

UCH-FC  
DOC-EBE  
U728  
C.1

**El rol de la dormancia en la  
estabilidad las redes tróficas**

Tesis  
Entregada  
A La Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De

**Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y  
Biología Evolutiva**

Facultad De Ciencias

Por

**Pasquinell Yuval Urbani Reininger**

Enero, 2017

Director de Tesis: Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto  
Co-director de Tesis: Dr. Pablo Moisset de Espanés

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

**Pasquinell Yuval Urbani Reininger**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 25 de enero del año 2016.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto

Co-Director de Tesis

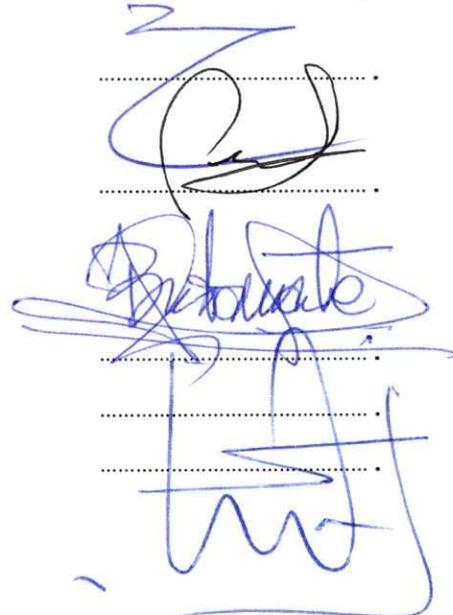
Dr. Pablo Moisset de Espanés

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Mauricio Canals

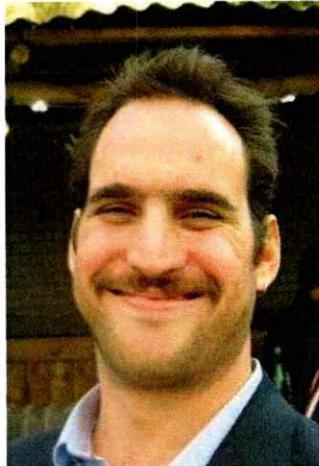
Dr. Pablo Marquet



Handwritten signatures in blue ink over dotted lines, corresponding to the names listed on the left. The signatures are: 1. Rodrigo Ramos Jiliberto, 2. Pablo Moisset de Espanés, 3. Ramiro Bustamante, 4. Mauricio Canals, 5. Pablo Marquet.

*A todos mis seres queridos*

## BIOGRAFÍA



Pasquín Urbani es Licenciado en Ciencias con mención en Física de la Universidad de Chile. El 2011 ingresó al Programa de Doctorado en Ciencias mención Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile, con el apoyo de la Beca CONICYT para estudios de postgrado. Durante el doctorado logró publicar 5 manuscritos sobre ecología teórica en revistas ISI. El interés que ha dirigido sus labores académicas ha sido la ecología de redes tróficas y en especial el comportamiento adaptativo y la dormancia de especies, aplicadas en ese contexto.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis tutores, Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto y Dr. Pablo Moisset de Espanés, por guiarme con dedicación y esfuerzo por este proceso. A los miembros de la comisión Dr. Ramiro Bustamante, Dr. Mauricio Canals y Dr. Pablo Marquet, quienes aportaron útiles comentarios sobre el manuscrito.

Al Centro Nacional del Medio Ambiente (CENMA) por facilitar la infraestructura que me hospedó durante largas horas de trabajo. Además agradezco a cada uno de mis compañeros de laboratorio por brindarme un ambiente de amistad y de intensas discusiones científicas. En particular agradezco a la Dra. Leslie Garay Narváez por sus valiosos aportes intelectuales, Valentina Escanilla por su compañerismo durante largos años, Fernanda Valdovinos por su entusiasmo y Mauricio Franco por sus aportes interdisciplinarios. También agradezco al Dr. Diego Vázquez por todas las nutritivas discusiones que tuvimos.

A mis queridos amigos que caminaron conmigo durante todo este proceso.

A mi familia por estar siempre apoyándome en los mejores y peores momentos, sin importar la distancia ni el horario.

Por último agradezco a Alfonsina López por ser mi compañera de vida y estar siempre entregándolo todo.

Esta tesis fue realizada con el apoyo de las becas CONICYT para estudios de postgrado.

## Resumen

La dormancia es un proceso presente en el ciclo de vida de muchos organismos, consistente en el retardo del desarrollo, caracterizado por la supresión temporal de las actividades metabólicas en alguna fase de su ciclo de vida. Se ha observado que la dormancia permitiría la persistencia de poblaciones locales gracias al efecto de almacenamiento de los estados en dormancia, y de persistencia regional por la facilitación de la dispersión. Sin embargo, a pesar de todos los avances realizados para comprender la significación funcional de la dormancia, este fenómeno no ha sido explorado desde una perspectiva de redes tróficas. Dada la alta ocurrencia de especies que presentan dormancia (DSp, por sus siglas en inglés para "Dormant Species") en la naturaleza, conocer en profundidad el efecto que estas especies pueden ejercer sobre la dinámica de la comunidad promovería un avance conceptual importante en nuestro conocimiento de la estructura y dinámica de los sistemas naturales. En el presente estudio se pretende analizar el efecto de la frecuencia de ocurrencia dentro de las comunidades y de las propiedades locales de las DSp sobre la dinámica y estabilidad de redes tróficas, así como el rol modulador que la estructura de la red ejerce sobre tal efecto. Los objetivos específicos de este estudio son: 1) Evaluar el efecto de la fracción de DSp en la red sobre la

persistencia de especies en redes tróficas, 2) evaluar el efecto de la fracción de DSp en la red sobre la relación entre conectancia y persistencia de especies en redes tróficas, 3) evaluar el efecto de la importancia topológica de las DSp sobre la persistencia de especies en redes tróficas y 4) evaluar comparativamente el efecto de diferentes mecanismos de inducción y terminación de dormancia sobre la persistencia de las especies de la red. Se encuentra que a) La dormancia promueve la persistencia de especies en ambientes perturbados, b) una elevada fracción de DSp en la red invierte la relación complejidad-estabilidad, c) la ubicación de las DSp en la arquitectura de la red tiene efectos sobre la persistencia de especies y en específico tiene efectos sobre la persistencia de especies que no presentan dormancia y d) los mecanismos de inducción y terminación de la dormancia tienen efectos significativos sobre la persistencia de especies.

## ÍNDICE DE MATERIAS

1. Introducción General.....	1
1.1. El fenómeno de la dormancia en la naturaleza .....	1
1.2. Historia natural de la dormancia.....	2
1.3. Dormancia en sistemas multiespecíficos.....	5
1.4. Interacciones tróficas y estabilidad de las comunidades .....	7
2. La dormancia como factor modulador de la relación complejidad-estabilidad .....	12
2.1. Introducción.....	12
2.2. Métodos.....	14
Diseño estadístico .....	15
2.3. Resultados .....	17
2.4. Discusión.....	24
3. Influencia de los atributos topológicos de las especies que presentan dormancia en la estabilidad comunitaria.....	28
3.1. Introducción.....	28
3.2. Métodos.....	30
Diseño Estadístico .....	33
3.3. Resultados .....	35
3.4. Discusión.....	39
4. Modos de activación/desactivación de la dormancia y sus consecuencias sobre la estabilidad de redes tróficas.....	44
4.1. Introducción.....	44
4.2. Métodos.....	46
Diseño estadístico .....	48
4.3. Resultados .....	50
4.4. Discusión.....	52
5. Discusión General.....	56
6. Apéndice.....	60
6.1. Construcción de las redes.....	61
6.2. Asignación de masas corporales.....	61

6.3. Modelo dinámico .....	61
6.4. Parametrización alométrica .....	62
6.5. Inclusión de los estados de dormancia.....	63
6.6. Inducción a la dormancia.....	67
6.7. Terminación de la dormancia .....	68
6.8. Edad de latencia.....	70
6.9. Costo en crecimiento por condiciones de invierno. ....	70
6.10. Parámetros relacionados con los estados dormantes.....	71
6.11. Simulación.....	72
6.12. Fracción de DSp (fDsp) .....	72
6.13. Variables respuesta: medidas de estabilidad .....	73
6.14. Variables intermedias de los modelos estadísticos: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz.....	73
6.15. Métodos numéricos .....	76
7. Referencias.....	77

## 1. Introducción General

### 1.1. El fenómeno de la dormancia en la naturaleza

La dormancia es un proceso presente en el ciclo de vida de muchos organismos, consistente en el retardo del desarrollo, caracterizado por la supresión temporal de las actividades metabólicas en alguna fase de su ciclo de vida. Se sabe que permite a las poblaciones enfrentar condiciones adversas tales como baja calidad de recursos, presencia de depredadores y competidores, así como condiciones climáticas desfavorables (Tauber *et al.* 1986, Danks 1987, Košťál 2006). Gracias a que la dormancia permite la persistencia de una población en condiciones desfavorables (e.g. aridez, bajas temperaturas, falta de alimento, etc.), las especies que presentan dormancia (DSp) están capacitadas para explotar recursos fluctuantes y tolerar condiciones temporalmente desfavorables. Es por esto que es común encontrar DSp en todos los tipos de ecosistemas y en una amplia variedad de taxa, desde bacterias hasta vertebrados. Por ejemplo, en ambientes terrestres, numerosas especies de plantas presentan semillas con dormancia, en que la germinación es retrasada incluso cuando las condiciones ambientales son permisivas para la germinación (Hartmann *et al.* 2002). En ambientes acuáticos en particular, la dormancia es un proceso generalizado en especies de zooplancton perteneciente a grupos numéricamente dominantes, como Rotifera (Stelzer and Snell 2003), Cladocera (Slusarczyk 1995; Zadereev and Gubanov 1996), Copepoda (Ban and Minoda 1994), Nemátoda (Sommerville

and Davey 2002, McSorley 2003), anélidos (Lee 1985) y en varios grupos de crustáceos (Brendonck 1996, Clegg 2001). Fuera de ambientes acuáticos, también es posible encontrar la dormancia en la mayoría de las familias de Lepidóptera (Powell 1986) e Himenóptera (Krunic and Hinks 1972, Parker and Tepedino 1982, Kemp and Bosch 2001), así como en copépodos y otros organismos planctónicos marinos (Hirche 1996, Wishner *et al.* 2000, Tittensor *et al.* 2003, Shimada and Egami 1985), entre otros grupos. A pesar de que la dormancia es un fenómeno ampliamente estudiado, aún no hay estimaciones de qué porcentaje de especies podrían presentar este mecanismo. Por otro lado tampoco se logró encontrar documentación que indicara que la dormancia es más común en niveles tróficos o con mayor presencia en ciertos taxa, sin embargo gran parte de las investigaciones sobre dormancia se realizan en fitoplancton y zooplancton.

## 1.2. Historia natural de la dormancia

El estado de interrupción del desarrollo puede clasificarse, según la movilidad de los organismos que lo presentan, en móviles e inmóviles. Algunos ejemplos de estados inmóviles son embriones diapáusicos descritos en cladóceros (Dodson and Frey 2001, Ebert 2005), capullos maduros de larva, prepupas y pupas descritos en mosquitos y lepidópteras (Spielman and D' Antonio 2001, Gullan and Cranston 2004), los cuales no ingieren alimento y se mantienen en un profundo estado de supresión del metabolismo. Algunos ejemplos de estados móviles son larvas de vida libre y estados activos, descritos en moluscos

(Kemp and Hadfield 1985), los cuales presentan un menor grado de supresión del metabolismo (Košťál 2006). Los estímulos inductores de la dormancia pueden ser percibidos durante un periodo específico del desarrollo del organismo, el cual es determinado genéticamente en cada individuo. Los factores responsables de la inducción a la dormancia son variados y ampliamente discutidos. Ejemplos de dichos estímulos son químicos exudados por conespecíficos y enemigos naturales (Elgmork 1980, Ban and Minoda 1994, Slusarczyk 1995, Zadereev and Gubanov 1996, Stelzer and Snell 2003) y factores abióticos como temperatura, fotoperiodo y aridez (Danks 1987, Braby and Jones 1995, Aluja *et al.* 1998). La fase de terminación de la dormancia (FTD) puede ser desencadenada de forma espontánea o inducida. La terminación (supuestamente) espontánea del estado de dormancia ha sido observada numerosas veces en insectos (Gomi and Takeda 1992, Veerman 1994, Musolin and Saulich 1996), rotíferos (Gilbert and Schröden 2004) y ciliados (Müller 2002). Sin embargo, en especies como *Trichiocampus populi* y *Chymomyza costata* se ha descrito que la baja temperatura estrictamente promueve la FTD (Tanno 1970, Košťál *et al.* 2000). Por otro lado, en rotíferos zooplanctónicos y crustáceos se han descrito otros factores desencadenantes como el aumento de la temperatura, de la concentración de oxígeno y la exposición a la luz (Ricci 2001, Gyllström and Hansson 2004). Una vez ocurrida la FTD se reanuda el desarrollo normal. Se ha observado que la inversión de recursos en la producción de estados de dormancia genera costos de *fitness* en rasgos como fecundidad y sobrevivencia

(Bradshaw and Holzapfel 1996, Kroon and Veendendaal 1998, Baskin and Baskin 1972, Sadakiyo and Ishihara 2012).

Las DSp presentan una amplia variedad en la estructura de sus ciclos de vida. Por ejemplo, en la dormancia embriónica (generalizada en muchas especies de animales acuáticos), las hembras partenogénicas tras ser estimuladas por factores abióticos y/o demográficos generan hembras y machos haploides que vía reproducción sexual generan huevos de resistencia diploides que permanecen en dormancia por un periodo variable tiempo, hasta que eclosionan en una hembra partenogénica (Hairston and Kearns 2002, Brendock and De Meester 2003). Para el alcance de este trabajo, el ciclo de vida complejo de una especie que presenta dormancia puede reducirse a una representación mínima de dos estados: un estado activo (capaz de autorreproducirse) y que dadas las condiciones apropiadas puede generar organismos dormantes y, por otro lado, un estado en dormancia generado por organismos activos. En la Figura 1 se describe el ciclo de vida de un rotífero que presenta dormancia embriónica y, en la parte inferior, su representación reducida. La hembra partenogénica (A, verde) se representa como el estado activo y el huevo de resistencia (D, amarillo) como estado en dormancia. Las transiciones fundamentales en este esquema reducido son: i) generación de individuos activos a partir de individuos activos, ii) generación de individuos en dormancia a partir de individuos activos; transición de estado a la cual llamaremos "inducción a la dormancia" (ID) y iii) generación

de individuos activos a partir de individuos en dormancia, transición de estado a la que llamaremos "terminación de la dormancia" (TD).

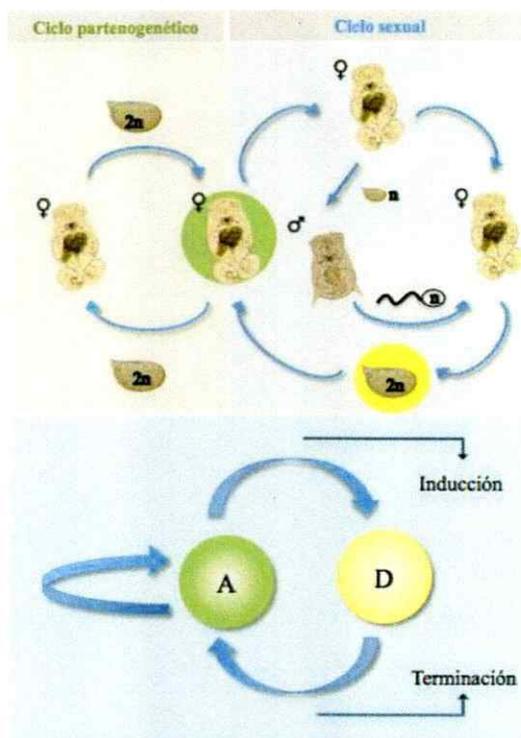


Figura 1. Ciclo de vida de un rotífero (superior) y diagrama conceptual mínimo (inferior).

### 1.3. Dormancia en sistemas multiespecíficos

A nivel multiespecífico, se han desarrollado modelos que describen fenómenos en que los estados dormantes cumplen un rol importante en la determinación de la composición y distribución de las especies. Este es el caso ciertos modelos de metacomunidades y dinámica fuente-sumidero. En ellos, los estados dormantes (en este caso, semillas) permiten la persistencia de poblaciones locales a partir

de dispersión (Pulliam 1998, Leibold *et al.* 2004, Eriksson 2006). En peces se ha propuesto también la importancia de los estados inactivos en el contexto de modelos de lotería (Sale 1977), en donde una población de peces es capaz de sobrevivir a "malos años", gracias a la generación de huevos latentes que sobreviven para eclosionar en "buenos años" (Cheeson and Warner 1981, Cheeson 2000). Este efecto se ha observado además en bacterias (Jones and Lenov 2010), plantas anuales (Pake and Venable 1995) y zooplancton (Caceres 1997, Mergéay *et al.* 2007). Los modelos clásicos de metacomunidades están orientados a predecir la proporción de ocupación de parches en un ambiente fragmentado. En el presente estudio, proponemos integrar el fenómeno de la dormancia en sistemas dinámicos complejos que representan comunidades naturales, con el fin de rescatar propiedades de la dormancia que podrían emerger producto de las múltiples interacciones entre las especies de un ecosistema. En este sentido, proponemos que el enfoque de redes tróficas dinámicas podría utilizarse como un marco conceptual que permita abarcar de forma inclusiva los mecanismos por los cuales la dormancia podría afectar no sólo la persistencia de las especies que presentan esta propiedad, sino también las propiedades de estabilidad de la comunidad completa, representada por su red trófica.

Una red ecológica compleja es una representación de un conjunto numeroso de especies que establecen múltiples e intrincadas interacciones. Los componentes fundamentales de una red son nodos y lazos, donde en el caso de

redes ecológicas los nodos representan especies y las interacciones son representadas por lazos que unen los nodos. Las redes tróficas son un caso especial de red compleja, donde un lazo representa una interacción de consumo entre dos poblaciones de una comunidad. La estabilidad de las redes tróficas está determinada en parte importante por la topología de la red y las fuerzas de interacción (Pascual & Dunne 2006). Para comenzar a entender cuál es el rol que cumplen las DSP en la dinámica de las redes tróficas, debemos primero comprender los determinantes básicos de la dinámica de este tipo de redes, según la teoría ecológica actual.

#### 1.4. Interacciones tróficas y estabilidad de las comunidades

Elton (1927) expuso en forma pionera algunas ideas en este ámbito, postulando que las comunidades más simples podrían ser más propensas a ser inestables y más vulnerables a las invasiones biológicas. Más tarde, MacArthur (1955) argumentó que no solo el número de especies promueve la estabilidad de una comunidad, sino también el número de interacciones entre las especies que la componen. En la década de 1970, Gardner and Ashby (1970) y May (1973) demostraron que la riqueza de especies e interacciones, en oposición a lo propuesto por Elton y MacArthur, podría disminuir la estabilidad local de las poblaciones de la comunidad. May (1973) mostró que en comunidades donde las interacciones se configuran de forma aleatoria, la estabilidad es posible solo cuando  $i(SC)^{1/2} < 1$ , en donde  $i$  es la fuerza de interacción promedio,  $S$  es la riqueza de especies y  $C$  la conectancia de la red, medida como el número de

enlaces entre especies dividido por el número total de enlaces posibles. Por otro lado se ha observado que propiedades topológicas de las redes como el anidamiento y la modularidad también afectan la estabilidad de las redes ecológicas (Krause *et al.* 2003, Thébault and Fontaine 2010). No solo la topología de la red, sino también los patrones de distribución de las fuerzas de interacción entre las especies han sido revelados como factores determinantes de la estabilidad de las redes tróficas (Yodzis 1981, Neutel *et al.* 2002, Montoya *et al.* 2006, Otto *et al.* 2007). Una serie de estudios empíricos han mostrado que en la naturaleza es más común encontrar fuerzas de interacción débiles que fuertes (Paine 1992, Wootton 1997, Diekmann *et al.* 2005). Por otro lado, y en congruencia con los patrones empíricos, estudios teóricos han demostrado que sistemas que presentan muchas fuerzas de interacción débiles y unas pocas fuertes, tienden a ser más estables que sistemas en que predominan las fuerzas de interacción fuertes (McCann *et al.* 1998, Emmerson and Yearsley 2004). Otros trabajos han estudiado las condiciones bajo las cuales las interacciones débiles estabilizan, como la frecuencia de módulos de omnivoría (Bascompte and Melian 2005, Walseng *et al.* 2006, Kondoh 2008) y de distintas sub estructuras de la red encargadas de subvencionar estabilidad a las especies de la red trófica (Rooney *et al.* 2008, Stouffer and Bascompte 2010). Bajo este marco, en Neutel *et al.* 2007 consideran la distribución de las fuerzas de interacción sobre loops tróficos (Levins 1977, Hofbauer and Sigmund 1988, Yodzis 1989), y muestran que el largo de los *loops* presentes en la red va asociado a una disminución en la sincronicidad de la dinámica interna de ésta, generando amortiguamiento en las

oscilaciones comunitarias y por lo tanto mayor estabilidad a la red (ver Rooney y McCann 2012).

La fuerza de interacción entre un depredador y una presa depende de manera importante de las abundancias de las especies interactuantes. Cuando una de las especies es una DSp se espera que, en periodos en los que se ha inducido la generación de estados dormantes, la fuerza de interacción entre estas dos especies disminuya o hasta se cancele, producto de la disminución de la abundancia de individuos activos en una de las poblaciones. En este contexto, "activo" no solo refiere a organismos con metabolismo normal sino a aquellos que ejercen interacciones con otros. Es natural esperar entonces que el efecto de la disminución de las fuerzas de interacción generada por la presencia de DSp en la red promueva la estabilidad. Sin embargo, inferimos que el efecto de las DSp sobre las interacciones tróficas va más allá que una disminución de la magnitud de interacción promedio. Las fluctuaciones en abundancia de estados activos de las DSp son causados por mecanismos de inducción y terminación de la dormancia.

Conociendo la alta ocurrencia de DSp en las comunidades naturales, los diversos efectos esperados de su presencia en la variación de las magnitudes de interacción y en la persistencia de las especies, unido al desconocimiento casi total de las consecuencias dinámicas de estas especies en un contexto multiespecífico, proponemos analizar el rol que cumplen las DSp en la determinación de la dinámica de redes complejas. En particular, pretendemos

evaluar el efecto de la presencia, frecuencia y propiedades topológicas de las DSp, así como de diferentes mecanismos de inducción de la dormancia, sobre la estabilidad de redes tróficas complejas.

En esta tesis se desarrolló un modelo multiespecífico para evaluar la consecuencia de la inclusión de estados dormantes en las redes tróficas. Se organizaron los capítulos según los distintos objetivos que se deseaban tratar. En el capítulo I se evalúa el efecto del aumento de la proporción de DSp e la red sobre la estabilidad de la comunidad a distintos grados de complejidad. Específicamente se evalúa como la fracción de DSp en la red afecta la persistencia de las especies de la misma y como esta afecta la persistencia de las especies que no presentan dormancia en la red. Por último se evalúa como la fracción de DSp afectaba la relación de la conectancia de la red con la persistencia. En el capítulo II se evalúa el efecto de que las DSp presenten distintas características topológicas dentro de la red trófica. En particular evaluamos el efecto de la razón de centralidad de las DSp con respecto a las demás especies de la red (utilizando como medida de centralidad el grado, la centralidad de autovector, *betweenness centrality* y posición trófica) sobre la persistencia de las especies de la red y la persistencia de las especies sin dormancia. En el capítulo III se evalúa el aporte a la estabilidad de distintos mecanismos de inducción y terminación de la dormancia. Se consideran los mecanismos gatillados por factores densoindependientes y densodependientes, tales como abundancia de conespecíficos, abundancia de depredadores y

abundancia de presas. Estos tres capítulos revisan aspectos relevantes y no explorados previamente sobre la presencia de DSp en las redes tróficas, buscando entender el rol de la dormancia en comunidades naturales.

## **2. La dormancia como factor modulador de la relación complejidad-estabilidad**

### **2.1. Introducción**

En escenarios ambientales cada vez más variables, es prioritario reconocer cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies. Se ha propuesto que comunidades más ricas en especies e interacciones son más propensas al equilibrio, y por tanto mantener estas condiciones es crucial (Elton 1958, MacArthur 1955). Sin embargo, dado el aumento de extinciones de especies a nivel global que se ha reportado en los últimos años (May *et al.* 1995, Ricciardi and Rasmussen 1999), es necesario comprender cuáles son los atributos de una comunidad que evitan que la misma continúe disminuyendo su diversidad.

En los últimos años se ha demostrado que la presencia de ciertos atributos poblacionales podrían contribuir en la mantención del equilibrio comunitario. En particular, rasgos de historia de vida, tal como el tiempo de vida en algunas especies de plantas, podrían disminuir la vulnerabilidad de estas poblaciones frente a incrementos en la variabilidad ambiental (Dalglish 1998). Por otro lado, se ha planteado que la defensa adaptativa y en especial las defensas específicas por depredadores promueven la estabilidad (Kondoh 2007). Así mismo, el forrajeo adaptativo es capaz de promover la estabilidad, especialmente en

comunidades con abundancia de interacciones y especies (Kondoh 2009, véase Valdovinos *et al.* 2013).

Se ha demostrado que la presencia de dormancia en el ciclo de vida diversos tipos de organismos promueve el equilibrio comunitario tanto en ambientes perturbados como no perturbados (Corley and Capurro 2000, Lalonde 2004, McCabe and Gotelli 2003, Cáceres 1998). Las DSp tienen la capacidad de soportar condiciones climáticas adversas y explotar más eficientemente los recursos, en ambientes con estacionalidad marcada (Tauber *et al.* 1986, Danks 1987, Košťál 2006). A partir de esto, en un contexto comunitario, las especies que presentan dormancia (DSp) propagan efectos indirectos a toda la comunidad. La propagación de estos efectos dependerá no solo de la cantidad de especies sino de la cantidad de conexiones tróficas que presente la red de interacciones, por lo tanto es posible que la presencia de DSp en la red modifique como la complejidad de la red interfiera con la estabilidad de la misma.

Dado que las DSp están capacitadas para explotar recursos fluctuantes y tolerar condiciones temporalmente desfavorables (Tauber *et al.* 1986, Danks 1987, Košťál 2006) se espera que en ambientes con estacionalidad marcada, mientras mayor sea el número de DSp en la red, mayor será el número de especies que sobrevivan. Sin embargo, dado que la dormancia es un mecanismo de alto gasto energético, es posible que no genere beneficios en ambientes sin estacionalidad marcada. Debido a la falta de comprensión de las implicancias de los procesos de dormancia sobre la dinámica y el equilibrio de las comunidades,

este estudio busca evaluar el impacto de las DSp en la persistencia en ambientes con y sin estacionalidad marcada y como la presencia de DSp modifica la relación complejidad-estabilidad

## 2.2. Métodos

Para determinar las relaciones tróficas establecidas entre cada par de especies, construimos la topología (arquitectura) de las redes en base al modelo de nicho (Williams and Martinez 2000) (sección 7.1). Una vez definida la topología de las redes (sección 6.1), acoplamos el modelo de dinámica poblacional para cada especie (sección 6.2 y 6.3). El modelo dinámico que usamos fue el modelo bioenergético alométrico de Yodzis and Innes (1992), extendido a redes ecológicas por Williams & Martinez 2004, el cual complementamos con un modelo original que representa las biomásas de los estados de dormancia y es parametrizado a partir de relaciones alométricas (sección 6.5). El resultante fue un modelo de ecuaciones integrodiferenciales no lineales de primer orden, en las cuales cada variable de estado representa la biomasa de las especies de la comunidad, en sus estados activo y dormante. En este capítulo solo se utilizaron las funciones de inducción y terminación de la dormancia por condiciones ambientales ( $A_m$ ) descritas en detalle en la sección 6.6 y 6.7. El concepto de condiciones ambientales se refiere a todo el conjunto de factores abióticos con periodo definido que ocurren durante el año (en particular temperatura diaria promedio y fotoperiodo). Se escogió una función de costo de crecimiento por condiciones de invierno para representar ambientes con estacionalidad marcada

(sección 6.9). Los valores de parámetros fueron obtenidos a partir de relaciones alométricas y cálculos de vida media (secciones 6.4 y 6.10). Cada simulación se ejecutó tomando valores aleatorios de los parámetros, obtenidos de una distribución de probabilidad uniforme, con límites inferior y superior de  $\pm 15\%$  del valor de la media (6.11). Para cada simulación se asignó aleatoriamente la identidad de las DSp respetando la fracción fDSp deseada (sección 6.12). Como variable respuesta se calculó la persistencia de especies (PE) y la persistencia de especies sin dormancia ( $PE^-$ , sección 6.13).

#### Diseño estadístico

En forma de análisis exploratorio, se realizó un test de correlación de Spearman entre la fracción de DSp y la persistencia (PE) en ambientes tanto con estacionalidad marcada ( $\varphi_{\max} = 12$ ) como sin estacionalidad marcada ( $\varphi_{\max} = 12$ , sección 6.9).

Se realizó un análisis de vía para establecer la relación causal entre la variable respuesta (persistencia de especies, PE), y las variables predictoras fracción de DSp (fDSp, continua), conectancia (C, con niveles 0.1, 0.15 y 0.2), riqueza de especies (R, con niveles 20, 40 y 60), índice de conectividad efectiva de Ulanowicz ( $m$ ) e índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita ( $m_{pc}$ ) (sección 6.14). Esto se realizó en un contexto de estacionalidad marcada por lo que se agregó costo en crecimiento tomando  $\varphi = 12$  (sección 6.9). Paralelamente se realizó el mismo análisis usando como variable respuesta la persistencia de

especies sin dormancia en vez de persistencia total de especies. Se utilizó el test "Satorra-Bentler" (Satorra and Bentler 1988, 1994) dado que estudios han mostrado que este método es efectivo para lidiar con distribuciones no normales (Chou *et al.* 1991, Curran *et al.* 1996). Para obtener errores estándar robustos se ocupó el estimador de máxima verosimilitud para calcular los parámetros del modelo. Dado que el análisis de vía es un modelo diseñado para variables continuas, la conectancia y la riqueza (variables categóricas) fueron transformadas a variables "dummy". Esta metodología es ampliamente utilizada para integrar variables categóricas a modelos de regresión.

Se realizó un segundo análisis de vía para establecer la relación causal entre la variable respuesta (persistencia de especies sin dormancia, PE<sup>-</sup>), y las variables predictoras fracción de DSp (fDSp, continua), conectancia (C, con niveles 0.1, 0.15 y 0.2), riqueza de especies (R, con niveles 20, 40 y 60), índice de conectividad efectiva de Ulanowicz ( $m$ ) y índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita ( $m_{pc}$ ) (sección 6.14). Paralelamente se realizó el mismo análisis usando como variable respuesta la persistencia de especies sin dormancia en vez de persistencia total de especies. Se utilizó el test "Satorra-Bentler" (Satorra and Bentler 1988, 1994) dado que estudios han mostrado que este método es efectivo para lidiar con distribuciones no normales (Chou *et al.* 1991, Curran *et al.* 1996). Para obtener errores estándar robustos se ocupó el estimador de máxima verosimilitud para calcular los parámetros del modelo. Dado que el análisis de vía es un modelo diseñado para variables continuas, la

conectancia y la riqueza (variables categóricas) fueron transformadas en variables "dummy". Esta metodología es ampliamente utilizada para integrar variables categóricas a modelos de regresión.

Además, el efecto de la ocurrencia de dormancia sobre la relación conectancia-persistencia se evaluó a través de un análisis de covarianza (ANCOVA), tomando como factor principal la conectancia con niveles 0.1, 0.15 y 0.2. La covariable fue la fDsp en la red. La variable respuesta en este diseño fue la persistencia de especies en la red.

### 2.3. Resultados

En el test de correlación de Spearman (Figura 2), se observó una correlación positiva entre la fracción de DSp y la persistencia de todas las especies de la red ( $R_s = 0.579$ ,  $P < 0.001$ ). Por otro lado (Figura 3), se encontró una débil correlación positiva entre la fracción de DSp y la persistencia de las especies para ambientes sin estacionalidad marcada ( $R_s = 0.093$ ,  $P < 0.001$ ).

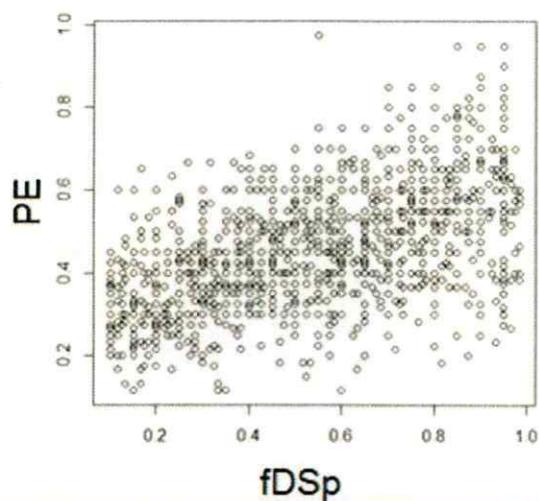


Figura 2. Relación entre la fracción de DSp y la persistencia de especies en ambientes con estacionalidad marcada. ( $R_s = 0.579$ ,  $P < 0.001$ )

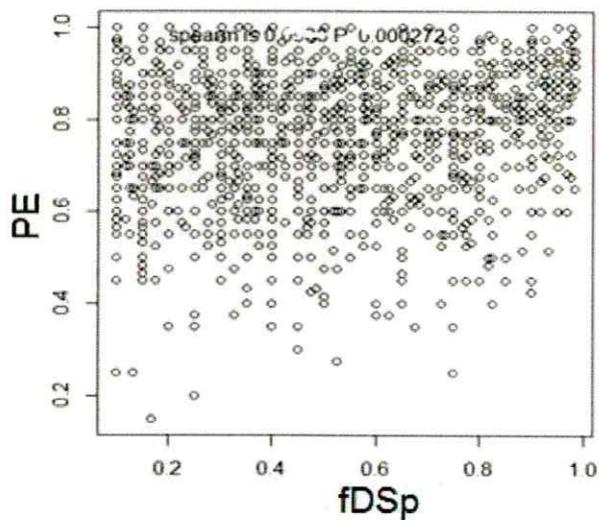


Figura 3. Relación entre la fracción de DSp y la persistencia en ambientes sin estacionalidad marcada ( $R_s = 0.093$ ,  $P < 0.001$ ).

En la Figura 4 se observa que todas las rutas del modelo fueron significativas a un nivel de significación de 0.05. Los efectos directos, indirectos y totales se presentan en la Tabla 1. La fuerza de los efectos indirectos se calcula a partir del producto de los coeficientes componentes de cada ruta.

La variable con mayor efecto total fue DSp ( $(fDSp-PE)_{total} = 3.22, P < 0.001$ ). Este efecto se divide en un efecto directo y dos efectos indirectos. El efecto directo es el de mayor fuerza ( $fDSp-PE = 0.344, P < 0.001$ ). Por otro lado, los efectos indirectos son de un tamaño considerablemente menor.

La conectancia muestra un efecto positivo de magnitud casi despreciable sobre la persistencia ( $(C-PE)_{total} = 0.047, P < 0.05$ ). El efecto total es determinado por el efecto directo ( $C-PE = 0.073, P < 0.001$ ) y por el efecto indirecto de la conectancia a la persistencia a través de m ( $C-m-PE = -0.02, P < 0.01$ ).

La riqueza de especies muestra un considerable efecto positivo sobre la persistencia ( $(R-PE)_{total} = 0.122, P < 0.001$ ). El efecto total está determinado principalmente por el efecto directo ( $C-PE = 0.2, P < 0.001$ ). Ambos efectos indirectos de la riqueza amortiguan levemente el efecto positivo de la riqueza sobre la persistencia.

Tanto la fracción de DSp, como la conectancia y la riqueza de especies promueven, en distintas magnitudes, la persistencia de especies. En estos tres casos el efecto total es gobernado principalmente por el efecto directo. En

particular la conectancia es la única variable que el efecto total se ve más influenciado por el efecto indirecto que pasa por  $m$  (Tabla 1).

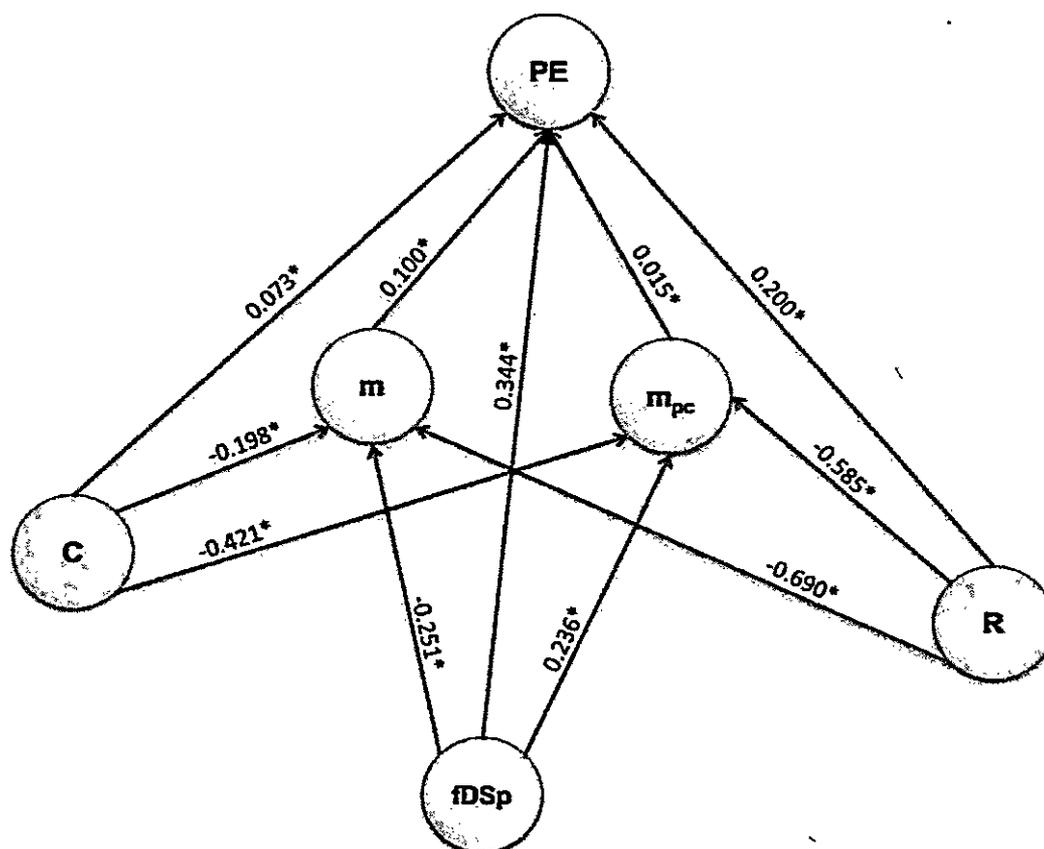


Figura 4. Análisis de vía. PE: Persistencia de especies, m: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz,  $m_{pc}$ : índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita, fDsp: Fracción de especies que presentan dormancia, C: Conectancia y R: Riqueza de especies. Asteriscos en los coeficientes de vía (\*) indican  $P < 0.005$ .

Tabla 1. Efectos directos, indirectos y totales (en negrita) de la fracción de DSp (fDsp), conectancia (C) y riqueza de especies (R), sobre la persistencia de especies (PE). \* indica  $P < 0.05$ , \*\* indica  $P < 0.01$  y \*\*\* indica  $P < 0.001$ .

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P
fDSp	fDSp-PE	0.344	0.012	28.578	***
	fDSp-m-PE	-0.025	0.006	-4.497	***
	fDSp- $m_{pc}$ -PE	0.003	0.002	2.15	*
	<b>(fDSp-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.322</b>	<b>0.013</b>	<b>24.379</b>	<b>***</b>
C	C-PE	0.073	0.013	5.625	***
	C-m-PE	-0.02	0.006	-3.364	**
	C- $m_{pc}$ -PE	-0.006	0.003	-2.323	*
	<b>(C-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.047</b>	<b>0.014</b>	<b>3.314</b>	<b>*</b>
R	R-PE	0.2	0.014	14.287	***
	R-m-PE	-0.069	0.007	-9.488	***
	R- $m_{pc}$ -PE	-0.009	0.004	-2.46	*
	<b>(R-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.122</b>	<b>0.013</b>	<b>9.146</b>	<b>***</b>

La Figura 5 resume el efecto de la fracción de DSp (fDSp), conectancia (C), riqueza de especies (R), índice de conectividad efectiva de Ulanowicz ( $m$ ) e índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita ( $m_{pc}$ ), sobre la persistencia de especies sin dormancia (PE<sup>-</sup>). En este análisis se observa que el aumento de la fracción de DSp tiene un efecto de baja magnitud y negativo sobre PE<sup>-</sup> (fDSp- PE<sub>total</sub> = -0.072, P < 0.01). El mismo se ve mediado principalmente por el componente directo y el componente indirecto que pasa por  $m$ . Similarmente a la fracción de DSp, la conectancia y la riqueza tienen efectos de baja magnitud sobre PE<sup>-</sup>. La Tabla 2 muestra los resultados de los efectos directos, indirectos y totales, con los estadísticos y valores de significancia asociados.

La persistencia de especies sin dormancia parece no estar afectada por fDSp ni por variables estructurales como conectancia y riqueza.

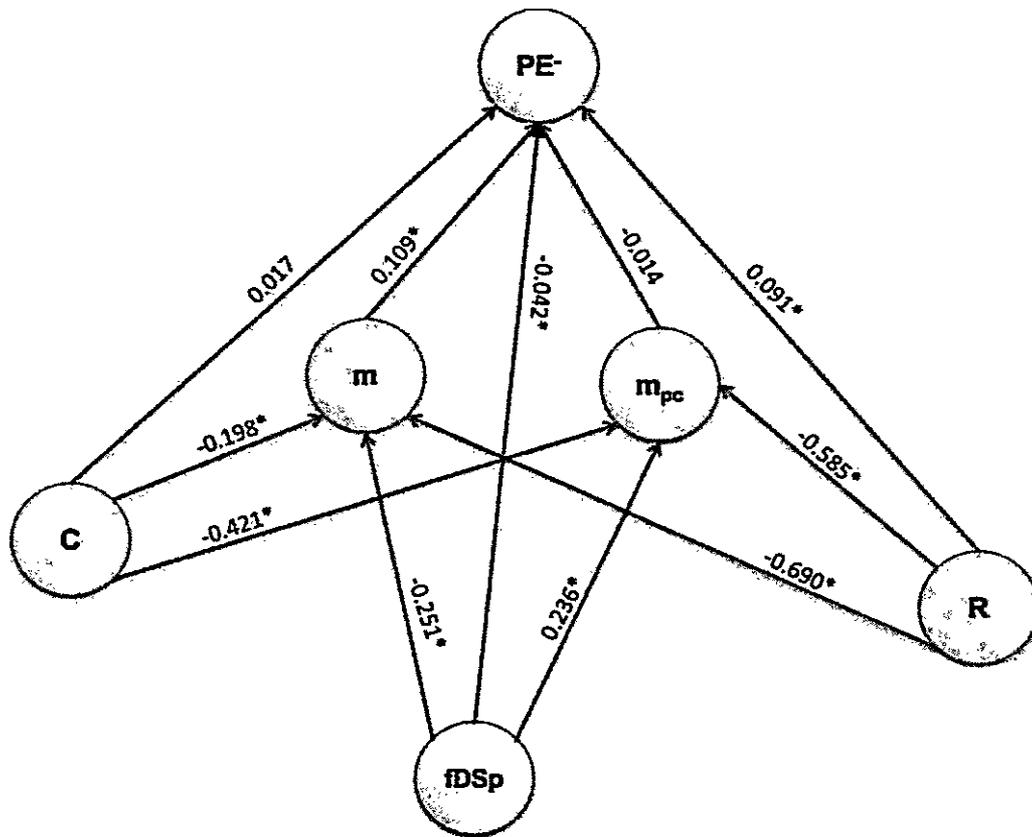


Figura 5. Análisis de vía. PE<sup>-</sup>: Persistencia de especies sin dormancia, m: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz, m<sub>pc</sub>: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita, fDSp: Fracción de especies que presentan dormancia, C: Conectancia y R: Riqueza de especies. Asteriscos en los coeficientes de vía (\*) indican P < 0.005.

Tabla 2. Efectos directos, indirectos y totales (en negrita) de la fracción de DSp (fDSp), conectancia (C) y riqueza de especies (R), sobre la persistencia de las especies sin dormancia (PE<sup>-</sup>). \* indica P<0.05, \*\* indica P<0.01 y \*\*\* indica P<0.001

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P value
fDSp	fDSp-PE <sup>-</sup>	-0.042	0.022	-1.953	*
	fDSp-m-PE <sup>-</sup>	-0.027	0.006	-4.438	***
	fDSp-m <sub>pc</sub> -PE <sup>-</sup>	-0.003	0.002	-1.415	0.157
	<b>(fDSp-PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>-0.072</b>	<b>0.022</b>	<b>-3.28</b>	<b>**</b>
C	C-PE <sup>-</sup>	0.017	0.02	0.888	0.92
	C-m-PE <sup>-</sup>	-0.022	-0.022	0.007	**

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P value
R	C- $m_{pc}$ - PE <sup>-</sup>	0.006	0.004	1.716	0.086
	<b>C- PE<sup>-</sup><sub>total</sub></b>	<b>0.001</b>	<b>0.02</b>	<b>0.1</b>	<b>0.92</b>
	R- PE <sup>-</sup>	0.091	0.021	4.239	***
	R-m- PE <sup>-</sup>	-0.075	0.009	-8.201	***
	R- $m_{pc}$ - PE <sup>-</sup>	0.008	0.005	1.73	0.084
	<b>R- PE<sup>-</sup><sub>total</sub></b>	<b>0.024</b>	<b>0.019</b>	<b>1.277</b>	<b>0.202</b>

El ANCOVA reportó un efecto significativo de la conectancia sobre la persistencia de especies luego de controlar por  $fDSp_z$  (F value = 55.34,  $P < 0.001$ ). Es interesante, sin embargo, que a bajos niveles de  $fDSp$  se observa una relación positiva entre la conectancia y la persistencia. Por otro lado, a niveles altos de  $fDSp_z$  esta relación se invierte, presentándose persistencias menores a mayores niveles de conectancia (Fig. 6).

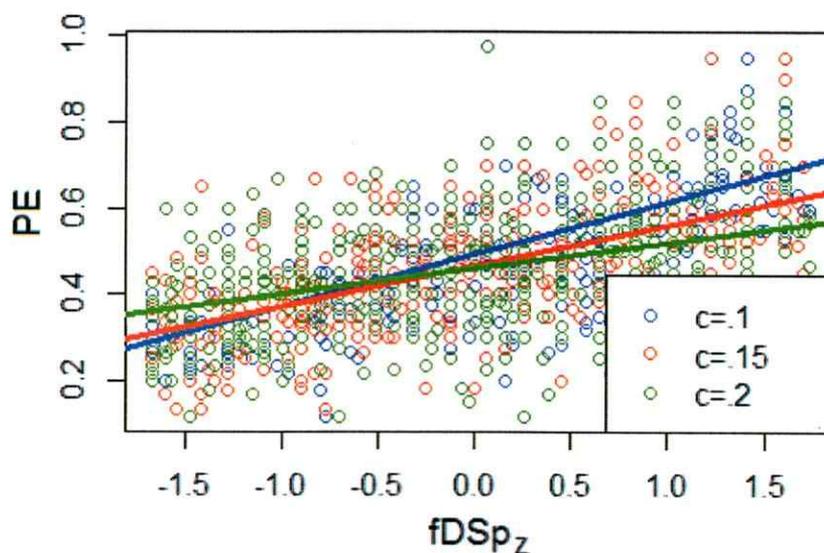


Figura 6. Resultados de ANCOVA para evaluar el efecto de la fracción de DSp sobre la relación conectancia-persistencia. Se tomó como factor principal la conectancia (C) con niveles 0.1, 0.15 y 0.2. La covariable fue la fDsp en la red. La variable respuesta en este diseño fue la persistencia de especies en la red (PE).

Tabla 3. Resultados del análisis de covarianza para establecer los efectos de la conectancia (C) y la fracción de DSp transformada a z-scores (fDsp<sub>z</sub>) sobre la persistencia de especies (PE). Asteriscos (\*\*\*) indican  $P < 0.001$ .

	GL	Suma Cuadrados	Media	F	P
fDsp <sub>z</sub>	1	10,855	10,855	722,3	***
C	1	0,294	0,294	19,56	***
fDsp <sub>z</sub> * C	1	0,832	0,832	55,34	***
Residuales	1389	20,874	0,015		

#### 2.4. Discusión

En este estudio se mostró que la presencia de la dormancia es importante para la persistencia de las especies de la comunidad. Se observó que la dormancia influye en la relación entre complejidad y estabilidad de las redes tróficas. Por otro lado se mostró que la dormancia no aumenta la persistencia de especies que no presentan dormancia.

La presencia de dormancia en las especies de la comunidad no muestra tener efecto en ambientes sin estacionalidad marcada, sin embargo parece ser esencial para mantener la riqueza de especies en ambientes con elevadas fluctuaciones ambientales. Dado que una DSp es capaz de persistir en un ambiente con estacionalidad marcada, previene las cascadas de extinciones, y

por lo tanto es esperable observar efectos estabilizadores de la dormancia sobre especies que no presentan dormancia. Sin embargo el efecto estabilizador de la dormancia se manifiesta solo sobre la estabilidad de estas mismas ya que no se observan efectos significativos de la fracción de DSp sobre las especies sin dormancia. Las DSp son capaces de tolerar mejor los ambientes con estacionalidad marcada y por lo tanto parecen tener ventaja sobre las especies que no presentan este mecanismo en su ciclo de vida. Sin embargo, a pesar de que el efecto de la fracción de DSp es negativo sobre la persistencia de especies sin dormancia, la magnitud del efecto es pequeña, lo que sugiere que las especies que no presentan dormancia no sufren de una gran desventaja competitiva con respecto a las DSp.

Gracias al enfoque de redes complejas es posible observar cómo la dormancia, a pesar de ser una propiedad de la población, actúa de manera distinta según la estructura trófica de la red. A niveles bajos de fDsp se observa que a mayor conectancia la persistencia es mayor tal como se documenta en estudios publicados previamente (MacArthur 1955, McCann y Hastings 1997; McCann *et al.* 1998, Martinez *et al.* 2006). En particular, en Martinez *et al.* (2006) muestran que en redes ecológicas construidas a partir del modelo de cascada o del modelo de nicho, cuando además la dinámica es generada por el modelo bioenergético, la conectancia promueve la persistencia. Tal como se ha registrado en este trabajo, esta relación conectancia-persistencia se mantiene en ambientes con estacionalidad marcada. Sin embargo, nuestros resultados

indican que, a niveles altos de fDSp, la relación conectancia-persistencia se invierte, mostrando mayor persistencia a niveles bajos de conectancia (Figura 6). Por lo tanto, es posible afirmar que el efecto estabilizador de la dormancia se ve amortiguado mientras exista mayor densidad de interacciones. Esto sugiere que sistemas más simples, es decir con menos interacciones, o en ambientes degenerados, en los cuales las interacciones han sido afectadas, la presencia de dormancia en las especies entrega un seguro de persistencia ante catástrofes ambientales. En este sentido la dormancia podría actuar asegurando la persistencia de la comunidad tal como se ha propuesto que la diversidad puede cumplir este rol (Yachi y Loreau 1999, Loreau et al. 2003). También se observa una región en que se cruzan las tres rectas de regresión, en esta región la fDSp genera la misma persistencia para todos los valores de conectancia. Este valor es crítico, dado que sugiere que existe un nivel para el cual la fracción de DSp le permite a las comunidades ecológicas persistir a pesar de presentar pocas interacciones.

La mayor parte del efecto de la fDSp sobre la persistencia es directo (Figura 4), por lo que podemos inferir que el efecto de la dormancia sobre la red no se puede reducir al debilitamiento de las fuerzas de interacción. A pesar de esto, resulta interesante observar cómo el aumento de fDSp muestra un efecto positivo sobre el índice de conectividad efectiva de Ulanowicz y un efecto negativo sobre el índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita. Ambas, son medidas que hablan de la diversidad de las fuerzas de interacción

(basadas en flujo, sección 6.14). Dada su definición, a mayor  $m$ , las fuerzas de interacción son más diversas y por lo tanto existen menos fuerzas de interacción débiles y mayor cantidad de magnitud intermedia. Por lo tanto, nuestros resultados muestran que fDsp promueve una mayor concentración de fuerzas de interacción débiles en la red trófica. Sin embargo, logra el efecto contrario sobre las fuerzas de interacción per cápita, promoviendo que las mismas sean más equivalentes en magnitud. Tanto la conectancia como la riqueza de especies muestran efectos negativos sobre los índices de conectividad de Ulanowicz, es posible que esto se produzca porque al aumentar las interacciones y especies de la red los flujos de biomasa disminuyan. Es por lo que el efecto de signo contrario de la fracción de DSp parece ser una propiedad que va más allá del debilitamiento de los flujos de consumo entre poblaciones y sugiere un mecanismo basado en la dinámica.

Por otro lado, gracias al enfoque de redes complejas fue posible observar cómo un rasgo del ciclo vital de una especie puede influir en la dinámica y el equilibrio de toda la comunidad. La incorporación de atributos poblacionales basados en rasgos individuales de cada especie ya ha sido explorada en varias ocasiones. Un caso bastante estudiado es el comportamiento adaptativo. Se ha mostrado que, en un sistema recurso-consumidor, la presencia de defensas adaptativas en el recurso permite aumentar la coexistencia de ambas poblaciones (Urbani and Ramos-Jiliberto 2015). En redes complejas se ha observado que la defensa adaptativa en las poblaciones permite disminuir la

competencia y aumentar la persistencia de las especies (Kondoh 2007).

### **3. Influencia de los atributos topológicos de las especies que presentan dormancia en la estabilidad comunitaria**

#### **3.1. Introducción**

Una red trófica es una representación de las relaciones de consumo en una comunidad, en la cual los nodos corresponden a las especies y los lazos a las interacciones (Pimm 1982, Proulx et al. 2005). Cuando hablamos de topología de una red, nos referimos a la estructura de las interacciones de las especies que conforman el sistema. En base a la topología, las especies pueden ser caracterizadas según su posición en la red, lo cual determina el grado de centralidad de las mismas

El uso de las medidas de centralidad en la ecología viene heredado de su uso en las ciencias sociales (Wasserman y Faust 1994, Scott 1991) y la motivación parte de la búsqueda de evaluar la influencia de un actor social dentro de una red de interacciones. Algunas de estas medidas son la centralidad de grado, centralidad de autovector y *betweenness centrality*. Todas estas medidas están basadas en distintos supuestos y tienen una particular interpretación dependiendo del área en la que se apliquen altamente dependientes de la

naturaleza de los nodos y los lazos de la red. En abordajes previos, estas medidas de centralidad se han intentado aplicar en la ecología (Jordán et al. 2006, Jordán 2009) encontrándose que las características topológicas de las especies son relevantes para determinar estabilidad de la red (Jordán et al. 2002). Por ejemplo, se ha encontrado que la pérdida de las especies altamente conectadas tiene una fuerte influencia sobre la persistencia de la red (Dunne et al. 2002).

Una medida basada en la topología de la red que se conoce hace tiempo en la ecología, aunque no siempre se ha ocupado en el contexto de redes, es la posición trófica. En términos generales la posición trófica de una especie es proporcional a la cantidad de lazos que se cuentan para llegar a una especie basal. La posición trófica es una medida de enorme importancia histórica en la ecología dado que en base a esta se estiman las cascadas de efectos *bottom-up* y *top-down* (Elton 2001, Pimm 1982, Strong y Frank 2010). De las especies basales parten los efectos *bottom-up*, los cuales regulan la abundancia de nutrientes que fluye a la parte superior de la red trófica. Los efectos *top-down* parten de los depredadores intermedios y depredadores tope, estos efectos regulan la abundancia de los competidores dominantes descartando la exclusión competitiva.

Una DSp es más resistente en escenarios con estacionalidad marcada y posee una estrategia eficiente de utilizar los recursos fluctuantes durante el año en comparación con especies que no presentan dormancia. Es por esto que

esperamos que si las DSp están más conectadas (i.e. que exhiban mayor grado de centralidad) que las especies sin dormancia aumente la estabilidad de la red en. En este capítulo evaluaremos cómo las características topológicas de las DSp influyen en la dinámica y persistencia de la red trófica.

### 3.2. Métodos

Para determinar las relaciones tróficas establecidas entre cada par de especies, construimos la topología (arquitectura) de las redes en base al modelo de nicho (Williams and Martinez 2000) (sección 7.1). Una vez definida la topología de las redes (sección 6.1), acoplamos el modelo de dinámica poblacional para cada especie (sección 6.2 y 6.3). El modelo dinámico que usamos fue el modelo bioenergético alométrico de Yodzis and Innes (1992), extendido a redes ecológicas por Williams & Martinez 2004), el cual complementamos con un modelo original que representa las biomásas de los estados de dormancia y es parametrizado a partir de relaciones alométricas (sección 6.5). El resultante fue un modelo de ecuaciones integrodiferenciales no lineales de primer orden, en las cuales cada variable de estado representa la biomasa de las especies de la comunidad, en sus estados activo y dormante. En este capítulo solo se utilizaron las funciones de inducción y terminación de la dormancia por condiciones ambientales ( $A_m$ ) descritas en detalle en la sección 6.6 y 6.7. El concepto de condiciones ambientales se refiere a todo el conjunto de factores abióticos con periodo definido que ocurren durante el año (en particular temperatura diaria promedio y fotoperiodo). Se escogió una función de costo de crecimiento por

condiciones de invierno para representar ambientes con estacionalidad marcada (sección 6.9). Los valores de parámetros fueron obtenidos a partir de relaciones alométricas y cálculos de vida media (secciones 6.4 y 6.10). Cada simulación se ejecutó tomando valores aleatorios de los parámetros, obtenidos de una distribución de probabilidad uniforme, con límites inferior y superior de  $\pm 15\%$  del valor de la media (6.11). Para cada simulación se asignó aleatoriamente la identidad de las DSp respetando la fracción  $f_{DSp}$  deseada (sección 6.12). Como variable respuesta se calculó la persistencia de especies (PE) y la persistencia de especies sin dormancia (PE<sup>-</sup>, sección 6.13).

Luego de ejecutadas las simulaciones, se midieron los valores de centralidad de grado (DEG, de su nombre en inglés: *degree centrality*), centralidad de autovector (EV, de su nombre en inglés: *eigenvector centrality*), *betweenness centrality* (BC), posición trófica (TP, de su nombre en inglés: *trophic position*).

1) Centralidad de grado (Freeman, 1979): mide la cantidad de depredadores y presas de una especie. Se calcula sumando la cantidad de presas y la cantidad de depredadores de una especie.

2) Centralidad de autovector (Bonacich 1972): El Eigenvector Centrality de la especie  $i$  es el elemento  $i$ -ésimo del autovector dominante de la matriz de adyacencia correspondiente a la red trófica. Una especie posee una alta centralidad de autovector cuando está conectada con especies que a su vez poseen alta centralidad de autovector.

3) *Betweenness centrality* (Freeman, 1979): es una medida de cuántas veces una especie está entre el camino más corto entre dos especies.

4) Posición trófica (Williams 2008): indica el número de veces en que la energía de la dieta transformada a biomasa en el recorrido desde el nivel basal (productores primarios) hasta la especie analizada (Williams y Martínez, 2004). Se calcula como el camino más corto desde la especie foco a la especie basal más próxima.

Dado que cada una de estas medidas es para una especie  $i$  en particular, nosotros incorporamos una variante de estas mediciones para caracterizar el grado de centralidad de las DSp de la red. El cálculo de cada una de las medidas se detalla a continuación. Supongamos que el valor de centralidad de una especie  $i$  es  $CENT_i$  (donde  $CENT$  puede referirse a cualquiera de las cuatro medidas mencionadas anteriormente). Entonces, la medición de interés ( $rCENT$ ) se calcula como el promedio del índice  $CENT_i$  de todas las DSp dividido por el promedio del índice  $CENT_i$  de todas las especies de la red

$$rCENT = \frac{\frac{1}{fDSp \cdot R} \sum_{i \in \{DSp\}} CENT_i}{\frac{1}{R} \sum_{i \in \{Sp\}} CENT_i} = \frac{1}{fDSp} \frac{\sum_{i \in \{DSp\}} CENT_i}{\sum_{i \in \{Sp\}} CENT_i}$$

Donde la sumatoria del numerador se realiza sobre todas las DSp y la sumatoria del denominador sobre todas las especies de la red.  $R$  indica la riqueza de especies y  $fDSp$  es la fracción de especies que presentan dormancia. A partir de este cálculo obtuvimos para cada simulación una medida de la razón de grado

(*rDEG*), razón de centralidad de autovector (*rEV*), razón de *betweenness centrality* (*rBC*) y razón de posición trófica (*rTP*). El motivo más importante de calcular la razón y no la parte superior de la fracción por sí sola, es para remover el efecto de las características estructurales de la red (como conectancia y riqueza de especies) sobre esta medida.

#### Diseño Estadístico

Se realizó un análisis de vía para establecer la relación causal entre la variable respuesta (persistencia de especies, PE), y las variables, razón de grado (*rDEG*, continua), razón de centralidad de autovector (*rEV*, continua), razón de *Betweenness centrality* (*rBC*, continua), razón de posición trófica (*rTP*, continua), conectancia (*C*, con niveles 0.1, 0.15 y 0.2), riqueza de especies (*R*, con niveles 20, 40 y 60), índice de conectividad efectiva de Ulanowicz (*m*) e índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita (*m<sub>pc</sub>*) (sección 6.14). Esto se realizó en un contexto de estacionalidad marcada por lo que se agregó costo en crecimiento tomando  $\phi = 12$  (sección 6.9). Paralelamente se realizó el mismo análisis usando como variable respuesta la persistencia de especies sin dormancia en vez de persistencia total de especies. Se utilizó el test "Satorra-Bentler" (Satorra and Bentler 1988, 1994) dado que estudios han mostrado que este método es efectivo para lidiar con distribuciones no normales (Chou *et al.* 1991, Curran *et al.* 1996). Para obtener errores estándar robustos se ocupó el estimador de máxima verosimilitud para calcular los parámetros del modelo. Dado que el análisis de vía es un modelo diseñado para variables continuas, la

conectancia y la riqueza (variables categóricas) fueron transformadas mediante la herramienta de variables "dummy". Esta metodología es ampliamente utilizada para integrar variables categóricas a modelos de regresión

Por otro lado, se realizó un análisis de vía para establecer la relación causal entre la variable respuesta (persistencia de especies sin dormancia, PE<sup>-</sup>), y las variables, razón de grado (rDEG, continua), razón de centralidad de autovector (rEV, continua), razón de *Betweenness centrality* (rBC, continua), razón de posición trófica (rTP, continua), conectancia (C, con niveles 0.1, 0.15 y 0.2), riqueza de especies (R, con niveles 20, 40 y 60), índice de conectividad efectiva de Ulanowicz ( $m$ ) y índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita ( $m_{pc}$ ) (sección 6.14). Paralelamente se realizó el mismo análisis usando como variable respuesta la persistencia de especies sin dormancia en vez de persistencia total de especies. Se utilizó el test "Satorra-Bentler" (Satorra and Bentler 1988, 1994) dado que estudios han mostrado que este método es efectivo para lidiar con distribuciones no normales (Chou *et al.* 1991, Curran *et al.* 1996). Para obtener errores estándar robustos se ocupó el estimador de máxima verosimilitud para calcular los parámetros del modelo. Dado que el análisis de vía es un modelo diseñado para variables continuas, la conectancia y la riqueza (variables categóricas) fueron transformadas mediante la herramienta de variables "dummy". Esta metodología es ampliamente utilizada para integrar variables categóricas a modelos de regresión

### 3.3. Resultados

Los efectos directos, indirectos y totales se presentan en la Figura 7 y Tabla 4. La fuerza de los efectos indirectos se calcula a partir del producto de los coeficientes a través de cada ruta. La variable con mayor efecto total fue rDEG ((rDEG-PE)<sub>total</sub> = 0.283, P <0.05). Este efecto se divide en un efecto directo y dos efectos indirectos. El efecto directo es el de mayor fuerza ((rDEG-PE)<sub>total</sub> = 0.254, P = 0.057). Los efectos indirectos son de tamaño considerablemente menor. El aumento de rEV disminuye la persistencia ((rEV-PE)<sub>total</sub> = -0.210, P <0.05) donde el efecto directo es el de mayor fuerza (rEV-PE = -0.209, P <0.05). Tanto la variable rBC como rTP no mostraron efectos significativos. La conectancia muestra un ligero efecto positivo sobre la persistencia, sin embargo este es de magnitud despreciable en comparación con los otros efectos ((C-PE)<sub>total</sub> = 0.048, P <0.001). La riqueza de especies (R) muestra un efecto total positivo sobre la persistencia ((R-PE)<sub>total</sub> = 0.163, P <0.001) en donde la mayor parte de ese efecto es gobernado por su efecto directo (R-PE = 0.234, P <0.001).

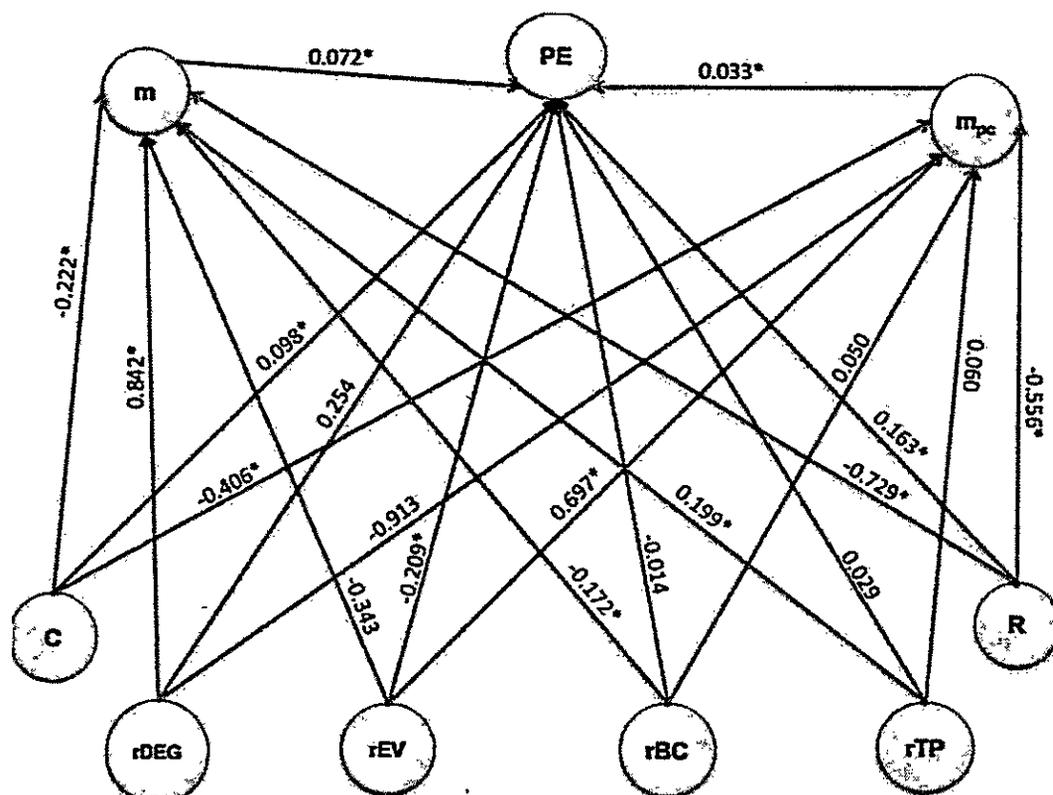


Figura 7. Diagrama de resultados del análisis de vía. PE: Persistencia de especies, m: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz, m<sub>pc</sub> índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per cápita, fDSp: Fracción de especies que presentan dormancia, rBC: razón de *Betweenness centrality*, rDEG: razón de grado, rEV: razón de *Eigenvector centrality*, rTP: razón de Posición Trófica, C: Conectancia y R: Riqueza de especies. (\*): P<0.05.

Tabla 4. Efectos directos, indirectos y totales del grado de las DSp (DEG), *eigenvector centrality* de las DSp (EV), *Betweenness Centrality* de las DSp (BC), posición trófica de las DSp (TP), conectancia (C) y riqueza (R) de especies, sobre la persistencia de las DSp (PE).

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P value
rDEG	rDEG- PE	0.254	0.133	1.903	0.057
	rDEG-m-PE	0.06	0.032	1.87	0.062
	rDEG-m <sub>pc</sub> - PE	-0.031	0.018	-1.693	0.09
	<b>(rDEG- PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.283</b>	<b>0.135</b>	<b>2.103</b>	<b>*</b>
rEV	rEV- PE	-0.209	0.084	-2.495	*
	rEV-m- PE	-0.025	0.018	-1.397	0.163
	rEV-m <sub>pc</sub> - PE	0.023	0.011	2.142	*

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P value
rBC	<b>(EV- PE)<sub>total</sub></b>	<b>-0.210</b>	<b>0.087</b>	<b>-2.42</b>	*
	rBC- PE	-0.014	0.023	-0.619	0.536
	rBC-m- PE	-0.012	0.005	-2.361	*
	rBC-m <sub>pc</sub> - PE	0.002	0.003	0.557	0.578
rTP	<b>(rBC- PE)<sub>total</sub></b>	<b>-0.025</b>	<b>0.023</b>	<b>-1.075</b>	0.282
	rTP- PE	0.029	0.033	0.879	0.379
	rTP -m- PE	0.014	0.007	1.955	*
	rTP -m <sub>pc</sub> -PE	0.002	0.004	0.497	0.619
C	<b>(TP-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.045</b>	<b>0.033</b>	<b>1.369</b>	0.171
	C-PE	0.098	0.016	6.224	***
	C-m <sub>in</sub> -PE	-0.016	0.005	-3.521	***
	C-m <sub>pc</sub> -PE	-0.014	0.004	-3.816	***
R	<b>(C-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.068</b>	<b>0.016</b>	<b>4.261</b>	***
	R-PE	0.234	0.018	13.357	***
	R-m <sub>in</sub> -PE	-0.052	0.007	-7.351	***
	R-m <sub>pc</sub> -PE	-0.019	0.004	-4.407	***
	<b>(R-PE)<sub>total</sub></b>	<b>0.163</b>	<b>0.016</b>	<b>10.332</b>	***

En el análisis de vía de la Figura 8 y Tabla 5, la variable con mayor efecto total fue rDEG ((rDEG-PE)<sub>total</sub> = 0.396, PE <0.05). Este efecto se divide en un efecto directo y dos efectos indirectos. El efecto directo es el de mayor fuerza ((rDEG-PE)<sub>total</sub> = 0.292, P <0.05). Los efectos indirectos son de considerable menor tamaño. El aumento de rEV disminuye la persistencia ((rEV- PE)<sub>total</sub> = -0.196, P <0.05) donde el efecto directo es el de mayor fuerza (rEV- PE = -0.149, P = 0.07). La variable rBC no mostró efectos significativos. La variable rTP mostró un efecto total positivo de alta magnitud ((rTP-PE)<sub>total</sub> = 0.368, P <0.001) en donde la mayor parte se debe al efecto directo ((rTP-PE) 0.348, P <0.001). La conectancia muestra un ligero efecto negativo sobre la persistencia, sin embargo

no significativo ( $(C-PE)_{total} = -0.013$ ,  $P = 0.487$ ). La riqueza de especies (R) muestra un efecto total positivo sobre la persistencia, sin embargo este efecto es no significativo ( $(R-P)_{total} = 0.001$ ,  $P = 0.573$ ).

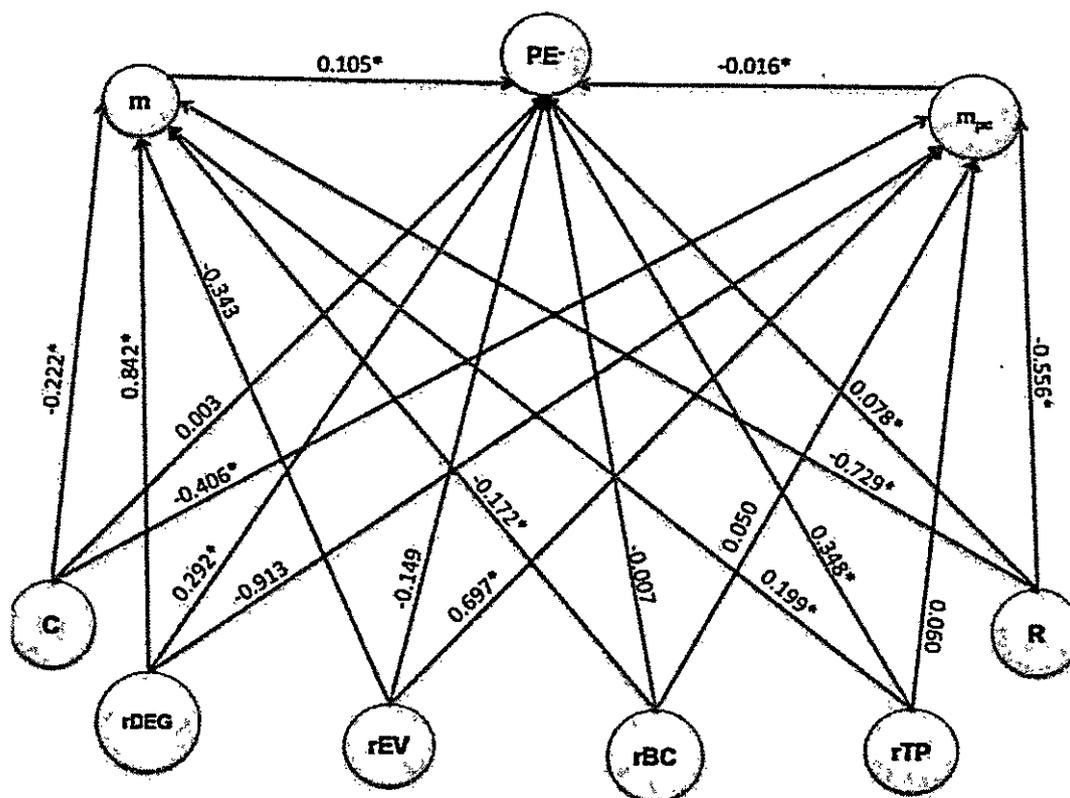


Figura 8. Diagrama de resultados del análisis de vía. PE: Persistencia de especies sin dormancia, m: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz, m<sub>pc</sub> índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per cápita, fDSp: Fracción de especies que presentan dormancia, rBC: razón de *Betweenness centrality*, rDEG: razón de grado, rEV: razón de *Eigenvector centrality*, rTP: razón de Posición Trófica, C: Conectancia y R: Riqueza de especies. (\*):  $P < 0.05$ .

Tabla 5. Efectos directos, indirectos y totales del grado de las DSp (DEG), *eigenvector centrality* de las DSp (EV), *Betweenness Centrality* de las DSp (BC), posición trófica de las DSp (TP), conectancia (C) y riqueza (R) de especies, sobre la persistencia de especies sin dormancia (PE-).

	Efecto	Fuerza	SE	Z value	P value
<b>DEG</b>	rDEG- PE <sup>-</sup>	0.292	0.118	2.484	*
	rDEG-m-PE <sup>-</sup>	0.089	0.046	1.919	0.055
	rDEG-m <sub>pc</sub> - PE <sup>-</sup>	0.015	0.011	1.332	0.183
	<b>(rDEG- PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>0.396</b>	<b>0.124</b>	<b>3.178</b>	<b>*</b>
<b>EV</b>	rEV- PE <sup>-</sup>	-0.149	0.082	-1.811	0.07
	rEV-m- PE <sup>-</sup>	-0.036	0.026	-1.412	0.158
	rEV-m <sub>pc</sub> - PE <sup>-</sup>	-0.011	0.007	-1.595	0.111
	<b>(rEV- PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>-0.196</b>	<b>0.087</b>	<b>-2.258</b>	<b>*</b>
<b>BC</b>	rBC- PE <sup>-</sup>	-0.007	0.021	-0.318	0.75
	rBC-m- PE <sup>-</sup>	-0.018	0.008	-2.388	*
	rBC-m <sub>pc</sub> - PE <sup>-</sup>	-0.001	0.002	-0.538	0.591
	<b>(rBC- PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>-0.026</b>	<b>0.022</b>	<b>-1.164</b>	<b>0.245</b>
<b>TP</b>	rTP- PE <sup>-</sup>	0.348	0.031	11.173	***
	rTP -m <sub>in</sub> - PE <sup>-</sup>	0.021	0.011	1.952	*
	rTP -m <sub>pc</sub> -PE	-0.001	0.002	-0.473	0.636
	<b>(rTP-PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>0.368</b>	<b>0.032</b>	<b>11.534</b>	<b>***</b>
<b>C</b>	C- PE <sup>-</sup>	0.003	0.019	0.18	0.857
	C-m- PE <sup>-</sup>	-0.023	0.007	-3.53	***
	C-m <sub>pc</sub> - PE <sup>-</sup>	0.007	0.003	1.974	*
	<b>(C-PE)<sub>total</sub></b>	<b>-0.013</b>	<b>0.019</b>	<b>-0.695</b>	<b>0.487</b>
<b>R</b>	R- PE <sup>-</sup>	0.078	0.021	3.769	***
	R-m <sub>in</sub> - PE <sup>-</sup>	-0.077	0.009	-8.237	***
	R-m <sub>pc</sub> - PE <sup>-</sup>	0.009	0.005	2.001	*
	<b>(R- PE<sup>-</sup>)<sub>total</sub></b>	<b>0.01</b>	<b>0.018</b>	<b>0.564</b>	<b>0.573</b>

### 3.4. Discusión

En este capítulo se mostró que las características tróficas de las DSp son determinantes en la estabilidad de las redes tróficas y en la persistencia de las especies sin dormancia. En particular se mostró que el aumento del grado relativo

de las DSp en la red promueve tanto la persistencia de todas las especies de la red como la persistencia de las especies que no presentan dormancia y en contraste, la razón de *centralidad de autovector* disminuye ambas. La medida razón de *Betweenness centrality* no mostró efectos significativos en ninguno de los casos y por último la razón de posición trófica no mostró efectos sobre la persistencia en general, pero sí efectos sobre la persistencia de las especies sin dormancia. A pesar de que el efecto total de todas las variables analizadas está dominada por el efecto directo, cabe destacar que en la mayoría de los casos, de las vías indirectas, la vía del índice de conectividad efectiva de Ulanowicz incide con mayor fuerza que el índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita.

Cada una de las medidas de centralidad tienen su interpretación en el contexto de redes de consumo y están pensadas a partir de una lógica de transmisión de efectos dentro de la red. Una forma de interpretar la centralidad de grado (DEG) es en términos de un efecto que una especie ejerce sobre sus especies vecinas (depredadores y presas), y que por lo tanto no considera efectos de segundo o mayor orden. En el caso de redes tróficas, la medida rDEG da cuenta de todas las especies que están siendo influenciadas en de un tiempo  $t$  a un tiempo  $t + 1$ . Esta es una medida denominada "de escala local" (Estrada 2007) dado que sólo considera el vecindario inmediato de la especie. Por otro lado, el EV es una medida de centralidad de meso escala (Estrada 2007). Esto significa que considera tanto el vecindario inmediato (depredadores y presas), tanto como el vecindario de las especies vecinas (los depredadores y presas del

vecindario) y así sucesivamente. EV mide la influencia de una especie directa e indirectamente, es decir da cuenta de todas las especies que están siendo influenciadas de un tiempo  $t$  a un tiempo  $t + 1$  y  $t + n$ . Tanto DEG como EV asumen son medidas que tiene sentido cuando el efecto se transmite por cualquier vía sin restricciones.

En este trabajo se observó claramente que las medidas de transmisión de efecto sin restricciones (rDEG y rEV) son las que más fuerte y ampliamente modulan la persistencia de la red trófica. Por otro lado la medida basada en caminos más cortos (rBC) no muestra ningún efecto sobre estas variables. Las medidas basadas en "caminos más cortos" (en nuestro caso rBC), no responden a la lógica de las interacciones de consumo, sino más bien responden a la lógica de nodos "inteligentes", característica que se le puede atribuir a otros tipos de redes, como redes sociales o de influencia política

Las medidas rDEG y rEV parecen estar cercanamente relacionadas (Bauer et al. 2010), sin embargo éstas mostraron efectos contrarios sobre la persistencia. Este resultado sugiere que cuando una DSp posee una gran influencia a escala local, promueve la persistencia de la red. Sin embargo, cuando esta especie posee así mismo una gran influencia a meso escala, el resultado parece ser negativo sobre la persistencia. Es necesario profundizar este punto en estudios futuros que expliquen mejor este fenómeno para lograr entender cómo las DSp generan un efecto estabilizador o desestabilizador sobre la comunidad.

La medida  $rTP$  indica la posición trófica relativa de las DSp con respecto a las demás especies de la red. Mientras mayor es  $rTP$ , indica que la dormancia se encuentra en las especies de mayor nivel trófico. Nuestros resultados indican que cuando la dormancia está posicionada en los niveles tróficos superiores, aumenta la persistencia de las especies que no presentan dormancia (PE). Una explicación posible es que la presencia de dormancia en depredadores tope permite la sobrevivencia de éstos, permitiéndoles mantener el efecto de depredador clave (Paine 1966, 1969), promoviendo la persistencia de sus presas mediante la reducción indirecta de la competencia. Bajo este razonamiento, es esperable que la  $rTP$  no muestre efecto significativo sobre la persistencia total de la red (PE), dado que cuando las especies de niveles tróficos inferiores son DSp, la mortalidad por condiciones de invierno afecta de manera similar tanto a los competidores dominantes como los que tienen desventaja competitiva, por lo tanto el efecto de depredador clave se hace irrelevante.

Por último cabe mencionar que a pesar de que en el capítulo previo no se observó efectos de la fracción de DSp en la red sobre la persistencia de las especies sin dormancia, estos últimos resultados sugieren que lo que realmente determina la persistencia de las especies sin dormancia no es la cantidad en sí misma de DSp en la red trófica, sino las características topológicas de las mismas.

Hemos comprendido cómo la complejidad trófica de las DSp es relevante para evaluar el efecto de la presencia de éstas sobre las especies de la

comunidad que no presentan este mecanismo. Previamente se había identificado la importancia del posicionamiento trófico de las especies en la estabilidad de las redes tróficas. Rooney et al. (2012) encuentra que cuando las especies que poseen fuerzas de interacción débiles pertenecen a canales con mucha densidad de interacciones se promueve la persistencia de la red, aquí remarcan el hecho que la red trófica tiene distintas vías de transmisión de efectos, y que cuando estos efectos se encuentran a distintas frecuencias la red tiende a estabilizarse. Sería interesante que en aproximaciones futuras se buscaran marcos comunes de nuestra investigación con el trabajo de Rooney et al. (2012), para desentrañar cuáles son los mecanismos que provocan que la topología a escala local y meso escala interactúe con las fuerzas de interacción en la determinación de la dinámica y persistencia de las comunidades.

## **4. Modos de activación/desactivación de la dormancia y sus consecuencias sobre la estabilidad de redes tróficas.**

### **4.1. Introducción**

La dormancia se ha considerado como un mecanismo útil para escapar de condiciones desfavorables. La producción de un banco de dormantes permite amortiguar efectos negativos del ambiente sobre el *fitness*, dando la opción a la población de generar organismos activos en momentos de mejores condiciones. Luego que se induce la producción de organismos dormantes, pueden pasar desde días (Gilbert and Schreiber, 1995) hasta cientos de años para la terminación de esta etapa (Hairston et al., 1995).

Tanto la inducción (ID) como la terminación de la dormancia (TD) suelen ser gatillados por múltiples señales tales como fotoperiodo, temperatura, densidad poblacional, disponibilidad de recursos y depredadores (Stross 1987, Kleiven et al. 1992, Zadereev and Gubanov 1996, Slusarczyk 1995, Zadereev 2003). Sabemos que cada uno de estos mecanismos permite la persistencia de poblaciones en escenarios desfavorables (estacionalidad marcada), sin embargo aún no se ha abordado cómo cada uno de los mecanismos actúa a nivel comunitario. En este trabajo se evaluará el efecto de la presencia de los distintos mecanismos de inducción y terminación de la dormancia en las redes tróficas. Para evaluar la hipótesis se consideraran cuatro mecanismos de inducción a la dormancia y cuatro mecanismos de terminación de la dormancia los cuales han

sido documentados ampliamente en la literatura (documentos citados más arriba): 1) Mecanismo de inducción y terminación de la dormancia gatillados por factores ambientales: dentro de esta categoría consideraremos variables exógenas a la dinámica de la red trófica tales como temperatura y fotoperiodo. Lo que caracteriza a estos mecanismos es que son periódicos y forzados por factores externos a la red trófica, estos mecanismos se caracterizan porque presentan periodo anual y están directamente relacionados con la mortalidad por condiciones de invierno en ambientes con estacionalidad marcada. 2) Mecanismo de inducción y terminación de la dormancia gatillado por abundancia de conespecíficos: en este caso la inducción a la dormancia se genera cuando la abundancia de conespecíficos supera cierto umbral y se termina cuando la abundancia de conespecíficos está por bajo el mismo umbral. 3) Mecanismos de inducción y terminación de la dormancia gatillado por abundancia de depredadores: en este caso la inducción a la dormancia se genera cuando la abundancia de depredadores supera cierto umbral y se termina cuando la abundancia de depredadores está por bajo el mismo umbral. 4) Mecanismo de inducción y terminación de la dormancia gatillado por abundancia de presas: en este caso la inducción a la dormancia se genera cuando la abundancia de presas está bajo cierto umbral y se termina cuando la abundancia de presas está por sobre el mismo umbral.

Dado que todas las especies de la comunidad están interconectadas mediante relaciones tróficas, la entrada en dormancia de una especie puede afectar a las especies vecinas mediante efectos directos e indirectos. Es por esto que el efecto de los mecanismos de inducción y terminación de la dormancia sobre la estabilidad comunitaria no es trivial y debe ser comprendido en profundidad a fin de comprender porque algunas especies poseen algunos mecanismos en específico. . Es por esto que proponemos evaluar el efecto de los distintos mecanismos de inducción y terminación de la dormancia sobre la persistencia de las especies de la comunidad.

#### 4.2. Métodos

Para determinar las relaciones tróficas establecidas entre cada par de especies, construimos la topología (arquitectura) de las redes en base al modelo de nicho (Williams and Martinez 2000) (sección 7.1). Una vez definida la topología de las redes (sección 6.1), acoplamos el modelo de dinámica poblacional para cada especie (sección 6.2 y 6.3). El modelo dinámico que usamos fue el modelo bioenergético alométrico de Yodzis and Innes (1992), extendido a redes ecológicas por Williams & Martinez 2004), el cual complementamos con un modelo original que representa las biomasa de los estados de dormancia y es parametrizado a partir de relaciones alométricas (sección 6.5). El resultante fue un modelo de ecuaciones integrodiferenciales no lineales de primer orden, en las cuales cada variable de estado representa la biomasa de las especies de la comunidad, en sus estados activo y dormante. Se utilizaron las funciones de la

sección 6.6 y 6.7 para representar algunas combinaciones de los siguientes mecanismos de inducción y terminación de la Dormancia: ambientales (Am), abundancia de conespecíficos (Ce), abundancia de depredadores (De) y abundancia de presas (Pr). Se eligió simular únicamente las combinaciones de inducción y terminación de la dormancia que se muestran en la Figura 9, con lo que se tienen en total 9 combinaciones de mecanismos (ej: ID por factores ambientales y TD por abundancia de conespecíficos). Se escogió una función de costo de crecimiento por condiciones de invierno para representar ambientes con estacionalidad marcada (sección 6.9). Los valores de parámetros fueron obtenidos a partir de relaciones alométricas y cálculos de vida media (secciones 6.4 y 6.10). Cada simulación se ejecutó tomando valores aleatorios de los parámetros, obtenidos de una distribución de probabilidad uniforme, con límites inferior y superior de  $\pm 15\%$  del valor de la media (6.11). Para cada simulación se asignó aleatoriamente la identidad de las DSp respetando la fracción fDsp deseada (sección 6.12). Como variable respuesta se calculó la persistencia de especies (sección 6.13). Se utilizaron las funciones de la sección 6.6 y 6.7 para representar algunas combinaciones de los siguientes mecanismos de inducción y terminación de la Dormancia: ambientales (Am), abundancia de conespecíficos (Ce), abundancia de depredadores (De) y abundancia de presas (Pr). Se eligió simular únicamente las combinaciones de inducción y terminación de la dormancia que se muestran en la Figura 9, con lo que se tienen en total 9 combinaciones de mecanismos (ej: ID por factores ambientales y TD por abundancia de conespecíficos). Se escogió una función de costo de crecimiento

por condiciones de invierno para representar ambientes con estacionalidad marcada (sección 6.9). Los valores de parámetros fueron obtenidos a partir de relaciones alométricas y cálculos de vida media (secciones 6.4 y 6.10). Cada simulación se ejecutó tomando en cuenta valores aleatorios de los parámetros, obtenidos de una distribución uniforme, con límites inferior y superior del 15% del valor de la media (6.11). Para cada simulación se asignó la identidad de las DSp de forma aleatoria según la fracción fDsp (sección 6.12). Como variable respuesta se calculó la persistencia de especies (PE, sección 6.13).

		ID $\delta(t,B)$			
		Am	Co	De	Pr
TD $\rho(t,B)$	Am				
	Co				
	De				
	Pr				

Figura 9. Combinaciones de mecanismos de inducción y terminación de la dormancia usados en las simulaciones dinámicas. Am: ambientales, Co: abundancia de conespecíficos, De: abundancia de depredadores, Pr: abundancia de presas, ID: inducción a la dormancia gobernada por la función  $\delta(t,B)$ , TD: terminación de la dormancia gobernada por la función  $\rho(t,B)$

### Diseño estadístico

El efecto de los mecanismos de inducción y terminación sobre la relación conectancia-persistencia se evaluó a través de un análisis de covarianza (ANCOVA), tomando como factor principal los mecanismos nombrados, con diez niveles, representados por todas las combinaciones de ID vs. TD de la Figura 9,

conectancia (C), con niveles 0.1, 0.15 y 0.2, riqueza de especies (R), con niveles 20, 40 y 60. La covariable será  $fDSp_z$  en la red. Esto se realizó en un contexto de estacionalidad marcada por lo que se agregó costo en crecimiento tomando  $\phi = 12$  (sección 6.9). La variable respuesta en este diseño será la persistencia de especies en la red.

Se definieron dos nuevas variables a partir la variable mecanismos. La primera variable es Mecanismos de inducción a la dormancia (Mecanismos<sup>ID</sup>), ésta consta de 4 niveles los cuales son obtenidos agrupando los resultados de todas las combinaciones de los mecanismos de reclutamiento para cada una de las cuatro dormancias. Así por ejemplo, un nivel de la variable Mecanismos<sup>ID</sup> es Am<sup>ID</sup>, el cual se refiere a la Dormancia ambiental con todos los 4 mecanismos de reclutamiento (la primera columna agrupada, Figura 9). Otro nivel sería De<sup>ID</sup>, el cual se refiere al dormancia por abundancia de depredadores para todos los mecanismos de reclutamiento (la tercera fila agrupada, Figura 9). La segunda variable es con respecto a los mecanismos de terminación de la dormancia (Mecanismos<sup>TD</sup>) y aplica la misma lógica que el anterior.

Se ajustaron relaciones lineales entre la fracción de DSp y la persistencia de especies (PE) para cada uno de los 4 niveles de las variables Mecanismos<sup>ID</sup> y Mecanismos<sup>TD</sup>. Esto se realizó para todas las combinaciones de los valores de conectancia y riqueza de especies. Se fijaron los interceptos de las relaciones lineales en (PE = 2.74,  $fDSp = 0.1$ ) (este intercepto se calculó como el promedio de todos los interceptos de las regresiones entre Mecanismos<sup>ID</sup> y Mecanismos<sup>TD</sup>

y PE), gracias a esto la pendiente de cada relación se puede interpretar como un inequívoco indicador de la fuerza de cada mecanismo sobre la persistencia de especies.

### 4.3. Resultados

En la Tabla 6 se observan los resultados del ANCOVA. Se reportó un efecto significativo de la conectancia sobre la persistencia luego de controlar por fDSp<sub>z</sub> (F = 278.11, P <0.001), el mismo resultado se mantiene con Riqueza de especies (F = 544.06, P <0.001) y mecanismos (F = 414.69, P <0.001). Por otro lado se observa un efecto significativo de la interacción entre Mecanismos y Conectancia (F = 19.80, P <0.001), Mecanismos y Riqueza (F = 15.95, P <0.001) y Mecanismos y fDSp<sub>z</sub> (F = 414.69, P <0.001).

Tabla 6. Resultados del análisis de covarianza. Los \*\*\* indica que el valor de P es inferior a 0.001.

Factor	GL	Suma Cuadrados	Media	F	P
fDSp <sub>z</sub>	1	118	117.99	6253.08	***
Conectancia	1	5.4	5.41	286.59	***
Riqueza	1	13.6	13.61	721.3	***
Mecanismos	1	26.4	26.39	1398.63	***
Conectancia x fDSp <sub>z</sub>	1	5.2	5.25	278.11	***
Riqueza x Mecanismos	1	0.3	0.3	15.95	***
Mecanismos x fDSp <sub>z</sub>	1	7.8	7.82	414.69	***
Conectancia x Riqueza	1	5.7	5.74	304.37	***
Riqueza x fDSp <sub>z</sub>	1	10.3	10.27	544.06	***
Conectancia x Mecanismos	1	0.4	0.37	19.80	***
Residuales	25639	483.8	0.02		

En la Figura 10 se observa que el mecanismo Am<sup>ID</sup> es el que muestra mayor efecto sobre la persistencia consistentemente para todos los valores de

conectancia y riqueza de especies.  $De^{ID}$  es el mecanismo de segundo mayor efecto. Luego los siguen  $Co^{ID}$  y  $Pr^{ID}$ . A medida que aumenta la conectancia y riqueza, los mecanismos  $Co^{ID}$  y  $Pr^{ID}$  disminuyen el efecto sobre la persistencia y  $De^{ID}$  aumenta su efecto alcanzando los mismos niveles que  $Am^{ID}$ .

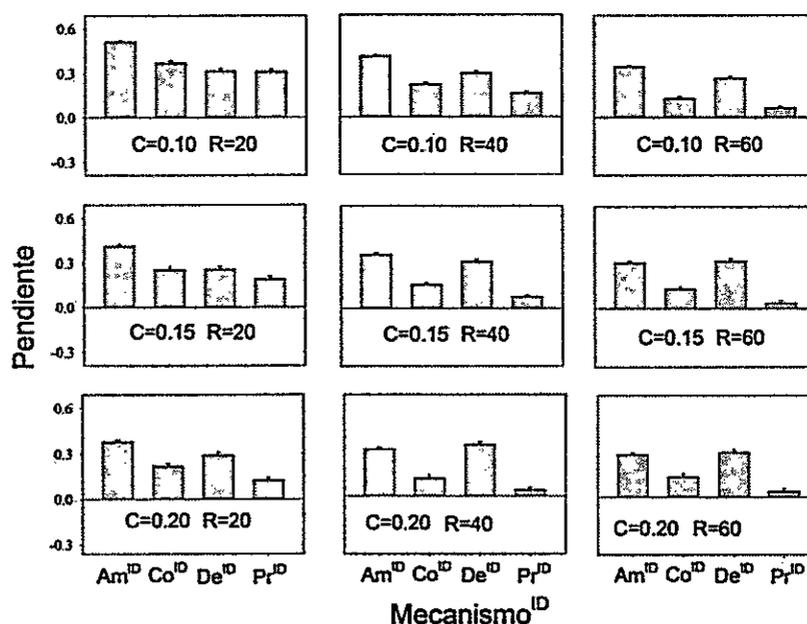


Figura 10. Pendientes obtenidas de la regresión entre la fracción DSP y persistencia de especies para distintos mecanismos de inducción a la dormancia. Obtenido para varios niveles de conectancia (C) y riqueza de especies (R).

En la Figura 11 se observa que el mecanismo  $Am^{TD}$  es el que muestra menor efecto con la persistencia consistentemente para todos los valores de conectancia y riqueza de especies. Los mecanismos  $Co^{TD}$ ,  $De^{TD}$  y  $Pr^{TD}$  similares resultados para la mayor parte de las combinaciones de valores de conectancia y riqueza de especie. Solo en los niveles altos de conectancia y riqueza de especies el mecanismo  $De^{TD}$  muestra mayores niveles que que  $Co^{TD}$  y  $Pr^{TD}$ .

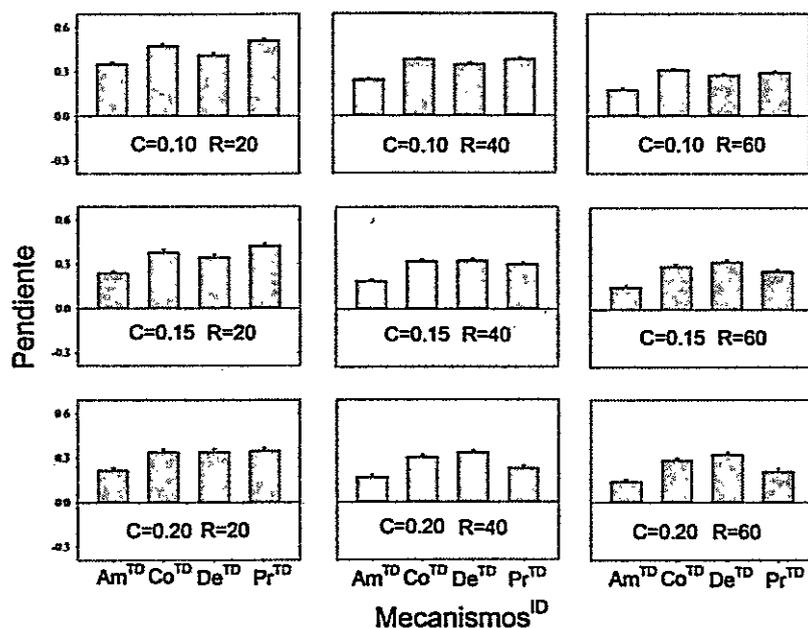


Figura 11. Pendientes obtenidas de la regresión entre la fracción DSp y persistencia de especies para distintos mecanismos de terminación a la dormancia. Obtenido para varios niveles de conectancia (C) y riqueza de especies (R).

#### 4.4. Discusión

Este estudio aumenta el entendimiento que se tiene hasta ahora de los mecanismos de inducción y terminación de la dormancia a nivel comunitario. Observamos que existen mecanismos que afectan la persistencia en distintos grados, cuyos efectos pueden depender de las características de la red trófica. En particular observamos que la inducción a la dormancia (ID) gatillada por factores ambientales (Am) es el mecanismo de inducción que aumenta más consistentemente la persistencia de las especies. Por otro lado, la terminación de la dormancia por mecanismos densodependientes (Co, De, Pr) promueven en

mayor grado la persistencia en comparación con la terminación gatillada por factores ambientales.

La mayoría de los estudios sugieren que la formación de un banco de organismos dormantes persistente es la clave para la sobrevivencia de muchas especies de invertebrados en ambientes acuáticos (de Stasio 2007). Dado que la formación de organismos dormantes es directamente proporcional a la abundancia o consumo de los activos, es de vital importancia que el mecanismo de inducción coincida con etapas de altas abundancias de la población. Aquí se ha mostrado que la inducción por factores ambientales parece ser el mecanismo inductor más beneficioso para las especies de la comunidad. Esto coincide con muchas investigaciones que encuentran que la temperatura y el fotoperiodo son los mecanismos de inducción comúnmente registrados para poblaciones zooplanctónicas. Por otro lado se observa que tanto para la inducción como la terminación de la dormancia, para los factores gatillados por abundancia de conespecíficos como abundancia de presas muestran niveles de efecto similares bajo los gradientes de conectancia y riqueza. Lo anterior se observa porque ambos mecanismos son similares en el sentido que están basados en el aumento de la competencia, dado que, los mecanismos gatillados por la abundancia de conespecíficos disminuye la competencia intraespecífica y los mecanismos gatillados por la abundancia de presas disminuyen tanto la competencia intraespecífica como la interespecífica.

Los organismos activos son los que interactúan con las demás especies y por lo tanto determinan la dinámica de consumo de la comunidad. Los mecanismos de terminación densodependientes son los que mostraron mayor efecto positivo sobre la persistencia. Los resultados demuestran la importancia de que la porción activa de la población sea liberada en escenarios beneficios para la especie, esto es, que disminuya la depredación y la competencia intraespecífica y maximice el consumo.

Por último nuestros estudios sugieren que tal como se mostró en el primer capítulo de esta tesis, el aumento de la complejidad de la red trófica amortigua el efecto de la dormancia sobre la persistencia de la comunidad. Sin embargo, esto se ve más acentuado en algunos mecanismos que en otros. En particular, tanto la inducción por factores ambientales ( $Am^{ID}$ ) como la terminación por abundancia de depredadores ( $De^{TD}$ ), fueron los mecanismos menos afectados conectancia y la riqueza de especies. Por otro lado tanto la inducción como la terminación de la dormancia gatillado por abundancia de conespecíficos y abundancia de presas mostró mayor cambio al variar las condiciones de conectancia y riqueza de especies en la red. Al parecer los mecanismos basados en abundancia de recursos muestran ser más afectados por la complejidad. Este resultado es contrario a la intuición dado que al tener redes más ricas en especies y más conexas la disponibilidad de recursos sea menor, porque los mecanismos basados en la minimización de la competencia intra e interespecífica deberían ser más beneficiosos.



## 5. Discusión General

El presente estudio describe como la presencia de ciclos de vida complejos tiene consecuencias sobre la estabilidad de las comunidades biológicas. Se observó que el efecto de la presencia de dormancia en las comunidades no es reducible al efecto individual de la dormancia sobre cada especie por separado. En un contexto de redes tróficas, la dormancia actúa según la configuración de las interacciones. En este sentido, es importante considerar la interacción de la dormancia con las propiedades de la red de interacciones de manera global y también con las características tróficas de las especies que presentan dormancia (D<sub>Sp</sub>). Por último se observó que los mecanismos por los cuales se realizan las transiciones de estado, son relevantes para determinar la persistencia de las especies de la red y no tienen el mismo efecto para distintos grados de complejidad.

En este artículo se consideró que todas las D<sub>Sp</sub> presentaban latencia de un año (sección 6.8) sin embargo, en la naturaleza, los organismos pueden pasar desde días hasta cientos de años para terminar la etapa de dormancia (Gilbert and Schreiber 1995, Hairston et al. 1995). La dormancia está determinada por mecanismos que responden a condiciones externas y que a su vez están coordinados por mecanismos hormonales internos (Danilevsky 1961). Variables ambientales tales como la temperatura, fotoperiodo y pH, pueden atrasar o adelantar la maduración de organismos dormantes, permitiéndoles ser viables

para terminar la etapa dormante antes de lo esperado. Latencias distintas a las mencionadas en esta investigación, podrían producir efectos en la estabilidad diferentes a los que se observan en este estudio. Garay et al. 2017 (no publicado aún), muestra que el desfase entre la terminación de la dormancia y el tiempo de latencia, pueden afectar severamente la persistencia de presas como depredadores.

Nuestro modelo reduce la gran gama de ciclos de vida que integran organismos dormantes presentes en la naturaleza a un estado activo y un estado dormante. El estado activo interactúa con los demás organismos de la comunidad y el estado dormante permanece aislado de la red de interacciones tróficas. Sin embargo se ha observado que los organismos dormantes pueden ser parte de la dieta de consumidores (Carol *et al.* 1994). Bajo este escenario los consumidores de organismos dormantes podrían ser clave tanto en la sobrevivencia de las DSp como las de los demás especies.

Otro factor importante que no pudo ser abarcado en esta investigación es el aporte genético y geográfico de la dormancia. La generación de organismos dormantes puede servir tanto para aumentar la variabilidad genética como para aumentar el rango geográfico de ocurrencia de una población (Hairston 1995, Pulliam 1998, Leibold *et al.* 2004). En escenarios de perturbaciones de presión sobre la comunidad (e.g.: cambios de temperatura o humedad, en escala de años) el aumento del *pool* genético es de crucial importancia para permitir la adaptación de poblaciones (Neil 1975, Nevo 1978, Hughes *et al.* 2003). Sin

embargo, dado que este trabajo considero solo ambientes con estacionalidad marcada, los aspectos considerados en el modelo fueron suficientes para mostrar efectos significativos sobre la persistencia de la comunidad.

La metodología implementada en esta investigación presenta limitaciones inherentes relacionadas con el uso del modelamiento matemático de una red trófica y con la exclusión de la variabilidad genética como parámetro de modelamiento. Primero, las ecuaciones planteadas son de carácter determinista, es decir no considera comportamientos estocásticos dentro de la dinámica, esto reduce la complejidad y la generalización de los resultados. Por último, no considera variabilidad intrapoblacional de rasgos tales como el tiempo de inducción y terminación de la dormancia, este aspecto podría ser de gran relevancia para evaluar la persistencia de especies. En un escenario de varianza intrapoblacional de rasgos las especies que presentan dormancia podrían persistir en escenarios donde en la cual bajo el actual modelamiento no lo hacen. En función de esto, la red trófica podría ejercer presiones evolutivas sobre las DSp, permitiendo que la expresión del rasgo de temporalidad de inducción y terminación de la dormancia cambie a través del tiempo.

Revelar los mecanismos por los cuales los ecosistemas sujetos a perturbaciones persisten es crítico para entender y predecir los efectos de grandes cambios ambientales. Aquí hemos mostrado que las propiedades que en un principio parecen ser solo importantes a nivel poblacional, pueden tener efectos a nivel comunitario, y que su efecto será determinado en parte por el rol

de la especie dentro de la estructura de interacciones. Estos resultados son de enorme importancia en un escenario climático, donde las variaciones estacionales son cada vez más marcadas y tanto las especies como las interacciones entre las especies se ven amenazadas. Este estudio puede ser utilizado en el futuro para complementar programas de conservación permitiendo la identificación de especies que cumplen un rol clave en la comunidad.

Futuros estudios podrían incluir variabilidad intrapoblacional de inducción y terminación de la dormancia para evaluar en qué niveles se ejerce mayor presión selectiva de este rasgo. Otro aspecto sería incluir variabilidad en la latencia de organismos dormantes para evaluar el efecto de la variabilidad de este rasgo en interacción con la inducción y la terminación y por último, futuros estudios podrían considerar la variable espacial dentro del modelo, para evaluar el rol de la dormancia en la colonización y extinción de parches en un contexto de metacomunidades.

## 6. Apéndice

Para evaluar las hipótesis planteadas construiremos un modelo de ecuaciones integrodiferenciales no lineales de primer orden, en las cuales cada variable de estado representará la biomasa de las especies de la comunidad, en sus estados en dormancia y activo. Para determinar las relaciones tróficas establecidas entre cada par de especies, construiremos la topología (arquitectura) de las redes en base a tres modelos alternativos comúnmente utilizados en la literatura y evaluaremos cada hipótesis para cada uno de los modelos de red. Una vez definida la topología de las redes, se acoplará el modelo de dinámica poblacional para cada especie. El modelo dinámico a usar será el modelo bioenergético (Yodzis and Innes 1992, Williams & Martinez 2004), el cual lo complementaremos con un modelo que simula las biomásas de los estados de dormancia, generado en nuestro laboratorio (ver más abajo). Los valores de parámetros serán obtenidos de relaciones alométricas y de estudios publicados. Adicionalmente, se realizará un análisis de sensibilidad en torno a los parámetros. Una vez generado el modelo completo (topología de la red y ecuaciones parametrizadas), procederemos a ejecutar los diseños experimentales específicos para evaluar las hipótesis. A continuación se describe de forma detallada cada etapa de la construcción del modelo.

### 6.1. Construcción de las redes

Para la construcción de las redes se utilizará el modelo de nicho (Williams and Martinez 2000). Este modelo ha sido ampliamente utilizado en la literatura ecológica y es aceptado porque cumple con varias características de las redes tróficas reales. Una cualidad de este modelo es que se puede escoger la conectancia (C) y la riqueza de especies de la red (R).

### 6.2. Asignación de masas corporales

Una vez que la topología de la red está construida se calcula la posición trófica  $T$  de cada una de las especies de la red según el *shortest path* (Williams 2008) y se le asignan masas corporales según

$$M_c = Z^{T-1} \quad 1$$

donde  $Z$  es la razón de tamaños corporales depredador-presa, la cual es obtenida a partir de una distribución normal (media = 100, DE = 100), siguiendo a Berlow *et al.* (2009). Las masas corporales asignadas se utilizarán para parametrización alométrica.

### 6.3. Modelo dinámico

Modelo dinámico para interacciones tróficas

Las ecuaciones dinámicas se basan en el modelo bioenergético consumidor-recurso (Yodzis and Innes 1992; Berlow *et al.* 2009). El modelo

$$\dot{B}_i = -r_i B_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i}\right) - x_i B_i - \sum_{j \in \text{Consumers}} x_i y B_j F_{ji} / e_{ji} \quad 2$$

$$\dot{B}_i = -x_i B_i + \sum_{j \in Resources} x_j y B_j F_{ji} - \sum_{j \in Consumers} x_i y B_j F_{ji} / e_{ji} \quad 3$$

describe el cambio en la densidad de biomasa de los productores primarios (Ecuación 2) y de los consumidores (Ecuación 3).  $B_i$  es la densidad de biomasa de la población  $i$ ,  $r_i$  es la tasa máxima de crecimiento masa-específica,  $K_i$  es la capacidad de carga del ambiente,  $x_i$  es la tasa metabólica masa-específica,  $y$  es la máxima tasa de consumo de los consumidores relativo a su tasa metabólica,  $e_{ji}$  es la eficiencia de conversión de la población  $j$  cuando consume a la población  $i$ .

La respuesta funcional de los consumidores,  $F_{ij}$ , describe la fracción realizada de la tasa máxima de consumo cuando consume la población  $j$ :

$$F_{ij} = \frac{\omega_{ij} B_j^h}{B_0^h + \sum_{k \in Resources} \omega_{ik} B_k^h} \quad 4$$

donde  $\omega_j$  es la proporción de la tasa máxima de consumo asignada a consumir  $j$ ,  $B_0$  es la densidad de media saturación de  $i$ , el exponente  $h$  regula la forma de la curva, entre Holling tipo II y Holling tipo III. Nosotros usamos preferencias uniformes de los consumidores con  $n$  recursos ( $\omega_j = 1/n$ ), esto es, los consumidores se alimentan según la biomasa relativa de la presa.

#### 6.4. Parametrización alométrica

Acorde a la teoría alométrica de la ecología (Brown *et al.* 2004), las tasas por unidad de biomasa de producción  $R$ , metabolismo  $X$ , y consumo máximo  $Y$ , siguen una ley de potencias a la  $-1/4$  con las biomazas:

$$R_p = a_r M_p^{-0.25} \quad 5$$

$$X_{C,P} = a_x M_C^{-0.25} \quad 6$$

$$Y_C = M_C^{-0.25} \quad 7$$

donde  $a_r$ ,  $a_x$  y  $a_y$  son coeficientes alométricos,  $M$  es la masa corporal de los individuos de la población, y los subíndices  $C$  y  $P$  indican parámetros de consumidor y productor (Yodzis and Innes 1992). La escala de tiempo la definimos normalizando las tasas biológicas acorde a la tasa de crecimiento masa específica de las poblaciones basales, y la tasa máxima de consumo la normalizamos a partir de las tasas metabólicas:

$$r_i = 1 \quad 8$$

$$x_i = \frac{X_C}{R_P} = \frac{a_x}{a_r} \left( \frac{M_C}{M_P} \right)^{-0.25} \quad 9$$

$$y_i = \frac{Y_C}{X_C} = \frac{a_y}{a_x} \quad 10$$

En esta caso, usaremos  $y_i=8$  y  $e_{ij}=0.85$  para carnívoros, y  $e_{ij}=0.45$  para herbívoros;  $a_x/a_y=0.314$  para consumidores y  $a_x/a_y=0.138$  para productores (Brose *et al.* 2006).

### 6.5. Inclusión de los estados de dormancia

El modelo dinámico con estados de dormancia es el siguiente

$$\frac{dB_i}{dt} = r_i \left( 1 - \frac{B_i}{K_i} \right) \left( (1 - \delta_i(t, B)) B_i + \varepsilon_A \rho_i(t, B) \int_0^\infty \sigma_i g_i(u) D_i(t, u) du \right) - \sum_{j \in \text{Consumers}} x_i y_i B_j F_{ji} / e_{ji} - r \gamma \varphi(t) \quad 11$$

$$\frac{dB_i}{dt} = \varepsilon_i \rho_i(t, B) \int_0^\infty \sigma_i g_i(u) D_i(t, u) du + (1 - \delta_i(t, B)) \sum_{j \in \text{Resources}} x_i y_i B_j F_{ij} - \sum_{j \in \text{Consumers}} x_i y_i B_j F_{ji} / e_{ji} - \mu_i (1 + \varphi(t)) B_i \quad 12$$

$$\frac{\partial D_i(t, u)}{\partial t} = - \frac{\partial D_i(t, u)}{\partial u} - \sigma_i \rho_i(t, B) g_i(u) D_i(t, u) - \beta_i D_i \quad 13$$

$$D_i(t, u = 0) = \kappa_i \varphi(t) \delta_i(t, B) \sum_{j \in \text{Recursos}} x_i y_i B_j F_{ij} \quad 14$$

$$D_i(t, u = 0) = \varphi(t) \eta_i \delta_i(t, B) B_i \quad 15$$

$$D_i(t, u = 0) = \kappa_i \varphi(t) \delta_i(t, B) \sum_{j \in \text{Recursos}} x_i y_i B_j F_{ij} \quad 16$$

La variable de estado  $B_i$  representa la densidad de biomasa del estado activo de la especie  $i$ . La variable  $D_i(t, u)$  representa la densidad de biomasa del estado inactivo de la especie  $i$  en el tiempo  $t$  y edad  $u$ . La función  $\rho(t, B) \in [0, 1]$  es la favorabilidad para que los organismos en dormancia de la especie  $i$  recluten en estado activo (de aquí en adelante, reclutamiento),  $\delta_i(t, B) \in [0, 1]$  es la favorabilidad del ambiente para que los organismos activos inviertan en la creación de organismos-dormantes de edad cero (de aquí en adelante inducción). Tanto como son funciones que pueden depender del tiempo o de las abundancias poblacionales de la comunidad. Los estados inactivos de la población  $i$  de edad cero  $D_i(t, 0)$  son generados proporcionalmente a la abundancia en el caso de los productores basales y proporcionales al consumo en el caso de los

consumidores. La función  $g_i(u) \in [0,1]$  es la capacidad fisiológica del estado inactivo para generar activos. El parámetro  $\delta_i$  es la velocidad de salida del banco de dormancia de la población  $i$ ,  $\varepsilon_i$  es la fracción de la biomasa de la especie  $i$  que sale del banco de dormantes y que efectivamente se convierte en biomasa de activos de la especie  $i$ ,  $\eta_i$  es la proporción de biomasa que sale del estado activo y efectivamente se convierte en estado de dormancia,  $\kappa_i$  es la proporción del consumo de los consumidores  $i$  que se invierte en creación de biomasa del estado inactivo  $i$ ,  $\beta_i$  es la mortalidad de los dormantes. La función  $\varphi$  es el costo en crecimiento por condiciones de invierno,  $\gamma_i$  es la fracción de la tasa de crecimiento de las especies basales que actúa como mortalidad.

La Ecuación 12 indica el crecimiento de la población activa de las especies basales. En esta, el crecimiento logístico va acompañado de un término de crecimiento independiente de los estados inactivos, pero limitado por la inversión en organismos en dormancia  $(1 - \delta_i(t, B))$ , y un término que regula el ingreso a la población activa de estados en dormancia  $\varepsilon_A \rho_i(t, B) \int_0^\infty \sigma_i g_i(u) D_i(t, u) du$ . El penúltimo término representa la pérdida de biomasa por consumo de los depredadores. El último es la mortalidad por las bajas temperaturas de invierno, la cual es proporcional a la tasa de crecimiento por una proporción  $\gamma$ .

La Ecuación 13 representa el crecimiento de la población activa de consumidores. En esta, el primer término indica el ingreso a la porción activa de la población de los organismos en dormancia que reclutan. El segundo término

representa el ingreso de biomasa a la población activa por consumo de los recursos, el cual está limitado por la proporción del consumo que se invierte en crecimiento de la porción activa  $1 - \delta_i(t, B)$ . El tercer término representa la pérdida de biomasa por consumo de los depredadores de la especie  $i$ . El último término representa la mortalidad, la cual aumenta por bajas temperaturas invernales según la función  $\varphi(t)$ .

La Ecuación 14 representa la dinámica de los organismos en dormancia a través de la ecuación de advección. En esta ecuación, el primer término indica el mecanismo de envejecimiento del banco de organismos en dormancia. El segundo término representa la salida del banco de organismos en dormancia de edad  $u$ . Y el último término representa la mortalidad o inviabilidad de los organismos en dormancia por causas ambientales.

La Ecuación 15 representa la creación de organismos en dormancia de edad  $u = 0$  de las especies basales, la cual es proporcional a la abundancia de los organismos activos. Esta ecuación es una de las condiciones de borde del sistema. La Ecuación 16 representa la creación de organismos en dormancia de edad  $u = 0$  de los consumidores, la cual es proporcional al consumo de los organismos activos. Esta ecuación es otra de las condiciones de borde del sistema.

## 6.6. Inducción a la dormancia

La inducción a la dormancia  $\delta_i(t, B)$ , es una función cuyo codominio está entre cero y uno, e indica la favorabilidad para la entrada en dormancia de los organismos. Esta función puede depender de factores ambientales o puede depender de factores demográficos como abundancia de conespecíficos, depredadores o presas:

1) Inducción a la Dormancia gatillada por factores ambientales (Am): En este caso la entrada en dormancia se inicia cuando finaliza la mitad más fría del año y finaliza un poco antes de iniciar la etapa más fría

$$\delta_i(t, B) = \begin{cases} 1 & \text{retrasado 3 semanas del inicio de la primavera} \\ 0 & \text{retrasado 3 semanas del término de la primavera} \end{cases} \quad 17$$

2) Inducción a la Dormancia por abundancia de conespecíficos (Co): En este caso la entrada en dormancia depende de abundancia de conespecíficos, alcanza su mínimo valor cuando la densidad de los activos es cero y su valor máximo lo alcanza asintóticamente a medida que la población crece, el punto medio lo obtiene en  $b_{i0}$ . El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\delta_i(t, B) = \frac{B_t^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + B_t^{\beta_i}} \quad 18$$

3) Inducción a la Dormancia por abundancia de depredadores (De): la entrada en dormancia depende de la abundancia de depredadores, alcanza su mínimo valor cuando la abundancia cuando los depredadores de la especie  $i$  es cero y su valor

máximo se alcanza asintóticamente a medida que aumenta la abundancia de los depredadores. El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\delta_i(t, \mathbf{B}) = \frac{\sum_{j \in \text{Consumers}} B_j^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + \sum_{j \in \text{Consumers}} B_j^{\beta_i}} \quad 19$$

4) Inducción a la Dormancia por abundancia de presas (Pr): la entrada en dormancia depende de la abundancia de presas, alcanza su máximo valor cuando la abundancia de las presas de la especie  $i$  es cero y su valor mínimo se alcanza asintóticamente a medida que aumenta la abundancia de las presas. El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\delta_i(t, \mathbf{B}) = 1 - \frac{\sum_{j \in \text{Resources}} B_j^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + \sum_{j \in \text{Resources}} B_j^{\beta_i}} \quad 20$$

### 6.7. Terminación de la dormancia

La función  $\rho_i(t, \mathbf{B})$ , es una función cuyo codominio está entre cero y uno, e indica la favorabilidad para la terminación de la dormancia. Esta función puede depender de factores ambientales o puede depender de factores demográficos como abundancia de conoespecíficos, depredadores o presas:

1) Terminación de la dormancia gatillada por factores ambientales (Am): En este caso la terminación se inicia cuando finaliza la mitad más fría del año y finaliza un poco antes de iniciar la etapa más fría

$$\rho_i(t, \mathbf{B}) = \begin{cases} 1 & \text{inicio de la primavera} \\ 0 & \text{término de la primavera} \end{cases} \quad 21$$

2) Terminación de la dormancia por abundancia de conespecíficos (Co): En este caso la terminación depende de abundancia de conespecíficos, alcanza su máximo valor cuando la densidad de los activos es cero y su valor mínimo lo alcanza asintóticamente a medida que la población crece, el punto medio lo obtiene en  $b_{i0}$ . El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\rho_i(t, B) = 1 - \frac{B_i^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + B_i^{\beta_i}} \quad 22$$

3) Terminación de la dormancia por abundancia de depredadores (De): la terminación depende de la abundancia de depredadores. Ésta alcanza su máximo valor cuando la abundancia de los depredadores de la especie  $i$  es cero y su valor máximo se alcanza asintóticamente a medida que aumenta la abundancia de los depredadores. El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\rho_i(t, B) = 1 - \frac{\sum_{j \in \text{Consumidores}} B_j^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + \sum_{j \in \text{Consumidores}} B_j^{\beta_i}} \quad 23$$

4) Terminación de la dormancia por abundancia de presas (Pr): la terminación depende de la abundancia de presas, alcanza su mínimo valor cuando la abundancia de las presas de la especie  $i$  es cero y su valor máximo se alcanza asintóticamente a medida que aumenta la abundancia de las presas. El parámetro  $\beta_i$  indica la abruptez de la curva.

$$\rho_i(t, B) = \frac{\sum_{j \in \text{Recursos}} B_j^{\beta_i}}{b_{i0}^{\beta_i} + \sum_{j \in \text{Recursos}} B_j^{\beta_i}} \quad 24$$

### 6.8. Edad de latencia

La función,  $g_i(u)$  indica la viabilidad de un organismo en dormancia para pasar al banco de activos según la edad  $u$ . Esta es una función escalonada, teniendo valores cero antes del umbral de latencia  $L$ , valor uno entre  $L$  y  $L + V$ , y cero de nuevo cuando  $u$  es mayor a  $V$ , donde  $V$  es la máxima edad en donde un organismo en dormancia es viable para pasar al banco de activos.

$$g_i(u) = \begin{cases} 0 & u < L \\ 1 & L \leq u < L + V \\ 0 & L + V \leq u \end{cases} \quad 25$$

Se eligieron parámetros de latencia de un año  $L = 1$  y una máxima edad  $V = 5$  años.

### 6.9. Costo en crecimiento por condiciones de invierno.

La función  $\varphi(t)$  indica el aumento de mortalidad por efecto de las bajas temperaturas.

$$\varphi(t) = \varphi_{\max} \left( 0.5 \cos \left( \frac{2\pi}{52.18} (t - \varphi_{\text{fase}}) \right) + 0.5 \right) \quad 26$$

Donde  $\varphi_{\text{fase}}$  es el parámetro que indica cuando parten las estaciones. El parámetro  $\varphi_{\max}$  representa el costo máximo en crecimiento por condiciones de invierno así, cuando  $\varphi_{\max} = 0$  se considera un ambiente sin estacionalidad marcada, y  $\varphi_{\max} > 0$  se considera un ambiente con estacionalidad marcada (en las simulaciones se usó  $\varphi_{\max} = 0$  y  $\varphi_{\max} = 12$ . Para el caso de las especies basales, como el costo en crecimiento por condiciones de invierno es

proporcional a su tasa de crecimiento  $r$  y no a su mortalidad, se aplica un factor corrector  $\gamma=0.05$ , por lo tanto el costo en crecimiento genera una mortalidad equivalente al  $0.05 \cdot 12 = 0.6 = 60\%$  de su tasa de crecimiento (véase ecuación 12).

#### 6.10. Parámetros relacionados con los estados dormantes

Los parámetros relacionados con los estados dormantes se eligieron considerando valores estimados de sistemas naturales y cálculos de vida media.

Estos son

Parámetro	Unidades	Valor
$\epsilon_i$	Sin unidades	0.9
$\sigma_i$	$w^{-1}$	4.0
$\eta_i$	$w$	0.9
$\kappa_i$	$w^2$	0.9
$\mu_i$	$w^{-1}$	0.001
$\beta_i$	Sin unidades	3.0
$b_{io}$	$\mu\text{gCL}^{-1}\text{w}^{-1}$	0.1

Tabla 7: Valores de los parámetros relacionados con la dormancia. ( $w$ : semana,  $\mu\text{gC}$ : micro gramos de carbono de biomasa seca,  $L$ =litros)

### 6.11. Simulación

Para cada uno de los objetivos se correrá la simulación 200 veces (con distintas matrices y aleatorización en los parámetros del modelo de ecuaciones diferenciales), para cada combinación de conectancia (con valores 0.10, 0.15, 0.20), riqueza (con valores 20, 40, 60), para cada combinación de mecanismos de reclutamiento y dormancia (las diez combinaciones mostradas en la Figura 9) y para costo en crecimiento por condiciones de invierno máximo (con valores 0 y 12) , lo que entrega un total de  $200 \times 3 \times 3 \times 10 \times 2 = 3600$  simulaciones. Las condiciones iniciales para los organismos activos se tomaron de una distribución uniforme con media  $0.1 \mu\text{gC/L}$  y rango  $[0.075 \mu\text{gC/L}, 0.125 \mu\text{gC/L}]$  y la de los estados en dormancia de edad 0 de una distribución uniforme con media  $5 \mu\text{gC/L}$  y rango  $[6.25 \mu\text{gC/L}, 3.75 \mu\text{gC/L}]$ . El tiempo de iteración de cada simulación se fijó en 25 años (1304,5 semanas), tiempo en que todas las simulaciones mostraron llegar a un punto fijo (oscilatorio o asintótico).

### 6.12. Fracción de DSp (fDSp)

En cada simulación la fracción de DSp se obtendrá de una distribución continua y uniforme, con rango entre 0.1 y 1. La asignación de la presencia de dormancia para cada especie se realizará a partir de la fracción escogida. En ciertos instantes se considerará como variable el *z-score* de fDSp, el cual se obtiene de

$$fDSp_z = \frac{fDSp - \langle fDSp \rangle}{std(fDSp)}$$

donde el paréntesis  $\langle \rangle$  indica el promedio y la función  $std()$  indica la desviación estándar.

### 6.13. Variables respuesta: medidas de estabilidad

Las variables respuesta en los análisis serán la estabilidad de la red trófica, medida como la persistencia de especies (PE) y persistencia de especies sin dormancia (PE-). La persistencia de especies se calcula como la razón entre la cantidad de especies que persiste al final de la simulación y la cantidad de especies totales de la red:

$$PE = \frac{\text{cantidad de especies que persiste al final de la simulación}}{\text{cantidad de especies totales de la red}} \quad 27$$

La persistencia especies sin dormancia (P-) se calcula como la razón entre la cantidad de especies sin dormancia que persiste al final de la simulación y la cantidad de especies sin dormancia de la red inicialmente:

$$PE^- = \frac{\text{cantidad de especies sin diapausa que persiste al final de la simulación}}{\text{cantidad de especies sin diapausa de la red inicialmente}} \quad 28$$

### 6.14. Variables intermedias de los modelos estadísticos: índice de conectividad efectiva de Ulanowicz

Supongamos que  $T_{ij}$  es el flujo (o fuerza de interacción) de biomasa desde la especie  $i$  hacia la especie  $j$ . La cantidad total de biomasa que emana desde  $i$  se calcula sumando todas las magnitudes de intercambio hacia todas las especies  $j$  ( $T_i = \sum_j T_{ij}$ ). En tal caso se podría definir como el flujo total de las interacciones de la red como (T)

$$T = \sum_i T_i = \sum_i \sum_j T_{ij}$$

La probabilidad de que una unidad de magnitud de intercambio (e.g. biomasa), que está pasando de una especie cualquiera a otra especie cualquiera, pase en particular de la especie  $i$  a la especie  $j$ , se calcula como  $T_{ij}/T$ . Ulanowicz and Norden (1990) argumentaron que la mejor medición para la diversidad de flujo se calcula como

$$H = - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left( \frac{T_{ij}}{T} \right) \log \left( \frac{T_{ij}}{T} \right)$$

Una fracción de esta diversidad que viene de características estructurales de la red se definirá como  $A$ , o información mutua promedio:

$$A = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left( \frac{T_{ij}}{T} \right) \log \left( \frac{T_{ij}T}{T_i T_j} \right)$$

a partir de esto Ulanowicz (1997) define la medida

$$m(\{T_{ij}\}) = b^{\frac{\kappa}{2}},$$

donde  $b$  es la base en la cual los logaritmos fueron calculados y  $\kappa = H - A$  (nótese que  $m$  depende de todo el conjunto de flujos  $\{T_{ij}\}$ ). El parámetro  $m$  es una medida de diversidad, considerando los flujos de biomasa entre especies. Cuando el parámetro  $m$  se acerca a 1 se considera que la red es más vulnerable a catástrofes iniciadas por perturbaciones exógenas al sistema y al azar.

En este trabajo nos interesa dar cuenta de fuerzas de interacción que varían temporalmente dentro de un año, definiremos la fuerza de interacción como el flujo promedio en 5 años entre una especie  $i$  y  $j$  a partir de la ecuación 11 y 12 como

$$T_{ij}^{fp} = \frac{x_i y_j}{e_{ji}} \int_{t_0}^{t_f} B_j F_{ji} dt$$

donde  $t_0 = 20$  años y  $t_f = 25$  años. A partir de esto definiremos el índice de conectividad efectiva de Ulanowicz  $m$ :

$$m = m\left(\{T_{ij}^{fp}\}\right) = b^{\frac{N}{2}} \quad 29$$

Similarmente, definiremos la versión per cápita definiendo la fuerza de interacción per cápita como el flujo promedio en 5 años entre una especie  $i$  y  $j$ , por abundancia de especie  $i$ , también a partir de la ecuación 11 y 12 como

$$T_{ij}^{fpPC} = \left(\int_{t_0}^{t_f} B_i dt\right)^{-1} \frac{x_i y_j}{e_{ji}} \int_{t_0}^{t_f} B_j F_{ji} dt$$

donde  $t_0 = 20$  años y  $t_f = 25$  años. A partir de esto definiremos índice de conectividad efectiva de Ulanowicz per-cápita  $m_{pc}$ :

$$m_{pc} = m\left(\{T_{ij}^{fpPC}\}\right) = b^{\frac{N}{2}} \quad 30$$

Las variables  $m$  y  $m_{pc}$  será usada en el diseño estadístico, para establecer relaciones de causalidad entre variables. Ulanowicz (1997) ocupa el término conectancia efectiva para referirse a  $m$ , sin embargo esta notación puede causar confusiones en el contexto de redes, donde conectancia es un índice de la red y no de las especies de la red como sugiere la notación de Ulanowicz.

### 6.15. Métodos numéricos

Para resolver el sistema de ecuaciones diferenciales se utilizará el método de volúmenes finitos (Eymard *et al* 2000, LeVeque 2002) con discretización adaptativa. El integrador utilizado para resolver el sistema de ecuaciones fue programado y ejecutado en Matlab 2011b. Las simulaciones se ejecutaron en el *cluster* de Biotecnología de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas de la Universidad de Chile. Los análisis estadísticos se ejecutaron en un computador personal, en el lenguaje R (versión Rx64 3.1.2).

## 7. Referencias

- Aluja, M., Lopez, M. & Sivinski, J. 1998. Ecological evidence for diapause in four native and one exotic species of larval pupal fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids in tropical environments. *Annals of the Entomological Society of America*, 91: 821-833.
- Atmar W, Patterson BD. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*. 96: 373–382.
- Ban, S., Minoda, T. 1994. Induction of diapause egg- production in *Eurytemora affinis* by their own metabolites. *Hydrobiologia* 293:185–189
- Bascompte, J., Melian, C. J. 2005 Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86, 2868–2873.
- Baskin, J. M., Baskin, C. C. 1972. The influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *Am. Midl. Nat.* 88:318-323.
- Bauer, B., Jordán, F., & Podani, J. (2010). Node centrality indices in food webs: Rank orders versus distributions. *Ecological Complexity*, 7(4), 471-477.
- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J., Brose, U. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106: 187-191.

- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J. & Brose, U. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106: 187–191.
- Bonacich, P. 1972. Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *Journal of Mathematical Sociology*, 2: 113-120.
- Braby, M.F. & Jones, R.E. 1995. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. *Oikos*, 72: 189-204.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. 1996. Genetic constraints to life- history evolution in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Evolution*, 50, 1176–1181.
- Brendonck L, De Meester L, 2003. Egg banks in fresh- water zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491:65–84
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* ,85: 1771–89.
- Cáceres, C. 1997 Temporal variation, dormancy, and coexistence: a field test of the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 94 17: 9171–9175.
- Caceres, C. E., and A. J. Tessier. 2003. How long to rest: the ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* 84:1189–1198.

- Chesson, P. 2000 General theory of competitive coexistence in spatially varying environments. *Theoretical population biology*, 58: 211–237.
- Chesson, Peter; Warner, Robert 1981 Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117: 923–943.
- Chou, C. P., Bentler, P. M., & Satorra, A. (1991). Scaled test statistics and robust standard errors for non-normal data in covariance structure analysis: a Monte Carlo study. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology*, 44(2), 347-357.
- Clauss, M. J., and D. L. Venable. 2000. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet-hedging. *Am. Nat.* 155:168–186.
- Cohen J.E., Newman C.M. 1985. A stochastic theory of community food webs: I. Models and aggregated data. *Proc. R. Soc. B.* 224: 421–448.
- Curran, P. J., West, S. G., & Finch, J. F. (1996). The robustness of test statistics to nonnormality and specification error in confirmatory factor analysis. *Psychological methods*, 1(1), 16.
- Danforth, B. N. 1999. Emergence dynamics and bet-hedging in a desert bee *Perdita portalis*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266:1985–1994.
- Danilevsky, A.S., *Photoperiodism and Seasonal Development of Insects*, Leningrad State University Press, Leningrad (1961). (En Ruso)

- Danks, H.V. 1987. Insect Dormancy: an Ecological Perspective. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa.
- De Angelis, D. L. 1975. Stability and Connectance in Food Web Models. *Ecology* 56:238–243
- Diekmann, M. *et al.* (2005) Habitat-specific fishing revealed distinct indicator species in German lowland lake fish communities. *J. Appl. Ecol.*, 42: 901–909
- Dodson Stanley I. & Frey David G. 2001. Cladocera And Other Branchiopoda, In: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Thorp, James & Covich Alan P. pp. 849-862, Academic Press., ISSN 0-12-690647-5, USA
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002a. Network robustness and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567.
- Ebert D. 2005. *Ecology, Epidemiology and Evolution of Parasitism in Daphnia*. Thomas Zumbunn, Universität Basel, Retrieve from
- Elton, C. 1927 *Animal Ecology*, Sidgwick Jackson
- Elton, C. S. (2000). *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press.
- Elton, C. S. (2001). *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Emmerson, M. and Yearsley, J.M. 2004 Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.*, 271: 397–405

- Erdős, P., Rényi, A. 1959. On Random Graphs. I. *Publicationes Mathematicae* 6: 290–297
- Eriksson, O. 1996 Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77: 248-258.
- Estrada, E. (2007). Characterization of topological keystone species: local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4(1), 48-57.
- Eymard, R. Gallouët, T. R. Herbin, R. 2000. The finite volume method *Handbook of Numerical Analysis*, Vol. VII, 2000, p. 713–1020. Editors: P.G. Ciarlet and J.L. Lions.
- Gardner, M. R. & Ashby, W. R. 1970 Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228, 784 1970.
- Gilbert, J.J., Schroöder, T. 2004. Rotifers from diapausing, fertilized eggs: unique features and emergence. *Limnology and Oceanography* 49:1341–1354.
- González-Suárez, M., Revilla, E. 2013. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. *Ecology Letters*, 16: 242:251.
- Guimera R, Amaral L.A.N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895–900.
- Gullan, P. J. P. S. Cranston 2004. *The insects: an outline of entomology* (3 ed.). Wiley-Blackwell. pp. 198–199

- Haag, R.W. 1979. The ecological significance of dormancy in some rooted aquatic plants. *Journal of ecology*, 67: 727-738.
- Hairston, N.G, Jr, Kearns CM 2002. Temporal dispersal: ecological and evolutionary aspects of zooplankton egg banks and the role of sediment mixing. *Integr Comp Biol* 42:481–491
- Hanski, I. 1988. Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Ann. Zool. Fennici* 25:37–53.
- Hartmann, H.T., D.E. Kester, F.T. Davies, Jr., and R.L. Geneve. 2002. Hartmann and Kester's plant propagation: Principles and practices 7th ed. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. Seventh edition.
- Hirche, H.-J. 1996. Diapause in the marine copepod *Calanus finmarchicus* – a review. *Ophelia* 44: 129–143.
- Hofbauer, J., Sigmund, K. 1988. *The Theory of Evolution and Dynamical Systems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge 193: 204 –206.
- Horvitz, C. C., & Schemske, D. W. (1994). Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology*, 1949-1958.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., & Roughgarden, J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science*, 301(5635), 929-933.

- Jones, S.E., Lennon, J.T. 2010 Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 107: 5881-5886.
- Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1733-1741.
- Jordán, F., Liu, W., Davis, A.J., 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535–546
- Jordán, F., Scheuring, I., & Vida, G. (2002). Species positions and extinction dynamics in simple food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 215(4), 441-448.
- Kemp, W., P., Bosch, J. 2001. Postcocooning Temperatures and Diapause in the Alfalfa Pollinator *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94: 244-250.
- Kempf, S.C., Hadfield, M.G. 1985. Planktotrophy by the lecithotrophic larvae of a nudibranch, *Phestilla sibogae* (Gastropoda). *The Biological Bulletin* 169: 119–130.
- Kondoh, M. (2007). Anti-predator defence and the complexity–stability relationship of food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1618), 1617-1624.
- Kondoh, M. 2008 Building trophic modules into a persistent food web. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 105: 16631–16635

- Kondoh, M., & Ninomiya, K. (2009). Food-chain length and adaptive foraging. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20090482.
- Košťál, V. 2006 Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52: 113–127.
- Košťál, V. 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*. 52: 113-127.
- Košťál, V., Shimada, K., Hayakawa, Y., 2000. Induction and development of winter larval diapause in a drosophilid fly, *Chymomyza costata*. *Journal of Insect Physiology* 46: 417–428.
- Krause, A. E., K. A. Frank, D. M. Mason, R. E. Ulanowicz, and W. W. Taylor. 2003 Compartments revealed in foodweb structure. *Nature*, 426: 282–285.
- Krebs, C.J. 2009 *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6th ed.
- Kroon, A. & Veenendaal, R.L. 1998. Trade-off between diapause and other life-history traits in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Ecological Entomology*, 23, 298–304.
- Krunic, M. D., Hinks, C. F. 1972. The effect of temperature and of temperature pretreatment on diapause and on the synchronization of adult emergence in *Megachile rotundata*. *Can. Entomol* 104: 889–893.

- Leather, S.R., Walters, K.F.A., Bale, J.S. 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613.
- LeVeque, R., J. 2002. *Finite Volume Methods for Hyperbolic Problems*, Cambridge University Press.
- Levine, S. 1980 Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *J. Theor. Biol.*, 84: 195-207.
- Levins, R. 1977. in *Mathematics and the Life Sciences*, D. E. Matthews, Ed., vol. 18 of *Lecture Notes in Biomathematics* (Springer-Verlag, New York) pp. 153–199.
- Loreau, M., Mouquet, N., & Gonzalez, A. (2003). Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(22), 12765-12770.
- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36(3), 533-536.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. - *Ecology* 36: 533-536.
- Martinez, N.D., Williams, R.J. & Dunne, J.A. (2006). Diversity, complexity, and persistence in large model ecosystems. In: *Ecological Networks: Linking Structure*

- to Dynamics in Food Webs (eds Pascual, M. & Dunne, J.A.). Oxford University Press, Oxford, pp. 163–185.
- May, R. M. (2001). *Stability and complexity in model ecosystems* (Vol. 6). Princeton University Press.
- May, R. M. 1973 *Stability and complexity in model ecosystems* Princeton Univ. Press.
- May, R. M., Lawton, J. H. & Stork, N. E. 1995 Assessing extinction rates. In *Extinction rates* (eds J. H. Lawton & R. M. May), pp. 1–24. Oxford, UK: Oxford University Press.
- McCann K. & Hastings A. (1997) Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264, 1249-1254
- McCann, K.; A. Hastings, G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395: 794–798.
- Menu, F., and D. Debouzie. 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93:367–373.
- Mergeay J, Vanoverbeke J, Verschuren D, De Meester L 2007 Extinction, recolonisation and dispersal through time in a planktonic crustacean. *Ecology*, 88: 3032–3043
- Montoya, J.M., Pimm, S.L. Sole, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259–264

- Moore, J.C, E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. de Ruiter, Q. Dong, A. Hastings, N.C. Johnson, K.S. McCann, K. Melville, P.J. Morin, K. Nadelhoffer, A.D. Rosemond, D.M. Post, J.L. Sabo, K.M. Scow, M.J. Vanni, and D.H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics, and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.
- Musolin, D.L., Saulich, A.K., 1996. Photoperiodic control of seasonal development in bugs (Heteroptera). *Entomological Reviews* 76: 849–864.
- Nei, M. (1975). *Molecular population genetics and evolution*. North-Holland Publishing Company.
- Neutel, A. M. P., Heesterbeek, J. A., De Ruiter P. C., 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296: 1120-1123
- Neutel, A.M., Heesterbeek, J.A.P, van de Koppel, J., Hoenderboom, G., Vos, A., Kaldewey C, Berendse F., Ruiter, P.C. 2007 Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 449: 599–602
- Nevo, E. (1978). Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theoretical population biology*, 13(1), 121-177.
- Otto, S.B., B.C. Rall, and U. Brose. 2007. Allometric degree distributions facilitate food web stability. *Nature* 450:1226-1230.
- Otto, S.B., Rall, B.C., and Brose, U. 2007 Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450, 1226-1230.

- Paine, R.T. 1992 Food-web analysis through field measurement of per-capita interaction strength. *Nature*, 355: 73–75
- Pake, Catherine; Venable, D. Lawrance 1995 Is coexistence of Sonoran desert annual plants mediated by temporal variability reproductive success. *Ecology*, 76: 246–261.
- Parker, F. D. and Tepedino, V. J. 1982. Maternal influence on diapause in the alfalfa leafcutting bee (Hymenoptera: Megachilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am* 75: 407–410
- Philippi, T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *Am. Nat.* 142:474–487.
- Pimm, S.L., 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Pimm, Stuart L. 1982. *Food webs*. New York: Chapman and Hall.
- Powell, J., A., 1986, Record of prolonged diapause in lepidóptera. *Journal of research on the lepidóptera*. 25: 83-108.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L., Phillips, P.C., 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 20, 345–353
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661.
- Ricciardi, A., & Rasmussen, J. B. (1999). Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13(5), 1220-1222.

- Rooney N, McCann KS, Moore JC. 2008 A landscape theory for food web architecture. *Ecol Lett.*, 11: 867–881.
- Rooney, N. and K.S. McCann. 2012. Integrating Diversity, Food Web Structure and Stability. *Trends in Ecology and Evolution*. 27: 40-46.
- Sadakiyo, S., Ishihara, M. 2012 Cost of Diapause on Life-History Traits Under Restricted Resources in Multivoltine Bruchid *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 105: 422-426.
- Satorra A, Bentler PM (1988). "Scaling Corrections for Chi-Square Statistics in Covariance Structure Analysis." In ASA 1988 Proceedings of the Business and Economic Statistics Section, volume 1, pp. 308–313. American Statistical Association, Alexandria.
- Satorra A, Bentler PM (1994). "Corrections to Test Statistics and Standard Errors in Covariance Structure Analysis." In A von Eye, CC Clogg (eds.), *Latent Variables Analysis: Applications for Developmental Research*, pp. 399–419. Sage, Thousands Oaks.
- Scholten M, Donahue J, Shaw NL, Serpe MD. 2009. Environmental regulation of dormancy loss in seeds of *Lomatium dissectum* (Apiaceae). *Annals of Botany* 103: 1091–1101.
- Scott, J. (2012). *Social network analysis*. Sage.
- Shefferson, R.P., Kull, T., Tali, K. 2005. Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. *Ecology* 86: 3099 - 3104.

- Shimada A., Egami M. 1985. Comparison of the radiosensitivity of dry dormant eggs, gemmules and statoblasts of three invertebrate forms. *J. Radiat. Res.* 26: 123 - 130.
- Slusarczyk, M., 1995. Predator-induced diapause in *Daphnia*. *Ecology* 76:1008–1013
- Spielman, Andrew; D'Antonio, M. 2001. *Mosquito : a natural history of our most persistent and deadly foe*. New York: Hyperion.
- Stelzer C.,P, Snell T.,W. 2003. Induction of sexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Monogononta, Rotifera) by a density-dependent chemical cue. *Limnol Oceanogr.* 48: 939–943
- Stouffer, D.B., Bascompte, J. 2010 Understanding food-web persistence from local to global scales. *Ecology Letters.* 13: 154-161.
- Strong, D. R., & Frank, K. T. (2010). Human involvement in food webs\*. *Annual review of environment and resources*, 35, 1-23.
- Tanno, K., 1970. Frost injury and resistance in the poplar sawfly, *Trichiocampus populi* Okamoto. *Contributions from the Institute of Low Temperature Science Hokkaido University B* 16, 1–41.
- Thébault, E. & Fontaine, C. 2010 Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329: 853–856.

- Tittensor, D. P., DeYoung, B. and Tang, C. L. 2003. Modelling the distribution, sustainability and diapause emergence timing of the copepod *Calanus finmarchicus* in the Labrador Sea. *Fish. Oceanogr.*, 12: 299–316.
- Ulanowicz R.E. 1997. Limitations of the coactivity of ecosystem flow networks. Pp. 125-143. In: Rinaldo, A., and A. Marani (Eds.). *Biological Models*. Instituto Veneto de Scienze, Lettere ed Arty. Venice.
- Van Klinken R.D., Lukitsch B., Cook C. 2008. Interaction between seed dormancy-release mechanism, environment and seed bank strategy for a widely distributed perennial legume, *Parkinsonia aculeata* (Caesalpinaceae). *Annals of Botany* 102: 255–264.
- Venable, D. L. and Brown, J.S. 1988. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*. 131: 360-384.
- Walseng, B., Hessen, D.O., Halvorsen, G. & Schartau, A.K. 2006 Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes. *Limnology & Oceanography*, 51: 2600–2606.
- Warren, P.H. and Lawton, J.H. 1987 Invertebrate predator–prey body size relationships – an explanation for upper-triangular food webs and patterns in food web structure. *Oecologia* 74: 231–235
- Wasserman, S., & Faust, K. (1994). *Social network analysis: Methods and applications* (Vol. 8). Cambridge university press.

- Williams, R. J. (2008). Effects of network and dynamical model structure on species persistence in large model food webs. *Theoretical Ecology*, 1(3), 141-151.
- Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2004). Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American Naturalist*, 163(3), 458-468.
- Williams, R. J., and N. D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404: 180–183.
- Williams, R. J., Martinez, N. D. 2004. Stabilization of chaotic and non-permanent food web dynamics. *Eur. Phys. J. B* 38: 297–303.
- Wishner, K. F., Gowing, M. M., Gelfman, C., 2000. Living in suboxia: ecology of an Arabian Sea oxygen minimum zone copepod. *Limnology and Oceanography* 45: 76-93
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A. & Warren, P.H. (2005) Body-size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 402-409.
- Wootton, J.T. 1997 Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecol. Monogr.*, 67, 45–64
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463-1468.

Yodzis, P. & Innes, S. 1992 Body-size and consumer-resource dynamics. *American Naturalist*, 139: 1151-1173.

Yodzis, P. 1981 The stability of real ecosystems. *Nature*, 289: 674-676.

Yodzis, P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, New York.

Zadereev, E.S., Gubanov V.G. 1996. The role of population density in gametogenesis induction in *Moina macrocopa* (Cladocera: Crustacea). *Z Obshch Biol* 57:360-367.