

Propuesta metodológica para estimar la heterogeneidad ambiental, diversidad y estructura de comunidades acuáticas de pozas de agua en bofedales altoandinos

Method for the estimation of environmental heterogeneity, diversity and structure of aquatic communities in ponds of high-Andean bofedales

Rosario Karina Gonzales^{1*}, Estefania Quenta¹, Jorge Molina-Rodriguez¹, Olivier Dangles² & Dean Jacobsen³

¹Instituto de Ecología, Unidad de Limnología, Universidad Mayor San Andrés, Casilla 10077, Correo Central, La Paz, Bolivia. *Autora de correspondencia: karinagonzalesp@gmail.com

²Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR 072, LEGS, UPR 9034, CNRS 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France and Université Paris-Sud, Orsay Cedex, Francia.

³Freshwater Biological Laboratory, Dept. of Biology, University of Copenhagen, Universitetsparken, 2100 Copenhagen, Dinamarca.

Resumen

Uno de los principales objetivos del proyecto BIOTHAW es el estudio de los patrones de diversidad de las comunidades acuáticas en pozas de bofedales altoandinos en relación con su extensión, características ambientales, influencia glacial y uso antropogénico para pastoreo. De este modo, se describen los métodos para la colecta y análisis de las comunidades acuáticas metafiton, zooplancton, macroinvertebrados bentónicos y macrófitas (consideradas como variables de respuesta), analizados a diferentes escalas espaciales. A escala regional se considera al bofedal como unidad de evaluación, donde se analizan factores como: área de bofedal, heterogeneidad ambiental (una medida de similitud ambiental entre pozas), porcentaje de influencia glacial, altitud, densidad de heces de ganado y cantidad de agua en los humedales (frecuencia de pozas, ríos y pantanos por unidad de área). A escala intermedia (entre bofedal y poza) se pueden considerar la distancia geográfica y la distancia ambiental (similitud físico-química y morfométricas entre pares de pozas). A escala local (poza) se consideran la cobertura de macrófitas, las características morfométricas de las pozas y físico-químicas del agua. El objetivo para proveer esta metodología es facilitar la elaboración de un futuro plan de monitoreo con indicadores clave que permitan evaluar los cambios en la biodiversidad por efecto del retroceso de los glaciares.

Palabras clave: Cambio climático, Comunidades acuáticas, Factores locales y regionales.

Abstract

Among the objectives of the BIOTHAW project, the aquatic ecology part aims at characterizing the organization of aquatic communities living in high Andean bofedales with regards to several environmental and social factors that are rapidly changing under climate change. In this paper we propose a methodological framework for the analysis of aquatic communities (zooplankton, metaphyton, macrophytes and benthic invertebrates) at different spatial scales. At a bofedal scale several factors affecting aquatic community structure can be considered, such as habitat area,

environmental heterogeneity (average of environmental similarity between pools), percentage of glacier in the watershed, altitude, density of cattle dungs and wetland humidity (e.g., the frequency of streams, fens and pools per unit area). At the pond level, we propose to consider the coverage of macrophytes and the morphometric and physico-chemical characteristics of the water pools. At an intermediate scale (between bofedal and pond), the geographical and environmental distances (physical-chemical and morphometric similarity between pairs of pools) can also be estimated. Our aim in providing such methodology is to facilitate the development of future monitoring plan whith key indicators that can assess the influence of glacier retreat in relation to the biodiversity of ponds in high Andean bofedales.

Keywords: Aquatic communities, Climate change, Local and regional factors.

Introducción

Desde el punto de vista limnológico, entendemos por bofedal a masas de agua que atraviesan o emergen entre una matriz compleja de vegetación geliturbada (Earle *et al.* 2003, Squeo *et al.* 2006), donde se desarrollan comunidades de bacterias, metafiton, microcrustáceos, macroinvertebrados, macrófitas y peces (Coronel *et al.* 2004). Estas masas de agua se originan por escorrentía de ríos glaciares, aguas subterráneas y/o precipitaciones en la época de lluvias (Alzérreca *et al.* 2001).

Estas características dan lugar a la presencia de “pozas” de diferentes formas, tamaños y colores, evidenciándose de esta manera la gran heterogeneidad ambiental de los cuerpos de agua dentro de cada bofedal (Declerck *et al.* 2011). Esta heterogeneidad ambiental, podría incrementar la probabilidad de colonización de nuevas especies por un efecto de la diversificación de hábitats. Sin embargo, este incremento podría alcanzar un umbral donde la heterogeneidad disminuiría la riqueza de especies (relación unimodal), tal como postula Allouche *et al.* (2012). Esta relación se da porque los nichos y el tamaño efectivo de los hábitats para algunas especies puede ser más pequeño, por tanto, los tamaños poblacionales de estas especies son más pequeñas haciéndolas más susceptibles a la extinción estocástica.

En este sentido, los estudios realizados en sistemas de “pozas” poco profundas e interconectadas (Cottenie *et al.* 2003, Florencio *et*

al. 2013) similares a las de bofedales, mencionan que los factores locales (variables ambientales) regulan la estructura de la comunidad de zooplancton más que los factores regionales, de este modo las comunidades se adaptan al modelo de dispersión de “*species sorting*” (concepto que sugiere que las especies se distribuyen en ambientes heterogéneos, lo cual causa fuertes diferencias en la demografía local y también en las interacciones entre las especies locales, la calidad del parche y la dispersión efectiva, que van a afectar en conjunto en la composición de una comunidad local (Leibold *et al.* 2004).

Uno de los primeros estudios sobre la ecología de bofedales, que relaciona la heterogeneidad ambiental con los patrones de dispersión de la comunidad de cladóceros de diferentes escalas espaciales de este modo Declerck *et al.* (2011), determinaron que a escalas espaciales grandes (bofedales de diferentes valles separados por una distancia promedio de 19.7 km) los procesos regionales, como la limitación de dispersión, son los que regulan la estructuración de las comunidades de cladóceros. Sin embargo, a escalas espaciales pequeñas (entre pozas dentro de cada bofedal separados por una distancia de algunas decenas de metros), los procesos locales son los que generan mayor diversidad β y son los más importantes en la estructuración de comunidades de cladóceros. Los trabajos anteriormente citados muestran que a escala regional el estimador más empleado es la diversidad gamma (γ) que se obtiene

de la sumatoria de riqueza de especies en las unidades de evaluación a nivel regional (Whittaker *et al.* 2001). A escala local (“pozas” de agua), la diversidad alpha (α), es calculada a través de la riqueza de especies e índices que consideran la abundancia taxonómica (Whittaker *et al.* 2001, Winemiller *et al.* 2010). Recientemente, la diversidad β se ha convertido en un estimador importante de la biodiversidad, debido a que permite describir el recambio de la composición de especies a lo largo de múltiples escalas espaciales (Barton *et al.* 2012). La diversidad β está muy ligada a la relación número de especies / área del hábitat, porque una mayor pendiente de la relación (factor z), se relaciona con tasas elevadas de recambio de especies (es decir β alto) (Legendre *et al.* 2005, Koleff *et al.* 2003, Calderón-Patrón *et al.* 2012). Por tanto, la heterogeneidad ambiental, la relación especie/área y la diversidad β son conceptos clave para entender la dinámica de ambientes heterogéneos como las pozas de bofedales. Además, son propicios para la toma de decisiones en planes de conservación, debido a que si las especies se encuentran en regiones heterogéneas de tamaño reducido y difieren en la composición de especies, la diversidad β es alta; entonces, el área de conservación de este ecosistema deberá ser mayor (Rodríguez *et al.* 2003, Olivier & van Aarde 2014; Fig. 1).

Sin embargo, no resulta sencillo analizar si las pozas de agua de los bofedales son considerados homogéneos o heterogéneos ambientalmente y cómo operan estas variables en diferentes escalas espaciales sobre la estructura de las comunidades acuáticas de pozas presentes en bofedales. Es así que para cuantificar de forma efectiva este análisis, es necesario un muestreo completo y efectivo, de lo contrario se corre el riesgo de sesgar los valores de la diversidad β (Legendre *et al.* 2005). De este modo, los objetivos del presente artículo son: 1) proponer una metodología para la colecta y evaluación en laboratorio de comunidades acuáticas de pozas presentes en bofedales altoandinos de la Cordillera Real, 2) proponer métricas para

el análisis regional y local de la diversidad de las comunidades acuáticas de pozas. La propuesta presentada en este artículo surge de las experiencias obtenidas dentro el proyecto BIOTHAW.

Métodos

Unidades de evaluación

A escala regional se sugiere como unidad de evaluación al bofedal, ya que cuenta con gran cantidad de pozas, ríos y pantanos que a simple vista difieren en hábitat y, por tanto, pueden ser heterogéneos. Así, se propone elegir los que se encuentren sobre 4.000 m de altitud, con diferentes tamaños, formas y grados de influencia glaciario; también se pueden considerar con diferentes grados de disturbio. En el caso del Proyecto BIOTHAW se eligieron 20 bofedales distribuidos en cinco valles glaciares: Huayna Potosí, Tuni, Condoriri, Hichu Khota y Palcoco.

En una escala local se puede considerar a la poza, ya que al interior de esta (en un posible nivel de microhábitat) las comunidades acuáticas de Cladóceros y macroinvertebrados no tuvieron diferencias significativas entre el centro y el borde (Quenta 2013). Las pozas pueden ser aisladas o conectadas entre sí, también deben tener diferentes tamaños, colores y formas. En nuestro caso, se eligieron 10 pozas por bofedal, haciendo un total de 200 pozas, siguiendo el protocolo definido por plantas terrestres por Meneses *et al.* (en este número especial).

Factores ambientales

A nivel regional se puede considerar los factores obtenidos en cada bofedal: heterogeneidad ambiental regional, porcentaje de influencia glaciario, altitud, densidad de heces de ganado, densidad de humedales (frecuencia de pozas, ríos y pantanos por transecto); todos estos

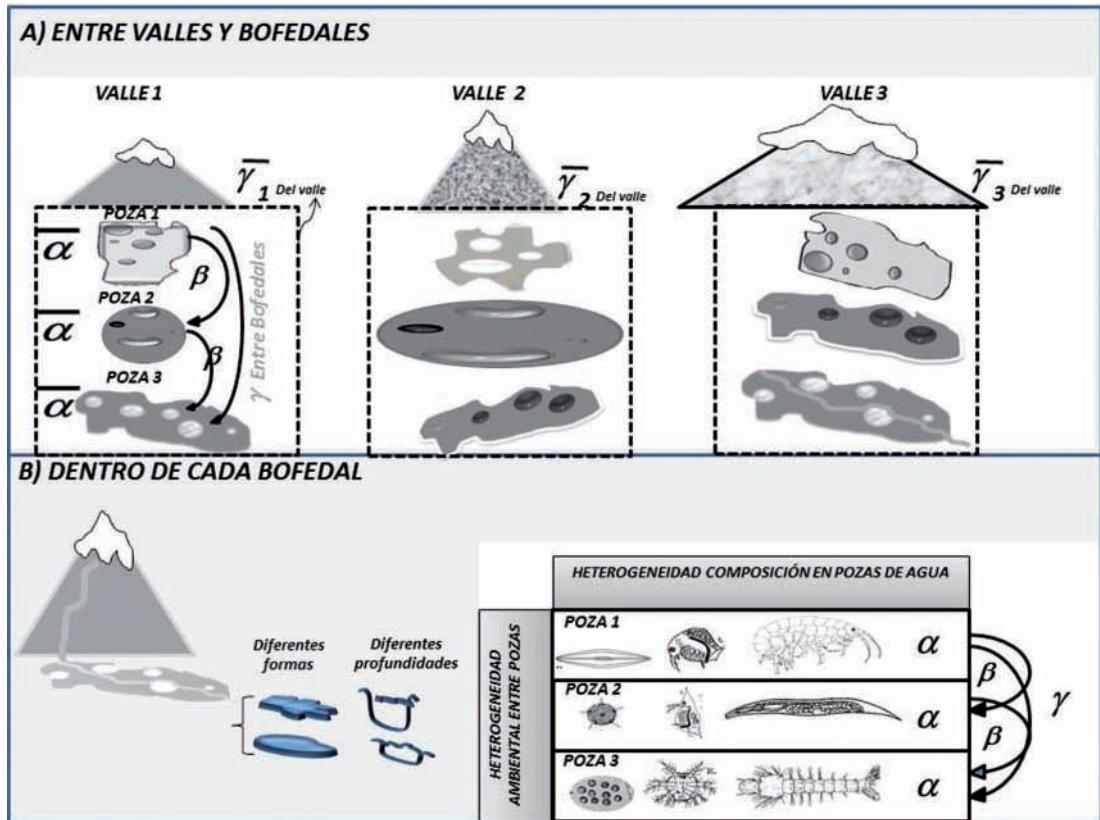


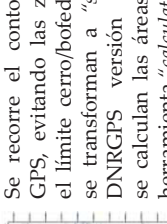

Figura 1. Esquema general del trabajo que se puede realizar en bofedales considerando diferentes escalas geográficas. a) Escala regional, se los comparó en base a la diversidad γ de cada uno. La diversidad β fue la media de recambio entre pozas por bofedal y b) a escala local, la diversidad α fue la media de la diversidad alfa en cada poza por bofedal.

parámetros generalmente operan más a una escala regional (Quenta 2013). El cálculo y los criterios de evaluación de estas variables se describen en la Tabla 1.

A nivel local, es posible considerar las características intrínsecas de cada poza como las condiciones de heterogeneidad ambiental local, variables físico-químicas y morfométricas (Tabla 2). Específicamente, para el nitrógeno total y fósforo total, los resultados de Loza (2013) y Quenta (2013) para aguas de los bofedales de

la Cordillera Real muestran niveles por debajo del límite de detección, por tanto deben ser evaluados por otras técnicas no descritas para este artículo. Por otra parte, es importante describir otros posibles factores alineados que pueden influir en las comunidades biológicas de pozas, por ejemplo: el color, el tipo de sustrato, la presencia de predadores (peces y anfibios), la cobertura general de masas de algas, la conectividad entre pozas y la temporalidad (Anexo 1).

Tabla 1. Factores ambientales sugeridos para la evaluación de características de pozas de agua en bofedales a escala regional, la tabla muestra los criterios y técnicas de obtención de datos.

Criterio de evaluación	Técnica empleada
<p>Factores regionales a nivel de bofedal</p> <p>Área de bofedal y distancia geográfica entre bofedales.</p> <p>Capta diferentes áreas entre bofedales.</p> <p>(Ejemplos de variabilidad de tamaños y formas de bofedales. Mapa del valle de Huayna Potosí (Quenta 2013)</p>	 <p>Se recorre el contorno del bofedal con un GPS, evitando las zonas desecadas o donde el límite cerro/bofedal no es claro. Los datos se transforman a "shapefile" en el programa DNRGPS versión 6.0.0.15. Posteriormente, se calculan las áreas de los contornos con la herramienta "calculate areas" en ArcMap versión 9.3.</p> <p>Se toman las coordenadas GPS en cada bofedal, los datos se transforman a "shapefile", la distancia entre bofedales se mide con la herramienta "point distance" del ArcMap versión 9.3.</p>
<p>Heterogeneidad ambiental regional</p>	<p>Compara la similitud/variabilidad entre bofedales.</p>  <p>En cada bofedal se calcula el promedio de las distancias euclidianas entre pares de pozas, de las variables ambientales, (Smith & Mather 2013, Declerck <i>et al.</i> 2011):</p> $d_{jk} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ji} - x_{ki})^2}$ <p>Dónde: X_{ji} es el valor de la variable ambiental i en la poza j y X_{ki} es el valor de la variable ambiental (físico-química y/o morfológica) i en la poza k. Si el valor está cerca de 1 existe mayor heterogeneidad ambiental.</p>

Continúa Tabla 1

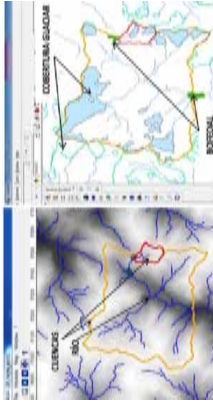


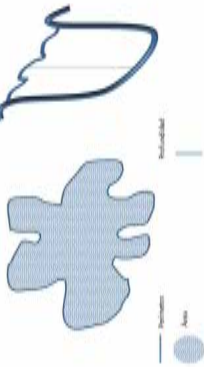
<p>Porcentaje de influencia glaciar</p>	<p>Provee cambios en la heterogeneidad de los bofedales, porque cada bofedal recibe diferente influencia glaciar y por ende diferente cantidad de sólidos suspendidos (Quenta 2013). Ejemplos de la delimitación de los ríos y las cuencas a partir del punto GPS de cada bofedal, y la Intersección de la cobertura glaciar.</p> 	<p>Las cuencas deben ser delimitadas en un Modelo Digital de Elevación (DEM) de 30 metros de altura, a partir del punto GPS fijados en cada bofedal. Luego se usa el programa SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses, versión 2.0.8) para la delimitación de ríos y cuencas.</p>	<p>Cada cuenca se interseca con la cobertura glaciar en el programa ArcMap versión 9.3, luego se calcula el índice de influencia glaciar, por la intersección del porcentaje de área glaciar y área de la cuenca.</p>
<p>Densidad de heces de ganado y de humedales.</p>	<p>Evalúa el aporte de materia orgánica que ingresa a los cuerpos de agua, como factor antrópico. El grado de humedad (aporte de agua superficial) a las pozas de agua.</p>	<p>También, se calculan las áreas de la cuenca y las coberturas glaciares con la herramienta "calculate areas".</p> <p>Se evalúan 10 transectos de 100 m de largo y 2 m de ancho por bofedal, y se contabiliza la frecuencia de heces de ganado, separando el tipo de animal: oveja, llama, alpaca y otros.</p> <p>En ese transecto también se estima la frecuencia de cuerpos de agua, por el conteo de pozas, pantanos y ríos.</p> 	<p>En ese transecto también se estima la frecuencia de cuerpos de agua, por el conteo de pozas, pantanos y ríos.</p>

Tabla 2. Factores ambientales sugeridos para la evaluación de características de pozas de agua en bofedales a escala local, la tabla muestra los criterios y técnicas de obtención de datos.

	Criterio de evaluación	Técnica empleada
Factores locales a nivel de poza		
Distancia geográfica entre pozas	<p>Define si la cercanía o distancia son las responsables de la similitud o heterogeneidad ambiental y biológica (a más cercanía más similitud).</p>	<p>Se toman las coordenadas GPS en cada poza, y se procede del mismo modo que en la escala regional.</p>
		
Heterogeneidad ambiental local	<p>Evalúa la distancia ambiental o biológica que existe entre pares de pozas a través de la Similitud de Sorensen, a su vez este parámetro se correlaciona con la distancia. Se asume que a mayor distancia menor similitud ambiental.</p>	<p>Las matrices generadas en el componente heterogeneidad ambiental pero con el uso de la dismilitud de Bray Curtis. Donde:</p> $\frac{\sum_{i=1}^j x_i - x_k }{\sum_{i=1}^j (x_i + x_k)}$ <p>Dónde: X_{ji} es el valor de la especie i en la poza j X_{ki} es el valor de la variable i en la poza k. Sí, el valor está cerca de 1 existe mayor diferencia entre los datos.</p>
Parámetros físico-químicos.	<p>Los parámetros físico-químicos, sirven para caracterizar la composición del agua en cada poza, esto también puede dar referencia de la influencia glaciar por poza (por ejemplo, a más turbidez posiblemente mayor influencia glaciar).</p>	<p>Este debe ser el primer conjunto de variables que se mide, evitando caminar con fuerza alrededor de la poza, porque los cojines laxos influyen en la remoción del agua de la poza, se sugieren estas variables para ser consideradas, pH, Conductividad Eléctrica (CE) ($\mu\text{S cm}^{-1}$. Oxígeno disuelto (OD) (mg/l) y saturación (%). Por último, es importante medir la turbidez (NTU) porque refleja la influencia glaciar sobre el agua.</p>

Continúa Tabla 2

Parámetros morfométricos	Considera las características de forma de hábitat en cada poza.	Se pueden medir las siguientes variables:
		<p>Perímetro (m)= Contorno de la poza, medida con cinta métrica.</p> <p>Área (m²) de la poza, se puede estimar con un cuadrante cuadrículado (1m x 6m) para pozas grandes y un cuadrante de un 1 m² subdividido en 100 subcuadrantes (10x10 cm.) para las pozas pequeñas.</p> <p>Profundidad (cm)= Profundidad del nivel de agua, se mide hasta el fondo observado, no se entierra la varilla porque son fondos anegados.</p> <p>Nivel de agua (cm) = Se pueden usar loggers dejados cerca de la pozas de agua, durante la época húmeda y seca, para medir las variaciones temporales del nivel del agua.</p>

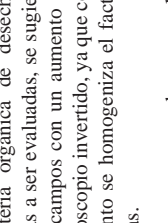


Colecta y evaluación de comunidades acuáticas

En las pozas de bofedales habitan las comunidades de metafiton (algas planctónicas y bentónicas), zooplancton, macroinvertebrados y macrófitas. Se sugiere el análisis de al menos dos de estas comunidades, ya que se conoce que todas las comunidades mencionadas son sensibles al uso y alteración de su entorno y pueden servir de indicadoras de cambio climático (Hylander *et al.* 2011). Además, existen interacciones tróficas entre estas comunidades, lo que puede generar efectos indirectos sobre la heterogeneidad ambiental. Las evaluaciones de estos grupos pueden ser tomadas en el centro y el borde de la poza (como submuestras). Así, se obtiene la heterogeneidad completa de la comunidad dentro de la poza.


Para la colecta de muestras de comunidades acuáticas se adaptaron varios métodos limnológicos tradicionales debido a que las particularidades de pozas en bofedales (baja profundidad, alto contenido de materia orgánica, áreas y perímetros pequeños) impiden el uso del equipo usado en la toma de estas muestras. En la Tabla 3 se resumen las técnicas de muestreo y laboratorio más importantes por comunidad analizada.

Para el caso del metafiton y el zooplancton no se pueden usar las botellas Ruttner o Van dorn como método cuantitativo debido a la baja profundidad de las pozas, por ello se propone el filtrado de un volumen determinado de agua con una jarra volumétrica. Para el metafiton una muestra de 500 ml (colectando 250 ml en el centro y en el borde) es suficiente para la evaluación de esta comunidad, con este volumen se minimiza el efecto de pozas con alta y baja cantidad de algas. En el caso del zooplancton, se considera prudente evaluar 8 l de agua (cuatro en el centro y en el borde), de este modo se homogeniza el factor ancho y profundidad de las pozas (Quenta 2013), la muestra obtenida, debe ser filtrada en un tamiz de diámetro de poro de 65 μ .

Tabla 3. Criterios de toma de datos en campo y trabajo en el laboratorio de las comunidades acuáticas: Metafiton, zooplankton, macroinvertebrados y macrófitas.

Comunidad acuática en pozas de bofedales	Criterios de evaluación en campo	Criterios de evaluación en laboratorio	Claves de identificación empleadas
Metafiton	Se sugiere colectar 10 : 1 de agua en un balde en varias regiones del centro o borde de la poza, para tomar 250 ml de agua, porque la densidad de algas ya es elevada en ese volumen, se debe evitar las matas algales, porque se subestima otros grupos de tamaño pequeño como: Cyanophitas y Chlorophitas.	Las muestras antes de ser decantadas deben ser filtradas con un tamiz de 250 μ , para eliminar la materia orgánica de desecho. Para las muestras a ser evaluadas, se sugiere contabilizar 15 campos con un aumento de 20 x en un microscopio invertido, ya que con este procedimiento se homogeniza el factor densidad de algas.	Bourrelly (1966), Bourrelly (1968) Bourrelly (1970), Stevenson (1996), Bellinger & Sigeo (2010). También se recomienda visitar las páginas web: http://www.algaebase.org/ http://algaeky.com/index.php?question=92 .
<i>Zygnema sp.</i> (40x)		Si las muestras son muy densas se las diluye después de la decantación, porque posiblemente la gran cantidad de materia orgánica que se observa no sean algas.	
Zooplankton	Se puede colectar 4 l de agua por poza con una jarra graduada, para filtrarla con un tamiz de 50 μ m. Este volumen es óptimo para homogenizar diferentes tamaños de pozas. La toma de agua se debe realizar en diferentes lugares del centro y el borde de la poza para captar su variabilidad.	Estas muestras deben ser separadas de modo similar a las muestras bénticas, por el exceso de materia orgánica en la que están los organismos.	Smirnov (1992), Pagui (1995), Smirnov (1996), Smirnov (1998), Dole-Olivier <i>et al.</i> (2000) Orlova-Blenkowskaja (2001), Sinev (2001), Benzie (2005), Smirnov <i>et al.</i> (2006), Sinev & Coronel (2006), Kotov <i>et al.</i> (2010), Van Damme & Dumont, (2010).
<i>Alona glabra</i> (40x)		Todos los individuos, deben ser identificados al nivel taxonómico más fino posible, debido a la baja riqueza de este grupo en bofedales altoandinos (Quenta 2013). Los conteos pueden ser realizados en una cámara Sedgewick Rafter.	
Macroinvertebrados	Se puede emplear una red (D-frame net y de malla 250 μ m) modificada con una base raspadora, para colectar la materia orgánica del fondo. Las muestras deben colectarse en el centro y borde de la poza, para ello se raspa tres veces en el centro y borde. Los raspados pueden tener una distancia de 10 cm.	Las muestras deben ser submuestreadas en una caja de 25 X 25 cm, con 25 cuadrados de división y se evalúan mínimo 5 cuadrados.	Lopretto & Tell (1995). Domínguez. & Fernández (2009)
<i>Helobdella sp.</i> (25 x)		La identificación se realiza hasta el nivel más fino posible (género) porque en las pozas se encuentran en general pocas familias generalistas.	

Continúa Tabla 3

Comunidad acuática en pozas de bofedales	Criterios de evaluación en campo	Criterios de evaluación en laboratorio	Claves de identificación empleadas
Cobertura de macrofitas 	Se usa una rejilla de 20 X 100 cm, dividida en 20 cuadrados de 10 x 10 cm modificado de Coronel <i>et al.</i> (2009) y Loza (2013). Dentro del cuadrante, se identifican las especies de macrofitas, para estimar el % de cuadrantes cubierto por especie, también se puede estimar el porcentaje de suelo desnudo y algas, porque ambos pueden predominar en algunas pozas.	Las especies que no puedan ser identificadas en campo deben ser colectadas y prensadas mientras las muestras estén húmedas para evitar que se deterioren.	Churchill & Linares (1995) y Maldonado (2007).
<i>Lachemilla pinnata</i>			

En ambas comunidades es necesario evitar la remoción de las aguas para evitar coleccionar las masas algales características de pozas de agua de bofedales, ya que dificultan el análisis de las muestras en laboratorio. No se recomienda evaluar las masas de algas de la superficie del agua, debido a que estas migran desde el fondo de las pozas, por efecto de la producción de burbujas de oxígeno; de ese modo, si coleccionamos una muestra de agua sin matas algales se pueden encontrar una composición similar a las algas flotantes (Loza 2013), de esta manera se evitan largos periodos de análisis de muestras en el laboratorio.

En el caso de macroinvertebrados no es recomendable el uso de draga o testigos (corer sampler) debido a que se colecta demasiado sustrato y logísticamente es dificultosa su evaluación, de ese modo se sugiere el uso de una D_net, de 20 cm de ancho, con una base raspadora y se define un recorrido de red no mayor a diez centímetros y en sólo tres ocasiones; de esta forma se regula la cantidad de muestra obtenida. Respecto al nivel taxonómico de los grupos se puede emplear el género o especie, ya que la mayor parte de los grupos son poco diversos a niveles de familia (Quenta 2013).

Métricas para el análisis local y regional de comunidades acuáticas

Dada la importancia de evaluar las comunidades acuáticas de bofedales en diferentes escalas espaciales, a continuación se proponen métricas que pueden emplearse para el análisis de las comunidades acuáticas en diferentes niveles. A escala regional, se puede analizar el efecto de la influencia glaciaria, el área y la heterogeneidad ambiental regional sobre la diversidad γ . La diversidad γ puede obtenerse a partir del número total de especies que existe en cada bofedal:

$$\gamma = N^{\circ} \text{ taxones o especies registradas por bofedal}$$

Para probar si los bofedales más grandes contienen mayor diversidad de especies que las áreas más pequeñas se puede analizar la relación entre la diversidad γ (S) con el área de los bofedales a través de una regresión univariada:

$$\log S = z \log A + \log c \text{ (función power-law).}$$

, donde S = Número de especies, A = área de cada bofedal, z = pendiente de la relación y c = constante.

Para comprobar si otros factores alineados (Anexo 1) afectan en la distribución de las especies de bofedal, puede emplearse el Modelo Linear Generalizado (GLM) entre la diversidad γ con la altitud, la densidad de heces de ganado, la densidad de humedales y el porcentaje de influencia glaciár. El mejor modelo se elige en base a los criterios de información de Akaike (AIC), los niveles de significancia y el valor de la prueba de razón de verosimilitud (LRT).

Para las métricas a nivel local (poza), la diversidad α de cada comunidad en cada poza es la riqueza taxonómica (S). Otras medidas adicionales de uniformidad y equilibrio son: el índice Inverso de Simpson y el índice de Shannon. El índice de Simpson ($C_{inv.}$), expresa la probabilidad de extraer de la comunidad dos individuos al azar que sean de la misma especie, en este caso las especies comunes tienen mucho peso respecto a las especies raras:

$$\lambda = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

, donde p_i = Proporción entre la abundancia parcial de la especie i entre la abundancia total de cada sitio.

El índice Inverso de Shannon (H'), puede resultar más favorable a la hora de comparar las especies de alta abundancia respecto a las de baja abundancia por el efecto del logaritmo que emplea, de ese modo se puede analizar a las especies raras que son frecuentes en casi todas las comunidades acuáticas:

$$H' = 1 - \sum_{i=1}^S p_i * \ln p_i^2$$

, donde p_i = Proporción entre la abundancia parcial de la especie i entre la abundancia total de cada sitio, $\ln p_i$ = logaritmo natural de la proporción.

Para analizar las relaciones entre las características ambientales de cada poza (pH, conductividad, turbidez, oxígeno, profundidad, área y volumen de la poza) con las medidas de diversidad α de las pozas también se puede emplear la prueba modelo linear generalizado (GLM), su empleo está sujeto a las consideraciones mencionadas arriba.

Por último, el análisis de diversidad β permite describir el recambio de la composición de especies a lo largo de múltiples escalas espaciales (Barton *et al.* 2012). En bofedales esta composición puede ser calculada usando la partición aditiva de diversidad (Diversidad β por bofedal = Diversidad γ del bofedal - Diversidad α media de las diversidades α de las pozas), ya que es más efectiva para trabajar en diferentes escalas espaciales porque puede incluir a especies raras que son poco consideradas con la tradicional fórmula multiplicativa ($\beta = \gamma / \alpha$) de Whittaker (1977) (Veech *et al.* 2002, Gering *et al.* 2003).

Los métodos de análisis de diversidad β descritos arriba sólo analizan el número de especies y no la procedencia del recambio, Para Baselga *et al.* (2007) y Baselga (2010) este dato es importante, ya que la diversidad β puede proceder de dos fenómenos diferentes: Los procesos de "recambio", que se refieren a cambios en la composición y estructura de las comunidades de una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (heterogeneidad espacial o temporal); y, al contrario, los procesos de "anidamiento", ocurren cuando la composición en comunidades con pocas especies son un subgrupo de comunidades más ricas en especies (Calderón-Patrón *et al.* 2012).

De este modo, la diversidad β basada en la disimilitud de Sorensen, puede ser complementada y separada en dos componentes, tal como lo describe Baselga (2010): la diversidad β de remoción para múltiples sitios (β_{SIM}) y anidamiento (β_{NES}) conforman (β_{SOR}) y resulta la fórmula $\beta_{SOR} = \beta_{SIM} + \beta_{NES}$. Este análisis estadístico se puede realizar utilizando datos de presencia y ausencia de las especies de las pozas en cada bofedal. Los datos se analizan con el comando "beta.multi" del paquete "betapart" en el programa R versión 3.0.1.

Por último, para probar si existe relación entre la diversidad β con el área y la heterogeneidad ambiental local (promedio de las distancias euclidianas entre pozas de las variables ambientales, tabla 2) se puede emplear regresiones simples entre estas variables. Además, para determinar si la disimilitud de las características ambientales entre pozas de cada bofedal son generadoras de la disimilitud

de las comunidades, se puede emplear la prueba Mantel, la cual compara la relación entre matrices de la distancia ambiental local y la diversidad beta medida a partir de la disimilitud de Bray-Curtis entre pares de pozas (Tabla 2). Este mismo análisis se puede emplear para probar si las pozas más cercanas son más similares respecto a pozas más lejanas.

Conclusiones y aplicaciones del método

Bajo los conceptos descritos anteriormente, las implicaciones que tienen los métodos propuestos podrían ser aplicados para otros trabajos en bofedales, ya que el diseño metodológico empleado por el proyecto BIOTHAW resultó efectivo, tal como se muestra en el ejemplo de la comunidad de macrófitas (Fig. 2). En este caso, las curvas de rarefacción muestran que diez pozas por bofedal fueron suficientes para alcanzar el mayor porcentaje

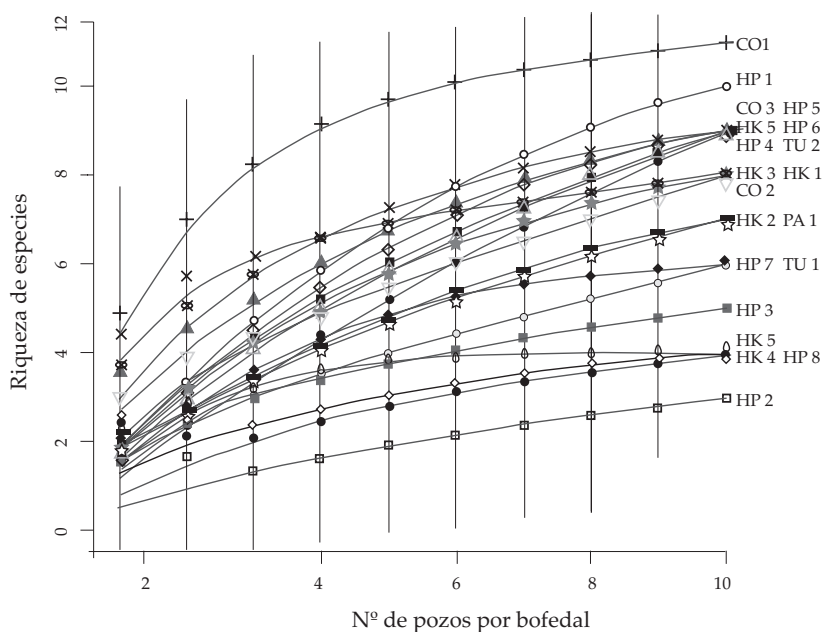


Figura 2. Curva de rarefacción de los veinte bofedales evaluados de la cordillera Real. La curva se elaboró con el método "exact" que estima la media de la riqueza de especies por cada uno, se empleó 1.000 permutaciones, en el paquete Vegan del programa R 2.1

de acumulación de las especies de macrófitas; si bien este patrón puede cambiar de una comunidad acuática a otra, el ejemplo muestra la eficiencia del método en general.

Con este método propuesto es posible además estudiar las metacomunidades acuáticas desde una escala regional (bofedal) a local (pozas). Sin embargo, se podría incluir un nivel superior al bofedal: "el valle", que podría operar de forma significativa en la organización de las comunidades de pozas de agua.

Los estudios presentados sobre las relaciones entre influencia glaciar, área y heterogeneidad ambiental permiten responder a una pregunta importante en conservación: ¿Cuál es el efecto sobre la diversidad de comunidades acuáticas, si disminuye o aumenta el área y la heterogeneidad ambiental del bofedal por efecto del retroceso glaciar? Responder esta pregunta requiere de un análisis a largo plazo con un marco efectivo de evaluación, así se podrán definir los verdaderos efectos del cambio climático sobre las especies acuáticas de bofedales.

Además, al incluir el aspecto antropogénico del uso de los bofedales, podemos evaluar las interacciones entre el impacto que proviene de los poblados locales y las posibles alteraciones ocasionadas por el cambio climático (por ejemplo a través de los cambios de escorrentía glaciar). Posiblemente, si sumamos ambos factores, el daño sobre los servicios ecosistémicos que brindan los bofedales serían drásticamente afectados.

De este modo, se sugiere iniciar el estudio de comunidades acuáticas en otros bofedales bajo las medidas y protocolos descritos en este artículo, sobre todo para mantener una plataforma base de trabajo que permita una comparación inmediata en futuros estudios de este ecosistema.

Agradecimientos

Los protocolos presentados en este artículo han sido desarrollados y aplicados en estudios financiados por el proyecto "Modeling Biodiversity

and land use interactions under changing glacial water availability in Tropical High Andean Wetlands" (BIOTHAW, AAP-SCEN-2011-II) financiado por el Fond Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) y la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB). Agradecemos también al Laboratorio de Limnología de la Universidad Mayor de San Andrés, por su apoyo en la realización de este trabajo.

Referencias

- Allouche, O., M. Kalyuzhny, G. Moreno-Rueda, M. Pizarro & R. Kadmon. 2012. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 17495-17500.
- Alzerreca, H., Prieto, G., Laura, J., Luna, D., Laguna, S. 2001. Características y distribución de los bofedales en el ámbito boliviano. Autoridad Binacional del Lago Titicaca (ALT) y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), La Paz. 190 p.
- Barton, P., S. Cunnigham, A. Manning, H. Gibb, B. Lindenmayer & R. Didham. 2012. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 22: 639-647.
- Baselga, A., A. Jimenez & G. Niccolini. 2007. A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters* 3: 642-645.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Bellinger, E. & D. C. Sigeo. 2010. Freshwater algae: identification and use as bioindicators. John Wiley & Sons (eds.), Chichester. 285 p.
- Benzie, J. A. 2005. Cladocera: the genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*). pp. 1-383. En: Dumont H. J. (eds.) *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Backhuys, Leiden.

- Bourelly, P. 1966. Les algues déau douce. Vol. 1: Les algues vertes. Editorial Boubée & Cie, Paris. 399 p.
- Bourelly, P. 1968. Les algues déau douce. Vol. 2: Les algues jaunes et brunes. Editorial Boubée & Cie, Paris. 453 p.
- Bourelly, P. 1968. . Les algues déau douce. Vol. 3: Les algues bleues et rouges. Editorial Boubée & Cie, Paris. 475 p.
- Calderón-Patrón, J., C. Moreno & I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
- Churchill, S. & E. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la flora de musgos de Colombia. Biblioteca "José Jerónimo Triana", Vol. 12, Santa Fe de Bogotá. 921 p.
- Coronel, J., S. Declerck, M. Maldonado, F. Ollevier & L. Bren donck. 2004. Temporary shallow pools in high-Andes "bofedal" peatlands: a limnological characterization at different spatial scales. *Archives Des Sciences* 57: 85-96.
- Coronel, J., N. De la Barra, & X. Aguilera. 2009. Bofedales altoandinos de Bolivia: vegetación acuática y factores ambientales. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 26: 23-34.
- Cottenie, K., E. Michels, N. Nuytten & L. De Meester. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84: 991-1000.
- Declerck, S., J. Coronel, P. Legendre & L. Brendonck. 2011. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of high-Andes wetlands. *Ecography* 34: 296-305.
- Dole-Olivier, M., J. D. Galassi, P. Marmonier & M. Creuzé Des Châtelliers. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology* 44: 63-91.
- Domínguez, E. & H. Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Editorial Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 340 p.
- Earle, L., B. Warner & R. Aravena. 2003. Rapid development of unusual peat-accumulating ecosystem in the Chilean Altiplano. *Quaternary Research* 29: 2-11.
- Florencio, M., C. Díaz-Paniagua, R. Gómez, & L. Serrano. 2013. Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity* (on line), doi: 10.1111/icad.12029.
- Gering, T., O. Critst & J. A. Veech. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional. *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Hylander, S., T. Jephson, K. Lebret, J. Von Einem, T. Fagerberg, E. Balseiro, B. Modenutti, M. Souza, C. Laspoumaderes, M. Nsson, P. Ljungberg, A. Nicolle, P. Nilsson, L. Ker & L. Hansson. 2011. Climate-induced input of turbid glacial meltwater affects vertical distribution and community composition of phyto and zooplankton. *Journal of Plankton Research* 33: 1239-1248.
- Koleff, P., K. Gaston & J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Kotov, A., A. Sinev & L. Berrios. 2010. The cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of six high altitude water bodies in the north Chilean Andes, with discussion of Andean endemism. *Monograph Zoo Taxa* 2430: 1-66.
- Legendre, P., D. Borcard & R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman,

- M. Loreau & A. Gonzales. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Lopretto, E. & G. Tell. 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Editorial Sur, Buenos Aires. 570 p.
- Loza, S. 2013. Diversidad, composición y abundancia de macrófitas y macroalgas filamentosas en los bofedales de dos microcuencas en Tuní-Condoriri y su relación con las variables ambientales en las épocas seca, de transición y húmeda. Departamento de La Paz. Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 71 p.
- Maldonado, C. 2007. Guía ilustrada de las principales macrófitas del Tuní-Condoriri. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 35 p.
- Olivier, P. & R. van Aarde. 2014. Multi-scale sampling boosts inferences from beta diversity patterns in coastal forests of South Africa. *Journal of Biogeography* 41: 1428-1439.
- Orlova-Bienkowskaja, M. 2001. Cladocera: Anomopoda. Daphniidae: genus *Simocephalus*. pp. 385-513. En: Dumont H. J. (eds.) Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Backhuys, Leiden.
- Pagui, J. C. 1995. Crustácea-cladóceras. pp. 909-951. En: Lopretto, E. & G. Tell (eds.) Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su Estudio. Sur, La Plata.
- Quenta, E. 2013. Estructuración espacial de metacomunidades de cladóceras en los humedales altoandinos de la Cordillera Real. Tesis de maestría, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 48 p.
- Sinev, A. 2001. Redescription of *Alona glabra* Sars, 1907, a South American species of the pulchella-group (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae). *Arthropoda Selecta* 10: 273-280.
- Sinev, A. & J. Coronel. 2006. A new species of genus *Alona* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from the Bolivian Andes. *Archiv für Hydrobiologie* 151: 395-408.
- Smirnov, N. N. 1992. The Macrothricidae of the World. pp. 1-143. En: Dumont H. J. (ed.) Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Backhuys, Leiden.
- Smirnov, N. N. 1996. Cladocera: the Chydoridae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. pp. 1-197. En: Dumont (ed.) Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, Backhuys, Leiden.
- Smirnov, N. N. 1998. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae). *Hydrobiologia* 386: 63-68.
- Smirnov, N. N., A. A. Kotov & J. Coronel. 2006. Partial revision of the aduncus-like species of *Pleuroxus* Baird, 1893 (Chydoridae, Cladocera) from the southern hemisphere with comments on subgeneric differentiation within the genus. *Journal of Natural History* 40: 1617-1656.
- Smith, J. & M. Mather. 2013. Beaver dams maintain fish biodiversity by increasing habitat heterogeneity throughout a low-gradient stream network. *Freshwater Biology* 58: 1523-1538.
- Squeo, F., B. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Stevenson, J., M. Rex & L. Lowe. 1996. Algal ecology freshwater benthic ecosystems. Academic Press, California. 769 p.
- Van Damme, K. & H. Dumont. 2010. Cladocera of the Lençóis Maranhenses (NE-Brazil): faunal composition and a reappraisal of Sars method. *Brazil Journal of Biology* 70: 755-779.

- Veech, J. A., K. S. Summerville, T. O. Crist & J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3–9.
- Whittaker, R. 1977. Evolution of species diversity in land communities. pp. 250-268. En: Hecht, M. & B. Wallace (eds.) *Evolutionary Biology*. Plenum, Nueva York.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Winemiller K., A. Flecker & D. Hoeninghaus. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *The North American Benthological Society* 29:84–99.

Anexo 1. Factores alineados considerados para pozas de agua de bofedales.

Variable considerada	Niveles considerados	Criterio de evaluación	Técnica empleada
Peces	Presencia	Posibles predadores de macroinvertebrados	Los datos se obtienen por observaciones directas y en las muestras colectadas.
	Ausencia		
Ranas	Presencia	Posibles predadores de zooplácton	Los datos se obtienen por observaciones directas y en las muestras colectadas.
	Ausencia		
Porcentaje de algas filamentosas flotantes	Ausente	Posibles refugios y alimento para las comunidades acuáticas.	En cada poza se puede considerar la abundancia visual de las masas algales de las aguas.
	Poco abundante		
	Abundante		
Conectividad	Aislada	Posibilidad de que las comunidades se desplacen entre pozas.	Se registra los posibles aportantes a la poza
	Posible conexión		
	Conectado		
Color de poza	Negro (húmido)	Si el color tiene relación con el depósito de material glaciario.	Se definieron en campo.
	Blanco (glaciario)		
	Rojo o café		
Sustrato predominante	Limoso-orgánico	Se caracteriza el suelo de la poza, porque es frecuente que el material del fondo de la poza sea materia orgánica en descomposición.	Se registra el sustrato en el fondo de la poza.
	Orgánico		
	Arcilloso-arenoso		
	Rocoso		
Temporalidad	Permanente	La permanencia de la poza podría relacionarse con una comunidad biológica estable.	Se pueden visitar pozas en época seca donde el nivel del agua tiende a disminuir al máximo.
	Estacional		