



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

## “Interacción de la contaminación y el comportamiento adaptativo en comunidades ecológicas”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

**CONSTANZA BELÉN VEGA OLIVARES**

Director del Seminario de Título: Dr. Ramiro Bustamante Araya

Diciembre 2020  
Santiago - Chile



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TITULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la **Srta. Constanza Vega Olivares**

### **“Interacción de la contaminación y el comportamiento adaptativo en comunidades ecológicas”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga Ambiental

Dr. Ramiro Bustamante Araya  
**Director Seminario de Título:**

---

### **Comisión Revisora y Evaluadora**

Dr. David Véliz  
**Presidente Comisión:**

---

Dra. Caren Vega  
**Evaluador:**

---

Santiago de Chile, Diciembre 2020

## BIOGRAFÍA



Constanza Belén Vega Olivares nació en Santiago el 18 de junio de 1994. Desde muy pequeña fue muy curiosa y estudiosa, con un gran amor hacia los animales y los números. Durante la enseñanza media tuvo la oportunidad de participar en competencias de robótica, la Academia de Ciencias de su colegio y la Escuela de Verano de la Universidad de Chile. Además de poder educarse sobre los efectos de la industria ganadera sobre el medioambiente y el gran sufrimiento que esta causa en los animales.

En el año 2012, y siguiendo su gran amor por los animales, decidió entrar a estudiar Biología ambiental en la Universidad de Chile. Durante sus años de pregrado se desempeñó como ayudante de los ramos matemáticos de su carrera y participó en proyectos del Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto, con los cuales profundizó en temáticas como redes de planta-polinizador, teoría de redes y el efecto de la contaminación en comunidades biológicas, tópico que se convirtió en el tema central de su seminario de título. Pero no todo es ciencias y estudio; a través de sus años universitarios tuvo la oportunidad de realizar varios viajes por distintas partes de Latinoamérica y el mundo que le han permitido conocer diversas realidades, algunas muy distintas a la de su país, Chile, y que han aportado enormemente a su formación como persona. Haciéndola más consciente de las desigualdades que existen en el planeta, tanto en el sentido social como medioambiental y de lo importante que es actuar hoy para derrumbarlas.

*A mi familia y amigos, que me han apoyado incondicionalmente durante todo este proceso.*

## AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer en primer lugar a mis padres, ya que gracias a su paciencia y constante apoyo he sido capaz de llegar a esta instancia. Infinitas gracias por sus palabras de aliento y consejos cada vez que quise bajar los brazos y por alentarme a tomar riesgos y hacer locuras. También quiero agradecer a mi hermana que nunca me ha dado la espalda y ha estado para mí cada vez que la he necesitado. Gracias también a mi abuelita y mi tía Tina, mis fans número 1 siempre.

Gracias a mi tutor, Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto, y al Dr. Pablo Moisset, por confiar en mí y siempre plantearme nuevos desafíos que me han ayudado a crecer tanto en lo profesional como en lo personal. También quiero agradecer a la Dra. Carla Olmos, mi amiga, por sus palabras de ánimo y sus consejos para mejorar este trabajo.

Muchas gracias a mis maravillosas amigas, las que me acompañan desde séptimo básico y siempre están ahí para lo que necesite. Muchas gracias a los amigos y amigas que me regaló la universidad, a aquellos que veo casi todas las semanas, y a aquellos con los que puedo no hablar en meses pero sé que siempre estarán ahí pase lo que pase. En especial quiero agradecer a mi compañera de laboratorio durante toda la carrera, a mi compañero de risas y llantos, éxitos y fracasos y, por supuesto, a mi compañero de sufrimiento en las largas jornadas de estudio. También quiero agradecer a mis compañeras de laboratorio tanto en CENMA como en GEMA, las que me han acompañado durante todo este proceso de seminario de título, dándome ánimo en cada momento de desesperación.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

Biografía .....	ii
Dedicatoria .....	iii
Agradecimientos .....	iv
Lista de abreviaturas .....	viii
Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción .....	3
Hipótesis .....	5
Objetivos .....	7
Materiales y métodos .....	7
Desarrollo del modelo dinámico .....	7
Dinámica de biomosas .....	7
Dinámica del contaminante .....	10
Diseño experimental .....	12
Resultados .....	13
Persistencia de especies .....	14
Índice de diversidad de Shannon-Wiener .....	17
Discusión .....	21
Conclusiones .....	24
Bibliografía .....	25
Anexo .....	28

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Coeficientes estimados de modelo lineal generalizado, con persistencia de especies como variable respuesta .....16

Tabla 2. Coeficientes estimados de modelo lineal generalizado (GLM), con índice de diversidad de Shannon como variable respuesta.....19

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Dinámica de biomosas en el tiempo.....	12
Figura 2. Persistencia de especies en función del nivel de comportamiento adaptativo.....	14
Figura 3. Persistencia de especies respecto a comportamiento adaptativo.....	17

LISTA DE ABREVIATURAS

$A_i$	Cantidad total de contaminante dentro de los organismos de la especie $i$
$K_i$	Capacidad de carga de la especie $i$
$K_{TOT}$	Capacidad de carga del sistema
A	Comportamiento adaptativo
P	Concentración total de contaminante
C	Conectancia
$B_0$	Constante de saturación media
$B_i$	Densidad de biomasa de la especie $i$
$\kappa_i$	Efecto adverso del contaminante sobre tasa de crecimiento de especie $i$
$\epsilon_{j,i}$	Eficiencia de conversión de los recursos consumidos a biomasa del consumidor $j$
$f_{j,i}$	Eficiencia de ingestión
$\Pi(t)$	Entrada de contaminante al ambiente
$Fit_{i,j}$	Fitness de $i$ al consumir la especie $j$
$\overline{Fit}_i$	Fitness promedio de $i$ al consumir todas sus especies presa
H'	Índice de diversidad de Shannon-Wiener
$c_{k,i}$	Interferencia de depredación de las especies de la red sobre la especie $i$
GLM	Modelo lineal generalizado
TL	Nivel trófico
$\eta$	Parámetro que evita que la ecuación $\kappa_i$ no esté definida
$\alpha_{i,j}$	Preferencia del predador $i$ por presa $j$
Z	Razón del tamaño corporal predador-presa
$G_{i,j}$	Respuesta funcional de la especie depredadora $i$ como función de $A_j$
$F_{i,j}$	Respuesta funcional del predador $i$ al consumir a la especie presa $j$
S	Riqueza de especies
$\gamma_i$	Sensibilidad de la especie $i$ a la acumulación de contaminante
$M_c$	Tamaño corporal de las especies consumidoras
$M_p$	Tamaño corporal de los productores
$\omega_i$	Tasa de consumo de contaminante desde el medio
$\psi$	Tasa de decaimiento del contaminante
$\rho_i$	Tasa de depuración del contaminante
$y_{i,j}$	Tasa máxima de consumo de la especie $i$ cuando consume a la especie presa $j$
$r_i$	Tasa máxima de producción masa-específica
$x_i$	Tasa metabólica masa-específica de la especie $i$
M	Tiempo de máxima concentración de contaminante
h	Tipo de respuesta funcional
P	Total de contaminante liberado en un pulso
$v_i$	Velocidad de adaptación de la especie $i$
$v_i$	Velocidad de cambio de preferencia de la especie $i$

## RESUMEN

La relación entre las respuestas adaptativas de los depredadores y la estabilidad de las comunidades ha sido analizada previamente solo considerando ambientes prístinos, a pesar de que muchos sistemas ecológicos están expuestos a contaminantes, entre otras perturbaciones. Muchos contaminantes tienden a acumularse en los tejidos de los organismos, teniendo como resultado que las especies presentes en redes tróficas no solo transmiten sus efectos entre ellos mismos, sino que también transmiten los contaminantes a través de sus interacciones tróficas. En este contexto, el comportamiento adaptativo, considerado en este estudio como cambios en la preferencia de presas, puede inhibir el transporte de contaminante a través de las redes tróficas sin limitar completamente el flujo de biomasa. En este estudio se evaluó la efectividad de respuestas adaptativas de los depredadores en promover la persistencia y diversidad de especies en redes tróficas sujetas a un estrés de contaminante bioacumulable. Se utilizó un modelo de comunidades basado en el modelo bioenergético, donde se distinguieron los efectos sobre la persistencia de especies e índice de diversidad de Shannon-Wiener de la topología de la red (riqueza de especies y conectancia), la concentración de contaminante y el comportamiento adaptativo. En este trabajo se demostró que el comportamiento adaptativo promueve la diversidad de especies en comunidades sujetas a estrés de un contaminante bioacumulable, pero no promueve la persistencia de especies. Por lo tanto, las respuestas adaptativas de los depredadores tienen un rol beneficioso sobre la diversidad de especies en redes tróficas afectadas por contaminantes bioacumulables.

ABSTRACT

The relationship between the adaptive responses of predators and the stability of communities has been previously analyzed only considering pristine environments, despite the fact that many ecological systems are exposed to pollutants, among other disturbances. Many pollutants tend to accumulate in the tissues of organisms, resulting in species present in trophic webs not only transmitting their effects among themselves, but also transmitting the pollutants through their trophic interactions. In this context, adaptive behavior, considered in this study as changes in prey preference, can inhibit pollutant transport through trophic networks without completely limiting biomass flow. In this study, the effectiveness of adaptive responses of predators in promoting the persistence and diversity of species in trophic networks subjected to stress from a bioaccumulative pollutant was evaluated. A community model based on the bioenergetic model was used, where the effects of the network topology (species richness and connectivity), the pollutant concentration and the adaptive behavior over the species persistence and Shannon-Wiener diversity index were distinguished. In this work it was shown that adaptive behavior promotes species diversity in communities subject to stress from a bioaccumulative pollutant but does not promote species persistence. Therefore, the adaptive responses of predators have a beneficial role on the diversity of species in trophic webs affected by bioaccumulative pollutants.

## INTRODUCCIÓN

Los cambios adaptativos en los caracteres fenotípicos de los organismos, como su comportamiento o morfología, pueden jugar un rol clave en la estabilización de las comunidades ecológicas al ajustar la fuerza de las interacciones tróficas. Estos cambios adaptativos pueden ocurrir en respuesta al riesgo de depredación, en el caso de las presas, o en respuesta a la densidad de presas, en el caso de los depredadores, (Aránguiz-Acuña et al., 2010; Boeing & Ramcharan, 2010; Kondoh, 2007; Lind & Cresswell, 2005; van der Stap et al., 2008; Vos et al., 2004). Sin embargo, la relación entre las respuestas adaptativas y la estabilidad de las comunidades en general se ha analizado considerando ambientes prístinos (Valdovinos et al. 2010), a pesar de que muchos ecosistemas reales sufren continuas perturbaciones de diferentes tipos. Es por esto, que existe una falta de estudios sobre el rol de la plasticidad fenotípica para la mantención de la biodiversidad en ambientes perturbados.

La contaminación de origen antrópico es un tipo de perturbación ecológica, y se considera una de las mayores amenazas para la biodiversidad (Primack, 2008), ya que tiene el potencial de alterar el funcionamiento de los ecosistemas al perjudicar el desempeño ecológico de los organismos que los constituyen y la forma en que estos interactúan. Algunos de estos contaminantes antropogénicos son, por ejemplo, los pesticidas, plásticos, retardantes de fuego, metales pesados y fármacos (Rhind, 2009). Una clase especial de contaminante son los bioacumulables, los cuales se pueden desplazar largas distancias y moverse entre distintos medios, ya sean terrestres, acuáticos o aéreos (Vallero, 2005). Dentro de esta clase se encuentran los contaminantes orgánicos persistentes (POPs, por su sigla en inglés), compuestos que

por su baja solubilidad en agua se disuelven y acumulan en los tejidos de animales y plantas. La bioacumulación, entonces, se puede definir como la acumulación de contaminantes en los organismos respecto a su ambiente, es decir, corresponde al resultado neto de todos los procesos de ingreso y pérdida de contaminante hacia y fuera de los organismos (Borgå, 2013).

Las redes de interacciones tróficas entre especies en una comunidad ecológica pueden ser concebidas como un sistema de caminos para el transporte de efectos entre poblaciones que están conectadas directa o indirectamente (Garay-Narváez et al., 2013, 2014). Una de las propiedades de estas redes de interacciones tróficas entre especies, llamadas de ahora en adelante redes tróficas, es su topología, la cual es determinante en la persistencia de las redes ante perturbaciones (Gravel et al. 2011). La conectancia de las redes tróficas, en particular, ha demostrado estar directa y positivamente relacionada a la robustez de estas (Dunne et al. 2002a; MacArthur 1955). Pero, por otro lado, la riqueza de especies parece no tener un efecto significativo sobre la robustez de este tipo de redes (Dunne et al. 2002a).

Muchos de los efectos causados por la exposición a compuestos contaminantes son transmitidos a través de poblaciones y son propagados a través de la comunidad (Sherwood et al., 2002). Adicionalmente, especies insertas en redes tróficas también transmiten a través de sus interacciones de forrajeo contaminantes que pueden acumularse dentro de los tejidos de los organismos (Cabana & Rasmussen, 1994; Kelly et al., 2007; Rasmussen et al., 1990). Esto lleva a un fenómeno conocido como biomagnificación, el que consiste en un incremento de la concentración de contaminantes dentro de los organismos a medida que ocupan posiciones tróficas más

elevadas (Newman & Clements, 2007). La biomagnificación aumenta la probabilidad de extinción de especies en niveles tróficos mayores (Croteau et al., 2005; Rasmussen et al., 1990). En este contexto, la actividad de forrajeo puede ser negativa para un depredador tope cuando hay presencia de compuestos contaminantes en el sistema y estos compuestos son biomagnificados a través de las interacciones tróficas. Por otro lado, la regulación adaptativa del forrajeo basada en las ganancias y costos de la adquisición de energía puede tener efectos no esperados desde la perspectiva de la acumulación de contaminantes dentro de los tejidos corporales. En este estudio se examinó, utilizando un modelo matemático, la efectividad de las respuestas adaptativas de los consumidores, manifestadas en cambios optimizados de la preferencia de presas, en promover la persistencia y diversidad de especies en redes tróficas sujetas a estrés por la presencia de un contaminante bioacumulable, factor que no se ha analizado anteriormente en estudios que consideran comportamiento adaptativo. Por lo tanto, la principal pregunta que se abordará en este trabajo será si el efecto negativo de eventos de contaminación modifica o mantiene el efecto positivo del comportamiento adaptativo en comunidades de diversa estructura topológica.

### Hipótesis

Conociendo el efecto positivo de la conectancia (Dunne et al., 2002a) y el comportamiento adaptativo en ambientes prístinos sobre la biodiversidad (Valdovinos et al., 2010), y el efecto negativo de los contaminantes bioacumulables sobre la misma (Sherwood et al., 2002), se plantea que la exposición a contaminantes bioacumulables debilita la relación entre el comportamiento adaptativo y la conectancia con la biodiversidad de comunidades ecológicas.

Objetivos

1. Evaluar las respuestas de la biodiversidad, medidas como persistencia y diversidad de especies, a un contaminante bioacumulable, en relación con la capacidad de comportamiento adaptativo de los organismos que componen las redes de interacción ecológicas y a la topología de estas redes.
  - I. Evaluar el efecto de la exposición a un contaminante bioacumulable sobre la relación entre el comportamiento adaptativo y la estabilidad de redes tróficas.
  - II. Evaluar si la interacción entre el comportamiento adaptativo y la contaminación sobre la biodiversidad de comunidades ecológicas es dependiente de la estructura de la red (riqueza de especies y conectancia).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Desarrollo del modelo dinámico

#### *Dinámica de biomasa*

Se utilizó el modelo bioenergético de Yodzis & Innes (1992), generalizado para redes tróficas de muchas especies por Williams & Martinez (2004), en el que los cambios temporales de la densidad de biomasa  $B$  de la especie  $i$  está representado por:

$$\frac{dB_i}{dt} = B_i r_i \kappa_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i}\right) - x_i B_i + B_i \kappa_i \sum_{j=prey} x_i y_{i,j} F_{i,j} - \sum_{j=cons} \frac{B_j x_j y_{j,i} F_{j,i}}{\epsilon_{j,i} f_{j,i}} \quad (\text{eq. 1})$$

El parámetro  $r_i$  representa la tasa máxima de producción masa-específica, fijada en cero para especies consumidoras. La función  $\kappa_i$  representa el efecto adverso del contaminante sobre la tasa de crecimiento de la especie  $i$ , la cual se explica en la sección ‘Dinámica del contaminante’.

$K_i$  es la capacidad de carga de la especie  $i$ , definida como  $K_{TOT}/\text{número de productores}$  en la red trófica, donde  $K_{TOT}$  es la capacidad de carga del sistema.  $x_i$  es la tasa metabólica masa-específica de la especie  $i$ , fijada en cero para las especies productoras.  $y_{i,j}$  es la tasa máxima de consumo de la especie  $i$  cuando consume a la especie presa  $j$ .  $F_{i,j}$  es la respuesta funcional del predador  $i$  al consumir a la especie presa  $j$ .  $\epsilon_{j,i}$  es la eficiencia de conversión de los recursos consumidos a biomasa del consumidor  $j$ .  $f_{j,i}$  representa la eficiencia de ingestión.  $K_{TOT}$  y  $f_{j,i}$  fueron fijados en 5 y 1, respectivamente;  $\epsilon_{j,i}$  fue fijado en 0.45 para herbívoros y 0.85 para carnívoros (Brose et al. 2006). Los

parámetros  $r_i$ ,  $x_i$  e  $y_i$  son parámetros computados alométricamente siguiendo a Brose et al. (2006) de la siguiente manera:

$$r_i = 1 \quad (\text{eq. 2})$$

$$x_i = \frac{a_x}{a_r} \left( \frac{M_c}{M_p} \right)^{-0.25} \quad (\text{eq. 3})$$

$$y_{i,j} = \frac{a_y}{a_x} \quad (\text{eq. 4})$$

Donde  $a_x$ ,  $a_r$  y  $a_y$  fueron fijados en 0.314, 1 y 2.512 para especies invertebradas, respectivamente. Se asumió que el tamaño corporal de las especies consumidoras  $M_c$  aumenta como una potencia del nivel trófico  $TL$  (Brose et al., 2006).

$$M_c = Z^{TL} \quad (\text{eq. 5})$$

Donde la razón del tamaño corporal predador-presa  $Z$  fue fijada en  $10^2$  y el tamaño corporal de los productores  $M_p$  en 1.

La respuesta funcional del predador  $i$  al consumir a la especie presa  $j$  fue representada como:

$$F_{i,j} = \frac{\alpha_{i,j} B_j^h}{B_0^h + \sum_{k=\text{cons}} c_{k,i} B_k B_0^h + \sum_{k=\text{prey}} \alpha_{i,k} B_k^h} \quad (\text{eq. 6})$$

Donde  $\alpha_{i,j}$  es la preferencia del predador  $i$  por presa  $j$ .  $B_0$  es la constante de saturación media, fijada en 0.5. Se utilizó una respuesta funcional tipo III ( $h = 2$ ).  $c_{k,i}$  cuantifica la interferencia de depredación de las especies de la red sobre la especie  $i$  (Brose et al.,

2006), donde  $k$  e  $i$  pueden ser la misma especie o especies distintas (interferencia intra e interespecífica, respectivamente). La variable  $\alpha_{i,j}$  fue modelada como una *ecuación del replicador*:

$$\frac{d\alpha_i}{dt} = v_i \alpha_{i,j} (Fit_{i,j} - \overline{Fit}_i) \quad (\text{eq. 7})$$

Donde  $v_i$  es la velocidad de adaptación de la especie  $i$ ,  $Fit_{i,j}$  es el fitness de la especie  $i$  al consumir a la especie  $j$ , y  $\overline{Fit}_i$  es el fitness promedio de  $i$  al consumir todas sus especies presa. Como se dijo anteriormente,  $\alpha_{i,j}$  representa la preferencia de la especie  $i$  por la especie  $j$ , es decir que, si la especie  $i$  consume potencialmente a  $n$  especies, su preferencia inicial por la especie  $j$  será igual a  $1/n$ , pero este valor irá variando positivamente si el fitness  $Fit_{i,j}$  asociado a consumir dicha especie es mayor al fitness promedio  $\overline{Fit}_i$  y, negativamente, si es menor al fitness promedio. Además,  $v_i$  determina la velocidad con que se producirá ese cambio en la preferencia por la especie.

$$Fit_{i,j} = B_i \kappa_i x_i y_{i,j} F_{i,j} \quad (\text{eq. 8})$$

$$\overline{Fit}_i = \sum_{j=prey} Fit_{i,j} \quad (\text{eq. 9})$$

La ecuación asociada al fitness  $Fit_{i,j}$  corresponde al tercer término de la ecuación 1, la que modela la dinámica de biomasa de la especie  $i$ . Es importante destacar que esta ecuación incluye el efecto adverso del contaminante  $\kappa_i$ , por lo que el fitness de la especie  $i$  al consumir a una especie  $j$  considera el riesgo de preferir depredar a dicha especie. Cabe mencionar que especies con una biomasa umbral menor a  $10^{-4}$  se consideraron extintas.

*Dinámica del contaminante*

Para la cantidad total de contaminante A dentro de los organismos de la especie  $i$  se utilizó la siguiente ecuación (Garay-Narváez et al., 2013):

$$\frac{dA_i}{dt} = \omega_i C B_i + B_i \kappa_i \sum_{j=prey} x_i y_{i,j} G_{i,j} - x_i A_i - \sum_{j=cons} \frac{B_j x_j y_{j,i} G_{j,i}}{\epsilon_{j,i} f_{j,i}} - \rho_i A_i \quad (\text{eq. 10})$$

Donde los primeros dos términos corresponden a las entradas de contaminante a la especie  $i$  desde el medio y el alimento, respectivamente, y donde  $\omega_i$  es la tasa de consumo de contaminante de los organismos desde el medio (i.e. por rutas no dietarias). La función  $\kappa_i$ , correspondiente al efecto adverso del contaminante sobre la tasa de crecimiento de la especie  $i$ , se describe según la siguiente ecuación:

$$\kappa_i = 1 - \frac{A_i}{A_i + \gamma_i B_i + \eta} \quad (\text{eq. 11})$$

Donde  $\gamma_i$  corresponde a la sensibilidad de las especies a la acumulación de contaminante y el parámetro  $\eta$  evita que la ecuación no esté definida, en este trabajo  $\eta$  se fijó en 1.  $\gamma_i$  fue fijado en 10, lo que corresponde a estrés de contaminante alto (Garay-Narváez et al., 2013).

$G_{i,j}$  es la respuesta funcional de la especie depredadora  $i$  como una función de  $A_j$ , la cantidad total de contaminante acumulado dentro de la especie presa  $j$ . Los últimos tres términos describen las pérdidas de contaminante de la especie  $i$  debido a: 1) pérdidas metabólicas del contaminante acumulado, 2) depredación, y 3) excreción y egestión, respectivamente, con  $\rho_i$  definido como la tasa de depuración del contaminante (por

excreción y egestión) de la especie  $i$ . La salida de contaminante debido a pérdidas metabólicas no entra a otros compartimentos dentro de este sistema dinámico, ya que estas pérdidas implican la transformación y, por lo tanto, inactivación del contaminante, mientras que la depredación y tasa de depuración están asociadas a la salida de contaminante activo y no transformado. Los parámetros  $\omega_i$  y  $\rho_i$  (i.e., excreción más egestión) están escalados alométricamente para contaminantes orgánicos, siguiendo las ecuaciones 5,8 y 9 de Hendriks et al. (2001).

Para la cantidad de contaminante en el ambiente se utilizó la siguiente ecuación (Garay-Narváez et al., 2013):

$$\frac{dC}{dt} = \Pi(t) + \sum_i \rho_i A_i - \sum_i \omega_i C B_i - \psi C \quad (\text{eq. 12})$$

Donde  $\Pi(t)$  corresponde a la función de entrada de contaminante al ambiente, el cual ingresa como un pulso de perturbación.  $\psi$  corresponde a la tasa de decaimiento del contaminante en el ambiente debido a procesos biológicos y fisicoquímicos. El valor de  $\psi$  fue fijado en  $10^{-4}$ .

$$\Pi(t) = \frac{P}{\sqrt{\sigma\pi}} \exp\left(-\frac{(t-M)^2}{\sigma}\right) \quad (\text{eq. 13})$$

donde  $P$  es el total de contaminante que será liberado en cada pulso.  $M$  corresponde al tiempo de máxima concentración de contaminante, que se fijó en el 4000, y  $\sigma = 100$  corresponde a un parámetro de forma.

### **Diseño experimental**

Se realizaron experimentos considerando redes tróficas con distinta estructura, particularmente, con distinta riqueza de especies y conectancia. Además, se consideraron distintos niveles de comportamiento adaptativo y de concentración de contaminante. Se utilizaron riquezas de especies de 25 y 50 especies, conectancias de 0.15, 0.2 y 0.3, velocidades de adaptación en 0, 0.5 y 1, y concentraciones de contaminante de 0,  $10^2$ ,  $10^4$ ,  $10^5$  y  $10^6$ . Hubo un total de 90 tratamientos diferentes (ver Tabla A1 en Anexo para más detalles), con 10 réplicas cada uno. Además, cada réplica corresponde a un set de valores distintos, generados aleatoriamente, para los parámetros del modelo. Se consideraron como variables respuesta la persistencia de especies, medida como el cociente entre las riquezas de especies (S) final e inicial de la red, y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'). Además, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) considerando todas las variables independientes para cada variable respuesta por separado.

Cada red trófica, con su respectiva riqueza de especies y conectancia, se obtuvo utilizando el modelo de nicho (Williams & Martínez, 2000). El código computacional en que se implementó el modelo se escribió y corrió en lenguaje MATLAB, utilizando el integrador *ode45*.

RESULTADOS

Para cada una de las simulaciones realizadas se almacenó una serie temporal de la trayectoria de densidad de biomazas, bioacumulación y concentración del contaminante en el ambiente. A continuación, en la Figura 1, se muestra la trayectoria en el tiempo de las densidades de biomazas, donde se puede observar el efecto del ingreso del pulso de contaminante bioacumulable al sistema. Cabe notar que, en este tratamiento, en particular, los estados estables pre y post perturbación parecen ser iguales, lo cual no debe considerarse como una tendencia o regla para el resto de los tratamientos.

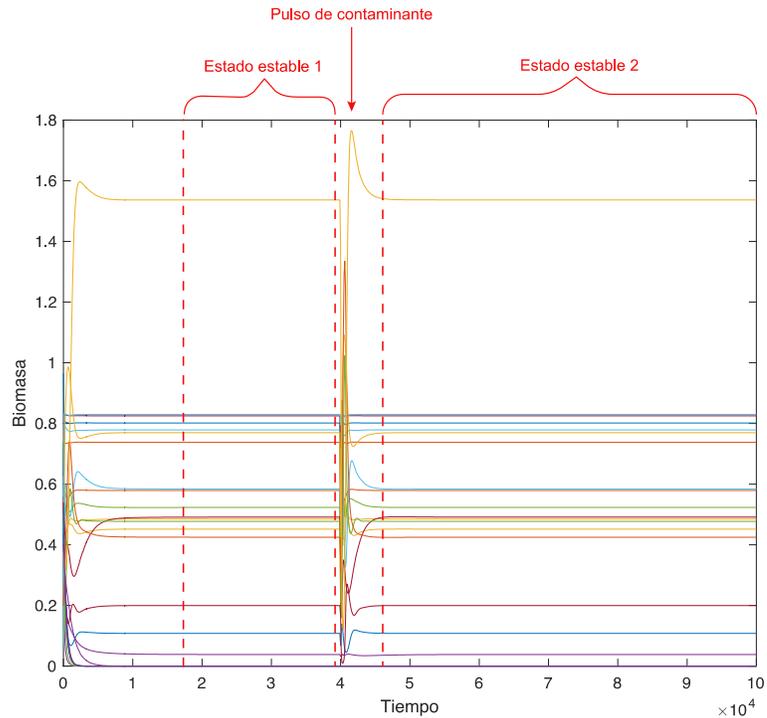


Figura 1. Dinámica de biomazas en el tiempo. Corresponde a una red de 25 especies con conectancia de 0.15, sin comportamiento adaptativo y con un pulso de contaminante de  $10^4$  (tratamiento T7).

### **Persistencia de especies**

De las simulaciones realizadas se obtuvo, para los cinco niveles de contaminante y tres de comportamiento adaptativo, que al aumentar la riqueza de especies la persistencia disminuye (Fig. 2). Respecto a la conectancia, para todos los niveles de las variables testeadas se observó que hay una relación directa entre este parámetro y la persistencia de especies (Fig. 2). Además, en todos los casos menos para riqueza de especies igual a 50 y conectancia de 0.15 (Fig 2.B), se obtuvo que la persistencia de especies disminuye al aumentar la concentración de contaminante e incrementa al aumentar el comportamiento adaptativo (Fig. 2).

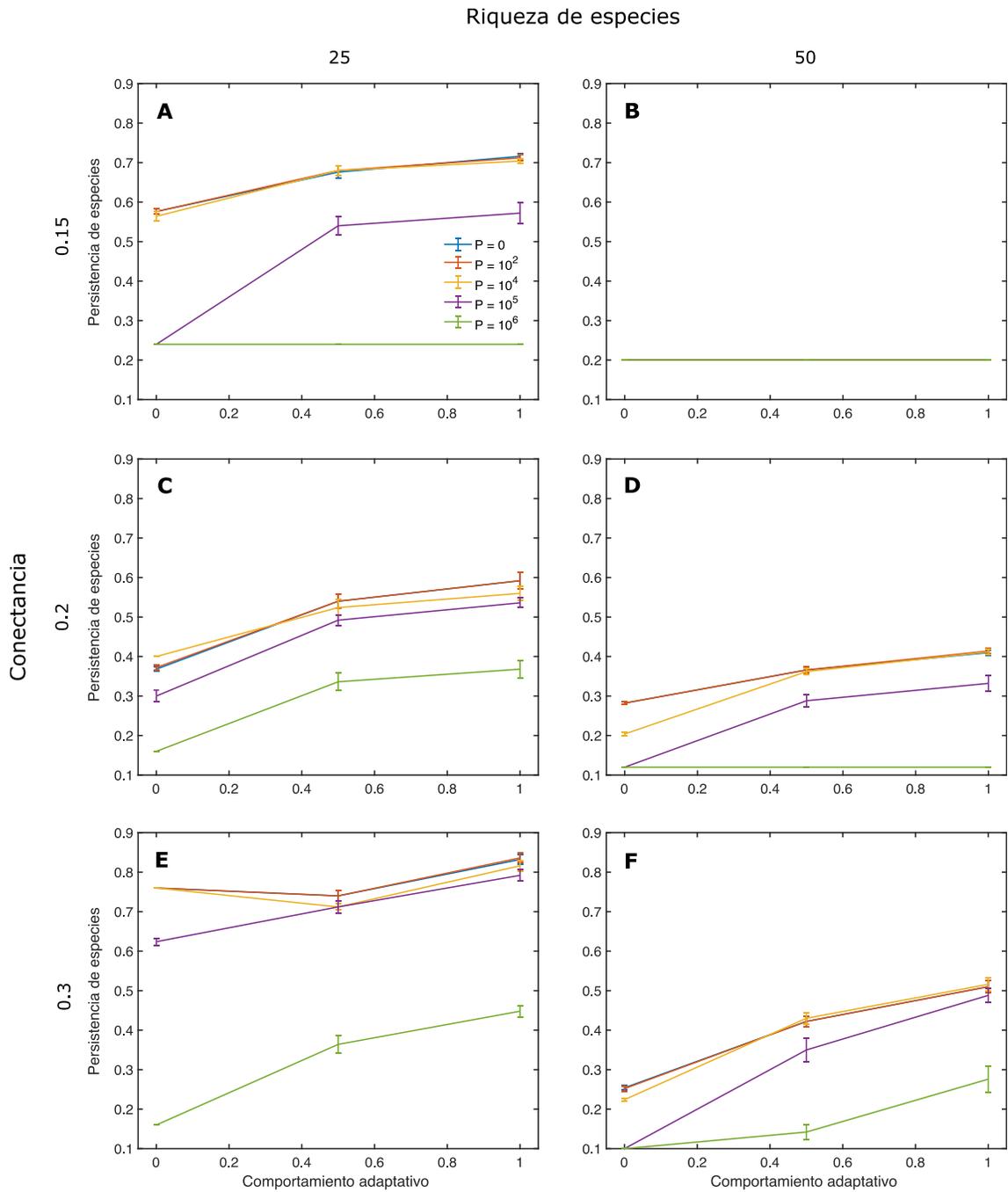


Figura 2. Persistencia de especies en función del nivel de comportamiento adaptativo. Cada color representa un nivel de concentración de contaminante. A) 25 especies y conectancia de 0.15, B) 50 especies y conectancia de 0.15, C) 25 especies y conectancia

de 0.2, D) 50 especies y conectancia de 0.2, E) 25 especies y conectancia de 0.3 y F) 50 especies y conectancia de 0.3.

Los resultados obtenidos en el GLM muestran que al aumentar la riqueza de especies (S) la persistencia de estas disminuye, mientras que al aumentar la conectancia (C) la persistencia aumenta. A pesar del efecto positivo significativo de la conectancia recién mencionado, este factor refuerza el efecto negativo de la riqueza de especies sobre la persistencia, aumentando su magnitud, como lo indica el efecto significativo negativo de la interacción SxC (Tabla 1). Al considerar la concentración de contaminante (P), que tiene un efecto negativo significativo por sí sola, disminuyendo la persistencia de especies al aumentar dicho factor, se obtuvo que la interacción entre ambos factores tiene un efecto positivo sobre la persistencia, aumentando la persistencia de especies al aumentar los factores S y P, tal y como evidencia el efecto positivo significativo de la interacción SxP (Tabla 1). En cuanto al comportamiento adaptativo (A), factor que al aumentar produce el aumento de la persistencia de especies, los resultados muestran que este refuerza el efecto negativo de la riqueza de especies, como lo indica el efecto negativo significativo de la interacción SxA (Tabla 1). Como se mencionó anteriormente, la conectancia tiene un efecto positivo significativo sobre la persistencia de especies, pero este efecto es amortiguado por el comportamiento adaptativo (CxA, Tabla 1), el cual por sí solo también produce el aumento de la persistencia de especies al aumentar su valor.

Respecto a la interacción entre la concentración de contaminante y los factores conectancia y comportamiento adaptativo, a pesar de existir un efecto significativo de cada uno de estos tres factores por sí solo, la interacción entre pares de factores

(contaminante – conectancia y contaminante – comportamiento adaptativo) no es significativa, como indican los efectos de las interacciones CxP y PxA (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficientes estimados de modelo lineal generalizado, con persistencia de especies como variable respuesta. S: riqueza de especies, C: conectancia, P: concentración de contaminante, A: comportamiento adaptativo.

	Valor estimado	Error estándar	Valor t	p-valor
S	-0.002861	0.001340	-2.135	0.03300
C	2.637	0.2354	11.20	2.489e-27
P	-4.777e-07	8.973e-08	-5.324	1.288e-07
A	0.6838	0.07879	8.680	1.887e-17
SxC	-0.04616	0.005905	-7.818	1.527e-14
SxP	1.495e-08	2.141e-09	6.985	5.598e-12
CxP	-6.198e-07	3.812e-07	-1.626	0.1044
SxA	-0.01726	0.001965	-8.782	8.232e-18
CxA	-2.397	0.3458	-6.931	8.047e-12
PxA	-8.788e-08	8.068e-08	-1.089	0.2764

### Índice de diversidad de Shannon-Wiener

Al calcular el índice de diversidad de Shannon-Wiener, se observó un efecto positivo del comportamiento adaptativo sobre esta variable en todos los casos menos para riqueza de especies igual a 50 y conectancia igual a 0.1 (Fig. 3.B). Por otro lado, se obtuvo un efecto negativo del contaminante sobre la abundancia (Fig. 3). Respecto a la riqueza de especies y la conectancia, se encontró un efecto positivo de estas variables sobre la abundancia (Fig. 3).

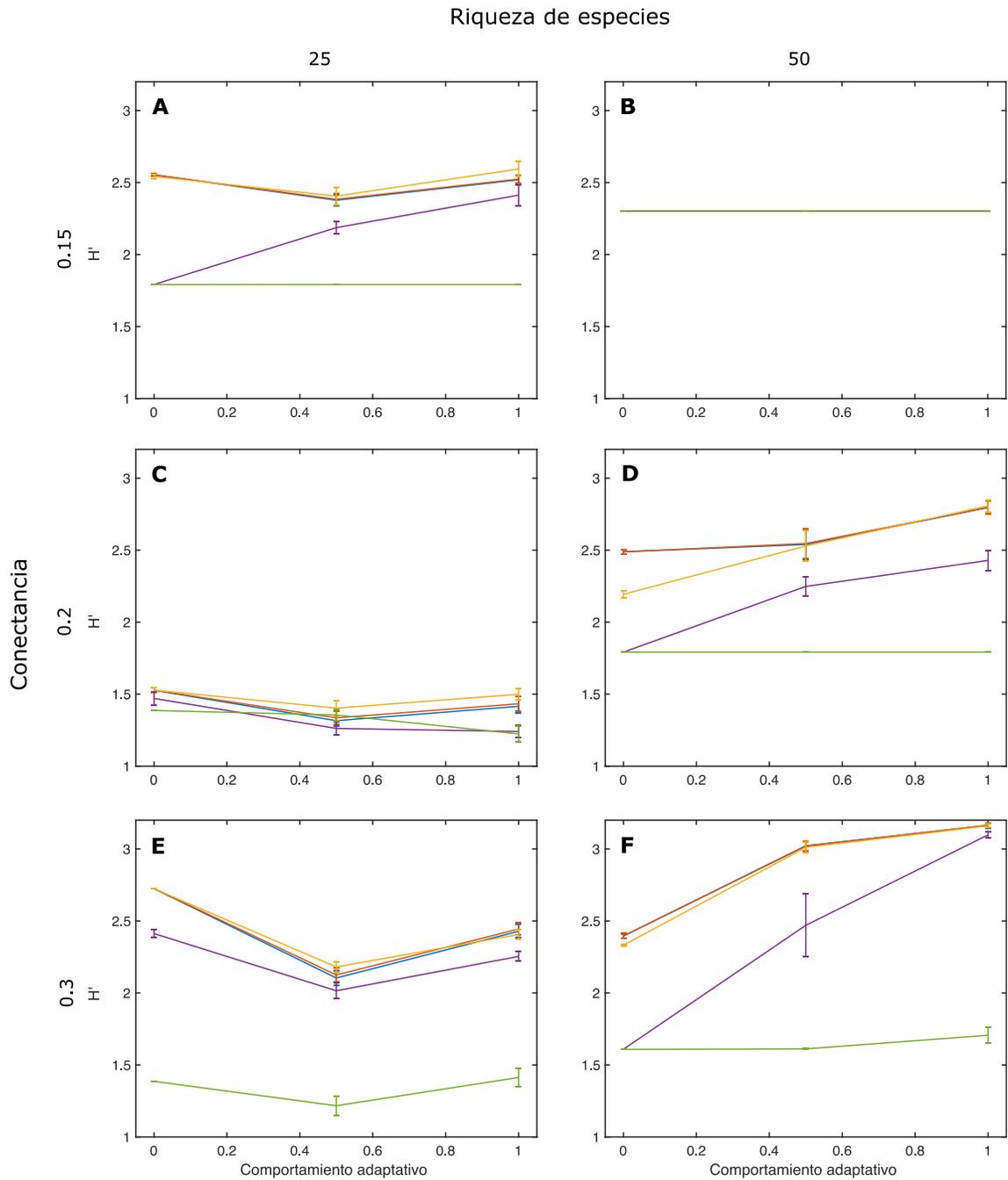


Figura 3. Índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) respecto a comportamiento adaptativo, cada color representa un nivel de concentración de contaminante. A) 25 especies y conectancia de 0.15, B) 50 especies y conectancia de 0.15, C) 25 especies y

conectancia de 0.2, D) 50 especies y conectancia de 0.2, E) 25 especies y conectancia de 0.3 y F) 50 especies y conectancia de 0.3.

Al realizar el GLM para el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), se encontró que al aumentar la riqueza de especies la persistencia aumenta, pero que al considerar la interacción entre este factor y la conectancia, que también aumenta  $H'$  al aumentar su valor, el efecto de la riqueza de especies sobre  $H'$  disminuye, como lo indica el efecto significativo negativo de la interacción  $S \times C$  (Tabla 2). El contaminante, que disminuye  $H'$  al aumentar su concentración, tiene un efecto amortiguador sobre la riqueza de especies, disminuyendo el efecto positivo de la riqueza de especies sobre  $H'$ , como lo indica el efecto significativo positivo, pero menor, de la interacción  $S \times P$  respecto a la de  $S$  por sí sola (Tabla 2). Por otro lado, al considerar el comportamiento adaptativo, que tiene un efecto significativo positivo sobre  $H'$ , el efecto de la riqueza de especies es amortiguado por este factor, disminuyendo  $H'$  al aumentar el valor de ambos factores. Lo anterior queda en evidencia en el efecto significativo negativo de la interacción  $S \times A$  (Tabla 2).

Como se mencionó anteriormente, el comportamiento adaptativo tiene un efecto significativo positivo sobre  $H'$ , es decir, al aumentar el valor de este factor aumenta  $H'$ . De igual manera, al aumentar la conectancia aumenta  $H'$ . Pero al considerar la interacción de ambos factores, la conectancia actúa como amortiguador del efecto sobre la  $H'$ , disminuyendo el valor de esta variable al aumentar el valor del comportamiento adaptativo y la conectancia, como indica el efecto significativo negativo de la interacción  $C \times A$  (Tabla 2). En cuanto al efecto de la concentración de contaminante sobre el comportamiento adaptativo, el primer factor actúa como amortiguador del segundo,

disminuyendo la magnitud de su efecto sobre H', tal y como evidencia el efecto significativo positivo de la interacción PxA (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes estimados de modelo lineal generalizado (GLM), con índice de diversidad de Shannon como variable respuesta. S: riqueza de especies, C: conectancia, P: concentración de contaminante, A: comportamiento adaptativo.

	Valor estimado	Error estándar	Valor t	p-valor
S	0.02170	0.005914	3.668	0.0002589
C	3.950	1.039	3.802	0.0001536
P	-9.062e-07	3.960e-07	-2.288	0.02236
CA	1.277	0.3477	3.645	0.0002827
SxC	-0.07076	0.02606	-2.175	0.006752
SxP	3.854e-08	9.449e-09	4.078	4.944e-05
CxP	2.251e-07	1.683e-06	0.1338	0.8936
SxA	-0.03899	0.008672	-4.496	7.850e-06
CxA	-8.818	1.526	-5.779	1.044e-08
PxA	7.761e-07	3.561e-07	2.180	0.02955

## DISCUSIÓN

Este estudio constituye un aporte al entendimiento del efecto de los contaminantes bioacumulables sobre los ecosistemas, ya que considera una característica de las especies que no se había analizado anteriormente en el estudio de ambientes perturbados: el comportamiento adaptativo de los depredadores. Al considerar dicha variable en el modelo matemático de la dinámica de biomasa de las especies, se reafirmó que existe un efecto positivo del comportamiento adaptativo sobre la estabilidad de la red, pero que este efecto se ve amortiguado en presencia de contaminantes bioacumulables en el ambiente.

El conjunto de resultados obtenidos confirman que el comportamiento adaptativo tiene un efecto positivo sobre la persistencia y diversidad de especies, lo cual respalda los resultados obtenidos en estudios anteriores realizados en el mismo ámbito (Valdovinos et al., 2010). Sin embargo, este efecto positivo se ve mermado al agregar un contaminante bioacumulable al ambiente, reduciéndose dicho efecto positivo al aumentar la concentración de contaminante, por lo que existe una interacción entre ambas variables: comportamiento adaptativo y concentración de contaminante. En particular, los análisis realizados utilizando el índice de diversidad de Shannon-Wiener como variable respuesta confirmaron dicha relación, encontrándose que la interacción del comportamiento adaptativo y la concentración de contaminante tiene un efecto positivo significativo sobre la diversidad de especies, pero menor al efecto del comportamiento adaptativo por sí solo. Por lo tanto, el comportamiento adaptativo, como respuesta fenotípica a la contaminación, representa un mecanismo significativo para preservar la diversidad de especies y, por ende, la estabilidad, en redes tróficas (Kahmen

et al. 2005). Por el contrario, el análisis que implica a la persistencia de especies no muestra una interacción significativa entre ambas variables, lo cual podría deberse a las limitaciones del estudio, que se explican más adelante en esta sección.

Estudios anteriores han encontrado que no existe un efecto significativo de la riqueza de especies sobre la robustez de las redes tróficas (Dunne et al., 2002a). No obstante, en los presentes resultados se puede observar que la riqueza de especies tiene un efecto negativo sobre la persistencia de especies y un efecto positivo sobre la diversidad, debiéndose este último efecto a una homogenización de la distribución de abundancias, lo que aumenta el valor del índice de diversidad de Shannon-Wiener y, por ende, la diversidad de especies, que en consecuencia aumenta la estabilidad de la red. Por otro lado, al considerar el efecto de la interacción entre los factores riqueza de especies y concentración de contaminante, esta es significativa positiva para ambas variables respuestas, lo cual indica que en ambientes contaminados la riqueza de especies juega un papel importante sobre la estabilidad de las comunidades ecológicas (Gravel et al. 2011). Adicionalmente, se encontró un efecto positivo de la conectancia tanto sobre la persistencia como la diversidad de especies, lo cual respalda estudios anteriores realizados con redes tróficas empíricas (Dunne et al., 2002a; O'Gorman et al. 2010) y teóricas (Gravel et al. 2011) como sistema de estudio.

Un caso particular dentro de los tratamientos realizados fue el de las redes con 50 especies y conectancia de 0.15, donde se observó el mismo resultado para todos los niveles de comportamiento adaptativo y concentración de contaminante. Este resultado se debe a que una alta riqueza de especies y baja conectancia se traducen en una menor persistencia de especies, lo cual indica un efecto amortiguador de esta combinación de

parámetros sobre el efecto positivo del comportamiento adaptativo y el efecto negativo de la concentración de contaminante. En cuanto a la diversidad de especies, se puede plantear la misma explicación que para la persistencia de especies: esta combinación de parámetros actúa como amortiguador del efecto del comportamiento adaptativo y la concentración de contaminante.

Un posible efecto limitante en este estudio es el número de niveles de riqueza de especies analizado, por lo cual una continuación de este debería considerar redes tróficas de mayor tamaño, para así acercarse más al rango de riqueza de especies encontrado en la naturaleza, que puede superar muchas veces las 150 especies (Dunne et al., 2002b; Havens 1992). Además, en futuros estudios debería tenerse en cuenta los costos de la plasticidad conductual, considerada en el presente estudio como cambios en la preferencia de presas, como una variable del modelo; ya que este podría ser un factor significativo en el rol del comportamiento adaptativo sobre la persistencia y diversidad de especies.

Con los resultados obtenidos, este estudio significa un avance en el entendimiento de ecosistemas perturbados y contribuye al marco teórico necesario para la generación de soluciones a las problemáticas medioambientales asociadas a la contaminación y otros tipos de perturbaciones antrópicas.

## CONCLUSIONES

En este estudio se encontró un efecto positivo tanto de la conectancia como del comportamiento adaptativo sobre la estabilidad de las comunidades ecológicas, y un efecto negativo de los contaminantes bioacumulables sobre las mismas. Además, se obtuvieron resultados que sugieren que al exponerse la red trófica a un contaminante bioacumulable, este factor actúa como un amortiguador del efecto positivo señalado anteriormente para el comportamiento adaptativo y que, además, la presencia de un contaminante bioacumulable convierte a la riqueza de especies en un factor significativo positivo en la estabilidad de las comunidades. Mientras que no existiría un efecto del contaminante sobre la relación entre la conectancia y la estabilidad de la red.

REFERENCIAS

- Aránguiz-Acuña, A., Ramos-Jiliberto, R., Sarma, N., Sarma, S. S. S., Bustamante, R. O., & Toledo, V. (2010). Benefits, costs and reactivity of inducible defences: An experimental test with rotifers: Reactivity of inducible defences in rotifers. *Freshwater Biology*, *55*(10), 2114–2122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02471.x>
- Boeing, W. J., & Ramcharan, C. W. (2010). Inducible defences are a stabilizing factor for predator and prey populations: A field experiment: *Inducible defences are stabilizing*. *Freshwater Biology*, *55*(11), 2332–2338. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02446.x>
- Borgå, K. (2013). Ecotoxicology: Bioaccumulation. En *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (p. B978012409548900765X). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.00765-X>
- Brose, U., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, *9*(11), 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00978.x>
- Cabana, G., & Rasmussen, J. B. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, *372*(6503), 255–257. <https://doi.org/10.1038/372255a0>
- Croteau, M.-N., Luoma, S. N., & Stewart, A. R. (2005). Trophic transfer of metals along freshwater food webs: Evidence of cadmium biomagnification in nature. *Limnology and Oceanography*, *50*(5), 1511–1519. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.5.1511>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002a). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, *5*(4), 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002b). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(20), 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Garay-Narváez, L., Arim, M., Flores, J. D., & Ramos-Jiliberto, R. (2013). The more polluted the environment, the more important biodiversity is for food web stability. *Oikos*, *122*(8), 1247–1253. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00218.x>
- Garay-Narváez, L., Flores, J. D., Arim, M., & Ramos-Jiliberto, R. (2014). Food web modularity and biodiversity promote species persistence in polluted environments. *Oikos*, *123*(5), 583–588. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00764.x>
- Gravel, D., Canard, E., Guichard, F., & Mouquet, N. (2011). Persistence Increases with Diversity and Connectance in Trophic Metacommunities. *PLoS ONE*, *6*(5), e19374. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019374>

Havens, K. (1992). Scale and structure in natural food webs. *Science*, 257(5073), 1107–1109. <https://doi.org/10.1126/science.257.5073.1107>

Hendriks, A. J., van der Linde, A., Cornelissen, G., & Sijm, D. T. H. M. (2001). The power of size. 1. Rate constants and equilibrium ratios for accumulation of organic substances related to octanol-water partition ratio and species weight. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 20(7), 1399–1420. <https://doi.org/10.1002/etc.5620200703>

Kahmen, A., Perner, J., & Buchmann, N. (2005). Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. *Functional Ecology*, 19(4), 594–601. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01001.x>

Kelly, B. C., Ikonou, M. G., Blair, J. D., Morin, A. E., & Gobas, F. A. P. C. (2007). Food Web-Specific Biomagnification of Persistent Organic Pollutants. *Science*, 317(5835), 236–239. <https://doi.org/10.1126/science.1138275>

Kondoh, M. (2007). Anti-predator defence and the complexity–stability relationship of food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1618), 1617–1624. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0335>

Lind, J., & Cresswell, W. (2005). Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16(5), 945–956. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari075>

MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3), 533. <https://doi.org/10.2307/1929601>

Newman, M. C., & Clements, W. H. (2007). *Ecotoxicology: A Comprehensive Treatment* (1st Edition). CRC Press.

O’Gorman, E. J., Jacob, U., Jonsson, T., & Emmerson, M. C. (2010). Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 682–692. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01658.x>

Primack, Richard B. (2008). *A Primer of Conservation Biology* (2nd ed.). Sinauer Associates.

Rasmussen, J. B., Rowan, D. J., Lean, D. R. S., & Carey, J. H. (1990). Food chain structure in Ontario Lakes determines PCB levels in Lake Trout (*Salvelinus namaycush*) and Other Pelagic Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(10), 2030–2038. <https://doi.org/10.1139/f90-227>

Rhind, S. M. (2009). Anthropogenic pollutants: A threat to ecosystem sustainability? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1534), 3391–3401. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0122>

Sherwood, G. D., Kovacs, J., Hontela, A., & Rasmussen, J. B. (2002). Simplified food webs lead to energetic bottlenecks in polluted lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(1), 1–5. <https://doi.org/10.1139/f01-213>

Valdovinos, F. S., Ramos-Jiliberto, R., Garay-Narváez, L., Urbani, P., & Dunne, J. A. (2010). Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs: Adaptive behaviour in food webs. *Ecology Letters*, 13(12), 1546–1559. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01535.x>

Vallero, Daniel A. (2005). Persistent, bioaccumulative, and toxic pollutants. *AccessScience, McGraw-Hill Education*. <https://doi.org/10.1036/1097-8542.YB050300>

van der Stap, I., Vos, M., Tollrian, R., & Mooij, W. M. (2008). Inducible defenses, competition and shared predation in planktonic food chains. *Oecologia*, 157(4), 697–705. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1111-1>

Vos, M., Kooi, B. W., DeAngelis, D. L., & Mooij, W. M. (2004). Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos*, 105(3), 471–480. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12930.x>

Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2004). Stabilization of chaotic and non-permanent food-web dynamics. *The European Physical Journal B - Condensed Matter*, 38(2), 297–303. <https://doi.org/10.1140/epjb/e2004-00122-1>

Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist*, 139(6), 1151–1175. <https://doi.org/10.1086/285380>

ANEXO

Tabla A1. Tratamientos considerados en este estudio. Cada tratamiento considera 10 réplicas.

Tratamiento	Riqueza de especies (S)	Conectividad (C)	Contaminante (P)	Comportamiento adaptativo (CA)
T1	25	0.15	0	0
T2	25	0.15	0	0.5
T3	25	0.15	0	1
T4	25	0.15	10 <sup>2</sup>	0
T5	25	0.15	10 <sup>2</sup>	0.5
T6	25	0.15	10 <sup>2</sup>	1
T7	25	0.15	10 <sup>4</sup>	0
T8	25	0.15	10 <sup>4</sup>	0.5
T9	25	0.15	10 <sup>4</sup>	1
T10	25	0.15	10 <sup>5</sup>	0
T11	25	0.15	10 <sup>5</sup>	0.5
T12	25	0.15	10 <sup>5</sup>	1
T13	25	0.15	10 <sup>6</sup>	0
T14	25	0.15	10 <sup>6</sup>	0.5
T15	25	0.15	10 <sup>6</sup>	1
T16	25	0.2	0	0
T17	25	0.2	0	0.5
T18	25	0.2	0	1
T19	25	0.2	10 <sup>2</sup>	0
T20	25	0.2	10 <sup>2</sup>	0.5
T21	25	0.2	10 <sup>2</sup>	1
T22	25	0.2	10 <sup>4</sup>	0
T23	25	0.2	10 <sup>4</sup>	0.5
T24	25	0.2	10 <sup>4</sup>	1
T25	25	0.2	10 <sup>5</sup>	0
T26	25	0.2	10 <sup>5</sup>	0.5
T27	25	0.2	10 <sup>5</sup>	1
T28	25	0.2	10 <sup>6</sup>	0
T29	25	0.2	10 <sup>6</sup>	0.5
T30	25	0.2	10 <sup>6</sup>	1

T31	25	0.3	0	0
T32	25	0.3	0	0.5
T33	25	0.3	0	1
T34	25	0.3	$10^2$	0
T35	25	0.3	$10^2$	0.5
T36	25	0.3	$10^2$	1
T37	25	0.3	$10^4$	0
T38	25	0.3	$10^4$	0.5
T39	25	0.3	$10^4$	1
T40	25	0.3	$10^5$	0
T41	25	0.3	$10^5$	0.5
T42	25	0.3	$10^5$	1
T43	25	0.3	$10^6$	0
T44	25	0.3	$10^6$	0.5
T45	25	0.3	$10^6$	1
T46	50	0.15	0	0
T47	50	0.15	0	0.5
T48	50	0.15	0	1
T49	50	0.15	$10^2$	0
T50	50	0.15	$10^2$	0.5
T51	50	0.15	$10^2$	1
T52	50	0.15	$10^4$	0
T53	50	0.15	$10^4$	0.5
T54	50	0.15	$10^4$	1
T55	50	0.15	$10^5$	0
T56	50	0.15	$10^5$	0.5
T57	50	0.15	$10^5$	1
T58	50	0.15	$10^6$	0
T59	50	0.15	$10^6$	0.5
T60	50	0.15	$10^6$	1
T61	50	0.2	0	0
T62	50	0.2	0	0.5
T63	50	0.2	0	1
T64	50	0.2	$10^2$	0
T65	50	0.2	$10^2$	0.5
T66	50	0.2	$10^2$	1
T67	50	0.2	$10^4$	0
T68	50	0.2	$10^4$	0.5

T69	50	0.2	$10^4$	1
T70	50	0.2	$10^5$	0
T71	50	0.2	$10^5$	0.5
T72	50	0.2	$10^5$	1
T73	50	0.2	$10^6$	0
T74	50	0.2	$10^6$	0.5
T75	50	0.2	$10^6$	1
T76	50	0.3	0	0
T77	50	0.3	0	0.5
T78	50	0.3	0	1
T79	50	0.3	$10^2$	0
T80	50	0.3	$10^2$	0.5
T81	50	0.3	$10^2$	1
T82	50	0.3	$10^4$	0
T83	50	0.3	$10^4$	0.5
T84	50	0.3	$10^4$	1
T85	50	0.3	$10^5$	0
T86	50	0.3	$10^5$	0.5
T87	50	0.3	$10^5$	1
T88	50	0.3	$10^6$	0
T89	50	0.3	$10^6$	0.5
T90	50	0.3	$10^6$	1

---