



Instituto de Física Teórica  
Universidade Estadual Paulista

---

Tese de Doutorado

IFT-D.007/13

## **Mecanismos de movimentação animal embasados na memória espacial**

Juliana Militão da Silva Berbert

Orientador

*Roberto André Kraenkel*

Setembro de 2013



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
INSTITUTO DE FÍSICA TEÓRICA  
PROGRAMA DE FÍSICA

**Mecanismos de movimentação animal embasados na  
memória espacial**

Juliana Militão da Silva Berbert

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Física da Instituto de Física Teórica da Universidade Estadual Paulista como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Física.

Orientador: Prof. Dr. Roberto Andre Kraenkel

São Paulo, Setembro de 2013.

Berbert, J.M.

Mecanismos de movimentação animal embasados na memória espacial / Juliana Militão da Silva Berbert; orientador Prof. Dr. Roberto Andre Kraenkel.

– São Paulo/SP, 2013.

104 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Física) – Instituto de Física Teórica da Universidade Estadual Paulista.

Movimentação animal, Caminhadas com memória, Equações de difusão, Difusão anômala, Formação de padrões, Modelagem matemática em biologia.

## *Dedicatória*

*À minha família Beatriz Berbert Ribeiro e Guilherme Cunha Ribeiro.*



## *Agradecimentos*

Ao meu orientador Roberto André Kraenkel, que esteve presente durante a realização do trabalho, me dando suporte, ajudando, orientando e me incentivando na rotina acadêmica.

Ao Guilherme Cunha Ribeiro, pelo carinho e paciência durante a realização desta tese. A minha filha Beatriz Berbert Ribeiro, pelo sorriso cativante e motivador.

A minha mãe Marlene Militão da Silva Berbert, minha primeira parceira de estudos. Aos meus queridos irmãos Guilherme Militão da Silva Berbert e Cláudia Militão da Silva Berbert pelo carinho e conforto. A minha família pelo apoio ao meu trabalho.

Aos colegas de trabalho Franciane Azevedo, Gabriel Andreguetto Maciel, Renato Coutinho e Natarajan que proporcionaram boas discussões durante nossas reuniões, na hora do almoço e do café.

Ao professor William Fagan, pela orientação e discussões durante minha visita ao seu grupo no departamento de Biologia da Universidade de Maryland, College Park, Maryland, USA. Ao professor Mark Lewis e seus alunos pela colaboração e discussões durante minha estadia no seu grupo no “Centennial Centre for Interdisciplinary Science” (CCIS) da Universidade de Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.

Ao professores Vicente Pleitez, Adriano A. Natale, Gerson Francisco, Roberto A. Kraenkel pela orientação nas disciplinas que cursei.

Aos funcionários do Instituto de Física Teórica Rosane Simões de Castro, Luzinete A. M. Timotheo, Vilma Nunes de Oliveira, Marcelo M. Iasniewski pela presteza.

Ao Instituto de Física Teórica pelo suporte ao trabalho.

À FAPESP (#2009/011567 – 6) pelo apoio financeiro durante o trabalho realizado no Instituto de Física Teórica.



*Interface de áreas de conhecimento:*

*O conhecimento em uma área pode adicionar novo conhecimento em outra área.*



## *Resumo*

BERBERT, J.M.. **Mecanismos de movimentação animal embasados na memória espacial.** Tese (Doutorado) – Instituto de Física Teórica, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2013.

O estudo da dinâmica de populações no espaço inclui uma descrição dos mecanismos de diferentes estratégias de movimentação. Estas estratégias são influenciadas por uma variedade de fatores, como por exemplo, características comportamentais e fisiológicas do animal além da sua relação com o meio que explora. Uma das áreas mais ativas da atualidade com enfoque na dinâmica espacial de populações é a incorporação destes fatores na descrição da dinâmica da população. Ou seja, busca-se formas de incorporar essas influências aos modelos individuais de movimentação dos animais, e determinar correspondentes modelos a nível populacional descrevendo os padrões de uso do espaço e tempo. Esta tese refere-se ao estudo da redistribuição espacial de populações de animais. Nos interessa saber como as heterogeneidades do espaço e a influência da memória espacial de indivíduos afetam a dinâmica de dispersão de uma população, relacionados à difusão ou difusão anômala, e o surgimento de padrões, relacionados a comportamentos ecológicos como sedentarismo, migração e nomadismo. Com este intuito, desenvolvemos dois modelos, um centrado em indivíduos e o outro centrado na população. Para o modelo centrado em indivíduos, definimos regras de movimentação que dependem da memória espacial dos indivíduos que se movem sobre um meio heterogêneo dinâmico. A partir destas regras fizemos um estudo através de simulações computacionais e associamos nossos resultados a padrões de comportamentos ecológicos. Para o modelo populacional definimos regras de movimentação dependentes da memória dos indivíduos e traduzimos estas regras em equações diferenciais parciais. Através de análise numérica associamos nossos resultados a padrões de dispersão difusivo e superdifusivo. Nesta tese, usamos o ferramental da física e da matemática e princípios da biologia para entender os mecanismos de movimentação animal e encontrar uma forma de relacioná-los a padrões de redistribuição populacional. Nossos resultados contribuem para esta área de interface, já que mostram alguns dos mecanismos que os animais podem usar para decidir suas movimentações e como suas decisões interferem na distribuição da população.

Palavras-chave: Movimentação animal, Caminhadas com memória, Equações de difusão, Difusão anômala, Formação de padrões, Modelagem matemática em biologia.



## *Abstract*

BERBERT, J.M.. **Mecanismos de movimentação animal embasados na memória espacial.** Thesis (PhD) – Instituto de Física Teórica, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 2013.

The study of population dynamics in space includes a description of the mechanisms of different movement strategies. These strategies are influenced by a variety of factors, such as the landscape features, animal behavior and physiology. One of the most active areas that focuses on the spatial dynamics of populations is the incorporation of these factors into the description of population dynamics. Namely, one seeks ways to incorporate these influences to individual models of animal movements, and then, determine the corresponding population level models describing the patterns of space and time use. This thesis refers to the study of spatial redistribution of animals populations. We are interested in knowing how the heterogeneity of the space and the influence of spatial memory of individuals affect the dynamic dispersion of a population, related to diffusion or anomalous diffusion, and the generation of patterns, related to ecological behaviors such as sedentarism, migration and nomadism. With this purpose, we have developed two models, one is centred on individuals and the other is at the population level. For the model centered on individuals, we have defined movement rules that depend on the spatial memory of individuals that move on a dynamic heterogeneous environment. From these rules we have performed computer simulations and we associate our results to patterns of ecological behaviors. To model the population level, we have also defined rules for movement dependent on the memory of individuals and we “translated” these rules into partial differential equations. Through numerical analysis we could associate our results to the diffusive and superdiffusive dispersal patterns. In this thesis, we use the tools of physics and mathematics and biology principles to understand the mechanisms for animals movement and to find a way to relate them to patterns of population redistribution. Our results bring great contribution to this interface area, as it shows some of the mechanisms that animals can use to decide their moves and how their decisions affect the distribution of the population.

**Keywords:** Animal movement, Walks with memory, Diffusion equations, Anomalous diffusion, Patterns, Mathematical modelling in Biology.



# *Sumário*

|                                                   |         |
|---------------------------------------------------|---------|
| <b>Dedicatória</b>                                | p. v    |
| <b>Agradecimentos</b>                             | p. vii  |
| <b>Resumo</b>                                     | p. xi   |
| <b>Abstract</b>                                   | p. xiii |
| <b>1 Introdução</b>                               | p. 1    |
| 1.1 Ecologia do movimento . . . . .               | p. 2    |
| 1.1.1 Modelos centrados em indivíduos . . . . .   | p. 4    |
| 1.1.2 Modelos de nível populacional . . . . .     | p. 5    |
| 1.2 Difusão normal e difusão anômala . . . . .    | p. 6    |
| 1.3 Objetivos . . . . .                           | p. 7    |
| <b>2 Movimentação animal: Modelo individual</b>   | p. 9    |
| 2.1 Regras de movimentação . . . . .              | p. 11   |
| 2.2 Modelo conceitual . . . . .                   | p. 13   |
| 2.3 Resultados e discussão . . . . .              | p. 15   |
| 2.4 Conclusão . . . . .                           | p. 23   |
| <b>3 Movimentação animal: Modelo populacional</b> | p. 27   |
| 3.1 Modelo estocástico . . . . .                  | p. 29   |
| 3.2 Adimensionalização do modelo . . . . .        | p. 32   |
| 3.3 Métodos de análise numérica . . . . .         | p. 34   |

|          |                                                                            |              |
|----------|----------------------------------------------------------------------------|--------------|
| 3.3.1    | Discretização do modelo . . . . .                                          | p. 34        |
| 3.3.2    | Grandeza analisada . . . . .                                               | p. 36        |
| 3.3.3    | Implementação computacional . . . . .                                      | p. 37        |
| 3.4      | Resultados . . . . .                                                       | p. 38        |
| 3.5      | Conclusão . . . . .                                                        | p. 42        |
| <b>4</b> | <b>Conclusões e perspectivas</b>                                           | <b>p. 47</b> |
|          | <b>Apêndice A – Modelo individual de movimentação animal</b>               | <b>p. 51</b> |
|          | <b>Apêndice B – Equação de Fokker-Planck para movimentação com memória</b> | <b>p. 57</b> |
|          | <b>Apêndice C – Método de discretização de Crank-Nicolson</b>              | <b>p. 61</b> |
|          | <b>Referências</b>                                                         | <b>p. 63</b> |
|          | <b>Anexo I</b>                                                             | <b>p. 71</b> |
|          | <b>Anexo II</b>                                                            | <b>p. 85</b> |
|          | <b>Anexo III</b>                                                           | <b>p. 95</b> |

# *1 Introdução*

A descrição da dinâmica de um sistema composto por um grande número de componentes pode se dar em diferentes escalas de espaço e de tempo. Como exemplo, cita-se o movimento de átomos constituintes de um gás, que pode ser entendido pelas leis da mecânica quântica ou através da termodinâmica de equilíbrio ou fora do equilíbrio. O comportamento global desse grande número de componentes será o resultado do movimento de cada constituinte do grupo individualmente. Pode-se constatar que a relação entre comportamento macroscópico e dinâmica microscópica se dá nos mais diversos sistemas: gás de partículas, células, substâncias químicas e populações biológicas.

Nesta tese, focamos em populações de animais. Estamos interessados em como tais populações se espalham no espaço, buscando entender os detalhes de como as heterogeneidades do espaço e as particularidades dos indivíduos, em especial a memória espacial, afetam a dinâmica de dispersão. Concentramo-nos em compreender como um comportamento macroscópico emerge de modelos microscópicos. Os primeiros são modelados por, geralmente, equações diferenciais a derivadas parciais [1, 2] ou equações a diferenças [3, 4], e os segundos são dados, especialmente, por simulações centradas nas decisões de indivíduos [5, 6, 7, 8].

Do ponto de vista de dinâmica de populações e suas aplicações em ecologia, é importante ser capaz de traduzir descrições de movimentação centradas em indivíduos em correspondentes descrições centradas no espaço, ou seja, encontrar uma correspondência entre modelos microscópicos e macroscópicos. Por exemplo, consideramos o modelo de movimentação mais simples, movimentação aleatória, na qual os indivíduos se movem indiferente ao seu ambiente ou da presença de outros indivíduos. Esta movimentação pode ser caracterizada microscopicamente por uma caminhada aleatória se considerarmos um espaço discreto sobre o qual os indivíduos se movem para a direita, esquerda ou permanecem na mesma posição. Sua dinâmica é então descrita por uma equação Mestra e, pode ser “traduzida” em uma equação diferencial parcial, neste caso, a equação da difusão [9].

No entanto, os animais não se movem apenas de forma aleatória [10, 11, 12, 13, 14]. Seus

movimentos são influenciados por uma variedade de fatores [15], por exemplo, características da paisagem (heterogeneidade espacial, previsibilidade temporal dos recursos, persistência da paisagem, etc.), estado comportamental (fome, medo, etc) e fisiologia do animal. Uma das áreas mais ativas da atualidade no estudo de dinâmica espacial de populações é a incorporação destes fatores na descrição da dinâmica da população. Ou seja, busca-se formas de incorporar essas influências aos modelos individuais de movimentação dos animais, e assim como no caso de movimentos puramente aleatórios, “traduzir” em correspondentes modelos a nível populacional descrevendo os padrões de uso do espaço e tempo.

O estudo da dinâmica de populações biológicas no espaço inclui uma descrição dos mecanismos de diferentes estratégias de movimentação. Isso, acaba propondo perguntas sobre movimentação, do tipo *como* os organismos se movem, *por que* eles se movem, *quais* as vantagens em se mover, como estes mecanismos evoluem [14], que são abordadas pela chamada *ecologia do movimento* [16, 17].

## 1.1 Ecologia do movimento

A movimentação animal tem muitas manifestações, incluindo correr, nadar, saltar e voar. Animais se movem por uma variedade de razões, tais como encontrar alimentos, um habitat adequado, se reproduzir, ou mesmo para escapar de predadores ou de condições ambientais adversas. Para muitos animais, a capacidade de se mover é essencial para a sobrevivência.

As causas e consequências da movimentação animal são de grande interesse para a ecologia. Em particular, através do estudo de movimentação de indivíduos, pesquisadores ganharam conhecimento sobre distribuições populacionais [18], sobre os recursos importantes para certos animais [19], sobre estratégias de dispersão [20], sobre interação social [21], e padrões de uso do espaço [22]. Todavia, fundamental para a compreensão dessas características ecológicas e seus efeitos sobre a dinâmica populacional são métodos adequados para analisar os padrões de movimento de animais.

É neste ponto que se torna relevante a área interdisciplinar chamada ecologia de movimento que delinea os vários tipos de movimentação de populações biológicas, sobretudo de animais. É igualmente possível falar-se da redistribuição espacial de vegetais [23], no entanto, esta tese se concentra apenas na movimentação animal, que pode ser classificada em dois níveis:

- *Nível individual*: que inclui estratégias de busca (como animais procuram por potenciais alvos quando lhes faltam informações, ou ela é muito reduzida) e navegação (habilidades

animais em conhecer a localização de alvos).

- *Nível populacional*: intensidade do uso do espaço descrito pela redistribuição espacial da população a partir de decisões individuais.

No nível individual, ainda podemos associar a movimentação à diferentes mecanismos:

- mecanismo não-orientado*: que compreende movimentos simples, como a difusão que resulta num movimento aleatório,
- mecanismo orientado*: os indivíduos contam com a percepção de vestígios, que se originam de um local além da posição atual do indivíduo, que resulta em movimento em uma direção previsível. Este mecanismo é caracterizado por movimentação em certa direção devido a estímulos sensoriais ou outras formas de taxis [20], e
- mecanismos baseados em memória*: na qual o animal já possui prévia informação sobre a localização do alvo. Esta informação pode ser adquirida através da experiência do indivíduo, de comunicação entre indivíduos ou de herança genética [20].

É claro que o uso de um mecanismo não exclui o uso de outro e a combinação deles gera padrões de redistribuição populacional diferentes. Por exemplo, a redistribuição da população a partir da movimentação individual do tipo (i), pode ser representada matematicamente por uma simples equação de difusão, sendo o coeficiente de difusão responsável por caracterizar a espécie. Já a partir da movimentação dos tipos (ii) e (iii) a redistribuição da população pode ser representada por equações advectivas. Um exemplo do uso destes tipos de mecanismos, numa perspectiva populacional, se encontra na Referência [24]<sup>1</sup>, na qual anfíbios juvenis se movimentam aleatoriamente na busca de um habitat adequado para crescerem enquanto que os anfíbios adultos se movem de forma direta em direção a um habitat favorável a reprodução.

O nível populacional é caracterizado por padrões espaciais que emergem da movimentação de indivíduos de mesma espécie. Estes padrões espaciais são classificados em três tipos [20].

- Sedentarismo*, que inclui regras de residência, ocorre quando a região que um indivíduo ocupa durante a sua vida útil é pequena em comparação com a área disponível para a população. Sedentarismo é encontrado quando os recursos são suficientemente abundantes ao longo do ano em toda a área ocupada pela população. Ou, alternativamente, o sedentarismo também emerge se os animais ficam dormentes e suspendem suas atividade em estações desfavoráveis (por exemplo, muitas espécies de urso).

---

<sup>1</sup>Trabalho com a participação da autora desta tese, em anexo.

- ii *Migração* é geralmente definida como um movimento de padrão regular, repetitivo, de longa distância, e que normalmente ocorre em sistemas regulares, com flutuações sazonais nas condições ambientais.
- iii *Nomadismo* ocorre em populações cujos indivíduos não são nem residentes nem migradores e é caracterizado por movimentos de longas distâncias imprevisíveis que variam entre indivíduos para um dado período de tempo ou entre vários períodos de tempo para um mesmo indivíduo.

Estudar diferentes combinações de mecanismos de movimentação individual e padrões de uso do espaço por populações é a chave para a compreensão de movimentação animal. Neste contexto, modelos de movimentação usando formalismo matemático e/ou computacional são de extrema importância incentivando pesquisadores a pensar explicitamente entre movimentação de indivíduos e distribuições populacionais [25]. À vista disso, a seguir apresentamos os métodos “microscópico”, centrado em indivíduos, e “macroscópico”, de nível populacional, usados em ecologia do movimento.

### 1.1.1 Modelos centrados em indivíduos

Modelos centrados em indivíduos são amplamente usados não apenas em física, mas em muitas outras disciplinas que lidam com sistemas complexos, por exemplo, química [26], epidemiologia [27] e economia [28]. Além disso, podem ser usados em ecologia. Modelos “microscópicos” facilitam nossa compreensão de como propriedades a nível populacional emergem a partir do comportamento de indivíduos. Estes modelos são importantes tanto para a teoria quanto para a gestão do conhecimento, porque eles permitem que pesquisadores considerem aspectos geralmente ignorados nos modelos analíticos: a variabilidade entre os indivíduos, as interações locais, ciclos de vida completos, e o comportamento individual de adaptação às mudanças do ambiente interno e externo ao indivíduo [5].

Estes modelos são mais complexos do que modelos analíticos, e devem ser implementados e simulados em computadores. Em ecologia do movimento, eles definem regras de movimentação para cada indivíduo, além de muitas vezes também definirem regras para a paisagem explorada. No entanto, geralmente, estes modelos possuem características de seus autores e muitas vezes é difícil reproduzir os resultados em todos os detalhes. Para facilitar a divulgação e eventualmente permitir a reprodução de resultados, recentemente foi publicado um protocolo [5] que destaca os pontos da estrutura do modelo centrado em indivíduos que são relevantes descrever em detalhes. Usamos este protocolo para descrever um dos modelos que desenvolvemos e estudamos nesta

tese (apêndice A).

### 1.1.2 Modelos de nível populacional

Modelos de nível populacional são centrados no uso do espaço pela população. Podem ser dados por equações diferenciais parciais (EDP) com variáveis independentes tempo e espaço e variável dependente densidade de população [15]. Considere uma população restrita a um domínio  $\Omega$ , cuja densidade seja definida como o número de indivíduos por unidade de volume  $V$  do domínio. Modelos macroscópicos dados por EDP são derivados de *leis de conservação* de indivíduos. Estas leis estabelecem que a taxa de variação no número de indivíduos dentro do volume  $V$  é igual a taxa de nascimento de indivíduos, menos a taxa de morte de indivíduos, mais a taxa de imigração para dentro do volume, menos a taxa de emigração para fora do volume. A Fig. 1.1 mostra um esquema deste processo. Se considerarmos uma densidade de população

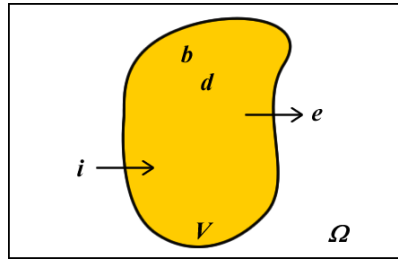


Figura 1.1: Esquema das taxas de nascimento de indivíduos  $b$ , de morte de indivíduos  $d$ , de imigração  $i$ , e de emigração  $e$  de um volume  $V$  de um domínio  $\Omega$ . Estas taxas estão envolvidas na definição taxa de variação de indivíduos dada pela lei da conservação.

dada por  $u$  que se dispersa aleatoriamente num espaço unidimensional, ao final deste processo obtém-se a equação de reação-difusão

$$\frac{du}{dt} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, x, t), \quad (1.1)$$

onde  $D$  é o coeficiente de difusão (que neste caso não depende de  $x$ ), e  $f(u, x, t)$  é uma função que define o crescimento da população e depende das taxas de nascimento e morte. A escolha de  $f(u, x, t)$  depende do tipo de problema que se deseja estudar. Por exemplo,  $f(u, x, t)$  pode ser dada por

- $f(u, x, t) = ru$ , que representa um crescimento exponencial com taxa de crescimento  $r$ , ou
- $f(u, x, t) = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right)$ , que representa um crescimento logístico com taxa de crescimento  $r$  e termo de saturação  $K$ .

Mais exemplos de funções para  $f(u, x, t)$  são apresentadas em [29].

Modelos de nível populacional podem apresentar outras formas de acordo com o tipo das variáveis independentes, discretas ou contínuas. A Eq. (1.1) é um exemplo de modelo em que o tempo e o espaço são contínuos. A Tab. 1.1 apresenta as abordagens para as combinações de variáveis discretas ou contínuas e suas principais referências na área de ecologia.

|                 | Tempo contínuo                 | Tempo discreto                      |
|-----------------|--------------------------------|-------------------------------------|
| Espaço contínuo | Equações de reação-difusão [2] | Equações integral-a-diferenças [30] |
| Espaço discreto | Modelos de metapopulação [31]  | Automatos celulares [32]            |

Tabela 1.1: Modelos espaciais de populações.

Como nesta tese estamos interessados apenas na movimentação com tempo e espaço contínuos, nos restringimos a modelos de reação-difusão que consideram  $f(x, t) = 0$ .

## 1.2 Difusão normal e difusão anômala

Como mostrado acima, uma das formas de modelar populações que se movem é através de equações acopladas à equação de difusão. A difusão tem base no *teorema do limite central* (TLC), que, abreviadamente, estabelece que a distribuição da soma de um grande número de variáveis aleatórias que possuem variância finita converge para uma gaussiana.

Todavia, em alguns casos a dispersão da população não pode ser descrita pela difusão. Neste caso, têm-se a chamada difusão anômala [33]. Processos de difusão anômala são importantes em física, química, e biologia. Enquanto que a difusão, que chamamos de difusão normal, é caracterizada pelo segundo momento da distribuição espacial com dependência linear no tempo, difusão anômala apresenta um comportamento diferente tanto no tempo quanto no espaço. Para estes processos, o segundo momento segue uma lei de potência do tipo

$$\langle r^2(t) \rangle \propto t^{2\nu} . \quad (1.2)$$

Difusão normal apresenta expoente característico  $\nu = 0.5$ . Para  $\nu < 0.5$ , o processo é chamado de subdifusivo, porque os indivíduos se dispersam de forma mais lenta que num processo de difusão normal, por exemplo, o processo de dispersão que emerge da dinâmica de indivíduos que preferem visitar localizações que já possuem muitas revisitas [34]. Para  $\nu > 0.5$ , o processo é superdifusivo, já que os indivíduos se dispersam mais rápido que na difusão normal, como por exemplo, quando indivíduos se movem usando estratégias tipo vôos de Levy [12, 14, 35, 36, 37] cujas distribuições apresentam variância infinita e não se pode aplicar o TLC. Uma outra forma de movimentação que apresenta difusão superdifusiva é obtida quando os indivíduos consid-

eram mecanismos baseados na memória para se decidirem aonde se moverem, como no problema apresentado em [38].

## 1.3 Objetivos

O problema da dispersão em biologia pode ser tratado a partir de uma descrição microscópica do movimento dos indivíduos (por exemplo, formulando o problema como uma caminhada aleatória) e então aproximar o processo de redistribuição da população com uma equação (difusão para o exemplo dado) [25].

A forma de classificar movimentações de nível populacional ainda é um processo complicado que depende apenas da observação dos padrões espaciais e temporais que os indivíduos apresentam. Um formalismo matemático sobre estes padrões contribuiria para classificar estas movimentações de modo objetivo, e assim permitir o desenvolvimento de uma dinâmica de gerenciamento que defina ações e programas de preservação e conservação de determinadas populações de acordo com o tipo de movimento e exploração do ambiente que apresentam.

Nossa proposta é estudar populações biológicas de forma a obter um formalismo objetivo para caracterizar como a quantidade de indivíduos ou grupos de indivíduos interagem entre si e variam no tempo e no espaço. Focamos principalmente na compreensão de como heterogeneidades espaciais e particularidades dos indivíduos, por exemplo a memória espacial, afetam a dinâmica de movimentação destas populações, a fim de prover um quadro conceitual que integre os mecanismos de movimentação com padrões espaciais de dinâmica de populações.

Esta tese propõe modelos qualitativos sobre os mecanismos de movimentação animal que geram padrões espaciais de distribuição da população. Para métodos quantitativos veja [25, 39, 40]. Focamos especialmente em mecanismos baseados em memória. Desenvolvemos e estudamos dois modelos distintos, mas que possuem a memória espacial conduzindo as tomadas de decisão sobre movimentação. Um dos modelos é centrado em indivíduos que se movem sobre um meio heterogêneo dinâmico, que passaremos a chamar de paisagem dinâmica, (Cap. 2). Mostramos que a combinação da memória e da persistência da paisagem gera os padrões de distribuição da população discutidos acima, sedentarismo, migração e nomadismo. O outro modelo é de nível populacional (Cap. 3), e mostramos que a combinação da quantidade de indivíduos e memória faz com que a população se disperse de forma difusiva ou superdifusiva.

A apresentação da tese está organizada como segue. No Cap. 2 apresentamos o trabalho realizado em parceria com o Dr. William Fagan (University of Maryland) publicado no periódico *Ecological Complexity* [41] no qual desenvolvemos um modelo centrado em indivíduos

que se movem em ambientes dinâmicos. No Cap. 3 mostramos o trabalho em colaboração com o Dr. Mark Lewis (University of Alberta), onde apresentamos um modelo a nível de população para movimentação<sup>2</sup>. Por último, no Cap. 4 apresentamos os principais resultados, nossas conclusões e perspectivas.

---

<sup>2</sup>Manuscrito em preparação.

## 2 *Movimentação animal: Modelo individual*

Neste capítulo apresentamos o trabalho de Berbert<sup>1</sup> e Fagan [41]<sup>2</sup>. Descrevemos o modelo centrado em indivíduos desenvolvido para estudar movimentação animal. Com base em uma longa história de pesquisas sobre a ecologia do movimento de ungulados<sup>3</sup>, pesquisadores propuseram recentemente que migração, sedentarismo, e um terceiro padrão de movimento, o nomadismo, emergem em ambientes caracterizados por diferentes combinações de heterogeneidade espacial e previsibilidade temporal dos recursos [20, 42].

Destes padrões de movimento a nível de população, o sedentarismo é sem dúvida o mais comum na natureza (ver [43, 44] para visões gerais, e [39] para uma perspectiva de modelagem), a migração é o mais dramático [45] e mais ameaçado [46, 47, 48], e nomadismo menos comum e bem menos compreendido. No entanto, uma grande variedade de espécies, incluindo diversas aves [49, 43], e formigas [50], e sapos [51], podem apresentar padrões que são classificados como movimentos nômades. Gazelas da Mongólia, ungulados abundantes da Ásia central, são animais estudados por vários anos pelo grupo de pesquisa de Fagan, por isso uma grande quantidade de informação de movimentação de vários indivíduos por vários anos são disponíveis. Esses dados mostram que estas gazelas atravessam centenas de milhares de quilômetros por ano, mas são nômades e não migratórios como outros ungulados que viajam distâncias tão grandes (por exemplo, o caribu ou gnus) [20, 52]. Os mecanismos do nomadismo podem diferir entre sistemas. Por exemplo, Dean [49] argumenta que o nomadismo evoluiu em aves de habitats secos da África do Sul como uma solução adaptável a uma grande incerteza na distribuição espaço-temporal dos recursos. Mecanismos semelhantes, ligados em parte à disponibilidade transitória de precipitação em manchas verdes de vegetação, provavelmente conduzem os movimentos nômades das gazelas da Mongólia [20, 42, 53]. Em contraste, Schwarzkopf e Alford [51] sugerem que os sapos-cururu australianos realizam movimentos nôm-

---

<sup>1</sup> Autora desta tese.

<sup>2</sup> Artigo em anexo.

<sup>3</sup> Ungulados constituem uma divisão de mamíferos que compreendem animais que possuem casco.

mades em busca de recursos ou habitats, mas o fazem apenas quando as condições ambientais são benignas e os custos de movimentação entre os sítios são baixos.

Em todos os exemplos empíricos acima mencionados, heterogeneidade da paisagem (seja no espaço ou no tempo, ou em ambos) é uma característica essencial. Uma paisagem heterogênea pode ser pensada como um meio desordenado, e pode ser construída colocando-se aleatoriamente  $N$  pontos num espaço. Movimentos sobre este meio pode depender da configuração espacial, e deste modo, da distância entre pares de pontos. Um exemplo de tal movimento é a caminhada do turista (TW) [54, 55]. Os movimentos da TW são baseados na distância entre os pontos e numa memória espacial. Na versão determinística da TW, o movimento é dado com passos a partir de um sítio para o local mais próximo, evitando alguns pontos que pertencem à memória espacial [55]. Com a versão estocástica da TW [7, 56] (STW), os movimentos não são restritos aos locais mais próximos, além da memória espacial há também uma probabilidade de movimentos para qualquer ponto (que não esteja na memória). No STW, o movimento para novo ponto é determinado de acordo com uma função de custo dependente da distância entre os pontos.

Em muitas paisagens naturais, os locais das manchas<sup>4</sup> de alta qualidade mudam ao longo do tempo em escalas que variam de dias e semanas (por exemplo, manchas de vegetação determinadas pela chuva) a décadas e séculos (por exemplo, habitats sucessionais<sup>5</sup>). Nestas áreas dinâmicas, a previsibilidade temporal dos recursos é uma medida de persistência da paisagem. Em paisagens previsíveis, manchas de recursos em determinados locais resistem por longos períodos de tempo (por exemplo, os recursos são disponíveis para um indivíduo ao longo de seu tempo de vida). Em contraste, as paisagens imprevisíveis apresentam uma percentagem substancial de manchas de recursos cujas localizações mudam ao longo do tempo (baixa persistência de paisagem). As mudanças na configuração espacial de paisagens com baixa persistência geram um fator estocástico nas decisões de movimento, o que pode estar relacionado com uma STW. Com base nesta ligação, relacionamos as decisões do movimento em paisagens desordenadas à persistência da paisagem.

Muitos animais exploram seus habitats através de uma combinação de movimentos exploratórios de curto alcance e retornos de longo prazo para manchas que foram previamente visitadas [57]. Portanto, propomos que a memória espacial dos indivíduos é outro parâmetro importante para a caracterização de padrões de distribuição populacional em paisagens heterogêneas e imprevisível. Consideramos que animais migradores podem ter memória de longo

---

<sup>4</sup>Mancha(s) é a tradução de *patch(es)* e usamos as duas palavras ao longo do texto para nos referir à “pedaços” de habitats.

<sup>5</sup>Sequência de habitats de um determinado ecossistema.

prazo abrangendo várias visitas a regiões preferidas, enquanto que animais nômades podem ter memória curta, apenas envolvendo as regiões visitadas mais recentemente. Esta abordagem de modelagem é biologicamente razoável, como evidenciado pelos resultados de um estudo experimental de duas espécies de aves estreitamente relacionadas (uma migratória e uma não-migratória) [58]. Nesse estudo, a espécie migratória demonstrou reter a memória de um particular sítio de alimentação por, pelo menos, um ano, enquanto que as espécies não migratórias apresentaram memória de um sítio de alimentação específico para apenas uma questão de semanas [58]. Com esta perspectiva em mente, nós usamos simulações para delinear onde os diferentes tipos de padrões de movimento ocorrem em um plano definido por *persistência da paisagem e memória espacial*.

Além disso, este trabalho concentra-se em manchas discretas de recursos entre as quais os indivíduos podem “saltar” (ou seja, ignoramos a região intermediária entre *patches*). A estrutura fragmentada representa algumas paisagens de recursos onde o habitat adequado é fragmentado naturalmente ou devido a uma perturbação antrópica. Por exemplo, nas florestas tropicais, as árvores frutíferas constituem manchas discretas de recursos espacialmente disjuntas e consumidores, como os chimpanzés, tendem a fazer movimentos efetivamente lineares entre manchas [59, 60]. No entanto, muitas paisagens podem ser melhor caracterizada por gradientes de disponibilidade de recursos, especialmente quando visto em grandes escalas espaciais. Nesses casos, estruturas de modelagem, tais como equações diferenciais parciais envolvendo advecção em direção ao gradiente local de recursos [61], seriam mais apropriadas do que a nossa abordagem computacional discreta.

A seguir, na Sec. 2.1, definimos as regras que os animais seguem para tomar decisões de movimentação. Na Sec. 2.2, fornecemos uma visão geral do modelo computacional para simulações. Na Sec. 2.3, discutimos a análise e os resultados de simulações. Dedicamos a Sec. 2.4 para as conclusões deste capítulo.

## 2.1 Regras de movimentação

Movimentação animal pode ser vista como um processo de tomadas de decisão que resulta numa série de deslocamentos e orientações [62]. Repetido várias vezes por muitos indivíduos, tais movimentos dão origem a padrões de distribuição da população, por exemplo, migração, nomadismo e/ou sedentarismo. Do ponto de vista biológico, uma estratégia de movimento efetiva deve acomodar movimentos em paisagens estáticas, e movimentos em resposta a variações no ambiente. Estudos recentes apresentam estratégias de indivíduos que consid-

eram movimentos em ambientes dinâmicos em diferentes escalas de tempo (ecológica e evolucionária) [63, 64, 65, 66, 67, 68, 69].

Os autores de [42] propõem algumas estratégias para tomadas de decisão na movimentação animal, focando nos três mecanismos apresentados no Cap. 1: não-orientado, orientado e baseado em memória. Diferentes mecanismos são mais ou menos importantes em diferentes situações, dependendo de vários fatores, como por exemplo persistência espacial e predictabilidade temporal da paisagem. Quando implementado, diferentes combinações de mecanismos dão origem a diferentes distribuições da população [42]. Aqui, consideramos o mecanismo de memória, focando em situações nas quais as decisões de movimento são feitas com base na memória espacial de indivíduos de áreas previamente visitadas, e variamos a configuração espacial e a persistência da paisagem para explorar a emergência de padrões de distribuição da população.

Animais migradores frequentemente revisitam áreas conhecidas ao longo da rota de migração, porque estas áreas podem servir como indicadores do caminho ou fornecem recursos essenciais para completar a jornada com sucesso. Consequentemente, a partir desta perspectiva pode ser essencial para animais migradores possuírem uma longa memória espacial [58]. Em contraste, para animais não-migradores, como aqueles que exibem movimentos nômades, pode ser importante evitar áreas recentemente visitadas, mas permite o retorno a estas áreas após um certo período de tempo, por exemplo, após o tempo necessário para reposição de recursos alimentares esgotáveis. Portanto, sugerimos duas regras de exploração para os movimentos individuais:

1. vá para a localidade mais próxima além de uma área repulsiva dinâmica (devido à memória de evitar áreas recentemente visitadas); e
2. vá para a próxima localidade dentro das áreas conhecidas (devido à memória de longo prazo de áreas preferidas).

Indivíduos seguindo apenas a regra 1 devem ser nômades. Indivíduos que seguem ambas as regras devem ser migradores, seguindo a regra 1 enquanto procuram pela rota de migração e a regra 2 para manter o curso até o fim da jornada.

Seguindo a abordagem usada nos estudos de Bailey, Laca, e colegas sobre a memória espacial de gados durante o forrageamento [70, 71, 72], vamos nos referir à memória de áreas preferidas como *memória de referência* e à memória de áreas a serem evitadas como *memória de trabalho*. Memória de trabalho, também chamada de memória episódica em outra literatura [73, 74], é retida apenas pelo tempo necessário para completar uma tarefa particular. Após

sua finalização, a informação na memória de trabalho é descartada porque não é mais necessária ou porque pode interferir no sucesso da próxima tarefa. Nos trabalhos [7, 75] é demonstrado computacionalmente que uma memória de curto alcance para evitar algumas localidades garante que um consumidor realize um forrageamento ótimo enquanto busca por recursos. Com os experimentos com gado, Laca [70] e Bailey [71, 72] também mostraram que animais precisam de uma memória de curto alcance para procurar por alimentos. Em contraste, a memória de referência é retida por longos períodos, porque é necessária para completar uma série de tarefas sucessivas [72]. Em nosso modelo, também especificamos que a memória de trabalho é uma memória local, já que ela atua na vizinhança da atual posição de um indivíduo, isto é, ela representa apenas algumas das últimas posições na trajetória que o indivíduo percorreu para chegar numa dada localidade. Em contraste, especificamos que a memória de referência é uma memória global, porque contém informação das áreas preferidas em toda a paisagem, e que assumimos que o indivíduo as obtém através de uma experiência prévia ou por herança genética. Daqui em diante, vamos nos referir às regras de exploração 1 e 2 como *estratégia de trabalho* e *estratégia de referência*, respectivamente.

Uma abordagem que considera ambos os tipos de memória espacial aumenta as oportunidades de distinção de movimentos migratórios de nômades. Enfatizamos que, para animais migradores, que devem manter suas rotas de migração, ambas as estratégias de trabalho e referência são importantes contribuidores das tomadas de decisões. Por outro lado, para espécies nômades, a estratégia de trabalho já garante um forrageamento eficiente [7, 54, 55, 56], e fornecem informação suficiente para animais nômades encontrarem recursos disponíveis em paisagens adequadas. Portanto, indivíduos podem considerar ambos os tipo de memória, mas apenas uma de cada vez para tomar a decisão de movimento. Isto implica que os indivíduos podem mudar entre as estratégias ao longo de seu curso exploratório, como vemos na Sec. 2.3.

## 2.2 Modelo conceitual

Considere uma paisagem com  $N$  manchas (*patches*) de alta qualidade representadas por  $N$  sítios distribuídos de forma uniforme e aleatória sobre um quadrado de lado  $L = 1$ . Nos referimos a manchas como sítios, e eles representam a posição de recursos. Cada coordenada de cada sítio é escolhida seguindo um processo de Poisson. Com esses sítios, a distância euclidiana

$$D_{j,i} = [(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2]^{1/2}$$

é calculada de um sítio  $S_i$  ao sítio  $S_j$ , e uma tabela de vizinhança é definida para determinar os sítios mais próximos para cada um dos  $N$  sítios. O indivíduo desta simulação é referido

como um caminhante, e representa um animal ou um grupo de animais que se movem juntos. O espaço entre os sítios corresponde a manchas de baixa qualidade, no entanto, os caminhantes podem atravessá-lo.

Um caminhante se move nesta paisagem desordenada de acordo com sua memória espacial: a memória de trabalho  $\mu_W$ , de curto alcance, e a memória de referência  $\mu_R$ , de longo alcance. A memória de referência contém os sítios com informação sobre as manchas que o caminhante prefere visitar, enquanto que a memória de trabalho mantém informação local sobre os *patches* que o caminhante evita visitar. Movimentos sobre esta paisagem seguem ambas estratégias de trabalho e referência. A cada intervalo discreto de tempo, se o caminhante está num sítio pertencente à memória de referência, ele segue a informação neste sítio para localizar o próximo sítio preferido; caso contrário, o caminhante segue para o sítio mais próximo que não pertença à memória de trabalho. Observe que de acordo com esta implementação de memória espacial, o caminhante pode alternar entre as estratégias quando está decidindo seu próximo movimento.

Para facilitar este tipo de movimento tipo mancha-a-mancha (patch-to-patch), um caminhante pode depender de sua memória de referência que contém uma rota de migração, que foi adquirida por repetidas revisitas aos sítios preferidos. Sem perda de generalidade, definimos uma rota de migração sobre esta paisagem como a trajetória conectando o sítio  $S_i$ , próximo de  $x = 0$ , ao sítio  $S_f$ , próximo de  $x = 1$ , como mostrado na Fig. 2.1. Todos os sítios ao longo desta trajetória também pertencem à memória de referência, sendo assim, o comprimento de  $\mu_R$  é dado pelo número de sítios na rota de migração. Esta rota de migração também define a escala de tempo ( $t_{change} = 2 \times$  comprimento de  $\mu_R$ ) para a dinâmica da paisagem. A escala de tempo  $t_{change}$  pode ser compreendida como, por exemplo, um ano. De acordo com esta escala de tempo, a paisagem sofre mudanças em sua configuração espacial, sendo a paisagem mais ou menos permanente dependendo de seu nível de persistência, denotado  $p$ . O nível de persistência atribui aleatoriamente  $pN$  sítios cujas posições permanecem sem mudanças ao longo da simulação. Os outros  $(1 - p)N$  sítios têm suas coordenadas incrementadas por um valor aleatório dentro do intervalo  $(-\ell, \ell)$ , onde  $\ell = N^{-1/2}$  é a distância média entre os sítios. Após mudanças na configuração espacial, a posição de cada sítio que sofreu mudanças é avaliado. Se o sítio permanece dentro de um quadrado de lado  $\ell$  centrado em sua posição prévia, então o sítio é considerado o mesmo sítio e assim é localizável pelo caminhante que possui memória de sua prévia posição. Em contraste, se após atualização da paisagem, a nova localização de um sítio se encontra fora deste quadrado de lado  $\ell$ , então ele é considerado como um novo sítio.

Qualquer sítio que muda de posição a ponto de ser considerado um novo sítio tem sua posição apagada das memórias de trabalho e de referência do caminhante. Portanto, um camin-

hante seguindo a estratégia de referência pode encontrar uma falha ao longo da rota de migração. Não sendo capaz de saltar para o próximo sítio na rota de migração, o caminhante alterna para a estratégia de trabalho para encontrar um outro sítio. Um ação similar pode ocorrer para caminhantes seguindo a estratégia de trabalho. Especificamente, um sítio cuja posição prévia era proibida de visitação, volta a ser permitido após mudanças na paisagem, já que apenas a posição prévia pertencia à memória de trabalho do caminhante.

Resumindo, quando a caminhada começa, a memória de referência é  $\mu_R$  e contém a sequência de sítios que compreendem a rota de migração. A memória de trabalho é  $\mu_W = 1$  e contém apenas o sítio inicial. A cada intervalo de tempo, um passo é feito de acordo com a estratégia de referência ou de trabalho, e a memória de trabalho é atualizada. Após cada intervalo de tempo  $t_{change}$ ,  $(1 - p)N$  sítios tem suas posições reconfiguradas. A caminhada termina quando o caminhante encontra o sítio final  $S_f$  ou após realizar  $t_{max} = 10N$  passos. Veja apêndice A para detalhes deste modelo seguindo o protocolo ODD proposto em [5, 6], com inclusive um esboço do algoritmo.

## 2.3 Resultados e discussão

De acordo com o modelo computacional (Sec. 2.2), realizamos simulações de caminhadas sobre paisagens com  $N = 64$  sítios. O caminhante inicia seu movimento uma vez em cada um dos sítios de uma paisagem em  $10^3$  diferentes paisagens iniciais, assim obtemos  $10^3 N$  trajetórias para analisar. Cada trajetória foi analisada em função da memória de trabalho e da persistência da paisagem a fim de caracterizar os padrões de movimentação.

Devido à dinâmica da paisagem que ocorre quando  $p < 1$ , a paisagem no final da simulação de uma caminhada pode ser diferente da paisagem no início, veja Fig. 2.1. Como consequência, alguns sítios que inicialmente estão presentes na rota de migração não permanecem na memória de referência, veja Fig. 2.2. Sítios perdidos devido à dinâmica da paisagem são removidos da memória de referência porque a experiência mais recente do caminhante (nenhum sítio com recursos na posição  $n$ ) se sobrepõe a sua memória de longo alcance. A partir de um mapa inicial podemos esboçar três casos:

- Se a paisagem tem 99% de persistência ( $p = 0.99$ ), quase todos os sítios permanecem na mesma posição, mesmo para longas trajetórias com muitas mudanças na paisagem (isto é, abrangendo muitos anos), e a memória de referência contém todos os sítios ao longo da rota de migração (Fig. 2.1).

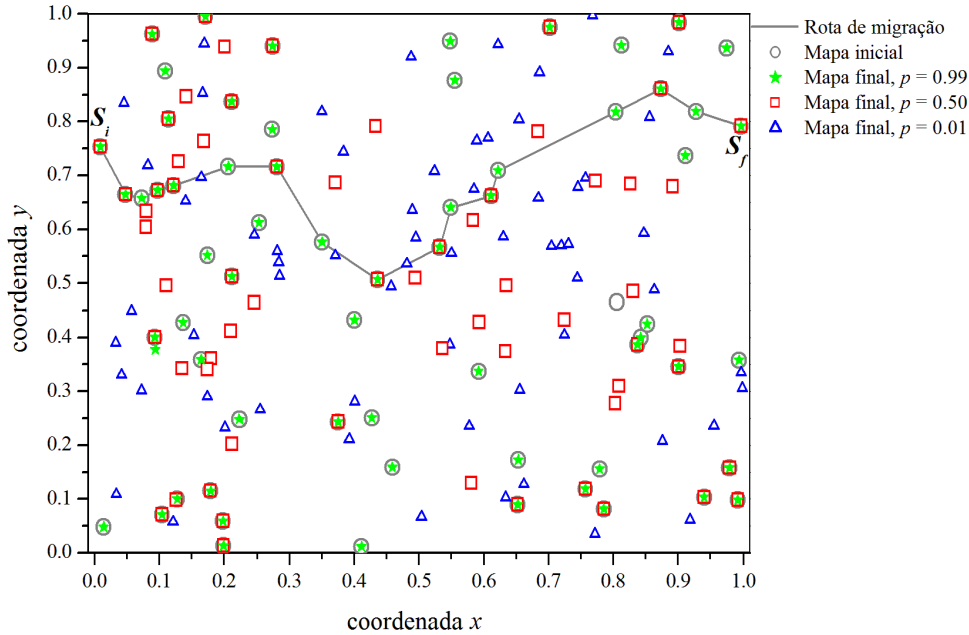


Figura 2.1: Uma paisagem com  $N = 64$  sítios (manchas de alta qualidade) ilustrando a configuração espacial das manchas no começo de uma caminhada ( $\circ$ ) e ao final da caminhada para os cenários de 99% ( $\star$ ), 50% ( $\square$ ) e 1% ( $\triangle$ ) de persistência da paisagem. A rota de migração está representada pelos segmentos conectando os sítios  $S_i$  ao  $S_f$ . A sequência de sítios ao longo desta rota fazem parte da memória de referência no começo da caminhada. Veja que a rota de migração permanece intacta para  $p = 0,99$ , apenas 10 de 17 sítios permanecem para  $p = 0,5$ , e nenhum sítio para 1% de persistência da paisagem.

- Para baixa persistência, por exemplo  $p = 0.01$ , quase todos os sítios iniciais são perdidos devido à dinâmica da paisagem e toda a memória de referência é perdida. Assim, em paisagem de baixa persistência, um caminhante usa apenas a estratégia de trabalho para decidir seus movimentos.
- Para uma persistência  $p = 0.5$ , apenas 50% dos sítios iniciais permanecem na mesma posição ao fim da simulação, e apenas uma parte dos sítios permanecem na memória de referência.

O sítio que define o final da caminhada  $S_f$  permanece sem mudanças.

Um caminhante pode mudar sua estratégia de movimentação de acordo com suas experiências numa dada paisagem. Assim, se um caminhante começa seu movimento usando a estratégia de trabalho, ao encontrar um sítio que pertence a sua memória de referência, isto é, pertence à rota de migração, o caminhante alterna sua estratégia para a de referência e pode seguir a rota de migração todo o caminho até  $S_f$ . Da mesma forma, um caminhante é forçado a mudar sua estratégia se está usando a estratégia de referência e faz  $n$  movimento ao longo da rota de

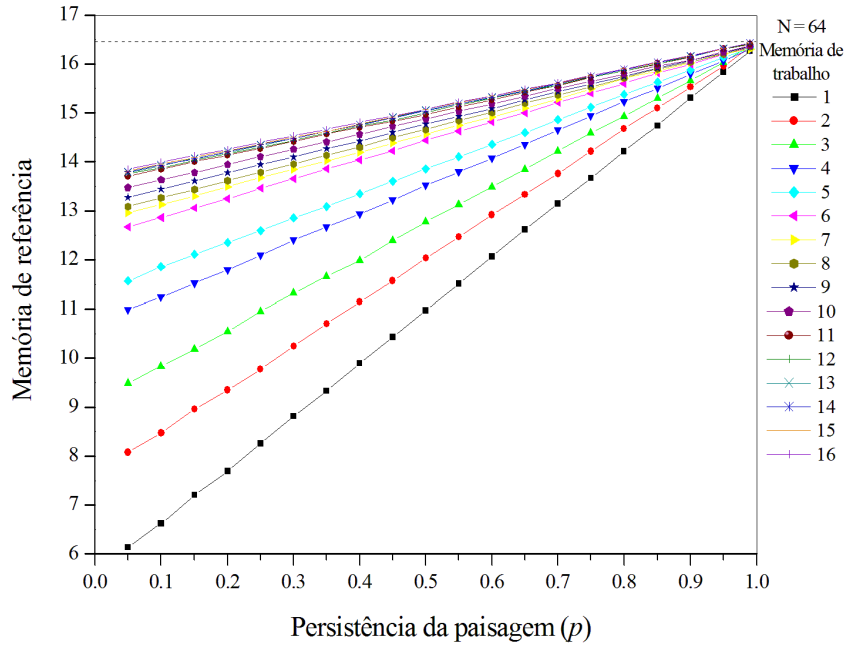


Figura 2.2: Número de sítios na memória de referência  $\mu_R$  ao final da caminhada comparada com o comprimento da rota de migração (linha descontinua). Para baixa persistência de paisagem  $p$ , muitos sítios ao longo da rota de migração são perdidos devido à imprevisibilidade dos recursos; sítios perdidos são retirados da memória de referência. Dados obtidos de  $10^3 N$  trajetórias independentes; barra de erro padrão são menores que os pontos de dados.

migração, mas o sítio  $S_{n+1}$  está faltando. Neste caso, o caminhante alterna para a estratégia de trabalho de acordo com a posição  $S_n$ .

Análises indicam que o caminhante alterna entre as estratégias mais em casos de persistência média do que em casos de alta ou baixa persistência (Fig. 2.3). Especificamente, o número máximo de mudanças nas estratégias ocorre para 55% de persistência da paisagem em função de qualquer memória de trabalho. Isso define uma persistência crítica de paisagem.

$$p_c = 0.55, \quad (2.1)$$

que separa duas regiões de dinâmica da paisagem, cada uma com menos frequentes alternâncias entre as estratégias.

### Dinâmica do modelo e grandezas analisadas

A dinâmica de nosso modelo implica que as estratégias de movimentação, trabalho e referência, juntas com a dinâmica da paisagem, dão origem à trajetórias não-triviais. Para baixa memória de trabalho e alta persistência da paisagem, o caminhante fica preso em pequenas áreas, ele acaba

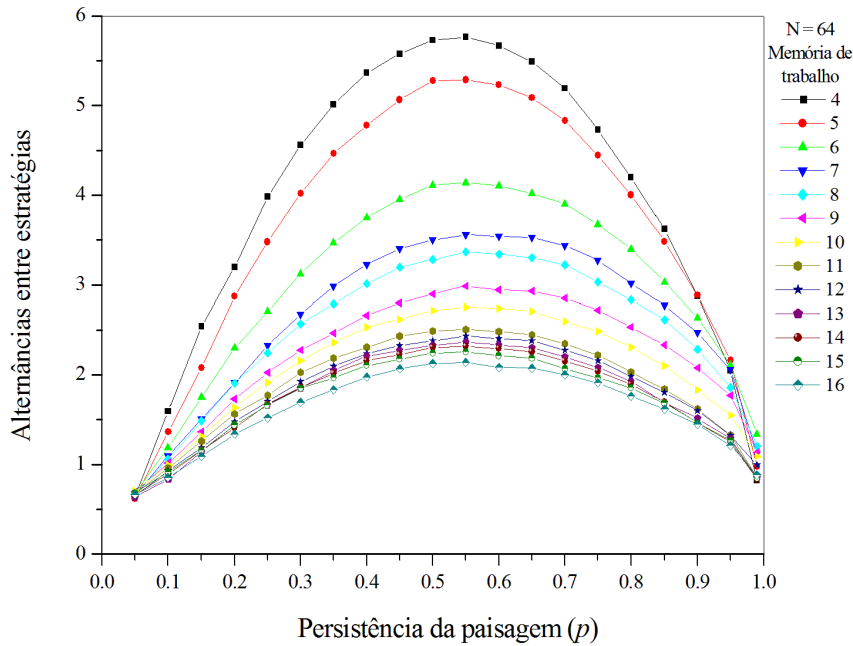


Figura 2.3: Número médio de vezes que o caminhante muda a sua estratégia em função da persistência da paisagem  $p$  para diferentes memória de trabalho. Note que para todos os valores de memória de trabalho, o número máximo de alternâncias entre estratégias ocorre para a persistência de paisagem  $p_c = 0.55$ . Os pontos foram calculados sobre  $10^3 N$  (ou seja, 64000) trajetórias, as barras de erro padrão são menores do que os pontos.

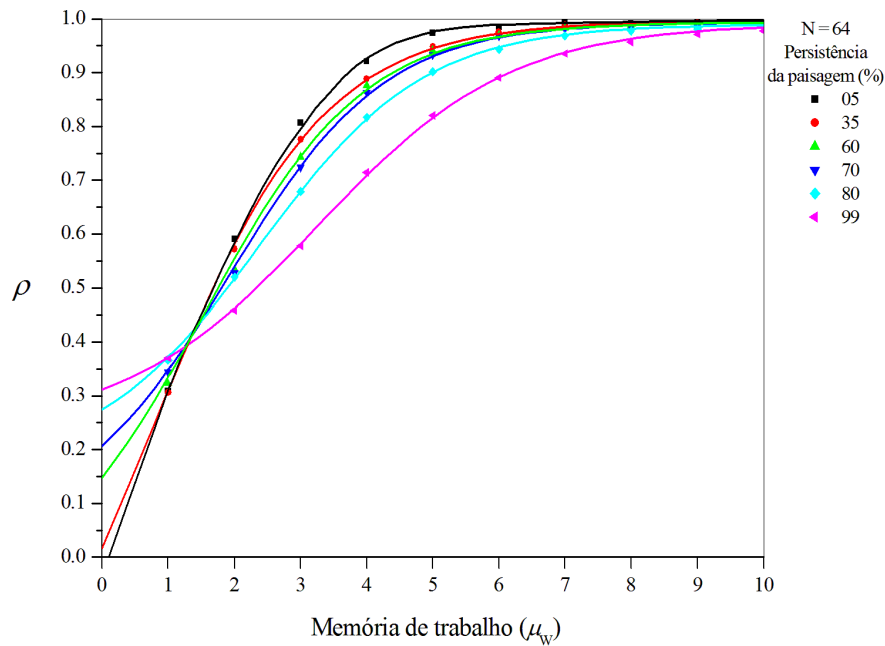


Figura 2.4: Fração de vezes que o caminhante encontra o sítio final  $S_f(p)$  como uma função da memória de trabalho  $\mu_W$ . As curvas são dadas pela Eq. (2.2). Os pontos foram calculados sobre  $10^3 N$  (ou seja, 64000) trajetórias, as barras de erro padrão são menores do que os pontos.

visitando poucos sítios e é incapaz de encontrar  $S_f$ . Diminuindo a persistência da paisagem permite que o caminhante escape de armadilhas locais (porque a configuração da paisagem muda), e eventualmente encontre  $S_f$ . No entanto, neste caso as trajetórias acomodam muitos passos mas poucos sítios distintos são visitados. Para alta memória de trabalho, o caminhante sempre encontra  $S_f$ . Então, para caracterizar qualitativamente esta dinâmica associando-a aos diferentes padrões de movimentação animal, definimos duas grandezas:

- $\rho$ , a fração de vezes que o caminhante encontra  $S_f$ . Esta grandeza nos permite distinguir os padrões sedentarismo, caminhantes que ficam presos em pequenas áreas e não encontram  $S_f$ , de migração e nomadismo, nos quais os caminhantes podem explorar todo espaço e eventualmente encontrar  $S_f$ .
- $\eta$ , a eficiência das trajetórias bem sucedidas, dada pela razão entre número de sítios distintos visitados e o número de passos. Já, esta grandeza nos permite diferenciar entre migração e nomadismo, já que esperamos que animais migradores sejam mais eficientes em encontrar  $S_f$  uma vez que eles conhecem o caminho (rota de migração).

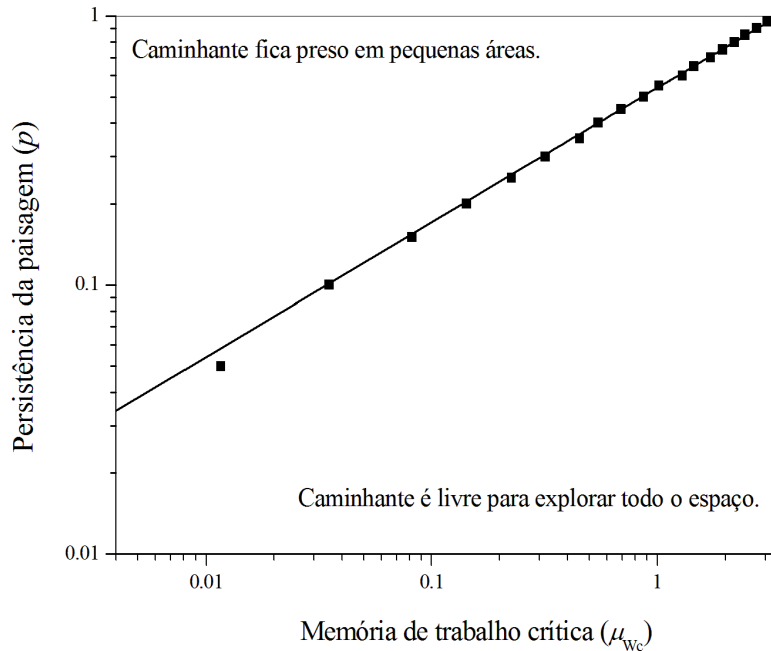


Figura 2.5: Persistência da paisagem  $p$  em função da memória de trabalho crítica  $\mu_{wc}$  num gráfico log-log. A linha é dada pela Eq. (2.3) e separa a região de parâmetros onde o caminhante é preso em pequenas áreas da paisagem da região de parâmetros onde o caminhante é livre para explorar e encontrar  $S_f$ .

De cada trajetória, calculamos  $\rho$ . Um aumento em  $\mu_w$ , aumenta  $\rho$  (Fig. 2.4). A magnitude desse aumento depende da persistência da paisagem. Portanto, para valores específicos de  $p$  e

$\mu_W$ ,  $\rho$  apresenta uma transição de comportamento entre trajetórias bem sucedidas que terminam em  $S_f$  e trajetórias que não encontram  $S_f$ . O ponto de inflexão de cada curva nos fornece a memória de trabalho crítica,  $\mu_{W_c}$ , onde a transição entre trajetórias bem sucedidas e não sucedidas acontece. Para determinar este ponto de inflexão, ajustamos os dados usando a Eq. (2.2):

$$\rho = \frac{\rho_{min} - \rho_{max}}{1 + \exp(k\mu_W - \mu_{W_c})} + \rho_{max} , \quad (2.2)$$

onde  $k$  é um fator de escala, e  $\rho_{min}$  e  $\rho_{max}$  são os valores mínimo e máximo de  $\rho$ , respectivamente.

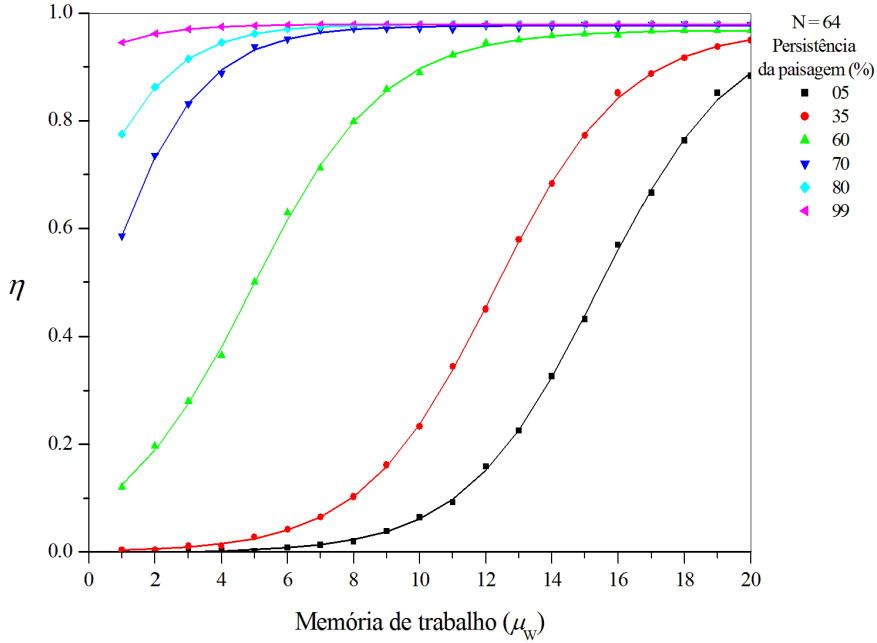


Figura 2.6: Eficiência da caminhada ( $\eta$ , calculado como o número de sítios distintos visitados dividido pelo número de passos) em função da memória de trabalho  $\mu_W$ . As curvas são dadas pela Eq. (2.2), onde substitui-se  $\rho$  por  $\eta$ . Aqui, a eficiência é calculada apenas sobre as trajetórias que terminam em  $S_f$ ; as barras de erro padrão são menores do que os pontos.

Plotando a persistência da paisagem  $p$  em função da memória de trabalho crítica  $\mu_{W_c}$ , podemos definir duas regiões conforme mostra Fig. 2.5. Em uma delas o caminhante é preso em pequenas áreas e não encontra  $S_f$ . Na outra o caminhante é livre para explorar todo o espaço e é capaz de encontrar  $S_f$ . Através de um ajuste encontramos que a separação segue a Eq. (2.3):

$$p = p_c(\mu_{W_c})^{1/2} , \quad (2.3)$$

onde  $p_c$  é dado pela Eq. (2.1) Relacionando estes resultados aos padrões de movimentação animal, podemos especificar que o sedentarismo corresponde ao padrão na região de aprisiona-

mento, onde os indivíduos ocupam pequenas áreas. Em contraste, nomadismo e migração, que englobam movimentos em larga escala, ocorrem na região de parâmetros na qual o caminhante é livre para se mover.

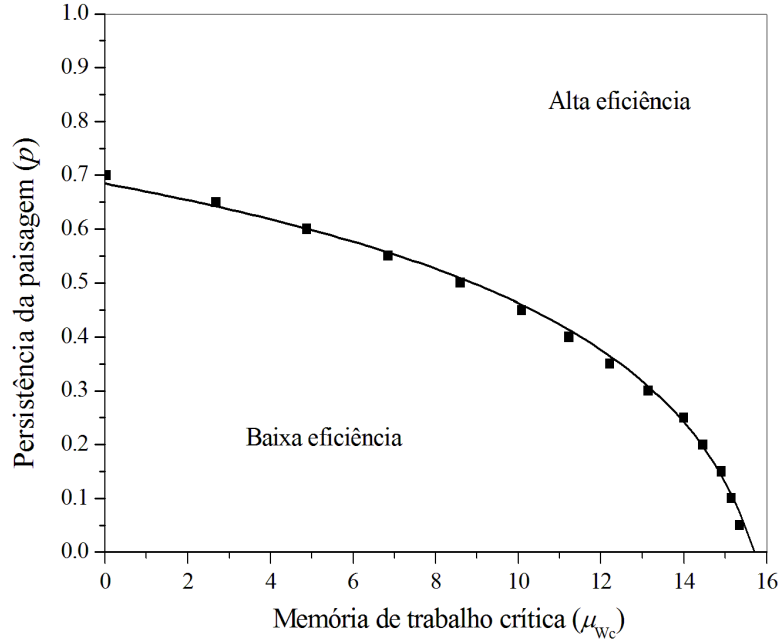


Figura 2.7: Persistência da paisagem  $p$  em função da memória de trabalho crítica  $\mu_{wc}$ . A curva é dada pela Eq. (2.4) e separa regiões de alta e baixa eficiência.

Para fazer a distinção entre nomadismo e migração, analisamos a eficiência  $\eta$  com a qual os caminhantes encontram  $S_f$ . É esperado que animais migradores, que usam a estratégia de referência para completar suas jornadas indo diretamente a  $S_f$ , dado que existe a rota de migração completa, sejam mais eficientes que animais nômades, que usam apenas a estratégia de trabalho na busca por recursos e eventualmente encontrando  $S_f$ .

A Fig. 2.6 mostra  $\eta$  em função de  $\mu_w$  para diferentes valores de persistência  $p$ . Existe uma transição de comportamento entre as trajetórias ineficientes e altamente eficientes, e, novamente, estas transições dependem da persistência da paisagem. Baixa persistência de paisagem requer mais memória de trabalho para proporcionar os mesmos níveis de eficiência obtidos em paisagens altamente persistentes. Para qualificar estas relações, usamos novamente a Eq. (2.2), onde substituímos  $\rho$  por  $\eta$ , para determinarmos o ponto de inflexão  $\mu_{wc}$  dos dados na Fig. 2.6. Persistência da paisagem em função de  $\mu_{wc}$  é mostrado na Fig. 2.7. A curva separando a região de parâmetros com alta e baixa eficiência é obtida por ajuste e dada por:

$$p = p_c \log(16 - \mu_{wc}) . \quad (2.4)$$

Note que para alta persistência de paisagem, mesmo baixa memória de trabalho é suficiente para garantir que o caminhante encontre a rota de migração, e então ache  $S_f$ . Em contraste, para baixa persistência de paisagem, a memória de referência não contém todos os sítios ao longo da rota de migração, e mais memória de trabalho é necessária para aumentar a eficiência para encontrar  $S_f$ .

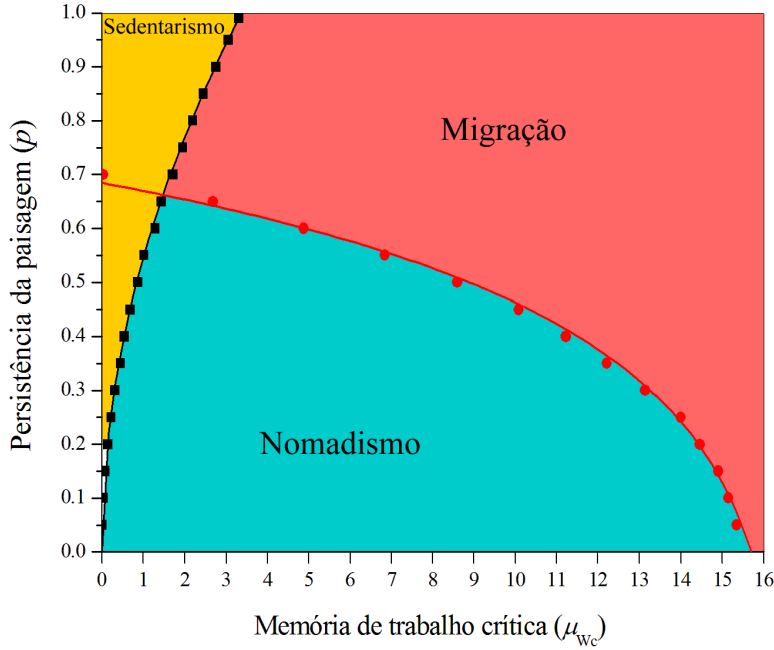


Figura 2.8: Padrões de movimentação a nível de população delineada pela persistência paisagem  $p$  e a memória de trabalho crítica  $\mu_{wc}$ . O sedentarismo, no qual indivíduos exploram apenas pequenas áreas, ocorre em paisagens persistentes quando memória de trabalho crítica é curta. Paisagens altamente persistentes e/ou de grande memória de trabalho crítica facilitam migração, em que os indivíduos podem chegar a um sítio alvo de forma eficiente. Nomadismo, em que os indivíduos são livre para explorar todo o espaço, ocorre para baixos níveis de persistência da paisagem.

Combinando as Eqs. (2.3) e (2.4), a Fig. 2.8 apresenta um diagrama que especifica as regiões para sedentarismo (em amarelo), migração (em cor-de-rosa) e nomadismo (em azul) como funções da persistência da paisagem e da memória de trabalho.

**Sedentarismo** ocorre na região de parâmetros onde os indivíduos usam pequenas áreas.

**Migração** ocorre em regiões onde os indivíduos podem explorar todo espaço eficientemente, usando a estratégia de trabalho para encontrar a rota de migração e então a estratégia de referência para manter o curso até o sítio alvo  $S_f$ .

**Nomadismo**, em contraste, ocorre na região onde indivíduos podem explorar todo o espaço mas o comportamento de busca não é tão eficiente para encontrar um sítio específico tal

qual  $S_f$ .

## 2.4 Conclusão

Seguindo a proposta de dependência do movimento animal com a heterogeneidade espacial e a predictabilidade temporal dos recursos [20, 42], nós sugerimos ainda que a confiança do animal na memória espacial também pode qualitativamente influenciar o padrão de distribuição de população. Os autores de [20] discutem como a memória espacial em conjunto com outros mecanismos de movimentação indiscutivelmente mais simples (orientado e não-orientado) podem determinar a distribuição da população como sedentarismo e migração. Esse trabalho diferencia as paisagens em função da abundância, tamanho das manchas, variabilidade temporal, e predictabilidade temporal dos recursos. Os autores prevêm que a memória espacial deveria ser mais importante que os outros mecanismos em paisagens onde a previsibilidade dos recursos é alta. Para testar essas previsões, os autores de [42] usaram modelamento individual com base em algoritmo genético para demonstrar como dispersões individuais podem evoluir para depender da memória espacial para navegar entre as manchas, cujas localizações eram previsíveis de uma geração para outra, mas não evoluíram para o uso do movimento não-orientado para localizar manchas em paisagens imprevisíveis. Neste trabalho, provemos suporte adicional para a hipótese de relação entre a dinâmica da paisagem, movimentação e memória. Por exemplo, ambos os trabalhos preveem que sedentarismo e migração ocorrem em paisagens com baixa variação espaço-temporal.

Utilizamos duas estratégias exploratórias contrastantes: estratégia de trabalho, na qual os indivíduos vão à localização mais próxima além de uma área dinâmica repulsiva, e estratégia de referência, na qual os indivíduos vão à próxima localização ao longo de um caminho pré-definido (rota de migração). Animais nômades seguem a primeira estratégia, enquanto que animais migradores seguem ambas as estratégias, a primeira para procurar pela rota de migração e a segunda para manter o curso até o fim. Sobre uma paisagem desordenada, um caminhante (um indivíduo ou um grupo de indivíduos que se movem juntos) se move de acordo com as estratégias de trabalho e referência. Estas estratégias junto com a dinâmica da paisagem dão origem a trajetórias não-triviais.

Podemos identificar trajetórias bem sucedidas, nas quais o caminhante encontra um sítio alvo, e sem sucesso, onde o caminhante não encontra o sítio alvo. Para caracterizar qualitativamente os diferentes tipos de padrões de movimentação animal, analisamos as grandezas  $p$ , fração de vezes que o caminhante encontra um sítio alvo, e  $\eta$ , a eficiência das buscas bem suce-

didadas. Esta análise nos fornece resultados fundamentais, as Eqs. (2.3) e (2.4), que nos levam a obter um diagrama para os padrões de movimentação animal (Fig. 2.8). Este diagrama delimita regiões para sedentarismo, migração e nomadismo como função conjunta da persistência da paisagem e da memória de trabalho.

- O sedentarismo ocorre na região onde os indivíduos têm curta memória de trabalho e as paisagens são altamente persistentes, limitando os indivíduos a se mover apenas em áreas pequenas.
- Migração ocorre em uma região onde os indivíduos têm acesso a todo o espaço e pode explorá-lo de forma eficiente.
- Nomadismo ocorre em uma região onde os indivíduos podem explorar todo o espaço disponível, mas seu comportamento de busca é ineficiente por encontrar um sítio específico.

Notamos que existe uma região relativamente pequena para sedentarismo no espaço de parâmetros da Fig. 2.8, embora seja indiscutivelmente o comportamento predominante observado na natureza. Vemos duas questões principais neste resultado. Em primeiro lugar, reiteramos que o tamanho de uma região no espaço de parâmetros não é proporcional à probabilidade de espécies reais localizadas nessa região; evolução pode conduzir espécies reais a soluções altamente improváveis para os problemas ecológicos. Segundo, e talvez mais específico para este modelo, a discrepância observada pode também representar uma incompatibilidade de escala entre a duração da memória de um organismo, dos movimentos graduais entre manchas e a escala temporal em que os *patches* de recursos transitam entre estados disponíveis e indisponíveis. Paisagens em que os recursos estão disponíveis de forma confiável, mesmo que sazonalmente, são muito mais comuns do que aqueles com os tipos de recursos altamente imprevisíveis que levam ao nomadismo. Por exemplo, Dean [49] observa que até mesmo um mínimo de regularidade na disponibilidade de recursos podem deslocar pássaros nômades em favor dos mais diversos conjuntos de espécies residentes e migratórias.

Embora o nosso modelo computacional empregue abordagens muito diferentes do que os modelos conceituais anteriores ou em estudos empíricos, encontramos lições interessantes emergentes a partir da comparação dos nossos resultados qualitativos com os de trabalhos anteriores. Por exemplo, suponha que o parâmetro  $p$  (ou seja, a probabilidade de persistência da paisagem) seja aproximadamente equivalente a uma medida de previsibilidade temporal invocados anteriormente (qualitativo, não-dimensional: [20]; e inversa entre anos de desvio-padrão da produtividade vegetal: [42]). Então, os diferentes padrões de movimento emergentes no nosso

diagrama da Fig. 2.8 concordam de forma limpa com as previsões do trabalho anterior, que foram feitos em termos de heterogeneidade espacial dos recursos, em vez de memória [20, 42]. Estas semelhanças sugerem a possibilidade de que, em algum nível, existe um mapeamento entre a extensão da memória de trabalho que um organismo forrageador emprega e a escala espacial da variabilidade que caracteriza sua paisagem.

Exatamente de que forma a relação entre a memória de trabalho e a variabilidade espacial se dá parece ser uma questão em aberto que é passível de investigação a partir de duas perspectivas teóricas e empíricas. Por exemplo, uma questão particularmente interessante envolve a importância de “quanta” memória (tanto em um sentido absoluto quanto em interação com aspectos da estrutura da paisagem, tais como tamanho da mancha ou agregação de manchas) é necessária para diferenciar entre os padrões de movimentação. Estudos futuros, utilizando uma variedade de abordagens, poderiam explorar diferentes aspectos desta questão da quantidade de memória (por exemplo, duração ou especificidade geográfica da memória). Extensões de nossa abordagem para modelos evolutivos que incluem ganhos diferenciais de aptidão entre os caminhantes com base em manchas visitadas também são interessantes de se tentar.



### 3 *Movimentação animal: Modelo populacional*

Descrições de movimentação animal baseadas em indivíduos<sup>1</sup> são maneiras usuais de se conceitualizar e caracterizar a movimentação animal. No entanto, do ponto de vista ecológico, é importante ser capaz de traduzir tais descrições de movimentação centradas em indivíduos em correspondentes descrições centradas no espaço, ou seja, descrição do quão intensamente o espaço é usado. Esta tradução é desejável porque explicar a distribuição espacial de animais numa paisagem é um dos temas centrais de ecologia [15].

Neste capítulo propomos uma abordagem sobre a relação entre memória espacial e movimentação que incorpora alguns dos conceitos do Cap. 2, mas segue por uma nova via de investigação. Nosso intuito é estudar como características dos indivíduos (em especial a memória espacial) altera a forma de dispersão da população. Primeiramente, mostramos qual é o passo-a-passo da descrição de dinâmica de indivíduos e sua tradução em modelos de reação-difusão que descrevem o uso do espaço pela população. E em seguida apresentamos nosso modelo.

Obviamente, o modelo de movimentação mais simples é o caso de movimentação aleatória pura, na qual os indivíduos se movem indiferentemente ao seu ambiente ou da presença de outros indivíduos. Esta movimentação pode ser caracterizada com base nos indivíduos se considerarmos um espaço discreto, de 1 dimensão por simplicidade, e cada indivíduo se move para a direita, esquerda ou permanece parado com probabilidades  $R(x)$ ,  $L(x)$  e  $N(x)$ , respectivamente, conforme esquema da Fig. 3.1(a).

Assim, temos a relação

$$R(x) + L(x) + N(x) = 1 . \quad (3.1)$$

Para descrever a evolução temporal desta dinâmica, usamos a Equação Mestra, e a distribuição espacial de densidade de indivíduos,  $u(x, t)$ , em  $x$  no tempo  $t + \tau$  é

$$u(x, t + \tau) = u(x - \delta, t)R(x - \delta) + u(x + \delta, t)L(x + \delta) + u(x, t)N(x) . \quad (3.2)$$

---

<sup>1</sup> Como por exemplo o modelo apresentado no Capítulo 2.

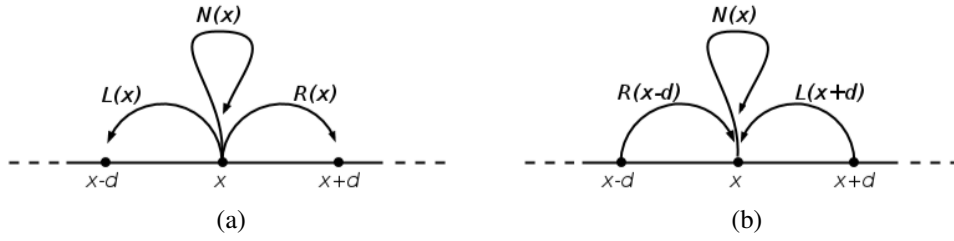


Figura 3.1: Probabilidades de transição (a) a partir de  $x$  e (b) com destino à  $x$ .

O primeiro termo se refere aos indivíduos vindo da esquerda (de  $x - \delta$ ), o segundo aos indivíduos vindo da direita (de  $x + \delta$ ), e o terceiro aos indivíduos que permaneceram na mesma posição, como mostrado no esquema da Fig. 3.1(b). Usamos a fórmula de Taylor e expandimos a equação em termos de  $x$  e  $t$ , para obter:

$$\begin{aligned}
 u(x,t) + \tau \frac{\partial u(x,t)}{\partial t} + h.o.t. &= u(x,t)R(x) - \delta \frac{\partial u(x,t)R(x)}{\partial x} + \frac{\delta^2}{2} \frac{\partial^2 u(x,t)R(x)}{\partial x^2} + h.o.t. \\
 &+ u(x,t)L(x) + \delta \frac{\partial u(x,t)L(x)}{\partial x} + \frac{\delta^2}{2} \frac{\partial^2 u(x,t)L(x)}{\partial x^2} + h.o.t. \\
 &+ u(x,t)N(x) ,
 \end{aligned} \tag{3.3}$$

usando a relação (3.1) esta equação se reduz à

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = -\frac{\delta}{\tau} \frac{\partial}{\partial x} (u(x,t) [R(x) - L(x)]) + \frac{\delta^2}{2\tau} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (u(x,t) [R(x) + L(x)]) . \tag{3.4}$$

Usando os limites

$$C(x) = \lim_{\delta, \tau \rightarrow 0} \frac{\delta}{\tau} [R(x) - L(x)] \tag{3.5}$$

$$D(x) = \lim_{\delta, \tau \rightarrow 0} \frac{\delta^2}{2\tau} [R(x) + L(x)] , \tag{3.6}$$

Obtemos

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} [D(x,t)u] - \frac{\partial}{\partial x} [C(x,t)u] . \tag{3.7}$$

Se não existe preferência por uma certa direção, ou seja, sendo um movimento puramente aleatório, então  $R(x) = L(x)$  e a equação fica da forma:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2}{\partial x^2} [D(x,t)u] . \tag{3.8}$$

que é simplesmente a *equação de difusão* na forma de Fokker-Planck [25], e representa um movimento browniano. Este limite caracteriza a movimentação aleatória, e faz sentido numa perspectiva biológica se considerarmos longos períodos de tempo ou que os animais se movem rapidamente em pequenos intervalos de tempo [76]. Dessa forma, os padrões espaciais de

indivíduos que se movem de maneira aleatória podem ser descritos pela solução da equação de difusão correspondente.

No entanto, como discutido no Cap. 2 e em muitos outros estudos [10, 11, 12, 13, 20, 77, 78, 79, 80] os animais não se movem apenas de forma aleatória. Ao invés disso, seus movimentos são influenciados por uma variedade de fatores, por exemplo, características da paisagem, estado comportamental e fisiologia do animal. Essas influências podem ser incorporadas aos modelos individuais de movimentação dos animais, e assim como no caso de movimentos puramente aleatórios, podem ser “traduzidos” em correspondentes equações diferenciais parciais descrevendo os padrões de uso do espaço. A ecologia do movimento têm se tornado uma área de pesquisa atraente por envolver os esforços de físicos, matemáticos e biólogos no propósito de encontrar métodos de incorporar essas influências numa abordagem a nível de população. No modelo apresentado a seguir propomos a incorporação da memória espacial de indivíduos para entender a redistribuição da população. Apresentamos uma variação do modelo estudado no Cap. 2 e estudamos a correspondente distribuição espacial da população, por simplicidade, em apenas uma dimensão.

### 3.1 Modelo estocástico

Como no Cap. 2, consideramos indivíduos que se movem seguindo apenas a regra de evitar regiões com alto valor de memória. Ao se assentarem numa determinada posição, os indivíduos depositam memória nesta localidade. Especificamente, para definir como nova memória é criada, ajustamos as regras de movimentação na paisagem. Durante um tempo  $t$ ,  $0 \leq t \leq \Delta t$ , um caminhante deve realizar uma caminhada aleatória localizada, definida pelo kernel de dispersão  $K(y - x; \Delta t)$ , procurando por sítios com baixos níveis de evasão devido à memória depositada no local. A cada intervalo de tempo  $\Delta t$  um caminhante deve visitar um sítio. Depois, o sítio recebe o maior valor de memória, que faz com que o caminhante evite ficar no mesmo sítio no próximo intervalo de tempo.

Nesta abordagem diferente também consideramos que a probabilidade da memória desaparecer no intervalo de tempo  $\tau$  é  $\tau/\mu$ , que caracteriza um processo de Poisson. Se um caminhante está em  $x$  no tempo  $t_1$  e deposita memória neste tempo, então a probabilidade da memória em  $x$  no tempo  $t > t_1$ , decresce como  $e^{-(t-t_1)/\mu}$ . Esta expressão é mostrada na Fig. 3.2 para  $\mu = \{1, 2, 3, 4\}$ . Note que à medida que a taxa de decaimento da memória  $\mu$  cresce, mais tempo é necessário para diminuir o valor da memória no sítio.

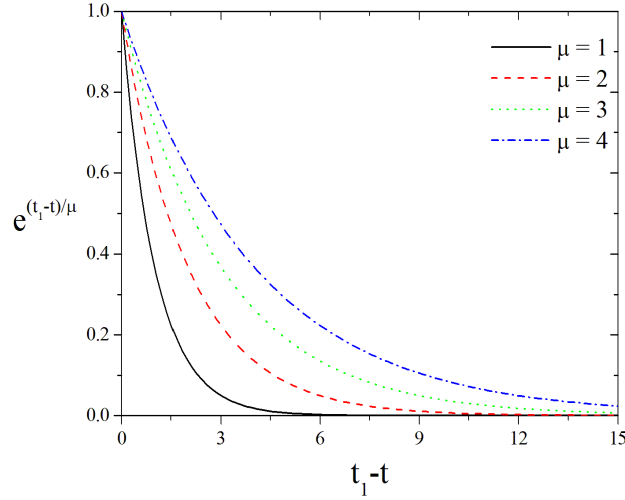


Figura 3.2: Decaimento da memória como função do tempo, para  $\mu = \{1, 2, 3, 4\}$ .

A dinâmica da memória pode ser definida como

$$\begin{aligned} \text{Variação na memória} &= \exists \text{ memória e ela persiste} \\ &+ \nexists \text{ memória e ela é criada,} \end{aligned}$$

Sendo  $w(x, t)$  a distribuição de memória em  $x$  no tempo  $t$ , então a memória em  $x$  depois de um intervalo de tempo  $\tau$  é escrita como

$$w(x, t + \tau) = w(x, t) \left(1 - \frac{\tau}{\mu}\right) + [1 - w(x, t)]\lambda u(x, t) \quad (3.9)$$

onde  $u(x, t)$  é a densidade de população em  $x$  no tempo  $t$ , e  $\lambda$  é a taxa de nova memória criada. Dividindo por  $\tau$ , a expressão é simplificada da forma

$$\frac{w(x, t + \tau) - w(x, t)}{\tau} = -\frac{1}{\mu}w(x, t) + \frac{\lambda}{\tau}u(x, t)[1 - w(x, t)], \quad (3.10)$$

No limite de  $\tau \rightarrow 0$ , obtemos

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \alpha u(1 - w) - \frac{w}{\mu}, \quad (3.11)$$

onde  $\alpha = \lim_{\tau \rightarrow 0} \lambda/\tau$ . Deixamos de escrever  $(x, t)$  para uma notação mais limpa, mas mantemos em mente que a memória e a população dependem do tempo e espaço.

Para determinarmos a distribuição espacial dos indivíduos,  $u(x, t)$ , definimos a probabilidade de se mover de um sítio em  $y$  para outro em  $x$ , que é proporcional ao kernel de dispersão usado durante a busca aleatória e à densidade de memória nesta posição.

$$P(y \rightarrow x) = \frac{K(y - x; \Delta t)[1 - w(x, t)]}{\mathcal{N}(y, \Delta t)}, \quad (3.12)$$

onde

$$\mathcal{N}(y, \Delta t) = \sum_{j \in \Omega} K(y - x_j; \Delta t) [1 - w(x_j, t)] \quad (3.13)$$

é o coeficiente de normalização, tal que  $\sum_{i \in \Omega} P(y \rightarrow x_i) = 1$ , sendo  $\Omega$  um domínio espacial local onde o caminhante realiza a busca aleatória por  $x$ . O uso deste coeficiente é necessário pois a cada passo a probabilidade de transição é variável devido à memória definida por  $w(x, t)$ .

Considerando esta situação, para uma realização, descrevemos a densidade de caminhantes em  $x$  depois de um intervalo de tempo  $\Delta t$  pela Equação Mestra:

$$u(x, t + \Delta t) = \sum_{i \in \Omega} \frac{K(y_i - x, \Delta t) [1 - w(x, t)] u(y_i, t)}{\mathcal{N}(y_i, \Delta t)} = [1 - w(x, t)] \sum_{i \in \Omega} \frac{K(y_i - x, \Delta t) u(y_i, t)}{\mathcal{N}(y_i, \Delta t)}. \quad (3.14)$$

Para uma densidade média, escrevemos como

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= \int_{\Omega} \frac{K(y - x, \Delta t) [1 - w(x, t)]}{\int_{\Omega} K(y - \xi; \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi} u(y, t) dy \\ &= [1 - w(x, t)] \int_{\Omega} \frac{K(y - x, \Delta t) u(y, t)}{\int_{\Omega} K(y - \xi; \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi} dy, \end{aligned} \quad (3.15)$$

onde a integração em  $y$  é também no domínio  $\Omega$ . Por simplicidade, usamos um kernel de dispersão truncado com valores não-zero apenas dentro do domínio  $\Omega$ , assim

$$u(x, t + \Delta t) = [1 - w(x, t)] \int_{-\infty}^{\infty} \frac{K(y - x, \Delta t) u(y, t)}{\int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi; \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi} dy. \quad (3.16)$$

Expandindo em séries de Taylor, obtemos<sup>2</sup>:

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= u(x, t) + \Delta t \phi_1 \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + \Delta t \phi_2 \left\{ \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + \frac{2u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \left[ \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right]^2 \right. \\ &\quad \left. + \frac{2u(x, t)}{1 - w(x, t)} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} + \frac{2}{1 - w(x, t)} \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right\}, \end{aligned} \quad (3.17)$$

onde  $\phi_1(\Delta t) = \frac{1}{\Delta t} \int_{-\infty}^{\infty} z K(z, \Delta t) dz$ , e  $\phi_2(\Delta t) = \frac{1}{2\Delta t} \int_{-\infty}^{\infty} z^2 K(z, \Delta t) dz$ . Dividindo por  $\Delta t$  e tomando o limite  $\Delta t \rightarrow 0$ , obtemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \left[ M_1 + \frac{2M_2}{1 - w(x, t)} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right] + M_2 \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} \\ &\quad + 2M_2 \frac{u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \left[ \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right]^2 + 2M_2 \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2}, \end{aligned} \quad (3.18)$$

onde  $M_1 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \phi_1(\Delta t)$  é o primeiro momento infinitesimal do kernel de dispersão e  $M_2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \phi_2(\Delta t)$  é o segundo momento infinitesimal do kernel de dispersão. Omitimos  $(x, t)$  e

<sup>2</sup>Todos os detalhes se encontram no Apêndice B.

reescrevemos os termos para obter

$$\frac{\partial u}{\partial t} = - \underbrace{\frac{\partial}{\partial x} \left[ u \left( 2M_2 \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) - M_1 \right) \right]}_{\text{Fluxo advectivo com uma função log}} + \underbrace{M_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}}_{\text{Fluxo difusivo}}. \quad (3.19)$$

Note que esta equação apresenta no termo advectivo um acoplamento não-linear devido à memória  $w$ . Nesta expressão,  $M_1$  representa a preferência por uma direção, e  $M_2$  o coeficiente de difusão. Além disso, esta equação apresenta uma advecção em direção ao gradiente de  $\log[1 - w(x, t)]$ . Observe que  $\partial_x \log[1 - w(x, t)]$  é alguma medida de localizações com baixos valores de memória, visto que representa a variação relativa de espaço sem memória.

Vale ressaltar aqui que neste modelo a população total se mantém constante. Se integrarmos a Eq. 3.19 em  $x$  obtemos

$$-2M_2 \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right]_{-\infty}^{\infty} + M_2 \frac{\partial u}{\partial x} \Big|_{-\infty}^{\infty}, \quad (3.20)$$

considerando  $u$  e  $w$  simétricos, então o primeiro termo é nulo. Para condições de contorno de Neumann, então o segundo termo também é nulo,  $\partial_x u|_{-\infty}^{\infty} = 0$ . Assim, temos que a população total não varia no tempo.

A Eq. (3.19) é similar ao modelo apresentado por Othmer e Stevens [81] para dispersão por quimiotaxia. Nesse caso, eles apresentam equações diferenciais parciais que dependem de como as regras de movimentação são definidas pela concentração de um substrato local, sendo que os indivíduos se movem de regiões de baixa concentração para regiões de alta concentração. Já no nosso problema, a movimentação dos indivíduos têm retorno negativo dado pela medida  $\partial_x \log[1 - w(x, t)]$ , ou seja, se movimentando de regiões de alta memória para regiões de baixa memória.

## 3.2 Adimensionalização do modelo

Para nosso problema temos o sistema de Eqs. (3.11) e (3.19), que repetimos abaixo, especificando como a memória e a população variam com o tempo.

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \alpha u(1-w) - \frac{w}{\mu} \\ \frac{\partial u}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \left( 2M_2 \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) - M_1 \right) \right] + M_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \end{cases} \quad (3.21)$$

Antes de analisarmos nosso sistema, é conveniente reduzir o número de parâmetros através da adimensionalização do problema. Uma introdução às técnicas de adimensionalização pode

ser encontrada na Referência [82]. Visto que nosso problema apresenta as seguintes dimensões:  $[w]$  = sem dimensão,  $[u]$  = indivíduos/espaco,  $[M_1]$  = espaco/tempo,  $[M_2]$  = espaco<sup>2</sup>/tempo,  $[\mu]$  = tempo,  $[\alpha]$  = espaco/(indivíduos  $\times$  tempo), sendo que [indivíduos] = sem dimensão, nós introduzimos as seguintes variáveis

$$\begin{aligned} x' &= \frac{x}{\sqrt{\mu M_2}}, \\ t' &= \frac{t}{\mu}, \\ u' &= u \sqrt{\mu M_2}. \end{aligned} \quad (3.22)$$

Então, as Eqs. (3.11) e (3.19) se tornam

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \alpha \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} u(1-w) - w, \quad (3.23)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ u \left( 2 \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) - M_1 \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \right) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (3.24)$$

onde removemos o marcador “prime” de  $x$ ,  $t$  e  $u$  para uma notação mais clara. Veja que, com isso, a escala de tempo passa a ser dada pela taxa de decaimento da memória  $\mu$ . Além disso, o fator relacionado à difusão passa a ter valor unitário. Desprezando a advecção convencional, ou seja, para  $M_1 \ll 1$ , temos apenas um parâmetro:

$$\beta = \alpha \sqrt{\frac{\mu}{M_2}}, \quad (3.25)$$

que quantifica quanto de memória é criada e o quanto ela decai. Assim, a equação se simplifica:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1-w) - w, \quad (3.26)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (3.27)$$

Note que, se estivermos interessados em qual é o efeito da densidade de população na dinâmica deste problema, podemos reescalar

$$U = \beta u, \quad (3.28)$$

a fim de obter o sistema:

$$\frac{\partial w}{\partial t} = U(1-w) - w, \quad (3.29)$$

$$\frac{\partial U}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ U \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 U}{\partial x^2}. \quad (3.30)$$

Assim, as Eqs. (3.29) e (3.30) não apresentam nenhum parâmetro, ou seja, a dinâmica transiente depende apenas das condições iniciais. Observe que, a condição inicial para  $U$  possui

dependência com a memória, implícito em  $\beta$ , e com a população  $u$ . Fazemos nossa análise usando estas equações para mostrar como varia a dinâmica deste modelo com a memória e a população.

### 3.3 Métodos de análise numérica

Nesta seção apresentamos os métodos usados para explorar nosso modelo. Fizemos a análise numérica através de discretização do modelo e implementação computacional. As grandezas analisadas são mostradas na Sec. 3.3.2.

#### 3.3.1 Discretização do modelo

Considerando espaço e tempo discretos, temos  $x = i\Delta x$  e  $t = n\Delta t$ , onde  $i = 1, 2, 3, \dots, N$ ,  $N$  é o número de sítios, e  $n = 0, 1, 2, \dots, n_{max}$ . Assim,  $w(x, t) = w(i\Delta x, n\Delta t) = w_i^n$ , e  $U(x, t) = U(i\Delta x, n\Delta t) = u_i^n$ . Para discretizar as Eqs. (3.29) e (3.30), usamos o método implícito de diferenças finitas Crank-Nicolson<sup>3</sup>.

Basicamente, o método de Crank-Nicolson consiste em escrever a equação parcial diferencial à diferenças finitas centradas para o tempo, ou seja, considerando  $t = (n + 1/2)\Delta t$ ; e para o espaço, a diferença é calculada considerando a média de duas diferenças centradas nos tempos  $t = n\Delta t$  e  $t = (n + 1)\Delta t$  [83]. Então temos a aproximação numérica para  $w$ :

$$\begin{aligned} \frac{\partial w}{\partial t} &= \frac{1}{\Delta t} (w_i^{n+1} - w_i^n), \\ \frac{\partial w}{\partial x} &= \frac{1}{4\Delta x} \underbrace{(w_{i+1}^{n+1} - w_{i-1}^{n+1} + w_{i+1}^n - w_{i-1}^n)}_{w_{i_1}}, \\ \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} &= \frac{1}{2(\Delta x)^2} \underbrace{(w_{i+1}^{n+1} - 2w_i^{n+1} + w_{i-1}^{n+1} + w_{i+1}^n - 2w_i^n + w_{i-1}^n)}_{w_{i_2}}, \end{aligned} \quad (3.31)$$

e para  $U$ :

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial t} &= \frac{1}{\Delta t} (u_i^{n+1} - u_i^n), \\ \frac{\partial U}{\partial x} &= \frac{1}{4\Delta x} (u_{i+1}^{n+1} - u_{i-1}^{n+1} + u_{i+1}^n - u_{i-1}^n), \\ \frac{\partial^2 U}{\partial x^2} &= \frac{1}{2(\Delta x)^2} (u_{i+1}^{n+1} - 2u_i^{n+1} + u_{i-1}^{n+1} + u_{i+1}^n - 2u_i^n + u_{i-1}^n). \end{aligned} \quad (3.32)$$

<sup>3</sup>Detalhes do método de Crank-Nicolson no Apêndice C

Para a Eq. (3.29) obtemos a aproximação

$$w_i^{n+1} = w_i^n(1 - \Delta t - u_i^n \Delta t) + u_i^n \Delta t, \quad (3.33)$$

Para a Eq.(3.30) obtemos<sup>4</sup>

$$\begin{aligned} & u_{i-1}^{n+1} \underbrace{\left[ \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} - \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right]}_{A_i} + \\ & u_i^{n+1} \underbrace{\left[ 1 + \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right]}_{B_i} + \\ & u_{i+1}^{n+1} \underbrace{\left[ -\frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} - \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right]}_{C_i} \\ &= u_{i-1}^n \left[ -\frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} + \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right] + \\ & u_i^n \left[ 1 - \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} + \frac{W_{i_2}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} + \left( \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \right)^2 \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} \right] + \\ & u_{i+1}^n \left[ \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} + \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right]. \end{aligned} \quad (3.34)$$

onde  $W_{i_1}$  e  $W_{i_2}$  estão definidos na Eq. (3.31),  $W_{i_d} = (1 - w_i^n)$ . O lado direito corresponde à  $D_i$  e apresenta somente variáveis conhecidas. Observe que temos um problema tridiagonal, que na forma matricial é:

$$\begin{bmatrix} B_1 & C_1 & & & 0 \\ A_2 & B_2 & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & & \\ & & & B_{N-1} & C_{N-1} \\ 0 & & & A_N & B_N \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1^{n+1} \\ u_2^{n+1} \\ \vdots \\ u_N^{n+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} D_1 \\ D_2 \\ \vdots \\ D_N \end{bmatrix}. \quad (3.35)$$

Para resolver este problema usamos o algoritmo de matriz tridiagonal [84], também conhecido como algoritmo de Thomas [85], que é uma forma simplificada do método de eliminação de Gauss.

A idéia básica do método de eliminação de Gauss para este sistema é usar a primeira equação para eliminar a primeira variável da segunda equação. Então, a nova versão da segunda equação é usado para eliminar a segunda variável da terceira equação, e assim por diante. Após  $N - 1$  passos, têm-se apenas uma equação com apenas uma variável desconhecida. Essa parte

<sup>4</sup>Passo-a-passo no Apêndice C

do processo é conhecida como varredura avançada. Então é calculado o valor desta variável que é, então, usada para calcular a variável anterior e assim por diante até encontrar a primeira variável[86]. Essa parte é conhecida como varredura retrógrada. Ao final deste processo, são realizadas  $N^3$  operações para se chegar à solução.

Pelo algoritmo de Thomas para este sistema, a solução pode ser obtida por  $N$  operações ao invés de  $N^3$  operações pelo método de Gauss[87]. O primeiro passo elimina os  $A_i$ 's, e então uma abreviada substituição nos dá a solução. O primeiro passo consiste em modificar os coeficientes da forma:

$$\hat{C}_i = \frac{C_i}{B_i - \hat{C}_{i-1}A_i}; \quad (3.36)$$

$$\hat{D}_i = \frac{D_i - \hat{D}_{i-1}A_i}{B_i - \hat{C}_{i-1}A_i}. \quad (3.37)$$

Veja que quando  $i = 1$  então  $A_1 = 0$  reduz as expressões para  $\hat{C}_1 = C_1/B_1$  e  $\hat{D}_1 = D_1/B_1$ . Esta parte consiste na varredura avançada. A solução é obtida pela varredura retrógrada, ou seja, substituição retrógrada:

$$u_N^{n+1} = \hat{D}_N; \quad (3.38)$$

$$u_i^{n+1} = \hat{D}_i - \hat{C}_i u_{i+1}^{n+1}; \quad i = N-1, N-2, \dots, 1. \quad (3.39)$$

Com este procedimento temos as Eqs. (3.29) e (3.30) discretizadas e um método para resolvê-las numericamente.

### 3.3.2 Grandeza analisada

A partir das soluções numéricas, avaliamos o *alcance da população*,  $x_p$ , definido pela equação

$$\int_{-x_p}^{x_p} u(x, t) dx = 0.96P, \quad (3.40)$$

onde

$$P = \int_{-\infty}^{\infty} u(x, 0) dx, \quad (3.41)$$

é a população total, que, conforme discussão da Eq. (3.20), é uma constante. Escolhemos 96% da população dentro do intervalo  $(-x_p, x_p)$  como uma referência aos dois desvios padrão (à direita e à esquerda da média) usado em distribuições gaussianas que compreendem 95.4% da distribuição. Como estamos usando  $U(x, t)$  dado pela Eq. (3.28), então temos

$$\int_{-x_p}^{x_p} \frac{U(x, t)}{\beta} dx = 0.96P \Rightarrow \int_{-x_p}^{x_p} U(x, t) dx = 0.96\beta P. \quad (3.42)$$

Dessa forma, nossa grandeza  $x_p$  depende de

$$\gamma = \beta P, \quad (3.43)$$

que mostra a dependência com a memória e a população. Assumindo simetria em  $U$  com relação ao centro, obtemos  $x_p$  numericamente, como o valor de  $x > 0$  que compreende 48% da população.

Para comparar com processos difusivos, também obtemos soluções numéricas para o caso de dispersão apenas por difusão. Implementamos a equação de difusão discretizada da mesma forma (Eq. (C.5)) e calculamos a mesma grandeza.

### 3.3.3 Implementação computacional

Implementamos o algoritmo de Thomas em linguagem C++ usando o algoritmo “tridag” apresentado na Sec.2.4 da Referência [84]. Consideramos um espaço unidimensional de tamanho  $L$ , sendo que  $L \in (-5; 5)$ , e usamos as condições inicial tipo “top hat function” (3.44)

$$\begin{aligned} w_i^0 &= 0; \\ u_i^0 &= \begin{cases} u_0; & -0.05 \leq x \leq 0.05 \\ 0, & \text{caso contrário} \end{cases}, \end{aligned} \quad (3.44)$$

com  $\sum_{i=1}^N u_i^0 = \gamma$ , e de contorno (3.45)<sup>5</sup>.

$$w_1^n = w_N^n = u_1^n = u_N^n = 0. \quad (3.45)$$

Para obter as distribuições de  $u$  e de  $w$ , usamos os seguintes parâmetros:

- $\gamma = 10, 10^2, 10^3, 10^4, 5 \times 10^4, 10^5, 2 \times 10^5, 4 \times 10^5, 6 \times 10^5, 8 \times 10^5$  e  $10^6$ ;
- $n_{max} = 10^2, 10^3, 10^4, 10^5, 10^6, 2 \times 10^6, 3 \times 10^6, 4 \times 10^6, 5 \times 10^6, 7 \times 10^6, 9 \times 10^6, 10^7$  e  $10^8$ ;
- $N = 10^4$ ;
- $L = 10$ ;
- $\Delta x = L/N$ ;
- $\Delta t = (\Delta x)^2 \times 10^{-3}$ , intervalo de tempo deve ser  $\Delta t \leq (\Delta x)^2/2$ .

<sup>5</sup>Veja que esta condição nos fornece  $A_1 = C_N = 0$  na Eq. (3.35).

### 3.4 Resultados

Avaliamos as soluções numéricas das Eqs. (3.29) e (3.30), que correspondem à regra de movimentação de saltar para um sítio escolhido aleatoriamente da vizinhança da posição atual evitando os sítios com altos valores de memória. Consideramos um espaço grande o suficiente para evitarmos os efeitos de borda.

Nas figuras a seguir mostramos a distribuição normalizada da população  $u_1(x, t) = U(x, t)/\gamma$ , onde  $U(x, t)$  é a solução numérica que obtivemos, assim  $\int_{-\infty}^{\infty} u_1(x, t) = 1$ . Figura 3.3 mostra esta distribuição para  $t = 10^8$  e os correspondentes termos de advecção induzida pela memória da Eq. (3.30). Observe que o alcance e a forma da distribuição dependem de  $\gamma$ . Para pequenos valores de  $\gamma$ , a população permanece concentrada na origem, mas à medida que este parâmetro aumenta, a dispersão também aumenta. Pode-se observar o aparecimento de pico nas margens da distribuição. Os chamamos de picos advectivos e eles ocorrem devido ao termo advectivo induzido pela memória da Eq. (3.30).

Figuras 3.4 e 3.5 mostram a dependência temporal da distribuição da população para  $\gamma = 10^3$  e  $10^6$ , respectivamente. Para baixos valores de  $\gamma$  a população fica centrada na origem, enquanto que para altos valores de  $\gamma$  ela se espalha por uma ampla área.

Comparando as distribuições para  $\gamma = 10^3$  e  $10^6$  com o caso de dispersão apenas por difusão, Fig. 3.6, notamos que para baixos valores de  $\gamma$ , a população se dispersa de forma muito semelhante ao caso de dispersão apenas pela difusão. À medida que  $\gamma$  aumenta, a advecção devido à memória se torna uma importante forma de dispersão. Avaliamos esta mudança de comportamento através da análise do alcance da população  $x_p$ .

Apesar do transiente inicial, o alcance  $x_p$  mostra uma clara dependência seguindo uma lei de potência no tempo, como se pode ver no gráfico log-log na Fig. 3.7. Assim, ajustamos estas curvas para  $t > 10^5$  a fim de encontrar esta potência que chamamos de expoente característico  $\nu$ . Obtemos que

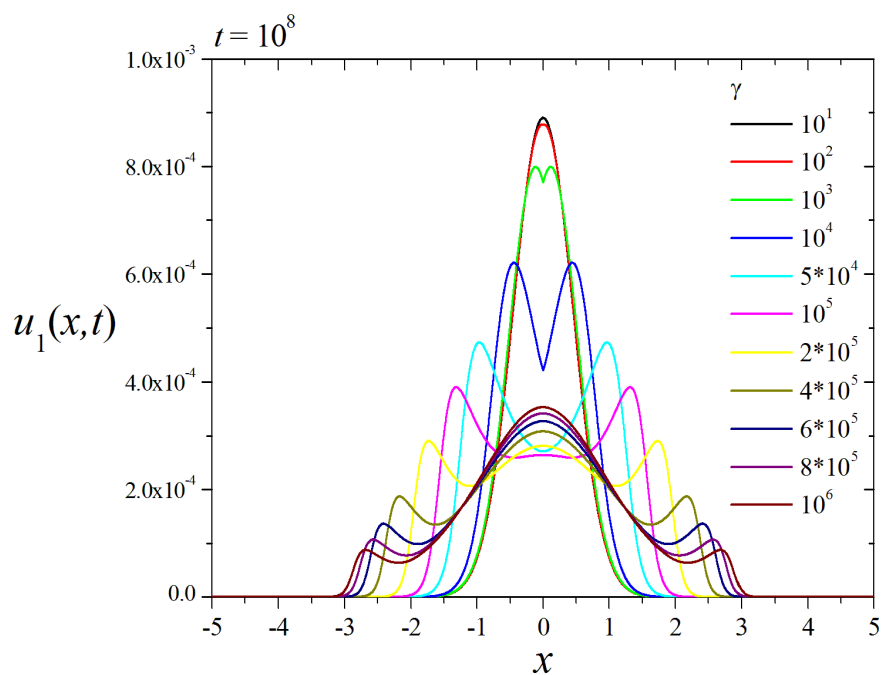
$$x_p \propto t^\nu, \quad \nu \in (0.5, 0.66). \quad (3.46)$$

Sabe-se que para a difusão  $\nu = 0.5$ <sup>6</sup>, veja Sec. 1.2. Em nosso modelo, temos  $\nu \in (0.5, 0.66)$ , que revela a natureza superdifusiva do sistema para altos valores de  $\gamma$ .

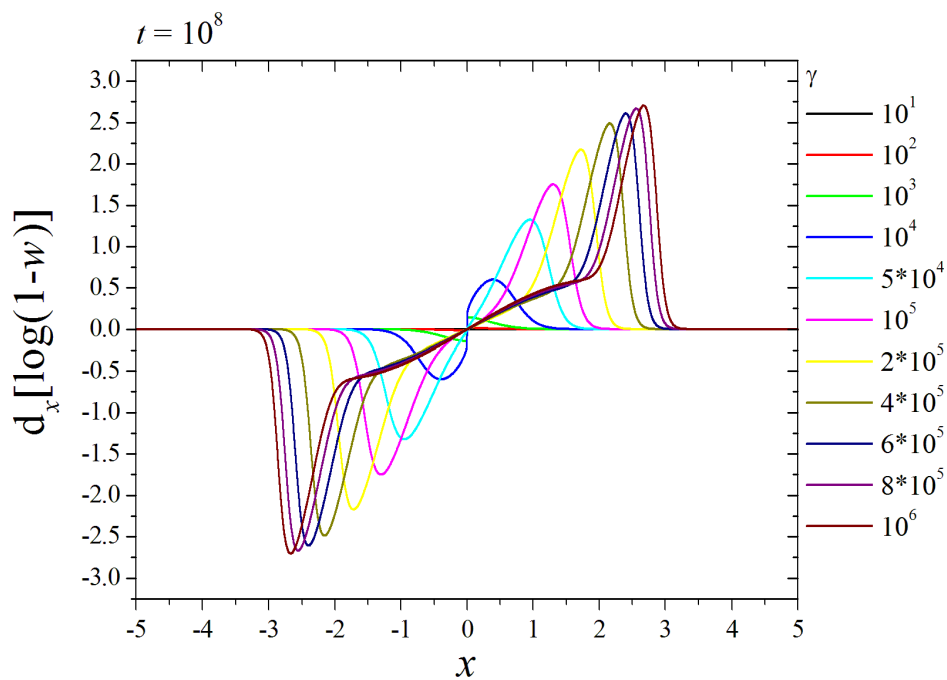
Figura 3.8 mostra a dependência do expoente característico  $\nu$  com  $\gamma$ . Observe que existem regiões de crescimento rápido e lento de  $\nu$ . Para  $10^3 < \gamma < 10^6$ ,  $\nu$  mostra uma dependência

---

<sup>6</sup>Processos difusivos normais são caracterizados por distribuições gaussianas. O desvio padrão destas distribuições, que pode representar o alcance da distribuição, aumenta com  $\sqrt{t}$ .

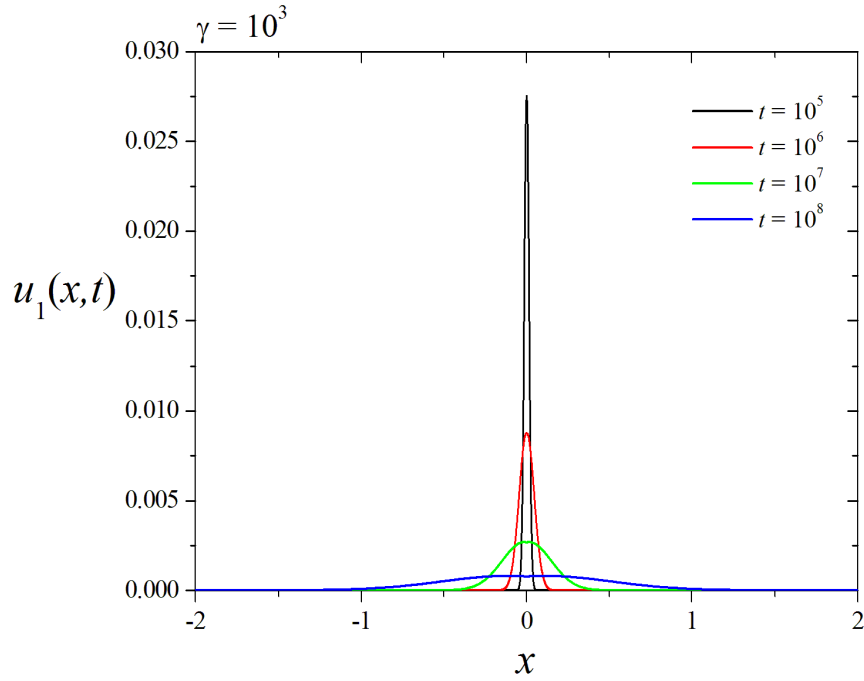


(a)



(b)

Figura 3.3: (a) Distribuição da população para  $t = 10^8$ . (b) Função  $\partial_x \log(1 - w)$ . Observe a correspondência entre os picos advectivos em (a) e (b).



(a)

Figura 3.4: Distribuição da população para  $\gamma = 10^3$  para  $t = 10^5, 10^6, 10^7, 10^8$ .

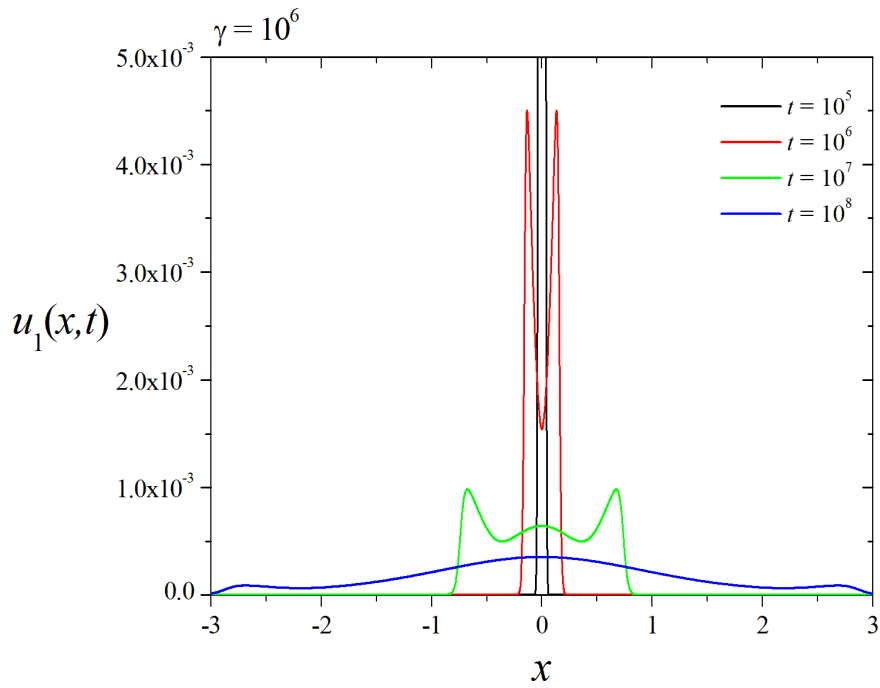


Figura 3.5: Distribuição da população para  $\gamma = 10^6$  para  $t = 10^5, 10^6, 10^7, 10^8$ .

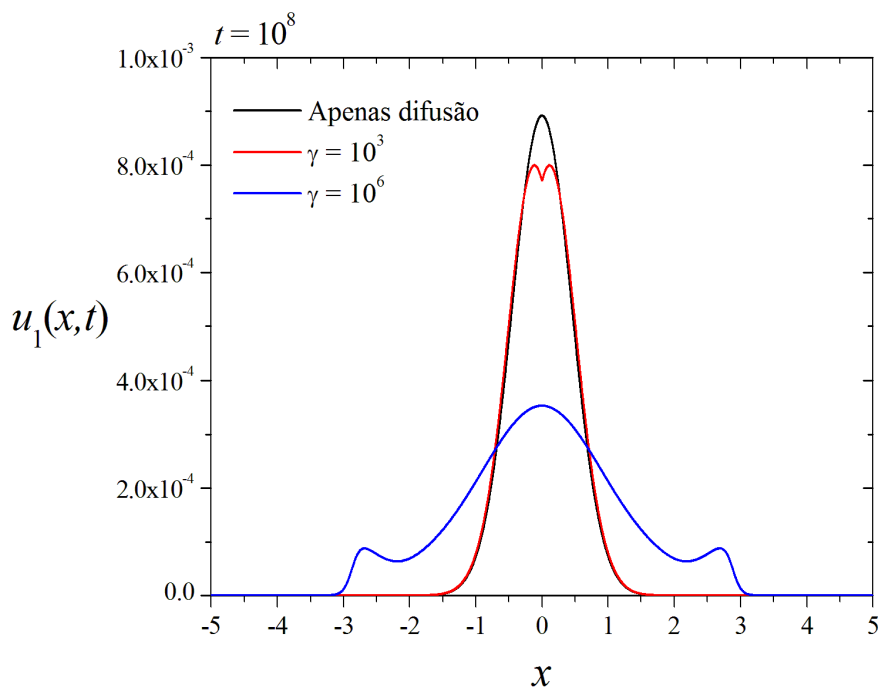


Figura 3.6: Comparação das distribuições da população para  $\gamma = 10^3$  e  $10^6$  com o caso de dispersão apenas por difusão.

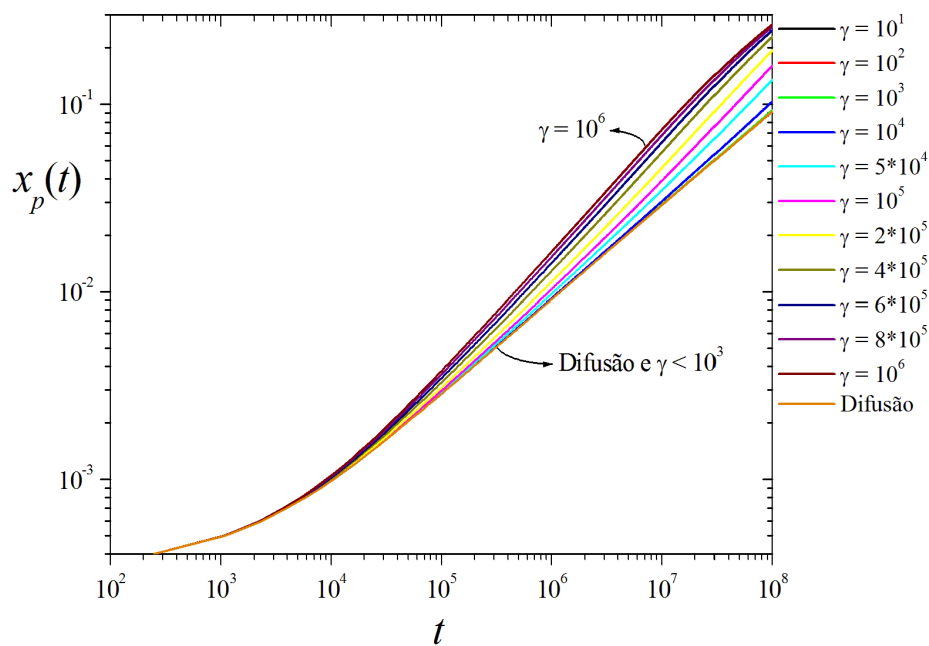


Figura 3.7: Alcance da população  $x_p$  como função do tempo. Definimos o expoente característico  $\nu$  para  $t > 10^5$ .

seguindo uma lei de potência em  $\gamma$ , dado por:

$$v \propto \gamma^{0.04}, \quad (3.47)$$

que corresponde à curva contínua na Fig. 3.8. No entanto, veja que para  $\gamma < 10^3$ , o crescimento é pequeno e a difusão normal prevalece. Já, para  $\gamma > 10^3$ , a dispersão devido à memória se torna um importante fator na redistribuição espacial da população.

Para explorarmos o significado de  $\gamma$ , devemos mostrar explicitamente os parâmetros envolvidos na sua definição.

$$\gamma = \beta P = \alpha \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} P = \sqrt{\frac{\alpha^2 \mu}{M_2}} P. \quad (3.48)$$

Temos  $M_2$  como uma medida da difusão da população como mostrado na Eq. (3.19). Dessa forma,  $\alpha^2 \mu$  também é uma medida de dispersão da população, neste caso, da superdifusão devido à memória. Assim,  $\gamma$  é uma relação entre a população total e a raiz da razão entre difusão normal e superdifusão induzida pela memória.

Para uma população total  $P$  constante, variamos  $\gamma$  ao variarmos a medida de superdifusão  $\alpha^2 \mu$ . Sendo assim, a dinâmica de nosso modelo apresenta dois casos:

1. *Difusão normal*: casos em que a medida de superdifusão é pequena, com baixa memória  $\mu$  e/ou baixa deposição de memória  $\alpha$ , fazendo a razão  $\alpha^2 \mu / M_2$  um valor pequeno e assim a dispersão da população ocorre preferencialmente devido à difusão gaussiana.
2. *Superdifusão*: neste caso a memória e/ou a deposição de memória são altas e elevam os valores de  $\gamma$  fazendo a população se difundir de forma anômala.

Dessa forma, esboçamos um diagrama para os parâmetros  $P$  e  $\sqrt{\alpha^2 \mu / M_2}$  que delimita regiões onde esperar estes dois casos, como vê-se na Fig. 3.9. Para valores de  $\gamma = P \sqrt{\alpha^2 \mu / M_2} < 10^3$ , temos a região onde a população se dispersa por difusão normal. Para  $P \sqrt{\alpha^2 \mu / M_2} > 10^3$ , a população se dispersa de forma superdifusiva.

### 3.5 Conclusão

Neste capítulo propomos uma dinâmica de dispersão para populações que contêm indivíduos que decidem seus movimentos de acordo com uma memória espacial repulsiva. Partimos da descrição probabilística do movimento dos indivíduos através do estabelecimento das regras de movimentação individual e determinamos um sistema de equações diferenciais parciais que

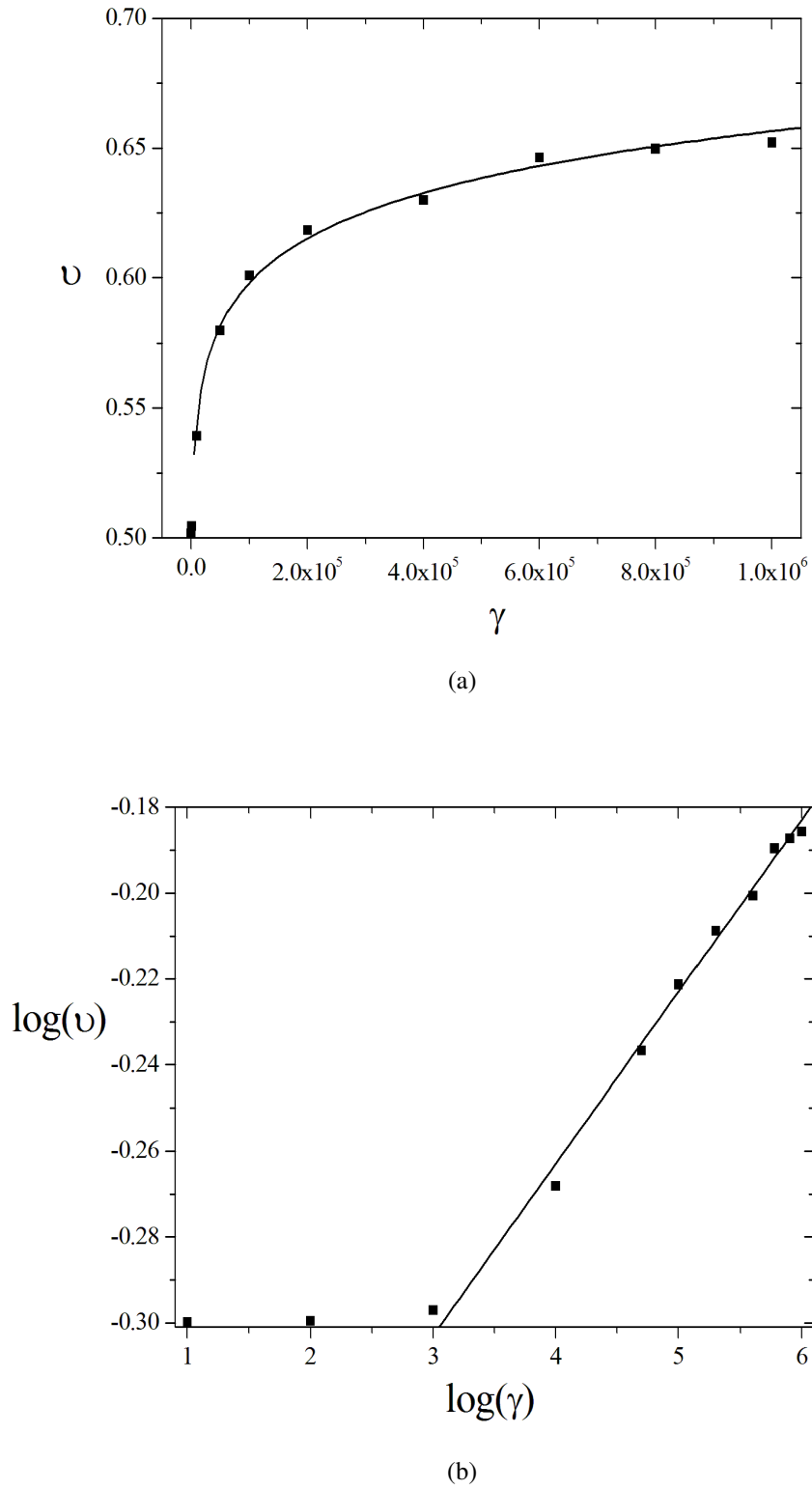


Figura 3.8: Expoente característico  $\nu$  como função de  $\gamma$  num gráfico de escala (a) linear e (b) log-log. Linha contínua corresponde à Eq. (3.47).

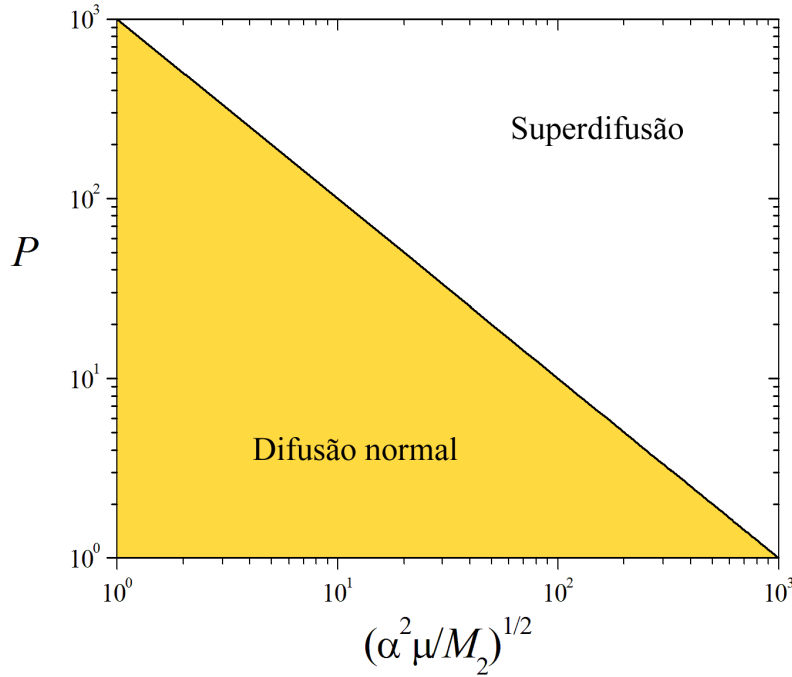


Figura 3.9: Diagrama de  $P$  versus  $\sqrt{\alpha^2 \mu / M_2}$ . A área abaixo da curva mostra a região onde espera-se que a difusão normal seja predominante e a área acima da curva mostra a região de superdifusão induzida pela memória.

revelam a redistribuição espacial da população. A análise numérica deste sistema de equações revelou que esta dinâmica apresenta difusão normal ou difusão anômala (superdifusão) dependendo da memória, que induz uma advecção no sistema, e da população total.

Explicitamente, consideramos indivíduos que buscam por outra posição para visitarem de acordo com um kernel de redistribuição  $K(y - x, \Delta t)$  limitado à vizinhança da posição atual. Esta nova posição deve apresentar baixos valores de um marcador que chamamos de densidade de memória  $w(x, t)$ . Conjecturamos que este marcador  $w(x, t)$  é depositado em regiões que são visitadas e decai segundo um processo de Poisson com parâmetro dado pela memória espacial dos indivíduos ( $1/\mu$ ). Assim, se a memória espacial  $\mu$  possui um valor elevado, então a densidade de memória decai lentamente. A memória  $\mu$  pode ser interpretada como um tempo necessário para o local se tornar atrativo novamente, seja porque o indivíduo ainda se lembra desta posição e prefere evitá-la, seja porque a região possui recursos que foram esgotados e é necessário um tempo para se recuperar. Veja que com esta proposta, os indivíduos procuram se assentar nas proximidades da posição atual, mas procuram se afastar de regiões que já foram visitadas.

Traduzimos estas regras individuais numa abordagem de nível populacional. Portanto, a densidade de memória é descrita pela Eq. (3.11) e a densidade da população  $u(x, t)$  é dada pela Eq. (3.19). Note que a Eq. (3.19) apresenta um termo de difusão normal e um termo que

contém um fluxo advectivo com uma função log. Esta função log aparece devido ao uso da normalização da probabilidade de transição (Eq. (3.13)). Esta normalização é necessária, uma vez que, devido à memória, a probabilidade de transição varia a cada passo que o indivíduo dá. O uso da normalização também foi feito por Othmer e Stevens [81] para dispersão de bactérias por quimiotaxia. Nesse caso, eles apresentam equações diferenciais parciais para bactérias que se movem considerando moduladores locais. Esse trabalho sugere que esta forma de advecção com um função log revela que as bactérias possuem uma região de percepção para se moverem (e se agregarem), além de mostrar que os indivíduos se movem de regiões de baixa concentração para regiões de alta concentração. Em nosso problema, a movimentação dos indivíduos têm retorno negativo dado pela medida  $\partial_x \log[1 - w(x, t)]$ , ou seja, se movimentando de regiões de alta memória para regiões de baixa memória.

Para avaliarmos nosso modelo, diminuimos o número de parâmetros através da adimensionalização e obtemos o sistema dado pelas Eqs. (3.29) e (3.30). Dessa forma, este sistema não apresenta parâmetros explícitos, e a dinâmica é determinada apenas pelas condições iniciais. Devido à complexidade de uma abordagem analítica, optamos por um estudo numérico. Usamos o método implícito de diferenças finitas de Crank-Nicolson para discretizarmos o modelo e assim implementá-lo computacionalmente. O uso deste método é comum em modelos de equações diferenciais parciais [83], uma outra opção seria o uso de algoritmos de resolução de EDP, como o *pdepe* do Matlab [88].

Nossos resultados mostram que tanto a forma quanto a extensão da distribuição espacial da população dependem de  $\gamma$ , dado pela Eq. (3.48). Adotamos este parâmetro para caracterizar a condição inicial, pois nossa intenção é compreender como nossos resultados dependem da população total e da memória. A grandeza analisada foi o alcance da população  $x_p$ , que aumenta com o tempo de acordo com uma lei de potência. O expoente característico  $\nu$  desta lei de potência, revela que para pequenos valores de  $\gamma$ , a população se dispersa por difusão normal. Para altos valores de  $\gamma$ , a dispersão é dada por uma difusão anômala, a superdifusão. Além do mais,  $\nu$  depende de  $\gamma$  também seguindo uma lei de potência, como mostra a Eq. (3.47). Na Fig. 3.9, temos um diagrama que delimita as regiões de difusão normal e superdifusão no espaço de parâmetros  $P$  e  $\sqrt{\alpha^2 \mu / M_2}$ .

A difusão normal ocorre devido ao termo de dispersão gaussiana, e a superdifusão é induzida pela memória, um parâmetro fenomenológico. Veja que os efeitos da memória ocorrem apenas sobre a movimentação da população. Padrões de redistribuição do tipo superdifusão também são encontrados através do uso de outros kernels de dispersão, por exemplo, vôos de Levy [79, 14]. No entanto, a superdifusão apareceria com ou sem memória, assim os efeitos da

memória no uso do espaço pela população não ficariam explícitos.

Já é sabido que indivíduos com memória explorando um ambiente apresentam difusão anômala: subdifusão [34] ou superdifusão [89, 90, 38]. Em [34], é apresentado um estudo sobre mobilidade com memória que sugere que o caminhante apresente subdifusão quando prefere visitar localizações que possuem muitas revisitas. Já nos exemplos de superdifusão, os indivíduos visitam posições de acordo com a memória de uma posição visitada ao longo de toda a trajetória [89], ou de uma fração da trajetória inicial [90], ou ainda, de toda a trajetória modulada por uma função gaussiana centrada no tempo médio da trajetória [38]. Todavia, em nosso estudo, conjecturamos que os indivíduos, além de considerarem apenas a vizinhança da posição atual para encontrarem novos lugares para se assentarem, possuem memória repulsiva que decai por um processo de Poisson. Quanto mais lento for esse decaimento (maior  $\mu$ ), mais superdifusiva é a dispersão da população. Para um decaimento rápido, a difusão normal prevalece, como discutido previamente.

Para populações biológicas, a memória espacial  $\mu$  pode ser interpretada, por exemplo, como um tempo característico para reposição de recursos numa dada localidade. Dessa forma, se a região possui muitos indivíduos, que consomem os recursos, mesmo para uma memória pequena, a população explora grandes áreas. Por outro lado, se existem alguns poucos indivíduos, é necessário um tempo maior para reposição dos recursos, mais memória, para induzir a população a se redistribuir por uma grande área. Note que, em algum momento a população ocupará uma grande área, a diferença está em quão rápido será a dispersão, que é dada pela difusão normal ou pela superdifusão.

Novamente, como discutido no Cap. 2, neste capítulo também levantamos a questão de quanta memória é necessária para que uma população apresente um ou outro comportamento de dispersão. Enfatizamos que este parâmetro demanda atenção, e mais estudos teóricos e experimentais (de campo) permitiriam uma conexão mais direta com previsões de redistribuições espaciais de populações.

## 4 *Conclusões e perspectivas*

Esta tese enfoca estudos de dinâmica de sistemas extensos, formações de padrões e suas aplicações em ecologia de movimentação animal. Os modelos propostos contribuem para os esforços da ecologia do movimento em incorporar descrições de movimentação de indivíduos em abordagens a nível populacional, aumentando o conhecimento do impacto dos detalhes da movimentação de indivíduos na dinâmica de populações. Desenvolvemos um modelo centrado em indivíduos e outro centrado na população. Ambos modelos mostram como a dinâmica dos indivíduos interfere nos padrões de dispersão da população.

O trabalho apresentado no Cap. 2 é um ótimo exemplo de como comportamento populacional emerge da dinâmica de indivíduos. Como consequência das regras de movimentação de indivíduos baseadas na memória espacial, e da dinâmica de uma paisagem definida pela sua probabilidade de persistência, a redistribuição da população apresenta padrões de dispersão associados aos movimentos de animais do tipo sedentarismo, migração e nomadismo, como mostra o diagrama da Fig. 2.8. O sedentarismo ocorre quando os indivíduos têm curta memória espacial e as paisagens são altamente persistentes, limitando os indivíduos a se mover apenas em áreas pequenas. Migração ocorre em uma região onde os indivíduos têm acesso a todo o espaço e podem explorá-lo de forma eficiente. Nomadismo ocorre em uma região onde os indivíduos podem explorar todo o espaço disponível, mas seu comportamento de busca é ineficiente por encontrar um sítio específico. Este resultado mostra que a memória dos indivíduos é um fator que interfere na redistribuição espacial da população e compreender como este parâmetro fenomenológico atua e como medi-lo em ambiente natural é uma questão em aberto.

Do ponto de vista da física, o modelo proposto ainda possui questões a serem respondidas, como por exemplo, qual a dependência dos resultados com o número de sítios do meio explorado, qual o grau de generalidade das constantes da Eq. (2.4), existe alguma lei de potência acerca dos parâmetros das equações que definem o diagrama da Fig. 2.8. Deixamos estas questões como sugestões de trabalhos futuros.

Pensando na necessidade de uma abordagem populacional, nós desenvolvemos o modelo

apresentado no Cap. 3. Este modelo partiu de regras de movimentação de indivíduos que usam memória espacial para as tomadas de decisão de movimentação nas vizinhanças das posições atuais. Traduzimos estas regras em um sistema de equações diferenciais parciais (Eqs. (3.11) e (3.19)). A equação para a população (Eq. (3.19)) apresenta uma forma muito interessante com uma função log no termo de advecção, que aparece devido ao uso de normalização da probabilidade de transição, sendo esta normalização necessária devido à memória espacial. Os resultados da análise deste modelo mostraram que o alcance da população aumenta com o tempo de acordo com uma lei de potência dada pela Eq. (3.46). Esta potência varia de acordo com a memória e a quantidade de indivíduos, e nos revela que a dispersão da população pode ser dada por difusão normal ou por uma difusão anômala, a superdifusão. Na Fig. 3.9, mostramos um diagrama que delimita as regiões de difusão normal e superdifusão no espaço de parâmetros em que os eixos são dados pela população total e pela razão entre medidas de superdifusão induzida pela memória e de difusão normal.

Observamos, ainda, que este modelo apresenta características universais (Eq. (3.47)) para uma dinâmica centrada apenas na movimentação da população, ou seja, não consideramos variações na população devido ao nascimento e morte de indivíduos. Podemos encontrar outras características ao estudar, por exemplo, esta dinâmica para uma população com taxa de crescimento  $r$ , assim, possivelmente o expoente de  $\gamma$  da Eq. (3.47) pode apresentar uma dependência com  $r$ .

As idéias do modelo do Cap. 3 proporcionaram um novo modelo de movimentação que não apresentamos nesta tese, mas se encontra em anexo [8]. Nesta versão, o kernel de busca local  $K(x - y, \Delta t)$  e o marcador densidade de memória  $w(x, t)$  são dados por funções uniformes truncadas, cujas larguras de  $K(x - y, \Delta t)$  e de  $w(x, t)$  são dadas pelos parâmetro  $T$  e  $\mu$ , respectivamente. Assim, num estudo centrado em indivíduos, temos um modelo no qual os indivíduos exploram uma região definida por  $T$  de um meio aleatório evitando os sítios definidos por  $\mu$ . Nesta versão, foi mostrado que um indivíduo consegue explorar todo o meio aleatório a partir de uma certa combinação de  $T$  e  $\mu$  [8]. Para algumas combinações de  $T$  e  $\mu$ , os indivíduos ficam presos em pequenas regiões e não conseguem explorar o ambiente. Se considerarmos este caso como morte dos indivíduos, podemos associar esta dinâmica ao processo de apoptose<sup>1</sup>. Se pensarmos em busca de uma solução dentro de um domínio, podemos aplicar esta versão à problemas de otimização. Isso mostra que o estudo de movimentação animal pode resultar em avanços no conhecimento de outras áreas.

Para uma aproximação aos resultados obtidos no Cap. 2 podemos fazer algumas alterações

---

<sup>1</sup>Apoptose é um processo de morte celular programada que pode ocorrer em organismos multicelulares.

no modelo do Cap. 3. Por exemplo, incluir uma tendência de movimentação em direção à regiões preferidas, que nos daria a oportunidade de relacionar nossos resultados com padrões de movimentação migratórios. Também podemos usar um kernel de dispersão dependente da densidade de memória  $w(x, t)$ , que faria o indivíduo explorar uma área maior em regiões de alto valor de densidade de memória, assim ligaríamos nosso modelo a padrões de movimentação do tipo nomadismo. Além disso, em nosso estudo, analisamos apenas a equação de movimentação na forma de Fokker-Planck. Uma outra possibilidade é o estudo da equação para o tempo de primeira passagem. Com ela obtém-se informação a respeito da eficiência de busca por certas regiões através da análise de quão rápido a população alcança estas regiões. Assim, pode-se fazer distinção entre migração e nomadismo.

Outra sugestão é simular as regras do modelo do Cap. 3 em nível individual e comparar com os outros resultados. Obviamente, uma extensão para o caso em duas dimensões também é desejável, já que tornaria o modelo mais próximo de sistemas biológicos.

Esta tese apresenta trabalhos desenvolvidos na interface de física, biologia e matemática. Os resultados altamente inovadores são de grande contribuição para estas áreas, e já foram publicados [24, 41] ou estão em processo de publicação [8]<sup>2</sup> em periódicos destas áreas. Além do mais, são resultados que nos deixam curiosos a respeito de outras plausíveis aplicações e de como variações dos modelos propostos podem ser aplicadas aos vários campos da ciência. As perspectivas apresentadas mostram que esta interface de áreas é um ramo da ciência ativo, dinâmico e com muitas possibilidades de estudos futuros.

---

<sup>2</sup>Manuscritos em preparação.



## ***APÊNDICE A – Modelo individual de movimentação animal***

A descrição do modelo apresentado no Cap. 2 segue o protocolo ODD (sigla do inglês *overview, design concepts, and details*) para descrição de modelos centrados em indivíduos [91, 5, 6]. Esta descrição foi publicada em [41]. O modelo foi implementado em linguagem C++ e os resultados foram analisados usando o software Origin 6.0.

**1. Objetivos:** nosso objetivo é avaliar como a relação entre a memória espacial (de longo e curto alcance) de indivíduos e a dinâmica da estrutura da paisagem podem induzir padrões de movimentação animal.

**2. Definição de entidades, variáveis de estado e escalas:**

**i. Caminhante:** representa um indivíduo ou um grupo de indivíduos que se movem juntos. Caracteriza-se pela memória de trabalho espacial do indivíduo ou do grupo, pela memória espacial de referência, pela posição atual, e pela estratégia do movimento. A estratégia do movimento é definida de acordo com o estado da posição do caminhante. Temos duas estratégias de movimentação, a estratégia de trabalho (ir para o local mais próximo não visitado nos  $\mu_W$  passos anteriores) e a estratégia de referência (ir para a próxima localização na memória de referência, que é definida pela rota de migração [definido abaixo]). A cada passo, um caminhante se move de um local para outro seguindo a estratégia de trabalho ou a estratégia de referência.

**ii. Paisagem:** o espaço em que estão delineiadas as localizações dos recursos. A paisagem tem uma condição de contorno aberta e é composta de  $N = 64$  sítios sorteados em um quadrado de lado 1. Cada sítio representa uma mancha de recurso de alta qualidade. Alguns sítios pertencem à rota de migração, e um caminhante localizado em um sítio da rota de migração deve seguir a estratégia de referência para decidir seu próximo movimento. Todos os outros sítios pertencem ou não da memória de trabalho do caminhante. Em qualquer um destes dois casos, o caminhante segue a estratégia de trabalho para decidir o próximo local que vai visitar.

- iii. Ambiente:** que define a dinâmica da paisagem, é caracterizado pelo nível de persistência, denotado  $p = (0, 1)$ . O nível de persistência aleatoriamente seleciona  $pN$  sítios cujas posições permaneceram inalteradas ao longo do curso da simulação. Os outros  $(1 - p)N$  sítios terão suas posições alteradas a cada intervalo de tempo definido pela escala de tempo para o ambiente.
- iv. Rota de migração:** contém os sítios da trajetória que liga o sítio mais próximo da coordenada  $x = 0$  ao sítio mais próximo de  $x = 1$  (Fig. 2.1). A rota de migração é calculada no começo de cada simulação, e seleciona os sítios que o caminhante prefere visitar para completar sua jornada. Portanto, a rota de migração contém a lista de sítios que pertencem à memória de referência do caminhante. Após mudanças no ambiente, as posições de alguns sítios são atualizadas, e podem ser removidas da rota de migração. Quando isso acontece qualquer *patch* é removido da memória de referência do caminhante, porque a experiência mais recente (nenhum *patch* disponível na posição) se sobreescreve a sua memória de longo prazo.
- v. Escala de tempo para o ambiente:** em nossa simulação, uma trajetória completa de ida e volta na rota de migração representa um ano. Assim, a escala de tempo para mudanças no ambiente (*change*) é um ano, e corresponde a duas vezes o número de sítios na rota de migração.
- vi. Escala de tempo para cada passo:** Cada passo corresponde a tempo que o caminhante usa para se mover de um sítio para outro. Para nossas simulações, um passo inclui o tempo que o animal usa para forragear no sítio, o tempo de determinar o próximo sítio e o tempo de viagem até o próximo sítio.
- vii. Escala espacial:** nosso modelo considera toda paisagem usada por um animal reescalada em um quadrado de lado 1.

**3. Visão geral do processo e programação:** apresentamos um curto pseudo-código dividido em duas partes para descrever a programação de eventos no modelo. A primeira parte define todos os mapas (paisagens), determina a rota de migração e ajusta a memória de referência. A segunda parte executa a caminhada em cada paisagem para cada memória de trabalho e condição inicial. Também apresentamos a descrição da análise das trajetórias resultantes.

**Parte I:** Geração de todos os mapas iniciais. Configuramos um meio desordenado composto de  $N = 64$  sítios, cujas coordenadas são determinadas de forma independente pela função *Ran2* [84]. Cada mapa gera uma matriz de distâncias, uma tabela de vizinhança, a rota de migração e define a memória de referência para a correspondente paisagem.

```

Para cada mapa
  Aleatória e uniformemente distribuir coordenadas de N sítios em um
                                quadrado de lado 1;

  Calcular a matriz de distâncias;
  Preencher a tabela de vizinhança;
  Encontrar  $S_i$  (sítio mais perto de  $x=0$ ) e  $S_f$  (sítio mais perto de  $x=1$ );
  Começar a caminhada em  $S_i$  e realizar o loop:
  Fazer
    Ir para o sítio mais próximo à direita da posição atual;
  Enquanto caminhante não encontrar  $S_f$ ;
  Definir a rota de migração como esta trajetória;
  Definir o tempo de migração pelo tamanho desta trajetória;
  Definir o tamanho e o conteúdo da memória de referência como esta trajetória;
  Escrever
    mapa,
    tabela de vizinhança,
    rota de migração e
    memória de referência
  em arquivos DAT;
Fim para.

```

**Parte II: Realização das caminhadas.** Neste módulo mostramos as decisões do caminhante, de acordo com as estratégias de movimentação de trabalho ou de referência, para determinar o próximo sítio a ser visitado. Essa parte é executada até o caminhante encontrar o sítio alvo  $S_f$  ou até ele completar  $10N$  passos. Aqui também mostramos como é a dinâmica do ambiente.

```

Para cada valor de p
  Determinar os pN sítios salvos cujas posições não se alteram durante a simulação;
  Para cada tamanho de memória de trabalho
    Para cada sítio inicial
      Para cada mapa: abrir o mesmo mapa cada primeiro passo;
      Abrir de arquivos DAT
        mapa,
        tabela de vizinhança,
        rota de migração e
        memória de referência;
      Declarar os contadores:
        visitação = 1: número de sítios distintos visitados;
        switches = 0: número de vezes que o caminhante alterna entre as estratégias;
        mudanças na paisagens = 0: vezes em que a paisagem muda de configuração;
        FindSf = falso: variável booleana para verificar se a caminhada termina em  $S_f$ ;
        passo = 1;

```

```

Fazer
  Incrementar passo;
  Determinar o próximo sítio: detalhes no item 7;
  Mover para o sítio selecionado;
  Atualizar o vetor de sítios proibidos: atualizar a memória de trabalho;
  Se o próximo sítio não pertence a uma área visitada, então
    Incrementar visitação;
  Fim Se
  Se passo é múltiplo de 2*tempo de migração, então
    1-pN sítios tem suas posições alteradas;
    Recalcular a matriz de distâncias e a tabela de vizinhança;
    Atualizar os sítios na memória de trabalho e apagar desta memória os sítios
      cujas posições são diferentes da posição anterior;
    Atualizar a memória de referência e apagar desta memória os sítios da rota de
      migração cujas posições são diferentes da posição dos sítios na rota de
      migração do mapa inicial;
  Fim Se
  Enquanto não encontrar  $S_f$  ou não completar 10N passos
    Se último sítio visitado é  $S_f$ , então Find $S_f$  é verdade;
    Salvar a trajetória em arquivo DAT;
    Salvar os contadores em arquivo DAT;
  Fim para
Fim para
Fim para
Fim para

```

Note que a rota de migração, em si, não sofre mudanças, no entanto, a memória de caminhante é degradada quando uma mancha é apagada devido à dinâmica da paisagem. Trajetórias migradoras são aquelas nas quais no máximo uma mudança de paisagem ocorre, correspondendo a uma jornada eficiente ao longo de um ano. Em contraste, trajetórias nômades e sedentárias se estendem por mais mudanças de paisagens, correspondendo a dois ou mais anos de movimentação.

**Análise:** A partir das trajetórias simuladas, avaliamos as grandezas  $\rho$ , fração de vezes que o caminhante encontra  $S_f$ , e  $\eta$ , eficiência das buscas bem sucedidas do caminhante (isso é, o número de sítios distintos visitados dividido pelo número de passos das trajetórias que terminam em  $S_f$ ).

**4. Conceitos de design:** Consideramos que os animais possuem informação *a priori* acerca da localização de todas as manchas pertencentes à rota de migração armazenada em suas memórias de referência. Na prática, para cada simulação, todos os caminhantes iniciam suas trajetórias como se fossem animais migradores que já conhecem a rota de migração.

No entanto, enquanto os caminhantes estão explorando a paisagem, suas estratégias de movimentação podem alternar de trabalho para referência (quando o caminhante se move para um sítio pertencente à memória de referência) ou de referência para trabalho (quando o caminhante se move para um sítio que não está na memória de referência, devido a uma interrupção na rota de migração) (veja o item 7. Submodelos). Esta dinâmica dá origem a outros padrões de movimentação. A informação *a priori* é perdida em paisagens com baixa persistência e então os animais consideram apenas a memória de trabalho para decidir para onde se moverem se tornando um animal nômade. Para paisagens com alta persistência e também baixa memória de trabalho, o caminhante pode nunca encontrar a rota de migração e se tornar um animal sedentário. Porém, quando a memória de trabalho é relativamente alta, os caminhantes rapidamente encontram a rota de migração e terminam suas jornadas como animais migradores. Pela análise das grandezas  $\rho$  e  $\eta$  obtidas de várias trajetórias, observamos que padrões de distribuição espacial a nível de população surgem da combinação de estratégias de movimentação e de dinâmica de paisagens.

- 5. Inicialização:** ajustamos os parâmetros como segue: (i) número de mapas (paisagens):  $10^3$ ; (ii) número de sítios em cada mapa:  $N = 64$ ; (iii) persistência da paisagem:  $p = 0.05; 0.1; 0.15; 0.2; 0.25; 0.3; 0.35; 0.4; 0.45; 0.5; 0.55; 0.6; 0.65; 0.7; 0.75; 0.8; 0.85; 0.9; 0.95; 0.99$ ; (iv) memória de trabalho:  $\mu_W = 1; 2; \dots; 20$ ; (v) sítio inicial para cada mapa:  $1; 2; \dots; N$ , o caminhante inicia sua jornada uma vez em cada diferente sítio de um mesmo mapa. Assim, ao fim da simulação, temos  $10^3 N$  trajetórias para analisar para cada conjunto de parâmetros.
- 6. Entrada de dados:** este modelo não necessita de nenhuma informação adicional para executar as simulações.
- 7. Submodelos:** aqui descrevemos o sub-modelo usado para determinar qual será o próximo sítio a ser visitado. Nesta rotina, se o caminhante está num sítio que é parte da rota de migração e, por causa de uma lacuna na rota de migração, é forçado a se mover para outro sítio que não pertence à rota, o caminhante alterna de estratégia de referência para de trabalho. Da mesma forma, se o caminhante está num sítio que não pertence à rota, mas acaba se movendo para um sítio na rota de migração, então ele alterna sua estratégia de trabalho para de referência. Os passos relevantes do pseudo-código são:
  - i. Verificar qual estratégia o caminhante está seguindo.
  - ii. Se o caminhante está seguindo a estratégia de referência (que só acontece quando o caminhante está num sítio que pertence à rota de migração), e se o próximo sítio na rota de migração pertence à memória de referência, então o caminhante continua

seguindo a estratégia de referência e se move para o próximo sítio na rota de migração. Veja que é neste passo que o caminhante observa se a próxima mancha (sítio) está na mesma localização que ele “lembrava”.

- iii.** Se não, o caminhante segue a estratégia de trabalho. Isto envolve verificar os sítios na tabela de vizinhança do sítio atual e selecionar o mais próximo que não pertence à memória de trabalho.
- iv.** Verifica se o caminhante alternou entre as estratégias para incrementar ou não o número de alternância entre estratégias.
- v.** Retorna o próximo sítio escolhido.

## ***APÊNDICE B – Equação de Fokker-Planck para movimentação com memória***

Usando as regras de movimentação na paisagem apresentadas no Cap. 3, escrevemos uma Equação Mestra para encontrarmos a densidade média de indivíduos que usam a memória para definir seus próximos movimentos. Assim, temos a equação

$$u(x, t + \Delta t) = [1 - w(x, t)] \int_{-\infty}^{\infty} \frac{K(y - x, \Delta t) u(y, t)}{\int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi} dy. \quad (\text{B.1})$$

Analizando a integral no denominador

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi &= \underbrace{\int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) d\xi}_1 - \int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) w(\xi, t) d\xi \\ &= 1 - \int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) w(\xi, t) d\xi \end{aligned}$$

usando  $z = y - \xi \Rightarrow \xi = y - z \Rightarrow z \in [\infty, -\infty]$  e  $dz = -d\xi$

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{\infty} K(y - \xi, \Delta t) [1 - w(\xi, t)] d\xi &= 1 - \int_{\infty}^{-\infty} K(z, \Delta t) w(y - z, t) (-dz) \\ &= 1 + \int_{\infty}^{-\infty} K(z, \Delta t) w(y - z, t) dz \\ &= 1 - \int_{-\infty}^{\infty} K(z, \Delta t) w(y - z, t) dz \end{aligned}$$

expandindo em séries de Taylor

$$\begin{aligned} &= 1 - \left[ \int_{-\infty}^{\infty} K(z, \Delta t) dz \right] w(y, t) + \left[ \int_{-\infty}^{\infty} z K(z, \Delta t) dz \right] \frac{\partial w(y, t)}{\partial y} \\ &\quad - \left[ \int_{-\infty}^{\infty} \frac{z^2}{2} K(z, \Delta t) dz \right] \frac{\partial^2 w(y, t)}{\partial y^2} + h.o.t. \\ &= 1 - w(y, t) + \Delta t \left[ \phi_1(\Delta t) \frac{\partial w(y, t)}{\partial y} - \phi_2(\Delta t) \frac{\partial^2 w(y, t)}{\partial y^2} + \dots \right], \quad (\text{B.2}) \end{aligned}$$

onde

$$\phi_1(\Delta t) = \frac{1}{\Delta t} \int_{-\infty}^{\infty} z K(z, \Delta t) dz \quad (\text{B.3})$$

$$\phi_2(\Delta t) = \frac{1}{2\Delta t} \int_{-\infty}^{\infty} z^2 K(z, \Delta t) dz, \quad (\text{B.4})$$

Substituindo Eq. (B.2) em (B.1)

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= [1 - w(x, t)] \times \\ &\quad \int_{-\infty}^{\infty} K(y - x, \Delta t) \underbrace{\frac{u(y, t)}{1 - w(y, t) + \Delta t \left[ \phi_1 \frac{\partial w(y, t)}{\partial y} - \phi_2 \frac{\partial^2 w(y, t)}{\partial y^2} \right]}}_{g(y, \Delta t)} dy \\ &= [1 - w(x, t)] \int_{-\infty}^{\infty} K(y - x, \Delta t) g(y, \Delta t) dy. \end{aligned}$$

Usando  $r = y - x \Rightarrow y = r + x \Rightarrow r \in [-\infty, \infty]$  e  $dr = dy$

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= [1 - w(x, t)] \int_{-\infty}^{\infty} K(r, \Delta t) g(r + x, \Delta t) dr \\ &= [1 - w(x, t)] \left\{ \left[ \int_{-\infty}^{\infty} K(r, \Delta t) dr \right] g(x, t) + \left[ \int_{-\infty}^{\infty} r K(r, \Delta t) dr \right] \frac{\partial g(x, t)}{\partial x} \right. \\ &\quad \left. + \left[ \int_{-\infty}^{\infty} \frac{r^2}{2} K(r, \Delta t) dr \right] \frac{\partial^2 g(x, t)}{\partial x^2} + h.o.t. \right\} \\ &= [1 - w(x, t)] \left\{ g(x, \Delta t) + \Delta t \left[ \phi_1 \frac{\partial g(x, \Delta t)}{\partial x} + \phi_2 \frac{\partial^2 g(x, \Delta t)}{\partial x^2} + \dots \right] \right\}. \end{aligned}$$

Reescrevemos  $g(x, \Delta t)$  usando  $(1 + \varepsilon)^{-1} = 1 - \varepsilon + O(\varepsilon^2)$ , assim

$$\begin{aligned} g(x, \Delta t) &= \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \left\{ 1 + \frac{\Delta t}{1 - w(x, t)} \left[ \phi_1 \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} - \phi_2 \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \right] \right\}^{-1} \\ &= \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} - \frac{u(x, t) \Delta t}{[1 - w(x, t)]^2} \left[ \phi_1 \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} - \phi_2 \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \right]. \end{aligned}$$

Então, considerando apenas os termos de primeira ordem, obtemos

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= u(x, t) - \Delta t \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \left[ \phi_1 \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} - \phi_2 \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \right] \\ &\quad + \Delta t [1 - w(x, t)] \left[ \phi_1 \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \right) + \phi_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \right) \right]. \end{aligned}$$

Usando

$$\frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \right) = \frac{1}{1 - w(x, t)} \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + \frac{u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x},$$

obtemos

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= u(x, t) + \Delta t \phi_1 \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + \Delta t \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \phi_2 \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \\ &+ \Delta t [1 - w(x, t)] \phi_2 \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \right). \end{aligned}$$

Para a segunda derivada usamos

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2}{\partial x^2} \left( \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \right) &= \frac{1}{1 - w(x, t)} \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + \frac{u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} \\ &+ \frac{2}{[1 - w(x, t)]^2} \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} + \frac{2u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^3} \left[ \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right]^2. \end{aligned}$$

Então

$$\begin{aligned} u(x, t + \Delta t) &= u(x, t) + \Delta t \phi_1 \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + \Delta t \phi_2 \left\{ \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + \frac{2u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \left[ \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right]^2 \right. \\ &+ \left. \frac{2u(x, t)}{1 - w(x, t)} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} + \frac{2}{1 - w(x, t)} \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right\}. \end{aligned}$$

Dividindo por  $\Delta t$  e tomando o limite  $\Delta t \rightarrow 0$ , obtemos

$$\begin{aligned} \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \left[ M_1 + \frac{2M_2}{1 - w(x, t)} \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right] + M_2 \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} \\ &+ 2M_2 \frac{u(x, t)}{[1 - w(x, t)]^2} \left[ \frac{\partial w(x, t)}{\partial x} \right]^2 + 2M_2 \frac{u(x, t)}{1 - w(x, t)} \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2}, \end{aligned}$$

onde

$$M_1 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \phi_1(\Delta t) \equiv \text{Primeiro momento infinitesimal.} \quad (\text{B.5})$$

$$M_2 = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \phi_2(\Delta t) \equiv \text{Segundo momento infinitesimal.} \quad (\text{B.6})$$

Omitimos  $(x, t)$  e reescrevemos os termos para obter a Eq. (3.19)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = - \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \left( 2M_2 \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) - M_1 \right) \right] + M_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}.$$



## ***APÊNDICE C – Método de discretização de Crank-Nicolson***

Dada a variável  $v(x, t)$  dependente de  $x$  e  $t$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = F \left( v, x, t, \frac{\partial v}{\partial x}, \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \right) \quad (\text{C.1})$$

Discretizando o espaço  $x = i\Delta x$  e o tempo  $t = n\Delta t$ , com  $i = 1, 2, 3, \dots, N$  e  $n = 0, 1, 2, \dots, n_{max}$ , então  $v(x, t) = v(i\Delta x, n\Delta t) = v_i^n$ . Usando diferenças finitas para derivada temporal, primeira e segunda derivadas no espaço escrevemos as seguintes aproximações:

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{v_i^{n+1} - v_i^n}{\Delta t} \quad (\text{C.2})$$

$$\frac{\partial v}{\partial x} = \frac{1}{4\Delta x} (v_{i+1}^{n+1} - v_{i-1}^{n+1} + v_{i+1}^n - v_{i-1}^n) \quad (\text{C.3})$$

$$\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} = \frac{1}{2(\Delta x)^2} (v_{i+1}^{n+1} - 2v_i^{n+1} + v_{i-1}^{n+1} + v_{i+1}^n - 2v_i^n + v_{i-1}^n) . \quad (\text{C.4})$$

Por exemplo, para uma simples equação de difusão  $\partial_t v = d\partial_x^2 v$ , escrevemos:

$$\frac{v_i^{n+1} - v_i^n}{\Delta t} = \frac{d}{2(\Delta x)^2} [(v_{i+1}^{n+1} - 2v_i^{n+1} + v_{i-1}^{n+1}) + (v_{i+1}^n - 2v_i^n + v_{i-1}^n)] . \quad (\text{C.5})$$

Aplicando ao nosso problema, para a Eq. (3.26), obtemos

$$\begin{aligned} \frac{w_i^{n+1} - w_i^n}{\Delta t} &= \beta u_i^n (1 - w_i^n) - w_i^n \\ \Rightarrow w_i^{n+1} &= w_i^n (1 - \Delta t - u_i^n \beta \Delta t) + u_i^n \beta \Delta t . \end{aligned} \quad (\text{C.6})$$

Para a Eq. (3.27)

$$\begin{aligned}
 \frac{u_i^{n+1} - u_i^n}{\Delta t} &= \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{1}{8(\Delta x)^2} (u_{i+1}^{n+1} - u_{i-1}^{n+1} + u_{i+1}^n - u_{i-1}^n) \\
 &+ \frac{1}{2(\Delta x)^2} (u_{i+1}^{n+1} - 2u_i^{n+1} + u_{i-1}^{n+1} + u_{i+1}^n - 2u_i^n + u_{i-1}^n) \\
 &+ \left( \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \right)^2 \frac{1}{8(\Delta x)^2} u_i^n \\
 &+ \frac{W_{i_2}}{W_{i_d}} \frac{1}{(\Delta x)^2} u_i^n
 \end{aligned} \tag{C.7}$$

onde  $W_{i_1} = (w_{i+1}^{n+1} - w_{i-1}^{n+1} + w_{i+1}^n - w_{i-1}^n)$ ,  $W_{i_2} = (w_{i+1}^{n+1} - 2w_i^{n+1} + w_{i-1}^{n+1} + w_{i+1}^n - 2w_i^n + w_{i-1}^n)$ , e  $W_{i_d} = (1 - w_i^n)$ . Multiplicando por  $\Delta t$ , e separando os termos  $u^{n+1}$  à esquerda e os termos  $u^n$  à direita da igualdade:

$$\begin{aligned}
 \Rightarrow & u_{i-1}^{n+1} \underbrace{\left( \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} - \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right)}_{A_i} \\
 & + u_i^{n+1} \underbrace{\left( 1 + \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right)}_{B_i} + u_{i+1}^{n+1} \underbrace{\left( -\frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} - \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right)}_{C_i} \\
 = & u_{i-1}^n \left( -\frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} + \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right) \\
 & + u_i^n \left( 1 - \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} + \frac{W_{i_2}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} + \left( \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \right)^2 \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} \right) + u_{i+1}^n \left( \frac{W_{i_1}}{W_{i_d}} \frac{\Delta t}{8(\Delta x)^2} + \frac{1}{2} \frac{\Delta t}{(\Delta x)^2} \right),
 \end{aligned} \tag{C.8}$$

onde todo o lado direito corresponde à  $D_i$ . Escrevendo esta expressão na forma matricial temos:

$$\begin{bmatrix} B_1 & C_1 & & 0 \\ A_2 & B_2 & \ddots & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & B_{N-1} & C_{N-1} \\ 0 & & A_N & B_N \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1^{n+1} \\ u_2^{n+1} \\ \vdots \\ u_N^{n+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} D_1 \\ D_2 \\ \vdots \\ D_N \end{bmatrix}. \tag{C.9}$$

Sendo assim, nosso problema é chamado de problema tridiagonal. Para resolvê-lo usamos o algoritmo de matriz tridiagonal. Assim, implementamos nosso problema em C++ e usamos o algoritmo “tridag” apresentado na Sec.2.4 da Referência [84].

## *Referências*

- [1] J. D. Murray, *Mathematical Biology I and II*. Springer, 3<sup>a</sup> edição ed., 2002.
- [2] R. S. Cantrell and C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*. Wiley, 2003.
- [3] L. Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*. SIAM, 2005.
- [4] N. F. Britton, *Essential mathematical biology*. Springer, 2003.
- [5] V. Grimm, U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. Jepsen, C. Jørgensen, W. Mooij, B. Müller, G. Pe'er, C. Piou, S. Railsback, A. Robbins, M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. Stillman, R. Vabø, U. Visser, and D. DeAngelis, “A standard protocol for describing individual-based and agent-based models,” *Ecological Modelling*, vol. 198, pp. 115–126, 2006.
- [6] V. Grimm, U. Berger, D. DeAngelis, G. Polhill, J. Giske, and S. Railsback, “The odd protocol: a review and first update,” *Ecological Modelling*, vol. 221, pp. 2760–2768, 2010.
- [7] J. M. Berbert and A. S. Martinez, “Crossover between the extended and localized regimes in stochastic partially self-avoiding walks in one-dimensional disordered systems,” *Phys. Rev. E*, vol. 81, p. 061127, Jun 2010.
- [8] J. M. Berbert, R. S. González, and A. S. Martinez, “Ergodic crossover in partially self-avoiding stochastic walks.” Artigo submetido para publicação no Phys.Rev.E.
- [9] C. Gardiner, *Handbook of Stochastic Methods: for Physics, Chemistry and the Natural Sciences*. 3th ed. Springer, 2004.
- [10] J. G. Skellam, “Random dispersal in theoretical population,” *Biometrika*, vol. 38, pp. 196–218, 1951.
- [11] D. Boyer and H. Larralde, “Looking for the right thing at the right place: Phase transition in an agent model with heterogeneous spatial resources,” *Complexity*, vol. 10, no. 3, pp. 52–55, 2005.
- [12] A. M. Edwards, R. A. Phillips, N. W. Watkins, M. Freeman, E. Murphy, V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, H. E. Stanley, and G. M. Viswanathan, “Revisiting lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer,” *Nature*, vol. 449, pp. 1044–1048, 2007.
- [13] L. Giuggioli and F. Bartumeus, “Animal movement, search strategies and behavioural ecology: a cross-disciplinary way forward,” *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, no. 4, pp. 906–909, 2010.

- [14] G. M. Viswanathan, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley, *The Physics of foraging: An Introduction to Random Searches and Biological Encounters*. Cambridge University Press, 2011.
- [15] A. Hastings and L. J. Gross, eds., *Encyclopedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, 2012.
- [16] T. Mueller and W. F. Fagan, “Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions,” *Oikos*, vol. 117, pp. 654–664, 2008.
- [17] E. Revilla and T. Wiegand, “Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, pp. 19120–19125, December 2008.
- [18] P. Turchin, “Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers,” *Ecology*, vol. 72, p. 1253–1266, 1991.
- [19] G. L. Birchfield and J. E. Deters., “Movement paths of displaced northern green frogs (*Rana clamitans melanota*).,” *Southeastern Naturalist*, vol. 4, p. 63–76, 2005.
- [20] T. Mueller, K. A. Olson, T. K. Fuller, G. B. Schaller, M. G. Murray, and P. Leimgruber, “In search of forage: predicting dynamic habitats of mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity,” *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, pp. 649–658, 2008.
- [21] M. Ballerini, N. Calbibo, R. Candeir, A. Cavagna, E. Cisbani, I. Giardina, V. Lecomte, A. Orlandi, G. Parisi, A. Procaccini, M. Viale, and V. Zdravkovic, “Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: Evidence from a field study,” *PNAS*, vol. 105, pp. 1232–1237, JAN 29 2008.
- [22] R. Kenward, S. Walls, and K. Hodder, “Life path analysis: scaling indicates priming effects of social and habitat factors on dispersal distances,” *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY*, vol. 70, pp. 1–13, JAN 2001.
- [23] E. I. Damschen, L. A. Brudvig, N. M. Haddad, D. J. Levey, J. L. Orrock, and J. J. Tewksbury, “The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes,” *PNAS*, vol. 105, pp. 19078–19083, DEC 9 2008.
- [24] C. R. Fonseca, R. M. Coutinho, F. Azevedo, J. M. Berbert, G. Corso, and R. A. Kraenkel, “Modeling habitat split: Landscape and life history traits determine amphibian extinction thresholds,” *PLoS ONE*, vol. 8, p. e66806, 06 2013.
- [25] P. Turchin, *Quantitative analysis of movement*. Sinauer, 2008.
- [26] M. Pogson, R. Smallwood, E. Qwarnstrom, and M. Holcombe, “Formal agent-based modelling of intracellular chemical interactions,” *BIOSYSTEMS*, vol. 85, pp. 37–45, JUL 2006.
- [27] B. C. T. Cabella, A. S. Martinez, T. J. P. Penna, C. T. Bauch, D. Girardi, and A. L. Espindola, “Exploration of the parameter space in an agent-based model of tuberculosis spread: emergence of drug resistance in developing vs developed countries,” *International Journal of Modern Physics C*, vol. 23, no. 06, p. 1250046, 2012.

- [28] E. Samanidou, E. Zschischang, D. Stauffer, and T. Lux, “Agent-based models of financial markets,” *REPORTS ON PROGRESS IN PHYSICS*, vol. 70, pp. 409–450, MAR 2007.
- [29] M. Kot, *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press, 2001.
- [30] M. Kot and W. M. Schaffer, “Discrete-time growth-dispersal models,” *Mathematical Biosciences*, vol. 80, pp. 109–136, 1986.
- [31] I. Hanski, *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, 1999.
- [32] P. Darwen and D. Green, “Viability of populations in a landscape,” *Ecological Modelling*, vol. 85, no. 2-3, pp. 165–171, 1996. cited By (since 1996)22.
- [33] S. Havlin and D. Ben-Avraham, “Diffusion in disordered media,” *ADVANCES IN PHYSICS*, vol. 51, pp. 187–292, JAN 2002.
- [34] J. Choi, K. G. J. Sohn, and I. Kim, “Modeling the mobility with memory,” *EPL*, vol. 99, p. 50001, 2012.
- [35] G. M. Viswanathan, V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, E. J. Murphy, P. A. Prince, and H. E. Stanley, “Levy flight search patterns of wandering albatrosses,” *Nature*, vol. 381, pp. 413–415, May 1996.
- [36] V. V. Yanovsky, A. V. Chechkin, D. Schertzer, and A. V. Tur, “Lévy anomalous diffusion and fractional Fokker-Planck equation,” *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, vol. 282, pp. 13–34, July 2000.
- [37] M. E. J. Newman, “Power laws, pareto distributions and zipf’s law,” *Contemp. Phys.*, vol. 46, p. 323–351, 2005.
- [38] G. Borges, A. Ferreira, M. Silva, J. Cressoni, G. Viswanathan, and A. Mariz, “Superdiffusion in a non-markovian random walk model with a gaussian memory profile,” *The European Physical Journal B*, vol. 85, no. 9, pp. 1–5, 2012.
- [39] P. R. Moorcroft and M. Lewis, *Mechanistic Home Range Analysis*. Princeton University Press, 2006.
- [40] R. Nathan, W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse, “A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research,” *PNAS*, vol. 105, pp. 19052–19059, DEC 9 2008.
- [41] J. M. Berbert and W. Fagan, “How the interplay between individual spatial memory and landscape persistence can generate population distribution patterns,” *Ecological Complexity*, vol. 12, pp. 1–12, 2012.
- [42] T. Mueller, W. Fagan, and V. Grimm, “Integrating individual search and navigation behaviors in mechanistic movement models,” *Theoretical Ecology*, pp. 1–15, 2010. 10.1007/s12080-010-0081-1.
- [43] D. Roshier and J. Reid, “On animal distributions in dynamic landscapes,” *Ecography*, vol. 26, p. 539–544, 2003.
- [44] C. Mahler and D. Lott, “A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species,” *American Midland Naturalist*, vol. 143, p. 1–29, 2000.

- [45] J. Fryxell, J. Greever, and A. Sinclair., “Why are migratory ungulates so abundant?,” *American Naturalist*, vol. 131, pp. 781–798, 1988.
- [46] D. T. Bolger, W. D. Newmark, T. A. Morrison, and D. F. Doak., “The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates,” *Ecology Letters*, vol. 11, pp. 63–77, 2008.
- [47] W. Newmark, “Isolation of african protected areas,” *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 6, p. 321–328, 2008.
- [48] W. Fagan, R. Cantrell, C. Cosner, A. Noble, and T. Mueller., “Leadership, social learning, and the maintenance (or collapse) of migratory populations,” *Theoretical Ecology*, vol. 5, pp. 253–264, 2012.
- [49] W. Dean, “The distribution and biology of nomadic birds in the karoo, south africa,” *J. Biogeography*, vol. 24, pp. 769–779, 1997.
- [50] M. Kaspari and S. O’Donnell, “High rates of army ant raids in the neotropics and implications for ant colony and community structure,” *Evolutionary Ecology Research*, vol. 5, p. 933–939, 2003.
- [51] L. Schwarkzkopf and R. Alford, “Nomadic movement in tropical toads,” *Oikos*, vol. 96, p. 492–506, 2002.
- [52] T. Mueller and W. F. Fagan, “Search and navigation in dynamic environments – from individual behaviors to population distributions.,” *Oikos*, vol. 117, no. 5, pp. 654 – 664, 2008.
- [53] K. Olson, T. Mueller, W. Fagan, P. Leimgruber, and T. Fuller, “Megaherd: an observation of more than 200,000 mongolian gazelles (*procapra gutturosa*) as a consequence of habitat quality.,” *Oryx*, vol. 43, p. 149–153, 2009.
- [54] G. F. Lima, A. S. Martinez, and O. Kinouchi, “Deterministic walks in random media,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 87, p. 010603, Jun 2001.
- [55] R. S. González, J. M. Berbert, C. A. S. Terçariol, W. T. R. Oliveira, and A. S. Martinez, “Deterministic tourist walk,” *Journal of Computational Interdisciplinary Sciences*, vol. 1, no. 2, p. 119, 2009.
- [56] J. M. Berbert, R. S. González, and A. S. Martinez, “Stochastic touristic walk: analytical approaches, algorithm and numerical results,” *Journal of Computational Interdisciplinary Sciences*, vol. 1, no. 1, p. 33, 2008.
- [57] A. O. Gautestad and I. Mysterud, “Spatial memory, habitat auto-facilitation and the emergence of fractal home range patterns,” *Ecological Modelling*, vol. 221, no. 23, pp. 2741 – 2750, 2010.
- [58] C. Mettke-Hofmann and E. Gwinner, “Long-term memory for a life on the move,” *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 100, p. 5863–5866, 2003.

- [59] E. Normand, S. D. Ban, and C. Boesch, “Forest chimpanzees (*pan troglodytes verus*) remember the location of numerous fruit trees,” *Animal Cognition*, vol. 12, pp. 797–807, 2009.
- [60] E. Normand and C. Boesch, “Sophisticated euclidean maps in forest chimpanzees,” *Animal Behaviour*, vol. 77, pp. 1195–1201, 2009.
- [61] R. Cantrell, C. Cosner, and Y. Lou, “Movement toward better environments and the evolution of rapid diffusion,” *Mathematical Biosciences*, vol. 204, pp. 199–214, 2006.
- [62] F. Bartumeus and J. Catalan, “Optimal search behavior and classic foraging theory,” *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, vol. 42, no. 43, p. 434002, 2009.
- [63] F. Blanquart and S. Gandon, “Evolution of migration in a periodically changing environment,” *The American Naturalist*, vol. 177, no. 2, pp. pp. 188–201, 2011.
- [64] N. Bunnefeld, L. Börger, B. Van Moorter, C. M. Rolandsen, H. Dettki, E. J. Solberg, and G. Ericsson, “A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences,” *Journal of Animal Ecology*, 2010.
- [65] D. Boyer and P. D. Walsh, “Modelling the mobility of living organisms in heterogeneous landscapes: does memory improve foraging success?,” *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, vol. 368, no. 1933, pp. 5645–5659, 2010.
- [66] P. E. Smouse, S. Focardi, P. R. Moorcroft, J. G. Kie, J. D. Forester, and J. M. Morales, “Stochastic modelling of animal movement,” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 365, no. 1550, pp. 2201–2211, 2010.
- [67] C. J. Torney, S. A. Levin, and I. D. Couzin, “Specialization and evolutionary branching within migratory populations,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 47, pp. 20394–20399, 2010.
- [68] L. Borger, B. D. Dalziel, and J. M. Fryxell, “Are there general mechanisms of animal home range behaviour? a review and prospects for future research,” *Ecology Letters*, vol. 11, pp. 637–650, 2008.
- [69] E. Revilla and T. Wiegand, “Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, pp. 19120–19125, December 2008.
- [70] E. A. Laca, “Spatial memory and food searching mechanisms of cattle,” *Journal of Range Management*, vol. 51, pp. 370–378, 1998.
- [71] D. Bailey, J. Gross, E. Laca, L. Rittenhouse, M. Coughenour, D. Swift, and P. Sims, “Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns,” *Journal of Range Management*, vol. 49, pp. 386–400, 1996.
- [72] D. W. Bailey, L. D. Howery, and E. A. Laca, “Impact of spatial memory on habitat use,” *Grazing Behavior Livestock Wildlife*, vol. 70, pp. 91–100, 1999.

- [73] M. Conway, *Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory*. In: *Episodic Memory: New Directions in Research*. Oxford University Press, New York, 2002.
- [74] D. A. Bennett and W. Tang, “Modeling adaptive, spatially aware, and mobile agents: Elk migration in yellowstone,” *International Journal of Geographical Information Science*, vol. 20, pp. 1039–1066, 2006.
- [75] C. Tercariol, R. Gonzalez, and A. Martinez, “Analytical calculation for the percolation crossover in deterministic partially self-avoiding walks in onedimensional random media,” *Physical Review E*, vol. 75, p. 061117, 2007.
- [76] B. K. Briscoe, M. A. Lewis, and S. E. Parrish, “Home range formation in wolves due to scent marking,” *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 64, pp. 261–284, 2002.
- [77] J. G. Skellam, *Mathematical models in ecology*, ch. Some philosophical aspects of mathematical modelling in empirical science with special reference to ecology, pp. 13–28. Blackwell Publishing Ltd, 1972.
- [78] J. G. Skellam, *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*, ch. The formulation and interpretation of mathematical models of diffusionary processes in population biology, pp. 63–85. Academic Press, 1973.
- [79] G. M. Viswanathan, S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley, “Optimizing the success of random searches,” *Nature*, vol. 401, pp. 911–914, 1999.
- [80] D. Boyer, O. Miramontes, G. Ramos-Fernández, J. Mateos, and G. Cochoa, “Modeling the searching behavior of social monkeys,” *Physica A*, vol. 342, p. 329 – 335, 2004.
- [81] H. G. Othmer and A. Stevens, “Aggregation, blowup, and collapse: The abc’s of taxis in reinforced random walks,” *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 57, pp. 1044–1081, 1997.
- [82] L. Segel, “Simplification and scaling,” *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 14, pp. 547–571, 1972.
- [83] K. Hoffmann and S. T. Chiang, *Computational Fluid Dynamics - Edition 4*. EES Books, 2000.
- [84] W. H. Press, B. P. Flannery, S. A. Teukolsky, and W. T. Vetterling, *Numerical Recipes: The Art of Science Computing*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [85] J. Strikwerda, *Finite Difference Schemes and Partial Differential Equations*. SIAM, 2004.
- [86] A. Tveito and R. Winther, *Introduction to partial differential equations - A computational approach*. Springer, 2000.
- [87] S. Conte and C. deBoor, *Elementary Numerical Analysis*. McGraw-Hill, 1972.
- [88] L. Shampine and M. Reichelt, “The matlab ode suite,” *SIAM Journal on Scientific Computing*, vol. 18, pp. 1–22, 1997.

- 
- [89] G. M. Schutz and S. Trimper, “Elephants can always remember: Exact long-range memory effects in a non-markovian random walk,” *Phys. Rev. E*, vol. 70, p. 045101, Oct 2004.
  - [90] J. C. Cressoni, M. A. A. da Silva, and G. M. Viswanathan, “Amnestically induced persistence in random walks,” *Phys. Rev. Lett.*, vol. 98, p. 070603, Feb 2007.
  - [91] L. Fahse, C. Wissel, and V. Grimm, “Reconciling classical and individual-based approaches of theoretical population ecology: a protocol to extract population parameters from individual-based models,” *American Naturalist*, vol. 152, pp. 838–852, 1998.



## *Anexo I*





Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

## Ecological Complexity

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecocom](http://www.elsevier.com/locate/ecocom)

Original research article

## How the interplay between individual spatial memory and landscape persistence can generate population distribution patterns

Juliana M. Berbert<sup>a</sup>, William F. Fagan<sup>b,\*</sup><sup>a</sup>Instituto de Física Teórica-IFT, Universidade Estadual Paulista-UNESP, Caixa Postal 70532-2, Cep 01156-970 São Paulo, SP, Brazil<sup>b</sup>Department of Biology, University of Maryland, 3535 Biology Psychology Building, College Park, MD 20742-4415, USA

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 14 March 2012

Received in revised form 12 July 2012

Accepted 17 July 2012

Available online 9 August 2012

## Keywords:

Animal movement

Movement patterns

Foraging strategy

Partially self-avoiding walk

Migration

Nomadism

## ABSTRACT

Recent studies have suggested that the long distance movements of some terrestrial mammals are not migratory, but rather nomadic. Moreover, the spatial heterogeneity and temporal predictability of resources were proposed as factors contributing to alternative movement strategies, such as sedentarism (i.e., range residency), migration, and nomadism. Here, we propose that, at the individual level, a dependence on spatial memory is another important parameter for distinguishing among population-level patterns of spatial distribution. For instance, migratory animals would have a long memory of the areas they prefer to revisit, whereas nomadic animals would remember recently visited areas as places to avoid as they search for resources. We develop a computational model in which individuals' movement decisions are based on the animals' spatial memory of previously visited areas. Through this approach, we delineate how the interplay between landscape persistence and spatial memory leads to sedentarism, migration, and nomadism.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Drawing upon a long history of research on the movement ecology of ungulates, researchers have recently proposed that migration, sedentarism (also called range-residency), and a third movement pattern, nomadism, emerge in settings characterized by different combinations of spatial heterogeneity and temporal predictability of resources (Mueller and Fagan, 2008; Mueller et al., 2010). Migration is generally defined as a regular, repeating, long-distance pattern of movement, and it typically occurs in systems with regular, seasonal fluctuations in environmental conditions. Sedentarism (also called range-residency) occurs when the area an individual occupies during its lifetime is small compared to the population range. Nomadism occurs when animals are neither resident nor migratory, and instead move across the landscape in routes that differ across years.

Of these classes of population-level movement, sedentarism is arguably the most common in nature (see Roshier and Reid, 2003; Mahler and Lott, 2000 for overviews, and Moorcroft and Lewis, 2006 for a modeling perspective), migration the most dramatic (Fryxell et al., 1988) and most endangered (Bolger et al., 2008; Newmark, 2008; Fagan et al., 2012), and nomadism the least

common and least well-understood. A variety of species, including several birds (Dean, 1997; Roshier et al., 2006), ants (Kaspari and O'Donnell, 2003), and toads (Schwartzkopf and Alford, 2002), are considered to exhibit nomadic movements. Mongolian gazelles, abundant ungulates of central Asia, traverse hundreds to thousands of kilometers annually but are nomadic rather than migratory like other ungulates that travel such large distances (e.g., caribou or wildebeest) (Mueller and Fagan, 2008; Mueller et al., 2008). The drivers of nomadism may differ among systems. For example, Dean (1997) argues that nomadism has evolved in birds inhabiting dryland habitats of South Africa as an adaptive solution to great uncertainty in the spatio-temporal distribution of resources. Similar mechanisms, linked in part to the precipitation-driven availability of transient green patches of vegetation, likely drive the nomadic movements of Mongolian gazelles (Mueller et al., 2008, 2010; Olson et al., 2009). In contrast, Schwartzkopf and Alford (2002) suggest that Australian cane toads undertake nomadic wanderings in search of resources or habitats, but do so only when environmental conditions are most benign and movement costs between sites are at their lowest.

In all of the empirical examples mentioned above, landscape heterogeneity (whether in space, time, or both) is a key feature. A heterogeneous landscape can be thought of as a disordered medium, and can be constructed by randomly placing  $N$  points in a space. Movement on this medium can depend on the spatial configuration, and thus, on the distance between pairs of points. One example of such movement in the physics literature is the

\* Corresponding author. Tel.: +1 301 405 4672.

E-mail addresses: [berbertj@gmail.com](mailto:berbertj@gmail.com) (J.M. Berbert), [bfagan@umd.edu](mailto:bfagan@umd.edu) (W.F. Fagan).

tourist walk (TW) (Lima et al., 2001; González et al., 2009). TW movements are based on the distance between points and on a spatial memory. A deterministic version of TW involves stepwise movement from a site to the nearest location while avoiding some points that belong to the spatial memory (González et al., 2009). With the stochastic version of the tourist walk (Berbert et al., 2008; Berbert and Martinez, 2010) (STW), partial self-avoidance due to spatial memory still occurs, but instead of movements being restricted to the nearest locations, there is also a probability of movements to any point (not in memory). In the STW, movement to a new point is determined according to a cost function dependent on the distance between points.

In many natural landscapes, the locations of high quality patches change over time on scales ranging from days and weeks (e.g., hypoxic zones, vegetation patches determined by rainfall) to decades and centuries (e.g., successional habitats). In such dynamic landscapes, the temporal predictability of resources is one measure of landscape persistence. In predictable landscapes, resource patches endure in particular locations for long periods (e.g., landscape features are dependably available over an individual's lifetime). In contrast, unpredictable landscapes feature a substantial percentage of resource patches whose locations change over time (low landscape persistence). The changes in the spatial configuration of low-persistence landscapes generate a stochastic factor in movement decisions, which can be related to a STW. Building on this linkage, we relate movement decisions on disordered landscapes to landscape persistence.

Many animals exploit their habitat via a combination of short-term exploratory movements and longer-term returns to patches that were previously visited (Gaustad and Mysterud, 2010). Therefore, in this paper, we propose that individuals' spatial memory is another important parameter for characterizing population-level distribution patterns on heterogeneous and unpredictable landscapes. We consider that migrating animals may have long memories spanning multiple visits to preferable regions, whereas nomadic animals may have short memories, only involving the most recently visited regions. This modeling approach is biologically reasonable, as evidenced by results from an experimental study of two closely related species of warblers (one migratory and one non-migratory) (Mettke-Hofmann and Gwinner, 2003). In that study, the migratory species was demonstrated to retain memory of a particular feeding site for at least a year, whereas the non-migratory species had memory of a particular feeding site for only a matter of weeks (Mettke-Hofmann and Gwinner, 2003). With this perspective in mind, we use simulations to delineate where the different types of movement patterns occur on a plane defined by landscape persistence and spatial memory.

Further, this paper focuses on discrete resource patches between which the simulated individuals can 'jump' (i.e., we ignore the intervening matrix habitat between patches). The patchy structure represents some resource landscapes where suitable habitat is fragmented naturally or due to an anthropogenic disturbance. For example, in tropical forests, fruit trees constitute discrete, spatially disjunct resource patches, and consumers, such as chimpanzees, tend to make effectively linear moves between patches (Normand and Boesch, 2009). However, many landscapes may be better characterized by gradients of resource availability, especially when viewed on large spatial scales. In those cases, other modeling frameworks, such as partial differential equations involving advection up local resource gradients (Cantrell et al., 2006) or state-mediated representations of memory (Grünbaum, 2000) would be more appropriate than our computational discrete patch/walker approach.

Our paper is organized as follows. In Section 2, we set the rules animals follow to make movement decisions. In Section 3, we

provide an overview of the computational model for simulations. In Section 4, we discuss the analysis and results from simulations. We devote Section 5 to our conclusions. A detailed description of the model, including pseudocode, appears in Appendix A.

## 2. Individual movement rules

Animal movement can be viewed as a decision-making process that results in a series of displacements and orientations (Bartumeus and Catalan, 2009). Repeated many times by many individuals, such movements can give rise to a population-level distribution pattern, such as migration, nomadism, or sedentarism. From a biological perspective, an effective movement strategy should accommodate both movements in static landscapes and movements in response to changing environments. Recent studies on this topic consider movements in changing environments and also address different time-scales (ecological and evolutionary) for setting individuals' strategies (Blanquart and Gandon, 2011; Bunnefeld et al., 2010; Boyer and Walsh, 2010; Smouse et al., 2010; Torney et al., 2010; Börger et al., 2008; Revilla and Wiegand, 2008).

Mueller et al. (2010) propose some strategies for animal movement decision-making, focusing on three types of mechanisms. The first type, non-oriented mechanisms result in movement in a random direction (e.g., diffusion and kinesis). Second, with oriented mechanisms, an individual uses perceptual cues, resulting in a movement in a predictable direction. Lastly, with memory-based mechanisms, prior information about potential targets shapes movements. Different mechanisms will be more or less important in different situations, depending on various factors (e.g., spatial persistence and temporal predictability of the landscape). When implemented, different combinations of mechanisms give rise to different population level distributions (Mueller et al., 2010). Here, we consider the memory mechanism (focusing on situations in which movement decisions are made based on an individual's possession of spatial memory of previously visited areas) and manipulate spatial configuration and landscape persistence to explore the emergence of distribution patterns.

Migratory animals frequently revisit known areas along the migration route because those areas may serve as useful waypoints or provide resources essential to completing the journey successfully. Consequently, from this resource-based perspective it may be essential for migratory animals to have a long spatial memory (Mettke-Hofmann and Gwinner, 2003). In contrast, for non-migratory animals (such as those exhibiting nomadic movements), it may be important to avoid recently visited areas but allow for return to those areas after some period of time (e.g., after a suitable time-delay necessary for replenishment of exhaustible food resources). Therefore, we suggest two exploration rules for moving individuals: (1) travel to the nearest location beyond a dynamic repulsive area (due to the memory of avoiding recently visited areas); and (2) travel to the next location within known areas (due to long-term memory of preferable areas). Individuals following only rule 1 should be nomadic. Individuals following both rules should be migratory, with rule 1 operating during the search for a migration route and rule 2 maintaining the way until the journey's end.

Following the approach of Bailey, Laca, and colleagues on spatial memory in foraging cattle (e.g., Laca, 1998; Bailey et al., 1996, 1999), we will refer to the memory of preferable areas as reference memory and to the memory of areas to avoid as working memory. Working memory, also called episodic memory in other literature (e.g., Conway, 2002; Bennett and Tang, 2006), is retained only long enough to complete a particular task. After completion, the information in working memory is discarded because it is no

longer needed or because it may interfere with the successful completion of the next task. Terçariol et al. (2007) and Berbert and Martinez (2010) have demonstrated computationally that short-term avoidance memory guarantees that a consumer will perform optimal foraging while searching for resources. With cattle experiments, Laca (1998) and Bailey et al. (1996, 1999) have also shown that animals need short-term avoidance memory to search for food. In contrast, reference memory is retained for longer periods because it is needed to complete not just one task but a series of successive tasks (Bailey et al., 1999). In our model, we further specify that the working memory is a local memory, because it only operates in the vicinity of an individual's current position (i.e., it represents only the short-term elements of the trajectory by which an individual came to reside in a particular location). In contrast, we specify that reference memory is a global memory, because it contains information of the preferable sites in the whole landscape, which an individual is assumed to have obtained by prior experience or genetic inheritance. We will refer to exploration rules 1 and 2 as the *working strategy* and the *reference strategy*, respectively.

An approach that considers both types of spatial memory together increases opportunities for distinguishing migratory movements from nomadism. We emphasize that, for migratory animals, which must maintain their migration route, both working and reference memories are important contributors to movement decisions. In contrast, for nomadic species, the working strategy guarantees efficient foraging (Lima et al., 2001; González et al., 2009; Berbert et al., 2008; Berbert and Martinez, 2010), and provides enough information for nomadic animals to find available resources in suitable landscapes. Therefore, individuals may consider both types of spatial memory, but one at a time to make movement decisions. This implies that individuals can switch between the strategies along their course, as we show in Section 4.

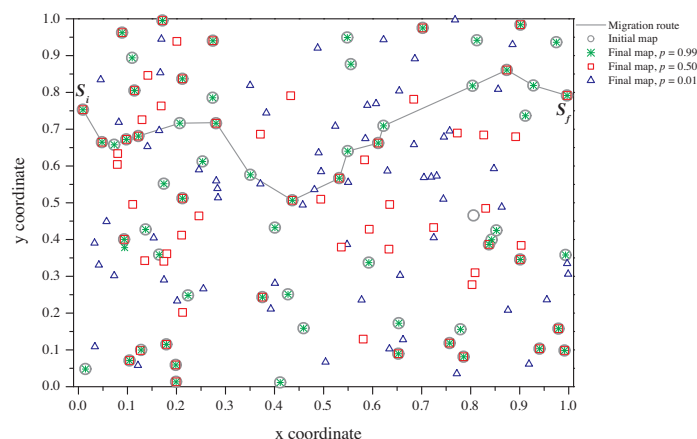
### 3. Conceptual model

Consider a landscape with  $N$  high quality patches represented by  $N$  sites randomly and uniformly distributed on a square with side  $L = 1$ . We refer to patches as sites, and they represent the resource locations. Each site coordinate is drawn following a

Poisson process. With sites, the Euclidean distance  $D_{j,i} = [(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2]^{1/2}$  is calculated from site  $S_i$  to site  $S_j$ , and a neighborhood table is set to define the nearest sites for all sites. One individual (or a group of individuals that move together) is referred to as a walker. The spaces where there are no sites are low quality patches; walkers can cross them.

A walker moves on this disordered landscape in the context of its spatial memories: the working memory  $\mu_W$  (short-term) and the reference memory  $\mu_R$  (long-term). The reference memory contains the sites with information about the patches the walker prefers to revisit, while the working memory keeps local information about the patches the walker avoids revisiting. Movement over the landscape follows both reference and working strategies. At each discrete time interval, if the walker is at a site within the reference memory, it follows the information at this site to locate a preferable site; otherwise, the walker goes to the nearest site that does not occur in the working memory. Observe that according to this implementation of spatial memory, the walker can switch between strategies when deciding its next movement.

To facilitate this kind of patch-to-patch movement, a walker could depend upon its reference memory of a migratory route, which has been developed from repeated visits to preferable sites. Without loss of generality, we define a migration route over a landscape as the trajectory connecting the site  $S_i$ , closest to  $x = 0$ , to the site  $S_j$ , closest to  $x = 1$ , as shown in Fig. 1. All the sites along this trajectory also belong to the reference memory, so that the length of vector  $\mu_R$  is the number of sites in the migration route. This migration route also defines the time scale ( $t_{\text{change}} = 2 \times \text{length of } \mu_R$ ) for the landscape dynamics. The time scale  $t_{\text{change}}$  can be understood, for example, as a year. According to this time scale, the landscape undergoes changes in its spatial configuration, with the landscape being more or less permanent depending on its level of persistence, denoted  $p$ . The level of persistence randomly assigns  $pN$  sites whose positions remain unchanged over the course of a simulation. The other  $(1 - p)N$  sites have their coordinates incremented by a random value in the interval  $(-\ell, \ell)$ , where  $\ell = N^{-1/2}$  is the mean distance between sites. After changes to the spatial configuration, the position of each changed site is evaluated. If the site remains inside a square of side  $\ell$  centered



**Fig. 1.** A sample landscape of  $N = 64$  sites (high quality patches) illustrating the spatial configuration of those patches for the beginning of the walk (○), and at the end of walk for scenarios of 99% (●), 50% (□) and 1% (△) landscape persistence. The migration route is represented by line segments connecting the sites  $S_i$  to  $S_j$ . The sequence of sites along this route comprises the walker's reference memory at the beginning of the walk. Note that the migration route remained intact until the end of walk for  $p = 0.99$ , only 10 of the 17 sites along the migratory route remained for  $p = 0.50$ , and no sites along the route remained for 1% of landscape persistence.

**Table 1**

List of key parameters and calculated terms with definitions.

|                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $N$                 | The number of points (resource patches) in the landscape. Fixed at 64                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| $x, y \in (0, 1)$   | Spatial coordinates of a resource patch or random walker                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| $\mu_W$             | The vector of sites comprising working memory (i.e., the set of recently visited sites that a walker must avoid). Within a simulation, the length of this vector is fixed, but the list of sites included is updated after each step a walker makes                                                                                                 |
| $\mu_R$             | The vector of sites comprising a walker's initial reference memory (i.e., the sites comprising the migration route at the beginning of a simulation). Within a simulation, these sites start at $S_i$ closest to $x=0$ , and end at site $S_f$ closest to $x=1$ . Sites can be lost from reference memory due to the transient nature of landscapes |
| $t_{\text{change}}$ | This parameter, which equals $2 \times \text{length of } \mu_R$ , corresponds to 1 year's worth of movement steps for a walker                                                                                                                                                                                                                      |
| $p$                 | The probability that an individual site persists over the course of a single year                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| $t_{\text{max}}$    | The maximum number of steps that a walker may take in a simulation. Fixed at $10 \times \text{length of } N$ (i.e., 20 years)                                                                                                                                                                                                                       |
| $\rho$              | The proportion of times a walker finds $S_f$                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| $\eta$              | The efficiency of those walks that end with the walker successfully reaching $S_f$ ; calculated as $(\# \text{ distinct sites} / \# \text{ steps})$ for successful migrations                                                                                                                                                                       |
| $\mu_{Wc}$          | The critical working memory length, corresponding to the position of the inflection point in a plot of $\rho$ (or $\eta$ ) as a function of the length of $\mu_W$ .                                                                                                                                                                                 |

at its previous position, the site is considered to be “the same site” and thus locatable by a walker that has memory of the previous position. In contrast, if after updating, a site's new location falls outside of the square of side  $\ell$ , it is considered as a new site.

Any site that changes position is deleted from a walker's working and reference memories. Therefore, a walker following the reference strategy may be confronted with a gap along the migratory route. Not being able to jump to a site further down the migratory route, the walker then switches to the working movement strategy to find another resource patch. A similar action can occur for individuals following the working strategy. Specifically, a site that was previously prohibited from visitation because it was part of the walker's working memory, will, upon changing location, become eligible again, because only the previous location was in the individuals' memory.

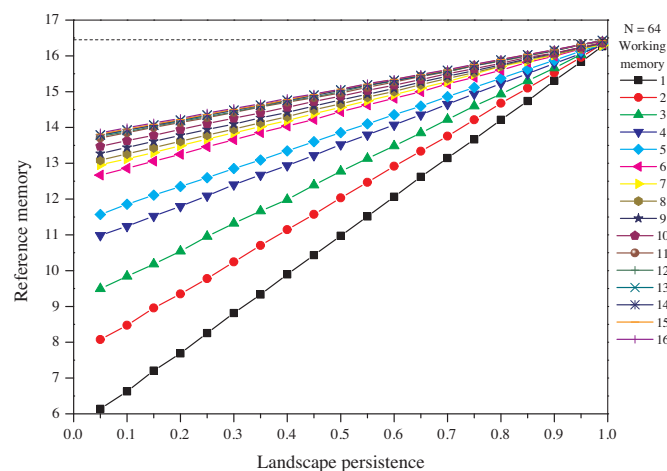
Summarizing, when the walk starts, the reference memory is  $\mu_R$  and contains the sequence of sites comprising the migration route. The working memory is  $\mu_W = 1$  and contains only the initial site. At each time interval, one step is made based on the reference or working strategy, and the working memory is updated. After each interval of  $t_{\text{change}}$  steps,  $(1 - p)N$  sites have their positions changed. The walk ends when the walker finds the final site  $S_f$ , or when it

performs  $t_{\text{max}}$  steps;  $t_{\text{max}}$  is fixed at  $10 \times N$  (i.e., a walker could wander for at most 20 years). Key parameters in the model and calculated terms are summarized in Table 1.

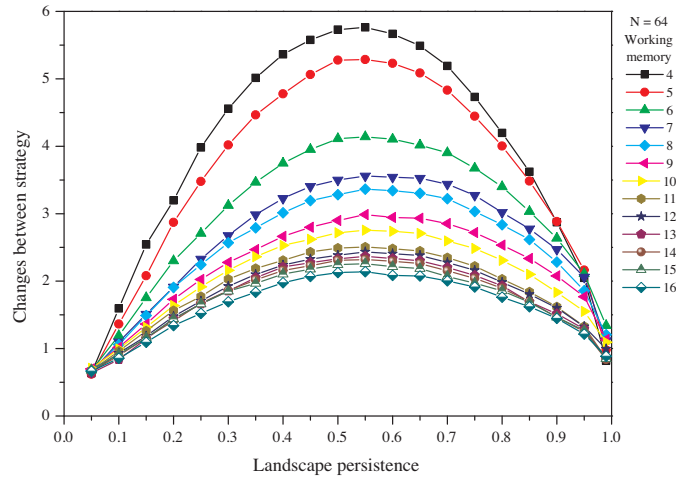
#### 4. Results and discussion

Based on the computational model, we conducted simulated walks over landscapes with  $N = 64$  sites. The walker started its movement once at each different site for  $10^3$  different initial landscapes, yielding 64,000 trajectories for analysis. Each of the trajectories was then analyzed as a joint function of working memory and landscape persistence to characterize the movement patterns.

Due to the landscape dynamics that occur when  $p < 1.00$ , the landscape that exists at the end of a walk can be different from the landscape at the beginning of the walk (see Fig. 1). As a consequence, some sites that are initially present in the migration route do not remain in the reference memory (see Fig. 2). Patches lost due to landscape dynamics are removed from reference memory because the walker's most recent experience (no resources patch at position  $n$ ) overrides its long-term memory. For the initial map, if the landscape has 99% persistence ( $p = 0.99$ ), almost all sites remain in the same position even for long walks



**Fig. 2.** The number of sites in a walker's reference memory  $\mu_R$ , at the walk's end, compared to the length of the original migration route (dashed line). For low landscape persistence  $p$ , many sites along the migration route are lost due to transient, unpredictable nature of the resources; sites so lost are eliminated from the reference memory. Numerical data are obtained over  $10^3 N$  (i.e., 64,000) independent trajectories; the standard error bars are smaller than the data points.



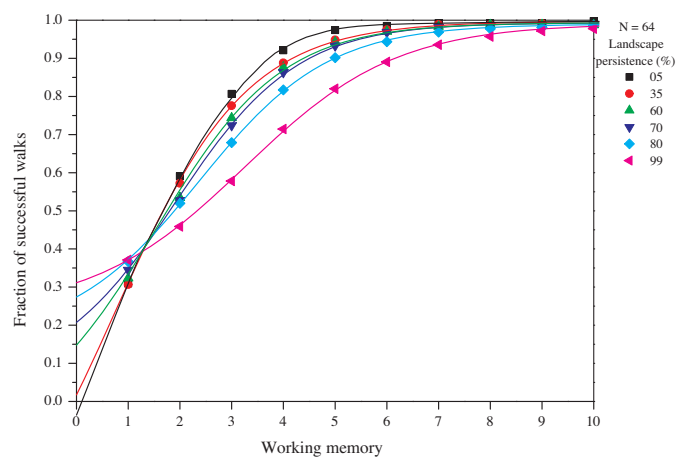
**Fig. 3.** Average number of times the walker changes its strategy as a function of landscape persistence  $p$  for different lengths of working memory. Note that for all lengths of working memory, the maximum number of strategy changes occurs for landscape persistence  $p_c = 0.55$ . The points are averaged over  $10^3 N$  (i.e., 64,000) trajectories; the standard error bars are smaller than the data points.

with multiple changes in the landscape (i.e., walks spanning many years), and the reference memory contains all sites along the migration route (Fig. 1). As landscape persistence decreases, the final map becomes quite different from the initial map. For low persistence, for example  $p = 0.01$ , almost all of the initial sites are lost due to landscape dynamics and all reference memory is lost. Thus, in low persistence landscapes, a walker only employs its working strategy to decide its movement. For an average persistence  $p = 0.5$ , only 50% of the sites initially present remain at the end of the walk, and only a subset of the reference memory sites in  $\mu_R$  persist. The final site in the migratory route,  $S_f$ , sets the end of the walk and its position is never changed.

A walker can change its movement strategy depending on its experiences in a particular landscape. For instance, if a walker

starts its movement using the working strategy, but encounters a site that is in its reference memory (i.e., is part of the migration route), the walker changes its strategy to the reference strategy and can follow the migration route all the way to  $S_f$  (assuming there are no subsequent breaks in the route). Likewise, a walker is forced to change strategy if it is using the reference strategy and makes  $n$  movements along the migratory path only to discover that site  $S_{n+1}$  is missing. In that case, the walker then switches from the reference strategy to the working strategy based on position  $S_n$ .

Analyses indicate that a walker changes strategy more often in cases of average persistence than in cases of high or low persistence (Fig. 3). Specifically, the maximum number of changes in strategy occurs for 55% of landscape persistence as a function of



**Fig. 4.** Fraction of times the walker finds the final site  $S_f(\rho)$  as a function of working memory  $\mu_w$ . The curves are given by Eq. (2). The points are averaged over  $10^3 N$  (i.e., 64,000) trajectories; the standard error bars are smaller than the data points.

6

J.M. Berbert, W.F. Fagan / Ecological Complexity 12 (2012) 1–12

any working memory. This defines a critical landscape persistence

$$p_c = 0.55, \quad (1)$$

which separates two regions of landscape dynamics, each of which requires less frequent changes in strategy.

The dynamics of our model imply that the working and reference strategies, together with the changing landscape structure, give rise to nontrivial trajectories. For low working memory and high landscape persistence, the walker becomes trapped in small areas; the walker visits very few sites and is unable to find  $S_f$ . Decreasing landscape persistence allows walkers to escape from local traps (because the landscape is changing) and eventually to find  $S_f$ . Nevertheless, in this case the trajectories involve several steps but few distinctly visited sites. For high working memory, the walker always finds  $S_f$ . Here, the important quantities to analyze are  $\rho$ , the fraction of times the walker finds  $S_f$ , and  $\eta$ , the efficiency of its successful searches (see Appendix A.3.3). We use these quantities to qualitatively characterize different types of animal movement patterns.

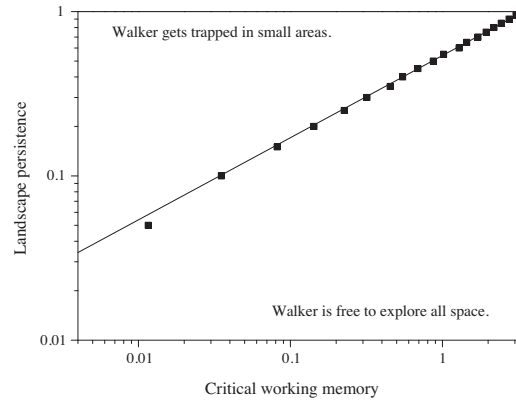
From each trajectory, we have calculated  $\rho$ . Increasing  $\mu_w$  increases  $\rho$  (Fig. 4), and the magnitude of that increase depends on landscape persistence. Therefore, for specific values of  $p$  and  $\mu_w$ ,  $\rho$  shows a transition behavior between successful trajectories that end in  $S_f$  and unsuccessful trajectories that do not find  $S_f$ . The inflection point of each curve gives us the critical working memory,  $\mu_{wc}$ , where the transition between successful and unsuccessful trajectories occurs. To determine this point we have fitted data with Eq. (2):

$$\rho = \frac{\rho_{\min} - \rho_{\max}}{1 + \exp[(k\mu_w - \mu_{wc})]} + \rho_{\max}, \quad (2)$$

where  $k$  is a scale factor, and  $\rho_{\min}$  and  $\rho_{\max}$  are the  $\rho$  minimum and maximum values, respectively.

Plotting landscape persistence  $p$  as a function of the critical working memory  $\mu_{wc}$ , we can define two regions (Fig. 5). In one, the walker is trapped in small areas and does not find  $S_f$ ; in the other, the walker is free to explore all space, and capable of finding  $S_f$ . By fitting, we find that this separation follows

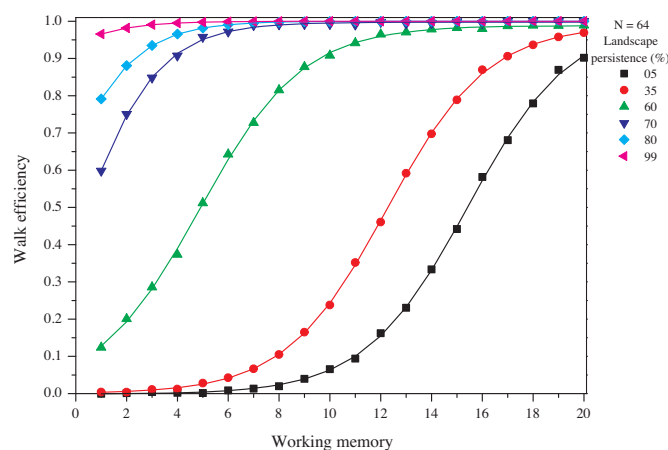
$$p = p_c(\mu_{wc})^{1/2}, \quad (3)$$



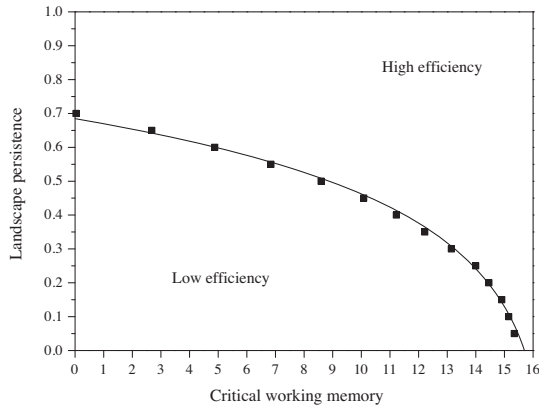
**Fig. 5.** Landscape persistence  $p$  as a function of critical working memory  $\mu_{wc}$  in a log-log plot. The line is given by Eq. (3) and separates the parameter region where the walker is trapped in small areas of the landscape from the parameter region where the walker is free to explore and find  $S_f$ .

where  $p_c$  is given by Eq. (1). Relating these results to animal movement patterns, we can specify that sedentarism corresponds to the pattern in the trapped region wherein individuals occupy small areas. In contrast, nomadism and migration, which involve larger scale movements, occur in the parameter region where walkers move freely.

To make a distinction between nomadism and migration, we analyze the efficiency ( $\eta$ ) with which walkers find  $S_f$ . We would expect that migratory animals, which use the reference strategy to complete their journey by going directly to  $S_f$  (provided the full migratory route exists), are more efficient than nomadic animals, which use only the working strategy searching for resources and eventually find  $S_f$ . Fig. 6 shows  $\eta$  as a function of  $\mu_w$  for different values of persistence  $p$ . There is a transition behavior between inefficient trajectories and highly efficient ones, and again, these transitions depend on landscape persistence. Low landscape persistence requires more working memory to yield the same



**Fig. 6.** Walk efficiency ( $\eta$ , calculated as the number of distinctly visited sites divided by the number of steps) as a function of working memory  $\mu_w$ . The curves are given by Eq. (2), where one substitutes  $\eta$  for  $\rho$ . Here, efficiency is averaged only over the trajectories ending in  $S_f$ ; the standard error bars are smaller than the data points.



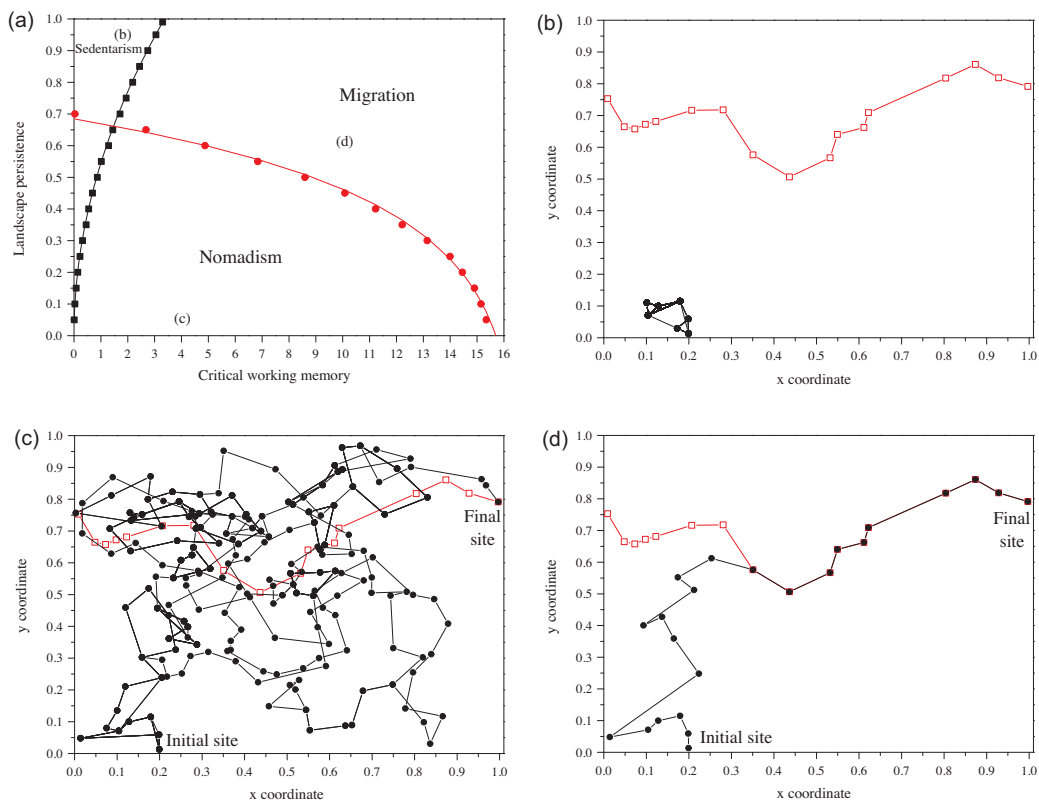
**Fig. 7.** Landscape persistence  $p$  as a function of critical working memory  $\mu_{wc}$ . The curve is given by Eq. (4) and separates regions of high and low efficiency.

levels of efficiency obtainable in highly persistent landscapes. To quantify these relationships, we have again used Eq. (2), where we substitute  $\eta$  for  $\rho$ , to determine the inflection point  $\mu_{wc}$  of the data in Fig. 6. Landscape persistence as a function of this  $\mu_{wc}$  is shown in Fig. 7. The curve separating the parameter regions with high and low efficiency is obtained by fitting and is given by:

$$p = p_c \log(16 - \mu_{wc}). \quad (4)$$

Note that for high landscape persistence, low working memory is sufficient to guarantee that the walker finds the migration route, and then finds  $S_f$ . In contrast, for low landscape persistence, the reference memory does not contain all the sites along the migration route, and more working memory is necessary to increase the searching efficiency to find  $S_f$ .

Combining Eqs. (3) and (4), Fig. 8a specifies regions for sedentarism, migration, and nomadism as functions of landscape persistence and working memory. Sedentarism occurs in the parameter region where individuals use small areas. Migration occurs in that region where individuals can explore all space efficiently, using the working strategy to find the migration route and then the reference strategy to maintain the course to the target site  $S_f$ . In contrast, nomadism occurs in the region where individuals can explore all space but their searching behavior is inefficient at finding a specific site such as  $S_f$ .



**Fig. 8.** (a) Population-level movement patterns delineated by a plot of landscape persistence  $p$  against critical working memory  $\mu_{wc}$ . Sedentarism, in which individuals only explore small areas, occurs in persistent landscapes when critical working memory is short. Highly persistent landscapes and/or large critical working memory facilitate migration in which individuals can reach a target site efficiently. Nomadism, in which individuals are free to explore all space, occurs for low levels of landscape persistence. Typical movement paths for (b) sedentary movements, with parameters  $p = 0.95$  and  $\mu_{wc} = 2$ , (c) nomadic movements, with parameters  $p = 0.05$  and  $\mu_{wc} = 4$ , and (d) migratory movements, with parameters  $p = 0.60$  and  $\mu_{wc} = 10$ , are shown for the same initial site in the same initial map as in Fig. 1. The  $\square$  indicates the migration route.

## 5. Conclusions

Following the proposed dependence of animal movement on spatial heterogeneity and temporal predictability of resources (Mueller and Fagan, 2008; Mueller et al., 2010), we suggest further that animals' reliance on spatial memory may also qualitatively influence population-level patterns of distribution. Mueller and Fagan (2008) discuss how spatial memory, in concert with other, arguably simpler movement mechanisms (oriented and non-oriented movement) may determine population level distributions like sedentarism and migration. That work differentiated landscapes as functions of the abundance, patch size, temporal variability, and temporal predictability of resources. The authors predicted that spatial memory should be more important than other movement mechanisms in landscapes where resource predictability is high. To test those predictions, Mueller et al. (2010) used individual based genetic algorithm modeling to demonstrate how individual dispersers could evolve to rely on spatial memory to navigate between discrete patches whose locations were predictable from one generation to the next but could evolve to use non-oriented movement to locate patches in unpredictable landscapes. The present paper provides some additional support for the hypothesized relationships among landscape dynamics, movement, and memory. For example, both the present paper and the earlier work predict sedentarism and migration will emerge in landscapes with low spatio-temporal variability.

We employed two contrasting exploration strategies: a working strategy, in which individuals go to the nearest location beyond a dynamic repulsive area, and a reference strategy, in which individuals go to the next location along a known path (migration route). Nomadic animals follow the first strategy, while migratory animals follow both, relying on the first strategy during the search for the migration route and relying on the second strategy to maintain the course to the end. Over a disordered, dynamic landscape, a walker (one individual or a group of individuals moving together) moves according to the working and reference strategies. These exploration strategies together with the landscape dynamics, give rise to nontrivial trajectories.

We can identify successful trajectories, where the walker finds a target site, and unsuccessful trajectories, where the walker does not find a target site. To qualitatively characterize different types of animal movement patterns, we have analyzed the quantities  $\rho$ , the fraction of times the walker finds a target site; and  $\eta$ , the efficiency of its successful searches. These analyses lead to the fundamental results, Eqs. (3) and (4), which lead to a diagram for animal movement patterns (Fig. 8a). This diagram delineates regions for sedentarism, migration, and nomadism as joint functions of landscape persistence and working memory. Sedentarism occurs in the region where individuals have short working memory and landscapes are highly persistent, restricting individuals to move in small areas. Migration occurs in a region where individuals have access to all space and can explore it efficiently. Nomadism occurs in a region where individuals can explore all available space, but their searching behavior is inefficient for finding a specific site.

We note that relatively little state-space in Fig. 8a exists for sedentarism, even though that is arguably the predominant population-level movement behavior observed in nature. We see two primary issues at work in this result. First, we reiterate the truism that the size of a parameter region is not proportional to the probability of a real species being located in that region; evolution can lead real species to highly unlikely solutions to ecological problems. Second, and perhaps more specific to this model, the observed discrepancy may also represent a scale mismatch of sorts between the duration of an organism's memory of stepwise

movements among patches and the timescale over which resource patches may transition between available and unavailable states. Landscapes wherein resources are available dependably – even if seasonally – are much more common than those with the kinds of highly unpredictable resources that lead to nomadism. For example, Dean (1997) notes how even a modicum of regularity in resource availability can displace nomadic birds in favor of more diverse assemblages of resident and migratory species.

Although our computational model employs very different approaches than previous conceptual models or empirical studies, we find interesting lessons emerging from the comparison of our qualitative findings with those from previous work. For example, assume that our parameter  $p$  (i.e., the probability of landscape persistence) is roughly equivalent to measures of temporal predictability invoked previously (qualitative, non-dimensional: Mueller and Fagan, 2008; inverse of among-year standard deviation in vegetation productivity: Mueller et al., 2010). Then, the orientation and relative positions of the different emergent movement patterns in our Fig. 8a can be aligned to accord cleanly with predictions from previous work that is cast in terms of spatial heterogeneity of resources rather than memory (Mueller and Fagan, 2008; Mueller et al., 2010, 2011). These similarities suggest the possibility that, at some level, there is a mapping between the extent of patch avoidance memory a foraging organism employs and the spatial scale of variability that characterizes its landscape.

Exactly what form the relationship between patch avoidance memory and spatial variability would take appears to be an open question that is amenable to investigation from both theoretical and empirical perspectives. For example, one especially interesting question involves the importance of “how much” memory (both in an absolute sense and in interaction with aspects of landscape structure, such as patch size or patch aggregation) is necessary to differentiate among population-level movement patterns. Future studies, using a variety of approaches, could explore different aspects of this memory quantity issue (e.g., duration or geographic specificity of memory). Extensions of our approach to evolutionary models that include differential fitness gains among walkers based on patches visited would also be worth trying; these would allow a more direct connection to predictions from Mueller et al. (2010). Additional extensions to the modeling approach that include specific drivers of animal movement (such as seasonality and generalist versus specialist feeding adaptations) would also be worth exploring.

Field studies, such as those focusing on the temporal persistence and utility of spatial memory in wild primates (Luhrs et al., 2009; Normand et al., 2009), may be especially important in understanding the relationship between memory and sedentarism. Lessons learned from field studies can be incorporated into a variety of theoretical approaches for modeling spatial memory. For example, Dalziel et al. (2008) modeled the memory of a mobile animal in terms of the probability that the animal had visited a location within a specified, scalable time window. In contrast, Bennett and Tang (2006) employed a variety of machine learning approaches in which favored paths across a landscape emerged on the basis of both frequency of patch use and the quality of the modeled animal's experience in moving. As yet another approach, cognitive map models to spatial memory may involve a utility function that denotes the perceived value of a specific site over time (Van Moorter et al., 2009). This explicit dependence on time, which would be essential in highly dynamic landscapes, creates opportunities to explore animal movements in terms of the balance between short-term utility (e.g., foraging in a particular meadow) versus long-term utility (e.g., dispersing long distances for breeding or future resources) and may help researchers better

characterize the scenarios under which we should expect sedentarism, migration, and nomadism to emerge.

### Acknowledgements

The authors thank Thomas Mueller for comments and fruitful discussion, and Alexandre Souto Martinez and Roberto André Kraenkel for valuable comments. We thank Volker Grimm and two anonymous referees for their critical reading and detailed suggestions that improved the manuscript. This research received financial support from the São Paulo Research Foundation FAPESP (#2009/11567-6) and from NSF Grants DEB/QEIB 0743557 and ABI 1062411.

### Appendix A. Materials and methods

The model description follows the ODD (overview, design concepts, and details) protocol for describing individual-based models (Fahse et al., 1998; Grimm et al., 2006, 2010). The model was implemented in the C++ language and outputs were analyzed using the software Origin 6.0. The detailed pseudo-code is available as electronic [Supplementary material](#).

#### A.1. Purpose

The aim is to evaluate how the interplay between an individual's spatial memory (long-term reference memory and/or short-term working memory) and landscape structure can induce animal movement patterns.

#### A.2. Definitions of entities, state variable, and scales

##### A.2.1. Walker

Stands for one individual or a group of individuals that move together. It is characterized by the individual's or group's spatial working memory, spatial reference memory, current position, and the movement strategy. The movement strategy is defined according the status of the walker's location. We differentiate between the working strategy (go to the nearest location not visited in the previous  $\mu_W$  steps) and the reference strategy (go to the next location in the reference memory, which is set by the migration route [defined below]). At each step, a walker moves from site to site following either the working or the reference strategy.

##### A.2.2. Landscape

The space in which we delineate the locations of resources. The landscape has an open boundary condition and is a compound of  $N = 64$  sites randomly drawn in a square of side 1. Each site represents a high quality patch. Some sites belong to the migration route, and a walker located on a migration route site will follow the reference strategy to decide its next movement. All other sites are either in the walker's working memory (consisting of  $\mu_W$  recently visited sites) or outside of the walker's memory altogether; in either of these two cases, the walker follows the working strategy to decide the next site it will visit.

##### A.2.3. Environment

Environment, which defines the landscape dynamics, is characterized by the persistence level, denoted  $p = (0, 1)$ . The level of persistence randomly sets  $pN$  sites whose positions remain unchanged over the course of a simulation. The other  $(1 - p)N$  sites have their positions changed every  $t_{\text{change}}$  (time scale) steps.

#### A.2.4. Migration route

Contains the sites in the trajectory from the site closest to the coordinate  $x = 0$  to the site closest to  $x = 1$  (Fig. 1). The migration route is calculated anew at the beginning of each simulation, and sets the sites the walker prefers to visit to complete its journey. Therefore, the migration route consists of the list of sites that form the walker's reference memory. After changes in the environment, the locations of some sites may be updated, removing them from the migration route. When this happens, any missing patch is removed from the walker's reference memory because the walker's most recent experience (i.e., no resource patch available at the site where it had previously been located) overrides its long-term, historical information.

#### A.2.5. Time scale in the environment

In our simulation, a complete migratory roundtrip spans a single model year. Therefore, the time scale for changes in the environment ( $t_{\text{change}}$ ) is one year, and it corresponds to twice the number of sites in the migration route.

#### A.2.6. Time scale for each step

Each step corresponds to the time the walker moves from one site to another. For our simulations, one step includes the time the animal forages in a site, the time for determining the next site to move to, and the traveling time to the next site.

#### A.2.7. Spatial scale

Our model considers the whole patchy landscape used by an animal rescaled in a square with side 1.

### A.3. Process overview and scheduling

We present a short pseudo-code divided in two parts to describe the internal schedule of events in the model. The first part defines all initial maps (landscapes), determines the migration routes, and sets the reference memory. The second part performs the walk for each initial map and for each walker's working memory and initial condition. More details can be found in the full pseudo-code in [Supplementary material](#). We also present a description of the analysis of the simulated trajectories.

#### A.3.1. Part I: generate all initial maps

The map generation module sets up the disordered medium, composed of  $N = 64$  sites, whose coordinates are determined independently by the function `Ran2` (Vetterling et al., 1992). Each map generates a distance matrix, neighborhood table, migration route, and defines the reference memory for that landscape.

For each map

Randomly and uniformly distribute  $N$  site coordinates in a 2D square of side 1;

Calculate the distance matrix;

Fill the neighborhood table, which sets the  $N - 1$  nearest neighbors of each site;

Find  $S_i$  (site closest to  $x = 0$ ) and  $S_f$  (site closest to  $x = 1$ );

Start a walk on  $S_i$  and perform the loop:

Do

Go to the nearest site to the right of the current position;

While not find  $S_f$ ;

10

J.M. Berbert, W.F. Fagan / Ecological Complexity 12 (2012) 1–12

Define the migration route as this trajectory;  
 Define the size of this trajectory as the migration time;  
 Define the size and the content of the reference memory as this trajectory;  
 Write map, neighborhood table, migration route, and reference memory in DAT files;  
 End for.

### A.3.2. Part II: performing the walks

This module accounts for the walker's decisions, according to the working or reference movement strategies, to determine the next site to be visited. This runs until the walker finds  $S_f$  or until it completes 10N steps. In this module we also implement the environmental dynamics.

For each value of  $p$

Set the  $pN$  saved sites whose positions do not change during the simulation;

For each working memory length

For each starting site

For each map: open the same map for each first step;

Open from DAT files

map, neighborhood table, migration route and reference memory;

Set the counters:

visitation = 1: number of distinctly visited sites;

switches = 0: number of times the walker switches

between the strategies;

changes in landscape = 0: times the landscapes has

undergone changes;

FindSf = false: boolean variable to check if the walk ends at  $S_f$ ;

step = 1;

Do

Increment step;

Determine the next site: details in [Appendix A.7](#);

Move to the selected next site;

Update the prohibited sites vector: update the working

memory;

If the next site is not inside an already visited area, then

Increment visitation;

End if

If step is multiple of  $2 \times$  migration time, then

$1 - pN$  sites have their positions changed;

Recalculate the distance matrix and the neighborhood

table;

Update the sites at the working memory and delete from this memory the sites whose locations changed from their prior locations;

Update the reference memory and delete from this memory the sites along the migration route whose locations changed from the sites in the migration route in the initial map;

End if

While not find  $S_f$  or not complete 10N steps

If last visited site is  $S_f$ , then Find  $S_f$  is true;

Save the trajectory in a DAT file;

Save the counters in a DAT file;

End for

End for

End for

End for

Note that the migration route itself does not change; instead, a walker memory of it degrades as component patches are deleted due to landscape dynamics. Migratory trajectories will be those in which at most one change in the landscape occurs, corresponding to an efficient journey spanning only one year. In contrast, nomadic and sedentary trajectories will span two or more landscape changes, corresponding to two or more years of movement.

### A.3.3. Analysis

From the simulated trajectories we evaluate the quantities  $\rho$ , the fraction of times that the walker finds  $S_f$ , and  $\eta$ , the efficiency of the walker's successful searches (i.e., the number of distinctly visited sites divided by the number of steps taken for the subset of cases where the walker finds  $S_f$ ).

### A.4. Design concepts

We consider that the animals have a priori information about the location of all patches in the migration route stored in their reference memory. In practice, for each simulation, all walkers start their trajectories as if they are migratory animals that know the migration route. Nevertheless, while walkers are exploring the landscape, their movement strategies may change either from working to reference (when the walker moves to a site belonging to the reference memory) or from reference to working (when the walker moves away from a site in the reference memory, due to an interruption in the migration route) (see [Appendix A.7](#)). This gives rise to other movement patterns. The a priori information is lost for low levels of landscape persistence and then the animal considers only its working memory to decide where to move, becoming a nomadic animal. For high levels of persistence and also low working memory, the walker may never find the migration route, becoming a sedentary animal. In the case of high working memory, the walkers rapidly find the migration route and complete their journal as migratory animals. From the analysis of the quantities  $\rho$  and  $\eta$  obtained from several trajectories, we observe that alternative population-level spatial distribution patterns emerge from the combination of the movement strategies and the landscape dynamics.

### A.5. Initialization

We set the parameters as follows: (i) number of maps (landscape): 1000; (ii) number of sites in each map:  $N = 64$ ; (iii) landscape persistence:  $p = \{0.05; 0.1; 0.15; 0.2; 0.25; 0.3; 0.35; 0.4; 0.45; 0.5; 0.55; 0.6; 0.65; 0.7; 0.75; 0.8; 0.85; 0.9; 0.95; 0.99\}$ ; (iv) working memory:  $\mu_w = \{1; 2; \dots; 20\}$ ; (v) initial site for each map:  $\{1; 2; \dots; N\}$ , the walk starts once at each different site in the same initial map. At the end of the simulations we have  $10^3 N$  trajectories to analyze for each set of parameters.

### A.6. Input data

The model does not need any additional information to run the simulations.

## A.7. Submodels

Here we briefly show the sub-model that determines how a walker determines which site it should move to next. In this routine, if the walker is on a site that is part of the migration route, but by virtue of a site 'missing' from the migration route is forced to move off the route, the walker switches strategy from reference to working. Likewise, if the walker is on a site that is not part of the migration route, but ends up moving to a site on the migration route, it switches strategy from working to reference. The relevant steps in the pseudocode are: (i) Check which strategy the walker is currently following. (ii) If the walker is following the reference strategy (which will only be the case if the walker is on a site that is part of the migration route), and if the next site in the migration route belongs to the walker's reference memory, then the walker will follow the reference strategy and move to the next site in the migration route. (Note that it is at this point that the walker experiences if the next patch is still at the location it remembers.) (iii) Else, the walker follows the working strategy. This involves checking the sites in the neighborhood table of the current site and selecting the closest site that does not belong to the working memory. (iv) Check if the walker has switched strategy to increment or not the number of switches between strategies. (v) Return the next chosen site. A detailed pseudo code is in [Supplementary material](#).

## Appendix B. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.07.001>.

## References

- Bailey, D.W., Howery, L.D., Laca, E.A., 1999. Impact of spatial memory on habitat use. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife* 70, 91–100.
- Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca, E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M., Sims, P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49, 386–400.
- Bartumeus, F., Catalan, J., 2009. Optimal search behavior and classic foraging theory. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical* 42, 434002.
- Bennett, D.A., Tang, W., 2006. Modeling adaptive, spatially aware, and mobile agents: Elk migration in Yellowstone. *International Journal of Geographical Information Science* 20, 1039–1066.
- Berbert, J.M., Martinez, A.S., 2010. Crossover between the extended and localized regimes in stochastic partially self-avoiding walks in one-dimensional disordered systems. *Physical Review E* 81 (6), 061127.
- Berbert, J.M., González, R.S., Martinez, A.S., 2008. Stochastic touristic walk: analytical approaches, algorithm and numerical results. *Journal of Computational Interdisciplinary Sciences* 1 (1), 33.
- Blanquart, F., Gandon, S., 2011. Evolution of migration in a periodically changing environment. *The American Naturalist* 177 (2), 188–191.
- Bolger, D.T., Newmark, W.D., Morrison, T.A., Doak, D.F., 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology Letters* 11, 63–77.
- Börger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M., 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11, 637–650.
- Boyer, D., Walsh, P.D., 2010. Modelling the mobility of living organisms in heterogeneous landscapes: does memory improve foraging success? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series A – Mathematical Physical and Engineering Sciences* 368 (1933), 5645–5659.
- Bunnfeld, N., Börger, L., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J., Ericsson, G., 2010. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology* 80 (2), 466–476.
- Cantrell, R.S., Cosner, C., Lou, Y., 2006. Movement toward better environments and the evolution of rapid diffusion. *Mathematical Biosciences* 204, 199–214.
- Conway, M.A., 2002. Sensory-perceptual episodic memory and its context: autobiographical memory. In: Baddeley, A.D., Aggleton, J.P., Conway, M.A. (Eds.), *Episodic Memory: New Directions in Research*. Oxford University Press, New York, pp. 53–70.
- Dalziel, B.D., Morales, J.M., Fryxell, J.M., 2008. Fitting probability distributions to animal movement trajectories: using artificial neural networks to link distance, resources, and memory. *American Naturalist* 172, 248–258.
- Dean, W.R.J., 1997. The distribution and biology of nomadic birds in the Karoo, South Africa. *Journal of Biogeography* 24, 769–779.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S., Cosner, C., Noble, A., Mueller, T., 2012. Leadership, social learning, and the maintenance (or collapse) of migratory populations. *Theoretical Ecology* 5, 253–264.
- Fahse, L., Wissel, C., Grimm, V., 1998. Reconciling classical and individual-based approaches of theoretical population ecology: a protocol to extract population parameters from individual-based models. *American Naturalist* 152, 838–852.
- Fryxell, J., Greever, J., Sinclair, A., 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist* 131, 781–798.
- Gautestad, A.O., Mysterud, I., 2010. Spatial memory, habitat auto-facilitation and the emergence of fractal home range patterns. *Ecological Modelling* 221 (23), 2741–2750.
- González, R.S., Berbert, J.M., Terçariol, C.A.S., Oliveira, W.T.R., Martinez, A.S., 2009. Deterministic tourist walk. *Journal of Computational Interdisciplinary Sciences* 1 (2), 119.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J.U., Jorgensen, C., Mooij, W.M., Müller, B., Pe'er, G., Plou, C., Railsback, S.F., Robbins, A.M., Robbins, M.M., Rossmanith, E., Rüger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R.A., Vabo, R., Visser, U., DeAngelis, D.L., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198, 115–126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The odd protocol: a review and first update. *Ecological Modelling* 221, 2760–2768.
- Grünbaum, D., 2000. Advection–diffusion equations for internal state-mediated random walks. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 61, 43–73.
- Kaspari, M., O'Donnell, S., 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research* 5, 933–939.
- Laca, E.A., 1998. Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. *Journal of Range Management* 51, 370–378.
- Lima, G.F., Martinez, A.S., Kinouchi, O., 2001. Deterministic walks in random media. *Physical Review Letters* 87 (1), 010603.
- Luhns, M.L., Kappeler, P.M., Fichtel, C., 2009. Spatial memory in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Animal Cognition* 12, 599–609.
- Mahler, C.R., Lott, D.F., 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist* 143, 1–29.
- Metzke-Hofmann, C., Gwinner, E., 2003. Long-term memory for a life on the move. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 5863–5866.
- Moorcroft, P.R., Lewis, M.A., 2006. *Mechanistic Home Range Analysis*. Princeton, 208 p.
- Mueller, T., Fagan, W.F., 2008. Search and navigation in dynamic environments from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117, 654–664.
- Mueller, T., Fagan, W.F., Grimm, V., 2010. Integrating individual search and navigation behaviors in mechanistic movement models. *Theoretical Ecology* 3, 1–5.
- Mueller, T., Olson, K.A., Dressler, G., Leimgruber, P., Fuller, T.K., Nicolson, C., Novaro, A.J., Bolgeri, M.J., Wattles, D., DeStefano, S., Calabrese, J.M., Fagan, W.F., 2011. How landscape dynamics link individual movements to population-level patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography* 20, 683–694.
- Mueller, T., Olson, K.A., Fuller, T.K., Schaller, G.B., Murray, M.G., Leimgruber, P., 2008. In search of forage: predicting dynamic habitats of mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity. *Journal of Applied Ecology* 45, 649–658.
- Newmark, W.D., 2008. Isolation of African protected areas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6, 321–328.
- Normand, E., Boesch, C., 2009. Sophisticated euclidean maps in forest chimpanzees. *Animal Behaviour* 77, 1195–1201.
- Normand, E., Ban, S.D., Boesch, C., 2009. Forest chimpanzees (*Pan troglodytes* versus) remember the location of numerous fruit trees. *Animal Cognition* 12, 797–807.
- Olson, K., Mueller, T., Fagan, W.F., Leimgruber, P., Fuller, T., 2009. Megaherd: an observation of more than 200,000 Mongolian gazelles (*Procapra gutturosa*) as a consequence of habitat quality. *Oryx* 43, 149–153.
- Revilla, E., Wiegand, T., 2008. Individual movement behavior, matrix heterogeneity, and the dynamics of spatially structured populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (49), 19120–19125.
- Roshier, D.A., Reid, J.R.W., 2003. On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography* 26, 539–544.
- Roshier, D.A., Klomp, N.J., Asmus, M., 2006. Movements of a nomadic waterfowl, Grey Teal *Anas gracilis*, across inland Australia – results from satellite telemetry spanning fifteen months. *Ardea* 94, 461–475.
- Smouse, P.E., Focardi, S., Moorcroft, P.R., Kie, J.G., Forester, J.D., Morales, J.M., 2010. Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* 365 (1550), 2201–2211.
- Schwartzkopf, L., Alford, R.A., 2002. Nomadic movement in tropical toads. *Oikos* 96, 492–506.

12

*J.M. Berbert, W.F. Fagan / Ecological Complexity 12 (2012) 1–12*

Terçariol, C.A.S., Gonzalez, R.S., Martinez, A.S., 2007. Analytical calculation for the percolation crossover in deterministic partially self-avoiding walks in one-dimensional random media. *Physical Review E* 75, 061117.

Torney, C.J., Levin, S.A., Couzin, I.D., 2010. Specialization and evolutionary branching within migratory populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 (47), 20394–20399.

Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M.S., Gaillard, J., 2009. Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range emergence. *Oikos* 118 (5), 641–652.

Vetterling, W.T., Press, W.H., Teukolsky, S.A., Flannery, B.P., 1992. *Numerical Recipes in C: The Art of Scientific Computing*, second ed. Cambridge University Press, New York.

## *Anexo II*



# Modeling Habitat Split: Landscape and Life History Traits Determine Amphibian Extinction Thresholds

Carlos Roberto Fonseca<sup>1\*</sup>, Renato M. Coutinho<sup>2</sup>, Franciane Azevedo<sup>2</sup>, Juliana M. Berbert<sup>2</sup>, Gilberto Corso<sup>3</sup>, Roberto A. Kraenkel<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Botânica, Ecologia e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brazil, <sup>2</sup> Instituto de Física Teórica, Universidade Estadual Paulista, São Paulo, Brazil, <sup>3</sup> Departamento de Biofísica e Farmacologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brazil

## Abstract

Habitat split is a major force behind the worldwide decline of amphibian populations, causing community change in richness and species composition. In fragmented landscapes, natural remnants, the terrestrial habitat of the adults, are frequently separated from streams, the aquatic habitat of the larvae. An important question is how this landscape configuration affects population levels and if it can drive species to extinction locally. Here, we put forward the first theoretical model on habitat split which is particularly concerned on how split distance – the distance between the two required habitats – affects population size and persistence in isolated fragments. Our diffusive model shows that habitat split alone is able to generate extinction thresholds. Fragments occurring between the aquatic habitat and a given critical split distance are expected to hold viable populations, while fragments located farther away are expected to be unoccupied. Species with higher reproductive success and higher diffusion rate of post-metamorphic young are expected to have farther critical split distances. Furthermore, the model indicates that negative effects of habitat split are poorly compensated by positive effects of fragment size. The habitat split model improves our understanding about spatially structured populations and has relevant implications for landscape design for conservation. It puts on a firm theoretical basis the relation between habitat split and the decline of amphibian populations.

**Citation:** Fonseca CR, Coutinho RM, Azevedo F, Berbert JM, Corso G, et al. (2013) Modeling Habitat Split: Landscape and Life History Traits Determine Amphibian Extinction Thresholds. PLoS ONE 8(6): e66806. doi:10.1371/journal.pone.0066806

**Editor:** Christopher Joseph Salice, Texas Tech University, United States of America

**Received:** February 4, 2013; **Accepted:** May 8, 2013; **Published:** June 20, 2013

**Copyright:** © 2013 Fonseca et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** This work was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (CRF, GC, RAK), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES (FA), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP (RMC, JMB), and International Center for Theoretical Physics - ICTP-SAIFR (RAK). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

\* E-mail: cfonseca@cb.ufrn.br

## Introduction

One-third of the world's amphibian species are threatened, more than 40% have declining populations, and 168 species probably went extinct in the last five centuries [1]. In biodiversity hotspots, 2841 amphibian species are facing an unprecedented contraction of their geographic area [2], being threatened by habitat loss and fragmentation [3]. Many theoretical models have been proposed to capture the complexity of such processes, from the theory of island biogeography [4,5] to complex spatially explicit metapopulation models [6,7]. The basic predictions of these models have been corroborated for different taxa, including protozoa [8], butterflies [9,10], birds [11], and mammals [12, but see 13,14,15]. However, since amphibian species exhibit marked ontogenetic habitat shifts, being strongly affected by habitat split [16], the predictive power of such models is limited.

Habitat split is defined as human-induced disconnection between habitats used by different life history stages of a species [16]. For forest-associated amphibians with aquatic larvae, deforestation causes spatial disjunction between the habitat of the larvae, ponds and streams, and the habitat of the adults, the forest fragments. At the local scale, habitat split compels adults to traverse the anthropogenic matrix to reach breeding sites and recently metamorphosed juveniles to walk haphazardly through

the matrix searching for an isolated forest fragment. This compulsory bi-directional migration causes drastic declines on amphibian populations [17].

At the landscape scale, habitat split decreases the richness of the amphibian community due to the extinction of aquatic larvae species [16]. More importantly, the richness of amphibians with aquatic larvae has been demonstrated to be more strongly affected by habitat split than by habitat loss and habitat fragmentation [16]. This process causes bias in communities towards amphibians with terrestrial development, since these species are able to breed successfully in forest fragments even in the absence of a water source [16,18].

The habitat split concept has also contributed to conservation issues. In a recent complementarity exercise for the identification of key Neotropical ecoregions for amphibian conservation, the differentiation between species with aquatic and terrestrial developmental generated a more comprehensive coverage of priority ecoregions than when species were pooled together [19]. Also, by analyzing how the incidence of habitat loss and habitat split varies across a regional landscape, the selection of a minimum priority set of watersheds for amphibian conservation could be optimized [20].

Habitat split is a worldwide phenomenon, being particularly common in biodiversity hotspots where habitat fragmentation is

intense and human settlements are generally concentrated on the valleys where water is available for agriculture, industry, and human consumption [2]. The Brazilian Atlantic Forest, for instance, is now distributed in 245,173 forest fragments from which 83.4% are smaller than 50 ha [21]. In a typical Atlantic Forest landscape, less than 5% of the fragments are connected to streams [17]. In fact, “dry fragments” are the rule and their distance to the nearest stream can vary widely from a few meters to several kilometers. Predicting how the amphibian populations respond to such landscape alteration is essential for conservation.

We provide, here, the first theoretical model for habitat split. A minimum diffusion model shows that habitat split generates critical split distances for population persistence in forest fragments. The model predicts how life history traits, such as juvenile dispersal ability and recruitment, determine the extinction threshold. Furthermore, it predicts how population size is affected by the quality of the matrix and its distance from the breeding habitat. The model has relevant implications for amphibian conservation landscape design.

## Materials and Methods

### The Model

In this section we develop a model designed to capture the main consequences of habitat split on populations of amphibians with aquatic larvae. This means a model that has enough ingredients to provide a basis for predictions without, however, taking into account particularities of any specific amphibian species. The main point the model is set to address is that of population decline and local extinction. The spatial configuration of the model is shown in Figure 1. The reproductive site of the amphibians is at the river at  $x=0$ , whereas the forest fragment, where the adults live, has a size  $s=L_2-L_1$ . The shortest distance from the fragment to the river is  $L_1$ , from now on called *split distance*, a new metric for habitat fragmentation studies. We have chosen to work in a one-dimensional context. Extensions to a two-dimensional space can be implemented, but the main features are already present in our model.

Habitat split consequences on the amphibian population are directly connected to the fact that the population is stage-structured. Accordingly, we introduce two variables,  $J(x,t)$  and  $A(x,t)$ , which represent juveniles and adults densities, respectively. We will assume that after leaving the reproductive site the juvenile amphibians move in a haphazard way through the matrix. This assumption is based on the fact that in the pristine environment they did not have to search for the terrestrial habitat, therefore they lack adaptations that allow them to find the forest fragments in a directional fashion. From the modeling point of view, this suggests that a diffusion equation is appropriate to describe the spatial aspects of the juveniles in the matrix. In the fragment, we

will posit that the adults also obey a diffusion equation, assuming that the forest fragment is spatially homogeneous and that the adults will haphazardly look for food and escape from their predators before reproduction. However, individuals walking in the matrix or in the forest fragment can exhibit different diffusion rates.

Juveniles that reach the fragment are dynamically equivalent to adults, so we will assume that there are no juveniles in the fragment,  $J(x,t)=0$  when  $L_1 < x < L_2$ . On the other hand, adults migrate through the matrix back to the river for reproduction. This however, is a directed movement, much more like advection rather than diffusion, and is not modeled explicitly. Mathematically, these assumptions translate into two diffusive equations. The first equation is defined for juveniles in the matrix and the second for adults in the forest fragment:

$$\frac{\partial J}{\partial t} = D_J \frac{\partial^2 J}{\partial x^2} - \mu_J J \quad (1)$$

$$\frac{\partial A}{\partial t} = D_A \frac{\partial^2 A}{\partial x^2} - \mu_A A, \quad (2)$$

Where  $D_J$  and  $D_A$  are the diffusion coefficients for juveniles and adults in the matrix and the forest, and  $\mu_J$  and  $\mu_A$  the respective mortality rates. At the fragment border  $L_2$ , several scenarios are possible, depending on the landscape beyond  $L_2$ : the boundary may be completely absorbing if there is a very hostile matrix, or totally reflexive if the environment is as good as in the fragment, or it can be something in between. This point will be discussed in detail in the next section and for now we consider a general formulation [22]:

$$-D_A \frac{\partial A}{\partial x} \Big|_{x=L_2} = bA \Big|_{x=L_2}. \quad (3)$$

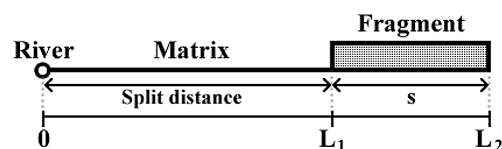
If  $b=0$ , we have a completely closed patch at  $L_2$  and the adults will turn back towards the fragment interior. This condition is used when we do not want to take into account size effects of habitat patch, that is, when the patch is large. The opposite limit,  $b \rightarrow \infty$ , corresponds to the situation in which all individuals that reach the border  $L_2$  will leave the modeled landscape.

When juveniles reach the fragment, they become adults and, since adults cannot turn into juveniles, the border  $x=L_1$  represents a completely absorbing boundary for juveniles. Moreover, the rate at which new adults arrive at the fragment must be the same as the rate of juveniles leaving the matrix. These conditions are expressed in the following boundary conditions:

$$D_A \frac{\partial A}{\partial x} \Big|_{x=L_1} = D_J \frac{\partial J}{\partial x} \Big|_{x=L_1} \quad (4)$$

$$J \Big|_{x=L_1} = 0. \quad (5)$$

The fourth and last boundary condition models the reproductive behavior of the amphibians. For simplicity, adults are assumed to exhibit a constant recruitment rate  $r$ , so that the rate at which new juveniles are generated at the river is proportional to the total number of adults in the fragment. We also take into account that it



**Figure 1. The spatial configuration for the habitat split model.** The model has three main landscape elements: the river (or any aquatic breeding habitat), at  $L_0$ , the inhospitable matrix and the forest fragment. Split distance is defined by  $L_1$  while fragment size ( $s$ ) is defined by  $L_2-L_1$ .  
doi:10.1371/journal.pone.0066806.g001

takes a certain time,  $t_1$ , for the influx of juveniles to respond to a variation in the number of adults. Population size is controlled by competition at the river, so we introduce a saturation parameter  $K$ , which can be interpreted as the maximum rate of juveniles that can be generated. The mathematical expression of this condition is the following:

$$-D_J \frac{\partial J}{\partial x} \Big|_{x=0} = \frac{rN}{1 + \frac{r}{K}N}, \quad (6)$$

where  $r$  is the recruitment rate and  $N$  is the total number of adults in the fragment at a past time. Notice that the negative sign accounts for the fact that  $J(x)$  is always a decreasing function of  $x$ . The total number of adults in the fragment at a past time is given by:

$$N = \int_{L_1}^{L_2} A(x, t - t_1) dx. \quad (7)$$

In this model we suppose that the most important factor limiting amphibian flow is of the juveniles that start at the river and cross the matrix to the forest fragment. The return of the adults to the river is assumed in equation (6) to be advective. These conditions introduce two phenomenological constants  $r$  and  $t_1$ . The first of them, the recruitment, takes into account the fertility of adults, the survival of tadpoles and the adult mortality in the matrix. The time  $t_1$  is the sum of the time to cross the matrix, mate, reproduce, mature eggs and develop juveniles capable of crossing the matrix. Although describing a different system, this set of equations and boundary conditions is similar to the one presented in [23].

## Results

Equations (1,2) do not contain any density dependent terms: they are linear. As discussed above, the population control term appears only in the boundary conditions, namely in equation (6). Moreover, the fact that these conditions include a time delay makes it impossible to obtain exact solutions in general. However, when we seek for stationary solutions, that is, solutions such that  $\partial J / \partial t = 0$  and  $\partial A / \partial t = 0$ , the time delay plays no role anymore and we can find the solutions and – more important – the existence criteria for non-zero solutions.

The stationary solutions are obtained by setting to zero the time-derivatives in equations (1,2) which leads us to:

$$D_J \frac{d^2 J}{dx^2} = \mu_J J \quad (8)$$

$$D_A \frac{d^2 A}{dx^2} = \mu_A A, \quad (9)$$

where we have changed partial derivatives for ordinary ones as  $J$  and  $A$  depend only on  $x$ . The couple of linear equations (8,9) has the solution:

$$\begin{aligned} J(x) &= c_1 e^{x\sqrt{\mu_J/D_J}} + c_2 e^{-x\sqrt{\mu_J/D_J}} \\ A(x) &= f_1 e^{x\sqrt{\mu_A/D_A}} + f_2 e^{-x\sqrt{\mu_A/D_A}}, \end{aligned} \quad (10)$$

Where  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $f_1$  and  $f_2$  are integration constants. With help of boundary conditions (5,6) we find explicitly their values. This result is found in the supplementary material S1. Equation (10) makes sense only for real positive solutions. We derive such conditions from  $J|_{x=0} > 0$ . If this condition is not satisfied the population will go extinct as the null solution turns out to be the only stable one in this case. We prove in supplementary material S1 that  $J|_{x=0} > 0$  is equivalent to:

$$\frac{r}{\mu_A \cosh(\sqrt{\mu_J/D_J} L_1)} \left[ 1 - \frac{1 + \beta}{\beta e^{\sqrt{\mu_A/D_A} s} + e^{-\sqrt{\mu_A/D_A} s}} \right] > 1. \quad (11)$$

In this expression,  $\beta = \frac{b + \sqrt{\mu_A D_A}}{b - \sqrt{\mu_A D_A}}$ . This condition has a standard interpretation in population dynamics: the recruitment should be large enough to replace the population, otherwise, the population disappears. In the special case where we take  $b$  to be zero, we have:

$$\frac{r}{\mu_A \cosh(\sqrt{\mu_J/D_J} L_1)} > 1. \quad (12)$$

Further, notice that  $b=0$  is the same as taking the limit  $s \rightarrow \infty$ , that is, considering an arbitrarily large patch.

## Stationary Solutions

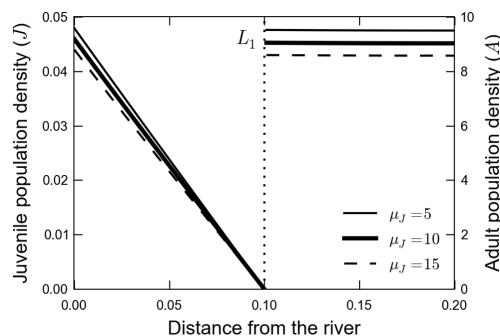
The general form of the stationary solution as a function of  $x$ , the distance from the river, is depicted in Fig. 2, where we assume now  $b=0$ . To help the visualization we plot the juveniles and adults in the same figure; for  $0 < x < L_1$  the density in the y-axis refers to juveniles while for  $L_1 < x < L_2$  the density of the adults is plotted. As a first approach we assume that diffusion coefficients of adults and juveniles are the same:  $D_J = D_A = 1$ . On the other hand we suppose a large difference in mortalities of juveniles and adults, we use  $\mu_A = 0.01 < \mu_J < 1$ . The values of  $\mu_J$  are shown in the picture. In this and the following plot we use  $L_1 = s = K = r = 1$ . The general behavior of this solution points to populations that decrease in the matrix and tend to stabilize in the fragment.

We also explore in Fig. 2 the dependence of the population in the fragment on juvenile mortality. We plot solutions for three distinct  $\mu_J$ , simulating matrixes of different quality. As expected, an increase in the mortality leads to smaller populations and, as a preview of the next subsection, this trend suggests the existence of a threshold in this model.

## The Existence of a Critical Split Distance

The split distance,  $L_1$ , is an important landscape metric which has great influence on the existence of a non-zero stationary solution of the model and therefore on the viability of the population. At this point we explore the most important conceptual result of this work. The model introduced in this article predicts an extinction threshold for  $L_1$ . This means, there is a critical split distance  $L_1^*$  such that if  $L_1 > L_1^*$  the amphibian population goes locally extinct. In other words, if the split distance is larger than a certain value, the population does not persist in this landscape.

In Fig. 3 we show the population size in the fragment as a function of the split distance  $L_1$ , for three different values of the juvenile mortality  $\mu_J$ . The presence of a critical value  $L_1$  (the point where the curves intercept the x-axis) is clearly seen. This figure

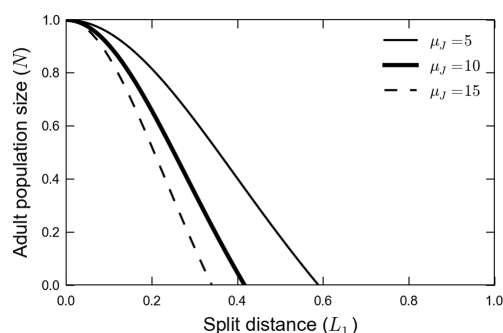


**Figure 2. Stationary solutions of the model as a function of space.** In the model, all distances are measured according to the reproductive site that is taken as zero. The fragment starts at  $L_1$  and ends at  $L_2$ . Each curve refers to a given juvenile mortality in the matrix ( $\mu_J$ ). The parameters used were  $r=K=\mu_J=D_J=D_A=1$ ,  $b=0$  and  $\mu_A=0.01$ . doi:10.1371/journal.pone.0066806.g002

also explores the influence of  $\mu_J$  on  $L_1^*$ ; as expected there is an inverse relation between  $L_1^*$  and  $\mu_J$ . A more inhospitable habitat (large  $\mu_J$ ) will make the critical split distance smaller.

#### Dependence of the Critical Split Distance on Life-history Parameters

One of the most relevant life-history traits for our analysis is the recruitment  $r$ , a parameter that measures the reproductive success of the amphibians. Indeed, in our model  $r$  encompasses three biological processes: fertility of the reproductive adults, the survival of the tadpoles until they emerge from the aquatic habitat to become able to cross the matrix and the adult mortality in their way back to the river to reproduce. In Fig. 4 we show the critical split distance,  $L_1^*$ , as a function of the recruitment,  $r$ , for three distinct values of diffusion coefficients of the juveniles  $D_J$ . The point ( $L_1^*=0$ ,  $r=1$ ) is a limit case; for this situation the recruitment



**Figure 3. Population size of adults in the fragment as a function of the split distance,  $L_1$ .** This picture points a critical split distance  $L_1^*$  above which the population gets extinct. The three curves indicated in the figure represent different values of the juvenile mortality  $\mu_J$  that can be caused by differences in matrix quality. The parameters used were  $r=K=D_J=D_A=1$ ,  $b=0$  and  $\mu_A=0.01$ . doi:10.1371/journal.pone.0066806.g003

is the minimum to maintain the population ( $r=1$ ) when the favorable habitat is connected to the reproduction site ( $L_1=0$ ). The curves of Fig. 4 show an increase of  $L_1^*$  with recruitment translating the fact that a higher reproductive success allows for larger split distances. The reason of this behavior is that the recruitment compensates the mortality in the matrix.

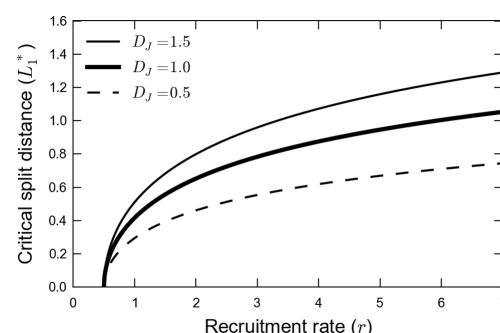
The three curves in Fig. 4 examine the influence of the diffusion of the juveniles,  $D_J$ ; for a given  $r$ , a larger diffusion coefficient allows a larger split distance for the population. In this way  $D_J$  also counterbalances the mortality in the matrix: higher dispersal ability helps to deplete the effect of habitat split.

#### Dependence of the Critical Split Distance on Landscape Metrics

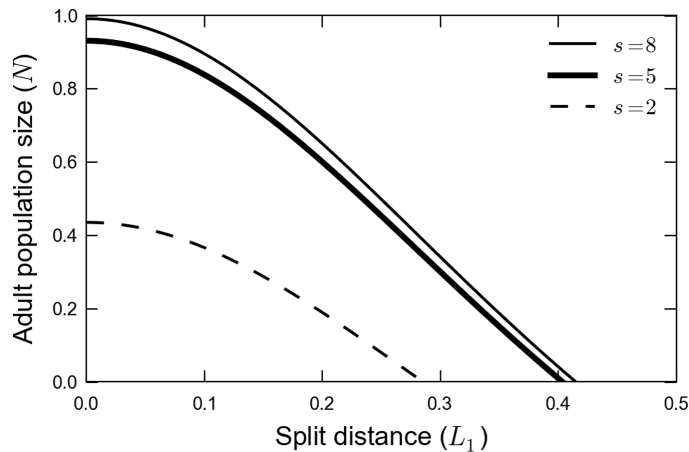
As we have seen in the previous sections, a critical split distance appears. When we took the border of the fragment as completely reflexive ( $b=0$ ), the dependence of the critical split distance on the size of the fragment disappeared: no matter how large the fragment, once a critical split distance is attained, the population goes locally extinct. On the other hand, we can introduce a non-zero value for  $b$ , representing a partially absorbing boundary at  $L_2$ . In this case, a flux of adults to the outside of the fragment exists, making it still more difficult for the population to persist. To illustrate this point, we plotted in Fig. 5 the adult population in the fragment as a function of the split distance for three different fragment sizes in the case where  $b=1$ . It is clear that the population is always smaller the smaller the fragment is, representing a typical area effect.

#### Discussion

Amphibian populations are declining worldwide [24,25]. Several non-exclusive hypotheses have been proposed to explain such a widespread pattern, including the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a highly virulent fungus [26,27], ultraviolet-B radiation, climate change [28], pollution [29], introduction of exotic species [30], habitat loss and fragmentation [1,31,32], and, more recently, habitat split [16]. Here, we explore the theoretical consequences of habitat split for the conservation of amphibian species with aquatic larvae. However, the model can be of relevance for other organisms exhibiting marked ontogenetic habitat shifts. For instance, insects with indirect development, such



**Figure 4. Critical split distance as a function of life history traits.** The model explores two factors that modulate the habitat split effect: the recruitment rate and the diffusion coefficient of the juveniles. The parameters used were  $r=K=\mu_J=D_A=1$ ,  $b=0$  and  $\mu_A=0.01$ . doi:10.1371/journal.pone.0066806.g004



**Figure 5. Curve of adult population size versus split distance.** In this figure we point the effect of the size of the fragment on the critical split distance. This figures show that large forest fragments have only a limited effect to reduce the habitat split local extinction prevision. The parameters used  $r = K = \mu_J = D_J = D_A = L_1 = b = 1$  and  $\mu_A = 0.01$ .  
doi:10.1371/journal.pone.0066806.g005

as dragonflies and damselflies, have been recently demonstrated to suffer from alterations in the physical structure of the riparian vegetation that disconnect the aquatic habitat of the larvae from the terrestrial habitat of the adults [33].

Our diffusive model reveals that habitat split alone can generate extinction thresholds. Fragments located between the breeding site and a given critical split distance are expected to contain viable amphibian populations. In contrast, populations inhabiting fragments farther from such critical distance are expected to be extinct. The theoretical existence of extinction thresholds has been also demonstrated for habitat loss and fragmentation [6,34,35]. In this case, increase in the proportion of habitat loss above a certain level causes an abrupt non-linear decay in population size. Simulation models based on percolation theory suggest that this can be simply attributed to structural properties of the fragmentation process [36]. However, biological mechanisms such as minimal home range, minimal population size, and the Allee effect contribute to such extinction thresholds [35].

The model can be also interpreted from a breeding site perspective. Split distance is expected to have a negative impact on the occupancy of matrix-inserted ponds. Indeed, a field study with *Rana dalmatina* demonstrated that the number of egg-clutches in ponds declines exponentially with increasing distance from a deciduous forest. Ponds less than 200 m from the forest edge were considered the most valuable for the species conservation [37]. For *Rana temporaria*, the occupancy of ponds for breeding purposes is influenced by the distance from suitable summer habitats [38]. Furthermore, some studies have shown that the richness of amphibians in ponds is negatively related to the distance to forest patches [39,40].

The habitat split model predicts that amphibian species with different life history traits will exhibit different extinction proneness in response to a given landscape setting. One key feature determining the critical split distance (i.e. the distance value of  $L_1$  at which the predicted abundance is zero) is the diffusion rate of the post-metamorphic juveniles in the matrix. Amphibian species with higher diffusion rate are expected to

exhibit farther extinction thresholds. Therefore, for a given fragmented landscape submitted to habitat split, species with lower diffusion ability are expected to be present in a smaller number of fragments and ultimately be regionally extinct earlier. Additionally, the probability of extinction in response to habitat split gradients can be expected to be higher for species with lower diffusion ability.

Amphibians vary considerably in dispersal ability. Across species, the frequency distribution of maximum dispersal distance fits an inverse power law [41]. While 56% of the amphibian species presented maximum dispersal distances lower than one kilometer, 7% could disperse more than 10 km [41]. However, those are data for adults. For the habitat split model, the main parameter to be estimated is the diffusion rate of the post-metamorphic juveniles. Although such data is more difficult to be obtained, one expects that the mean dispersal ability of juveniles should be lower than of adults due to their smaller body size, lower energetic reserves and higher sensitivity to environmental stress [42].

The reproductive success is also a crucial life history parameter determining how far is the critical split distance for a given species. In the model, reproductive success is defined as the average number of post-metamorphic juveniles produced per adult living in the fragment. Since this parameter varies between species, we expect that species with higher reproductive success will be able to keep viable populations in forest fragments that are farther away from the breeding site in comparison to species with lower reproductive success. We envisage that in future individual-based models, recruitment could vary between individuals according to their conditions.

Reproductive success is positively correlated to clutch size but also a function of the survival rate of the aquatic larvae before metamorphosis. Body size is possibly a good inter-specific predictor of reproductive success. Body size has a strong positive inter-specific relationship with clutch size, even after controlling for the phylogeny [43]. Furthermore, for pond-breeding anurans of three different families (Bufonidae, Hylidae and Ranidae), there is a positive relationship between body size and egg-diameter [42].

Therefore, species with larger body size can be expected to exhibit larger critical split distances. The survival rate of the aquatic larvae, however, depends on biotic interactions, such as predation and competition. Furthermore, riverine systems are nowadays submitted to multiple anthropogenic generated stressors [44], agrochemicals [29], and emerging diseases [26] that can dramatically alter mortality rates.

The model predicts that the extinction threshold can be pushed away from the breeding site only at the cost of increasing the size of the fragment, depending on the kind of boundary at the interface habitat/exterior matrix. However, although enlarging the size of the fragment can allow for larger splits, even in the case of a very large fragment the critical split distance remains finite: local extinction can occur even for infinite fragments when the split distance is larger than a critical value. The implications of such results for conservation are straightforward. When habitat loss is intense and small fragments are the rule, the best landscape scenario for the conservation of forest-associated amphibians with aquatic larvae is the preservation of the riparian vegetation.

The quality of the matrix is also a key element defining the critical split distance. Higher quality matrix generates lower mortality rates of post-metamorphic juveniles enabling recruited individuals to successfully reach forest fragments that are farther away. For empirical studies this parameter is critical since anthropogenic matrix vary widely in quality, from intensively used cattle and crop fields to ecologically-managed tree monocultures [45]. Furthermore, roads are also important matrix elements that can jeopardize the bi-directional migration of amphibians [46].

In biodiversity hotspots [2], in particular, landscape design is expected to play a crucial role in the conservation of the aquatic larvae species. For instance, the Brazilian Atlantic Forest is home of one the most species rich amphibian fauna of the world [2], containing at least 300 endemic amphibian species [47]. Nowadays, only 11.7% of its original cover is left, and although the protection of the riparian vegetation was, until recently, insured by

the Brazilian Forest Code (4771/65), habitat split is a common feature in the landscape [16]. Not surprisingly, several amphibian populations have declined recently [48,49,50] and many more are expected to pay the extinction debt [51]. The habitat split model reinforces the view that the conservation and restoration of riparian vegetation should be properly enforced [52].

Metapopulation models assume disjunct breeding patches containing individual populations that exist in a shifting balance between extinctions and recolonisations via dispersing individuals [6]. Realistic models on metapopulations have incorporated patch area, shape, isolation besides the quality of the intervening matrix [7]. The metapopulation concept has been applied to amphibians, showing even structured genetic outcomes [53]. Despite that, the application of metapopulation models to amphibians has been questioned in several grounds [14,41]. We envisage that future metapopulation models, when designed to species exhibiting marked ontogenetic habitat shifts, will generate more accurate predictions by the incorporation of habitat split effects.

## Supporting Information

**File S1 Mathematical formulation of the model, including the derivation of the stationary solution and a study of its stability.**  
(PDF)

## Acknowledgments

The authors thank André de Roos (Amsterdam) for fruitful discussions.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CRF GC RAK. Performed the experiments: CRF RMC FA JMB GC RAK. Analyzed the data: CRF RMC FA JMB GC RAK. Wrote the paper: CRF RMC FA JMB GC RAK.

## References

- Stuart SN, Chanson JS, Cox NA, Young BE, Rodrigues ASL et al. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783–1786.
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T et al. (2004) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Chicago: Cemex and University of Chicago Press.
- Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA et al. (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol Lett* 12: 561–582.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* 34: 487–515.
- Hanski I (1991) Single species metapopulation dynamics – concepts, models and observations. *Biol J Linn Soc Lond* 42: 17–38.
- Hanski I (1999) Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press.
- Holyst M, Lawler SP (1996) Persistence of an extinction-prone predator-prey interaction through metapopulation dynamic. *Ecology* 77: 1867–1879.
- Harrison S, Murphy DD, Ehrlich PR (1988) Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. *Am Nat* 132: 360–382.
- Hanski I, Thomas CD (1994) Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biol Conserv* 68: 167–180.
- Ferraz G, Nichols JD, Hines JE, Stouffer PC, Bierregaard RO Jr. et al. (2007) A large scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315: 238–241.
- Lomolino MV (2008) Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects. *Biol J Linn Soc Lond* 28: 1–21.
- Harrison S, Bruna E (1999) Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225–232.
- Marsh DM, Trenham PC (2001) Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conserv Biol* 15: 40–49.
- Harrison S (2008) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol J Linn Soc Lond* 42: 73–88.
- Becker CG, Fonseca CR, Haddad CFB, Batista RF, Prado PI (2007) Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318: 1775–1777.
- Becker CG, Fonseca CR, Haddad CFB, Prado PI (2010) Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conserv Biol* 24: 287–294.
- Fonseca CR, Becker CG, Haddad CFB, Prado PI (2008) Response to comment on “Habitat split and the global decline of amphibians”. *Science* 320: 874d.
- Loyola RD, Becker CG, Kubota U, Haddad CFB, Fonseca CR et al. (2008) Hung out to dry: choice of priority ecoregions for conserving threatened Neotropical anurans depends on life-history traits. *PLoS ONE* 3: e2120.
- Becker CG, Loyola RD, Haddad CFB, Zamudio KR (2009) Integrating species life-history traits and patterns of deforestation in amphibian conservation planning. *Biodivers Conserv* 16: 10–19.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni F, Hirota M (2009) Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142: 1141–1153.
- Cantrell RS, Cosner C, Fagan WF (1998) Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *J Math Biol* 37: 491–533.
- Ananthasubramanian B, Nisbet R, Nelson WA, McCauley E, Gurney WSC (2011) Stochastic growth reduces population fluctuations in *Daphnia*-algal systems. *Ecology* 92: 362–372.
- Alford R, Richards SJ (1999) Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 30: 133–165.
- Beebe TJ, Griffiths RA (2005) The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biol Conserv* 125: 271–285.
- Lips KR, Brem F, Brenes R, Reeve JD, Alford RA et al. (2006) Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a neotropical amphibian community. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103: 3165–3170.
- Vredenburg VT, Knapp RA, Tunstall TS, Briggs CJ (2010) Dynamics of an emerging disease drive large-scale amphibian population extinctions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107: 9689–9694.

## Modeling Habitat Split

28. Pounds JA, Bustamante MR, Coloma LA, Consuegra JA, Fogden MPL et al. (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439: 161–167.
29. Relyea RA (2005) The lethal impact of roundup on aquatic and terrestrial amphibians. *Ecol Appl* 15: 1118–1124.
30. Kats LB, Ferrer RP (2003) Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers Distrib* 9: 99–110.
31. Cushman SA (2006) Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biol Conserv* 128: 231–240.
32. Gardner TA, Barlow J, Peres CA (2007) Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biol Conserv* 138: 166–179.
33. Remsburg AJ, Turner MG (2009) Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *J N Amer Benthol Soc* 28: 44–56.
34. Artiles W, Carvalho PGS, Kraenkel RA (2008) Patch-size and isolation effects in the Fisher–Kolmogorov equation. *J Math Biol* 57: 521–535.
35. Swift TL, Hannon SJ (2010) Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biol Rev* 85: 35–53.
36. Orbach R (1986) Dynamics of fractal networks. *Science* 231: 814–819.
37. Wederkinch E (1988) Population size, migration barriers, and other features of *Rana dalmatina* populations near Koge, Zealand, Denmark. *Mem Soc pro Fauna et Flora Fenn* 64: 101–103.
38. Loman J (1988) Breeding by *Rana temporaria*: the importance of pond size and isolation. *Mem Soc pro Fauna et Flora Fenn* 64: 113–15.
39. Laan R, Verboom B (1990) Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biol Conserv* 54: 251–262.
40. Lehtinen RM, Galatowitsch SM, Tester JR (1999) Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands* 19: 1–19.
41. Smith MA, Green DM (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110–128.
42. Wells KD (2007) The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University of Chicago Press.
43. Cooper N, Bielby J, Thomas GH, Purvis A (2008) Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Glob Ecol Biogeogr* 17: 211–221.
44. Tockner K, Pusch M, Borchardt D, Lorang MS (2010) Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems. *Freshw Biol* 55: 135–151.
45. Fonseca CR, Ganade G, Baldissera R, Becker CG, Boelter CR et al. (2009) Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biol Conserv* 142: 1209–1219.
46. Glista DJ, DeVault TL, DeWoody JA (2008) Vertebrate road mortality predominately impacts amphibians. *Herpetol Conserv Biol* 3: 77–87.
47. Haddad CFB (1997) Biodiversidade dos anfíbios no estado de São Paulo. Biodiversidade do estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX. In: Castro RMC, Joly CA, Bicudo CEM, editors. São Paulo: Editora FAPESP. 15–26.
48. Heyer WR, Rand AS, Cruz CAG, Peixoto OL (1988) Decimations, extinctions, and colonizations of frog populations in southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica* 20: 230–235.
49. Weygoldt P (1989) Changes in the composition of mountain stream frog communities in the Atlantic mountains of Brazil: frogs as indicators of environmental deterioration? *Stud Neotrop Fauna Environ* 243: 249–255.
50. Eterovick PC, Carnaval A, Borges-Nojosa DM, Silvano DL, Segalla MV et al. (2005) Amphibian declines in Brazil: an overview. *Biotropica* 37: 166–179.
51. Krauss J, Bommarco R, Guardiola M, Heikkinen RK, Helm A et al. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol Lett* 13: 597–605.
52. Wuethrich B (2007) Biodiversity–reconstructing Brazil’s Atlantic rainforest. *Science* 315: 1070–1072.
53. Hale JM, Heard GW, Smith KL, Parris KM, Austin JJ et al. (2013) Structure and fragmentation of growling grass frog metapopulations. *Conserv Genet* 14: 313–322.



## ***Anexo III***



## Ergodic crossover in partially self-avoiding stochastic walks

Juliana M. Berbert\*

*Instituto de Física Teórica (IFT), Universidade Estadual Paulista-UNESP  
Caixa Postal 70532-2, Cep 01156-970 São Paulo, SP, Brazil.*

Rodrigo Silva González†

*Instituto de Ciências Exatas e Tecnológicas,  
Universidade Federal de Viçosa (UFV)  
Rodovia MG-230 Km 7  
38810-000, Rio Paranaíba, MG, Brazil.*

Alexandre Souto Martinez‡

*Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP),  
Universidade de São Paulo (USP)  
Avenida Bandeirantes, 3900  
14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil. and  
National Institute of Science and Technology in Complex Systems (LNCT-SC)  
(Dated: August 1, 2013)*

Consider a one-dimensional environment with  $N$  randomly distributed sites. An agent explores this random medium moving deterministically with a spatial memory  $\mu$ . A crossover from local to global exploration occurs in one dimension at a well-defined memory value  $\mu_1 = \log_2 N$ . In its stochastic version, the dynamics is ruled by the memory and also by temperature  $T$ , which affects the hopping displacement. This dynamics also shows a crossover in one dimension, obtained computationally, between exploration schemes, characterized yet by the trajectory size ( $N_p$ ) (aging effect). In this paper, we provide an analytical approach considering the modified stochastic version where the parameter  $T$  plays the role of a maximum hopping distance. This modification allows to obtain a general analytical expression for the crossover, as a function of the parameters  $\mu$ ,  $T$  and  $N_p$ . Differently from what has been proposed by previous studies, we find that the crossover occurs in any dimension  $d$ . These results have been validated by numerical experiments and may be of great value for fixing optimal parameters in search algorithms.

PACS numbers: 05.40.Fb, 05.60.-k, 05.90.+m, 05.70.Fh, 02.50.-r

Keywords: stochastic walks, disordered media, partially self-avoiding walks

### I. INTRODUCTION

Deterministic walks in regular and disordered environments may present several interesting results [1–4]. For instance, consider a deterministic partially self-avoiding walk [5–8] in which a walker can visit  $N$  sites, randomly distributed on a landscape, following the deterministic rule of going to the nearest site not visited in the last  $\mu$  steps, including the current site [5]. One can compare this walker with a tourist exploring cities, and the memory  $\mu$  with the time required for a city already visited to become attractive again to the tourist. In foraging, it may be important to avoid recently visited sites but allow returning after a time period  $\mu$  (e.g., after a suitable time-delay necessary for replenishment of exhaustible food resources) [9–16].

In one-dimensional systems, this dynamics has a crossover in the exploration behavior according to  $\mu$ . The

walker can be trapped in small regions or explore the whole space [8]. As an optimization problem, one expects a small  $\mu$  that guarantees the whole landscape exploration [8, 17, 18].

If movements are according to a cost function dependent on  $\mu$  and on a formal temperature  $T$ , then hops to nearest sites are favored ( $T \rightarrow 0$ ) while long jumps are also allowed ( $T \rightarrow \infty$ ) [19–21]. In this scenario, there is a non-trivial exploration crossover dependent on  $\mu$  and  $T$  [21].

The results of these numerical simulation are valid only for one-dimensional systems. To achieve an analytical method also valid for high dimensionalities, as demanded in optimization procedures, further simplifications are necessary. In this paper, the walker also avoid the last  $\mu$  visited sites, but its decision rules are limited to include only the walker surrounds, which size is defined by the stochastic parameter  $T$ . Thus, the walker's reach is defined by  $T$ .

One can view this dynamics as a stochastic optimization algorithm that combines local and global exploration. If information is feeded to the system as it evolves, one cannot use traditional methods as simulated annealing [22, 23] or genetic algorithm [24], since

\*berbertj@gmail.com

†rodrigo.gonzalez@ufv.br

‡asmartinez@usp.br

the whole system to be optimized must be known before hand. Here, we address the situation where the information about the system is fed as it evolves, and only local information in the  $T$  range must be supplied. To reach the best results, one can avoid the initial parametrization working along a crossover line between two regimes: a nonergodic one, which explores locally the parameter space, and the ergodic one, which drives the system away from the local minima. In this paper, we present a model that has this kind of exploration crossover even for systems with arbitrary dimensions. Besides, our model allows us to obtain analytically the relation between the parameters  $\mu$  and  $T$  along the crossover line.

Our arguments are presented as follows. In Sec. II, we describe the model and justify the simplifying assumptions. The analytical solution and numerical simulation method are discussed in Sec. III. We show that aging must be considered in our analytical approach to be compatible with computer simulations. In Sec. IV, we present the data collapse of computer simulations and analytical treatment indicating a subtle change in the exploration scheme, transitioning from a non-ergodic to an ergodic regime. Finally, in Sec. V, we conclude indicating systems where our model could be applied.

## II. MODEL

Consider walks on a disordered landscape composed of  $N$  sites. This landscape can represent, for example, localized feeding sites as flowers, trees, water holes, islands, etc [5, 20]. The disordered medium can be defined with each site coordinate,  $x_i^{(k)}$ ,  $i = 1, 2, \dots, N$  and  $k = 1, 2, \dots, d$ , being drawn in accordance with a random and uniform distribution along the edges of a  $d$ -dimensional hypercube. For a  $d$ -dimensional hypercube with edge length  $L$ , the mean site distance  $\ell$  is the edge length of an also  $d$ -dimensional hypercube associate to each site. If these hypercubes do not overlap,  $N\ell^d = L^d \Rightarrow \ell = LN^{-1/d}$ . The mean site distance  $\ell$  is used to normalize the distance between sites. To hop from one site to another, the walker uses a strategy based in some arbitrary cost function  $E(D_{j,i})$ , which is a monotonically increasing function of the normalized Euclidean distance

$$D_{j,i} = \frac{N^{1/d}}{L} \left\{ \sum_{k=1}^d [x_i^{(k)} - x_j^{(k)}]^2 \right\}^{1/2}, \quad (1)$$

between sites  $i$  and  $j$ . In the thermodynamical limit,  $N \rightarrow \infty$ , this procedure preserves the constant site density as the system dimensionality varies, and makes it possible to compare systems with distinct dimensionalities.

To move on this landscape, the walker strategy based in the cost function  $E(D_{j,i})$  follows a probability density function (PDF) that depends on the inverse of the formal temperature,  $T > 0$ , and the walker memory,  $\mu \geq 0$ .

The memory generates a self-avoiding window with the last  $\mu$  visited sites, including the current site, which are forbidden to revisitation in the next  $\mu$  steps. The inverse of a formal temperature  $T$  is the stochastic parameter  $\beta = 1/T$  and as  $\beta$  decreases, long hops are favored. Thus, the PDF is  $W_{j \leftarrow i} = e^{-\beta E(D_{j,i})} / \sum_{k=1}^N e^{-\beta E(D_{k,i})}$ , the summation  $\sum'$  excludes the forbidden sites by  $\mu$ . The denominator is the normalization factor  $Z_i^{(\beta, \mu)}$ . This model, named stochastic tourist walk (STW), privileges local exploration when  $T \rightarrow 0$  ( $\beta \rightarrow \infty$ ) and extended exploration when  $T \rightarrow \infty$  ( $\beta \rightarrow 0$ ). By means of Monte Carlo numerical simulation, it has been shown a crossover between these localized and extended explorations that occurs for specific values of  $T$  and  $\mu$  [21].

For an analytical approach, in the particular case of the STW, the main difficulty concerns the normalization coefficient, which value changes as a function of the walker position. To circumvent this problem, we decided to modify the model. At each discrete time step, a walker moves on this medium hopping from one site to another site not visited in the  $\mu$  previous steps, including the presently occupied site, and within a range  $T$ . The range  $T \in (0, d^{1/2}/2)$  defines the walker's maximum step length and a hypersphere centered in its position with volume

$$V_d = \frac{\pi^{d/2} T^d}{\Gamma(1 + d/2)}, \quad (2)$$

where  $\Gamma(x)$  is the Gamma function. This volume contains  $n_v$  sites, out of which  $n_\mu \leq \mu$  belong to the avoidance window, due to the memory  $\mu$ . For each step, the medium has: at most  $\mu$  sites forbidden to revisitation,  $N - n_v$  sites (outside  $V_d$ ) unreachable, and for the following step there are  $n_v - n_\mu$  sites equally like to be visited. The sketch of Fig. 1 illustrates this issue.

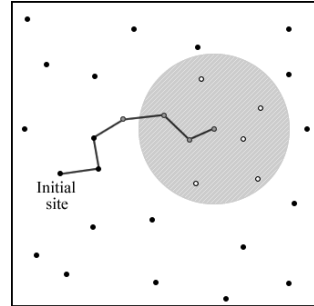


Figure 1: Standard medium configuration for  $d = 2$ ,  $N = 30$  and  $\mu = 4$ . Dots represent the sites. The line segments stand for the trajectory. The circle indicates the volume  $V_d$  with  $n_v = 8$  and  $n_\mu = 4$  sites. Black dots are sites unreachable in the following step. Gray dots belong to the memory. White dots are allowed to be visited with probability  $W = 1/5$ .

3

The probability of a walker to hop from site  $i$  to  $j$  is

$$W_{j \leftarrow i} = \begin{cases} (n_v - n_\mu)^{-1} & ; \text{for } D_{ij} \leq T \text{ and } j \notin n_\mu, \\ 0 & ; \text{otherwise,} \end{cases} \quad (3)$$

where  $D_{ij}$  is given by Eq. (1). As  $n_\mu$  approaches  $n_v$  in the volume  $V_d$ , less sites become available due to the avoidance window. Thus, the probability of each allowed site to be visited increases in the following step. However, if  $\mu \geq n_v$  and  $n_\mu = n_v$ , then  $W_{j \leftarrow i}$  diverges, because all sites inside  $V_d$  are prohibited since they have already been visited in previous steps. The walker becomes trapped. To use the expression “survival probability” within the random walk context, we may say the walker dies when it is not able to reach any other site. This situation also occurs for the deterministic tourist walk with  $\mu = N$  [5]. Notice that these trappings do not occur in the previously studied partially self-avoiding stochastic walks [21]. Contrary to these cases, where the hopping range has not been strictly defined (it is an emerging characteristics of the exponential function in the Boltzmann-Gibbs weight), here we abandon the Boltzmann-Gibbs weight and strictly fix the range, eventually producing traps.

According to the mean distance between sites,  $\ell$ , for  $T < \ell$  and  $\mu > 0$ , the walker is always trapped. For  $T \geq \ell$ , the walker survival depends on  $\mu$ ,  $n_\mu$  and  $n_v$ : (i) if  $n_v > \mu$ , there are always allowed sites and the walker survives; (ii) if  $n_v \leq \mu$  and  $n_\mu < n_v$ , there are allowed sites and the walker survives and (iii) if  $n_v \leq \mu$  and  $n_\mu = n_v$ , all volume  $V_d$  is forbidden, leading to walker’s death. For  $\mu = 0$ , the walker does not remember the presently occupied site, thus it always survives, because it can stay at the current site, regardless the size of  $T$ .

To explore efficiently the random medium, the walker must survive as long as possible. Besides, as in the one dimensional cases for deterministic partially avoiding walks [17] and stochastic walks [21], there is a transition in the walker behavior, namely, a crossover between ergodic/nonergodic exploration regimes. The walker survival probability is the order parameter for this situation and depends on the number of allowed sites  $n_d = n_v - n_\mu$ , which depends on  $T$  and  $\mu$ .

The following analysis is based on the volume  $V_d$ , where  $d$  and  $T$  are implicitly considered. Therefore, as we show, the exploration crossover occurs for an arbitrary  $d$ , not only for  $d = 1$ , as described in Refs. [17, 21].

### III. ANALYTICAL AND COMPUTATIONAL METHODS

In this section, we describe the analytical treatment and its validation by computational simulations.

#### A. Analytical method

The analytical treatment is based on the discrete random variable statistics. The number of sites  $n_v$  inside the

volume  $V_d$  is a discrete random variable with mean value  $\langle n_v \rangle = Nv$ , where  $v = V_d/V'$ , with  $V_d$  given by Eq. 2, and a  $d$ -dimensional volume  $V'$ , with  $N$  sites uniform and randomly drawn. It follows that  $n_v$  is distributed according to a binomial, with success probability  $v$ . This result has been numerically validated (not shown). For  $V' = 1$  and  $v = V_d$ , the  $n_v$  distribution is

$$p(n_v) = \binom{N}{n_v} V_d^{n_v} (1 - V_d)^{N-n_v}. \quad (4)$$

Since this is a static medium characteristic,  $n_v$  is independent of  $\mu$ .

As  $n_v$ ,  $n_\mu$  is also a random variable. To obtain its distribution, consider  $n_\mu$  as the number of sites in  $V_d$  that have a given characteristic  $C$  and  $M$  is the subset of all sites with this characteristic, see the Venn diagram of Fig. 2. The  $n_\mu$  distribution is a hypergeometric distribution [25],

$$p(n_\mu) = \binom{n_v}{n_\mu} \binom{N - n_v}{\mu - n_\mu} \binom{N}{\mu}^{-1}. \quad (5)$$

This result has also been numerically validated (not shown).

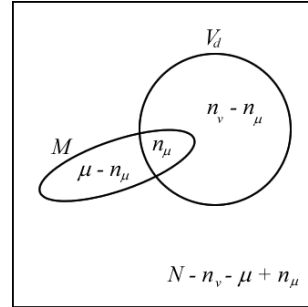


Figure 2: In the Venn diagram, the intersection of  $V_d$  and  $M$  has  $n_\mu$  sites. The  $M$  subset not in  $V_d$  has  $\mu - n_\mu$  sites and the subset  $V_d$  not in  $M$  has  $n_v - n_\mu$  sites. The total amount of sites not in  $M$  nor in  $V_d$  is  $N - n_v - \mu + n_\mu$ .

If the condition  $n_v = n_\mu$  is satisfied, the walker dies. Let  $A$  be the event  $n_v = k$  and  $B$  be the event  $n_\mu = k$ . Although  $n_\mu \leq n_v$ , the value  $n_\mu$  does not depend on  $n_v$ , but rather on  $\mu$ . Only if  $\mu \geq n_v$ ,  $n_\mu$  is equal to  $n_v$ . As  $\mu$  is independent of  $n_v$ , the events  $A$  and  $B$  are independent. Therefore,

$$P(A \cap B) = \binom{\mu}{k} V_d^k (1 - V_d)^{N-k}, \quad (6)$$

where  $V_d$  is given by Eq. (2).

To describe the model dynamics, the relevant quantity to consider is the *walker death probability*  $P_\delta$ . It is defined at each step by the summation over all possible values of  $k$  in Eq. (6). As long as  $T$  is large enough to

allow a walk in this medium, so that  $2 \leq k \leq \mu$ , since  $k = 0$  does not occur (there always is at least one site inside  $V_d$ ), and for  $k = 1$  there is no walk. Thus, at each step, the walker death probability is:

$$P_\delta(V_d, \mu) = \sum_{k=2}^{\mu} \binom{\mu}{k} V_d^k (1 - V_d)^{N-k} \\ = (1 - V_d)^{N-\mu} \left[ 1 - (1 - V_d)^\mu \left( 1 + \frac{\mu V_d}{1 - V_d} \right) \right] \quad (7)$$

Figure 3 depicts Eq. (7) for a system with  $N = 100$  sites. The walker death occurs when  $\mu \sim \mathcal{O}(N)$ , except when  $V_d \rightarrow 0$ . In this case, death occurs only if  $n_v = 1$ , however, if there is a first step in the walk,  $n_v > n_\mu$  and the survival is guaranteed. On the other cases, the walker survival always occurs.

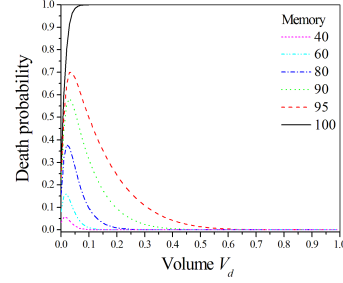
One should note that Eq. (7) has a factor dependent only on maximum number of available sites  $N - \mu$ , expliciting the system finite size effect. The factor inside brackets depends only on  $\mu$  related to the memory effect. In the thermodynamics limit ( $N - \mu \rightarrow \infty$ ),  $P_\delta \rightarrow 0$ , and the walker survival always occurs. Indeed, in this limit, if  $V_d > 0$ ,  $\langle n_v \rangle = NV \rightarrow \infty$ , and the Eq. (4) becomes  $p(n_v) = \delta_{n_v, \infty}$ . Thus,  $n_\mu < n_v, \forall \mu \neq N$ , favoring the walker survival. The plots of Fig. 3 illustrate the behavior of Eq. 7.

### B. Monte Carlo simulations

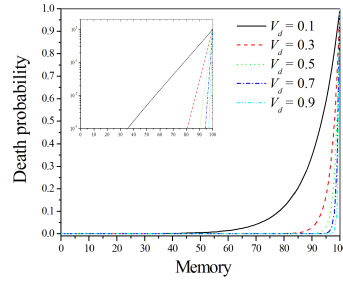
To validate Eq. (7), we have performed computational simulations on disordered environments with  $N = 32, 64$  and  $128$  sites and dimensionality  $d = 1, 2, 3$ . We have varied the memory as  $\mu = \{0; 1; 2; \dots; N\}$ , and the volume as  $V_d = \{0; 0.01; 0.02; \dots; 1\}$ . Further, for each set of  $N$  and  $d$ ,  $10^4$  maps have been generated. On each map,  $N$  walks have been performed, each walk starting from each site of the map. Therefore, there are  $10^4 N$  trajectories to analyze. For each trajectory, the walker explores the medium randomly going to one of the  $n_v - n_\mu$  allowed sites, given by Eq. (3). After each step, the avoidance window, with at most  $\mu$  sites, is updated.

Unlike the deterministic walks that finish in cycles, this walk does not end naturally, except when the walker dies. For this reason, it is necessary to limit the simulation time with a stop condition. Thus, we introduce a new variable, the exploration time  $N_p$ , which is the number of steps along the walker trajectory. The insertion of this variable has only a numerical justification, yet, as shown later, physically it generates the aging effect. Each trajectory has at most  $N_p$  steps, which value is set *a priori*. Therefore, the trajectory ends when the walker dies or after  $N_p$  steps, whichever occurs first. We have varied this parameter as  $N_p = N, 5N, 10N, 25N, 50N, 70N, 90N$  and  $100N$  steps.

As in the analytical treatment, here, we define the numerical walker death probability  $P_\delta$ . It is obtained by



(a)



(b)

Figure 3: Walker death probability (Eq. (7)) for  $N = 100$  sites. (a) constant  $\mu$  and (b) constant  $V_d$ . In-set: the exponential behavior of the later case.

the ratio between the total number of walks that ended due the walker getting stuck and total number of walks.

The finite size effect is also observed in the computational simulations, by reducing the total death region as  $V_d \rightarrow 0$ . Besides, another effect appears, the boundary effect.

The boundary effect does not influence the analytical result because, hypothetically, the population of sites is uniform in all analyzed space regions, so that sites near the edges have the same number of neighbors as those closer to the center. In the numerical simulation, however, this is not true, since the sites closer to the edges have less neighbors than those in the center. Thus, the volume  $V_d$  centered in sites closer to the edges has a non-populated area beyond the edges, violating the hypothesis of uniformity in all space regions and, therefore, compromising the simulation and increasing the death probability near the edges. Moreover, the walker death probability increases as  $d$  increases with  $N$  kept constant, contradicting the analytical result, according to which this probability does not depend explicitly on  $d$ . This contradictory increasing on the walker death probab-

ity is also explained by the boundary effect, which gets stronger as the system dimension increases.

A commonly used solution to fix the boundary effect is the use of periodic boundary conditions. Nevertheless, as a side effect, periodic boundary conditions also simulate an environment of infinite population ( $N \rightarrow \infty$ ), eliminating the finite size effect, which is indeed taken into account in analytical resolution. Further, using the thermodynamic limit ( $N \rightarrow \infty$ ), the survival is the general rule. Therefore, to observe the crossover between walker's survival and death, it is not interesting to eliminate the finite size effect in the computational simulations, which prevents the use of periodic boundary conditions and therefore maintains the boundary effect in the system.

#### IV. TRANSITIONS TO ERGODICITY

For a given set of parameters, the walker can perform a localized (nonergodic) or an extended (ergodic) exploration. The walker must survive as long as possible to increase the medium exploration. Therefore, the crossover is obtained by walker survival probability. Nevertheless, prolonging the walker survival makes the system undergoes an aging phenomena.

##### A. Exploration crossover

To verify that high walker survival is a guarantee of high exploration, computational experiments have been performed measuring the visitation rate (ratio between the number of distinctly visited sites,  $n_e$ , and  $N$ ) as a function of  $T$  and  $\mu$ . The Fig. 4 shows the obtained results for  $N = 128$ ,  $d = 1$  and  $N_p = N$ , which is the lowest number of steps required for a total visitation. It is worth to mention that this behavior is the same for other dimensions, and similarly for the walker death probability, the visitation rate does not depend strongly on  $d$ . Further, for  $V < 1$ , all sites are visited even for  $T = 1$ , which is equal or smaller than  $T_{max} = \sqrt{d}/2$ .

##### B. Aging effect

As a physical consequence due to the introduction of the variable  $N_p$ , the computational approach presents the aging effect. To analytically examine the aging effect in our model, we consider the walker survival probability after  $N_p$  steps. Eq. (7) gives the walker death probability at each step, so that the survival probability is  $1 - P_\delta$ . After  $N_p$  steps, the survival probability is  $P_s = (1 - P_\delta)^{N_p}$ . Therefore, the probability of walker death after

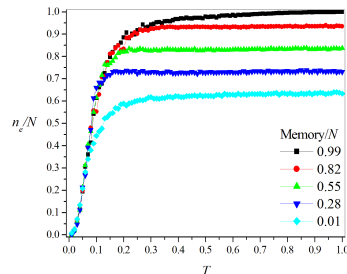


Figure 4: Visitation rate as function of  $T$  and memory for  $N = 128$ ,  $d = 1$  and  $N_p = N$ .

$N_p$  steps is  $P_\Delta = 1 - P_s$ :

$$P_\Delta(N_p, V_d, \mu) = 1 - \left\{ 1 - (1 - V_d)^N \times \left[ -1 + (1 - V_d)^{-\mu} - \frac{\mu V_d}{1 - V_d} \right] \right\}^{N_p}. \quad (8)$$

The effect of increasing the exploration time  $N_p$  is similar for any value of  $N$ . They present a sharp transition between the regions for walker survival ( $P_\Delta \approx 0$ ) and death ( $P_\Delta \approx 1$ ). Further,  $P_\Delta$  has a sigmoidal behavior as function of both  $\mu$  for constant value of  $V_d$  and  $V_d$  for constant  $\mu$ .

The aging effect is shown in Figs. 5a and 5b. Observe that the increasing of  $N_p$  shifts the  $P_\Delta$  curves. In one hand, for  $V_d$  constant, the shift is towards small memory, and the survival is guaranteed only for small memory. On the other hand, for  $\mu$  constant, the shift is towards larger volumes, since the survival occurs after a minimum value of  $V_d$ , for each  $N_p$ .

In addition, we have also analyzed  $P_\Delta$  as function of  $\mu$  for different values of  $V_d$ , and as function of  $V_d$  for different values of  $\mu$ . Since we have similar curves, we rescale them to obtain a collapse. For the curves on function of  $\mu$  for constant  $V_d$ , from Eq. (8), we have calculated the inflection point, called as critical memory ( $\mu_c$ ), and the transition width ( $w_{v,\mu}$ ), a scale factor, thus  $\mu \rightarrow (\mu - \mu_c)/w_{v,\mu}$ . We have done the same analysis for the curves for  $V_d$  for constant  $\mu$ , where the inflection point gives us the critical volume  $V_c$ , so  $V_d \rightarrow (V_d - V_c)/w_{\mu,v}$ . The collapses are shown in Figs. 6 with a comparison with computational results. The wide dispersion of the numerical data regarding the analytical prediction can be reduced by increasing the amount of analyzed maps.

From our computational experiments, the parameter  $N_p$ , itself, allows us to evaluate the aging effect of the system. Figure 6 shows that, as for the analytical case, there still is a way to collapse the data. This collapse coincides with the analytical case (continuous line). Besides, it shows that the transition curves behave quite

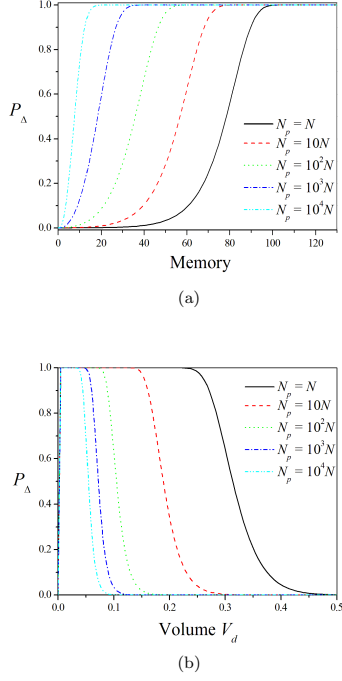


Figure 5: Death probability  $P_\Delta$  (8) as function of: (a)  $\mu$  for  $V_d = 0.1$  and (b)  $V_d$  for  $\mu = 75$ , for  $N = 128$

similar with the analytical model. The values for the critical memory ( $\mu_c$ ) and the width of the transition region ( $w_{v,\mu}$ ) were obtained using the first and second numerical derivatives of each curve. In cases where the curve does not change the concavity, the concerning memory was obtained from the average height of  $P_\Delta$  as  $\mu_c$ .

As  $N_p$  increases the walker death region increases. Namely, as the trajectory is longer,  $n_\mu$  increases and  $n_v$  decreases. Therefore, the probability of death in the next step increases. It shifts the region transition between survival and death to opposite direction of the shift due to the increase of  $N$ . In this way, an increase on  $N_p$  can allow the crossover even in the thermodynamics limit. As a matter of fact, we can affirm that for an environment with finite  $N$ , as  $N_p$  increases, more trajectories end due to the death of the walker, who got trapped, and death always occurs for  $N_p \rightarrow \infty$ .

Plotting the values of  $\mu_c$  as a function of  $V_d$  for several values of  $N_p$ , it is possible to see the shift of the transition curves, which is the main characteristic of the aging. Figure 7 shows the analytical and numerical shift on the transition region as function of  $N_p$  for  $N = 128$ . Despite the difference between the predicted value, it is possible

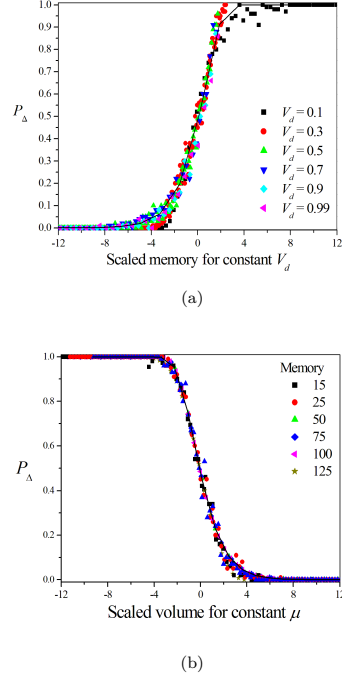


Figure 6: Collapse of death probability as function of (a)  $\mu$  for constant  $V_d$ , (b)  $V_d$  for constant  $\mu$  for  $N = 128$  and  $N_p = N$ . Symbols stand for numerical data, and the continuous line for the analytical collapse.

to see that in both cases, the behavior of the phenomenon of aging is the same: the reduction of the walker survival region as a function of  $N_p$ . In fact, this reduction is much faster in numerical experiments due to edge effects.

In our model, we understand the effect of the exploration time as a system aging effect. Since the value of  $\mu_c$  decreases as exploration time increases, it could be possible to find a limit value for  $N_p$ , such that  $\mu_c > 0$ . Thus, as in the one dimensional case of STW [21], we could obtain a value for  $N_p$  after which the aging is slow and can be neglected. From Fig. 8,  $\mu_c$  as function of  $N_p/N$  for  $N = 128$  sites, one notes that  $\mu_c \propto -\log(N_p/N)$  for any value of  $V_d$ , such that the system suffers the aging effect until  $N_p \rightarrow \infty$ .

Although Fig. 8 shows that the numerical results are a bit different from the analytical results, it is possible to see that, for  $V_d \geq 0.5$ , the logarithmic behavior of the system aging effect remains the same. The slow aging for the case  $V_d = 0.1$  is due to the small generated volumes  $V_d$  which have few sites in its interior, increasing the death probability. Thus, along with the edge effects,

7

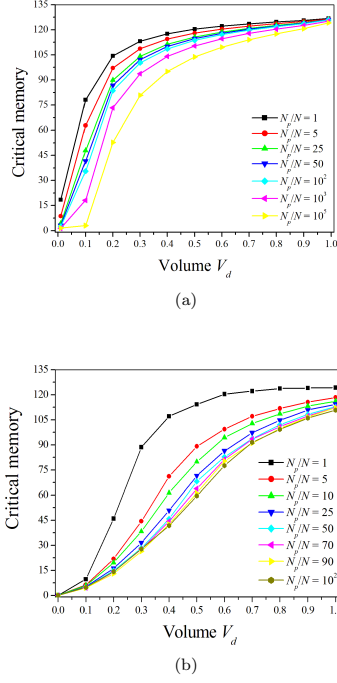


Figure 7: Critical memory  $\mu_c$  as function of the volume  $V_d$  for different values of  $N_p$  for  $N = 128$  sites calculated (a) from the analytical curves, and (b) from the numerical result.

it causes death in a few steps and therefore the transition memory is somewhat affected by the increasing on  $N_p$ .

Despite the fact numerical results quantitatively differ from the analytic results, they agree qualitatively with each other, showing similar behaviors for the analyzed quantities. The observed deviations are explained by edge effects that, for this particular case, are difficult to eliminate.

## V. CONCLUSION

We have considered a  $d$ -dimensional environment with  $N$  randomly distributed sites. An agent explores this random medium moving stochastically within a range  $T$  and a spatial memory  $\mu$ . The analytical results have been

validated by numerical experiments and a crossover from the nonergodic to the ergodic regime has been found. With parameters fixed near this crossover, one can devise algorithms ensuring optimal search strategies. These algorithms may extend the agent deterministic moves used in pattern recognition, imaging texture analysis and classification, complex network classification [26–30]

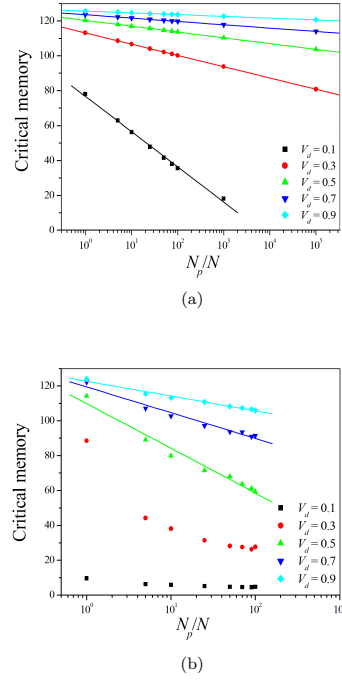


Figure 8: Critical memory  $\mu_c$  for constant  $V_d$  as function of  $N_p/N$  for a system with  $N = 128$  sites obtained (a) from the analytical curves, and (b) from the numerical results.

## ACKNOWLEDGEMENTS

JMB acknowledges the financial support from the São Paulo Research Foundation FAPESP (Grant # 2009/11567-6). RSG (Grant # 140420/2007-0) and ASM (Grant # 305738/2010-0) acknowledge the Brazilian agency CNPq for support. The author also acknowledges CAPES.

[1] D. Gale, J. Propp, S. Sutherland, and S. Troubetzkoy, *Math. Intelligencer* **17**, 48 (1995).

[2] L. A. Bunimovich and S. E. Troubetzkoy, *J. Stat. Phys.* **67**, 289 (Apr 1992).

[3] L. A. Bunimovich, *Physica D* **187**, 20 (2004).

- [4] H.K. Janssen and O. Stenull, Phys Rev E **85**, 011123 (2012).
- [5] G. F. Lima, A. S. Martinez, and O. Kinouchi, Phys. Rev. Lett. **87**, 010603 (Jun 2001).
- [6] H. E. Stanley and S. V. Buldyrev, Nature **413**, 373 (2001).
- [7] H. Stanley, L. Amaral, X. Gabaix, P. Gopikrishnan, and V. Plerou, Physica A **299**, 1 (Sep 2001).
- [8] Cesar Augusto Sangaletti Tercariol and A. S. Martinez, Phys. Rev. E **72**, 021103 (2005).
- [9] J. M. Berbert and W. F. Fagan, Ecological Complexity **12**, 1 (2012).
- [10] F. Bartumeus and J. Catalan, J. of Physics A: Math. and Theor. **42** (2009).
- [11] G. M. Viswanathan, V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, E. J. Murphy, P. A. Prince, and H. E. Stanley, Nature **381**, 413 (Jun 1996).
- [12] D. Boyer, O. Miramontes, and H. Larralde, J. Phys. A **43**, 434015 (Oct 2009).
- [13] D. Boyer, Eur. Phys. Lett. **83**, 20001 (Jul 2008).
- [14] D. Boyer, O. Miramontes, G. Ramos-Fernandez, J. L. Mateos, and G. Cocho, Physica A **342**, 329 (Oct 2004).
- [15] D. Boyer, G. Ramos-Fernandez, O. Miramontes, J. L. Mateos, G. Cocho, H. Larralde, H. Ramos, and F. Rojas, Proc. R. Soc. Lond. B **273**, 1743 (Jul 2006).
- [16] M. C. Santos, D. Boyer, O. Miramontes, G. M. Viswanathan, E. P. Raposo, J. L. Mateos, and M. G. E. da Luz, Phys. Rev. E **75**, 061114 (Jun 2007).
- [17] Cesar Augusto Sangaletti Tercariol, R. S. González, and A. S. Martinez, Phys. Rev. E **75**, 061117 (2007).
- [18] C. A. S. Tercariol, R. S. González, W. T. R. Oliveira, and A. S. Martinez, Physica A **386**, 678 (2007).
- [19] S. Risau-Gusman, A. S. Martinez, and O. Kinouchi, Phys. Rev. E **68**, 016104 (Jul 2003).
- [20] A. S. Martinez, O. Kinouchi, and S. Risau-Gusman, Phys. Rev. E **69**, 017101 (2004).
- [21] J. M. Berbert and A. S. Martinez, Phys. Rev. E **81**, 061127 (Jun 2010).
- [22] S. Kirkpatrick, J. Stat. Phys. **34**, 975 (1984).
- [23] S. Kirkpatrick, C. D. Gelatt, and M. P. Vecchi, Science **220**, 671 (1983).
- [24] D. E. Goldberg, *Genetic Algorithms in Search, Optimization and Machine Learning* (Kluwer Academic Publishers, Boston, MA, 1989).
- [25] W. Feller, *An Introduction to Probability Theory and its Applications*, Vol. 1 and 2 (1966).
- [26] M. G. Campiteli, P. D. Batista, O. Kinouchi, and A. S. Martinez, Phys. Rev. E **74**, 026703 (2006).
- [27] A. R. Backes, W. N. Gonçalves, A. S. Martinez, and O. M. Bruno, Pattern Recognition **43**, 685 (Nov 2010).
- [28] A. R. Backes, A. S. Martinez, and O. M. Bruno, Pattern Recognition **44**, 1684 (August 2011).
- [29] W. N. Gonçalves, A. R. Backes, A. S. Martinez, and O. M. Bruno, Expert Systems with Applications **19**, 11818 (November 2012).
- [30] W. N. Gonçalves, A. S. Martinez, and O. M. Bruno, Chaos **22**, 033139 (September 2012).