo secundario.

Finalmente, la distribución de las longitudes de los pasos puede expresarse en términos de un decaimiento tipo ley de potencias con exponente $B = 1.204$ más una distribución Gaussiana que gobierna las longitudes de los pasos alrededor del máximo secundario.

El análisis de las proyecciones de los vuelos de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) [12] reveló la presencia de un máximo secundario en las longitudes máximas (distancia máxima en el interior del contenedor). Los autores adjudican la presencia

de este máximo a un truncamiento de vuelos largos para evitar colisiones con los bordes. Este truncamiento evita la detección de leyes de escalamiento derivadas directamente de la distribución de las longitudes de los pasos y por este motivo, calculan el exponente de la ley de potencias en los vuelos de la mosca usando la función de estructura.

En la caminata de la termita una longitud $l \approx 0.5$ cm implica una distancia relativamente corta comparada con el diámetro del contenedor, de 20.5 cm, y es posible que esté relacionada con un acortamiento de sus pasos debido a colisiones con el borde (recordemos que la termita es ciega). Por lo tanto, es posible que la aparición del máximo secundario en nuestros datos sea resultado de la interacción de la termita con las paredes del recipiente y por lo tanto un artefacto de su confinamiento. También podemos suponer que proviene de la distancia máxima que puede recorrer en el intervalo de 0.5 segundos (caminata a una velocidad característica). Para identificar si este máximo secundario resulta de alguna de estas suposiciones, analizaremos en la sección 3.4 la distribución de las longitudes de los pasos en términos de las trayectorias cercanas al borde y de las efectuadas en el interior del recipiente.

Muchos animales se alimentan dentro de áreas pequeñas y posteriormente se mueven rápidamente a otras regiones para comenzar a alimentarse de nuevo. Los vuelos al azar de Lévy suelen dar la mejor aproximación a estos comportamientos de forrajeo irregulares con respecto a otros modelos de caminantes al azar. Es importante determinar si en el movimiento de las termitas existen este tipo de patrones.

Los resultados obtenidos usando la función de estructura indican la presencia de un comportamiento libre de escala, que a su vez es indicativo de la existencia de un vuelo de Lévy con exponente $\mu = 1.838$. La visualización de esta distribución no nos permite identificar esta ley de potencias. Los ajustes efectuados en la figura (3.17) usando de una función compuesta de una ley de potencias y una función arbitraria, arrojan un exponente $B = 1.204$ que está muy alejado del valor arrojado por las funciones de estructura.

Es importante notar que en el movimiento de la mosca de la fruta, [12], también detectó un máximo secundario que afectaba el ajuste a una ley de potencias de los vuelos. Los autores de ese estudio adjudican este segundo máximo al acortamiento de vuelos largos producto de la presencia de las paredes del recipiente. En la termita, sin embargo, la presencia de este máximo no está del todo explicada y podría ser consecuencia tanto de caminatas a una velocidad característica como de la restricción espacial de sus pasos.

3.4.2. Distribución estadística de los ángulos de giro

La distribución de los ángulos de giro puede indicar si el movimiento es guiado o si la termita gira según un valor preferencial.

Calculamos la frecuencia de ocurrencia de los ángulos de giro en el rango $[-180^\circ, 180^\circ]$ dentro de secciones con ancho de 2° . Con los datos, construimos la distribución estadísti-

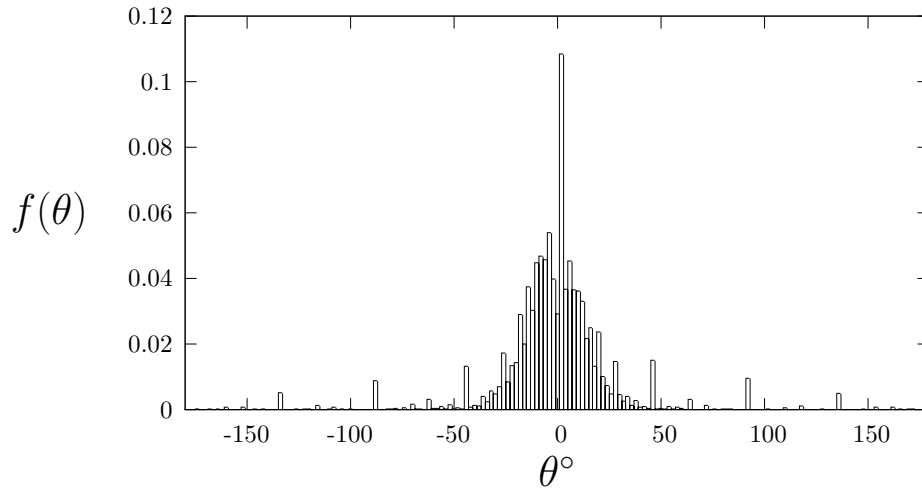


Figura 3.18: Distribución estadística de los ángulos de giro θ de la termita. El resultado indica que la distribución es Gaussiana centrada en el origen (máximo alrededor de $\theta \approx 2^\circ$). Nótese las probabilidades ligeramente superiores en giros con ángulos $\theta \approx \pm 45^\circ, \pm 90^\circ, \pm 135^\circ$ y $\pm 180^\circ$.

ca de los ángulos de giro $f(\theta)$ en función del ángulo θ correspondiente, figura (3.18). Los resultados indican que la distribución es simétrica, ya que los ángulos están concentrados aproximadamente en el origen ($\theta \approx 2^\circ$) y decaen rápidamente hacia ambos lados, con excepciones en los máximos secundarios en ángulos $\theta = 46^\circ, 92^\circ, 136^\circ$ y 180° a la derecha y $\theta = -44^\circ, -88^\circ$ y -134° a la izquierda.

Una distribución de ángulos de giro simétrica, figura (3.18), indica una caminata dirigida donde los giros con ángulos grandes son poco frecuentes. La ocurrencia de ángulos de giro mayores de 90° o menores que -90° implican una tendencia a revertir la dirección de la caminata y este es el efecto de los ángulos $\pm 135^\circ$ y $\pm 180^\circ$ en las trayectorias. Los ángulos de $\pm 45^\circ$ y $\pm 90^\circ$ implican que la termita esta caminando en zig-zag.

La caminata en zig-zag [66] es más óptima que una caminata con difusión normal, ya que en un tiempo finito el individuo puede cubrir un área de búsqueda más grande, lo que sería consistente con el objetivo de una termita que camina buscando una salida, alimentos o agua.

Para identificar mejor las probabilidades asociadas a los ángulos de giro experimentales graficamos sus valores absolutos en función de las probabilidades asociadas en la figura (3.19).

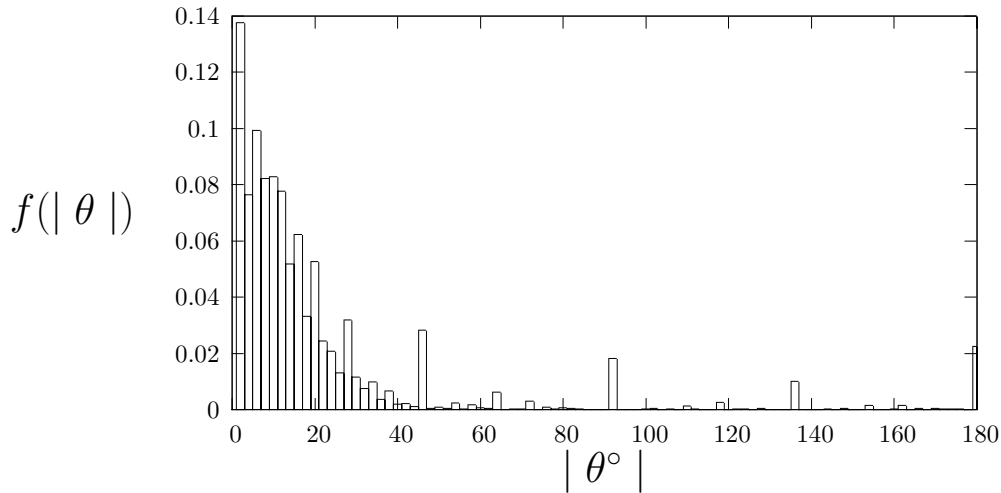


Figura 3.19: Distribución estadística del valor absoluto de los ángulos de giro $|\theta|$. Las probabilidades asociadas a los ángulos múltiplos de 45° se observan más detalladamente.

3.4.3. Autocorrelación direccional

Las tablas de contingencia son un método muy sencillo para medir correlaciones (o no aleatoriedad) entre las direcciones (izquierda o derecha) de los ángulos de giro θ [1].

Tablas de contingencia

Estas tablas se obtienen a partir de la secuencia de ángulos de giro ocurridos durante la caminata; si el giro se efectuó hacia la derecha se le asocia la letra **D** y si el giro fue hacia la izquierda la letra **I**.

Con esta secuencia de letras, obtenemos la frecuencia de ocurrencia de eventos tales que un giro a la izquierda sea seguido por un giro a la derecha (ID), derecha-izquierda (DI), izquierda-izquierda (II) y derecha-derecha (DD). Este tipo de conteo es conocido como tabla de contingencia de primer orden, ya que calcula las correlaciones entre los ángulos θ_i y θ_{i+1} . El resultado del conteo obtenido con los ángulos de giro de la termita a correlaciones de primer y segundo orden se muestran en la figura (3.20). En el panel superior mostramos los datos correspondientes a las correlaciones de primer orden, observamos que la probabilidad de escoger ángulos ID y DI es aproximadamente la misma, sin embargo los ángulos DD tienen 7.7% menos de probabilidad de ocurrencia que los II. Esto es consistente con los resultados de la figura (3.18), la distribución muestra un máximo en $\theta \approx 2^\circ$, lo cual implica una ligera preferencia a girar hacia a la izquierda.

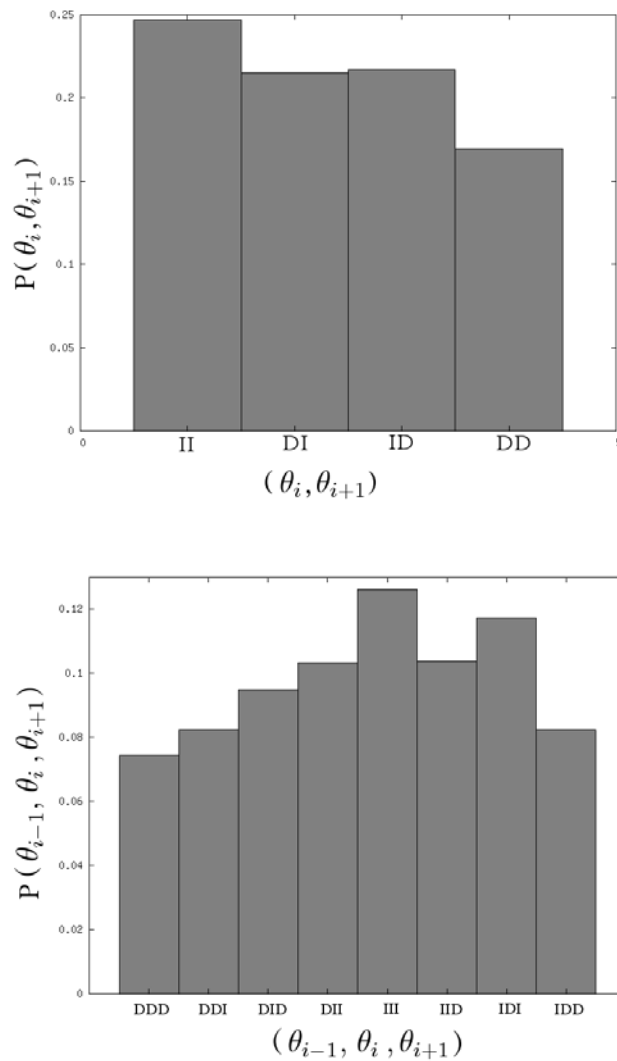


Figura 3.20: **Panel superior:** Tabla de contingencia de la autocorrelación direccional a primer orden de los ángulos de giro (correlaciones entre θ_i y θ_{i+1}). **Panel inferior:** Tabla de contingencia de la autocorrelación direccional a segundo orden de los ángulos de giro (correlaciones entre θ_{i-1} , θ_i y θ_{i+1}). En ambas figuras D denota un giro a la derecha e I un giro a la izquierda. La termita escoge giros a la izquierda y a la derecha con la misma probabilidad.

Con la misma secuencia de giros, izquierda (I) y derecha (D), calculamos la tabla de contingencia correspondiente a las correlaciones de segundo orden entre los ángulos θ_{i-1} , θ_i y θ_{i+1} . El resultado indica que las secuencias III tienen un valor máximo de ocurrencia, que difiere en un 5% con las secuencias DDD.

Los porcentajes en que difieren las direcciones de los ángulos a primer orden y a segundo orden son bajos, por lo tanto la distribución de los ángulos de giro es simétrica, figura (3.18).

El decaimiento de la distribución estadística de las longitudes de los pasos indica que la caminata está caracterizada la mayor parte del tiempo con pasos de longitud pequeña ($l < 0.1$ cm) con una ocurrencia frecuente de pasos de longitud característica ($l \approx 0.5$ cm). Por otro lado, la ocurrencia de los pasos largos ($l > 0.7$ cm) es esporádica. Los resultados de las funciones de estructura indican que la caminata es monofractal generada por un proceso estadísticamente similar a un vuelo de Lévy.

Por otro lado, la simetría de la distribución de los ángulos de giro indica una caminata persistente, similar a la generada por el caminante al azar correlacionado.

A continuación calcularemos las distribuciones de l y θ en función del radio del recipiente. Nuestro objetivo es identificar si la interacción de la termita con los bordes afecta su movimiento. Esto lo haremos calculando las distribuciones para trayectorias efectuadas cerca del borde y en el centro del recipiente.

3.5. Distribuciones estadísticas en función del radio

Para identificar la procedencia de la longitud característica en las longitudes de los pasos ($l \approx 0.5$ cm), analizamos la distribución de las trayectorias de la termita ocurridas cerca del borde ($r \geq 9.1$ cm) separándolas de las que se realizan en el interior del recipiente ($r < 9.1$ cm). Bajo esta separación, calculamos las series temporales de las longitudes de los pasos l y de los ángulos de giro θ y efectuamos un análisis de las distribuciones estadísticas en busca de diferencias.

3.5.1. Distribuciones estadísticas para trayectorias en el rango $9.1 \text{ cm} \leq r \leq 10.25 \text{ cm}$

En la sección 2.4 explicamos el método para separar las trayectorias de la caminata de la termita en función de la distancia (radio) de las posiciones (x, y) con respecto al centro del recipiente. Los resultados indicaron que el 50% de los datos se localizó dentro de un anillo con radio interior $r = 9.1$ cm (175 píxeles) y radio exterior $r = R = 10.25$ cm (195 píxeles), donde R es el radio del recipiente. Por lo tanto, un anillo de grosor $\Delta r = 0.52$ cm (10 píxeles) y área $A = 64.16 \text{ cm}^2$ contiene la mayor parte de los datos.

Las distribuciones estadísticas de longitudes de los pasos y los ángulos de giro de las trayectorias cuyas posiciones cumplen la restricción $9.1 \text{ cm} < r \leq 10.25 \text{ cm}$ se muestran en la figura (3.21).

La distribución de los ángulos de giro, figura (3.21A), muestra un cambio sutil ($\sim 2\%$) en la probabilidad del ángulo $\theta = 2^\circ$, compárese con la figura (3.18). Por

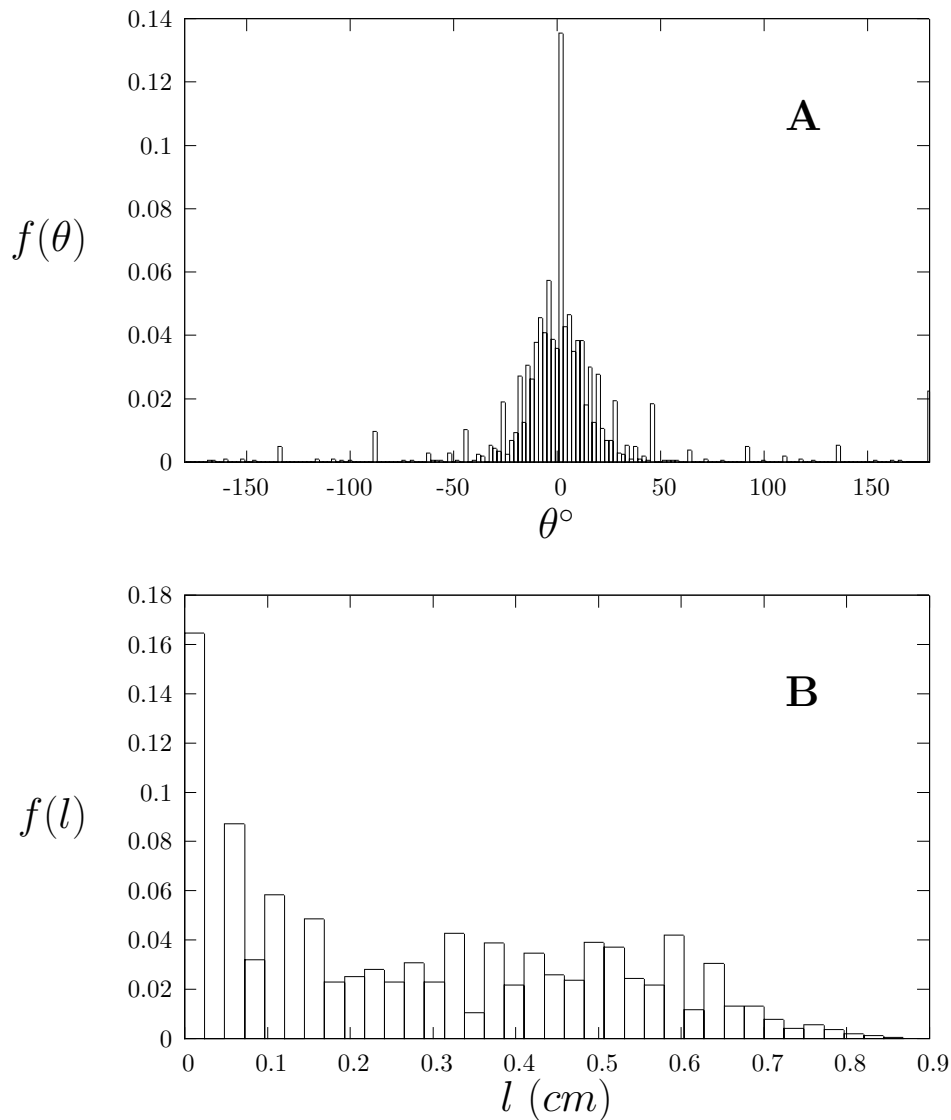


Figura 3.21: **A)** Distribución de los ángulos de giro de las trayectorias en el intervalo radial $9.1 \text{ cm} < r \leq 10.25 \text{ cm}$. **B)** Distribución de las longitudes de los pasos de las trayectorias en el intervalo radial $9.1 \text{ cm} < r \leq 10.25 \text{ cm}$.

otro lado, la distribución de las longitudes de los pasos, figura (3.21A), muestra un comportamiento muy diferente con respecto al de la figura (3.16). La probabilidad asociada al máximo en $l \approx 0.5 \text{ cm}$ disminuye. Esto quiere decir que los pasos de longitud característica son menos frecuentes cuando la termita se acerca al borde del recipiente, y por lo tanto, esto indica que el máximo secundario no es resultado de una interacción con las paredes del recipiente ni del acortamiento de pasos más largos para evitar

colisiones con las mismas.

3.5.2. Distribuciones estadísticas para trayectorias en el rango $0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$

Las trayectorias en el interior del recipiente ($0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$), se efectúan en un área de 265 cm^2 . Si consideramos que la termita está completamente ciega y no tiene ningún otro medio para detectar las paredes del recipiente a cierta distancia, podemos asumir a estas trayectorias como ‘libres’.

La distribución de ángulos de giro obtenida, figura (3.22A), muestra un máximo en $\theta \approx 2^\circ$, con una probabilidad de ocurrencia idéntica a la mostrada en la figura (3.18). Sin embargo, la distribución presenta un aumento en la probabilidad asociada a los ángulos entre $[-45^\circ, 45^\circ]$. Esto es consistente con la presencia de un movimiento dirigido hacia el frente, que junto con una notable disminución de los ángulos de 180° indica que la termita muy pocas veces revierte la dirección de la caminata.

La distribución de las longitudes de los pasos, figura (3.22B), muestra una curva mejor definida en el máximo secundario ($l \approx 0.55 \text{ cm}$). Este resultado nos lleva a concluir que la caminata “libre”, sin la interacción con el borde del recipiente, se realiza a una velocidad característica, que genera pasos de longitudes pequeñas, intercalada con cambios a velocidades más altas, de entre 0.6 cm/s a 1.7 cm/s .

3.6. Tiempos de espera

Regresemos al ejemplo del caminante al azar que realiza una caminata en una rejilla regular, figura (1.13), con la característica de esperar un tiempo τ_w en cada sitio antes de ejecutar el siguiente salto. A este tiempo τ_w se llama tiempo de espera y es una nueva variable aleatoria e independiente, que se escoje a cada nuevo salto de acuerdo a una distribución $f(\tau_w)$. Por simplicidad, se escoge que esta nueva variable no está correlacionada con las longitudes de los pasos.

Si los tiempos de espera están distribuidos de acuerdo a,

$$f(\tau_w) \propto \tau_w^{-\alpha} \quad (3.22)$$

- Si $\alpha \in (1, 2]$, el tiempo promedio de espera diverge y el comportamiento es subdifusivo.
- Si $\alpha \in (2, 3]$, los tiempos de espera solamente inducen correcciones anómalas al comportamiento normal del caminante al azar a largo plazo.

Los tiempos de espera se definen en función del número de datos consecutivos en los que la termita no cambió su posición. En la figura (3.23A) mostramos la distribución espacial de los tiempos de espera dentro del contenedor (x, y) en función del número

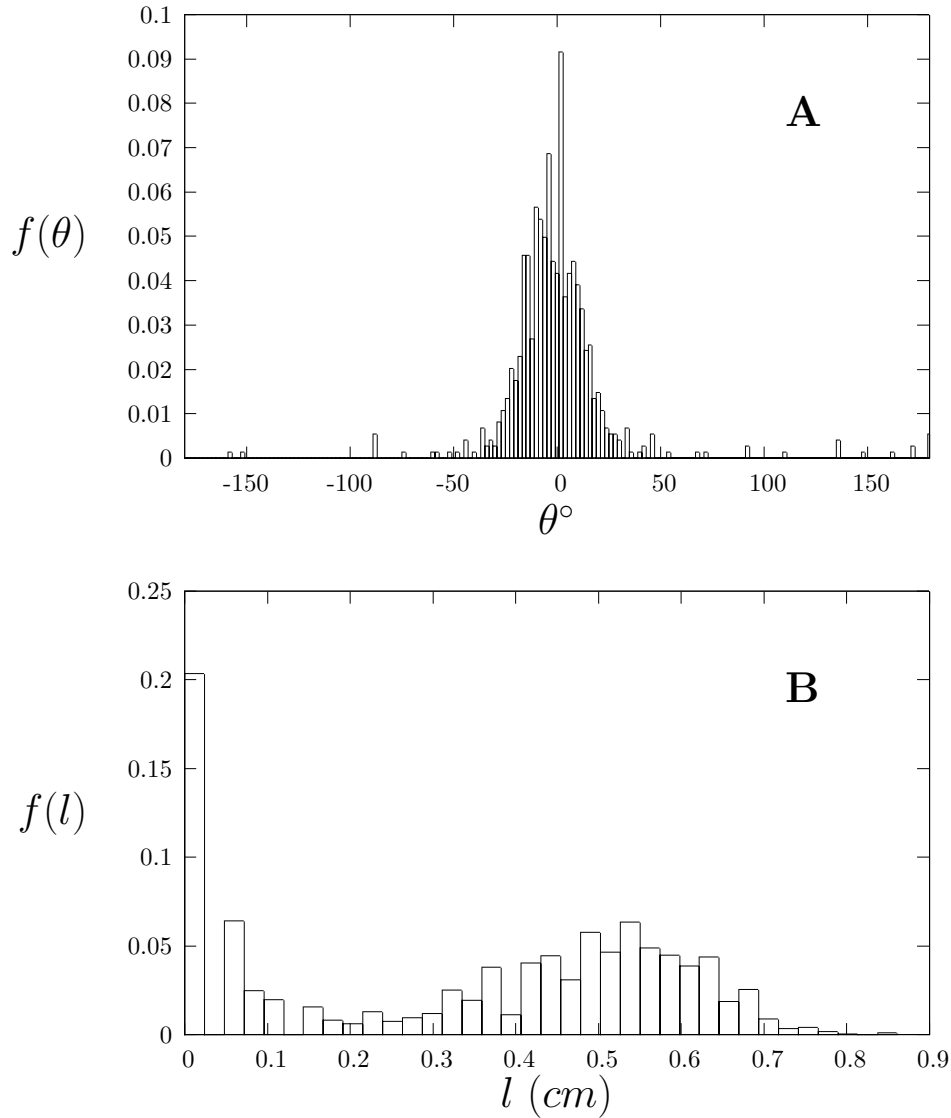


Figura 3.22: **A)** Distribución de ángulos de giro de las trayectorias en el intervalo radial $0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$. Al comparar con las figuras (3.18) y (3.21A), el valor máximo ($\theta \approx 2^\circ$) tiene asociada una probabilidad mayor para trayectorias en el rango $9.1 \text{ cm} \leq r < 10.25 \text{ cm}$. **B)** Distribución de las longitudes de los pasos de las trayectorias en el intervalo radial $0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$. La curva asociada al máximo secundario en $l \approx 0.55 \text{ cm}$ está más definida ($v = 0.55 \text{ cm}/0.5 \text{ s} = 1.1 \text{ cm}$).

de segundos (τ_w) que la termita estuvo en cada posición. La figura (3.23B) muestra la ocurrencia de los tiempos de espera en términos de la densidad de los datos, $n(r)/A(r)$, dentro de anillos concéntricos con área $A(r)$ y ancho $\Delta r = 0.52 \text{ cm}$ (10 píxeles). El

resultado indica una alta incidencia de tiempos de espera cerca del borde de recipiente a una distancia $r > 10$ cm del centro del contenedor.

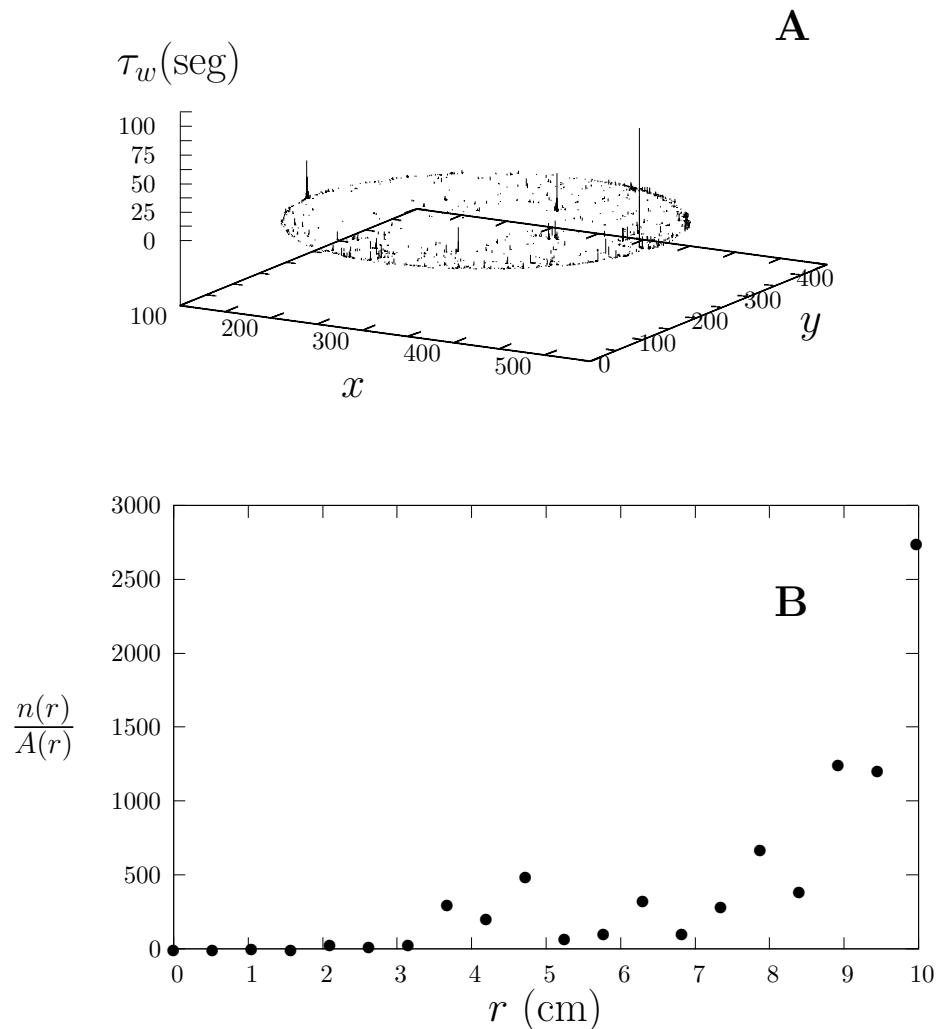


Figura 3.23: **A:** Distribución espacial de los tiempos de espera en el contenedor (x, y) en función del número de τ_w de segundos que la termita estuvo parada. **B:** Densidad de los tiempos de espera $n(r)/A(r)$ en función del radio r del recipiente, contados dentro de anillos de ancho $\Delta r = 0.52$ cm.

El resultado de la distribución estadística de los tiempos de espera es parecida una ley de potencias (resultados no mostrados). Sin embargo, la ocurrencia de τ_w es poco frecuente (5% de los datos), y la distribución que obtuvimos es una gráfica ruidosa

debido a la falta de estadística. El resultado del exponente α al efectuar un ajuste a la ecuación (3.22) con el método de los mínimos cuadrados no es certero. Optamos por calcular α directamente de la serie de datos con el método para estimar exponentes de leyes de potencias experimentales desarrollado en [67].

3.6.1. Método para estimar el exponente de una ley de potencias experimental

El método de estimación de exponentes por máxima verosimilitud (*Maximum likelihood estimate of exponents*), es muy útil para extraer el exponente de leyes de potencias experimentales. Este método se aplica como alternativa del método tradicional de mínimos cuadrados [67]. El procedimiento es el siguiente:

Dada una ley de potencias de la forma,

$$f(x) = Cx^{-\alpha} = \frac{\alpha - 1}{x_{\text{mín}}} \left(\frac{x}{x_{\text{mín}}} \right)^{-\alpha}, \quad (3.23)$$

donde $C = (\alpha - 1)/x_{\text{mín}}^{\alpha+1}$ es la constante de normalización y $x_{\text{mín}}$ es el valor mínimo en los datos. El exponente α se calcula a partir de los datos experimentales usando la relación [67]:

$$\alpha = 1 + N \left[\sum_{i=1}^N \log \left(\frac{x_i}{x_{\text{mín}}} \right) \right]^{-1}, \quad (3.24)$$

donde x_i , $i = 1, \dots, N$ es la serie temporal de la variable x .

Aplicando las ecuaciones (3.23) y (3.24) a los datos de los tiempos de espera de la termita, con $\tau_w(\text{mín}) = 0.5$ segundos, obtenemos:

$$f(\tau_w) = 1.122 \tau_w^{-2.122}, \quad (3.25)$$

que se muestra en línea continua en la figura (3.24). Este exponente difiere notablemente del obtenido con el método de mínimos cuadrados $\alpha' = 1.383$.

Otra manera de calcular el exponente de la ley de potencias es por medio de la distribución acumulativa.

3.6.2. Función de distribución acumulativa

En muchas ocasiones debido a la escasa estadística en algunos datos, los valores correspondientes del peso estadístico son casi nulos; esto resulta en gráficas ruidosas al momento de escalar en logaritmos. Podemos mejorar notablemente cualquier distribución obtenida a partir de datos experimentales usando la función de distribución acumulativa (FDC).

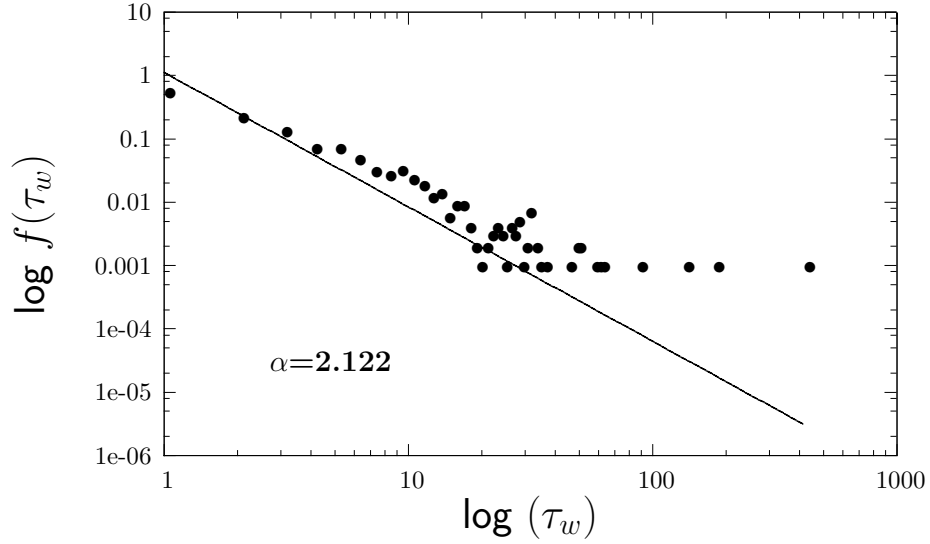


Figura 3.24: Distribución estadística de los tiempos de espera (τ_w). El resultado es una ley de potencias con un exponente $\alpha=2.122$, obtenida con el método para estimar el exponente de una ley de potencias experimental [67].

La función de distribución acumulativa se calcula en términos de las probabilidades $f(\tau_w)$ asociadas a los τ_w que sean mayores o iguales a un valor t_w y normalizadas por el número total de datos N_τ . La suma de las probabilidades es la probabilidad acumulativa $F(t_w)$. Por ejemplo, si $t_w = 0.5$ seg, la probabilidad acumulativa, $F(t_w = 0.5 \text{ seg})$, será la suma de las $f(\tau_w)$ de todas las variables τ_w tal que $\tau_w \geq 0.5$ seg. Este tipo de gráfica también es conocida como de **frecuencia/rango**.

Distribución acumulativa de los tiempos de espera

El cálculo de las distribuciones acumulativas para distribuciones que siguen una ley de potencias arroja una nueva ley de potencias cuyos exponentes difieren en una unidad [67]. Si la distribución de los tiempos de espera es una ley de potencias de la forma $f(\tau_w) = C\tau_w^{-\alpha}$, la distribución acumulativa está dada por la siguiente relación:

$$F(t_w) = \frac{C}{\beta} t_w^{-\beta} = \frac{C}{\alpha - 1} t_w^{-(\alpha-1)} \quad (3.26)$$

donde C es una constante de normalización y $\beta = \alpha - 1$ [67].

La figura (3.25) muestra la función de distribución acumulativa de los tiempos de espera en escala normal (**A**) y en escala logarítmica (**B**). En ambos casos puede observarse el comportamiento tipo ley de potencias de esta variable. Denotaremos con β' al exponente de la distribución acumulativa calculado a partir del método de mínimos

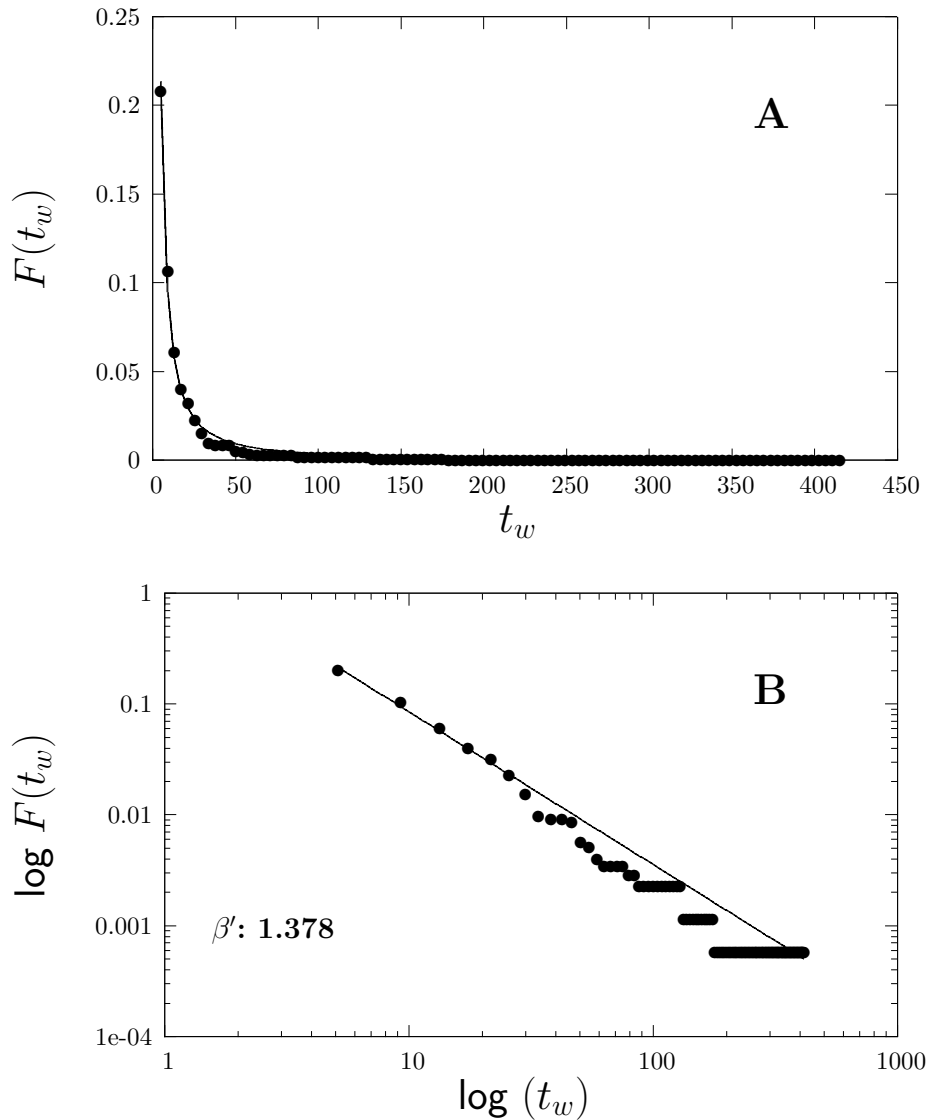


Figura 3.25: **(A)** Función de distribución acumulativa de los tiempos de espera. El resultado indica un comportamiento tipo ley de potencias con un exponente $\beta' = 1.378$. **(B)** Escala logarítmica de los datos mostrados en A. En línea continua se muestra el ajuste efectuado con mínimos cuadrados: $\beta' = 1.387$. Este valor es muy cercano al obtenido por medio de la ecuación (3.24) con un valor $\beta = 1.122$.

cuadrados y β al obtenido a partir de la relación $\beta = \alpha - 1$ donde α es el exponente asociado a la ecuación (3.24). Los resultados fueron $\beta' = 1.387$ y $\beta = 1.122$. Debido a la certeza del método explicado en la sección 3.6.1, tomaremos como exponente de decaimiento de la distribución a $\alpha = 2.122$.

Finalmente, la ecuación (3.22) tiene un exponente de decaimiento dado por $\alpha=2.122$, lo cual indica que las paradas que la termita efectúa durante la caminata solamente inducen correcciones anómalas al comportamiento temporal, véase la sección (1.2.5).

Regresando a la discusión de la sección 3.3.1, donde calculamos el desplazamiento cuadrático medio (MSD) con y sin los tiempos de espera en los datos, los resultados indicaron $\eta_1=0.943$ y $\eta_2=1.407$ respectivamente. El primer exponente indica un proceso subdifusivo, mientras que el segundo, un proceso superdifusivo. El decaimiento tipo ley de potencias de los tiempos de espera, exponente $\alpha = 2.122$, permite extraer el resultado correcto a partir del exponente $\eta = \eta_1\eta_2 = 1.327$, el cual asocia a la caminata con un proceso superdifusivo.

A partir de estos análisis estadísticos podemos extraer características importantes del movimiento de la termita. Es posible que el máximo secundario en la distribución estadística de las longitudes de los pasos sea una consecuencia de la máxima distancia que la termita puede caminar en el intervalo de 0.5 segundos. Por otra parte, la distribución de ángulos de giro indica que la caminata es persistente y en zig-zag. La distribución tipo ley de potencias en los tiempos de espera, nos permite concluir que la caminata de la termita es superdifusiva, características encontradas en las caminatas generadas por los vuelos al azar de Lévy.

En el siguiente capítulo aplicaremos algunas herramientas computacionales en conjunto con la teoría de los caminantes al azar en el estudio de esta caminata. Desarrollamos un modelo teórico similar a un billar circular, que genera trayectorias a partir de la distribución de ángulos de giro de la termita. Además aplicamos el modelo de caminante al azar correlacionado, presentado en el capítulo 1, para identificar si la caminata muestra características similares con la caminata del CRW.

Capítulo 4

Modelos del movimiento de la termita

Los modelos de simulación del movimiento con caminatas al azar, son la primera elección para el estudio del movimiento de los animales, debido a que los datos de las caminatas o vuelos están discretizados y la trayectoria que se reconstruye a partir de ellos es parecida a la que efectúan los caminantes al azar. Algunos de los modelos frecuentemente recurridos son el caminante al azar correlacionado y los vuelos de Lévy, que han mostrado ser muy útiles en la descripción del movimiento de aves, insectos e incluso de mamíferos.

En este capítulo construimos un modelo del movimiento de la termita, similar a un billar circular. También, solamente consideramos el comportamiento de un sólo individuo y estudiamos el efecto de algunas variables de interés sobre las caminatas generadas.

4.1. Modelo balístico

El análisis de las trayectorias indicó que más del 50 % de los datos están concentrados cerca del borde del contenedor. Con el objetivo de reproducir estas trayectorias, en términos de los ángulos de giro, construimos un modelo sencillo hecho de una partícula libre restringida a moverse en el interior de un círculo de radio unitario.

Durante el movimiento, esta partícula choca con los bordes de circunferencia con un ángulo de incidencia y reflexión constante. Estos ángulos se miden con respecto al radio que une el centro del círculo y la coordenada (x, y) donde se efectuó el choque, figura (4.1).

Este modelo por construcción genera patrones cíclicos, dependiendo del valor θ_0 que se tome como ángulo inicial en el movimiento. En particular en la figura (4.2) se muestra la trayectoria generada para $\theta_0 = 45^\circ$, $x = -1.0$ y $y = 0.0$. El resultado es un cuadrado con centro en el origen y vértices en $(-1,0)$, $(0,1)$, $(1,0)$ y $(0,-1)$.

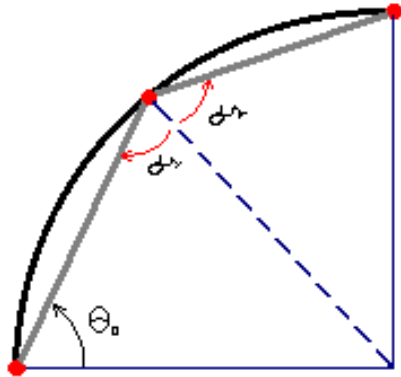


Figura 4.1: Modelo balístico usado para estudiar el efecto de la distribución experimental de los ángulos de giro en las longitudes de las cuerdas de la circunferencia.

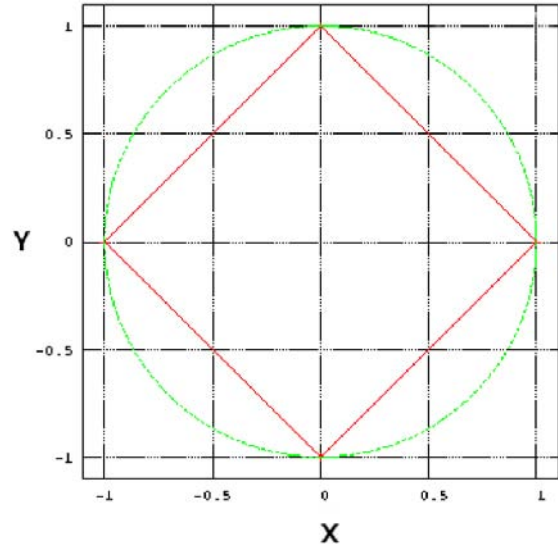


Figura 4.2: Trayectoria generada con el modelo balístico con las condiciones iniciales: $\theta = 45^\circ$ y $x = -1.0$, $y = 0.0$ con la restricción $\alpha_i = \alpha_{i+1}$.

La introducción de la distribución de los ángulos de giro experimental en el movimiento de la partícula se hace seleccionando un ángulo en función de los pesos probabilísticos asociados a cada uno, para esto usaremos un algoritmo sugerido por von Neumann a mediados del siglo pasado [69].

4.1.1. Muestreo a partir de una distribución arbitraria

Algoritmo de von Neumann

John von Neumann sugirió en 1951 un algoritmo para la generación de números aleatorios a partir de una distribución aleatoria $\rho(x)$ separable que tiene la forma [69]:

$$\rho(x) = Ca(x)b(x)$$

donde $a(x)$ es una función de distribución simple a partir de la cual es fácil generar números aleatorios, como la distribución Gaussiana, $b(x)$ es una función que yace entre $[0,1]$ y $C (\geq 1)$ es una constante.

La manera de muestrear a partir de una distribución aleatoria $\rho(x)$ acotada en un rango finito $x_1 \leq x \leq x_2$ es por medio del algoritmo de von Neumann. Si la función de distribución puede ser escrita como [69]:

$$\rho(x) = A\rho(x) \theta(x_1, x, x_2)/A$$

donde $A \geq 1$ es una constante de normalización que asegura que $A^{-1}\rho(x)$ es siempre ≤ 1 y $b(x) = \theta(x_1, x, x_2)=1$ para $x_1 \leq x \leq x_2$ y cero en cualquier otro lugar. Para generar un número aleatorio en $\rho(x)$ se siguen los siguientes pasos:

- (a) generar dos números aleatorios ξ_1 y ξ_2 , distribuidos normalmente.
- (b) si $\xi_1 \leq A^{-1}\rho(x_1 + (x_2 - x_1)\xi_2)$, entonces $x_1 + (x_2 - x_1)\xi_2$ es un número aleatorio distribuido con $\rho(x)$
- (c) si no, regresar a (a)

Con el algoritmo de von Neumann podemos generar fácilmente ángulos distribuidos a partir de la distribución experimental de los ángulos de giro de la termita e introducirlos en el movimiento de la partícula en el modelo balístico. Nuestro objetivo es estudiar la distribución de las longitudes de las cuerdas generadas.

4.1.2. Introducción de los ángulos de giro en el modelo

Generaremos los ángulos de giro para el modelo balístico con con el algoritmo de von Neumann, al muestrear un ángulo de giro en la distribución experimental de ángulos de giro absolutos $[0^\circ, 180^\circ]$.

Retomando la definición de ángulo de giro θ , como el cambio de orientación que efectúa la termita entre un paso i y el $i + 1$, dada por la ecuación (3.2), notamos que es imposible utilizarlos para modelar el movimiento de la partícula en un billar. Ya que el valor $\theta \approx 0^\circ$ tiene asociado la mayor probabilidad de ocurrencia, cuando el modelo genera el siguiente paso con este ángulo la trayectoria queda indefinida, véase el *punto 1* de la figura (4.3). Sin embargo si consideramos el cambio de dirección con respecto a la recta tangente en el punto de choque (*puntos 2 y 3*), las trayectorias están definidas y podemos estudiar el movimiento de la partícula.

Objetivos

Con este modelo, podemos estudiar la influencia de los ángulos de giro en las longitudes de cuerda (distancia medida entre dos puntos de choque consecutivos) que atraviesan el círculo. Es claro que este modelo desecha muchas de las características observadas en el movimiento real, sin embargo, esperamos que reproduzca algunas características observadas en el experimento si estas dependen de la forma del recipiente y de la distribución de los ángulos de giro.

Para poder hacer una comparación entre los resultados obtenidos con este modelo y los experimentales, consideramos solamente puntos de la caminata de la termita aproximadamente en contacto con el borde del recipiente. La escala de las imágenes tomadas durante el experimento son en píxeles y el radio de recipiente es $r = 195$ píxeles.

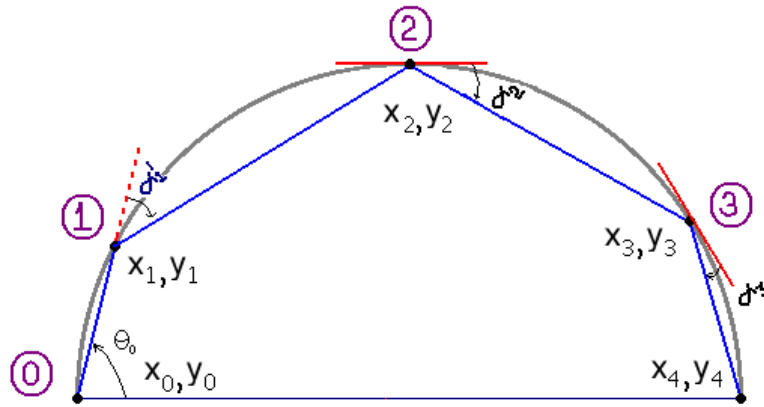


Figura 4.3: Introducción del ángulo de giro obtenido a partir de la distribución experimental, en el modelo balístico. El valor α_1' corresponde a un ángulo de giro tomado de la distribución experimental y medido con respecto a la dirección del desplazamiento anterior. Por otra parte, α_2 y α_3 también se obtienen de la distribución experimental, sin embargo se miden con respecto a la tangente a la circunferencia en el punto 2 y 3 respectivamente (punto de choque).

Posteriormente a partir de los datos de las posiciones x_i, y_i calculamos la distancia radial r_i de cada uno con respecto al centro del contenedor.

Con esta nueva serie temporal (r_i) y los ángulos ξ_i , medidos con respecto a un eje absoluto, calculamos las posiciones en contacto con el contenedor al efectuar un barrido angular $[0^\circ, 360^\circ]$ con incrementos $\Delta\theta = 0.5^\circ$. La posición en “contacto” con el borde del recipiente es aquella cuyo r es máximo, con respecto al r de los demás datos dentro del incremento.

Las nuevas longitudes de ‘pasos’, en esta nueva serie temporal, son cuerdas que atraviesan la circunferencia, dadas por dos puntos consecutivos de impacto con el borde, véase la figura (4.4). A partir de esta nueva serie temporal x, y de las posiciones de choque con el borde, calculamos nuevamente la distribución de las longitudes de los ‘pasos’ o cuerdas, figura (4.5A) y (4.5B). El resultado es un decaimiento tipo ley de potencias con un exponente con $b=1.22$, obtenido con el método de estimación de exponentes por máxima verosimilitud (sección 3.6.1).

La función iterada del sistema (IFS) para esta nueva serie temporal de longitudes de ‘pasos’ o cuerdas se muestra en la figura (4.6). La atenuación en el patrón se debe a la reducción en el número de datos al considerar solamente las posiciones en contacto con el borde. Observamos las estructuras triangulares autosimilares y la acumulación de puntos sobre las diagonales, lo que indica correlaciones débiles de largo alcance y correlaciones fuertes entre las longitudes de cuerda consecutivas (a tiempos cortos)

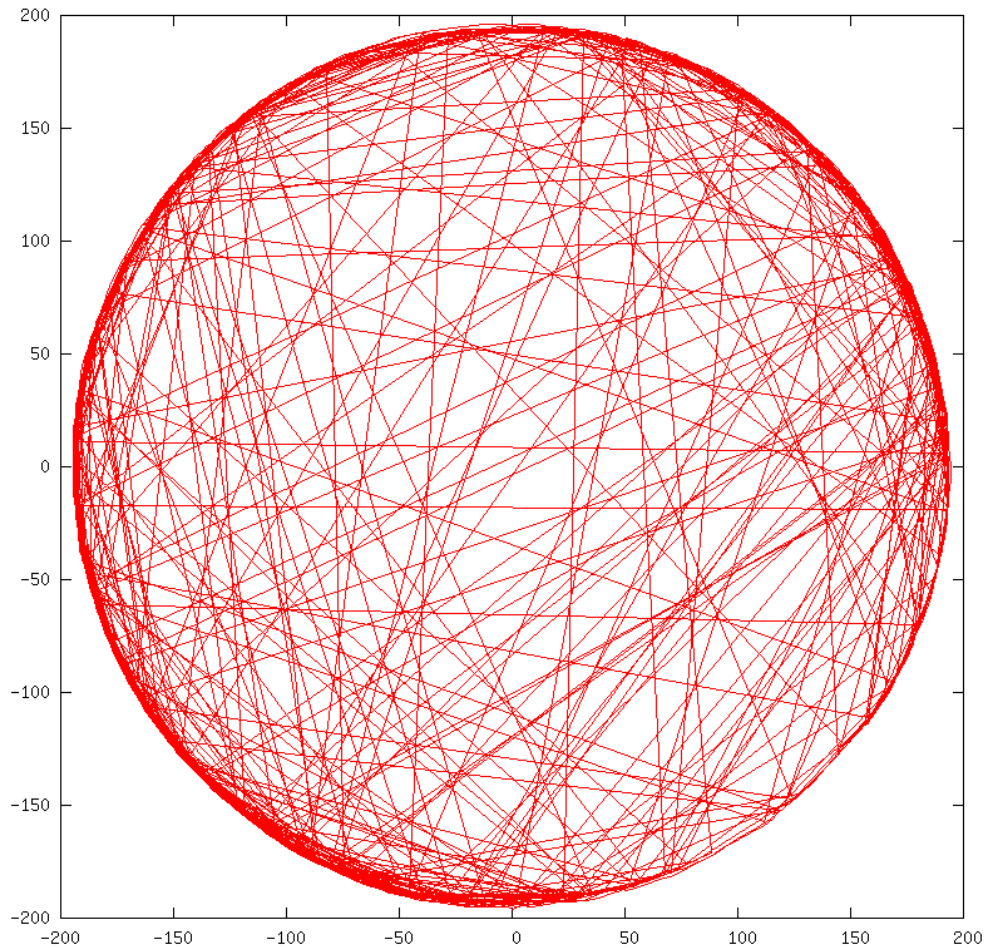


Figura 4.4: Caminata de la termita construida con las posiciones en contacto con el borde del contenedor.

respectivamente.

La distribución de las longitudes de los ‘pasos’ o longitudes de cuerda, figura (4.4) no muestra el máximo secundario observado en la figura (3.16), cuya presencia adjudicamos a la distancia máxima que la termita podía recorrer en 0.5 segundos (con una velocidad característica).

Por otro lado, la distribución de los ángulos de giro, figura (4.7), no muestra una alta incidencia en ángulos múltiplos de 45° , pero sí una ocurrencia baja de ángulos de giro mayores de 30° . Esta última característica es consistente con una trayectoria más dirigida que la trayectoria original.

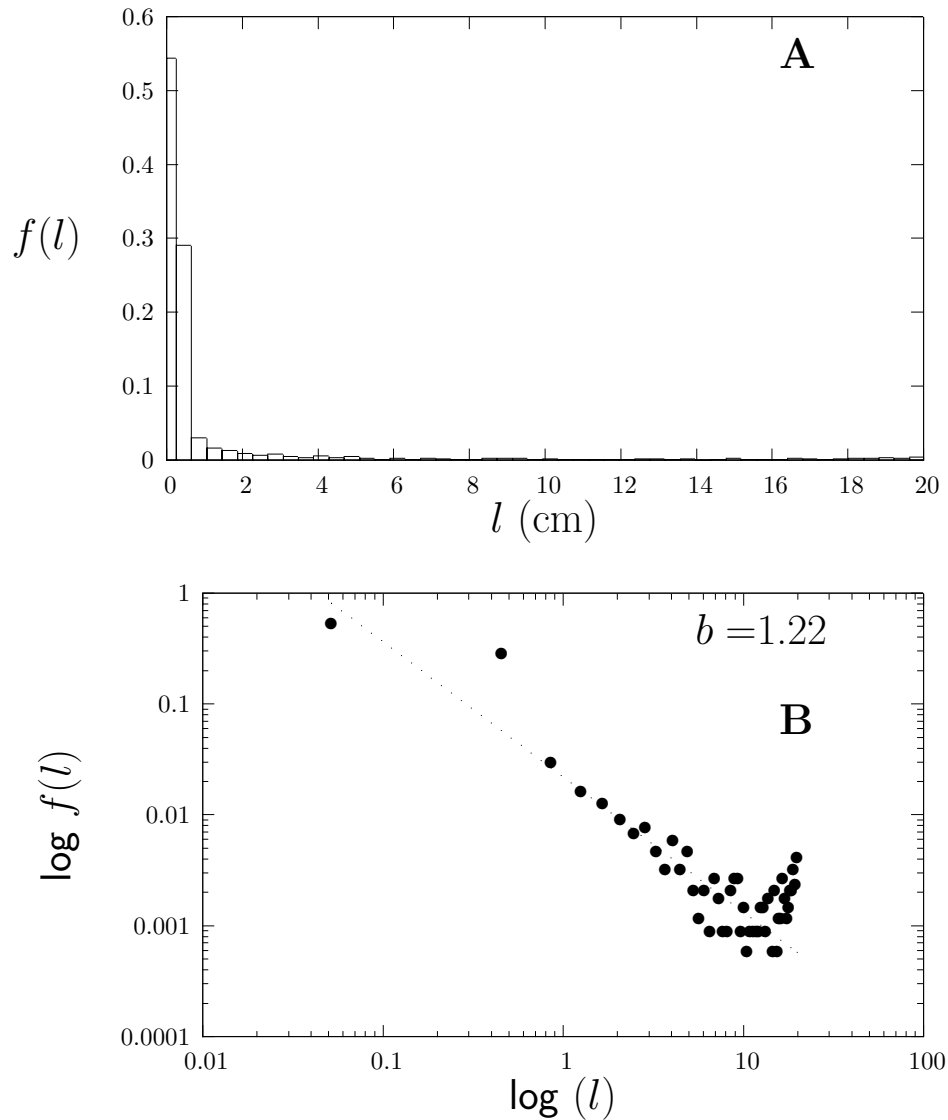


Figura 4.5: **(A)** Distribución de longitudes de las cuerdas obtenidas a partir de los datos mostrados en la figura (4.4), la curva muestra un decaimiento tipo ley de potencias. **(B)** Al graficar en escala logarítmica y ajustar a una función de la forma $f(l) \propto l^{-b}$ con el método de la estimación de exponentes por máxima verosimilitud, obtenemos $b=1.22$ (sección 3.6.1).

Con la distribución de la figura (4.7B) y el modelo balístico, reproduciremos computacionalmente nuevas caminatas para estudiar el movimiento de la termita.

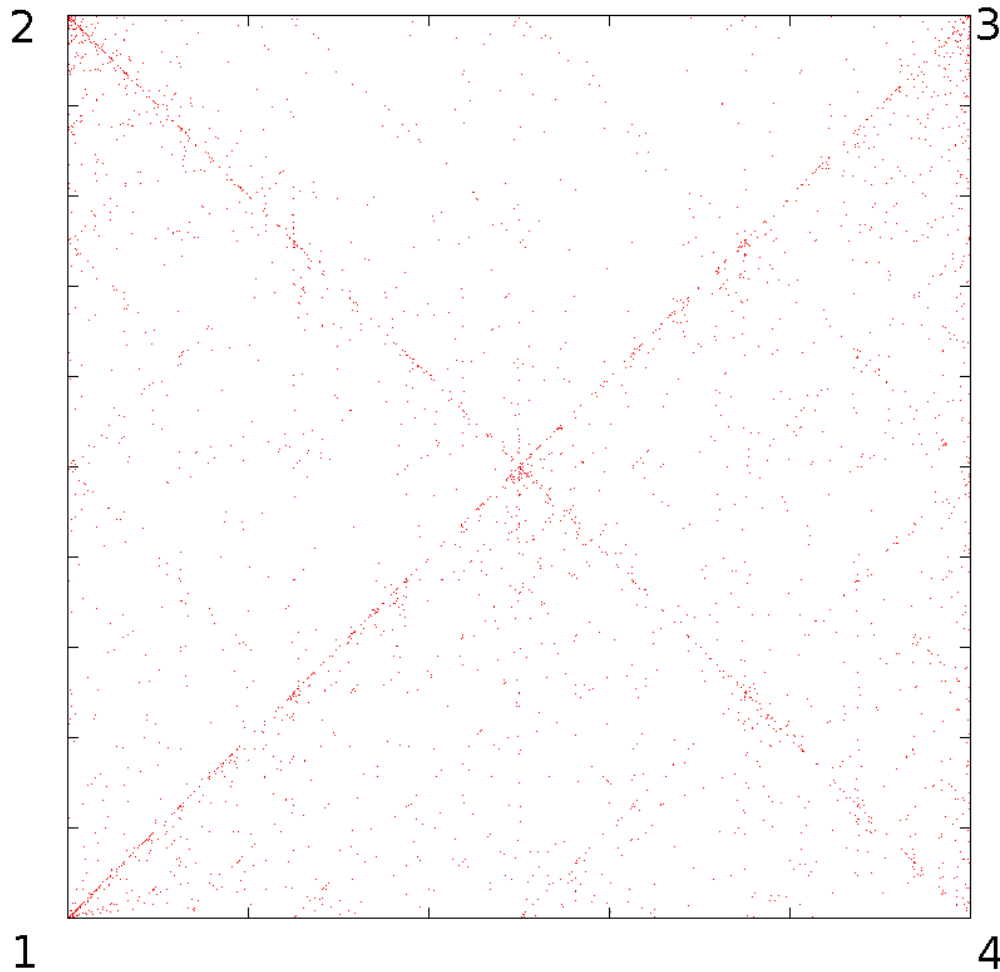


Figura 4.6: IFS obtenida para la serie temporal de longitudes de cuerdas, figura (4.4). La gráfica muestra una combinación de acumulación de puntos a lo largo de las diagonales y estructuras triangulares dispersas en el espacio, indicativo de correlaciones fuertes de corto alcance y correlaciones débiles de largo alcance respectivamente.

Simulaciones

Si muestreamos los ángulos de giro con la distribución mostrada en la figura (4.7B) y generamos trayectorias con el modelo balístico obtenemos caminatas como la mostrada en la figura (4.8). La distribución de las longitudes de cuerda obtenida a partir un ensamble de trayectorias simuladas se muestra en las figuras (4.9A) y (4.9B).

El ajuste por el método de los mínimos cuadrados indica las longitudes de cuerda siguen una distribución Gaussiana, cuya función densidad de probabilidad está dada

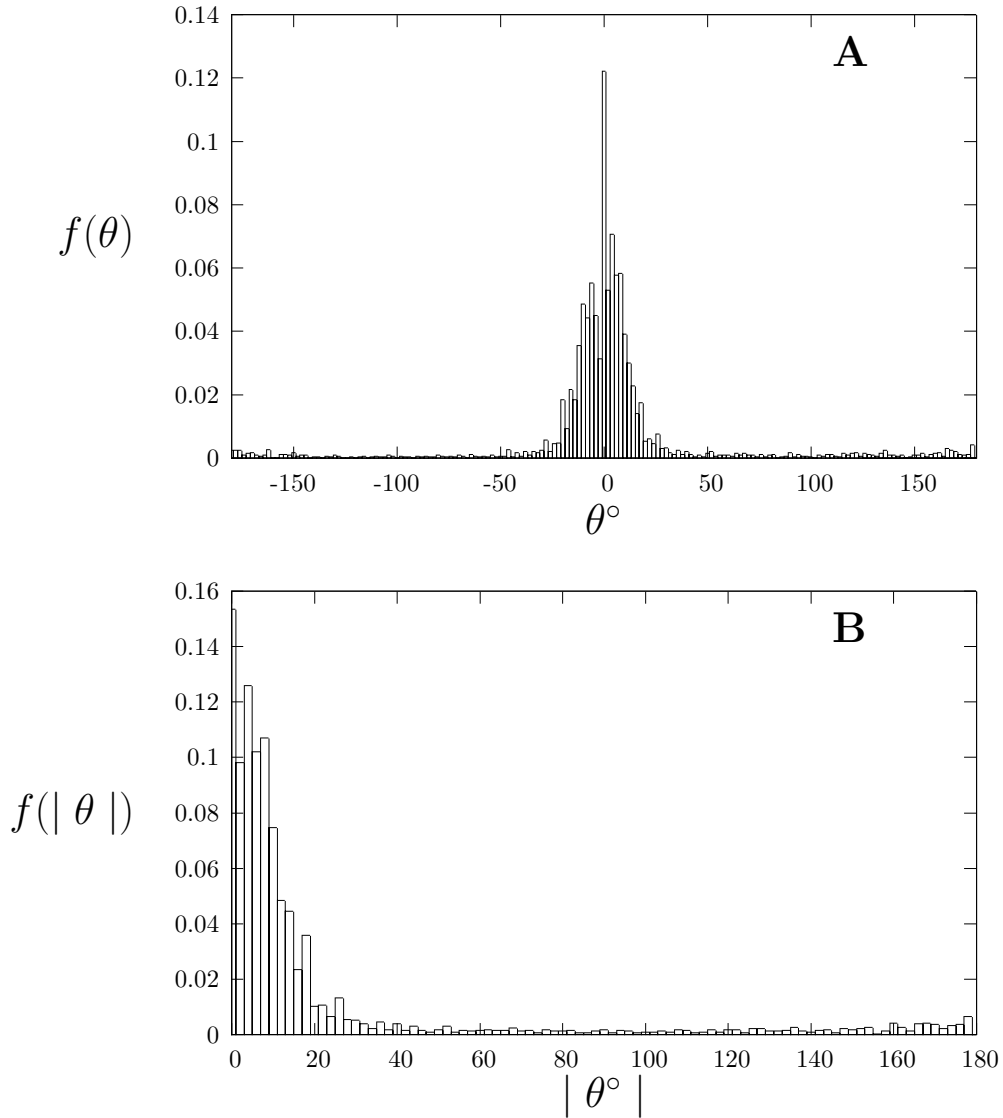


Figura 4.7: **(A)** Distribución de los ángulos de giro positivos y negativos. Esta distribución puede ajustarse a una distribución Gaussiana con media $\mu=0.855$ y varianza $\sigma^2=49.90$. **(B)** Distribución de ángulos absolutos de giro obtenidos a partir de la caminata mostrada en la figura (4.4). En esta nueva trayectoria, no existe una alta incidencia a girar con ángulos múltiplos de 45° .

por la ecuación,

$$f(x; \mu, \sigma) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}, \quad (4.1)$$

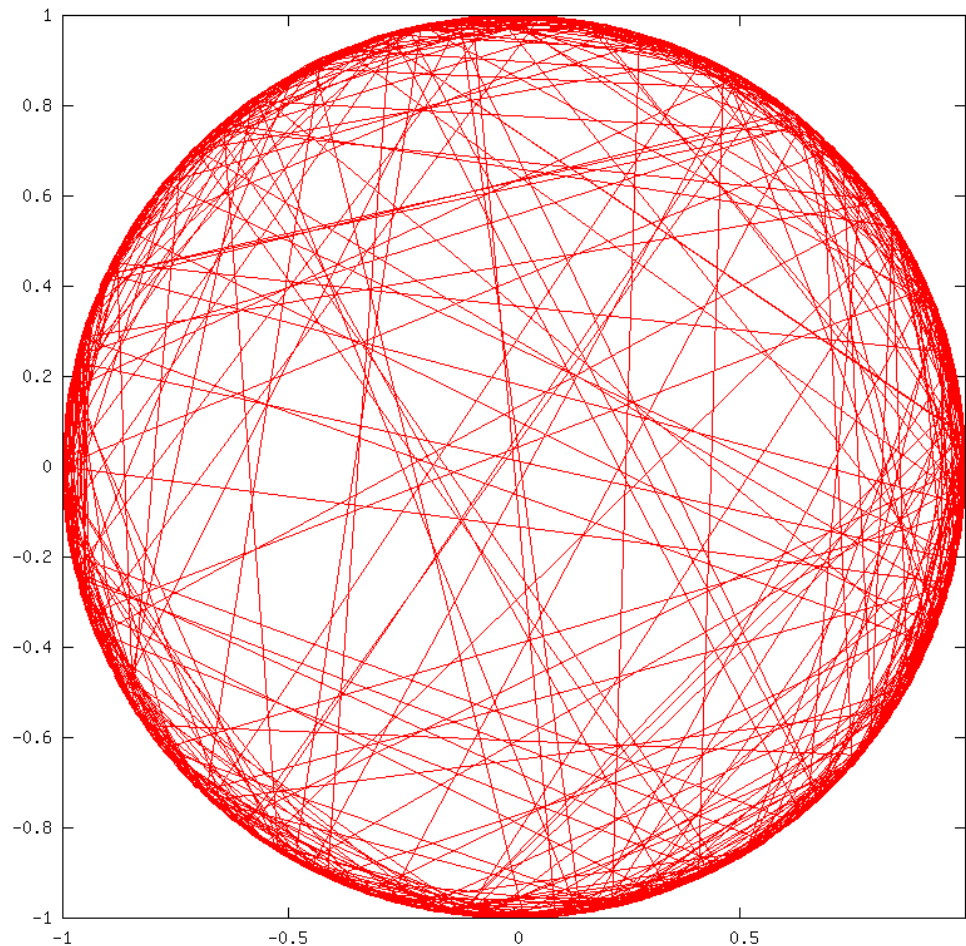


Figura 4.8: Trayectoria generada con el modelo balístico al muestrear los ángulos de giro a partir de la distribución experimental de ángulos de giro absolutos mostrada en la figura (4.7A), obtenida a partir de los datos de la caminata en la figura (4.4).

donde μ es la media y σ^2 la varianza. El ajuste con el método de mínimos cuadrados resulta en $\mu=-1.747$ y $\sigma^2=1.111$.

La distribución de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas, figura (4.9), indica que el modelo balístico no está reproduciendo el patrón observado en la figura (4.4). Es posible que la diferencia entre las distribuciones en las figuras (4.5) y (4.9) sea resultado de la modificación del ángulo de giro, el cual se considera con respecto a la recta tangente en el punto de choque. También debemos tener en cuenta que la termita al interactuar las paredes debe escoger el ángulo de giro apropiado para

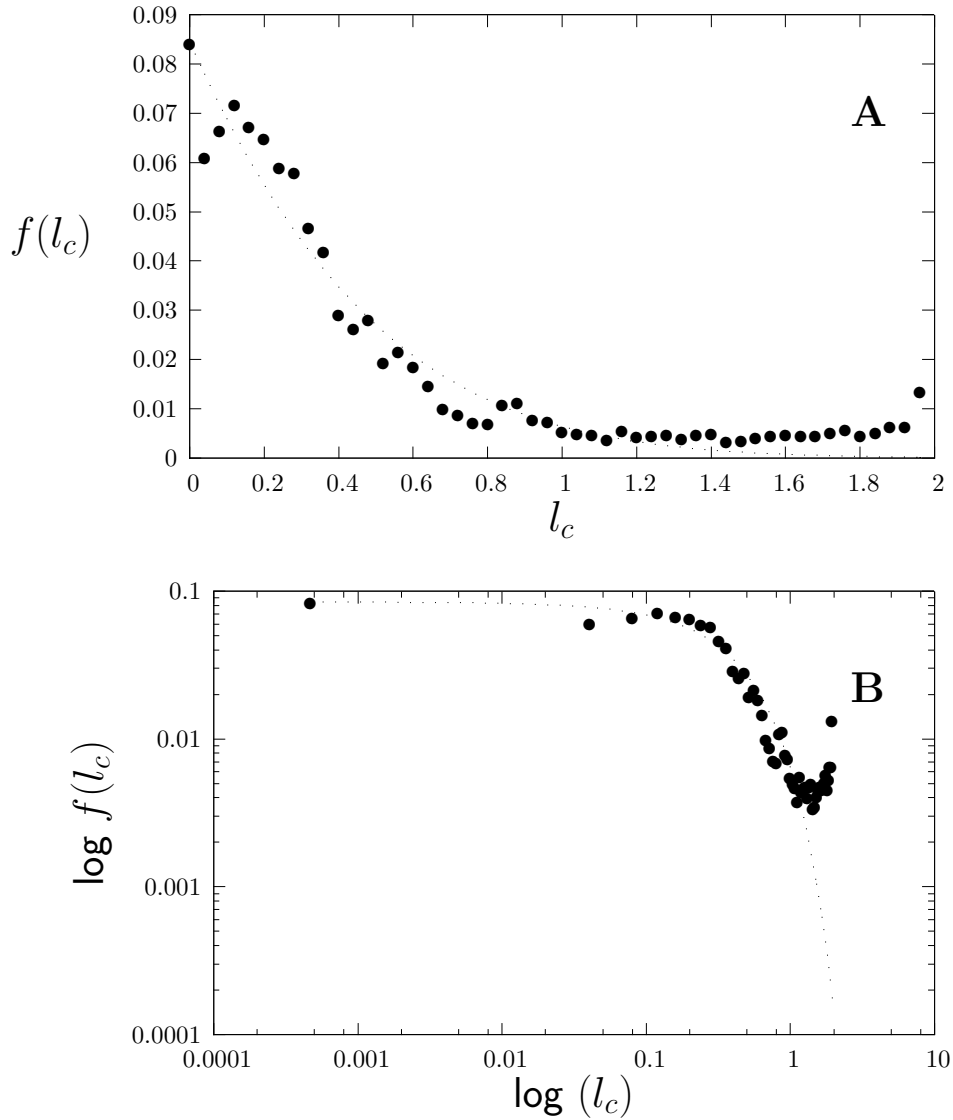


Figura 4.9: **(A)** Distribución de longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas con el modelo balístico con la distribución de los ángulos de giro obtenida a partir de la trayectoria cuyas posiciones están en contacto con el borde del contenedor, véase figura (4.7A). La línea continua muestra el ajuste a una distribución Gaussiana, ecuación (4.1), con el método de los mínimos cuadrados: $\mu=-1.660$ y $\sigma^2=0.917$. **(B)** Al aplicar logaritmos en ambos ejes de la figura (4.9A)), el ajuste se muestra nuevamente en línea continua.

bordearlas, es decir, el organismo no se mueve aleatoriamente y como consecuencia, la selección de los ángulos de giro en la trayectoria de la figura (4.4) es preferencial.

En el modelo balístico, el muestreo se efectúa sin tomar en cuenta el valor de los ángulos de giro en pasos anteriores. Para conocer qué tanto están correlacionados los ángulos ξ de la caminata en la figura (4.4) calculamos la función de correlación angular de ξ , figura (4.10). El ajuste con el método de los mínimos cuadrados, (línea punteada) a una función exponencial indica la presencia de correlaciones de corto alcance que influyen en los valores tomados por ξ dentro de un lapso de 21 segundos.

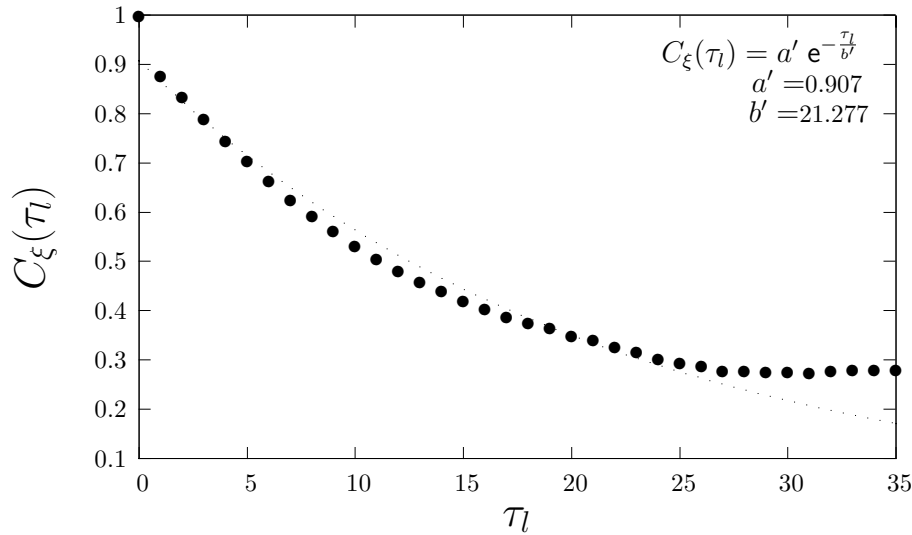


Figura 4.10: Función de correlación angular $[C_\xi(\tau_l)]$ para los ángulos de giro absolutos ξ_i , obtenidos a partir de la trayectoria real generada por la termita cuando se consideran las posiciones en el borde del recipiente (\bullet). Esta función indica la presencia de correlaciones de corto alcance, es decir, el ángulo ξ_i escogido en el paso i influye en los ángulos tomados hasta 21 segundos después, con una intensidad que decae exponencialmente.

Por lo tanto, la trayectoria generada a partir de las posiciones en contacto con el borde del recipiente está correlacionada. El modelo balístico no toma en cuenta las correlaciones en ξ , a excepción de las correlaciones a primer orden (entre ξ_i y ξ_{i+1}) introducidas por la distribución simétrica de los ángulos de giro, figura (1.8). Debido a esto la trayectoria queda indefinida en algunas ocasiones y consecuentemente, los resultados obtenidos del experimento y las simulaciones no concuerdan.

La función iterada del sistema (IFS), figura (4.11), para las longitudes de los pasos de las simulaciones, muestran patrones espaciales característicos. La presencia de estos patrones indica la presencia de correlaciones en las longitudes de los pasos de la caminata simulada. Debido a que el tipo de correlaciones en las IFS se obtienen a partir de una comparación visual con las IFS de los ruidos de colores (rosa y café), no podemos caracterizar las correlaciones mostradas en la figura (4.11), ya que las estructuras no son parecidas a las mostradas en la figura (3.10).

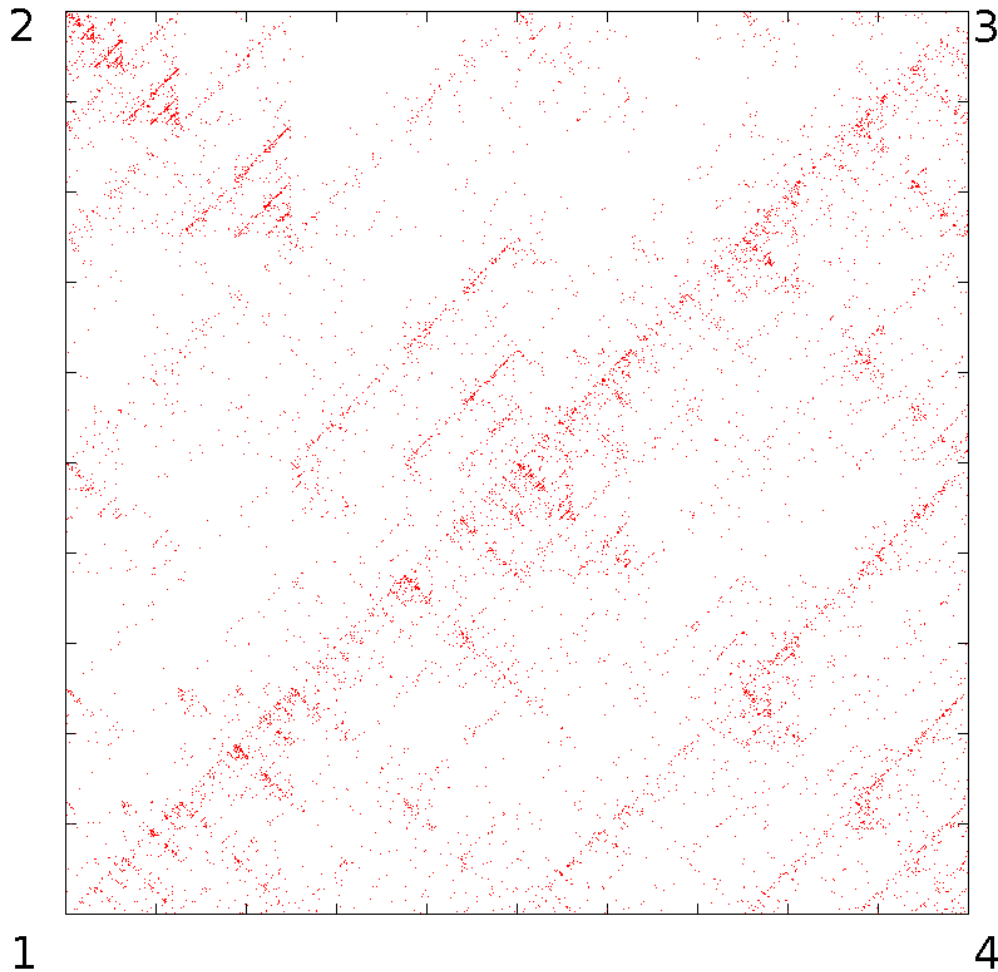


Figura 4.11: IFS de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas con el modelo balístico al muestrear los ángulos de giro a partir de la distribución en la figura (4.7B).

Las simulaciones indican que el modelo balístico genera longitudes de cuerda distribuidas según una distribución Gaussiana y es posible que esto sea resultado de muestrear lo ángulos de giro a partir de una distribución Gaussiana. Para comprobar si el modelo balístico relaciona la distribución del ángulo de giro con la distribución resultante de longitudes de cuerdas generadas, simulamos nuevas trayectorias con otras distribuciones angulares.

4.2. Otras distribuciones de ángulos de giro

El resultado de la sección anterior parece indicar que el modelo balístico genera trayectorias con longitudes de pasos de acuerdo a los valores de los ángulos de giro muestreados. En base a esto, estudiamos las distribuciones de las longitudes de los pasos al muestrear los ángulos de giro a partir de distribuciones Gaussianas y tipo ley de potencias.

4.2.1. Distribución Gaussiana

Consideremos el caso en que la partícula del modelo balístico se mueve con ángulos de giro muestreados a partir de una distribución Gaussiana centrada en 0° con valores de θ entre $[0^\circ, 180^\circ]$. La distribución de las longitudes de cuerda l_c de las trayectorias simuladas, figura (4.13A,B), es una distribución Gaussiana, cuyo ajuste con el método de los mínimos cuadrados resulta en los parámetros $\mu=-3.069$ y $\sigma^2=1.436$.

La IFS de las longitudes de cuerdas de estas trayectorias, figura (4.12), genera patrones espaciales similares a los que muestra la IFS en la figura (4.11), lo que indica correlaciones en las longitudes de las cuerdas. En ambos casos las distribuciones de los ángulos de giro son normales.

4.2.2. Distribución tipo ley de potencias

Consideremos el caso hipotético en el que los ángulos de giro se muestrean a partir de una distribución de Lévy $f(\theta) \propto \theta^{-\mu}$ caracterizada con un exponente $\mu=2$. A partir de esta distribución, muestreamos ángulos en el intervalo $[0^\circ, 180^\circ]$, donde la probabilidad de escoger un ángulo cercano a 0° es muy alta, mientras que la ocurrencia de ángulos mayores 45° es casi nula.

La introducción de esta distribución angular en el modelo balístico genera trayectorias cuya distribución de longitudes de cuerdas esta también caracterizada por una ley de potencias, figura (4.14). El ajuste con el método de los mínimos cuadrados a una función de la forma $f(l_c) \propto l_c^{-\mu'}$ resulta en $\mu'=1.352$.

La IFS de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas en este ejemplo, figura (4.15) muestra los patrones triangulares característicos del ruido rosa.

En ambos casos, las distribuciones de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas tienen la misma forma matemática de la distribución angular a partir de la que se muestrea el ángulo de giro. Por lo tanto, el modelo balístico no reproduce trayectorias similares a la mostrada en la figura (4.4). Es posible que esto se deba a que ésta última tiene correlaciones de corto alcance en los ángulos ξ . La introducción de correlaciones en las simulaciones de caminatas de organismos no es una tarea trivial [42], En este caso, el problema involucra el cálculo de las correlaciones entre un número

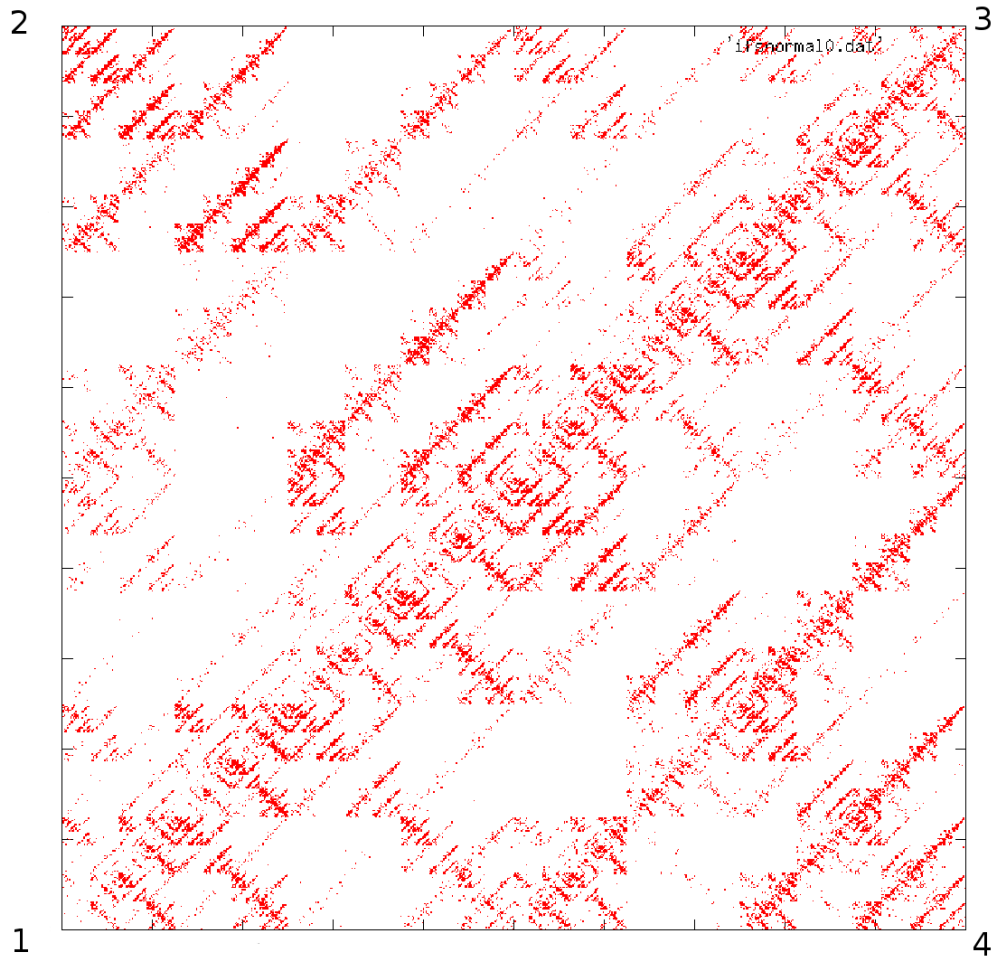


Figura 4.12: IFS de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas con el modelo balístico al muestrear los ángulos de giro $[0^\circ, 180^\circ]$ a partir de una distribución Gaussiana.

infinito de ángulos de giro a partir del movimiento de la termita.

4.3. Análisis del movimiento con el modelo del CRW

El caminante al azar correlacionado (CRW) es el modelo más simple que se puede usar para el análisis de trayectorias que presentan cierta persistencia en la dirección. La distribución de ángulos de giro simétrica indica que la caminata de la termita es persistente y como vimos en la sección (1.3.1) el modelo de CRW es el que toma en cuenta este

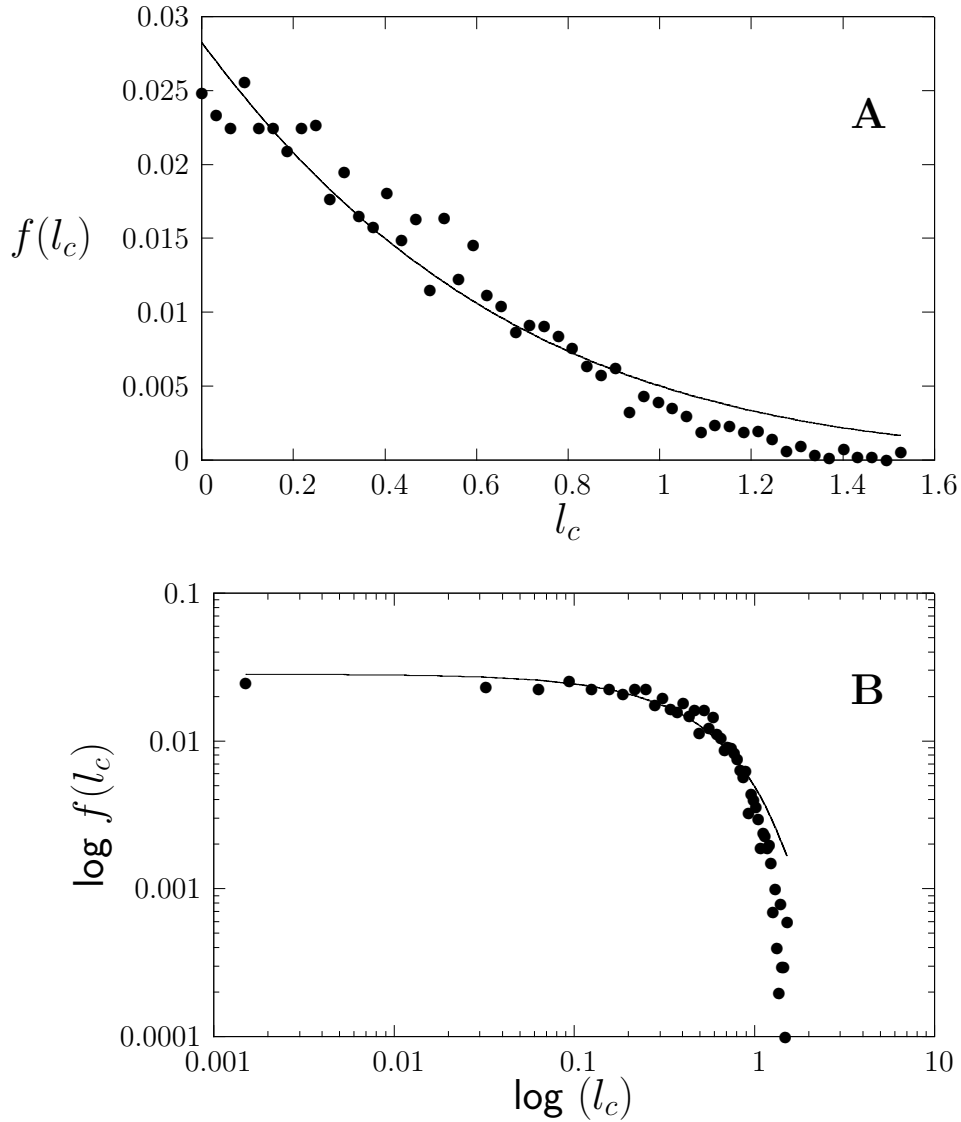


Figura 4.13: **(A)** Distribución de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas con el modelo balístico al muestrear los ángulos de giro a partir de una distribución Gaussiana. **(B)** El ajuste con el método de los mínimos cuadrados indica que los datos están distribuidos siguiendo una distribución Gaussiana con parámetros $\mu=-3.069$ y $\sigma^2=1.436$, (línea continua).

tipo de distribuciones en el movimiento. La teoría desarrollada por Kareiva y Shigesada para el CRW, [6], es útil para obtener las medidas de la dispersión del movimiento real con respecto al movimiento teórico de un caminante al azar correlacionado.

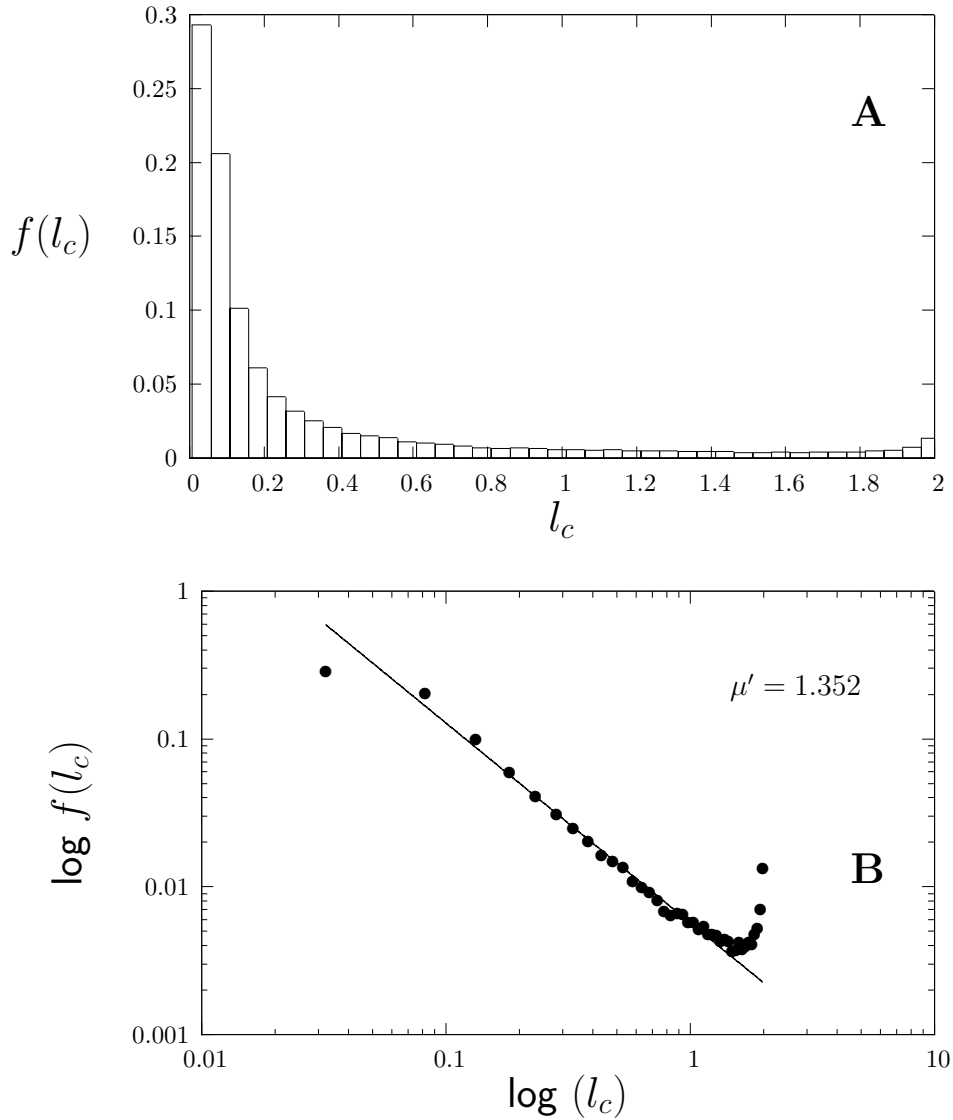


Figura 4.14: (A) Distribución de las longitudes de cuerda (\bullet) de las trayectorias simuladas con el modelo balístico cuando los ángulos de giro se muestrean de una distribución tipo ley de potencias con exponente $\mu = 2$. (B) Escala logarítmica. El mejor ajuste, calculado con el método de los mínimos cuadrados, indica un exponente $\mu' = 1.352$ (línea continua).

Para analizar la caminata de la termita a través del modelo de CRW consideramos 60 trayectorias reales con una duración de 50 segundos. Siguiendo el procedimiento explicado en la sección (1.3.1), calculamos las cantidades mostradas en el cuadro (1.1), con los que parametrizamos las ecuaciones (1.32) y (1.33).

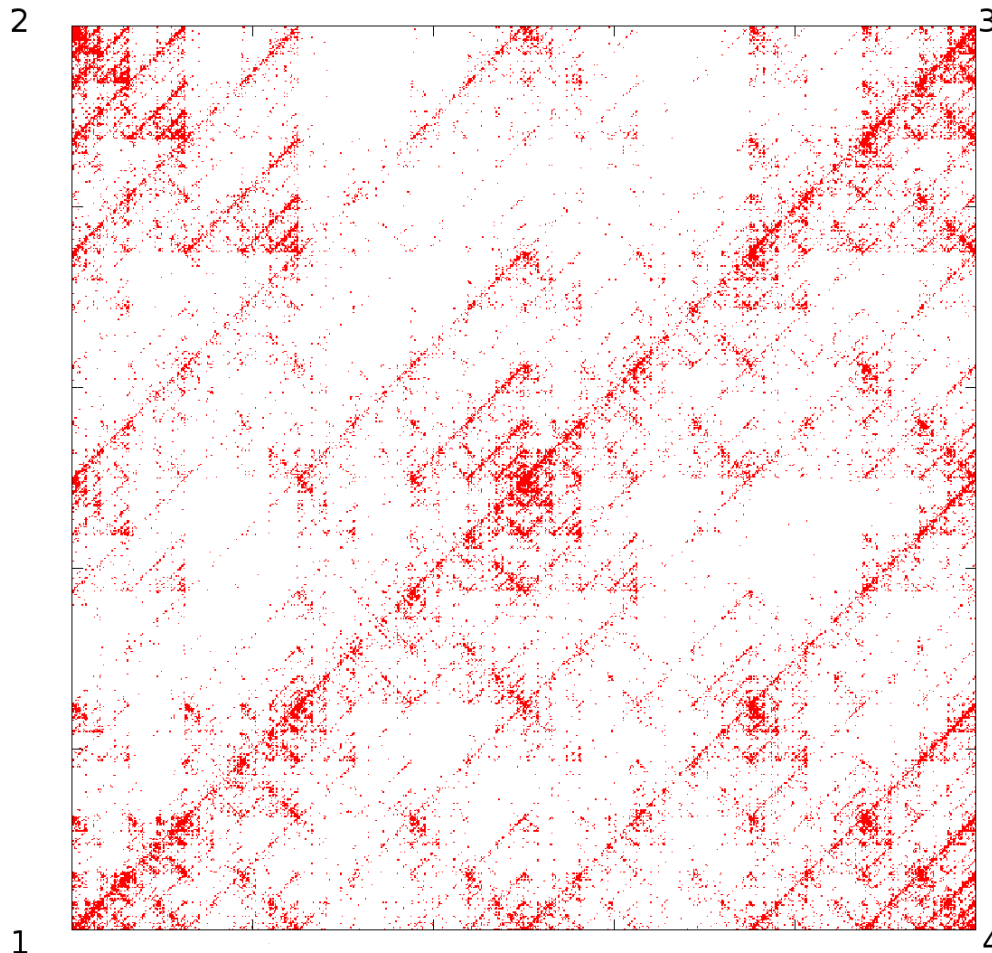


Figura 4.15: IFS generada a partir de las longitudes de cuerda de las trayectorias simuladas con el modelo balístico al muestrear los ángulos de giro de una distribución tipo ley de potencias con exponente de decaimiento $\mu = 2$.

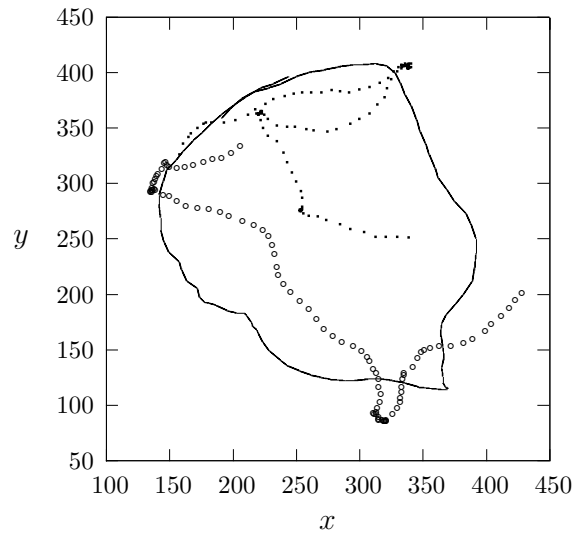
La simetría de la distribución de ángulos de giro en la figura (3.18) y los resultados de las tablas de contingencia, indican que la termita muestra igual probabilidad de girar a la izquierda o a la derecha, por lo tanto, $s \approx 0$. Debido a esto, podemos usar la ecuación (1.33) en lugar de la ecuación (1.32) para el cálculo del NSD.

Finalmente, con la ecuación (1.33) y los resultados en el cuadro (4.1) obtenemos el desplazamiento cuadrático neto esperado de un caminante al azar correlacionado que se mueve de forma semejante a la termita. La figura (4.17) muestra la comparación de los desplazamientos cuadráticos netos obtenidos con la fórmula de Kareiva-Shigesada [6],

Parámetro	Valor
$\langle l \rangle$	5.652
$\langle l^2 \rangle$	51.706
ϵ	0.854
s	-0.017

Cuadro 4.1: Parámetros de la teoría de Kareiva-Shigesada obtenidos con un ensamble de trayectorias de la termita para calcular el desplazamiento cuadrático neto esperado de la misma, si esta siguiera el movimiento de un caminante al azar correlacionado.

Figura 4.16: Ejemplos de trayectorias reales de la termita usadas para calcular el desplazamiento cuadrático neto esperado, dado por la ecuación (1.35) y el predicho por la ecuación (1.32). Cada trayectoria se compone de 100 pasos y tienen una duración total de 50 segundos.



(línea continua) y con la ecuación (1.35) (\bullet). El resultado indica que los datos observados difieren significativamente del modelo CRW.

El decaimiento de los datos observados en la figura (4.17) resulta de la restricción que imponen los bordes del recipiente. Debido a este confinamiento, el modelo de CRW sobre-estima a los datos observados.

En [7] el movimiento de una manada de caribús sedentarios (*Rangifer tarandus*), se ajustó al modelo de caminante al azar correlacionado durante las temporadas anuales en la que el grupo explora un mayor territorio para buscar alimentos. Sin embargo, esto no ocurrió durante la primavera, cuando el hábitat es una tundra y el movimiento está restringido dentro de fronteras. Bajo estas restricciones los ángulos de giro presentan correlaciones positivas y las trayectorias están caracterizadas por rizados secuenciales confinados dentro de las fronteras del territorio.

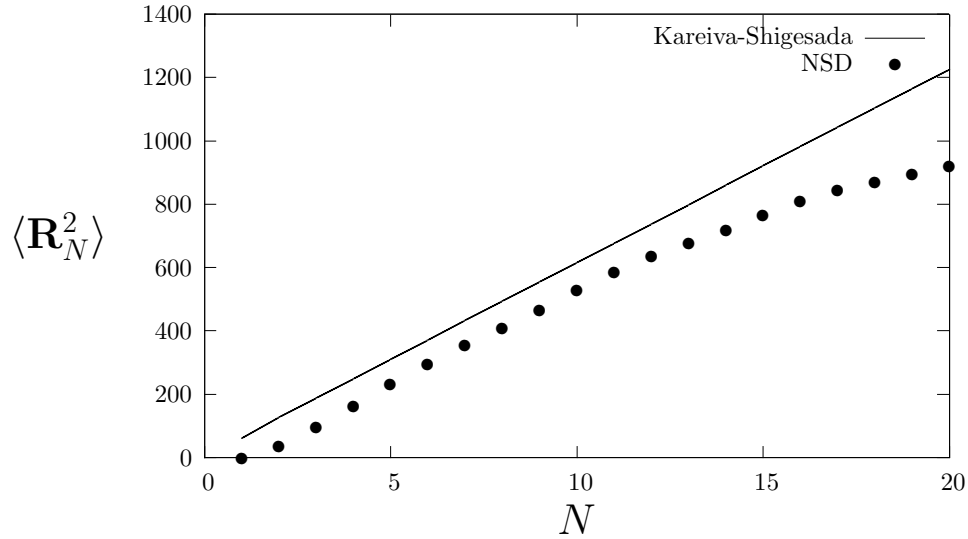


Figura 4.17: Desplazamientos cuadráticos netos esperados $\langle \mathbf{R}_N^2 \rangle$ predichos para un caminante al azar correlacionado con la ecuación (1.33) y el obtenido a partir las trayectorias de la termita. El NSD obtenido a partir de la trayectoria real (\bullet) difiere significativamente del obtenido con el modelo de CRW, (línea continua), el cual sobre-estima los datos del primero.

En este capítulo estudiamos el movimiento de la termita con el modelos balístico y el modelo de caminante al azar correlacionado. En el primer caso, nuestros resultados sugieren la necesidad de introducir correlaciones a ordenes superiores en la selección de los ángulos de giro para simular correctamente las trayectorias de la termita. En el segundo caso, el movimiento de la termita y el movimiento de un caminante al azar correlacionado, difieren significativamente. Los resultados obtenidos en [7] indican que este modelo no es apropiado para modelar el movimiento de organismos restringidos espacialmente.

Conclusiones

Hemos presentado una caminata en dos dimensiones del movimiento de una termita obrera del género *Cornitermes spp.*, cuyo movimiento se realiza en el interior de una arena circular con un diámetro de 20.5 cm sin la presencia de alimentos o agua.

Los datos mostrados en este trabajo corresponden a una realización experimental con una duración de aproximadamente 4 horas de grabación a intervalos de 0.5 segundos. Los resultados presentados tienen implicaciones potenciales en el entendimiento del comportamiento de las termitas obreras. Nuestro interés es conocer si las características observadas en este estudio son una propiedad implícita del organismo o surgen en respuesta al medio ambiente.

El estudio cualitativo de las series temporales de las longitudes de los pasos (l), los ángulos absolutos (ξ) y los ángulos de giro (θ), indica la presencia de correlaciones en la caminata, las cuales caracterizamos con la función de autocorrelación, la función de correlación angular, el exponente de Hurst y las funciones iteradas del sistema.

La función de autocorrelación de las longitudes de los pasos mostró un decaimiento tipo ley de potencias caracterizado por un exponente $\gamma = 0.312$. Esto es consistente con la presencia de correlaciones de largo alcance. El exponente de Hurst mostró la presencia de correlaciones de largo alcance más un comportamiento persistente en la manera en que se escogen las longitudes de los pasos. Las estructuras espaciales mostradas por las funciones iteradas del sistema indican que las correlaciones de largo alcance son débiles y que las correlaciones de corto alcance son fuertes.

La función de correlación angular de ξ detectó correlaciones fuertes de corto alcance. Esto quiere decir que el ángulo en un paso en particular influye en el ángulo seleccionado en un paso posterior dentro de un lapso de 15.577 segundos, con una intensidad que decae exponencialmente

El análisis de los desplazamientos con las funciones de estructura detectó una caminata monofractal, lo cual indica que existen características libres de escala en el movimiento. La dependencia lineal en el tiempo del exponente funcional de momentos indica un comportamiento estadísticamente parecido a un vuelo de Lévy con un índice $\mu = 1.838$. Este resultado caracteriza un movimiento óptimo de la termita mientras explora un medio homogéneo sin la influencia de otros factores, como la presencia de otros

individuos, fuentes de alimentos y agua.

La distribución estadística de las longitudes de los pasos muestra un decaimiento rápido con un máximo secundario alrededor de las longitudes de pasos $l \approx 0.5$ cm. Es posible que el decaimiento sea tipo ley de potencias.

Los resultados de las distribuciones obtenidas para las trayectorias efectuadas cerca del borde del recipiente, ($9.1 \text{ cm} \leq r \leq 10.25 \text{ cm}$) muestran que el máximo secundario de las longitudes de los pasos prácticamente desaparece. Esto indica que el máximo secundario no es resultado de acortar las longitudes de los pasos para evitar colisionar con las paredes del contenedor.

Las trayectorias “libres” ($0 \text{ cm} \leq r < 9.1 \text{ cm}$) muestran un máximo secundario más definido en las longitudes de los pasos. Esto nos permite concluir que este máximo secundario resulta de que las trayectorias ‘libres’ se realizan a una velocidad característica y consecuentemente, existe una distancia máxima que la termita puede recorrer en el intervalo de 0.5 segundos.

Una distribución simétrica de los ángulos de giro es una característica de una caminata persistente y dirigida hacia adelante. La selección de ángulos de giro θ menores que $\pm 90^\circ$ resultan en que el organismo cubra un área más rápidamente, generando una trayectoria en zig-zag, que optimiza el movimiento (comparado con el movimiento generado por un caminante al azar simple). El movimiento de la termita es más efectivo que el movimiento de un caminante al azar simple.

Por otro lado, ángulos de giro θ de $\pm 135^\circ$ y $\pm 180^\circ$ introducen una reversibilidad en el movimiento. Como resultado existe un aumento de la difusión de la caminata y el comportamiento del animal se aleja del de un caminante al azar simple (difusión normal) [23]. Una combinación de una distribución tipo ley de potencias en las longitudes de los pasos y una ley de potencias en los tiempos de espera nos permite caracterizar la difusividad de la caminata como un proceso superdifusivo.

El estudio de la caminata con el modelo del caminante al azar correlacionado indica que el movimiento de la termita no es parecido al movimiento de un CRW. Esto es resultado de las restricciones espaciales impuestas en el experimento [7], ya que en estos casos, el modelo de CRW sobre-estima el desplazamiento cuadrático neto obtenido de la caminata.

El modelo teórico fue diseñado para reproducir las trayectorias de la termita que interactúan directamente con las paredes del recipiente. La trayectoria generada con las posiciones en contacto con el contenedor muestran correlaciones en los ángulos ξ , las cuales se inducen por la forma del recipiente. Estos resultados sugieren la necesidad de tomar en cuenta las correlaciones entre los ángulos ξ para obtener simulaciones de las trayectorias que capturen las propiedades del movimiento real.

La introducción de estas correlaciones es una tarea complicada debido que existe un número infinito de direcciones en las que la caminata puede estar correlacionada. Para

dar continuidad a este trabajo, el siguiente paso es desarrollar un nuevo modelo teórico para entender mejor la dispersión de la termita en un medio ambiente homogéneo. Este modelo debe tomar en cuenta la difusión anómala del proceso y las fuertes correlaciones entre los pasos y los ángulos [42]. Este modelo discreto debe simular trayectorias donde las longitudes de los pasos y los ángulos estén correlacionados de acuerdo a los resultados mostrados en este trabajo. Debido al infinito número de direcciones en las que el movimiento puede estar correlacionado, es necesario discretizar los ángulos de giro y las longitudes de los pasos de tal forma que la simulación del movimiento se efectúe sobre una latiz cuadrada, de manera similar al movimiento del caminante mostrado en el ejemplo en la figura (1.13).

Bibliografía

- [1] Peter Turchin
Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants
Sinauer Associates; 1a. edición (Marzo 1998)
- [2] J. G. Skellam
Random Dispersal in Theoretical Populations
Biometrika, Vol. 38, No. 1/2. (1951), pp. 196-218.
- [3] Albert Einstein
Investigations on the Theory of the Brownian Movement
Dover Publications (Junio 1, 1956)
- [4] Karl Pearson
The Problem of the Random Walk
Nature 72, 294; 318; 342 (1905)
- [5] Eric Renshaw; Robin Henderson
The Correlated Random Walk
Journal of Applied Probability, Vol. 18, No. 2 (1981), pp. 403-414
- [6] P.M. Kareiva and N. Shigesada
Analyzing Insect Movement as a Correlated Random Walk
Oecologia (Berlin) Vol. 56, pp. 234-238 (1983).
- [7] Carita M. Bergman; James A. Schaefer and S.N. Luttich
Caribou Movement as a Correlated Random Walk
Oecologia (2000) Vol. 123, pp. 364-374

- [8] M. F. Shlesinger and J. Klafter
Lévy Walks versus Lévy flights
On Growth and Form, H. E. Stanley and N. Ostrowsky (Eds.) Nijhoff, Dordrecht, 1986
- [9] G. Ramos-Fernández, J. L. Mateos, O. Miramontes, G. Cocho, H. Larralde and B. Ayala-Orozco
Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*)
Behav. Ecol. Sociobiol (2004) Vol. 55, pp. 223-230.
- [10] R.P.D. Atkinson, C. J. Rhodes, D. W. Macdonald and R. M. Anderson
Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals
OIKOS 98:1 (2002).
- [11] A. M. Reynolds
Cooperative random Lévy flight searches and the flight patterns of honeybees
Physics Letters A 354 (2006) pp. 384-388
- [12] Reynolds AM, Frye MA
Free-Flight Odor Tracking in *Drosophila* Is Consistent with and optimal Intermittent Scale-Free Search
Plos-ONE 2(4):e354 (2007)
- [13] A. Meats and J.E. Edgerton
Short- and long-range dispersal of the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* and its relevance to invasive potential, sterile insect technique and surveillance trapping
Australian Journal of Experimental Agriculture, 2008, **48**, 1237-1245
- [14] Adam G. Guy, David A. Bohan, Stephen J. Powers and Andrew M. Reynolds
Avoidance of conspecific odour by carabid beetles: a mechanism for the emergence of scale-free searching patterns
Animal Behaviour, 2008, 76, 585-591
- [15] G.M. Viswanathan, V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, E.J. Murphy, P.A. Prince, H.E. Stanley
Lévy flight search patterns of wandering albatrosses
Letters to Nature, Vol. 381, pp. 413-415.

- [16] Andrew M. Edwards, Richard A. Phillips, Nicholas W. Watkins, Mervyn P. Freeman, Eugene J. Murphy, Vsevolod Afanasyev, Sergey V. Buldyrev, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, H. Eugene Stanley & Gandhimohan M. Viswanathan
Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer
Letters to Nature, Vol. 449, pp. 1044-1048 (25 October 2007)
- [17] Denis Boyer, Octavio Miramontes, Gabriel Ramos-Fernández
Evidence for biological Lévy flights stands
arXiv:0802.1762v1 [q-bio.PE]
- [18] David W. Sims, Emily J. Southall, Nicolas E. Humphries, Graeme C. Hays, Corey J. A. Bradshaw, Jonathan W. Pitchford, Alex James, Mohammed Z. Ahmed, Andrew S. Brierley, Mark A. Hindell, David Morritt, Michael K. Musyl, David Righton, Emily L. C. Shepard, Victoria J. Wearmouth, Rory P. Wilson, Matthew J. Witt & Julian D. Metcalfe
Scaling laws of marine predator search behaviour
Letters to Nature 451, pp. 1098-1102 (28 February 2008)
- [19] G.M. Viswanathan, S.V. Buldyrev, S. Havlin, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo H.E. Stanley
Optimizing the success of random searches
Nature Vol. 401 pp. 911-914, (1999).
- [20] A. M. Reynolds
Optimal scale-free searching strategies for the location of moving targets: New insights on visually cued mate location behavior in insects
Physics Letters A 360 (2006) 224-227.
- [21] Helen Bailey and Paul Thompson
Quantitative analysis of bottlenose dolphin movement patterns and their relationship with foraging
Journal of Animal Ecology (2006), **75**, 456-465
- [22] François G. Schmitt, Laurent Seuront
Multifractal random walk in copepod behavior
Physica A 301 (2001) pp. 357-396

- [23] Niko Komin, Udo Erdmann and Lutz Schimansky-Geier
Random Walk Theory Applied to Daphnia Motion
Fluctuation and Noise Letters Vol. 4, No.1 (2004) pp. L151-L159
- [24] Clément P. Dumont, John H. Himmelman, Shawn M.C. Robinson
Random movement pattern of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*
Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340 (2007) 80-89
- [25] H. Neumeister, C. J. Cellucci, P. E. Rapp, H. Korn and D. S. Faber
Dynamical analysis reveals individuality of locomotion in goldfish
The Journal of Experimental Biology 207, pp. 697-708
- [26] Frederic Bartumeus, M.G.E. Da Luz, G.M Viswanathan and J. Catalan
Animal Search Strategies: A Quantitative Random Walk Analysis
Ecology **86**(11), pp. 3078-3087 (2005)
- [27] Joshep Klafter and Igor M. Sokolov
Anomalous diffusion spreads its wings
Physics World, August 2005, pp. 29-32
- [28] Wolfgang Paul and Jörg Baschnagel
Stochastic Processes: From Physics to Finance
Springer; 1a. edición (Marzo 7, 2000)
- [29] Barry D. Hughes
Random Walks and Random Environments: Volume 1: Random Walks
Oxford University Press, EUA (Mayo 18, 1995)
- [30] Louis Bachelier
Théorie de la spéculation
Annales Scientifiques de l'École Normale Supérieure 3(17): 21-86
- [31] Sidney Redner
A Guide to First-Passage Processes
Cambridge University Press

- [32] Erich Zauderer
Partial Differential Equations of Applied Mathematics
(Pure & Applied Mathematics: A Wiley-Interscience Series of Texts, Monographs & Tracts)
Wiley-Interscience; 3a. edición (Agosto 4, 2006)
- [33] Robert Brown
A brief account of microscopical observations made in the months of June, July and August, 1827, on the particles contained in the pollen of plants; and on the general existence of active molecules in organic and inorganic bodies
Edinburgh new Philosophical Journal (pp. 358-371), July-September, 1828
<http://www.damtp.cam.ac.uk/user/gold/pdfs/teaching/Brownian.pdf>
- [34] Mark Haw
Einstein's random walk
Physics World (pp. 19-22), Enero (2005)
- [35] Frederick Reif
Fundamentals of Statistical and Thermal Physics
McGraw-Hill Science/Engineering/Math; 1a. edición (Junio 1, 1965)
- [36] R. K. Pathria
Statistical Mechanics
Butterworth-Heinemann; 2a. edición (Julio 23, 1996)
- [37] Jean-Philippe Bouchaud and Antoine Georges
Anomalous diffusion in disordered media: statistical mechanisms, models and physical applications
Physics Reports (Review section of Physics Letters) 195 Nos. 4 & 5 (1990) 127-293
North Holland
- [38] Andrea Gabrielli, Francesco Sylos Labini, M. Joyce, Luciano Pietronero
Statistical Physics for Cosmic Structures (Lecture Notes in Physics)
Springer; 1a. edition (Diciembre 22, 2004)

- [39] Frederic Bartumeus, M. G. E. da Luz, G. M. Viswanathan, and J. Catalan
Animal search strategies: A quantitative random-walk analysis
Ecology (2005) 86, pp. 3078-3087.
Disponible en línea: Ecological Archives E086-168-A1
<http://www.esapubs.org/archive/ecol/E086/168/>
- [40] Jonh A. Byers
Correlated Random Walk Equations of Animal Dispersal Resolved by Simulation
Ecology, Vol. 82, No. 6 (2001), pp. 1680-1690
- [41] T. O. Crist; D. S. Guertin; J. A. Wiens; B. T. Milne
Animal Movement in Heterogeneous Landscapes: An Experiment with Eleodes Beetles in Shortgrass Prairie
Functional Ecology, Vol. 6, No. 5. (1992), pp. 536-544.
- [42] Simona Hapcaa, John W. Crawforda, Keith MacMillanb, Mike J. Wilsonb, Iain M. Younga
Modelling nematode movement using time-fractional dynamics
Journal of Theoretical Biology 248 (2007), pp. 212-224
- [43] Simon Benhamou
An Olfactory Orientation Model For Mammals' Movements in Their Home Ranges
J. theor. Biol. (1989) 139, pp. 379-388
- [44] C. E. McCulloch; M. L. Cain
Analyzing Discrete Movement Data as a Correlated Random Walk
Ecology, Vol. 70, No. 2. (1989), pp. 383-388.
- [45] Michael L. Cain
Models of Clonal Growth in *Solidago altissima*
The Journal of Ecology, Vol. 78, No. 1. (1990), pp. 27-46.
- [46] Eric R. Weeks, T. H. Solomon, Jeffrey S. Urbach and Harry L. Swinney
Observation of Anomalous Diffusion and Lévy Flights
Lévy Flights and Related Topics in Physics
Proceedings of the International Workshop Held at Nice, France. 27-30 June 1994.
M.F. Shlesinger, G. M. Zaslavsky and U. Frish (Eds.)

- [47] Benoit B. Mandelbrot
The Fractal Geometry of Nature
W. H. Freeman (1983)
- [48] J. P. Bouchaud
More Lévy Distributions in Physics
Lévy Flights and Related Topics in Physics
Proceedings of the International Workshop Held at Nice, France. 27-30 June 1994.
M.F. Shlesinger, G. M. Zaslavsky and U. Frish (Eds.)
- [49] C. Budde, D. Prato, M. Ré
Superdiffusion in decoupled continuous time random walks
Physics Letters A 283 (2001) pp. 309-312
- [50] D. Boyer, G. Ramos-Fernández, O. Miramontes, J. L. Mateos, G. Cocho, H. Larralde, H. Ramos, F. Rojas
Scale free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment
Proceedings: Biological Sciences, pp. 2005.3462 (2006)
- [51] E.R. Weeks, H.L. Swinney
Random walks and Lévy flights observed in fluid flows
Springer Verlag 1998. <http://chaos.ph.utexas.edu>.
- [52] Chapman SC, Hnat B, Rowlands G, Watkins NW
Scaling collapse and structure functions: identifying self-affinity in finite length time series
Nonlinear Processes in Geophysics 12:767-774 (2005)
- [53] O. Miramontes and O. De Souza
The Nonlinear Dynamics of Survival and Social Facilitation in Termites
J. Theor. Biol. (1996) 181, pp. 373-380.
- [54] E. O. Wilson
Sociobiology: The New Synthesis
Harvard University Press (1975)
- [55] Robert K. Swihart and Norman A. Slade
Testing for independence of observations in animal movements
Ecology 66(4), 1985, pp. 1176-1184

- [56] Robert K. Swihart and Norman A. Slade
Testing for independence of observations in animal movements
Ecology, 66(4), 1985, pp. 1176-1184
- [57] Inma Estevez, Mary C. Christman
Analysis of the movement and use of space of animals in confinement: The effect of sampling effort
Applied Animal Behaviour Science 97 (2006) 221-240
- [58] C. Perazzo, E. Fernandez and P. Willshaw
Procesamiento de señales imágenes: teoría y aplicaciones: Determinación de correlaciones a largo plazo utilizando DFA
National Technological University (2004), Buenos Aires, Argentina
- [59] Shane R. De Solla, Russell Bonduriansky and Ronald J. Brooks
Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home ranges estimates
Journal of Animal Ecology 1999, **68**, 221-234
- [60] Christopher Chatfield
The analysis of time series
Chapman & Hall/CRC; 6a. edición (Julio 29, 2003)
- [61] Udo Erdmann, Werner Ebeling, Lutz Schimansky-Geier, Anke Ordemann, Frank Moss
Active Brownian Particle and Random Walk Theories of the Motion of Zooplankton: Application to Experiments with Swarms of Daphnia
arXiv:q-bio/0404018v2 [q-bio.PE]
- [62] Rafael L. Bras, Ignacio Rodríguez-Iturbe
Random Functions and Hidrology
Dover Publications (Febrero 9, 1994)
- [63] Rosario N. Mantegna, H. Eugene Stanley
An Introduction to Econophysics: Correlations and Complexity in Finance
Cambridge University Press (Noviembre 1, 1999)

- [64] T. Gisiger
Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism?
Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 76 (2001), pp. 161-209
- [65] C. X. Yu, M. Gilmore, W.A. Peebles and T.L. Rhodes
Structure function analysis of long correlations in plasma turbulence
Physics of Plasmas, Vol. 10, No. 7 (Julio 2003) pp. 2772-2779
- [66] Lutz Schimansky-Geier, Udo Erdmann and Niko Komin
Advantages of hopping on a zig-zag course
Physica A **351**, 51-59
- [67] M.E.J. Newman
Power Laws, Pareto distributions and Zipf's law
Contemporary Physics, Vol. 46, No. 5, 323-351
- [68] Niko Komin, Udo Erdmann and Lutz Schimansky-Geier
Random Walk Theory Applied to Daphnia Motion
Fluctuation and Noise Letters **Vol. 4, No. 1**, L151-L159
- [69] M. P. Allen and D. J. Tildesley
Computer Simulation of Liquids
Oxford University Press, (1989)