

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Análisis de un modelo de dispersión de semillas basado en un proceso determinista de forrajeo realizado por un agente inteligente

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE: FÍSICO

PRESENTA: SIRIO BOLAÑOS PUCHET

DIRECTOR DE TESIS: OCTAVIO MIRAMONTES VIDAL



2014



Universidad Nacional Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

Resumen
Introducción
Planteamiento 4 Objetivos 5
I Antecedentes
1 Marco conceptual
1.1 Forrajeo de monos frugívoros 7 1.1.1 Vuelos de Lévy 7 1.1.2 Explicaciones del comportamiento tipo Lévy 8 1.1.3 Modelo determinista 9 1.2 Los fractales en la ecología 9 1.2.1 Características de un fractal 10 1.2.1.1 Dimensión de Hausdorff 11 1.2.2 Procesos fractales en la naturaleza 12 1.2.3 Los fractales como modelos 13 1.3 Dinámica crítica en bosques tropicales 13 1.3.1 Teoría SOC 13 1.3.2 Evidencia de criticalidad auto-organizada 14 1.3.3 Consecuencias de la conjetura 15 1.41 Modelo WBE 16 1.4.2 Distribuciones de tamaños de árboles 16
2 Metodología
2.1 Proceso de forrajeo determinista 18 2.1.1 Modelo original 18 2.1.2 Adiciones y modificaciones al modelo original 19 2.1.3 Herramientas adicionales 20 2.2 Métodos para el análisis fractal de patrones espaciales de puntos 20 2.2 1 Conteo do Cajas 20
2.2.1 Conteo de Cajas 21 2.2.2 Lagunaridad 23 2.2.3 Intensidad de Palm 24 2.2.4 Función de correlación de pares 25 2.3 Métodos para el análisis de distribuciones de tamaños 26
2.3.1 Distribuciones de probabilidad 26 2.3.2 Leyes de potencias 26 2.3.3 Generación de números aleatorios 27

II Resultados	29
3 Caracterización de las distribuciones espaciales de excrementos	30
 3.1 Índice de fluctuación 3.2 Imágenes representativas 3.3 Conteo de cajas 3.4 Lagunaridad 3.5 Intensidad de Palm 3.6 Función de correlación de pares 3.7 Dimensiones fractales 	$30 \\ 31 \\ 34 \\ 37 \\ 40 \\ 43 \\ 46$
4 Caracterización de las distribuciones de tamaños de excrementos	48
 4.1 Distribuciones representativas y acumuladas	48 54 56 66 70
5 Resultados adicionales	73
5.1 Segunda generación 5.1.1 Caso límite de la distribución 5.2 Aplicación a distribuciones de tamaños de árboles en el bosque BCI 5.3 Variaciones en función del porcentaje explorado 5.3.1 Variación del modelo de «doble muestreo» 5.3.2 Variación de la relación $\gamma(\beta)$ 5.3.3 Variación del índice de fluctuación	73 75 77 79 79 82 83
6 Discusión	85
6.1 Conclusiones	86 86
Bibliografía	87

Resumen

En este trabajo se explora el comportamiento de un modelo de dispersión de semillas, basado en un proceso de forrajeo determinista realizado por un agente inteligente. Este proceso de forrajeo se basa en una regla simple de optimización, que al interactuar con la distribución de tamaños del ambiente, que es una ley de potencias con exponente β , genera trayectorias tipo vuelos de Lévy para ciertos valores de β . Mediante suposiciones adicionales sencillas (se defeca todo lo que se come en un árbol a la mitad del camino entre éste y el siguiente árbol), se obtienen patrones espaciales de excrementos y distribuciones de tamaños de alimento de la siguiente generación. De esta manera, mediante un modelo determinista con reglas simples, es posible reproducir algunos aspectos de la estructura forestal, como es la distribución fractal de árboles en el espacio, y predecir una forma funcional para la distribución de tamaños que puede posteriormente compararse con datos reales. Esto buscando contribuir a esclarecer la relación entre la dinámica compleja de los bosques tropicales y los patrones observados, un tema de importancia y actualidad en la ecología.

Introducción

Con el advenimiento de las computadoras y el desarrollo de los estudios interdisciplinarios, ha sido posible cada vez más abordar los temas de la biología desde una perspectiva cuantitativa y predictiva, y no nada más descriptiva, como lo fuera antaño. En el presente trabajo se abordan temas que conciernen principalmente a la ecología desde la perspectiva de las Ciencias de la Complejidad, que conjuga herramientas y conceptos de la física y la matemática con simulaciones computacionales para intentar explicar patrones complejos como los que se hallan en la naturaleza o en la sociedad.

La hipótesis fundamental alrededor de la cuál se plantea la presente investigación es la siguiente:

la disposición espacial de los árboles en los bosques tropicales no es aleatoria, y la distribución de tamaños de los árboles no es uniforme, sino que son ambas el producto de una dinámica subyacente.

En las últimas décadas se ha venido acumulando evidencia a favor de esta hipótesis, ya sea en relación con aspectos particulares de la dinámica, con las consecuencias ecológicas y evolutivas de la misma, o con aspectos generales del patrón espacial o de la distribución de tamaños de los árboles, entre otros; sin embargo, todavía no se entiende por completo la relación entre la dinámica y los patrones observados, tanto espaciales como las distribuciones de tamaños.

El interés por comprender la dinámica que subyace a los patrones observados en los bosques tropicales está asociado con aspectos tanto predictivos como explicativos, y contempla repercusiones tanto científicas como prácticas, abarcando actividades comerciales y de conservación, entre otras, en este último rubro.

Planteamiento

En este trabajo se analiza un modelo de dispersión de semillas, basado en un proceso determinista de forrajeo realizado por un agente inteligente, el cuál a su vez está inspirado en el comportamiento de los monos araña, un dispersor de semillas importante para muchas especies de árboles en los bosques tropicales.

El forrajeo se refiere a la búsqueda de comida, y al agente que realiza este proceso se le considera inteligente porque tiene un conocimiento de dónde se localizan las fuentes de comida y cuál es su tamaño, lo que permite formular una trayectoria que busca optimizar la ingesta al seleccionar los objetivos que maximizan la razón entre el tamaño de la fuente de alimento y la distancia a la que está. Esta estrategia ocasiona que no siempre se elijan las fuentes de alimento más cercanas, y da lugar a que pueda haber pasos muy largos hasta fuentes de alimento cuyo tamaño hace que valga la pena el viaje. El proceso es determinista en el sentido de que, en cada paso de la trayectoria, el siguiente objetivo a visitar está determinado de manera unívoca a partir de la posición actual del forrajeador.

La distribución de tamaños de las fuentes de alimento, es decir, cuántos objetivos hay con cierto tamaño, se modela mediante una ley de potencias, una función matemática de la forma $f(x) = x^{-\beta}$. Esto implica que los objetivos de menor tamaño sean relativamente muy abundantes y los de gran tamaño relativamente poco abundantes, pero también permite que existan objetivos de tamaños arbitrariamente grandes, lo que se asocia con la «cola larga» de esta función.

De la interacción entre estas dos características, la estrategia de forrajeo y la forma de la distribución de las fuentes de alimento, se obtienen en ciertos casos trayectorias de forrajeo que asemejan un tipo de caminata aleatoria conocida como vuelo de Lévy, la cual se caracteriza por tener series de pasos cortos seguidas de ocasionales pasos muy largos. Este tipo de trayectorias han sido observadas en el comportamiento de forrajeo de diversos tipos de animales, por lo que resulta interesante estudiarlas.

El modelo de dispersión de semillas que proponemos busca ser sencillo antes que realista, y se formula de tal manera que sea una consecuencia directa del proceso de forrajeo que lo subyace, de modo que esté regido por la dinámica de este último. Con esto en mente, hacemos que el forrajeador defeque a la mitad del camino entre un objetivo y el siguiente, y que lo haga en cantidad igual al tamaño del último objetivo visitado, el cual suponemos que agota al consumir todo el alimento allí disponible. De esta manera, logramos que el proceso de dispersión de semillas esté íntimamente acoplado a las trayectorias de forrajeo, las cuales dependen a su vez, como ya dijimos, de la interacción entre la estrategia de optimización y la forma de la distribución de las fuentes de alimento.

Una peculiaridad de los vuelos de Lévy es que dan lugar a patrones fractales en el espacio, es decir, patrones que se repiten en sí mismos a escalas cada vez más pequeñas. Como las trayectorias de forrajeo se asemejan a vuelos de Lévy, se busca caracterizar los patrones espaciales de excrementos como fractales, mediante la estimación de su dimensión fractal. Otro aspecto que se busca estudiar son las distribuciones de tamaños de los excrementos, en el sentido de caracterizar su forma y establecer una relación con la distribución inicial de las fuentes de alimento a través del efecto del proceso de forrajeo sobre la misma.

El modelo de dispersión de semillas y los análisis propuestos se plantean buscando contribuir a esclarecer la relación entre la dinámica de los bosques tropicales y los patrones allí observados. Con esto en mente, consideramos los puntos en los patrones de excrementos como los sitios donde en un futuro estarán las fuentes de alimento de la nueva generación del bosque, y las distribuciones de tamaños de excrementos como las distribuciones de tamaños de estas nuevas fuentes de alimento. De esta manera establecemos una conexión entre la dinámica del proceso de forrajeo y dispersión de semillas, y la estructura futura del bosque.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es:

• Estudiar la dinámica de un modelo de dispersión de semillas, basado en un proceso determinista de forrajeo realizado por un agente inteligente, y analizar los patrones espaciales y las distribuciones de tamaños resultantes, buscando su interpretación en términos de la estructura y dinámica forestal inducidas.

Además, podemos resaltar como objetivos particulares los siguientes:

- Caracterizar y comparar los patrones espaciales resultantes a partir de condiciones iniciales tanto aleatorias como ordenadas, en función de los parámetros del modelo.
- Caracterizar las distribuciones de tamaños resultantes en todos los casos y establecer conexiones entre estas, las distribuciones iniciales y las reglas de la dinámica.

Parte I

Antecedentes

Capítulo 1 Marco conceptual

En este capítulo exponemos las cuatro vertientes conceptuales de que se nutre el presente trabajo. Cada una de ellas se presenta por separado y sin una relación explícita con las demás, estando motivadas individualmente por su relevancia para el problema bajo consideración.

1.1 Forrajeo de monos frugívoros

El forrajeo es el proceso de búsqueda, preparación y consumo de alimento [1]. Estudios recientes han mostrado que muchas especies de animales, incluyendo los albatros, los chacales y los monos araña, realizan trayectorias de forrajeo aparentemente erráticas que pueden, en muchos casos, ser descritas adecuadamente mediante vuelos de Lévy [2]. La fig. 1.1 muestra dos ejemplos de tales trayectorias.



Figura 1.1. Trayectorias de forrajeo de hembras adultas mono araña (Ateles geoffroyi). Reproducido de [3].

Esto es relevante para el problema bajo consideración porque se busca justamente explorar las consecuencias de superponer un modelo de dispersión de semillas a un proceso de forrajeo con este tipo de trayectorias.

1.1.1 Vuelos de Lévy

Los vuelos de Lévy son un tipo de caminatas aleatorias que, a diferencia de las caminatas brownianas en las que el tamaño de paso tiene un promedio y una varianza bien definidas, consisten de pasos cuyas longitudes siguen una distribución con varianza infinita [4].

Una consecuencia de sumar variables cuya varianza es infinita es que el teorema del límite central deja de ser válido y es necesaria una versión modificada [5]. A diferencia del teorema usual, que es universal en el sentido de que la distribución límite (distribución normal) sólo depende del promedio y la varianza de las variables originales, el teorema modificado no es universal puesto que la distribución límite (distribución de Lévy) depende explícitamente de la distribución de las variables originales a través del parámetro μ .

La densidad de la distribución de Lévy tiene un comportamiento tipo ley de potencias en el régimen de largas distancias [6]

$$p(\ell) \sim \ell^{-\mu}$$

donde ℓ es la longitud del paso y $1 < \mu < 3$ es el exponente. Para $\mu < 3$ la varianza es infinita, y para $\mu < 2$ el promedio es también infinito. Los casos $\mu \leq 1$ corresponden a distribuciones no normalizables mientras que $\mu \geq 3$ recupera el comportamiento gaussiano [7] (y la caminata se vuelve browniana).

Las leyes de potencias tienen la siguiente propiedad fundamental de auto-similaridad [4]

$$p(\lambda \ell) \sim \lambda^{-\mu} p(\ell),$$

la cuál nos dice que no hay una escala de longitud intrínseca en el tamaño de los pasos para los vuelos de Lévy.

Otra característica fundamental de los vuelos de Lévy es que el desplazamiento cuadrático medio crece de manera superlineal con el tiempo [4], es decir

$$\langle x^2 \rangle \sim t^\gamma,$$

donde $2 > \gamma > 1$, lo que conduce a un comportamiento anómalo superdifusivo [7]. El valor de este exponente está dado por $\gamma = 4 - \mu$ para $2 < \mu < 3$ y $\gamma = 2$ para $\mu < 2$.

El patrón espacial de posiciones de un vuelo de Lévy, lo que se conoce como polvo de Lévy, es un fractal [5] cuya dimensión está dada por $D = \mu - 1$, por lo que 0 < D < 2.

1.1.2 Explicaciones del comportamiento tipo Lévy

Una hipótesis común es que un comportamiento de forrajeo tipo Lévy es el resultado de una estrategia óptima de búsqueda para encontrar recursos escasos y distribuidos aleatoriamente [8], puesto que se ha probado que un caminante de Lévy viajando entre un cierto número de sitios de forrajeo distribuidos aleatoriamente visitará más sitios desconocidos y volverá a visitar menos sitios conocidos que un caminante browniano que viaje la misma distancia total.

Otra hipótesis menos explorada se basa en que muchos animales (insectos, roedores, primates) dependen de mapas cognitivos para navegar su ambiente [2], por lo que las trayectorias observadas podrían ser el resultado de movimientos dirigidos entre fuentes de alimento conocidas [3]. En este caso, las caminatas de Lévy en los patrones de forrajeo serían el producto de la interacción entre los forrajeadores inteligentes y su ambiente, descrito por las distribuciones espaciales y de tamaños de los recursos.

Puesto que los monos araña son dispersores de semillas importantes para muchas especies de árboles [9] (de hecho, los primates constituyen el 25-40% de la biomasa frugívora en los bosques tropicales) y la dispersión de semillas es un proceso clave que determina la estructura espacial y la dinámica de las poblaciones de plantas, teniendo implicaciones cruciales para la regeneración de los bosques, pudiera existir una relación bidireccional entre los patrones de forrajeo y la distribución de árboles. Al forrajear y dispersar las semillas siguiendo una caminata de Lévy, los monos araña pudieran favorecer, a la larga, una distribución espacial auto-similar de los mismos árboles de que se alimentan [3].

Una consecuencia adicional del forrajeo siguiendo caminatas de Lévy es que el tiempo que pase antes de volver a visitar una fuente de alimento puede ser largo, por lo que tales patrones pudieran ser el producto de una estrategia para permitir que madure la fruta en los árboles antes de volverlos a visitar [3].

1.1.3 Modelo determinista

Con el propósito de explorar la hipótesis de que las trayectorias tipo vuelos de Lévy son el producto de una interacción entre los forrajeadores inteligentes y la distribución de recursos, Boyer *et al.* [2,10] proponen un modelo de caminata determinista con las siguientes características:

- i. los recursos están distribuidos de manera aleatoria en el espacio y siguen una distribución de tamaños tipo ley de potencias;
- ii. el forrajeador conoce la ubicación y el tamaño exacto de cada fuente de alimento; y
- iii. el forrajeador se adhiere a una estrategia simple de forrajeo, escogiendo la «mejor» (en términos de una función de eficiencia) fuente de alimento a cada paso.

Los resultados del modelo arrojan que para cierto rango de valores del exponente de la ley de potencias en la distribución de tamaños de las fuentes de alimento, la trayectoria del caminante asemeja una caminata de Lévy. Este patrón no está programado, sino que emerge de la interacción entre el forrajeador y su ambiente.

De esta forma, tenemos que un patrón producido aparentemente por una estrategia óptima de búsqueda aleatoria puede ser descrito también con base en el comportamiento de agentes inteligentes en medios heterogéneos, un concepto de mayor aplicabilidad y que nos permite correlacionar directamente las propiedades del ambiente con las de quien lo habita y lo altera, siendo posible entonces estudiar las interacciones entre ambos y sus consecuencias para la dinámica del sistema en conjunto.

El presente trabajo se basa en este modelo determinista y lo extiende para estudiar el proceso de dispersión de semillas que inducen las trayectorias de forrajeo, caracterizándolo y explorando sus consecuencias para la estructura del bosque y su evolución.

1.2 Los fractales en la ecología

Los fractales son relevantes para el problema bajo consideración porque se espera que las trayectorias de forrajeo conduzcan a patrones fractales de excrementos los cuales habrá que caracterizar mediante su dimensión fractal; es por lo tanto importante comprender estos conceptos. Además, muchos objetos naturales se asemejan a objetos fractales y muchos procesos naturales dan lugar a patrones o estructuras fractales, por lo que también se explora esa conexión.

El uso de la geometría fractal y sus métodos es relativamente reciente en el campo de la ecología. Hasta hace unos treinta años, los ecólogos pensaban acerca de los patrones espaciales y temporales en términos de las herramientas analíticas que tenían disponibles: las de la geometría euclidiana clásica [11]. Aunque era reconocido que tales herramientas eran inadecuadas en muchos casos para entender o incluso para describir los patrones espaciales y temporales observados en la naturaleza, no fue sino hasta que Mandelbrot introdujo el concepto de geometría fractal, en su famosa síntesis y popularización de los fractales [5], que se pudo contar con un fundamento unificador e interdisciplinario para describir, al menos en parte, la complejidad geométrica de la naturaleza [12].

Desde entonces ha surgido un interés creciente en aplicar los métodos fractales al estudio de varios fenómenos naturales, entre los que se encuentran: los patrones espaciales geomorfológicos, las nubes, la aspereza de superficies y otras propiedades de los materiales, la estructura galáctica, la estructura de las proteínas, la variación climática, los terremotos, los incendios, las redes de vasos sanguíneos y linfáticos, el área cortical y las secuencias de ADN [11].

Aunque las ideas fractales han sido aplicadas a prácticamente todas las ramas de la ciencia, en el caso de la ecología hubo razones particulares para su rápida aceptación [11]. En primer lugar, se notó que muchos objetos naturales de interés ecológico tienen, como los fractales, detalles relevantes en muchas escalas diferentes; es decir, si consideramos porciones cada vez más pequeñas de uno de estos objetos, seguimos encontrando estructuras, que en muchos casos son similares en su forma al objeto completo. A esto se le conoce como *auto-similaridad*, y se ilustra en la fig. 1.2.



Figura 1.2. Auto-similaridad en un fractal (conjunto de Mandelbrot, izquierda) y en un objeto natural (brócoli romanescu, derecha). La fotografía pertenece al dominio público.

En segundo lugar, muchos modelos ecológicos producen de forma espontánea estructuras fractales (por ejemplo, modelos poblacionales que involucran interacciones no lineales entre depredador y presa [13]). Finalmente, los fractales están estrechamente relacionados con las leyes de potencias, las cuales ya estaban en uso como herramientas descriptivas.

En muchos casos, el interés por la adopción de las ideas fractales se ha basado en la posibilidad de describir la complejidad de un sistema mediante un número pequeño de parámetros, como por ejemplo, mediante su dimensión fractal [12].

1.2.1 Características de un fractal

Los fractales son objetos matemáticos irregulares y fragmentados, y son el objeto de estudio de la geometría fractal. Aunque es difícil dar una definición general, cuando nos referimos a un conjunto F como un *fractal*, generalmente tenemos en mente las siguientes propiedades [14]:

- i. F tiene una estructura fina, es decir, con detalle a escalas arbitrariamente pequeñas;
- ii. F es demasiado irregular para ser descrito en términos del lenguaje geométrico tradicional (euclidiano), tanto local como globalmente;
- iii. F tiene algún tipo de auto-similaridad, ya sea exacta, aproximada o estadística; esto quiere decir que una parte del objeto es idéntica, muy parecida o con iguales propiedades estadísticas que el objeto completo;
- iv. usualmente, la dimensión fractal de F es mayor que su dimensión topológica, y puede tomar valores fraccionarios;
- v. en muchos casos de interés, F está definido de una manera muy sencilla, acaso de forma recursiva.

Como se mencionó con anterioridad, algunas de estas características permiten a los fractales servir como modelos mucho mejores de los objetos naturales que las formas de la geometría euclidiana. La fig. 1.3 muestra un ejemplo de ello.



Figura 1.3. Modelos de una hoja de helecho: euclidiano (izquierda) y fractal (helecho de Barnsley, derecha).

A continuación se presenta un tratamiento formal del concepto de dimensión fractal, que es uno de los conceptos fundamentales para el estudio de los fractales y juega un papel importante en nuestro trabajo.

1.2.1.1 Dimensión de Hausdorff

De la gran variedad de dimensiones fractales en uso, la definición de Hausdorff es la más antigua y probablemente la más importante desde el punto de vista matemático. La dimensión de Hausdorff tiene la ventaja de estar definida para cualquier conjunto, y es conveniente para las manipulaciones teóricas, ya que se basa en el concepto de medida, el cual es relativamente fácil de tratar. Su principal desventaja es que en muchos casos es difícil de calcular o aún de estimar por métodos computacionales [14].

Sea U un subconjunto de \mathbb{R}^n . El diámetro de U se define como $|U| = \sup \{|x - y| : x, y \in U\}$, es decir, la distancia más grande entre cualesquiera dos puntos de U. Decimos que $\{U_i\}$ es una δ -cubierta de F si $\{U_i\}$ es una colección numerable (o finita) de conjuntos con diámetro a lo más δ que cubren a F.

Sea F un subconjunto de \mathbb{R}^n y s un número no negativo. Para cualquier $\delta > 0$, definimos

$$\mathcal{H}^{s}_{\delta}(F) = \inf\left\{\sum_{i=1}^{\infty} |U_{i}|^{s} : \{U_{i}\} \text{ es una } \delta \text{-cubierta de } F\right\},$$
$$\mathcal{H}^{s}(F) = \lim_{\delta \to 0} \mathcal{H}^{s}_{\delta}(F).$$

Este último límite existe para todo subconjunto F de \mathbb{R}^n , aunque su valor puede ser (y usualmente es) 0 ó ∞ . Denominamos a $\mathcal{H}^s(F)$ la medida de Hausdorff de dimensión s de F.

Las medidas de Hausdorff generalizan las ideas familiares de longitud, área y volumen. De hecho, se puede mostrar que para superficies de dimensión m, su medida de Hausdorff de dimensión m es proporcional a su volumen usual de dimensión m.

Apoyándonos en las anteriores definiciones, definimos la dimensión de Hausdorff(-Besicovitch) de F, denotada por $\dim_{\mathrm{H}} F$, como

$$\dim_{\mathrm{H}} F = \inf \{ s \ge 0 \colon \mathcal{H}^{s}(F) = 0 \} = \sup \{ s \colon \mathcal{H}^{s}(F) = \infty \},\$$

de modo que

$$\mathcal{H}^{s}(F) = \begin{cases} \infty & \text{si } 0 \leq s < \dim_{\mathrm{H}} F \\ 0 & \text{si } s > \dim_{\mathrm{H}} F \end{cases}.$$

Esto es, dim_HF corresponde a un valor crítico de s para el que \mathcal{H}^s «brinca» de ∞ a 0, tomando posiblemente un valor finito mayor a cero.

1.2.1.2 Dimensión de conteo de cajas

A pesar de que la dimensión de Hausdorff es la principal definición de dimensión utilizada para estudiar teóricamente los conjuntos fractales, en la práctica es necesaria una definición más sencilla y susceptible de estimación por métodos computacionales.

Una idea fundamental para la mayoría de las definiciones de dimensión es la de *medir a escala* δ . Para cada δ , medimos el conjunto de manera que ignoramos las irregularidades de tamaño menor que δ , y observamos cómo se comportan estas mediciones conforme $\delta \rightarrow 0$.

Entre las dimensiones más utilizadas está la dimensión de conteo de cajas, que debe su popularidad a que es relativamente fácil de calcular matemáticamente y de estimar empíricamente.

Sea F un subconjunto de \mathbb{R}^n . La dimensión de conteo de cajas (o de Minkowski-Bouligand) de F, denotada por dim_BF, está dada por

$$\dim_{\mathrm{B}} F = \lim_{\delta \to 0} \frac{\log N_{\delta}(F)}{-\log \delta},$$

donde $N_{\delta}(F)$ es el número de cajas en una retícula de tamaño δ que intersecan al conjunto F, o el menor número de conjuntos de diámetro a lo más δ que cubren a F.

Esta dimensión y la de Hausdorff guardan la siguiente relación

$$\dim_{\mathrm{H}} F \leq \dim_{\mathrm{B}} F.$$

Puede pensarse que la dimensión de conteo de cajas indica la eficiencia con que un conjunto puede cubrirse mediante conjuntos pequeños del mismo tamaño, mientras que la dimensión de Hausdorff involucra cubiertas mediante conjuntos de tamaño pequeño pero posiblemente muy variable.

1.2.2 Procesos fractales en la naturaleza

La mayoría de los procesos naturales son fuentes de heterogeneidad y dan lugar a estructuras espacio-temporales como gradientes, parches, tendencias, y otros patrones complejos. Aunque existen muchos procesos posibles que pueden dar lugar a un patrón dado, se han identificado algunas de las maneras en que pueden producirse fractales en la naturaleza [11]:

- I. Herencia: en el sentido de que un patrón fractal puede ser simplemente el reflejo de otro fractal subyacente; por ejemplo, la existencia de un patrón fractal de distribución de especies puede deberse únicamente a una distribución fractal de hábitat favorable.
- II. Aleatoriedad multi-escala: en la que se obtienen patrones estadísticos fractales al combinarse procesos aleatorios que operan a distintas escalas.
- III. Funciones iteradas o reglas de ramificación sucesivas; por ejemplo, la morfología de las plantas.
- IV. Agregación limitada por difusión (DLA): en la que un objeto crece por la acumulación de partículas con movimiento aleatorio.
- V. Dispersión tipo ley de potencias: en la que la colonización ocurre mediante eventos relativamente poco frecuentes de migración a larga distancia; por ejemplo, procesos tipo vuelo de Lévy.
- VI. Procesos de nacimiento-muerte en los que el proceso de nacimiento es aleatorio pero el proceso de muerte está agregado espacialmente, o viceversa.
- VII. La criticalidad auto-organizada (SOC) produce fractales de varias maneras.

Muchos de estos procesos pueden simularse y utilizarse en el desarrollo de patrones fractales aleatorios para uso en modelos ecológicos.

1.2.3 Los fractales como modelos

Muchas veces los modelos ecológicos abordan las formas naturales mediante simples aproximaciones geométricas: los lagos mediante círculos, las partículas mediante esferas, los árboles mediante conos. Sin embargo, muchos patrones y formas naturales son tan irregulares y fragmentados que no presentan simplemente un grado mayor, sino otro nivel totalmente distinto de complejidad, comparados con las aproximaciones euclidianas. Las curvas, superficies y volúmenes en la naturaleza pueden ser entonces tan complejos que las mediciones ordinarias, como longitud o densidad, pierden sentido [12].

Aunque los objetos naturales no son fractales ideales, muchas veces sus propiedades son suficientemente similares a lo largo de un amplio rango de escalas, por lo que pueden utilizarse las herramientas de la geometría fractal, obteniéndose así intuiciones nuevas donde las herramientas euclidianas han probado ser insuficientes [11].

Sin embargo, es importante no perder de vista que aunque los fractales sean en la mayoría de los casos modelos mucho mejores que las formas geométricas clásicas, no dejan de ser modelos, y por ello deben aplicarse con cautela. Una de las mayores dificultades que surgen en la aplicación de las ideas fractales en general, no sólo en la ecología, es la de encontrar un comportamiento auto-similar sobre un rango suficientemente amplio de escalas. Muchas veces esto no se logra, por lo que establecer la fractalidad de un sistema o, dado el caso, la dimensión fractal del mismo, son asuntos delicados.

1.3 Dinámica crítica en bosques tropicales

En la década de los 90, Solé y Manrubia publicaron una serie de artículos [15,16,17] en los que adelantaron la conjetura de que los bosques tropicales son sistemas disipativos no lineales que evolucionan cerca de un estado crítico auto-organizado, en línea con la Teoría de la Criticalidad Auto-organizada (SOC).

Esto es relevante para el problema bajo consideración porque postula un mecanismo mediante el cuál se pueden generar patrones fractales a gran escala en un sistema ecológico como un bosque tropical, lo que establece un antecedente de lo que queremos lograr con el modelo de dispersión de semillas. Además, la idea de que tal estado del sistema se alcance de manera espontánea guarda un parecido interesante con que la dinámica del proceso de dispersión resulte de la interacción entre la estrategia de forrajeo y el medio.

1.3.1 Teoría SOC

La teoría SOC fue propuesta por Bak, Tang y Wiesenfeld [18,19] como un posible mecanismo general subyacente a una clase de sistemas dinámicos que mostraban propiedades muy particulares: patrones autosimilares en el espacio (fractales) y/o en el tiempo (ruido 1/f, es decir, señales cuya densidad espectral se comporta como una ley de potencias $f^{-\beta}$ [18], donde f es la frecuencia y $0 < \beta < 2$).

El resultado general de la teoría plantea que los sistemas dinámicos disipativos fuera de equilibrio con grados de libertad extendidos en el espacio evolucionan naturalmente (esto es, sin necesidad de ajuste externo de parámetros) hacia un estado sin escalas características espaciales ni temporales, es decir, hacia un estado crítico, el cual es un atractor de la dinámica.

Hoy en día se conocen varios ejemplos de sistemas donde se presenta este fenómeno, tanto en el ámbito de los autómatas celulares (la pila de arena, el juego de la vida, el incendio forestal), como de los sistemas físicos y biológicos (las transiciones ferromagnéticas, los terremotos, la evolución a gran escala, los virus de ARN, las epidemias) [17,20].

Lo que permite identificar a estos sistemas con la teoría SOC es el hecho de que evolucionan espontáneamente hacia un estado en el que presentan patrones auto-similares tanto en el espacio como en el tiempo, lo cual se expresa mediante leyes de potencias en las magnitudes del sistema y en la densidad espectral de las series de tiempo. De hecho, esta teoría explica la presencia de ambos efectos como dos caras de la misma moneda: los patrones fractales son la expresión espacial de una evolución temporal auto-similar caracterizada por ruido 1/f.

Una propiedad importante que muestran los sistemas que se encuentran en (o cerca de) el punto crítico de una transición de fase es la universalidad. Esta quiere decir que sistemas distintos con tan sólo algunas pocas propiedades en común se comportan de manera muy similar en el estado crítico, por lo que pueden obviarse muchos detalles y la descripción puede hacerse satisfactoriamente en términos de modelos simples [20].

1.3.2 Evidencia de criticalidad auto-organizada

Las observaciones de Solé y Manrubia se basan en el análisis de un mapa (fig. 1.4) de puntos de bajo dosel (lugares donde la altura máxima de las copas de los árboles es menor a 10 m) de un terreno de 50 hectáreas dentro del bosque tropical de Isla Barro Colorado (BCI) en Panamá, según el censo de los años 1982–83. Este terreno se encuentra en una zona del bosque que no ha sido perturbada por más de 500 años [21], por lo que es idóneo para el estudio de la dinámica natural de los bosques tropicales.

Cada punto de bajo dosel está asociado con la formación de un claro debido a la caída de uno o más árboles y la posterior recolonización del mismo por etapas sucesivas [15]. La formación de claros es un proceso dinámico no lineal que genera, de acuerdo con la evidencia, patrones fractales. El cálculo de la dimensión fractal que realizan para el mapa de puntos de bajo dosel arroja el valor fraccionario $D \approx 1.86$, lo que sugiere la posibilidad de que tal mapa sea la imagen de un ecosistema situado en un estado crítico, ya que la presencia de auto-similaridad está asociada con la auto-organización cerca de una transición de fase, en la que pueden surgir correlaciones a gran escala [15]. Se conjetura entonces que el bosque tropical BCI es un sistema vivo en o cerca de un estado crítico.



Figura 1.4. Mapa de puntos de bajo dosel utilizado en el estudio de Solé y Manrubia. Digitalizado a partir de la fuente original [22].

Para verificar las predicciones de la teoría SOC, se necesita: (1) identificar en los sistemas naturales las propiedades características de los estados críticos, y (2) construir modelos simples (mínimos) capaces de reproducir tales estructuras [15].

Respecto al primer punto, se calcularon en los artículos, para el conjunto de puntos de bajo dosel [17]:

- i. el espectro multifractal, mostrando una distribución amplia de dimensiones fractales, lo cual indica un sistema estructurado;
- ii. la función de correlación de pares, mostrando dos escalas de longitud características, lo cual apunta a la existencia de fenómenos ocurriendo a distintas escalas y con distintos efectos; y
- iii. la distribución de tamaños de los claros, mostrando una ley de potencias bien definida, lo cual nos habla de la cercanía a un estado crítico, en el que no hay una escala característica de longitud.

Respecto al segundo punto, basándose en la suposición de criticalidad en la dinámica del bosque y la consiguiente universalidad, proponen un modelo simple (espacialmente explícito) de autómata celular, denominado Juego Forestal (FG), que contempla los mecanismos básicos de formación de claros, competencia y muerte por caída para una sola especie [17].

Dentro del espacio de parámetros de este modelo se encuentra una región amplia en la cual se observa comportamiento tipo SOC y se reproducen, al menos cualitativamente, todas las propiedades observadas en el bosque BCI, más un par de propiedades añadidas que proveen evidencia adicional:

- iv. la distribución de tamaños de los árboles muestra también una ley de potencias bien definida; y
- v. las fluctuaciones temporales de la biomas
a muestran una ley de potencias en la densidad espectral consistente con ruido
 1/f.

1.3.3 Consecuencias de la conjetura

La conjetura de la criticalidad en la dinámica del bosque tropical provee un marco para entender cómo se genera la diversidad de especies en condiciones fuera de equilibrio. En el estado crítico están involucradas todas las escalas espaciales y temporales, lo que biológicamente significa que todas las oportunidades están presentes, y por lo tanto se genera la mayor diversidad posible [16]. La conexión entre la criticalidad y el origen de la diversidad fue estudiada por Solé *et al.* en artículos posteriores, en los que analizan otros modelos de autómata celular para la dinámica forestal pero que consideran varias especies [23,24], siendo su principal conclusión el que los ecosistemas ricos funcionan cerca de un estado crítico, y que es esta dinámica crítica, propiciada por la interacción entre los procesos de inmigración y la dinámica poblacional interna, la que ocasiona y mantiene los altos niveles de diversidad.

Por otro lado, el estado crítico auto-organizado en que parece colocarse un bosque tropical, donde la autosimilaridad es la regla, pudiera ser la configuración donde el sistema es más robusto ante perturbaciones: cualquier influencia ya está tomada en cuenta en el estado actual del sistema, y puede adaptarse fácilmente a la configuración real [17].

1.4 Teoría alométrica

La teoría alométrica es relevante para el problema bajo consideración porque fundamenta la elección de la forma de la distribución inicial de tamaños del ambiente de forrajeo que vamos a estudiar, mediante argumentos que son también de corte fractal y que están relacionados con la manera como se estructura el bosque. Además, es fundamental para nosotros estudiar el efecto que tenga el proceso de forrajeo sobre esta distribución inicial de tamaños, ya que de ello depende la distribución de tamaños de la siguiente generación. La alometría es el estudio de cómo varían la forma, el metabolismo (consumo de energía) y los ritmos biológicos (duración de vida, frecuencia cardiaca, etc.) de los organismos como función del tamaño corporal, a lo largo de su filogenia y en comparación con otros grupos [25]. Muchas características de los organismos varían con el tamaño corporal siguiendo ecuaciones alométricas de la forma

 $Y = Y_0 M^b,$

donde Y es la variable dependiente, M la masa corporal, b es un exponente y Y_0 es una constante de normalización que varía con la naturaleza de Y y con el tipo de organismo [26].

1.4.1 Modelo WBE

Max Kleiber fue el primero en mostrar, en 1947, que los organismos cumplen una ley de potencias con exponente 3/4 que relaciona la masa con el metabolismo (es decir, el consumo energético), conocida como Ley de Kleiber. Esta ley aplica a los organismos a lo largo de un amplio rango de procesos vitales, desde los organismos unicelulares más pequeños, hasta los elefantes y los seres vivos más grandes que existen, abarcando más de 21 órdenes de magnitud en masa [25]. El exponente 3/4 nos indica que los animales más grandes tienen un metabolismo más rápido y eficiente de lo que podría esperarse a partir de la hipótesis de superficie (modelo geométrico), en la que se toma el exponente 2/3, que es la razón de la superficie del animal (proporcional a la pérdida de calor) a su volumen (proporcional a su masa).

En la década de los 90, West, Brown y Enquist desarrollaron un modelo [27] (denominado WBE) que explica la Ley de Kleiber únicamente en términos de la geometría fractal. Este modelo postula que las redes biológicas, como las redes vasculares, las redes de circulación, las redes venosas, etc. son estructuras fractales que llenan el espacio y que se bifurcan conservando el área transversal y el volumen, que han sido seleccionadas por la evolución a lo largo de milenios por su eficiencia, esto es, obedeciendo un principio de optimización.

El modelo WBE considera que la única diferencia entre organismos de distinto tamaño es el número de niveles en sus redes, y dado que la eficiencia metabólica aumenta con redes ramificadas de mayor nivel (bajo la condición de que las terminales de la red sean invariantes), se explica de manera sencilla el hecho de que el metabolismo en los animales más grandes sea más eficiente de lo esperado.

Este modelo, que ha sido aplicado a muchas áreas de la biología, y que explica de manera general por qué muchos exponentes anatómicos y fisiológicos de plantas y animales son múltiplos de un 1/4 [26], se conoce como teoría metabólica (MST, por sus siglas en inglés). La teoría metabólica es elegante porque es sencilla, y al postular a los fractales como el condicionante principal de la biología, dota a la vida, con toda su variedad y complejidad, de un principio universal de organización que puede ser explorado rigurosamente mediante herramientas matemáticas [25].

1.4.2 Distribuciones de tamaños de árboles

Entender las principales fuerzas que moldean la estructura, función y dinámica de los ecosistemas es una meta fundamental en ecología [28]. Un enfoque que ha demostrado ser útil para establecer conexiones mecánicas entre las características importantes de las comunidades ecológicas a lo largo de diversos ecosistemas, ya que interrelaciona muchas propiedades a nivel del organismo, la comunidad y el ecosistema, es el considerar las relaciones que dependen del tamaño de los organismos (alométricas).

Uno de los patrones alométricos más preponderantes que se han observado tanto para comunidades de plantas como de animales es la proporción inversa entre la masa corporal y la abundancia, codificada en la distribución de tamaños de los individuos de todas las especies en una comunidad. Puesto que esta relación refleja cómo se reparten la biomasa y la productividad entre los individuos en una comunidad, ofrece una intuición considerable sobre los mecanismos que estructuran las comunidades ecológicas a lo largo de ambientes variados; es decir, es de esperar que dado que se observan patrones similares en comunidades distintas, los mecanismos subyacentes sean similares también. Sin embargo, se sabe relativamente poco sobre cómo varían las distribuciones de tamaños en las comunidades a lo largo de ambientes diferentes o en función de las especies componentes [29].

y funciones presentes en las plantas. También postula que la estructura de los individuos es relevante en la determinación de las propiedades que emergen de las interacciones entre estos y sus alrededores en los niveles de organización superiores (p. ej. poblaciones, comunidades) [30]. Por lo tanto, nos presenta la imagen de un bosque como una vasta red de distribución de recursos, jerárquicamente ramificada, que puede ser descrita matemáticamente y se comporta estructural y funcionalmente como una versión a escala de la red ramificada del árbol de mayor tamaño, es decir, que «el bosque es el árbol» [31]. Además, predice que la distribución de tamaños sigue un comportamiento universal tipo ley de potencias con exponente -2 en función del diámetro [29]

$$N \propto M^{-3/4} \propto D^{-2}.$$

A pesar de la sencillez y fecundidad de esta teoría, el hecho de que la mayoría de las distribuciones de tamaños empíricas se desvían de esta última regla sugiere que son necesarios modelos más complejos [32]. Una ventaja de que el modelo de la teoría metabólica sea tan sencillo y esté basado en leyes físicas y biológicas fundamentales, es que es posible complementarlo con detalles idiosincráticos adicionales conforme sea necesario, para tomar en cuenta fenómenos específicos de un sitio o taxón [28]. Sin embargo, han sido propuestos otros modelos, que intercambian sencillez por un mejor ajuste a los datos, y con fundamentaciones alternativas, como lo son la teoría del equilibrio demográfico [32] o el escalamiento finito [33], con el objeto de resolver este problema.

A la fecha el tema es un tanto controversial y sigue abierto, ya que no ha sido posible obtener una respuesta satisfactoria (a la vez sencilla, bien fundamentada y acorde con la evidencia empírica) sobre la forma de la distribución de tamaños ni sobre el efecto que en ella tienen la composición de especies, las condiciones ambientales y las perturbaciones.

En términos prácticos, la información sobre la distribución de tamaños de árboles es esencial para el cálculo de características como la biomasa forestal, los flujos de carbono y la productividad [31], para procurar esfuerzos para el cuidado y conservación de los bosques [32], y para el desarrollo de esquemas de manejo forestal apegados a la naturaleza [30].

Capítulo 2 Metodología

En este capítulo describimos a detalle el modelo de forrajeo y de dispersión de semillas. También presentamos una serie de técnicas para la estimación de la dimensión fractal de un patrón espacial de puntos, y los rudimentos teóricos pare el análisis de distribuciones de tamaños.

2.1 Proceso de forrajeo determinista

2.1.1 Modelo original

A continuación describimos el proceso de forrajeo determinista, según se presentó originalmente en [2].

El ambiente de forrajeo se modela mediante un cuadrado bidimensional de área unitaria que contiene $N \gg 1$ objetivos puntuales. En una primera aproximación, los objetivos están distribuidos en el espacio de manera uniforme e independiente (proceso de Poisson). Puede pensarse que el tamaño del sistema corresponde a la extensión del territorio de un grupo de monos. Los objetivos representan árboles con frutas que comen los monos; se asigna a cada objetivo *i* un número entero aleatorio $k_i \ge 1$, que representa el tamaño del objetivo, o el contenido de fruta. Estos tamaños se hallan distribuidos siguiendo una ley de potencias discreta

$$p(k) = C k^{-\beta}; \quad C = \left[\sum_{k=1}^{\infty} k^{-\beta}\right]^{-1},$$

donde C es el factor de normalización y $1 < \beta < \infty$ es un exponente fijo que caracteriza al ambiente, y es el único parámetro del modelo. Si el exponente β , denominado *exponente de recursos*, es cercano a 1, p(k) decae lentamente con k, lo que implica que el rango de tamaños de objetivos es muy amplio, estando presentes esencialmente todos los tamaños. Por el contrario, cuando $\beta \gg 1$, prácticamente todos los objetivos tienen el mismo tamaño $k_i = 1$ y la probabilidad de hallarlos más grandes $(k_i = 2, 3, ...)$ es despreciable.

Se considera un forrajeador con una posición inicial cerca del centro del dominio. El forrajeador conoce la ubicación y el tamaño de todos los objetivos en el sistema. Las reglas de movimiento que se aplican sucesivamente son las siguientes:

- a) el forrajeador ubicado en el objetivo *i* se mueve en línea recta hacia el objetivo *j* tal que el cociente l_{ij}/k_j es mínimo entre todos los objetivos $j \neq i$ disponibles en el sistema, donde l_{ij} es la distancia separando ambos objetivos y k_j es el tamaño del objetivo *j*;
- b) el forrajeador nunca escoge un objetivo visitado con anterioridad, pues se asume que los objetivos visitados previamente han sido ya consumidos en su totalidad.

De acuerdo con la regla (a), los objetivos valiosos (k grande) pueden resultar escogidos incluso cuando no sean los más cercanos a la posición del mono. La cantidad l/k representa a grandes rasgos un balance costo/beneficio para cada movimiento.

Es importante recalcar que, una vez que se especifica el ambiente aleatorio y se escoge una posición inicial, la trayectoria, lo complicada que sea, no es aleatoria, sino determinista.

2.1.2 Adiciones y modificaciones al modelo original

Las adiciones introducidas al modelo para este trabajo tienen que ver con que lo utilizamos para analizar el proceso de dispersión de semillas que induce la trayectoria descrita por el forrajeador. Como se mencionó anteriormente, se busca que el proceso de dispersión de semillas se subordine al proceso de forrajeo, en el sentido de que sea una consecuencia directa de este y que no introduzca otros parámetros o reglas en la dinámica, de modo que pueda entenderse únicamente como un resultado de la interacción entre la estrategia de forrajeo y la estructura del medio. Con esto en mente, hacemos las suposiciones adicionales más sencillas que nos permitan estudiar este fenómeno:

- c) la posición de un excremento es el punto medio entre el último objetivo visitado y el siguiente; y
- d) el tamaño de un excremento es igual al tamaño del último objetivo visitado.

De este modo obtenemos un patrón espacial de excrementos que se corresponde con la distribución de longitudes de pasos en la trayectoria y una distribución de tamaños de excrementos que se corresponde con la distribución de tamaños de los objetivos visitados, ambas características de la dinámica asociadas únicamente al valor del exponente de recursos; es decir, el proceso de dispersión de semillas inducido por el modelo de forrajeo está caracterizado también por el único parámetro, que es lo que se busca.

Los monos tragan la mayor parte de las frutas que consumen, por lo que al viajar y posteriormente defecar, depositan las semillas de una gran cantidad de especies en lugares potencialmente más adecuados para el desarrollo de las plántulas que debajo de los árboles padres [9]. La suposición (c) favorece este mecanismo al colocar los excrementos lo más lejos posible a la vez del árbol padre y del siguiente árbol visitado; por lo tanto, consideramos los puntos en los patrones espaciales de excrementos como los lugares donde en el futuro crecerán los árboles jóvenes que representan la siguiente generación del bosque. En todo caso, si quisiéramos aleatorizar la posición donde defeca el forrajeador, digamos con una distribución uniforme a lo largo del camino entre un objetivo y el siguiente, el promedio de tal variable correspondería al punto medio, que es lo que usamos.

Para establecer un puente con distribuciones reales de árboles como las que ocurren en las plantaciones y para explorar su efecto sobre la dinámica del sistema, consideramos además de las condiciones iniciales aleatorias, condiciones iniciales ordenadas, en las que los objetivos se disponen a intervalos iguales formando hileras, cuya separación es mayor que la distancia entre dos objetivos vecinos.

Para poder comparar entre ambos tipos de condiciones iniciales, calculamos en el caso aleatorio el valor esperado de la distancia entre primeros vecinos para los N objetivos en el cuadrado unitario, dada por (despreciando efectos de borde) [34]

$$\frac{1}{2\sqrt{N}}$$

y en el caso ordenado hacemos a la distancia entre objetivos dentro de una hilera igual a este valor, siendo la distancia entre hileras el doble de este valor, como se ilustra en la fig. 2.1.



Figura 2.1. Espaciado de las hileras de objetivos en el caso ordenado.

El área que cubren los objetivos es menor en este último caso, y el número de objetivos es ligeramente distinto a N, ambos efectos de la disposición ordenada.

Una modificación introducida en el modelo para el presente trabajo es que el tamaño de los objetivos es ahora un número real aleatorio $k_i \ge 1$ tomado de una ley de potencias continua y sin corte, por lo que no hay un tamaño máximo especificado, sino que el tamaño máximo obtenido depende del número aleatorio uniforme más cercano a 1 generado durante el muestreo de la distribución.

Esta modificación no afecta la lógica del modelo, primero porque en principio el contenido de fruta de un árbol no tiene por qué estar especificado en unidades enteras como el número de frutas, sino que puede ser descrito mediante una medida real como la masa o el volumen de fruta, y segundo porque de todos modos se asume que el forrajeador agota un objetivo cuando lo visita, por lo que no es necesario que consuma unidades discretas; las ventajas de esta modificación son que pueden aplicarse entonces tanto el proceso de generación de números aleatorios como el proceso de análisis para el caso continuo, que son más rápidos y sencillos que en el caso discreto.

Si consideramos un corte razonable $(k \sim 10^3)$ en la ley de potencias con el objeto de hacer más «realista» al modelo, obtenemos por un lado que, salvo para exponentes menores o iguales que 2, el efecto es pequeño o nulo, pues de todas formas se alcanzan en la práctica ninguno o muy pocos valores tan grandes al muestrear la distribución continua; por otro lado, al hacerlo introducimos una fuente de error que distorsiona los resultados y dificulta el análisis. Por estas razones, dejamos la ley de potencias sin corte.

Otro factor que hay que tomar en cuenta es el porcentaje explorado, definido como el número iteraciones entre el número total de objetivos. De acuerdo con lo expuesto en [2], el número de iteraciones debe ser mucho menor que N para poder despreciar los efectos de borde o de tamaño finito en los resultados.

2.1.3 Herramientas adicionales

Una cantidad que resulta útil para caracterizar las distribuciones de tamaños de pasos que induce la regla determinista de forrajeo es el denominado *índice de fluctuación*, que para la longitud de paso l se define como [2]

$$\frac{\langle l^2 \rangle}{\langle l \rangle^2},$$

es decir, el promedio de los cuadrados entre el cuadrado del promedio, lo que también puede escribirse como

$$1 + \frac{\sigma_l^2}{\langle l \rangle^2},$$

donde $\sigma_l^2 = \langle l^2 \rangle - \langle l \rangle^2$ es la varianza de l y σ_l es su desviación estándar.

Esta cantidad nos permite cuantificar las fluctuaciones relativas en el valor de l, esto es, qué tanto se desvía l de su valor promedio con relación a su promedio, o bien, qué tan amplio es el rango de valores que toma l comparado con su valor promedio. Si la desviación estándar de l es pequeña comparada con su promedio, el índice de fluctuación es cercano a 1; mientras que si la desviación estándar de l es grande comparada con el promedio, el índice de fluctuación toma valores mayores que 1. Así, esta cantidad nos da un indicio de cuándo l sigue una distribución con cola larga, ya que para estas siempre encontramos valores «grandes» con relación a cualquier escala.

2.2 Métodos para el análisis fractal de patrones espaciales de puntos

En esta sección se describen distintos métodos para estimar la dimensión fractal de un patrón espacial de puntos, lo que en nuestro caso corresponde a los patrones de excrementos. La necesidad de emplear diversas técnicas que estimen la dimensión fractal se debe a que ninguna de ellas en particular es completamente confiable, por lo que pensamos que es mejor considerar varios enfoques y apostar a que concuerden que tomar por bueno uno sólo de ellos. Además, en caso de que concuerden tiene mayor respaldo la estimación. Para poder realizar estos análisis de manera eficiente, tomamos la opción de discretizar los patrones y representarlos en imágenes binarias (blanco y negro) de 1024×1024 pixeles. Esto se logra de manera sencilla, tomando la parte entera de cada coordenada en el intervalo [0, 1] previamente multiplicada por la dimensión de la imagen. Explícitamente, un punto del patrón con coordenadas (x, y) se representa mediante un pixel negro con coordenadas (i, j) en la imagen (renglón *i*, columna *j*), dadas por

$$i = \lfloor 1024y \rfloor$$
$$j = \lfloor 1024x \rfloor,$$

donde $\lfloor r \rfloor$ indica la parte entera de r, es decir, el mayor entero menor o igual que r.

Esto introduce naturalmente un error de discretización, ya que varios puntos en el patrón original pudieran ser representados por el mismo pixel en la imagen, pero este error es despreciable para la resolución elegida y el número de puntos de los patrones analizados ($\sim 10^3$). Para aprovechar la resolución al máximo y evitar efectos de borde [35,36], representamos en la imagen solamente el rectángulo mínimo que contiene al patrón de puntos.

Con el objeto de disminuir el sesgo subjetivo asociado a las apreciaciones visuales, que es tan común en estos casos, todos los análisis se realizaron de manera automatizada, siguiendo criterios que se especifican más adelante en el apartado correspondiente y que derivaron de la experiencia en la manipulación de los datos. Si bien la elección de estos criterios sigue estando afectada por el criterio de quien los impone, el análisis se vuelve uniforme a través de las corridas, suprimiendo así una fuente de error debida a la variabilidad en la apreciación individual de cada caso. Una ventaja adicional de este enfoque es que el procesamiento de los resultados se vuelve eficiente, siendo posible analizar muchas corridas, por lo que es de esperar que al sacar estadísticas de una muestra grande se opaquen los efectos de una posible mala elección en los criterios de los análisis.

2.2.1 Conteo de Cajas

El método más sencillo para estimar la dimensión de conteo de cajas a partir de la imagen binaria de un objeto (en nuestro caso un patrón de puntos) consiste en: superponer una cuadrícula de tamaño δ a la imagen y contar cuántas cajas ocupadas (con al menos un pixel negro) N_{δ} hay, graficar esta cantidad como función de δ en ejes logarítmicos y ajustar una línea recta; la pendiente de esta recta corresponde a un estimado de la dimensión de conteo de cajas del objeto.

A pesar de su aparente sencillez, este proceso está plagado de escollos y es muy fácil hacerlo mal, ya que hay varios factores a considerar: el rango de tamaños de cajas utilizado, la secuencia de tamaños de cajas utilizado, la orientación de la imagen respecto a la retícula, la discreción inherente a los tamaños de cajas y a la imagen, la falta de linealidad en la gráfica log-log, entre otros.

Con el objeto de sobreponerse a estos obstáculos, se han propuesto en la literatura varias modificaciones, trucos o técnicas para obtener mejores estimaciones, entre las que están: rodear al objeto con el marco rectangular de área mínima que lo contenga y luego trazar la cuadrícula dentro de él [35]; escoger una secuencia de tamaños de cajas de modo que no haya mesetas ni repeticiones en el número de cajas ocupadas (secuencia NPNR) [36]; escoger una secuencia de tamaños de cajas estrictamente decreciente [36]; mover las cajas fuera de la retícula de modo de disminuir su número y evitar cajas con muy pocos puntos [37]; estimar el rango óptimo de tamaños de cajas mediante el análisis de la gráfica log-log de número de cajas ocupadas contra tamaño de caja, cuidando de distinguir la zona en que se obtiene la dimensión del objeto y no del soporte [38]; considerar únicamente al conjunto de mínimos locales en el número de cajas ocupadas [38]; determinar el mayor rango de tamaños de caja para el que los números de cajas ocupadas siguen una tendencia lineal (criterio \mathbb{R}^2 -SSR) [12], entre otros. En nuestro caso, aplicamos algunos de ellos para intentar obtener resultados objetivos y repetibles:

Secuencia NPNR (non-plateaus, non-repetition). En muchos casos ocurre que a lo largo de una secuencia de tamaños de caja el número de cajas ocupadas es el mismo, lo que corresponde a una meseta en la gráfica, y en otros casos ocurre que se repite un mismo número de cajas ocupadas para un tamaño de caja mayor. Ambos efectos son producto de la discretización e introducen un sesgo indeseable en el ajuste de la recta. Para eliminarlos basta utilizar la secuencia de tamaños de cajas que toma solamente el tamaño de caja más chico para el que aparece un valor del número de cajas ocupadas, denominada secuencia sin mesetas y sin repetición.

Criterio \mathbb{R}^2 -SSR. Rigurosamente, la invariancia bajo cambios de escala exige que la gráfica en ejes logarítmicos del número de cajas ocupadas contra el tamaño de caja sea una línea recta. Sin embargo, en la práctica esto casi nunca ocurre, por lo que es necesario establecer un criterio que nos permita interpretar los resultados. El que ahora describimos intenta determinar de manera objetiva el rango más grande en que la gráfica es realmente una recta de la manera siguiente: hacemos un ajuste lineal por mínimos cuadrados para cada grupo de n puntos consecutivos de la gráfica, donde n varía desde 5 hasta el número total de puntos de la gráfica, y tomamos por bueno el ajuste que hace a la vez máximo el coeficiente de determinación (\mathbb{R}^2) y mínima la suma de cuadrados de los residuos (SSR, la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos y las predicciones del modelo lineal).

Las imágenes que representan los patrones de puntos son ya los rectángulos de área mínima que los contienen, como explicamos anteriormente y se ilustra en la fig. 2.2.



Figura 2.2. A la izquierda, el cuadrado exterior representa el ambiente completo de forrajeo, mientras que el rectángulo interior indica el rectángulo de área mínima que contiene al patrón de puntos. A la derecha se muestra la imagen que resulta de considerar solamente el rectángulo interior.

Para realizar el método de conteo de cajas, utilizamos una variante propia que utiliza una heurística simple para intentar reducir el número de cajas ocupadas y aproximarse así lo más posible a la definición al utilizar una cubierta más pequeña para cada tamaño de caja. Esta heurística queda plasmada en el siguiente pseudocódigo:

```
para cada caja i en la cuadrícula de tamaño \delta:
mientras la fila de hasta arriba de la caja i esté vacía:
mover la caja i hacia abajo 1 pixel
mientras la columna de hasta la izquierda de la caja i esté vacía:
mover la caja i hacia la derecha 1 pixel
contar los pixeles en la caja
borrar los pixeles dentro de la caja.
```

Este proceso se realiza para cada una de las cuatro reflexiones posibles de la imagen (ninguna, eje Y, eje X, ambos) y se escoge el valor menor; esto con el propósito de evitar posibles efectos debidos a la orientación intrínseca (hacia abajo y hacia la derecha) de la heurística arriba descrita.

Si bien no se puede probar que la cubierta así obtenida para un tamaño dado sea mínima (que con toda seguridad no lo es en general), sin lugar a dudas es en general igual o más pequeña que la que se obtiene con el algoritmo base descrito al comienzo de la sección.

Una vez hecho el conteo para todos los tamaños de caja, limpiamos los datos tomando la secuencia NPNR y aplicamos un procedimiento inspirado en el criterio R^2 -SSR para obtener el mejor ajuste posible. Dado que la forma original del criterio R^2 -SSR es muy restrictiva en cuanto a lo que es un buen ajuste, al grado que no nos funciona, modificamos este criterio como sigue: tomamos como mejor ajuste el que hace mínima la suma de cuadrados de los residuos (SSR) dentro del subconjunto que posee una $R^2 > 0.99$ y que considera al menos la mitad de los puntos. El objetivo de esta modificación es obtener la recta que mejor ajuste a una parte significativa de la gráfica. El rango de tamaños de caja contemplados fue de 1 pixel hasta la mitad de la imagen, que en nuestro caso corresponde a 512 pixeles.

2.2.2 Lagunaridad

Tal y como la definieron Gefen, Meir y Aharony [39], la lagunaridad es la desviación de un fractal de la invariancia translacional; la invariancia translacional también es una propiedad de conjuntos no fractales, y depende fuertemente de la escala. Se puede considerar entonces a la lagunaridad como una medida de la heterogeneidad o textura de un objeto como función de la escala, sin importar si el objeto es fractal o no [40,41].

Existen en la literatura varios métodos para medir esta propiedad, pero adoptamos el de «caja deslizante» propuesto por Allain y Cloitre [41] por ser intuitivamente claro y computacionalmente simple.

Para un conjunto unidimensional de longitud M, con S lugares ocupados, colocamos una caja de longitud r en el origen y contamos el número s de sitios ocupados dentro de la caja (lo que viene a ser la «masa» de la caja). Movemos la caja un espacio a lo largo del conjunto y contamos de nuevo la masa de la caja; se repite este proceso sobre todo el conjunto, dando lugar a una distribución de frecuencias de masas de las cajas n(s,r), que convertimos en una distribución de probabilidad Q(s,r) al dividir por el número total de cajas N(r) de tamaño r.

La lagunaridad para el tamaño de caja r se define como

$$\Lambda(r) = \frac{Z(2)}{[Z(1)]^2},$$

donde Z(1) y Z(2) son el primer y segundo momentos de la distribución Q(s, r)

$$\begin{split} Z(1) &= \sum s Q(s,r), \\ Z(2) &= \sum s^2 Q(s,r). \end{split}$$

Se repite este cálculo para un rango de tamaños de caja, desde r=1 hasta alguna fracción de M (usualmente M/2). De esta manera se obtiene una gráfica de lagunaridad contra tamaño de caja deslizante en ejes logarítmicos.

Se puede entender mejor el comportamiento estadístico de $\Lambda(r)$ y la forma de la curva de lagunaridad recordando que

$$Z(1) = \bar{s}(r) Z(2) = \bar{s}^{2}(r) + s_{s}^{2}(r),$$

donde $\bar{s}(r)$ es el promedio y $s_s^2(r)$ la varianza del número de sitios ocupados por caja.

Como resultado, tenemos

$$\Lambda(r) = \frac{s_s^2(r)}{\bar{s}(r)} + 1.$$

La estadística de lagunaridad es entonces una representación adimensional de la proporción entre la varianza y el promedio, y tiene un significado físico notable, ya que puede ser interpretada como el ancho de la función de distribución de masas Q(s, r).

En el caso de una retícula con invariancia translacional, Q(s, r) es una delta de Dirac, $Z(2) = [Z(1)]^2$, y la lagunaridad es independiente de r e igual a 1. Conjuntos sin invariancia translacional tienen lagunaridad mayor que 1. Conjuntos con huecos de todos los tamaños se espera que sean muy lagunares y con lagunaridades mucho mayores que 1, mientras que conjuntos con huecos de un único tamaño tienen lagunaridades pequeñas cercanas a 1. En este sentido, la lagunaridad mide el grado en que un conjunto no posee invariancia translacional. La definición (1.1) es general y puede aplicarse a conjuntos que no sean fractales.

A partir de la relación (1.2) y las curvas de prueba, se puede mostrar que la lagunaridad para datos binarios es una función de:

 La fracción P(=S/M) de sitios ocupados. Conforme el número promedio de sitios ocupados Z(1) tiende a cero, Λ tiende a ∞. Para los mismos tamaños de caja deslizante, un conjunto disperso tendrá una lagunaridad mayor que un conjunto denso.

- El tamaño r de la caja deslizante. En general, salvo para conjuntos altamente aglomerados, cajas más grandes tienen más invariancia translacional que cajas más chicas; la lagunaridad de un mismo conjunto decrece conforme aumenta el tamaño de caja. Para cualquier conjunto, $\Lambda(1) = 1/P$, valor que sólo depende del porcentaje de sitios ocupados, y $\Lambda(M) = 1$, ya que cuando la caja es del tamaño del conjunto, la varianza se anula.
- La geometría del conjunto. Para una $P \ge r$ dados, una mayor lagunaridad implica un mayor grado de aglomeración. La curva de lagunaridad de un fractal auto-similar debe ser una línea recta con pendiente D E, donde D es la dimensión fractal y E la dimensión euclidiana. La curva de lagunaridad de un conjunto aleatorio decae rápidamente para tamaños de caja grandes, ya que un patrón aleatorio es estadísticamente invariante a escalas grandes. Los saltos en la pendiente de la curva de lagunaridad corresponden a distintas escalas dentro de los conjuntos.

Tanto el algoritmo de «caja deslizante» como estos resultados son generalizables trivialmente a dimensiones mayores, como en nuestro caso de dimensión 2.

En resumen, el análisis de lagunaridad es una técnica general, aplicable a datos de cualquier dimensionalidad, sean binarios o cuantitativos, y a patrones fractales, multifractales o no fractales. Permite la determinación de cambios en la estructura espacial como función de la escala, lo que nos permite intuir los procesos subyacentes. El análisis de lagunaridad también revela la presencia y extensión de la auto-similaridad.

Los ajustes a las gráficas de lagunaridad se realizaron utilizando también una versión modificada del criterio R^2 -SSR: tomamos como mejor ajuste el que hace mínima la suma de cuadrados de los residuos (SSR) dentro del subconjunto que posee una $R^2 > 0.95$ y contempla al menos dos terceras partes de los puntos. El rango de tamaños de caja contemplados fue desde 1 pixel hasta la mitad de la imagen, que en nuestro caso corresponde a 512 pixeles.

2.2.3 Intensidad de Palm

Dado un patrón aleatorio de puntos, definimos una medida real aleatoria N(A) como la masa total (número de puntos) contenida en el conjunto A. Suponemos que N sólo puede tomar los valores 0 ó 1 cuando la evaluamos en un elemento de área.

La intensidad de Palm $\lambda_0(.)$ se define formalmente mediante [42,43]

$$\lambda_0(\Delta)d\Delta \equiv \Pr\left[N(d\Delta) \ge 1 | N(\{O\}) = 1\right] = \langle N(d\Delta) | N(\{O\}) = 1 \rangle,$$

para la probabilidad de incidencia en el lugar Δ dado que ocurrió un evento en el origen O. Esto es, la intensidad de Palm (nombrada así por el ingeniero sueco Conny Palm) nos da el valor esperado del número de puntos en un área $d\Delta$ alrededor del punto Δ bajo la condición de que haya un punto en el origen.

Sean $\rho_1, ..., \rho_n$ coordenadas de puntos en el plano. Entonces, el conjunto de «distancias» vectoriales por pares

$$\Delta_{i,j} = \rho_i - \rho_j \qquad (i = 1, ..., n; j = 1, ..., n; i \neq j),$$

en un área apropiada del plano, se considera como una configuración realizada bajo la intensidad de Palm $\lambda_0(.)$ arriba definida. Para obtener una estimación no paramétrica de la intensidad de Palm, contamos el número de tales vectores en cada región anular $A(u_1, u_2)$ cuyos radios están entre u_1 y u_2 . Entonces, el cociente de este número entre el área del anillo provee un estimado $\hat{\lambda}_0(\Delta)$ en $\Delta = (u; \theta)$ con $u_1 \leq u < u_2$. La pendiente de la gráfica log-log de $\hat{\lambda}_0(\Delta)$ contra u, en la parte en que sea lineal, es igual a H = 2 - D, donde D es la dimensión fractal del conjunto de puntos. Para mejorar el ajuste lineal a la gráfica log-log, utilizamos una sucesión logarítmica de radios de los anillos para obtener puntos equidistantes en la gráfica, cerciorándonos de que esto no alterara la pendiente de la recta de ajuste.

Hay que tener en cuenta que este algoritmo sólo es adecuado para patrones que contengan un gran número de puntos (N > 1000).

Los ajustes a las gráficas de intensidad de Palm se realizaron utilizando también una versión modificada del criterio R^2 -SSR: tomamos como mejor ajuste el que hace mínima la suma de cuadrados de los residuos (SSR) dentro del subconjunto que posee una $R^2 > 0.95$ y contempla al menos un 40% de los puntos. El rango de distancias contempladas fue desde 0.001 hasta 1.001, con el objeto de evitar efectos de borde por ambos lados.

2.2.4 Función de correlación de pares

La función de correlación de pares C(d) se calcula como el promedio del número de vecinos N_n a una distancia d $(d=|\mathbf{r}-\mathbf{r}'|)$, donde \mathbf{r} y \mathbf{r}' son las posiciones de un sitio y de sus vecinos, respectivamente [17]. La suma se realiza sobre todos los pixeles negros que yacen a una distancia d_b de los bordes, de modo que $d_b \ge d$, con el fin de evitar efectos de borde. El número total de pixeles que verifican esto es $N_p(d)$. El factor de normalización N es $N_p(d)$ por el número máximo de vecinos N_n^{max} a esa distancia

$$C(d) = \frac{1}{N} \sum_{|\mathbf{r} - \mathbf{r}'|} \rho(\mathbf{r}) \rho(\mathbf{r}'),$$

donde $\rho(\mathbf{r}) = 1$ para un sitio negro, y 0 para uno blanco.

Dado que estamos normalizando sobre el número de máximo de vecinos a una distancia dada (ocupabilidad) y el número de pixeles de referencia, lo que calculamos es de hecho la ocupación promedio a una cierta distancia.

Para una retícula cuadrada como la que tenemos en una imagen digital, las distancias permitidas se calculan fácilmente a partir de

$$d = \sqrt{i^2 + j^2} \qquad (i, j) \in \mathbb{N}^2, 0 \leqslant i < j,$$

y las ocupabilidades (es decir, cuántos sitios hay a una cierta distancia) se obtienen contando cuántas veces se repite cada valor de d en la expresión de arriba cuando permitimos que $(i, j) \in \mathbb{Z}^2 \setminus \{0, 0\}$.

El algoritmo utilizado para calcular la función de correlación de pares utiliza una tabla de búsqueda en la que están tabuladas las distancias, las ocupabilidades y las coordenadas de los puntos en la retícula cuadrada donde se alcanza cada distancia; de esta manera logramos un incremento considerable en la velocidad de ejecución a cambio de un incremento poco considerable en el tamaño del ejecutable.

Adicionalmente, si dividimos C(d) entre la densidad promedio $\bar{\rho}$, dada por el cociente del número total de pixeles negros al número total de pixeles en la imagen, podemos detectar a qué escala el conjunto se vuelve uniforme $(C(d) \sim \bar{\rho})$ simplemente observando cuándo la función tiende a 1.

Si la función de correlación de pares se comporta como una ley de potencias para distancias cortas

$$C(d) \propto d^{-\nu}$$

tenemos que la dimensión fractal D del conjunto está dada por

$$D = 2 - \nu,$$

en el caso de dos dimensiones, que es el que nos concierne.

Si bien es verdad que la dimensión que estimamos de esta manera es la *dimensión de correlación* [44], la cuál difiere y es en general menor que la dimensión estimada mediante el método de conteo de cajas, no tomamos esto en consideración, ya que a primera aproximación no tenemos por qué pensar que tengan valores distintos.

Los ajustes a las gráficas de la función de correlación de pares se realizaron utilizando el ajuste por mínimos cuadrados a todo el rango contemplado de distancias, que fue entre $\sqrt{2}$ y 64.

2.3 Métodos para el análisis de distribuciones de tamaños

2.3.1 Distribuciones de probabilidad

Sea X una variable aleatoria real y $f: \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ una función que cumple lo siguiente: $f(x) \ge 0 \ \forall x \in \mathbb{R}$, f es integrable y $\int_{-\infty}^{\infty} f(\xi) d\xi = 1$. La función de distribución F_X de X tiene por densidad a f(x) si

$$F_X(x) := \Pr\left[X \leqslant x\right] = \int_{-\infty}^x f(\xi) d\xi$$

A f se le conoce como función de densidad de probabilidad, y a F_X se le conoce también como función de distribución acumulativa.

Cuando una variable aleatoria admite una densidad, se cumple que $\Pr[X = x] = 0 \ \forall x \in \mathbb{R}$, por lo que se recurre a la siguiente intuición

$$\Pr\left[x \leqslant X \leqslant x + dx\right] \approx f(x)dx,$$

es decir, la probabilidad de caer en la vecindad de un punto es aproximadamente igual al valor de la densidad de probabilidad en ese punto multiplicado por el tamaño de la vecindad, cuando esta es pequeña.

Se define también la distribución cola o función de distribución acumulativa complementaria como

$$\bar{F}_X(x) := \Pr[X > x] = 1 - F_X(x) = \int_x^\infty f(\xi) d\xi$$

En el análisis de los datos provenientes de las simulaciones, utilizaremos la distribución cola (rango-frecuencia) en lugar de la densidad de probabilidad (histograma), puesto que la primera es más robusta que la segunda ante fluctuaciones debido al tamaño finito de las muestras, particularmente en la cola de la distribución [45], aunque también tiene fuertes desventajas.

2.3.2 Leyes de potencias

Una variable aleatoria real X está distribuida según una ley de potencias cuando su densidad está dada por

$$f(x) = \mathcal{N} x^{-\alpha}$$

donde $\alpha > 1$ es un parámetro constante de la distribución conocido como exponente o parámetro de cambio de escala y \mathcal{N} es un factor de normalización. Puesto que esta densidad diverge conforme $x \to 0$, es necesario escoger un límite inferior x_m [45] y considerar la densidad modificada

$$f(x) = \begin{cases} 0 & \text{para } x < x_m \\ \mathcal{N} x^{-\alpha} & \text{para } x \ge x_m \end{cases},$$

donde \mathcal{N} se calcula para el intervalo $[x_m, \infty)$ y es función de x_m .

Para $\alpha > 1$ el factor de normalización existe y es fácil de calcular, por lo que obtenemos

$$f(x) = \frac{\alpha - 1}{x_m} \left(\frac{x}{x_m}\right)^{-\alpha}$$

La función de distribución de una tal variable está dada por

$$F_X(x) = 1 - \left(\frac{x}{x_m}\right)^{1-\alpha},\tag{1}$$

y su distribución cola por

$$\bar{F}_X(x) = \left(\frac{x}{x_m}\right)^{1-\alpha}.$$

Una de las propiedades más importantes de las leyes de potencias es su *invariancia ante cambios de escala*, que se expresa como

$$f(c x) = \mathcal{N}(c x)^{-\alpha} = c^{-\alpha} \mathcal{N} x^{-\alpha} = c^{-\alpha} f(x).$$

Esto quiere decir que el comportamiento de la función es el mismo sin importar el valor del límite inferior x_m . De manera equivalente esto implica que, siendo fijo el exponente, la proporción relativa de números grandes y chicos es la misma a lo largo de todo el dominio de la función.

Una consecuencia de esta propiedad es que, al graficar en ejes doblemente logarítmicos la densidad de probabilidad de una ley de potencias, se obtiene una línea recta con pendiente $-\alpha$. Lo mismo ocurre con la función de distribución, sólo que entonces se obtiene una recta con pendiente $1 - \alpha$.

Los momentos de una variable aleatoria distribuida según una ley de potencias están dados por

$$\langle X^k \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \xi^k f(\xi) d\xi = \frac{\alpha - 1}{\alpha - 1 - k} x_m^k \quad (k < \alpha - 1).$$

Para $k \ge \alpha - 1$, los k-ésimos momentos divergen. En particular, el promedio sólo está definido para $\alpha > 2$, la varianza sólo está definida para $\alpha > 3$, etc.

Si truncamos la densidad de probabilidad para la ley de potencias en un valor arbitrario $x_M > x_m$ y renormalizamos apropiadamente, obtenemos una distribución conocida como *ley de potencias con corte*, la cuál exhibe un comportamiento tipo ley de potencias en un dominio acotado. Su función de distribución está dada por

$$F_X(x) = \frac{x_m^{1-\alpha} - x^{1-\alpha}}{x_m^{1-\alpha} - x_M^{1-\alpha}} \quad \text{para } x_m \leqslant x \leqslant x_M \; .$$

2.3.3 Generación de números aleatorios

Cuando es posible aplicarlo, el método de elección para generar números aleatorios siguiendo una distribución dada es el método de inversión de la función de distribución, que se basa en la siguiente

Proposición. Sea U una variable aleatoria distribuida uniformemente sobre el intervalo [0, 1]. Sea X una variable aleatoria cuya función de distribución F_X admite una densidad. Entonces, la variable aleatoria

$$Y = F_X^{-1}(U)$$

tiene la misma distribución que X, donde F_X^{-1} es la inversa generalizada (función cuantil) definida como

$$F_X^{-1}(u) = \inf \{ x \in \mathbb{R} \mid F_X(x) \ge u \}.$$

Demostración. $\Pr[Y \leq x] = \Pr[F_X^{-1}(U) \leq x] = \Pr[U \leq F_X(x)] = F_X(x) = \Pr[X \leq x].$

En el caso de una ley de potencias, $F_X(x)$ está dada por la ecuación (1), por lo que podemos generar de manera sencilla números aleatorios distribuidos según una ley de potencias utilizando la siguiente expresión

$$x = x_m \, (1 - u)^{-1/(\alpha - 1)},$$

donde u es un número pseudo-aleatorio distribuido de manera uniforme sobre [0, 1), los cuales se pueden generar utilizando una gran variedad de métodos en la computadora (por ejemplo, mediante la función random() en el lenguaje de programación C).

En el caso de la ley de potencias con corte, obtenemos directamente de la definición

$$x = [x_m^{1-\alpha} - u(x_m^{1-\alpha} - x_M^{1-\alpha})]^{1/_{1-\alpha}}.$$

Parte II

Resultados

Capítulo 3 Caracterización de las distribuciones espaciales de excrementos

En este capítulo presentamos los resultados de los análisis realizados a los patrones espaciales de excrementos obtenidos mediante el modelo de forrajeo.

Recordemos que este modelo contempla, en su forma más general, un agente que se mueve dentro de un ambiente compuesto por objetivos con una distribución de tamaños tipo ley de potencias, siguiendo una regla determinista de optimización que a cada paso determina de manera unívoca el siguiente objetivo, y que al visitar un objetivo su tamaño se reduce a cero y no vuelve a ser visitado. Adicionalmente, tenemos que el agente defeca en los puntos medios de las trayectorias entre objetivos y que lo hace depositando una cantidad igual al tamaño del último objetivo visitado, lo que es relevante no tanto para los patrones espaciales sino para dar lugar a las distribuciones de tamaños de los excrementos. Se consideran dos tipos de condiciones iniciales, aleatorias y ordenadas, con el objeto de determinar su influencia sobre las características de los patrones espaciales y las distribuciones de tamaños resultantes. Las características analizadas son: la dimensión fractal, para los patrones espaciales, y la forma funcional, para las distribuciones de tamaños. Se utilizan cuatro métodos distintos en el primer caso, para posteriormente resumir los resultados conjuntos; y se propone un modelo analítico en el segundo caso, siendo evaluada la calidad del ajuste e investigado su comportamiento general.

El código que implementa el modelo, así como los códigos de todos los otros métodos y procedimientos computacionales utilizados en este trabajo son propios y fueron escritos en C. Dado que es necesario un gran número de corridas para poder obtener estadísticas representativas del comportamiento del modelo, todo el código fue paralelizado utilizando OpenMP (Open Multi-Processing, un API para programación en paralelo) para reducir los tiempos de ejecución. El código estará disponible en un futuro en el siguiente repositorio: https://github.com/seirios/Tesis.

Número de objetivos	100000
Número de iteraciones	2000
Porcentaje explorado	2%
Conjunto de muestreo en β	$\{1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4, 4.5, 5\}$
Número de excrementos	1999
Tamaño mínimo de objetivo	1
Tamaño máximo de objetivo	∞
Ordenamientos	aleatorio, ordenado

La tabla 3.1 resume los parámetros utilizados a lo largo de las simulaciones.

Tabla 3.1. Parámetros utilizados en las simulaciones.

3.1 Índice de fluctuación

Siguiendo a Boyer *et al.* [2], calculamos en la fig. 3.1 el índice de fluctuación (§2.1.3) de las distribuciones de longitudes de pasos de las trayectorias del forrajeador, para 1000 corridas independientes. Esto con el objeto de caracterizar la variabilidad de las distribuciones de longitudes de pasos y determinar el rango del parámetro de recursos β en que estas distribuciones se aproximan más a un comportamiento tipo ley de potencias, lo que es indicativo de trayectorias tipo vuelos de Lévy (§1.4.1).

De acuerdo con este mismo artículo, en el rango $\beta \in [2, 4]$ la distribución de longitudes de pasos es amplia, y en el subrango $\beta \in [3, 4]$ muestra el mejor ajuste a una ley de potencias, por lo que las trayectorias se asemejan lo más posible a vuelos de Lévy. Aunque nosotros observamos que en el rango aproximado $\beta \in [2.75, 3.5]$ se observan los valores más grandes del índice de fluctuación, nos apegamos al rango citado $\beta \in [3, 4]$ para hacer posteriormente estimaciones de dimensiones fractales.



Figura 3.1. Gráfica del índice de fluctuación contra el parámetro de recursos β para ambos ordenamientos. Los puntos indican los valores promedio y las barras de error la desviación estándar para 1000 corridas independientes.

En la gráfica se observa que el índice de fluctuación es menor en el caso ordenado que en el aleatorio de manera consistente, lo cual asociamos con que en el caso ordenado existe una distancia mínima y las distancias están cuantizadas, lo que reduce intrínsecamente la variabilidad; sin embargo, la forma de la curva es muy similar en ambos casos y alcanza su máximo en el mismo rango, lo que sugiere un comportamiento parecido de las trayectorias para ambas condiciones iniciales.

3.2 Imágenes representativas

En la fig. 3.2 se muestran imágenes de las disposiciones iniciales típicas de los árboles.



Figura 3.2. Disposiciones iniciales típicas de los árboles para el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha).

En la fig. 3.3 se muestran imágenes de las trayectorias típicas de forrajeo y los correspondientes patrones de excrementos en el caso de la condición inicial aleatoria, para cada valor considerado del exponente β . Las trayectorias son típicas en el sentido de que el índice de fluctuación de su distribución de longitudes de pasos es muy cercano al promedio (de hecho, dentro del 0.3%) para el valor correspondiente de β .



Figura 3.3. En cada bloque, trayectorias típicas (arriba) con su patrón de excrementos asociado (abajo) para los valores de β indicados, en el caso **aleatorio**.

Es notorio que para $3 \le \beta \le 4$ las trayectorias muestran grupos de pasos cortos seguidos de ocasionales pasos muy largos (comportamiento tipo vuelo de Lévy), mientras que para $\beta > 4$ dominan los pasos entre objetivos vecinos (comportamiento tipo Browniano).

En la fig. 3.4 se muestran imágenes de las trayectorias típicas de forrajeo y los correspondientes patrones de excrementos en el caso de la condición inicial ordenada, para cada valor considerado del exponente β . Las trayectorias son típicas en el sentido de que el índice de fluctuación de su distribución de longitudes de pasos es muy cercano al promedio (de hecho, dentro del 0.3%) para el valor correspondiente de β .



Figura 3.4. En cada bloque, trayectorias típicas (arriba) con su patrón de excrementos asociado (abajo) para los valores de β indicados, en el caso **ordenado**.

Es notorio que para $\beta < 4$ tanto las trayectorias como los patrones de excrementos asociados son cualitativamente muy parecidos en ambos ordenamientos, mientras que para $\beta \ge 4$ se hacen presentes los efectos discretos de las hileras en el caso ordenado, uno de los cuales es la anisotropía inducida por la geometría de las hileras. En la siguientes cuatro secciones se muestran los resultados de aplicar los distintos métodos de estimación de la dimensión fractal a los patrones de excrementos correspondientes a las trayectorias típicas arriba mostradas. A pesar de que se muestran gráficas para todos los valores del exponente β considerados, la estimación de la dimensión fractal se realiza únicamente para los valores $\beta = \{3.0, 3.5, 4.0\}$ debido a que, por las razones estipuladas en la sección 3.1, es únicamente para estos valores del parámetro que se espera un comportamiento tipo Lévy capaz de dar lugar a un patrón fractal (§1.1.1).

3.3 Conteo de cajas

En esta sección se presentan los resultados de aplicar el método de conte
o de cajas a los patrones espaciales de excrementos arriba mostrados, asociados a las corridas típicas para cada valor del exponente β , con fines il
ustrativos. En la sección 3.7 se muestran los resultados de las estimaciones de la dimensión fractal mediante este método a un número representativo de corridas.

En la fig. 3.5 se muestran las gráficas del conteo de cajas para las disposiciones iniciales de árboles, las cuales, siendo la una aleatoria y la otra ordenada, tienen ambas dimensión 2.



Figura 3.5. Gráficas del conteo de cajas (círculos) para las disposiciones iniciales de árboles para el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha). La línea punteada horizontal representa dimensión 0 y la línea punteada inclinada dimensión 2.

En las figs. 3.6 y 3.7 se muestran las gráficas del conte
o de cajas para cada valor del exponente de recursos
 β y para cada ordenamiento.

En estas gráficas, los círculos representan el número de cajas de cada tamaño necesarias para cubrir el patrón de excrementos correspondiente a ese valor del exponente β . Las rectas punteadas indican dimensión 0 (línea horizontal) y dimensión 2 (línea inclinada), que corresponden a un conjunto discreto de puntos y a un cuadrado sólido, respectivamente. La línea discontinua corresponde a un patrón de 1999 puntos generados aleatoriamente. Para los valores de $\beta = \{3.0, 3.5, 4.0\}$ se muestra el ajuste lineal mediante una recta continua. Las flechas indican el intervalo sobre el que se hizo el ajuste, que no necesariamente corresponde al intervalo actual (indeterminado) en que la recta ajusta bien a los datos. No se muestran los valores numéricos de las estimaciones de la dimensión fractal (que en este caso corresponde al valor de la pendiente de la recta de ajuste) puesto que carecen de significación, ya que estamos considerando una corrida en particular.

Es notable que, en todas las gráficas, para tamaños de caja pequeños los círculos tienden a pegarse a la recta de dimensión 0, lo que está asociado a un efecto discreto; es decir, para cajas cercanas al tamaño de un pixel, el patrón está compuesto de puntos aislados, y tiene la dimensión correspondiente. Observamos que para el caso $\beta = 1.5$, el patrón de excrementos es indistinguible según este método del patrón puramente aleatorio, mientras que para $3 \le \beta \le 4$ los círculos se alejan considerablemente de la recta de dimensión 2 y se alinean aproximadamente en una recta con otra inclinación, lo que sugiere un comportamiento fractal.


Figura 3.6. Gráficas del conteo de cajas en el caso aleatorio para cada valor del exponente de recursos β .



Figura 3.7. Gráficas del conteo de cajas en el caso ordenado para cada valor del exponente de recursos β .

3.4 Lagunaridad

En esta sección se presentan los resultados de calcular la lagunaridad de los patrones espaciales de excrementos arriba mostrados, asociados a las corridas típicas para cada valor del exponente β , con fines ilustrativos. En la sección 3.7 se muestran los resultados de las estimaciones de la dimensión fractal mediante este método a un número representativo de corridas.

En la fig. 3.8 se muestran las gráficas de la lagunaridad para las disposiciones iniciales de árboles, que dado que tienen dimensión 2, muestran tendencias horizontales a partir de un tamaño de caja de aproximadamente 10 pixeles.



Figura 3.8. Gráficas de la lagunaridad (círculos) para las disposiciones iniciales de árboles, en el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha). La línea punteada horizontal indica dimensión 2 y la línea punteada inclinada dimensión 0.

En las figs. 3.9 y 3.10 se muestran las gráficas de la lagunaridad para cada valor del exponente de recursos β y para cada ordenamiento.

En estas gráficas, los círculos indican el valor de la lagunaridad para cada tamaño de caja. Las rectas punteadas indican dimensión 2 (línea horizontal) y dimensión 0 (línea inclinada), que corresponden a un conjunto discreto de puntos y a un cuadrado sólido, respectivamente. La línea discontinua corresponde a un patrón de 1999 puntos generados aleatoriamente. Para los valores $\beta = \{3.0, 3.5, 4.0\}$ se muestra el ajuste lineal mediante una recta continua. Las flechas indican el intervalo sobre el que se hizo el ajuste, que no necesariamente corresponde al intervalo actual (indeterminado) en que la recta ajusta bien a los datos. No se muestran los valores numéricos de las estimaciones de la dimensión fractal (que en este caso corresponde al valor de la pendiente de la recta de ajuste más dos) puesto que carecen de significación, ya que estamos considerando una corrida en particular.

Es notable que, en todas las gráficas, para tamaños de caja pequeños los círculos tienden a pegarse nuevamente a la recta de dimensión 0, lo que está asociado al mismo efecto discreto que en el caso del conteo de cajas; es decir, para cajas cercanas al tamaño de un pixel, el patrón está compuesto de puntos aislados, y tiene la dimensión correspondiente. Observamos también con este método que para el caso $\beta = 1.5$, el patrón de excrementos es indistinguible del patrón puramente aleatorio, mientras que para $3 \le \beta \le 4$ los círculos se alejan considerablemente de la recta de dimensión 2 y se alinean aproximadamente en una recta con otra inclinación, lo que sugiere un comportamiento fractal.

El valor que toma la lagunaridad en todas estas gráficas para la caja de 1 pixel es el mismo, debido a que este valor corresponde al inverso de la fracción de sitios ocupados (§2.2.2), que es igual en todos los casos puesto que los patrones tienen el mismo número de puntos y las imágenes son todas de la misma resolución.



Figura 3.9. Gráficas de la lagunaridad en el caso aleatorio para cada valor del exponente de recursos β .



Figura 3.10. Gráficas de la lagunaridad en el caso ordenado para cada valor del exponente de recursos β .

3.5 Intensidad de Palm

En esta sección se presentan los resultados de calcular la intensidad de Palm para los patrones espaciales de excrementos arriba mostrados, asociados a las corridas típicas para cada valor del exponente β , con fines ilustrativos. En la sección 3.7 se muestran los resultados de las estimaciones de la dimensión fractal mediante este método a un número representativo de corridas.

En la fig. 3.11 se muestran las gráficas de la intensidad de Palm para las disposiciones iniciales de árboles, que dado que tienen dimensión 2, muestran tendencias horizontales a lo largo de casi todo el rango observado.



Figura 3.11. Gráficas de la intensidad de Palm (círculos) para las disposiciones iniciales de árboles en el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha). La línea punteada indica dimensión 2.

En las figs. 3.12 y 3.13 se muestran las gráficas de la intensidad de Palm para cada valor del exponente de recursos β y para cada ordenamiento.

En estas gráficas, los círculos indican el valor estimado de la intensidad de Palm para cada distancia. La recta punteada indica dimensión 2 y corresponde al comportamiento teórico para un patrón aleatorio de 1999 puntos. Para los valores $\beta = \{3.0, 3.5, 4.0\}$ se muestra el ajuste lineal mediante una recta continua. Las flechas indican el intervalo sobre el que se hizo el ajuste, que no necesariamente corresponde al intervalo actual (indeterminado) en que la recta ajusta bien a los datos. No se muestran los valores numéricos de las estimaciones de la dimensión fractal (que en este caso corresponde al valor de la pendiente de la recta de ajuste más dos) puesto que carecen de significación, ya que estamos considerando una corrida en particular.

Podemos apreciar dos efectos presentes en todas las gráficas, uno discreto y el otro de tamaño finito. El efecto discreto se expresa en las fluctuaciones observadas en las gráficas, y está asociado a que existan en el patrón pares de puntos con una cierta separación en mayor o menor cantidad; este efecto es más notorio en el caso ordenado y para distancias pequeñas, debido a que las distancias están discretizadas desde un inicio y las separaciones entre pares de puntos están en consecuencia restringidas. El efecto de tamaño finito se expresa en la caída que muestran las gráficas conforme se acercan a la distancia igual a 1, y está asociado a que primero, el ambiente de forrajeo es un cuadrado y tiene lado 1, por lo que hay un déficit de las distancias cercanas a este valor; y segundo, a que los patrones de excrementos no abarcan todo el ambiente de forrajeo (especialmente para $\beta > 3$), lo que restringe la aparición de distancias grandes entre pares de puntos.

Observamos nuevamente que para $\beta = 1.5$ el comportamiento es muy similar al de un patrón aleatorio, y que en el rango $3 \leq \beta \leq 4$ los círculos se separan considerablemente de la recta de dimensión 2 y se alinean aproximadamente en una recta con otra inclinación, lo que sugiere un comportamiento fractal.



Figura 3.12. Gráficas de la intensidad de Palm en el caso aleatorio para cada valor del exponente de recursos β .



Figura 3.13. Gráficas de la intensidad de Palm en el caso ordenado para cada valor del exponente de recursos β .

3.6 Función de correlación de pares

En esta sección se presentan los resultados de calcular la función de correlación de pares de los patrones espaciales de excrementos arriba mostrados, asociados a las corridas típicas para cada valor del exponente β , con fines ilustrativos. En la sección 3.7 se muestran los resultados de las estimaciones de la dimensión fractal mediante este método a un número representativo de corridas.

En la fig. 3.14 se muestran las gráficas de la función de correlación de pares para las disposiciones iniciales de árboles, que dado que tienen dimensión 2, muestran una tendencia horizontal con valor 1, constante en el caso aleatorio y fluctuante en el caso ordenado.



Figura 3.14. Gráficas de la función de correlación de pares (línea negra) para las disposiciones iniciales de árboles, en el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha). La línea punteada indica dimensión 2.

En las figs. 3.15 y 3.16 se muestran las gráficas de la función de correlación de pares para cada valor del exponente de recursos β y para cada ordenamiento.

En estas gráficas la línea negra indica el valor de la función de correlación de pares para cada distancia. La recta punteada indica dimensión 2 y corresponde al comportamiento teórico para un cuadrado sólido o un conjunto aleatorio. Para los valores $\beta = \{3.0, 3.5, 4.0\}$ se muestra el ajuste lineal mediante una recta continua. Las flechas indican el intervalo sobre el que se hizo el ajuste, que no necesariamente corresponde al intervalo actual (indeterminado) en que la recta ajusta bien a los datos. No se muestran los valores numéricos de las estimaciones de la dimensión fractal (que en este caso corresponde al valor de la pendiente de la recta de ajuste más dos) puesto que carecen de significación, ya que estamos considerando una corrida en particular.

Aquí, como en el caso de la intensidad de Palm, la discretización de las distancias aunada al número finito de puntos ocasiona las fluctuaciones observadas en las gráficas, las cuales son mayores para el caso ordenado por las razones antes expuestas.

Observamos de nuevo que para $\beta = 1.5$ el comportamiento es muy similar al de un patrón aleatorio, mientras que en el rango $3 \le \beta \le 4$ la línea se separa considerablemente de la recta de dimensión 2 y muestra una clara tendencia lineal con una inclinación distinta, lo que sugiere un comportamiento fractal.



Figura 3.15. Gráficas de la función de correlación de pares en el caso aleatorio para cada valor del exponente de recursos β .



Figura 3.16. Gráficas de la función de correlación de pares en el caso ordenado para cada valor del exponente de recursos β .

3.7 Dimensiones fractales

Para los tres valores de β considerados en el rango [3, 4] antes citado, hicimos 1000 corridas y realizamos los cuatro análisis de manera automática para cada una. En las figs. 3.17 y 3.18 se muestran los resultados para ambos ordenamientos.

En las gráficas, los rangos delgados indican el promedio y la desviación estándar para cada uno de conteo de cajas, lagunaridad, intensidad de Palm (omitido en el caso ordenado por no proporcionar información útil) y función de correlación de pares (de izquierda a derecha, respectivamente) para 1000 corridas. Los círculos negros indican el promedio global de los promedios de cada análisis, las barras de error gruesas abarcan el máximo error conjunto de todos los análisis y la línea discontinua indica la tendencia de estos promedios como función del parámetro de recursos β .



Figura 3.17. Gráfica de resultados de la dimensión fractal para el caso aleatorio.



Figura 3.18. Gráfica de resultados de la dimensión fractal para el caso ordenado.

La tabla 3.2 resume los hallazgos respecto a la dimensión fractal de los patrones de excrementos como función del parámetro de recursos β .

	3.0	3.5	4.0
Aleatorio	$1.31{\pm}0.18$	$1.35{\pm}0.19$	$1.44{\pm}0.20$
Ordenado	$1.32{\pm}0.19$	$1.36{\pm}0.25$	$1.45 {\pm} 0.23$

Tabla 3.2. Dimensión fractal de los patrones de excrementos para los valores de interés del exponente de recursos β . Los errores corresponden al máximo error conjunto de los análisis realizados.

Observamos que tanto en el caso aleatorio como ordenado, los valores promedio de la dimensión fractal para cada valor de β son muy parecidos, lo que nos habla de la robustez del proceso ante las condiciones iniciales.

Los errores son demasiado grandes para poder caracterizar la dimensión fractal de una corrida en particular para cierto valor de β , pero en promedio la tendencia de la dimensión fractal a aumentar con β es clara. Esto podemos asociarlo con el comportamiento teórico esperado para los vuelos de Lévy. Como se mencionó con anterioridad (§1.1.1), la dimensión fractal de un polvo de Lévy es igual a

$$D = \mu - 1$$

donde μ es el exponente de la densidad tipo ley de potencias para la distribución de longitudes de pasos. De acuerdo con Boyer *et al.* [2], en el rango $3 \leq \beta \leq 4$ el exponente μ toma el valor aproximado

$$\mu \approx \beta - 1,\tag{1}$$

lo que implica la siguiente relación entre el exponente de recursos β y la dimensión fractal del patrón de excrementos

$$D \approx \beta - 2. \tag{2}$$

Al comparar esta expresión con los resultados de la tabla 3.2, observamos algunas similitudes y diferencias notables. Dentro de las similitudes, tenemos la tendencia de la dimensión fractal a aumentar con el valor de β , y el rango de valores que toma la dimensión fractal, contemplado entre 1 y 2 para los valores considerados del exponente de recursos. Sin embargo, los valores obtenidos de las simulaciones difieren de lo esperado a partir de la ecuación (2), siendo mayores para $\beta \approx 3$ y menores para $\beta \approx 4$, y siendo más lento el crecimiento de la dimensión fractal con β ; esto podemos asociarlo a la validez aproximada de la relación (1), como también al hecho de que, si bien el proceso de forrajeo genera trayectorias que asemejan vuelos de Lévy para ciertos valores de β , estas trayectorias no son vuelos de Lévy propiamente, por lo que son de esperar discrepancias indicativas del comportamiento propio del modelo de forrajeo.

La fig. 3.19 muestra los patrones fractales de excrementos para $\beta = 3$, en ambos ordenamientos.



Figura 3.19. Patrones fractales de excrementos generados por el proceso de forrajeo, en el caso aleatorio (izquierda) y ordenado (derecha), para $\beta = 3$.

Capítulo 4

Caracterización de las distribuciones de tamaños de excrementos

En este capítulo presentamos los resultados de los análisis realizados a las distribuciones de tamaños de excrementos obtenidas mediante el modelo de forrajeo.

4.1 Distribuciones representativas y acumuladas

Las figs. 4.1 y 4.2 muestran las distribuciones cola de los tamaños de excrementos correspondientes a las corridas típicas que hemos estado considerando, para cada valor del parámetro de recursos β y para ambos ordenamientos. También se muestra un acumulado de distribuciones cola de los tamaños de excrementos obtenido a partir de 200 corridas para ese valor del parámetro de recursos β . El objeto de este acumulado es mostrar la variabilidad intrínseca en las simulaciones debido a la aleatoriedad presente en las condiciones iniciales, ya sea en la ubicación o el tamaño de los objetivos, como también para mostrar que esta variación está acotada para cada valor de β .

En estas gráficas, los puntos negros representan las distribuciones cola de los tamaños de excrementos, y en color gris se muestra un acumulado de las distribuciones cola para 200 corridas, todo correspondiente al valor de β indicado.

Este primer grupo de gráficas corresponde a la condición inicial aleatoria, y es ilustrativo del comportamiento esperado en este caso.









Figura 4.1. Gráficas de las distribuciones cola de los tamaños de excrementos para cada valor de β , en el caso aleatorio.

Este segundo grupo de gráficas corresponde a la condición inicial ordenada, y es ilustrativo del comportamiento esperado en este caso. Nuevamente, los puntos negros representan las distribuciones cola de los tamaños de excrementos, y en color gris se muestra un acumulado de las distribuciones cola para 200 corridas, todo correspondiente al valor de β indicado.









Figura 4.2. Gráficas de las distribuciones cola de los tamaños de excrementos para cada valor de β , en el caso ordenado.

Podemos observar que para ambos ordenamientos, si bien la variabilidad es grande a lo largo de las corridas, el comportamiento de las distribuciones está confinado a una cierta región para cada valor de β . También podemos observar que hay mayor variabilidad en la cola de las distribuciones.

El hecho de que en muchos casos las distribuciones cola se curven y se aplanen para valores pequeños de xindica que la proporción de objetivos chicos visitados es menor que la requerida para un comportamiento tipo ley de potencias. En contraste, para valores grandes de x en muchos casos el comportamiento tiende a ser recto, como es de esperar en el caso de una ley de potencias. En la siguiente sección proponemos un modelo analítico que captura este comportamiento.

4.2 Modelo analítico

A partir de la observación de que el proceso de forrajeo induce un muestreo preferencial de los objetivos de mayor tamaño –una consecuencia directa de la regla de optimización utilizada– lo cuál se expresa en las distribuciones cola de tamaños de excrementos mediante una desviación del comportamiento tipo ley de potencias presente en la distribución inicial de tamaños de los objetivos, elaboramos un modelo analítico para explicar y describir con fundamento la forma observada en las distribuciones cola de tamaños de excrementos.

Este modelo, denominado de «doble muestreo», captura la preferencia por los objetivos de mayor tamaño mediante el ajuste de una curva a una cierta distribución obtenida de la simulación del proceso de forrajeo, y posteriormente utiliza los parámetros obtenidos de este ajuste para describir las distribuciones cola observadas mediante una forma funcional compuesta que involucra también al parámetro β de la distribución inicial de tamaños de los objetivos.

Como mencionamos anteriormente ($\S2.3.3$), para generar la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños de los objetivos, hacemos uso de una distribución uniforme sobre el intervalo [0, 1], de modo que el tamaño de cada objetivo proviene de manera unívoca de un valor en este intervalo.

Ahora bien, el proceso de forrajeo visita un subconjunto de los objetivos totales, el cuál corresponde a un subconjunto discreto del intervalo [0, 1]. Al calcular la distribución cola de estos números en el intervalo [0, 1] que corresponden a los tamaños de los objetivos visitados, y posteriormente ajustarle una función tipo ley de potencias, obtenemos lo que denominamos una *curva de muestreo preferencial*, que captura el muestreo preferencial inducido por la regla de optimización del proceso de forrajeo. Por último, si componemos esta curva con el proceso de generación de una ley de potencias a partir de la distribución uniforme sobre el intervalo [0, 1], obtenemos una forma funcional compuesta que busca describir la forma observada en las distribuciones cola de tamaños de excrementos, y que refleja el efecto del muestreo preferencial sobre la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños de los objetivos. Seguido de la fig. 4.3, que ilustra este proceso, se presentan los pormenores matemáticos de este modelo de «doble muestreo».



Figura 4.3. Ilustración del modelo de «doble muestreo».

Sea U una variable aleatoria sobre el intervalo [0, 1] con densidad

$$g(u) = \mathcal{N}(-(u-a))^{-\gamma} = \mathcal{N}(a-u)^{-\gamma},$$

donde a > 1 es un desplazamiento, $\gamma > 0$ es un exponente y \mathcal{N} es un factor de normalización que depende de a y de γ . La función de distribución correspondiente, normalizada sobre el intervalo $[u_{\min}, u_{\max}] \subseteq [0, 1]$, está dada por

$$F_U(u) = \frac{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - u)^{1 - \gamma}}{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - u_{\max})^{1 - \gamma}}$$

Observamos que en este caso el exponente puede ser menor o igual que 1, pero dado que consideramos un desplazamiento de la gráfica que pone la singularidad más allá del 1, esto nos permite a fin de cuentas normalizar la densidad sobre cualquier subconjunto $[u_{\min}, u_{\max}] \subseteq [0, 1]$.

Sea X una variable aleatoria distribuida según una ley de potencias con exponente β , que corresponde a la distribución inicial de tamaños. Sea $H = F_X^{-1}(U)$ la variable aleatoria que corresponde a la composición del muestreo preferencial del intervalo [0, 1] inducido por el proceso de forrajeo con la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños, esto es, corresponde a la distribución de tamaños de los objetivos visitados. Su función de distribución está dada por

$$\Pr[H \leq x] = \Pr[F_X^{-1}(U) \leq x] = \Pr[U \leq F_X(x)]$$

= $F_U(F_X(x))$
= $\frac{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - F_X(x))^{1 - \gamma}}{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - u_{\max})^{1 - \gamma}}$
= $\frac{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - 1 + (\frac{x}{x_m})^{1 - \beta})^{1 - \gamma}}{(a - u_{\min})^{1 - \gamma} - (a - u_{\max})^{1 - \gamma}},$

donde $[u_{\min}, u_{\max}] \subseteq [0, 1]$ es el intervalo de normalización de $g \ge x_m$ es el límite inferior de la ley de potencias.

Si derivamos esta expresión, obtenemos que H admite una densidad dada por

$$h(x; a, \beta, \gamma) = \mathcal{N} \frac{x^{-\beta}}{\left[\left(\frac{x}{x_m}\right)^{1-\beta} + a - 1\right]^{\gamma}} \\ = g(F_X(x))f(x),$$

donde \mathcal{N} es un factor de normalización global que depende de $a, \gamma, u_{\min}, u_{\max}, \beta$ y x_m .

En nuestro caso tenemos $x_m = 1$, que es el tamaño mínimo en la distribución inicial. Además, tomamos $u_{\min} = 0$, $u_{\max} = 1$ por simplicidad, y porque el corte de la ley de potencias, como mencionamos antes, no es explícito sino que lo induce la finitud del proceso de generación de números aleatorios; es decir, u_{\min} y u_{\max} serían el número más chico y más grande que produce el generador de números aleatorios al muestrear la ley de potencias de la distribución inicial, pero en principio el intervalo es [0, 1], que corresponde a la ley de potencias sin corte.

De esta manera, obtenemos finalmente

$$h(x; a, \beta, \gamma) = \mathcal{N}(a, \beta, \gamma) \frac{x^{-\beta}}{[x^{1-\beta} + a - 1]^{\gamma}},$$
$$\mathcal{N}(a, \beta, \gamma) = \frac{(\beta - 1)(1 - \gamma)}{a^{1-\gamma} - (a - 1)^{1-\gamma}},$$
$$(a - 1) + a^{1-\beta})^{1-\gamma} - (a - 1)^{1-\gamma},$$

$$\bar{H}(x;a,\beta,\gamma) = \frac{(a-1+x^{-\gamma})^{-\gamma} - (a-1)^{-\gamma}}{a^{1-\gamma} - (a-1)^{1-\gamma}}.$$

Algunos comportamientos límite interesantes de la densidad $h(x; a, \beta, \gamma)$ son los siguientes:

$$\begin{array}{ll} a \to 1^+ & h(x;\beta,\gamma) \propto & x^{-[\beta+\gamma(1-\beta)]} \\ x \to \infty & h(x;a,\beta,\gamma) \sim & x^{-\beta}. \end{array}$$

El primero nos indica que cuando $a \to 1^+$ la distribución tiende a una ley de potencias con un exponente compuesto en función de los otros dos exponentes. El segundo nos indica que para tamaños grandes recuperamos asintóticamente la ley de potencias de la distribución inicial.

De estos dos comportamientos, el primero nunca se observa en las distribuciones empíricas, mientras que el segundo provee una explicación al hecho de que las distribuciones cola tiendan en muchos casos a ser rectas para tamaños grandes.

4.3 Ajuste a las distribuciones empíricas

Las figs. 4.4 y 4.5 muestran los ajustes de $\overline{F}_U(u)$ (curvas de muestreo preferencial) realizados a las corridas típicas, utilizando el algoritmo de mínimos cuadrados Levenberg-Marquardt [46] para ajuste de curvas, en doble precisión, y con los parámetros presentados en la tabla 4.1.

			Condiciones iniciales		
No. máximo de iteraciones	1000	β	γ	a	Jacobiano
No. de parámetros	2	2.0	2.28	0.99	aproximado
No. de puntos	1999	2.5	1.13	0.99	aproximado
LM_OPTS[0]	LM_INIT_MU	3.0	0.73	0.999	analítico
LM_OPTS[1]	1E-15	3.5	0.57	0.999	analítico
LM_OPTS[2]	1E-15	4.0	0.40	0.999	analítico
LM_OPTS[3]	1E-20	4.5	0.35	0.999	analítico
LM_OPTS[4]	-LM_DIFF_DELTA	5.0	0.31	0.999	analítico

Tabla 4.1. Parámetros de los ajustes por mínimos cuadrados de $\overline{F}_U(u)$.

En estas gráficas, los círculos grises representan la distribución cola de los números en el intervalo [0, 1] que corresponden a los tamaños de los objetivos visitados. La línea continua indica el ajuste de $\bar{F}_U(u)$ realizado por mínimos cuadrados, y la diagonal punteada indica muestreo uniforme. Se muestra en cada caso la suma de cuadrados de los residuos (SSR) del ajuste correspondiente, como referencia de comparación de la bondad de ajuste para los distintos valores de β .

Este primer grupo de gráficas corresponde a la condición inicial aleatoria.





Figura 4.4. Curvas de muestre
o preferencial para cada valor del exponente de recurso
s β en el caso aleatorio.

Este segundo grupo de gráficas corresponde a la condición inicial ordenada.





Figura 4.5. Curvas de muestreo preferencial para cada valor del exponente de recursos β en el caso ordenado.

La forma general de estas distribuciones cola es una curva convexa, lo que nos indica que la probabilidad está desplazada hacia el 1, siendo esto la expresión del muestreo preferencial, es decir, del hecho de que el proceso de forrajeo selecciona una mayor proporción de objetivos grandes. En el caso de $\beta = 1.5$ no es posible realizar el ajuste, ya que la distribución es demasiado aguda y concentrada cerca de 1, lo que nos indica un muestreo casi exclusivo de los objetivos de mayor tamaño.

Hacemos notar que en el caso ordenado el ajuste del modelo de «doble muestreo» es cualitativamente menos afortunado que en el caso aleatorio, lo que podemos atribuir nuevamente a la discretización y a la falta intrínseca de variabilidad mencionadas con anterioridad para el caso ordenado.

Las figs. 4.6 y 4.7 muestran las gráficas de las distribuciones analíticas $\bar{H}(x)$ correspondientes a las distribuciones cola de tamaños de excrementos empíricas para cada valor de β , de acuerdo con los parámetros obtenidos en los ajustes arriba realizados. No se muestra distribución analítica para $\beta = 1.5$ ya que, como se mencionó arriba, no es posible realizar el ajuste de la curva de muestreo preferencial en este caso.

En estas gráficas, los círculos grises representan las distribuciones cola de tamaños de excrementos obtenidas de las simulaciones para las corridas típicas. La línea continua indica la distribución analítica obtenida del ajuste de la curva de muestreo preferencial correspondiente a ese valor de β . La línea discontinua indica la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños de los objetivos. En el recuadro se muestra la cola de la distribución inicial actual de tamaños de los objetivos, para motivos de comparación con la cola de las distribuciones de tamaños de excrementos.

Este primer grupo de gráficas corresponde a la condición inicial aleatoria.









Figura 4.6. Gráficas de las distribuciones cola de tamaños empíricas y su ajuste analítico, para cada valor del parámetro de recursos β en el caso **aleatorio**.

Este segundo grupo de gráficas corresponde a la condición inicial ordenada. Nuevamente, los círculos grises representan las distribuciones cola de tamaños de excrementos obtenidas de las simulaciones para las corridas típicas. La línea continua indica la distribución analítica obtenida del ajuste de la curva de muestreo preferencial correspondiente a ese valor de β . La línea discontinua indica la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños de los objetivos. En el recuadro se muestra la cola de la distribución inicial actual de tamaños de los objetivos, para motivos de comparación con la cola de las distribuciones de tamaños de excrementos.









Figura 4.7. Gráficas de las distribuciones cola de tamaños empíricas y su ajuste analítico, para cada valor del parámetro de recursos β en el caso ordenado.

4.4 Discrepancias y distribuciones artificiales

Observando las gráficas anteriores podemos notar que hay una discrepancia entre el modelo y los datos en la cola $(\Pr(X > x) > 0.1)$ de las distribuciones. Esta discrepancia podemos atribuirla a tres factores: el primero es la variabilidad intrínseca a la generación de números aleatorios con cualquier distribución, que en nuestro caso se expresa en la divergencia respecto a la recta mostrada en los recuadros; el segundo es el error en el ajuste de los parámetros del modelo a los datos, que tiende a ser pequeño; el tercero es una cuestión del orden en que se realiza el muestreo de la distribución inicial de tamaños, y que ocasiona diferencias en la cola de las distribuciones.

Respecto a este último factor, podemos explicar el error que de él deriva mediante un procedimiento sencillo: generamos números aleatorios distribuidos en el [0, 1] según una distribución g(u) con los parámetros a y γ obtenidos en el ajuste, y los usamos para muestrear la distribución inicial actual de tamaños generada para esa corrida. De esta manera, escogemos 1999 valores distintos tomados al azar y repetimos hasta encontrar una distribución artificial cuya distancia ϵ respecto a la distribución actual de tamaños de excrementos (tomada como la suma de los errores absolutos en cada valor) sea pequeña.

Las figs. 4.8 y 4.9 muestran las gráficas de las distribuciones que tienden a minimizar lo más posible (dentro de un tiempo razonable de búsqueda) la distancia ϵ y que por lo tanto muestran hasta qué punto podemos atribuir la discrepancia entre el modelo y los datos a este tercer factor, para los valores del exponente β en que se observó una discrepancia mayor.

En estas gráficas, los círculos gris claro representan las distribuciones cola de tamaños de excrementos obtenidas de las simulaciones, y los cuadrados gris oscuro representan las distribuciones artificiales generadas con el método arriba descrito. La línea continua indica la distribución analítica obtenida del ajuste de la curva de muestreo preferencial para ese valor de β , a partir de la cuál se genera la distribución artificial correspondiente. Se indica el valor de ϵ por motivos de comparación entre los distintos valores de β .

Este primer grupo de gráficas corresponde a la condición inicial aleatoria.





Figura 4.8. Gráficas de las distribuciones actuales y artificiales, con el ajuste analítico, para algunos valores de β , en el caso **aleatorio**.

Este segundo grupo de gráficas corresponde a la condición inicial ordenada. Nuevamente, los círculos gris claro representan las distribuciones cola de tamaños de excrementos obtenidas de las simulaciones, y los cuadrados gris oscuro representan las distribuciones artificiales generadas con el método arriba descrito. La línea continua indica la distribución analítica obtenida del ajuste de la curva de muestreo preferencial para ese valor de β , a partir de la cuál se genera la distribución artificial correspondiente. Se indica el valor de ϵ por motivos de comparación entre los distintos valores de β .







Figura 4.9. Gráficas de las distribuciones actuales y artificiales, con el ajuste analítico, para algunos valores de β , en el caso ordenado.

Es notable que las distribuciones artificiales ajustan bastante bien cualitativamente a las distribuciones actuales, lo que nos habla de que la mayor discrepancia entre el modelo de «doble muestreo» y los datos puede ser atribuido a este efecto de orden, que a fin de cuentas es aleatorio, y que por lo tanto no puede ser capturado por un modelo no aleatorio.

Los errores son bastante mayores en el caso ordenado, lo cuál concuerda con la observación anterior de que el modelo no ajusta tan bien a los datos en este caso.

4.5 Estimaciones del comportamiento general

Para tener una idea del comportamiento general del modelo de «doble muestreo» arriba expuesto, hicimos el ajuste de las curvas de muestreo preferencial para 1000 repeticiones, y para cada valor considerado del exponente β . La tabla 4.2 resume estos resultados, los cuales se presentan de manera gráfica en las figs. 4.10 y 4.11.

_	Aleatorio		Ordenado		
β	γ	a	γ	a	
2.0	2.252 ± 0.200	1.020 ± 0.003	4.008 ± 0.922	1.051 ± 0.016	
2.5	1.086 ± 0.058	1.005 ± 0.001	1.186 ± 0.131	1.010 ± 0.004	
3.0	0.703 ± 0.043	1.003 ± 0.002	1.036 ± 0.079	1.017 ± 0.007	
3.5	0.492 ± 0.049	$1.007 {}^{+0.009}_{-0.007}$	0.647 ± 0.071	1.023 ± 0.015	
4.0	0.376 ± 0.056	$1.014 {}^{+0.023}_{-0.014}$	0.400 ± 0.075	$1.021 {}^{+0.041}_{-0.021}$	
4.5	0.308 ± 0.072	$1.027 {}^{+0.057}_{-0.027}$	0.270 ± 0.078	$1.027 {}^{+0.080}_{-0.027}$	
5.0	0.263 ± 0.086	$1.041^{+0.087}_{-0.041}$	0.210 ± 0.089	$1.047 \frac{+0.127}{-0.047}$	

Tabla 4.2. Valores promedio de γ y a como función de β a partir de 1000 corridas, para ambos ordenamientos.


Figura 4.10. Valores del exponente γ y del parámetro *a* en función del exponente de recursos β , en el caso **aleatorio**. Las barras de error indican la desviación estándar. La línea discontinua (arriba) es un ajuste tipo ley de potencias a los datos, dado por: $\gamma(\beta) = 1.29(\beta - 1.36)^{-1.25}$. La línea punteada (abajo) representa el valor mínimo que puede tomar el parámetro *a*, y el error se encuentra truncado por la misma razón.



Figura 4.11. Valores del exponente γ y del parámetro *a* en función del exponente de recursos β , en el caso **ordenado**. Las barras de error indican la desviación estándar, truncada por arriba dado que hay un valor máximo posible. La línea punteada (arriba) es el ajuste tipo ley de potencias a los datos del caso aleatorio, para motivos de comparación. La línea punteada (abajo) representa el valor mínimo que puede tomar el parámetro *a*, y el error se encuentra truncado por la misma razón.

Podemos observar que, en el caso aleatorio la relación entre β y γ es, sorprendentemente, una ley de potencias dada por

$$\gamma(\beta) = 1.29(\beta - 1.36)^{-1.25},$$

aunque desconocemos la causa de ello, y carecemos igualmente de explicación para los valores numéricos en esta expresión. En el caso ordenado los datos no siguen una ley de potencias, pero tampoco se alejan demasiado. La relación entre β y *a* no sigue una forma funcional reconocible, pero en todos los casos es muy cercana a la constante 1. Este resultado justifica nuestra intuición inicial de que el proceso de dispersión de semillas, al estar íntimamente conectado con el proceso de forrajeo, depende principalmente del único parámetro β ; el parámetro *a* juega un papel fundamental, pero es posible que el valor que toma sea accesorio.

Cabe recalcar que la relación entre β y γ varía en función del porcentaje explorado, lo cuál abordamos en la sección 5.3.

Capítulo 5 Resultados adicionales

5.1 Segunda generación

Dado que estamos estudiando un modelo de dispersión de semillas basado en un proceso de forrajeo, y la manera como configura la estructura del bosque, surge naturalmente la pregunta de investigar las generaciones subsecuentes y ver a dónde conduce tal dinámica. En este apartado exploramos la segunda generación del modelo, aunque a mucho menor profundidad y considerando únicamente el aspecto de las distribuciones de tamaños de excrementos.

La dificultad de explorar las generaciones sucesivas se debe a que en cada generación exploramos un porcentaje pequeño (2%) de los objetivos, por lo que el número de objetivos decrece rápidamente desde la cantidad inicial. Ahora, dado que en cada iteración buscamos entre todos los árboles cuál es el que optimiza el forrajeo, cuando N es muy grande el tiempo de ejecución es prohibitivo.

Dado que vimos que tanto condiciones iniciales aleatorias como ordenadas llevan a una distribución fractal muy similar, consideraremos solamente el caso de condiciones iniciales aleatorias para estudiar la segunda generación. Además, consideraremos únicamente los valores $\beta = \{3, 3.5, 4\}$ que son los de principal interés.

El número inicial de árboles es en este caso de 2500000, lo que nos da, tras una exploración del 2%, 49999 objetivos en la primera generación, y tras una segunda exploración del 2%, 999 objetivos en la segunda generación.

La fig. 5.1 muestra las gráficas de las distribuciones cola de tamaños de excrementos para la primera y segunda generaciones. En estas gráficas, los círculos grises representan la distribución cola de tamaños de excrementos para la primera generación, y los cuadrados negros para la segunda. La línea discontinua indica la ley de potencias de la distribución inicial de tamaños de los objetivos, y la línea continua la distribución analítica derivada del ajuste de la curva de muestreo para la primera generación, y para el valor indicado de β .





Figura 5.1. Gráficas de las distribuciones de tamaños de excrementos para la primera y segunda generaciones del modelo de forrajeo.

Observando las gráficas, podemos ver que la distribución de la segunda generación se halla por arriba de aquélla de la primera generación en todos los casos. Una manera de interpretar esto es considerando el cómo se modifican los valores de a y de γ de la primera a la segunda generación, lo que se muestra en la tabla 5.1.

β	a_1	a_2	γ_1	γ_2
3.0	1.00415	1.00028	0.62652	0.90010
3.5	1.00445	1.00148	0.47250	0.63795
4.0	1.01000	1.00021	0.33788	0.45197

Tabla 5.1. Valores de los parámetros a y γ para la primera y segunda generaciones.

Notamos que consistentemente se obtienen para la segunda generación valores menores de a y valores mayores de γ . A pesar de que esto no ocurre en general para todas las corridas, en las que sí lo hace, podemos asociarlo con que las distribuciones de la segunda generación, respecto a las de la primera generación, sean

cualitativamente más rectas $(a_2 < a_1)$, considerando lo que pasa en el límite $a \to 1^+$; y estén por encima $(\gamma_2 > \gamma_1)$, lo que se asocia con que la curva de muestreo sea más pronunciada y se escoja un mayor proporción de tamaños grandes.

No se muestran las distribuciones ajustadas usando el modelo de «doble muestreo» para la segunda generación debido a que la expresión es muy elaborada, como veremos a continuación.

De acuerdo con el modelo de «doble muestreo», y debido a que los muestreos son independientes, a la segunda generación correspondería una densidad dada por

$$p(x, u_1, u_2) = \mathcal{N} x^{-\beta} (a_1 - u_1)^{-\gamma_1} (a_2 - u_2)^{-\gamma_2},$$

donde a_1 , u_1 y γ_1 son los parámetros correspondientes a la curva de muestreo preferencial de la primera generación, a_2 , u_2 y γ_2 son los parámetros correspondientes a la curva de muestreo preferencial de la segunda generación, β es el exponente original de la distribución de tamaños inicial y \mathcal{N} es un factor de normalización que depende de todos los parámetros.

Ahora bien, como vimos anteriormente (§2.3.3) para el proceso de generación de números aleatorios con una distribución dada, se tiene que, en general

$$u = P(x),$$

donde u es una variable aleatoria uniformemente distribuida sobre el intervalo [0,1] y P(x) es la función de distribución de la distribución buscada.

Por lo tanto, en el caso $x_m = 1$, $u_{\min} = 0$, $u_{\max} = 1$, tenemos las siguientes expresiones:

$$u_{1} = 1 - x^{1-\beta}$$

$$u_{2} = 1 - \frac{(a_{1} - 1 + x^{1-\beta})^{1-\gamma_{1}} - (a_{1} - 1)^{1-\gamma_{1}}}{a_{1}^{1-\gamma_{1}} - (a_{1} - 1)^{1-\gamma_{1}}},$$

esto es
, u_1 corresponde al muestreo de la ley de potencias inicial, mientras que u_2 corresponde al muestreo de la distribución obtenida mediante el modelo de «doble muestreo» para la primera generación.

Sustituyendo estas expresiones en p(x), obtenemos

$$p(x;\beta,a_1,a_2,\gamma_1,\gamma_2) = \mathcal{N} \frac{x^{-\beta}}{[x^{1-\beta}+a_1-1]^{\gamma_1} \left[\frac{(a_1-1+x^{1-\beta})^{1-\gamma_1}-(a_1-1)^{1-\gamma_1}}{a_1^{1-\gamma_1}-(a_1-1)^{1-\gamma_1}}+a_2-1\right]^{\gamma_2}}$$

Si consideramos finalmente que la distribución buscada está dada por

$$P(x) = \int_x^\infty p(\xi) d\xi,$$

se entenderá que no intentemos ajustarla ni graficarla, ya que es una función muy elaborada.

Es interesante pensar en la distribución que resultaría de iterar varias veces el proceso de forrajeo, ya que como tiende a seleccionar una proporción mayor de objetivos de gran tamaño cada vez que se aplica, pudiera ser que en el límite tienda a recuperarse un comportamiento tipo ley de potencias. Sin embargo, probar esto exigiría estudiar más a detalle las densidades de probabilidad del tipo

$$p_0(x) = \mathcal{N} x^{-\beta} \qquad p_n(x, u_1, ..., u_n) = \mathcal{N} x^{-\beta} \prod_{i=1}^n (a_i - u_i)^{-\gamma_i} \quad (n \ge 1),$$

donde u_i corresponde al muestreo de la densidad p_{i-1} y a_i , γ_i son parámetros; así como su comportamiento asintótico en función de n y los diversos parámetros, lo cuál está fuera del ámbito de este trabajo.

5.1.1 Caso límite de la distribución

Un caso interesante y sencillo de tratar desde el punto de vista matemático ocurre cuando $a_1, a_2 \rightarrow 1^+$.

En este caso tenemos

$$p(x; \beta, \gamma_1, \gamma_2) = \mathcal{N} x^{-(\beta + (1-\beta)(\gamma_1 + \gamma_2(1-\gamma_1)))}.$$

Si definimos

$$\delta(a,b) \equiv a + b(1-a) = \delta(b,a),$$

podemos reescribir las densidades correspondientes a la primera y segunda generación en el límite $a_1, a_2 \rightarrow 1^+$ como

$$p(x;\beta,\gamma_1) = \mathcal{N}x^{-\delta(\beta,\gamma_1)} \quad q(x;\beta,\gamma_1,\gamma_2) = \mathcal{M}x^{-\delta(\beta,\delta(\gamma_1,\gamma_2))},$$

lo que nos habla de una recurrencia existente en el proceso de doble muestreo iterado, la cuál ya podíamos sospechar, pues el doble muestreo se realiza cada vez sobre la distribución anterior, que es a su vez producto del doble muestreo anterior, y así salvo en el caso de la distribución inicial, que está dada desde un inicio. Conjeturamos que, en general, la expresión para la densidad de la n-ésima generación está dada por

$$p(x;\beta,\gamma_1,...,\gamma_n) = \mathcal{N}x^{-\delta(\beta,\delta(\gamma_1,\delta(\gamma_2,\delta(...\delta(\gamma_{n-1},\gamma_n))...)))}.$$

Otro aspecto interesante de este último caso es que, dado que para ser normalizable una densidad tipo ley de potencias el exponente debe ser mayor que 1, obtenemos una serie de restricciones sobre los valores de γ para generaciones sucesivas que son de la siguiente forma

$$\begin{array}{c} (\beta > 1) & \delta(\beta, \gamma_1) > 1 \Leftrightarrow \gamma_1 < 1 \\ \delta(\beta, \delta(\gamma_1, \gamma_2)) > 1 \Leftrightarrow \delta(\gamma_1, \gamma_2) < 1 \Leftrightarrow \gamma_2 < 1 \\ \delta(\beta, \delta(\gamma_1, \delta(\gamma_2, \gamma_3))) > 1 \Leftrightarrow \delta(\gamma_1, \delta(\gamma_2, \gamma_3)) < 1 \Leftrightarrow \delta(\gamma_2, \gamma_3) < 1 \Leftrightarrow \gamma_3 < 1 \\ \cdots , \end{array}$$

de donde obtenemos que todos los γ_i a lo largo de las distintas generaciones deben ser menores que 1. Dado que para tener momentos de orden k una ley de potencias debe tener exponente $\beta > k + 1$, en general tenemos la restricción

$$\delta(\beta,\gamma) > 1 + k \Leftrightarrow \gamma < \frac{1 + k - \beta}{1 - \beta}$$

en el caso de la primera generación.

La fig. 5.6 muestra la relación obtenida empíricamente para $\gamma(\beta)$ en el caso aleatorio, así como el ajuste tipo ley de potencias y distintas curvas de nivel correspondientes a momentos de orden creciente; la zona debajo de cada una de estas curvas de nivel corresponde a la existencia del momento de orden correspondiente.



Figura 5.2. Gráfica de $\gamma(\beta)$ obtenida a partir de 1000 corridas en el caso aleatorio. Las barras de error corresponden a la desviación estándar de la muestra. La línea discontinua corresponde al ajuste dado por $\gamma(\beta) = 1.29 (x - 1.36)^{-1.25}$. Las curvas punteadas corresponden a $\gamma = \frac{1+k-\beta}{1-\beta}$ para $k = \{0, 1, 2, 3\}$, de arriba a abajo.

5.2~ Aplicación a distribuciones de tamaños de árboles en el bosque BCI

En esta sección tomamos únicamente la forma funcional de la distribución de tamaños obtenida mediante el modelo de «doble muestreo», y la ajustamos a los datos de la distribución de tamaños del bosque BCI de acuerdo con los censos realizados en los años 1995, 2000 y 2005 [47,48,49]. Si bien el modelo no es directamente aplicable, resulta interesante estudiar hasta qué punto ajusta a una distribución real de tamaños de árboles.

Los datos fueron solicitados mediante el formulario disponible en el sitio del STRI-CTFS (Smithsonian Tropical Research Institute-Center for Tropical Forest Science) con los siguientes parámetros:

Plot Name: bci, Main stems only, Include dead trees: no, Census: 4-6.

El procesamiento de los datos fue como sigue:

- 1. Consideramos las líneas que tuvieran la palabra **alive**, para asegurarnos de tomar sólo los árboles vivos.
- 2. Seleccionamos las columnas gx, gy y DBH, correspondientes a la posición de cada árbol y a su tamaño.
- 3. Filtramos las líneas a las que faltaran algunos de estos tres datos.
- 4. Seleccionamos la columna DBH y dividimos los valores entre 10, para pasar de mm a cm y obtener así valores que no fueran enteros.
- 5. Calculamos la función de distribución acumulativa.
- 6. Realizamos un ajuste a esta distribución mediante la función $\bar{H}(x)$ con los parámetros $x_m = 1, u_{\min} = 0, u_{\max} = 1$, dejando libres a, β, γ . Las condiciones iniciales de los ajustes fueron: $a = 1.2, \beta = 2, \gamma = 0.8$. Se utilizó el algoritmo Levenberg-Marquardt integrado en el software gnuplot.
- 7. Adicionalmente realizamos ajustes a las distribuciones mediante el algoritmo automatizado de ajuste de leyes de potencias plfit [45], resultando en ajustes combinados $\bar{H}(x)$ -ley de potencias.

La fig. 5.3 muestra las gráficas de los datos y los ajustes obtenidos. En estas gráficas, los cuadrados grises corresponden a los datos de las distribuciones de tamaños de árboles provenientes de los censos abajo indicados. La línea continua corresponde al ajuste de $\bar{H}(x)$ y la línea discontinua al ajuste de la ley de potencias.





Figura 5.3. Gráficas de los ajustes a las distribuciones de tamaños de los árboles del terreno de 50 ha en el bosque BCI, según los censos indicados.

Observamos de las gráficas que el ajuste de $\overline{H}(x)$ es bueno para aproximadamente el 99% de los puntos, mientras que el ajuste de plfit funciona para el 99% de los datos restantes, quedando muy pocos sin ajustar mediante esta forma combinada.

Si consideramos solamente el ajuste mediante $\overline{H}(x)$, observamos que, a diferencia de lo obtenido mediante las simulaciones, aquí la cola de la distribución actual está por debajo de la curva de ajuste, lo cuál indica una escasez de árboles de gran tamaño respecto a lo predicho por el modelo.

En comparación con otras propuestas [30,32,33], que ajustan una ley de potencias a un segmento un tanto arbitrario de la distribución o utilizan formas compuestas un tanto arbitrarias para mejorar el ajuste, encontramos que la forma funcional $\bar{H}(x)$ ajusta muy bien en la zona curvada que corresponde a los árboles de menor tamaño (la mayoría) y evita la necedad de ajustar una ley de potencias (una recta en la gráfica log-log) a una distribución que está evidentemente curvada. Además, tenemos una derivación matemática con bases ecológicas de esta forma funcional, por lo que pudiera resultar útil en el debate que circunda las distribuciones de tamaños de árboles en los bosques.

Si se nos permite la arbitrariedad, hallamos que en la región de árboles de gran tamaño una ley de potencias ajusta bastante bien, por lo que encontramos satisfactorio un modelo combinado $\bar{H}(x)$ -ley de potencias para la distribución de tamaños de árboles en un bosque tropical, al menos de acuerdo con estos datos.

5.3 Variaciones en función del porcentaje explorado

5.3.1 Variación del modelo de «doble muestreo»

El modelo de doble muestreo se basa en el ajuste, mediante una ley de potencias, de las curvas de muestreo preferencial, es decir, se basa a fin de cuentas en el resultado de la interacción entre la regla de optimización y la forma de la distribución de tamaños inicial. Sin embargo, la forma de las curvas de muestreo preferencial varía con el porcentaje explorado, alterando ya sea el exponente γ o bien la forma funcional. El objetivo de este apartado es mostrar esta alteración en la forma de las curvas de muestreo preferencial y dentro de qué limites podemos decir que el modelo las describe bien.

No hay que perder de vista que el modelo de «doble muestreo» intenta modelar el comportamiento de otro modelo (el de forrajeo), para el cuál si bien tenemos una formulación algorítmica, carecemos de expresiones analíticas, por lo que nada garantiza que el modelo sea exacto, sino que es necesario especificar las condiciones bajo las cuales funciona razonablemente bien.

Las figs. 5.4 y 5.5 muestran gráficas del efecto que tiene el porcentaje explorado en la forma de las curvas de muestreo preferencial. En estas gráficas, los círculos grises corresponden a las distribuciones cola de los números en el intervalo [0, 1] que corresponden a los tamaños de los objetivos visitados. Las líneas continuas corresponden a los ajustes tipo ley de potencias, y la línea discontinua indica un muestreo uniforme.

En este primer grupo de gráficas se muestran las curvas de muestre
o para $\beta = \{1.5, 2, 2.5, 3, 4, 5\}$ y un valor fijo del porcentaje explorado. El valor de β a
umenta desde la esquina superior derecha hacia adentro.





Figura 5.4. Gráficas de las curvas de muestreo preferencial para un valor fijo del porcentaje explorado y β variable.

Este segundo grupo de gráficas corresponde a un valor constante de β y varios del porcentaje explorado $\{1,2,5,10,15,20\}$, aumentando desde la esquina superior derecha hacia adentro.





Figura 5.5. Gráficas de las curvas de muestreo preferencial para un valor fijo de β y porcentaje explorado variable.

En el primer juego de gráficas podemos observar que, independientemente del porcentaje explorado, hay un mismo comportamiento de las curvas conforme varía β , a saber, que el muestreo se vuelve cada vez más uniforme conforme crece β . Sin embargo, algo que sí cambia es que para valores pequeños del porcentaje explorado (1%-5%), la distribución correspondiente a $\beta = 1.5$ es muy aguda cerca de u = 1, lo que nos indica que para ese valor del parámetro de recursos, el proceso de forrajeo selecciona casi exclusivamente los objetivos de mayor tamaño.

En el segundo juego de gráficas podemos observar que conforme aumenta el porcentaje explorado, el muestreo también tiende a volverse más uniforme y las curvas tienden a juntarse entre sí. Para valores de $\beta \ge 4$ esta tendencia y la arriba expuesta se juntan y saturan, siendo prácticamente iguales las curvas de muestreo preferencial independientemente del valor del porcentaje explorado.

Respecto a las limitaciones del modelo de «doble muestreo», observamos con agrado que, más allá de las distribuciones muy agudas que no admiten un ajuste, todas las demás curvas pueden ajustarse bien, independientemente del valor del parámetro de recursos o del porcentaje explorado. Esto nos habla de que nuestro modelo es robusto ante esos cambios y que por lo tanto captura la esencia de la interacción entre la regla de optimización y la distribución inicial de tamaños de los objetivos; en pocas palabras, captura el muestreo preferencial exhibido por el modelo, y lo hace mediante una curva de muestreo tipo ley de potencias. Es importante notar que, de cambiar la regla de optimización y/o el tipo de distribución inicial de tamaños, el modelo de «doble muestreo» tal y como lo hemos tratado hasta aquí pudiera perder validez. Sin embargo, creemos que la parte más importante que captura el modelo –de entre estas dos– es la regla de optimización, y que de ser otra la distribución inicial aún podríamos aplicarlo, tal y como lo hemos supuesto y elaborado ya en la sección 5.1.

5.3.2 Variación de la relación $\gamma(\beta)$

En la fig. 5.6 podemos ver que para valores pequeños del porcentaje explorado (1%-5%), la relación $\gamma(\beta)$ es muy estable y no se ve afectada significativamente por cambios en el porcentaje explorado.



Figura 5.6. Variación de $\gamma(\beta)$ en función del porcentaje explorado para valores pequeños, promediado sobre 1000 corridas. Las barras de error indican la desviación estándar. Las líneas discontinuas corresponden a un ajuste del tipo $\gamma(\beta) = a(\beta - c)^{-b}$, con los parámetros indicados debajo de cada gráfica; las cantidades entre paréntesis indican el error en la estimación de los parámetros.

5.3.3 Variación del índice de fluctuación

Otra cantidad que varía con el porcentaje explorado es el índice de fluctuación, como podemos ver en la fig. 5.7.



Figura 5.7. Superficie del índice de fluctuación como función del porcentaje explorado y el parámetro de recursos, promediado sobre 100 corridas.

Observando esta superficie podemos notar dos tendencias conforme varía el porcentaje explorado: la primera es que la curva del índice de fluctuación como función del parámetro de recursos β tiende a aplanarse; y la segunda es que el máximo de esta curva tiende a desplazarse hacia valores menores de β . En las figs. 5.8 y 5.9 podemos observar mejor estos efectos.



Figura 5.8. Curvas del índice de fluctuación como función del parámetro de recursos β para distintos valores del porcentaje explorado. Las líneas continuas corresponden a un porcentaje pequeño (1%-5%), creciendo de arriba hacia abajo. Las líneas discontinuas corresponden a un porcentaje medio (7.5%-17.5%), creciendo de arriba hacia abajo. Las líneas corresponden a un porcentaje alto ($\geq 20\%$), creciendo de arriba hacia abajo. El intervalo en porcentaje de una línea a otra es del 2.5%, salvo la primera, que corresponde al 1%.



Figura 5.9. Curvas del índice de fluctuación como función del porcentaje explorado para distintos valores de β . Las líneas discontinuas corresponden a β entre 1.5 y 2.75, creciendo de abajo hacia arriba. Las líneas continuas corresponden a β entre 3 y 4, creciendo de arriba hacia abajo. Las líneas punteadas corresponden a β entre 4.25 y 5, creciendo de arriba hacia abajo. El intervalo en β de una línea a otra es de 0.25.

Adicionalmente, en esta última gráfica podemos notar que para los valores de β en el intervalo [1.5, 2], conforme aumenta el porcentaje explorado el índice de fluctuación crece, mientras que para β en el intervalo [3, 4] el índice de fluctuación tiende a disminuir, y para β en el intervalo (4, 5] tiende a ser constante.

Capítulo 6 Discusión

Los resultados de los análisis de las distribuciones espaciales de excrementos nos muestran que el proceso de forrajeo conduce (para ciertos valores del parámetro β), ya sea a partir de una condición inicial aleatoria u ordenada, a una distribución fractal de excrementos, como se muestra en la tabla 3.2 y se ilustra en la fig. 3.19. Si consideramos que los lugares donde se depositan los excrementos son aquéllos en que nacerán los árboles de la nueva generación del bosque, tenemos que las reglas sencillas de los procesos de forrajeo y de dispersión de semillas conllevan espontáneamente a una distribución fractal de árboles. Esto quiere decir que, de acuerdo con nuestros resultados, este proceso de forrajeo favorece una distribución auto-similar de los árboles de que se alimenta el forrajeador. Si bien este patrón de árboles es distinto al patrón de claros estudiado por Solé y Manrubia, la conclusión es compatible con la idea de que el sistema se halle en un estado que propicia la aparición de patrones fractales, aunque no podemos hablar de que exista un proceso críticamente organizado en nuestro caso.

Ahora bien, el proceso de dispersión de semillas que hemos propuesto se basa en reglas sencillas, y deja fuera muchos factores ecológicos y biológicos que intervienen en realidad en el establecimiento de plántulas. Sin embargo, estos factores afectan el desarrollo y la viabilidad de las semillas una vez que han sido depositadas, y no intervienen en la elección del lugar de depósito; esto pertenece a la dinámica de los mecanismos de dispersión, uno de los cuales (endozoocoria) reproducimos al menos cualitativamente, de acuerdo con los resultados previos.

Si bien suponemos que los excrementos son depositados a la mitad del camino entre un objetivo y el siguiente, puesto que las longitudes de los pasos son variables (y de hecho siguen una ley de potencias para ciertos valores de β), esto no impone ninguna restricción sobre el tiempo entre defecaciones. Ahora bien, aunque sabemos que para los monos araña este tiempo es bastante regular (aproximadamente 4.4 h [50]), dado que nuestro modelo no considera la variable temporal, no podemos integrar este fenómeno ni medir sus posibles consecuencias.

Los resultados de las distribuciones de tamaños de los excrementos (figs. 4.6 y 4.7) nos indican varias cosas. En primer lugar, tenemos que a partir de una distribución inicial tipo ley de potencias, el proceso de forrajeo basado en una regla determinista de optimización, produce una distribución de tamaños que no es una ley de potencias, sino que tiene una forma compuesta. En segundo lugar, tenemos que el proceso de forrajeo favorece la elección de objetivos de gran tamaño, lo cual se expresa en la convexidad de las curvas de muestreo preferencial y en la curvatura de las distribuciones cola para tamaños chicos, mientras que para tamaños grandes tienden a ser rectas. Todo esto queda capturado en el modelo analítico de «doble muestreo».

Para establecer una conexión entre la distribución de tamaños de los excrementos y la distribución de tamaños de las fuentes de alimento de la siguiente generación, consideramos los lugares de depósito como parches de extensión relativamente constante, por lo que una mayor cantidad de excremento se traduce posteriormente en una mayor densidad de alimento. De esta manera, si consideramos asimismo los objetivos originales no como árboles individuales sino como parches de alimento, y su tamaño como su densidad, obtenemos un cuadro unificado para interpretar los resultados.

Hay que tener en cuenta que por tamaño de las fuentes de alimento estamos entendiendo una cantidad proporcional al contenido de fruta de los árboles, el cual se relaciona con otras características como la altura o el DBH (diámetro a la altura del pecho) mediante relaciones alométricas, por lo que nuestros resultados no son directamente comparables con los resultados y las discusiones que rodean a este tema en el contexto ecológico, y que versan sobre estas características. Es importante recalcar que las distribuciones de tamaños obtenidas son producto de la interacción entre la regla determinista de optimización y la distribución inicial de tamaños de los objetivos, y que siendo otra la distribución inicial, las distribuciones finales pudieran cambiar. Sin embargo, es posible que se obtenga algo parecido, ya que la forma que propone el modelo de «doble muestreo» para las curvas de muestreo preferencial parece estar determinada por la regla de optimización, y pudiera actuar de igual manera sobre la distribución inicial independientemente de cuál sea esta.

6.1 Conclusiones

- I. El proceso de forrajeo determinista induce una distribución fractal de semillas a partir de condiciones iniciales tanto aleatorias como ordenadas.
- II. El proceso de forrajeo determinista induce un muestreo no uniforme de la distribución inicial de tamaños, lo que conlleva a una forma compuesta para la distribución de densidades de parches de alimento en la siguiente generación.
- III. Es posible encontrar una expresión analítica para esta última distribución, siguiendo el modelo de «doble muestreo», que captura el aspecto fundamental de la interacción entre la regla de optimización del proceso de forrajeo y la distribución de tamaños del medio.
- IV. A partir de un modelo determinista con reglas sencillas es posible capturar algunos aspectos del proceso de dispersión de semillas y obtener predicciones que pueden compararse posteriormente con resultados de estudios de campo.

6.2 Trabajo futuro

Un factor que es importante mencionar es que no consideramos la variable temporal, ni en cuanto a los tiempos de tránsito, espera o entre defecaciones, ni en cuanto al crecimiento o reabastecimiento de los árboles o fuentes de alimento. Lo único que consideramos fueron los lugares y tamaños de los excrementos, no la evolución temporal de las cantidades relevantes. Esto puede considerarse en un estudio posterior.

Otro posible camino para un estudio posterior sería el permitir que los objetivos representen parches de alimento con una composición de especies variable, de los que se alimenten varios forrajeadores o subgrupos de ellos, de modo que sus patrones de excrementos se entrelacen, formando quizás un multifractal con las semillas de todas las especies. Siguiendo esta idea, podría estudiarse también el efecto de la diversidad en la interacción entre el medio y los forrajeadores.

Bibliografía

- D. Boyer, O. Miramontes, G. Ramos-Fernández, J.L. Mateos, y G. Cocho. Modeling the searching behavior of social monkeys. *Physica A*, 342:329–335, 2004.
- [2] Denis Boyer, Gabriel Ramos-Fernández, Octavio Miramontes, José L. Mateos, Germinal Cocho, Hernán Larralde, Humberto Ramos, y Fernando Rojas. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. Proceedings of The Royal Society B, 273:1743–1750, 2006.
- [3] Gabriel Ramos-Fernández, José L. Mateos, Octavio Miramontes, Germinal Cocho, Hernán Larralde, y Bárbara Ayala-Orozco. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (Ateles geoffroyi). Behavioral Ecology and Sociobiology, 55:223–230, 2004.
- [4] G.M. Viswanathan, V. Afanasyev, Sergey V. Buldyrev, Shlomo Havlin, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo, y H. Eugene Stanley. Lévy flights in random searches. *Physica A*, 282:1–12, 2000.
- [5] Benoit B. Mandelbrot. The Fractal Geometry of Nature. W. H. Freeman and Company, 2^a edición, 1983.
- [6] Elliott W. Montroll y Bruce J. West. On an enriched collection of stochastic processes. En E.W. Montroll y J.L. Lebowitz (editores), *Fluctuation Phenomena*, capítulo 2. North-Holland, 1979.
- [7] G.M. Viswanathan, E.P. Raposo, y M.G.E. da Luz. Lévy flights and superdiffusion in the context of biological encounters and random searches. *Physics of Life Reviews*, 5:133–150, 2008.
- [8] G.M. Viswanathan, Sergey V. Buldyrev, Shlomo Havlin, M.G.E da Luz, E.P. Raposo, y H. Eugene Stanley. Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401:911–914, 1999.
- [9] Óscar M. Chaves, Kathryn E. Stoner, Víctor Arroyo-Rodríguez, y Alejandro Estrada. Effectiveness of spider monkeys (Ateles geoffroyi vellerosus) as seed dispersers in continuous and fragmented rain forests in southern Mexico. International Journal of Primatology, 32:177–192, 2011.
- [10] D. Boyer, O. Miramontes, y H. Larralde. Lévy-like behaviour in deterministic models of intelligent agents exploring heterogeneous environments. Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical, 42, 2009.
- [11] J. M. Halley, S. Hartley, A. S. Kallimanis, W. E. Kunin, J. J. Lennon, y S. P. Sgardelis. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, 7:254–271, 2004.
- [12] Laurent Seuront. Fractals and Multifractals in Ecology and Aquatic Science. CRC Press, 2010.
- [13] M. Pascual, M. Roy, F. Guichard, y G. Flierl. Cluster size distributions: Signatures of self-organization in spatial ecologies. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 357(1421):657–666, 2002.
- [14] Kenneth Falconer. Fractal Geometry. Wiley, 2^a edición, 2003.
- [15] Ricard V. Solé y Susanna C. Manrubia. Are rainforests self-organized in a critical state? Journal of Theoretical Biology, 173:31–40, 1995.
- [16] Ricard V. Solé y Susanna C. Manrubia. Self-similarity in rain forests: Evidence for a critical state. Physical Review E, 51(6):6250–6253, 1995.
- [17] Susanna C. Manrubia y Ricard V. Solé. Self-organized criticality in rainforest dynamics. Chaos, Solitons & Fractals, 7(4):523–541, 1996.
- [19] Per Bak, Chao Tang, y Kurt Wiesenfeld. Self-organized criticality. Physical Review A, 38(1):364–374, 1988.
- [20] Ricard V. Solé, Susanna C. Manrubia, Michael Benton, Stuart Kauffman, y Per Bak. Criticality and scaling in evolutionary ecology. TREE, 14(4):156–160, 1999.
- [21] Stephen P. Hubbel y Robin B. Foster. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical rainforest. En M. J. Crawley (editor), *Plant Ecology*, capítulo 3. Blackwell Scientific, 1^a edición, 1986.
- [22] Charles W. Welden, Steven W. Hewett, Stephen P. Hubbell, y Robin B. Foster. Sapling survival, growth, and recruitment: Relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, 72(1):35–50, 1991.
- [23] Ricard V. Solé y David Alonso. Random walks, fractals and the origins of rainforest diversity. Advances in Complex Systems, 1:203–220, 1998.
- [24] David Alonso y Ricard V. Solé. The DivGame Simulator: a stochastic cellular automata model of rainforest dynamics. Ecological Modelling, 133:131–141, 2000.
- [25] Santa Fe Institute. 9.5 West, Brown, and Enquist's Model. Video en línea del curso Introduction to Complexity (Spring, 2013), disponible en http://www.complexityexplorer.org/, 2013.

- [26] Brian J. Enquist, James H. Brown, y Geoffrey B. West. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395:163–165, 1998.
- [27] Geoffrey B. West, James H. Brown, y Brian J. Enquist. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. Science, 276:122–126, 1997.
- [28] Brian J. Enquist, Geoffrey B. West, y James H. Brown. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. PNAS, 106(17):7046–7051, 2009.
- [29] Brian J. Enquist y Karl J. Niklas. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. Nature, 410:655–660, 2001.
- [30] Tommaso Anfodillo, Marco Carrer, Filippo Simini, Ionel Popa, Jayanth R. Banavar, y Amos Maritan. An allometrybased approach for understanding forest structure, predicting tree-size distribution and assessing the degree of disturbance. *Proceedings of The Royal Society B*, 280, 2012.
- [31] Geoffrey B. West, Brian J. Enquist, y James H. Brown. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. PNAS, 106(17):7040–7045, 2009.
- [32] Jiangshan Lai, David A. Coomes, Xiaojun Du, Chang-fu Hsieh, I-Fang Sun, Wei-Chun Chao, Xiangcheng Mi, Haibao Ren, Xugao Wang, Zhanqing Hao, y Keping Ma. A general combined model to describe tree-diameter distributions within subtropical and temperate forest communities. *Oikos*, 000:001–007, 2013.
- [33] Filippo Simini, Tommaso Anfodillo, Marco Carrer, Jayanth R. Banavar, y Amos Maritan. Self-similarity and scaling in forest communities. PNAS, 107(17):7658–7662, 2010.
- [34] Philip J. Clark y Francis C. Evans. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35(4):445–453, 1954.
- [35] K. Foroutan-pour, P. Dutilleul, y D.L. Smith. Advances in the implementation of the box-counting method of fractal dimension estimation. Applied Mathematics and Computation, 105:195–210, 1999.
- [36] S. Kyriacos, S. Buczkowski, F. Nekka, y L. Cartilier. A modified box-counting method. Fractals, 2(2):321–324, 1994.
- [37] Marcos Yamaguti y Carmen P. C. Prado. Smart covering for a box-counting algorithm. Physical Review E, 55(6):7726– 7732, 1997.
- [38] Stéphane Buczkowski, Patrice Hildgen, y Louis Cartilier. Measurements of fractal dimension by box-counting: a critical analysis of data scatter. *Physica A*, 252:23–34, 1998.
- [39] Y. Gefen, Y. Meir, Benoit B. Mandelbrot, y A. Aharony. Geometric implementation of hypercubic lattices with noninteger dimensionality by use of low lacunarity fractal lattices. *Physical Review Letters*, 50(3):145–148, 1983.
- [40] Roy E. Plotnick, Robert H. Gardner, William W. Hargrove, Karen Prestegaard, y Martin Perlmutter. Lacunarity analysis: A general technique for the analysis of spatial patterns. *Physical Review E*, 53(5):5461–5468, 1996.
- [41] C. Allain y M. Cloitre. Characterizing the lacunarity of random and deterministic fractal sets. Physical Review A, 44(6):3552–3558, 1991.
- [42] Yosihiko Ogata y Koiti Katsura. Maximum likelihood estimates of the fractal dimension for random spatial patterns. Biometrika, 78(3):463–474, 1991.
- [43] N. C. Kenkel y A. J. Irwin. Fractal analysis of dispersal. Abstracta Botanica, 18(2):79-84, 1994.
- [44] H.G.E. Hentschel y Itamar Procaccia. The infinite number of generalized dimensions of fractals and strange attractors. *Physica D*, 8:435–444, 1983.
- [45] Aaron Clauset, Cosma Rohilla Shalizi, y M. E. J. Newman. Power-law distributions in empirical data. SIAM Review, 51(4):661–703, 2009.
- [46] M.I.A. Lourakis. levmar: Levenberg-Marquardt nonlinear least squares algorithms in C/C++. Disponible en http:// www.ics.forth.gr/~lourakis/levmar/, jul 2004.
- [47] S. P. Hubbell, R. Condit, y R. B. Foster. Barro Colorado Forest Census Plot Data. Disponible en http:// ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/datasets/bci/, 2005.
- [48] R Condit. Tropical Forest Census Plots. Springer-Verlag and R. G. Landes Company, 1998.
- [49] S. P. Hubbell, R. B. Foster, S. T. O'Brien, K. E. Harms, R. Condit, B. Wechsler, S. J. Wright, y S. Loo de Lao. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283:554–557, 1999.
- [50] Joanna E. Lambert. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. Evolutionary Anthropology, 7(1):8–20, 1998.