



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS FÍSICAS
INSTITUTO DE FÍSICA

INCORPORACIÓN DE VUELOS DE LÉVY EN UN MODELO DE
LATTICE LOTKA VOLTERRA

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (FÍSICA)

PRESENTA:
TEODORO DANNEMANN ÁLVAREZ

TUTOR PRINCIPAL
DR. OCTAVIO REYMUNDO MIRAMONTES VIDAL
INSTITUTO DE FÍSICA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR FRANCISCO JAVIER SEVILLA PÉREZ
INSTITUTO DE FÍSICA, UNAM

DR. DAVID PHILIP SANDERS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F., SEPTIEMBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice general

1. Introducción	1
2. Marco teórico	7
2.1. Vuelos de Lévy	7
2.1.1. Definición de vuelos de Lévy	7
2.1.2. Caminatas aleatorias, difusión normal y difusión anómala	8
2.1.3. Evidencia de vuelos de Lévy en forrajeo de animales	12
2.1.4. Teorías sobre el origen de los vuelos de Lévy	12
2.1.5. Distribución de los recursos	15
2.2. Modelos de Lotka Volterra	17
2.2.1. El modelo original: las ecuaciones de Lotka Volterra	17
2.2.2. Lotka Volterra con capacidad máxima	19
2.2.3. Incorporación de estocasticidad a los modelos de Lotka-Volterra	22
2.2.4. Incorporación de grados de libertad espaciales a Lotka-Volterra: modelos en mallas	23
2.3. Consideraciones en las simulaciones de Montecarlo	27
3. Descripción del modelo	29
3.1. La movilidad de la presa y el depredador	30
3.2. Distribución espacial de la presa y capacidad máxima	30
3.3. La interacción presa depredador y la reproducción en el depredador	31
3.4. Parámetros del sistema	32
3.5. Simulaciones	32
4. Resultados	37
4.1. Campo medio	37
4.2. Obtención de <i>LLVM</i> en el límite browniano	39
4.3. Extinción del depredador y de la presa	42
4.4. Análisis del caso browniano	44
4.5. Comparación entre movimiento balístico, browniano y Lévy	50
5. Conclusiones	55
Bibliografía.....	59

Agradecimientos

Agradezco, primero, al caos determinista del DF, que me permitió encontrarme con mi gran amiga Sara, en una increíble casualidad que hizo que tomara la decisión de quedarme a vivir acá. El DF es caótico, pero nada azaroso.

También agradezco al espíritu de la UNAM, el cual es alimentado por miles de nobles espíritus como los de Abi y Gerardo, que creen firmemente en poder hacer un mundo mejor a través del conocimiento.

A mi tutor principal, Dr. Octavio Miramontes, por la confianza que depositó en mí.

Al Dr. Denis Boyer, por su gran interés y apoyo. Sin duda sin su aporte no hubiese sido lo mismo.

A los miembros de mi comité tutor, Dr. David Sanders y Dr. Francisco Sevilla, por su interés, consejos y buena disposición en todo momento.

A los miembros del jurado: Dr. Alberto Robledo, Dr. Rafael Pérez Pascual, Dr. Gustavo Martínez Mekler y Dr. Leonardo Dagdug, por sus valiosos comentarios y por ayudarme a concluir todo a tiempo.

A todos mis profesores de la maestría, con los cuales aprendí tanto, que ahora tengo muchas más dudas que antes, lo que me impulsa a seguir con este camino.

Por último, agradezco profundamente a México el haberme abierto las puertas como un hermano latinoamericano, por hacerme sentir siempre en casa. Guardo cada momento como un tesoro.

Al CONACYT, que me proporcionó la beca durante estos 2 años de maestría.

A la DGAPA-UNAM, que me proporcionó la beca para poder concluir mi tesis, en el marco del proyecto PAPIIT IN105015 ‘Dinámica de sistemas complejos biológicos y sociales’

Resumen

Este trabajo se basa en el hecho bastante aceptado de que el movimiento de muchas especies de animales se puede modelar como vuelos de Lévy. Asumiendo esto como un hecho, nos enfocamos en la pregunta del por qué es que surgen este tipo de distribuciones. Se revisan las dos principales teorías que compiten al respecto, y se discute la posibilidad de incorporar ambas en una teoría más amplia. Esta nueva teoría se destaca por el hecho de tomar en cuenta tanto la dinámica del depredador como la de la presa, punto del que carecen las anteriores teorías. Con este propósito, se parte del viejo y conocido trabajo de interacciones depredador-presa de Lotka y Volterra. Luego, se muestran las modificaciones que se la han hecho hasta ahora (incorporación de estocasticidad y grados espaciales), y se proponen algunas más (agrupación de la presa en forma de parches e incorporación de vuelos de Lévy en la movilidad de los individuos), de manera de hacerlo apto como un modelo que muestre las características y ventajas de los vuelos de Lévy, en contraste a los caminantes brownianos y balísticos. La metodología de trabajo se basó principalmente en las simulaciones de Montecarlo, ya que los métodos analíticos como la ecuación de difusión o las caminatas aleatorias se hacen obsoletos debido a que las interacciones incorporan no linealidades que invalidan el principio de superposición. Los resultados refuerzan la hipótesis de los vuelos de Lévy como estrategia óptima de forrajeo, pero éste es un óptimo en un sentido más amplio que el propuesto clásicamente ya que es un óptimo ecosistémico, en el sentido que maximiza la probabilidad de supervivencia no sólo del que forrajea, sino que la del conjunto presa-depredador.

Abstract

This work is based on the quite broadly accepted fact that a lot of animal species perform Lévy flights as a foraging strategy. Assuming this, we focus on the question of why does this type of distribution emerge. We shortly review the two main theories that regard this question, and it is proposed the possibility of incorporating both theories in a more general context in which they do not compete, but rather complement each other. This new theory, in contrast with the common predator-centered approach, emphasises the importance of taking into account the prey dynamics. With this purpose, we start with the well known predator-prey dynamics introduced by Lotka and Volterra. Particularly, we use a two dimensional stochastic lattice model introduced in the 90's, in which several predators move randomly on the lattice and interact with the prey. We introduce a series of modifications so that the possibility of perform Lévy flights it is incorporated, and also the possibility of the prey of forming clusters. The control parameter is β_p , the exponent of the Levy distribution of the predator motion, and the main output assessed is P_s , the probability of survival of the ecosystem (that at least one individual of both species, prey and predator, is still alive). We show that when $\beta_p \rightarrow 1$ the predator moves ballistically and we obtain the mean field behaviour, i.e. the Lotka-Volterra equations. The extinction here is mainly because of blind walkers that are unable to take profit of the patchy distribution of the prey, so there is a predator-extinction phase. In contrast, when $\beta_p \rightarrow 3$ the predator becomes a brownian walker, so we obtain the lattice model deeply studied in the 90's. Here we have "greedy" predators that tend to an overexploitation of the prey, so we have a prey-extinction phase. For values of $1 < \beta_p < 3$ we obtain a Lévy flight behaviour, in which we have neither too blind nor too greedy predators, so we have a maximum value of P_s , obtained by Montecarlo Simulations. These results reinforce the optimal foraging theory of Lévy flights, but now we have an optimum in a wider sense than the classical one, because it is an ecosystemic optimum that takes into account both predator and prey survival.

Capítulo 1

Introducción

La forma en que se mueven los animales puede depender de muchos factores como el clima, la temperatura, concentraciones de químicos o de la densidad local de otros individuos [30], [65]. Sin embargo, en un contexto evolutivo se puede conjeturar que la forma en la que se mueven debiera optimizar de cierta manera la probabilidad de supervivencia. Dado esto, una primera pregunta sería: ¿existen realmente patrones (en un sentido estadístico) en el movimiento de alguna, muchas, o todas las especies? Si la respuesta fuese afirmativa, un primer análisis sería ver cómo varían estos patrones de especie en especie, según los factores que en ellas influyen. A partir de esto se podría crear una teoría que buscara las causas que influyen en el movimiento de los individuos, y comprender y evaluar los beneficios que éstos obtienen de su comportamiento.

Si bien buscar comida, buscar pareja u otro recurso son procesos distintos, se ha argumentado que mientras las densidades de las poblaciones respectivas sean comparables, éstos pueden analizarse como procesos indistinguibles. [73] Con estas ideas en la mente, desde los años 60 se comenzó a formar la idea de la que hoy es llamada la teoría del forrajeo óptimo [39],[17], la cual predice que al forrajear (es decir, al buscar alimento) el animal se comporta de manera que la ganancia calórica neta por unidad de tiempo de forrajeo sea máxima, tomando en cuenta las distintas clases de depredadores, tasas de ingestión y tiempos de consumo de la presa [27],[35], [36]. Hubo mucho trabajo teórico al respecto, sin embargo, en los ochenta la teoría de forrajeo óptimo se comenzó a encontrar con dificultades, sobre todo porque la evidencia experimental mostraba que en muchos casos los animales no parecían estar en el óptimo predicho por la teoría.

A partir de esto, en los noventa se comenzaron a incorporar ideas de la mecánica estadística en el tratamiento del problema de forrajeo. Una importante contribución teórica que da la física al tratamiento de este tipo de problemas es el de las caminatas aleatorias, las cuales surgieron en el estudio de la materia microscópica y han sido un pilar fundamental en su desarrollo teórico.

Una caminata aleatoria básicamente es una trayectoria definida por un agente (caminante) que se mueve según alguna regla estocástica. Un ejemplo paradigmático es el del movimiento browniano, cuyo nombre proviene luego de que

Robert Brown en 1828 observara este tipo de movimiento en partículas de polen. Más adelante, en 1905, Einstein explicó estos movimientos en términos de una caminata aleatoria causada por el constante choque entre la partícula de polen y las moléculas del fluido (ruido termal) [31]. Debido a estos choques la partícula se ve como un caminante “errático” que cambia su dirección de movimiento constantemente (un ejemplo se muestra en la figura 1.1 parte izquierda).

Es bastante intuitivo que los animales no se mueven de esta manera. Al contrario, el proceso de forrajeo puede ser de alta complejidad; por ejemplo, el caminante podría tener cierta información sobre la distribución de los recursos, o podría tener ciertas pistas químicas (como los olores) que sesgaran su movimiento en alguna dirección. También podría suceder que el animal mantenga su dirección fija por un tiempo grande. Esto podría deberse a que está en búsqueda de nuevos territorios o también a que prefiere explotar zonas lejanas de manera de no sobreexplotar entorno cercano a su territorio [51],[23],[24]. El movimiento browniano sería óptimo en el extremo (e irreal) escenario en donde el animal se encuentra en un ambiente repleto de recursos (o presas), y en donde éste va depredando lo que se cruza en el camino. Así, no es necesario tener siquiera una estrategia, pues a cada pequeño paso habrá un nuevo recurso.

Bajo condiciones más realistas, como bajas densidades de recursos, correlaciones en las distribuciones espaciales de los depredadores (distribuciones en forma de parches y no aleatorias), relaciones de competencia intra e interespecífica, entre otras, el movimiento browniano está lejos de ser la estrategia óptima. Las trayectorias reales, de hecho, parecen asemejarse más a la ilustrada en la figura 1.1 (derecha). Este tipo de trayectorias representan los denominados vuelos de Lévy, los cuales corresponden a saltos cuyos largos provienen de una distribución de probabilidad que decae como ley de potencia, en contraste al caminante browniano, cuya distribución de probabilidad del largo de los pasos decae exponencialmente (es decir, pasos largos son casi imposibles en el último, mientras que en el primero son poco probables, pero no imposibles). Viswanathan et al [71] en el año 1996 fueron los primeros en mostrar la evidencia de vuelos de Lévy en forrajeo, específicamente en los vuelos de albatros. A partir de aquí, los estudios sobre vuelos de Lévy crecieron explosivamente y, si bien han sido blanco de bastante controversia (de hecho el estudio original sobre albatros mostró inconsistencias que debieron corregirse para reafirmar la hipótesis), la presencia de vuelos de Lévy en forrajeo parece ser contundente [12].

La corriente que brotó a partir de esta nueva evidencia experimental- y que es en lo que se enmarca este trabajo- fue la de intentar explicar teóricamente el por qué surgen los vuelos de Lévy con un argumento del tipo teoría del forrajeo óptimo. Así, se mostró mediante simulaciones que un caminante de Lévy¹ tiene una mayor dispersión, visita más sitios nuevos y tiene menor competencia intraespecífica, en comparación al caminante browniano [64], [6], [7], [74]. En este punto parece jugar un rol fundamental el de la distribución espacial de la presa

¹Un caminante de Lévy (*Lévy walk*) se distingue de un vuelo de Lévy en que este último realiza saltos de manera instantánea, mientras que el primero tiene una velocidad finita asociada. Esto es para evitar el concepto de velocidad infinita que ocurre en un vuelo de Lévy, y así poder compararlo con un caminante de Lévy

² y, al parecer, este factor moldea la estrategia de forrajeo del depredador. La pregunta es cómo la moldea. Básicamente existen dos hipótesis que compiten al respecto [64]:

1. Los vuelos de Lévy surgen como una estrategia óptima estocástica, ya que si el depredador se mueve de esa manera maximiza la probabilidad de encontrar a la presa (es decir, si jugamos a las escondidas y estamos buscando, la mejor estrategia para ganar es realizar vuelos de Lévy). En este caso la distribución de la presa ha moldeado el movimiento del depredador mediante un mecanismo evolutivo; los animales que usan vuelos de Lévy son los que lograron sobrevivir.
2. Los vuelos de Lévy surgen directamente de la interacción entre el depredador y la presa. En este sentido la distribución de la presa moldea directamente el movimiento del depredador. Esta hipótesis pone énfasis en que la mayoría de recursos se distribuye no al azar, sino que en una estructura jerárquica de parches anidados unos dentro de otros. Incluso se ha llegado a hablar de una distribución fractal.

Existe evidencia y modelos apoyando contundentemente tanto la primera ([72],[73],[74],[64]) como la segunda hipótesis ([13], [29], [55]).

Mientras hoy en día la discusión se basa en dar argumentos hacia uno u otro lado de manera de desacreditar al otro equipo [33], en este trabajo se intenta conciliar las dos posturas de una manera novedosa, de manera que ambas ideas se incorporen en un contexto más amplio. Para dar una analogía en donde dos hipótesis como éstas pueden coexistir, pensemos en los ciclos del sueño. Es claro que el sueño tiene un carácter intrínseco, dado que tiene tiempos preestablecidos y períodos que son propios del individuo; es decir, aunque el individuo se vea expuesto a luz las 24 horas del día, seguiría teniendo los ciclos preestablecidos por su organismo. Por otro lado, es evidente que si, por ejemplo, viajamos a un país lejano con una gran diferencia horaria, nuestro cerebro se acostumbrará a los ciclos horarios de ese país. Entonces vemos que también hay un factor externo (los ciclos de luz) que influyen en el comportamiento. No podríamos, entonces, decir que los ciclos del sueño se deben puramente a algo evolutivo que se encuentra interiorizado en el individuo, pero tampoco podríamos decir que están determinados por los factores externos. Más bien es una combinación de ellos.

El ejemplo puede ir más allá. Cuando hablamos del factor externo (la falta o presencia de luz) nos centramos en la interacción del individuo con el entorno, y se podría pensar al individuo como algo pasivo que no hace nada más que recibir un estímulo. Sin embargo, si reflexionamos al respecto, nos daremos cuenta que este fenómeno tiene también un carácter absolutamente centrado

²De ahora en adelante la presa puede representar cualquier tipo de recurso que busca el animal, pudiendo ser otros animales o incluso un árbol o planta, mientras que el depredador representará el animal que busca. Si bien el uso de estas palabras no es el más adecuado en el contexto de vuelos de Lévy (en general se habla de buscadores y *targets* u objetivos) su uso es deliberado para conectarlo más adelante con el modelo de Lotka-Volterra, en el cual se usan estos términos

en el individuo, pues la forma en que influye el ambiente en el individuo no es trivial, es más bien el producto de millones de años de evolución; la forma en que la luz influye en el sistema nervioso del individuo, y en la cual éste reacciona a ella son parte del fenómeno, por lo que no se pueden tomar como factores externos. De hecho, el mismo sistema nervioso ha surgido a partir de la interacción con los estímulos, entonces en cierta manera el sistema nervioso en sí tiene información de lo externo. Por lo tanto, cuando hablamos de factores externos que influyen en el individuo, en cierta manera también son parte del sistema a analizar. A su vez, el individuo mismo con sus capacidades cognitivas contiene ya información del ambiente.

¿Qué lecciones obtenemos de lo anterior? Pues más que una lección obtenemos una hipótesis: que el fenómeno de los vuelos de Lévy y, en general, del movimiento de los animales, es producto de una interacción con el medio, pero no una interacción a secas, sino que dotada de una historia del sistema en su totalidad, y es imposible separar el comportamiento del individuo del resto del sistema, pues de cierta forma están “amarrados” como fenómeno.

Ahora bien, dicho esto, existe una crítica hacia las dos corrientes que existen actualmente, pues ambas están viendo una parte del fenómeno. Es por esto que en este trabajo se propone un nuevo marco de trabajo para simular las dinámicas antes mencionadas. El punto fundamental es que, como buenos físicos, debemos ver el sistema como tal, no sólo una parte de él. Los modelos hasta ahora descritos (y detallados más adelante) son completamente centrados en el depredador, el cual se inmiscuye en un “entorno” de recurso. Aquí se propone la idea de que el óptimo tiene que ser visto en sentido ecosistémico, no sólo como un depredador que maximiza sus ganancias. Pueden existir óptimos para el depredador que no lo son para el ecosistema en conjunto.

Un primer giro hacia este nuevo paradigma lo dieron de Jager et al [16] al proponer un novedoso mecanismo para explicar la formación de patrones de los mejillones al adherirse a la roca. Los autores recalcan el hecho de que el depredador, al forrajear, interviene y modifica su entorno. Así, distintas estrategias de movimiento pueden resultar en distintos patrones espaciales del entorno (es decir, distintas distribuciones del recurso), y argumentan que los vuelos de Lévy son capaces de generar patrones espaciales. Similarmente, Boyer et al propusieron un modelo de agentes viajantes que se alimentan de frutas y son capaces de dispersar sus semillas, modificando así la distribución espacial del recurso. La importancia de estos trabajos es que nos hacen pensar en una bidireccionalidad antes no tomada en cuenta. Por un lado, la distribución espacial de la presa (que es una distribución fractal de parches) modela el movimiento del depredador. Por el otro, el forrajeo y consumo del depredador modela la distribución espacial del recurso. Más aún, podría conjeturarse que los vuelos de Lévy parecen ir en conjunto con las distribuciones espaciales de parches o fractales; una es causa de la otra y viceversa. Este concepto nos habla de un proceso autoorganizado, en donde el sistema que se autoorganiza corresponde al ecosistema total (que en este trabajo se simplifica de modo ilustrativo al conjunto presa-depredador y sus dinámicas de interacción espacio-temporales).

En este trabajo no se busca explicar los mecanismos mediante los cuales

la selección natural llevó a la aparición de vuelos de Lévy, pues, como se comentó anteriormente, estos pueden ser muy variados y de distinta naturaleza (como en el ejemplo de los ciclos del sueño). Más bien se busca mostrar cualitativa y cuantitativamente por qué es importante tener esta perspectiva ecosistémica en lugar de una perspectiva centrada en el depredador. Específicamente, se incorpora una dinámica de presas que se agrupan en parches, las cuales pueden regenerarse. Se investiga cuáles son los estados estacionarios a los que llega este sistema bajo distintas condiciones. El punto crucial es que, al parecer, estrategias que podrían parecer óptimas para el depredador (como consumir el recurso inmediatamente cercano), podrían ser perjudiciales a largo plazo, ya que podría sobreexplotar su ambiente local. Esto ha sido notado por diversos autores [51],[23], [24] e incorporado a modelos de dispersión de animales. Sin embargo, en el contexto moderno de los vuelos de Lévy no parece haber sido tomado en cuenta. También se recalca la importancia de la no linealidad en el crecimiento de los recursos (exponencial en el caso más simple), pues el dejar cierta cantidad de recurso disponible podría permitir una mayor capacidad de recuperarse del recurso. Por el contrario, si el depredador consume todo el recurso, en el caso extremo, el recurso (y el parche) desaparecerá para siempre. Esto es reforzado por las observaciones experimentales. Por ejemplo, se ha visto que en primates podría existir un proceso de monitorización de la fruta disponibles en los árboles, sin necesariamente consumirla [63]. Así mismo, Hamilton et al ([23], [24]) propusieron un modelo para la dispersión del estornino pinto (*Sturnos vulgaris*) en donde argumentan que estas aves adoptan una estrategia en donde hay un compromiso entre los lugares más cercanos que requieren menos energía para llegar y los lugares más lejanos que evitan la sobreexplotación de los lugares más cercanos al nido.

Cuando se habla de dinámicas presa-depredador, lo primero que se viene a la mente es el modelo de Lotka-Volterra ([38], [75]), ampliamente conocido. Sin embargo, este modelo ha mostrado muchas falencias, principalmente por ser ecuaciones deterministas y por no tomar en cuenta el factor espacial (en este sentido, son ecuaciones de campo medio). Es por esto, que para este trabajo se ha usado un modelo extendido de Lotka Volterra, llamado el *lattice Lotka Volterra model*, y estudiado ampliamente en los años noventa.

En el siguiente trabajo se comenzará con un marco teórico y contexto histórico de los vuelos de Lévy, profundizando en las hipótesis antes mencionadas. También se detallará el concepto de caminantes aleatorios y cómo éste se puede relacionar con los procesos difusivos (y, en el caso de un caminante de Lévy, con un proceso superdifusivo). Se discutirá también cuáles son las distribuciones reales de presas, y por qué esto es importante de tomar en cuenta (cosa que en muchos casos no se ha hecho). A partir de esto se detallará el modelo usado y las modificaciones que se han realizado, ya que no hay antecedentes de este tipo de modelo incorporando vuelos de Lévy.

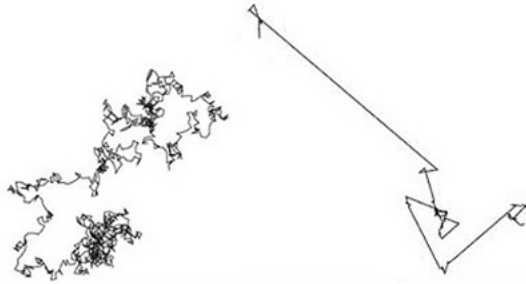


Figura 1.1: Izquierda: trayectoria típica de un caminante browniano. Se puede notar que cambia constantemente de dirección. Derecha: trayectoria típica de un caminante de Lévy. En este caso presenta pasos largos alternados con los pasos pequeños, lo que le permite al caminante explorar mayor cantidad de territorio sin regresarse.

Capítulo 2

Marco teórico

2.1. Vuelos de Lévy

2.1.1. Definición de vuelos de Lévy

El término de vuelos de Lévy fue acuñado por Mandelbrot en su célebre libro sobre geometría fractal [40], en el contexto de los polvos de Lévy, que son estructuras fractales resultantes de los puntos en donde cambia de dirección un vuelo de Lévy. Las disciplinas en donde han surgido los vuelos de Lévy son variadas, y se extienden a fenómenos tan diversos como dinámicas en finanzas y economía [1], plegamiento de proteínas [42], dinámicas atmosféricas [69] y turbulencia [67], entre muchas otras.

Los vuelos de Lévy corresponden a desplazamientos con una distribución de probabilidad de cola pesada, es decir, distribuciones anchas, en donde su varianza diverge debido a que se pueden tener desplazamientos arbitrariamente grandes, aunque muy inusuales (pero no tan inusuales como en una distribución gaussiana, la cual tiene una varianza finita [10]). Estas distribuciones, en contraste a las distribuciones gaussianas o exponenciales, carecen de una escala característica, lo cual se relaciona con la gran variabilidad en la longitud de los pasos, y corresponden a procesos superdifusivos. La distribución tiene un comportamiento asintótico que corresponde a una ley de potencias, es decir

$$\boxed{P(l) \approx l^{-\beta}} \quad 1 < \beta < 3 \quad (2.1)$$

para $l \gg 1$, en donde l es la longitud de cada paso y β es un parámetro que identifica al tipo de vuelo de Lévy. Para analizar este tipo de distribuciones, supongamos que tenemos $P(l) = c * l^{-\beta}$, en donde $P(l)$ está definida en el rango $[l_0, \infty)$ (estamos interesados en el comportamiento asintótico de estas distribuciones, por lo que su forma para valores pequeños de l no tiene relevancia en la estadística). Podemos obtener el valor de la constante de normalización c :

$$\int_{l_0}^{\infty} P(l) = 1 \rightarrow c = \frac{\beta - 1}{l_0^{1-\beta}} \quad (2.2)$$

por lo tanto, si $\beta \leq 1$, entonces $P(l)$ no es normalizable, por lo que descartamos ese caso. Ahora, para el promedio:

$$\langle l \rangle = \int_{l_0}^{\infty} P(l)l = c \int_{l_0}^{\infty} l^{1-\beta} = \frac{c}{2-\beta} l^{2-\beta} \Big|_{l_0}^{\infty} \quad (2.3)$$

entonces, si $\beta \leq 2$, $\langle l \rangle \rightarrow \infty$. Por último, para la varianza:

$$\langle l^2 \rangle = \int_{l_0}^{\infty} P(l)l^2 = c \int_{l_0}^{\infty} l^{2-\beta} = \frac{c}{3-\beta} l^{3-\beta} \Big|_{l_0}^{\infty} \quad (2.4)$$

Vemos que si $\beta \leq 3$, $\langle l^2 \rangle \rightarrow \infty$. Esto último es la característica principal de los vuelos de Lévy, pues implica un importante hecho, y es que no se enmarca dentro del teorema del límite central (TLC), el cual requiere que las variables aleatorias tengan una varianza finita e implica que la suma de estas variables converge a una gaussiana. En contraste a esto, las distribuciones como la de la ecuación 2.1 convergen a las llamadas distribuciones estables de Lévy con índice α , en donde $\alpha = \beta - 1$. De esta manera, estas distribuciones se enmarcan en una extensión del TLC, de manera que cuando $\beta > 3$ la varianza converge y se vuelve al TLC clásico. En la siguiente sección se verá esto con más detalle, relacionándolo con las caminatas aleatorias y procesos difusivos.

2.1.2. Caminatas aleatorias, difusión normal y difusión anómala

Como punto de partida, y siguiendo el procedimiento de Okubo [51], analizamos la caminata aleatoria más simple en una dimensión, en donde el caminante en cada paso decide entre dar un paso de largo λ a la izquierda o a la derecha, ambos con probabilidad $p = \frac{1}{2}$. El paso lo realiza en un pequeño intervalo de tiempo τ que es constante, de manera que la rapidez del caminante es constante. Bajo estos supuestos, ahora nos preguntamos cuál es la probabilidad de que después de haber dado n pasos en un tiempo t ($t = n\tau$), el caminante haya dado m pasos hacia la derecha (o izquierda), es decir, que se encuentre a una distancia $m\lambda$ del origen. Considerando que para llegar a ese punto el caminante dio a pasos a la derecha y b pasos a la izquierda, tenemos que $a + b = n$ y $a - b = m$, lo que implica $a = \frac{n+m}{2}$ y $b = \frac{n-m}{2}$. Existen 2^n posibles caminatas en total, por lo que la probabilidad de realizar una específica es de $(\frac{1}{2})^n$. Sin embargo, de todos estos caminos, hay $\binom{n}{a}$ caminos que cumplen con finalizar m pasos a la derecha del origen. De esta manera, la probabilidad buscada es:

$$P(m, n) = \left(\frac{1}{2}\right)^n \frac{n!}{a!b!} = \left(\frac{1}{2}\right)^n \frac{n!}{\left(\frac{n+m}{2}\right)! \left(\frac{n-m}{2}\right)!} \quad (2.5)$$

la cual corresponde a la distribución binomial. Cuando n es suficientemente grande, esta distribución converge a la muy conocida distribución gaussiana:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P(m, n) = \left(\frac{2}{\pi n}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-\frac{m^2}{2n}} \quad (2.6)$$

Si ahora tomamos el límite continuo:

$$x = m\Delta x \quad t = n\Delta t \quad (2.7)$$

y asumiendo que se cumple:

$$\lim_{\substack{\Delta x \rightarrow 0 \\ \Delta t \rightarrow 0}} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D \neq 0 \quad (2.8)$$

La expresión 2.6 se transforma en:

$$P(x, t) = \left(\frac{1}{4\pi Dt}\right)^{\frac{1}{2}} e^{-\left(\frac{x^2}{4Dt}\right)} \quad (2.9)$$

en donde D es el llamado coeficiente de difusión. Su nombre proviene del hecho de que la expresión 2.9 corresponde a la solución de la ecuación de difusión:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \quad (2.10)$$

Sujeta a la condición inicial

$$P(x, 0) = \delta(x) \quad (2.11)$$

El resultado fundamental, es que:

$$\langle x^2 \rangle \sim t \quad (2.12)$$

es decir, la varianza crece linealmente con el tiempo. Este es el sello distintivo de la difusión normal. En el caso general se tiene:

$$\langle x^2 \rangle \sim t^{2H} \quad (2.13)$$

en donde H es el llamado exponente de Hurst. Valores de $H < \frac{1}{2}$ corresponden a la subdifusión, mientras que valores $H > \frac{1}{2}$ corresponden a superdifusión.

Otra forma de abordar las caminatas aleatorias y, de paso, hacer la conexión con difusión anómala (específicamente superdifusión) es en el marco de las caminatas aleatorias en tiempo continuo (*CTRW* por *continuous time random walks*). Para explicarlo, usaremos el caso unidimensional, pero es fácilmente extendible al caso de dos dimensiones, que es el que nos interesa.

El modelo de *CTRW* está basado en que las distribuciones de probabilidad del largo de los saltos $p(l)$ y del tiempo de espera entre saltos $w(t)$ están dadas y, en este caso, se consideran independientes la una de la otra, de manera que podemos escribir la probabilidad de que el caminante realice un salto de largo l después de de esperar un tiempo t como $\phi(l, t) = p(l)w(t)$. Diferentes *CTRW* son categorizadas por el tiempo de espera característico:

$$\tau = \int_0^\infty dt w(t) t \quad (2.14)$$

y por la varianza del largo de los saltos:

$$\langle l^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} dl p(l) l^2 \quad (2.15)$$

A partir de esto, se puede plantear la ecuación de recurrencia:

$$\eta(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} dx' \int_0^t dt' \eta(x', t') \phi(x - x', t - t') + \delta(x) \delta(t) \quad (2.16)$$

en donde $\eta(x, t)$ es la probabilidad de haber llegado al sitio de posición x justo en el tiempo t . En palabras, esta ecuación nos dice que para haber llegado a un sitio dado x exactamente en el tiempo t (lado izquierdo) es necesario que el caminante haya llegado a cualquier otro sitio en cualquier tiempo anterior t' , luego haya esperado ahí un tiempo $t - t'$, y luego haya dado un salto hacia el sitio actual, por lo que el salto debe ser de largo $x - x'$. Las dos integrales son porque es en cualquier tiempo anterior y en cualquier lugar. Las deltas sumadas corresponden a la condición inicial. A partir de esto podemos obtener la probabilidad de estar en x en un tiempo t :

$$W(x, t) = \int_0^t dt' \eta(x, t') \Psi(t - t') \quad (2.17)$$

es decir, es necesario haber llegado al sitio x en t' y no haberse movido de ahí hasta t . Esto lo aporta $\Psi(t)$, la probabilidad de no haber hecho ningún salto en el intervalo $(0, t)$, y que se relaciona con $w(t)$ mediante:

$$\Psi(t) = 1 - \int_0^t dt' w(t') \quad (2.18)$$

Insertando la ecuación 2.16 en la 2.17 y cambiando el orden de integración obtenemos:

$$W(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} dx' \int_0^t dt' W(x', t') \phi(x - x', t - t') + \Psi(t) \delta(x) \quad (2.19)$$

Transformando al espacio de Fourier-Laplace:

$$W(k, u) = W(k, u) \phi(k, u) + \Psi(u) \quad (2.20)$$

y obtenemos la solución:

$$W(k, u) = \frac{W_0(k)(1 - w(u))}{u(1 - \phi(k, u))} \quad (2.21)$$

en donde $W_0(k)$ es la transformada de Fourier de la condición inicial $W_0(x)$. Por último, sólo necesitamos hacer la transformada de Fourier-Laplace a $W(k, u)$ y obtenemos $W(x, t)$. Por lo tanto, tenemos un método directo para

obtener la distribución de probabilidad $W(x, t)$ a partir sólomente de $p(l)$ y $w(t)$.

Supongamos ahora el caso de movimiento browniano, es decir:

$$p(x) = \sqrt{4\pi\langle x^2 \rangle} \exp\left[-\frac{x^2}{4\langle x^2 \rangle}\right] \quad (2.22)$$

y suponemos que los tiempos entre saltos distribuyen Poisson:

$$w(t) = \frac{1}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}} \quad (2.23)$$

Dado que estamos interesados en el comportamiento a largo plazo de las colas de las distribuciones, podemos asumir $k \ll 1$, y como el primer y segundo momento convergen (no será así en el caso de Lévy) podemos aproximar las transformadas en serie de potencias de k y u :

$$w(u) \approx 1 - u\tau + O(u^2) \quad (2.24)$$

$$p(k) \approx 1 - \langle x^2 \rangle k^2 + O(k^4) \quad (2.25)$$

Reemplazando lo anterior en la ecuación 2.21, se obtiene:

$$W(k, u) = \frac{1}{u + \frac{\langle x^2 \rangle}{\tau} k^2} \quad (2.26)$$

y volviendo a coordenadas (x, t) obtenemos:

$$W(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi\frac{\langle x^2 \rangle}{\tau}t}} \exp\left[-\frac{x^2}{4\frac{\langle x^2 \rangle}{\tau}t}\right] \quad (2.27)$$

que corresponde al propagador Gaussiano.

Ahora veamos que pasa para el caso de distribuciones de colas pesadas, como es el caso de las distribuciones de Lévy. Asumimos la misma distribución de $w(t)$, pero ahora:

$$p(x) \sim x^{-\beta} \quad (2.28)$$

Realizando el procedimiento que para el caso gaussiano (aunque ahora no es tan simple, pues la varianza diverge, y es necesario hacer uso de derivadas fraccionales y otras sofisticadas herramientas, ver [44] para el procedimiento detallado), se obtiene el comportamiento asintótico de $W(x, t)$

$$W(x, t) \sim x^{-\beta} \quad (2.29)$$

2.1.3. Evidencia de vuelos de Lévy en forrajeo de animales

Análisis de las longitudes de los desplazamientos en muchas especies de animales, como *Drosophila melanogaster* [15] albatros [8],[71], [72], chacales [3] e incluso zooplancton [5], entre otros, revelan que éstos siguen una distribución de probabilidad correspondiente a vuelos de Lévy. También se ha encontrado este tipo de desplazamiento en grupos de individuos con fuertes interacciones sociales, como en monos araña [53], e incluso en grupos humanos de tribus cazadoras recolectoras [14]. En el trabajo de González et al. ([22]) se muestra cómo en sociedades actuales la movilidad es altamente localizada espacial y temporalmente, existiendo escalas características en las distancias de desplazamiento, esto debido a que la gente pasa la mayor parte del tiempo en algunos pocos lugares, como el trabajo, casa, etcétera [4]. Sin embargo, en [22] se muestra que estos desplazamientos se pueden describir por distribuciones de Lévy truncadas, y se concluye que este truncamiento es debido a la agregación de datos, y la distribución resultante puede verse como una convolución entre trayectorias de Lévy individuales que se truncan debido a la heterogeneidad en las trayectorias de distintos individuos y las respectivas localizaciones espaciotemporales. Análogamente, Rhee et al. [56] analizaron mediante GPS una cantidad de alrededor de 200.000 desplazamientos en 101 individuos, llegando a que éstas tienen una distribución de “colas pesadas”. Además, análisis en distintas escalas de tiempo revelan patrones superdifusivos para cortas escalas de tiempo y subdifusivos para escalas de tiempo más grandes, lo cual se explica por las limitaciones espaciales de cada individuo (no van más allá de los límites de sus áreas definidas).

Los valores de β encontrados varían para cada especie. Por ejemplo, en el caso del humano moderno se encontró un valor de $\beta = 1,59$, mientras que para el atún de ojo grande (*thunnus obesus*) se tiene $\beta = 2,4$ [64]. Incluso se tiene que individuos de la misma especie pueden tener distintas estrategias de forrajeo, encontrándose, por ejemplo, valores de $1,18 < \beta < 2,9$ en medusas [26].

2.1.4. Teorías sobre el origen de los vuelos de Lévy

Parece ser, entonces, que los vuelos de Lévy no son patrones aislados, sino que son intrínsecos en el desplazamiento de animales, incluyendo al hombre, lo que hace necesaria una teoría que explique el surgimiento de estos patrones en la naturaleza. Con este propósito es conveniente un análisis básico del comportamiento en el forrajeo de animales.

El forrajeo se sustenta en el concepto de encuentro biológico, es decir, que haya una coincidencia espaciotemporal entre el individuo que busca y el buscado (que puede un animal, planta, o incluso un lugar). Este proceso se puede decomponer en dos subprocesos fundamentales: un proceso difusivo (el transporte o movimiento puro) y un proceso de interacción. Si tomamos en cuenta sólo el proceso difusivo (sin interacción), entonces podemos aplicar el principio de superposición, es decir, la probabilidad de encontrar un caminante en un sitio específico, dado que hay N caminantes, es igual a la suma de las probabilidades de encontrar a cada uno de los N caminantes en ese sitio. Esto implica que

los caminantes obedecen la ecuación lineal de Fokker-Planck. Sin embargo, la incorporación de interacción entre los individuos, generalmente incorpora no linealidades pues, como ejemplifica Viswanathan [73], el comerse dos presas puede ser el doble de benéfico que comerse una, pero comerse 1000 presas no será 1000 veces más benéfico que comerse una. Además, los mecanismos de interacción reales pueden ser muy variados. Algunas de estas variables son, por ejemplo, los individuos entre los cuales ocurre la interacción, pues puede haber interacción intraespecífica, como la reproducción o la territorialidad, pero también interespecífica, como la depredación, el parasitismo, o incluso el mutualismo (por ejemplo, los insectos polinizadores). Las interacciones también variarán según las capacidades cognitivas y motoras de cada animal (velocidad para atrapar presas, rango de visión, agudeza en el oído, etcétera); en los mejillones, por ejemplo, la capacidad cognitiva está limitada localmente- pueden detectar gradientes de concentraciones de recursos sólo en su ambiente inmediato-, mientras que en los primates existen altas capacidades cognitivas que les permiten recordar la ubicación de buenas fuentes de alimento, y así tener interacciones de largo alcance con el ambiente. Por lo anterior, el uso de modelos de reacción-difusión parecen ser los más adecuados para modelar encuentros biológicos, pero acarrean el problema de modelar los complejos procesos de reacción (interacción).

En primera aproximación se han usado modelos puramente difusivos, los cuales pasan por alto las interacciones, aunque se han ido sofisticando, incorporando procesos de depredación y regeneración del recurso [60]. A continuación se detallan dos modelos paradigmáticos que buscan explicar el surgimiento de los vuelos de Lévy, el primero puramente difusivo, mientras que el segundo se enfoca en la interacción con el ambiente.

Los vuelos de Lévy como una estrategia óptima: caminantes aleatorios

Viswanathan et al. [72] mostraron que los vuelos de Lévy son una estrategia óptima de búsqueda cuando se tiene un caminante aleatorio (sin información de la ubicación de los recursos) que busca en un entorno en donde los recursos son escasos y se distribuyen aleatoriamente, y el forrajeador puede volver a visitar lugares ya visitados. Específicamente, se encontró que la estrategia óptima se da cuando $\beta = 2$. El hecho de que sea una estrategia óptima significaría que por medio de procesos evolutivos los individuos que ocupan esta estrategia tienen mayor probabilidad de sobrevivir y transmiten esto a su descendencia.

Una primera crítica a este modelo es que en muchos casos los animales no se comportan de manera aleatoria, ya que no son caminantes “ciegos”, sino que pueden seguir pistas químicas como los olores, o pueden recordar sitios previamente visitados. En el caso extremo del hombre actual, el comportamiento es casi el opuesto; hay un alto conocimiento del espacio y planificación del movimiento, haciendo absurdo el modelo del caminante aleatorio.

Un segundo problema es la ya mencionada omisión de la interacción entre individuos, de manera que los procesos colectivos, como la cooperación y/o competencia intra e interespecíficas, no están presentes.

Por último, este modelo carece de una estructura espacial (por ejemplo,

agrupamiento en forma de parches) y de una dinámica del recurso (desaparecer, crecer, regenerarse, etcétera), lo que lo hace poco realista. Si bien se han incorporado casos en donde el recurso desaparece o se regenera después de un tiempo dado, no se le ha otorgado una verdadera centralidad al recurso en la dinámica de este tipo de modelos.

Los vuelos de Lévy producto de la interacción con ambiente complejo: caminante determinista

Otra alternativa que intenta explicar el por qué surgen los vuelos de Lévy en los procesos de forrajeo es la propuesta dada por Boyer et al. [13], en donde se indica que los vuelos de Lévy pueden emerger producto de la interacción con el ambiente. Se propone un modelo en donde un forrajeador viaja de un lugar a otro en búsqueda de parches de comida, optimizando la relación entre la cantidad de comida del objetivo y la distancia que hay que viajar para llegar ahí. Basados en [18] y [50], los autores asumen una distribución de probabilidad en la cantidad de comida de cada parche que decae como una ley de potencias, es decir, $P(k) \approx k^{-\rho}$, donde k es la cantidad de comida y ρ es el parámetro que define qué tan escasos son los parches con mucha comida. En cada paso, suponiendo que el caminante se encuentra en el parche i , el parche al cual se dirigirá es tal que $\frac{d_{ij}}{k_j}$ es mínimo, en donde d_{ij} es la distancia que recorrerá para llegar al parche j y k_j es la cantidad de comida que contiene el parche j . Una vez que se encuentra en el parche j , consume todo el recurso allí presente, y el parche desaparece. El caminante realiza nuevamente el cálculo y así se mueve al siguiente parche.

El sorprendente resultado es que para los valores reales de ρ encontrados en [18] y [50], el forrajeador presenta un comportamiento de vuelo de Lévy. Es importante recalcar que para otros valores de ρ (es decir, para valores irreales de la distribución de los recursos) no aparece este comportamiento. Entonces, podemos decir que el ambiente “modela” directamente el movimiento del caminante, y que los vuelos de Lévy surgen naturalmente producto de la forma en que se distribuyen los recursos. Este modelo se basa en que los forrajeadores no buscan alimento de forma aleatoria, sino que cuentan con “mapas mentales” que han creado con la experiencia, y pueden saber con bastante exactitud la localización de los parches de comida, por lo que estamos frente a una caminata determinista, y el factor de aleatoriedad aparece debido a la distribución del recurso.

Este modelo se creó a partir de la información real de la movilidad de monos arañas en la península de Yucatán [53], los cuales presentan una alta capacidad cognitiva, la cual les permite crear y usar estos mapas mentales de manera eficiente. Es por esto que este modelo, si bien es útil para aplicar en este caso, difícilmente se puede extender a otras especies como moluscos, dinoflagelados, artrópodos y otros microorganismos que realizan vuelos de Lévy. [73]. Por otro lado, este modelo no es capaz de llegar a estados estacionarios, pues los recursos van desapareciendo continuamente, por lo que inevitablemente se llegará a la extinción de ellos.

En resumen, por un lado tenemos el modelo de caminante aleatorio, con mecanismos evolutivos, basado principalmente en el proceso difusivo y centrado en el depredador, es decir, el vuelo de Lévy es algo intrínseco del individuo que busca. Por el otro, tenemos el caminante determinista, guiado fuertemente por los mecanismos de interacción con el ambiente, del cual extrae mapas mentales. Estos dos modelos constituyen los paradigmas actuales del surgimiento de vuelos de Lévy, y hay una acalorada discusión al respecto. Sin embargo, como sucede en general en la naturaleza, y sobre todo en los sistemas complejos como los ecológicos, los procesos son resultado de una combinación entre lo determinista y lo estocástico, entre lo intrínseco y la interacción con el medio. Como fue ejemplificado en la introducción, los procesos que involucran un ser vivo interactuando con el ambiente no se pueden explicar sólo por el análisis del individuo, ni por la interacción de éste con su ambiente. Más bien, hay que tomar al individuo y su ambiente (otros individuos, presas o depredadores, plantas, etcétera) como un sólo sistema, el ecosistema. Así, las presas pasan a jugar un papel activo en la dinámica, y ya no son sólo *targets*, sino que pueden evadir al depredador, reproducirse, regenerarse o agotarse. En este sentido, un primer paso necesario es estudiar las distribuciones espaciales reales de los recursos, de manera de implementarlas en el modelo. A continuación se muestra un resumen de los principales trabajos al respecto.

2.1.5. Distribución de los recursos

Una forma típica de clasificar la distribución espacial de los recursos bióticos (por ejemplo, plantas) es en tres categorías: desordenado, uniforme o agrupado (figura 2.1. Cuando los recursos se distribuyen de manera desordenada (completamente aleatoria), su distribución espacial sigue una binomial (Ito, 1963), la cual, para espacios suficientemente pequeños de muestreo, tiende a una distribución de Poisson, cuya varianza σ^2 es igual a su media μ . Si los recursos se distribuyen de manera uniforme, obviamente σ^2 es pequeña, en comparación a μ . Por último, si los recursos están agrupados, la varianza es mayor que en el caso de una distribución de Poisson. Por lo tanto, se obtiene un criterio cuantitativo para distinguir entre estos 3 casos ([52]):

- Si $\sigma^2 < \mu \rightarrow$ uniforme

- Si $\sigma^2 = \mu \rightarrow$ desordenados

- Si $\sigma^2 > \mu \rightarrow$ agrupados

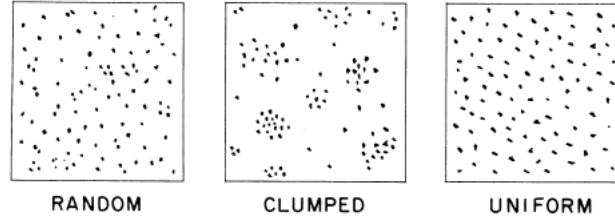


Figura 2.1: Clasificación según la distribución espacial de los recursos. Esta puede ser de manera aleatoria (*random*), es decir, siguiendo una distribución de Poisson. El otro extremo es que sea completamente uniformemente distribuida, mientras que el punto medio es que hayan agrupamientos (*clumped*), siendo ésta la forma más común en que se distribuyen los recursos (figura tomada del libro de Okubo [51]).

Parece ser contundente la evidencia de que, en su mayoría, las especies se distribuyen de forma agrupada. Taylor et al. [68] analizaron las distribuciones de 102 especies, y encontraron que todas excepto 2 de las especies se distribuían en grupos. Este tipo de distribuciones se generan obviamente de la interacción espacial entre individuos de una misma especie (por ejemplo, la reproducción de árboles mediante semillas) y se habla comúnmente de una distribución de “parches” [51].

Más aún, se ha encontrado que estos parches se encuentran estructurados en una forma jerárquica, en donde parches pequeños se encuentran anidados dentro de parches más grandes [34], [77] (esto sugiere inmediatamente una distribución fractal de los recursos [57]). Por ejemplo, Murphy et al [47] propusieron la siguiente estructura jerárquica de parches para el krill: en escalas pequeñas, los individuos se agregan en colonias con diámetros entre 1 a 100 m, con una duración de horas a días. A su vez, las colonias se agregan en parches de entre 1 y 100 km de diámetro con duración de meses. Estos parches se pueden agrupar en comunidades de hasta cientos de kilómetros con duración de varios meses. La formación de estos parches a nivel de pequeñas escalas se atribuye a una combinación entre el crecimiento de población y las corrientes marinas que contribuyen con difusión turbulenta y mezclado ([19]). Ha sido sugerido que depredadores como aves o mamíferos marinos puede que respondan ante tal heterogeneidad en su forrajeo [58], [59], [11].

El patrón espacial de los parches puede cambiar en el tiempo debido a depredación, estrategias para esquivar al depredador, movimiento de la presa u otros factores ambientales. Generalmente, esto depende estrechamente de la escala espacial, de manera que los parches correspondientes a escalas pequeñas suelen tener una mayor tasa de cambio en relación a los de escalas grandes ([20],[25]). De esta manera, el depredador sólo tiene información limitada respecto a la ubicación de los parches; aquí es donde surge la estocasticidad en la búsqueda.

2.2. Modelos de Lotka Volterra

El propósito, como se ha dado a entender, es incorporar en un modelo la dinámica de la presa, dándole reglas de interacción intraespecífica (reproducción) e interespecífica (depredación), así como la capacidad de ésta de generar agrupamientos en forma de parches. Como modelo de referencia se ha usado el *Lattice Lotka Volterra Model*, el cual surge como una extensión más realista de las famosas ecuaciones de Lotka Volterra.

En esta sección se comenzará con las ecuaciones fundamentales de Lotka Volterra, para luego extenderlas en el dominio espacial e incorporarles estocasticidad, obteniendo el modelo de *Lattice Lotka Volterra*. Luego se realizan modificaciones sobre este modelo de manera de incorporar dos nuevos fenómenos: la posibilidad de realizar vuelos de Lévy y la estructura de parches en la distribución espacial del recurso.

2.2.1. El modelo original: las ecuaciones de Lotka Volterra

El modelo determinista propuesto originalmente por Lotka [38] y Volterra [75] ha sido ampliamente estudiado y utilizado en distintas disciplinas, como biología, ecología, matemáticas e incluso, más recientemente, en física [21],[2]. No obstante, este modelo ha sido blanco de críticas principalmente debido a que es poco realista y a ser inestable frente a perturbaciones [48], [49]. Veamos en detalle el modelo básico para mostrar estas falencias.

Las ecuaciones diferenciales que determinan la densidad de depredador $a(t)$ y presa $b(t)$ en cada instante, son las siguientes:

$$\dot{a}(t) = a(t)[\lambda b(t) - \mu] \quad (2.30)$$

$$\dot{b}(t) = b(t)[\sigma - \lambda' a(t)] \quad (2.31)$$

el modelo se puede entender de la siguiente manera:

- En ausencia de depredadores ($a = 0$), la presa crece de manera Malthusiana (exponencial) con una tasa σ .
- Si existen depredadores, la disminución de la presa es proporcional a la cantidad de presas y depredadores.
- En ausencia de presa ($b = 0$), el número de depredadores decae exponencialmente, con una tasa μ
- El aumento de los depredadores es proporcional a la cantidad de presas y depredadores.

Podemos ver inmediatamente una falencia en este modelo, y es que $b(t)$ puede crecer indefinidamente en ausencia de depredadores, lo cual claramente no sucede. Esto se puede solucionar agregando una capacidad máxima, como se explicará más adelante.

Las ecuaciones anteriores se pueden adimensionalizar haciendo:

$$\begin{aligned} u(\tau) &= \frac{cx(t)}{d}, & v(\tau) &= \frac{by(t)}{a} \\ \tau &= at, & \alpha &= \frac{d}{a} \end{aligned}$$

De esta manera se obtiene:

$$\frac{du}{d\tau} = u(1-v), \quad \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1) \quad (2.32)$$

y pasando al espacio (u, v) :

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)} \quad (2.33)$$

Integrando lo anterior obtenemos

$$\alpha u + v - \ln u^\alpha v = H \quad (2.34)$$

en donde H es la constante de integración. Por lo tanto, tenemos que H es una integral de movimiento, y por lo tanto este es un sistema conservativo, lo que define trayectorias cerradas en el espacio (u, v) como muestra la figura 2.2. Esta integral de movimiento no tiene ninguna explicación física, y de hecho lleva a que los movimientos sean puramente oscilatorios. Estas oscilaciones en la densidad de la presa y el depredador han sido observadas en la realidad y, de hecho, fue lo que motivó el trabajo de Lotka y Volterra, pero claramente son un caso muy particular de dinámica entre la presa y el depredador, por lo que se pierde mucha generalidad. Por otro lado, la inestabilidad de este sistema se puede apreciar en la figura 2.2, en donde vemos que trayectorias que pueden estar muy cercanas, pueden alejarse bastante con el transcurrir del tiempo.

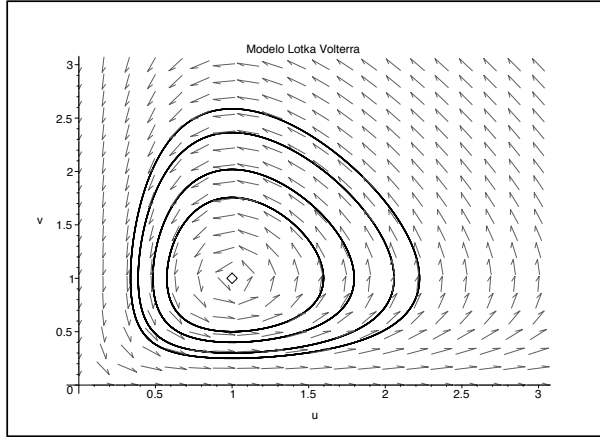


Figura 2.2: Diagrama fase del modelo Lotka Volterra para 4 distintas condiciones iniciales. Oscilaciones de mayor amplitud corresponden a mayores valores de H en la ecuación 2.34. El punto indicado con un rombo corresponde a $(u^*, v^*) = (1, 1)$ en donde se tiene H_{min} y es un punto de equilibrio neutralmente estable

Para este sistema se tienen 3 puntos de equilibrio [45]: $(u^*, v^*) = \{(0, 0), (0, \infty), (1, 1)\}$ correspondiendo a extinción, crecimiento Malthusiano de presas y coexistencia de especies, respectivamente. Un análisis de estabilidad sencillo ([48]) revela que los 2 primeros puntos son inestables (para el caso de $(0, 0)$ se puede ver claramente en la figura 2.2 que corresponde a un punto de silla) mientras que el punto de coexistencia $(u^*, v^*) = (1, 1)$ es neutralmente estable. Por lo tanto, tenemos que, en general, la dinámica de este sistema puede cambiar considerablemente frente a una perturbación.

2.2.2. Lotka Volterra con capacidad máxima

Un primer paso para hacer más realista este modelo, es agregar una capacidad máxima del sistema, de manera que la tasa de crecimiento de presas se ve disminuida por la presencia tanto de presas como de depredadores, y así la presa no puede crecer indefinidamente. Incorporando esto, las ecuaciones quedan:

$$\dot{a}(t) = a(t)[\lambda b(t) - \mu] \quad (2.35)$$

$$\dot{b}(t) = \sigma b(t)\left[1 - a(t) - \frac{b(t)}{K}\right] - \lambda a(t)b(t) \quad (2.36)$$

Aquí hemos agregado una capacidad máxima K , que representa la capacidad máxima de presas, en ausencia de depredadores (ya que, si $a(t) = 0$ y $b(t) = K$, entonces $\dot{b}(t) = 0$)

A continuación se muestra un análisis detallado de la estabilidad de este modelo, al cual llamaremos LVCm (Lotka Volterra con capacidad máxima).

Para encontrar los puntos de equilibrio, imponemos la condición:

$$\left. \frac{d\vec{x}}{dt} \right|_{\vec{x}^*} = \begin{pmatrix} \left. \frac{da}{dt} \right|_{a^*} \\ \left. \frac{db}{dt} \right|_{b^*} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (2.37)$$

De la cual se obtienen 3 puntos de equilibrio:

$$\boxed{\vec{x}_1 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}} \quad \boxed{\vec{x}_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ K \end{pmatrix}} \quad \boxed{\vec{x}_3 = \begin{pmatrix} \frac{\sigma}{\sigma+\lambda} \left[1 - \frac{\mu}{K\lambda} \right] \\ \frac{\mu}{\lambda} \end{pmatrix}} \quad (2.38)$$

Ahora analizaremos la estabilidad de estas soluciones. Para esto buscamos los eigenvalores de la matriz Jacobiana.

$$J(\vec{x}(t)) = \begin{bmatrix} \lambda b(t) - \mu & \lambda a(t) \\ -b(t)(\sigma + \lambda) & \sigma(1 - a(t)) - \frac{b(t)}{K} - \sigma \frac{b(t)}{K} - \lambda a(t) \end{bmatrix} \quad (2.39)$$

Para \vec{x}_1 los eigenvalores son $\epsilon^+ = \sigma$ y $\epsilon^- = -\mu$, por lo que es un punto de silla, inestable en la dirección de b . Para \vec{x}_2 tenemos $\epsilon^+ = K\lambda - \mu$ y $\epsilon^- = -\sigma$. Esto quiere decir que si $K\lambda < \mu$, entonces será un nodo estable, mientras que si $K\lambda > \mu$ entonces será un punto de silla inestable en la dirección de a .

Para el punto de equilibrio no trivial \vec{x}_3 tenemos que los eigenvalores están dados por:

$$\epsilon^\pm = -\frac{\sigma\mu}{2\lambda K} \left[1 \pm \sqrt{1 - \frac{4\lambda K}{\sigma} \left(\frac{\lambda K}{\mu} - 1 \right)} \right] \quad (2.40)$$

Vemos que, dado esto, tenemos los siguientes escenarios:

- si $\lambda < \frac{\mu}{K}$ vemos que $a^* < 0$, por lo que el punto \vec{x}_3 no se encuentra en la región relevante, y sólo se tendrá el nodo estable \vec{x}_2 , mencionado anteriormente. Este caso será de particular importancia en el análisis posterior, ya que, como se muestra en la figura 2.3, este nodo corresponderá a una transición de fase entre la fase de coexistencia presa-depredador (todo el primer cuadrante del diagrama de fases) y la fase absorbente en donde sólo hay presas (eje de las ordenadas en el diagrama de fases). En otras palabras, este caso es fundamental porque aparece la posibilidad de la extinción del depredador.
- para $\frac{\mu}{K} < \lambda < \lambda_s$ con $\lambda_s = \frac{\mu}{2K} \left[1 + \sqrt{1 + \frac{\sigma}{\mu}} \right]$ los eigenvalores son reales y $\epsilon^\pm < 0$, por lo tanto el punto de equilibrio es un nodo estable (figura 2.4).
- para $\lambda_s < \lambda$ tenemos que ambos eigenvalores tienen parte imaginaria y real, con $\Re(\epsilon^\pm) < 0$, por lo que el punto de equilibrio corresponde a un foco estable (figura 2.5).

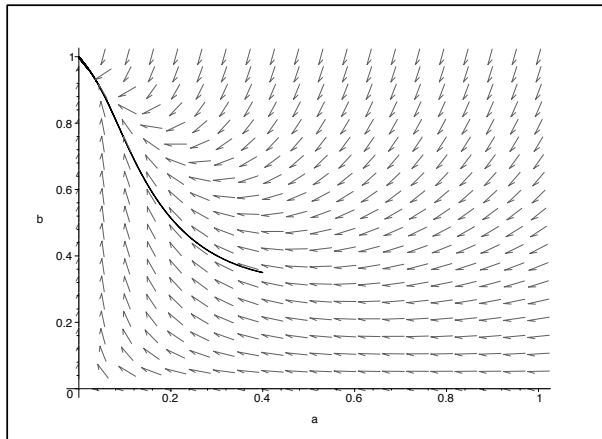


Figura 2.3: Diagrama fase del modelo LVCM, para el caso $\lambda < \mu$, en donde el punto de equilibrio \vec{x}_2 es un nodo estable. Los valores usados son $\lambda = 0,5, \sigma = 2, \mu = 1$

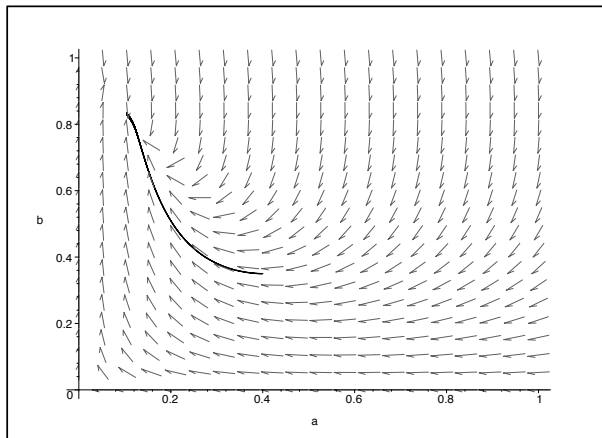


Figura 2.4: Diagrama fase del modelo LVCM, para el caso $\mu < \lambda < \lambda_s$, en donde el punto de equilibrio \vec{x}_3 es un nodo estable. Los valores usados son $\lambda = 1,2, \sigma = 2, \mu = 1$ ($\lambda_s = 1,36$)

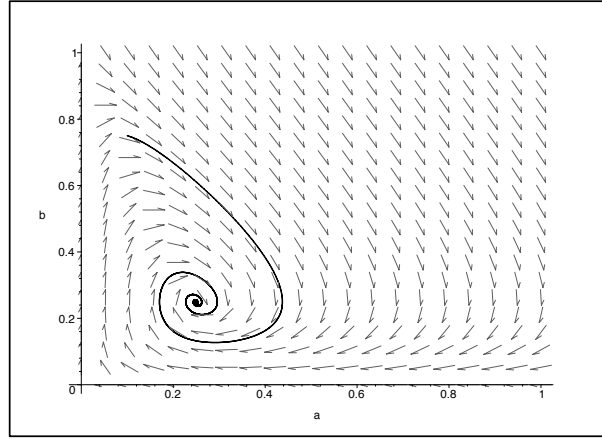


Figura 2.5: Diagrama fase del modelo LVCM, para el caso $\lambda > \lambda_s$, en donde el punto de equilibrio \vec{x}_3 es un foco estable. Los valores usados son $\lambda = 4, \sigma = 2, \mu = 1$ ($\lambda_s = 1,36$)

Si bien este modelo toma en cuenta la saturación del sistema y, además, soluciona el problema de estabilidad, ahora tenemos el problema que todas las soluciones convergen a un punto, es decir, cuando $t \rightarrow \infty$, las oscilaciones desaparecen. Sin embargo, en dinámicas depredador-presa es muy común la presencia de ciclos ([9],[70],[43]), los cuales, obviamente, tienen cierto componente estocástico y no son oscilaciones perfectas. Además, todos los modelos anteriormente mencionados consisten en modelación a nivel de población, de manera que pasa por alto la dinámica de cada individuo.

2.2.3. Incorporación de estocasticidad a los modelos de Lotka-Volterra

De esta manera, un modelo básico estocástico y basado en el individuo se ha propuesto por McKane y Newman [43]. A este modelo se le llama de tipo “urna” ya que a cada paso de tiempo se eligen dos individuos cualesquiera del sistema y, dependiendo de si son depredadores o presas, distintas reacciones pueden ocurrir entre ellos (depredación, reproducción o muerte) con tasas asociadas a cada reacción. Esto quiere decir que no se toma en cuenta el factor espacial, y cualquiera puede interactuar con cualquiera. Así, cada presa puede reproducirse o ser depredada, mientras que cada depredador puede depredar y, eventualmente reproducirse o morir. A partir de esto se puede escribir una ecuación maestra para $P(A, B, t)$, la probabilidad de tener A de depredadores y B de presas en un tiempo t y, a partir de esto se puede obtener como resultado de campo medio las ecuaciones de LVCM. Si bien para tamaños finitos del sistema este modelo presenta fluctuaciones con respecto al caso de campo medio, los autores demostraron que cuando la cantidad de presas y depredadores es grande (límite termodinámico), o cuando tomamos el promedio sobre ensem-

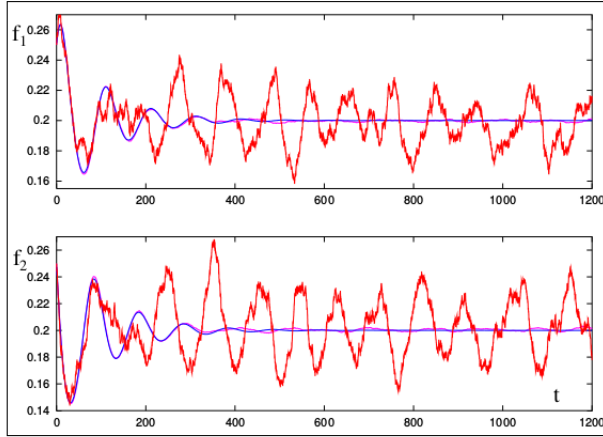


Figura 2.6: Densidad del depredador (f_1 en cuadro de arriba) y de la presa (f_2 abajo) en función del tiempo, obtenido en el modelo de urna. En rojo se ve la trayectoria individual para un total de 3200 individuos, con claras fluctuaciones con respecto a lo obtenido de las ecuaciones de *LVC*. Sin embargo, cuando se toman promedios sobre un ensemble de 500 trayectorias se obtiene la curva rosa, que apenas se puede apreciar, ya que coincide casi totalmente con la curva azul.

bles, las fluctuaciones estocásticas desaparecen y las trayectorias de la densidad de presa y de depredador coinciden con las descritas por *LVC* (ver figura 2.6). No obstante esta coincidencia, este modelo tiene una marcada diferencia con los modelos deterministas: en estos últimos, las densidades tanto de presa como de depredador pueden hacerse arbitrariamente pequeñas y, sin embargo, ninguna de las poblaciones se extingue, sino que pasa muy cerca de los ejes, pero luego se aleja para seguir en una trayectoria específica (a menos claro, que exista un nodo estable ubicado en alguno de los ejes). En contraste, cuando tenemos elementos estocásticos surge la posibilidad de la extinción de las especies debido a las fluctuaciones del sistema. De hecho, para sistemas como el presentado en [43], el único estado estacionario corresponde al estado en donde alguna o ambas especies se extinguen, si bien esto puede tomar tiempos extremadamente grandes en ocurrir. De aquí la importancia en tomar en cuenta la estocasticidad de estos procesos.

2.2.4. Incorporación de grados de libertad espaciales a Lotka-Volterra: modelos en mallas

Yendo un paso más allá en la sofisticación de los modelos que intentan explicar dinámicas presa-depredador, es claro que la distribución espacial de los individuos es de suma relevancia. Dinámicas como la persecución de la presa en animales cazadores (tigres, leones, chacales), o la monitorización del estado de

la fruta en animales con alta capacidad cognitiva (primates principalmente), por no decir la obvia necesidad de que haya un encuentro entre presa y depredador, son alguna de las razones que hacen imprescindible tomar en cuenta no sólo a los individuos, sino que su localización y dinámica espacial.

En este contexto, los trabajos realizados por Tainaka [66], Matsuda et al. [41], Mobilia et al. [45], Shabunin y Efimov [62], Wilson et al. [76] y Satulovsky [61] han sido fundamentales. En todos ellos se incorpora el factor espacial mediante una malla o *lattice* bidimensional (desde ahora llamaremos a este tipo de modelo LLVM por “*lattice Lotka-Volterra*”). La literatura al respecto es amplia, y cada autor ha propuesto pequeñas variaciones al modelo, sin embargo, la naturaleza del fenómeno es la misma en todos los casos. Aquí nos guiaremos principalmente por el trabajo presentado por Mobilia et al. [45], dado que es uno de los más recientes y contiene en gran parte a los anteriores, otorgándole un carácter muy general.

Se tiene una malla cuadrada bidimensional de $L \times L$. Cada sitio de la malla puede estar en 3 estados: A (depredador), B (presa) o \emptyset (vacío). Es importante notar que no está permitida la coexistencia de las 2 especies en un mismo sitio.

Inicialmente se sitúa una cantidad específica de presa y depredador en la malla de manera aleatoria (más adelante se discute la influencia de las condiciones iniciales en la dinámica). El sistema evoluciona según las siguientes reglas (esquematisadas en la figura 2.7):

- (1) $A \xrightarrow{\mu} \emptyset$: Muerte del depredador con tasa μ
- (2) $B\emptyset \xrightarrow{\frac{D_b}{z}} \emptyset B$ ó $A\emptyset \xrightarrow{\frac{D_a}{z}} \emptyset A$: La presa (depredador) se mueve al sitio adyacente, si es que éste se encuentra vacío, con tasa D_b (D_a). z es el número de coordinación de la malla. Si tomamos el vecindario de Moore $z = 8$, mientras que si tomamos el vecindario de von Neumann $z = 4$.
- (3) $B\emptyset \xrightarrow{\frac{\alpha}{z}} BB$: Crecimiento de la presa, con tasa $\frac{\alpha}{z}$
- (4) $AB \xrightarrow{\frac{\lambda}{z}} AA$: El depredador consume la presa de un sitio vecino e inmediatamente en lugar de la presa aparece un nuevo depredador (reproducción) con tasa $\frac{\lambda}{z}$.

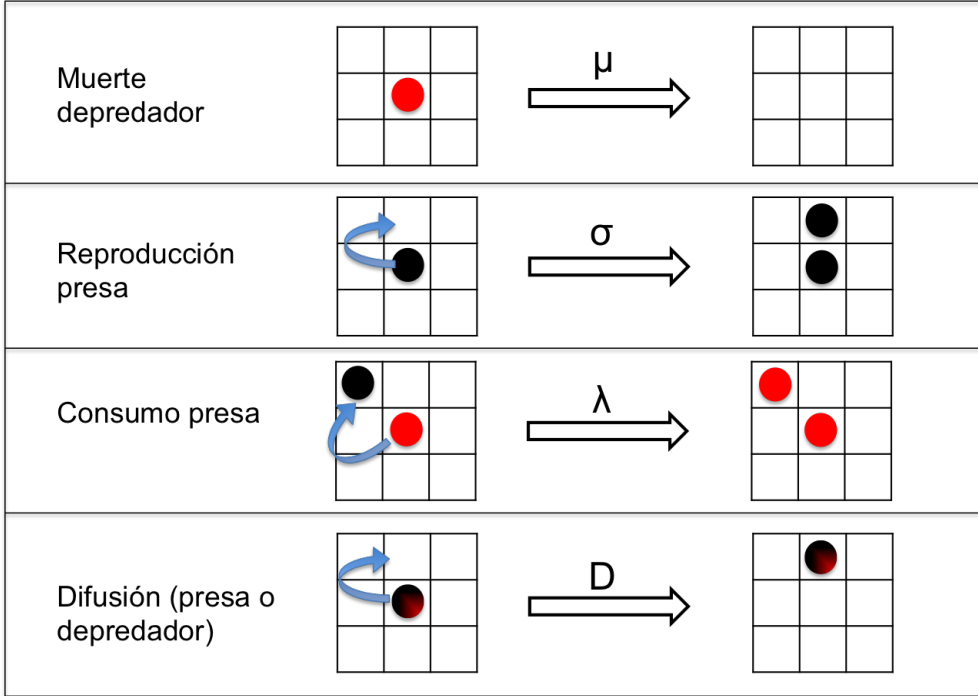


Figura 2.7: Ilustración de las reacciones que pueden ocurrir en *LLVM*. Los depredadores se muestran en rojo y las presas en negro. En la última reacción el círculo es de ambos colores, pues puede ocurrir tanto en presa como depredador

La aparición del número de coordinación z en las reacciones anteriores se explica porque estamos tomando reacciones de pares en la malla. Dado que cada elemento de la malla forma z pares con sus vecinos, la tasa total en la que reacciona es la suma de las z posibles reacciones. Por ejemplo, si un sitio está ocupado por una presa y todos sus vecinos próximos están vacíos, entonces la presa generará un descendiente en uno de estos sitios con tasa $z \left(\frac{\sigma}{z}\right) = \sigma$. Si, en cambio, la mitad de sus vecinos están vacíos, entonces esta tasa será $\left(\frac{z}{2}\right) \left(\frac{\sigma}{z}\right) = \frac{\sigma}{2}$.

Con lo anterior podemos escribir la ecuación maestra para este sistema. Para esto definimos $a(\mathbf{j}, t) = \langle n_{\mathbf{j}}^A(t) \rangle$ y $b(\mathbf{j}, t) = \langle n_{\mathbf{j}}^B(t) \rangle$ en donde $n_{\mathbf{j}}^A(t)$ y $n_{\mathbf{j}}^B(t)$ corresponden al valor de la variable estocástica que representa la ocupación del sitio \mathbf{j} en el tiempo t , y $\langle \bullet \rangle$ representa promedio sobre ensemble. Si el sitio está ocupado por un depredador (presa), entonces $n_{\mathbf{j}}^A(t) = 1$ ($n_{\mathbf{j}}^B(t) = 1$), de lo contrario es cero. Adicionalmente agregamos la variable $n_{\mathbf{j}}^0(t)$ tal que vale 1 si el sitio \mathbf{j} está vacío y 0 de lo contrario. Es claro que $n_{\mathbf{j}}^A(t) + n_{\mathbf{j}}^B(t) + n_{\mathbf{j}}^0(t) = 1$. Dado que las variables $n_{\mathbf{j}}^\alpha(t)$ (con $\alpha = \{A, B\}$) sólo pueden tomar el valor 0 y 1, tenemos la correspondencia adicional $\langle n_{\mathbf{j}}^\alpha(t) \rangle = P[n_{\mathbf{j}}^\alpha = 1]$, donde el lado

derecho corresponde a la probabilidad de ocupación del sitio. Dado esto podemos escribir la ecuación maestra:

$$\dot{P}[n_{\mathbf{j}}^A(t) = 1] = \frac{\lambda}{z} \sum_{\mathbf{j}'} P[n_{\mathbf{j}}^B(t) = 1, n_{\mathbf{j}'}^A(t) = 1] - \mu P[n_{\mathbf{j}}^A(t) = 1] \quad (2.41)$$

en donde la suma sobre \mathbf{j}' corresponde a la suma sobre los vecinos próximos. Asumiendo invarianza ante traslación espacial ($P[n_{\mathbf{j}}^\alpha = 1] = a(\mathbf{j}, t) = a(t)$), se obtiene la ecuación para la densidad de depredador $a(t)$:

$$\dot{a}(t) = \lambda \langle n_{\mathbf{j}}^B(t) n_{\mathbf{j}'}^A(t) \rangle - \mu a(t) \quad (2.42)$$

Análogamente, para la densidad de presas:

$$\dot{P}[n_{\mathbf{j}}^B(t) = 1] = \frac{\sigma}{z} \sum_{\mathbf{j}'} P[n_{\mathbf{j}}^B(t) = 1, n_{\mathbf{j}'}^\emptyset(t) = 1] - \frac{\lambda}{z} \sum_{\mathbf{j}'} P[n_{\mathbf{j}}^B(t) = 1, n_{\mathbf{j}'}^A(t) = 1] \quad (2.43)$$

Nuevamente podemos obtener, frente a invarianza traslacional, una ecuación para la densidad de presas:

$$\dot{b}(t) = \sigma \left[b(t) - \langle n_{\mathbf{j}}^B(t) n_{\mathbf{j}'}^A(t) \rangle - \langle n_{\mathbf{j}}^B(t) n_{\mathbf{j}'}^B(t) \rangle \right] - \lambda \langle n_{\mathbf{j}}^A(t) n_{\mathbf{j}'}^B(t) \rangle \quad (2.44)$$

En resumen, obtuvimos las ecuaciones acopladas:

$$\dot{a}(t) = \lambda C_{AB}(t) - \mu a(t) \quad (2.45)$$

$$\dot{b}(t) = \sigma \left[b(t) - C_{AB}(t) - C_{BB}(t) \right] - \lambda C_{AB}(t) \quad (2.46)$$

en donde los $C_{\alpha,\beta}(t) = \langle n_{\mathbf{j}}^\alpha(t) n_{\mathbf{j}'}^\beta(t) \rangle$ (con $\alpha, \beta \in \{A, B\}$) corresponden a las funciones de correlación de pares. Vemos que si obviásemos las fluctuaciones espaciales, entonces $C_{AB} = a(t)b(t)$ y $C_{BB} = b(t)^2$ y entonces recobraríamos las ecuaciones 2.35 y 2.36. También cabe señalar que en las ecuaciones anteriores no aparecen explícitamente D_a, D_b ni z . Sin embargo, la dependencia de estos parámetros se da a través de las funciones de correlación.

Como era de esperar, este modelo presenta fuertes correlaciones espaciales, por lo cual no se obtiene lo predicho por el análisis de campo medio, es decir, el modelo está regido por las ecuaciones 2.45 y 2.46, en donde $C_{AB} \neq a(t)b(t)$ y $C_{BB} \neq b(t)^2$. Estas correlaciones se manifiestan en agrupaciones, tanto de presa como depredador, causadas por las interacciones locales ; si, por ejemplo, hay una presa en un sitio, es más probable que haya otra presa en el sitio vecino, debido a que se reproducen localmente. Lo mismo sucede con los depredadores. Más aún, hay una correlación negativa entre presa y depredador; es menos probable encontrar depredador cercano a una presa.

2.3. CONSIDERACIONES EN LAS SIMULACIONES DE MONTECARLO 27

Estos parches no son fijos en absoluto. De hecho, se observan ondas viajeras de “persecución y evasión”, en donde parches de presa son perseguidos por parches de depredadores, lo cual genera patrones espacio-temporales no triviales (figura 2.8).

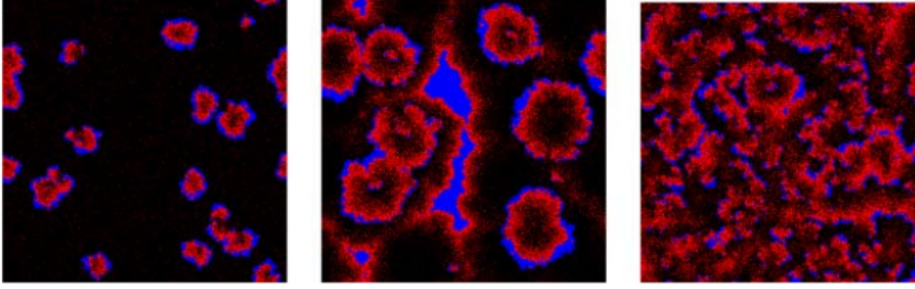


Figura 2.8: Capturas de la evolución temporal del *LLVM* (el tiempo avanza de izquierda a derecha). Se pueden ver claramente los frentes de presas (rojo) seguidas por frentes de depredadores (azul), lo que produce patrones espaciotemporales complejos. (figura extraída de [45])

No obstante estas diferencias, los autores destacan que cualitativamente el comportamiento a nivel global es el mismo que el de las ecuaciones de campo medio, es decir, sigue existiendo un rango del parámetro λ en donde el punto fijo es un foco estable. Para valores menores de λ el punto fijo, como sucede en el análisis de campo medio (ecuaciones 2.35 y 2.36), se transforma en un nodo estable. Para valores aún más bajos de λ , el nodo corresponde a una transición de fase desde la coexistencia presa-depredador a una fase absorbente en donde los depredadores desaparecen, lo cual nuevamente coincide con lo obtenido en el análisis de campo medio (figura 2.3).

Sin embargo, esta coincidencia entre campo medio y *LLVM* es sólo cualitativa. Cuantitativamente hay fluctuaciones con respecto a lo obtenido para las ecuaciones 2.35 y 2.36, es decir, las posiciones de los puntos fijos en el diagrama fase no son las mismas.

2.3. Consideraciones en las simulaciones de Montecarlo

Las simulaciones de Montecarlo de un *LLVM* no es un tema trivial, y existen muchas variaciones con distintas características, como por ejemplo, el modo en que se actualiza la malla, la manera en que se simulan las tasas de reacción y cómo se definen las interacciones entre vecinos, entre otras. Sin embargo, todas estas simulaciones representan la serie de reacciones descritas en 2.2.4 y conservan las propiedades cualitativas fundamentales mencionadas anteriormente (presencia de focos o nodos estables dependiendo del valor de los parámetros,

transición de una fase de coexistencia a una fase absorbente). Dado esto, a continuación se detallará el algoritmo usado por Mobilia et al [45] como referencia para después mostrar las modificaciones realizadas en este trabajo y tener un punto de comparación para validar el modelo.

Las simulaciones se llevan a cabo sobre una *lattice* o malla bidimensional con condiciones de frontera periódicas. Cada sitio de la malla puede estar en uno de los tres estados: ocupado por una presa, ocupado por un depredador o vacío (no se permite ocupación múltiple). Un paso de Montecarlo (MCS por *Montecarlo step*) corresponde a la realización secuencial de los siguientes pasos un número de veces igual a la cantidad de sitios que tiene la malla. Los pasos son:

- Se elige de manera aleatoria un sitio de la malla y se genera un número aleatorio (NA) con distribución uniforme entre cero y uno. Este número tiene como objetivo determinar cuál de las cuatro reacciones posibles (con tasas D , μ , λ y σ) ocurrirá, lo que lleva a los siguientes pasos:
- Si $NA < \frac{1}{4}$ entonces se selecciona aleatoriamente uno de los sitios vecinos. Si éste está vacío, entonces se intercambian los contenidos de ambos sitios con probabilidad D (notar que lo que antes eran tasas ahora son probabilidades, pero existe una correspondencia entre ambas, y siempre se pueden reescalar las tasas, haciendo que la mayor entre estas que valga 1, y todas las demás reacciones tendrán probabilidad menor de ocurrencia).
- Si $\frac{1}{4} < NA < \frac{1}{2}$ y si en el sitio en cuestión se encuentra un depredador, entonces con probabilidad μ éste muere y el sitio queda vacío.
- Si $\frac{1}{2} < NA < \frac{3}{4}$ y si en el sitio en cuestión se encuentra un depredador, entonces se selecciona un sitio vecino al azar. Si en ese sitio hay una presa, entonces con probabilidad λ desaparece la presa y aparece un depredador en ese sitio (el depredador se reproduce a expensas de consumir una presa).
- Si $\frac{3}{4} < NA < 1$ y si es que en el sitio en cuestión se encuentra una presa, entonces se selecciona un sitio vecino al azar. Si éste se encuentra vacío, entonces con probabilidad σ se sitúa una presa en él.

Capítulo 3

Descripción del modelo

En este trabajo se realiza una modificación del modelo *LLVM*, de manera de incorporar a la dinámica de los individuos la posibilidad de realizar vuelos de Lévy. Los saltos entre sitios serán de manera instantánea y, si bien esto no es exactamente lo que sucede en la realidad (puesto que, para ser más precisos, el caminante debiera tener una velocidad finita asociada), se puede asumir que los tiempos en que se realizan los vuelos son muy pequeños en comparación a las escalas en las que hay reproducción y muerte de los individuos, por lo que no debiera influir en la dinámica del sistema que se desea mostrar.

Es de esperar, entonces, que cuando las longitudes de los vuelos son grandes, habrá un efecto de mezclado en el sistema, de manera que las correlaciones espaciales se pierdan y se obtenga el resultado de campo medio, es decir, las ecuaciones 2.35 y 2.36. Mobilia et al. [46] obtuvieron este resultado agregando un mecanismo de intercambio entre sitios vecinos; cuando este proceso era suficientemente rápido, el *llvm* se transforma en las ecuaciones 2.35 y 2.36. Dada la descripción matemática dada de los vuelos de Lévy en la primera parte, se hace conveniente tener como parámetro de control el exponente β de la distribución. Así, cuando $\beta \rightarrow 1$ tendremos el caso del movimiento balístico, en donde pueden ocurrir saltos de cualquier longitud, con probabilidades relativamente similares. En este extremo, entonces, tenemos las ecuaciones de campo medio. Por otro lado, cuando $\beta \rightarrow 3$, obtenemos un caminante browniano, que corresponde al modelo planteado por Mobilia et al [45] detallado en la sección anterior.

Sería natural pensar que para incorporar los vuelos de Lévy a este modelo simplemente hay que extender el rango de las interacciones del modelo descrito anteriormente, sin embargo esto trae complicaciones, sobre todo con el hecho de que aparecen procesos que no representan para nada la realidad. Por ejemplo, en la interacción presa depredador, tendríamos que el depredador sería capaz de consumir una presa que se encuentra a largas distancias y generar descendencia allí, sin siquiera tener que moverse (esto surgiría de extender la cuarta regla de la lista dada en 2.2.4 a interacciones de largo alcance). Por lo tanto, es necesario hacer algunas observaciones con respecto a las modificaciones hechas al modelo original.

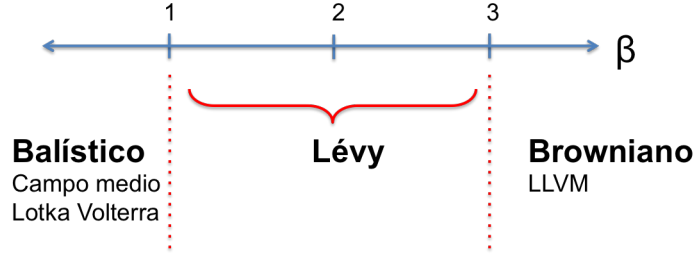


Figura 3.1: Ilustración de los distintos comportamientos del modelo para distintos valores del parámetro β de la distribución de probabilidad de los desplazamientos del depredador y de la presa. Para valores $1 < \beta < 3$, se tienen vuelos de Lévy. Cuando $\beta \rightarrow 1$ se tiene movimiento balístico, es decir, el caminante puede dar pasos de todas las longitudes, lo que genera que las correlaciones espaciales se pierdan rápidamente, y así obtenemos el escenario de campo medio (ecuaciones de Lotka-Volterra). En el otro extremo, cuando $\beta \rightarrow 3$, se obtienen caminantes brownianos, es decir, los desplazamientos son principalmente a primeros vecinos y, por lo tanto, se recupera el modelo LLVM

3.1. La movilidad de la presa y el depredador

En este modelo nos enfocamos en forrajeadores que buscan recursos con movilidad limitada, como árboles o plantas, aunque incluso puede representar casos en donde la presa se mueve lento en comparación al depredador (aves marinas buscando peces, por ejemplo). Dado esto, se asume que la presa está estática. No obstante, hay una difusión intrínseca, puesto que el recurso crece espacialmente (genera descendencia en los sitios vecinos). Esto también lo subrayaron Mobilia et al.([45]), concluyendo que agregar una difusión explícita (es decir, la primera regla del modelo) no influye en las propiedades globales del modelo. Por esto se decide incorporar el movimiento junto al paso de interacción; la presa se reproduce y genera descendencia en un sitio a una distancia l , la cual tiene una distribución de Lévy con parámetro β_p . A su vez, el depredador en cada paso hace un vuelo de largo l con distribución de Lévy con parámetro β_d . Una vez ahí, si es que las condiciones locales son favorables, éste consume la presa y se reproduce (localmente). En general (a menos que se especifique lo contrario) se mantendrá $\beta_p \approx 3$, de manera que la presa crece localmente, mientras que β_d , es decir, cómo se mueve el depredador, será el parámetro a variar.

3.2. Distribución espacial de la presa y capacidad máxima

De manera de tener cierta estructura espacial en el recurso, se generan patrones iniciales de parches circulares de radio R . A medida que los depredadores consumen estos parches, dejan “agujeros” dentro de ellos, los cuales pueden re-

generarse con el paso del tiempo. Sin embargo, los parches nunca podrán crecer más que su tamaño original. En este sentido estamos incorporando una capacidad máxima del sistema.

Además, dado que estamos interesados en las condiciones óptimas para la subsistencia del depredador, deliberadamente se buscan condiciones para las cuales en el escenario de campo medio ($\beta \rightarrow 1$) haya extinción del depredador. Esto se puede buscar analíticamente a través de la ecuación de evolución del depredador:

$$\dot{a} = \lambda a(t)b(t) - \mu a(t) \quad (3.1)$$

Para que haya extinción del depredador, imponemos $\dot{a} < 0$, lo que implica

$$\lambda a(t)b(t) - \mu a(t) < 0 \rightarrow b(t) < \frac{\mu}{\lambda} \quad (3.2)$$

Esto representa el hecho obvio de que cuando la presa está bajo cierto umbral, entonces el depredador no es capaz de autosustentarse y comienza a decrecer. En el modelo original de LV, una vez que el depredador disminuye, esto permite que la presa vuelva a crecer, y cuando ésta supera el umbral de densidad de $\frac{\mu}{\lambda}$, la densidad del depredador comienza a aumentar. Sin embargo, dado que estamos interesados en casos de densidades bajas de presas, como se mencionó anteriormente, forzamos esta condición a través de una capacidad máxima K . Vemos que si hacemos $K < \frac{\mu}{\lambda}$ entonces la presa nunca alcanzará el umbral necesario para que la densidad de depredador pueda volver a crecer. De hecho, esto se ve claramente en los puntos de equilibrio de la ecuación 3.2, a decir, los puntos $a^* = 0$ y $b^* = \frac{\mu}{\lambda}$. Dado que el segundo punto es imposible de alcanzar si es que $K < \frac{\mu}{\lambda}$, el único punto de equilibrio será la extinción del depredador. Cabe destacar que esto es para el escenario de campo medio, pero no implica para nada la extinción del depredador en otros escenarios; de hecho, veremos más adelante que las oscilaciones incluso pueden subsistir en otros casos.

3.3. La interacción presa depredador y la reproducción en el depredador

Un problema común en estos modelos es el de la doble ocupación de sitios. Para evitar esto, se escoge $\lambda = 1$, de manera que siempre que un depredador haga un vuelo y caiga en un sitio donde hay presa, éste la consume, evitando así que el sitio esté ocupado a la vez por la presa y por el depredador. Además, a partir del consumo, el depredador genera descendencia. En el *LLVM* el nuevo individuo se genera en un sitio vecino, lo cual no es problema cuando las presas se distribuyen aleatoriamente. Sin embargo, cuando hay una estructura espacial de la presa, como lo son los parches, hay un problema con este tipo de dinámica. Para ilustrar este problema, supongamos que un depredador realiza un vuelo y cae en el centro de un parche de recurso. El problema es que, si bien está en un ambiente muy favorable, no hay sitios vacíos en donde se ubique el nuevo individuo, pues todos están ocupados por presa (el modelo original sitúa el nuevo

individuo sólo si encuentra un sitio vacío). La modificación propuesta para este caso es que el individuo nuevo ocupa el mismo lugar que el antiguo. Así, en ese paso están ocupando el mismo sitio, pero al siguiente padre e hijo irán a sitios distintos. Un ejemplo se muestra en la figura 3.2.

3.4. Parámetros del sistema

Dada la gran cantidad de variables del modelo, se hacen las suposiciones anteriores de manera de estandarizar el procedimiento, y no tener que variar cada parámetro del modelo de manera de corroborar la hipótesis. A continuación se detallan las variables que se fijan, justificado por la discusión anterior.

- Condiciones iniciales: Los puntos de equilibrio pueden ser o bien nodos estables o focos estables. Esto quiere decir que las condiciones iniciales no influyen en la dinámica (a menos que hubiesen 2 puntos de equilibrio estables distintos, pero no es el caso), ya que siempre el sistema evoluciona hacia el mismo punto.
- Se fija $\lambda = 1$, de manera que el depredador, siempre que encuentre a una presa, la consume.
- Se fija $K = \frac{\mu}{2\lambda} = \frac{\mu}{2}$ de manera de forzar la extinción de la presa en el escenario de campo medio.
- El radio R de los parches queda determinado por la densidad máxima de presa K y el número de parches n (en las simulaciones se fija $n = 20$ parches):

$$\frac{n\pi R^2}{L^2} = K = \frac{\mu}{2} \rightarrow R = \sqrt{\frac{\mu}{2n\pi}} L \quad (3.3)$$

en donde la malla es de $L \times L$.

De esta manera, los parámetros a variar del modelo son β_d , μ y σ .

3.5. Simulaciones

Recordemos algunas definiciones. Tenemos que n_j^α , con $\alpha = \{A, B\}$, denota la ocupación de presa o depredador en el sitio de posición $\mathbf{j} = (x, y)$. En el caso de la presa tenemos que n_j^B puede tomar los valores cero o uno, mientras que n_j^A puede ser cero, uno o incluso dos, en el caso de que haya reproducción, ya que ambos depredadores en ese momento se encuentran en el mismo sitio. Recordamos que no puede haber ocupación simultánea de presa y depredador, lo que se puede escribir como $n_j^A * n_j^B = 0 \quad \forall \mathbf{j}$. Dado esto, a continuación se detalla el algoritmo de las simulaciones, implementado en el orden siguiente:

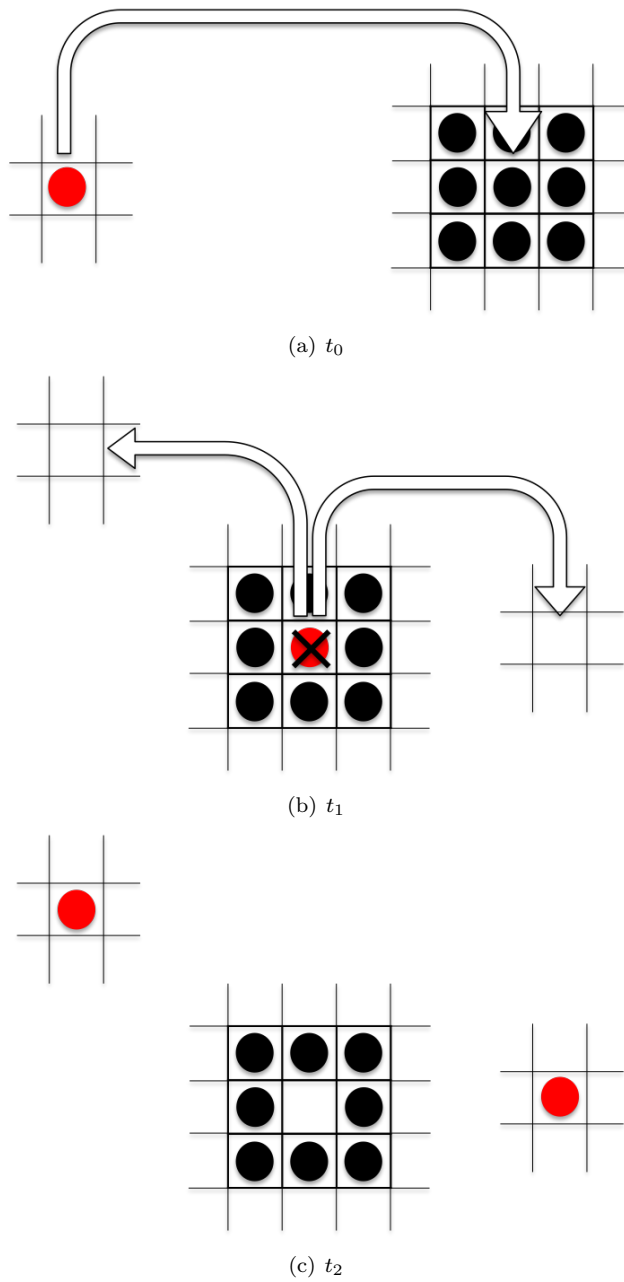


Figura 3.2: Ilustración de cómo se implementa la interacción presa-depredador. Inicialmente (t_0) el depredador (círculo rojo) realiza un vuelo, y llega a un sitio en donde hay una presa (círculo negro), pero cuyo vecindario también está repleto de presas. Esto sería un problema para las simulaciones usadas en *LLVM*, debido a que no hay lugar para situar el nuevo individuo. En cambio, en el modelo presentado lo que sucede es que el depredador consume la presa del sitio en donde cae, y genera un descendiente en ese mismo sitio, es decir hay doble ocupación (círculo rojo con cruz negra en t_1). Al siguiente paso (t_2), cada depredador migrará a nuevos sitios, y el sitio en donde estaban queda vacío.

- Se elige de manera aleatoria un sitio con posición \mathbf{j} en la malla, y se genera un número aleatorio (NA) con distribución uniforme entre cero y uno. Este número tiene como objetivo determinar cuál de las tres reacciones posibles ocurrirá, lo que lleva a los siguientes pasos:
 - Si $0 \leq NA < \frac{1}{3}$ y $n_{\mathbf{j}}^A = 1$:
con probabilidad μ se hace $n_{\mathbf{j}}^A = 0$ (muerte del depredador)
 - Si $\frac{1}{3} \leq NA < \frac{2}{3}$ y $n_{\mathbf{j}}^A = 1$:
se genera un número aleatorio l , con distribución de Lévy de parámetro β_d (más adelante se explica cómo se generan números aleatorios que sigan esta distribución) y un número aleatorio θ con distribución $\theta \sim U(0, 2\pi)$. Se define el sitio vecino como aquel que se encuentra en la posición $\mathbf{j}' = (x', y')$ tal que $x' = x + \lfloor l \cos(\theta) \rfloor$ y $y' = y + \lfloor l \sin(\theta) \rfloor$, en donde $\lfloor \bullet \rfloor$ corresponde a la función piso. Luego pueden ocurrir 3 casos, dependiendo de la ocupación del sitio \mathbf{j}' :
 - a) Si $n_{\mathbf{j}'}^A = 1$ o $n_{\mathbf{j}'}^A = 2$, entonces no ocurre nada (pues el sitio \mathbf{j}' está ocupado por otro depredador).
 - b) Si $n_{\mathbf{j}'}^B = 1 \rightarrow$ se hace $n_{\mathbf{j}'}^A = 2$, $n_{\mathbf{j}'}^B = 0$ y $n_{\mathbf{j}}^A = 0$ (el depredador consume la presa en \mathbf{j}' y se reproduce en el mismo sitio).
 - c) Si $n_{\mathbf{j}'}^B = 0$ y $n_{\mathbf{j}'}^A = 0 \rightarrow$ se hace $n_{\mathbf{j}'}^A = 1$ y $n_{\mathbf{j}}^A = 0$ (el depredador sólo se mueve del sitio \mathbf{j} al sitio \mathbf{j}' , dado que el último estaba vacío)
 - Si $\frac{2}{3} \leq NA < 1$ y $n_{\mathbf{j}}^B = 1$:
se genera un número aleatorio l , con distribución de Lévy de parámetro β_p y un número aleatorio θ con distribución $\theta \sim U(0, 2\pi)$. Luego, se define el sitio vecino de igual manera que para el paso anterior. Si $n_{\mathbf{j}'}^A = 0$ y $n_{\mathbf{j}'}^B = 0$ y \mathbf{j}' pertenece al mismo parche que $\mathbf{j} \rightarrow$ se hace $n_{\mathbf{j}'}^B = 1$ (la presa genera otro individuo en el sitio \mathbf{j}'). En cualquier otro caso, no ocurre nada.

Un paso de Montecarlo corresponde a la realización de $L \times L$ veces los pasos anteriores, de manera que, en promedio, cada sitio de la malla es escogido una vez.

Para generar números aleatorios con distribución de Lévy, se busca una relación a partir de números aleatorios uniformemente distribuidos. Queremos que las variables sigan la distribución:

$$P(l) = \frac{l^{-\beta}}{\int_{l_0}^{\infty} dl' l'^{-\beta_d}} = \frac{\beta - 1}{l_0^{1-\beta}} l^{-\beta} \quad (3.4)$$

Sea $D(l)$ la función de distribución acumulada de l . Entonces:

$$D(l) \equiv \int_{l_0}^l dl' P(l) = \frac{\beta - 1}{l_0^{1-\beta}} \int_{l_0}^l dl' l'^{-\beta} = \frac{1}{l_0^{1-\beta}} [l_0^{1-\beta} - l^{1-\beta}] \quad (3.5)$$

Ahora, sea y una variable aleatoria tal que $y \sim U(0, 1)$. Si igualamos $D(l) = y$, podemos despejar l , obteniendo:

$$l = l_0(1 - y)^{\frac{1}{1-\beta}} \quad (3.6)$$

Capítulo 4

Resultados

Primero se mostrará cómo este modelo, en los valores extremos de β_d , es capaz de reproducir por un lado la dinámica de campo medio (ecuaciones de Lotka-Volterra) y ,por el otro, lo obtenido en *LLVM*. Después se mostrará que los valores intermedios de β_d maximizan la probabilidad de supervivencia del conjunto presa-depredador.

4.1. Campo medio

El primer caso a analizar será cuando se tienen parches con una capacidad máxima $K = \frac{\mu}{2}$ y el depredador se mueve con $\beta_d \rightarrow 1$. La presa, en cambio, crece localmente ($\beta_p \rightarrow 3$), por lo que la ecuación 2.36 no se cumple. Sin embargo, la primera de estas ecuaciones (2.35) sí se cumple debido al movimiento balístico del depredador. Analíticamente, si asumimos campo medio, tenemos la siguiente desigualdad:

$$\dot{a}(t) = a(t)b(t) - \mu a(t) \leq \frac{\mu}{2}a(t) - \mu a(t) = -\frac{\mu}{2}a(t) \quad (4.1)$$

ya que $b(t) \leq K = \frac{\mu}{2}$. Por lo tanto:

$$\dot{a}(t) \leq -\frac{\mu}{2}a(t) \quad (4.2)$$

lo que implica

$$a(t) \leq Ce^{-\frac{\mu}{2}t} \quad (4.3)$$

es decir, $a(t)$ está acotada por una exponencial; tiene que decaer exponencialmente (o más rápido), hasta que el depredador desaparece. Esto se corrobora con lo obtenido del modelo (ver figura 4.1).

Podemos también relajar la condición de la capacidad máxima y el crecimiento local de la presa (es decir, hacemos $\beta_p \rightarrow 1$), aunque con esto perdemos la estructura espacial de parches. Lo hacemos para mostrar la correspondencia

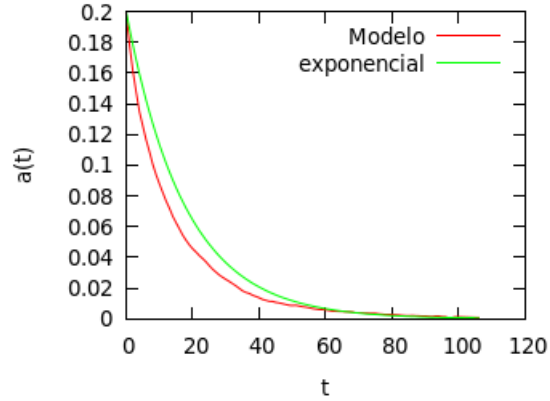


Figura 4.1: Densidad de presa para el caso $\beta \rightarrow 1$, con $\mu = 0,34$. Vemos que decae más rápido que $e^{-\frac{\mu}{2}t}$ (curva verde), debido a que $b(t) < K = \frac{\mu}{2}$. Sin embargo, cuando el tiempo ya transcurrió lo suficiente y $a(t) \ll 1$, la presa vuelve a crecer, entonces $b(t) \approx \frac{\mu}{2}$ y ambas curvas se aproximan.

exacta entre este modelo y las ecuaciones generales de Lotka-Volterra. Ahora tenemos tanto al depredador como a la presa dispersándose de forma balística (aunque el depredador lo hace explícitamente en su movimiento, mientras que la presa lo hace mediante la dispersión de su descendencia). Entonces la dinámica del sistema debiera regirse por el sistema de ecuaciones 2.35 y 2.36 con $K = 1$. Dado que impusimos $\lambda = 1$ tendremos que siempre se cumplirá $\mu \leq \lambda$. Entonces, como se mostró en el análisis de estabilidad, el punto de equilibrio corresponderá a un foco estable o a un nodo estable, dependiendo de los parámetros. En la figura 4.2 se puede ver la correspondencia entre el modelo y lo predicho por las ecuaciones de campo medio.

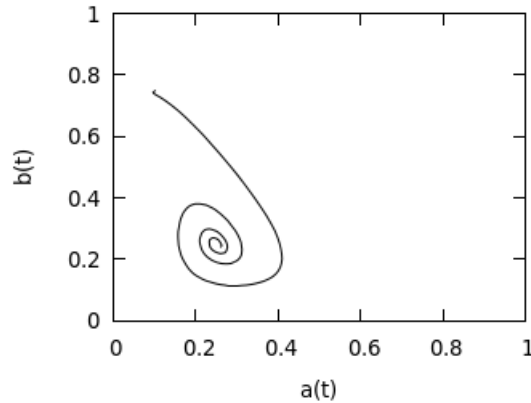


Figura 4.2: Evolución temporal de la densidad de depredador versus la de presas. Se usaron los mismos parámetros que los de la figura 2.5 (el punto crítico es un foco estable), para recalcar cómo el modelo converge a las ecuaciones de Lotka-Volterra cuando hay movimiento balístico tanto de presa como depredador. Por ser un modelo estocástico, hay fluctuaciones con respecto al diagrama fase de la figura 2.5. Sin embargo, estas fluctuaciones tienden a cero cuando la malla es suficientemente grande (en este caso se tiene $L=600$).

4.2. Obtención de *LLVM* en el límite browniano

Ahora vamos al otro extremo, en donde el depredador sigue una caminata browniana ($\beta \rightarrow 3$), es decir, se mueve casi completamente a primeros vecinos. Si es que no imponemos la restricción de tener parches con capacidad máxima, es de esperar que se obtenga lo mismo que en *LLVM*. Como se muestra en la figura 4.3, esto es exactamente lo que sucede. Se observan, para ciertos valores de los parámetros, los llamados frentes de “persecución y evasión” que generan una dinámica muy rica en el sistema. Se generan inicialmente anillos de presa que crecen, seguidos por anillos de depredadores, los cuales, al depredar, van dejando sitios vacíos, los cuales pueden ser nuevamente visitados por otros anillos de presa, generando así una dinámica cíclica. Es importante recalcar como van avanzando estos frentes de depredador, pues van depredando todo en su camino, lo cual es fundamental si se compara con un depredador que realiza vuelos de Lévy, el cual, en contraste al browniano, va dejando sitios sin consumir.

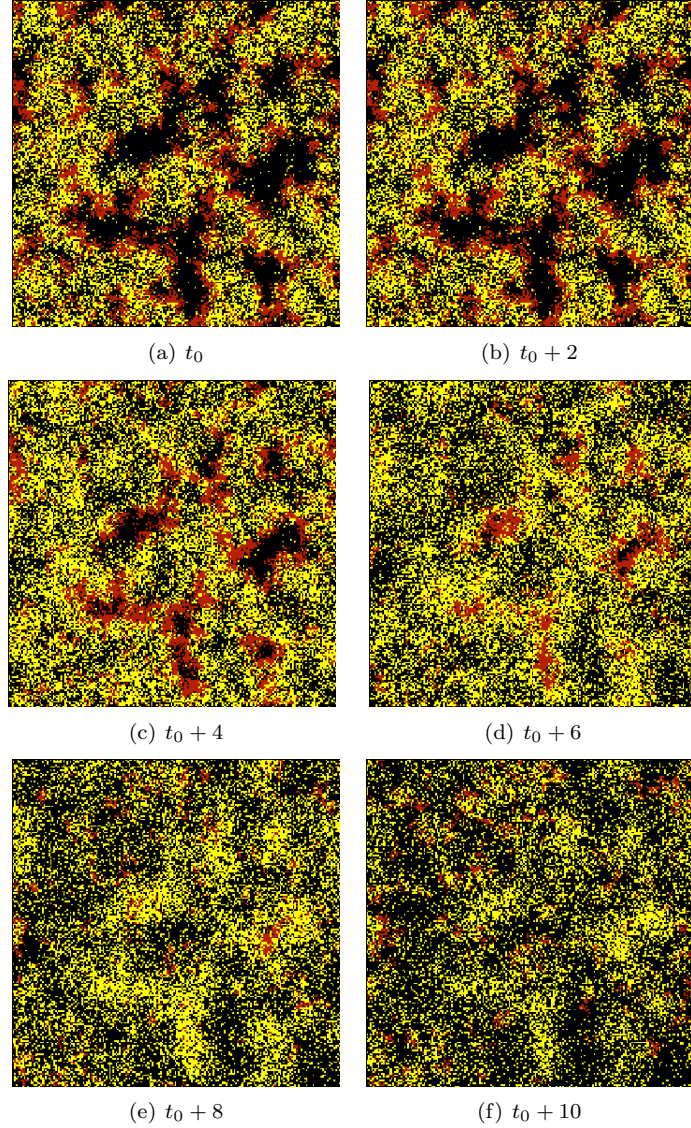


Figura 4.3: Evolución temporal del modelo cuando $\beta_d \rightarrow 3$ (con $\mu = 0,08$, $\sigma = 0,72$ y $L = 200$) a partir de un tiempo arbitrario t_0 . Se ven claramente los frentes de presas (en rojo) que escapan de frentes de depredadores (en amarillo). Las presas se ven encerradas por estos anillos de depredador y disminuyen su densidad, lo que produce una disminución en la densidad de depredador, por lo que vuelven a aparecer nuevos frentes de presa, y la dinámica se vuelve a repetir. Así aparecen oscilaciones erráticas, ya no regulares como en el caso de Lotka Volterra.

Ahora veamos qué sucede cuando se agrega la restricción de parches con

capacidad máxima de crecimiento. Sorprendentemente, hay una diferencia fundamental con el caso de campo medio. Como dijimos, en éste último la extinción del depredador es inevitable (de hecho, es la condición que se impone). Sin embargo, cuando el depredador se mueve localmente, vemos que es capaz de sobrevivir. De hecho, vuelven a aparecer oscilaciones del tipo Lotka-Volterra (ver figura 4.4).

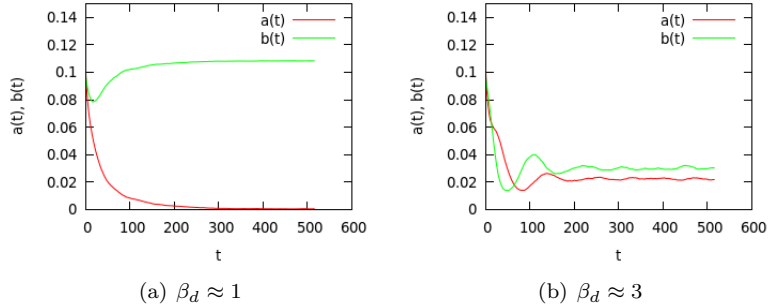


Figura 4.4: Comparación del escenario balístico con el browniano. Vemos claramente que en el primero el depredador se extingue. De hecho no hay oscilaciones y la densidad decae monótonamente. En cambio, cuando $\beta \approx 3$ aparecen oscilaciones del tipo Lotka-Volterra, y se llega a un estado estacionario, pues en este caso el punto de equilibrio es un foco estable ($\mu = 0,22$, $\sigma = 0,48$, $L=500$)

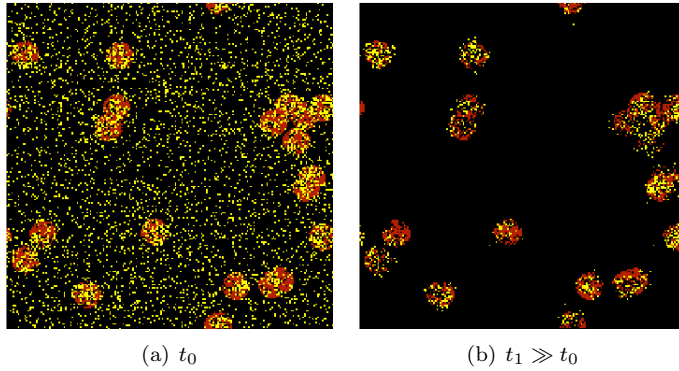


Figura 4.5: Retratos del sistema en su configuración inicial (t_0) y la que se obtiene para tiempos grandes ($t_1 \gg t_0$). Se puede ver cómo los depredadores se agrupan en torno a los parches. Sin embargo, podemos ver la amenaza de que los parches se sobreexploten; por ejemplo, en la imagen de la derecha, se ve que hay algunos que casi desaparecen (ver parches del centro a la derecha). Si llegasen a desaparecer, ya no podrán volver a regenerarse (los valores de los parámetros son los mismos que en la figura 4.4).

Como se aprecia en la figura 4.5, los depredadores se localizan en torno a los parches. Esto sucede porque, si bien son caminantes “ciegos”, cuando llegan a un ambiente favorable se reproducen, y entonces es más probable encontrar un depredador en donde hay parches. Es por esto que el depredador sobrevive. En contraste, en el límite balístico, el depredador no es capaz de sacar provecho cuando se encuentra en un ambiente favorable; podríamos decir que es aún más ciego.

Sin embargo, esta ventaja del caminante browniano por sobre el balístico puede significar una amenaza para sí mismo, pues en cierto sentido este caminante es muy “codicioso”, y cuando está en un ambiente favorable (parche) puede sobreexplotarlo y acabar con el recurso. Así, el caminante iría dejando agujeros en su camino, marcas que son irreversibles (si un parche desaparece por completo, no puede volver a crecer). Esto es particularmente importante cuando la densidad o la capacidad de recuperación del recurso es baja (valores pequeños de σ).

4.3. Extinción del depredador y de la presa

Los resultados se enfocan en ilustrar lo descrito anteriormente. Específicamente, nos preguntamos bajo qué condiciones los agujeros que deja el caminante browniano son perjudiciales para su supervivencia. Distintas condiciones quedan determinadas por distintos valores de μ y σ . Valores pequeños de σ representan presas con poca capacidad de crecimiento, lo que se refleja en una baja densidad de depredador, en correspondencia con lo que indica el análisis de campo medio (pues en ese caso $a^* \rightarrow 0$ cuando $\sigma \rightarrow 0$). Análogamente, valores pequeños de μ representan depredadores que sobreviven largos tiempos, lo que significa una disminución de la presa, nuevamente en correspondencia con campo medio ($b^* \rightarrow 0$ cuando $\mu \rightarrow 0$).

Lo anterior nos da un pie para ilustrar un primer resultado importante: ahora no sólo hay extinción del depredador, sino que es posible que la presa se extinga por sobreexplotación - aunque, obviamente, esto causará la posterior extinción del depredador. Esto se ilustra en la figura 4.6, en donde se ve cómo los parches no son capaces de aguantar la invasión descontrolada de depredadores “codiciosos”.

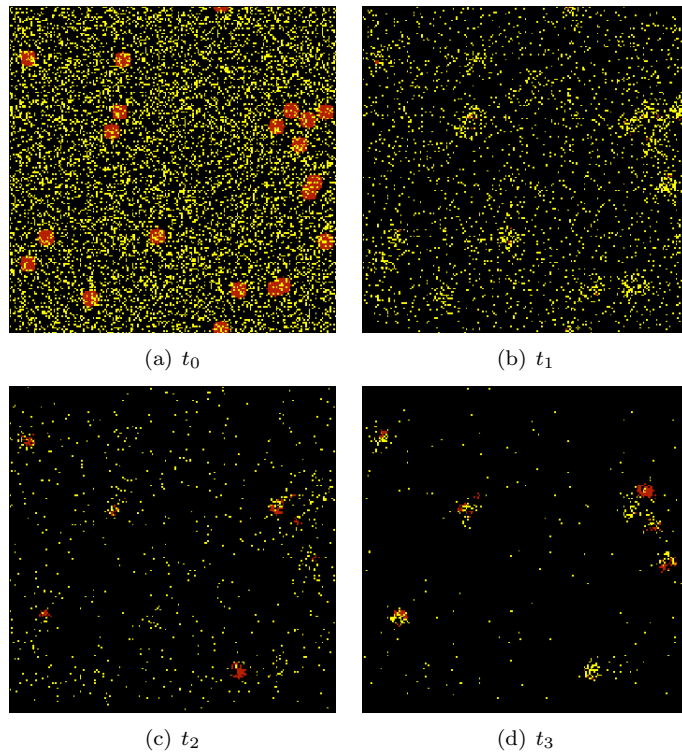


Figura 4.6: Típica evolución del sistema para valores pequeños de μ (en este caso $\mu = 0,08$ y $\sigma = 0,5$). Se aprecia como inicialmente los depredadores se localizan en torno a los parches y causan la desaparición de algunos de ellos. Unos cuantos parches son capaces de sobrevivir y vuelven a crecer, pero sin embargo, vuelven a ser invadidos por otros depredadores que han sobrevivido. Así, el destino de este sistema es la extinción de la presa y, consecuentemente, del depredador.

Este fenómeno no ocurre en los modelos anteriores. Como se vio, en las ecuaciones de Lotka-Volterra el único punto absorbente en donde ocurre extinción es en la extinción del depredador. La densidad de presa puede decrecer cuanto uno quiera, pero nunca hacerse cero. Esto es debido a que son ecuaciones continuas. Tampoco hay extinción de la presa en *LLVM*. De hecho, como relatan los autores, la transición a la extinción del depredador es en presencia de una alta densidad de presa, literalmente pocos depredadores en un mar de presas. El hecho de incorporar parches con capacidad máxima en nuestro modelo es lo que permite la aparición de este nuevo fenómeno.

Esto muestra que puede ser mejor para la supervivencia del mismo depredador que éste no sea tan codicioso, es decir, que podría ser mejor que dejase recursos en el camino, de forma de no sobreexplotar el recurso para que se pueda recuperar.

4.4. Análisis del caso browniano

Dado lo anterior, es necesario ver bajo qué condiciones el movimiento browniano sobreexplota los parches, de manera que es perjudicial para su supervivencia a largo plazo. Se propone como medida directa de esto la probabilidad de supervivencia del depredador en el tiempo t , $P_s(t)$.

Como ya hemos detallado, el parámetro de control es β_d , y su variación produce grandes diferencias en la dinámica. Sin embargo, hay parámetros adicionales del modelo que tienen que ver con las características de los individuos, a decir, μ y σ . Para ser contundentes en el planteamiento de la hipótesis, es necesario ver el fenómeno para todo el rango de estas variables.

En primer lugar, sabemos que habrá extinción del depredador para $\beta \rightarrow 1$, ya que es la condición que hemos impuesto. En el otro extremo, cuando el caminante es browniano, puede haber dos casos. Primero, puede haber extinción del depredador cuando éstos no son capaces de sobrevivir debido a escasez de recursos ($\sigma \ll 1$) o a una alta tasa de muerte ($\mu \approx 1$). Por otro lado, puede haber extinción del recurso cuando la tasa de muerte es muy baja ($\mu \ll 1$) y hay sobreexplotación.

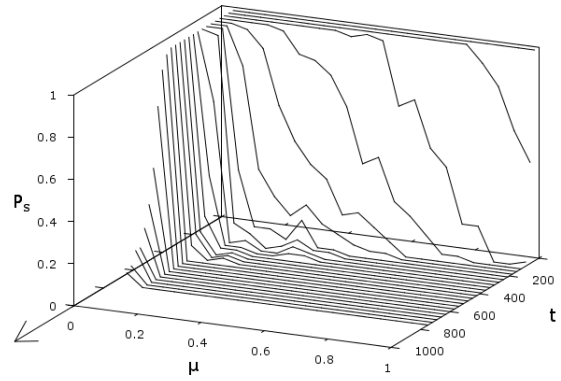


Figura 4.7: Evolución temporal de P_s para distintos valores de μ para una baja capacidad de crecimiento del recurso ($\sigma = 0,05$). Se puede apreciar para tiempos cortos que los únicos valores para los que hay supervivencia es para $\mu \ll 1$. Esto corresponde a los depredadores que tienen vidas medias muy altas. Sin embargo, estos depredadores tampoco son capaces de sobrevivir a largo plazo, debido a que el recurso no es capaz de restituirse (los parches desaparecen para siempre). Básicamente, el depredador inicialmente sobreexplota el recurso y luego está destinado a desaparecer en un decaimiento parecido al exponencial, puesto que la presa es muy escasa.

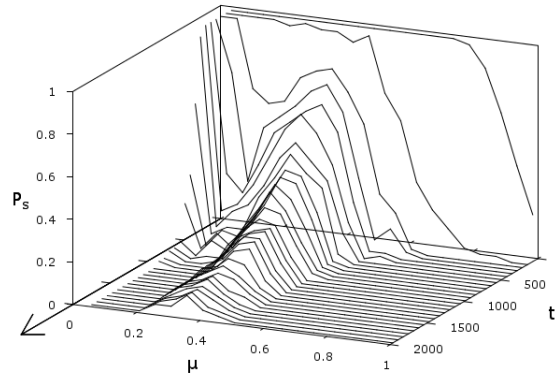


Figura 4.8: Evolución temporal de P_s para distintos valores de μ para una baja capacidad de crecimiento del recurso, aunque mayor que en la figura anterior ($\sigma = 0,1$). En este caso vemos que los valores intermedios de μ son los que maximizan P_s , ya que valores bajos causan sobreexplotación del recurso y valores altos generan la rápida desaparición del depredador. No obstante esto, incluso para los valores óptimos de μ hay extinción de la presa. El mayor tiempo de supervivencia para estos valores es debido a que algunos parches pueden alcanzar a regenerar antes de que hayan muerto todos los depredadores, y de esta manera los depredadores pueden volver a invadir ese parche, probablemente ocasionando esta vez sí la sobreexplotación.

En las figuras 4.7 y 4.8 se ve como evoluciona la probabilidad de supervivencia P_s en función de μ para el caso browniano, cuando hay escasez de recursos debido a una baja tasa de crecimiento del recurso. Para valores muy bajos de σ (figura 4.7) los depredadores mueren rápidamente; los que son capaces de durar más, son los con menor μ , simplemente porque tienen un mayor tiempo de vida media ($\frac{1}{\mu}$). Para valores más altos de σ , pero aún pequeños (figura 4.8), P_s es máxima para valores intermedios de μ , ya que valores bajos causan sobreexplotación del recurso y valores altos generan la rápida desaparición del depredador. Para estos valores intermedios, los depredadores son capaces de sobrevivir cierto tiempo debido a que algunos parches pueden alcanzar a regenerar antes de que hayan muerto todos los depredadores, y de esta manera pueden volver a invadir ese parche. Sin embargo, difícilmente los caminantes brownianos serán capaces de viajar a otro parche, y quedarán confinados a este parche, en donde posteriormente desaparecerán por sobreexplotación (ver como ejemplo figura 4.6). Esto, entonces, sólo dilata el tiempo de extinción del depredador, ya que los depredadores de cada parche van desapareciendo paulatinamente, en vez de hacerlo en forma simultánea, como sucede para valores muy bajos de μ . Esta extinción paulatina se ve marcada por pseudo oscilaciones en las densidades, las cuales no oscilan en torno a un punto fijo. Esto es porque las oscilaciones corresponden

a la suma de las oscilaciones individuales dadas en cada parche. A medida que los depredadores de cada parche van desapareciendo, hay oscilaciones cada vez de menos parches, mientras que los otros parches crecen hasta su capacidad máxima y se quedan ahí. Finalmente, todos los depredadores han desaparecido, y los parches que quedan (los que no desaparecieron por sobreexplotación) recuperan su capacidad máxima (ver figura 4.9). Para valores pequeños de μ la sobreexplotación se intensifica aún más, siendo más importante el hecho de que los parches puedan desaparecer para siempre. Para valores grandes de μ , por el otro lado, el factor de la muerte de los depredadores es el que se intensifica, y ya no hay sobreexplotación, pero sigue habiendo extinción.

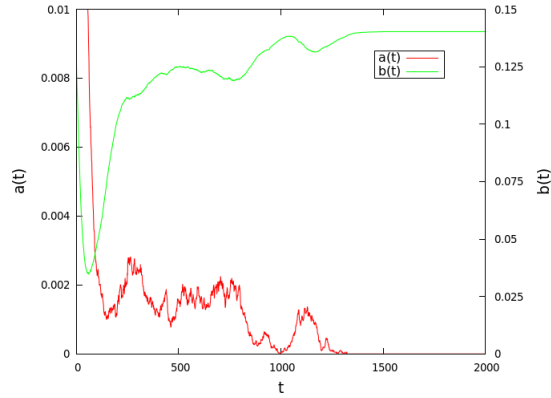


Figura 4.9: Evolución de las densidades de depredador $a(t)$ y presa $b(t)$ para una simulación con $\sigma = 0,1$ y $\mu = 0,33$, es decir, en el rango óptimo para la figura 4.8. Se destacan las pseudo oscilaciones. En el caso de la presa, se ve que la densidad tiene una tendencia al alza, debido a que cada vez hay más parches desocupados. Las oscilaciones del depredador están correlacionadas inversamente con las de la presa, y tiene una tendencia a la baja debido a la razón anterior. Las oscilaciones de $b(t)$ son mucho más suaves que las de $a(t)$, y es debido a que $a(t)$ oscila en valores mucho más pequeños, pues está cercano a la extinción (notar las diferentes escalas graficadas para cada uno).

Para valores aún más grandes de σ vemos que aparece un intervalo de valores de μ para los cuales no hay extinción, es decir $P_s = 1$ (figura 4.10). De hecho, para tiempos muy largos P_s parece llegar a un estado estacionario, indicando que el sistema permanecerá en ese estado (con coexistencia de presa y depredador) hasta el infinito (ver figura 4.11).

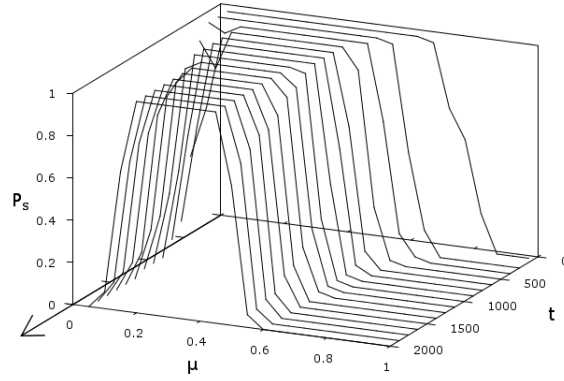


Figura 4.10: Evolución temporal de P_s para distintos valores de μ para una capacidad media de crecimiento, suficiente para evitar la extinción del depredador para algunos valores de μ ($\sigma = 0,2$ en este caso). Nuevamente vemos que valores intermedios de μ son los que maximizan P_s , ya que valores bajos causan sobreexplotación del recurso y valores altos generan la rápida desaparición del depredador. En este caso los parches son capaces de sustentar una población oscilante de depredadores, los cuales se localizan en torno de éste, y difícilmente migran a otro parche.

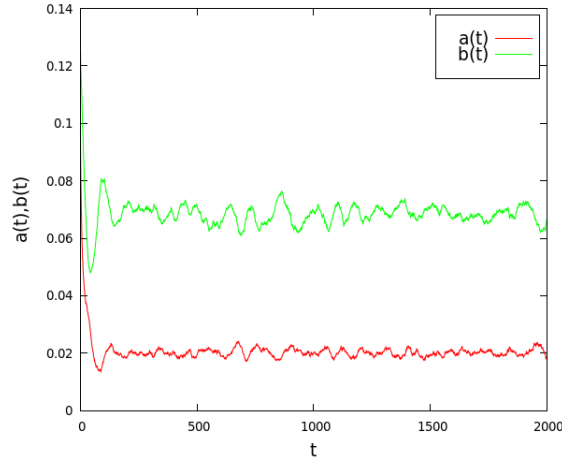


Figura 4.11: Evolución de las densidades de depredador $a(t)$ y presa $b(t)$ para una simulación con $\sigma = 0,4$ y $\mu = 0,33$, es decir, en el rango en donde $P_s = 1$ cuando $t \rightarrow \infty$. Se pueden apreciar las oscilaciones del sistema, que son producto de la suma de las oscilaciones locales de cada parche. En contraste a los casos anteriores, ahora hay un estado estacionario en donde el recurso tiene una suficiente capacidad de recuperación para que el ecosistema sobreviva.

De manera de condensar la información anterior, en la figura 4.12 se muestran distintos valores de P_s para tiempos largos y para distintos valores de σ . Se puede ver la gran sensibilidad que tiene P_s ante variaciones de μ , pues decae rápidamente a cero. También se ve que a medida que aumenta σ , crece el intervalo de μ para el cual $P_s = 1$, aunque llega a un valor límite cuando $\sigma \rightarrow 1$. Cuando esto sucede, se ve que hay supervivencia para el intervalo aproximado $0,1 < \mu < 0,7$. Este sería el máximo intervalo de supervivencia que se puede obtener en el caso browniano.

Es necesario aquí analizar más a fondo lo que sucede. En primer lugar, este es un modelo que requiere altos tiempos de cómputo, principalmente debido a que en cada paso hay que recorrer toda la malla, y además estamos obteniendo ensembles de estos pasos para poder obtener estadísticas. Por ejemplo, en la figura 4.12 se tiene $t = 2000$, lo que requiere alrededor de 6 horas de cómputo. Sin embargo, $t = 2000$ no parece ser suficiente, pues se observa que en muchos casos la presencia de depredadores en cada parche puede durar tiempos extremadamente largos, luego de los cuales hay extinción (se recuerda que estamos en el caso browniano, y se puede asumir que la probabilidad de los depredadores de pasar de un parche a otro es tan baja, que la evolución de cada parche se puede tomar de forma independiente). Sin embargo, para $t = 2000$ esto no se ve. Puede suceder, de hecho, que en todos los parches menos en uno haya extinción, y P_s seguirá siendo distinto de cero. De hecho, esto tiene una fuerte implicación. Tomemos como ejemplo el caso de $\sigma = 0,2$ (curva verde de la figura 4.12). Vemos que cuando $\mu = 0,5$, P_s no es nula, pero tampoco igual a uno. Esto

quiere decir que en el ensamble de simulaciones, algunas veces hubo extinción en todos los parches, pero otras veces no. Las extinciones en cada parche se deben a que en algún momento la densidad del depredador creció tanto que dejó un agujero en ese parche, y luego esto perjudicó al mismo depredador, el cual se extinguió. Este fenómeno es independiente del tiempo, y tiene más que ver con la estocasticidad del modelo. Entonces, dado que, además, la evolución temporal de cada parche en el caso browniano es independiente de los otros parches, podemos conjeturar que si ocurrió extinción en un parche para un tiempo t^* , entonces, si esperamos el tiempo suficiente, en los otros parches también debiera ocurrir. Esto nos lleva a la conclusión de que P_s puede tomar sólo dos valores a largo plazo: cero o uno. Las marcadas pendientes de las curvas en la figura 4.12 lo hacen notar.

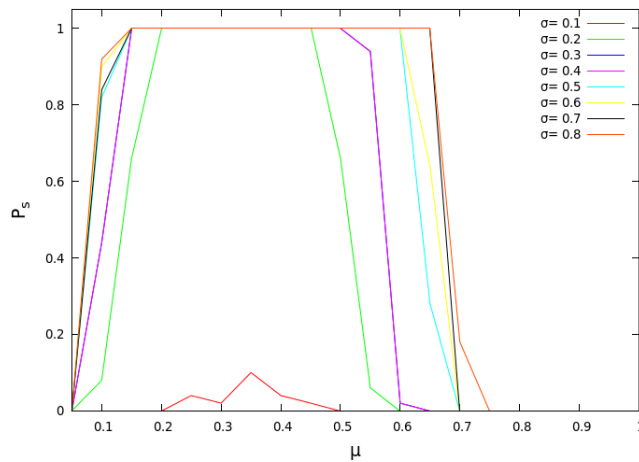


Figura 4.12: Distribución a tiempos largos de P_s , para distintos valores de σ y en función de μ .

Este sesgo no existirá cuando hayan vuelos de Lévy o movimiento balístico, pues en estos casos los depredadores sí son capaces de moverse de un parche a otro, por lo que no se puede pensar la dinámica de parche de manera independiente.

De esta manera, hay que pensar la gráfica mostrada en la figura 4.12 como una cota superior para P_s cuando el movimiento es balístico, pues para tiempos mayores será menor o igual a los valores mostrados. Esto nos indica que los valores de P_s están sobreestimados para el caso browniano. En la siguiente sección se volverá a este tema, y se mostrará que este hecho no influye en las conclusiones que se obtienen del modelo.

4.5. Comparación entre movimiento balístico, browniano y Lévy

El principal resultado obtenido es que, bajo ciertos escenarios, los vuelos de Lévy generan un óptimo, en el sentido de que P_s es mayor para valores de β en el intervalo $1 < \beta < 3$, es decir, es más probable la supervivencia del depredador cuando éste realiza vuelos de Lévy.

Cuando los depredadores se mueven de manera balística, diríamos que son completamente ciegos. Son caminantes puramente aleatorios que divagan por el ambiente y sólo son capaces de ver el recurso entre cada vuelo. Si hay recurso generan descendencia, pero inmediatamente un nuevo vuelo los lleva a un lugar elegido completamente al azar, y no se aprovechan las correlaciones espaciales del recurso.

Cuando el caminante es browniano, sucede completamente lo contrario. En este caso podríamos decir que, si bien las reglas de caminata son aleatorias (el caminante da el paso en cualquier dirección), hay un componente determinista si vemos a los depredadores como un conjunto, y no como un individuo. Este componente corresponde a la capacidad que tienen los depredadores de agruparse en torno a los lugares donde el recurso es abundante (los parches). Esto ocurre porque cuando hay recurso los depredadores generan descendientes en el lugar, los cuales también son caminantes brownianos, por lo que probablemente se queden “merodeando” en los alrededores. El costo de esto, como ya se ha dicho, es que se sobreexplota el recurso, lo cual es perjudicial a largo plazo. De esta manera, tenemos por un extremo caminantes “ciegos”, y por el otro caminantes “codiciosos”, el primero desaparece por su ineficiencia, y el segundo hace desaparecer al recurso y luego desaparece.

El vuelo de Lévy, siendo un punto medio entre ambos, permite la disminución de la presión sobre los recursos y, a la vez, un eficiente uso y aprovechamiento de ellos. Es, entonces, un óptimo en un sentido más amplio que el planteado por Viswanathan et al [72], pues toma en cuenta la dinámica de la presa y el depredador, y se sitúa en un punto que es conveniente para la supervivencia de ambos.

En la figura 4.13 se muestra un ejemplo de la evolución temporal de P_s para distintos valores de β_d , cuando la capacidad de recuperación del recurso y la tasa de muerte del depredador son bajas (bajo valor de σ y μ , respectivamente), mientras que en las figuras 4.14 y 4.15 se muestra la distribución P_s que se obtiene para tiempos grandes, haciendo notar una clara diferencia entre los regímenes browniano, de Lévy y balístico. Mientras que el caminante balístico se extingue en todos los escenarios, el caminante browniano se ve especialmente perjudicado cuando $\mu \ll 1$ y $\sigma \ll 1$.

4.5. COMPARACIÓN ENTRE MOVIMIENTO BALÍSTICO, BROWNIANO Y LÉVY51

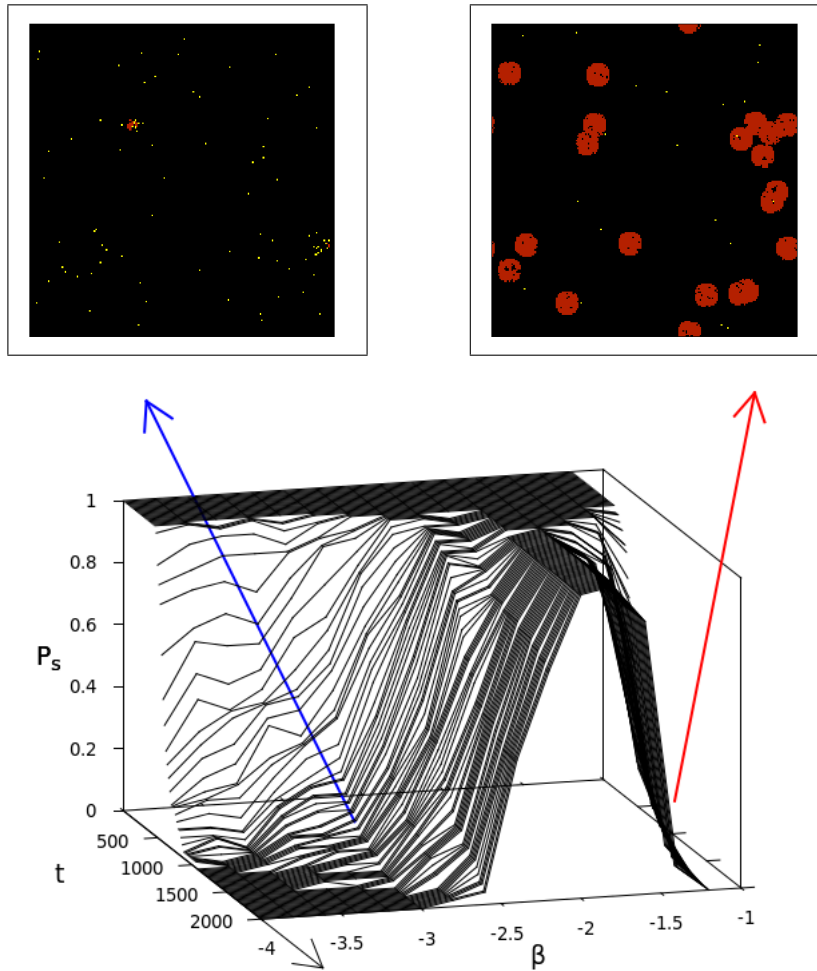


Figura 4.13: Evolución de la probabilidad de supervivencia P_s desde $t=0$ hasta $t=2000$ dependiendo de distintos valores de β , con $\sigma = 0,2$ y $\mu = 0,05$. El óptimo se sitúa en valores de $\beta \approx 2$, en correspondencia con los valores obtenidos en el forrajeo de distintas especies. Valores de $\beta > 2$ se asocian a la extinción de la presa, pues la sobreexplotación de los recursos juega un papel importante. Un ejemplo de esto se muestra en la imagen arriba a la izquierda. Se puede apreciar que los recursos han sido casi completamente depredados, y todos, menos 2 parches, han desaparecido para siempre. Valores de $\beta < 2$, en cambio, se asocian a la extinción del depredador, pues se tienen caminantes completamente aleatorios, sin capacidad de aprovechar la estructura de parches del recurso. En la imagen de arriba a la derecha se ve un ejemplo de esto. Podemos ver que los recursos están casi intactos, mientras que los depredadores se distribuyen al azar y han desaparecido casi por completo

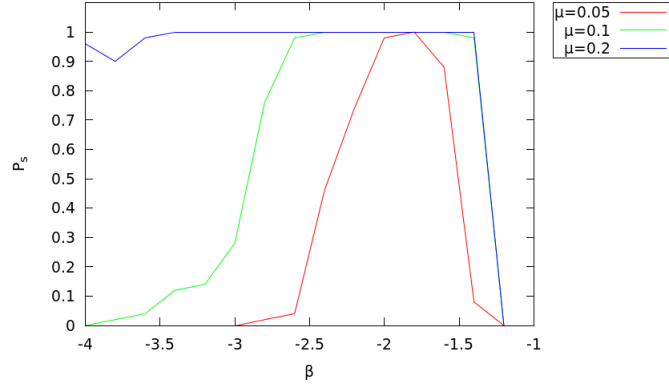


Figura 4.14: Probabilidad de supervivencia P_s para $t = 2000$ para $\sigma = 0,2$. Para valores de μ muy pequeños (curva roja) el óptimo se sitúa en valores $\beta \approx 2$, en correspondencia con los valores obtenidos en el forrajeo de distintas especies. Para valores mayores de μ , pero aún pequeños (curva verde), el óptimo aparece en todo el intervalo $1 < \beta < 3$, es decir, para vuelos de Lévy en general. Valores aún mayores de μ (curva azul) no muestran una ventaja significativa de Lévy frente al caminante browniano

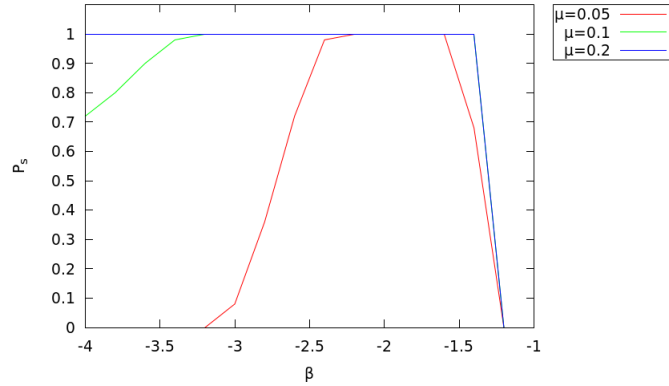


Figura 4.15: Probabilidad de supervivencia P_s para $t = 2000$ para $\sigma = 0,5$. Vemos que sigue existiendo una ventaja de los caminantes que realizan vuelos de Lévy sobre los brownianos, siempre y cuando μ sea pequeño (curva roja). El caso $\mu = 0,1$ (curva verde) merece especial atención, pues parecería que no existen diferencias significativas entre distintos valores de β . Sin embargo, lo que sucede es que el tiempo para el cual se muestran los resultados ($t = 2000$) no es lo suficientemente grande, es decir, la probabilidad mostrada no es estacionaria. Esto se ilustra con más detalle en la figura 4.16.

Hay que destacar casos como los obtenidos en la figura 4.16, en donde los

4.5. COMPARACIÓN ENTRE MOVIMIENTO BALÍSTICO, BROWNIANO Y LÉVY53

tiempos usados en la simulación no son suficientemente largos como para llegar a una distribución estacionaria de P_s . Ya se comentó, para el caso browniano en 4.4, que si P_s disminuye en el tiempo, entonces podemos conjeturar que para tiempos muy largos $P_s \rightarrow 0$, dada la independencia en la dinámica de cada parche. Sin embargo, cuando $\beta < 3$ el caminante es capaz de moverse entre distintos parches. Así, si hay extinción de depredadores en un parche, por ejemplo, esto no significa que ese parche quedará inactivo por siempre, pues otros depredadores podrán hacer un salto hacia él y “reactivarlo”. Este mezclado en el sistema garantiza que P_s no sea cero para tiempos largos y, entonces, cuando $t \rightarrow \infty$ el caminante de Lévy será aún más aventajado que el browniano.

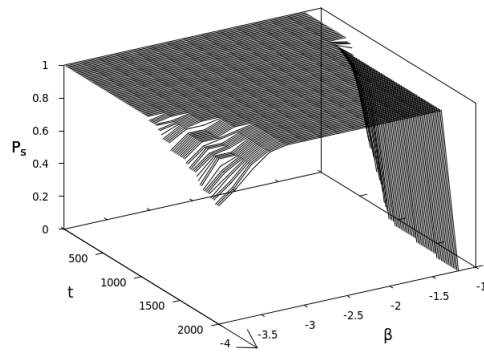


Figura 4.16: Evolución de la probabilidad de supervivencia P_s desde $t=0$ hasta $t=2000$ dependiendo de distintos valores de β . Se ilustra la importancia de tomar en cuenta tiempos más largos, ya que para $t = 1000$ y en el rango $\beta > 3$ (browniano), P_s claramente no ha llegado a un régimen estacionario. Esto implica que para tiempos suficientemente grandes podría haber mayores ventajas en los vuelos de Lévy, las cuales no se toman en cuenta aquí.

Capítulo 5

Conclusiones

Como se comenta al inicio de este trabajo, los vuelos de Lévy son un nuevo paradigma en la ecología y la física del forrajeo. Si bien se ha puesto en duda la precisión de los datos obtenidos en el movimiento de distintas especies, la evidencia indica que la teoría es robusta, y parece ser que en la actualidad la idea de los vuelos de Lévy ha madurado y superado los obstáculos y traspies que han aparecido, como lo hace toda buena teoría científica. No obstante, una cosa es observar un fenómeno y otra muy distinta es explicarlo. En este sentido, los vuelos de Lévy son una teoría "en pañales", sobre todo debido a la alta complejidad en los procesos que ocurren cuando un animal forrajea. Es necesario tomar en cuenta factores de variadas disciplinas, por lo que un enfoque más amplio es completamente necesario. Los procesos neuromotores y perceptivos que ocurren en el animal, los factores de interacción social y la influencia del ambiente son sólo algunos de los factores que convergen en el fenómeno del forrajeo, y ninguno puede ser obviado en una teoría que intente una explicación más profunda del fenómeno.

Una primera pista sobre la generalidad de las distribuciones de Lévy es que el teorema del límite central se puede extender para las variables aleatorias con varianza infinita, las cuales convergen a una distribución de Lévy. Esto nos habla de los vuelos de Lévy como un tipo de cuenca atractora, al igual que en el TLC normal la cuenca atractora es la distribución gaussiana. Sin embargo, esto sigue siendo insuficiente, pues los fenómenos reales contienen no linealidades e interacciones complejas que son las que realmente generan la aparición de estos patrones.

Pero los vuelos de Lévy parecen ser parte de un fenómeno más general. En este sentido conviene conectarlos con otros conceptos que se relacionan fuertemente, como lo son el ruido $\frac{1}{f}$ (o *pink noise*), la criticalidad autoorganizada, las transiciones de fase fuera del equilibrio, propiedades autosimilares, fractales, etcétera. El concepto que podría englobar de cierta manera a los anteriores (incluyendo los vuelos de Lévy) es el de leyes de potencia. Un decaimiento en leyes de potencia (de los cuales un ejemplo es la distribución de probabilidad de los vuelos de Lévy), parece ser una huella inequívoca en los procesos que hoy lla-

mamos complejos, en contraste a los decaimientos exponenciales, más comunes en la física de sistemas inertes. Las leyes de potencia no sólo aparecen en ámbitos de biología o ecología, sino que en procesos tan complejos como el lenguaje (Ley de Zipf), la distribución de los tamaños de las ciudades, la variación en los tonos o ritmos en la música o la distribución en las conexiones de las redes neuronales. Se puede ver fácilmente una relación entre todos estos fenómenos, y que de hecho es lo que los conecta con los vuelos de Lévy, y es la presencia en todos ellos de un conflicto entre 2 dinámicas, las cuales están representadas una por el orden y la otra por el desorden. En el caso de la música por ejemplo, se ha encontrado que sus patrones del tipo ruido $\frac{1}{f}$ se explican porque éste es el punto medio entre el *brown noise* (música predecible, muy ordenada; notar la analogía con el caminante browniano) y el *white noise* (música demasiado aleatoria, desordenada, un caminante "ciego"). En el caso de las redes neuronales, la distribución de la conectividad de los nodos es libre de escala (sigue una ley de potencias). Esta conformación ha demostrado ser óptima ya que está en el punto medio entre las redes completamente estructuradas -las cuales no son óptimas, pues presentan grandes distancias para ir desde un nodo a otro de la red - y las completamente desordenadas -las cuales, por el contrario, tienen como inconveniente que presentan una incapacidad de formar *clusters* o agrupaciones de nodos. Las redes libres de escala obtienen lo mejor de estos dos mundos. Se puede seguir con los ejemplos, pero la idea es hacer notar esta dualidad. En el caso de los vuelos de Lévy, ésta es clara. Por un lado se tiene la facilidad de recurrir a los recursos más cercanos, al entorno inmediato, sin necesidad de requerir un gasto energético excesivo. Por el otro, está la opción de ir a lugares lejanos, quizás en búsqueda de mejores condiciones (parches más abundantes), o simplemente para no sobreexplotar el entorno cercano.

En todos los ejemplos anteriores, entonces, aparece de manera fundamental la interacción con el ambiente y, más aún, el ambiente como algo dinámico que influye fuertemente en la dinámica del individuo. Así, el modelo propuesto en este trabajo es un marco de investigación apropiado, pues es capaz de presentar comportamiento bastante complejo, que es producto de la interacción entre presa y depredador.

Las ecuaciones de Lotka-Volterra no sólo constituyen un paradigma en ecología de poblaciones, sino que son el clásico ejemplo de un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales. A partir de estas ecuaciones se generaron una gran cantidad de modelos, los cuales mostraron propiedades bastante interesantes, como por ejemplo patrones espaciotemporales complejos, la aparición de frentes de evasión y persecución entre presa y depredador, presentar transiciones continuas desde una fase de coexistencia a una absorbente en donde el depredador desaparece, y también se mostró que los exponentes críticos en esta transición corresponden con los de la clase de universalidad de percolación directa. En estos trabajos, el paso desde estos modelos más "realistas" a las ecuaciones de Lotka-Volterra siempre ha sido con métodos que no tienen una justificación realista (por ejemplo, un mezclado suficientemente fuerte en el sistema [45]). En cambio, en este trabajo se propone el uso de un parámetro de control (β_d) que

es realista, pues corresponde a qué tan probable será dar vuelos largos en comparación a los vuelos cortos más comunes. Además, variando este parámetro de manera continua, podemos pasar desde las ecuaciones de Lotka Volterra a los modelos complejos del tipo *LLVM*.

Como resultado principal se ha obtenido que los vuelos de Lévy son óptimos de manera robusta cuando los recursos son limitados. En este modelo, los recursos limitados pueden ocurrir por dos causas: porque haya un crecimiento muy lento de recurso ($\sigma \ll 1$) o porque la tasa de muerte de los depredadores es muy baja, por lo que hay sobreexplotación del recurso ($\mu \ll 1$). El óptimo obtenido lo es en un sentido colectivo, pues cuando el depredador es muy codicioso sobreexplota los recursos, de manera que a largo plazo será perjudicial para sí mismo. Se abre así, la idea de pensar los vuelos de Lévy como un fenómeno que surge de forma colectiva, y los individuos adoptan esta estrategia no sólo para encontrar lo antes posible el recurso, sino que lo hacen tomando en cuenta el efecto que ellos mismos tienen sobre el recurso.

El modelo presentado, además, tiene la característica de ser un híbrido entre un caminante aleatorio y uno determinista, puesto que, si bien las reglas de movimiento son estocásticas, se incorpora una interacción determinista con el ambiente, mediante la cual los caminantes, de manera colectiva, son capaces de generar patrones espaciales complejos.

Dado que este trabajo es único, en el sentido de que es el primero en incorporar vuelos de Lévy en los modelos de Lotka Volterra, se abren nuevas posibilidades de investigación en este tipo de modelos. Específicamente, es necesario un análisis más fino sobre los rangos de μ y σ para los cuales los vuelos de Lévy representan un óptimo. También es necesario ver cuáles son los valores específicos de β que maximizan P_s en distintos escenarios, puesto que aquí sólo se ha mostrado que estos valores pertenecen al intervalo $[1, 3]$, pero no se dan los valores precisos.

Por último, se recalca la importancia de haber podido mostrar la optimalidad de los vuelos de Lévy a través de un modelo tan clásico como el de Lotka Volterra. Esto abre posibilidades no sólo en el ámbito del análisis e investigación, sino que en el campo pedagógico, pues el modelo de Lotka Volterra es ampliamente conocido y utilizado por ecólogos y biólogos, por lo que una introducción de los vuelos de Lévy a partir de este modelo se hace más simple y natural. Se puede, entonces, plantear la posibilidad de hacer converger un nuevo y un viejo paradigma de la ecología en un mismo marco teórico.

Bibliografía

- [1] Amaral, L. A. N., Cizeau, P., Gopikrishnan, P., et al. Econophysics: Can statistical physics contribute to the science of economics? *Computer Physics Communications* **122** 145–152 (1999)
- [2] Antal, T. & Droz, M. Phase transitions and oscillations in a lattice prey-predator model. *Phys. Rev. E* **63** 056119 (2001)
- [3] Atkinson, R. P. D., Rhodes, C. J. D., Macdonald, W., and Anderson, R. M. Scale-free Dynamics in the Movement Patterns of Jackals. *Oikos* **98** 134–140. (2002)
- [4] Baronchelli A. & Radicchi, F. Lévy flights in human behavior and cognition. *Chaos, Solitons and Fractals* **56** 101-105 (2013)
- [5] Bartumeus, F., Peters, F., Pueyo, S., Marras, C., and Catalan, J. Helical Lévy Walks: Adjusting Searching Statistics to Resource Availability in Microzooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**(22) 12771–12775. (2003)
- [6] Bartumeus, F., Da Luz, M. G. E., Viswanathan, G. M. & Catalan J. Animal search strategies: a quantitative random-walk analysis *Ecology* **86**, 3078 (2005)
- [7] Bartumeus, F. Behavioral intermittence, Lévy patterns, and randomness in animal movement. *Oikos* **118** 488-494 (2009)
- [8] ben-Avraham, D., and Havlin, S. Diffusion and Reactions in Fractals and Disordered Systems. *Cambridge University Press* Cambridge (2000)
- [9] Berryman A.A. *Population cycles* Oxford University Press, Oxford (2002)
- [10] Bouchaud, J.-P. & Georges, A. B. Anomalous diffusion in disordered media: statistical mechanisms, models and physical applications. *Phys. Rep.* **195** 127-293. (1990)
- [11] Boyd, I. L. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* **77** 426–434 (1996)

- [12] Boyer D, Miramontes O, Ramos-Fernández G. Evidence for biological Lévy flights stands. arXiv:0802.1762. (2008)
- [13] Boyer, D., Ramos-Fernández, G., Miramontes, O., Mateos, J. L., Cocho, G., Larralde, H., Ramos, H. & Rojas, F. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **273** 1743-1750 (2006)
- [14] Brown, C. T., Liebovitch, L. S. & Glendon, R. Lévy flights in dobe ju/hoansi foraging patterns. *Human Ecology* **35(1)** 129–138 (2007)
- [15] Cole, B. J. Fractal Time in Animal Behavior: The Movement Activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour* **50** 1317-1324. (1995)
- [16] de Jager, M., Weissing, F. J., Herman, P. M. J., Nolet, B. A. & van de Koppel, J. Lévy Walks Evolve Through Interaction Between Movement and Environmental Complexity. *Science* **332** 1551–1553 (2011)
- [17] Emlen, J. M. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist* **100** 611-617 (1966)
- [18] Enquist, B. J. & Niklas, K. J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* **410** 655–660. DOI:10.1038/35070500 (2001)
- [19] Fauchald, P. Foraging in a hierarchical patch system. *American Naturalist* **153** 603–613 (1999)
- [20] Fauchald, P., K. E. Erikstad, and H. Skarsfjord. Scale dependent predator-prey interactions in the marine ecosystem: hierarchical spatial distribution of murre and capelin in the Barents Sea. *Ecology* **81** 773–783 (2000)
- [21] Goel, N. S., Maitra, S. C. & Montroll, E. W. On the Volterra and Other Nonlinear Models of Interacting Populations. *Rev. Mod. Phys.* **43** 231 (1971)
- [22] González, M. C., Hidalgo, C. A. & Barabasi, A. L. Understanding individual human mobility patterns. *Nature* **453** 779–782 (2008)
- [23] Hamilton, W. J., Gilbert, W. M., Heppner, F. H., & Planck, R. J. Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmical animal movement to and from dispersal centers. *Ecology* **48** 825-833 (1967).
- [24] Hamilton, W. J. & Gilbert, W. M. Starling dispersal from a winter roost. *Ecology* **50** 886-898 (1969).
- [25] Haury, L. R., J. A. McGowan, and P. H. Wiebe. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. *Spatial pattern in plankton communities* Plenum, New York 277–327 (1978)

- [26] Hays, G. C., Bastian, T., Doyle, T. K., Fossette, S., Gleiss, A. C., Gravenor, M. B. et al. High activity and Lévy searches: jellyfish can search the water column like fish. *Proc. R. Soc. B* **279** 465–473 (2012)
- [27] Horn, D. J., Stairs, G. R., & Mitchell, R. D. *Analysis of Ecological Systems* Columbus: Ohio State University Press (1979).
- [28] Humphries, N. E. & Sims, D. W. Optimal foraging strategies: Lévy walks balance searching and patch exploitation under a very broad range of conditions. *Journal of Theoretical Biology* **358** 179–193 (2014)
- [29] Humphries, N. E. et al. Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature* **465** 1066–1069 (2010)
- [30] Kamil, A. C., Drebs, J. R., & Pulliam, H. R. *Foraging Behavior* New York: Plenum Press (1987)
- [31] Klafter, J., Shlesinger, F., Zumofen, G. Beyond Brownian motion. *Phys. Today* **49** 33–39 (1996).
- [32] Kolmogorov, A. N. Sulla Teoria di Volterra della Lotta per l'Esistenza. *Instituto Ital. Attuari* **7** 74–80 (1936)
- [33] Kolzsch, A., Alzate, A., Bartumeus, F., de Jager, M., Weerman, E. J., Hengeveld, G. M., Naguib, M., Nolet, B. A. & van de Koppel J. Experimental evidence for inherent Lévy search behaviour in foraging animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282** 20150424–20150424 (2015)
- [34] Kotliar, N. B. & Wiens, J. A. Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* **59** 2 253–260 (1990)
- [35] Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. En *Behavioural Ecology: An evolutionary Approach* ed. J. R. Krebs & N. B. Davies, Oxford: Blackwell 34–63 (1978).
- [36] Krebs, J. R., Kacelnik, A. & Taylor, P. Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature* **275** 27–31 (1978).
- [37] Lipowski, A. & Lipowska, D. Nonequilibrium phase transition in a lattice prey–predator system. *Physica A* 276:456 (2000)
- [38] Lotka, A. Analytic note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6** 410–415 (1920)
- [39] MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. On the optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100** 603–609 (1966)
- [40] Mandelbrot, B. B. *The Fractal Geometry of Nature*. San Francisco: Freeman. (1982)

- [41] Matsuda, H., Ogita, N., Sasaki, A. & Sato, K. Statistical Mechanics of Population: The Lattice Lotka-Volterra Model. *Prog. Theor. Phys.* **88** 1035 (1992)
- [42] Matsunaga, Y., Li, C.-B., & Komatsuzaki, T. Anomalous diffusion in folding dynamics of minimalist protein landscape. *Physical Review Letters* **99** 238103 (2007)
- [43] McKane A. J. & Newman T. J. Predator-prey cycles from resonant amplification of demographic stochasticity. *Phys. Rev. Lett.* **94** 218102. (2005)
- [44] Metzler, R. & Klafter, J. The random walk's guide to anomalous diffusion: a fractional dynamics approach *Physics Reports* **339** 1-77 (2000)
- [45] Mobilia M., Georgiev I.T., Tauber U.C. Phase transitions and spatio-temporal fluctuations in stochastic lattice Lotka-Volterra models. *Journal of Statistical Physics* **128** 447-483. (2007)
- [46] Mobilia, M., Georgiev, I. T. & Tauber, U. C. Fluctuations and correlations in lattice models for predator-prey interaction *Phys Rev E* **73** 040903 (2006)
- [47] Murphy, E. J., Morris, D. J., Watkins, J. L. & Priddle J. Scales of interaction between Antarctic krill and the environment. *Antarctic Ocean and resources variability* 120-130 (1988)
- [48] Murray J.D. *Mathematical Biology* Vols I and II. Springer-Verlag, New York (2002)
- [49] Neal D. *Introduction to Population Biology* Cambridge University Press, Cambridge (2004)
- [50] Niklas, K. J., Midgley, J. J. & Rand, R. H. Tree size frequency distributions, plant density, age and community disturbance. *Ecol. Lett.* **6** 405-411. DOI:10.1046/j.1461-0248.2003.00440.x (2003)
- [51] Okubo, A. & Levin, S. A. *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives* Springer (2000)
- [52] Pielou, E. C. *Mathematical Ecology* New York, London, Sydney, Toronto: J. Wiley & Sons (1977)
- [53] Ramos-Fernández, G., Mateos, J. L., Miramontes, O., Larralde, H., Cocho, G. & Ayala-Orozco, B. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **55** 223-230. (2004)
- [54] Renshaw E. *Modelling biological populations in space and time* Cambridge University Press, Cambridge (1991)
- [55] Reynolds, A. M. How many animals really do the Lévy walk? *Comentario. Ecology* **89** 2347- 2351 (2008)

- [56] Rhee, I., Shin, M., Hong, S., Lee, K. & Chong, S. On the Lévy walk nature of human mobility. *Proceedings of INFOCOM* Phoenix, AZ (2008)
- [57] Ritchie, M. E. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evolutionary Ecology* **12** 309–330 (1998)
- [58] Rose, G. A., & Leggett, W. C. The importance of scale to predator-prey spatial correlations: an example of atlantic fishes. *Ecology* **71** 33–43 (1990)
- [59] Russell, R. W., G. L. Hunt, K. O. Coyle, and R. T. Cooney. Foraging in a fractal environment: spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology* **7** 195–209 (1992)
- [60] Santos, M. C., Raposo, E. P., Viswanathan, G. M. & da Luz, M. G. E. Optimal random searches of revisitable targets: Crossover from superdiffusive to ballistic random walks. *Europhysics Letters* **67** 734-740 (2004)
- [61] Satulovsky, J.E. & Tomé, T. Spatial instabilities and local oscillations in a lattice gas Lotka-Volterra model. *J. Math. Biol.* **35** 344-358 (1997)
- [62] Shabunin, A. & Efimov, A. Lattice Lotka-Volterra model with long range mixing. *Eur. Phys. J. B* **65** 387-393 (2008)
- [63] Sigg, J., & Stolba, A. Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica* **36** 40–75 (1981)
- [64] Sims, D. W. et al. Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature* **451**, 1098 (2008)
- [65] Stephens, D. W., Brown, J. S. & Ydenberg, R. C. *Foraging: Behavior and Ecology* Chicago: University of Chicago Press (2007)
- [66] Tainaka K., Itoh Y. Topological Phase Transition in Biological Ecosystems. *Europhys. Lett.* **15** 399-404. (1991)
- [67] Tamura, K., Yusuf, Y., Hidaka, Y., & Kai, S. C. Nonlinear transport and anomalous Brownian motion in soft-mode turbulence. *Journal of the Physical Society of Japan* **70** 2805–2808 (2001)
- [68] Taylor, L. R., Woivod, I. P. & Perry, J. N. The density-dependence of spatial behavior and the rarity of randomness. *J. Animal Ecol.* **47** 383-406 (1978)
- [69] Tsonis, A. A., Hunt, A. G., & Elsner, J. B. On the relation between ENSO and global climate change. *Meteorology and Atmospheric Physics* **84** 229–242 (2003)
- [70] Turchin P. *Complex Population Dynamics* Princeton University Press, Princeton (2003)

- [71] Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Murphy, E. J., Prince, P. A., and Stanley, H. E. Lévy Flight Search Patterns of Wandering Albatrosses. *Nature* **381** 413-415. (1996)
- [72] Viswanathan, G. M., Buldyrev, S. V., Havlin, S., da Luz, M. G. E., Raposo, E. P., and Stanley, H. E. Optimizing the Success of Random Searches. *Nature* **401** 911-914. (1999)
- [73] Viswanathan, G. M., da Luz, M. G. E., Raposo, E. P. & Stanley, H. E. *The Physics of Foraging: An Introduction to Random Searches and Biological Encounters* Cambridge Univ Press, Cambridge, United Kingdom (2011)
- [74] Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Havlin, S., da Luz, M. G. E., Raposo, E. P. & Stanley, H. E. Lévy flights in random searches *Physica A* **282** 1-12 (2000)
- [75] Volterra, V. Leion sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. *Gauthier-Villars* (1931)
- [76] Wilson, W.G., de Roos, A.M. & McCauley, E.M. Spatial instabilities within the diffusive Lotka-Volterra system: individual-based simulation results. *Theoretical Population Biology* **43** 91-127 (1993)
- [77] Wu, J. & Loucks, O. L. From Balance of Nature to Hierarchical Patch Dynamics: A Paradigm Shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology* **70-4** 439-466 (1995)