

Modelos de estratégia de busca: será o passeio de Lévy a solução?

Searching strategy models: is Lévy walk the answer?

Fernando Silveira Marques e José Guilherme Chauí-Berlink

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato dos autores: fernando.silveira.marques@usp.br e jgbc@usp.br

Resumo. Na natureza, muitos animais lidam com o problema de encontrar parceiros, comida e abrigo. A estratégia de busca que orienta um organismo pode revelar aspectos importantes do seu comportamento, então, modelos são propostos para tratar deste problema. O passeio de Lévy é o modelo mais discutido, possui algum suporte empírico. Nosso objetivo foi comparar deslocamentos em linha reta com o passeio de Lévy e o movimento Browniano, considerando sobrevivência e probabilidade de recompensa. Os resultados mostram o deslocamento em linha reta com desempenho superior nos ambientes que criamos. Discutimos que a estratégia linha reta deveria ser considerada a mais provável estratégia de busca considerando os argumentos que dão suporte ao passeio de Lévy, contudo, ela não é vista como estratégia.

Palavras-chave. *Simulação numérica; Modelo baseado no indivíduo; Forrageio.*

Abstract. In nature, many organisms must cope with the problem of finding mates, food and shelter. The strategy of search that drives an organism can reveal important aspects of its behavior; models have been proposed to address this problem. Lévy walk is the most discussed model and it has some empirical support. Our aim was to compare straight line displacements against Lévy walk and Brownian motion in terms of survival and probability of reward. Our results show that straight line displacements have better performance in all environments we created. We discuss that straight line movements should be considered more probable as a search strategy considering the arguments that support Lévy walk, however, it is not seen like a strategy.

Keywords. *Numeric simulation; Individual-based model; Foraging.*

Recebido 15fev12

Aceito 23jul12

Publicado 30jul14

Qualquer organismo possui reserva energética limitada que é continuamente consumida. Para manter essa reserva dentro de limites adequados para a sobrevivência, muitos organismos necessitam buscar por fontes de energia.

Memória, pistas e referências espaciais são muito importantes durante o forrageio (Brown et al. 1997; Horey et al. 2000; Warburton e Mason 2003; Saleh e Chittka 2007), pois indicam regiões com maior probabilidade de ter alimento. Contudo, as pistas não estão sempre localizadas no raio de detecção do organismo e nem sempre há alimento em lugares já visitados. Nessas circunstâncias, a busca por novas fontes de energia pode ser uma tarefa desafiadora e boas estratégias podem aumentar as chances de localizar alimento.

Conhecer essas estratégias pode revelar detalhes importantes do comportamento do animal e de sua relação com o ambiente. Descrevê-las é uma tarefa quantitativa e, por vezes, controversa, como veremos adiante.

A partir de dados empíricos, são desenvolvidos ou adotados modelos teóricos que tratam da maneira com a qual os animais se deslocam no ambiente durante o forrageio. A relevância de um ou outro modelo está relacio-

nada com sua capacidade de mimetizar a movimentação real dos animais e, além disso, ser eficiente no que se diz respeito à busca- oferecer boas chances de se encontrar o alimento.

O movimento Browniano, um modelo usado para descrever a dispersão espacial de populações (Turchin 1998), é um exemplo de modelo teórico usado como paradigma de deslocamento durante o forrageio. Num movimento Browniano, as direções e sentidos tomados por um objeto não possuem viés e, além disso, o tamanho do deslocamento numa dada direção e sentido é uma variável aleatória normalmente distribuída (figura 1.a). Contudo, esse modelo não traduz os padrões de deslocamento de muitas espécies.

De acordo com estudos de campo, durante o comportamento de forrageio é comumente observado o padrão de movimentação no qual o tamanho de cada deslocamento numa dada direção e sentido é bem representado por uma distribuição de lei de potência em que a frequência de deslocamentos cada vez maiores diminui como uma função de potência negativa do tamanho dos deslocamentos (i.e., Ramos-Fernandez et al., 2004), simplificadamen-

te, clusters de movimentos curtos em diferentes direções e sentidos que se alternam com raros movimentos longos numa dada direção e sentido (Figura 1b).

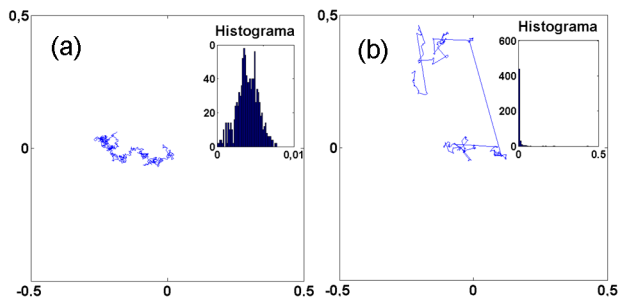


Figura 1. Trajetória de passeios aleatórios. (a) movimento Browniano; (b) Passeio de Lévy com $\mu = 2$.

Muitos artigos afirmam que essa distribuição de deslocamentos é aproximada por uma distribuição de Lévy, então, apresentou-se o modelo conhecido por passeio de Lévy ou vôo de Lévy (Lévy walk ou Lévy flight - o passeio de Lévy está relacionado com o passeio aleatório comum, no qual as mudanças de ângulos da direção não apresentam correlação, e o vôo de Lévy com a distribuição dos tamanhos dos deslocamentos (Benhamou, 2007), entretanto, essas duas denominações são comumente tratadas como sinônimos na literatura (Reynolds, 2008)).

O passeio de Lévy possui uma característica importante da distribuição de Lévy: a cauda longa, sendo assim, uma distribuição na qual não é negligenciável a probabilidade de passos de tamanho muito acima da mediana.

Isso mostra a preocupação do passeio de Lévy com a frequência dos deslocamentos longos e não apenas com a distribuição dos passos curtos (Edwards, 2008). A ocorrência dos deslocamentos num passeio de Lévy segue a função de densidade de probabilidade $f(l)$, da forma:

$$(1) \quad f(l) \sim l^{-\mu}$$

Na expressão (1), o símbolo \sim indica que a probabilidade de deslocamentos longos diminui como uma lei de potência, mas a expressão (1) não está precisamente definida. Defini-la implica na igualdade abaixo:

$$(2) \quad f(l) = Cl^{-\mu}$$

C é a constante de normalização, calculada pela integral em (3) e apresentada em (4). Essa constante garante que a função $f(l)$ é uma função de densidade de probabilidade (fdp). Pelo cálculo da integral (3) é ainda possível averiguar que $\mu > 1$.

$$(3) \quad \int_z^{\infty} Cl^{-\mu} dx = 1$$

$$(4) \quad C = (\mu - 1) z^{\mu-1}$$

Para que essa função represente uma distribuição de cauda longa, μ deve ser tal que $1 \leq \mu \leq 3$ e $z > 0$ correspondendo ao menor deslocamento possível numa dada direção e sentido.

Esse modelo se tornou popular, pois alguns artigos

demonstram que ele é capaz de otimizar, sob determinadas circunstâncias, o número de alvos localizados quando o $\mu = 2$ (Viswanathan et al., 1999; Reynolds e Bartumeus, 2009) e, além disso, alguns artigos mostram que dados experimentais se ajustam bem ao passeio de Lévy (i.e., Ramos-Fernandez et al., 2004; Atkinson et al., 2002). Ou seja, animais executando o passeio de Lévy estariam maximizando o número de alvos encontrados e, por isso, esse modelo deveria ser recorrente na natureza, considerando a premissa que as melhores estratégias são as mais prováveis de terem sobrevivido durante o processo evolutivo.

Contudo, o passeio de Lévy teve alguns reveses, no que se refere à estratégia utilizada pelos animais. Logo notaram que não eram adequados os métodos utilizados para ajustar o passeio de Lévy aos dados experimentais. Os primeiros métodos se utilizavam da categorização dos dados, que carrega viés em suas estimativas, então, novos métodos foram empregados, por exemplo, o estimador de máxima verossimilhança. Concluiu-se que muitos alguns dados anteriormente analisados não apresentavam forte evidência de serem passeios de Lévy (Edwards, 2008; Sims et al., 2007).

Uma vez que muitos dados experimentais não são passeios de Lévy, Mostraremos neste artigo, outro ponto fraco do passeio de Lévy: outras estratégias podem ter melhor desempenho. Considerando que os deslocamentos longos numa direção parecem ser comuns em diferentes forrageadores, então, comparamos o passeio de Lévy ao simples movimento em linha reta. Mostramos que a linha reta supera o passeio de Lévy num ambiente 2-D com baixa densidade de alvos. Utilizamos um modelo computacional, no qual indivíduos possuem reserva energética limitada e competem por fontes de energia, comparamos o número de encontro de alvos e o número de sobreviventes que se utilizam de uma das três estratégias: movimento browniano (MB), passeio de Lévy (PL) e linha reta (LR).

Metodologia

Os trabalhos sobre estratégias de busca, de maneira geral, idealizam o ambiente e o comportamento de seus componentes da seguinte maneira: se um alvo estiver no raio P de percepção do buscador, então, o buscador se move na direção do alvo, caso contrário, ele escolhe uma direção e sentido de maneira aleatória e percorre uma distância l_1 , a uma velocidade constante. Ao final dessa distância, se nenhum alvo for encontrado, nova direção e sentido são escolhidos e buscador percorre uma nova distância l_2 . A distância l_n é escolhida obedecendo algum modelo de busca, seja ele o passeio de Lévy ou qualquer outro. Os alvos são distribuídos de maneira aleatória no ambiente.

Assumimos esta estrutura, porém a estendemos. Num primeiro experimento, testamos se um buscador é capaz de encontrar alimento, num ambiente 2-D de tamanho ilimitado, antes de sua reserva energética se esgotar. Nestas simulações, o buscador executa uma das três estratégias: MB, PL e LR, e inicia a busca numa posição qualquer do ambiente, onde a comida é espalhada aleatoriamente. Cada estratégia foi testada 1000 vezes, frente a cinco diferentes densidades de comida. Registramos su-

cesso para cada vez que o buscador acha um alvo antes de sua reserva se esgotar.

Num segundo experimento, consideramos 100 buscadores simultaneamente num ambiente 2-D limitado, para contar com o efeito da competição entre indivíduos que assumem a mesma estratégia. Os buscadores executam um dos três diferentes tipos de busca: MB, PL e LR; e enfrentam três ambientes com baixa densidade de fontes de energia (alvos), decidimos pela baixa densidade, pois é mais desafiador para estratégias de busca, considerando o ambiente que simulamos numericamente. Ainda assim, usamos a terminologia: alta densidade de alvos, média densidade de alvos e baixa densidade de alvos, para representar os ambientes. Uma vez consumido, o alvo reaparece de forma aleatória no ambiente, dessa maneira, mantendo constante a sua densidade. Avaliamos o número de sobreviventes ao final das simulações, sendo que cada estratégia foi simulada 100 vezes.

Para os dois experimentos, utilizamos o método de inversão, para gerar o passeio de Lévy. Basicamente, determina-se o inverso da função acumulada da fdp (2) e, assim, temos a transformação (5) que produz números aleatórios com as características da função (2). b é um número aleatório de uma distribuição uniforme no intervalo (0,1).

$$(5) \quad l \sim b^{\frac{1}{1-\mu}}$$

Resultados

Do primeiro experimento, a tabela 1 apresenta o número de sucessos r para cada estratégia sob diferentes densidades de comida. A tabela 3 mostra o tempo médio t para o sucesso para cada estratégia. A figura 2 combina os resultados da tabela 1 e 2: contém a razão r/t como uma função da densidade de alimento. O significado dessa razão é que ela dá a probabilidade de sucesso da busca para a próxima unidade de tempo (ou, equivalentemente, a probabilidade de sucesso para a próxima unidade de energia gasta). A importante e relevante mensagem aqui é o sempre superior desempenho da estratégia LR sobre as outras duas estratégias, dada pela relação linear obtida.

Tabela 1. Número de sucessos para cada estratégia de busca.

Densidade de alvos	LR	PL	MB
Extra alta	0,999	0,754	0,488
Alta	0,91	0,503	0,263
Media	0,715	0,291	0,162
Baixa	0,463	0,169	0,097
Extra baixa	0,268	0,078	0,03

Tabela 2. Tempo médio de sucesso para cada estratégia.

Densidade de alvos	LR	PL	MB
Extra alta	86,89	128,01	109,79
Alta	144,35	155,59	128,75
Media	171,96	168,14	147,37
Baixa	198,42	180,14	149,89
Extra baixa	215,01	190,08	150,17

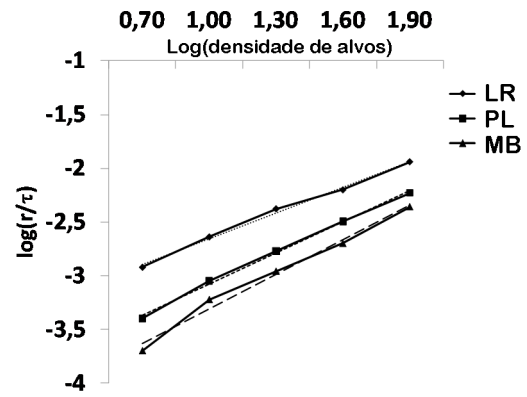


Figura 2. A razão r/t como função da densidade de alvos para as três estratégias testadas, em escala log-log. O gráfico deixa claro o desempenho superior da estratégia LR. Ainda, as retas traçadas no gráfico correspondem as retas: (LR) $y = 0,2401x - 3,1354$ ($R^2 = 0,9947$); (PL) $y = 0,2888x - 3,654$ ($R^2 = 0,9968$); (MB) $y = 0,3208x - 3,9493$ ($R^2 = 0,9863$). Linear regressions obtained by least-square.

Os resultados do segundo experimento estão nas figuras 3 e 4.

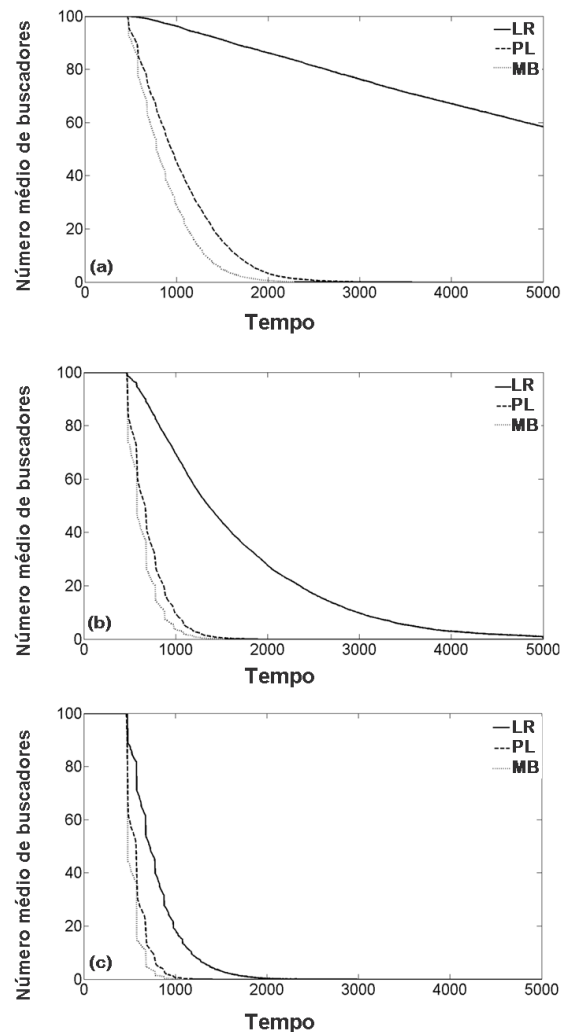


Figura 3. Número médio de buscadores vivos em função do tempo de simulação. (a) Alta densidade de alvos; (b) Média densidade de alvos; e (c) Baixa densidade de alvos.

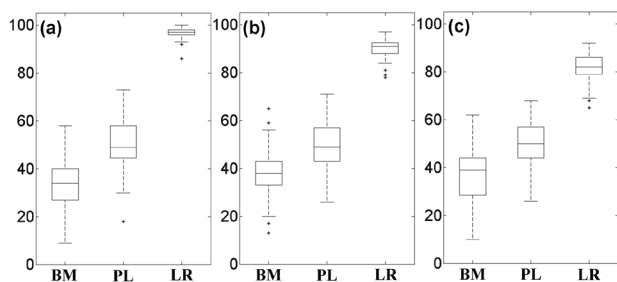


Figura 4. Boxplots do número de buscadores vivos. (a) Alta densidade de alvos; (b) Média densidade de alvos; e (c) Baixa densidade de alvos. Os dados correspondem ao tempo no qual 50% dos consumidores que executam o PL estão vivos.

Discussão

Os buscadores deste trabalho não apresentam memória, contam apenas com sua percepção e estratégia de busca para encontrar os alvos, estes que são escassos e distribuídos aleatoriamente pelo ambiente. Sob estas condições, mostramos que os buscadores obtêm melhores resultados com a estratégia LR: o número médio de buscadores vivos é sempre maior do que o das duas outras estratégias (Figura 3), o que fica mais claro quando comparamos os boxplots das estratégias de busca (Figura 4), somado aos resultados do primeiro experimento, resumido na figura 2.

Não só no cenário aqui testado a LR tem melhor desempenho, mas também tem melhor desempenho em outros cenários teóricos (Duvall et al. 1997; Bénichou et al. 2006; James et al. 2008; Reynolds e Bartumeus, 2009). Além disso, num estudo de campo, machos de cascavéis que executam mais movimentos em linha reta acasalam com mais fêmeas do que aqueles que executam trajetórias mais tortuosas (Duvall e Schuett 1997).

Sob a premissa enunciada na introdução, de que as melhores estratégias são as mais prováveis de terem sobrevivido durante o processo evolutivo, primeiro, precisamos considerar que as condições ambientais podem variar significativamente e organismos tenham que enfrentar diferentes desafios, ou seja, mais de uma estratégia de busca pode existir. Entretanto, se a premissa for considerada, é de se esperar que uma estratégia LR seja observada na natureza mais do que o próprio passeio de Lévy, por conta do seu desempenho e simplicidade,

Curiosamente, apesar do seu desempenho e algumas evidências empíricas, o modelo LR não é tratado como uma estratégia de busca utilizada pelos animais. Os movimentos em linha reta ora são relacionados a outros modelos de busca, ora a cognição e a consciência espacial, i.e., deslocamento objetivo-direcionado (Wilson 2002; Brooks e Harris 2008), ou seja, mesmo que a linha reta esteja presente em outros fenômenos, ela não é apresentada como uma estratégia de busca no completo sentido do termo.

O resultado do modelo teórico apresentado aqui nos faz questionar: por que assumir o passeio de Lévy e não LR ou qualquer outro?

De qualquer maneira, assumir um modelo de estratégia de busca necessita que esse modelo seja testado num arranjo experimental competente - leve em conta que num problema de busca, adição de informação resulta em no-

vos valores de probabilidade condicional, então, mudanças no ambiente pode emergir como mudanças nos padrões de movimento (Shlesinger, 2006) - o que não significa diferentes estratégias, pois diferentes processos podem gerar o mesmo padrão de acordo com a maneira a qual o animal interage com o ambiente (Benhamou, 2007; Plank e James, 2008).

Assim, o passeio de Lévy, embora seja um bom modelo, ainda não é uma resposta definitiva ao problema de estratégias de busca.

Agradecimentos

Agradecemos os comentários e revisão de Breno Texeira Santos, José Eduardo Soubhia Natali e Vitor Hugo Rodrigues e o auxílio concedido pela agência FAPESP.

Referências

- Atkinson, R. P., Rhodes, C. J., Macdonald, D. W., Anderson, R. M. 2002. Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos* 98:134-140.
- Benhamou S. 2007. How many animals really do the Lévy Walk? *Ecology* 88:1962-1969.
- Bénichou, O., Coppey, M., Moreau, M. e Voituriez, R. 2006. Intermittent search strategies: When losing time becomes efficient. *Europhysics Letters* 75:349-354.
- Boyer, D., Ramos-Fernández, G., Miramontes, O., Mateos, J. L., Cocho, G., Larralde, H., Ramos, H. e Rojas, F. 2006. Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proceedings of The Royal Society B* 273:1743-1750.
- Brooks, C. J. e Harris, S. 2008. Directed movement and orientation across a large natural landscape by zebras, *Equus burchelli antiquorum*. *Animal Behaviour* 76:277-285.
- Brown, M. F., Moore, J. A., Brown, C. H. e Langheld, K. D. 1997. The existence and extent of spatial working memory ability in honeybees. *Animal Learning e Behavior* 25:473-484.
- Duvall, D. e Schuett, G. W. 1997. Straight-line movement and competitive mate searching in prairie rattlesnakes, *Crotalus viridis viridis*. *Animal Behaviour* 54:329-334.
- Duvall, D., Chiszar, D., Mintzer, R. e Roster, N. 1997. Experimental simulation in behavioral ecology: a multimedia approach with the spatial searching simulation rattlesnake©. *Experimental Biology Online* 2:1-11.
- Edwards, A. 2008. Using likelihood to test for Lévy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *Journal of Animal Ecology* 77:1212-1222.
- Howery, L. D., Bailey, D. W., Ruyle, G. B. e Renken, W. J. 2000. Cattle use visual cues to track food locations. *Applied Animal Behaviour Science* 67:1-14.
- James, A., Plank, M. J. e Brown, R. 2008. Optimizing the encounter rate in biological interactions: Ballistic versus lévy versus brownian strategies. *Physical Review E* 78:1-5.
- Plank, M. e James, A. 2008. Optimal foraging: Levy pattern or process? *The Journal of The Royal Society Interface* 5:1077-1086.
- Ramos-Fernandez, G., Mateos, J., Miramontes, O., Cocho, G., Larralde, H. e Ayala-Orozco, B. 2004. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:223-230.
- Reynolds, A. M. 2008. Optimal random lévy-loop searching: New insights into the searching behaviours of central-

- place foragers. *Europhysics Letters* 82:1-6.
- Reynolds, A. M. e Bartumeus F. 2009. Optimising the success of random destructive searches: Lévy walks can outperform ballistic motions. *Journal of Theoretical Biology* 260:98-103.
- Saleh, N. e Chittka, L. 2007. Traplining in bumblebees (*Bombus impatiens*): a foraging strategy's ontogeny and the importance of spatial reference memory in short-range foraging. *Oecologia* 151:719-730.
- Shlesinger, M. F. 2006. Search research. *Nature* 443:281-282.
- Sims D. W., Righton D. e Pitchford J. W. 2007. Minimizing errors in identifying Lévy flight behaviour of organisms. *Journal of Animal Ecology* 76:222-229.
- Turchin, P. 1998. *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer Associates Inc.
- Viswanathan, G. M., Afanasyev, V., Buldyrev, S. V., Murphy, E. J., Prince, P. A. e Stanley, H. E. 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature*, 381, 413-415.
- Viswanathan, G. M., Buldyrev, S. V., Havlin, S., da Luzk, M. G. E., Raposok, E. P. e Stanley, H. E. 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401, 911-914.
- Warburton, H. e Mason, G. 2003. Is out of sight out of mind? the effects of resource cues on motivation in mink, *Mustela vison*. *Animal Behaviour*, 65,755-762.
- Wilson, R. P. 2002. Movements in Adélie penguins foraging for chicks at Ardley Island, Antarctica; circles within spirals, wheels within wheels. *Polar Bioscience*, 15, 75-87.