

Universitat de Barcelona
Facultat de Biologia – Departament d’Ecologia

Lévy Processes in Animal Movement and Dispersal

Processos de Lévy en el Moviment
Animal i en la Dispersió

Frederic Bartumeus Ferré

Tesi Doctoral

Universitat de Barcelona

Facultat de Biologia – Departament d’Ecologia

Programa de Doctorat: Ecologia. Bienni 1996–1998

Lévy Processes in Animal Movement and Dispersal

Memòria presentada per Frederic Bartumeus Ferré
per optar al Títol de Doctor en Biologia

Frederic Bartumeus Ferré

Barcelona, Abril de 2005

Vist i plau

El director de la tesi

Dr. Jordi Catalan Aguilà

Prof. Inv. CEAB-CSIC

Vist i plau

El co-director de la tesi

Dr. Ricard V. Solé

Prof. Inv. ICREA-UPF

Als meus pares

Agraïments

...i el fet és que en aquesta vida no hi ha ningú que faci res de profit si no hi ha algú altre que hi tingui fe...

Paul Auster (Timbuktú, 2001).

Aiguabarreig estrany i intens de sentiments... sembla que finalment temps i espai han esdevingut còmplices, un cop més, i s'han reunit en aquest moment tant especial... el final d'un llarg viatge, i el principi d'un de nou (suposo).

El tema d'aquesta tesi són els encontres, el moviment, i l'estadística fractal. Precisament, al llarg del meu propi procés d'exploració en tots aquests temes, m'he anat "movent" i he tingut la sort d'anar trobant i comptant amb persones a qui ara voldria expressar el meu més sincer agraïment. Com diu el gran poeta i cantautor brasiler Vinicius de Moraes a la seva Samba do Benção: **A vida é a arte dos encontros e dos desencontros.**

Hi ha hagut tres grans "reorientacions" en el decurs atzarós d'aquest viatge, que han marcat diferents etapes de la meua recerca, associades a diferents llocs i persones. Vaig entrar al Departament amb una beca FPI sota el braç i un projecte europeu en el qual treballar (too much?). Vaig conèixer als membres del grup del Centre de Recerca d'Alta Muntanya en el seu ambient: a 2.240 metres, treballant fins a la una de la nit... i dormint poc, en aquest cas a causa d'una senyora tempesta que va causar l'estampida de tots ells en un tres i no res... i jo que m'ho mirava. Us en recordeu? Aquest era el principi del que seria tot un període de campanyes al Pirineu (tres anys) amb tota la colla: Marisol, Lluís, Jaume, Teresa, Sergi, Marc. Gràcies a tots, per tot el que en aquestes primeres passes em vaig anar ensenyant, sobre el muntanyisme, la recerca i l'observació al microscopi d'organismes planctònics. Per aquells temps, la Marisol va ser la persona que em va introduir en el món del plàncton, juntament amb en Sergi. El munt d'hores que vam passar plegats en aquella habitacioneta!. Gràcies a tots dos per totes les hores que em vaig dedicar i la paciència que vàreu tenir aleshores. En Marc i en Jaume em van "adoctrinar" en el món dels ordinadors, i més tard vaig entrar, de la mà d'en Jaume, en el món de

la programació. Recordo amb nostalgia els primers "pinitos" en Matlab... quina paciència, Jaume! Lluís, Teresa, ha estat un plaer treballar al vostre costat, de debò. D'aquest període en va sortir un Màster Experimental en Biologia i l'experiència d'un dia a dia al Departament realment especial... converses, partits de futbol, sopars, etc. Moltes gràcies a tots per ser-hi i convertir moments rutinaris en moments memorables. Un record molt especial per als de la primera fornada, en Xavi Ll., en Toni, en Xavi dP, en Jose, en Chechu, l'Eulàlia, la Cesca, la Montse, en Miquel Àngel, en Quique, en Juan Carlos, la Núria, l'Andrea, en Joan, en Bernat, en Pere, l'Olga, la Marta, en Salva, la Montse. I també per als de la segona i tercera fornada: la Caro, la Núria, la Tura, la Mireia, la Rosa, la Susana, en Biel, l'Ester, en Rafa. Perdoneu si em deixo algú! Gràcies també a l'Anna Maria, la Pilar López i la Isabel, sempre sol·lícites amb qualsevol qüestió burocràtica referent a la tesi.

EL CRAM de Vielha va ser com una segona casa per a mi durant tots aquells anys. El Ramon i la Marina em van cuidar, i sempre han estat molt atents amb mi. Moltíssimes gràcies a tots dos. Més endavant es van incorporar altres personatges al grup d'alta muntanya, alguns fent de "supporters", l'Àlex, l'Alina o la Mireia (EMERGERS forever!), quines campanyes més intenses, eh?, i d'altres que no només s'hi van quedar, com la Mireia, sinó que m'han hagut de suportar més del compte. Gràcies Guillermo per les converses sobre ciència a altes hores de la nit, i pel teu saber fer, i saber suportar-me calladament. Déu n'hi do el que hem viscut plegats... sigue practicando "pesca-calzetines"!

La segona etapa d'aquest viatge s'inicia quan decideixo embarcar-me a l'aventura brasilera.....vull dir al món de la física estadística i de la programació en Linux (doncs què us pensàveu?). Allà em va rebre càlidament el Gandhi, i vaig conèixer al Marcos, amb els que he aconseguit establir un bon equip de col.laboradors. Gràcies a tots dos per creure en les meves idees de biòleg! Recordo el primer dia en què amb unes lleugeres nocions de Matlab em van plantar davant d'un ordinador que no en sabia res de "finestres" i em van demanar que comencés a programar "en C" (que és com es programa "de veritat", van dir ells). Un moment inoblidable de debò. Aaaaah Brasil, quin gran país!

La tercera etapa implica un vol de Lévy al Centre d'Estudis Avançats de Blanes i al Laboratori (o Grup) de Sistemes Complexes a la UPF. A Blanes ens van rebre amb les portes obertes. Gràcies a tots i totes per l'acollida que m'heu donat, i la vostra insistència, malgrat les constants negatives (sobretot aquest darrer any) a les vostres múltiples ofertes lúdiques. Un agraïment especial doncs, a la Gemma, la Bego (espero mejorar mis caretos próximamente), en Txavi, en Xavi, la Sònia, l'Emma, la Ruth (per fi!!!),

la Xènia, la Natàlia (quantas piscines plegats?), la Fiona, l'Adriana, la Mian, la Patricia, la Marta, en Simone-Pickwicks, en Simone-surf, en Javi, i com no també a la Paoleta, la Paola, Paula, en Boris, en Joao (un cafè?), en Pep, l'Andrea, la Susana, la Raquel, a la Gora i en Jesús, en Juanma, l'Esperança, l'Eugènia, l'Emili. Vull agrair especialment l'ajuda d'en Ramon i la seva sempre bona disposició a l'hora de solventar els meus problemes de linuxero de pa sucats amb oli.

I què dir del grup de Sistemes Complexos? Amb ells he après una manera lúdica i crítica, al mateix temps, de mirar la ciència. Sergix, Montyx, Javix, Ramonix, Davidix (un cafè, o tres, ja posats...), Paux, Andreeax (seguiremos haciendo apéndices?), i Joseph, ha estat un plaer treballar i aprendre de tots vosaltres. Carlos, esto suma?. He viscut la multidisciplinarietat a flor de pell, la veritat és que és difícil explicar el que significa haver treballat en un grup com aquest, i certament, és una experiència màgica.

I ara els directors! Al Jordi, li vull agrair especialment la paciència dels primers anys (un sac de dubtes existencials), i el fet d'haver tingut l'habilitat de treure el millor de mi. T'agraeixo, no només la confiança dipositada en cadascun dels meus salts mortals, sinó el teu suport explícit i sincer. Al Ricard, li agraeixo també el fet d'haver acceptat una persona més al seu grup amb una tesi ja començada sota el braç. T'estaré sempre agraït pel fet d'haver-me obert noves portes, noves maneres de fer ciència, totalment desconegudes per a mi. I com no, t'agraeixo un viatge al cor de la complexitat (SFI) que mai oblidaré. Al meu entendre, la meua tesi és un bon compendi científic de tots dos (i també econòmic). Gràcies, Jordi i Ricard, heu estat fonts de coneixement generoses.

Gràcies Dani per la foto de la portada (petjades de gavina corsa a la sorra), i gràcies Pere per la foto de la contraportada (petjades de cérvol a la sorra).

I ara m'agradaria fer una sèrie d'agraïments més especials, dedicar unes paraules a aquelles persones sense les quals, sincerament, aquesta tesi no hauria estat possible i segurament jo no seria qui sóc. Aquells qui en els moments realment difícils han estat allà. A la Núria pel bon tros de tesi que vam recórrer junts. Al Miquel Àngel i al Pere (germà Pere) per la seva amistat, la seves particulars i estimulants visions del món, i la seva energia encomanadissa. Gràcies per portar-me a "passejar" i ajudar-me a veure més enllà del meu món. Arantxa, Anna, Sergi, Óscar, Teresa, gràcies també per ser-hi, per la vostra amistat, que a moments tant m'ha ajudat. Jaume, moltes vegades has estat la meua brúixola, gràcies per la teua energia (ja estàs netejant l'òptica?). Al Marc li vull agrair tot allò que, sense estar en aquesta tesi, forma part d'ella. Al Salva li agraeixo

la seva generositat i als astres la possibilitat d'haver pogut treballar amb ell. Tens fusta de director de tesi! Especialment vull agrair-li al David moltes coses. Hi ha molt del David, en aquesta tesi. La seva persistència, la seva disciplina-indisciplinada, la seva paciència infinita, la seva capacitat de transmetre coneixements i sobretot la seva passió pel joc de la ciència han marcat de bon principi el meu tarannà científic. La meua proximitat al món dels físics va ser gràcies a ell. També el fet que pogués formar part del Grup de Sistemes Complexes va ser "culpa" seva. Espero de debò que en un futur poguem apropar els nostres camins altra vegada. I finalment li vull agrair al Pau el fet d'introduir-me per la porta gran en el món del Linux i del C++ amb classes individualitzades que sumen hores i més hores. Però a més, li vull agrair una especial dedicació i interès per tot el que ha envoltat aquesta tesi, no només col.laborant en la programació dels models, sinó també a les preguntes que s'hi plantejaven, i fins i tot el format, que és ben seu. Pau, gràcies de debò, m'has donat molt, moltíssim, aquesta tesi és resultat, en gran part, de la teua generositat. Te'n dec una.

Moltes gràcies també a la Marta, el Jose, l'Anna, pels moments compartits i un dels millors aniversaris! Als amics de sempre, Santos (& Co.), Camilo, Tània, Nandu i Mei (i per quan Cadaqués?). A la família: pares, germanes, cunyats, nebots, tiets i cosins. Gràcies per entendre que no tinc remei! I perdoneu les meves absències o presències absents. El vostre ha estat sempre un suport incondicional i sincer.

Finalment, li vull agrair a la Susana, el fet de veure en mi a la persona i no al científic, frontera complicada en el meu cas. Gràcies Susana, no sols pel suport que ja em véns donant de lluny, sinó per la pau i la seguretat que m'has sabut donar per poder tirar endavant aquest, i molts d'altres projectes. Sense tu no hagués estat possible. Ho hem fet!

Trajecte en tren Blanes-Barcelona, abril 2005.

Contents

Resum

- 1 Resum 3
 - 1.1 Introducció 3
 - 1.2 Objectius i estructura de la tesi 12
 - 1.3 Resultats 16
 - 1.4 Conclusions 20

Lévy Processes in Animal Movement and Dispersal

- 2 Introduction 27
 - 2.1 Large-scale animal movement and the necessity of chance 28
 - 2.2 The concept of a random search 30
 - 2.3 Lévy processes: Lévy flight and Lévy walk models 33
 - 2.4 Why a statistical physics approach to animal movement? 36
 - 2.5 Objectives and structure of the thesis 37

Part I: Lévy walks and encounter rates

- 3 Optimizing encounter rates: Lévy vs. Brownian strategies 43
 - 3.1 Abstract 43
 - 3.2 Introduction 43
 - 3.3 Methods 45
 - 3.4 Results 46
 - 3.5 Discussion 47
- 4 Super-diffusion phenomena and encounter dynamics 53
 - 4.1 Abstract 53
 - 4.2 Introduction 54
 - 4.3 Methods 56
 - 4.4 Results and discussion 59
 - 4.5 General discussion 67

Part II: Lévy walks as adaptive strategies

5 Helical Lévy walks in microzooplankton 73

- 5.1 Abstract 73
- 5.2 Introduction 74
- 5.3 Methods 75
- 5.4 Results 76
- 5.5 Discussion 82

6 Animal search strategies: a random walk analysis 89

- 6.1 Abstract 89
- 6.2 Introduction 90
- 6.3 Methods 92
- 6.4 Results 96
- 6.5 Discussion 101
- 6.6 Appendix 106

Part III: Lévy-dispersal kernels and dispersal ranges

7 Gap percolation and dispersal strategies in rainforests 113

- 7.1 Abstract 113
- 7.2 Introduction 114
- 7.3 Barro Colorado Island plot 116
- 7.4 Percolation in low-canopy maps 117
- 7.5 Dispersal strategies 121
- 7.6 Discussion 124

8 The role of the dispersal range in metapopulation dynamics 129

- 8.1 Abstract 129
- 8.2 Introduction 130
- 8.3 The classical Levins metapopulation model 132
- 8.4 A spatial explicit model with dispersal 135
- 8.5 Exact stochastic simulations: spatially implicit model 138
- 8.6 A pair approximation 140
- 8.7 Discussion 144
- 8.8 Appendix 150

Conclusions

9 Concluding remarks 163

- 9.1 Some considerations for future experimental works 164

10 Conclusions 167

Technical Appendices

A Sampling probability distributions 173

A.1 The transformation method 173

A.2 The acceptance/rejection method 178

B Random walks and diffusion 181

B.1 Normal diffusion: Brownian motion 181

B.2 Anomalous diffusion: fractional Brownian motion and Lévy statistics 185

C The Lévy-stable distribution 187

C.1 The Lévy stable distribution 187

D The stochastic time 191

Bibliography

Bibliography 199