



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MAESTRÍA EN CIENCIAS (FÍSICA).
INSTITUTO DE FÍSICA.

**CAMINATAS ALEATORIAS CON MEMORIA:
UN MODELO SIMPLE PARA EL FORRAJE ANIMAL.**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS.

PRESENTA:
EDGAR ANUAR SÁNCHEZ HERNÁNDEZ.

TUTOR PRINCIPAL: DR. DENIS PIERRE BOYER.
INSTITUTO DE FÍSICA.

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:
DR. ISAAC PÉREZ CASTILLO.
INSTITUTO DE FÍSICA.
DR. DAVID PHILIP SANDERS.
FACULTAD DE CIENCIAS.

Ciudad Universitaria, Cd. Méx. JUNIO, 2016.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE FÍSICA

CAMINATAS ALEATORIAS CON
MEMORIA: UN MODELO SIMPLE PARA
EL FORRAJE ANIMAL

TESIS PRESENTADA POR EDGAR ANUAR SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS (FÍSICA)
BAJO LA SUPERVISIÓN DE DR. DENIS BOYER

2016

Departamento de Sistemas Complejos

Agradecimientos

Agradezco sinceramente...

- A mis padres por su apoyo constante e incondicional para continuar con mi preparación profesional y por sus sabios consejos durante todo este trayecto.
- A mis amigos de la licenciatura en la UAM-Iztapalapa y del posgrado en el Instituto de Física por su amistad y por compartir su pasión por la ciencia.
- A mis tutores. Al Dr. Denis Boyer por su paciencia y entusiasmo al dirigir este proyecto; a los doctores Dr. David Sanders y Dr. Isaac Pérez por su tiempo y sugerencias para mejorar este trabajo.
- A todos mis profesores que me impartieron cursos en el Instituto de Física y que me motivaron a interesarme por temas tan variados e importantes en la ciencia. Los doctores Dr. Rolando Castillo, Dr. Alberto Robledo, Dr. Octavio Miramontes y Dr. José Luis Mateos.
- Al CONACYT y a la UNAM por permitirme realizar mis estudios de posgrado en las mejores condiciones posibles.

La elaboración de este proyecto fue financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (beca de maestría CONACYT, México) y por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (beca PAPIIT, UNAM).

Índice general

Agradecimientos	2
1. Introducción	5
2. Antecedentes	8
2.1. Estudios empíricos y teóricos	8
2.2. Modelos físico-matemáticos	11
2.2.1. Búsqueda aleatoria	12
2.2.2. Modelos con memoria	14
3. Presentación del Modelo	17
3.1. Construcción del Modelo	18
3.1.1. Caminatas aleatorias con memoria en una red discreta no- homogénea	18
3.1.2. Experimentos numéricos	26
3.2. Métodos	29
3.2.1. Solución numérica exacta	30
3.2.2. Simulaciones de Monte Carlo	30
4. Resultados	33
4.1. Experimento 1	33
4.1.1. Memoria perfecta	34
4.1.2. Memoria con decaimiento temporal	40
4.2. Experimento 2	42

5. Conclusiones	56
6. Apéndices	59
6.1. Deducción del comportamiento asintótico de $M_2(t)$ para caminata con memoria perfecta.	59
6.2. Deducción de la ecuación para $M_2(t)$ con una inhomogeneidad	60
6.3. Generador de números aleatorios.	62
Bibliografía.....	66

Capítulo 1

Introducción

El forrajeo animal es el fenómeno en el cual los animales buscan y procesan alimentos de manera individual o colectiva. Desde el punto de vista biológico, el objetivo de esta actividad es obtener la energía necesaria para sobrevivir y realizar otras actividades primordiales, como reproducirse, y así prevalecer como especie. Estudiar el forrajeo es importante ya que permite que los ecosistemas sean diversos y estables. El forrajeo está relacionado con otros conceptos biológicos, como evolución y cadenas tróficas, que son necesarios de entender para, por ejemplo, evitar la extinción de algunas especies o incluso erradicar alguna de éstas (e.g. un virus). Por estas razones el forrajeo ha sido de mucho interés científico desde hace décadas en la Biología. El interés de la Física y las Matemáticas hacia estos sistemas se debe, entre otros factores, al hecho de que el primer modelo propuesto para el forrajeo, o modelo nulo, fueron las caminatas aleatorias simples, las cuales sirven en física como modelo del movimiento Browniano de partículas inertes inmersas en un fluido [1–3].

En general, lo que se pretende al estudiar el forrajeo es comprender las razones biológicas y los mecanismos que generan ciertos comportamientos observados [4]. En particular entender los patrones estadísticos de las trayectorias que siguen los animales. Existen muchos factores que pueden determinar o afectar el comportamiento de un animal y, por lo tanto, sus estrategias de forrajeo. Algunos ejemplos de dichos factores son las capacidades cognitivas del animal, la información que dispone de su entorno, su interacción con éste y con otras especies, densidad local de depredadores, así como la disponibilidad y distribución espacial de recursos, etc.

El problema de forrajeo se ha abordado desde posturas empíricas así como teóricas. Una forma teórica de estudiar el forrajeo es proponer modelos matemáticos simplificados que definan reglas de movimiento para los animales, basadas en los estudios empíricos disponibles. Una vez construido cierto modelo, se pueden obtener valores de sus parámetros mediante el análisis de datos y se pueden calcular algunas de sus consecuencias para finalmente comparar con nuevas observaciones o estudios [5, 6].

En Física estadística, los modelos matemáticos han sido de gran utilidad pues han permitido comprender cualitativamente características esenciales de los sistemas de estudio, al proponer hipótesis simples. Un claro ejemplo [7] es el modelo de Einstein para un sólido con el cual, bajo hipótesis que simplifican el tratamiento matemático, obtiene el comportamiento cualitativo correcto de la capacidad calorífica. Es éste el espíritu que se desea seguir en el trabajo presente.

En este caso el sistema de estudio es un ecosistema simple. Éste consiste de un entorno, el cual contiene bancos de alimento distribuidos de forma dada, y de una especie que puede consumir los recursos del ambiente. Es claro que en la realidad un ecosistema es un sistema más complejo que consta de muchos componentes: varias especies tanto de animales como de plantas que interactúan típicamente de manera no lineal entre ellos. Sin embargo, bajo el paradigma de la modelación matemática, el objetivo de este trabajo es simplificar el sistema hasta el punto de conservar los elementos más esenciales de éste. Como consecuencia de esto, la información que podamos obtener del modelo será aproximada y en la mayoría de los casos cualitativa.

El modelo que se presenta aquí no pretende ser exhaustivo sino que se enfoca en una pregunta específica: ¿cuál podría ser una estrategia óptima de forrajeo para un animal que se encuentra en un ambiente con recursos efímeros (i.e. con tiempo de vida finito)? Este modelo está basado en caminatas aleatorias simples e introduce modificaciones como la capacidad del caminante de memorizar sitios visitados y el ambiente está compuesto de sitios vacíos y sitios con recursos de duración y tamaños (o riqueza) variable.

Veremos que el modelo propuesto en esta tesis implica que para que el caminante sea un explotador eficiente de recursos, es necesario que tenga memoria (con movimientos no completamente azarosos) pero también que olvide información con

el paso del tiempo. Es decir es necesario que exista un balance entre la exploración del espacio (forrajeo global extensivo) y la explotación de recursos (forrajeo local intensivo). En general dicho balance es fundamental para entender comportamientos cognitivos en varios niveles, desde forrajeo hasta aprendizaje social [8]. Además mostraremos que existe un tipo particular de tipo de decaimiento de memoria, con el cual el caminante es un explotador robusto ante muchas dinámicas del ambiente.

En el capítulo 2 se revisan trabajos previos en los contextos de la biología y de la física, que motivan el modelo propuesto en este trabajo. El capítulo 3 presenta el modelo de manera detallada y los resultados obtenidos se presentan en el capítulo 4. Finalmente en el capítulo 5 se exponen las conclusiones.

Capítulo 2

Antecedentes

En este capítulo se motivan, desde el punto de vista biológico así como desde el punto de vista físico y matemático, el problema de estudio y el modelo que se propone en esta tesis. Se revisan de manera breve estudios tanto de origen empírico y experimental como modelos matemáticos simples que se aproximan a la descripción del fenómeno que estamos interesados: el uso de la memoria en el forrajeo animal.

En la primera sección se describen algunos trabajos previos realizados desde la perspectiva de la biología, éstos son tanto experimentales como teóricos (i.e. modelos propuestos específicamente para estudiar el forrajeo). En la segunda sección hablaremos sobre modelos matemáticos simples desde una perspectiva de la física. Éstos, más que buscar reproducir exactamente los resultados experimentales, tratan de obtener características cualitativas relevantes del forrajeo animal, como el fenómeno de difusión anómala o el uso heterogéneo del espacio por animales.

2.1. Estudios empíricos y teóricos

En ecología la movilidad y el forrajeo animal han sido ampliamente estudiados desde la década de los sesentas (e.g. [9]). Algunos de los paradigmas teóricos tradicionales con los cuales se han abordado estos problemas incluyen problemas de optimización, donde se explora la eficacia de distintas estrategias de búsqueda para optimizar algunas cantidades que miden la aptitud animal (e.g. ganancia de energía, capacidad de sobrevivir o de reproducirse) [10–13]. Otro paradigma, relacionado con

el anterior, es el movimiento aleatorio. Éste se caracteriza por abordar el problema de forrajeo mediante descripciones fenomenológicas de las trayectorias de movimiento y mediante modelos nulos basados en caminatas aleatorias Markovianas y difusión simple. Estos modelos se han inspirado en la Física del movimiento Browniano observado en partículas inertes.

Recientemente ha resurgido el interés en investigar el forrajeo animal debido a la creciente tecnología disponible para rastrear y registrar movimientos tanto de animales como de humanos. Ésto a su vez presenta nuevos retos [14], tales como detectar fases de movimiento (e.g. forrajeo, exploración, migración, evitar un depredador, etc.) a partir de la enorme cantidad de datos recolectados, así como entender los factores medioambientales que afectan el movimiento de animales (e.g. monos, bisontes, ciervos, entre otros). Los estudios empíricos también motivan al surgimiento de nuevas preguntas y por lo tanto de nuevos paradigmas y teorías que van más allá de la difusión simple. Para lograr mayor realismo y utilidad, los paradigmas futuros deben tomar en cuenta ciertas capacidades cognitivas que tienen muchos organismos vivos, por ejemplo los distintos tipos de memoria de los animales (memoria espacial, temporal, de cualidades, etc. [15, 16]) y sus efectos en el forrajeo, o su capacidad de procesar información del medio ambiente para tomar decisiones en el futuro.

Dentro de las preguntas fundamentales del forrajeo están comprender las razones y mecanismos mediante los cuales los animales se trasladan de un punto a otro de manera habitual, dando lugar a la formación de ámbitos hogareños, es decir, áreas (estacionarias o móviles) relativamente acotadas dentro de las cuales los animales realizan la mayor parte de sus actividades normales de búsqueda de alimento, apareamiento y cuidado de sus crías [17–19]. Ésta es una propiedad de las trayectorias de animales y es incompatible con la difusión Browniana libre o caminatas aleatorias simples, en donde no aparecen trayectorias acotadas.

Uno de los estudios que abordan estas preguntas es el de Merkle *et al.* [15] en el que, analizando el movimiento de búfalos libres (*Bison bison*), observaron que éstos recuerdan información importante de sitios con alimento (prados), tales como su ubicación y calidad. Además usan dicha información para moverse hacia prados de mayor rentabilidad. También encontraron que los búfalos se mueven hacia prados rentables previamente visitados, sobretodo después de entrar a una zona con alimen-

to de calidad relativamente pobre (respecto a su experiencia reciente). Esto revela una relación importante entre el uso de la memoria y la optimización de ganancia de energía. Dicha estrategia es uno de los primeros mecanismos, respaldados empíricamente, que puede explicar el uso restringido del espacio en animales y apoya las predicciones de algunos modelos de movimiento basados en memoria (e.g. Gautestad y Mysterud [20]).

Por otro lado Seidel y Boyce [21] analizaron los movimientos de ciervos comunes (*Cervus elaphus*) dentro de sus ámbitos hogareños, en particular sus patrones de retorno a sitios con alimento. Encontraron que los ciervos regresan de manera regular a sitios con alimento previamente visitados, en promedio después de 15.4 días. Dicho comportamiento es motivado por la preferencia hacia sitios con mayor valor, es decir sitios cercanos, de utilidad¹ alta y que hayan sido visitados recientemente. Además, características como la productividad del sitio, las irregularidades del terreno circundante y su proximidad a carreteras también afectan la probabilidad de retorno a dichos sitios. Estos resultados revelan que en vez de seguir un movimiento regido únicamente por un proceso difusivo azaroso, los ciervos también realizan movimientos dirigidos hacia sitios con valor alto. Esto a su vez muestra que el modelo de Van Moorter et al. [22], el cual fue uno de los primeros en proponer que la memoria puede ser un mecanismo para la formación de ámbitos hogareños, caracteriza de manera acertada aspectos claves del forrajeo en ciervos.

Con esta evidencia ha surgido la necesidad de obtener modelos que encapsulen las características esenciales del forrajeo y reproduzcan estadísticamente las propiedades de las trayectorias que se observan (como retornos preferenciales y uso restringido del espacio). Para ésto los modelos de Vergara, et al. [23] y de Bracis, et al. [24] desde el punto de vista biológico obtienen resultados importantes al considerar un ambiente dinámico. Encuentran que conforme el ambiente se fragmenta el tamaño del ámbito hogareño aumenta [23] y que el uso de la memoria conduce casi siempre a una mejora en el éxito de forrajeo [24]. Sin embargo estos modelos, aunque muy realistas biológicamente, son demasiado elaborados como para ser solubles matemáticamente. La única forma de estudiarlos es realizando simulaciones con computadora, debido a que incluyen muchos parámetros y reglas (ecuaciones) para la dinámica tanto de los

¹Utilidad en el sentido económico, i.e. una medida de la preferencia o valor subjetivo por algo.

animales como del medio ambiente. En modelos de este tipo es complicado distinguir el efecto de cada parámetro sobre los resultados. Además, éstos están expuestos a ser altamente sensibles a pequeñas variaciones en los parámetros e incluso poco robustos.

Es aquí donde pueden intervenir los físicos y matemáticos para obtener modelos mínimos que retengan las partes esenciales del movimiento animal (e.g. combinación entre exploración azarosa y retornos preferenciales) con el objetivo de entender cualitativamente el origen de propiedades como difusión lenta y uso restringido del espacio.

2.2. Modelos físico-matemáticos

Este tipo de modelos intentan incorporar mecanismos simples que puedan reproducir características del movimiento animal. Por ejemplo, las distribuciones tipo ley de potencias en las longitudes de pasos observadas en muchas especies pueden ser entendidas como procesos de Lévy [10, 25, 26]. Además, los modelos simples pueden servir para entender algunas funciones biológicas de dichos mecanismos, como incrementar las capacidades de supervivencia (e.g. maximizar ganancia de energía o eficiencia de exploración del espacio por unidad de tiempo).

Para estudiar la movilidad y forrajeo en estos modelos, se utiliza el concepto de difusión. En física la difusión es el transporte de moléculas de cierta sustancia inmersa en un fluido, de zonas con mayor concentración de ésta a zonas con menor concentración. Para caracterizar la difusión se utiliza, por ejemplo, el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$ o MSD por sus siglas en inglés (Mean Squared Displacement) que está definido como el segundo momento de la distribución de probabilidad de la posición de una molécula de sustancia en el fluido. En el caso del forrajeo se utilizará el MSD de forma análoga utilizando la distribución de posiciones de un animal.

En física cuando se estudia el movimiento Browniano se observa que las partículas se difunden con un MSD de la forma $M(t) \propto t$, a este tipo de difusión se le denomina normal. En otros sistemas el MSD puede evolucionar más rápido o más lento que la difusión normal, en estos casos el tipo de difusión se denomina anómalo.

Esta sección se divide en dos partes, la primera revisa algunos modelos en el contexto del problema de búsqueda aleatoria y la segunda se enfoca en los pocos

modelos existentes que introducen una memoria del caminante.

2.2.1. Búsqueda aleatoria

El problema de búsqueda aleatoria en general ha sido de mucho interés en distintas áreas, desde problemas matemáticos de optimización hasta aplicaciones en el contexto de rescate de náufragos. En particular se ha utilizado para modelar la movilidad y forrajeo animal bajo las suposición [11] de que los animales tienden a optimizar su éxito de forrajeo (e.g. minimizar un tiempo de búsqueda para encontrar una presa o maximizar el número de sitios visitados en un área dada y tiempo dado [27]). A menudo también se hace la suposición de que los desplazamientos consecutivos son independientes entre sí (caminatas Markovianas) o débilmente correlacionados (caminatas aleatorias correlacionadas o CRW por sus siglas en inglés: correlated random walks [28]).

El problema en cuestión consiste en hallar, dado un modelo, los parámetros óptimos para encontrar en un tiempo mínimo objetivos fijos distribuidos al azar. La gran mayoría de los modelos propuestos se basan en caminatas aleatorias Markovianas, entre éstos se encuentran las caminatas de Lévy [10], caminatas intermitentes [12, 13] y caminatas simples con reinicio al origen [29, 30]. A continuación se describen los detalles de cada una de éstos.

Basados en evidencia de que la distribución de longitudes de pasos en la movilidad de algunos animales es de tipo ley de potencias (i.e. parecen llevar a cabo caminatas de Lévy), Viswanathan *et al.* [10] proponen un modelo, en una o dos dimensiones espaciales, donde la distribución de longitudes de pasos está caracterizada por $p(l_j) \sim l_j^{-\mu}$ y el caminante se rige por dos reglas: 1) si existe un objetivo dentro del ‘alcance visual’ r_v del caminante, entonces éste se mueve en línea recta hacia dicho objetivo y 2) en caso contrario el caminante elige una dirección al azar isotrópicamente y una distancia l_j con distribución $p(l_j)$ y se mueve a velocidad constante con dicha información. Si en el trayecto no encuentra ningún objetivo, el caminante se detiene después de recorrer la distancia l_j y escoge otra dirección y otra distancia l_{j+1} para volver a moverse. Si la búsqueda es exitosa, se detiene y se mueve hacia el objetivo encontrado siguiendo la regla 1. Cuando los objetivos pueden revisitarse y están distribuidos aleatoriamente en el espacio con una densidad

baja, los autores encuentran que es posible maximizar en número de encuentros con objetivos por unidad de tiempo (o de distancia recorrida) si $\mu = 2$. Desde un punto de vista biológico la distribución de Lévy es ventajosa debido a que el número de sitios distintos visitados es mucho mayor para un caminante de Lévy que para un caminante Browniano, es decir los animales que realizan caminatas de Lévy exploran el espacio de manera menos redundante. Al mismo tiempo, los caminantes de Lévy pueden también explorar localmente el espacio y encontrar objetivos cercanos. Como consecuencia encuentran más rápido los objetivos.

Otro modelo similar es el de Bénichou *et al.* [12, 13]. En este modelo el caminante puede estar en uno de dos comportamientos: una fase de búsqueda, que representa al animal utilizando sus órganos sensoriales para buscar cuidadosamente, la cual se modela mediante difusión normal; y una fase de reubicación, durante la cual el caminante se mueve balísticamente sin la capacidad de detectar objetivos. El caminante puede alternar aleatoriamente entre estas dos fases con distintas tasas: f_1 para pasar de búsqueda a reubicación y f_2 para pasar de reubicación a búsqueda. Resulta que se puede minimizar el tiempo de primer encuentro entre el caminante y un objetivo si dichas tasas se relacionan entre ellas mediante expresiones tipo ley de potencias. La correspondencia de dicha predicción con datos experimentales, realizada por los autores, sugiere que una amplia variedad de especies minimiza su tiempo de búsqueda de acuerdo a este modelo.

Un modelo adicional que aborda el problema de búsqueda aleatoria es el de Evans y Majumdar [29, 30], el cual consiste en un objetivo fijo ubicado a cierta distancia del origen y un caminante aleatorio simple que se reinicia estocásticamente al origen con tasa constante r . La idea de este modelo es que si el caminante realiza un trayecto difusivo sin encontrar al objetivo, el hecho de reiniciarse le da otra oportunidad (i.e. incrementa la probabilidad) de encontrarlo. En este modelo el tiempo promedio de primer encuentro con el objetivo cambia drásticamente, con respecto a la variable r , pasando de infinito (para $r = 0$ o caminatas aleatorias simples) a un valor finito (cuando $r \neq 0$). Además existe un valor óptimo de la tasa r con la cual dicho tiempo es mínimo.

2.2.2. Modelos con memoria

A diferencia de los modelos de la subsección anterior, en el contexto de la movilidad animal uno de los componentes principales debe ser el uso de información previa para tomar decisiones futuras (ver sec. 2.1). Esto se puede introducir mediante correlaciones entre los pasos del caminante. Dichas correlaciones pueden tener consecuencias importantes, como dar lugar a procesos de difusión anómalos. Es por eso que en esta subsección se revisan brevemente algunos modelos existentes basados en caminatas aleatorias no-Markovianas, propiedad que se debe al uso de la memoria por el caminante. Cabe mencionar que muy pocos de estos modelos son analíticamente solubles.

Es de importancia revisar primero algunos modelos introducidos en el contexto de la movilidad humana. Dos de las características notables de los patrones de movilidad humana son la difusión ultra-lenta (que se entiende por un crecimiento logarítmico en el tiempo del desplazamiento cuadrático medio) y anomalías tales como la aparición de distribuciones tipo ley de potencias tanto en los tiempos de espera como en el tamaño de los pasos (saltos) [31]. Uno de los modelos importantes es el de Han, et al. [32], en el que proponen un mecanismo simple basado en el proceso de cascadas: después de cierto número de saltos de cierta escala (o “nivel” de escala j), el caminante activa una serie de saltos de nivel de escala menor $j - 1$ (que a su vez pueden activar cada uno otra serie de saltos aún más pequeños, en un nivel de escala menor $j - 2$, etc.). El tiempo que el caminante pasa en un nivel de escala j (i.e. el número de pasos de cierta escala j) está positivamente correlacionado con la longitud d_j del salto que activó la serie de pasos en dicho nivel de escala. Al finalizar dicho tiempo el caminante regresa al sitio donde inició los movimientos de escala j y continúa su caminata dando saltos de una escala mayor $j + 1$. Este modelo es consistente con las anomalías mencionadas arriba, y se justifica por el hecho de que los humanos solemos realizar una serie de movimientos al llegar a un destino particular. Por ejemplo, al llegar a nuestro hogar (después de haber dado un salto largo de escala del orden de la distancia entre el trabajo y el hogar) desencadenamos una serie de saltos cortos (de una escala del orden de las dimensiones del hogar) que nos permite movernos dentro de éste. El hecho de que el tiempo de espera esté correlacionado con la distancia viajada provoca que surjan efectos de exploración localizada

y de retornos preferenciales. Así, los procesos de cascadas son una pieza clave para entender la movilidad humana.

También en el contexto de movilidad humana, Song, et al. [31] proponen otro modelo simple que se puede resolver analíticamente de manera aproximada y que incluye explícitamente dos supuestos: 1) el caminante tiende a regresar de manera preferente hacia sitios frecuentemente visitados y 2) la capacidad de exploración del caminante disminuye con el tiempo. Los autores encuentran que con sólo estos dos ingredientes pueden surgir las leyes de escalamiento tanto en el número de sitios distintos visitados como en la frecuencia de visitas. Este modelo también explica la difusión ultra-lenta al predecir que debe existir un comportamiento logarítmico del MSD.

En el contexto de movilidad animal un modelo que incorpora un tipo de “memoria” con difusión anómala es el de Schütz y Trimper [33]. Los autores introducen una caminata aleatoria unidimensional a tiempo discreto con saltos a primeros vecinos y con “memoria de movimiento”, como se detalla a continuación. El caminante recuerda exactamente qué movimientos ha hecho en cada paso de tiempo (salto a la derecha o a la izquierda). A cada paso de tiempo t escoge al azar un tiempo anterior $t' \in \{1, 2, \dots, t\}$ (donde t es el tiempo actual). Con probabilidad p el siguiente movimiento será el que realizó al paso de tiempo t' y con probabilidad complementaria $1 - p$ el caminante realizará el movimiento contrario al que hizo en el tiempo t' . Dependiendo del valor de p , el caminante puede mostrar tanto difusión normal como súper-difusión.

Cada uno de estos modelos aporta ideas y resultados importantes del problema de forrajeo animal. Inspirados en éstos, y principalmente en el de Evans-Majumdar [29], Boyer, Solis y Romo [34, 35] redescubren y resuelven analíticamente un modelo para el forrajeo animal, originalmente propuesto por Gautestad y Mysterud [20]. Dicho modelo está basado en caminatas aleatorias en espacio y tiempo discreto e incorpora una memoria temporal del caminante mediante un proceso no Markoviano: el caminante recuerda todos los sitios que fueron visitados y a qué tiempo, luego, a cada paso de tiempo, con cierta probabilidad el caminante puede visitar un sitio o bien dar un paso a un de sus primeros vecinos (ver siguiente capítulo para descripción detallada). La no-Markovianidad del proceso está en el hecho de que el caminante

recuerda toda su trayectoria y usa dicha información a cada paso de tiempo para realizar el siguiente salto. El modelo también incluye una regla de reforzamiento, es decir entre más visitas tenga un sitio más probable es volver a visitarlo al usar su memoria. Con este mecanismo se obtiene difusión lenta (logarítmica en t para tiempos grandes) y un uso muy heterogéneo del espacio, en concordancia con datos empíricos de monos capuchino (*Cebus capucinus*). Este modelo ha existido en la literatura de Ecología (Gautestad y Myrsterud [20, 36]) donde fue estudiado esencialmente de forma numérica. El modelo de Boyer-Solis-Romo es la base de lo que se muestra en esta tesis por lo que se describe con detalle en el siguiente capítulo.

Finalmente, todos los estudios y modelos en el contexto del forrajeo animal nos han motivado a buscar un modelo simple (y fácilmente generalizable), el cual sea útil para estudiar los procesos de exploración y explotación de recursos. Para esto, el modelo debe incluir tanto difusión simple como memoria. Además debe tomar en cuenta la interacción del forrajeador con su entorno (e.g. reaccionar al agotarse los recursos). Con este modelo se pretende que se puedan abordar también otras preguntas importantes como el efecto y las ventajas de usar distintos tipos de memoria (e.g. de corto o largo alcance en el tiempo). Con este fin en mente se presenta a continuación el modelo que proponemos en esta tesis.

Capítulo 3

Presentación del Modelo

El propósito del modelo que se presentará en esta tesis es describir la movilidad de un animal con memoria que se mueve en cierto ambiente en busca de sitios con alimentos, los cuales pueden ser de efímeros, es decir, con tiempo finito de producción. Con este modelo tratamos de responder preguntas como: si consideramos un ambiente no homogéneo con sitios especiales que representen sitios con alimento ¿el caminante será capaz de localizar dichos sitios y seguir revisitándolos basándose en su memoria? Si se considera un ambiente dinámico con varios sitios de alimento productivos durante distintos intervalos de tiempo ¿el caminante será capaz de adaptarse y localizar un nuevo sitio con alimento productivo y dejar de visitar antiguos sitios que ya no son productivos? ¿Qué impacto sobre la eficiencia de búsqueda y la explotación de recursos tiene el hecho de utilizar memoria que decae como una ley de potencias comparada con memoria que decae exponencialmente? ¿Cuál de estos tipos de memoria es más robusto ante cambios en los parámetros que caracterizan el ambiente? En este capítulo veremos que es posible responder algunas de estas preguntas basándonos sobre una modificación del modelo simple de la caminata aleatoria.

Este capítulo consta de dos secciones. En la primera se construye el modelo y se describen “experimentos” numéricos que pueden llevarse a cabo con el fin de responder a las preguntas mencionadas en el párrafo anterior. En la segunda se describen los métodos numéricos utilizados para llevar a cabo dichos experimentos y se definen cantidades de interés para medir la eficiencia de forrajeo.

3.1. Construcción del Modelo

Introducimos un modelo de caminante aleatorio con memoria donde el caminante se mueve sobre una red, como en el modelo básico de una caminata aleatoria simétrica. A diferencia del caminante aleatorio simple, en este modelo el caminante puede tener una memoria perfecta o una memoria que decae con el tiempo. Dicha cualidad de *memoria* se interpreta como el conocimiento de la ubicación de los sitios visitados en el pasado. Cuando la memoria decae con el tiempo se espera que el modelo sea más realista, pues es claro [37] que la memoria tiende a perderse con el paso del tiempo. Este olvido no es necesariamente una desventaja para los vertebrados, ya que permite la recopilación o el aprendizaje de nueva información [38–40]. El olvido puede afectar la forma en la que se mueve un individuo en su territorio, e.g. perdiendo gradualmente la fidelidad a los sitios que solía visitar [16]. Una modificación adicional al modelo de caminata aleatoria simple es que introducimos inhomogeneidades en la red, que representarán sitios con alimento cuya productividad puede cambiar en el tiempo.

En la sección 3.1.1 construimos dicho modelo partiendo con una descripción del modelo base de una caminata aleatoria simétrica e introduciendo, uno a uno, la memoria del caminante, su decaimiento y las inhomogeneidades en la red.

Por simplicidad, a partir de este párrafo consideraremos que las caminatas aleatorias toman lugar en una red regular discreta de una dimensión espacial, a menos que se indique lo contrario explícitamente. Cabe aclarar que la generalización a dimensiones superiores, e incluso a otros tipos de redes, es sencilla.

3.1.1. Caminatas aleatorias con memoria en una red discreta no-homogénea

Caminatas aleatorias simétricas.

Estas caminatas consisten en una partícula, que llamamos caminante, la cual se mueve sobre los vértices de una red, también llamados sitios, en tiempo discreto como se describe a continuación (ver Figura 3.1). Sea X_t la posición del caminante al paso de tiempo $t \in \{0, 1, \dots\}$ y sean $n \in \{\dots, -2, -1, 0, 1, 2, \dots\}$ las etiquetas de los sitios de la red, entonces la dinámica de la caminata es la siguiente:

- I. La posición inicial del caminante es el origen, i.e. $X_0 = 0$.
- II. Sea $t \in \{0, 1, 2, \dots\}$ cualquier tiempo y sea n el sitio ocupado por el caminante a dicho tiempo, entonces al siguiente paso de tiempo $(t+1)$ el caminante ocupará el sitio $n + 1$ con probabilidad $\frac{1}{2}$ ó el sitio $n - 1$ con probabilidad $\frac{1}{2}$.
- III. Al siguiente paso de tiempo el caminante repite el proceso del punto anterior.

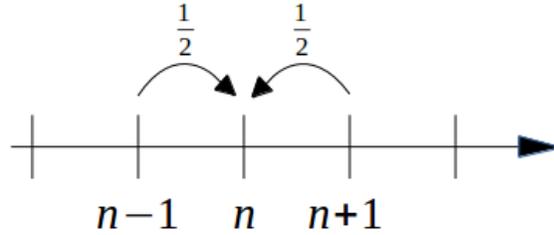


Figura 3.1: Ilustración de una caminata aleatoria simétrica.

Partiendo de dichas reglas de movimiento es posible escribir la ecuación maestra que lo describa. Si denotamos como $P(n, t)$ la probabilidad de que $X_t = n$ dado que $X_0 = 0$ y suponemos que los pasos aleatorios son independientes entre sí entonces $P(n, t)$ obedece la siguiente relación de recurrencia:

$$P(n, t + 1) = \frac{1}{2}P(n - 1, t) + \frac{1}{2}P(n + 1, t). \quad (3.1)$$

Podemos ahora definir el k -ésimo momento de $P(n, t)$ como

$$\langle X_t^k \rangle \equiv M_k(t) := \sum_{n=-\infty}^{\infty} n^k P(n, t). \quad (3.2)$$

El segundo momento $M_2(t)$ es el primer momento no nulo, por simetría, y recibe el nombre especial de desplazamiento cuadrático medio o MSD por sus siglas en inglés (Mean Square Displacement). Dicho momento es importante porque $\sqrt{M_2(t)}$ nos da información sobre la distancia típica que hay entre el origen y la posición del caminante al tiempo t , es decir qué tan rápido se *difunde* el caminante. Partiendo de (3.1) es fácil ver que $M_2(t + 1) = M_2(t) + 1$, lo cual implica que $M_2(t) = t$.

En general cuando un modelo satisface que $M_2(t) \propto t$ a tiempos largos se dice que el caminante se difunde de manera normal, mientras que cuando $M_2(t) \propto t^\alpha$ con

$\alpha \neq 1$ se dice que la difusión que experimenta es *anómala*: se habla de sub-difusión para $\alpha < 1$ y súper-difusión para $\alpha > 1$ [41–43]. Casos extremos de sub-difusión son comportamientos del tipo $M_2(t) \sim (\ln t)^\nu$ con $\nu > 0$ [44–48].

Memoria perfecta.

Una manera de introducir memoria en los pasos sucesivos del caminante aleatorio, es considerar que además de moverse a los primeros sitios vecinos de la derecha o de la izquierda, el caminante también tiene la opción de dar un salto hacia algún sitio previamente visitado [34, 35]. Sea $q \in (0, 1)$ un parámetro, entonces a cada paso de tiempo t el caminante, que se encuentra en algún sitio n , dará un salto aleatorio (a la derecha o a la izquierda) con probabilidad $(1 - q)$ y con probabilidad q usará su memoria de la siguiente forma: elige un tiempo anterior $t' \in \{0, 1, \dots, t\}$ al azar (i.e. con distribución uniforme) y se reubica dando un salto directamente al sitio que ocupó al tiempo t' (ver figura 3.2). Así, un sitio n puede ser revisitado debido al uso de la memoria si los siguientes eventos suceden:

- Utilizar la memoria (con probabilidad q).
- Elegir un tiempo anterior t' al azar (con probabilidad $\frac{1}{1+t}$, debido a que hay $t + 1$ tiempos diferentes).
- Haber estado en el sitio n al tiempo t' , lo cual ha ocurrido con probabilidad $P(n, t')$.

Es decir la probabilidad de visitar el sitio n , debido al uso de memoria, al paso de tiempo $t + 1$ es

$$\frac{q}{t + 1} \sum_{t'=0}^t P(n, t'), \quad (3.3)$$

donde la suma sobre todos los tiempos t' posibles indica que existe un reforzamiento: entre más veces se haya visitado el sitio n más veces será visitado en el futuro. En otras palabras, la probabilidad de visitar un sitio particular n , al tiempo $t + 1$ debido al uso de la memoria, es proporcional al tiempo total que ha pasado el caminante en dicho sitio, en el intervalo de tiempo $[0, t]$. Se dice entonces que el caminante realiza visitas preferenciales.

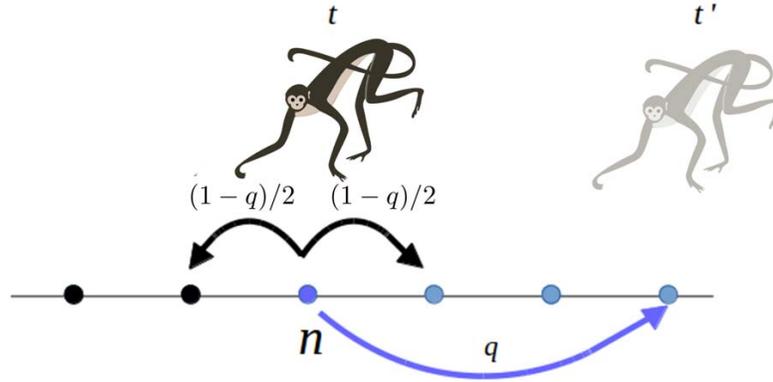


Figura 3.2: Caminante aleatorio con memoria.

Con el término (3.3), al cual llamamos “término de memoria”, es posible generalizar la ecuación maestra (3.1) al caso de un caminante aleatorio con memoria como sigue:

$$P(n, t + 1) = \frac{1 - q}{2} P(n - 1, t) + \frac{1 - q}{2} P(n + 1, t) + \frac{q}{t + 1} \sum_{t'=0}^t P(n, t'). \quad (3.4)$$

Cabe señalar que los dos primeros términos del lado derecho de (3.4) representan el movimiento aleatorio, el cual ocurre con probabilidad $1 - q$. Por construcción denominamos “perfecta” a este tipo de memoria, ya que la probabilidad de elegir un tiempo anterior particular $t' \in \{0, 1, \dots, t\}$ es la misma sin importar qué tan alejado se encuentre dicho tiempo del presente t . Es decir el caminante tiene la misma probabilidad de recordar un sitio que ocupó recientemente que de recordar un sitio ocupado hace mucho tiempo.

En este modelo la memoria tiene un efecto drástico sobre la difusión. El caminante se difunde lentamente, de manera muy sub-difusiva, con MSD dado asintóticamente por [34] (ver apéndice)

$$M_2(t) \simeq \frac{1 - q}{q} [\ln(qt) + \gamma], \quad t \gg 1. \quad (3.5)$$

Es decir, el desplazamiento cuadrático medio crece logarítmicamente con t a tiempos largos, lo cual es mucho más lento que para una caminata aleatoria simple

(donde $M_2(t) \propto t$). Esto ocurre sin importar el valor que tome el parámetro $q \in (0, 1)$, es decir, sin importar con qué frecuencia utilice su memoria el caminante.

Memoria imperfecta.

Una forma de tomar en cuenta que la memoria decae con el tiempo es introducir una distribución de probabilidad $p_t(t') : \{0, 1, \dots, t\} \rightarrow [0, 1]$ para los tiempos pasados t' , que sea una función monótona creciente de t' . Es decir que entre más pequeño (lejano a t) sea t' menos probable es elegir dicho tiempo del pasado. Cabe notar que en el caso de memoria que no decae con el tiempo se tiene que $p_t(t') = \frac{1}{t+1}$, lo cual indica que la distribución de probabilidad de elegir un tiempo anterior es constante o uniforme. Con esta generalización la ecuación maestra para el caminante está dada por

$$P(n, t+1) = \frac{1-q}{2}P(n-1, t) + \frac{1-q}{2}P(n+1, t) + q \sum_{t'=0}^t p_t(t')P(n, t'). \quad (3.6)$$

La distribución $p_t(t')$ tiene que ser normalizada: $\sum_{t'=0}^t p_t(t') = 1 \forall t$, por lo tanto se puede reescribir como

$$p_t(t') := \frac{F_t(t')}{C(t)}, \quad (3.7)$$

donde

$$C(t) := \sum_{t'=0}^t F_t(t') \quad (3.8)$$

es el factor de normalización. A la función $F_t(t')$ le llamamos “kernel de memoria” e indica el tipo de decaimiento de ésta. Por ejemplo para memoria perfecta se tiene que $F_t(t') = 1$ y por consecuencia $C(t) = t+1$. La Figura 3.3 muestra un kernel de memoria con decaimiento.

Dos casos particulares de interés son los kernels tipo ley de potencias y exponencial:

$$F_t(t') = (t - t' + 1)^{-\beta} \quad (3.9)$$

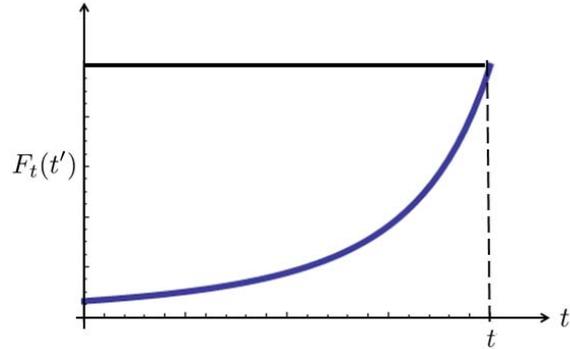


Figura 3.3: Forma del kernel de memoria $F_t(t')$ para un tiempo fijo t . La línea horizontal representa el caso de memoria perfecta mientras que la línea curvada representa el caso de memoria con decaimiento.

y

$$F_t(t') = e^{-(t-t')/\Delta}, \quad (3.10)$$

donde $0 \leq \beta < \infty$ y $0 < \Delta < \infty$ son los correspondientes parámetros de la memoria en cuestión, que representan el exponente de la ley de potencias y la tasa de decaimiento exponencial, respectivamente. Las consecuencias de estos kernels sobre el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$ fueron estudiadas en [35].

Inhomogeneidades en la red.

Queremos ahora estudiar el comportamiento de un caminante aleatorio con memoria, como el descrito arriba, pero en una red discreta no-homogénea donde las inhomogeneidades son fijas y representan sitios con alimento (o “árboles” con frutas). Éstos sitios especiales se introducen mediante un tiempo promedio de espera: el caminante se queda más tiempo en un sitio con recursos (por estar comiendo en éste) que en otro sitio del ambiente. Matemáticamente significa que debemos imponer que la probabilidad de que un caminante se quede en el mismo sitio, en un paso de tiempo, sea mayor sobre una inhomogeneidad que sobre cualquier otro sitio de la red. Si denotamos como γ_n a la probabilidad de que el caminante se quede un paso de tiempo en un sitio n entonces definimos a los sitios con alimento como aquellos que tienen $\gamma_n \neq 0$ (ver figura 3.4). Biológicamente γ_n indica la calidad de alimento en el sitio n y $1/(1 - \gamma_n)$ es proporcional a la cantidad de alimento en el sitio n .

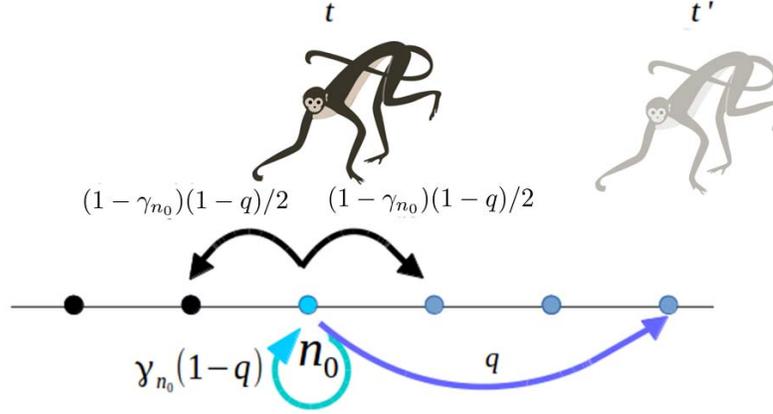


Figura 3.4: Caminante aleatorio con memoria en una red no homogénea.

Para que el modelo sea más realista haremos que el ambiente sea dinámico, es decir que las inhomogeneidades puedan aparecer y/o desaparecer a lo largo del tiempo, modelando así hábitats donde los recursos alimenticios no son permanentes. La dinámica del ambiente se define mediante los intervalos (pre-establecidos) de productividad de los sitios con alimento. Supongamos que el caminante no use su memoria en un momento dado, lo cual ocurre con probabilidad $1 - q$. Introducimos entonces la probabilidad $\gamma_n(t)$ de que el caminante se quede en el sitio n al tiempo $t + 1$ cuando se encuentra en el mismo sitio al instante t . Entonces un sitio n que tenga $\gamma_n(t) \neq 0$ al tiempo t modela un árbol con alimento disponible al instante t . Notar que como caso límite se tiene el ambiente homogéneo si $\gamma_n(t) = 0, \forall n$. Así, la ecuación maestra para el caminante en una red unidimensional con sitios especiales es:

$$\begin{aligned}
 P(n, t + 1) = & \frac{1}{2}(1 - q) [1 - \gamma_{n-1}(t)] P(n - 1, t) + \frac{1}{2}(1 - q) [1 - \gamma_{n+1}(t)] P(n + 1, t) + \\
 & + (1 - q)\gamma_n(t)P(n, t) + \frac{q}{C(t)} \sum_{t'=0}^t F_t(t')P(n, t'). \quad (3.11)
 \end{aligned}$$

En particular introduciremos una dinámica simple para el ambiente y consideraremos que los sitios de alimento sólo se pueden encontrar en dos estados posibles: productivo y no productivo (ver figura 3.5). Es conveniente entonces utilizar la fun-

ción escalón de Heaviside discreta, $H(s) : \mathbb{Z} \rightarrow \{0, 1\}$:

$$H(s) := \begin{cases} 0 & \text{si } s < 0 \\ 1 & \text{si } s \geq 0. \end{cases} \quad (3.12)$$

Entonces, si $[t_n^i, t_n^f]$ es el intervalo de tiempo en el que el sitio n se encuentra produciendo alimentos, podemos definir las probabilidades dependientes del tiempo $\gamma_n(t)$ como:

$$\gamma_n(t) = \begin{cases} 0 & \text{si } n \notin \mathbb{E} \\ \gamma_n^0 [H(t - t_n^i) - H(t - t_n^f)] & \text{si } n \in \mathbb{E}, \end{cases} \quad (3.13)$$

en donde $\mathbb{E} = \{n_1, \dots, n_m\}$ es el conjunto de un número m de sitios especiales en la red (o posiciones de “árboles” con frutas). Aquí γ_n^0 es la probabilidad de que el caminante no salte cuando se encuentra en el sitio n y su valor indica la riqueza del sitio: $\gamma_n^0 \rightarrow 1$ representa un sitio muy abundante en recursos o alimento, mientras que $\gamma_n^0 \rightarrow 0$ representa un sitio con escasos recursos.

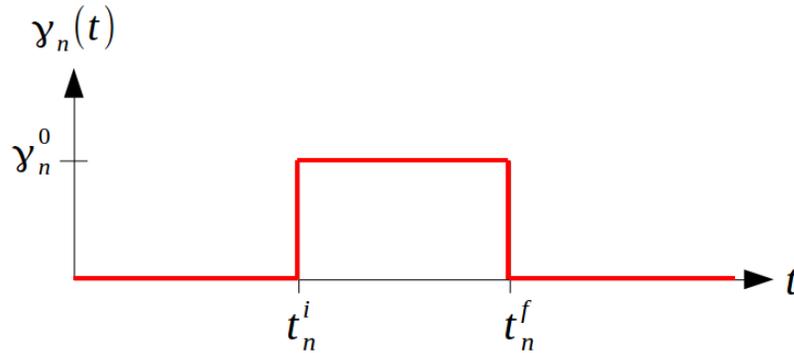


Figura 3.5: Dependencia temporal de la función $\gamma_n(t)$ para un sitio especial n . Para los sitios no especiales: $\gamma_n(t) = 0$ a todo tiempo. En el modelo esta función representa los estados de productividad ($\gamma_n(t) \neq 0$) y de improductividad ($\gamma_n(t) = 0$) del sitio de alimento en cuestión.

Para un sitio especial n , cuando t está dentro del intervalo de fructificación $[t_n^i, t_n^f]$, entonces $\gamma_n(t) \neq 0$ y el caminante se queda en el sitio n con probabilidad $(1 - q)\gamma_n^0$ al paso de tiempo $t + 1$. Entonces decimos que dicho sitio de alimento es productivo en este intervalo de tiempo. Cuando $t \notin [t_n^i, t_n^f]$ entonces $\gamma_n(t) = 0$ y el caminante no

se puede quedar dos tiempos consecutivos en el sitio n (si no usa la memoria). Por lo que decimos que el sitio de alimento en n no produce alimento en $[0, t_n^i) \cup (t_n^f, \infty]$. Los sitios no especiales tienen $\gamma_n(t) = 0$ para todo tiempo.

En este trabajo estamos interesados en estudiar el efecto de la memoria en la explotación de recursos, es decir queremos ver si los caminantes con memoria se localizan (o no) alrededor de sitios con alimento de manera preferente respecto a los otros sitios. El reforzamiento, inducido por la memoria, puede favorecer los sitios con alimento debido a que tienen mayor probabilidad de ser visitados. Así, un sitio con alimento tendrá un tiempo de ocupación mayor que los demás sitios, lo cual implica que tendrá una probabilidad mayor de ser escogido al usar la memoria.

Por otro lado, también queremos comparar la eficiencia de forrajeo y explotación de recursos cuando el caminante utiliza un kernel de memoria tipo ley de potencias (ecuación 3.9) y uno exponencial (ecuación 3.10) y además comparar dicha eficiencia en distintos ambientes: un sólo sitio con alimento y dos sitios con alimento.

3.1.2. Experimentos numéricos

Con el modelo simple ya descrito podemos explorar diferentes configuraciones del ambiente y observar el comportamiento del caminante, en particular su habilidad para encontrar y explotar recursos. Para esto nos enfocamos en dos tipos generales de “experimentos” que describiremos a continuación. Para los detalles de la implementación ver la sección 3.2.

Experimento 1.

El primer experimento consiste en una red discreta con un único sitio de alimento en n_1 que es productivo todo el tiempo (ver figura 3.6). Así, si el número total de pasos de tiempo es N_p , entonces $\gamma_{n_1}(t) \equiv \gamma^0$ para $t \in [0, N_p]$.

El objetivo de este experimento es observar cómo cambian, respecto a el caso sin inhomogeneidades, tanto la distribución de probabilidad $P(n, t)$ como el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$ como función del parámetro γ^0 del sitio de alimento. Estudiaremos también el efecto de variar la distancia al origen de la ubicación del sitio con alimento n_1 . Además investigaremos el impacto de la memoria tanto para el caso ideal, es decir con kernel $F_t(t') = 1$, como para cuando decae con el tiempo.

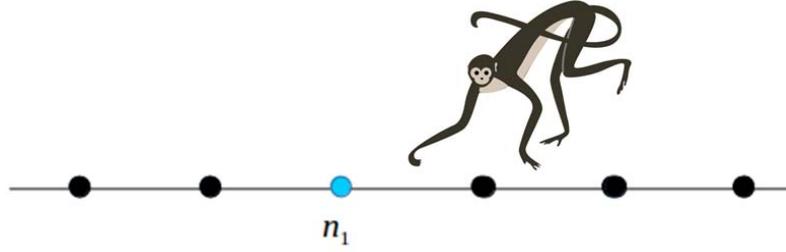


Figura 3.6: Experimento 1: Un único sitio de alimento en n_1 el cual es productivo todo el tiempo, i.e. $t \in [0, N_p]$.

En particular estaremos interesados en kernels tipo exponencial decreciente y tipo ley de potencias [ver ecuaciones (3.10) y (3.9)].

Una forma de cuantificar la eficiencia del caminante para aprovechar los recursos disponibles (o “explotar” los recursos) es calculando $\langle T_n \rangle$, que denota el promedio de ensamble $\langle \cdot \rangle$ del tiempo de ocupación T_n de un sitio especial n cuando se encuentra productivo (i.e. en su respectivo intervalo de fructificación $[t_n^i, t_n^f]$):

$$\langle T_n \rangle := \sum_{t \in [t_n^i, t_n^f]} P(n, t). \quad (3.14)$$

Dicha cantidad indica cuánto tiempo pasó el caminante explotando el sitio de alimento en cuestión y es la que utilizamos en este trabajo. El promedio $\langle \cdot \rangle$ se realiza sobre un ensamble de caminatas aleatorias con las mismas condiciones iniciales.

Experimento 2.

En este experimento colocamos dos sitios de alimento: en n_1 y n_2 (por ejemplo, en posiciones simétricas respecto al origen. Ver figura 3.7). Sea N_p el número total de pasos de tiempo, entonces durante los primeros $N_p/2$ pasos se encuentra productivo sólo el sitio n_1 y a partir del paso $N_p/2 + 1$ hasta el paso N_p el único sitio de alimento productivo es el que se encuentra en n_2 . Es decir, la probabilidad $\gamma_{n_1}(t) \neq 0$ sólo para $t \in [0, N_p/2]$ y $\gamma_{n_2}(t) \neq 0$ sólo para $t \in [N_p/2 + 1, N_p]$ (ver Figura 3.8), mientras que $\gamma_n(t) = 0, \forall t$ con $n \notin \{n_1, n_2\}$.

Este segundo experimento nos será útil para estudiar la eficiencia del caminante para localizar sitios productivos de alimento y su capacidad de adaptarse a ambientes efímeros (o de productividad cambiante), es decir su habilidad de “sincronizarse” con

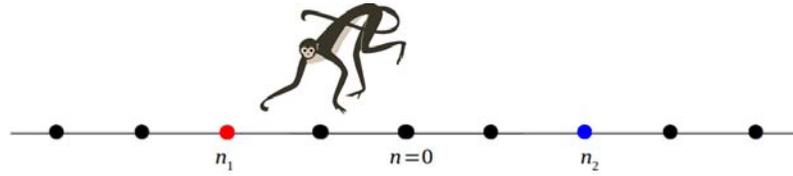


Figura 3.7: Dos sitios de alimento localizados en n_1 y n_2 . En todo momento sólo se encuentra productivo uno de ellos: el sitio n_1 es productivo únicamente en $t \in [0, N_p/2]$ mientras que el sitio n_2 es productivo solamente en $t \in [N_p/2 + 1, N_p]$.

el ambiente. Se puede cambiar el ambiente considerando distintos pares de posiciones (n_1, n_2) , diferentes duraciones de fructificación $N_p/2$ y además varios valores del parámetro γ^0 .

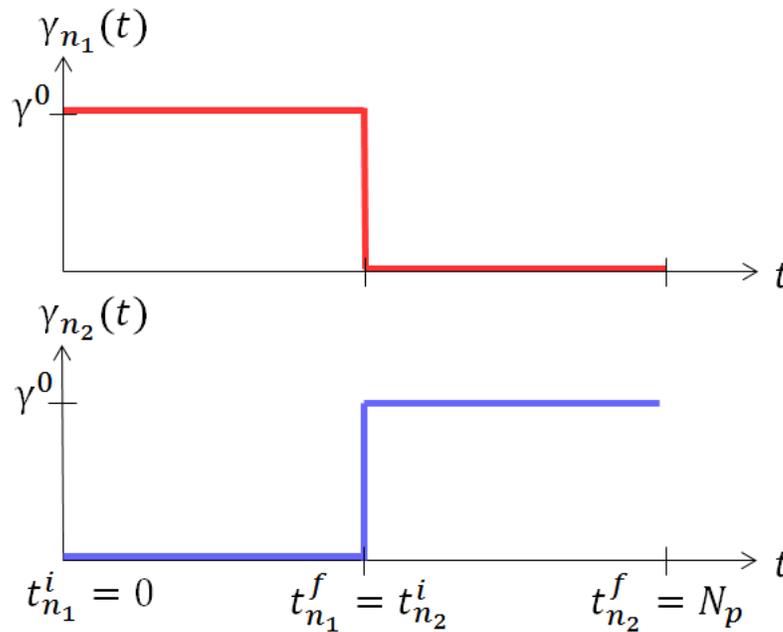


Figura 3.8: Ilustración de los intervalos de productividad de los sitios n_1 y n_2 .

Si pretendemos conocer la capacidad del caminante para ubicar y explotar varios sitios con alimento (productivos en momentos diferentes), debemos considerar una cantidad distinta a (3.14). En el caso de varios sitios con alimento, más importante que la eficiencia es el éxito de forrajeo, es decir la capacidad de que el animal ocupe, a lo largo de su trayecto, frecuentemente sitios productivos, incluso en ambientes dinámicos. Es importante que, en promedio, dicho éxito no varíe considerablemente,

pues biológicamente los animales buscan mantener sus mismos niveles de energía a lo largo del tiempo (en promedio). Es claro que ésto no implica necesariamente tener una eficiencia alta, por ejemplo, en este ambiente con dos sitios de alimento, dos animales distintos pueden consumir la misma cantidad total de alimento en un tiempo dado pero pueden tener distinto éxito de forrajeo: uno ha explotado eficientemente solo un sitio con alimento (durante el primer periodo de tiempo) mientras otro ha explotado dos sitios (durante los dos periodos), con menor eficiencia cada uno. La ventaja biológica la tiene el segundo, pues el primero corre peligro de no alimentarse durante un largo periodo de tiempo. Entonces para estudiar el éxito de forrajeo de un caminante en un ambiente dinámico con dos sitios con alimento n_1 y n_2 , definimos la cantidad $\langle \sqrt{T_{n_1} T_{n_2}} \rangle$, que denota el promedio geométrico del tiempo de ocupación de ambos sitios (durante sus respectivos intervalos de fructificación) en una caminata dada, promediado sobre un ensamble de caminatas aleatorias. Dicha cantidad nos da información del tiempo que pasa el caminante en ambos sitios de alimento, es decir, si el promedio geométrico temporal es grande, nos indica que el caminante pasó suficiente tiempo explotando los recursos tanto del sitio n_1 como del sitio n_2 (forrajeador con éxito); en cambio si el tiempo geométrico es pequeño, indica que el caminante pasó poco tiempo explotando alguno o ambos sitios de alimento (forrajeador sin éxito).

Adicionalmente, con este experimento nos será posible comparar los tiempos $\langle T_{n_1} \rangle$, $\langle T_{n_2} \rangle$ y $\langle \sqrt{T_{n_1} T_{n_2}} \rangle$ para los dos tipos de decaimiento (como función de los parámetros de memoria β y Δ , ver ecuaciones 3.9 y 3.10) con caminatas en distintos ambientes: cambiando la ubicación de los sitios con alimento, sus duraciones de fructificación $N_p/2$ y la calidad de estos: γ_n^0 .

3.2. Métodos

A continuación se describen los métodos seguidos para obtener la distribución $P(n, t)$, $M_2(t)$ y los tiempos promedio: $\langle T_{n_1} \rangle$, $\langle T_{n_2} \rangle$ y $\langle \sqrt{T_{n_1} T_{n_2}} \rangle$ para los experimentos numéricos descritos arriba.

3.2.1. Solución numérica exacta

Las cantidades que se obtuvieron numéricamente de manera exacta fueron la distribución $P(n, t)$ como función de los sitios n para distintos tiempos de interés, así como el MSD $M_2(t)$ como función de t para distintos valores de los parámetros q y γ .

Se escribió un código en el lenguaje Fortran donde se resuelve a la ecuación maestra (3.11) como una ecuación de recurrencia y se almacena a $P(n, t)$ en una matriz de $(2N_p + 1) \times (N_p + 1)$. El renglón t , que tiene la forma $\{P(-N_p, t), P(-N_p + 1, t), \dots, P(0, t), \dots, P(N_p - 1, t), P(N_p, t)\}$, corresponde a la distribución $P(n, t)$, al paso de tiempo $t \in [0, N_p]$. Es fácil ver a partir de las reglas que, al tiempo t , el caminante puede estar como mucho en la posición $X_t = -t$ ó $X_t = t$, es decir $P(n, t) = 0$ para $|n| > t$. Estos renglones se obtienen mediante la ecuación maestra (3.11) de forma recursiva a partir del primer renglón de la matriz, $\{0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0\}$, el cual representa la condición inicial: $P(n = 0, t = 0) = 1$ y $P(n, t = 0) = 0$ para $n \neq 0$.

Debido a la capacidad finita de cómputo se realizó un corte en la red. Tomando en cuenta que la probabilidad de ocupación de un sitio $|n| = \mathcal{O}(t)$ es muy pequeña, escogimos un número fijo n_m , con $n_m \ll N_p$, para obtener una matriz de menores dimensiones $(2n_m + 1) \times (N_p + 1)$. Además se utilizó la aproximación $P(|n| > n_m, t) = 0$. En particular se usaron valores de $n_m = 10^3$ y de N_p de hasta del orden 10^4 .

El MSD $M_2(t)$ se calculó a cada paso de tiempo utilizando la definición (3.2) y los tiempos promedio individuales se calcularon utilizando la ecuación (3.14). Para obtener los promedios geométricos $\langle \sqrt{T_{n_1} T_{n_2}} \rangle$ se utilizaron simulaciones Monte Carlo como se describe a continuación.

3.2.2. Simulaciones de Monte Carlo

En esta sección explicamos cómo obtener algunas cantidades importantes usando simulaciones numéricas, es decir mediante la simulación de caminatas aleatorias individuales que satisfacen a ecuación maestra (3.11). Para esto, la dinámica de un caminante se describe como sigue. Suponga que el caminante se encuentra en el sitio n al tiempo t , i.e. $X_t = n$, entonces para seleccionar la siguiente posición del

caminante X_{t+1} , al tiempo $t + 1$, se ejecuta el siguiente algoritmo:

- 1) Selecciona un número aleatorio a en el intervalo $[0, 1]$.
- 2) Si $a < q$ entonces se usa la memoria:
 - a) Selecciona un número entero $t' \in [0, t]$ con distribución $p_t(t')$ (ver apéndice).
 - b) Regresa al sitio ocupado en el tiempo t' : $X_{t+1} = X_{t'}$.
- 3) Si $a > q$ entonces no se usa la memoria:
 - a) Selecciona un número aleatorio $a' \in [0, 1]$.
 - b) Si $a' < \gamma_n(t)$ entonces el caminante permanece en el mismo sitio (el cual es un sitio con alimento): $X_{t+1} = X_t$.
 - c) Si $a' > \gamma_n(t)$ entonces selecciona un número aleatorio $a'' \in [0, 1]$.
 - (I) Si $a'' < \frac{1}{2}$ entonces el caminante salta al primer sitio vecino de la izquierda: $X_{t+1} = X_t - 1$.
 - (II) Si $a'' > \frac{1}{2}$ entonces el caminante salta al primer sitio vecino de la derecha: $X_{t+1} = X_t + 1$.

Para hacer un análisis estadístico del comportamiento del caminante, se realizaron $N_c = 5 \times 10^3$ caminatas aleatorias independientes con las mismas condiciones iniciales siguiendo el algoritmo anterior, para después realizar un promedio sobre éstas (promedio de ensamble). En este método se utilizaron valores N_p desde 10^3 hasta del orden de 5×10^5 .

Para calcular $\langle T_n \rangle$ se contó el tiempo T_n que pasó cada caminata en cada sitio con alimento n , dentro de su respectivo intervalo de fructificación. Dicho número se promedió para las N_c caminatas aleatorias independientes y se normalizó con el número de pasos N_p de las caminatas. Análogamente, para dos sitios de alimento en n_1 y n_2 se obtuvo $\langle \sqrt{T_{n_1} T_{n_2}} \rangle$.

Finalmente con éste método se puede considerar también una red regular bi-dimensional para comparar nuevamente las eficiencias del caminante, así como la robustez del modelo con los dos kernels de interés. Esto tanto para uno o más sitios de alimento, colocados tanto de manera simétrica como no simétrica, sobre y fuera de los ejes coordenados de la red (ver figura 3.9).

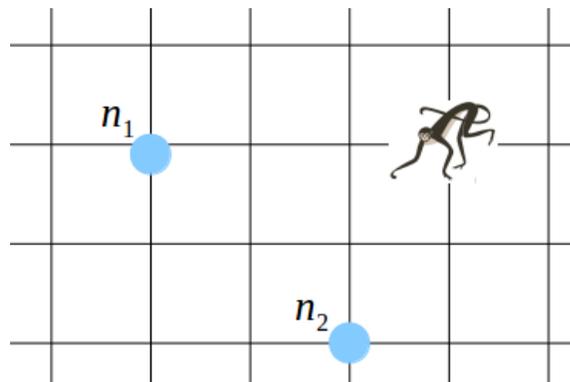


Figura 3.9: Red regular bidimensional con dos sitios de alimento localizados en n_1 y n_2 .

Capítulo 4

Resultados

Con el modelo descrito en el capítulo anterior es posible construir distintas configuraciones del ambiente (cambiando el número y posiciones de los sitios de alimento y los valores de los parámetros $N_p/2$ y $\{\gamma_n^0\}$) y observar la dinámica resultante del caminante con distintos valores de sus parámetros: q y β ó Δ . Por ejemplo un ambiente con un único sitio con alimento que es productivo todo el tiempo (experimento 1), o un ambiente con dos sitios de alimento, cada uno con su periodo de productividad (experimento 2). Además se puede considerar un caminante con memoria perfecta ($F_t(t') = 1$) o memoria con distintos tipos de decaimiento temporal (e.g. exponencial o tipo ley de potencias).

Para estudiar los diferentes dinámicas resultantes del caminante se pueden calcular probabilidades de ocupación, el desplazamiento cuadrático medio o el tiempo total que el caminante pasa en los sitios de alimentos mientras estén fructificando. En este capítulo se presentan los resultados obtenidos para estas cantidades con distintas configuraciones del modelo.

4.1. Experimento 1

La configuración de este experimento (ver sección 3.1.2) consiste en una red regular unidimensional con un sitio de alimento en n_0 el cual es productivo todo el tiempo (ver figura 4.1). Para esta configuración, y un caminante inicialmente ubicado en el origen $n = 0$, se calcularon de manera numérica y exacta (ver sección 3.2) la

probabilidad de ocupación del sitio con alimento $P(n = n_0, t)$ y el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$ como función del tiempo t , así como la distribución final de probabilidad $P(n, t = t_{\max})$, para distintos valores de los parámetros q, γ_0, β . Aquí se escoge $t_{\max} = 10^4$, típicamente. Además se compara el efecto de alejar del origen el sitio con alimento n_0 .

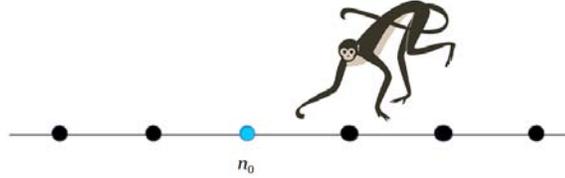


Figura 4.1: Ilustración del experimento 1: Un único sitio de alimento en n_0 el cual es productivo todo el tiempo, i.e. $t \in [0, N_p]$.

Las tres configuraciones espaciales que se analizan son las siguientes:

- I. Sitio $n_0 = 0$ con calidad de alimento fija γ_0 , se varía q .
- II. Sitio con alimento en $n_0 = 0$ y caminante con tasa de uso de memoria fija q , se varía γ_0 .
- III. Sitio con alimento en $n_0 = 5$ y caminante con tasa de uso de memoria fija q , se varía γ_0 .

4.1.1. Memoria perfecta

Para el caso I, con $\gamma_0 = 0.5$ y con una memoria perfecta (sin decaimiento), se obtiene la distribución final $P(n, t = t_{\max})$, que se muestra en la figura 4.2, para distintos valores de la tasa q con la que el caminante ocupa la memoria.

En este caso se observa que entre más frecuentemente utilice el caminante su memoria (i.e. entre más grande sea q), la distribución final poseerá un pico cada vez más pronunciado en el sitio con alimento $n_0 = 0$. Por ejemplo para $q = 0.5$ se tiene que la probabilidad de ocupación del sitio con alimento es cercana a 0.3. Es decir, el uso de la memoria en efecto cambia drásticamente los patrones de ocupación del caminante. Notar que con $q = 0$, $P(n, t_{\max})$ es ordenes de magnitud menor que con $q \geq 0.1$.

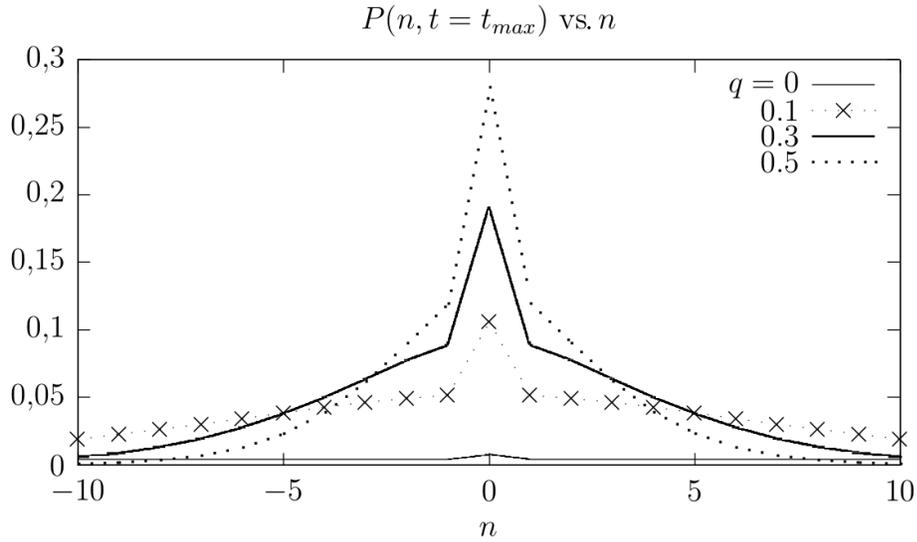


Figura 4.2: Distribución de probabilidad a $t_{\max} = 10^4$ cuando el sitio de alimento se encuentra en $n_0 = 0$ y tiene una calidad de alimento fija $\gamma_0 = 0.5$.

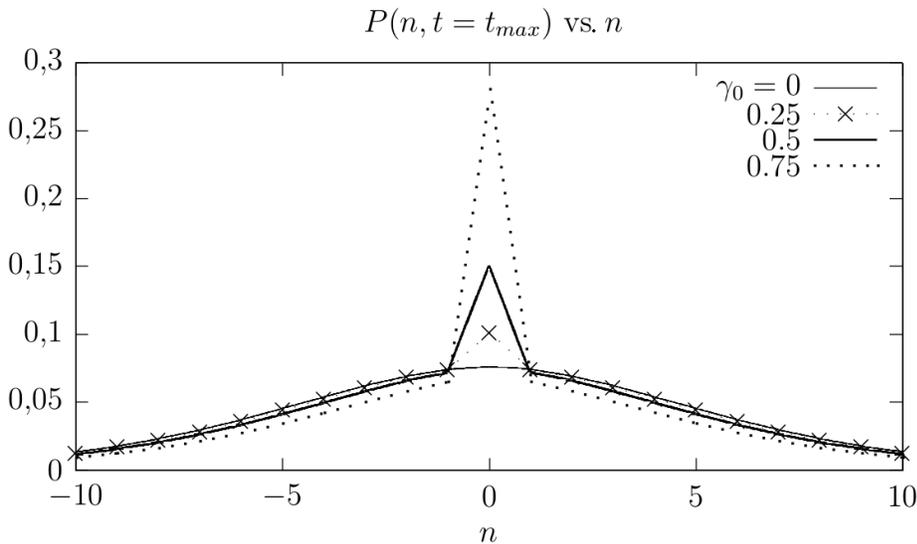


Figura 4.3: Distribución de probabilidad a $t_{\max} = 10^4$ cuando el sitio de alimento se encuentra en $n_0 = 0$ y el caminante usa su memoria con tasa fija $q = 0.2$.

De igual forma, para el caso II (con $q = 0.2$ fijo) se observa que entre mayor sea la calidad de alimento γ_0 del sitio n_0 más pronunciado es el pico central de la distribución final (figura 4.3). Esto nos confirma que en efecto es posible modelar

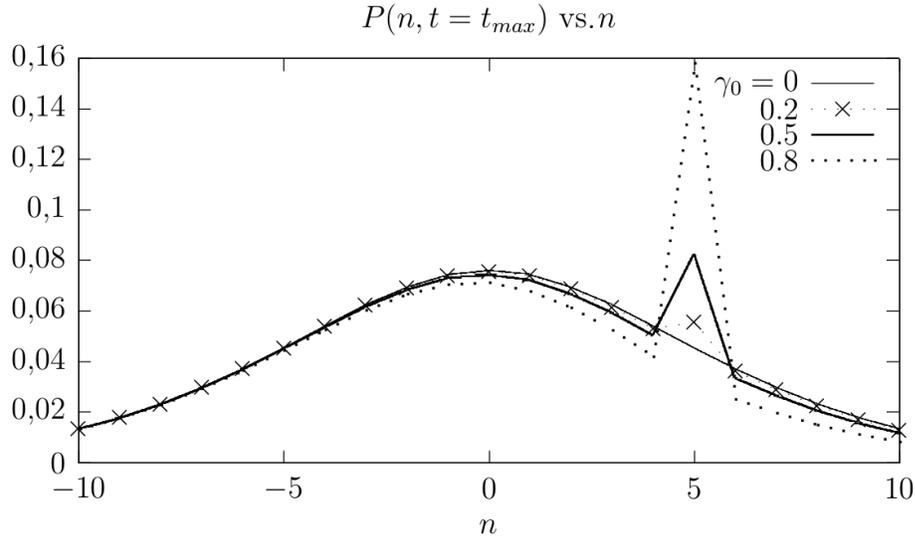


Figura 4.4: Distribución de probabilidad a $t_{\max} = 10^4$ cuando el sitio de alimento se encuentra en $n_0 = 5$ y el caminante utiliza su memoria con tasa fija $q = 0.2$.

sitios con alimento mediante la probabilidad γ_0 de no dar un salto en un paso de tiempo al encontrarse en el sitio n_0 .

Finalmente, para el caso III deberíamos observar un pico en el sitio con alimento $n_0 = 5$. Esto lo confirma la gráfica de la figura 4.4.

Otra cantidad de interés es la evolución temporal de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento, $P(n = n_0, t)$. A continuación se muestran tres gráficas que corresponden los tres casos anteriores: calidad de alimento fija con sitio de alimento en $n_0 = 0$ (figura 4.5), tasa fija de memoria con el sitio de alimento en el origen (figura 4.6) y con el sitio con alimento en $n_0 = 5$ (figura 4.7). Las escalas de los ejes son logarítmicas para facilitar su lectura.

En estas gráficas se observan dos características importantes: la figura 4.5 muestra que el uso de la memoria cambia el comportamiento del decaimiento de $P(n = n_0, t)$ de decaimiento esencialmente tipo ley de potencias a un decaimiento mucho más lento. Por otro lado la figura 4.6 muestra que al aumentar la calidad de alimento, en el sitio n_0 , el decaimiento de $P(n_0, t)$ es aún más lento. Lo mismo sucede en la figura 4.7 para el alimento ubicado en $n_0 = 5$. A t fijo la probabilidad aumenta cada vez más rápido conforme γ_0 toma valores cada vez mayores. Estos resultados muestran que el uso de la memoria permite localizar el caminante sobre el sitio de alimento o

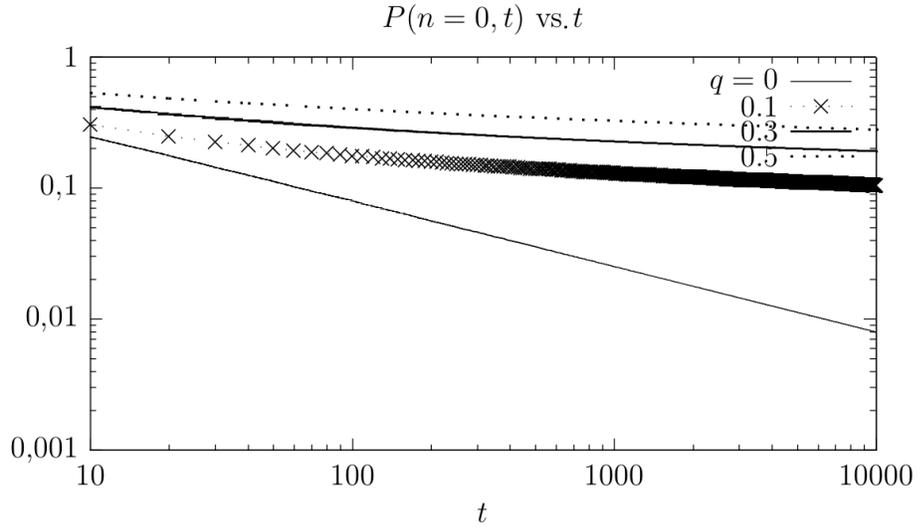


Figura 4.5: Evolución temporal de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento en $n_0 = 0$ cuando la calidad de alimento es fija, $\gamma_0 = 0.5$.

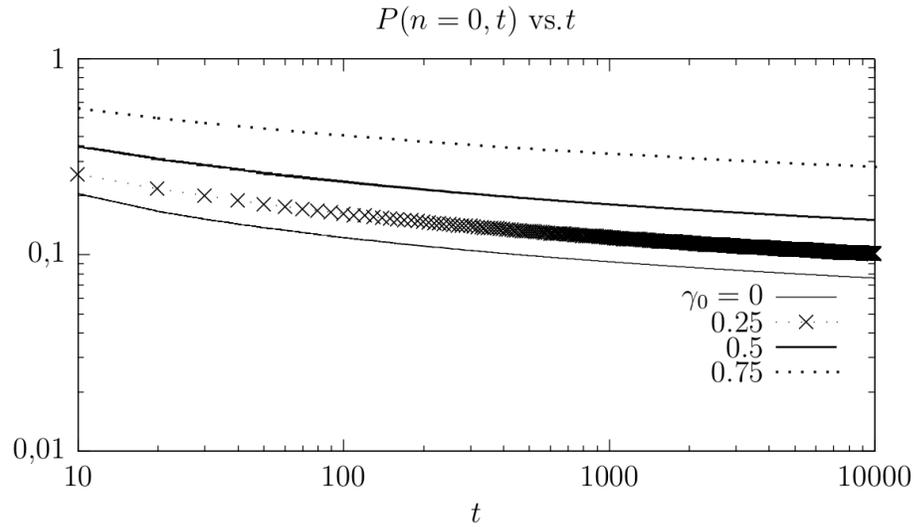


Figura 4.6: Evolución temporal de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento en $n_0 = 0$ cuando la tasa de uso de memoria es fija, $q = 0.2$.

en su vecindad. La lentitud de la difusión ayuda al caminante a ocupar el sitio n_0 , a un a tiempos grandes.

Finalmente el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$, definido por ec. (3.2), se muestra en las figuras 4.8-4.10 para los casos I-III, respectivamente. La escala

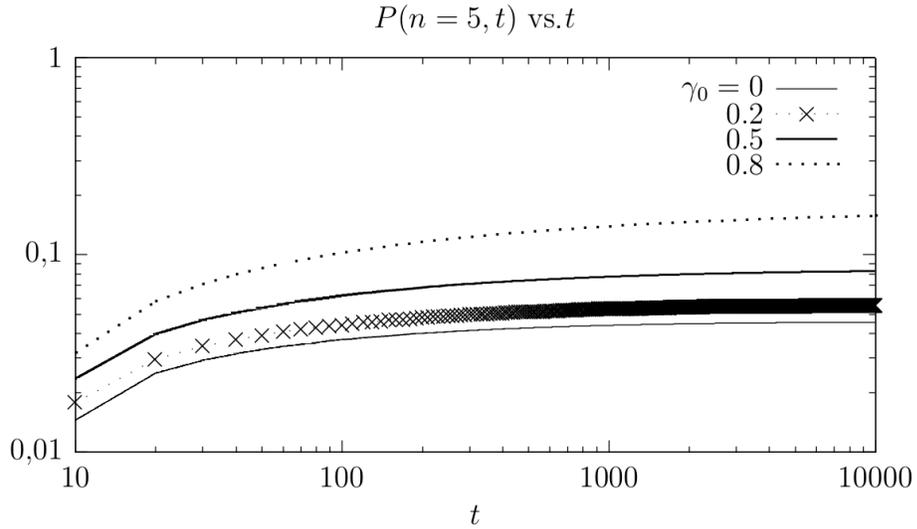


Figura 4.7: Evolución temporal de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento en $n_0 = 5$ cuando la tasa de uso de memoria es fija, $q = 0.2$.

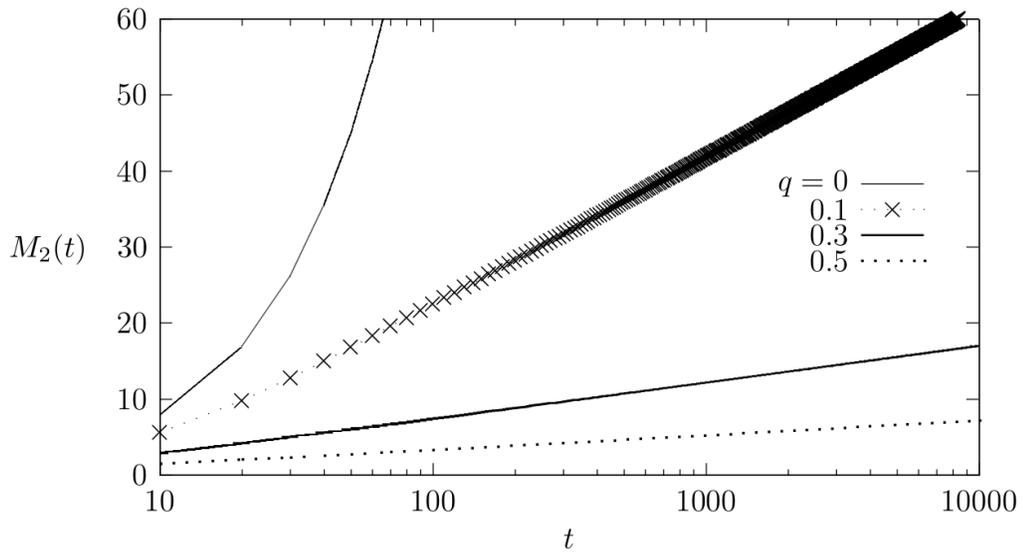


Figura 4.8: Desplazamiento cuadrático medio cuando la calidad de alimento $\gamma_0 = 0.5$ es fija. El sitio con alimento está en $n_0 = 0$.

logarítmica ayuda a distinguir fácilmente curvas con crecimiento logarítmico (caracterizadas por líneas rectas). En la figura 4.8 se observa que la memoria cambia el tipo de crecimiento de $M_2(t)$ de lineal a logarítmico en t , con un prefactor cada vez más pequeño conforme aumenta la tasa de uso de memoria q (ver apéndice 6.2). Esto

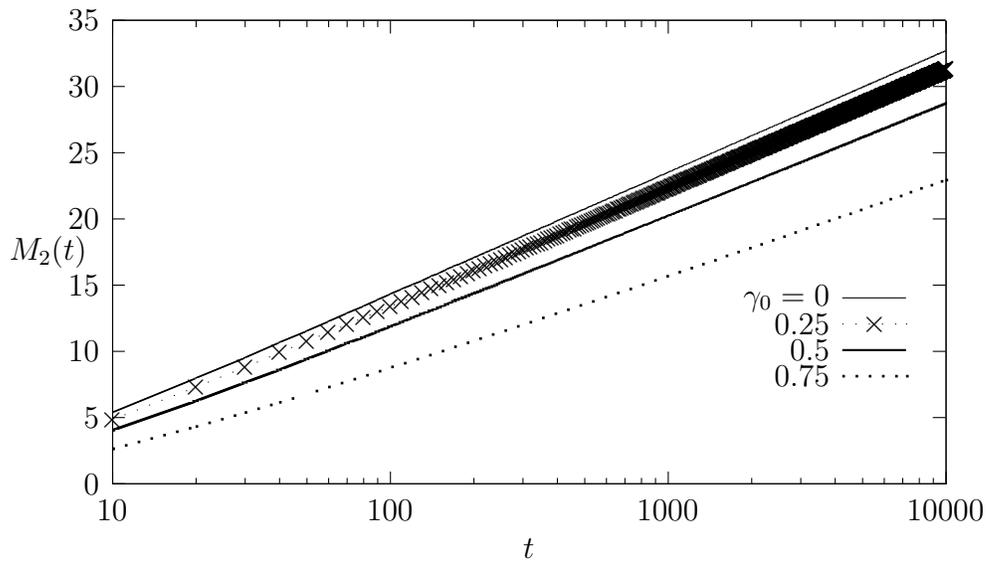


Figura 4.9: Desplazamiento cuadrático medio cuando la tasa de uso de memoria $q = 0.2$ es fija. El sitio con alimento está en $n_0 = 0$.

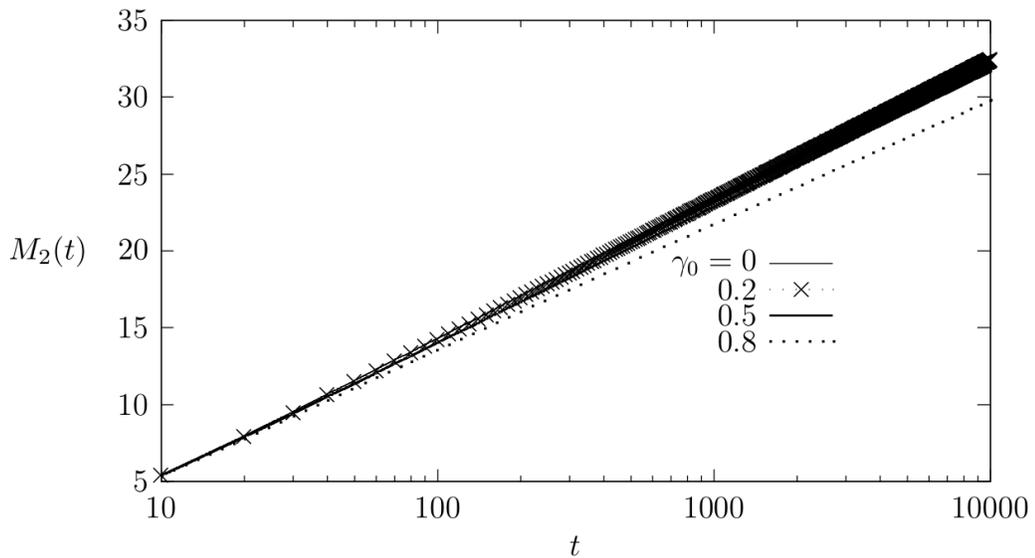


Figura 4.10: Desplazamiento cuadrático medio cuando la tasa de uso de memoria $q = 0.2$ es fija. El sitio con alimento está en $n_0 = 5$.

concuerta con cálculos analíticos de Boyer, Solis y Romo [34, 35].

En las figuras 4.9 y 4.10 se observa que el crecimiento logarítmico tiene un pre-factor más pequeño conforme se aumenta la calidad de alimento γ_0 . Esta variación

es mucho más notable cuando el sitio con alimento se encuentra en el origen, en comparación a cuando dicho sitio está fuera del origen.

4.1.2. Memoria con decaimiento temporal

Ahora nos enfocamos en las variaciones de las mismas cantidades que en la sección anterior pero al mantener fijas la tasa de uso de memoria q y la calidad de alimento γ_0 en el sitio n_0 . Ahora se varía el exponente de decaimiento β de la memoria en el kernel de ley de potencias (ver ecuación 3.9).

Cuando el sitio con alimento está en el origen (figura 4.11), se observa una disminución del pico central en la distribución final de probabilidad conforme se aumenta el exponente β . Es decir, en efecto el caminante usa su memoria pero olvida cada vez más rápidamente conforme se aumenta β . En otras palabras, el caminante tiende a visitar sitios que visitó en tiempos cada vez más recientes.

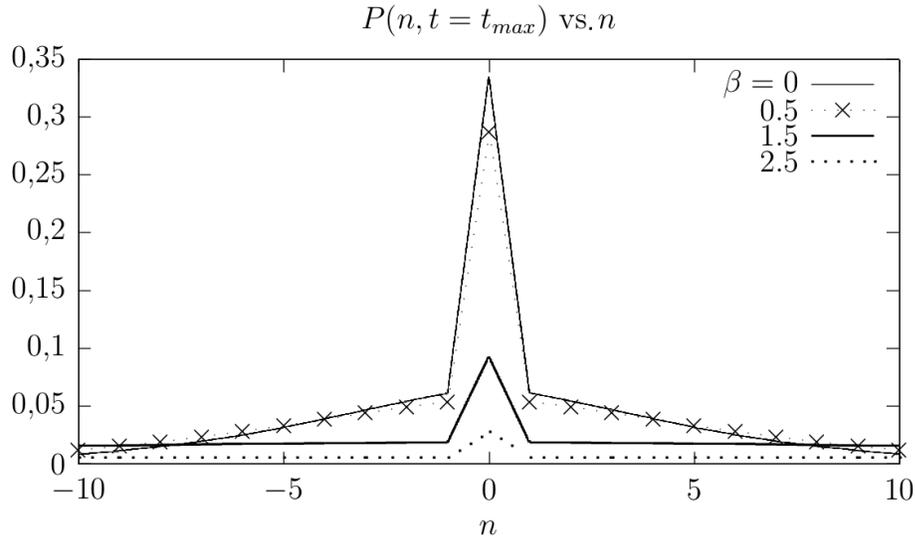


Figura 4.11: Distribución de probabilidad en $t_{max} = 10^4$ cuando se varía β . El sitio con alimento está en $n_0 = 0$ y los parámetros se fijan a $\gamma_0 = 0.8$ y $q = 0.2$.

Algo similar ocurre cuando el sitio con alimento no se encuentra en el origen (figura 4.12). El pico de probabilidad en n_0 disminuye conforme aumenta el exponente β , así el decaimiento de la memoria resulta en una exploración más extensa del espacio cuando se compara con memoria perfecta [35].

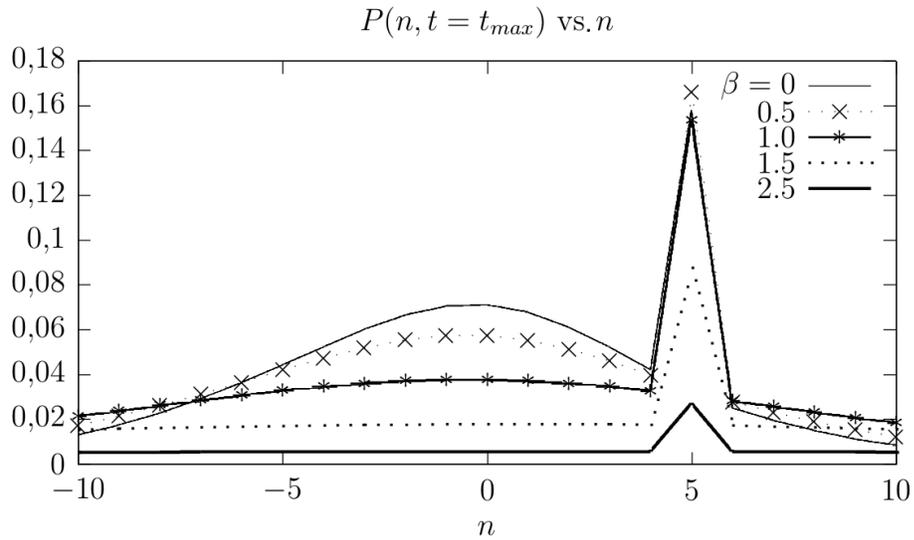


Figura 4.12: Distribución de probabilidad en $t_{\max} = 10^4$ cuando se varía β . El sitio con alimento está en $n_0 = 5$ y los parámetros se fijan a $\gamma_0 = 0.8$ y $q = 0.2$.

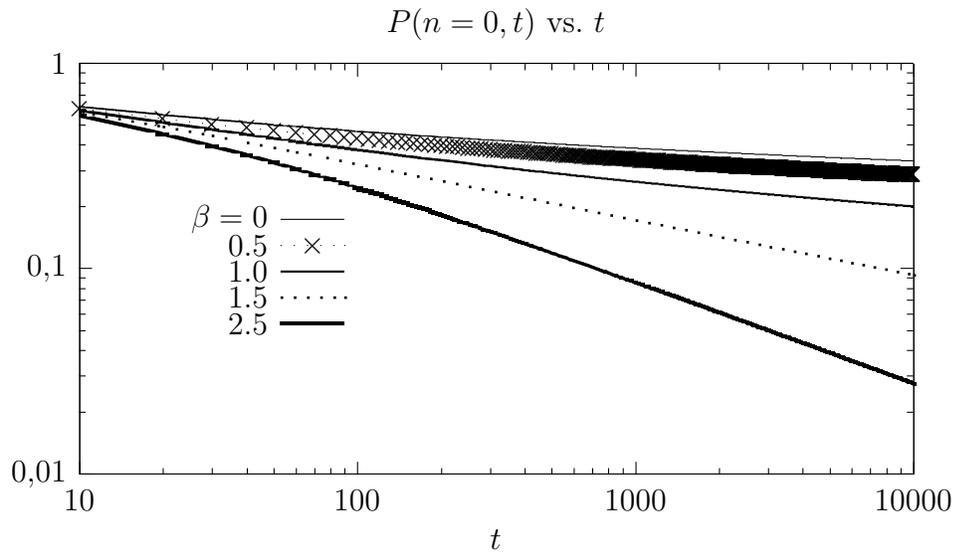


Figura 4.13: Evolución de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento en $n_0 = 0$ cuando se varía β . Se fijan los parámetros $q = 0.2$ y $\gamma_0 = 0.8$.

Esto último se ilustra de mejor manera en la evolución de la probabilidad de ocupación $P(n_0, t)$. Por ejemplo, cuando $n_0 = 0$ (figura 4.13) se observa que dicha probabilidad decrece cada vez más rápido al aumentar β . Cuando $n_0 = 5$ (figura

4.14) la probabilidad de ocupación pasa por un máximo en el tiempo. A tiempos grandes, el decaimiento temporal es más rápido para β grande, como en la figura 4.13. Notar que en ambos casos existe un cambio de comportamiento alrededor de $\beta \approx 1$. En el caso $n_0 = 0$ (figura 4.13), $P(0, t)$ pasa de decaer más lento que una ley de potencias (para $\beta \lesssim 1$) a decaer como una ley de potencias ($\beta \gtrsim 1$). Un comportamiento similar se observa en la figura 4.14 a tiempos grandes (sitio con alimento en $n_0 = 5$).

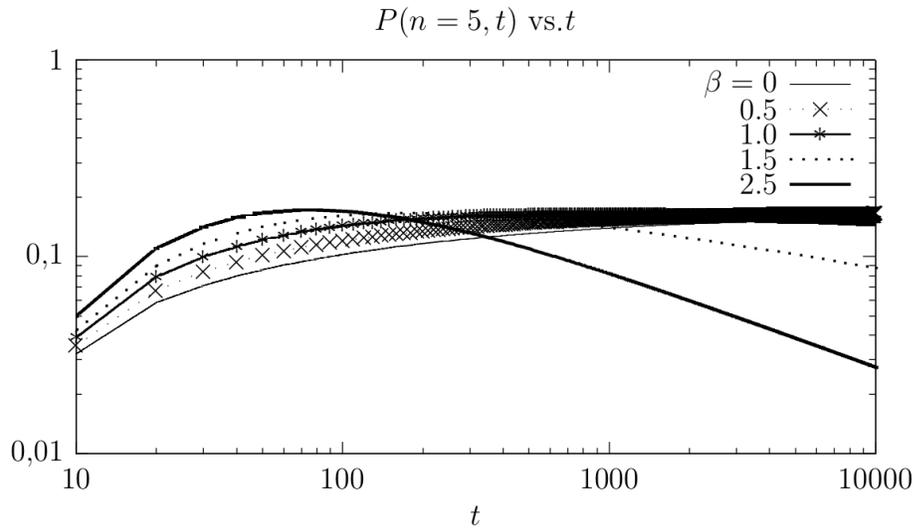


Figura 4.14: Evolución de la probabilidad de ocupación del sitio con alimento $n_0 = 5$, con $q = 0.2$ y $\gamma_0 = 0.8$.

Finalmente, el desplazamiento cuadrático medio puede pasar de crecimiento logarítmico en t a un crecimiento mucho más rápido al aumentar el valor del exponente β (figuras 4.15 y 4.16).

4.2. Experimento 2

El segundo experimento, detallado en la sección 3.1.2, consiste en una red con dos sitios con alimento: el sitio n_1 es productivo la primera mitad de la duración de la caminata (i.e. $t \in [0, N_p/2]$) y el sitio n_2 es productivo cuando n_1 deja de producir alimento (i.e. en $t \in [N_p/2 + 1, N_p]$), donde N_p es la duración de la caminata (ver figuras 4.17 y 3.8). En este caso los sitios con alimentos se colocaron en $n_1 = -15$

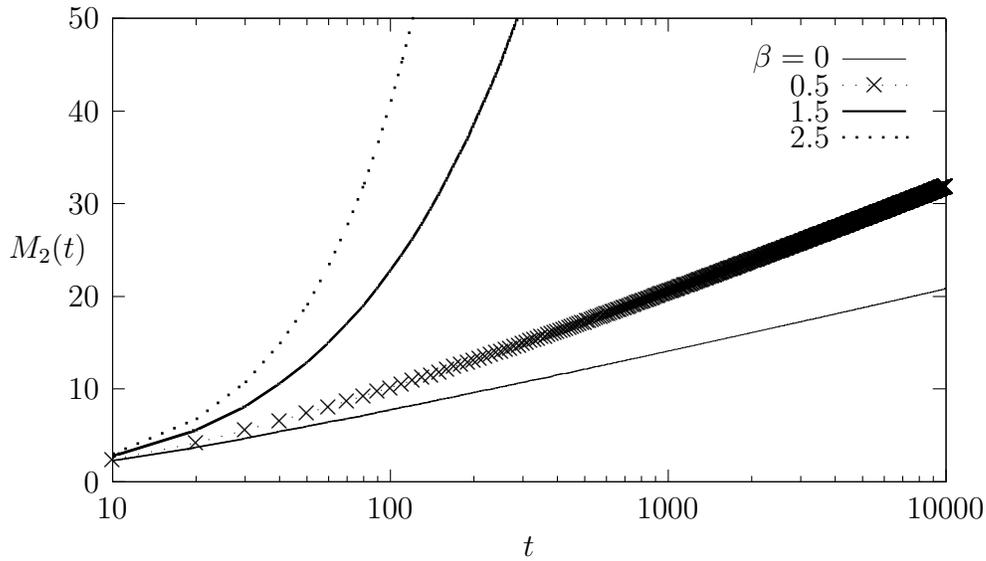


Figura 4.15: Desplazamiento cuadrático medio para una red con sitio con alimento en $n_0 = 0$. Los parámetros toman valores $q = 0.2$ y $\gamma_0 = 0.8$.

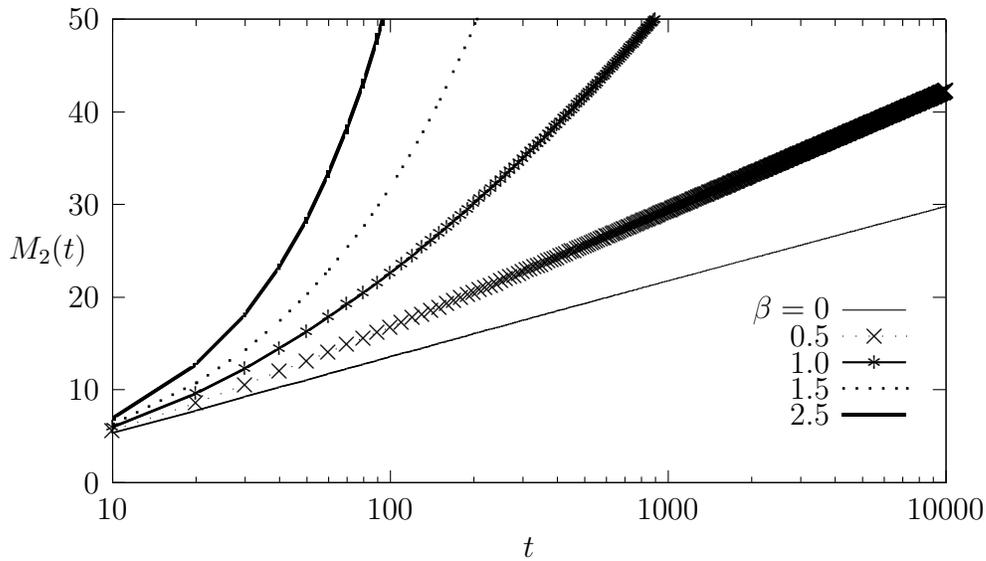


Figura 4.16: Desplazamiento cuadrático medio para una red con sitio con alimento en $n_0 = 5$. Los parámetros toman valores $q = 0.2$ y $\gamma_0 = 0.8$.

y $n_2 = 15$ y las curvas fueron obtenidas mediante simulaciones Monte Carlo (ver sección 3.2).

Este experimento está pensado para probar la habilidad del caminante para explotar recursos cambiantes en el tiempo (efímeros). Para ello, se debe combinar dos comportamientos contrarios: una memoria de largo alcance para la explotación y una difusión lo suficientemente rápida para la búsqueda de otros sitios con recursos a explotar.

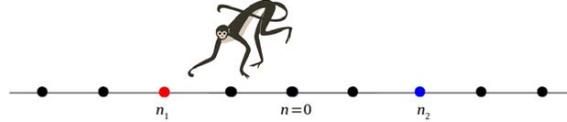


Figura 4.17: Ilustración del experimento 2: dos sitios de alimento. El sitio n_1 produce alimento en $t \in [0, N_p/2]$ y el sitio n_2 produce alimento en $t \in [N_p/2 + 1, N_p]$, donde N_p es el número total de pasos de tiempo o duración de la caminata.

Por lo tanto, en esta sección estudiamos principalmente el efecto del alcance de la memoria (parámetros β y Δ). Con el fin de cuantificar la eficiencia de forrajeo durante la primera parte del experimento, las primeras dos gráficas muestran el tiempo promedio (de ensamble, obtenido al promediar los tiempos de corridas independientes) $\langle T(n_1) \rangle$ que el caminante pasa en el primer sitio productivo $n_1 = -15$ (mientras produce alimento) como función del parámetro de memoria correspondiente: el exponente β para el caso de memoria que decae como ley de potencias (figura 4.18) y el tiempo característico Δ para memoria que decae exponencialmente (figura 4.19). Ver ecuaciones 3.9 y 3.10.

Cada curva de estas figuras corresponde a una duración dada $N_p/2$ de fructificación, con las condiciones dadas por el experimento 2 y con $q = 0.2$ fijo (más adelante se varía este parámetro). En la figura 4.18 se puede observar claramente que cuando el caminante utiliza memoria tipo ley de potencias existe un máximo de $\langle T(-15) \rangle$ para un valor de β ubicado alrededor de $\beta^* = 1.2$ (con excepción de los experimentos más cortos, $N_p = 10^4$, donde $\beta^* = 1.5$). Primero concluimos que se requiere una memoria no tan perfecta para explotar exitosamente los recursos en n_1 . El valor $\beta^* = 1.2$ parece representar un buen compromiso entre difusión y explotación y, como se puede observar en la figura 4.18, el valor β^* depende poco del tiempo de fructificación $N_p/2$.

Las curvas para el caso de memoria con decaimiento exponencial (figura 4.19) también muestran un máximo, y el valor de la eficiencia óptima es similar al caso del

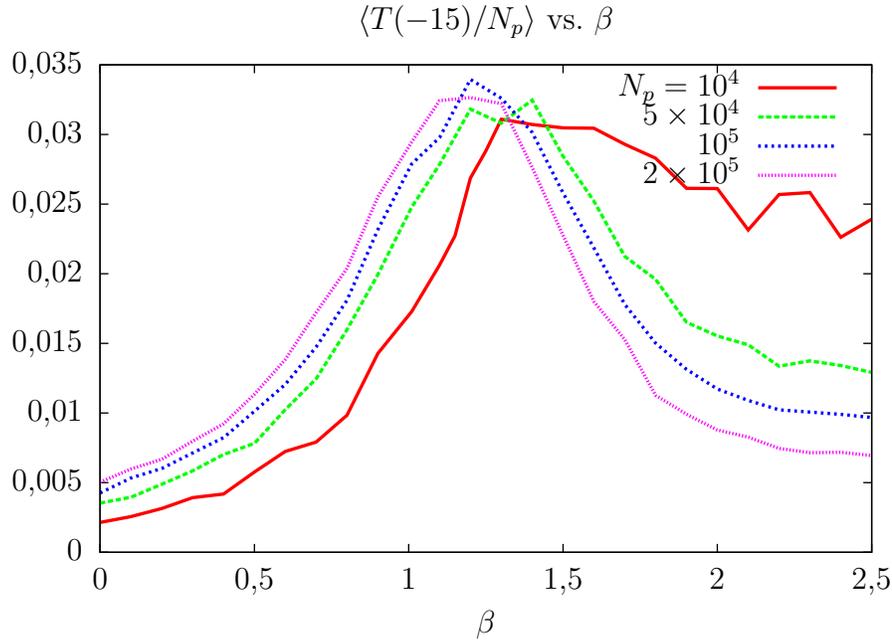


Figura 4.18: Tiempo promedio, normalizado con el tiempo total de caminata N_p , que el caminante pasa en el sitio $n_1 = -15$ (mientras produce alimento) como función del parámetro β . El kernel de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

kernel de ley de potencia. Sin embargo, el valor óptimo Δ^* del parámetro depende fuertemente de N_p : es decir, diferentes dinámicas del ambiente necesitarán diferentes ajustes para el caminante.

Se observa algo similar al comparar las gráficas del tiempo promedio que pasa el caminante en el segundo banco de alimento (figuras 4.20 y 4.21), así como para el tiempo geométrico promedio (figuras 4.22 y 4.23). Estas últimas cuatro figuras muestran algo importante: que el caminante es capaz de explotar el segundo sitio (n_2) casi con la misma eficiencia alta que el primer sitio (n_1), cuando se elige $\beta = \beta^*$. El promedio geométrico alto indica que en una misma corrida (caminata), el caminante pasa mucho tiempo en cada sitio (n_1 y n_2) durante su respectivo periodo de productividad. Este efecto se ilustra directamente en la figura 4.24, que muestra la evolución temporal de las probabilidades de ocupación $P(n_1, t)$ y $P(n_2, t)$ de ambos sitios de alimento durante toda la caminata.

Los resultados indican que el hecho de poseer un decaimiento de memoria cuanti-

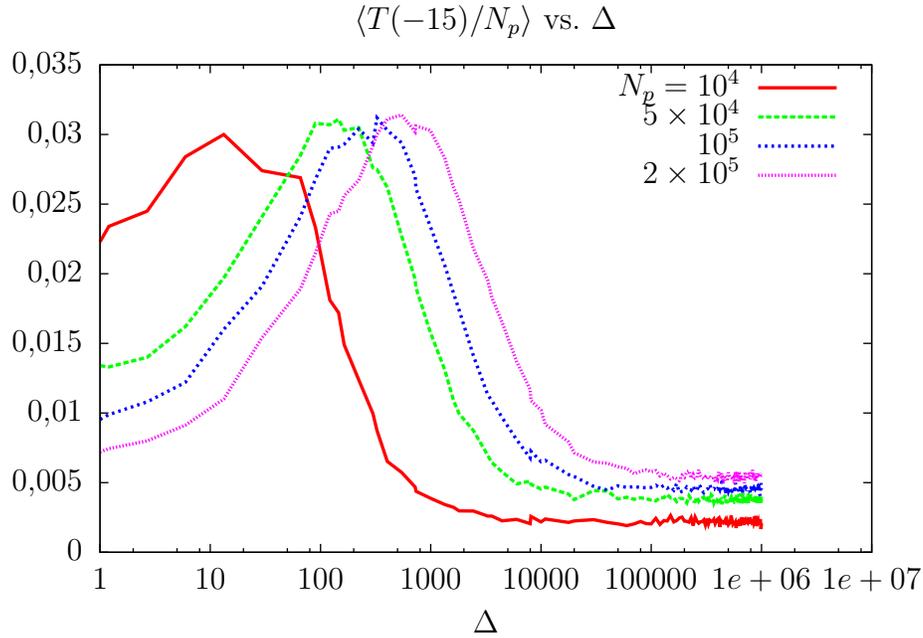


Figura 4.19: Tiempo promedio, normalizado con el tiempo total de caminata N_p , que el caminante pasa en el sitio n_1 (mientras produce alimento) como función del parámetro Δ (notar escala logarítmica). El kernel de memoria es $e^{-(t-t')/\Delta}$ y se fija $q = 0.2$.

tativamente distinto (ley de potencias o exponencial) puede afectar significativamente el desempeño del caminante. En particular afecta su capacidad de explotar recursos de manera adecuada adaptándose a distintos ambientes.

De la comparación de las gráficas 4.22 y 4.23 se puede deducir que el uso de memoria que decae como ley de potencias es de mayor beneficio para el caminante, pues basta con que su parámetro de memoria β se encuentre alrededor de la unidad (i.e. $\beta \simeq 1.2$) para que el caminante aproveche al máximo ambos sitios con alimento, sin importar la duración del periodo de productividad de éstos. En términos biológicos esto significa que el caminante que olvida información como ley de potencias es un explotador eficiente de recursos efímeros, es decir es adaptable a ambientes con distintos tiempos característicos ($N_p/2$). Por otro lado el caminante que usa memoria que decae exponencialmente debe ajustar su parámetro Δ de memoria de acuerdo a la duración de los recursos disponibles con el fin de ser un explotador eficiente, i.e. de pasar un tiempo máximo en distintos sitios con alimento. Esto revela una

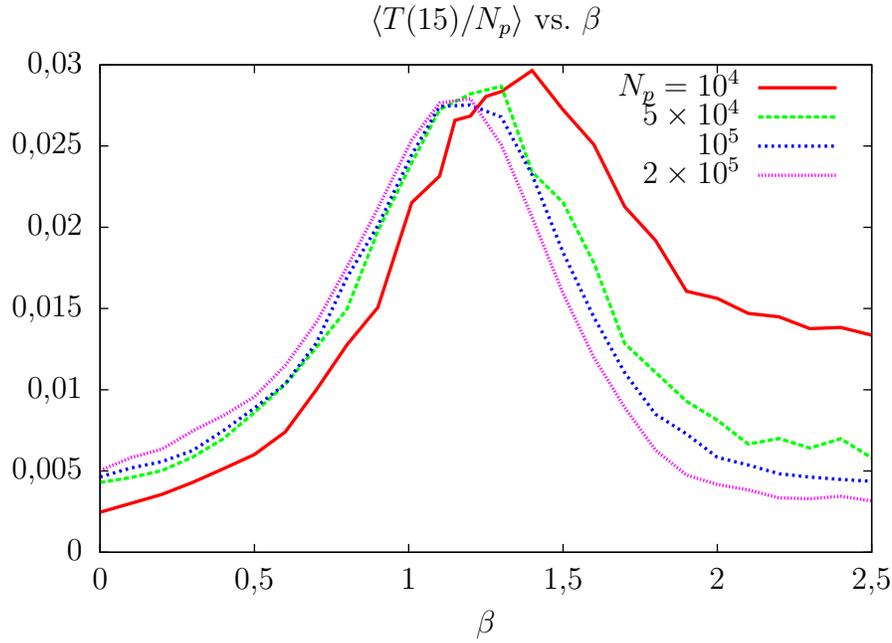


Figura 4.20: Tiempo promedio, normalizado con el tiempo total de caminata N_p , que el caminante pasa en el segundo sitio mientras produce alimento ($n_2 = 15$) como función del parámetro β . El tipo de decaimiento de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

menor capacidad de adaptarse a situaciones nuevas (como cambios en la duración de fructificación de los sitios de alimento), lo cual puede comprometer la supervivencia del caminante.

Para ilustrar más claramente la robustez de la memoria con kernel de ley de potencias, en la figura 4.25 se muestra una gráfica bidimensional del promedio geométrico (promediado sobre corridas independientes y con las mismas condiciones iniciales) del tiempo que pasa el caminante en ambos sitios con alimento, como función de los dos parámetros de memoria q y β . La robustez en este caso se ilustra por el hecho de que la eficiencia de forrajeo depende poco de q , para $\beta = \beta^* \simeq 1.2$.

Por último, en las figuras 4.26-4.28 estudiamos el efecto de alejar los sitios de alimento (n_1 y n_2) del origen. Vemos que elegir $(n_1, n_2) = (-50, 50)$ no cambia cualitativamente nuestras conclusiones.

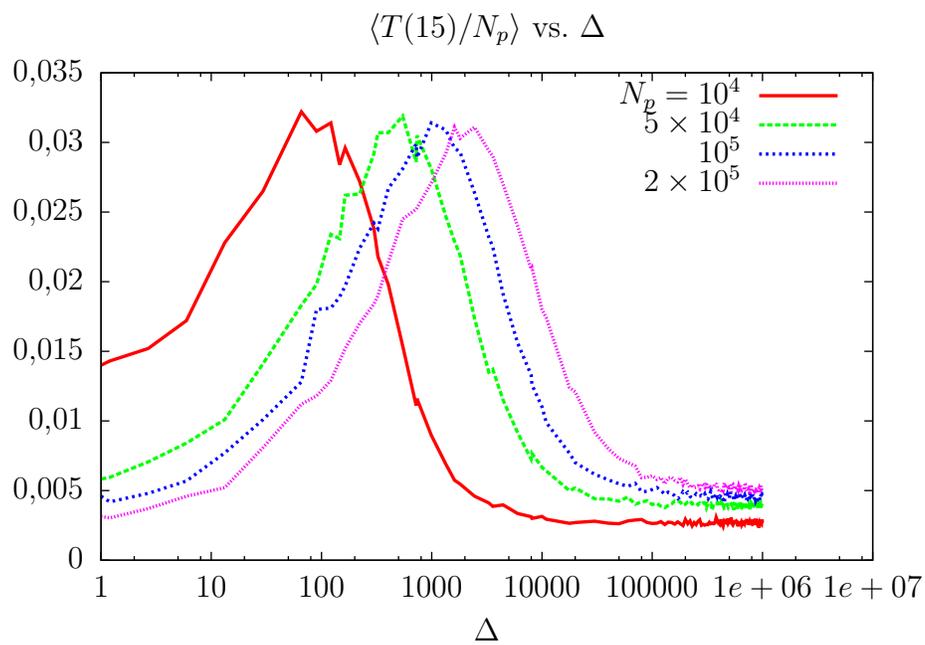


Figura 4.21: Tiempo promedio, normalizado con el tiempo total de caminata N_p , que el caminante pasa en el segundo sitio mientras produce alimento ($n_2 = 15$) como función del parámetro Δ . El tipo de decaimiento de memoria es $e^{-(t-t')/\Delta}$ y se fija $q = 0.2$.

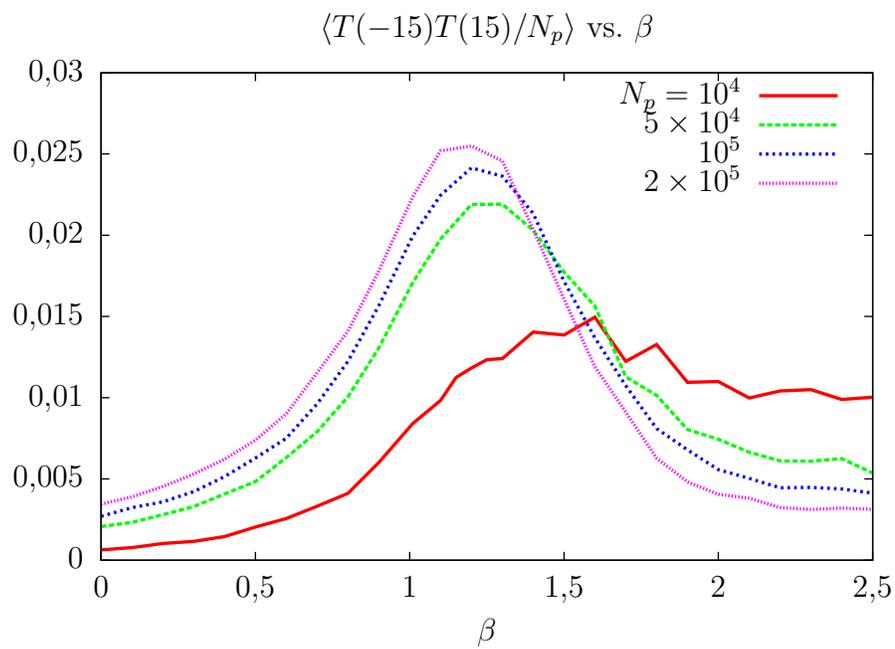


Figura 4.22: Promedio geométrico, promediado en ensamble, del tiempo que pasa el caminante en ambos sitios de alimento mientras éstos se encuentran produciendo alimento, como función del parámetro β . El tipo de decaimiento de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

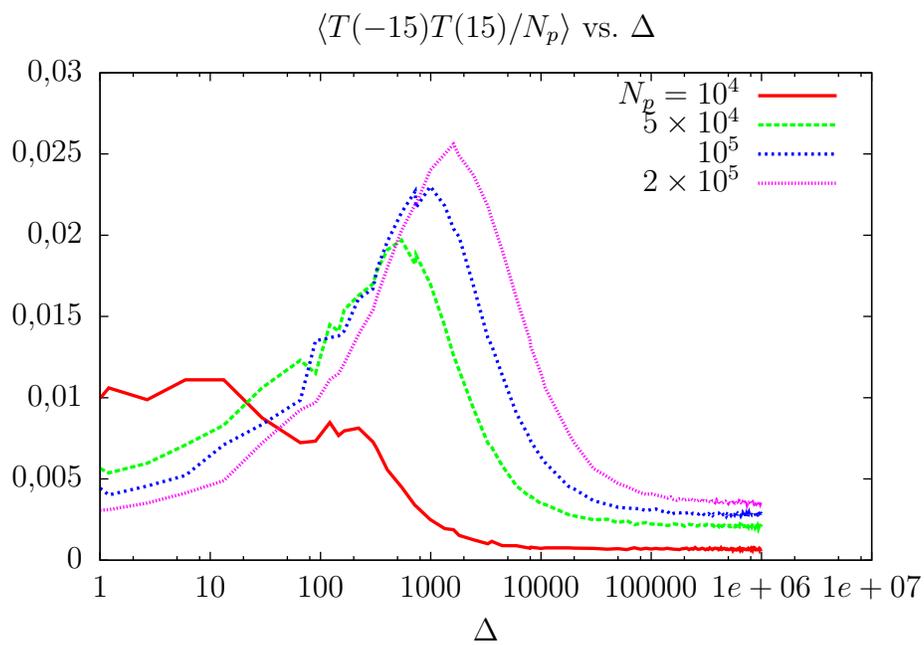


Figura 4.23: Promedio geométrico, promediado en ensamble, del tiempo que pasa el caminante en ambos sitios de alimento mientras éstos se encuentran produciendo alimento, como función del parámetro Δ . El tipo de decaimiento de memoria es $e^{-(t-t')/\Delta}$ y se fija $q = 0.2$.

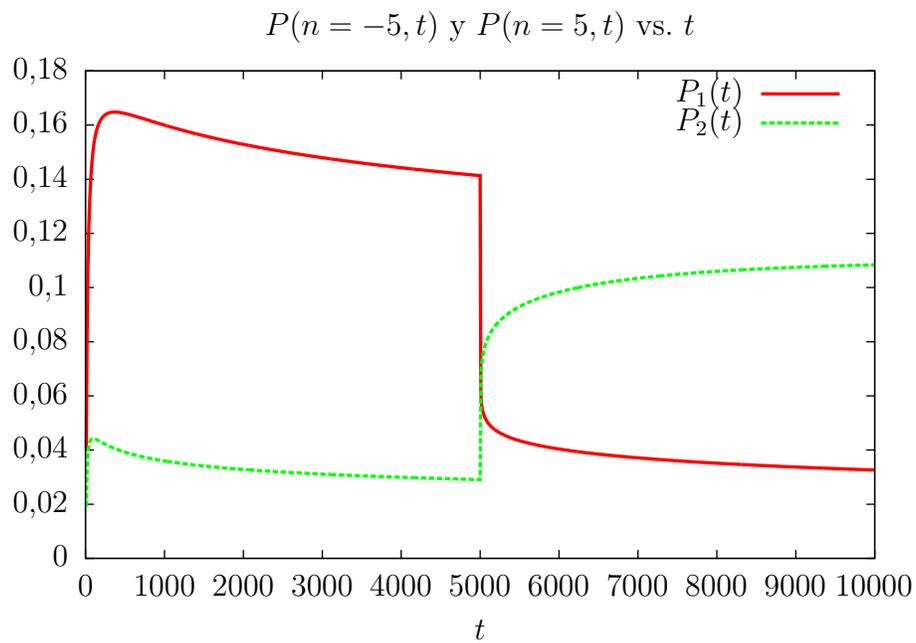


Figura 4.24: Probabilidad de ocupación en los sitios de alimento $n_1 = -5$ y $n_2 = 5$ como función del tiempo. El kernel de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ con $\beta = 1.2$, $q = 0.2$ y $N_p = 10^4$ fijos. Curvas obtenidas de manera exacta.

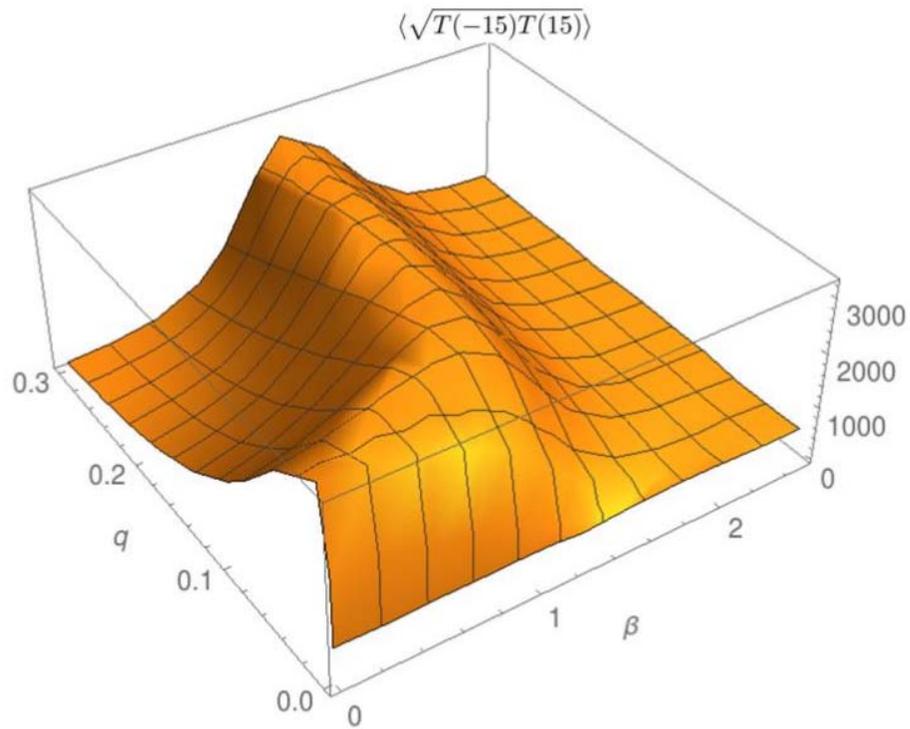


Figura 4.25: Promedio geométrico, promediado en ensamble, del tiempo que pasa el caminante en ambos sitios de alimento mientras éstos se encuentran produciendo alimento, como función de los dos parámetros de memoria q y β . El tipo de decaimiento de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$.

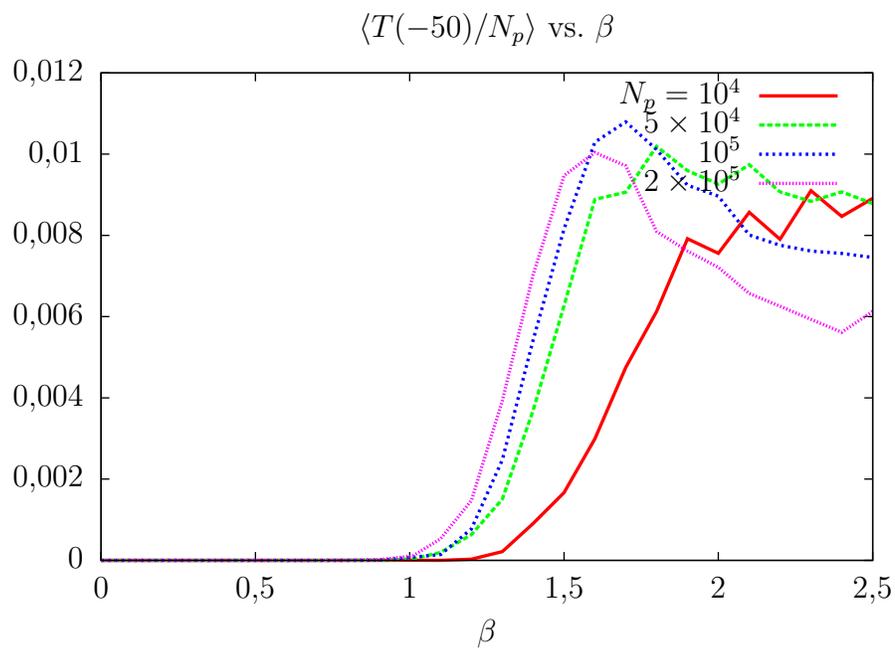


Figura 4.26: Tiempo promedio, normalizado con la duración de la caminata N_p , que el caminante pasa en el primer sitio mientras produce alimento ($n_1 = -50$) como función del parámetro β . El kernel de de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

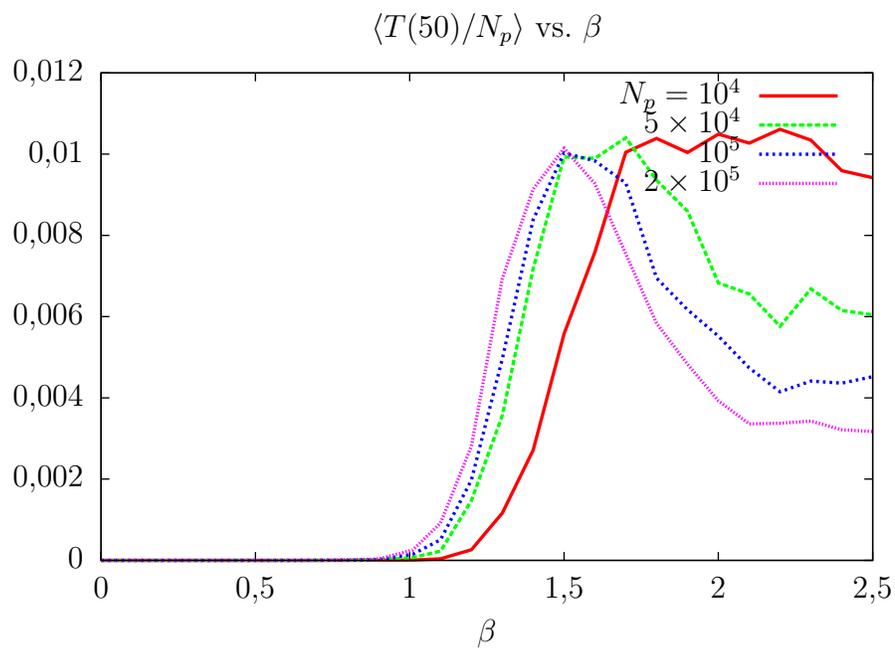


Figura 4.27: Tiempo promedio, normalizado con la duración de la caminata N_p , que el caminante pasa en el segundo sitio mientras produce alimento ($n_1 = 50$) como función del parámetro β . El kernel de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

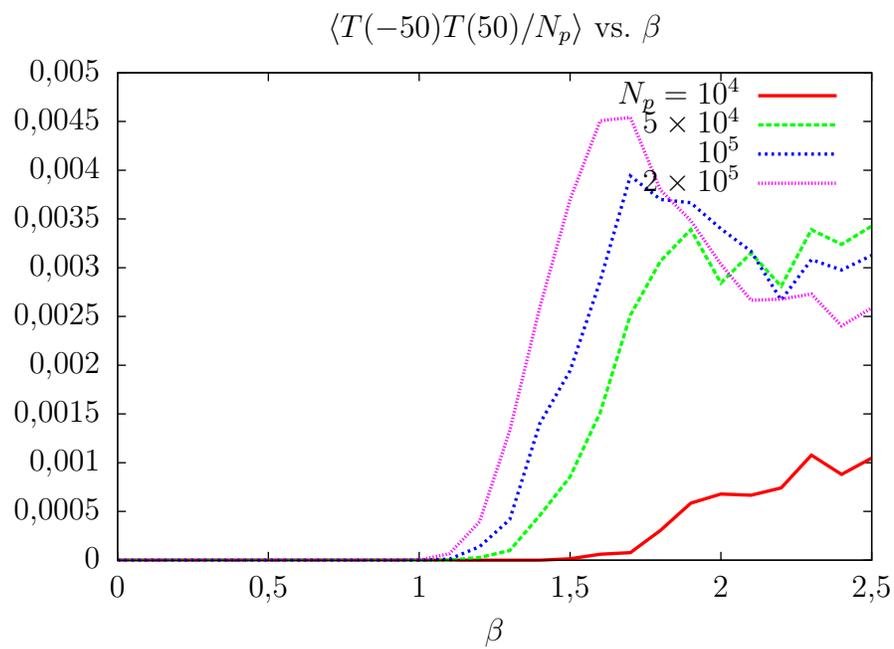


Figura 4.28: Tiempo geométrico promedio, normalizado con la duración de la caminata N_p , que el caminante pasa en ambos sitios de alimento durante sus respectivos intervalos de productividad, como función del parámetro β . El kernel de memoria es $(t - t' + 1)^{-\beta}$ y se fija $q = 0.2$.

Capítulo 5

Conclusiones

En esta tesis se introdujo un modelo simple para estudiar el forrajeo animal. El modelo está basado en caminatas aleatorias simétricas e incluye tres modificaciones, 1) Memoria: el caminante recuerda todos los sitios que ha visitado y se reubica en alguno de ellos con probabilidad q . Esta modificación nos conduce al área de caminatas no-Markovianas. 2) Decaimiento de memoria (kernel de memoria): el caminante puede tener preferencia por regresar a sitios que visitó recientemente, lo cual hace que el modelo sea más realista y 3) Red no homogénea: en la red, sobre la cual se mueve el caminante, existen sitios especiales fijos con alimento, en los cuales el caminante puede pasar más tiempo (ver sección 3.1.1 para detalles). El modelo conduce a un proceso de difusión anómala muy lenta, con desplazamiento cuadrático medio logarítmico en t , y a una localización del caminante alrededor de las inhomogeneidades, en el sentido de que, a tiempos grandes, el caminante tiene una probabilidad mucho mayor de estar ubicado en un sitio con alimento comparada con la probabilidad de estar en un sitio sin alimento. Además esta probabilidad también es mucho mayor que para una caminata aleatoria Markoviana simple.

El uso de memoria con decaimiento es necesario para que el caminante explote de manera eficiente ambientes con recursos cambiantes. Además, cuando el caminante olvida lentamente (es decir, cuando el caminante no tiene un tiempo característico de olvido, o bien su memoria decae como ley de potencias), existe un valor $\beta^* \simeq 1.2$ del exponente para el cual la eficiencia de forrajeo es óptima. Dicho valor es independiente de los parámetros del ambiente (i.e. de la duración de la productividad de los

sitios de alimento) y representa un balance entre dos comportamientos opuestos del caminante: explotación de recursos y exploración de su ambiente. La contribución principal de este modelo es que estos comportamientos se logran con reglas muy simples y que demandan poco cómputo.

El desempeño del caminante es afectado significativamente al cambiar el tipo de decaimiento de su memoria en el tiempo. En este trabajo se compararon los decaimientos exponencial y tipo ley de potencias. Con éste último kernel el caminante obtiene un mayor beneficio desde el punto de vista biológico pues es adaptable a ambientes con distintos tiempos característicos en contraste con el kernel exponencial. Además, el kernel tipo ley de potencias es robusto cuando $\beta^* \simeq 1.2$ en el sentido de que el éxito de forrajeo es óptimo independientemente del otro parámetro, la frecuencia q con la que el caminante use su memoria.

Una cantidad que no se calculó pero que puede dar una idea más clara del éxito de forrajeo es $\langle \min [T(n_1), T(n_2)] \rangle$, que indica el peor tiempo promedio de explotación. En términos biológicos se desea maximizar esta cantidad, análogamente al tiempo geométrico promedio, en función de los parámetros de memoria q y β (o Δ) y se espera que, de hecho, se obtengan resultados idénticos a los obtenidos con $\langle \sqrt{T(n_1)T(n_2)} \rangle$.

Posibles generalizaciones del modelo expuesto en esta tesis incluyen considerar sitios con distintas cantidades de alimento, un número general N de sitios con alimento que fructifiquen en momentos aleatorios, sitios de alimento que vuelvan a producir en un tiempo característico después de haber sido sobreexplotados, dimensiones espaciales superiores (en particular la dimensión 2), combinación de memoria con otros tipos de movimiento aleatorio que no sea a primeros vecinos (e.g. vuelos de Lévy), entre muchas otras. Todas estas con el objetivo de que el modelo sea más realista, desde el punto de vista biológico.

En particular, con este modelo se puede estudiar también el proceso de reaprendizaje del caminante, es decir su capacidad de regresar a un sitio que explotó en el pasado. Esto puede hacerse al introducir un segundo periodo de productividad del primer sitio productivo n_1 (experimento 2, ver sección 3.1.2), al instante en que n_2 deje de ser productivo, y calcular cantidades como el tiempo de primer retorno (del sitio n_2 al sitio n_1) o la eficiencia de explotación de recursos.

Otra dirección que se puede explorar con este modelo es la posibilidad de sin-

cronización del caminante con el ambiente, considerando que los sitios con alimento producen de manera periódica. Este fenómeno es conocido en la literatura como resonancia estocástica [49].

En el futuro también se espera comparar los resultados obtenidos en este trabajo con información de trayectorias reales de animales en sus hábitats, como monos o bisontes [15, 34]. De igual forma se espera encontrar expresiones analíticas para los comportamientos asintóticos de la distribución de probabilidad así como del desplazamiento cuadrático medio. Además se tiene contemplado investigar cambios ligeros en las reglas de movimiento que produzcan una localización más pronunciada y una eficiencia mayor.

Capítulo 6

Apéndices

6.1. Deducción del comportamiento asintótico de $M_2(t)$ para caminata con memoria perfecta.

Para una caminata con memoria, partiendo de la ecuación maestra (ecuación 3.4) para la probabilidad de ocupación del caminante $P(n, t)$, se puede obtener una ecuación para el desplazamiento cuadrático medio $M_2(t)$ al multiplicar (3.4) por n^2 y sumar sobre las n . La ecuación resultante es [34]:

$$M_2(t+1) = (1-q) + (1-q)M_2(t) + \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t M_2(t'). \quad (6.1)$$

Utilizando la función generadora [34] $M_2(\lambda) := \sum_t \lambda^t M_2(t)$, se obtiene

$$\lambda^{-1} M_2(\lambda) = \frac{1-q}{1-\lambda} + (1-q)M_2(\lambda) + q \sum_{t'=0}^{\infty} \left(\sum_{t=t_0}^{\infty} \frac{\lambda^t}{1+t} \right) M_2(t'), \quad (6.2)$$

cuya solución exacta es:

$$M_2(\lambda) = \frac{1-q \ln(1-\lambda) - \ln[1-\lambda(1-q)]}{q(1-\lambda)}, \quad (6.3)$$

que al invertir se obtiene:

$$M_2(t) = \frac{1-q}{q} \sum_{k=1}^t \frac{1-(1-q)^k}{k}, \quad (6.4)$$

de donde, al utilizar el desarrollo asintótico de la constante de Euler γ_e , se obtiene

$$M_2(t) \simeq \frac{1-q}{q} [\gamma_e + \ln qt]. \quad (6.5)$$

6.2. Deducción de la ecuación para $M_2(t)$ con una inhomogeneidad

Definiendo a $M_2(t) := \sum_{n=-\infty}^{\infty} n^2 P(n, t)$ y partiendo de

$$\begin{aligned} P(n, t+1) = & \frac{1}{2}(1-q)(1-\gamma_{n-1})P(n-1, t) + \frac{1}{2}(1-q)(1-\gamma_{n+1})P(n+1, t) + \\ & +(1-q)\gamma_n P(n, t) + \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t P(n, t') \end{aligned} \quad (6.6)$$

con $\gamma_n = \gamma \delta_{n, n_0}$ para un n_0 fijo. Multiplicamos por n^2 y sumamos para todos los valores de n :

$$\begin{aligned} \sum_n n^2 P(n, t+1) = & \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 (1-\gamma_{n-1})P(n-1, t) + \\ & + \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 (1-\gamma_{n+1})P(n+1, t) + \\ & +(1-q) \sum_n n^2 \gamma_n P(n, t) + \frac{q}{t+1} \sum_n n^2 \sum_{t'=0}^t P(n, t') \end{aligned} \quad (6.7)$$

usando la definición de $M_2(t)$ y separando las sumas obtenemos

$$\begin{aligned}
M_2(t+1) &= \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n-1, t) - \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 \gamma_{n-1} P(n-1, t) + \\
&+ \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n+1, t) - \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 \gamma_{n+1} P(n+1, t) + \\
&+ (1-q) \sum_n n^2 \gamma_n P(n, t) + \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t M_2(t')
\end{aligned} \tag{6.8}$$

y usando la definición de γ_n tenemos:

$$\begin{aligned}
M_2(t+1) &= \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n-1, t) - \frac{1}{2}(1-q)(n_0+1)^2 \gamma P(n_0, t) + \\
&+ \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n+1, t) - \frac{1}{2}(1-q)(n_0-1)^2 \gamma P(n_0, t) + \\
&+ (1-q)n_0^2 \gamma P(n_0, t) + \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t M_2(t')
\end{aligned} \tag{6.9}$$

o bien

$$\begin{aligned}
M_2(t+1) &= (1-q)\gamma[n_0^2 - \frac{1}{2}(n_0-1)^2 - \frac{1}{2}(n_0+1)^2]P(n_0, t) + \\
&+ \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n-1, t) + \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n+1, t) + \\
&+ \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t M_2(t')
\end{aligned} \tag{6.10}$$

Pero

$$\begin{aligned}
& \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n-1, t) + \frac{1}{2}(1-q) \sum_n n^2 P(n+1, t) \\
&= \frac{1}{2}(1-q) \sum_n (n-1)^2 P(n-1, t) + \frac{1}{2}(1-q) \sum_n (2n-1)P(n-1, t) + \\
&+ \frac{1}{2}(1-q) \sum_n (n+1)^2 P(n+1, t) - \frac{1}{2}(1-q) \sum_n (2n+1)P(n+1, t) \\
&= (1-q)M_2(t) + (1-q) \sum_n (n-1)P(n-1, t) + \frac{1-q}{2} \sum_n P(n-1, t) + \\
&- (1-q) \sum_n (n+1)P(n+1, t) + \frac{1-q}{2} \sum_n P(n+1, t) \\
&= (1-q)M_2(t) + (1-q) \tag{6.11}
\end{aligned}$$

así

$$M_2(t+1) = (1-q) + (1-q)M_2(t) - (1-q)\gamma P(n_0, t) + \frac{q}{t+1} \sum_{t'=0}^t M_2(t') \tag{6.12}$$

6.3. Generador de números aleatorios.

En este método es necesario obtener un generador de números aleatorios que siga la distribución dada por el kernel $F_t(t')$, a partir de un generador de números con distribución uniforme. Para esto utilizamos la definición de función de distribución acumulada inversa (ver [50, 51]): Sea Y una variable aleatoria distribuida uniformemente en $(0, 1)$, entonces la variable aleatoria $F^{-1}(Y)$ tiene como función de distribución acumulada a F , donde F^{-1} es la función de distribución acumulada inversa.

Para aplicar la definición anterior primero recordamos que para una variable aleatoria X su función de distribución acumulada (FDA) $F(x)$ está definida por:

$$F(x) := \Pr(X \leq x) \tag{6.13}$$

y se relaciona con la distribución (densidad de probabilidad) $f(x)$ mediante la expresión

$$F(x) \equiv \int_{-\infty}^x f(x')dx' \quad (6.14)$$

Entonces identificamos nuestro generador de números con distribución uniforme en $(0, 1)$ con la variable aleatoria Y , y queremos encontrar la variable aleatoria $F^{-1}(Y)$ tal que tenga como FDA a la función F , de donde identificamos a la función $f(x)$ con el kernel $F_t(t')$ (ver ecuación 6.14). Como ejemplo, consideremos que el kernel $f(x)$ sigue distribución exponencial con $x_m \leq x \leq x_M$, entonces

$$f(x) := \begin{cases} ce^{-x/x_0} & \text{si } x_m < x < x_M \\ 0 & \text{en otro caso} \end{cases} \quad (6.15)$$

donde, debido a que se debe cumplir que $\int_{\mathbb{R}} f(x)dx = 1$, se tiene que

$$c = \frac{1/x_0}{e^{-x_m/x_0} - e^{-x_M/x_0}} \quad (6.16)$$

Entonces, de (6.14), tenemos que, para $x < x_M$:

$$F(x) = \int_{-\infty}^{x_m} 0 dx' + \int_{x_m}^x f(x')dx' = \frac{e^{-x_m/x_0} - e^{-x/x_0}}{e^{-x_m/x_0} - e^{-x_M/x_0}} \quad (6.17)$$

donde en la última igualdad se utilizó el resultado (6.16). Así, como la variable aleatoria que buscamos es $F^{-1}(Y)$, basta invertir (6.17), de donde se tiene que:

$$x \equiv F^{-1}(Y) = -x_0 \ln [e^{-x_m/x_0} - Y (e^{-x_m/x_0} - e^{-x_M/x_0})] \quad (6.18)$$

Es decir si Y es un número aleatorio que sigue una distribución uniforme en $(0, 1)$, entonces x , dado por (6.18), sigue una distribución exponencial dada por (6.15).

La fórmula correspondiente para obtener números aleatorios con distribución tipo ley de potencias (ec. 6.19)

$$f(x) := \begin{cases} cx^{-\alpha} & \text{si } x_m < x < x_M \\ 0 & \text{en otro caso} \end{cases}, \quad (6.19)$$

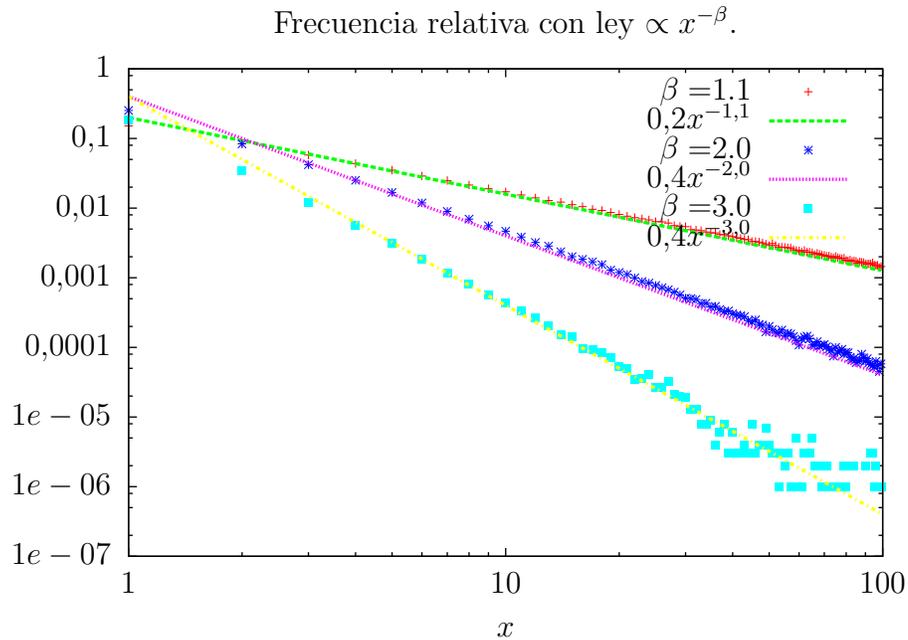


Figura 6.1: Pruebas para el generador de números aleatorios que siguen una distribución tipo ley de potencias.

partiendo de números aleatorios Y con distribución uniforme en $(0, 1)$, es:

$$x \equiv F^{-1}(Y) = [x_m^{1-\alpha} - Y(x_m^{1-\alpha} - x_M^{1-\alpha})]^{\frac{1}{1-\alpha}}. \tag{6.20}$$

A continuación se muestran histogramas de números aleatorios que siguen distribuciones tipo exponencial y tipo ley de potencias, los cuales se obtuvieron mediante el método descrito aquí.

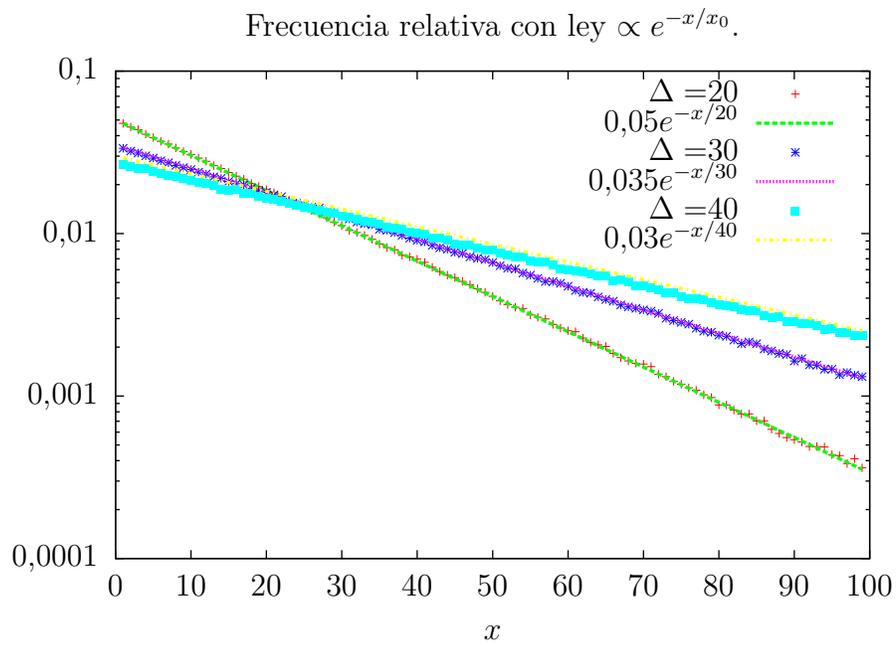


Figura 6.2: Pruebas para el generador de números aleatorios que siguen una distribución exponencial.

Bibliografía

- [1] P. L. Krapivsky, S. Redner, and E. Ben-Naim. *A Kinetic View of Statistical Physics*. Cambridge University Press, (2010).
- [2] S. Redner. *A Guide to First-Passage Processes*. Cambridge University Press, (2001).
- [3] J. Klafter, I. M. Sokolov. *First Steps in Random Walks: From Tools to Applications*. OUP Oxford, (2011).
- [4] D. W. Stephens and J. R. Krebs *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, (1986).
- [5] G. M. Viswanathan, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo and H. E. Stanley. *The Physics of Foraging*. Cambridge University Press, (2011).
- [6] P. Turchin. *Quantitative Analysis of Movement. Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, (1998).
- [7] D. A. McQuarrie. *Statistical Mechanics*. Harper and Row Publishers, (1976).
- [8] T. T. Hills, P. M. Todd, D. Lazer, A. D. Redish, I. D. Couzin and the Cognitive Search Research Group. *Exploration versus exploitation in space, mind, and society*. Trends in Cognitive Sciences **19** (1): 46-54, (2015).
- [9] R. H. MacArthur and E. R. Pianka. *On the optimal use of a patchy environment*. American Naturalist **100** (916): 603-9, (1966).

-
- [10] G. M. Viswanathan, S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, H. Eugene Stanley. *Optimizing the success of random searches*. Nature **401**: 911-914, (1999).
- [11] F. Bartumeus, J. Catalan. *Optimal search behavior and classic foraging theory*. Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical **42**: 434002, (2009).
- [12] O. Bénichou, C. Loverdo, M. Moreau, R. Voituriez. *Intermittent search strategies*. Review of Modern Physics **83**: 83-129 (2011).
- [13] O. Bénichou, M. Coppey, M. Moreau, P-H. Suet, R. Voituriez. *Optimal Search Strategies for Hidden Targets*. Physical Review Letters **94**: 198101, (2005).
- [14] R. Nathan, W. M. Getz, E. Revillac, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz and P. E. Smouse. *A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research*. Proc. Natl. Acad. Sci. **105**: 19052, (2008).
- [15] J. A. Merkle, D. Fortin and J. M. Morales. *A memory-based foraging tactic reveals an adaptive mechanism for restricted space use*. Ecology Letters **17**, 924-931 (2014).
- [16] W. F. Fagan, M. A. Lewis, M. Auger-Méthé, T. Avgar, S. Benhamou, G. Breed, L. LaDage, U. E. Schlägel, W. Tang, Y. P. Papastamatiou, J. Forester and T. Mueller. *Spatial memory and animal movement*. Ecology Letters **16**, 1316-1329 (2013).
- [17] W. H. Burt. *Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals*. Journal of Mammalogy **24** (3): 346-352, (1943).
- [18] L. Börger, B. D. Dalziel, J. M. Fryxell. *Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research*. Ecology Letters **11**: 637-650, (2008).
- [19] P. R. Moorcroft, M. A. Lewis. *Mechanistic Home Range Analysis*. Princeton University Press, (2006).
- [20] A. O. Gautestad, I. Mysterud. *Intrinsic Scaling Complexity in Animal Dispersion and Abundance*. The American Naturalist **165**: 44-55, (2005).

- [21] D. P. Seidel and M. S. Boyce. *Patch-use dynamics by a large herbivore*. *Movement Ecology*, 3-7 (2015).
- [22] van Moorter B, Visscher D, Benhamou S, Brger L, Boyce MS and Gaillard J. *Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence*. *Oikos* **118**, 641-652 (2009).
- [23] P. M. Vergara, S. Saura, C. G. Pérez-Hernández, G. E. Soto. *Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers*. *Ecological Modelling* **300**, 114-122 (2015).
- [24] C. Bracis, E Gurarie, B. Van Moorter, R. A. Goodwin. *Memory Effects on Movement Behavior in Animal Foraging*. *Plos One* (2015).
- [25] D. W. Sims, E. J. Southall, N. E. Humphries, G. C. Hays, C. J. A. Bradshaw, J. W. Pitchford, A. James, M. Z. Ahmed, A. S. Brierley, M. A. Hindell, D. Morritt, M. K. Musyl, D. Righton, E. L. C. Shepard, V. J. Wearmouth, R. P. Wilson, M. J. Witt y J. D. Metcalfe. *Scaling laws of marine predator search behaviour*. *Nature* **451**, 1098 (2008).
- [26] M. de Jager, F. J. Weissing, P. M. J. Herman, B. A. Nolet, J. van de Koppel. *Lévy Walks Evolve Through Interaction Between Movement and Environmental Complexity*. *Science* **332**, 1551-1553 (2011).
- [27] M. Chupeau, O. Bénichou, R. Voituriez. *Cover times of random searches*. *Nature Physics* **11**, 844-848 (2015).
- [28] E. A. Codling, M. J. Plank, S. Benhamou. *Random walk models in biology*. *Journal of the Royal Society Interface* **5**, 813-834 (2008).
- [29] R. Evans and S. N. Majumdar. *Diffusion with Stochastic Resetting*. *Physical Review Letters* **106**: 160601 (2011).
- [30] R. Evans and S. N. Majumdar. *Diffusion with optimal resetting*. *Journal Of Physics A: Mathematical And Theoretical* **44**, 435001 (2011).
- [31] C. Song, T. Koren, P. Wang and A. L. Barabási. *Modelling the scaling properties of human mobility*. *Nature Physics* **6**, 818 (2010).

-
- [32] X. P. Han, X. W. Wang, X. Y. Yan and B. H. Wang. *Cascading Walks Model for Human Mobility Patterns*. Plos One (2015).
- [33] G. M. Schütz and S. Trimper. *Elephants can always remember: Exact long-range memory effects in a non-Markovian random walk*. Physical Review E **70**, 045101(R) (2004).
- [34] D. Boyer and C. Solis-Salas. *Random walks with preferential relocations to places visited in the past and their application to biology*. Physical Review Letters **112**, 240601 (2014).
- [35] D. Boyer and J. C. R. Romo-Cruz. *Solvable random-walk model with memory and its relations with Markovian models of anomalous diffusion*. Physical Review E **90**, 042136 (2014).
- [36] A. O. Gautestad, I. Mysterud. *Complex animal distribution and abundance from memory-dependent kinetics*. Ecological Complexity **3**: 44-55, (2006).
- [37] J. Lind, M. Enquist, S. Ghirlanda. *Animal memory: A review of delayed matching-to-sample data*. Behavioural Processes **117**, 52-58 (2015).
- [38] J. Brown *Some tests of the decay theory of immediate memory*. Quarterly Journal of Experimental Psychology **10**, 12-21 (1958).
- [39] L. Postman, B. J. Underwood. *Critical issues in interference theory*. Memory and Cognition **1**, 19-40 (1973).
- [40] K. Oberauer S. Lewandowsky. *Forgetting in Immediate Serial Recall: Decay, Temporal Distinctiveness, or Interference?*. Psychological Review **115** 544-576 (2008).
- [41] J. P. Bouchaud and A. Georges. *Anomalous diffusion in disordered media*. Physics Reports **195**: 127-293, (1990).
- [42] R. Metzler, J. Klafter. *The random walk's guide to anomalous diffusion: a fractional dynamics approach*. Physics Reports **339** 1-77 (2000).

-
- [43] R. Klages, G. Radons, I. M. Sokolov. *Anomalous Transport. Foundations and Applications*. WILEY-VCH Verlag GmbH and Co. KGaA, Weinheim, (2008).
- [44] D. Boyer, I. Pineda. *Slow Lévy Flights*. Physical Review E **93**, 022103 (2016).
- [45] S. I. Denisov, H. Kantz. *Continuous-time random walk with a superheavy-tailed distribution of waiting times*. Physical Review E **83**, 041132 (2011).
- [46] Ya. G. Sinai. *The Limiting Behavior of a One-Dimensional Random Walk in a Random Medium*. Theory of Probability and Its Applications **27** (2), 18-30 (1982).
- [47] J. Dräger, J. Klafter. *Strong Anomaly in Diffusion Generated by Iterated Maps*. Physical Review Letters **84** (26), 5998 (2000).
- [48] R. Venegeroles. *Quantitative Universality for a Class of Weakly Chaotic Systems*. Journal of Statistical Physics **154**, 988-998 (2014).
- [49] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung, F. Marchesoni. *Stochastic resonance*. Reviews of Modern Physics **70** (1), 223-287 (1998).
- [50] S. Bolaños. *Análisis de un modelo de dispersión de semillas basado en un proceso determinista de forrajeo realizado por un agente inteligente*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM (2015).
- [51] P. G. Hoel, S. C. Port, C. J. Stone. *Introduction to probability theory*. Vol. 1. Houghton Mifflin Company (1971). Secc. 5.4.