

DINÁMICAS DE BÚSQUEDAS EN ECOLOGÍA DE POBLACIONES: RANDOM WALK VS. LÉVY WALK.

*Maestro Mariano, Pivov Avedikian Joana
Física II (ByG), Cát. Sigman, Universidad de Buenos Aires 2008*

RESUMEN

En el presente estudio desarrollamos simulaciones espaciales de una partícula que describe un movimiento aleatorio (tanto LW, como RW) para evaluar las tasas de encuentro más allá de las limitaciones de las ecuaciones empleadas en la ecología clásica. Esta comparación se basa en la eficiencia en cuanto al tiempo de búsqueda que le lleva a un animal encontrar su objetivo (comida, pareja, refugio, etc.) en diferentes circunstancias, tales como la densidad de objetivos en el espacio. Analizando los dos casos, podemos ver que en general en un modelo de tipo caminata de Lévy lleva menos tiempo encontrar el objetivo, lo que lo hace un modelo mas eficiente.

OBJETIVO

Nuestro objetivo no es proveer recetas para analizar información empírica precisa y determinar que modelos llevarían a un mejor ajuste en cada caso en particular. Más bien, nuestro propósito es arribar a un criterio general para evaluar porque deberíamos esperar que un modelo ajuste mejor que el otro.

Darle un poder explicativo a un modelo de random walk es especialmente necesario si tales modelos van a ser utilizados como hipótesis nulas para interpretar casos biológicos.

INTRODUCCIÓN

Una caminata al azar constituye un modelo probabilístico de pasos discretos que involucran fuertes simplificaciones en el comportamiento de movimientos en animales reales. En comparación con otros complejos modelos de comportamientos que incluyen muchos parámetros, el modelo de caminata aleatoria expresa una descripción minimalista de las variables. Su postulado central básico consiste en suponer que el movimiento real de los animales consiste en una serie discreta de desplazamientos combinado con sucesivos eventos de reorientación (i.e. cambios de ángulos)

La mayoría de las interacciones ecológicas deben necesariamente comenzar con un encuentro físico que usualmente tiene lugar después de un proceso de búsqueda activo o pasivo. Llamamos aquí búsqueda al proceso del movimiento por la necesidad de obtener un objeto de interés (i.e. comida, pareja, refugio, etc.), al que llamaremos objetivo.

La estrategia de búsqueda al azar sólo existe cuando hay cierto grado de incerteza con respecto a la situación (comportamiento, posición, etc.) de los objetivos. Cuando no hay incerteza, porque el comportamiento espacial y temporal de los objetivos es conocido, o porque los desplazamientos son dictados por causas externas (i.e. fuertes barreras físicas, corredores, instinto de orientación que dirige las migraciones, etc.), el movimiento resultante no puede considerarse una búsqueda.

Las tasas de encuentro juegan un rol central en las dinámicas de poblaciones y comunidades al determinar cuales y cuantos individuos, poblaciones y/o especies pueden interactuar entre si o con variables abióticas en un lugar específico.

Las limitaciones debido a las tasas de encuentros son fundamentales para muchas interacciones ecológicas. Como las tasas de encuentro controlan las tasas de reacción, y por lo tanto, la dinámica de los sistemas, merecen un estudio sistemático. En

la ecología de poblaciones clásica los modelos se basan en la asunción de un mundo perfectamente homogeneizado de entidades que interactúan entre sí en un universo sin escala espacial. Esta premisa, significa que las tasas de encuentro están controladas exclusivamente por los cambios en la densidad de las entidades involucradas y no por cómo están distribuidas o se mueven en el espacio. Las tasas de encuentro cuantifican por medio de representaciones geométricas, el rol de otros factores que afectan los encuentros al azar tales como el tamaño y la velocidad de los organismos. Además de estimar tasas de encuentro, se evalúan cómo la densidad y velocidades relativas, tamaño y geometrías específicas de la situación de encuentro pueden afectar las mismas.

Sin embargo, tales ecuaciones no consideran el espacio explícitamente y por lo tanto no toman en cuenta las variantes producidas por las distintas trayectorias en el espacio. Es así que nuestra modelización se basa en las trayectorias de búsqueda para cada tipo particular de movimiento.

MARCO TEÓRICO

Los métodos habituales en ecología para medir trayectorias suponen un movimiento browniano y difusivo como dos propiedades básicas del movimiento animal en un límite prolongado de, por ejemplo, amplias escalas espaciales y largas escalas temporales. Por lo tanto, los movimientos de los animales pueden ser modelados como una caminata aleatoria sin correlación. El problema de este tipo de caminata aleatoria es que no tiene en cuenta la persistencia en la dirección del movimiento (i.e. la tendencia de los animales de continuar moviéndose en el mismo sentido). Esta limitación es reducida por dos tipos diferentes de caminata aleatoria, la caminata aleatoria correlativa (Correlated Random Walks, CRWs) y la caminata de Lévy (Lévy Walks, LWs).

La formulación de ecuaciones de encuentro depende del tipo de movimiento, considerado para los objetivos y los buscadores: sedimentación, natación, o movimientos debidos a turbulencias (organismos planctónicos). Simplificando, hay dos formas principales de movimiento, difusivo y dirigido. Naturalmente el movimiento de un organismo puede incluir varios de estos mecanismos al mismo tiempo, por lo que su comportamiento será, entonces, una combinación de ambos. A ciertas escalas cualquier proceso difusivo se convierte en un movimiento dirigido. Típicamente la difusión de las partículas en el espacio ha sido estudiada mediante modelos de caminatas aleatorias. Tales caminatas apuntan a caracterizar las propiedades estadísticas de un movimiento, más que a describir el movimiento de una partícula individual.

✓ TIPOS DE CAMINATAS

Modelo de caminata aleatoria correlacionada (Correlated random walk, CRW)

Una caminata aleatoria es una trayectoria compuesta por muchos pasos aleatorios independientes. Si un número dado de caminantes empiezan desde el mismo punto, sus ubicaciones finales siguen una distribución gaussiana: una curva acampanada. Por lo tanto, los modelos CRW combinan una distribución Gaussiana de distancias de movimiento, i.e. eventos de desplazamientos, con una distribución no uniforme de ángulos de giro (eventos de reorientación). Estos modelos controlan la persistencia direccional (el grado de correlación de la caminata aleatoria) mediante la distribución de probabilidades de los ángulos de giro.

La CRW aparece en ecología desde el análisis de los datos de los movimientos de los animales a corta y mediana escala. Recientemente las propiedades matemáticas de los CRW fueron usados para explorar la conexión entre el movimiento individual de los animales y los parámetros a nivel espacial de la población.

Modelo de caminata de Lévy (Lévy walk, LW)

El análisis de los movimientos a una gran escala espacial o a una larga escala temporal da lugar a una nueva categoría de la caminata aleatoria conocida como la caminata de Lévy. La trayectoria que sigue un animal a grandes escalas resulta ser una combinación de agrupaciones de caminatas con largos pasos entre ellas (los llamados “vuelos”).

Los modelos de vuelo de Lévy implican una distribución uniforme para ángulos de giro, pero con una cierta distribución de probabilidades para distancias de desplazamiento.

LWs tiene su origen en el campo de la mecánica estadística, y tiene una gran aplicación en la física y en las ciencias naturales, como la biología y la geología. Aunque realmente han atraído la atención por la teoría del forrajeo óptimo (Viswanathan et al. 1996,1999). Aparecieron aplicados en un contexto ecológico en la misma época que los CRWs. La primer referencia que se tiene de un LW como modelo de estrategia de búsqueda en animales puede ser encontrada en Shleisinger & Klafter, 1986. Posteriormente fueron adoptadas en el campo de la planctología (Levanadowsky et al., 1988; Klafter et al., 1989).

✓ ENFOQUE DE LA ECOLOGÍA CLÁSICA

Los encuentros físicos, esto es, el encuentro de entidades que interactúan en el espacio, es el primer paso de cualquier interacción ecológica (i.e. predador-presa, macho-hembra, polinización, selección de hábitat, etc.). El encuentro es precedido por movimientos de una o más de las entidades que interactúan en una, dos o tres dimensiones. Sin embargo, muchas veces en ecología, la existencia de las limitaciones debidas a encuentros obligados no son considerados, y el posible papel de las tasas de encuentro que gobiernan las dinámicas ecológicas son subestimadas. La mayor parte de las deducciones en la dinámica ecológica están basadas en la suposición de una mezcla perfecta y sin ningún factor limitante debido a las restricciones propias espaciales. Por lo tanto, se asume que las tasas de encuentro son controladas exclusivamente por la densidad relativa de los organismos involucrados y su variación en el tiempo. Los modelos tradicionales de dinámica de poblaciones (i.e. Lotka-Volterra, Levins, etc.) se basan en estos principios. A pesar de su extrema simplicidad, estos modelos brindan un marco teórico eficaz para los estudios de poblaciones. En parte esto se debe a que en estos modelos las desviaciones en la media esperada se pueden justificar por medio de los coeficientes de interacción, que sintetizan a la vez ineficiencias debidas a los procesos de persecución, captura, manipulación, digestión, etc., y limitaciones pre encuentro que van mas allá de los que se derivan únicamente de las densidades.

✓ COMPARACIÓN DE EFICIENCIAS

En las eficiencias de las distintas estrategias, no solo se consideran los tiempos de búsqueda, sino también los tiempos de manipulación, costos de persecución, riesgos de depredación, selección de la presa, etc. Estas componentes pueden ser sujetos de optimización mediante selección natural, siendo el componente de búsqueda más o menos importante en función de las capacidades cognitivas de los organismos y la predictibilidad de su medio ambiente. En nuestro análisis nos centraremos en las distintas estrategias de búsqueda.

☑ CASO DESTRUCTIVO Y NO DESTRUCTIVO

Consideramos dos tipos de dinámicas de encuentros, destructivas y no destructivas.

En el caso de las no destructivas, quien busca puede visitar el mismo objetivo varias veces. Esto se aplica para aquellos casos en los que los objetivos son solo temporalmente agotados o quienes buscan se sacian y dejan el área.

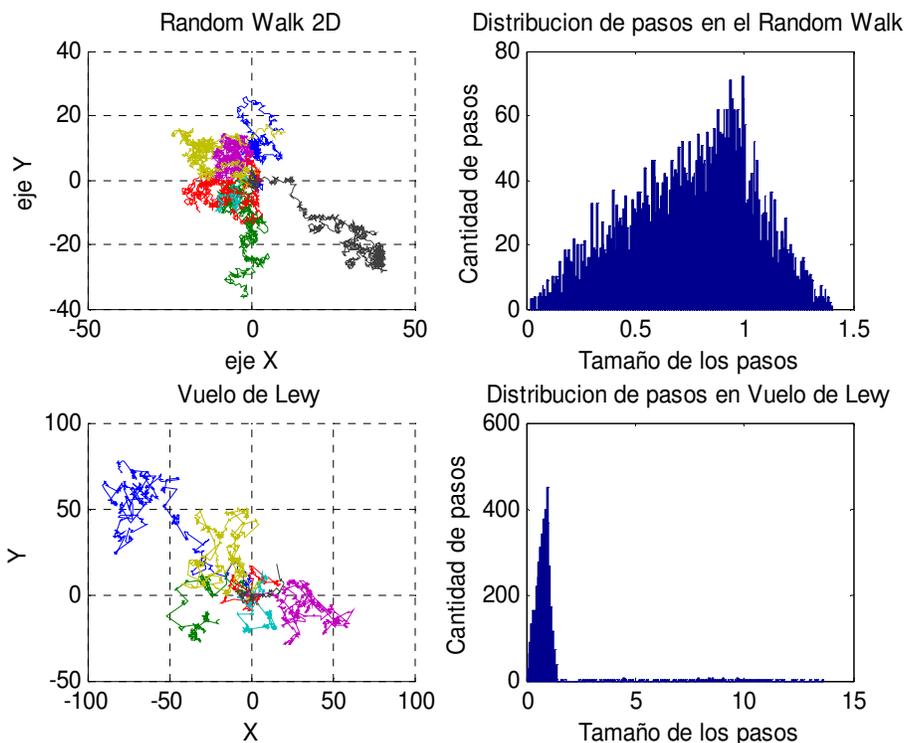
En los casos de las búsquedas destructivas el objetivo encontrado por el buscador se vuelve indetectable para las futuras búsquedas, es decir agota el recurso utilizado.

Ambos tipos de dinámicas de encuentros pueden representar situaciones biológicas reales y demandan distintas estrategias de búsquedas para optimizar la tasa de encuentros.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para la simulación de los dos tipos de caminatas utilizamos el Matlab 7.0. Los resultados a los que arribamos fueron los siguientes:

Baja densidad de objetivos



LWqueLlegaron = 477 491 395 161

RWquellegaron = 604 946 144 900

Media de tiempos de llegada a un objetivo para un LW (MediaLW) = 381

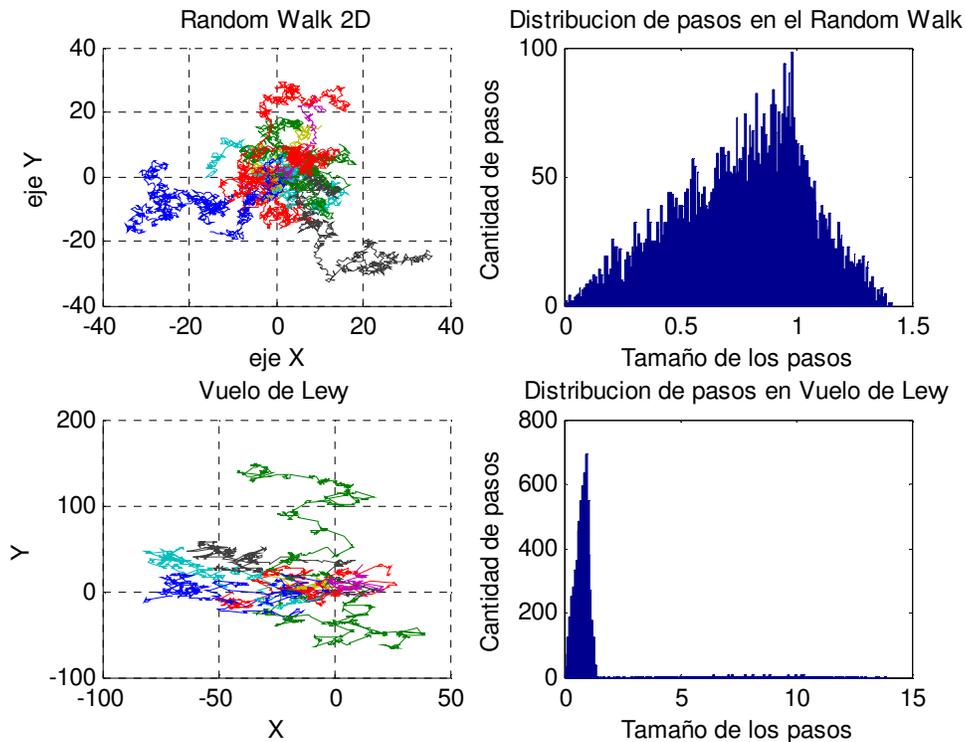
Media de tiempos de llegada a un objetivo para un RW (MediaRW)= 648.5000

Como se ve en los resultados, las partículas que describen un movimiento de tipo Lévy insumen mucho menos tiempo en encontrar la presa cuando ésta es escasa (en

esta simulación se trata de dos). Esto se debe a que barren un área de búsqueda durante un cierto tiempo y luego se alejan de ella para repetir el proceso en otra zona si la búsqueda resultó infructuosa. Dicho de otro modo, no se anclan a una región con bajos recursos.

Se observa también que en los dos casos el número de encuentros es similar; sin embargo, esto no significa que ambos tipos de movimiento sean igual de eficientes; en un contexto real, el recurso es consumido por el que llega primero.

Alta densidad de objetivos



LWqueLlegaron = 271 417 120 160

RWquellegaron = 257 190 256 314 990

Media de tiempos de llegada a un objetivo para un LW (MediaLW) = 242

Media de tiempos de llegada a un objetivo para un RW (MediaRW)= 301.4000

Cuando la densidad de presas es alta (en este caso diez, distribuidas al azar), en cambio, disminuye la importancia relativa del paso largo, porque la disponibilidad de presas es similar en todos los puntos y no afecta el resultado el buscar en una zona o en otra.

En las búsquedas destructivas visitar el objetivo penaliza la eficiencia de la búsqueda, porque los objetivos se consumen, por lo tanto, a mayor persistencia del movimiento, cuanto mayor sea el paso, más se aleja el buscador de un área agotada y mayor es la eficiencia. Por este motivo, el tipo de movimiento correspondiente a un LW es más eficiente en búsquedas destructivas.

En las búsquedas no destructivas visitar el objetivo no afecta a la eficiencia de la búsqueda ya que los objetivos no se agotan, por lo tanto la persistencia (paso largo) no afecta la eficiencia de búsqueda significativamente. En realidad, la persistencia sólo es útil para evitar áreas vacías creadas por encuentros de mecánica destructivas. Por este motivo, el tipo de movimiento correspondiente a un CRW es más eficiente en búsquedas no destructivas.

En ambos gráficos se aprecia la distribución de la longitud de los pasos, resultando, como era de esperarse, una campana de Gauss para los random walks tradicionales y una distribución de cola pesada para los vuelos de Lévy.

✓ UN CASO ESPECIAL... OXYRRHIS MARINA

El dinoflagelado heterótrofo *Oxyrrhis Marina* alterna entre un comportamiento difusivo y uno super-difusivo (modificando su distribución de tiempos de vuelo) cuando su presa *Rhodomonas sp.* disminuye en abundancia. El mecanismo biológico utilizado en esta búsqueda consiste en batidos de su flagelo longitudinal, que es observable mediante una simple inspección visual del movimiento del animal. Así, el continuo movimiento helicoidal es interrumpido por súbitos cambios de dirección que gobiernan el patrón de caminata de este predador planctónico. Si disminuye la densidad de presas, ocurre un cambio en el metabolismo del dinoflagelado y se espacian los movimientos del flagelo longitudinal que controla los cambios de dirección, dando así los “pasos largos” que caracterizan un vuelo de Lévy.

BIBLIOGRAFÍA

- ✓ Berg, H., 1983a. Random walks in biology. Princeton University Press. Princeton.
- ✓ Brown, R., 1828. On the existence of active molecules in organic and inorganic bodies. Philosophical Magazine, 4, 162–173.
- ✓ Cachon, M., Cosson, J., Cosson, M. P., Huitorel, P. & Cachon, J., 1988. Ultrastructure of the flagellar apparatus of *Oxyrrhis marina*. Biology of the Cell, 63, 159–168.
- ✓ Cosson, J., Cachon, M., Cachon, J. & Cosson, M. P., 1988. Swimming behaviour of the unicellular flagellate *Oxyrrhis marina*: in vivo and in vitro movement of the two flagella. Biology of the Cell, 63, 117–126.
- ✓ Feynman, R. P., Leighton, R. B. & Sands, M., 1963. The Feynman lectures on physics. Volume I. Addison-Wesley Publishing Company. Massachusetts.
- ✓ Hill, M. F. & Caswell, H., 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. Ecology Letters, 2, 121–127.
- ✓ Klafter, J., Shlesinger, M. & Zumofen, G., 1996. Beyond brownian motion. Physics today, 33–39.
- ✓ In G. Hoffmann & W. Alt, eds., Biological motion, 281–296. Springer, Heidelberg.
- ✓ Levandowsky, M. & Kaneta, P. J., 1987. Behaviour in dinoflagellates. In F. J. R. Taylor, ed., The biology of dinoflagellates, 360–398. Blackwell Scientific, Oxford.
- ✓ Levandowsky, M., Klafter, J. & White, B. S., 1988a. Feeding and swimming behavior in grazing microzooplankton. Journal of Protozoology, 35, 243–246.
- ✓ Viswanathan, G., Afanasyev, V., Buldyrev, S., Havlin, S., da Luz, M., Raposo, E. & Stanley, H., 2000. Lévy flights in random searches. Physica A, 282, 1–12.
- ✓ Viswanathan, G., Afanasyev, V., Buldyrev, S., Havlin, S., da Luz, M., Raposo, E. & Stanley, H., 2001a. Lévy flights search patterns of biological organisms. Physica A, 295, 85–88.