

Resum

1

Resum

1.1 Introducció

La sòlida teoria ecològica que hom desitjaria per a les futures generacions, cal que integri, de manera natural i senzilla, l'experimentada intuïció dels naturalistes, amb l'abstracció conceptual més reveladora. En aquest sentit, és necessari, i fins i tot urgent, establir un lligam conceptual entre l'anomenada autoecologia (Begon et al., 1988), l'ecologia dels individus i les poblacions, amb la visió més sistèmica dels processos ecològics (Margalef, 1977, 1980, 1991). Aquest "pont" conceptual només pot reeixir si pensem que ambdues perspectives no són complementàries sinó bàsicament la mateixa cosa.

Els ecosistemes són sistemes complexos on els patrons espaciotemporals a macroescala emergeixen a partir de les interaccions locals i els processos de selecció operants a microescala. Hi ha dos aspectes fonamentals que actualment mereixen recerca en Ecologia: el grau en què les propietats a nivell de sistema emergeixen a partir de contextos evolutius locals, dispersos i ben variats, i fins a quin punt aquests processos locals estan influenciats i modelats per l'efecte del continuu funcionament i canvi dels ecosistemes (Levin, 1998).

El moviment animal i els processos de dispersió dels organismes, són determinants en la formació de patrons espaciotemporals en els ecosistemes. De fet, una part important de l'ecologia versa sobre la dinàmica espaciotemporal dels organismes a diferents escales. Les qüestions sobre la dinàmica espaciotemporal en ecologia han estat difícils de resoldre per dos raons principals. En primer lloc, quantificar de forma precisa la dis-

tribució de les poblacions que interactuen en el temps i en l'espai ha estat complicat. Sortosament, els avenços tecnològics estan sol·lucionant i sol·lucionaran, com a mínim en part, aquesta limitació. En segon lloc, i potser ha estat aquesta la raó veritablement més limitant, no s'ha desenvolupat un marc conceptual i/o una metodologia apropiades per analitzar les interrelacions entre les propietats macroscòpiques dels ecosistemes i les seves unitats fonamentals subjectes als processos de selecció natural. Una perspectiva evolutiva, juntament amb la integració del coneixement adquirit en disciplines com l'ecologia del comportament (Bell, 1991; Krebs & Davis, 1993), l'ecologia del paisatge (Hansson et al., 1995) i l'ecologia espacial (Tilman & Kareiva, 1997; Okubo, 1980; Bascompte & Solé, 1998) és essencial. En concret, Aquesta tesi s'ha desenvolupat sota el convenciment que l'estudi del component evolutiu de les propietats a gran escala (espai i/o temps) del moviment dels animals i de la dispersió dels organismes, permetrà establir lligams molt útils entre les diferents escales, des de l'individu fins als ecosistemes i viceversa.

Des d'una perspectiva més aplicada, la desconexió de les propietats del moviment animal a escales grans (a partir d'ara sempre ens referirem tant al temps com a l'espai), té conseqüències negatives en la gestió i la conservació dels ecosistemes. Així per exemple, aquest tipus de coneixement és necessari en referència a estratègies de gestió o explotació de comunitats fragmentades, en la planificació de futures reserves naturals o xarxes de reserves naturals, en la reintroducció d'espècies clau, etc. Això és així, perquè les propietats del moviment animal a escales grans són claus per a la quantificació i la predicció de molts processos ecològics tant a escala individual (e.g., rang del territori, fidelitat local, forrejat o recol·lecció d'aliment, etc.), poblacional (e.g., persistència de les metapoblacions, dispersió invasiva, etc.), de comunitat (e.g., ensamblatge de la comunitat, coexistència d'espècies, etc.), i a nivell d'ecosistema (e.g., limitacions de certes taxes a nivell d'ecosistema, etc).

1.1.1 El moviment animal a gran escala i la necessitat de l'atzar

Estudis previs han establert que el moviment animal a gran escala es caracteritza per: 1) *la invariància d'escala*: patrons fractals i multifractals en el moviment, així com processos de dispersió fractal (e.g., (Fitt & McCartney, 1986; Aylor & Ferrandino, 1989; Kot et al., 1996; Bascompte & Vilà, 1997; Seuront et al., 2004), i 2) *la intermitència*: la interrupció del moviment o una discretització activa del desplaçament deguda a un mecanisme fisiològic o comportamental e.g., Harnos et al. (2000); Kramer & McLaugh-

lin (2001). Molts mètodes basats en la geometria fractal han estat utilitzats per analitzar tant el moviment animal com la intermitència (Dicke & Burrough, 1988; Cole, 1995; Nams, 1996; Bascompte & Vilà, 1997; Harnos et al., 2000; Schmitt & Seuront, 2001; Seuront et al., 2004). Aquest mètodes posen de manifest que en les trajectòries dels animals i en les interrupcions del seu moviment existeixen propietats estadístiques que es mantenen a diverses escales (a Feder (1988) pot trobar-se un bon recull sobre aquest tema).

Malgrat això, no existeix un marc conceptual clar per explicar el fenomen de la invariància d'escala en el moviment dels animals, o la dispersió dels organismes. Així doncs, és comú trobar-se que en l'ecologia del moviment animal, els fractals són considerats només en termes de la seva aplicabilitat com a descriptors estadístics, tècnica que pot ser considerada potent o criticable segons els autors (Frontier, 1987; Sugihara & May, 1990; Johnson et al., 1995; Turchin, 1996). Per altra banda, l'existència d'intermitència en la locomoció animal i les seves possibles avantatges, continua éssent controvertida i es discuteix sobretot en termes energètics (O'Brien et al., 1990; Kramer & McLaughlin, 2001). Així per exemple, no es fa cap menció sobre els possibles patrons estadístics que resulten de la intermitència en els moviments a gran escala. En resum, no hi ha una comprensió clara del paper que juguen la invariància d'escala i la intermitència, en els moviments dels organismes a gran escala.

Una altra qüestió important, i encara no resolta, fa referència a l'estocasticitat inherent als desplaçaments a gran escala de molts animals (recordem, tant en el temps com en l'espai) i al seu possible valor adaptatiu (Lima & Zollner, 1996). Alguns autors han adreçat de forma explícita (mitjançant experiments de camp) el possible paper de l'atzar en el moviment dels animals i en els processos de dispersió a escala paisatgística (Zollner & Lima, 1997, 1999a; Bullock et al., 2002). Aquests estudis empírics ens mostren que, en les poblacions naturals, els moviments a gran escala són molt comuns (Lima & Zollner, 1996; Bullock et al., 2002), així com també és habitual, una percepció limitada de l'entorn (Zollner & Lima, 1997, 1999a). A més, les fluctuacions ambientals representen una font important d'impredecibilitat en la disponibilitat dels recursos en els ecosistemes. Així doncs, l'estocasticitat ambiental juntament amb unes inevitables limitacions biològiques poden ser una font d'atzar en contextos ecològics tant diversos com la recol.lecció d'aliment, la búsqueda de parella, la dispersió, la colonització de nous hàbitats, etc. En conseqüència, l'existència d'adaptacions en els organismes per tal de poder fer front a un atzar (fins a cert punt) ineludible, podria haver estat un factor important en la seva supervivència, alhora condicionant certs processos i/o patrons

espaciotemporals dels ecosistemes.

Fins ara, i en relació al moviment dels animals i la dispersió dels organismes, fenòmens com el de la invariança d'escala, la intermitència, i l'atzar s'han estudiat de forma aïllada, i no s'han sintetitzat en un marc conceptual ecològic i evolutiu coherent, que és la principal intenció d'aquesta tesi. Part del problema, rau en el fet que habitualment hom no considera de forma explícita els fenòmens relacionats amb les *condicions prèvies a l'encontre*, tant a nivell individual com poblacional (e.g., certs condicionants ecològics poden ser deguts, simplement, al tipus d'estratègia de cerca, a propietats difusives degudes al moviment dels organismes). Tanmateix, quan es considera el moviment dels organismes a gran escala, hom esperaria que les condicions prèvies a l'encontre tinguessin més rellevància en el balanç energètic de les seves interaccions ecològiques, així com en la limitació de les taxes en processos poblacionals. La caracterització de les condicions prèvies a l'encontre han estat infravalorades en l'estudi de les interaccions ecològiques degut a raons històriques vàries.

En l'ecologia clàssica del comportament animal i en la teoria de la recol·lecció òptima (Krebs & Davis, 1993) han primat els dissenys experimentals a petita i mitjana escala. La conseqüència d'això ha estat un biaix en l'estudi de les interaccions ecològiques cap a tots aquells mecanismes del comportament animal propis de la fase post-encontre, és a dir, un cop ja s'ha produït l'encontre, i els corresponents costos energètics (e.g., persecució, captura, duració en la manipulació de preses, digestió), deixant de banda els possibles condicionants ecològics de les poblacions naturals que tenen relació amb el fet de trobar allò que es busca. Per altra banda, les aproximacions teòriques que han considerat l'espai de forma explícita, s'han centrat sobretot en la relació existent entre les interaccions *locals* (i.e., moviment dels animals i processos de dispersió de poc abast) i la formació de patrons macroscòpics espaciotemporals (Tilman & Kareiva, 1997; Bascompte & Solé, 1997; Dieckmann et al., 2000). Malgrat el fet que això ha permès un avanç en la comprensió de les dinàmiques ecològiques, els processos implicats en la fase pre-encontre, no han estat mai considerats realment com a possibles modeladors de la dinàmica espaciotemporal dels ecosistemes.

Les aproximacions ecològiques i evolutives a l'estudi de la cerca i recol·lecció d'aliment per part dels organismes estan fortament lligades a l'escala d'observació i a biaixos conceptuals. Una visió global del problema de les interaccions ecològiques ha d'anar associada necessàriament a una consideració del problema com un fenomen multi-escala. Diferents qüestions i diferents respostes emergeixen quan ens movem d'una escala a l'altra. La manera com els animals es comporten (i eventualment evolucio-

nen) sota el condicionament espaciotemporal, i co-evolucionen amb altres membres de la biota està fortament influenciada per un món físic i per les seves característiques estadístiques (veure Fig. 1).

Caldria considerar, doncs, un ampli espectre d'escala espacial i temporal influenciant els problemes que cal analitzar i les aproximacions usades. Els events post-encontre és probable que siguin més rellevants a escales petites, mentre que els events pre-encontre haurien de ser considerats més lligats a escales grans. Els processos d'optimització influenciant cada component és esperable que siguin també escala-depenents. Quan es consideren els costos evolutius distingint post- i pre-encontre, val a dir que els primers estarien més relacionats a processos d'optimització de tipus mecànic (e.g., més velocitat, millors sensors), mentre que els segons estarien més associats a processos d'optimització estocàstics (e.g., disminuir les probabilitats de visitar àrees prèviament visitades, adequar el tipus de moviment durant la cerca al possible moviment de les preses, etc.). L'eficàcia biològica de qualsevol interacció ecològica hauria de ser considerada com la suma ponderada de tots dos components. Pel que fa als biaixos conceptuals, les teories clàssiques sobre interaccions ecològiques (com l'ecologia del comportament o la teoria de la recollida òptima) emfatitzen el paper dels processos post-encontre en relació als pre-encontre a escales petites i mitjanes. D'altra banda el marc conceptual desenvolupat en aquesta tesi, posa de manifest la rellevància dels fenòmens de pre-encontre en relació als post-encontre, particularment en el cas de les interaccions a escales grans.

1.1.2 El concepte de la cerca a l'atzar

El fet de definir una frontera tant contundent entre els events propis del pre- i del post-encontre en les interaccions ecològiques, permet discernir clarament entre el moviment animal previ i posterior a l'encontre. De la mateixa manera, també es poden diferenciar les pressions de selecció i els principals condicionants ecològics operants abans i després del encontre. Hom pot esperar que els organismes hagin desenvolupat diferents habilitats (inclús, es pot esperar que aquestes puguin ser identificades) per sobreprendre's a les possibles limitacions en ambdues situacions.

El moviment animal **abans** de l'encontre pot ser entès com el procés de cerca (com veurem, no tot moviment animal previ a l'encontre pot ser considerat una cerca). La dispersió i en general qualsevol procés de tipus difusiu, poden considerar-se processos de cerca col·lectius. S'enten per cerca el procés de buscar la presència d'objectes d'interès que se sap o se sospita que hi són (i.e. menjar, parella, llocs de cria, refugi, etc.).

Per definició, una cerca sempre implica un cert grau d'incertesa pel que fa a l'objecte que s'està buscant (al qual anomenarem diana). Quan en la cerca no hi ha incertesa, perquè tan el comportament espacial com el temporal de la diana són coneguts, o perquè són senyals externes les que dicten els desplaçaments del cercador, el moviment animal resultant (malgrat produir-se prèviament a l'encontre) no pot ser considerat una cerca. Per exemple, la major part de les qüestions relacionades amb el **problema del viatjant** en la teoria de la recol·lecció òptima (Lawler & Rinooy Kan, 1985; Anderson, 1983), no haurien de considerar-se problemes de cerca tal i com s'ha definit en aquesta tesi. En el problema clàssic del viatjant, un venedor o comerciant ha d'escollir el trajecte més curt des de la seva oficina fins a cadascuna de les ciutats que conformen el seu itinerari diari, i després tornar cap a l'oficina. En aquest tipus de problemes, de fet tota una classe de problemes de combinatòria (Lawler & Rinooy Kan, 1985), la geometria i el nombre de llocs diana (en aquest cas, ciutats), es coneix de bon principi. Per tant, el problema d'optimització en aquest cas no es centra en localitzar objectes que no se sap on paren, sinó en minimitzar el trajecte que passa per tots ells. Situacions com aquesta, no estan governades per **normes de cerca**, sino per **normes energètiques**. Les estratègies de recol·lecció que s'ajusten al problema del viatjant són comuns en animals amb elevades capacitats de cognició (i.e., memòria, cognició espacial, etc.), i no s'han de confondre's amb cerques *sensu strictu*. A Garber (1988), podem trobar un bonic exemple biològic d'optimització, del tipus del problema del viatjant.

En qualsevol interacció ecològica, la rellevància del procés de cerca dependrà de les capacitats cognitives de l'organisme en qüestió, la predictibilitat de l'entorn, i de les escales involucrades en la interacció. La optimització d'una estratègia de cerca, el que anomenarem com el **problema general de les cerques**, comporta la selecció d'un conjunt específic de normes de cerca que millorin la probabilitat de trobar objectes d'ubicació desconeguda. En funció del tipus de normes de cerca hom pot classificar el *continuum* d'estratègies de cerca en dos grups principals: cerques sistemàtiques i cerques a l'atzar. En les primeres, l'establiment de normes que optimitzin l'exploració d'una certa àrea es basen en l'acompliment de certs algorismes determinístics (i.e., plans fixats i organitzats), mentres que en les cerques a l'atzar, l'establiment d'aquestes normes descansa sobre l'acompliment de certs principis dels processos estocàstics. Les estratègies sistemàtiques només són útils quan es disposa de certa informació *a priori* relevant (tot i que parcial) sobre les característiques de les dianes o de la seva localització a l'entorn. Les espirals d'Arquímedes són una de les normes de cerca sistemàtica més comunes en els comportaments ter-

ritorials (Bell, 1991; Turchin, 1998). En recerca militar la utilització de normes o plans sistemàtics de cerca també són comuns (Haley & Stone, 1980; Champagne et al., 2003). En una situació de cerca a l'atzar, els animals han de provar de moure's d'una manera que els permeti optimitzar la probabilitat de localitzar els recursos (i.e., menjar, parella, caus, refugi, llocs de posta, etc.), tot explorant diferents regions de tal manera que es produeixin certs efectes probabilístics, i que alhora es tradueixin en un major nombre d'encontres. En definitiva, la cerca o la dispersió a l'atzar no representen moviments "sense estructura". Per exemple, contràriament al què es sol pensar, un passeig a l'atzar (un random walk en anglès), no implica un exploració o mostreig homogenis de l'espai, sinó que en aquest cas, la paraula *atzar* fa referència a l'**estocasticitat** del fenòmen, és a dir, al fet que els patrons i els processos implicats en el passeig, són derivats de lleis probabilístiques.

Fins ara, l'existència de normes de cerca animal fonamentada processos estocàtics, no han estat considerades en les teories de l'evolució del comportament perquè, en termes generals, es considera que, a la natura, les millores sensorials i cognitives degudes a processos de selecció natural, han permès, precisament, superar la necessitat de cercar a l'atzar. Certament, la capacitat sensorial i memorística de molts organismes pot suggerir que l'atzar no és rellevant en el moviment dels animals (inclús a escales grans). L'assumpció que solen fer els biòlegs és que quan els organismes es mouen per trobar-se els uns als altres o bé per trobar certes condicions en un ecosistema, els organismes sempre fan ús d'aquestes capacitats. Bé és veritat, que a través de diferents camins l'evolució ha dotat als organismes de diferents "eines" per tal d'evitar la necessitat de cercar a l'atzar (i.e., creant més i millors capacitats sensorials, millorant els mecanismes de processament de la informació ambiental, sincronitzant la variació en el temps i en l'espai de l'abundància de cercadors i dianes, etc.). Malgrat això, no és possible obviar completament l'existència de l'atzar a la natura. Concretament, cal tenir en compte que: i) en els processos de cerca a gran escala, és inevitable un cert grau d'incertesa, i ii) que en aquests casos, l'èxit de la cerca pot millorar-se, certament, en funció de l'estratègia de cerca a l'atzar emprada.

1.1.3 Processos de Lévy: vols de Lévy i passeigs de Lévy

Els processos de Lévy són una classe de processos estocàstics que es basen en la distribució estable de Lévy. Aquests processos estan molt relacionats amb la difusió anòmala i l'estadística fractal (veure els apèndixs tècnics B i C).

Un model de passeigs a l'atzar constitueix una formalització de la idea intuïtiva d'una seqüència de desplaçaments, cadascun en una direcció diferent. Per tant, són processos estocàstics simples que consisteixen en una seqüència discreta de desplaçaments separats per una seqüència d'events de reorientació. La distribució estadística de la longitud dels desplaçaments per una banda, i la distribució estadística dels canvis de direcció, per l'altra, caracteritzen el procés estocàstic.

En particular, els models de Lévy comporten una distribució uniforme dels angles de gir i una distribució de tipus potencial de les distàncies de desplaçament (i.e., els anomenats vols). Més concretament, els models de Lévy exploten un àmplia classe de distribucions de desplaçaments o de vols (ℓ) anomenades distribucions estables de Lévy (Mandelbrot, 1977, 1982; Shlesinger et al., 1995) (veure també apèndix tècnic C. Aquestes distribucions tenen relevants propietats estadístiques relacionades amb el Teorema General Central del Límit. Si considerem variables que segueixen la llei potencial $P(\ell) = \ell^{-\mu}$, resulta que la suma d'aquestes variables convergeix cap a la distribució estable de Lévy, amb un índex estable de Lévy $\alpha_L = \mu - 1$. Si l'exponent de la llei potencial μ està comprès en l'interval $1 \leq \mu < 3$, llavors la distribució estable de Lévy de la suma d'aquestes variables també segueix una llei potencial. Per a $\mu > 3$ la forma de la distribució estable de Lévy convergeix cap a una distribució Gaussiana com a conseqüència del Teorema Central del Límit. Per tant, el moviment brownià reapareix quan $\mu \geq 3$. El cas $\mu \leq 1$ no es correspon a cap distribució normalitzable. A la pràctica, poden generar-se models de Lévy mostrejant una distribució potencial (que representa la cua de les distribucions estables de Lévy) de la següent manera (mètode d'inversió, veure l'apèndix tècnic A)

$$\ell = \ell_0 u^{(1-\mu)^{-1}}. \quad (1.1)$$

On u és una variable aleatòria uniformement distribuïda ($u \in (0,1)$), ℓ_0 és el desplaçament o vol mínim i μ és l'exponent de la llei potencial.

Els models de Lévy, impliquen bàsicament dos tipus de passeigs a l'atzar els vols i el passeigs de Lévy. La principal diferència entre ambdós tipus de passeigs a l'atzar és que en els vols de Lévy, els anomenats vols, són instantanis (moviment a salts) independentment de la longitud del desplaçament. En els passeigs de Lévy, els vols es fan a una determinada velocitat de creuer (més o menys variable). Per tant, el temps en què es triga a arribar al final del vol, depèn de la longitud del desplaçament. Depenent del procés estocàstic que hom vol modelar es fa servir un o l'altre. Quan les escales temporals són suficientment grans en comparació als temps involucrats en els vols, aleshores el procés es pot modelar com un vol de Lévy. La distinció

és important perquè les propietats estadístiques dels dos models no són les mateixes. A l'espai, un procés de Lévy representa la sèrie de punts on un passejant de Lévy canviaria de direcció (aquest conjunt de punts rep el nom de "pols de Lévy" (Mandelbrot, 1977). Tant en els vols de Lévy com en els passeigs de Lévy, la persistència en la direccionalitat té lloc de manera intrínseca a causa de la distribució potencial dels desplaçaments (Fig. 2.2a). Aquest fet explica l'existència de desplaçaments extremadament llargs. Al disminuir l'índex de Lévy (i.e., μ) la probabilitat de desplaçaments llargs augmenta, i la persistència en la direccionalitat també. Així doncs, els models de Lévy engloben una àmplia varietat de tipus de moviment que varien desde el moviment Brownià ($\mu \geq 3$) fins als trajectes en línia recta ($\mu \rightarrow 1$) (Fig. 2.2b)). En la Fig. 2.2c es representa un escenari senzill de cerca que podem trobar en algunes interaccions ecològiques, i en la Fig. 2.2d es pot veure una simulació d'un tipus de cerca observada en alguns organismes planctònics.

Els models de Lévy s'originaren en el camp de la estadística mecànica i han estat àmpliament útils en física (Shlesinger et al., 1995; Klafter et al., 1996; Weeks & Swinney, 1998) i en ciències naturals com la geologia i la biologia (Metzler & Klafter, 2004). La primera menció d'un passeig a l'atzar de tipus Lévy com una possible estratègia de cerca animal es troba a Shlesinger & Klafter (1986). Després d'això, els passeigs a l'atzar de tipus Lévy van començar a ésser considerats més formalment pels ecòlegs planctònics (Levandowsky et al., 1988a,b; Klafter et al., 1989). Dos estudis pioners varen relacionar la invariança d'escala i la intermitència del moviment animal amb les estratègies òptimes de cerca a l'atzar (Viswanathan et al., 1996, 1999). Des d'aleshores, els models de Lévy s'han ajustat amb èxit a un ampli ventall de sèries de dades de moviment animal (Viswanathan et al., 1996; Levandowsky et al., 1997; Atkinson et al., 2002; Marell et al., 2002; Bartumeus et al., 2003; Ramos-Fernández et al., 2004; Austin et al., 2004). Les trajectòries descrites pels animals a gran escala (espacial o temporal), van resultar ser una combinació de clústers o conglomerats de desplaçaments curts, separats per desplaçaments llargs. El patró d'exploració, heterogeni i multi-escala, que generen aquestes trajectòries està íntimament relacionat amb la geometria fractal (Mandelbrot, 1977), i una de les millors maneres de modelar aquests patrons és a través de passeigs a l'atzar amb estadística de Lévy.

1.1.4 Relació entre la física estadística i el moviment animal

Que té que veure el moviment animal amb la física estadística? La tasca principal de la física estadística és estudiar fenòmens macroscòpics que

resulten de les interaccions microscòpiques entre molts components individuals. Més enllà de “sumar” el comportament de tots els components individuals, la física estadística ens permet copsar allò que estudiem, en termes d’un fenomen col·lectiu que obeeix a lleis estocàstiques (Viswanathan, 1997). És esperable que una aproximació d’aquest tipus permeti desenvolupar una ciència ecològica més d’acord amb la pròpia realitat ecològica, ja que aquesta aproximació posa de manifest dos fets fonamentals en ecologia: i) el fet que els ecosistemes exhibeixen regularitats macroscòpiques basades en característiques estadístiques similars, com a conseqüència del gran nombre de graus de llibertat involucrats (Pueyo, 2003), i ii) el reconeixement de la naturalesa estocàstica o probabilística de les interaccions ecològiques (Alonso, 2003). Aquesta estocasticitat pot aparèixer com a conseqüència del gran nombre d’entitats interactuant, o com a conseqüència de les escales d’interacció considerades.

El comportament d’entitats biològiques és més flexible i complex que el de les partícules inerts. De fet, donat el gran nombre de particularitats a tenir en compte en els sistemes biològics, una aproximació basada en la física estadística podria semblar *a priori* massa senzilla (Margalef, 1980, 1991). Malgrat tot, la física estadística ens ofereix un marc conceptual i tècnic, que és empàtic amb una concepció poblacional dels problemes ecològics, des d’on una teoria sòlida pot ser construïda. Pel cas particular del moviment animal, aquesta visió pot ser directament aplicada.

1.2 Objectius i estructura de la tesi

L’objectiu principal d’aquesta tesi ha estat desenvolupar un marc teòric basat en els conceptes i els mètodes de la física estadística i confeccionar models de vols de Lévy, per tal d’estudiar la causa-efecte de la invariança d’escala i la intermitència en el moviment dels animals i en la dispersió a escales grans, en el context de les estratègies de cerca a l’atzar. La nostra aproximació és novedosa no només per la metodologia emprada (que s’ha basat en els conceptes de la física estadística, concretament l’estadística de Lévy), sino també perquè està fonamentada en principis i conceptes que habitualment no s’han considerat, o s’han oblidat en l’estudi de l’ecologia animal.

Per assolir aquest objectiu s’han dut a terme tres estudis, que conformen les tres parts d’aquesta tesi:

1.2.1 Part I: Passeigs de Lévy i taxes d'encontre

L'objectiu d'aquesta part de la tesi ha estat quantificar la rellevància del fenomen de la super-difusió (propietat fonamental dels passeigs de Lévy) en les taxes d'encontre. S'han dut a terme una sèrie de simulacions numèriques en sistemes 1D, 2D i 3D on l'espai ha estat considerat explícitament. Les partícules (organismes) es movien a l'atzar (passeigs de tipus Lévy) i havien de tobar-se entre elles. L'estudi es va dividir en dues parts que corresponen als capítols 3 i 4.

Capítol 3: El capítol 3 s'ha centrat en la comparació de passeigs a l'atzar basats en moviments de tipus Brownià i de tipus Lévy, per tal de discernir en quines situacions un tipus de moviment és millor que altre en funció de les taxes d'encontre o de l'eficiència de cerca. El pròposit de l'estudi (basat en simulacions 1D) va ser explorar en quins escenaris l'estadística de tipus Lévy és millor que la de tipus Brownià, i mostrar que les estratègies Brownianes (i.e., difusió normal) també són una estratègia vàlida de moviment en determinats escenaris.

Capítol 4: En aquest capítol, s'han desenvolupat unes simulacions fruit d'una extensió del model 1D (capítol 3) a entorns de 2D i 3D. Amb aquestes simulacions es va pretendre explorar el paper de la super-difusió en les taxes d'encontre en 2D i 3D. L'objectiu específic d'aquest estudi va ser quantificar les diferències en les taxes d'encontre degudes a fenòmens de super-difusió generats pel moviment, de tipus Lévy, de les partícules. Els resultats indiquen que donades certes condicions, les taxes d'encontre es modifiquen en funció de les propietats estadístiques generades a partir del moviment de les partícules (organismes), més que no pas pels aspectes físics que podrien també modificar els encontres com són el tamany o la velocitat. Concretament, la super-difusió és rellevant quan la densitat dels recursos és baixa i/o en sistemes de baixes dimensions. Les simulacions també indiquen que les trajectòries dels cercadors poden optimitzar-se en funció de la dinàmica de l'encontre (destructiva o no-destructiva), i de la mobilitat de les dianes (i.e., velocitat i grau de super-difusió).

1.2.2 Part II: Passeigs de Lévy com a estratègies de cerca adaptatives

Un cop establerta la rellevància del fenomen de la super-difusió en les taxes d'encontre, l'objectiu d'aquesta part de la tesi ha estat estudiar el possible paper de la super-difusió en el moviment animal real. Concretament, ens centrarem en el *com* (capítol 5) la invariança d'escala i la intermitència podrien ser generades a partir de mecanismes específics del moviment

animal i el *perquè* (capítol 6), les propietats fonamentals dels passeigs de Lévy podrien ser d'utilitat en situacions de cerca a l'atzar.

Capítol 5: Els resultats inclosos en aquest capítol són els primers que han demostrat l'existència d'un organisme capaç d'ajustar "l'estadística de cerca" en funció de la concentració dels recursos tal i com és predit pel marc conceptual d'aquesta tesi. L'heteroflagel·lat *Oxhyrris marina* va modificar l'estadística de cerca de una estadística de tipus Brownià a una estadística de tipus Lévy, segons disminuïen els recursos. Els canvis en la component helicoidal del seu moviment van ser també enregistrats i interpretats en el context de la cerca a l'atzar. El mecanisme biològic responsable dels principals canvis estadístics fou identificat: un batec ben tipificat del flagell longitudinal generava una forta intermitència en el moviment.

Capítol 6: Partint de la base que els models de passeigs a l'atzar són una eina necessària per entendre com els animals s'enfronten a la incertesa ambiental, es van analitzar les diferències estadístiques entre els passeigs de Lévy i els passeigs a l'atzar correlacionats. Aquest darrer tipus de passeigs a l'atzar ha estat àmpliament utilitzat per afitar i modelar dades de moviment animal.

1.2.3 Part III: Nuclis de dispersió de tipus Lévy i rangs de dispersió

Aquesta part preten establir una connexió entre l'escala individual i la poblacional, tot modelant estratègies de dispersió poblacional estructurades en base a processos de Lévy. En concret, els nuclis de dispersió (i.e., dispersal kernels) de tipus Lévy són els que descriuen el procés de dispersió. En essència un nucli de dispersió és una funció que descriu la probabilitat de trobar un "propàgul" a una certa distància d'un focus de dispersió. A escala poblacional, la dispersió es modela com un vol de Lévy, és a dir, com una seqüència de desplaçaments instantanis o salts, que presenten invariança d'escala. En aquests casos, només es computa el conjunt de punts on ha anat a parar el propàgul, i no el camí recorregut entre aquests punts. Aquests nuclis de dispersió poden ésser deguts a moviments individuals a gran escala (dispersió juvenil) o també a mecanismes de colonització/invasió a l'atzar a escala poblacional. En el capítol 7, es modela l'estratègia de dispersió de (meta)poblacions mitjançant nuclis de dispersió de tipus Lévy. En el capítol 8, estudiem el paper de la capacitat de dispersió en el context de les metapoblacions en hàbitats fragmentats.

Capítol 7: Es va desenvolupar un model de vols de Lévy per tal d'estudiar l'efecte de la dispersió i/o la colonització en diferents paisatges representant diferents disponibilitats d'hàbitat, per plantes i animals

arborícoles i terrestres de la selva humida. L'eficiència de la dispersió poblacional va computar-se assumint que la dispersió de llarg abast comporta més costos energètics i major risc de mortalitat que la dispersió de curt abast. Per a cada paisatge només un nucli de dispersió òptim de tipus Lévy emergí. Es va observar també un efecte en les estratègies òptimes de dispersió a cause de fenòmens de percolació relacionats amb la connectivitat de les capes arbòries de la selva.

Capítol 8: La primera intenció d'aquest capítol era estudiar el paper dels nuclis de dispersió de tipus Lévy pel que fa a la persistència de les metapoblacions i la fragmentació de l'hàbitat. Abans d'això, però, vam estudiar el paper dels rangs de dispersió, ja que pel que fa a aquest tema, hi ha una llacuna important en la teoria de metapoblacions. El rang de dispersió en el model que s'ha desenvolupat és comparable a qualsevol mesura empírica de dispersió com la distància mitja de dispersió o la capacitat màxima de dispersió. Cal adonar-se que l'assumpció d'un rang característic de dispersió és contrària a l'assumpció d'invariança d'escala feta en la resta de capítols. El model espacialment explícit que s'ha desenvolupat, i les solucions analítiques obtingudes, són doncs, un primer pas per a la implementació de nuclis de dispersió de tipus Lévy en el context de les metapoblacions en un futur pròxim. La comparació de metapoblacions amb nuclis de dispersió amb i sense escala característica ens permetrà conèixer millor el paper de la invariança d'escala en la dispersió de les metapoblacions i els llindars d'extinció.

Dos dels capítols d'aquesta tesi (capítols 3 i 5) ja estan publicats. Els capítols 6 i 7 estan acceptats i seran publicats al llarg del 2005. Els capítols 4 and 8 s'estan preparant per ser publicats.

- Bartumeus, F., Catalan, J., Fulco, U. L., Lyra, M. L. and Viswanathan, G. M. Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy vs. Brownian strategies. *Physical Review Letters* **88** 097901–0979004, and **89**, 109902(E).
- Bartumeus F., Peters F., Pueyo S., Marrasé C., and Catalan J. Helical Lévy walks: Adjusting searching statistics to resource availability in microzooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100** (22) 12771–12774. 2003.
- Bartumeus F., da Luz M. G. E. , Viswanathan G. M. and Catalan J. Animal search strategies: a quantitative random walk analysis. To be published in *Ecology*. 2005
- Solé, R.V., Bartumeus F., and Gamarra J. G. P. Gap percolation in rainforests. To be published in *Oikos* 2005.

- Bartumeus F., Fernandez P., da Luz M. G. E., Viswanathan G. M., Solé R. V. and Catalan J. Super-diffusion phenomena and encounter dynamics. In preparation.
- Bartumeus F. and Solé R. V. Extinction thresholds and metapopulation dynamics: the role of the dispersal range. In preparation.

1.3 Resultats

Tot seguit es fa un breu resum dels principals resultats obtinguts en aquesta tesi en relació a cadascun dels capítols.

Capítol 3: Optimització de les taxes d'encontre: estratègies de Lévy vs. Brownianes

Els sistemes de reacció-difusió que inclouen dos tipus de partícules o espècies són útils per abordar de forma genèrica quina és l'estratègia estadística que optimitza les taxes d'encontre entre els organismes. L'objectiu d'aquest treball va ser explorar en quina mesura les taxes d'encontre depenien de si els passeigs a l'atzar dels organismes eren de tipus Brownià o de tipus Lévy. Per fer-ho es va desenvolupar un model general del tipus cercador-diana (e.g., depredador-presa, cerca de parella, pol.linitzador-flor). Els passeigs de tipus Lévy poden conferir avantatges al organismes cercadors afavorint les taxes d'encontre quan els cercadors són més grans o més ràpids que les dianes i també quan la densitat de dianes és baixa.

Capítol 4: Fenòmens de super-difusió i dinàmica d'encontres

La taxa d'encontre i els factors que la limiten són fonamentals em molts processos ecològics. La taxa d'encontre és clau pel que fa a les taxes de reacció, i per tant, afecta a la dinàmica global del sistema. És per això que ha estat objecte d'un estudi exhaustiu. En biologia clàssica de poblacions, l'estudi de les dinàmiques ecològiques assumeix que les partícules que interactuen (e.g., individus, poblacions) estan barrejades a la perfecció en un món adimensional. És el que es coneix com l'assumpció de *camp mig*, i comporta que les taxes d'encontre estiguin determinades exclusivament per canvis en la densitat de partícules que interactuen. Les equacions de taxes d'encontre quantifiquen, mitjançant representacions geomètriques, la rellevància d'altres factors que podrien afectar els encontres com ara la velocitat relativa o la capacitat de detecció de les partícules (i.e., organismes). Aquestes equacions, però, tampoc no consideren l'espai de forma explícita, i per tant, són encara aproximacions de camp mig. Les equacions de camp mig no donen cap idea de les propietats estadístiques espaciotemporals que emergeixen de les trajectòries de les partícules en moviment.

En aquest treball s'han dut a terme una sèrie de simulacions de partícules realitzant passeigs a l'atzar (i.e., moviments de tipus Lévy) amb l'objectiu d'avaluar les restriccions que pateixen les taxes d'encontre més enllà de les imposades per les aproximacions de camp mig.

Els resultats indiquen que les taxes d'encontre canvien segons les propietats estadístiques del tipus de moviment associat a les partícules, en particular, la super-difusió. Es mostra també, en quines situacions els encontres estan més limitats per aquestes propietats estadístiques de les trajectòries de les partícules, que no pas per altres aspectes físics com la velocitat o la mida. Finalment, es discuteixen possibles adaptacions dels organismes en relació a la super-difusió i/o al número de dimensions emprat durant l'exploració en l'espai.

Capítol 5: Passeigs de Lévy helicoidals en el microzooplàncton

Les trajectòries descrites per diferents animals durant la cerca poden representar-se a partir d'una àmplia gamma de distribucions de la longitud de vols o desplaçaments (ℓ_j) on $P(\ell_j) = \ell_j^{-\mu}$. Els estudis teòrics indiquen que els canvis en aquestes distribucions (i.e., diferents valors de μ) són claus per optimitzar l'estadística dels encontres a gran escala en determinades situacions de disponibilitat de recursos. En particular, la teoria prediu que quan el recurs és escàs (i.e., la densitat de les preses és baixa) una cerca de tipus Lévy ($\mu \approx 2$) és més profitosa que no pas una de tipus Brownià ($\mu \geq 3$). En aquest treball es presenten evidències experimentals de canvis en les distribucions de la duració dels vols d'un depredador en resposta a canvis en la densitat de la seva presa que coincideixen amb les distribucions òptimes que esperariem teòricament. La distribució de la duració dels vols del dinoflagel·lat *Oxyrrhis marina* va passar d'exponencial a potencial d'inversa d'exponent $\mu = 2$ quan l'abundància de la seva presa (*Rhodomonas* sp.) va disminuir. Alhora, va incrementar l'amplitud i la freqüència del component helicoidal del moviment descrita pel seu flagell.

En base a aquests resultats, es discuteix sobre els mecanismes biològics específics que podrien estar involucrats en els canvis de comportament detectats durant la cerca. Nosaltres suggerim que en un ambient de tres dimensions, un moviment helicoidal sumat a una exploració de l'espai de tipus Lévy, afavoreix la taxa d'encontre dels depredadors. Els nostres resultats recolzen la idea de la universalitat de les lleis estadístiques en els processos de cerca òptima, tot i les particularitats biològiques dels organismes.

Capítol 6: Estratègies de cerca animal: una anàlisi basada en passeigs a l'atzar

Gràcies als avenços recents en ecologia espacial, comprenem millor la rellevància del moviment animal a escales grans. Ara bé, l'estocasticitat in-

herent als desplaçaments de molts animals i el seu possible valor adaptatiu, és una qüestió encara per resoldre. Si els animals no tenen informació sobre la localització de les dianes (i.e., els recursos, les possibles parelles, etc.), és possible que el nombre d'encontres depengui de l'estratègia de cerca emprada. Assumint que els models de passeig a l'atzar són una eina útil per comprendre com els animals s'enfronten a la incertesa ambiental, hem analitzat les diferències estadístiques entre dos models que s'usen habitualment per ajustar dades de moviment animal: els passeigs a l'atzar de tipus Lévy i els correlacionats. També hem quantificat les eficiències d'ambdós models (i.e., el nombre de dianes trobades en relació al desplaçament total) en un context de cerca a l'atzar. Les propietats dels passeigs a l'atzar correlacionats (i.e., correlacions d'escala finita) podrien interpretar-se com una conseqüència dels mecanismes d'escaneig local.

Els passeigs de Lévy tenen propietats fonamentals (i.e., la super-difusió i la invariança d'escala) que permeten una major eficiència en les cercques a l'atzar. El sol fet de disposar de mecanismes específics que permetin la puntuació del moviment i les reorientacions sobtades, seria suficient per a què els animals mantinguessin les propietats dels passeigs de Lévy durant un procés de cerca a l'atzar. També vam desenvolupar un model que combina les propietats dels passeigs correlacionats i els passeigs de Lévy. Aquest model indica que les propietats dels passeigs de Lévy són robustes a correlacions de curt abast causades, per exemple, per possibles mecanismes d'escaneig local dels organismes. Nosaltres proposem que la capacitat de realitzar passeigs de Lévy per part d'alguns animals podria entendre's com una estratègia que hauria estat seleccionada per tal adaptar-se a les incerteses de tot procés de cerca.

Capítol 7: Percolació i estratègies de dispersió en selves tropicals

La biodiversitat de les selves tropicals està sustentada per l'estructura tri-dimensional del seu cobricel que conté microambients d'estructura física molt diversa. La selva és un sistema tan dinàmic que el fet de reconèixer capes verticals estables o estrats en el cobricel és tema de debat. La caracterització espacial dels hàbitats potencials de les espècies arborícoles no és directe degut a la complexa estructura del cobricel i de la gran variabilitat ecològica a la que les espècies de la selva poden adaptar-se. En aquest treball presentem una novedosa descripció de l'estructura dels hàbitats a la selva que dona lloc a una escala característica vertical ben definida a $h_c \approx 13m$. Les espècies que viuen només en microambients que es troben per sota d'aquesta alçada crítica h_c es dispersen per estrats on els hàbitats que els hi són favorables estan organitzats en clapes (i.e., paisatges d'hàbitat fragmentat). En canvi, aquelles espècies capaces de viure també per sobre d' h_c gaudeixen d'un paisatge amb un continu de

condicions ambientals favorables.

Les implicacions d'aquests resultats en les estratègies de dispersió de plantes i animals, siguin arborícoles o terrestres, es discuteixen en relació a la dinàmica dels gaps de la selva, la pèrdua de l'hàbitat i els processos de fragmentació de l'hàbitat. La dispersió direccional i de llarg abast (e.g., la zoocòria) és una estratègia òptima per aquelles espècies que viuen per sota d' h_c , ja que permet una millor exploració del reduït nombre d'hàbitats favorables i una major resistència als canvis. Aquest tipus de dispersió, no és necessària quan les espècies poden explotar hàbitats per sobre d' h_c . La sensibilitat de les espècies a la pèrdua d'hàbitat i als processos de fragmentació de l'hàbitat en la selva variarà segons l'estratègia de dispersió.

Capítol 8: El paper del rang de dispersió en la dinàmica de metapoblacions

La persistència de les metapoblacions pot veure's condicionada per la mobilitat i el tipus de dispersió dels individus. Resten encara molts interrogants sobre l'efecte de la capacitat de dispersió en els llindars d'extinció i la dinàmica de les metapoblacions que habiten paisatges fragmentats. Per una banda, els models de metapoblacions de camp mig assumeixen una dispersió global en paisatges infinits. Per altra banda, models que consideren l'espai explícitament, es centren en un rang de dispersions molt restringit que no reproduïx la gran diversitat de rangs de dispersió existents en les poblacions naturals. Nosaltres hem desenvolupat un model que considera l'espai explícitament, i un mètode d'aproximació per parelles partint d'un model clàssic de metapoblacions (el model de Levins), i amb l'objectiu d'estudiar l'efecte dels rangs de dispersió en el comportament dels llindars d'extinció i la duració dels transitoris en relació a la pèrdua d'hàbitat. Presentem tres solucions analítiques. La primera descriu la duració dels transitoris de les metapoblacions quan l'assumpció de camp mig és apropiada. La segona expressa el grau d'ocupació del territori de la metapoblació en funció de les seves taxes de colonització i extinció, del grau de destrucció de l'hàbitat i del rang de dispersió. La tercera expressió relaciona valors crítics de destrucció de l'hàbitat (aquells valors de destrucció que fan extingir la població) amb els paràmetres d'extinció/colonització i els rangs de dispersió de la metapoblació.

També s'inclouen simulacions estocàstiques exactes dels models analítics proposats en sistemes on l'espai s'inclou explícitament. Els resultats del nou model indiquen que: i) quan l'abast del domini de dispersió és curt cal una menor pèrdua d'hàbitat per arribar al llindar d'extinció, ii) la fase transitòria és més llarga quan el rang de dispersió és local o de curt abast, i iii) la fragmentació i destrucció de l'hàbitat incideixen en les

taxes de colonització de les metapoblacions a través del seu efecte negatiu en els dominis o rangs de dispersió.

1.4 Conclusions

En principi, els models de passeigs a l'atzar no revelen res sobre els mecanismes de moviment i dispersió dels organismes. Bàsicament es tracta de caracteritzacions estadístiques del moviment. Les propietats estadístiques dels vols i dels passeigs de Lévy i.e., la invariança d'escala, la super-difusió, i la intermitència, reproduïxen les propietats estadístiques del moviment dels organismes a gran escala. Això és així tant a nivell individual com poblacional. Ara bé, aquestes característiques no només són pròpies de les distribucions estables de Lévy. Sense anar més lluny, la intermitència *sensu lato*, és una propietat intrínseca a qualsevol model de passeig a l'atzar i no només dels passeigs tipus Lévy, perquè tots ells simplifiquen el moviment com una sèrie de passos *discretitzada*. Pel que fa al tipus de difusió, els processos estocàstics de tipus Markovià que es coneixen com a moviments Brownians fraccionaris (Mandelbrot, 1977, 1982; Feder, 1988), també poden desencadenar difusió anòmala tot i que la longitud dels desplaçaments segueix una estadística Gaussiana (veure l'apèndix tècnic B). Per tot això, l'estudi del moviment animal i dels processos de dispersió entesos com a processos de Lévy podria considerar-se una extensió d'altres aproximacions ja existents. Val a dir, però, que si hom assumeix que diferents formulacions matemàtiques de passeigs a l'atzar són el reflex de diferents mecanismes biològics involucrats en el moviment animal, llavors les diferències entre els processos de Lévy i d'altres processos estocàstics amb propietats estadístiques similars han de considerar-se ser quelcom més que diferències estrictament metodològiques. Aquestes diferències podrien ésser originades per diferents adaptacions biològiques dels organismes i de les poblacions a diferents escenaris ecològics o escales.

En els moviments de tipus Brownià fraccionari, les correlacions de llarg abast (invariança d'escala) s'obtenen a partir d'un escalatge entre el temps i la variança dels desplaçaments molt particular (veure Feder (1988)). Certament, és difícil imaginar-se quin mecanisme biològic pot ser el responsable d'aquest tipus d'escalatge. Per tant, hom tan sols pot concloure que la invariança d'escala que emergeix en els models Brownians fraccionaris és conseqüència de la complexitat intrínseca del moviment animal. En canvi, l'estadística de tipus Lévy pot obtenir-se a partir d'un mecanisme ben simple: l'execució durant el moviment de *reorientacions periòdiques invariants a escala*. Un cop establert un cert grau de persistència en la direc-

ció del desplaçament, les propietats estadístiques que s'originen a causa d'aquestes reorientacions episòdiques del moviment són molt robustes. La persistència en la direcció del moviment animal és quelcom pràcticament garantit en molts animals com a conseqüència de la seva simetria bilateral, de les correlacions de curt abast derivades dels mecanismes d'explotació o escaneig "local" i/ o també de certs processos de memòria reduïda (val a dir, però, que si la capacitat memorística és molt gran, es violen les assumpcions bàsiques en la definició de cerca a l'atzar).

Un cop reconegut el tipus de mecanisme responsable de les propietats estadístiques esmentades, i per tant, com a l'element fonamental en la organització estocàstica de les cerques a escala paisatgística, la qüestió que cal plantejar-se, fa referència a la possible existència de mecanismes de selecció a nivell fisiològic o del comportament dels organismes basats en alguns dels principis dels processos estocàstics. Certament, l'atzar és una força generadora d'ordre que els biòlegs amb prou feines comencem a conèixer (Peterson, 1998; Denny & Gaines, 2002). Per tal d'establir mecanismes de causa-efecte entre la naturalesa fractal del moviment animal a escales grans i les propietats estocàstiques dels processos de cerca, és necessària plantejar aquesta perspectiva evolutiva

1.4.1 Sobre el procés de discretització de les sèries de dades de moviment animal

Quan el moviment animal és modelat com un passeig a l'atzar, hom pot tenir dos intencionalitats: i) reproduir amb la màxima fidelitat la trajectòria del moviment, i ii) reproduir amb la màxima fidelitat l'estadística dels angles de gir i de la longitud dels desplaçaments.

El principal objectiu dels procediments estàndar de discretització de les trajectòries reals dels animals és minimitzar la pèrdua d'informació continguda en el recorregut enregistrat. A més, aquests procediments assumeixen que el moviment animal és un procés continu, a no ser que el moviment presenti aturades molt explícites (Turchin, 1998). El fet d'assumir que el moviment animal és un procés continu implica intrínsecament que la discretització duta a terme per qualsevol model de passeig a l'atzar és un artefacte. Per tant, es considera que els components estocàstics que s'obtenen d'aquest "artefacte" (com són les distribucions dels angles de gir i les de la longitud dels desplaçaments) provenen de la nostra ignorància respecte tots els processos mecanicístics involucrats en el moviment, i que no val la pena identificar per tal de preservar la simplicitat del model. De fet, podríem dir que la major part del que reconeixem com a estocàstic en un model biològic podria arribar a ser determinístic si el

nostre coneixement abastès prou els mecanismes involucrats. Però, inclús llavors, no es podria obviar l'existència de mecanismes estocàstics en el moviment animal (Denny & Gaines, 2002). Una altre punt a considerar és el fet que a més de les aturades, poden existir altres puntuacions en el moviment com els girs de reorientació o la interrupció d'alguna característica del comportament que poden ser difícilment detectades a ull nu, o que poden manifestar-se únicament quan el lapse de temps és prou llarg.

El fet d'assumir èrronameament que el moviment és continu, i d'aplicar un procediment de discretització que prioritzi reproduir amb la màxima fidelitat la trajectòria descrita per l'organisme, pot emascarar l'estadística real del moviment. Per tant, és essencial l'observació atenta de l'animal en qüestió, i procurar identificar si l'animal incorpora girs per tal de reorientar-se o interrupcions en el seu comportament mentres passeja. Si és així, hom ha de procurar obtenir l'estadística d'aquestes puntuacions que són un reflex de la discretització real del moviment, és a dir, de l'estadística real dels angles de gir i de la longitud dels desplaçaments.

En conclusió, quan hom estudia el moviment animal a gran escala (espacial o temporal) és recomanable assumir de bon principi que el moviment animal és discret (pel moviment a grans escales aquesta és una assumptió prou assenyada). També és més convenient considerar l'estadística de les interrupcions, que no pas enregistrar el recorregut de l'animal amb molt de detall.

1.4.2 Sobre l'avaluació dels escenaris de cerca a l'atzar

Encara que a la literatura científica es poden trobar sèries de dades de moviment animal ben bones, normalment el context de la cerca no ha estat parametrizat amb cura, o inclús no ha estat considerat. Per poder estudiar els mecanismes adaptatius dels animals en les estratègies de cerca a l'atzar, és fonamental la contextualització de les dades de moviment de l'animal. Ademés del moviment del cercador, els models que hem desenvolupat sugereixen que a l'hora de dissenyar experiments caldria considerar d'altres paràmetres per tal d'escalar l'escenari de cerca apropiadament (obtenir la següent informació pot ser una tasca difícil segons l'organisme d'estudi):

- Tipus de dinàmica de l'encontre: no-destructiva o destructiva.
- Distribució espacial i densitat (concentració) de les dianes.
- Dinàmica de recuperació de les dianes després de les visites (només en el cas no-destructiu).

- Tipus de moviment i velocitat de les dianes (quan són mòvils).
- Distància de detecció del cercador (necesària per computar el camí lliure promig)

Per tant, per aproximar-nos a una ecologia del comportament a escala paisatgística (Lima & Zollner, 1996), és igualment necessari obtenir informació del moviment dels animals, i dels escenaris de cerca en que té lloc l'esmentat moviment.