

Número Especial Revista «ECOLOGÍA EN BOLIVIA»

Vol. 49(3), Diciembre de 2014

Métodos para estudiar el efecto del cambio climático sobre los
bofedales y sus servicios ambientales inherentes

Comité Editorial

Fabien Anthelme, Rosa Isela Meneses, Olivier Dangles

CONTENIDO

Artículos

Ciencia, manejo y la importancia de utilizar métodos pertinentes

Luis F. Pacheco.....1

BIOTHAW: Un proyecto multidisciplinario que propone un marco metodológico para el estudio de los bofedales altoandinos en un contexto de cambio climático

Olivier Dangles, Rosa Isela Meneses & Fabien Anthelme6

Uso de imágenes satelitales, modelos digitales de elevación y sistemas de información geográfica para caracterizar la dinámica espacial de glaciares y humedales de alta montaña en Bolivia

Gabriel Zeballos, Á. Soruco, D. Cusicanqui, R. Joffré & A. Rabatel.....14

Caracterizar la migración altitudinal de las comunidades vegetales altoandinas frente al calentamiento global mediante cronosecuencias post-glaciales recientes

Anais Zimmer, R. I. Meneses, A. Rabatel, A. Soruco & F. Anthelme27

Métodos para cuantificar diversidad y productividad vegetal de los bofedales frente al cambio climático

Rosa I. Meneses, Susi Loza Herrera, Ariel Lliully, Arely Palabral & F. Anthelme42

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

Rosario Karina Gonzales, Estefania Quenta, Jorge Molina-Rodriguez, Olivier Dangles & Dean Jacobsen56

Monitoreo de las aves para detectar el cambio de la calidad ecosistémica en los bofedales altoandinos <i>Kazuya Naoki, Carlos Miguel Landívar & M. Isabel Gómez</i>	73
El uso del método de puntos de intercepción para cuantificar los tipos de vegetación y hábitats abióticos en los bofedales altoandinos <i>Kazuya Naoki, Rosa Isela Meneses, M. Isabel Gómez & Carlos Miguel Landívar</i>	84
Métodos para evaluar el efecto del pastoreo sobre las comunidades vegetales de bofedales <i>Mary Carolina Garcia, Rosa Isela Meneses, Kazuya Naoki & Fabien Anthelme</i>	91
Procesos ecológicos a múltiples escalas que afectan a las dinámicas de comunidades de plantas en los humedales altoandinos de Bolivia <i>François Munoz, Fabien Anthelme & Valérie Ravel</i>	104
Metodología para evaluar el potencial productivo y la dinámica socioecológica de la ganadería en bofedales altoandinos <i>Néstor Cochi, Guillermo Prieto, Olivier Dangles, Abel Rojas, Celso Ayala, Bruno Condori & José Luis Casazola</i>	120
Métodos para caracterizar la dinámica de los sistemas socio-ecológicos asociados a los bofedales altoandinos (Cordillera Real, Bolivia) <i>Dirk Hoffmann, Rodrigo Tarquino, Javier Fernando Corro Ayala & Liz Lavadenz</i>	132
Un modelo socio-ecológico para establecer escenarios de dinámica de bofedales frente a los cambios globales <i>François Rebaudo & Olivier Dangles</i>	141
Agradecimiento a revisores anónimos	154

Ciencia, manejo y la importancia de utilizar métodos pertinentes

Science, management and the importance of using relevant methods

Luis F. Pacheco

Colección Boliviana de Fauna, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés,
Campus Universitario, Calle 27, Cota Cota, La Paz, Bolivia,

Autor de correspondencia: luispacheco11@yahoo.com, luisfpacheco@gmail.com

La ciencia debería estar siempre como base de la tecnología y ésta es lo que la gente usualmente ve como producto útil de la ciencia (a veces llamada ciencia aplicada). Sin embargo, está claro que no toda la tecnología es útil e incluso hay avances tecnológicos que, además de algunas cosas buenas, han traído muchas cosas malas para la sociedad; baste mencionar la tecnología bélica (Constanza *et al.* 1997). Esto no quiere decir que la ciencia es dañina y, adicionalmente, es difícil distinguir entre ciencia básica y aplicada, pues la ciencia “aplicada” siempre debe estar basada en ciencia “básica”.

La ciencia suele asociarse al empleo de equipos sofisticados y técnicas numéricas complejas para el análisis de datos, pero ninguna de las dos cosas es imprescindible (Krebs 1999, Feinsinger 2013). La ciencia es un proceso de acumulación ordenada del conocimiento y puede entenderse simplemente como “un diálogo con la Naturaleza” (Prigogine 1997) o como un esfuerzo por “hacer inteligible la Naturaleza” (J. Vandermeer 2013, com. pers.) que, además, no es infalible, sino altamente dependiente de probabilidades (Prigogine 1997). Si la entendemos así, será más fácil comunicar los descubrimientos científicos al mundo, tanto al académico, como al usuario en general.

Posiblemente sea más relevante preguntarse si la ciencia es actualmente necesaria para la supervivencia del Ser Humano (SH) en el planeta. Hawking (2005) indicó que, a pesar de que la ciencia podía dar explicaciones sólidas a lo que había ocurrido un segundo después del “Big Bang”, no estaba seguro si ese conocimiento podía mejorar nuestras posibilidades de supervivencia en este planeta. Volviendo al planeta, está claro que la persistencia del SH en la tierra depende de mantener el ambiente en un estado que nos permita prosperar como cualquier ser vivo (Rockström *et al.* 2009, Steffen *et al.* 2011). Aun con los avances tecnológicos, el SH depende del ambiente y no al revés; es decir, nuestra supervivencia en este planeta depende de mantener los ecosistemas en un estado que nos permitan la vida (Pacheco 2012). Sin embargo, nuestras actividades afectan al ambiente mucho más que las de cualquier otro ser vivo, al menos en las últimas décadas. Es muy conocido que el cambio global, especialmente el calentamiento global, es producto de las actividades del SH que resultan en emisión de gases de efecto invernadero (Chapin *et al.* 2011; Marzeion *et al.* 2014). Las proyecciones sobre los efectos del cambio climático son conocidas y no es necesario entrar en detalle. Sin embargo, es menos común que la gente conozca los dos factores causantes principales de toda la crisis ambiental: sobrepoblación y uso excesivo de recursos naturales (Ehrlich & Ehrlich 2010, Pacheco 2012).

La sobrepoblación y el uso excesivo de recursos naturales afectan las tasas de renovación de los recursos renovables y aceleran la desaparición de aquellos que no son renovables. A la vez, estas actividades y procesos afectan los ciclos biogeoquímicos que mantienen a los ecosistemas

en el estado en que al SH le hacen posible la existencia. Recientemente, producto de un cuidadoso análisis, Motesharrei *et al.* (2014) postularon que el colapso de varias civilizaciones en el pasado fue causado por la estratificación social (inequidad) y la sobre-explotación de recursos naturales; y previenen sobre un posible colapso de nuestra civilización por las mismas causas, cualquiera de las dos por separado o interactuando.

Concentrémonos por un momento en la sobre-explotación de recursos naturales. Está probado que las consecuencias de la sobre-explotación (disminución de densidades poblacionales y/o pérdida de especies) afectan las estructuras comunitarias y los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas (Willkie *et al.* 2011, Naeem 2012); y como indican Motesharrei *et al.* (2014), pueden llevarnos al colapso de la civilización. Entonces, una forma clara de evitar esa situación es un adecuado manejo de los recursos naturales, en este caso el aprovechamiento sostenible de poblaciones, sin afectar estructuras comunitarias y no sobrepasar la capacidad de ciclaje de los ecosistemas. Para lograr aquello es obviamente necesario comprender cómo funcionan los ecosistemas, sus ciclos, la velocidad de sus procesos y cuán resistentes y resilientes son a nuestras actividades. Es decir, no podemos continuar actuando como si el planeta que nos alberga fuera indestructible y como si los problemas causados por nuestras actividades económicas (éstas son las que causan sobre-explotación) pudieran ser subsanadas con más actividades económicas.

Está claramente demostrado que el crecimiento económico continuado no es posible, por razones termodinámicas (Brown *et al.* 2011); es decir, no todos los países pueden llegar al nivel de consumo de los países industrializados, lo cual implica ya inequidad global. También está claro que el crecimiento económico no ha resuelto los problemas de equidad (Hedenus & Azar 2005), criminalidad (Kangaspunta 2003), bienestar social (Kubizeski

et al. 2013), ni de corrupción (Piff *et al.* 2012). Si el crecimiento económico no resuelve los problemas que promete va a resolver, menos podemos esperar que resuelva los problemas que evidentemente ha causado.

Este escenario invoca un cambio de visión en cuanto al papel de la ecología en el contexto global del desarrollo. Si una de las causas principales del colapso de las civilizaciones ha sido y se propone va a ser la sobre-explotación de recursos naturales, la mejor y más directa forma de evitarlo es con estrategias de aprovechamiento sostenible de los recursos naturales renovables y con explotación de aquellos no renovables, tomando cuidado que no produzcan más desechos que los que los ciclos biogeoquímicos pueden procesar. Esto requiere de conocimiento sobre el funcionamiento de los ecosistemas y los efectos de la pérdida de resistencia y resiliencia ecológica (Steffen *et al.* 2011, Pacheco 2012), ambos escenarios fundamentales del trabajo en ecología.

Lo anteriormente expuesto muestra la crucial importancia de la ecología en el contexto de la supervivencia y posibilidades de avance cultural (no económico en el sentido de crecimiento) de las sociedades humanas. Este tema está ya en el centro de atención de los investigadores en varias regiones del mundo, donde se están estudiando temas como capacidad de carga humana (p.e. Pimentel *et al.* 2010) y límites planetarios a los efectos de varios tipos de actividades humanas y sus consecuencias (Rockström *et al.* 2009).

Si la ecología es tan importante, entonces sus métodos deben ser cuidadosamente evaluados y las investigaciones diseñadas con rigurosidad. La ciencia está compuesta por dos componentes: las ideas y los datos. Los datos no aportan mucho sin un cuerpo teórico y las hipótesis sirven de poco sin datos para ponerlas a prueba (Krebs 1999). Si nos enfocamos en la toma de datos, queda claro que el método es crucial. Los métodos utilizados en nuestros estudios harán la diferencia entre resultados buenos (precisión,

exactitud, alta probabilidad de detección, gran capacidad de diferenciación de especies y otros) y malos (sesgo, imprecisión, falsos positivos, entre otros). Si nuestros datos son malos y son utilizados para la toma de decisiones, entonces las decisiones no podrán ser otra cosa que malas. Dado que la ecología tiene la responsabilidad de proveer la información para la toma de decisiones que eviten la sobre-explotación de los recursos naturales y la contaminación, no podemos permitirnos tomar datos errados;

por lo cual, un periodo de reflexión sobre los métodos, como se está haciendo en esta serie de trabajos metodológicos, es un gran avance.

El ambiente de interés, en este caso, son los bofedales altoandinos. Este tipo de ecosistema es de suma importancia para el desarrollo de la zona altoandina. Los bofedales son un tipo de humedales muy típicos de los Andes, que funcionan como reservorios de agua de gran importancia, albergan gran diversidad de especies de plantas que solamente prosperan

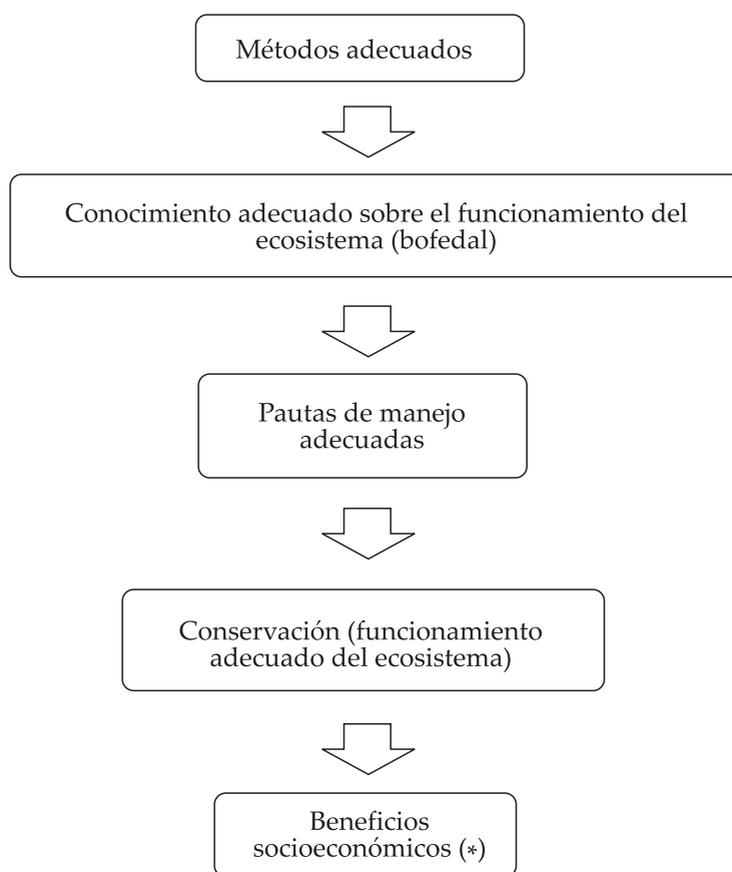


Figura 1. Esquema generalizado de los requerimientos para un adecuado manejo de los bofedales. Se enfatiza que los métodos son la base de un adecuado conocimiento, que brindará posibilidades para obtener beneficios en el largo plazo. *Este modelo funcionará mientras no se prioricen los beneficios económicos por encima de la sustentabilidad, en este caso, la conservación del bofedal.

en ese tipo de ecosistema, son un ambiente preferido para la crianza de alpacas y también son utilizados con preferencia por las vicuñas, lo cual realza también su importancia económica para los habitantes de esas regiones (Estenssoro Cernadas 1991, Prieto *et al.* 2003, Pacheco *et al.* 2008, Ruthsatz 2012, Dangles *et al.* 2014 en este número). Lamentablemente, el manejo de los bofedales no ha estado siguiendo criterios ecológicos (Luna *et al.* 2003) y, peor todavía, algunos bofedales son destruidos para extraer turba, la cual se vende en las ciudades para abonar los jardines (Ruthsatz 2012). No se ha realizado al presente una evaluación del impacto ambiental, económico y cultural de esta explotación de tipo minera de los bofedales. El manejo sostenible de los bofedales requiere de un conocimiento detallado de su funcionamiento ecológico y el proyecto BIOTHAW justamente apunta en ese sentido, a través de un enfoque multi-disciplinario. Podemos imaginar un manejo adecuado de los bofedales, con base en un sólido conocimiento ecológico de los mismos, basado en métodos adecuados y con el enorme beneficio socio-económico de mantener estos ecosistemas funcionalmente óptimos (Fig. 1). En este sentido, la serie de trabajos metodológicos presentados en este volumen son de crucial importancia para que la ciencia que se está produciendo logre dar bases sólidas al manejo de este importante ecosistema.

Agradecimientos

Gracias a F. Anthelme y O. Dangles por la invitación a escribir este ensayo introductorio y por sus comentarios útiles sobre el documento. Agradezco también a Rosa I. Meneses por sugerir mi nombre para este documento. Agradezco al Fond Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) y a la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) por el apoyo y financiamiento del proyecto "Modeling BIOdiversity and land use interactions under changing glacial water availability in Tropical High Andean Wetlands" (BIOTHAW, AAP-SCEN-2011-II).

Referencias

- Brown, J. H., W. R. Burnside, A. D. Davidson, J. P. DeLong, W. C. Dunn, M. J. Hamilton, N. Mercado-Silva, J. C. Nekola, J. G. Okie, W. H. Woodruff & W. Zuo. 2011. Energetic Limits to Economic Growth. *BioScience* 61(1): 19–26.
- Costanza, R., J. Cumberland, D. H. aly, R. Goodland & R. Norgaard. 1997. An introduction to ecological economics. International Society for Ecological Economics, St. Lucie Press, Boca Ratón, Florida. 275 p.
- Chapin III, F. S., P. A. Matson, & P. Vitousek. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer Science & Business Media, Nueva York. 544 p.
- Ehrlich, P. E. & A. N. Ehrlich. 2010. The culture gap and its needed closures. *International Journal of Environmental Studies* 67(4): 481-492.
- Estenssoro-Cernadas, S. 1991. Los bofedales de la cuenca alta del valle de La Paz. pp. 109–120. En: Forno E. & M. Baudoin (eds.). *Historia Natural de un Valle de los Andes: La Paz*. Instituto de Ecología, La Paz.
- Feinsinger, P. 2013. Metodologías de investigación en ecología aplicada y básica: ¿cuál estoy siguiendo, y por qué? *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 385-402.
- Hawking, S. W. 2005. Historia del tiempo. Del Big Bang a los agujeros negros. Editorial Crítica, México DF. 245 p.
- Hedenu, F. & C. Azar. 2005. Estimates of trends in global income and resource inequalities. *Ecological Economics* 55: 351–364.
- Kangaspunta, K. 2003. Mapping the inhuman trade: preliminary findings of the database on trafficking in human beings. *United Nations Forum on Crime and Society* 3(1-2): 81-103.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*, 2nd Ed. Addison Wesley Longman, Inc, Menlo Park. 620 p.

- Kubiszewski, I., R. Costanza, C. Franco, P. Lawn, J. Talberth, T. Jackson & C. Aylmer. 2013. Beyond GDP: Measuring and achieving global genuine progress. *Ecological Economics* 93: 57–68.
- Marzeion, B., J. G. Cogley, K. Richter & D. Parkes. 2014. Attribution of global glacier mass loss to anthropogenic and natural causes. *Science* 345(6199): 919-921.
- Motesharrei, S., J. Rivas, & E. Kalnay. 2014. Human and Nature Dynamics (HANDY): modeling inequality and use of resources in the collapse or sustainability of societies. *Ecological Economics* 101: 90-102.
- Naeem, S., J. E. Duffy & E. Zavaleta. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336(1401): 1401-1406.
- Pacheco, L. F. 2012. El ambiente como base del desarrollo y algunos criterios para evaluar nuestro camino hacia días mejores. *Umbrales* 23: 299–320.
- Pacheco, L., O. Rocha, M. Vargas, K. Palenque & A. Medinacelli. 2008. Fauna. Pp. 161-186. En: Rocha, O. & S. Aguilar (eds.). *Bases Técnicas para el Plan de Manejo del Sitio Ramsar Lagos Poopó y Uru Uru, Oruro- Bolivia*. Viceministerio de Biodiversidad, Recursos Forestales y Medio Ambiente –MDRAyMA. La Paz.
- Piff, P. K., D. M. Stancato, S. Côté, R. Mendoza-Denton & D. Keltner. 2012. Higher social class predicts increased unethical behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(11): 4086-4091.
- Pimentel, D., M. Whitecraft, Z.R. Scott, L. Zhao, P. Satkiewicz, T.J. Scott, J. Phillips, D. Szimák, G. Singh, D.O. Gonzalez & T. L. Moe. 2010. Will limited land, water, and energy control human population numbers in the future? *Human Ecology* 38: 599–611.
- Prieto, G., H. Alzérreca, J. Laura, D. Luna & S. Laguna. 2003. Características y distribución de los bofedales en el ámbito boliviano del sistema T.D.P.S. pp. 13-40. En: Rocha, O. O. & C. Saéz (eds.) *Uso Pastoral en Humedales Altoandinos*. Convenio de RAMSAR – Wildlife Conservation Society Bolivia, La Paz.
- Prigogine, I. 1997. *El fin de las certidumbres*. Editorial Andrés Bello, Santiago de Chile. 222 p.
- Rockström, J., W. Steffen, K. Noone, Å. Persson, F. S. Chapin, III, E. Lambin, T. M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. Schellnhuber, B. Nykvist, C. A. De Wit, T. Hughes, S. van der Leeuw, H. Rodhe, S. Sörlin, P. K. Snyder, R. Costanza, U. Svedin, M. Falkenmark, L. Karlberg, R. W. Corell, V. J. Fabry, J. Hansen, B. Walker, D. Liverman, K. Richardson, P. Crutzen & J. Foley. 2009. Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and Society* 14(2): 32.
- Ruthsatz, B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. *Phytoecologia* 42(3-4): 133-179.
- Steffen, W., Å. Persson, L. Deutsch, J. Zalasiewicz, M. Williams, K. Richardson, C. Crumley, P. Crutzen, C. Folke, L. Gordon, M. Molina, V. Ramanathan, J. Rockström, M. Scheffer, H. J. Schellnhuber & U. Svedin. 2011. The Anthropocene: from global change to planetary stewardship. *Ambio* 40(7): 739-761.
- Wilkie, D. S., E. L. Bennett, C. A. Peres & A. A. Cunningham. 2011. The empty forest revisited. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 120-128.

BIOTHAW: Un proyecto multidisciplinario que propone un marco metodológico para el estudio de los bofedales altoandinos en un contexto de cambio climático

BIOTHAW: A multidisciplinary project proposing a methodological framework for the study of high-Andean wetlands in the context of climate change

Olivier Dangles^{1*}, Rosa Isela Meneses² & Fabien Anthelme^{2,3*}

¹Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR 072, Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, UPR 9034, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France et Université Paris-Sud 11, 91405 Orsay Cedex, France.

²Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 8706, La Paz, Bolivia

³Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR AMAP (Botanique et Bioinformatique de l'Architecture des Plantes), Boulevard de la Lironde, TA A-51/PS2, F-34398 Montpellier Cedex 5, Francia.

*Autores de correspondencia: olivier.dangles@ird.fr, fabien.anthelme@ird.fr

Resumen

A pesar que las montañas tropicales son uno de los biomas más amenazados del mundo, es escasa la investigación fundamental y aplicada sobre los efectos de los cambios globales en la biodiversidad y los beneficios de los ecosistemas. Las zonas húmedas de los ambientes altoandinos tropicales - los bofedales - son espacios verdes dentro de una matriz árida que concentran una rica biodiversidad y variedad de beneficios asociados (almacenamiento de carbono, regulación de agua y producción de ganado), de los que dependen millones de personas. Estos frágiles ecosistemas están amenazados por la rapidez del derretimiento de los glaciares de los cuales dependen significativamente. El proyecto BIOTHAW - *Biodiversidad e interacciones de uso de los suelos frente a la evolución de la disponibilidad de agua de los glaciares en las zonas húmedas de los Andes tropicales* - tiene por objetivo desarrollar un marco de modelización para establecer escenarios de biodiversidad y uso de las tierras en un contexto de cambios globales. El enfoque del proyecto integra tres componentes: 1) la modificación de los aportes de agua glaciares a las zonas húmedas, 2) la biodiversidad (animal y vegetal) de estas zonas y 3) las prácticas de cultivo (patrones de utilización de las tierras, dinámica de las estructuras de la ganadería). Nutridos por escenarios climáticos y socioeconómicos, los diferentes modelos combinados con mapas de distribución de las zonas húmedas permitirán establecer escenarios de la biodiversidad y los servicios de los bofedales, con el fin de definir zonas prioritarias de conservación.

Palabras clave: Biodiversidad, Cordillera Real, Humedales, Retroceso glaciar, Socio-ecosistemas.

Abstract

While tropical mountains are one of the most threatened biomes of the world, there is a lack of basic and applied research examining the effects and linkages of global change with mountain tropical biodiversity and services. Green islands in an arid mountainous environment, tropical high Andean wetlands (THAW) or bofedales, concentrate high levels of biodiversity and associated

services (e.g., carbon storage, water regulation, and livestock production) for hundreds of thousands of people. These fragile social-ecological systems are threatened by the rapid melting of glaciers on which they tightly depend. The BIOTHAW “Modeling Biodiversity and land use interactions under changing glacial water availability in Tropical High Andean Wetlands” project aims to develop a modeling framework setting up scenarios of biodiversity-land use interactions as a result of global change-induced modifications. This framework will integrate three components: 1) glacier changes and water run-off inputs to wetlands, 2) wetland biodiversity, including both plant and animal communities, and 3) land management practices (land use patterns, land ownership structures and dynamics for livestock production). Fed with both climate and socioeconomical scenarios, our models, combined with distribution mapping of Bolivian wetlands from satellite observations, will allow building scenarios of the future of THAW biodiversity and services and define priority conservation areas.

Key-words: Biodiversity, Cordillera Real, Glacier melting, Socio-ecosystems, Wetlands.

Cambio climático, biodiversidad y sociedades en los Andes tropicales

En la actualidad, existe una escasez de metodologías cuantitativas y modelos para relacionar los efectos de los cambios globales (cambio de uso de la tierra, cambio climático) sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, y sus consecuencias para la adaptación de las poblaciones humanas, lo que determina límites importantes para implementar políticas públicas eficientes (Leadley *et al.* 2010, Kelley & Evans 2011, Faye *et al.* 2014).

El cambio climático afecta profundamente a la biodiversidad a nivel mundial. Se ha probado que éste ha generado transformaciones rápidas en la abundancia y distribución de las especies (Pounds *et al.* 2006, Jacobsen *et al.* 2012), causando extinciones locales y modificaciones importantes en la estructura de las comunidades (Parmesan & Yohe 2003); esto ha alterado el funcionamiento de los ecosistemas y servicios ambientales (Seimon *et al.* 2009), que de manera general amenaza al bienestar de las poblaciones humanas, especialmente las que dependen directamente de estos servicios (Jones *et al.* 2008). Este fenómeno es relativamente bien estudiado en el hemisferio norte, pero existen menos estudios en los trópicos, donde está concentrada la mayor parte de la biodiversidad del planeta

y los cambios ambientales ocurren a un ritmo acelerado, por lo que las poblaciones humanas pobres tienen pocas opciones para enfrentar los retos del cambio climático (Parry *et al.* 2007, Crespo-Perez *et al.* 2014). Esta problemática es aún más crítica en los ecosistemas de montaña, como los de los altos Andes tropicales que sufren al mismo tiempo de una intensificación del uso del suelo y de los efectos del cambio climático, muy perceptibles y acelerados en estas regiones (Anthelme *et al.* 2014a, Herzog *et al.* 2010). De hecho, en estas regiones, la magnitud del calentamiento global es comparable a la que está prevista en las regiones polares (Bradley *et al.* 2006). Las consecuencias del cambio climático en los Andes tropicales es un tema muy preocupante debido a la alta diversidad de especies y ecosistemas que alberga esta región de la que depende directamente una densa población humana (Vuille *et al.* 2008, Céleri & Feyen 2009, Buytaert *et al.* 2011). Por ejemplo, se estima que más de 40 millones de personas dependen directamente de los recursos naturales (especialmente el agua) proveídos por los ecosistemas altoandinos (Josse *et al.* 2009). En este contexto, es necesario desarrollar nuevas herramientas para definir estrategias de manejo adaptativo de estos ecosistemas, específicamente modelos que puedan abarcar la complejidad de los efectos de los cambios globales, incluyendo a la vez el componente

físico, biológico y social que constituyen los socio-ecosistemas de los Andes tropicales (Greenwood 2008, Perez *et al.* 2010, Rebaudo & Dangles 2013).

Humedales y bofedales como ecosistemas de estudio

En este contexto, los humedales altoandinos aparecen como un modelo ideal de investigación para el desarrollo de un marco metodológico general para la modelación de las consecuencias del cambio climático sobre los socio-ecosistemas. Aunque los humedales cubren menos del 3% de la superficie de la Tierra, contribuyen hasta el 40% de los servicios ecosistémicos

que provee al planeta durante un año (Zedler & Kercher 2005). Además, los humedales son los ecosistemas terrestres más amenazados en el mundo, ya que han perdido a nivel mundial más del 50% de su área original (Daniels & Cumming 2008). Los humedales son unos de los sistemas más productivos del planeta (Daily 1997) y en muchos lugares del mundo permiten el desarrollo de las actividades humanas y constituyen sistemas socio-ecológicos muy complejos. En el caso de los humedales tropicales altoandinos (conocidos localmente como bofedales, ver Fig. 1), constituyen unos de los ecosistemas alpinos más diversos de las montañas en los trópicos con un elevado número de plantas



Figura 1. Paisaje de bofedales en cuatro valles de la Cordillera Real. a. Milluni, b. Huayna Potosi, c. Tuni y d. Hichu Khota.

endémicas (Luteyn & Churchill 2000). Como son humedales dentro de un ambiente árido (en inglés: *wetlands in drylands*), concentran muchos servicios ambientales para centenas de miles de pequeños agricultores, tales como praderas para la producción de ganado (alpacas, llamas y ovejas) especialmente durante la época seca (Buttolph & Coppock 2004), hábitat para la fauna y flora con muchas especies amenazadas (Fjeldsa 1981, Squeo *et al.* 2006), regulación de la descomposición de la materia orgánica que influencia al ciclo del carbono a nivel regional y la filtración y regulación del abastecimiento en agua (Gibbon *et al.* 2010, Segnini *et al.* 2010). Los bofedales sin duda representan uno de los ecosistemas más vulnerables en el mundo, ya que su localización y fragmentación dentro de una matriz ambiental seca (*continental insularity*; Anthelme *et al.* 2014b) son extremadamente sensibles al cambio climático (cambio del caudal de los glaciares, impacto de la elevación de las temperaturas) y al disturbio humano (cambio del uso del suelo, quema, actividad minera, drenaje; Squeo *et al.* 2006).

El proyecto BIOTHAW

El proyecto “*Modelación de la biodiversidad e interacción con el uso del suelo bajo los cambios en la disponibilidad del agua de glaciar en los humedales altoandinos tropicales*” (BIOTHAW, THAW = *Tropical High Andean Wetlands*; también significa “derretimiento” en inglés) pretende estudiar el efecto del retroceso de los glaciares sobre la disponibilidad de agua, biodiversidad, y actividades pecuarias en los humedales de la cordillera Real de Bolivia. Se trata de un proyecto transdisciplinario que implica una importante comunidad de investigadores y de actores, desde antropólogos, sociólogos, glaciólogos, ecólogos y modeladores basados en agentes, administradores de recursos y también la participación de las comunidades campesinas locales. A partir de escenarios climáticos, socioeconómicos y cartográficos para la distribución de los humedales basándose

en observaciones satelitales, nuestros modelos permitirán reconstruir escenarios sobre la biodiversidad y servicios e identificar las áreas prioritarias de conservación en función de los parámetros regionales, tales como la cubierta de hielo, el área de los humedales y las prácticas de uso del suelo. A continuación, presentamos los diferentes componentes del proyecto BIOTHAW en base a la figura 2 para presentar de manera sintética la articulación interna (números entre corchetes). Además, referimos en el texto a las publicaciones que constituyen este número especial y que detallan temáticas claves del proyecto.

Para cumplir con los objetivos del proyecto BIOTHAW, se necesita obtener datos de la evolución reciente (desde hace 30 años) de los glaciares y del área de los bofedales con la ayuda de imágenes satelitales (ver el artículo de Zeballos *et al.* en este número especial). De hecho, el retroceso de los glaciares genera transitoriamente un cambio en la escorrentía de los ríos (capítulo 1 con la referencia citada antes que los Agradecimientos en el presente capítulo, Fig. 2) que alimentan los bofedales por la pérdida de masa glaciar: este caudal aumenta al inicio del derretimiento y va disminuyendo a medida que el glaciar se hace más pequeño (Baraer *et al.* 2012). Estos cambios de flujo de agua posiblemente pueden tener un efecto en el área y en la cantidad de agua superficial de los bofedales (2) y por consiguiente afectar a la biodiversidad de los bofedales (3). De hecho, la relación especie-área indica que en áreas más grandes existe mayor diversidad de especies que en áreas más pequeñas (Preston 1962), debido a que en áreas más grandes existe mayor heterogeneidad ambiental que da lugar a una mayor diversidad de hábitats y nichos para las especies (Palmer 2007). Sin embargo, en el caso específico de las plantas, las comunidades de bofedales están estrechamente relacionadas con el tipo de plantas dominantes (Ruthsatz 2012), lo que podría llegar a una ausencia de relación entre área y diversidad (Munoz *et al.* 2014). Se estudiaron tres grupos taxonómicos

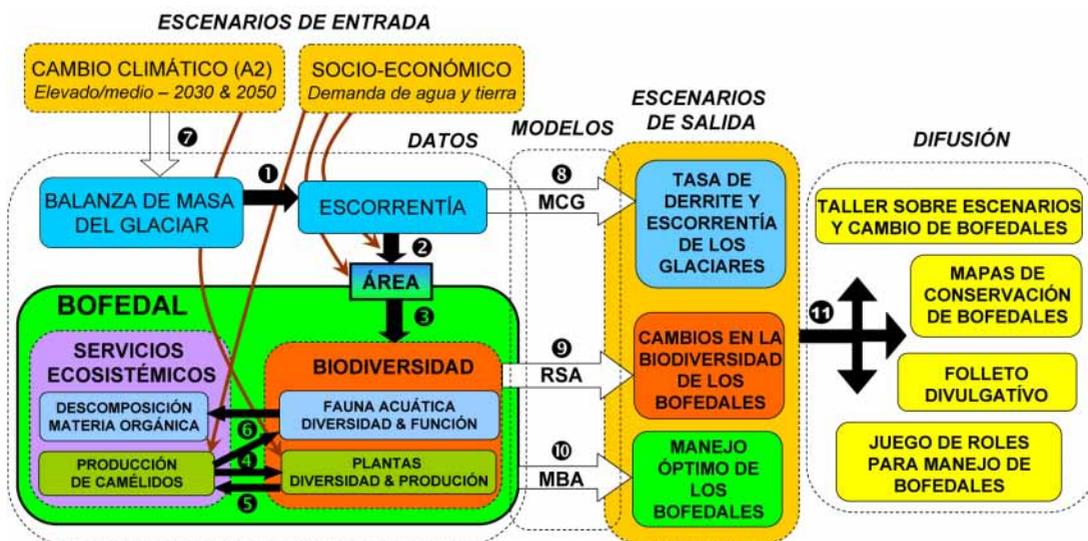


Figura 2. Esquema general del proyecto BIOTHAW.

principales dentro del proyecto BIOTHAW: las plantas terrestres (ver Zimmer *et al.* y Meneses *et al.* en este número especial), las comunidades de invertebrados acuáticos (ver Gonzales *et al.* en este número especial) y las aves (ver dos capítulos de Naoki *et al.* en este número especial). La organización de estas comunidades se puede medir a varias escalas espaciales (ver Munoz *et al.* en este número especial) y está estrechamente relacionada con los servicios ambientales proveídos por los bofedales: la composición florística de los bofedales esta afecta por los camélidos (4) (ver García *et al.* en este número especial) y viceversa (5) (ver Cochi *et al.* en este número especial). También esta producción de ganado puede afectar a la calidad del agua de los bofedales y las comunidades de invertebrados asociadas (6). Datos adicionales sobre el socio-ecosistema “bofedales” incluyen la dimensión social (organización, dinámicas, redes, valores) de las personas que dependen en algún grado de estos ecosistemas (ver Hoffmann *et al.* en este número especial).

Una vez que se han obtenido los datos, se puede seguir con la parte de modelación. En el caso de BIOTHAW, se pretende trabajar con modelos de comportamiento de los glaciares (MGC, Hall & Fagre 2003) en (8), de modelos de relación entre riqueza especies y área (RSA, He & Hubbell 2011) en (9) y modelos multiagentes (MBA, ver Rebaudo & Dangles en este número especial) en (10). A partir de escenarios de cambio climático y los socio-económicos (7) se pueden generar escenarios de salidas y proponer predicciones en términos de tasa de derretimiento de los glaciares, cambios posibles de la biodiversidad y manejo ganadero óptimo de los bofedales.

En fin, cabe recalcar que BIOTHAW es un proyecto pluridisciplinario que reúne no solamente a científicos en ciencias de la tierra, medioambientales y sociales, sino también a los portadores de riesgos (en inglés: *stakeholders*) y sus redes (por ejemplo, instituciones públicas de protección de áreas protegidas, comunidades de campesinos). En este contexto, la difusión de los resultados es importante (11) y comprenderá

varios productos desde folletos divulgativos, mapas para definir zonas de conservación prioritarias a partir de parámetros regionales, talleres y juegos de roles con los portadores de riesgos y sus redes, incluyendo actores clave de los bofedales a nivel regional, nacional y local. Se podrá seguir el desarrollo de estos productos en el sitio web del proyecto www.biothaw.ird.fr. Nuestra esperanza es que se puedan tomar decisiones pertinentes en varias escalas, a partir de escenarios desarrollados en este proyecto. La lista de publicaciones que incluye este número especial de Ecología en Bolivia es la siguiente:

- 1 Cochi, N., G. Prieto, O. Dangles, A. Rojas, C. Ayala, B. Condoriri & J. Casazola. 2014. Metodología para evaluar el potencial productivo y la dinámica socioecológica de la ganadería en bofedales altoandinos.
- 2 García, C., R. I. Meneses, K. Naoki & F. Anthelme. 2014. Métodos para examinar el efecto del pastoreo sobre las comunidades vegetales de los bofedales.
- 3 Gonzales, K., E. Quenta, J. Molina-Rodriguez, O. Dangles & D. Jacobsen. 2014. Cuantificación de la diversidad y estructura biológica de pozas de agua en bofedales altoandinos frente al cambio climático.
- 4 Hoffmann, D., R. Tarquino & J. Corro Ayala. 2014. Métodos para caracterizar la dinámica de funcionamiento de los sistemas socio-ecológicos asociados a los bofedales altoandinos (Cordillera Real, Bolivia).
- 5 Meneses, R. I., S. Loza Herrera, A. Lliully, A. Palabral & F. Anthelme. 2014. Método para cuantificar diversidad y productividad de los bofedales frente al cambio climático.
- 6 Muñoz, F., F. Anthelme & V. Ravel. (2014). Procesos ecológicos a múltiples escalas que afectan a las dinámicas de comunidades de plantas en los humedales altoandinos de Bolivia.
- 7 Naoki, K., C. M. Landivar & M. I. Gómez. 2014. Monitoreo de las aves para detectar el cambio de la calidad ecosistémica en los bofedales altoandinos.
- 8 Naoki, K., R. I. Meneses, M. I. Gomez & C. M. Landivar. 2014. El uso del método de puntos de intercepción para cuantificar los tipos de vegetación y los hábitats abióticos en los bofedales altoandinos.
- 9 Rebaudo, F. & O. Dangles. 2014. Un modelo socio-ecológico para establecer escenarios de dinámica de bofedales frente a los cambios globales.
- 10 Zeballos, G., A. Soruco, D. Cusicanqui, R. Joffré & A. Rabatel. 2014. Uso de imágenes satelitales, modelos digitales de elevación y sistemas de información geográfica para el análisis de la dinámica espacial de glaciares y humedales de alta montaña en Bolivia.
- 11 Zimmer, A., R. I. Meneses, A. Rabatel, A. Soruco & F. Anthelme. 2014. Caracterizar la migración altitudinal de las comunidades vegetales alto-andinas frente al calentamiento global mediante cronosecuencias post-glaciales recientes.

Agradecimientos

Agradecemos al Fond Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) y a la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) por el apoyo y financiamiento del proyecto "Modeling Biodiversity and land use interactions under changing glacial water availability in Tropical High Andean Wetlands" (BIOHAW, AAP-SCEN-2011-II). Agradecemos también a Mónica Moraes por su invitación a preparar este número especial de Ecología en Bolivia.

Referencias

Anthelme F., L. A. Cavieres & O. Dangles. 2014a. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5(1): 387. doi:10.3389/fpls.2014.00387.

Anthelme, F., D. Jacobsen, P. Macek, R. I. Meneses, P. Moret, S. Beck & O.

- Dangles. 2014b. Biodiversity patterns and continental insularity in the high tropical Andes. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 46: 611-628.
- Baraer, M., B. G. Mark, J. M. McKenzie, T. Condom & S. Rathay. 2012. Glacier recession and water resources in Peru's Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology* 58: 134-150.
- Bradley R. S., M. Vuille, H. F. Diaz & W. Vergara. 2006. Threats to water supplies in the Tropical Andes. *Science* 312: 1755-1756.
- Buttolph, L. P. & L. Coppock. 2004. Influence of deferred grazing on vegetation dynamics and livestock productivity in an Andean pastoral system. *Journal of Applied Ecology* 41: 664-674.
- Buytaert W., F. Cuesta-Camacho & C. Tobón. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 585: 19-33.
- Céleri R. & J. Feyen. 2009. The hydrology of tropical Andean ecosystems: importance, knowledge status, and perspectives. *Mountain Research and Development* 29: 350-355.
- Crespo-Pérez V., J. Régnière, I. Chuine, F. Rebaudo & O. Dangles. 2014. Changes in the distribution of multispecies pest assemblages affect levels of crop damage in warming tropical Andes. *Global Change Biology*: DOI: 10.1111/gcb.12656.
- Daily, G. C. 1997. What are ecosystem services? pp. 1-10. En: Daily, G. C. (ed.) *Nature's Services*. Island Press, Washington D.C.
- Daniels, A. E. & G. S. Cumming. 2008. Conversion or conservation? Understanding wetland change in northwest Costa Rica. *Ecological Applications* 18: 49-63.
- Faye, E., M. Herrera, M. Bellomo, J. F. Silvain & O. Dangles. 2014. Strong discrepancies between local temperature mapping and interpolated climatic grids in tropical mountainous agricultural landscapes. *PLoS One* 9(8): e105541.
- Fjeldsa, J. 1985. Origin, evolution, and status of the avifauna of Andean wetlands. *Ornithological Monographs* 36: 85-112.
- Gibbon, A., M. R. Silman, Y. Malhi, J. B. Fisher, P. Meir, M. Zimmermann, G. C. Dargie, W. R. Farfan & K. C. Garcia. 2010. Carbon storage across the grassland-forest transition in the high Andes of Manu national park, Peru. *Ecosystems* 13: 1097-1111.
- Greenwood, G. 2008. Why mountains matter. *International Human Dimensions Programme* 2: 4-6.
- Hall, M. H. P. & D. B. Fagre. 2003. Modeled climate-induced glacier change in Glacier national park. *Bioscience* 53: 131-140.
- He, F. L. & S. P. Hubbell. 2011. Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473: 368-371.
- Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen. 2011. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Sao José dos Campos. 348 p.
- Jacobsen, D., A. M. Milner, L. E. Brown & O. Dangles. 2012. Biodiversity under threat in glacier-fed river systems. *Nature Climate Change* 2: 361-364.
- Jones, K. E., N. G. Patel, M. A. Levy, A. Storeygard, D. Balk, J. L. Gittleman & P. Dasza. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451: 990-994.
- Josse, C., F. Cuesta, G. Navarro G, V. Barrena, E. Cabrera, E. Chacón-Moreno, W. Ferreira, M. Peralvo, J. Saitoy & A. Tovar 2009. Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Secretaría General de la Comunidad Andina, Lima. 100 p.
- Kelley, H. & T. Evans. 2011. The relative influences of land-owner and landscape

- heterogeneity in an agent-based model of land-use. *Ecological Economics* 70: 1075-1087.
- Leadley, P., H. M. Pereira, R. Alkemade, J. F. Fernandez-Manjarres, V. Proenca, J. P. W Scharlemann & M. J. Walpole. 2010. Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. Secretariat of the CBD, Montreal. Technical Series no. 50. 132 p.
- Lutelyn, J. L. & S. P. Churchill. 2000. Vegetation of the tropical Andes: an overview. pp. 281-310. En Lentz, D. L. (ed.) *An Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Pre-Columbian Americas*. Columbia University Press, Nueva York.
- Palmer, M. 2007. Species-area curves and the geometry of nature. pp. 15-31. En: Storch, D. P. Marquet & J. Brown (eds.) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Parmesan, C. & G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parry, M. L. (Ed.) 2007. *Climate Change 2007: impacts, adaptation and vulnerability: contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Vol. 4)*. Cambridge University Press, Cambridge. 937 p.
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. Fogden, N. P. Foster, & B. E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439: 161-167.
- Perez, C., C. Nicklin, O. Dangles, S. Vanek, S. Sherwood, S. Halloy & G. Forbes. 2010. Climate Change in the high Andes: implications and adaptation strategies for small scale farmers. *International Journal of the Environmental, Cultural, Economical and Social Sustainability* 6: 78-88.
- Preston, F. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology* 43: 185-215.
- Rebaudo, F. & O. Dangles. 2013. An agent-based modeling framework for integrated pest management dissemination programs. *Environmental Modelling and Software* 45: 141-149.
- Ruthsatz, B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. *Phytoecologia* 42: 133-179.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Simon, A., K. Yager, T. Seimon, S. Schmidt, A. Grau, S. Beck & S. Halloy. 2009. Changes in Biodiversity Patterns in the High Andes - Understanding the Consequences and Seeking Adaptation to Global Change. *Mountain Forum Bulletin* 9: 25-27.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Vuille, M., B. Francou, P. Wagnon, I. Juen, G. Kaser, B.G. Mark & R.S. Bradley. 2008. Climate change and tropical Andean glaciers: Past, present and future. *Earth Science Reviews* 89: 79-96.
- Zedler, J. B. & S. Kercher. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environmental Resources* 30: 39-74.

Uso de imágenes satelitales, modelos digitales de elevación y sistemas de información geográfica para caracterizar la dinámica espacial de glaciares y humedales de alta montaña en Bolivia

Using satellite images, digital elevation models and geographic information systems to characterize the spatial dynamics of glaciers and high Andean wetlands in Bolivia

Gabriel Zeballos^{1*}, Álvaro Soruco², Diego Cusicanqui¹,
Rafael Joffré¹ & Antoine Rabatel³

¹Escuela Militar de Ingeniería, Carrera de Ingeniería Geográfica, Casilla postal: 3-12416, La Paz, Bolivia

*Autor para correspondencia: delnuevomundo@gmail.com

²Instituto de Geología y del Medio Ambiente, Universidad Mayor de San Andrés,
Casilla postal 35140, La Paz, Bolivia.

³Universidad Grenoble Alpes, CNRS, LGGE (UMR 5183), F-38000 Grenoble, Francia.

Resumen

Debido al cambio climático y acelerado retroceso glaciar, está disminuyendo la disponibilidad de agua en los Andes Centrales. En este sentido, los humedales altoandinos destacan por su capacidad de reserva y regulación hidrológica. Con el fin de comprender mejor sus dinámicas, este estudio plantea un método para el análisis espacial de múltiples factores que afectan su vulnerabilidad frente al cambio climático a través de la variación de la superficie de glaciares y humedales de la Cordillera Real (Bolivia) empleando imágenes Landsat. El método permite relacionar la variación de estos objetos con factores externos e internos, tales como la variación de la precipitación y la propia morfometría física de las cuencas de drenaje. Las imágenes se corrigen geoméricamente y atmosféricamente previamente a la aplicación de un algoritmo diseñado para la determinación del área de los objetos. En dicho algoritmo se considera la aplicación de una clasificación no supervisada y de índices de diferencia normalizada de vegetación, de nieve/hielo, y de agua. Finalmente, se realiza un análisis de regresión lineal múltiple, contrastando la dinámica espacial de los humedales con datos de precipitación acumulada, y datos morfométricos de las cuencas, obtenidos a partir de un mosaico del modelo digital de elevación - GDEM-Aster V2 (global digital elevation model, versión 2, Satélite ASTER). Esta metodología puede también ser empleado con imágenes y modelos digitales de elevación de mejor resolución como se espera en siguientes fases del proyecto BIOTHAW.

Palabras claves: Análisis espacial, Andes centrales, Humedales tropicales altoandinos, Percepción remota, Retroceso glaciar.

Abstract

Due to the climate change and glacier shrinking, water resource in the central Andes is overall expected to decrease in the next decades. Accordingly, the characteristics of high Andean wetlands as hydrologic regulators and natural reservoirs will take even more importance than

they do today. In order to better understand their dynamics this study proposes a method for the spatial analysis of multiple factors affecting their vulnerability through the use of Landsat images, in order to analyze the variation of the glacier and wetlands area of the Cordillera Real (Bolivia). The method relates the variability of these objects with external and internal factors, such as the precipitation and the physical morphometry of the drainage basins. The images are geometrically and radiometrically corrected prior to the execution of an algorithm designed for the assessment of the objects area. Such algorithm includes a non supervised classification, and the application of normalized difference of vegetation, water, and snow/ice indexes. Finally, a multi-lineal regression analysis is proposed to correlate the spatial dynamics of the wetlands with accumulated precipitation and basin morphometry data. The morphometry is obtained from a mosaic of the digital elevation model GDEM-Aster V2 (global digital elevation model, version 2, Satellite Aster). This methodological model can also be applied to more precise images and DEMs, as will be part of the next phase of the project BIOTHAW.

Key-words: Central Andes, Glacier retreat, High Andean tropical wetlands, Remote sensing, Spatial analysis.

Introducción

Considerando que los glaciares y los humedales son dos de las fuentes de agua dulce superficial más importantes en la Tierra (Vorosmarty 2009), su estudio, conservación y uso sostenible son temas prioritarios a nivel mundial. Los humedales destacan además porque cumplen múltiples funciones en el ecosistema (Vitt 2008), son hábitats únicos de vida silvestre, regulan los ciclos hidrológicos y bio-geo-químicos, y para la sociedad tienen importancia agropecuaria, paisajística y económica (Vorosmarty 2009). En los Andes centrales, cuyas estaciones secas son muy marcadas (Favier *et al.* 2004), tal es el caso de la Cordillera Real en Bolivia, estos reservorios llegan a ser las fuentes naturales de agua prioritarias para el ecosistema (Squeo *et al.* 2006, Vorosmarty 2009, Segnini *et al.* 2010). En este contexto, surge la amenaza del cambio climático, cuyos impactos a los ecosistemas tropicales de montaña son diversos (Kohler & Maselli 2012) y que ponen en riesgo la sostenibilidad de los glaciares y de los humedales. A fin de ampliar el conocimiento que permitiría contribuir con la mitigación de los impactos, es importante comprender las dinámicas geográficas y la vulnerabilidad que tienen los glaciares y humedales altoandinos (Dangles *et al.* en este número especial).

Tratando de interrelacionar estas problemáticas, en 2012 se inició el proyecto BIOTHAW (Dangles *et al.* en este número especial). El presente artículo se enmarca dentro de dicho proyecto. Su objetivo general es de presentar los métodos utilizados dentro de BIOTHAW como ejemplos de metodologías diseñadas para cuantificar la evolución espacio-temporal de los glaciares y humedales. Específicamente, se emplean imágenes satelitales Landsat, en un esquema propuesto con distintas fases metodológicas. La primera fase contempla la recopilación de datos, levantamiento de información de campo, y el tratamiento y correcciones de las imágenes satelitales. La siguiente fase consiste en clasificar y sistematizar la información contenida en las imágenes satelitales (a nivel de cuencas), a través de un Sistema de Información Geográfica (SIG). A partir de esta información se realiza el inventario, análisis y categorización de los patrones de variabilidad de los glaciares y humedales. La secuencia metodológica se presenta en la Fig. 2 y es detallada a continuación. El producto final esperado es mejorar nuestro conocimiento de la relación entre la evolución observada de los glaciares y de los humedales bajo los efectos del cambio climático.

Área de estudio

Al igual que el resto de los Andes Tropicales, la Cordillera Real (15°45'–16°45'Sur, 67°40'–68°40'Oeste) (Fig. 1) es una de las regiones más afectadas por el cambio climático y retroceso glaciar (Bradley *et al.* 2006, Urrutia & Vuille 2009, en Kohler & Maselli 2009, Rabatel *et al.* 2013). Además, los datos científicos existentes en esta región permiten aplicar los métodos propuestos en este artículo. El primer inventario de los glaciares de la Cordillera Real fue realizado por Jordan (1991) a partir de fotografías aéreas de 1975. A partir del año 1991 se inició el programa de monitoreo de glaciares tropicales GREAT-ICE (Glaciers et Ressource en Eau dans les Andes Tropicales: Indicateurs Climatiques et Environnementaux, por sus siglas en francés). A través de este programa se realizaron los estudios más relevantes de la región sobre las variaciones de balance de masa y su relación con los factores climáticos y sus variabilidades (Rabatel *et al.* 2013). En este sentido, Soruco (2008), quien aplicó métodos de fotogrametría, demostró que hubo un retroceso del 48% de la superficie glaciar en toda la región central de la Cordillera Real desde 1975.

Respecto a los humedales de la Cordillera Real, los primeros estudios en Bolivia fueron realizados a través del Instituto de Ecología de la UMSA (Estenssoro 1991, Meneses 1997). Estas investigaciones mostraron la alta vulnerabilidad de los humedales frente a la amenaza de actividades humanas. Yager (2009) estudió humedales dentro del contexto de territorios tradicionalmente pastoriles en los Andes y encontró una relación de su variación en su tamaño con el derretimiento glaciar y la desecación. Más aún, se identificó que la presión antropogénica, a través de la sobreexplotación de turba (Estenssoro 1991), la contaminación minera (Meneses 1997) y el cambio de uso de suelos, pone en riesgo su conservación. Considerando que el retroceso acelerado de glaciares tropicales por debajo de 5.400 m puede llegar a ser total, la cantidad

de agua que alimenta a los ríos dependientes de cuencas con glaciares será escasa (Baraer *et al.* 2012).

Para nuestro estudio, se tomaron en cuenta las áreas desde 4.050-6.500 m, que incluye los pisos altoandino, subnival y nival (Montes de Oca 2005). Los glaciares están presentes a partir de los 4.900 m. alineados en una cadena montañosa de orientación noroeste - sudeste, donde todo el flanco oriental, que pertenece a la cuenca amazónica, forma un obstáculo al paso de los alisios húmedos del Atlántico y del Amazonas. Esto determina una gran descarga de precipitación en la ladera este y por ende una meteorización más importante que la ladera occidental, que pertenece a la cuenca Cerrada o del Altiplano, que presenta un clima mayormente seco o de transición (Montes de Oca 2005).

Obtención de datos

La tabla 1 presenta las imágenes y los distintos sensores del programa, que abarcan el período 1984-2009. Las imágenes del programa Landsat fueron seleccionadas por sus características de precisión radiométrica y espacial, estas imágenes son las más usadas para análisis multi-temporal de vegetación (Lunneta & Balogh 1999, Baker *et al.* 2006). Todas las imágenes se pueden descargar del servidor Earth Explorer (<http://earthexplorer.usgs.gov/>) que pertenece al USGS (Servicio Geológico de los Estados Unidos, por sus siglas en inglés). Se deben escoger solamente aquellas imágenes correspondientes a la época seca (mayo-agosto), para evitar la influencia de nubes y precipitaciones estacionales en el análisis. No se toman en cuenta las imágenes Landsat 7 ETM+ posteriores al 31 de mayo de 2003, ya que a partir de esta fecha presentan un bandeo, producto de un daño en el dispositivo óptico –mecánico del sensor (http://landsat.usgs.gov/products_slcoffbackground.php). El Modelo Digital de Elevaciones (DEM, por sus siglas en inglés), que permite delimitar las cuencas

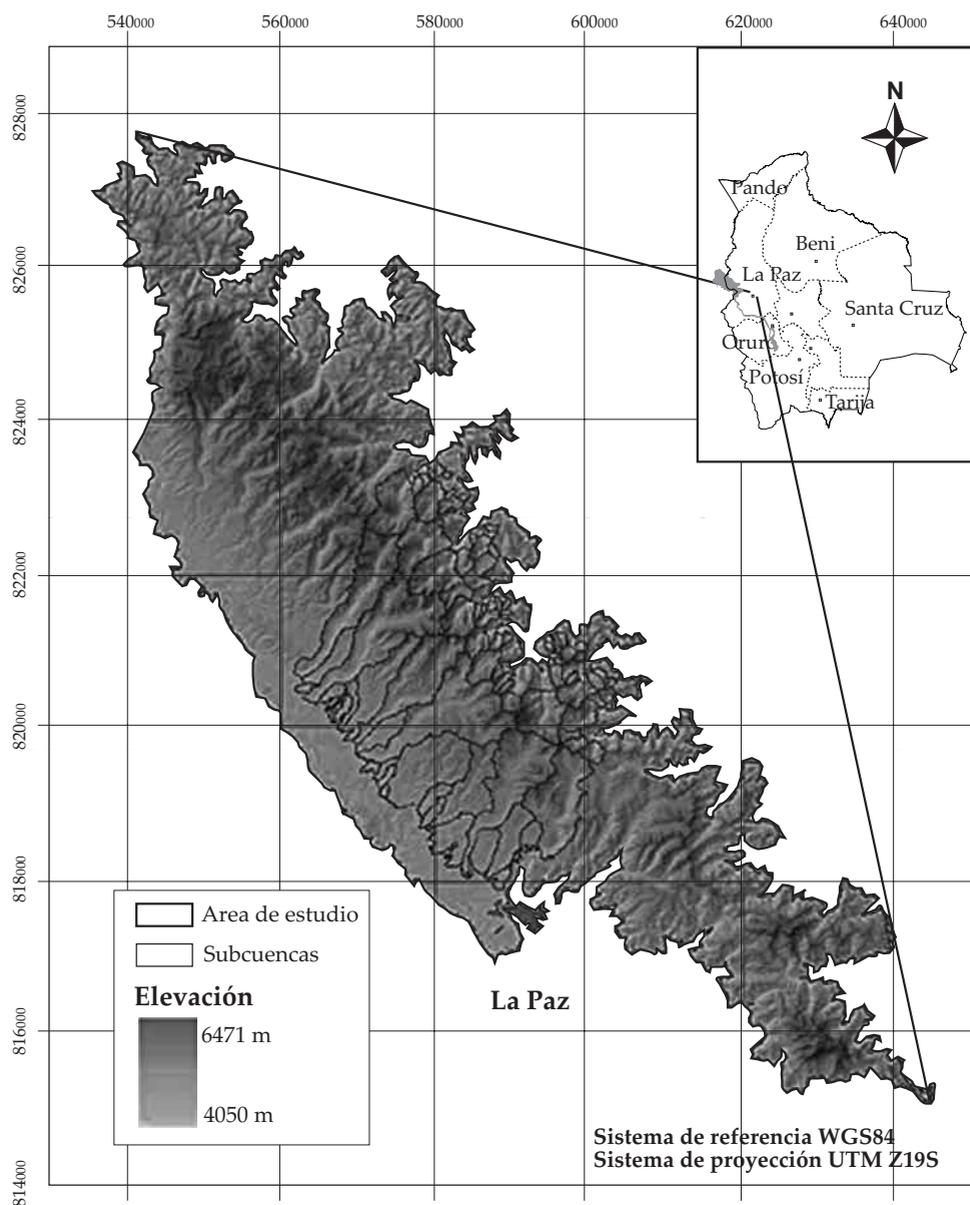


Figura 1. Área de estudio en la Cordillera Real, Bolivia. El límite inferior está determinado por la altitud a 4.050 m.

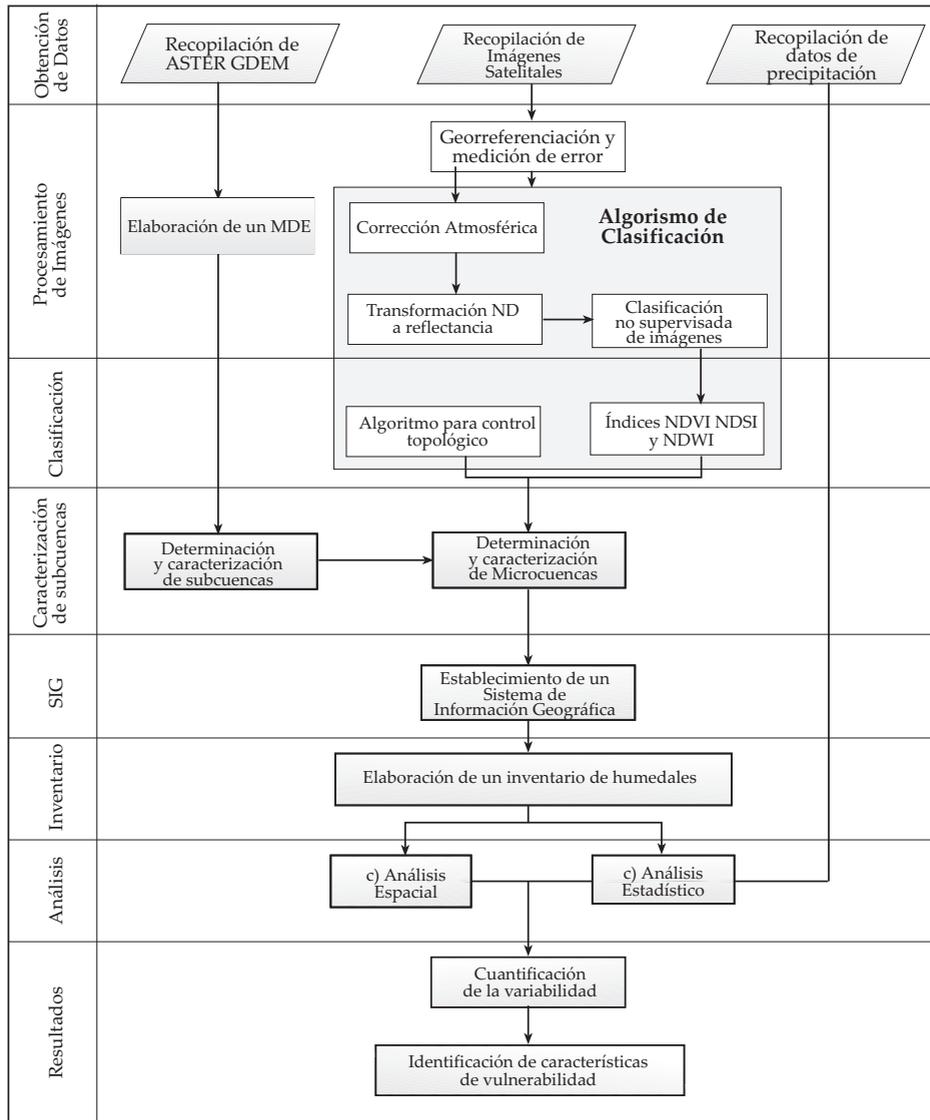


Figura 2. Esquema metodológico.

y caracterizar sus parámetros morfométricos (altura, pendiente, orientación, cantidad de radiación solar y longitud de cuenca), corresponde a la versión 2 del satélite Aster GDEM (<http://gdem.ersdac.jspacesystems.or.jp/>), que igualmente se puede descargar del servidor Earth Explorer de la USGS.

Correcciones y procesamiento digital de las imágenes satelitales

Todas las imágenes se corrigen y procesan digitalmente de la misma manera. Antes de realizar la generación de índices y la clasificación (ver Clasificación de imágenes satelitales),

Tabla 1: Lista de imágenes satelitales descargadas para el estudio

No	Satélite / Sensor	Identificador de Escena	Fecha de adquisición
1	Landsat 5 TM	LT50010711984190AAA04	08/07/1984
2	Landsat 5 TM	LT50010711986211XXX03	30/07/1986
3	Landsat 5 TM	LT50010711987214XXX07	02/08/1987
4	Landsat 5 TM	LT50010711988233CUB00	20/08/1988
5	Landsat 4 TM	LT40010711989211XXX05	30/07/1989
6	Landsat 5 TM	LT50010711990110XXX02	20/04/1990
7	Landsat 5 TM	LT50010711991257CUB00	14/09/1991
8	Landsat 5 TM	LT50010711992164CUB00	12/06/1992
9	Landsat 5 TM	LT50010711994217CUB00	05/08/1994
10	Landsat 5 TM	LT50010711995172CUB00	21/06/1995
11	Landsat 5 TM	LT50010711996239XXX01	26/08/1996
12	Landsat 5 TM	LT50010711997209XXX01	28/07/1997
13	Landsat 5 TM	LT50010711998196AAA02	15/07/1998
14	Landsat 5 TM	LT50010711999183XXX03	02/07/1999
15	Landsat 7 ETM+	LE70010712000178EDC00	26/06/2000
16	Landsat 7 ETM+	LE70010712001260EDC00	17/09/2001
17	Landsat 7 ETM+	LE70010712002311EDC00	07/11/2002
18	Landsat 5 TM	LE70010712005223EDC00	11/08/2005
19	Landsat 5 TM	LE70010712006194ASN00	13/07/2006
20	Landsat 5 TM	LE70010712008184EDC00	02/07/2008
21	Landsat 5 TM	LE70010712009234EDC00	22/08/2009

se realizan las siguientes operaciones: 1) Corregistro de imágenes, 2) corrección atmosférica y 3) conversión de números digitales a valores de reflectancia. El corregistro se realiza con la herramienta AutoSync del software Erdas IMAGINE v.2011. Esta herramienta reconoce algebraicamente las coordenadas de puntos en común entre dos imágenes satelitales y realiza la corrección geométrica entre las mismas de manera casi automática, mediante estéreo-correlación de los niveles digitales entre ambas imágenes. Para llevar a cabo este proceso, se elige la imagen Máster (imagen con las mejores características geométricas), a la cual todas las

demás imágenes (imágenes esclavas) se ajustan geoméricamente en un análisis multitemporal. En nuestro caso se eligió la imagen Landsat ETM+ LE70010712002311EDC00 en su banda 8 de 15 m como la imagen Master. Un levantamiento de información de campo con GPS diferencial determina el error de la imagen.

El proceso de corrección atmosférica se realiza con la herramienta ATCOR3 (Atmospheric correction v. 3, de la compañía GEOSYSTEMS GmbH) del software Erdas IMAGINE. Esta herramienta toma en cuenta el relieve del lugar en el proceso de corrección radiométrica. Para este procesamiento, el

programa requiere utilizar un modelo digital de elevaciones del lugar de adquisición de cada imagen satelital. A partir del MDE, se calculan diferentes parámetros topográficos que corresponden a: 1. Mapa de pendientes, 2. mapa de orientaciones, 3. mapa de sombras y 4. mapa de visibilidad. Además, la herramienta considera también el momento exacto de la adquisición de la imagen (hora de adquisición del centro de la imagen en UTC), lo cual permite conocer las posiciones cenital y acimutal exactas del sol y por consiguiente los ángulos de incidencia durante la adquisición de la imagen.

La transformación de los números digitales de los píxeles de las imágenes satelitales a valores de reflectancia puede realizarse empleando la herramienta Landsat 7 Reflectance del software Erdas Imagine. Las imágenes de Landsat 4 y 5, pueden ser corregidas a su equivalente de Landsat 7 mediante el algoritmo elaborado por Grant & Carter (2011) de modo que pudieran ser procesadas con dicha herramienta. En estos procesos se consideran los parámetros de calibración radiométricos del sensor (incluidos en los archivos de metadatos de cada imagen satelital), los valores de radiancia corregidos atmosféricamente y el ángulo de la altura del sol en el momento de la captura de la imagen. Una vez llevados a cabo tanto las correcciones geométricas como las correcciones atmosféricas, es posible pasar a la etapa de categorización mediante la clasificación de imágenes satelitales.

Clasificación de imágenes satelitales

Las imágenes son tanto clasificadas, como analizadas por medio de índices de diferencia normalizada. En el primer caso, se realizó una clasificación no supervisada en 30 clusters, empleando el método de ISODATA de Erdas Imagine. Este método toma en cuenta las características de los píxeles en todas las bandas, lo que ayuda a identificar objetos como el agua, cuya reflectancia depende y varía en cada banda según su composición. En el segundo caso, se aplican diferentes índices

radiométricos con diferentes combinaciones de pares de bandas espectrales y con una específica aplicación de umbrales. En este trabajo, tres índices ampliamente descritos en la literatura son utilizados (Liang 2004, Riggs & Hall 2011). Se tratan de los índices de diferencia normalizada de vegetación, de nieve y hielo y de agua (NDVI, NDSI, y NDWI, respectivamente) que permiten con la aplicación de umbrales, discriminar objetos específicos en la imagen en función de sus características radiométricas. Para la determinación del umbral de vegetación (0.75), se realizan salidas al campo, midiendo en terreno la superficie de los humedales para aplicar el umbral más ajustado. En los otros casos, los umbrales radiométricos pueden ser ajustados visualmente sobre la base de umbrales obtenidos en investigaciones similares (0.2 para agua y 0.4 para nieve) (Maestro & Recio 2004, Ji *et al.* 2009).

Para automatizar el proceso de tratamiento de las imágenes, se generó un algoritmo de clasificación. Para este trabajo, el algoritmo realizado se divide en tres fases presentadas en la figura 3, donde se destacan las siguientes fases: 1) la preparación de las imágenes (en azul), 2) la clasificación (en verde) y 3) el control topológico para obtener la categorización final de los objetos (en amarillo). El algoritmo permite obtener para cada imagen Landsat seleccionada una capa vectorial tanto de la extensión de los nevados, como de los humedales y de las lagunas presentes en las imágenes y su respectivo valor en una tabla que identifica la evolución de los objetos a lo largo de los años. Dichas capas pueden ser sobrepuestas para ilustrar la evolución espacio-temporal de las variables estudiadas (Fig. 4).

Determinación y caracterización de cuencas

Proponemos realizar la determinación de cuencas a través de la herramienta Spatial Analyst del software ArcGIS v.10 (aplicación del ArcToolbox, caja de herramientas de

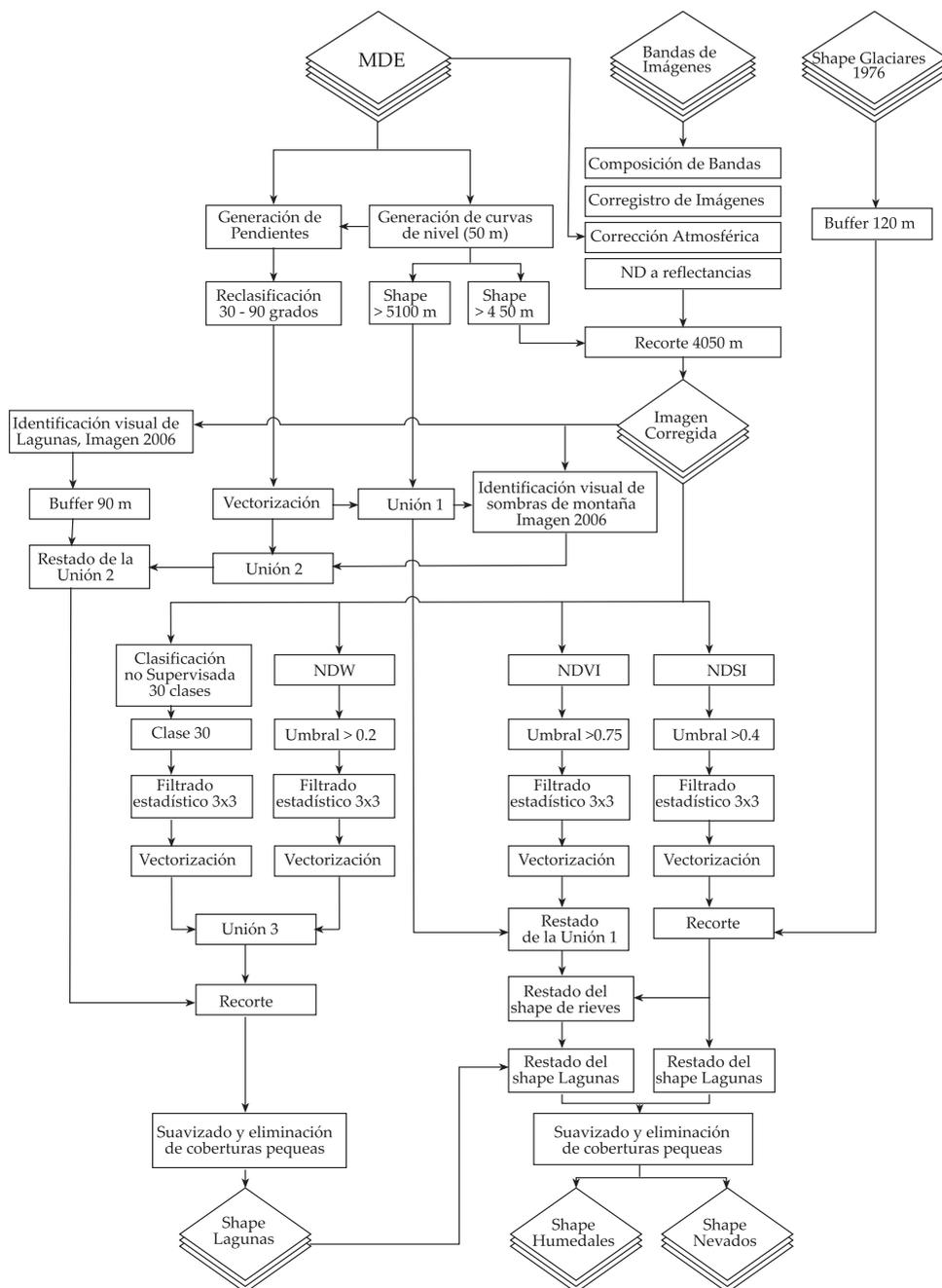


Figura 3. Esquema del algoritmo de clasificación y mapeo de nevados, lagunas, y humedales, empleando imágenes del programa Landsat. El acrónimo MDE se refiere al modelo digital de elevación, ND al número digital, NDWI, NDVI y NDSI a los índices de diferencia normalizada de agua, de vegetación y de nieve/hielo, respectivamente.

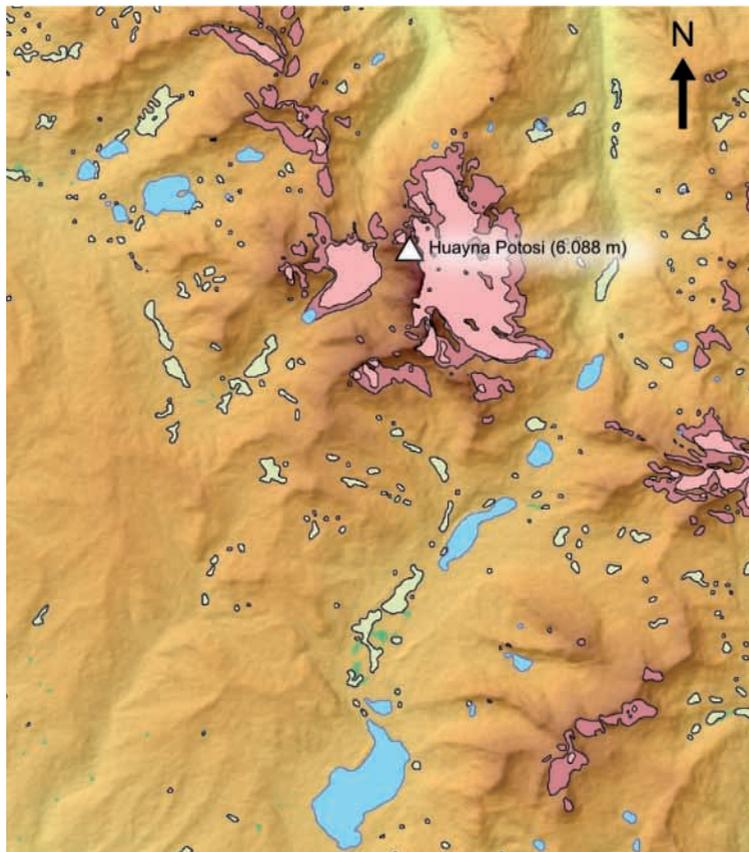


Figura 4. Variación espacio-temporal de los glaciares y humedales en la Cordillera Real, Bolivia (área del Cerro Huayna Potosí). Sobre un sombreado del modelo digital de elevación Aster Versión 2 se observan las coberturas de glaciar (púrpura en 1984, rosado en 2005) y humedal (verde: cobertura en 1984; verde claro: cobertura en 2005). En azul claro aparecen las lagunas altoandinas.

Hydrology). Con el programa se calcula el área de drenaje hacia 121 puntos seleccionados previamente, a través de un MDE. Luego, se caracterizan todas las sub-cuencas, micro-cuencas y humedales en estos sitios, en función de su pendiente, orientación, cantidad de radiación solar recibida en un año, tamaño, longitud máxima de su eje y factores de forma. Estos valores posteriormente son agrupados en polígonos, para establecer dichas características estadísticas en función al agrupamiento de

los polígonos mediante la herramienta Zonal Statistics as Table (aplicación del ArcToolbox) de ArcGIS v10. Estas características intrínsecas de cada cuenca hidrológica son determinadas para relacionar con los resultados obtenidos en base a la clasificación de imágenes (Fig. 3).

Análisis de las variaciones

Finalmente, para entender las dinámicas de la variabilidad de los objetos bajo estudio

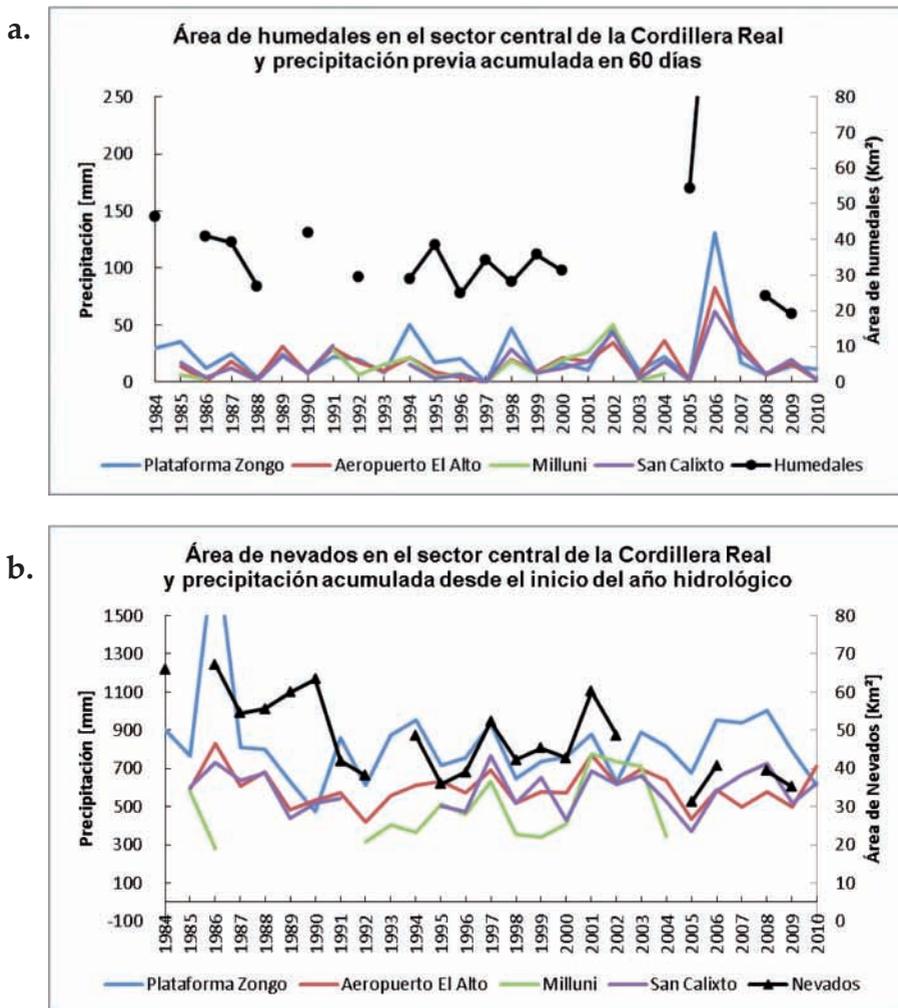


Figura 5. Valores de precipitación en cuatro estaciones meteorológicas de la zona de estudio. a. Precipitación acumulada durante los sesenta días previos a la fecha de la imagen satelital y área total de los humedales. b. Precipitación acumulada desde el inicio del año hidrológico hasta la fecha de la imagen en cuatro estaciones y área total de los nevados.

(humedales, lagunas y glaciares), se analiza la relación entre la cantidad de precipitación acumulada y área de los objetos. Luego se realiza un análisis multi-variable en función del nivel de análisis (sub-cuencas y micro-cuencas) y de la orientación de las vertientes (occidental y oriental). Para cada clase, se analizan primero las relaciones entre los objetos (humedales

vs. lagunas vs. nevados) y luego entre los humedales y los factores físicos de la cuenca. La variable dependiente es la variación de los humedales. Las variables independientes corresponden a las variaciones de las otras variables (glaciares, precipitación) y los factores físicos de cada cuenca.

Validación de los métodos

La metodología aplicada permite realizar un análisis previo de la evolución de los humedales y nevados en relación con la precipitación y los parámetros morfológicos. La variabilidad de las coberturas puede relacionarse con factores tales como la cantidad de precipitación acumulada desde el inicio del año hidrológico o la morfometría de la cuenca. Los datos de precipitación (Fig. 5a) son más adecuados si provienen de estaciones que obtienen datos más representativos a nivel regional. En el caso de los humedales, su variación está vinculada a la cantidad de precipitación y la cobertura de nieve; y el número de otros humedales en la misma cuenca aguas arriba. Por su balance de masa, las coberturas de glaciares y nieve también pueden relacionarse con la cantidad de precipitación acumulada (Fig. 5b).

Los parámetros morfológicos de las cuencas a nivel de micro-cuencas están vinculados con la capacidad de acumulación de precipitaciones de la cuenca y la probabilidad de ocurrencia de crecientes (área e índice de Gravelius Kc, $P < 0.05$). El índice de Gravelius define la relación entre los perímetros de la cuenca hidrográfica y de un círculo que contenga la misma área de la misma; así, una cuenca circular tiene mayores posibilidades de producir avenidas superiores dadas su simetría. El método permite evidenciar si los humedales son más saludables en pendientes poco pronunciadas, y con la presencia de otros humedales aguas arriba.

Los humedales tienen una fuerte dependencia de la disponibilidad espacial y temporal del agua de precipitación. Esto puede ser atenuado o incrementado por las condiciones físicas y paisajísticas de las cuencas asociadas. Esto significa que, debido a una menor capacidad de captación del agua de precipitación, las microcuencas con menor tamaño o formas más oblongas y ejes de ríos más cortos, tienden a mostrar mayor vulnerabilidad y retroceso rápido de humedales. Con todo, se debe notar que

los humedales son un elemento del paisaje sumamente complejo, y variable, en el que intervienen no solamente los factores de tipo climático y topográfico, pero también otros factores que no formaron parte de este estudio, como los factores de tipo hidrogeológico y geoquímico. Es importante resaltar que en este estudio se consideraron todos los humedales y no solamente los bofedales *sensu stricto* (ver definiciones en Ostria 1987 y Squeo *et al.* 2006). Estos últimos corresponden a las partes más irrigadas y de suelo con mayor porcentaje de material orgánico que las vegas y pastizales húmedos. Estas características no pueden ser discriminadas por las imágenes satelitales utilizadas (30 m), por lo que no pudieron ser distinguidas. Se espera superar esta limitación con el análisis de imágenes de alta resolución *Pléiades* (50 cm), que fueron adquiridas dentro del programa BIOTHAW recientemente, y con lo que se espera constituir una línea base para el estudio de la evolución de los bofedales en la Cordillera Real en el futuro.

Conclusión

Esta investigación es la primera aproximación de desarrollo de un método que permita cuantificar la variabilidad de los humedales dentro del contexto del cambio climático en la Cordillera Real de Bolivia. Para esto se propone un algoritmo específico que considera las características propias de la región. Tomando en cuenta que las coberturas totales de nieve y humedales pueden tener una alta variabilidad interanual, el algoritmo ayuda a cuantificar la evolución temporal de la superficie de los nevados y humedales durante periodo de tiempo de varios años. Se encontró un porcentaje de retroceso muy similar a lo obtenido con métodos aerofotogramétricos (48% determinado por Soruco (2008), contra un 47% aplicando el método propuesto en este estudio).

Agradecimientos

Agradecemos a todo el personal de los institutos de Investigación para el Desarrollo (IRD), de Ecología (IE), y de Geología (IGEMA) de la UMSA, por su apoyo directo e indirecto a esta investigación. Este estudio es parte de los programa: "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), y del LMI GREAT-ICE del IRD. Antoine Rabatel del LGGE agradece también al apoyo brindado por el LabEx OSUG@2020 (Investissements d'avenir – ANR10 LABX56).

Referencias

- Baker, C., R. Lawrence, C. Montagne & D. Patten. 2006. Mapping Wetlands and Riparian Areas Using Landsat ETM+ Imagery and Decision-Tree Based Models. *Wetlands* 26(2): 465-474.
- Baraer, M., B. Mark, J. Mackenzie, T. Condom, J. Bury, K. Huh, C. Portocarrero, J. Gómez & S. Rathay. 2012. Glacier recession and water resources in Peru's Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology* 58(207): 134-150.
- Bradley R. S., M. Vuille M, H. F. Diaz & W. Vergara. 2006. Threats to water supply in the tropical Andes. *Science* 312: 1755-1756.
- Estenssoro, S. 1991. Bofedales de la cuenca alta del Valle de La Paz. pp. 109-121. En: Baudoin, M. & E. Forno (eds.) *Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz*. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Favier, V., P. Wagnon, J. P. Chazarin, L. Maisincho & A. Coudrain. 2004. One-year measurements of surface heat budget on the ablation zone of Antizana Glacier 15, Ecuadorian Andes. *Journal of Geophysical Research* 109(D18105).
- Grant, J. & L. Carter. 2011. Calculating Vegetation Indices from Landsat 5 TM and Landsat 7 ETM+ Data. Colorado State University, Fort Collins. 18 p.
- Ji, L., L. Zhang & B. Wylie. 2009. Analysis of dynamic thresholds for the normalized difference water index. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 75(11): 1307-1317.
- Jordan, E. 1991. *Die Gletscher der bolivianischen Anden*. Steiner Verlag, Stuttgart. 365 p.
- Kohler, T. & D. Maselli. 2009. Mountains and climate change - from understanding to action. *Geographica Bernensia*, Berna. 75 p.
- Liang, S. 2004. Quantitative remote sensing of land surfaces. Wiley & Sons, Hoboken. 560 p.
- Lunneta, R. & M. Balogh. 1999. Application of multi-temporal Landsat 5 TM imagery for wetland identification. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 65(8): 1303-1310.
- Maestro Cano, I. C. & J. A. Recio. 2004. Análisis comparativo de distintos métodos de estimación de la superficie glaciar en el Pirineo axial aragonés a partir de imágenes Landsat. *GeoFocus* 4: 79-92.
- Meneses, R. I. 1997. Estudio de la vegetación en la zona minera de Milluni (Provincia Murillo, Departamento de La Paz). Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 107 p.
- Montes De Oca, I. 2005. Enciclopedia geográfica de Bolivia. Atenea. La Paz. 872 p.
- Ostria, C. 1987. *Phytoécologie et Paleoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota (Cordillère Orientale, Bolivie)*. Tesis de doctorado, Universidad de Paris, Paris. 180 p.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gómez, B. Cáceres, J. L. Ceballos, R. Basantes, M. Vuille, J.-E. Sicart, C. Huggel, M. Scheel, Y. Lejeune, Y. Arnaud, M. Collet, T.

- Condom, G. Consoli, V. Favier, V. Jomelli, R. Galarraga, P. Ginot, L. Maisincho, M. Ménégos, J. Mendoza, E. Ramírez, P. Ribstein, W. Suarez, M. Villacis & P. Wagnon. 2013. Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *Cryosphere* 7: 81-102.
- Riggs, G. & D. Hall. 2011. MODIS snow and ice products and their assessment and applications. pp. 681 - 707. En: Ramachadran, B., C. Justice & M. J. Abrams (eds.) *Land Remote Sensing and Global Environmental Change*. Springer Verlag, Londres.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of American Journal* 74(6): 2246-2253.
- Soruco, A. 2008. Etude du retrait des glaciers depuis cinquante ans dans les bassins hydrologiques alimentant en eau la ville de La Paz - Bolivie (16° S). Tesis de doctorado, Universidad Grenoble, Grenoble, 235 p.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Vitt, D. H. 2008. Peatlands. pp. 330 – 339. En: S. E. Jørgensen (ed.) *Ecosystem Ecology*. Elsevier, Copenhagen.
- Vorosmarty, C. J. 2009. The earth's natural water cycles. pp. 166 – 172, En: *World water assessment programme* (ed.) *Water in a Changing World*. UNESCO, Paris.
- Yager, K. 2009. Aherder's landscape: deglaciation, desiccation and managing green pastures in the Andean puna. Tesis de doctorado, Yale University, New Haven. 340 p.

Caracterizar la migración altitudinal de las comunidades vegetales altoandinas frente al calentamiento global mediante cronosecuencias post-glaciales recientes

Characterizing the upward migration of high-Andean plant communities under the effects of global warming with early post-glacial chronosequences

Anaïs Zimmer^{1,2,3*}, Rosa I. Meneses^{2,3}, Antoine Rabatel⁴, Alvaro Soruco⁵ & Fabien Anthelme^{1,2,3*}

¹UMR AMAP, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Boulevard de la Lironde, TA A-51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, Francia

²Instituto de Ecología, Universidad Mayor San Andrés, Calle 27, Cota Cota, Campus Universitario, La Paz, Bolivia.

³Museo Nacional de Historia Natural, Herbario Nacional de Bolivia (LPB), Cota Cota, Casilla 8706, La Paz, Bolivia

⁴Laboratoire de Glaciologie et Géophysique de l'Environnement (LGGE) UMR 5183, Université Grenoble/CNRS, Grenoble, 38041, France

⁵Instituto de Geología y del Medio Ambiente, Universidad Mayor San Andrés, Calle 27, Cota Cota, Campus Universitario, La Paz, Bolivia.

*Autores para correspondencia: azimmer@mountain.org; fabien.anthelme@ird.fr

Resumen

El acelerado retroceso glaciar debido al actual calentamiento global conlleva nuevos desafíos para las comunidades vegetales altoandinas, especialmente durante el establecimiento de nuevos bofedales. Existe una confusión de ritmo entre el tiempo necesario para la colonización vegetal y el tiempo requerido para desarrollarse en ese tipo de ambiente, posterior al retroceso glaciar (específicamente la formación de suelos). Como resultado, hacemos la hipótesis que las nuevas comunidades sean diferentes de las existentes y empobrecidos en especies estrictamente altoandinas. Este artículo propone y discute metodologías de investigación para examinar las modalidades de formación de nuevas comunidades vegetales altoandinas, posterior al acelerado retroceso glaciar en los Andes tropicales. Se utilizan cuatro cronosecuencias post-glaciales recientes (cada una entre 0 y 38 años después del retroceso glaciar) para estudiar los primeros pasos de sucesión primaria bajo los efectos del calentamiento global. Para evaluar la vegetación se propone utilizar cuadrantes de 1 m² y realizar por lo menos 15 repeticiones en cada banda de desglaciación (cuatro bandas en cada cronosecuencia). Discutimos mediciones bióticas y abióticas que permiten examinar los efectos 1) de los límites de dispersión de cada especie, 2) del estrés abiótico (temperatura, humedad, viento) a lo largo del retroceso glaciar y 3) de la presencia/ausencia de organismos nodrizas como plantas y costra biológica, sobre la sucesión primaria. La comprobación de estos métodos en campo nos permitió discutir la pertinencia de cada una y de proponer métodos complementarios para estudios futuros en la misma temática. **Palabras claves:** Cambio climático, Costra biológica, Ecosistemas alto-andinos, Organismos nodriza, Sucesión primaria.

Abstract

Accelerated glacial retreat consecutive to global warming represents a challenging situation for alpine plant communities, especially high-Andean wetland communities (bofedales). Actually, such migration is expected to require much more time than the timeframe available between glacial retreat and the development of proper environmental parameters for colonization (especially soil weathering/formation). Accordingly it is expected that new alpine communities will suffer a strong re-organization, with impoverished high Andean species pool. This contribution provides and discusses methods to examine the modalities of primary succession following accelerated glacial recession in the Tropical Andes. We suggest using four post-glacial chronosequences (0-38 yrs after glacial retreat) to infer early patterns of primary succession after glacial retreat under the effects of rapid warming. Vegetation can be examined with plots 1 m² in size, using at least 15 repetitions within each deglaciation band (four for each chronosequence). We describe a series of biotic and abiotic measurements designed to estimate the effects of (1) dispersal limitation of each plant species, (2) abiotic stress (temperature, water, wind), and (3) the presence/absence of nurse organisms such as plants and the soil biological crust, on the earlier steps of primary succession. Testing these methods in the context of the project BIOTHAW allowed us to discuss the relevance of each of them and to propose complementary methods worth being tested in future studies with a similar objective.

Key-words: Climate change, High-Andean ecosystems, Nurse organisms, Primary succession, Soil biological crust.

Introducción

En los ambientes alpinos y árticos (*sensu* Körner 2003), bajo el efecto del calentamiento global la velocidad del retroceso glaciar se acelera, generando nuevos espacios vírgenes, propicios para la colonización vegetal. Se espera que estas nuevas comunidades vegetales irán reemplazando las comunidades alpinas de menor altitud, las cuales están amenazadas por el calentamiento global (Gottfried *et al.* 2012). Entender los patrones y mecanismos responsables de la formación de los nuevos ecosistemas alpinos a mayor altitud, constituye un gran desafío científico, relacionado con la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proveen al ser humano (Chen *et al.* 2011, Anthelme *et al.* 2014a). En los Andes tropicales ese objetivo tiene aún mayor importancia porque (1) los Andes tropicales son considerados como un “punto caliente” de biodiversidad en el mundo (Myers *et al.* 2000, Jørgensen *et al.* 2011) y (2) en estas regiones

se presenta un contexto social crítico, debido a la disminución de los recursos naturales (mayormente hídricos) y a un aumento de la presión demográfica (Buytaert *et al.* 2011). Entre los diferentes ecosistemas altoandinos, los “bofedales”, i.e. ecosistemas altoandinos semi-acuáticos azonales, albergan una biodiversidad muy superior a la de los ecosistemas vecinos y proveen servicios ecosistémicos cruciales, como recursos hídricos, forraje para ganadería, o almacenamiento de carbono en el suelo (Squeo *et al.* 2006, Segnini *et al.* 2014, Dangles *et al.* en este número especial). Estos ecosistemas húmedos están muy fragmentados dentro de una matriz ambiental seca, lo que les rinde más vulnerables frente a los cambios climáticos (en inglés: *continental insularity*; Anthelme *et al.* 2014b).

En comparación con otros sistemas alpinos fuera de los trópicos, los ecosistemas altoandinos dentro de los trópicos podrían ser afectados de manera más pronunciada por el calentamiento global que a latitudes más bajas, debido a sus ubicaciones a altitud superior (Körner 2003,

Bradley *et al.* 2006, Anthelme *et al.* 2014a). Entre 1975 y 2006, las superficies de los glaciares de la Cordillera Real (centro) han disminuido en 48% (Soruco *et al.* 2009), una tendencia que se confirma a escala de todos los glaciares tropicales (Rabatel *et al.* 2013). Bajo estas condiciones, la mayoría de las especies vegetales altoandinas se ve obligada a poner en marcha una migración altitudinal para responder a los efectos del cambio climático y poder aprovechar estos espacios libres, mientras que una minoría se adapta a las nuevas limitaciones ambientales o encuentra refugios ambientales, localmente (Anthelme *et al.* 2014a). Dada la gran velocidad del calentamiento, se espera que las comunidades de plantas migratorias no vayan a tener suficiente tiempo para instalarse a altitud más alta, específicamente por el hecho que necesitan la presencia de suelos alpinos, los cuales se desarrollan en varias décadas. De esta forma, las plantas con menor habilidad para migrar a mayores altitudes, serían amenazadas por plantas más competitivas (Herzog *et al.* 2011, Cuesta *et al.* 2012, Gottfried *et al.* 2012). El análisis de esos patrones y mecanismos de sucesión primaria (*sensu* Walker & del Moral 2003) se puede hacer con varios tipos de métodos. Lo ideal consiste en el monitoreo a largo plazo de la distribución de las especies a lo largo de un gradiente altitudinal, lo cual permite obtener datos de gran calidad, sin embargo, requiere mucho tiempo para ser relevante (varias décadas; Matthews 1992). Una alternativa es utilizar los datos de retroceso glaciar para definir bandas de desglaciación y así trabajar a la escala de “cronosecuencias post glaciares”. Este método reemplaza datos temporales por datos espaciales de alta calidad (Walker *et al.* 2010, Cannone *et al.* 2008, Erschbamer & Mayer 2011). Sin embargo, este método solo se puede aplicar teniendo datos precisos de retroceso glaciar a nivel decenal. Una tercera opción sería de trasplantar plantas a altitudes más elevadas, sin embargo este método no toma en cuenta las capacidades de dispersión de cada especie (p.e., Cavieres & Sierra-Almeida 2012).

El objetivo de este artículo es de proponer un método basado en las cronosecuencias post-glaciares para caracterizar los patrones y mecanismos de sucesión primaria frente a los efectos del calentamiento global. La metodología de trabajo debe comprobar tres hipótesis: 1) la gran velocidad del calentamiento agrava la limitación de dispersión, empobreciendo las nuevas comunidades vegetales altoandinas; 2) el estrés abiótico particularmente importante después del retroceso glaciar, particularmente por la ausencia de suelo, tendría efectos negativos exacerbados sobre el proceso de colonización vegetal (Walker & Del Moral 2003); y 3) los mecanismos de protección por piedras y rocas, de facilitación planta-plantas y costra biológica-plantas podrían jugar un papel importante en la estructuración de las comunidades vegetales (Bertness & Callaway 1994, Breen & Levesque 2008, Cavieres *et al.* 2014). Sin embargo, a través de la tercera hipótesis se plantea que la facilitación planta-plantas es casi-ausente por falta de plantas nodrizas, las cuales necesitan mayor tiempo para desarrollarse (Anthelme *et al.* 2014a). Por otra parte, la costra biológica podría tener ambos roles, tanto como facilitador y como competidor. Intentamos describir de manera sencilla pero detallada como se ha logrado desarrollar estos métodos, para que otras personas puedan replicar el protocolo propuesto. Cabe la pena mencionar, que el propósito de este artículo es doble: además de divulgar las grandes líneas del estudio se trata mayormente de difundir una metodología y las técnicas asociadas. En este sentido, esta investigación no trata acerca de los métodos y las herramientas estadísticas descriptivas tradicionales. Finalmente, se discuten los límites de nuestros métodos y como se podrían mejorarlos, tomando en cuenta los límites materiales como límites de presupuesto, meteorología u otros eventos que cada uno puede enfrentar.

Área y sitios de estudio

Los Andes tropicales alberguen el 99% de las áreas cubiertas por glaciares dentro de la zona intertropical, principalmente arriba de 4.800 m (Kaser 1999). El 20% se encuentran en territorio boliviano y el 71% en el Perú (Jordan 1985, 1991, Kaser 1999) y los últimos 9% se reparten entre Ecuador, Colombia y Venezuela. Para optimizar la representatividad de los resultados y así obtener una regionalización en los Andes Tropicales, proponemos tomar en cuenta dos países andinos, Bolivia (Cordillera Real) y Perú (Cordillera Blanca; Fig. 1). Recientemente se realizaron estudios de balance de masa y retroceso glaciar, mediante fotogrametría en 21 glaciares sobre la Cordillera Real en base a fotografías aéreas de 1956, 1963, 1975(-1976), 1983, 1997 y 2006 (Soruco *et al.* 2009). En Perú, la Cordillera Blanca se ubica en la región de Ancash. La utilización y procesamiento de

información aérea, satelital y directa de los dos Cordilleras ha permitido obtener datos precisos y regionales de retroceso glaciar durante los últimas décadas (Jordan 1985, Rabatel 2005, Soruco *et al.* 2009).

Se sugiere realizar el seguimiento de cuatro cronosecuencias post glaciales. Para disminuir variaciones ambientales no deseadas en nuestro diseño, los glaciares asociados a las cronosecuencias pueden ser seleccionados de acuerdo a características similares (forma de la lengua, superficie mediana, sustrato de roca, pendiente baja a regular, entre otros). En nuestro caso, los glaciares seleccionados corresponden a: 1) el Glaciar Zongo (referencia internacional WGS 84: D5150), 2) el Glaciar Tarija (D4960) y 3) el Glaciar "10" (D5100), ubicados en la Cordillera Real (Bolivia) y 4) el Glaciar Yanamarey (E9654), ubicado en la Cordillera Blanca (Perú).



Figura 1. Localización de la Cordillera Blanca (Perú) y de la Cordillera Real (Bolivia). a. Vista general; b. localización del glaciar Yanamarey en la Cordillera Blanca; y c. localización de los tres glaciares bolivianos en la Cordillera Real.

Cronosecuencia post-glacial

Una cronosecuencia post-glacial permite proveer espacialmente una sucesión vegetal primaria a lo largo de varias décadas o más, utilizando una serie de bandas de desglaciación en orden cronológico (*Time-for-space substitution*, Walker *et al.* 2010; Fig. 2). La mayoría de las investigaciones sobre la colonización vegetal posterior al retroceso glaciar, se desarrollaron con cronosecuencias centradas entre 50 y 350 años (F. Anthelme, obs.pers. 2014). Sin embargo, los estudios cuantitativos centrados sobre los primeros pasos de la colonización (cronosecuencias de 0-50 años) son poco frecuentes, exceptuando la taxonomía microbiana (Schmidt *et al.* 2008, Sattin *et al.* 2009, Bradley *et al.* 2014).

Proponemos utilizar cronosecuencias post glaciales de 0-38 años - zonas correspondientes a las 400-900 primeros metros derretidos. Cada cronosecuencia se compone de cuatro bandas de desglaciación bien marcadas debidos a eventos climáticos específicos: 0-7 años, 7-16 años, 16-30 años y 30-38 años (Fig. 3). Los límites entre cada banda fueron definidos por glaciólogos (análisis de fotografías satelitales y aéreas, medidas GPS directamente en el campo, reconocimiento de morenas) y corresponden a los años 1975-1976, 1983, 1997, 2006 y 2013 (Fig. 3; Soruco *et al.* 2009, Rabatel *et al.* 2013).

Unidad florística de base: el cuadrante

El estudio de la vegetación se realizó utilizando cuadrantes de aluminio. Cada cuadrante tiene una dimensión de 1 m² que se considera como área representativa de la diversidad de comunidades herbáceas alto-andinas. El cuadrante se subdivide en 100 sub-cuadrantes de 100 cm², mediante los mismos se obtiene una mayor precisión en cuanto a la estimación de los índices de vegetación tomados en cuenta (Fig. 4; más detalles en García *et al.* en este número especial, Meneses *et al.* en este número especial). En cada banda de desglaciación de cada cronosecuencia, proponemos realizar a lo mínimo 15 cuadrantes separados por más de 10 m de distancia, con el objetivo de disminuir efectos de pseudo-replicación (Hurlbert 1985). Los cuadrantes serán geo-referenciados por GPS. El número de cuadrantes depende de la diversidad vegetal presente y de la superficie de las bandas.

Para disponer de la mejor representatividad posible de la zona dentro de cada banda de desglaciación, la colecta de datos debe ser realizada en sectores con sustrato compuesto mayoritariamente fino (arena o gravas), que permiten el establecimiento de la sucesión primaria. Este razonamiento integra una primera fase de definición de zonas adecuadas a la realización de cuadrante, por eso se



Figura 2. Una cronosecuencia post-glacial es el conjunto de una serie de bandas de desglaciación, presentes dentro del medio ambiente estudiado, la cual representa una sucesión vegetal espacial (en inglés: *Time-for-space substitution*; Walker *et al.* 2010).

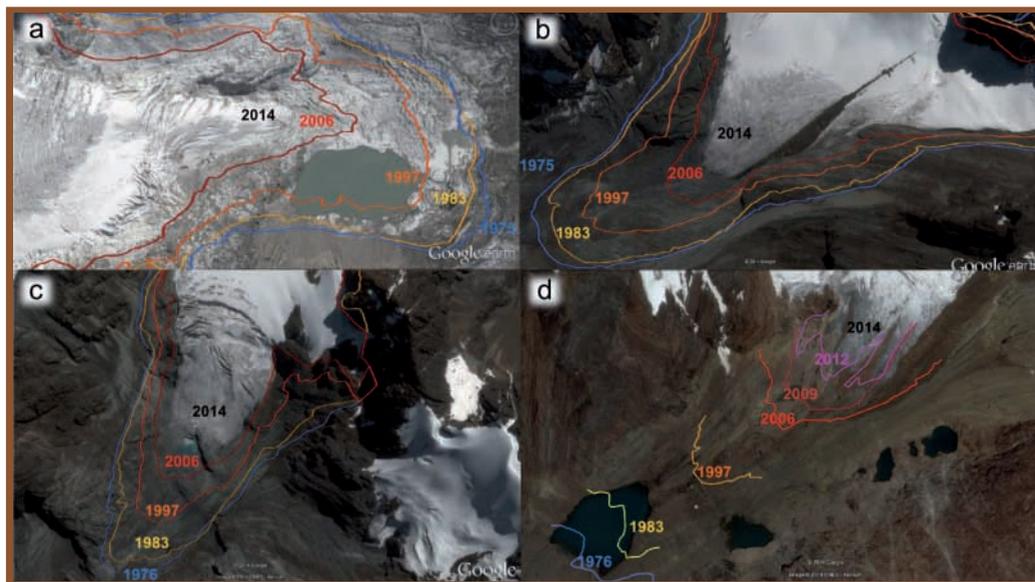


Figura 3. Las lenguas de los cuatro glaciares estudiados (fuente: GoogleEarth), con representación de las líneas de desglaciación utilizadas para dibujar cronosecuencias. Fuentes: Jordan (1985, 1991), Soruco (2009) y Rabatel & Soruco (datos no publicados). Las líneas utilizadas son: años 1975-1976 (azul), 1983 (amarillo), 1997 (naranja), 2006 (Rojo) y 2014 (glaciar actual). a. Glaciar Zongo (referencia WGS 84: D5150); b. glaciar Tarija (D4960); c. glaciar "10" (D5100) y d. glaciar Yanamarey (E9654).

excluye las grandes zonas de sustrato de rocas grandes, precipicios y lagunas post glaciares y ríos. Luego, para reducir al mínimo el factor de exposición (este-oeste-norte-sur), que puede generar un efecto en los procesos de colonización vegetal, los cuadrantes deben beneficiar de exposiciones relativamente similares a lo largo del día. Más allá de estas limitaciones, los cuadrantes están ubicados en las aéreas restantes de manera aleatoria, así que el rol de los otros factores ambientales no deseados sea reducido al máximo.

El conocimiento de la flora de cada cronosecuencia resulta posible por la bibliografía existente (libros, artículos científicos) o con la ayuda de los especialistas de la flora local cuando los datos no están publicados. En el caso de Bolivia se hizo en colaboración con el Herbario Nacional de Bolivia, permitiendo tener listas de especies para cada sitio y estrategias

de dispersión para cada especie encontrada. En el caso de Perú, hemos hecho la lista florística en colaboración con la Universidad Nacional Santiago Antúnez de Mayolo y ayudándonos con una flora local (Kolff & Kolff 2005).

Patrones de sucesión primaria

En primer lugar, dentro de cada cuadrante se debe identificar y localizar, según los subcuadrantes, a cada individuo. Para esto se asigna un determinado código a cada subcuadrante (A1,...A10, B1...B10,...) (Fig. 4). Ese protocolo permite 1) obtener un índice de riqueza específica y también otros índices de diversidad α (e.g., Simpson, Shannon) por cuadrante, 2) un índice de diversidad β a tres niveles espaciales (entre cuadrantes de la misma banda de desglaciación, entre bandas de desglaciación y entre cronosecuencias) a

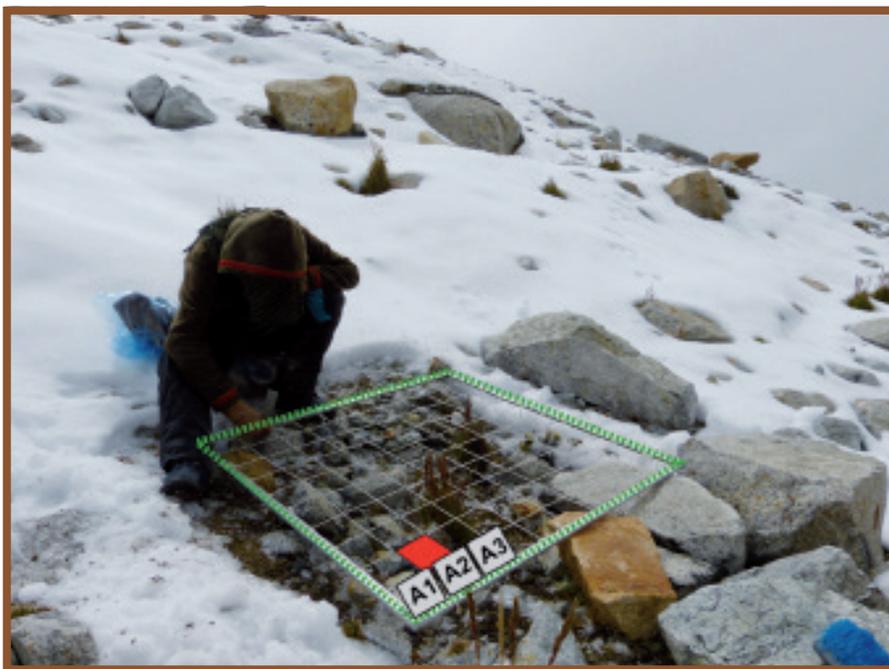


Figura 4. Muestreo de un cuadrante de 1 m², subdividido en 100 sub-cuadrantes de 100 cm². Glaciar Zongo, Cordillera Real, Bolivia. Los códigos de cada sub-cuadrante (A1, A2, A3,..., A10, B1,...) permiten espacializar cada planta encontrada dentro del cuadrante.

través de la comparación de la composición vegetal entre unidades de estudio (ver más detalles en Meneses *et al.* 2014), y 3) ver cuales formas de vidas son los mejores colonizadores (ver Ramsay & Oxley 1997 para una descripción detallada de las formas de vidas en ecosistemas alto-andinos). Los datos obtenidos permiten identificar cuáles son las plantas las más representativas de cada banda de desglaciación, y de esta forma se puede identificar las especies con más capacidad de colonización post-glacial.

Luego se propone medir, con regla, la altura (distancia vertical del suelo a la punta vegetativa de la planta), el largo (mayor distancia horizontal entre hojas opuestas) y el ancho (menor distancia horizontal entre hojas opuestas) de cada individuo. Gracias a la suma de los productos 'ancho por altura y por largo' de cada planta de un cuadrante se obtiene la cobertura vegetal relativa en cada cuadrante (%).

Alternativamente, una estimación rápida de la cobertura vegetal se puede obtener sumando el número de sub-cuadrantes, contando con una cobertura cercana de 100% (agrupando dos sub-cuadrantes de cobertura de 50% para tener uno de 100%): cada sub-cuadrante con una cobertura vegetal de 100% representa uno por ciento de la cobertura vegetal total del cuadrante.

Limitación de dispersión

Gracias a la lista de plantas observadas en cada sitio y a un buen conocimiento de la flora local se puede hacer una lista de los modos de dispersión de cada especie (principalmente anemócoras, zoócoras e hidrocoras; Anexo 1). Esta lista, permite estudiar los límites de la dispersión durante la colonización vegetal a través de la tasa de cada tipo de dispersión observada en las distintas bandas de desglaciación. Por ejemplo,

una tasa del 90% de especies anemócoras en la banda 0-7 años y 80% en la banda 30-38 años reflejara que las primeras especies capaces de colonizar corresponderían a las anemócoras, sin embargo, poco a poco otras estrategias de dispersión de especies se lograron instalar.

Estrés abiótico

En los ambientes tropicales alpinos como en los Andes, el estrés abiótico sobre plantas se define mayormente por las temperaturas extremas, sequías, vientos fuertes y falta de nutrientes a través de suelos poco desarrollados (Anthelme & Dangles 2012). Bajo la hipótesis que el estrés abiótico afecta las plantas en áreas recientemente derretidas es exacerbado, proponemos primero estimar ese estrés a través de 1) las medidas de altura de cada individuo tomadas previamente, 2) un índice de fertilidad (presencia de frutos y otros órganos de reproducción), 3) un índice de necromasa relativa, gracias a la estimación visual de la tasa de tejidos muertos de cada individuo (%) y 4) de índices fisiológicos indirectos tipo SLA (*specific leaf area*) y LDMC (*leaf dry mass content*) que traducen la producción de biomasa de cada especie (Cornelissen *et al.* 2003; más detalles aplicados a los bofedales en Meneses *et al.* en este número especial). Para realizar una comparación de varios estados fisiológicos, no es adecuado el estudio en común de los individuos juveniles y maduros, porque podrían resultar de generaciones diferentes, es decir de diferentes fases de colonización. De esta forma, las mediciones de necromasa y SLA deben ser realizadas solo en los individuos maduros.

En una segunda fase, proponemos profundizar la relación entre el estrés abiótico y la distribución de plantas a través de las estrategias de Grime (1977). Según Grime, la distribución de las plantas se explica por tres estrategias generales de tolerancia (1) al estrés abiótico (especies de tipo "S", ver párrafo previo), (2) a la competencia con otras

plantas ("C") y (3) a la perturbación (especies ruderales "R"). Inicialmente diseñadas para describir estrategias de plantas en ambientes templados, fueron más tarde utilizadas con éxito en ecosistemas alpinos (Caccianiga *et al.* 2006, Cerabolini *et al.* 2010). Diseñamos una metodología para comprobar una hipótesis de adaptación de estrategias a lo largo de la cronosecuencia (Fig. 5). A cada especie se atribuye valores de estrategias o sea coordenadas (C; S; R), ubicadas entre 0 y 1. Por ejemplo una planta 100% estrés tolerante, no ruderal y no competitiva tiene por coordenadas (0; 1; 0). Otra planta estrés tolerante, competitiva y ruderal tiene por coordenadas (0.33; 0.33; 0.33). Una tercera planta, medio ruderal y media competitiva tiene por coordenadas (0.5; 0; 0.5). Esas coordenadas traducen la posición de cada especie en el triángulo de Grime, en donde cada vértice del triángulo representa una estrategia (Fig. 5). Gracias al dibujo de la línea de baricentro de los tres puntos de porcentajes obtenidos, se obtiene un punto central, el cual determina la estrategia relativa de cada especie. Así, para cada banda de desglaciación de cada glaciar se calcula el promedio del porcentaje de cada estrategia (tres porcentajes: C, S y R), esto para la totalidad de los individuos presentes en dichas banda. Además, los triángulos de Grime, permiten analizar las estrategias vegetales a lo largo de las cronosecuencias.

Patrones de facilitación

Asociaciones entre plantas vasculares

En ambientes alpinos, la organización de las comunidades vegetales está sumamente influenciada por interacciones positivas entre plantas (facilitación; Callaway 2007), específicamente dentro de los trópicos (Anthelme & Dangles 2012). Gracias a la espacialización por sub-cuadrantes de los individuos se puede examinar asociaciones espaciales entre plantas, las cuales traducen en general interacciones positivas. Dos plantas

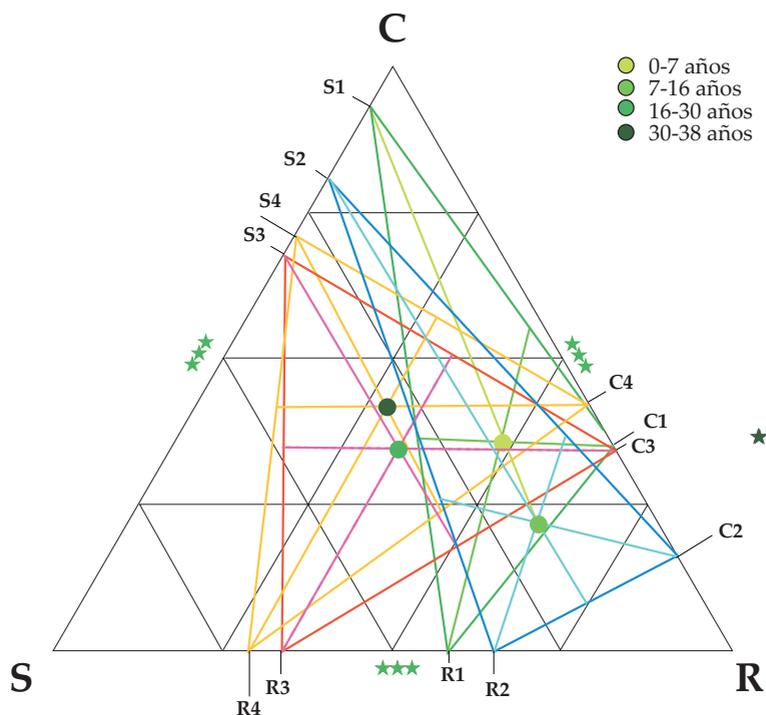


Figura 5. Metodología para la construcción de los triángulos de Grime (1977), ejemplo del glaciar Zongo (Cordillera Real, Bolivia). Las esquinas del triángulo representan estrategias de plantas: C = Competidora, S = estrés tolerante y R = ruderal). Los círculos de diferentes colores representan la ubicación promedio de la comunidad vegetal entre estas estrategias después de x años de deshielo. Cada uno corresponde al baricentro calculado con la tasa relativa de cada estrategia (ejemplo: S1, C1 y R1 para el baricentro 0-7 años). One-Way ANOVAs (***: $P < 0,001$; **: $P < 0,01$; *: $P < 0,05$) permiten comprobar si diferencias entre bandas de deshielo en cada estrategia son significativas (en este ejemplo, estrategias CSR están significativamente diferentes entre bandas).

se consideran como asociadas espacialmente en cuanto sus partes aéreas están en contacto. Toda asociación espacial entre plantas debe ser identificada, especificando en lo posible si se trata de una interacción positiva o no (i.e cuando se observa que una de las dos especies alojaba a la otra, e.g. entre Poaceae: una alta *Deyeuxia nitidula* (30 cm) que facilita la presencia de varias *Belloa pickeringii* de baja altura (1 cm). Esas medidas permiten calcular índices de asociaciones y facilitaciones entre plantas nodrizas o no, a lo largo de la cronosecuencia.

Asociaciones entre plantas vasculares y costra biológica

Según la definición de Breen & Levesque (2008) los “micro-organismos pioneros como las cianobacterias, algas verdes, líquenes, musgos, hongos y bacterias heterótrofas son generalmente los primeros organismos que colonizan la superficie de áreas vírgenes de toda vida y pueden asociarse para formar una matriz orgánica visible en la superficie del suelo, llamada costra biológica” del suelo (*soil biological*

crust, SBC, por sus siglas en inglés). Bajo la hipótesis que la SBC puede interactuar con las plantas colonizadoras (Breen & Levesque 2008), igualmente se tomó en cuenta cada asociación entre plantas y costra biológica del suelo, i.e cuando un individuo se desarrolló sobre una alfombra de musgo y/o líquenes. De la misma manera que se estima la cobertura vegetal en un cuadrante se estima la cobertura de SBC, adicionando los sub-cuadrantes que contienen costra biológica.

Relaciones entre patrones y mecanismos ecológicos

La medición de variables ambientales abióticas permite entender los patrones de distribución de la vegetación identificada (ver arriba) a través de los mecanismos ecológicos involucrados a lo largo de las cronosecuencias. Proponemos aquí 1) relacionar las formas de vida de plantas y el estrés abiótico y 2) examinar el papel jugado por la presencia de refugios bióticos (plantas, SBC) y abióticos (rocas y piedras) sobre la sucesión primaria.

Estrés abiótico

Proponemos estudiar variaciones de humedad y de temperatura del suelo entre bandas de desglaciación. La humedad relativa del sustrato sedimentario se puede medir directamente con muestras de sustrato sedimentario de aproximadamente 300-500 g de sedimento fino por muestra. Como mínimo proponemos medir 12 muestras por banda, esto durante un máximo de dos días de muestreo, asegurando pequeñas variaciones de humedad que podrían depender de la meteorología. El sedimento recogido se guarda en bolsas "ziploc", expulsando el contenido de aire para no alterar la humedad de la muestra. En primer lugar, las muestras de suelos se pesan húmedas al día siguiente del muestreo, en una balanza electrónica (en nuestro caso: Balance TU-OI FA-2104, Mhand, Fuzhou, China). En segundo

lugar, las bolsas de suelo se guardan abiertas para que se sequen al aire libre en un medio ambiente abierto durante dos semanas (de preferencia en días secos). En tercer lugar, se pesan las muestras secas nuevamente. Se debe hacer notar que es necesario registrar el peso individual de una bolsa vacía, permitiendo de esta forma, pesar el conjunto bolsa-sedimento directamente, para no perder sedimento al traspasar la muestra en recipientes. Igualmente, la temperatura del suelo puede ser registrada de manera precisa mediante 10 data loggers (Onset HOBO: TidbiT v2) por cada banda de desglaciación y para cada glaciar. Cada data logger se debe enterrar a 3 cm bajo la superficie del suelo, lugar de intercambios mayores entre el sustrato y el sistema radicular de las plantas. En nuestro caso, los data loggers fueron instalados por un intervalo de 27 días, duración suficientemente amplia para obtener resultados representativos.

Efecto de organismos facilitadores

Para entender los mecanismos de facilitación y provecho por plantas, rocas o SBC nodrizas se pueden realizar varias mediciones abióticas (ver Yang *et al.* 2010, Anthelme *et al.* 2012). En nuestro caso, nos ha interesado el efecto de la SBC sobre las temperaturas del suelo, con la hipótesis, que la presencia de SBC genera un "efecto tampón (*buffering effect* en inglés)" sobre las temperaturas. En este sentido, 10 pares de data loggers se utilizaron por cada banda. Cada par de data loggers fue distribuido de la siguiente forma: 1) uno de los data logger fue enterrado a 3 cm debajo de la superficie de la costra biológica y 2) el otro data logger fue enterrado también a 3 cm debajo de la superficie de un suelo sin ninguna presencia de SBC, calificado como "suelo desnudo". Se utilizó una distancia de 30 cm para separar a los dos data loggers, para asegurar ambientes diferentes de medición. También, se instalaron los data loggers en lugares de baja pendiente y con relieves idénticos.

Límites y mejoras

Durante la comprobación de los métodos descritos líneas arriba, se encontraron algunas limitaciones. En primer lugar, con el propósito de profundizar el estudio de composición del suelo, nos hemos dado cuenta que sería relevante identificar los microorganismos presentes en el sustrato, como hongos, bacterias y cianobacterias, para medir la biomasa microbiana, la respiración y la mineralización del nitrógeno por ejemplo. Esos microorganismos son excelentes testigos de una buena actividad biológica del suelo (Winding *et al.* 2005) y participan en el establecimiento de la costra biológica (SBC) (Breen & Levesque 2008). Sin embargo una alta concentración de microorganismos podría llevar a una monopolización de los recursos, así dejando un sustrato pobre para la colonización vegetal (Schmidt *et al.* 2008, Sattin *et al.* 2009). Estos datos permiten entender con más precisión los mecanismos de los patrones de distribución vegetal observados. Sugerimos también estudiar la composición en nutrientes del sustrato sedimentario la cual se espera estar relacionada a la presencia o ausencia de microorganismos (Sattin *et al.* 2009). En el caso del presente estudio no se realizó por falta de fondos, sin embargo serían datos muy relevantes relativos a una posible variación del estrés abiótico a lo largo de las cronosecuencias.

Para ir más allá en la comprensión de los mecanismos de sucesión primaria, sugerimos desarrollar experimentos *in situ*, con trasplantes. Se trata de trasplantar las especies vegetales pertenecientes a las comunidades cercanas (colonizadores del medio ambiente antes de la aceleración del retroceso glaciar de 1974-1975), crecidas en condiciones controladas desde su germinación (ver por ejemplo Cavieres & Sierra-Almeida 2012). En comparación al presente estudio que se enfocó en la población establecida, esta otra metodología permitiría entender de manera más completa las dificultades de las comunidades vegetales a

desarrollarse en esos ambientes, a través de un mejor conocimiento de la historia de vida de las plantas estudiadas (se conoce particularmente edad y altura inicial de cada trasplante).

Los resultados preliminares obtenidos demuestran que el papel jugado por la SBC sobre la estructuración de las comunidades de plantas es crucial. Por lo tanto, sugerimos que se tiene que desarrollar más la investigación sobre la SBC con el objetivo de entender si la SBC provee un mejoramiento del estado físico de las especies durante la sucesión primaria y si luego tiene un rol de competidor (después de 30 años de desglaciación). Se tendría que estudiar las características de las plantas en presencia y ausencia de SBC (altura, necromasa, contenido en elementos N, Cu, K, Mg y Zn,...). Estas mediciones deberían desarrollarse tomando en cuenta los tipos de SBC (líquenes o musgos) y la composición del suelo, la cual podría ser un factor de presencia de SBC. Los efectos de otros organismos, como herbívoros domésticos (llamas están presente en nuestros sitios) merecen ser tomado en cuenta igualmente.

Finalmente, este método de estudio de colonización vegetal primaria merece ser estudiado al nivel regional para validar los resultados ampliando con diferentes sitios de la Cordillera Real y de la Cordillera Blanca en Perú. De la misma manera se debería relacionar cada estudio con la biodiversidad circundante (bofedales y otras comunidades, corredor vegetal u aislamiento) y con los factores biogeográfico y meso climáticos.

Agradecimientos

Agradecemos a A. Lliully y A. N. Palabral Aguilera por su apoyo en el campo en Bolivia, a J. Chincheros Paniagua del Laboratorio de Calidad Ambiental del Instituto de Ecología por su aporte en la análisis de datos de suelos, a E. J. Palomino Cadenas por su colaboración en el sitio peruano y a J.E. Sicart, T. Condom y L. Davila por sus discusiones útiles sobre datos de glaciología y de clima. Este estudio es parte

del programa “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).

Referencias

- Anthelme, F., L. A. Cavieres & O. Dangles. 2014a. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5: 387. doi:10.3389/fpls.2014.00387.
- Anthelme, F., D. Jacobsen, P. Macek, R. I. Meneses, P. Moret, S. Beck & O. Dangles. 2014b. Biodiversity patterns and continental insularity in the high tropical Andes. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 46: 611-628.
- Anthelme, F. & O. Dangles. 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 14: 363-372.
- Bertness, M. D. & Ragan Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9(5): 191-193.
- Bradley, J. A., J. S. Singarayer & A. M. Anesio. 2014. Microbial community dynamics in the forefield of glaciers. *Proceedings of the Royal Society* – B. 281: 20140882. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.0882>.
- Bradley R. S., M. Vuille M, H. F. Diaz & W. Vergara. 2006. Threats to water supply in the tropical Andes. *Science* 312: 1755-1756.
- Breen, K. & E. Lévesque. 2008. The influence of biological soil crusts on soil characteristics along a High Arctic glacier foreland, Nunavut, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40: 287-297.
- Buytaert, W., F. Cuesta-Camacho & C. Tobón. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 20: 19-33.
- Caccianiga, M., A. Luzzaro, S. Pierce, R. M. Ceriani & B. Cerabolini. 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112: 10-20.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht. 415 p.
- Cannone, N., G. Diolaiuti, M. Guglielmin & C. Smiraglia. 2008. Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the European Alps. *Ecological Applications* 18: 637-648.
- Cavieres, L.A. & A. Sierra-Almeida A. 2012. Facilitative interactions do not wane with warming at high elevations in the Andes. *Oecologia* 170: 575-584.
- Cavieres, L. A., R. W. Brooker, B. J. Butterfield, B. J. Cook, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, C. Schöb, S. Xiao, F. Anthelme, R. G. Björk, K. Dickinson, B. H. Cranston, R. Gavilan, A. Gutiérrez-Girón, R. Kanka, J. P. Maalouf, A. Mark, J. Noroozi, R. Parajuli, G. K. Phoenix, A. Reid, W. M. Ridenour, C. Rixen, S. Wipf, L. Zhao, A. Escudero, B. F. Zaitchik, E. Lingua, E. T. Aschehoug & R. M. Callaway. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17(2): 193-202.
- Cerabolini, B. E., G. Brusa, R. M. Ceriani, R. De Andreis, A. Luzzaro & S. Pierce. 2010. Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology* 210: 253-261.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy & C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024-1026.
- Cornelissen J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. Steege, H. Morgan, M. van der Heijden, J. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook

- of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cuesta, F., P. Muriel, S. Beck, R. I. Meneses, S. Halloy, S. Salgado, E. Ortiz & M. T. Becerra, 2012. Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Gloria-Andes, Lima-Quito. 180 p.
- Erschbamer, B. & R. Mayer. 2011. Can successional species groups be discriminated based on their life history traits? A study from a glacier foreland in the Central Alps. *Plant Ecology & Diversity* 4: 341-351.
- Gottfried M., H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barancok, J. L. Benito Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, M. R. Fernandez Calzado, G. Kazakis, J. Krajci, P. Larsson, M. Mallaun, O. Michelsen, D. Moiseev, P. Moiseev, U. Molau, A. Merzouki, L. Nagy, G. Nakhutsrishvili, B. Pedersen, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, J.-P. Theurillat, M. Tomaselli, L. Villar, P. Vittoz, I. Vogiatzakis & G. Grabherr. 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen. 2011. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Sao José dos Campos. 348 p.
- Hurlbert, S.H. 1985. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Jordan, E. 1985. Die Gletscher der bolivianischen Anden. Habilitationsschrift, Hannover. 393 p.
- Jordan, E. 1991. Die Gletscher der bolivianischen Anden. Steiner Verlag, Stuttgart. 365 p.
- Jørgensen, P. M., C. U. Ulloa, B. León, S. León-Yáñez, S. G. Beck, M. Nee & R. Gradstein. 2011. Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes* 13: 192-203.
- Kaser, G. 1999. A review of the modern fluctuations of tropical glaciers. *Global and Planetary Change* 22(1): 93-103.
- Kaser, G., J. G. Cogley, M. B. Dyurgerov, M. F. Meier & A. Ohmura. 2006. Mass balance of glaciers and ice caps: Consensus estimates for 1961-2004. *Geophysical Research Letters* 33: L19501, DOI: 10.1029/2006GL027511.
- Kolff, H. & K. Kolff. 1997. Flores silvestres de la Cordillera Blanca. Instituto de Montaña, Huaraz. 284 p.
- Körner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin. 344 p.
- Matthews, J.A. 1992. The ecology of recently deglaciated terrain. *Ageological approach to glacier forelands and primary succession*. Cambridge University Press, Cambridge. 386 p.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Rabatel, A. 2005. Chronologie et interprétation paléoclimatique des fluctuations des glaciers dans les Andes de Bolivie (16° S) depuis le maximum du Petit Age Glaciaire (17ème siècle). Tesis de doctorado, Université Joseph-Fourier-Grenoble I, ciudad??. 196 p.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gomez, B. Caceres, J. L. Ceballos, R. Basantes, M. Vuille, J.-E. Sicart, C. Huggel, M. Scheel, Y. Lejeune, Y. Arnaud, M. Collet, T. Condom, G. Consoli, V. Favier, V. Jomelli,

- R. Galarraga, P. Ginot, L. Maisincho, J. Mendoza, M. Ménégos, E. Ramirez, P. Ribstein, W. Suarez, M. Villacis & P. Wagnon. 2013. Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *The Cryosphere* 7(1): 81-102.
- Ramsay, P. M. & E. R. B Oxley. 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131: 173-192.
- Sattin, S. R., C. Cleveland, E. Hood, S. C. Reed, A. J. King, S. K. Schmidt, M. S. Robeson, N. Ascarrunz & D. R. Nemergut. 2009. Functional shifts in unvegetated, perhumid, recently-deglaciated soils do not correlate with shifts in soil bacterial community composition. *The Journal of Microbiology* 47(6): 673-681.
- Schmidt, S. K., S. C. Reed, D. R. Nemergut, A. S. Grandy, C. C. Cleveland, M. N. Weintraub, A. W. Hill, E. K. Costello, A. F. Meyer, J. C. Neff & A. M. Martin. 2008. The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 2793-2802.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Soruco, A., C. Vincent, B. Francou & J. F. Gonzalez. 2009. Glacier decline between 1963 and 2006 in the Cordillera Real, Bolivia. *Geophysical Research Letters* 36: L03502.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Walker, L. R. & R. Del Moral. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge. 442 p.
- Walker, L. R., D. A. Wardle, R. D. Bardgett & B. D. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- Winding, A., K. Hund-Rinke & M. Rutgers. 2005. The use of microorganisms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62(2): 230-248.
- Yang, L. H. & V. H. W. Rudolf. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters* 13: 1-10.

Anexo 1. Diversidad vegetal global, estrategias CSR y modo de dispersión de las especies presentes a lo largo de las cuatro cronosecuencias post-glaciales utilizadas en nuestro protocolo (lista acumulada). Leyenda: 1 = especies aparecidas durante los siete primeros años; 2 = aparecidas entre 7-16 años; 3 = aparecidas entre 16-30 años; 4 = aparecidas después 30 años; C = especie competidora; S = estrés tolerante; R = ruderal (según Grime 1977). Modos de dispersión, A: especie anemócora H: hidrocora; Z: zoócora.

Species	Terrain age (years)					Estrategias CSR	Modo d dispersi
	0	7	16	30	38		
<i>Anthochloa lepidula</i>						R	A
<i>Arenaria</i> sp. 1						S	Z
<i>Deyeuxia ovata</i> sin. <i>Calamagrostis ovata</i>						CR	A
<i>Deyeuxia nitidula</i> sin. <i>Calamagrostis nitidula</i>						CR	A
<i>Senecio hohenackeri</i> aff.						S	A
<i>Senecio rufescens</i>						CS	A
<i>Xenophyllum dactylophyllum</i>						S	A
<i>Hypolepsis obtusata</i>						S	AH
<i>Saxifraga magellanica</i>						S	AH
<i>Poa perigulata</i>						CR	A
<i>Senecio serratifolius</i>						R	A
<i>Senecio aurantium</i>						CS	A
<i>Agrostis foliata</i>						CR	A
<i>Bartsia crenoloba</i>						SR	Z
<i>Belloa pickeringii</i>						CS	A
<i>Dielsiochloa floribunda</i>						CR	A
<i>Gnaphallum lacteum</i>						S	A
<i>Koeleria kurtzii</i>						CR	A
<i>Senecio modestus</i>						R	A
<i>Valeriana petersenii</i>						SR	A
<i>Poa</i> sp. 1						R	A
<i>Valeriana nivalis</i>						SR	A
<i>Ephedra rupestris</i>						S	Z
<i>Senecio rhizomatus</i>						CSR	A
<i>Deyeuxia ampliflora</i> sin. <i>Calamagrostis ampliflora</i>						CR	A
<i>Epilobium denticulatum</i>						R	A
<i>Senecio adenophyllum</i>						CS	A
<i>Bartsia diffusa</i>						SR	AZ
<i>Chersodoma ovopedata</i>						SR	A
<i>Deyeuxia spiciformis</i> sin. <i>Calamagrostis spiciformis</i>						CS	A
<i>Deyeuxia lagurus</i> sin. <i>Calamagrostis lagurus</i>						CR	A
<i>Luzula racemosa</i>						CS	A
<i>Luzula vulcanica</i>						CS	A
<i>Muehlenbeckia volcanica</i>						S	Z
<i>Poa kurtzii</i>						CR	A
<i>Pernettya prostata</i>						S	Z
<i>Poa spicigera</i>						CR	A
<i>Senecio evacoides</i>						S	A
<i>Silene mandonii</i>						CR	ZH
<i>Deyeuxia</i> sp. sin. <i>Calamagrostis</i> sp.						S	A
<i>Cortaderia</i> sp.						CR	A
<i>Dissanthelium calycinum</i>						R	A
<i>Draba discoidea</i>						S	A
<i>Elaphoglossum</i> sp.						S	A
<i>Gamochaeta erythraetis</i>						-	A
<i>Gynoxys punctata</i>						C	A
Sp.						S	A
<i>Orthrosanthus</i> sp.						S	AZ
<i>Arenaria</i> sp. 2						S	Z
<i>Asplenium</i> sp.						R	A
<i>Brayopsis monimocalyx</i>						S	Z
<i>Cerastium crassipes</i>						S	Z
<i>Deyeuxia fibrovaginata</i> sin. <i>Calamagrostis fibrovaginata</i>						CR	A
<i>Deyeuxia spicigera</i> sin. <i>Calamagrostis spicigera</i>						CSR	A
<i>Draba</i> sp.						S	AZ
<i>Galium corymbosum</i>						S	Z
<i>Gamochaeta lilioana</i>						-	A
<i>Loricaria ferruginea</i>						CS	A
<i>Senecio</i> sp.						S	A
<i>Werneria nubigena</i>						R	A

Métodos para cuantificar diversidad y productividad vegetal de los bofedales frente al cambio climático

Methods to quantify the diversity and the productivity of high-Andean wetlands under the effects of climate change

**Rosa I. Meneses^{*1} Susi Loza Herrera^{2,3}, Ariel Lliully^{2,3},
Arely Palabral^{2,3} & Fabien Anthelme^{2,3}**

¹Museo Nacional de Historia Natural, Herbario Nacional (LPB), Cota Cota, Casilla 8706, La Paz, Bolivia

²Instituto de Ecología, Universidad Mayor San Andrés de Bolivia,
Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia.

*Autora de correspondencia: rosaisela_meneses@yahoo.com

³UMR AMAP, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Boulevard de la Lironde,
TA A-51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, Francia

Resumen

Se espera que el rápido retroceso glaciar, resultado del cambio climático iniciado hace muchas décadas pueda tener efectos negativos sobre la diversidad y productividad de plantas de los bofedales, a través de cambios de su extensión o área y de su distribución altitudinal. Esto manifiesta la importancia y necesidad de entender la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas ante el calentamiento del clima. Proponemos un protocolo metodológico para examinar las respuestas de las comunidades vegetales de bofedales alto-andinos frente al cambio climático, tomando en cuenta en primer lugar variaciones de área y de altitud entre bofedales. Con 200 cuadrantes de 1 m² distribuidos a escala regional, proponemos hacer mediciones bióticas de riqueza específica (número de especies) y de cobertura relativa de cada especie de planta. También proponemos medir el contenido de materia foliar seca como índice de productividad (LDMC, por sus siglas en inglés, leaf dry matter content). Describimos medidas abióticas como parámetros fisicoquímicos (pH, conductividad eléctrica, y nutrientes) en el agua y sustrato sobre los que se desarrollan estas plantas. Dado que las comunidades están dominadas por plantas en forma de cojín, también describimos métodos para caracterizar variaciones intra e interespecíficas entre cojines. Se sugieren métodos prácticos que optimizan el trabajo en campo y son aptos según los objetivos de investigación que se tengan. Se discute la pertinencia de los métodos sugeridos en este trabajo con otros métodos disponibles en la literatura, y de acuerdo con los resultados preliminares obtenidos, se comparan sus beneficios e inconveniencias.

Palabras clave: Especie fundadora, Humedales alto-andinos, LDMC, Plantas en cojín, SLA.

Abstract

The diversity and the productivity of high Andean wetlands (hereafter termed bofedales) are expected to be negatively impacted by the rapid glacial recession following the effects of recent and upcoming climate change, impacting their area and their elevational distribution. Accordingly, a topical conservation challenge is to understand the organization and the functioning of these ecosystems in the face of global warming. We present a series of methods designed to examine

the responses of plant communities of high-Andean bofedales to climate change, with a specific attention to the variables area and elevation of bofedales. Using 200 plots 1 m² in size distributed across a regional sampling, we propose to conduct biotic measurements related to species richness and relative cover of plants, but also leaf dry mass content (LDMC), in order to estimate the productivity of the community. Moreover, we describe abiotic measurements such as physico-chemical parameters (pH, water conductivity, soil and water nutrients), which may help to infer variations in the productivity and the diversity of plant communities. Because the bofedales are dominated by a few cushion-forming species, we describe also methods to characterize cushion variation at inter- and intra-specific levels. All the methods discussed are of high practicability for non-specialists in order to optimize the time spent in the field. We finally discuss the relevance of each method described with the help of preliminary results, and comparing them with methods available in the literature.

Key words: Cushion plants, Foundation species, High-Andean cushion bogs, LDMC, SLA.

Introducción

Los bofedales alto-andinos constituyen ecosistemas con áreas dispersas y discontinuas y son semi-acuáticos clasificados dentro del grupo de los humedales. Estos ecosistemas centran la atención de los científicos y de las instituciones gubernamentales porque proveen múltiples recursos vulnerables a la intensificación de las actividades humanas, incluso al cambio climático (MMAY 2012). Tienen alta importancia para el hombre andino, que desde hace siglos realiza la actividad ganadera con los camélidos sudamericanos (Dangles *et al.* en este número especial; <http://www.biothaw.ird.fr/>).

Se espera que el cambio climático, a través del retroceso glaciar, tenga efectos negativos sobre la diversidad y productividad de los bofedales, principalmente porque se reduciría la disponibilidad de agua a largo plazo (Baraer *et al.* 2012), afectando a las condiciones del sustrato y agua donde habitan estas plantas. La organización y la productividad de estas comunidades vegetales son altamente dependientes de las interacciones existentes entre los componentes bióticos, como flora y fauna y los componentes abióticos, como el suelo, agua, clima, entre otros (Squeo *et al.* 2006, Segnini *et al.* 2010). En consecuencia, examinar cambios en estas comunidades a

través de cambios en factores abióticos y bióticos locales es relevante para medir el estado de conservación de los bofedales frente al cambio climático.

Las comunidades de bofedales alto-andinos están conformadas principalmente por plantas en cojín que pertenecen primordialmente a la familia Juncaceae (Ostria 1987, Ruthsatz 2012, Squeo *et al.* 2010). Estos cojines se definen como hemicriptófitas que al crecer toman una forma hemisférica o sub-hemisférica hasta plana por la cercana ramificación de sus brotes y sus cortos internodos; sus hojas son usualmente pequeñas, permitiendo a los brotes estar estrechamente compactados (Aubert *et al.* 2014). Los cojines pueden ser desde laxos hasta compactos, acumulan turba dentro de sus brotes y producen hasta 3 cm de turba y materia orgánica al año (Benavides *et al.* 2013), generando poco a poco suelos orgánicos de varios metros de profundidad (Gould *et al.* 2010). Casi la totalidad de las otras plantas se encuentran sobre o entre estos cojines, de tal manera que las interacciones entre plantas involucrando cojines son un factor sumamente importante en la organización de las comunidades vegetales de bofedales (Anthelme *et al.* 2014, García *et al.* en este número especial). Diferentes cojines tienen efectos distintos sobre las comunidades vegetales de bofedales. Así, en cojines de *Distichia muscoides* (Juncaceae) se encuentran preferencialmente especies

como *Zameioscirpus muticus*, *Phylloscirpus boliviensis* (Cyperaceae) y *Ourisia muscosa* (Scrophulariaceae). Al contrario en cuadrantes dominados por *Oxychloe andina* (Juncaceae) hay especies más adaptadas a sitios con mayor sequedad, como *Festuca dolicophylla*, *F. rigescens* (Poaceae; Ruthsatz 2012) e incluso *Baccharis alpina* (Asteraceae), que es típica de laderas secas. Por este motivo, los cojines dominantes de bofedales pueden ser considerados como “plantas fundadoras” (*foundation species*; Ellison 2005). Cuando se trata de estudiar las respuestas de estos ecosistemas a los cambios climáticos, es importante estandarizar un protocolo de trabajo que permita evaluar los efectos distintos de las plantas en cojín sobre las comunidades vegetales.

El objetivo de este artículo es proponer una metodología robusta para examinar los cambios de vegetación de los bofedales frente a los efectos del calentamiento del clima. Sin embargo la metodología propuesta puede ser fácilmente adaptada para examinar otros efectos, como sobrepastoreo, acciones de drenaje o minería. Se pretende, por tanto, que esta evaluación de la vegetación sea eficiente en tiempo para evaluar un mayor número de ambientes alto-andinos, optimizando el tiempo invertido al coleccionar datos en el campo y robusteciendo las pruebas estadísticas empleadas a través del incremento del número de muestras en la investigación. Proponemos estudiar cambios de vegetación a través de índices de diversidad así como indicios de productividad puntuales y no destructivos. Los datos serán luego incluidos dentro de un modelo socio-ecológico que considera no solo la vegetación sino también todos los componentes del bofedal para predecir su respuesta bajo los efectos del cambio climático (Rebaudo & Dangles en este número especial). Es así que proponemos un protocolo específicamente diseñado para cumplir los objetivos específicos siguientes: 1) Determinar si variaciones en el área y en la altitud de los bofedales – como se espera bajo los efectos del cambio climático (Zeballos *et al.* en este número especial) – tienen

efecto significativo sobre la estructura de las comunidades vegetales, 2) examinar el papel que desempeña el tipo de cojín dominante sobre la estructura de las comunidades vegetales en comparación con los factores estudiados dentro del primer objetivo y 3) identificar cualquier otra variable ambiental posiblemente responsable de cambios en las comunidades vegetales.

Métodos

Selección de bofedales

Un límite de pertinencia al seleccionar los sitios de estudio en ecología consiste en agrupar todo el esfuerzo de colecta de datos en un solo sitio o en un número bajo de sitios. Como resultado se pueden obtener relaciones estadísticas muy precisas y significativas entre variables pero la interpretación posiblemente es poco relevante porque los resultados dependen de las condiciones ambientales del sitio estudiado (*e.g.*, en el caso de bofedales: la presencia de numerosos herbívoros, pendiente más fuerte que en los alrededores, de tamaño reducido, no representativo de los otros del sector, entre otros). Este defecto metodológico se puede evitar tomando en cuenta un panel de sitios suficientemente diversos y numerosos para representar de manera adecuada el tipo de sitios estudiados en la región. En nuestro caso, se seleccionaron 20 bofedales que se encuentran en cinco cuencas glaciales (o valles en U) de la Cordillera Real (departamento de La Paz, Bolivia). Desde el norte hacia el sur estos valles son: Hichu Khota (5 bofedales), Palcoco (2), Condoriri (3), Tuni (2) y Huayna Potosí (8) (Fig. 1).

La base del trabajo es que el cambio climático en la Cordillera Real se traduce en un retroceso glacial significativo desde hace varias décadas (Rabatel *et al.* 2013) y que este retroceso influirá sobre las características de los bofedales a través de cambios en la cantidad de agua que llega a estos (Baraer *et al.* 2012, Zeballos *et al.* en este número especial). Nuestra hipótesis es

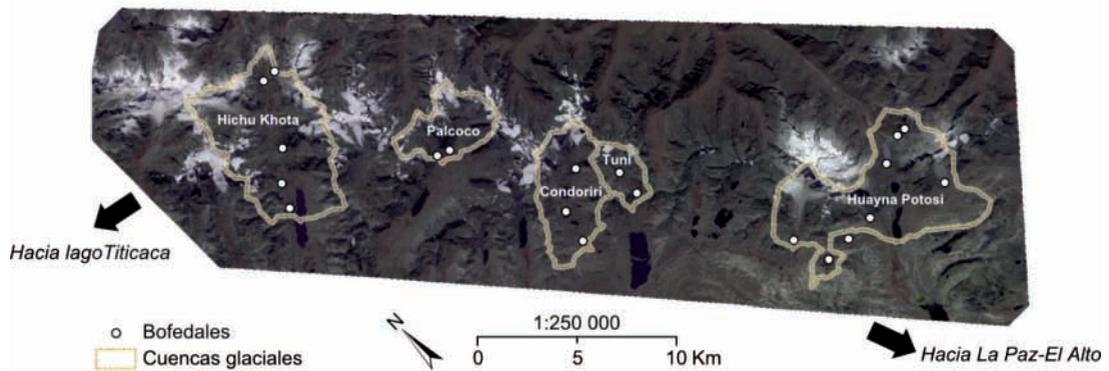


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la Cordillera Real (20 bofedales).

que estos cambios van a influir sobre el área de los bofedales (Dangles *et al.* en este número especial). En consecuencia, hemos elegido nuestros sitios de estudio de tal manera que representen un gradiente de superficie, desde 0.5-14 ha (Fig. 2a). También esperamos que las variaciones altitudinales puedan influir sobre la diversidad vegetal, con una reducción de la riqueza específica a mayor altitud (Sklenář & Jørgensen 1999). Así, los bofedales seleccionados también están distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal, entre 4.445-5.045 m (Fig. 2b).

En la Cordillera Real, los bofedales se caracterizan por estar compuestos mayormente por dos plantas en cojín de la familia Juncaceae, *Oxychloe andina* y *Distichia muscoides* (Ostria 1987). Son especies amenazadas y categorizadas como En Peligro (EN) dentro del libro rojo de la flora de Bolivia (MMAyA 2012). Se eligieron sitios donde se pueden encontrar áreas con más de 50% de cobertura de estos cojines bajo la hipótesis de que cada especie en cojín puede tener una respuesta ecológica distinta al cambio climático, asegurando seleccionar sitios con ambas especies (objetivo específico 2).

Elemento de base: el cuadrante

Para estudiar cambios en las comunidades vegetales, se tienen tres variables explicativas *a*

priori: área, altitud y tipo de cojín (principalmente *O. andina* y *D. muscoides*). Las dos primeras variables se estudian a nivel del bofedal. Al contrario, la variación del tipo de cojín se estudia al nivel espacial inferior, dentro de cada bofedal (Fig. 3). Así, en cada sitio se propone estudiar en igual cantidad cuadrantes dominados por *O. andina* y cuadrantes dominados por *D. muscoides*.

Definir el tamaño y el número de repeticiones de cuadrantes, elementos de base del presente protocolo, es obviamente una decisión metodológica esencial. El método de cuadrantes es uno de los medios más habituales de muestreo de vegetación herbácea para evaluaciones florísticas (Stohlgren 2007). En los bofedales de la Cordillera Real, donde la altura de las plantas es muy baja con hierbas enanas creciendo entre cojines, se considera que un método adecuado son los cuadrantes de 1 m², debido a que incorpora un gran número de individuos/formas de vida de la comunidad y ésta queda bien representada en términos de su estructura espacial. En esta superficie se logran registrar casi todas las especies presentes en una unidad fisonómicamente homogénea. También, esta superficie reduce la posibilidad de muestrear cuadrantes heterogéneos ya que un individuo en cojín frecuentemente cubre un área superior a 1 m² (Meneses 1997).

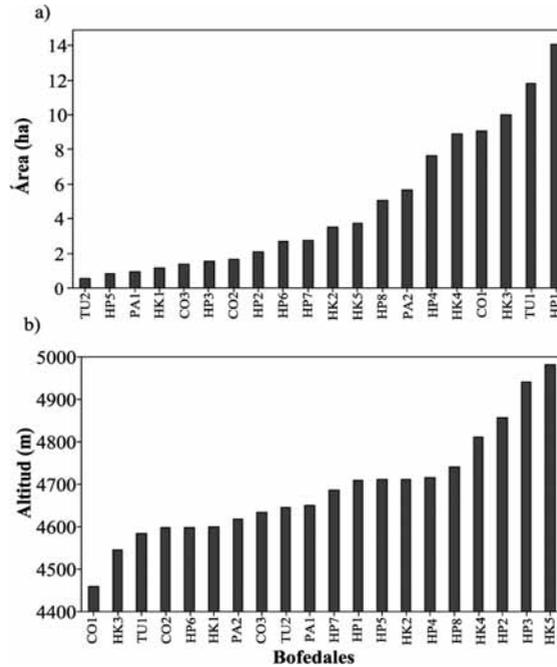


Figura 2. Distribución de los 20 bofedales estudiados según dos variables: a. área y b. altitud.

El número de cuadrantes, por un lado, es un acuerdo entre el tiempo y el recurso humano disponible; por otro lado, depende de la pertinencia de las pruebas estadísticas a calcular después. Se eligió estudiar 10 cuadrantes por bofedal, para lograr un total de 200 cuadrantes para la región (Fig. 3). Esta decisión toma en cuenta que, aparte de las medidas biológicas, se realizan también una serie de medidas abióticas que requieren mucho tiempo y varias personas en el campo (ver detalles más abajo). Con este diseño se logró coleccionar datos durante 20 días de trabajo continuo, con un equipo de cuatro botánicos en promedio.

Colecta de datos de vegetación

Diversidad

La colecta de datos de diversidad vegetal se puede realizar con un cuadrante de aluminio

(más liviano que la madera y más tolerante a la humedad). La división del cuadrante en 100 sub-cuadrantes - cada uno de 100 cm² - permite estimar visualmente con precisión dos índices de base: número de especies (riqueza específica) y porcentaje de cobertura vegetal de cada especie observada (Kent & Coker 1992; Fig. 4). Aunque el número de individuos por especie es una medida particularmente útil en términos de abundancia (e.g. Anthelme *et al.* 2012) no la tomamos en cuenta, porque en la mayor parte de las especies de bofedales no se puede diferenciar entre individuos. Con este método se puede determinar de forma rápida la diversidad y estructura de las comunidades de plantas. Se sugiere evaluar las plantas en época húmeda donde la mayoría de las especies está en floración y su identificación es precisa, especialmente en el caso de la familia Poaceae y algunos miembros de tamaño reducido de la familia Cyperaceae, como *Phylloscirpus*

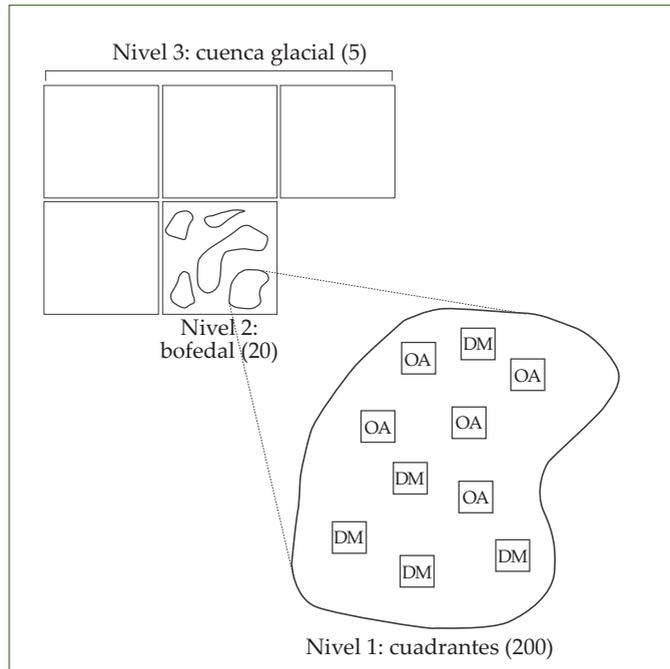


Figura 3. Diseño anidado utilizado en los bofedales de la Cordillera Real (tres niveles espaciales: cuadrante, bofedal, valle). Cuadrantes “DM”: dominado por *Distichia muscoides*; “OA”: dominado por *Oxychloe andina*. Los valores en paréntesis indican el tamaño de la muestra.

boliviensis (Fig. 4). Sin embargo, si el estudio no es tan riguroso en términos de categorías taxonómicas, se pueden realizar evaluaciones en época seca porque las especies en cojín perduran durante todo el ciclo anual, así como algunas de sus especies acompañantes.

Productividad

La productividad indica qué cantidad de energía que ingresa a un sistema se transforma en materia, es útil para conocer la capacidad de carga en herbívoros de los bofedales (ver Cochi *et al.* en este número especial) y también se puede conocer el estado de funcionamiento de todo el ecosistema. Proponemos dos medidas indirectas y puntuales para estimar sencillamente la productividad de plantas sin dañarlas mucho, éstas medidas contemplan: el área foliar específica (SLA) y el contenido de

materia o masa foliar seca (LDMC; Cornelissen *et al.* 2003). El SLA se mide a través del área de un lado de una hoja fresca dividido por su masa seca, expresada en cm^2/g . En muchos casos el SLA de una especie se correlaciona con el crecimiento potencial relativo o tasa fotosintética máxima basada en el peso. Valores bajos tienden a corresponder con una inversión energética relativamente alta para la defensa de hojas y prolongada vida de las hojas. Al contrario, valores altos se traducen en una actividad fotosintética alta y por tanto un incremento en la producción de biomasa. El LDMC es la masa seca de una hoja (g) dividida por su masa fresca saturada de agua (g) y se expresa en g/g , se relaciona con la densidad promedio de los tejidos de las hojas, es así que hojas con un elevado LDMC tienden a ser relativamente tolerantes al estrés mecánico y por herbivoría principalmente, y especies con



Figura 4. Izquierda: estudio de la vegetación mediante un cuadrante de 1m² con divisiones cada 10 cm para evaluar la diversidad vegetal de bofedales. Derecha: cuatro plantas encontradas frecuentemente en los bofedales de la Cordillera Real (Fotos: O. Dangles).

bajo LDMC tienden a estar asociadas con un incremento de la tasa fotosintética (Cornelissen *et al.* 2003). Estos dos índices son dependientes de las estrategias de conservación de recursos de cada especie (Grime 2006). Por ejemplo una planta perenne puede tener una productividad más alta que una planta anual sin que su SLA sea necesariamente más alta (Garnier *et al.* 1997). Sin embargo, entre diferentes cojines de Juncaceae de bofedales las estrategias de conservación de recursos son muy cercanas, así que tenemos el supuesto que variaciones en SLA y LDMC traducen esencialmente variaciones de productividad (J. Cornelissen, com. pers. 2014).

Se eligieron dos plantas en cojín dominantes, *Oxychloe andina* y *Distichia muscoides*, para realizar mediciones de productividad porque 1) son los componentes principales de los bofedales estudiados y 2) su productividad condiciona la productividad de todas las otras plantas a través de la formación de un sustrato orgánico. Para determinar la SLA y el LDMC de las especies en cojín, sin perturbar demasiado los bofedales, se extraen hojas de sitios representativos ubicados alrededor de

los cuadrantes evaluados, luego se guardan las muestras en bolsas tipo “ziploc” etiquetadas y almacenadas adecuadamente para que no pierdan su contenido de agua.

Para determinar la SLA primero se sugiere seleccionar alrededor de 20 hojas enteras, jóvenes (fotosintéticamente más productivas) y sin ningún daño foliar aparente, luego se sugiere acomodarlas ordenadamente lo más extendidas posible sobre una pequeña pizarra utilizando escala (*e.g.*, papel milimetrado o regla precisa) donde se rotula el código correspondiente (Fig. 5) y luego se fotografía la pizarra con las hojas para medir la superficie de cada una éstas en el paquete ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

Para determinar el LDMC, tan pronto como se llega al laboratorio, se pesan mínimo 20 hojas seleccionadas (pueden ser las mismas que fueron para determinar la SLA) de cada especie colectada en cada sitio evaluado y se guardan en sobres de papel sabana etiquetados para secarlas en horno a 65°C durante tres días hasta que las hojas pierdan toda el agua para volver a pesarlas. Al pesar las muestras, se debe utilizar la misma balanza para reducir el error. Al



Figura 5. Veinte hojas de *Oxychloa andina* seleccionadas en la misma rama, dispuestas para fotografiarlas y medir la superficie de cada una con el programa ImageJ (para obtener la SLA).

determinar el SLA y/o el LDMC, se recomienda procesar las muestras en laboratorio lo antes posible a menos que se tenga refrigeración de 3°C o menos. De lo contrario, como las plantas de los bofedales son de alta montaña continuarán creciendo, pero por la privación de luz las hojas serán blancas y se alterarán los datos de campo.

Datos descriptivos complementarios

Después de describir los patrones de diversidad y productividad de la vegetación, proponemos realizar mediciones microambientales para inferir los posibles mecanismos ecológicos que originan estos patrones. Estas mediciones se pueden dividir en tres tipos: 1) parámetros fisicoquímicos, 2) compactación de los cojines y 3) contenido de agua del sustrato.

Parámetros fisicoquímicos

La cantidad de materia orgánica, el pH, la conductividad y los nutrientes del agua y del sustrato contribuyen en la descripción

del estado de los bofedales para hacerlos comparables con otros estudios. Por ejemplo, valores de pH muy bajos (alrededor de cinco) pueden deberse a efectos de la minería o materia orgánica en descomposición (Meneses 2012). En el caso de la minería, éste pH puede solubilizar metales pesados haciéndolos disponibles para las comunidades biológicas. Con el objetivo de conocer las condiciones fisicoquímicas del agua presente dentro del suelo orgánico, dentro de cojines seleccionados en pozos de aproximadamente 20 cm de profundidad (Fig. 6a) se mide *in situ* la temperatura, el pH y la conductividad eléctrica del agua. A este respecto, se sugiere utilizar el mismo equipo multiparámetro de campo (TESTR35 marca OAKTON, Malasia; Fig. 6b) por su practicidad de transporte y para reducir el error intrínseco de los equipos. Luego en cada pozo, con jeringa se recolectan 500 ml de agua en frascos plásticos estériles etiquetados para evaluar el contenido de nitrógeno, fósforo y potasio (NPK) que son los principales macronutrientes que pueden afectar a las plantas.

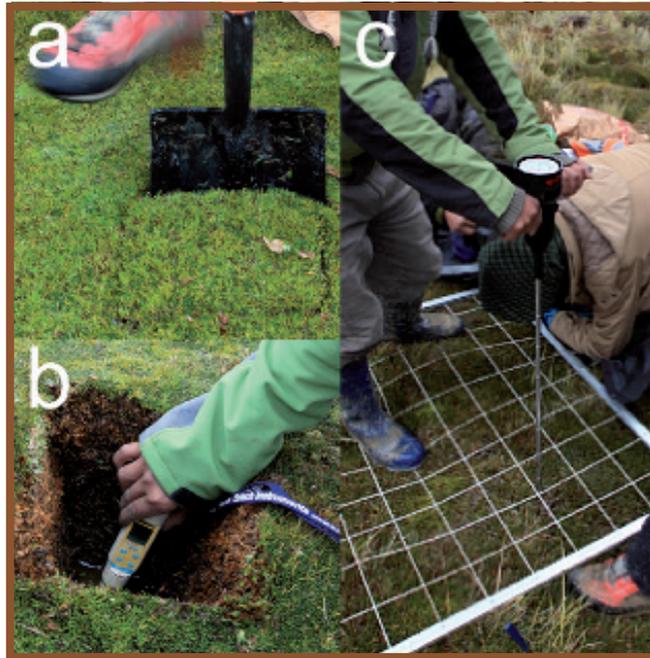


Figura 6. Métodos para examinar el microambiente de las plantas de bofedales. a. Excavación de pozo en un cojín de *Distichia muscoides* para medir parámetros fisicoquímicos del agua y del sustrato. b. Medición in situ del pH, conductividad y temperatura con equipo multiparámetro de campo. c. Medición de la compactación de un cojín de *Distichia muscoides* con ayuda de un penetrómetro (Fotos: O. Dangles).

Al mismo tiempo, para conocer las condiciones del sustrato donde habitan los cojines, se recolectan muestras de materia orgánica extraídas al cavar los pozos (excluyendo el material vivo). Con estas muestras se puede determinar la cantidad de humedad, de nutrientes NPK y el porcentaje de materia orgánica. El nivel de nutrientes permite interpretar la productividad de las plantas de los bofedales. Sin embargo, se debe tomar en cuenta que especialmente el nitrógeno y fósforo son más fáciles de detectar en muestras de sustrato que en muestras de agua (J. Chincheros, com. pers. 2013). Coronele *et al.* (2004) y Meneses (2012) encontraron valores por debajo del límite de detección en pozas de bofedales altoandinos. Entonces se sugiere tomar en cuenta los límites de detección de los equipos que medirán estos

parámetros; de lo contrario, estos no podrán determinarse con exactitud y las muestras obtenidas en campo no tendrán utilidad. Para estudios profundos sobre la dinámica del ciclaje de nutrientes, Bridgham *et al.* (1998) indican que la tasa de mineralización expresada por unidad de volumen de suelo o sustrato predice la disponibilidad de nutrientes en humedales de manera efectiva. La conductividad eléctrica (uS/cm) es sensible a los cambios de temperatura: para evitar sesgos en las mediciones, se recomienda aplicar un factor de corrección (FC):

$$FC = 0.0408 (25^{\circ}\text{C}-X) + 0.7944$$

, donde X es la temperatura de la medición de conductividad *in situ*.

Para calcular la conductividad estandarizada a 25°C se aplica la fórmula:

$$\text{conductividad estandarizada a } 25^{\circ}\text{C} = (\text{FC})(\text{CE})$$

, donde FC = factor de corrección y CE = conductividad eléctrica medida *in situ*.

Compactación

La compactación (kPa) indica cuan duro o laxo es un cojín, lo que puede ser 1) una adaptación a las condiciones adversas como alta velocidad del viento, frío o pisoteo por los herbívoros y/o 2) puede reflejar la capacidad que posee un cojín para albergar otras especies, con la hipótesis de que cojines más duros serán menos colonizados por otras plantas (e.g. Michalet *et al.* 2011). La compactación se puede medir con un compactómetro (Agratronix, Streetboro modelo OH 44241, USA) a través de cinco mediciones distribuidas uniformemente en cada cuadrante (Fig. 6c).

Contenido de agua en el sustrato

Los bofedales son ambientes semi-acuáticos, así que se espera que el contenido de agua dentro del sustrato orgánico pueda ser un factor determinante de la diversidad y productividad de la vegetación. La cantidad de agua dentro del sustrato recolectado (% humedad) se puede determinar al pesar cada muestra de sustrato obtenida en el campo (peso fresco) y posteriormente la misma muestra se seca en un horno hasta que pierda todo su contenido de agua, para obtener el peso seco. La fórmula para calcular el porcentaje de humedad es:

$$\% \text{ humedad} = [(P_h - P_s) P_s^{-1}] 100$$

, donde P_h es el peso del suelo húmedo (g) y P_s el peso del suelo seco (g).

Análisis de datos

El tema de ese artículo no se centra en presentar métodos estadísticos e índices de diversidad de plantas. Sin embargo, el protocolo es adecuado para 1) proveer indicios de diversidad α , β y γ y 2) desarrollar análisis multivariados, los cuales ayudaran a definir un patrón global de distribución de las plantas en relación con variables ambientales abióticas como bióticas.

En adecuación con el primer objetivo específico, cualquier índice de diversidad o de productividad de la vegetación (como el LDMC), se puede correlacionar con gradientes de área de bofedal o de altitud a través de regresiones. También se puede incluir estas variables dentro de análisis multivariados. En relación con el segundo objetivo (efecto del tipo de plantas en cojín sobre las comunidades vegetales), variables como pH, compactación del cojín, tasa de nutrientes pueden ser analizados a través análisis de varianza (ANOVA) y afines. Pero también puede utilizarse análisis de ordenación directa como el CCA, utilizando como única variable explicativa categórica el tipo de cojín para determinar efectos globales sobre la composición de las comunidades de plantas y sobre el conjunto de variables ambientales abióticas medidas. Para proveer un índice global del efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad vegetal, se propone calcular la distancia Euclidiana (Quinn & Keough 2002), que cuantifica cuan disimilares son dos cuadrantes según las variables ambientales medidas. Su fórmula es:

$$\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ji} - x_{ki})^2}$$

, donde X_{ji} es el valor de la variable ambiental i en el cuadrante j y X_{ki} es el valor de la variable ambiental i en el cuadrante k . De acuerdo al protocolo planteado se propone promediar las distancias Euclidianas entre pares de cuadrantes para tener una medida de heterogeneidad por bofedal. Este cálculo se

realizará rápidamente en el programa PAST (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Se introduce una matriz donde cada columna corresponde a cada parámetro ambiental medido y cada fila corresponde a cada cuadrante evaluado. La distancia Euclidiana puede tomar valores desde cero (para dos sitios exactamente similares) y no tiene límite superior entonces puede tomar valores muy grandes, se recomienda estandarizar las distancias obtenidas para tener valores entre 0 y 1, donde 1 es el máximo valor de heterogeneidad (Quenta 2013).

Conclusión y perspectivas

Ala luz de los primeros resultados obtenidos, se puede evaluar parcialmente la pertinencia de los métodos utilizados y proponer modificaciones para mejorar estudios futuros en el tema. En cuanto al número de cuadrantes por

bofedales para tener buena representatividad de la diversidad, realizamos un gráfico de acumulación de especies en relación con el número de cuadrantes (Fig. 7). Concluimos que se necesita un mínimo de ocho-diez cuadrantes para obtener una buena representatividad, dependiendo de la heterogeneidad ambiental. En cuanto a la estimación de la productividad, el SLA parece no reflejar las diferencias en la productividad y en la estructura foliar de las diferentes especies en cojín (Fig. 8). Esto puede deberse a las hojas cilíndricas características de la familia Juncaceae, especialmente *O. andina* tiene hojas fuertemente plegadas y dificultan la precisión de la determinación de su superficie. Al contrario, el LDMC mostró mejor las diferencias; así, *O. andina* es menos productiva pero más estrés tolerante que *D. muscoides*, apoyando cuantitativamente lo planteado por Ruthsatz (2012). También sugerimos realizar mediciones de LDMC en varias épocas del año

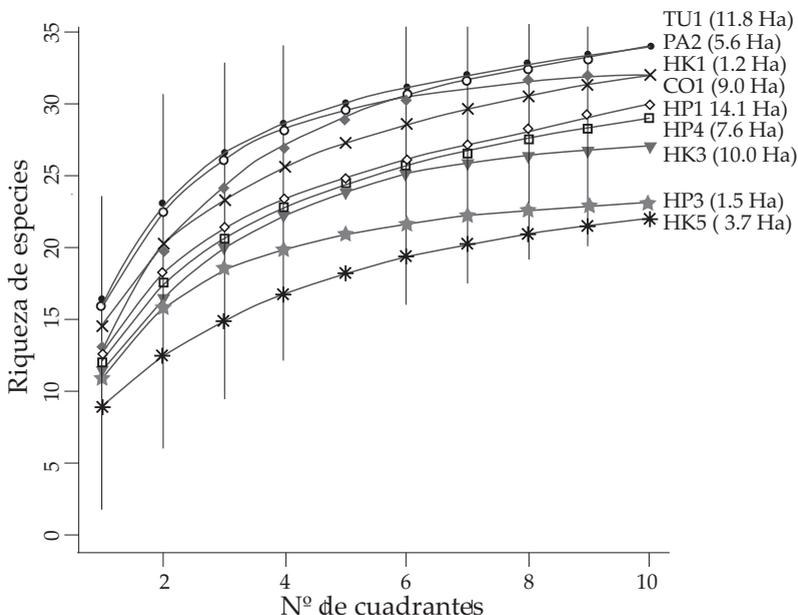


Figura 7. Curva de rarefacción en nueve bofedales de la Cordillera Real. La curva se elaboró con el método “exact” que estima la media de la riqueza de especies, con 1.000 permutaciones, en el paquete Vegan del programa R 2.1.

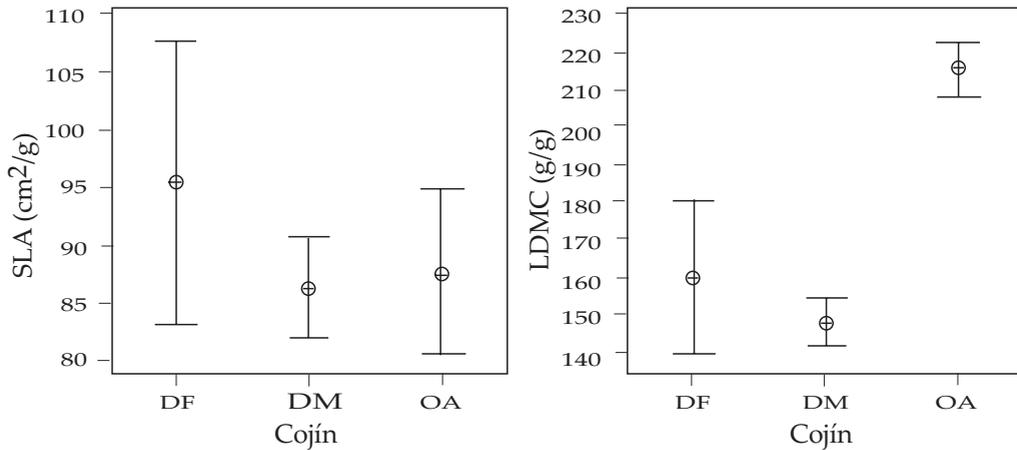


Figura 8. Área foliar específica (SLA) y contenido de materia foliar seca (LDMC) determinados en doscientos cuadrantes distribuidos en veinte bofedales de la Cordillera Real. Leyenda: DF = *Distichia filamentosa*, DM = *Distichia muscoides*, OA = *Oxychloe andina*. Las barras muestran el 95% de intervalo de confianza para la media.

para incrementar la relevancia de las relaciones observadas en la Fig. 8, bajo la hipótesis de que la productividad de las plantas en cojín puede ser variable a lo largo del año.

Agradecimientos

Agradecemos al Herbario Nacional de Bolivia por brindarnos sus instalaciones para el tratamiento de muestras en la secadora y a sus investigadores, J. Acho por su colaboración en el procesamiento de muestras de plantas y sustratos y a J. Chincheros por compartir su conocimiento de las relaciones entre nutrientes del suelo y plantas. Este estudio es parte del programa “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).

Referencias

- Anthelme, F., B. Buendia, C. Mazoyer & O. Dangles. 2012. Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 23: 62-72.
- Anthelme, F., L. A. Cavieres & O. Dangles. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5: 387. doi:10.3389/fpls.2014.00387.
- Aubert, S., F. Boucher, S. Lavergne, J. Renaud & P. Choler. 2014. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. *Alpine Botany* 124: 59-70.
- Baraer, M., B. Mark, J. Mckenzie, T. Condom, T. Bury, J. Huh, K., Portocarrero, C. Gómez & S. Rathay. 2012. Glacier recession and water resources in Peru, Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology* 58: 134-150.
- Beck, S., A. I. Domic, C. García, R. I. Meneses, K. Yager & S. Halloy. 2010. El Parque Nacional Sajama y sus plantas. Fundación

- PUMA & Conservación Internacional, La Paz. 250 p.
- Benavides, J.C., D. H. Vitt, & R. K. Wieder. 2013. The influence of climate change on recent peat accumulation patterns of *Distichia muscoides* cushion bogs in the high-elevation tropical Andes of Colombia. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 118 (4): 1627-1635.
- Bridgham, S., K. Updegraff y J. Pastor. 1998. Carbon, nitrogen and phosphorus mineralization in Northern wetlands. *Ecology* 79 (5): 1545-1561.
- Coronel, S., S. Declerck, M. Maldonado, F. Ollevier & L. Brendonck. 2004. Temporary shallow pools in high-Andes "bofedal" peatlands: a limnological characterization at different spatial scales. *Archives des Sciences* 57: 85-96.
- Cornelissen, J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. Steege, H. Morgan, M. van der Heijden, J. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Ellison, A. M., M. S. Bank, B. D. Clinton, E. A. Colburn, K. Elliott, C. R. Ford, D. R. Foster, B. D. Kloeppel, J. D. Knoepp, G. M. Lovett, J. Mohan, D. A. Orwig, N. L. Rodenhouse, W. V. Sobczak, K. A. Stinson, J. K. Stone, C. M. Swan, J. Thompson, B. Von Holle & J. R. Webster. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(9): 479-486.
- Garnier, E., P. Cordonnier, J. L. Guillermin & L. Sonié. 1997. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111(4): 490-498.
- Gould, B., B. León, A. M. Buffen & L. G. Thompson. 2010. Evidence of a high-Andean, mid-Holocene plant community: an ancient DNA analysis of glacially preserved remains. *American Journal of Botany* 97(9): 1579-1584.
- Grime, J. P. 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons, Hoboken. 456 p.
- Kent, M. & P. Coker 1992. Vegetation description and analysis. A practical approach. Wiley, Nueva York. 363 p.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Magurran, A. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford. 264 p.
- Meneses, R. I. 1997. Estudio de la vegetación en la zona minera de Milluni (Provincia Murillo, Departamento de La Paz). Tesis de licenciatura en biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 107 p.
- Meneses, R. I. 2012. Estado de arte de los bofedales en la Cordillera Real en el área que abarca la cuenca de Khara Khota hasta la cuenca de Choqueyapu. Informe Banco Interamericano de Desarrollo (BID), La Paz. 74 p.
- Michalet, R., S. Xiao, B. Touzard, D. S. Smith, L. A. Cavieres, R. M. Callaway & T. G. Whitham. 2011. Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecology Letters* 14(5): 433-443.
- MMAyA (Ministerio de Medio Ambiente y Agua). 2012. Libro rojo de la flora amenazada de Bolivia. Vol. I. Zona Andina. La Paz. 583 p.
- Ostria, C. 1987. Phytoécologie et Paleoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota (Cordillère Orientale, Bolivie). Tesis de doctorado, Universidad de Paris, Paris. 180 p.
- Quenta, E. 2013. Estructuración espacial de metacomunidades de cladóceras en los humedales altoandinos de la Cordillera Real. Tesis de maestría en ecología y conservación, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 42 p.

- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. First. Edition. Cambridge University Press, Cambridge. 537 p.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gomez, B. Caceres, J. L. Ceballos, R. Basantes, M. Vuille, J.-E. Sicart, C. Huggel, M. Scheel, Y. Lejeune, Y. Arnaud, M. Collet, T. Condom, G. Consoli, V. Favier, V. Jomelli, R. Galarraga, P. Ginot, L. Maisincho, J. Mendoza, M. Ménégoz, E. Ramirez, P. Ribstein, W. Suarez, M. Villacis & P. Wagnon. 2012. Review article of the current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *The Cryosphere Discussions* 6: 2477-2536.
- Ruthsatz, B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. *Phytoecologia* 42: 133-179.
- Sklenář, P. & P. M. Jørgensen. 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography* 26: 681-691.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Stohlgren, T. J. 2007. Measuring plant diversity: lessons from the field. Oxford University Press, Nueva York. 389 p.
- Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O. & J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3-9.

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 whit 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

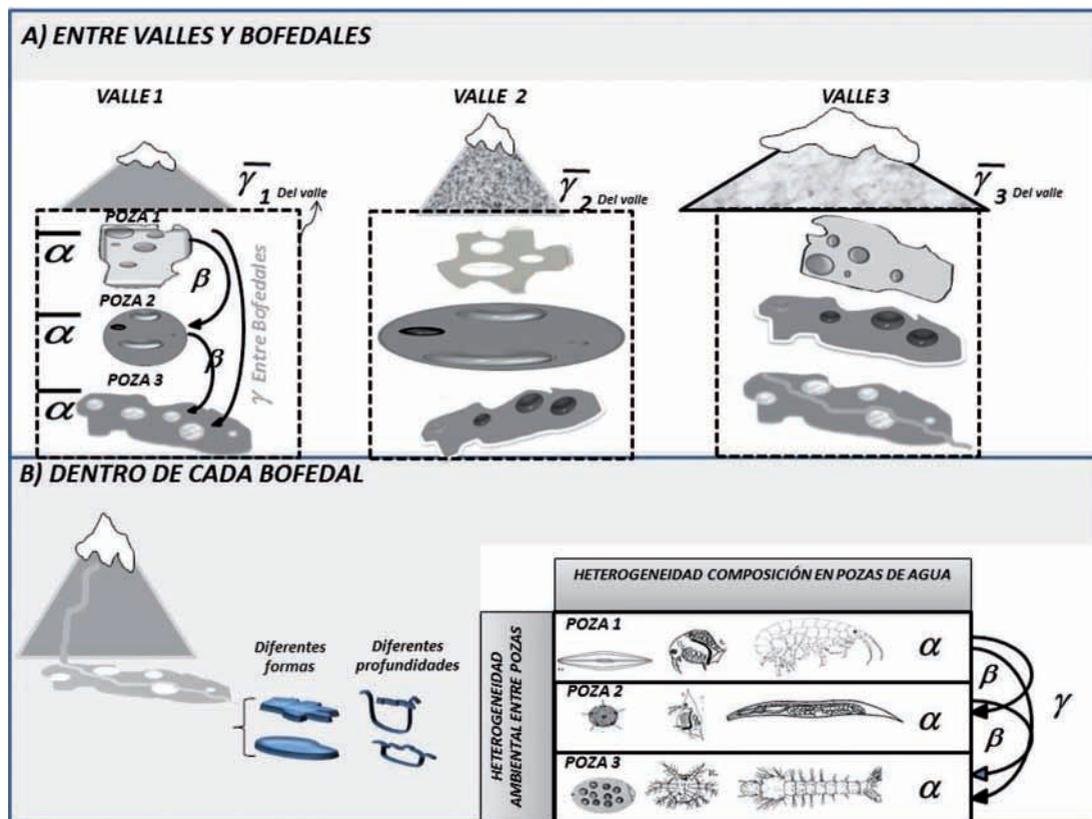


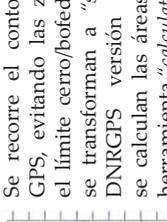
Figura 1. Esquema general del trabajo que se puede realizar en bofedales considerando diferentes escalas geográficas. a) Escala regional, se los comparó en base a la diversidad γ de cada uno. La diversidad β fue la media de recambio entre pozas por bofedal y b) a escala local, la diversidad α fue la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

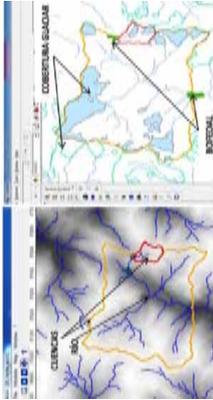
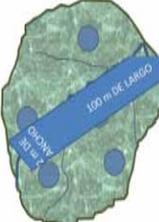
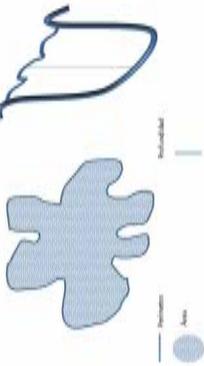
<p>Porcentaje de influencia glaciar</p>	<p>Provee cambios en la heterogeneidad de los bofedales, porque cada bofedal recibe diferente influencia glaciar y por ende diferente cantidad de sólidos suspendidos (Quenta 2013). Ejemplos de la delimitación de los ríos y las cuencas a partir del punto GPS de 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. 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>

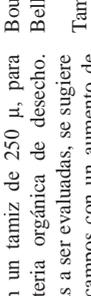
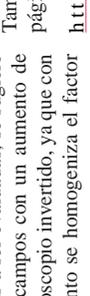
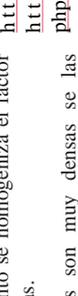
Colecta y evaluación de comunidades acuáticas

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 µm. 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 µm) 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 glacial, 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

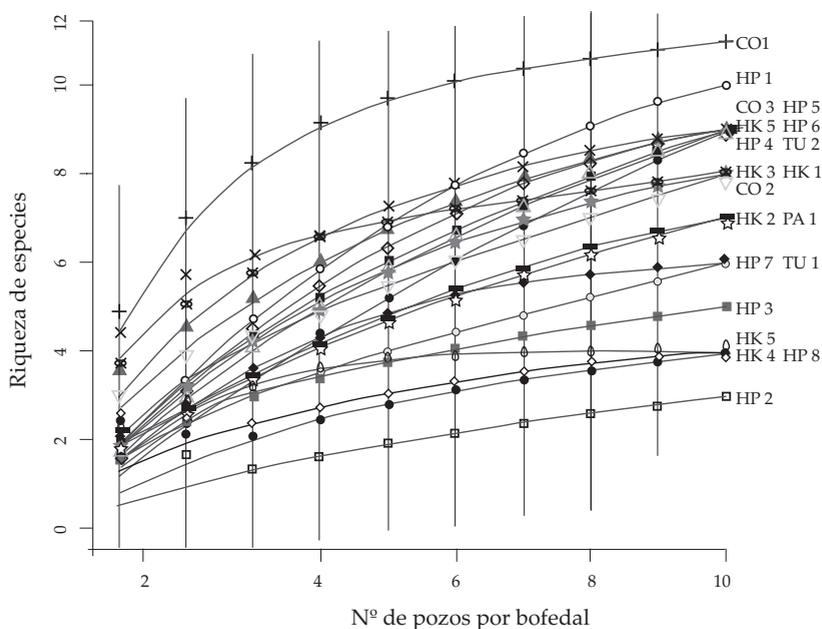


Figura 2. Curva de rarefacción de los veinte bofedales evaluados de la cordillera Real. La curva se elaboró con el método "exact" que estima la media de la riqueza de especies por cada uno, se empleó 1.000 permutaciones, en el paquete Vegan del programa R 2.1

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 glaciaria, 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 glaciario? 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 glaciaria). 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 Fondo Francés 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 Tuni-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 Tuni-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 zooplankton	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		

Monitoreo de las aves para detectar el cambio de la calidad ecosistémica en los bofedales altoandinos

Bird monitoring to detect changes in the ecosystem quality of high Andean wetlands

Kazuya Naoki^{1*}, Carlos Miguel Landivar² & M. Isabel Gómez³

¹Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, Correo Central, La Paz, Bolivia. *Autor de correspondencia: kazuya.naoki@gmail.com

²Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, Calle 27 Cota Cota, La Paz, Bolivia.

³Colección Boliviana de Fauna - Museo Nacional de Historia Natural, Calle 26 Cota Cota, La Paz, Bolivia

Resumen

Los bofedales altoandinos son considerados como uno de los ecosistemas más vulnerables bajo el cambio climático global que afecta a la dinámica hidrológica proveniente de los glaciares severamente reducidos. Este estudio propone un diseño para un programa del monitoreo de las comunidades de aves como indicadores de la salud de esos ecosistemas. El estudio fue realizado en 40 bofedales de cinco valles de la vertiente occidental de la Cordillera Real (Bolivia) entre 2013 y 2014. La avifauna fue cuantificada por el método de conteo de puntos con un radio de observación ilimitado, estableciendo sistemáticamente tres puntos de observación equidistantes en cada bofedal. La observación de aves fue realizada con la ayuda de un par de binoculares de 10X40 y un telescopio de 25X60. Se analizaron varios aspectos potencialmente importantes para establecer un adecuado programa de monitoreo: el número de bofedales, el número de visitas, el número de puntos de observación, la época de observación y la hora de observación. Según los análisis, se recomienda que el programa contenga por lo mínimo 15 bofedales, idealmente 25-30, y cada uno debe ser visitado por lo mínimo dos veces, idealmente 3-4 veces. Tres puntos de observación equidistantes permiten cubrir casi toda la superficie de bofedales hasta 25 ha y 30 minutos de observación en cada bofedal parece ser suficiente para registrar la mayoría de las aves. La mejor época de observación es la época de transición entre septiembre y noviembre, cuando la actividad de aves es alta y la condición climática es apta para contar con más horas de observación. La observación de aves se puede realizar desde las 7:00 hasta las 17:00 mientras no haya fuertes lluvias, nevadas o vientos.

Palabras clave: Aves, Bofedales altoandinos, Monitoreo, Salud ecosistémica.

Abstract

High Andean bogs are considered as one of the most vulnerable ecosystems under the effects of climate change, which affect the hydrological dynamics supplied from severely reduced glaciers. This study proposes a design for a monitoring program of bird communities as bioindicators of ecosystem health of Andean bogs. The study was conducted in 40 bogs found in five valleys on the western slope of the Cordillera Real (Bolivia) between 2013 and 2014. The avifauna was quantified by point count methods with unlimited observation distance at three observation points equidistantly established in each bog. The observation was carried out with 10X40 binoculars and

a 25X60 telescope. We analyzed several potentially important aspects to establish an appropriate monitoring program: the number of bogs, the number of visits, the number of observation points, the season and the time of observation. According to the analysis, we recommend that the program contains at least 15 bogs, ideally 25-30. Each bog should be visited at least twice, ideally 3-4 times. Three equidistant observation points can cover almost the entire surface of bogs up to 25 ha, and 30 minutes of observation in each bog per visit appears to be sufficient to record the most bird species. The best season for monitoring is between September and November, when bird activity is high, and the weather condition is apt to carry out more hours of observation. Bird observation can be conducted from 7:00 until 17:00 unless the weather conditions are unfavorable.

Key words: Andean bogs, Birds, Ecosystem health, Monitoring.

Introducción

El cambio climático global es una de las principales causas de la disminución de la biodiversidad en el siglo XXI (Groom *et al.* 2006). Varios efectos del cambio climático ya fueron documentados durante los últimos años. Entre ellos, la reducción de los glaciares en las montañas tropicales alrededor del mundo es excepcionalmente veloz (Francou *et al.* 2003, IPCC 2013). Como consecuencia de la reducción de los glaciares y el cambio en la dinámica hidrológica proveniente de los mismos, se considera que los bofedales altoandinos son uno de los ecosistemas más vulnerables ante el cambio climático global (Messerli *et al.* 1997, Anderson *et al.* 2011).

Los bofedales son formaciones vegetales caracterizadas por la presencia de las turberas formadas por los cojines de plantas de la familia *Juncaceae*, principalmente *Distichia muscoides*, *Oxychloe andina* y *Patosia clandestina*, y se encuentran en las zonas alpinas y subalpinas de los Andes centrales entre 3.200-5.000 m en el sur de Perú, Bolivia y norte de Chile y Argentina (Squeo *et al.* 2006). En el departamento de La Paz, al oeste de Bolivia, estos ecosistemas se encuentran a alturas mayores a los 4.100 m y sus comunidades vegetales están dominadas por *Distichia filamentosa*, *D. muscoides*, *Oxychloe andina*, *Phylloscirpus deserticola* y *Plantago tubulosa* (Navarro 2011). Se espera que algunas características serán afectadas por el cambio climático global. Por ejemplo, la relación entre

el área y la riqueza de especies es uno de los patrones ecológicos más conocidos y mejor establecidos (Losos & Ricklefs 2010). Los bofedales tienen extensiones muy variables, lo que parece explicar buena parte de la variación en su avifauna (Tellería *et al.* 2006).

Los bofedales son ecosistemas clave porque desempeñan un papel crítico en el mantenimiento de una diversidad particular de fauna que depende de ellos para encontrar su alimento y como sitios de reproducción, influyen en el microclima local, atemperando los rigores de la sequedad medioambiental, además, las comunidades locales que tienen ganado camélido, como alpacas y llamas dependen directamente de éstos ya que los utilizan para el pastoreo de sus rebaños, que son la base de su economía (Cardozo 2003, Squeo *et al.* 2006). Por estas razones, es importante establecer un programa de monitoreo a largo plazo acerca de su salud ecosistémica: las características fisicoquímicas del agua y del suelo, la composición de flora y fauna, la productividad para la ganadería y la producción de agua para las comunidades humanas (Dangles *et al.* en este número especial). Entre la fauna terrestre, las aves son uno de los grupos más aptos para dicho monitoreo porque son el grupo con mayor riqueza y abundancia entre los vertebrados. Además, las aves son en general fáciles de detectar e identificar y presentan alta sensibilidad a los cambios ambientales, lo cual las convierte en buenos modelos de estudio para entender cómo varía la biodiversidad en

el tiempo y espacio (Morrison 1986, Temple & Wiens 1989, Furness & Greenwood 1993, Carignan & Villard 2002).

El objetivo de este estudio es proponer un diseño de monitoreo de aves para evaluar posibles cambios de la calidad ecosistémica de los bofedales, especialmente la influencia de la extensión y la cobertura vegetal en la riqueza de especies y la composición de la comunidad de aves. Se utiliza como ejemplo los métodos desarrollados dentro del proyecto BIOTHAW en la Cordillera Real (Dangles *et al.* 2014). Para obtener los datos necesarios bajo el programa de monitoreo y al mismo tiempo se utilice eficientemente los recursos, se han evaluado varios aspectos del diseño: el esfuerzo de muestreo, el número de bofedales estudiados, y la hora del día y la época de año seleccionados para coleccionar datos de avifauna.

Área de estudio

El estudio se realizó en cinco valles de la vertiente occidental de la Cordillera Real (departamento de La Paz, Bolivia): Hichu Khota, Palcoco, Huayna Potosí, Tuni y Condoriri, entre octubre de 2013 y julio de 2014. La temperatura media anual de la zona es de $6.1 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, y la precipitación anual es de 667 ± 156 mm/año según los datos de los últimos 30 años (1984-2013) en la estación meteorológica del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI 2014) en Hichu Khota ($16^{\circ}10'36''\text{S} - 68^{\circ}22'52''\text{O}$, 4460 m). La época húmeda dura desde diciembre hasta marzo cuando llueve más de 90 mm/mes y la seca desde mayo hasta septiembre cuando llueve menos de 20 mm/mes. La temperatura media mensual es más alta durante la época húmeda y de transición llegando casi a 7°C y es menor durante la época seca (Fig. 1).

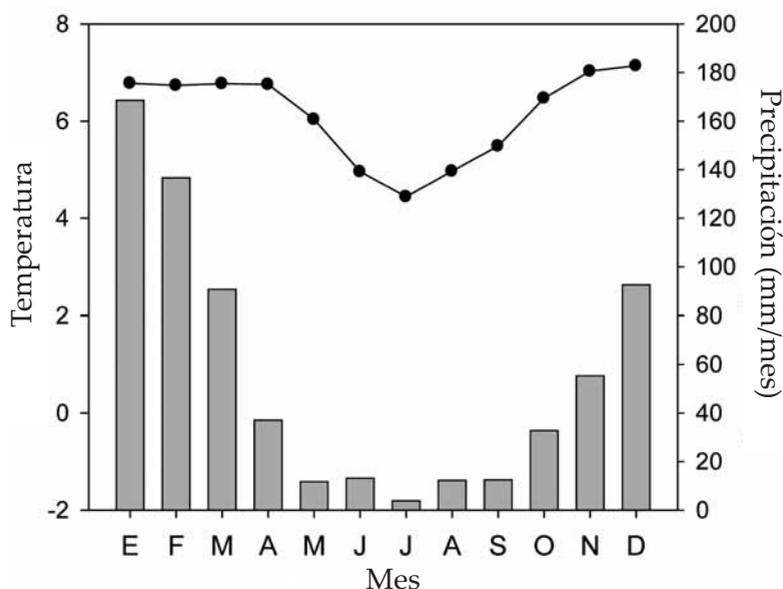


Figura 1. Temperatura media mensual y precipitación mensual de la estación meteorológica de Hichu Khota ($16^{\circ}10'36''\text{S} - 68^{\circ}22'52''\text{O}$, 4.460 m). Los valores son la media de los últimos 30 años (1984-2013). Los puntos corresponden a la precipitación y las barras a los valores de temperatura. Fuente: SENAMHI (2014).

Actualmente en la zona de estudio los bofedales son utilizados como sitio de pastoreo de llamas, alpacas, burros, vacas y caballos, especialmente durante la época seca, en la que hay una disminución del material vegetal disponible en la zona. En el sitio de estudio también se observó actividad turística, consistente en senderismo, andinismo y pesca deportiva organizada por los comunarios. Así mismo se observó actividad minera en tres de los cinco valles: Hichu Khota, Huayna Potosí y Tuni.

En estos valles se identificaron 127 bofedales entre 4.400-4.900 m mediante la evaluación de imágenes satelitales de Landsat. Entre éstos, se

seleccionaron entre 5-10 bofedales en cada valle, totalizando 40 para el estudio avifaunístico de la zona. Estos fueron elegidos considerando la heterogeneidad de hábitat, heterogeneidad de área (superficie), accesibilidad y una distancia lineal mínima de separación entre ellos de 500 m (Fig. 2). El límite de cada bofedal fue confirmado y reajustado en campo mediante tracking por el borde con un GPS e imágenes satelitales de Quickbird disponibles en Google Earth. El área varió entre 0.27-42.37 ha con la mediana de 2.37 ha. Se consideró que 500 m bastan para considerar a cada uno como unidad experimental independiente basándose en estimaciones de independencia para conteos

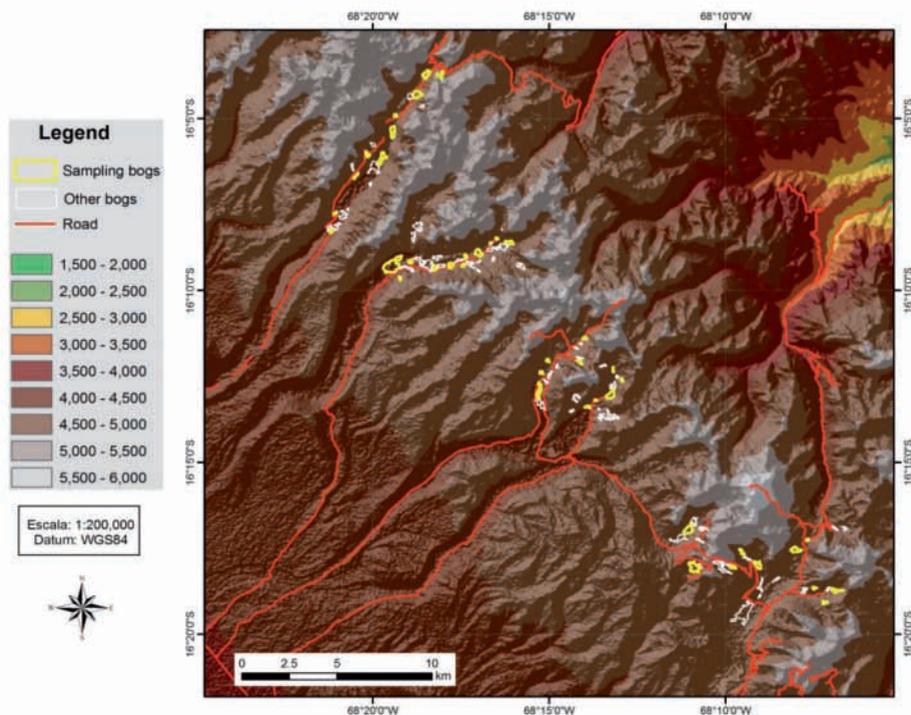


Figura 2. Ubicación de bofedales altoandinos en los cinco valles muestreados (desde izquierda: Hichu Khota, Palcoco, Condoriri, Tuni y Huayna Potosí) en la Cordillera Real. La línea blanca indica el borde de todos los bofedales entre 4.400-4.900 m. La línea amarilla indica los bofedales incluidos en este estudio.

por puntos (Ralph *et al.* 1993). Todos los sitios muestreados estuvieron fuera de la influencia de la actividad minera observada en la zona durante el estudio.

Métodos

La avifauna fue cuantificada por el método de conteo de puntos con un radio de observación ilimitado (Bibby *et al.* 2000). En cada bofedal, se estableció sistemáticamente tres puntos de observación equidistantes utilizando ArcGIS 9.3 (Fig. 3). Un observador permaneció 10 minutos en cada punto de observación; así, en cada visita la observación duró 30 minutos independientemente de su área, registrando todas las aves observadas dentro de los límites del bofedal con un par de binoculares de 10x40 y

un telescopio de 25x60. Los individuos contados en más de un punto de observación fueron anotados como repetidos y no se consideraron en el análisis. Se consideró que estos tres puntos de observación con radio ilimitado pueden cubrir toda la superficie de cada bofedal desde uno pequeño con menos de 1 hasta 25 ha. Todos los sitios fueron visitados por dos observadores cuatro veces durante la época de transición y la época húmeda (octubre - diciembre de 2013) y dos veces durante la época seca (mayo - julio de 2014). Las observaciones se llevaron a cabo entre las 07:00 y 17:00 horas, excepto en caso de fuertes lluvias, vientos, granizo o nevadas, en cuyo caso se detuvo las observaciones. El orden de visita a cada bofedal durante las repeticiones fue variado, de manera que en cada repetición, el fue visitado a una hora del día diferente. Así

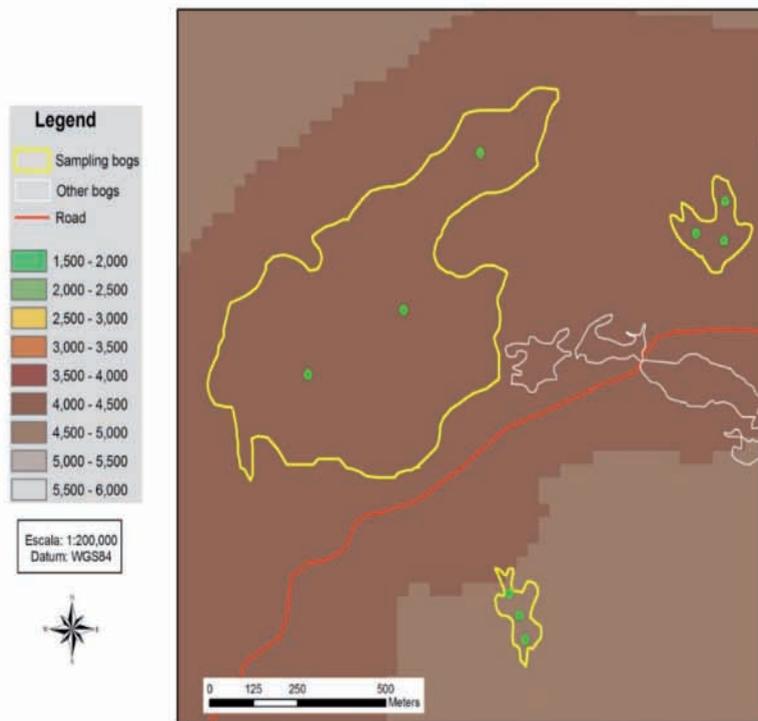


Figura 3. Puntos de observaciones para el conteo de aves (puntos verdes). Líneas amarillas: bordes de bofedales considerados en este estudio. Líneas blancas: bordes de otros bofedales. Línea anaranjada: el camino.

mismo se evitó que los mismos observadores visitaran el mismo bofedal. Esto se hizo para evitar posibles sesgos ocasionados por la hora del día o por el observador.

Análisis estadístico

Se elaboraron curvas de rarefacción (relación entre la riqueza específica de aves con el número de sitios muestreados) de cuatro bofedales que tenían áreas entre 1.3-24.0 ha para estimar el esfuerzo de muestreo necesario. También se calculó la riqueza de especies esperada por medio del estimador de Chao utilizando todas las visitas realizadas y se realizaron análisis de correlación de Spearman entre la riqueza de especies esperada y la observada con diferentes números de visitas. Para evaluar el número de bofedales que debe ser monitoreado, se realizaron análisis de regresión entre el área como la variable independiente y la riqueza de especies observada como la variable dependiente, cambiando el número de bofedales considerados en el análisis. La riqueza de especies fue calculada con dos, cuatro y seis visitas para evaluar la posible interacción entre el número de sitios y el número de visitas consideradas en el análisis.

Para evaluar la variación temporal y estacional de las observaciones avifaunísticas, se compararon la riqueza de especies y la abundancia de aves entre tres grupos de hora del día: mañana (7:30-10:00), medio día (10:00-13:00) y tarde (13:00-17:30); luego entre tres estaciones: transicional (octubre–noviembre 2013), húmeda (noviembre–diciembre 2013) y seca (mayo–julio 2014). Se aplicaron análisis de varianza (ANOVA), utilizando la hora o la estación como la variable independiente y los bofedales como bloques. En el análisis del efecto de la hora del día, se incluyeron 22 de los 40 bofedales, los cuales tenían por lo mínimo una visita en cada uno de los tres grupos de hora del día.

En varios estudios se encontró que hay un efecto del área del fragmento en la riqueza de especies y en la probabilidad de presencia de

ciertas especies de aves. Los métodos utilizados para evaluar el efecto de área han sido variables: algunos estudios utilizaron el método de muestreo proporcional, mayor esfuerzo de muestreo en las manchas de mayor área (e.g., Helzer & Jelinski 1999, Davis & Brittingham 2004, Tellería *et al.* 2006) y otros utilizaron el método de muestreo uniforme, el esfuerzo de muestreo igual en todas las manchas (Vickery *et al.* 1994, Shake *et al.* 2012). Para comparar ambos métodos de muestreo, uniforme y proporcional, se generaron dos juegos de datos: 1) la riqueza de especies calculada con el esfuerzo de muestreo uniforme y 2) la riqueza de especies calculada con el esfuerzo de muestreo proporcional al área. Para el segundo juego de datos, se recalculó la riqueza de especies de aves en cada bofedal utilizando solo los registros de un punto de observación para los más pequeños (menores a 3 ha), solo los registros de dos puntos de observación para los medianos (entre 3-10 ha) y los registros de los tres puntos de observación para los grandes (mayores a 10 ha). Se realizaron análisis de regresión lineal simple utilizando el área transformado logarítmicamente como la variable independiente y 1) la riqueza de especies de aves con el muestreo uniforme y 2) la riqueza de especies de aves recalculada con el muestreo proporcional, como las variables dependientes. Todos los análisis estadísticos fueron realizados por el software *R* ver. 3.1.1. (*R* Core Team 2014), y el cálculo de la riqueza de especies y la curva de rarefacción fueron realizados por el paquete *vegan* de *R* (Oksanen *et al.* 2013).

Validación de los métodos especificidades de los bofedales

Durante todo el periodo del estudio se realizaron 1.661 observaciones dentro de los bofedales, registrándose 2.858 individuos pertenecientes a 41 especies de aves (ver Anexo 1). El número de especies observado por bofedal varió entre 3-21 especies y el número promedio de individuos observado por visita varió entre 1.5-18.7 individuos.

Esfuerzo de muestreo para cada bofedal y el número de bofedales para monitorear

El método de conteo de puntos es uno de los métodos más utilizados para la cuantificación de las comunidades de aves y también en programas de monitoreo (Ralph *et al.* 1995). En general, se consideran suficientes entre 2-4 visitas de 5-15 minutos a cada punto de observación (Sutherland *et al.* 2004). Este estudio apoya esta conclusión, ya que se detectaron del ca. 65% de las aves de cada bofedal con dos visitas y ca. 80% con cuatro visitas, mientras que el porcentaje de detección no aumentó drásticamente después de cuatro visitas. Además, la relación entre el número

de especies observadas y el área de cada bofedal no varió significativamente entre dos, cuatro y seis visitas, ni aumentó el poder estadístico para detectar esta relación (curvas de rarefacción; Fig. 4). Un patrón similar fue encontrado en los estudios (e.g., Siegel *et al.* 2001). Nuestros resultados mostraron que se requiere monitorear por lo mínimo 15 bofedales e idealmente 25-30 para detectar el efecto del área en la riqueza de especies de aves. Para aumentar el poder estadístico, el número de bofedales monitoreados mostró un efecto más significativo que el número de visitas; por tanto, en el programa de monitoreo se recomienda aumentar el número de bofedales más que el número de visitas realizadas a cada uno (Smith *et al.* 1995).

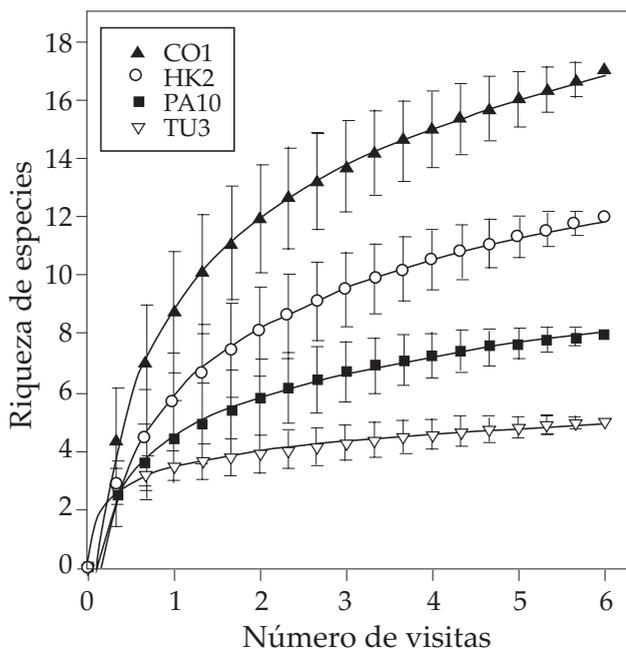


Figura 4. Curvas de rarefacción (6 visitas X 3 puntos de observación) de cuatro bofedales muestreados dentro el proyecto BIOTHAW: CO1 (12.5 ha), HK2 (1.3 ha), PA10 (5.7 ha) y TU3 (24.0 ha). Los números de especies esperados por el índice de Chao en cada bofedal fueron 17, 20, 8 y 5.5 respectivamente.

Variación temporal y estacional

La actividad de las aves tiene una fuerte variación en el transcurso del día: en general, los picos de actividad son alrededor del amanecer y la actividad baja unas horas después. En muchos estudios en las zonas templadas y en las tierras bajas de las zonas tropicales, se realizan o se recomienda que la cuantificación de aves sea solo durante unas horas de la mañana (e.g., Lynch 1995, Jimenez 2000, Shake *et al.* 2012). Sin embargo, en los bofedales estudiados no se observaron diferencias en la riqueza de especies ni en la abundancia de aves entre los tres grupos de hora: mañana (7:30-10:00), medio día (10:00-13:00) y tarde (13:00-17:30), ($F_{2,42} = 0.049$, $P = 0.95$ para la riqueza de especies, y $F_{2,42} = 0.096$, $P = 0.91$ para la abundancia de aves). No se observó un pico marcado de actividades de las aves temprano por la mañana como en las zonas templadas y en las tierras bajas de las zonas tropicales. Este patrón de actividad de aves permite realizar el monitoreo de aves durante todo el día en esta zona.

Por otra parte, se observó la reducción de la riqueza de especies durante la época seca y también la abundancia de algunas especies fáciles de detectar, como *Chloephaga melanoptera*. Es posible que toda o parte de la población de algunas especies bajen a menor elevación durante la época seca cuando la temperatura es menor (Fjeldsá & Krabbe 1990).

Esfuerzo de muestreo uniforme y esfuerzo de muestreo proporcional al área del bofedal

Nuestros datos muestran que en los bofedales el efecto del área en la riqueza de especies aumenta fuertemente en el método de muestreo proporcional ($P < 0.001$, $R^2 = 0.52$), lo cual incluye tanto procesos ecológicos como el artefacto de muestreo (Cam *et al.* 2002). Algunos autores recomiendan utilizar el método de muestreo uniforme para evitar la sobreestimación del efecto de área causado

por este artefacto de muestreo (Horn *et al.* 2000). En el caso de los bofedales, la relación es significativa ($P < 0.001$, $R^2 = 0.27$). Sin embargo, el método de muestreo uniforme es menos eficiente para muestrear las manchas con mayor área y tiende a subestimar la riqueza de especies en las manchas grandes (Schoereder *et al.* 2004, Nufio *et al.* 2009). El artefacto de muestreo puede ser separado desde los procesos ecológicos utilizando la probabilidad de detección (Schoereder *et al.* 2004). El método de conteo de puntos con un radio de observación ilimitado y el establecimiento del mismo número de puntos de observación equidistantes en cada bofedal, nos permite uniformizar el esfuerzo de muestreo, la duración de muestreo y al mismo tiempo, muestrear las aves en los bofedales de área muy variado, evitando los problemas asociados al método de muestreo proporcional.

Conclusiones

Se recomienda monitorear la avifauna de los bofedales altoandinos por el método de conteo de puntos con un radio de observación ilimitado con un par de binoculares y telescopios por lo mínimo en 15 bofedales e idealmente 25-30. Tres puntos de observación equidistantes en cada bofedal permiten tener datos representativas de casi toda la superficie hasta 25 ha y 10 minutos de observación en cada punto parece suficiente para registrar la mayoría de las aves alrededor del punto de observación. Cada bofedal debe ser visitado por lo mínimo dos veces, idealmente 3-4 en cada época de observación. La observación de aves se puede realizar desde las 7:00 hasta las 17:00 mientras no haya fuertes lluvias, vientos, granizo o nevadas, que dificultan la detección de aves. La mejor época de observación es la época de transición entre septiembre y noviembre, cuando la actividad de aves es alta justo antes de la reproducción y la condición climática es apta para cuantificar con mayor cantidad de horas de observación.

Agradecimientos

Agradecemos a L. Barbaro (INRA), F. Anthelme y O. Dangles del Institut de Recherche pour le Développement (IRD) por su ayuda en el diseño de investigación. Agradecemos también a un revisor quien nos ayudó a mejorar el manuscrito. La gente de las comunidades de Palcoco, Tuni, Condoriri, Hichu Khota y Huayna Potosí nos ayudó y facilitaron la toma de datos y el estadió en estos valles. Este estudio es parte del el programa “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).

Referencias

- Anderson, E. P., J. Marengo, R. Villalba, S. Halloy, B. Young, D. Cordero, F. Gast, E. Jaimes & D. Ruiz. 2011. Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. pp. 1-5. En: Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jorgensen & H. Tiessen (eds.) *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Baraer, M., B. G. Mark, J. M. Mckenzie, T. Condom & S. Rathay. 2012. Glacier recession and water resources in Peru’s Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology* 58: 134-150.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill & S. Mustoe. 2000. *Bird census techniques*. Academic Press, Londres. 257 p.
- Cam, E., J. D. Nichols, J. E. Hines, J. R. Sauer, R. Alpizar-Jara & C. H. Flather. 2002. Disentangling sampling and ecological explanations underlying species-area relationships. *Ecology* 83: 1118-1130.
- Cardozo, A. 2003. El bofedal y el desarrollo de los camélidos. pp. 1-11. En: Rocha, O. & C. Saez (eds.) *Uso Pastoril en Humedales Altoandinos*. Ramsar, Wildlife Conservation Society-Bolivia, La Paz.
- Carignan, V. & M.-A. Villard. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78: 45-61.
- Davis, S. K. & M. Brittingham. 2004. Area sensitivity in grassland passerines: effects of patch size, patch shape, and vegetation structure on bird abundance and occurrence in southern Saskatchewan. *Auk* 121: 1130-1145.
- Fjeldsà, J. & N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes*. Apollo Books, Svendborg. 876 p.
- Furness, R. W. & J. J. D. Greenwood (eds.). 1993. *Birds as monitors of environmental change*. Chapman & Hall, Londres. 356 p.
- Groom, M. J., G. K. Meffe & C. R. Carroll. 2006. *Principles of conservation biology*. 3ra Edic. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 793 p.
- Helzer, C. J. & D. E. Jelinski. 1999. The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9: 1448-1458.
- Horn, D. J., R. J. Fletcher, Jr. & R. R. Koford. 2000. Detecting area sensitivity: a comment on previous studies. *American Midland Naturalist* 144: 28-35.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2013. *Summary for Policymakers*. pp. 1-29. En: *Climate change 2013: the physical science basis*. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York.
- Jimenez, J. E. 2000. Effect of sample size, plot size, and counting time on estimates of avian diversity and abundance in a Chilean rainforest. *Journal of Field Ornithology* 71: 66-88.

- Losos, J. B. & R. E. Ricklefs (eds.). 2010. The theory of island biogeography revisited. Princeton University Press, Princeton y Oxford. 476 p.
- Lynch, J. F. 1995. Effects of point count duration, time-of-day, and aural stimuli on detectability of migratory and resident bird species in Quintana Roo, Mexico. pp. 1-6. En: Ralph, C. J., J. R. Sauer & S. Droege (eds.) *Monitoring Bird Populations by Point Counts*. U.S. Department of Agriculture, Albany.
- Messerli, B., M. Grosjean & M. Vuille. 1997. Water availability, protected areas, and natural resources in the Andean desert altiplano. *Mountain Research and Development* 17: 229-238.
- Morrison, M. L. 1986. Bird populations as indicators of environmental change. *Current Ornithology* 3: 429-451.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz. 713 p.
- Nufio, C. R., J. McClenahan & E. G. Thurston. 2009. Determining the effects of habitat fragment area on grasshopper species density and richness: a comparison of proportional and uniform sampling methods. *Insect Conservation and Diversity* 2: 295-304.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner. 2013. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gomez, B. Caceres, J. L. Ceballos, R. Basantes, M. Vuille, J.-E. Sicart, C. Huggel, M. Scheel, Y. Lejeune, Y. Arnaud, M. Collet, T. Condom, G. Consoli, V. Favier, V. Jomelli, R. Galarraga, P. Ginot, L. Maisincho, J. Mendoza, M. Ménégos, E. Ramirez, P. Ribstein, W. Suarez, M. Villacis & P. Wagnon. 2013. Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *Cryosphere* 7: 81-102.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin & D. F. DeSante (eds.). 1993. *Handbook of field methods for monitoring landbirds*. U.S. Department of Agriculture, Albany. 41 p.
- Ralph, C. J., J. R. Sauer & S. Droege (eds.). 1995. *Monitoring bird populations by point counts*. U.S. Department of Agriculture, Albany. 187 p.
- Schoereder, J. H., C. Galbiati, C. R. Ribas, T. G. Sobrinho, C. F. Sperber, O. DeSouza & C. Lopes-Andrade. 2004. Should we use proportional sampling for species-area studies? *Journal of Biogeography* 31: 1219-1226.
- Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI). 2014. *SisMet: la base de datos oficial del SENAMHI*. <http://www.senamhi.gob.bo/sismet/index.php>. Accedido el 15 de julio de 2014.
- Shake, C. S., C. E. Moorman, D. R. Jason & M. R. B. II. 2012. Influence of patch size and shape on occupancy by shrubland birds. *Condor* 114: 268-278.
- Siegel, R. B., D. F. Desante & M. Philip Nott. 2001. Using point counts to establish conservation priorities: how many visits are optimal? *Journal of Field Ornithology* 72: 228-235.
- Smith, W. P., D. J. Twedt, R. J. Cooper, D. A. Wiedenfeld, P. B. Hamel & R. P. Ford. 1995. Sample size and allocation of effort in point count sampling of birds in bottomland hardwood forests. pp. 7-17. En: Ralph, C. J., J. R. Sauer & S. Droege (eds.) *Monitoring Bird Populations by Point Counts*. U.S. Department of Agriculture, Albany.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. *Bofedales: high altitude*

- peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Sutherland, W. J., I. Newton & R. E. Green. 2004. *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press, Oxford. 386 p.
- Tellería, J. L., J. L. Venero & T. Santos. 2006. Conserving birdlife of Peruvian highland bogs: effects of patch-size and habitat quality on species richness and bird numbers. *Ardeola* 53: 271-283.
- Temple, S. A. & J. A. Wiens. 1989. Bird populations and environmental changes: can birds be bio-indicators. *American Birds* 43: 260-270.
- Vickery, P. D., M. L. Hunter & S. M. Melvin. 1994. Effects of habitat area on the distribution of grassland birds in Maine. *Conservation Biology* 8: 1087-1097.

El uso del método de puntos de intercepción para cuantificar los tipos de vegetación y hábitats abióticos en los bofedales altoandinos

Using line-intercept methods to quantify vegetation types and abiotic habitats in high Andean wetlands

Kazuya Naoki^{1*}, Rosa Isela Meneses², M. Isabel Gómez³ & Carlos Miguel Landivar⁴

¹Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, Correo Central, La Paz, Bolivia. *Autor para correspondencia: kazuya.naoki@gmail.com

²Herbario Nacional de Bolivia - Museo Nacional de Historia Natural, Calle 26 Cota Cota, La Paz, Bolivia

³Colección Boliviana de Fauna - Museo Nacional de Historia Natural, Calle 26 Cota Cota, La Paz, Bolivia

⁴Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés, Calle 27 Cota Cota, La Paz, Bolivia.

Resumen

Los bofedales son ecosistemas húmedos altoandinos de los Andes centrales con una importancia socioeconómica y ecológica crucial en la región. El objetivo de nuestro estudio es describir el método de puntos de intercepción para cuantificar la disponibilidad y la variabilidad de las asociaciones vegetales, así que la cobertura no vegetativa en los bofedales, datos útiles para categorizarlos. En el contexto de nuestro proyecto, tomado en cuenta como ejemplo, se aplicó el método en 40 bofedales ubicados en la Cordillera Real (Bolivia) donde se establecieron aleatoriamente 10–20 líneas de intercepción de 50 m en cada bofedal. En cada línea de intercepción se registró la cobertura a intervalos de 1 m y se registraron 22 categorías de coberturas reconocibles a simple vista. Discutimos la relevancia del método para realizar evaluaciones rápidas en diferentes estudios en bofedales. Al estar enfocado en tipos de vegetación en lugar de las especies vegetales, permite su aplicación por investigadores que no tienen un conocimiento taxonómico profundo de la flora local.

Palabras clave: Bofedal altoandino, Cobertura de vegetación, Tipos de vegetación.

Abstract

Bofedales are high Andean wetlands found in the central Andes, which provide crucial socio-economic and ecological resources in this region. The aim of our study is to describe the line-intercept methods to quantify the availability and variability of plant association and non-vegetative cover in high Andean bogs. Within the project BIOTHAW, taken as a methodological example, the method was applied in 40 bogs located in the Cordillera Real (Bolivia). In each bofedal, between 10 and 20 50-m intercept lines were randomly established. Along each intercept line, one of the 22 coverage types recognizable to the naked eye was recorded at 1-m interval. We discuss the relevance of this method for rapid assessments in different studies on highland bogs. Since the method focuses on simple vegetation types rather than on plant species, it can be used by researchers who do not have a deep taxonomic knowledge of the local flora.

Keywords: High Andean wetland, Vegetation cover, Vegetation types.

Introducción

Los bofedales corresponden a ecosistemas semi-acuáticos de la zona altoandina de los Andes centrales, que particularmente se encuentran en la puna (Ibisch & Mérida 2003, Squeo *et al.* 2006). Son importantes socioeconómicamente como fuente de alimento para el ganado camélido de la zona y ecológicamente mantienen el microclima y albergan a diferentes especies de vertebrados e invertebrados característicos de la zona, los cuales dependen de los bofedales para alimentarse, reproducirse y como fuente de agua (Stotz *et al.* 1996, Squeo *et al.* 2006, Dangles *et al.* 2014). El clasificarlos según su tipo de vegetación y los hábitats abióticos que albergan es un paso metodológico importante que permite de estimar fácilmente su diversidad, productividad y vulnerabilidad frente a los cambios ambientales.

Existen diferentes métodos que se pueden utilizar para cuantificar la composición vegetal de los bofedales. Con un enfoque botánico, es relevante utilizar un protocolo con cuadrantes de 1m² y identificar todas la plantas presentes (Meneses *et al.* en este número especial). Para estudiar las relaciones entre la vegetación y el pastoreo se puede monitorear especies palatables vs. no palatables y/o utilizar cajas de exclusión de herbívoros (García *et al.* en este número especial). Cuando el enfoque es sobre la productividad y capacidad de carga de animales, se puede sacar tepes de vegetación y medir después la materia seca en laboratorio (Cochi *et al.* en este número especial). Pero cuando se trata de identificar los principales hábitats—bióticos y abióticos—sin ser especialista de la vegetación local se requiere métodos sencillos, fácilmente aplicables. El método de puntos de intercepción es apto para muestrear la vegetación graminoide y arbustiva; y en muchos casos se utiliza para documentar la composición de la vegetación, determinando la cobertura de cada una de las formas de vida en los diferentes estratos (Bonham 1989, Mostacedo & Fredericksen 2000). Otro método

es el relevamiento fitosociológico de Braun-Blanquet, lo cual se utiliza para la clasificación de comunidades de plantas, realizando la estimación de cobertura y abundancia agrupada en siete clases en un área mínima (Ellenberg & Mueller-Dombois 1974), pero este método tiende a ser subjetivo y requiere experiencia y conocimiento de la vegetación del evaluador.

El objetivo de nuestro estudio es describir el método de puntos de intercepción para cuantificar la disponibilidad y la variabilidad de los tipos de vegetación y de los hábitats abióticos en los bofedales altoandinos. El método está enfocado en tipos de vegetación, lo cual permite su aplicación por investigadores que no tienen un conocimiento taxonómico profundo de la flora local. Una aplicación de los datos obtenidos puede ser la cuantificación de la disponibilidad de microhábitats para la fauna, en la evaluación rápida del grado de degradación de bofedales por ganadería, el monitoreo de la salud de bofedales bajo escenarios de cambio climático y el cambio hidrológico entre otros estudios.

Puntos de intersección en los bofedales

Inicialmente sugerimos estimar el tamaño muestral necesario para cuantificar la heterogeneidad de la cobertura (el número de líneas de intercepción en cada bofedal). En nuestro proyecto se escogieron cuatro bofedales de áreas variables (2.7-42.4 ha). En cada uno, se establecieron aleatoriamente entre 25 y 50 puntos de muestreo utilizando ArcGIS 9.3. En campo y desde cada punto, se trazó una línea de intercepción de 50 m con dirección al azar. A intervalos de 1 m y a lo largo de cada línea, se registró la cobertura de 22 categorías que parecían la más representativas de los bofedales de la Cordillera Real: a. cojín de *Distichia* spp., b. cojín de *Oxychloe andina*, c. cojín de *Phylloscirpus* spp., *Zameioscirpus* spp. y *Poa* spp., d. cojín de *Aciachne* sp., e. cojín de *Pycnophyllum* spp. y *Baccharis* spp., f. hierbas en roseta de *Plantago tubulosa* y otros, g. hierbas de *Lachemilla* spp., h. gramíneas menores a 20 cm de altura (*Deyeuxia*

spp. y *Festuca* spp.), i. gramíneas entre 20-50 cm de altura (*Deyeuxia* spp. y *Festuca* spp.), j. gramíneas mayores a 50 cm de altura (*Festuca* spp.), k. turba (cojín muerto), l. musgo y otras briofitas, m. suelo desnudo, n. barro, o. arena, p. roca, q. pantano (cuerpo de agua con profundidad menor a 20 cm), r. pantano con plantas acuáticas en la superficie del agua, s. quebrada (corriente de agua con profundidad

menor a 20 cm o menor a 1 m de ancho), t. ojo de agua (cuerpo de agua con profundidad mayor a 20 cm), u. laguna (cuerpo de agua con profundidad mayor a 20 cm y con un área mayor a 10 m²) y v. río (corriente de agua con una profundidad mayor a 20 cm y mayor a 1 m de ancho) (Tabla 1, Fig. 1). Estas categorías fueron definidas en visitas preliminares con la especialista de vegetación de los bofedales

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de los 22 tipos de hábitats definidos en los 40 bofedales altoandinos en la Cordillera Real, Bolivia. El total indica el porcentaje de cada cobertura en todos los 40 bofedales y el rango indica el porcentaje mínimo y máximo de cada cobertura encontrado en los 40.

Tipo	Categoría original (22)	Total (%)	Rango (%)
Cojines	Cojín de <i>Distichia</i>	5.8	0-39.4%
	Cojín de <i>Oxychloe</i>	18.5	0-48.4%
	Cojín de <i>Phylloscirpus</i>	15.0	0.7-38.6%
	Cojín de <i>Aciachne</i>	1.2	0-4.2%
	Cojín de <i>Pycnophyllum</i>	0.3	0-1.4%
Hierbas	Hierba en roseta (<i>Plantago</i>)	11.3	1.2-34.6%
	Hierba (<i>Lachemilla</i>)	2.2	0-13.4%
Gramíneas	Gramínea baja (<20 cm)	17.2	4.6-38.0%
	Gramínea media (20-50 cm)	2.5	0-13.6%
	Gramínea alta (>50 cm)	0.5	0-6.6%
Turba	Turba (Cojín muerto)	6.7	0.8-23.8%
Briofita	Musgo	3.0	0-10.2%
	Suelo desnudo	0.3	0-5.0%
Cobertura sin vegetación	Barro	1.1	0-4.2%
	Arena	1.0	0-4.0%
	Roca	0.9	0-7.6%
	Pantano	5.2	1.4-11.8%
Cuerpo de agua poco profundo	Pantano con plantas acuáticas	0.3	0-1.6%
	Quebrada	1.7	0-8.6%
Cuerpo de agua profundo	Ojo de Agua	2.5	0-21.2%
	Laguna	0.6	0-11.5%
	Río	2.1	0-3.4%

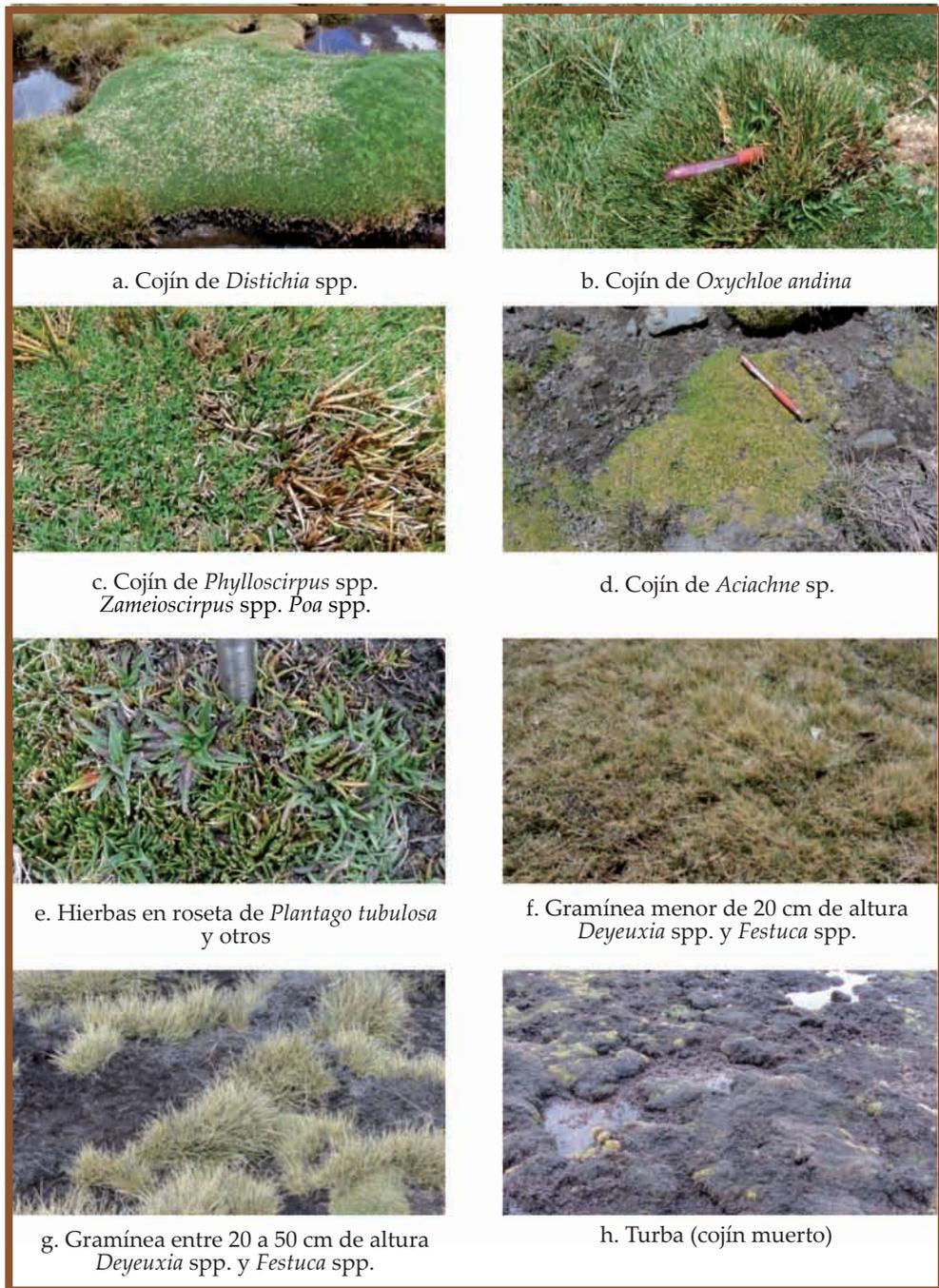


Figura 1. Ejemplos de algunos tipos de vegetación (hábitats bióticos) considerados en nuestro protocolo.

altoandinos (RIM) y son categorías que se pueden reconocer fácilmente a simple vista.

Estos datos preliminares se utilizaron para elaborar las curvas de esfuerzo de muestreo. Se calculó el índice de heterogeneidad de Simpson inverso, utilizando la muestra parcial desde una hasta todas las muestras en cada bofedal por medio del método de Jackknife. Se aleatorizó el orden de muestreo 1.000 veces para estimar la media y la desviación estándar del índice de heterogeneidad para cada tamaño muestral, utilizando el paquete *vegan* del software *R* 3.1.1 (script disponible por KN). Los índices de heterogeneidad alcanzaron el 95% del valor final cuando $N = 8$ para el bofedal HP3 (2.7 ha), $N = 11$ para los bofedales HP8 (5.1 ha) y HP2 (17.3 ha) y $N = 9$ para el bofedal PA1 (42.4 ha). Los coeficientes de variación (la desviación

estándar / la media * 100%) se redujeron al menos en un 10% cuando $N = 7$ para el bofedal HP3 y $N = 12$ para los otros tres (Fig. 2).

Posteriormente y para determinar la variación de la heterogeneidad de las coberturas, se evaluaron los 22 tipos de hábitat en 40 bofedales ubicados entre 4.400-4.900 m en cinco valles en la Cordillera de La Paz del departamento de La Paz, Bolivia (ver detalles en Naoki *et al.* 2014). Utilizando los resultados del tamaño muestral obtenidos anteriormente, se establecieron aleatoriamente 10 líneas de intercepción en los bofedales pequeños (menores a 5 ha) y 20 líneas de intercepción en los grandes (mayores a 5 ha). En los 40 bofedales se establecieron en total 540 líneas de intercepción y se evaluó la cobertura en 27.000 puntos de muestreo.

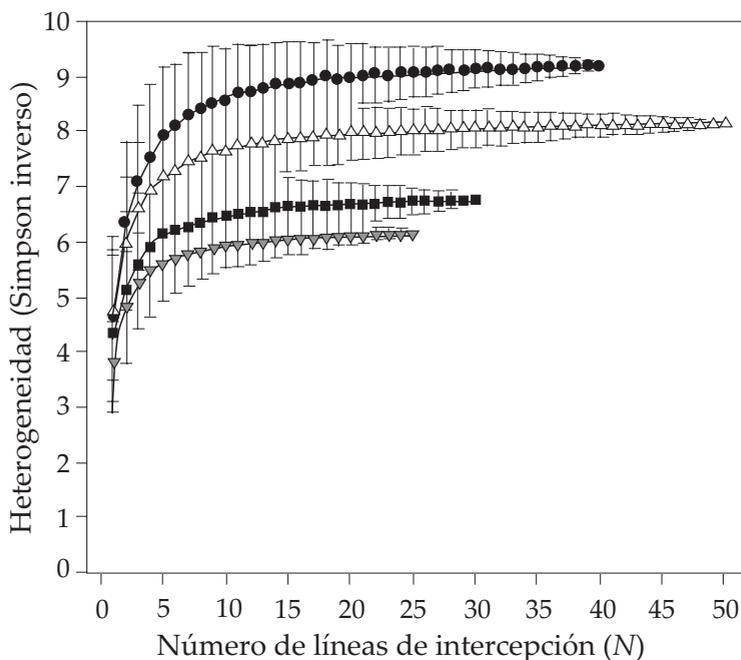


Figura 2. Curvas de esfuerzo de muestreo entre el número de líneas de intercepción (N) y el índice de heterogeneidad de Simpson inverso de cuatro bofedales altoandinos en la Cordillera

Real, Bolivia. El triángulo invertido blanco es el bofedal HP3 (2.7 ha), el círculo negro es el bofedal HP8 (5.1 ha), el triángulo blanco es el bofedal HP2 (17.3 ha) y el cuadrado negro es el bofedal PA1 (42.4 ha).

Los cinco tipos de cojines ocuparon el 41% de la superficie de los bofedales, seguidos por las gramíneas (*Deyeuxia* spp. y *Festuca* spp.) con 20%, las hierbas en roseta (*Plantago* spp., *Lachemilla* spp. y otros) con 14% y seis tipos de cuerpos de agua con 12% (Tabla 1). La heterogeneidad del hábitat de los bofedales no está relacionada con el área que ocupan (Fig. 3; $b_1 = 0.0084 \pm 0.0329$, $R^2 = 0.0017$, $F_{1,38} = 0.065$, $P = 0.801$); el resultado contrario a lo planteado por Williams (1964), quien sugirió que un área extensa puede albergar mayor cantidad de especies porque alberga mayor cantidad de hábitats (heterogeneidad). Se observaron diferencias en las medias de heterogeneidad entre los cinco valles ($F_{4,35} = 3.39$, $P = 0.019$), aunque la separación no fue evidente (Fig. 3).

Validación del método y perspectivas

Para realizar evaluaciones rápidas en áreas con vegetación herbácea y en áreas con

vegetación dispersa el método de líneas con puntos de intercepción resulta fácil de aplicar (Canfield 1941, Kent & Coker 1992, Anderson *et al.* 2011, Halloy *et al.* 2011). Además, cada investigador puede realizar adaptaciones a la metodología de acuerdo al tipo de vegetación. Por ejemplo, Halloy *et al.* (2011) combinaron el muestreo clásico con áreas flexibles aplicable a pastizales, arbustales y humedales. En este caso, para cuantificar la cobertura en bofedales, se aplicaron categorías fisionómico estructurales, como formas de crecimiento (cojines, hierbas, gramíneas) y otras como cuerpos de agua, áreas abiertas y turba. En cada forma de crecimiento se seleccionó la especie dominante para denominar el punto de intercepción excepto en gramíneas donde se agruparon todas las especies tomando en cuenta solo el criterio de altura.

El hecho de no tomar en cuenta categorías florísticas de manera estricta contribuye a que un investigador no especializado en botánica

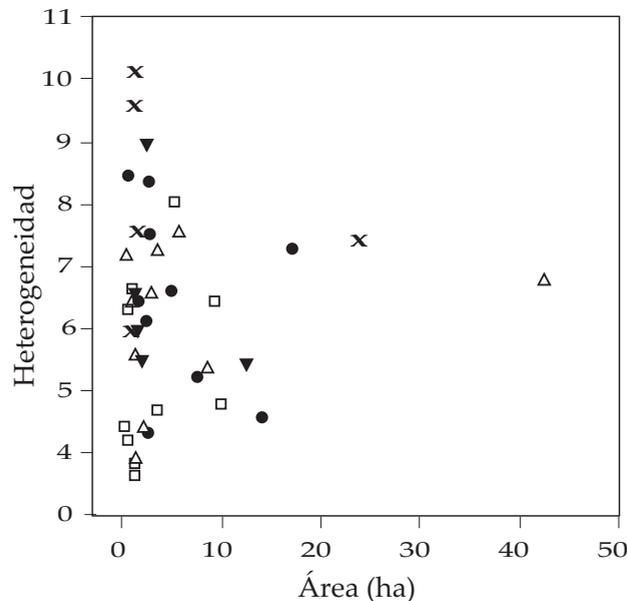


Figura 3. Relación entre la heterogeneidad del hábitat y el área de 40 bofedales altoandinos en cinco valles de la Cordillera de La Paz, Bolivia. Los símbolos indican diferentes valles: el círculo negro: Huayna Potosí, el cuadrado blanco: Hichu Khota, el triángulo inverso negro: Condoriri, el triángulo blanco: Palcoco, la equis: Tuni.

pueda cuantificar los microhábitats disponibles y aplicarlo en los estudios que esté realizando. Además, en el caso específico de los bofedales altoandinos se obtiene de manera global una idea del grado de intervención, de acuerdo a la dominancia de las formas de crecimiento y la disponibilidad de agua.

Agradecimientos

Agradecemos a F. Anthelme y O. Dangles (IRD) por su apoyo constante durante el estudio y a M. Yapu y N. Ohara por su ayuda en la toma de datos en el campo. Agradecemos también a los revisores quienes nos ayudaron a mejorar el manuscrito. No habría sido posible realizar este estudio sin el apoyo de la gente de las comunidades de Palcoco, Tuni y Condoriri. Este estudio es parte del programa "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).

Referencias

- Anderson, E. P., J. Marengo, R. Villalba, S. Halloy, B. Young, D. Cordero, F. Gast, E. Jaimes & D. Ruiz. 2011. Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. pp. 1-5. En: Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jorgensen & H. Tiessen (eds.) Climate change and biodiversity in the tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Sao José dos Campos. 348 p.
- Bonham, C. D. 1989. Measurements for terrestrial vegetation. Wiley-Interscience, Nueva York. 352 p.
- Canfield, R. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39: 388-394.
- Ellenberg, D. & D. Mueller-Dombois. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York. 547 p.
- Halloy, S., M. Ibáñez & K. Yager. 2011. Puntos y áreas flexibles (PAF) para inventarios rápidos del estado de biodiversidad. *Ecología en Bolivia* 46: 46-56.
- Ibisch, P. L. & G. Mérida (eds.). 2003. Biodiversidad: la riqueza de Bolivia: estado de conocimiento y conservación. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza, Santa Cruz. 638 p.
- Kent, M. & P. Coker. 1992. Vegetation description and analysis: a practical approach. John Wiley & Sons Ltd, Ontario. 363 p.
- Mostacedo, B. & T. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS), Santa Cruz. 87 p.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker, III & D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 478 p.
- Williams, C. B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative ecology. Academic Press, Londres. 324 p.

Métodos para evaluar el efecto del pastoreo sobre las comunidades vegetales de bofedales

Methods to evaluate the effects of domestic herbivores on the vegetation communities of bofedales

Mary Carolina Garcia^{1,2*}, Rosa Isela Meneses³, Kazuya Naoki⁴ & Fabien Anthelme^{2*}

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

²UMR AMAP, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Boulevard de la Lironde, TA A-51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, Francia.

³Museo Nacional de Historia Natural, Herbario Nacional de Bolivia, Calle 26, Cota Cota, La Paz, Bolivia.

⁴Instituto de Ecología, Universidad Mayor San Andrés, Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia.

*Autores para correspondencia: garcia_mc@yahoo.com; fabien.anthelme@ird.fr

Resumen

Los bofedales son ecosistemas semi-acuáticos de la zona altoandina dominados por plantas en forma de cojín. Han sido y son usados para el pastoreo desde hace varias generaciones. Los herbívoros son conocidos por afectar la composición y riqueza de las especies en una comunidad vegetal. En bofedales el pastoreo, además de tener un efecto directo sobre la estructura de la comunidad, podría tener un efecto indirecto a través de cambios en las interacciones entre las especies dominantes (plantas en cojín) y sus especies acompañantes. En la Cordillera Real de Bolivia, los bofedales están formados principalmente por las plantas en cojín *Distichia muscoides* y *Oxychloe andina*. Nuestro objetivo es proveer una lista de protocolos que permitirán identificar el impacto directo e indirecto de la herbivoría, a través de la modificación de los cojines expuestos al pastoreo y sobre la productividad y la biodiversidad de los bofedales. Discutimos métodos a nivel comunitario y poblacional, utilizando al mismo tiempo protocolos observacionales y experimentales. En particular explicamos en detalle un método experimental para excluir los herbívoros con cajas de exclusión en metal. Proponemos índices de rendimiento fisiológicos y morfológicos para seguir variaciones en las plantas en cojín.

Palabras clave: *Distichia muscoides*, Interacciones planta-planta, *Oxychloe andina*, Plantas en cojín, Trasplantes.

Abstract

Bofedales are azonal, high-Andean wetlands dominated by cushion-forming vascular plants. Among other ecosystem services, they provide a crucial resource in nutrients for domestic herbivores, for centuries. Herbivores are generally known to affect both the composition and the species richness of plant communities. In bofedales, beyond this direct effect, herbivores are also expected to impact severely plant communities across changes in the direction and intensity of plant-plant interactions between the dominant, cushion species (Juncaceae) and their associated species. In the Cordillera Real of Bolivia, bofedales are dominated by two cushion species: *Distichia muscoides* and *Oxychloe andina*. Our objective is to provide a panel of easy-to-use methods designed

to evaluate precisely the direct and indirect (through changes in plant-plant interactions) impacts of domestic herbivores on the organization and the dynamics of bofedales' plant communities. We present methods both at community and population levels, discussing the observational vs. the experimental approaches. We describe in details the use of exclusion fences in order to experimentally remove the effects of herbivores *in situ* and we propose pertinent physiological and morphological indices so as to estimate the health of plant communities.

Palabras clave: Cushion plants, *Distichia muscoides*, *Oxychloe andina*, Plant-plant interactions, Transplant.

Introducción

Los bofedales son ecosistemas semi-acuáticos presentes en ambientes alpinos y subalpinos *sensu* Körner (2003), principalmente en los Andes tropicales. Están formados por comunidades de plantas dependientes de agua y suelos húmicos con elevada materia orgánica (Squeo *et al.* 2006, Beck *et al.* 2010). Estos se caracterizan por presentar una mayor riqueza de plantas y cobertura que sus alrededores. Además cumplen un importante rol ecológico y económico al proveer alimento y recurso para las comunidades indígenas a través del pastoreo (Villagrán & Castro 1997) con su capacidad de retención de agua y con su almacenamiento de carbono (Segnini *et al.* 2010, Ruthsatz 2012, Dangles *et al.* en este número especial).

Las comunidades vegetales de los bofedales están conformadas principalmente por plantas en cojín (cojines) de la familia Juncaceae y Cyperaceae. Algunas especies representativas son *Oxychloe andina*, *Distichia muscoides*, *Zameioscirpus muticus*, *Phylloscirpus deserticola*, *Plantago tubulosa*, *Oreobolus obtusangulus* y *Patosia clandestina*, que difieren en abundancia y presencia según su área de distribución a lo largo de los Andes (Troll 1960, Squeo *et al.* 2006, Beck *et al.* 2010, Ruthsatz 2012). Debido a su función crucial en la estructura de los bofedales, esas especies pueden ser consideradas como especies fundadoras (*foundation species*; Ellison *et al.* 2005). Por consiguiente, se espera que tengan efectos positivos importantes sobre las otras especies de plantas de los bofedales (facilitación entre plantas; Callaway 2007, Brooker *et al.* 2008).

En los ecosistemas altoandinos y en particular los bofedales, el pastoreo de camélidos ha estado y está presente por más de 9.000 años (Browman 1984), siendo parte de la dinámica de la vegetación. La presencia de los herbívoros modifica la diversidad y composición de plantas (Cesa & Paruelo 2011) y también la heterogeneidad de la vegetación dominante, alterando los procesos de colonización de especies (Adler *et al.* 2001). Además los herbívoros afectan las interacciones entre especies (Catorci *et al.* 2013) y en consecuencia afectan la estructura y funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, el efecto de los herbívoros puede diferir según las condiciones del sitio e intensidad de pastoreo (Olf & Ritchie 1998). Por ejemplo, en sitios méxicos (bofedales) moderadamente pastoreados por camélidos incrementa la diversidad vegetal a corto tiempo a diferencia de sitios secos (Buttolph & Coppock 2004).

Con la disminución de la herbivoría, se espera un incremento de la abundancia de los cojines dominantes de los bofedales, como también el resto de otras plantas que crece entre las hojas y ramas de estos (Ostria 1987). Los cojines favorecen el crecimiento de plantas sobre ellos, pero éstos a su vez difieren en composición y abundancia según el tipo de cojín (Ruthsatz 2012). Tenemos la hipótesis que el pastoreo, además de alterar la composición y estructura de las comunidades, podría tener un efecto especie-específico según el tipo de cojín dominante del bofedal (en inglés: *species-specific effects*, Callaway 2007). El comprobar esta hipótesis es un reto relativamente complejo, que requiere un método de investigación

robusto y adecuado, tomando en cuenta el papel desempeñado por las interacciones entre plantas.

Los métodos para examinar interacciones entre plantas son relativamente numerosos y variados (ver Callaway 2007). Básicamente, se pueden dividir en dos categorías: métodos observacionales (en inglés: *spatial pattern analysis*, como López *et al.* 2007, Anthelme *et al.* 2012, Cavieres *et al.* 2014) y métodos experimentales, a través de la manipulación de los factores abióticos y bióticos, como herbívoros (Anthelme *et al.* 2014), temperatura (Cavieres & Sierra-Almeida 2012), humedad (Liancourt *et al.* 2005) y/o presencia de plantas vecinas (Schöb *et al.* 2014). Cada método tiene una contribución relevante y su complementariedad es útil para explicar patrones de asociaciones espaciales entre plantas (Schöb *et al.* 2012). El método observacional es particularmente interesante para trabajar a nivel de las comunidades vegetales enteras, sin enfocar específicamente sobre un par de plantas. El estudio es generalmente relevante cuando es realizado a lo largo de gradientes ambientales, dado que se puede examinar variaciones en interacciones entre plantas en diferentes condiciones ambientales (Anthelme & Dangles 2012). Contrariamente, cuando se trata de examinar a detalle una interacción entre pocas especies, manipular *in situ* el ambiente permite de proveer datos precisos sobre su fisiología y otros directamente utilizables para el manejo del ecosistema. Sin embargo, este método todavía está poco desarrollado en los ambientes alpinos de los Andes (Anthelme & Dangles 2012).

Más allá de proponer métodos para examinar los efectos del cambio climático sobre el área, el funcionamiento y la dinámica de los bofedales (este número especial; Gonzales *et al.*, Meneses *et al.*, Naoki *et al.*), el enfoque de este artículo es de examinar los efectos de los herbívoros domésticos con el fin de tener una interpretación sintética del efecto del ser humano sobre los bofedales. El obtener gradientes de intensidad de herbivoría sin

manipulación del ambiente es difícil por la complejidad de historia de una parcela. En consecuencia, sugerimos usar un método experimental *in situ* excluyendo herbívoros (Smit *et al.* 2007, Anthelme & Michalet 2009, Graff & Aguiar 2011) para examinar su efecto sobre las comunidades vegetales. Discutimos un protocolo experimental *in situ* hecho para evaluar el efecto del pastoreo sobre las comunidades vegetales de los bofedales (diversidad vegetal, productividad y reproducción), a través de cambios en la dirección y la intensidad en las interacciones entre dos especies clave. Nuestro protocolo en la Cordillera Real (Bolivia) está diseñado para cumplir los siguientes objetivos específicos: 1) evaluar el efecto directo del pastoreo sobre la comunidad vegetal (cobertura, abundancia, diversidad, productividad, reproducción y sobrevivencia); 2) analizar el papel del tipo de cojín sobre la relación entre pastoreo y comunidad vegetal (riqueza, abundancia, composición, diversidad β , sobrevivencia y establecimiento); y 3) determinar la relevancia de la morfología (altura, compactación), cobertura y temperatura foliar de los cojines sobre la comunidad vegetal, con y sin pastoreo.

Métodos

Selección de bofedales y duración del estudio

La selección de sitios debe considerar una misma exposición, composición vegetal, elevación y grado de pastoreo para disminuir posibles co-variables que afecten la respuesta. Generalmente en la alta montaña la vegetación tiene un lento de crecimiento (Körner *et al.* 2003), efectos y/o cambios en su composición, estructura de la comunidad vegetal y/o, la magnitud de la interacción dependerá del tiempo de evaluación y el tipo de datos tomados. Por tanto, se sugiere considerar mediciones a corto, mediano (dos años) y largo plazo (> 5 años). Igualmente, dependiendo el contexto del

lugar, es importante acuerdos previos con las comunidades indígenas del área para lograr la sostenibilidad de las evaluaciones en el tiempo.

En la Cordillera Real de Bolivia hay numerosos valles con bofedales de fácil acceso desde la parte occidental (para más detalles ver Meneses *et al.*, Zeballos *et al.* en este número especial). Nosotros hemos elegido el Valle Palcoco, donde los bofedales están dominados por cojines de *O. andina* y *D. muscoides* (Juncaceae). Nuestro interés es que en este valle el manejo de los bofedales es principalmente a nivel familiar (Hoffmann *et al.* en este número especial), así que es más fácil obtener un acuerdo para ubicar nuestro material experimental. No incluimos sitios a elevaciones menores de 4.400 m porque generalmente son muy disturbados y disminuye la cobertura de cojines de Juncaceae, siendo remplazados por “vegas” dominadas por Poaceae (Ostria 1987).

Cajas de exclusiones y controles

La cantidad de repeticiones depende del tiempo y esfuerzo disponible para el estudio. En nuestro caso, hemos seleccionado un total de 80 cojines (40 de *D. muscoides* y 40 de *O. andina*), que distribuimos en tres bofedales para tener una mayor representatividad de las variaciones ambientales: Willacota (28 individuos), Challapampa (24) y Laguna (28; Fig. 1; tabla 1). Agrupando cojines de una misma especie en parejas espacialmente adyacentes, permite comparar el efecto de los herbívoros: se puede equipar el primer cojín con una caja de exclusión (tratamiento “sin herbivoría”) mientras que el segundo carece de protección (tratamiento “control”; Fig. 2). Cada cojín está ubicado dentro de un cuadrante con área de 1 m² con una cobertura de cojín entre 30-100% y de preferencia sin contener la presencia de otro cojín (Fig. 3). Sugerimos armar cajas de exclusión de metal de 1.5 x 1.5 m y de 80 cm de alto, forradas con malla en la parte superior y alambre tejido en las partes laterales para evitar el ingreso de herbívoros (Fig. 2). Los 0.5 m

excedentes en cada lado de la caja de exclusión consideran el efecto de borde y posible ramoneo de animales. Cada cuadrante tiene numeración en las esquinas dispuestas en sentido del reloj, empezando con la estaca “1” en dirección norte.

Diversidad y composición vegetal

Se sugiere la evaluación de la diversidad α y β (ver detalles en Chao *et al.* 2012) para tener una visión representativa de la diversidad en presencia/ausencia de herbívoros y en presencia de cojines de *O. andina* y/o *D. muscoides*. Para realizar estas evaluaciones, registramos en cada cuadrante el porcentaje de cobertura del suelo desnudo, el total de especies y la cobertura vegetal relativa de cada especie que supera el 1% sobre la cojín (estimación visual y en posición vertical, con ayuda de una cuadrilla con subcuadrantes de 10 x 10 cm; Fig. 3a).

Estimación de la productividad

La tasa de crecimiento relativo es el incremento en biomasa por unidad de biomasa y tiempo (Villar *et al.* 2008). En las plantas, los cambios en su tasa de crecimiento están determinados por diferentes factores fisiológicos y ecológicos. La herbivoría y las interacciones entre especies pueden modificar el estado fisiológico de las plantas de bofedales, modificando la producción de biomasa de la comunidad directamente o a través de cambios de productividad de los cojines dominantes (ver Meneses *et al.* en este número especial). Existen algunas aproximaciones estrechamente relacionadas con la tasa de crecimiento y tasa fotosintética como el área específica foliar (SLA, *specific leaf area* en inglés) y el contenido de materia seca foliar (LDMC, *leaf dry matter content* en inglés) (Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004, Villar *et al.* 2008). El SLA corresponde a la relación del área foliar y peso de la hoja (m²kg⁻¹) (Villar *et al.* 2008). El LDMC corresponde a la masa seca foliar en estufa (mg) dividido por la masa fresca saturada de

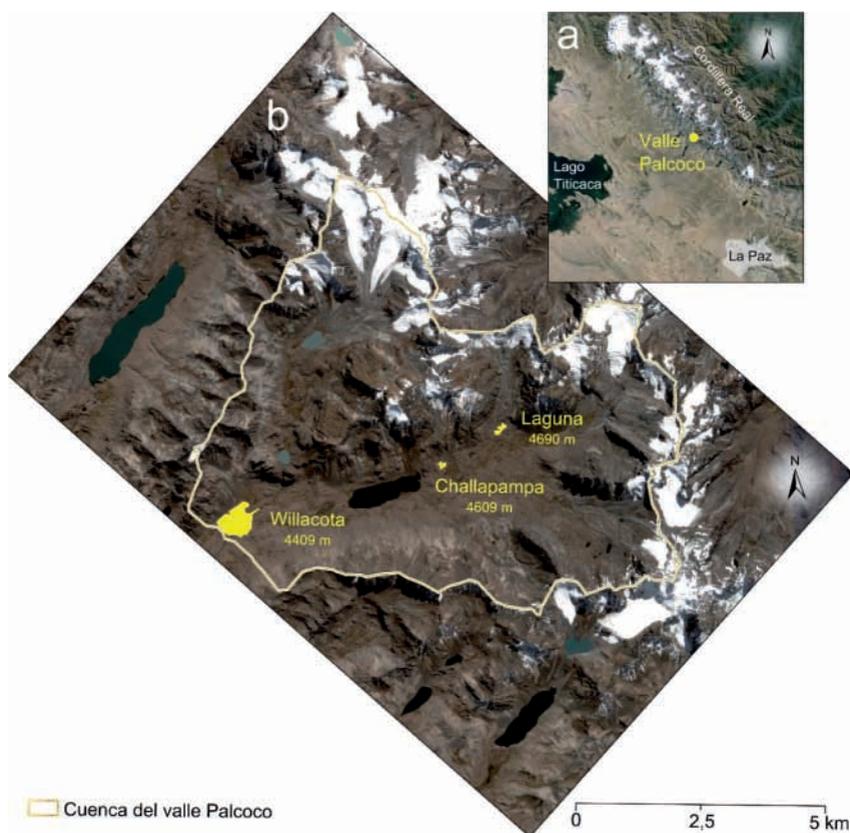


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de estudio en el valle de Palcoco. a. Ubicación del valle de Palcoco en la Cordillera Real en Bolivia. b. Ubicación de los tres bofedales estudiados dentro del valle (imágenes Arc-Gis: M. Kraemer).

agua (g) expresado en $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Cornelissen *et al.* 2003). Esta medición está relacionada con la capacidad de fotosíntesis y con la economía del agua en la planta. Mientras disminuye el LMDC incrementa la disponibilidad de agua y es menos probable el daño físico (Cornelissen *et al.* 2003). Sin embargo, se mostró que la medición del SLA no es adecuada para los cojines de *O. andina* y *D. muscoides* por el volumen acicular y abombado de las hojas (Loza *et al.* en prep.). En consecuencia, proponemos para los cojines la medición del LDMC, que está altamente correlacionado con el SLA (Roche *et al.* 2004). Mientras que para las plantas que crecen sobre

los cojines se puede estimar la productividad con el tamaño - altura (cm) y área ocupada (cm^2) - en el tiempo.

Plantas en cojín

Se puede utilizar la producción de biomasa de *O. andina* y *D. muscoides* como indicador de producción del bofedal, tomando en cuenta que son las especies dominantes. Para medir el LDMC en *O. andina* y *D. muscoides* por cuadrante, seleccionamos al azar y cortamos 10-20 rosetas (grupos de hojas sanas con > del 50% de coloración verde; Fig. 3b). Las rosetas deben

Tabla 1. Características de los tres sitios estudiados en el valle de Palcoco, Cordillera Real.

	Willacota	Challapampa	Laguna
Altitud (m)	4409	4609	4690
Coordenadas x	16°09'13''S	16°08'50''S	16°08'27''S
Coordenadas y	68°19'26''W	68°17'08''W	68°16'27''W
Tratamiento <i>O. andina</i>	7	6	7
Tratamiento <i>D. muscoides</i>	7	6	7
Tipo de herbívoros	Ovejas, llamas, alpacas	Llamas, alpacas	Llamas, alpacas
Inicio del experimento		2014	
Primera fase de datos		2016	
Secunda fase de datos		2019	

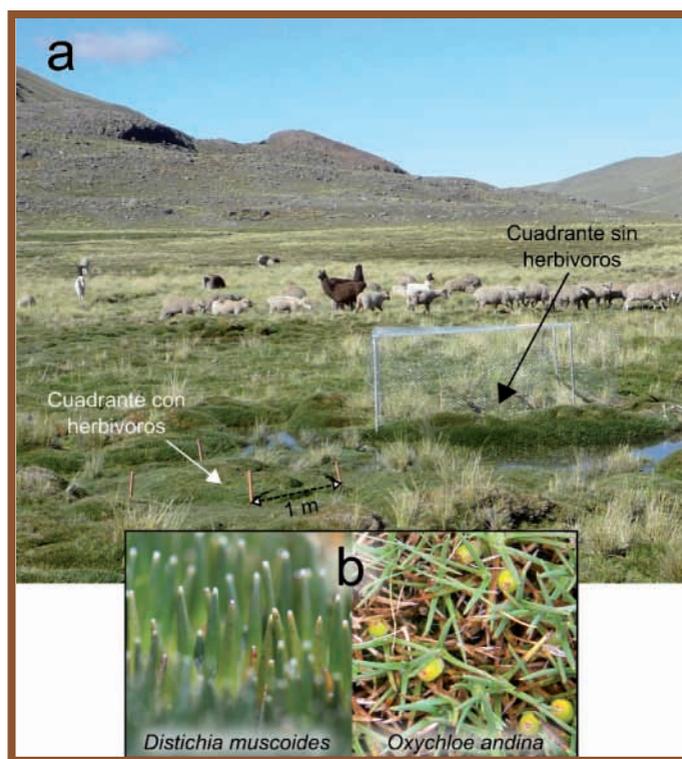


Figura 2. Protocolo de investigación. a. Cuadrante con herbivoría (control) y cuadrante sin herbivoría (con caja de exclusión) en el sitio Willacota del valle de Palcoco. Los pares se replican 40 veces en tres sitios. b. Los dos tipos de cojines de Juncaceae son utilizados como tratamientos (fotografías: F. Anthelme & M. C. García).

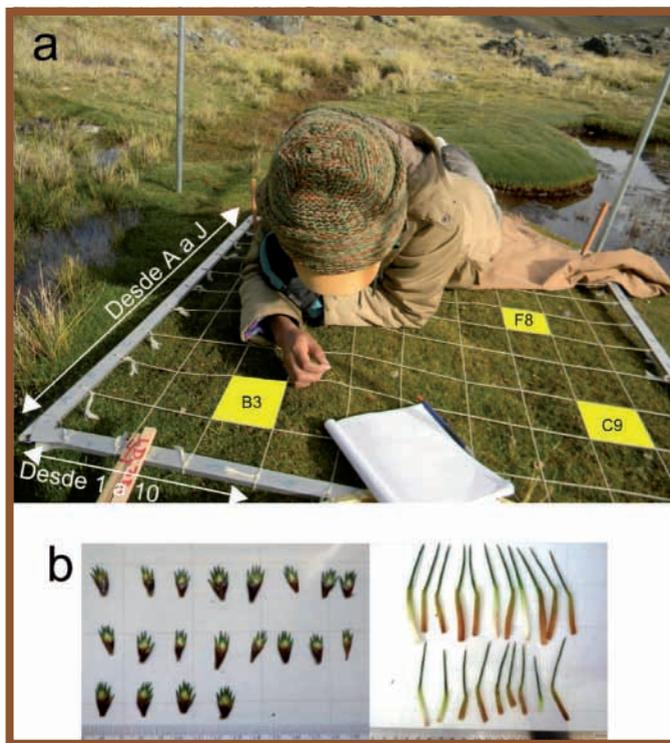


Figura 3. Colecta de datos biológicos en el campo. a. Cuadrilla utilizada 1) para medir la diversidad vegetal, 2) para monitorear los individuos de *D. rigescens* y *F. rigescens* y 3) para ubicar los sub-cuadrantes utilizados para medir indicios de reproducción (representados en amarillo, con códigos). b. hojas de *D. muscoides* (izquierda) y de *O. andina* (derecha) utilizadas para medir la LDMC (en inglés: leaf dry mass content).

ser limpiadas de hojas antiguas y conservadas en agua hasta la medición del peso húmedo (previamente quitando el exceso de agua). Luego, las muestras son secadas a 80°C hasta obtener un peso constante y registrar su peso seco (g). Sugerimos la repetición de la toma de muestras varias veces a lo largo del tiempo (de preferencia en la misma temporada) para detectar si hay cambios en la respuesta de las plantas debido a la exclusión de herbívoros.

Otras plantas

Para plantas representativas creciendo sobre los cojines dominantes se propone la medición del tamaño en el tiempo: 1) altura máxima; tamaño

desde la base hasta la punta más extrema, 2) altura promedio; tamaño desde la base hasta la altura donde llegan la mayor parte de las hojas, 3) área basal; estimación del largo x ancho y 4) número de hojas con > 50% de la hoja verde). Estas mediciones son indicios dependientes de la presencia/ausencia de herbívoros. En nuestro caso se puede medir una especie con alta palatabilidad (*Deyeuxia rigescens*, Poaceae) y otra poco palatable (*Festuca rigescens*, Poaceae; R.I. Meneses, com. pers. 2014) creciendo sobre *D. muscoides*. Nuestras variables son “pastoreo” (ausencia y presencia) y especie (palatable y no palatable). Seleccionamos 45 individuos *D. rigescens* y 40 de *F. rigescens* creciendo sobre el cojín con y sin exclusión distribuidos a lo largo

Tabla 2. Recapitulación de las mediciones hechas sobre diferentes grupos de plantas de los bofedales en el Valle de Palcoco (Cordillera Real, Bolivia).

Material estudiado	Diversidad	Cobertura relativa	Productividad	Reproducción	Micro-ambiente biótico
Comunidad	Riqueza específica por cuadrante	Especies > 1% dentro de cojines			
Cojines (<i>O. andina</i> y <i>D. muscoides</i>)		Cada especie + suelo desnudo	SLA, LDMC	Número de frutos	Compactación y temperatura
<i>D. rigescens</i> y <i>F. rigescens</i> (existentes)			Altura, área basal, número de hojas verdes		
<i>D. rigescens</i> (trasplantes)			Altura, área basal, número de hojas verdes		

de los tres bofedales. Cada individuo puede ser marcado con un clavo y su ubicación registrada con la ayuda de la cuadrilla (Fig. 3a). Se espera realizar varias mediciones en el tiempo para detectar incremento o decrementos en el tamaño debido al efecto de los herbívoros domésticos.

Reproducción de *O. andina* y *D. muscoides*

La cantidad de recursos invertidos a reproducción depende de factores abióticos y bióticos como también de la historia de vida de la especie (Obeso 2002). Estos son reflejados principalmente en la asignación en biomasa a las estructuras reproductivas (Obeso 2002, Karlsson & Méndez 2005), pero también puede ser reflejo de la cantidad invertida en estructuras reproductivas. La eficiencia en la asignación de recursos a reproducción indica un compromiso en la cantidad asignada en crecer, sobrevivir o reproducirse (Monson *et al.* 2006).

Se propone estimar la asignación en cantidad de producción de frutos producidos por *O. andina* y *D. muscoides* en presencia/ausencia de herbívoros. Por cojín escogimos al azar tres sub-cuadrantes de 10 x 10 cm en los cuales contamos los frutos. Registramos la ubicación de los sub-cuadrantes utilizando dos clavos en posición diagonal (e.g. B3, C9, F8; Fig. 3a). La época de medición (años 1-5) corresponde a las fechas de floración de las especies: abril-mayo para *O. andina* y diciembre para *D. muscoides* (R. I. Meneses, com. pers. 2014).

Rendimiento de una especie trasplantada *in situ*

El trasplante *in situ* tiene varias ventajas respecto a monitoreo de individuos existentes en el mismo sitio; elimina el ruido de fondo debido a la historia de vida de cada individuo, los individuos son de la misma edad y crecen en condiciones ambientales similares.

También disminuye las variaciones microambientales no deseadas entre ellos, gracias a la posibilidad de escoger precisamente el lugar de trasplantación. Por estas razones estimamos útil complementar nuestro protocolo con el seguimiento de una especie trasplantada (*Deyeuxia rigescens*, Poaceae). Los individuos trasplantados pueden ser colectados a partir de semillas (marzo-mayo, meses adecuados para la colecta de semillas de *D. rigescens* en la Cordillera Real) y posteriormente crecidos en un ambiente controlado (vivero) antes de ser trasplantados. Otra posibilidad, como en nuestro caso es colectar *in situ* plántulas de un mismo rango de edad y aclimatarlos por un espacio de tiempo (aproximadamente un mes) en condiciones controladas similares a las del bofedal y luego trasplantarlas. Se recomienda el uso de una pinza para la colecta de plántulas en el campo y colocar cada plántula en bolsas individuales con sustrato de bofedal para evitar daños en la raíz. Idealmente el trasplante deberá ser realizado durante la época húmeda para favorecer el establecimiento de los individuos.

Sugerimos utilizar 10 plántulas por tratamiento para trasplantar (variable 1: cojín, variable 2: pastoreo). La cantidad de plántulas y réplicas sugeridas está basado en otros experimentos (Cavieres *et al.* 2007). Por tratamiento colocamos las plántulas trasplantadas dispuestas en un transecto (separados uno del otro por 10 cm consecutivamente para evitar interferencia entre ellos) ubicadas en las áreas borde (Fig. 2). En los dos extremos de cada transecto colocamos dos estacas de madera para su identificación. Planificamos visitas de monitoreo 1) después de un mes y luego 2) 4-6 meses. Los bofedales situados en los Andes tropicales no están regidos por un régimen climático extremo anual, presentan alta materia orgánica y humedad relativa a diferencia de sitios de montaña árido que necesitan monitoreos continuos. En cada visita se registrará el número de plántulas muertas y vivas, la altura y el área basal por cada individuo (Aguilar *et al.* 1992).

Características morfológicas de los cojines *O. andina* y *D. muscoides*

En medios ambientes alpinos, las interacciones positivas entre plantas juegan un papel importante en la organización y la dinámica de las comunidades vegetales (Callaway *et al.* 2002, Anthelme & Dangles 2012, Cavieres *et al.* 2014). En los bofedales, estas interacciones son importantes por la cantidad de la plantas terrestres que crecen únicamente sobre los cojines de Juncaceae (Loza *et al.* en prep.). Las interacciones podrían verse afectadas por el estado fisiológico de las especies que interactúan (Schöb *et al.* 2013). A su vez, el estado fisiológico puede ser reflejado a partir de rasgos funcionales y morfológicos. Se puede examinar variaciones morfológicas en los cojines (compactación y temperatura foliar) en relación a la presencia/ausencia de herbívoros y como estos afectan la magnitud de interacción con las otras plantas.

La compactación es una medida utilizada principalmente para estimar la dureza del sustrato. Esta medición en los cojines reflejará su capacidad por facilitar el ingreso y presencia de otras plantas (Michalet *et al.* 2011, AlHayek *et al.* 2014). El penetrómetro propuesto (Agratronix, Streetboro, OH 44241, USA) tiene una escala gráfica que va desde menor compactación (0-200 psi, equivalente a 0-1.379 kPa), condiciones intermedias de compactación (200-300 psi, equivalente a 1.379-2.068 kPa) hasta mayor compactación (> 2.068 kPa). Se sugiere hacer cinco mediciones al azar sobre cada cojín, tomando las muestras afuera de los cuadrantes, para evitar dañar la vegetación estudiada a largo plazo.

La diferencia de temperaturas superficiales extremas entre plantas en cojín o entre cojines y el suelo vecino es uno de los factores que explica el efecto positivo de esas plantas sobre las comunidades vegetales alpinas (Cavieres *et al.* 2006, Nyakata & McGeoch 2008, Maestre *et al.* 2009). Recientemente, la comercialización de cámaras térmicas portátiles ha permitido

especializar datos de temperatura en la superficie de los cojines (Scherrer & Körner 2011), dando la posibilidad de correlacionar mapas de temperatura con mapas de abundancia de plantas e interpretar con más precisión patrones de asociaciones espaciales entre cojines y otras plantas (Anthelme *et al.* 2014). Sugerimos tomar fotos “normales” y fotos térmicas de todos los cuadrantes con y sin exclusión en el mismo día y durante las horas de máxima radiación y sin nubosidad (12:00-14:30). En complemento de este método, sugerimos también medir las temperaturas debajo de la superficie, donde se coloca el meristemo de las plantas (3-4 cm debajo de la superficie; E. Hiltbrunner, com. pers. 2014). Se puede realizar ese tipo de medición por ejemplo con TidbiT v2 Temp data loggers, con 10 repeticiones en cada tratamiento.

Conclusión y perspectivas

En el caso específico de los bofedales, para examinar el efecto del pastoreo sobre la organización y la dinámica de las comunidades vegetales se necesita tomar en cuenta con rigor las variaciones de las características de las especies fundadoras, es decir las plantas en cojín (*D. muscoides* y *O. andina* en el caso de la Cordillera Real). Por esta razón, el diseño propuesto está enfocado a evaluar variaciones inter- e intraespecíficas en los cojines. Se espera que pueda ser útil para otros estudios con este tipo de ecosistema, principalmente en los Andes. El número de análisis realizados, repeticiones propuestos por cada tratamiento es un acuerdo entre el tiempo/financiamiento disponible y la relevancia de los análisis estadísticos.

Con menos recursos disponibles, se puede reducir el número de análisis (p.e. eliminar la etapa trasplantes o tomar datos de temperaturas puntuales con loggers o termómetros en vez de utilizar cámaras térmicas). Contrariamente, con más tiempo y/o recursos materiales, sería relevante también estudiar variaciones en el tipo de herbivoría, con las hipótesis 1) que camélidos, ovinos y bovinos tienen un

impacto significativamente diferente sobre las comunidades vegetales de los bofedales y 2) que los camélidos, alpacas y llamas no tienen exactamente los mismos requerimientos. Igualmente, separar los efectos del pisoteo vs. la depredación de material vegetal sobre la vegetación podría llevar a entender mejor los efectos de la ganadería sobre la estructura de los bofedales. Examinar estos factores de variación en relación con el tipo de herbivoría necesitaría observaciones finas en el campo, lo que se podría hacer con cámaras de grabación “time-lapse” (Wingscapes WSCA04 Timelapse Outdoor PlantCam; E. Hiltbrunner, com. pers. 2014). Desde el punto de vista de las respuestas de las plantas a la herbivoría, también se pueden considerar otros rasgos de vida funcionales que podrían llegar a un mejor entendimiento del sistema, como la longevidad de hojas, lo cual juega un papel crucial en la producción primaria neta (Craine & Reich 2001).

Agradecimientos

Agradecemos a E. Hiltbrunner por sus comentarios generales sobre el estudio, a M. Kraemer por la elaboración del mapa de ubicación, a las familias Flores y Vargas de la comunidad de Palcoco por facilitar el trabajo en los bofedales y a S. Pfanzelt por ayudarnos con la construcción de las cajas de exclusión. Este estudio es parte del programa “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).

Referencias

Adler, P., D. Raff & W. Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.

- Aguiar, M. R., A. Soriano & O. E. Sala. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology*: 66-70.
- Al Hayek, P., B. Touzard, Y. Le Bagousse-Pinguet & R. Michalet. 2014. Phenotypic differentiation within a foundation grass species correlates with species richness in a subalpine community. *Oecologia* 176(2): 533-544.
- Anthelme, F., B. Buendia, C. Mazoyer & O. Dangles. 2012. Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 23: 62-72.
- Anthelme, F., L. A. Cavieres & O. Dangles. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science* 5: 387. doi:10.3389/fpls.2014.00387.
- Anthelme, F. & O. Dangles. 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 14: 363-372.
- Anthelme, F. & R. Michalet. 2009. Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air mountains, Sahara). *Basic and Applied Ecology* 10: 437-446.
- Beck, S., A. Domic, C. Garcia, R. I. Meneses, K. Yager & S. Halloy. 2010. El Parque Nacional Sajama y sus plantas. Herbario Nacional de Bolivia, La Paz. 250 p.
- Brooker, R. W., F. E. Maestre, R. M. Callaway, C. J. Lortie, L. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J.M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, J. Olofsson, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard and R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- Browman, D. L. 1984. Pastoralism and development in high Andean arid lands. *Journal of Arid Environments* 7: 313-328.
- Buttolph, L. P. & D. L. Coppock. 2004. Influence of deferred grazing on vegetation dynamics and livestock productivity in an Andean pastoral system. *Journal of Applied Ecology* 41: 664-674.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht. 415 p. Callaway, R. M., R. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham & E. T. Aschehoug. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Catorci, A., S. Cesaretti, J. L. Velasquez, S. Burrascano & H. Zeballos. 2013. Management type affects composition and facilitative processes in altoandine dry grassland. *Acta Oecologica* 52: 19-28.
- Cavieres, L. A., E. I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez & M. A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59-69.
- Cavieres, L. A., E. I. Badano, A. Sierra-Almeida & M. A. Molina-Montenegro. 2007. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39: 229-236.
- Cavieres, L. A., R. W. Brooker, B. J. Butterfield, B. J. Cook, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, F. I. Pugnaire, C. Schöb, S. Xiao, F. Anthelme, R. G. Björk, K. J. M. Dickinson, B. H. Cranston, R. Gavilán, A. Gutiérrez-Girón, R. Kanka, J. P. Maalouf, A. F. Mark, J. Noroozi, R. Parajuli, G. K. Phoenix, A. M. Reid, W. M. Ridenour, C. Rixen, S. Wipf, L. Zhao, A. Escudero, B. F. Zaitchik, E. Lingua, E. T. Aschehoug & R. M. Callaway. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously

- drive alpine plant diversity. *Ecology Letters* 17: 193-202.
- Cavieres, L. A. & A. Sierra-Almeida. 2012. Facilitative interactions do not wane with warming at high elevations in the Andes. *Oecologia* 170: 575-584.
- Cesa, A. & J. Paruelo. 2011. Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environments* 75: 1129-1135.
- Chao, A., C. H. Chiu & T. Hsieh. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037-2051.
- Cornelissen J., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. Gurvich, P. Reich, H. Steege, H. Morgan, M. van der Heijden, J. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Craine, J. M., & P. B. Reich. 2001. Elevated CO₂ and nitrogen supply alter leaf longevity of grassland species. *New Phytologist* 150(2): 397-403.
- Ellison, A. M., M. S. Bank, B. D. Clinton, E. A. Colburn, K. Elliott, C. R. Ford, D. R. Foster, B. D. Kloeppel, J. D. Knoepp, G. M. Lovett, J. Mohan, D. A. Orwig, N. L. Rodenhouse, W. V. Sobczak, K. A. Stinson, J. K. Stone, C. M. Swan, J. Thompson, B. Von Holle & J. R. Webster. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(9): 479-486.
- Graff, P. & M. R. Aguiar. 2011. Testing the role of biotic stress in the stress-gradient hypothesis. *Processes and patterns in arid rangelands. Oikos* 120: 1023-1030.
- Karlsson, P. S. & M. Mendez. 2005. The resource economy of plant reproduction. pp. 1-49. En: Reekie, E. G. & F. A. Bazzaz (eds.) *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier, Amsterdam.
- Körner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin.
- Liancourt, P., R. M. Callaway & R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 1611-1618.
- López, R. P., S. Valdivia, N. Sanjinés & D. De la Quintana. 2007. The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia* 152: 779-790.
- Loza, S., R. I. Meneses & F. Anthelme. en prep. Comunidades vegetales de los bofedales de la Cordillera Real bajo el calentamiento del clima.
- Maestre, F. T., R. M. Callaway, F. Valladares & C. J. Lortie. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Michalet, R., S. Xiao, B. Touzard, D. S. Smith, L. A. Cavieres, R. M. Callaway & T. G. Whitham. 2011. Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecology Letters* 14(5): 433-443.
- Monson, R. K., T. N. Rosenstiel, T. A. Forbis, D. A. Lipson & C. H. Jaeger. 2006. Nitrogen and carbon storage in alpine plants. *Integrative and Comparative Biology* 46: 35-48.
- Nyukatya, M. J. & M. A. McGeoch. 2008. Temperature variation across Marion Island associated with a keystone plant species *Azorella selago* Hook. (Apiaceae). *Polar Biology* 31: 139-151.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Olf, H. & M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Ostria, C. 1987. *Phytoécologie et Paleoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota*

- (Cordillère Orientale, Bolivie). Tesis de doctorado, Université Paris 6, Paris. 180 p.
- Roche, P., N. Díaz-Burlinson, & S. Gachet. 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology* 174: 37-48.
- Ruthsatz, B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. *Phytoecologia* 42: 133-179.
- Scherrer, D. & C. Körner. 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography* 38: 406-416.
- Schöb, C., P. M., Kammer & Z. Kikvidze. 2012. Combining observational and experimental methods in plant-plant interaction research. *Plant Ecology & Diversity* 5: 27-36.
- Schöb, C., C. Armas, M. Guler, I. Prieto & F. I. Pugnaire. 2013. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology* 101:753-762.
- Schöb, C., R. Michalet, L. A. Cavieres, F. I. Pugnaire, R.W. Brooker, B. J. Butterfield, B. J. Cook, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, S. Xiao, P. Al Hayek, F. Anthelme, B. H. Cranston, M. C. García, Y. Le Bagousse-Pinguet, A. M. Reid, P. C. le Roux, L. Emanuele, M. J. Nyakatia, B. Touzard, L. Zhao & R. M. Callaway. 2014. A global analysis of bi-directional interactions in alpine plant communities shows facilitators experiencing strong reciprocal fitness costs. *New Phytologist* 202: 95-105.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto, & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Smit, C., C. Vandenberghe, J. den Ouden & H. Müller-Schärer. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265-273.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Troll, C. 1960. The relationship between the climates, ecology and plant geography of the southern cold temperate zone and of the tropical high mountains. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 152(949): 529-532.
- Villagrán M. C. & R. V. Castro. 1997. Etnobotánica y manejo ganadero de las vegas, bofedales y quebradas en el Loa superior, Andes de Antofagasta, Segunda Región, Chile. *Chungara*: 275-304.
- Villar, R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Poorter, F. Valladares & T. Marañón. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. pp. 191-227. En: Valladares, F. (ed.) *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. <http://www.globimed.net/publicaciones/LibroEcoIndice.htm>.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas & R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

Procesos ecológicos a múltiples escalas que afectan a las dinámicas de comunidades de plantas en los humedales altoandinos de Bolivia

Multi-scale ecological processes driving plant community dynamics in high-elevation peatlands of Bolivia

François Munoz¹, Fabien Anthelme² & Valérie Raavel^{2*}

¹Université Montpellier 2, UMR-AMAP, TA A-51/PS2, 34398 Montpellier cedex 05, Francia

²Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR AMAP, Montpellier, Francia

*Autora de correspondencia: vraavel@gmail.com

Resumen

Algunas especies de plantas, dispuestas en forma de cojines, dominan y determinan el funcionamiento y la resiliencia de los humedales altoandinos (bofedales) frente al cambio climático y al derretimiento de los glaciares. Se tiene la hipótesis de que estas especies fundadoras influyen sobre el ambiente biótico y abiótico de las comunidades de plantas que habitan en los cojines. Se elaboró un esquema de meta-comunidad para investigar las dinámicas de las comunidades asociadas a dos especies de cojín dominantes, *Oxychloe andina* (OA) y *Distichia muscoides* (DM). En base a la composición funcional y florística, se propone un marco conceptual para evaluar la relativa influencia del filtro en base al nicho (en inglés: *niche-based filtering*) en contraste con los factores ambientales de OA y DM, la limitación de dispersión y la estocasticidad demográfica al conjunto de la comunidad. Los procesos del filtro en base al nicho pueden ser identificados mediante el análisis de la variación de los rasgos funcionales dentro y entre las comunidades y se selecciona un conjunto de especies relevantes para el análisis. Se propone un muestreo a múltiples escalas para abordar los efectos de la limitación de dispersión sobre las dinámicas de estos ecosistemas. Conjuntamente al supuesto básico del filtro en base al nicho, que básicamente diferencia las dinámicas de comunidad de los cojines de OA y DM, algunas covariantes ambientales también influyen de forma secundaria a la dinámica de comunidades en los cojines de OA.

Palabras clave: Filtro en base al nicho, Interacciones entre plantas, Limitación de dispersión, Metacomunidades, Rasgos funcionales.

Abstract

A few dominant cushion plant species dominate and determine the functioning and resilience of high-elevation peatlands of Andes (bofedales), in the face of climate change and glacier melting. We hypothesize that these foundation species strongly influence the abiotic and biotic environment of plant communities inhabiting the cushions. We developed a metacommunity framework to investigate the dynamics of communities associated with two dominant cushion species, *Oxychloe andina* (OA) and *Distichia muscoides* (DM). Based on both taxonomical and functional composition, we propose a framework to assess the relative influence of niche-based filtering in contrasting OA and DM environments, dispersal limitation and demographic stochasticity to community

assembly. Niche-based processes were identified by analyzing functional trait variation within and between communities while we selected a minimal set of species relevant for this analysis. We propose a multiscale sampling to address the effect of dispersal limitation on the dynamics of these fragmented ecosystems. We assess the contribution of source-sink dynamics and demographic stochasticity by contrasting the distribution of scarce and abundant plants in OA and DM cushions. Then, we analyze and discuss the validity of the proposed framework based on preliminary results. While our basic assumption is that niche-based filtering basically contrast community dynamics in OA and DM cushions, some environmental covariates also influence secondarily community dynamics in OA cushions.

Key-words: Biotic interactions, Dispersal limitation, Functional traits, Metacommunity, Niche-based filtering.

Introducción

Los bofedales son un tipo de turbera o humedales con plantas de cojín rodeados por ecosistemas secos a gran altitud en los Andes. Están compuestos por especies adaptadas a requerimientos muy específicos, incluyendo el bajo promedio de temperatura, fuerte variación diaria de temperatura, suelos saturados de agua estacional o permanente, radiación solar intensa y a veces elevados niveles de salinidad (Squeo *et al.* 2006). Tienen una elevada capacidad de almacenamiento de agua dentro de un suelo orgánico que a menudo es más de 3 m de profundidad (Cooper *et al.* 2010). Si bien, las listas florísticas están disponibles y permiten delinear la composición de las comunidades vegetales en bofedales (p.e., Ruthsatz 2012), poco se sabe sobre el funcionamiento ecológico de estos ecosistemas (ver Cooper *et al.* 2010). En el contexto del cambio climático, se presume que el deshielo de los glaciares afectará al funcionamiento general de los humedales en los Andes y las regiones circundantes (Benavides *et al.* 2013), que a su vez puede modificar importantes servicios ecosistémicos proporcionados por los bofedales para millones de personas, tales como la disponibilidad de agua y los recursos para los herbívoros domésticos (Dangles *et al.* en este número especial). Como consecuencia, la comprensión del funcionamiento de los humedales altoandinos es vital para predecir y evitar los próximos cambios en la biodiversidad

y la dinámica de los ecosistemas en esta región. Uno de los principales objetivos del proyecto BIO-THAW es investigar los procesos ecológicos que dirigen la composición de las comunidades vegetales y la dinámica en las turberas de alta elevación de los Andes bolivianos (ver García *et al.* y Meneses *et al.* en este número especial).

Una importante característica de bofedales es que están dominados espacialmente por pocas especies de plantas grandes que forman cojines pertenecientes, en su mayoría, a la familia Juncaceae, en la que otras especies de plantas subordinadas pueden habitar (Ostria 1987, Squeo *et al.* 2006.). Entre estas especies fundadoras o alternativamente especies “nodrizas”, *Distichia muscoides* (DM) y *Oxychloe andina* (OA) son las plantas con distribución más extensa en la Cordillera Real de Bolivia. Otra característica específica de los bofedales es que forman ecosistemas insulares, aislados entre sí 1) por una matriz de ecosistemas secos y 2) por montañas que son fuertes barreras físicas (Ostria 1987, Squeo *et al.* 2006). Como consecuencia, se tiene la hipótesis que los bofedales representan una meta-comunidad a gran escala con una conexión limitada entre sus componentes (Fig. 1a) (Leibold *et al.* 2004, Holyoak *et al.* 2005), pero unido a un grupo de especies global común adaptado a este ambiente (Fig. 2; ver Gonzales *et al.* en este número especial). Además, cada bofedal está asociado a especies locales, incluyendo aquellas que han logrado pasar las barreras de dispersión y han podido establecerse. Estas especies

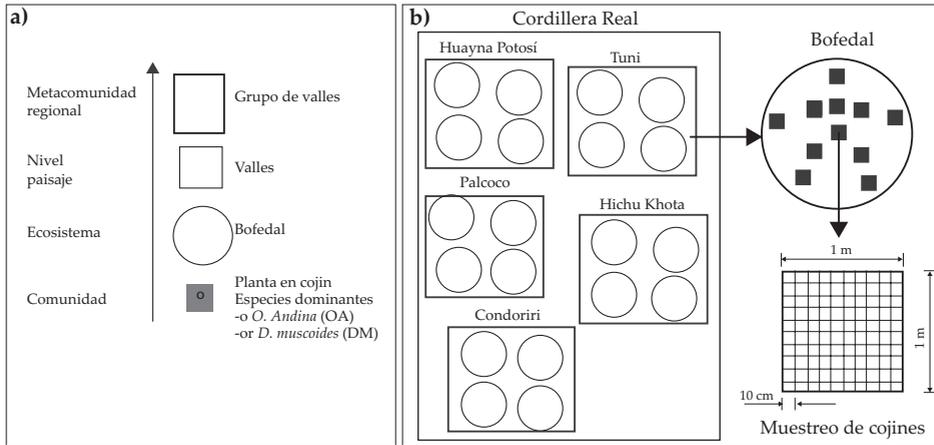


Figura 1. Esquema representando la hipótesis de que los bofedales representan una meta-comunidad a gran escala con una conexión limitada entre sus componentes: a. Estructura de meta-comunidades de los bofedales y b. esquema de muestreo.

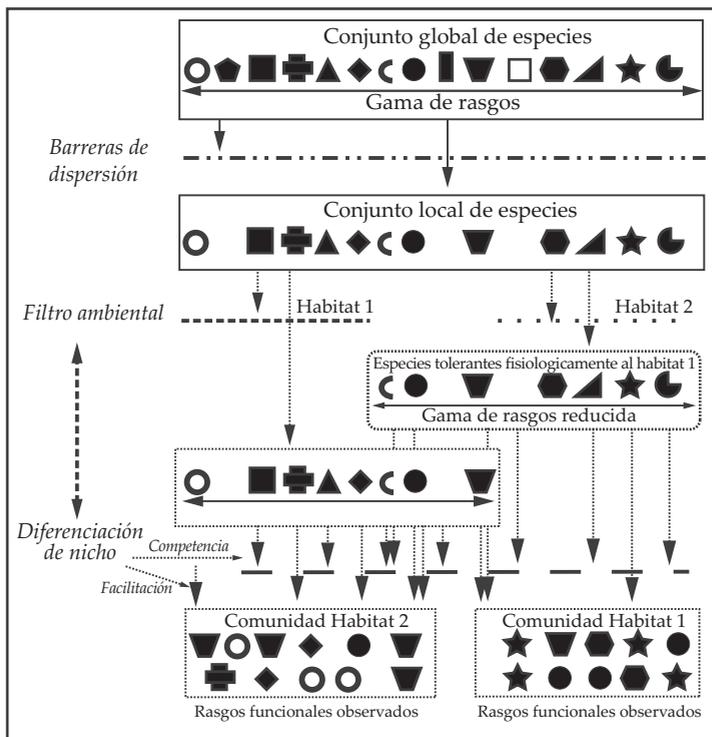


Figura 2. Marco conceptual de los procesos ecológicos y filtros que conducen la estructura de las comunidades de plantas (Modificado en base a Lortie *et al.* 2004 y a Cornwell & Ackerly 2009). Dos contextos de hábitats con diferentes filtros ambientales, que dan como resultado distintas composiciones florísticas y funcionales.

locales es un subconjunto de las globales (Fig. 2). Posteriormente, estas especies se someten a un filtro local adicional, dependiendo de las condiciones bióticas y abióticas dentro del bofedal (Lortie *et al.* 2004). Nuestra hipótesis básica es que las especies de cojín son especies fundadoras (*sensu* Ellison *et al.* 2005) que determinan el ambiente local y abiótico para otras especies de plantas que habitan en los cojines.

Nuestro objetivo es proponer un marco conceptual y metodológico para caracterizar los procesos ecológicos que determinan la composición florística y la composición funcional de las comunidades de plantas subordinadas a lo largo de los tipos de cojín a diferentes escalas espaciales, desde una escala a nivel de cojín hasta una regional. La figura 2 representa la base conceptual de nuestra contribución. Se analizará y validará la metodología general mediante la realización de análisis preliminares de composición florística. Estos análisis están diseñados para detectar posibles sesgos susceptibles de afectar las pruebas de las hipótesis anteriores.

Hipótesis básica del conjunto de comunidades (*community assembly*)

Diferentes filtros se combinan para producir una determinada composición de comunidad (Lortie *et al.* 2004). Una tarea difícil es explicar los efectos respectivos de cada uno de estos filtros desde una única observación de la composición de la comunidad resultante. Se propone interpretar los procesos ecológicos basados en datos florísticas y de composición funcional de las comunidades de plantas. Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y fenológicas de las especies, que representan las habilidades de las plantas para establecerse, sobrevivir y reproducirse en la comunidad (Violle *et al.* 2007). Como consecuencia, la diversidad de los rasgos funcionales en la comunidad informará sobre cómo las habilidades subyacentes

están afectadas por los filtros ecológicos. Adicionalmente, los patrones de la composición florística permitirán informar el efecto de los procesos demográficos con respecto al nacimiento, vida y muerte dentro las especies. Desde esta premisa, proponemos una metodología para direccionar tres elementos complementarios.

Filtro basado en la dispersión

Debido a las barreras de dispersión, las especies locales que están en los bofedales conforman sub-comunidades distintas de aquellas globales comunes (Fig. 2). Si la limitación de dispersión es fuerte, estas sub-comunidades se hacen más pequeñas y cada vez más diferentes entre los bofedales. Si la dispersión fuera ilimitada, las sub-comunidades locales serían idénticas entre ellas e idénticas a la comunidad global. Proponemos estudiar la diversidad beta entre los bofedales para caracterizar la extensión de la limitación de dispersión en los bofedales (Munoz *et al.* 2008, Munoz *et al.* en este número especial). Esto proporciona una visión sobre cómo la biodiversidad de los bofedales puede adaptarse a futuros cambios ambientales, los cuales podrían requerir colonizar nuevamente sitios disponibles, mientras los sitios existentes van en retroceso.

Filtro en base al nicho y ecología funcional

La figura 2 muestra que el filtro de dispersión no afecta a los rasgos de las especies relacionados con la supervivencia y la reproducción en los bofedales (símbolos), porque éste está relacionado básicamente con las habilidades de dispersión y barreras físicas. Por otro lado, el ambiente local restringe la variedad de los rasgos funcionales de las especies que son adecuadas para el establecimiento local, supervivencia y reproducción (Cornwell & Ackerly 2009). Una vez que el grupo de especies fisiológicamente adaptadas ha sido filtrado, las especies que

coexisten luchan por la sobrevivencia y reproducción en la comunidad local (Fig. 2). Las interacciones bióticas tendrán influencia sobre la abundancia relativa de las especies en la comunidad (Cingolani *et al.* 2007). Las especies en forma de cojín dominantes pueden facilitar el establecimiento de las otras especies, mientras que las interacciones negativas entre estas últimas, como la competencia, son las que determinan su abundancia.

El objetivo de la ecología funcional es relacionar estos procesos ecológicos con la diversidad de los rasgos funcionales observados en las comunidades (McGill *et al.* 2006). Se aplicará este enfoque al contexto de los bofedales. Nuestra hipótesis es que los distintos factores abióticos (disponibilidad de nutrientes y humedad) y bióticos (protección y materia orgánica proporcionada por las especies fundadoras) afectan la diversidad de la comunidad de plantas que se encuentran en los cojines de DM y OA.

Dinámicas de las especies abundantes y raras

Un resultado básico esperado de la competencia entre las plantas es que las especies más competitivas serán más abundantes, mientras que las menos competitivas disminuirán en abundancia y posiblemente tiendan a extinguirse. Sin embargo, la colonización continua puede proporcionar a la comunidad nuevos inmigrantes desde la comunidad de especies disponibles (Mouquet & Loreau 2003). Entonces, la teoría ecológica predice que las especies más abundantes son aquellas que están más adaptadas y son más competitivas a persistir a largo plazo, mientras que las menos abundantes tienen mayor probabilidad a desaparecer por alguna eventualidad (especies transitorias; Grime 1998). Estas últimas básicamente persisten por recolonización desde otras comunidades (balance entre competición-colonización, Loreau & Mouquet 1999). Nosotros investigaremos estos procesos

mediante la comparación de los patrones de abundancia y las especies de plantas raras en los cojines de DM y OA.

Área de estudio

El área de estudio está localizado en la Cordillera Real, una cadena montañosa cerca de la ciudad de La Paz, Bolivia. Está compuesta por varios valles en los cuales se encuentran numerosos bofedales. La mayor parte de estos valles está dominada por glaciares en las partes altas (Soruco *et al.* 2009). Las precipitaciones se concentran desde diciembre hasta marzo (época húmeda): 107.1 ± 35.5 mm (registros desde 2000-2009, Estación de EPSAS) con una temperatura media alrededor de 6.4°C . La época seca desde abril hasta noviembre: 23 ± 14.4 mm, con una temperatura media alrededor de los 4.5°C (ver Zeballos *et al.* en este número).

Estrategia de muestreo

Meneses *et al.* (en este número especial) seleccionaron cinco valles separados por cadenas montañosas. El grupo de valles representa la escala espacial de la meta-comunidad, mientras que cada valle constituye una escala de paisaje intermedio con una historia común de retroceso glaciar (Fig. 1a). En cada valle, los bofedales están separados por pequeñas colinas convexas. En nuestro caso, fueron seleccionados 19 bofedales, donde el rango de altitud varía entre 4.445-4.990 m (detalles y mapa en Meneses *et al.* en este número especial). El pastoreo por los herbívoros está presente y extensivo en los bofedales muestreados (camélidos, ovejas y vacas; Cochi *et al.* en este número especial).

Los bofedales forman un ecosistema compuesto por la mayoría de plantas en forma de cojín. Cada bofedal seleccionado incluye al menos un 50% de plantas en cojín, principalmente *Distichia muscoides* (DM) y *Oxychloe andina* (OA) (ver fotos de cada especie en Garcia *et al.* en este número especial). En cada bofedal, proponemos

definir 10 parcelas de 1 m² distribuidas entre los cojines de DM y OA (Fig. 1b, tabla 1). En cada parcela, las especies de plantas pueden ser registradas y sus porcentajes de cobertura estimados visualmente a través de subparcelas de 10 x 10 cm dentro de la parcela principal. El porcentaje de suelo desnudo y del cojín principal (DM or OA) tiene que ser estimado en cada parcela. Adicionalmente, Meneses *et al.* (2014 en este número especial) sugieren medir las condiciones bióticas y abióticas de los cojines de DM y OA, los cuales constituyen el sustrato necesario para otras plantas. Los datos abióticos tomados en cuenta son la conductividad eléctrica, temperatura, pH, altitud, altura sobre el nivel del agua y la compactación del cojín. Los datos bióticos también incluyen la producción de biomasa de los cojines, la cantidad de nitrógeno, fósforo y potasio en las hojas, el contenido de materia seca de la hoja (LMDC) y el área específica de la hoja (SLA) de las especies de cojín (para más detalles ver Meneses *et al.* en este número especial).

Métodos

De aquí en adelante se presentarán los análisis que pueden ser realizados para evaluar las tres hipótesis presentadas previamente. Precisamente, se propone caracterizar las influencias respectivas de la limitación de dispersión y el filtro ambiental en la composición

funcional florística de la comunidad de plantas vasculares en los cojines de DM y OA. Las condiciones bióticas y abióticas varían entre los dos tipos de cojín (ver Meneses *et al.* en este número especial) y representan un filtro ambiental básico para la comunidad de plantas asociadas (Fig. 2).

Filtro basado en la dispersión

La diversidad beta mide los cambios en la composición de las comunidades (Huston 1994). Existen básicamente dos componentes principales de diversidad beta: direccional y “no direccional” (Anderson *et al.* 2011). El componente direccional representa los cambios de composición a lo largo de gradientes, porque las especies con diferentes preferencias ecológicas son encontradas en comunidades a lo largo de gradientes ambientales. El componente no-direccional reconoce los cambios de composición que son encontrados en el mismo contexto ambiental y por tanto no están relacionados al filtro ambiental del hábitat. La teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 1967) y aplicaciones posteriores a la ecología de comunidades (Wright *et al.* 1998) relacionan el componente no-direccional a los efectos de la limitación de dispersión. Una comunidad (o isla) que está más aislada a la comunidad regional (Fig. 2) que a otra comunidad puede desarrollar un

Tabla 1. Número de bofedales y cojines de *Oxychloe andina* (OA) y *Distichia muscoides* (DM) evaluados en cinco valles.

Valle	Número de bofedales	Número de cojines OA	Número de cojines DM
Hichu Khota	4	20	20
Palcoco	2	11	9
Tuni	2	11	9
Condoriri	3	12	12
Huayna Potosí	8	25	50
Total	19	79	100

número reducido de especies (*nestedness pattern*, Baselga 2010). Cuando se comparan estas dos comunidades, existirá una diversidad beta no-nula, a pesar que las especies muestran preferencias ecológicas comparables. Se aplicó mayor esfuerzo para documentar cada uno de estos dos componentes de los patrones de biodiversidad observados.

En el contexto de los bofedales, proponemos considerar un gradiente ambiental simplista representado por las características ambientales diferenciadas de los cojines de DM y OA. La diversidad beta direccional es entonces básicamente el cambio de composición entre los cojines de DM y OA. El componente no-direccional depende del marco a múltiples escalas presentado en la figura 1, a nivel de cojín, bofedal, valle y a niveles regionales. Una manera simple para evaluar este componente es evaluar la diversidad beta en los cojines de DM y OA, respectivamente, a escalas espaciales anidadas. Por tanto, estos análisis representarán los niveles de limitación de dispersión. Un siguiente paso es la conversión de esta medida de diversidad beta en una medición de patrones de migración. La teoría neutral de ecología (Hubbell 2001) provee un marco relacionado con la variación entre las comunidades por migración y sobrevivencia local. Munoz *et al.* (2008) propusieron un método simple para medir un parámetro de migración para cada comunidad, representando la relativa intensidad y frecuencia de inmigración desde la comunidad regional. Entonces una perspectiva es la de relacionar la medición de las barreras físicas actuales con la dispersión o las barreras ecológicas relacionadas a las habilidades y vectores de dispersión (anemocoria y zoocoria).

Ecología funcional de comunidades de plantas asociadas a las especies de cojín

El objetivo aquí es caracterizar los procesos ecológicos del grupo de comunidades de plantas,

en base a la variación de los rasgos funcionales entre comunidades. A pesar de que varios procesos ecológicos operan simultáneamente sobre el conjunto de comunidades, se espera que ellos pueden ser separados, utilizando rasgos funcionales específicos (Kraft *et al.* 2008, Jung *et al.* 2010, Kraft & Ackerly 2010). El filtro ambiental selecciona especies que muestran habilidades eco-fisiológicas específicas para establecerse, sobrevivir y reproducirse. Esta selección se refleja en la composición de los rasgos funcionales locales (Fig. 2). De esta manera, el filtro ambiental limita el rango y la varianza de los valores de los rasgos funcionales (convergencia de rasgos) (Pillar *et al.* 2009), relacionados a la eficacia o *fitness* de las especies. Interacciones bióticas como competencia y facilitación (Valiente-Banuet & Verdu 2007) producen una diferenciación de nicho, i.e., sobreposición de los rasgos funcionales en la comunidad. Sin embargo, esto impacta en forma diferenciada a la diversidad de rasgos funcionales, dependiendo de la dimensión del nicho considerado. La competencia conduce a una mayor divergencia funcional y equitatividad en la comunidad por los valores de los rasgos relacionados con el establecimiento, persistencia y reproducción; mientras que la facilitación conduce una baja divergencia y equitatividad en la comunidad por los mismos rasgos (Pillar *et al.* 2009). Sin embargo, la competencia puede dirigir hacia una similitud en los valores de los rasgos relacionados a la habilidad competitiva (Mayfield & Levine 2010, Kraft *et al.* 2014).

Inicialmente, se propone seleccionar rasgos funcionales que representan aspectos clave de la historia de vida de las especies en estas comunidades (Adler *et al.* 2014), relacionados a la adquisición de recursos y conservación (área específica de la hoja, SLA y contenido de materia seca en la hoja, LDMC), habilidad competitiva (altura), habilidades de colonización y establecimiento (masa de la semilla, modo de dispersión, forma de la semilla) y fenología (tiempo de vida y forma de crecimiento).

Estos rasgos son aproximaciones clásicas de distintos componentes primarios de las estrategias ecológicas de las plantas (Westoby 1998, Grime 2006). Especialmente, LDMC está relacionada a la actividad fotosintética y a la disponibilidad de agua. El área específica de la hoja (SLA) refleja un balance entre la elevada tasa de crecimiento, corta longevidad de la hoja y elevadas tasas de fotosíntesis (elevado SLA) vs. el lento crecimiento, larga longevidad de la hoja y bajas tasas fotosintéticas (bajo SLA) (Westoby 1998).

Estos rasgos pueden ser medidos siguiendo protocolos estandarizados y requieren al menos de 10 individuos por especie (Cornelissen *et al.* 2003). Debido a que la medición de los rasgos funcionales para todas las especies de la comunidad muestreada es una enorme tarea, se debe elegir un número de rasgos suficientemente alto para ser representativo y al mismo tiempo suficiente bajo para ser realizable (Pakeman & Quested 2007). Para llegar a tal compromiso, primero se puede seleccionar las especies subordinadas más abundantes de todo el conjunto de las parcelas y añadir especies que son local pero no regionalmente abundantes y que estaban presentes en más de una parcela. Así se obtiene valores de los rasgos funcionales de al menos el 70% de la cobertura de la vegetación por cada parcela. Por encima del límite del 70%, el número de especies a medir se incrementa rápidamente, entonces se selecciona este límite como satisfactorio.

En base a los valores de los rasgos medidos, se puede analizar la distribución de los rasgos funcionales de las comunidades ecológicas. Para analizar el filtro ambiental, se calcula la media (CWM, Garnier *et al.* 2004, Violle *et al.* 2007) y variancia (CWV, Sonnier *et al.* 2010) de los valores de los rasgos encontrados las parcelas, ponderado de acuerdo a la cobertura relativa de las especies. Por lo tanto, para cada rasgo j mediante las siguientes ecuaciones:

$$CWM_j = \sum_i x_i t_{ij}$$

$$CWV_j = \sum_i x_i (t_{ij} - CWM_j)^2 = \sum_i x_i (t_{ij})^2 - (CWM_j)^2$$

, donde x_i y t_{ij} = cobertura relativa y el valor del rasgo j de la especie i , respectivamente y S = número de especies dentro la comunidad. Se espera que CWM cambie entre las comunidades donde el filtro ambiental es diferente (ambas comunidades de Fig. 2) y se espera que disminuya de acuerdo con la limitación del variación de los rasgos en las comunidades. En el estudio, se espera las variaciones significativas en CWM entre los cojines de DM y OA en respuesta a la variación abiótica local y al ambiente biótico. Las variaciones en CWV indican la intensidad del filtro ambiental en cada tipo de cojín. La diferenciación del nicho a través de las interacciones abióticas puede ser detectado mediante la medición de la equitatividad funcional en las comunidades (Stubbs & Wilson 2004). La distancia al vecino más cercano (NND) representa la extensión en el cual cada especie se desvía desde las especies más similares, un rasgo determinado. Cuando una diferenciación de nicho ocurre, las especies que muestran valores de rasgos funcionales similares no son seleccionadas, dando lugar a un elevado NND en la comunidad (Jung *et al.* 2010), pero también una baja variación de este NND (el patrón regular). Por tanto, se sugiere el promedio de NND sobre todas las especies dentro de la comunidad (MNND) y la variancia correspondiente (VNND). El coeficiente de variación correspondiente $CV_{NND} = \sqrt{VNND}/MNND$ esperado a disminuir cuando ocurre la diferenciación de nicho. La tabla 2 resume el significado ecológico de estos rasgos basados en estadísticas y los patrones esperados en base a al filtro ambiental y una diferenciación del nicho.

Dinámicas de la comunidad y patrones de abundancia local

La matriz parcela por especies está compuesta de datos en porcentaje de cobertura por

Tabla 2. Estadísticas sobre los rasgos funcionales utilizados para detectar los procesos del conjunto de comunidades y patrones correspondientes esperados en base a los procesos de filtro ambiental y diferenciación de nicho.

Rasgos funcionales	Código	Filtro ambiental	Diferenciación de nicho
Media ponderada de la comunidad	CWM	≠	-
Varianza ponderada de la comunidad	CWV	- Convergencia (Cornwell & Ackerly 2009)	+ Divergencia (Cornwell et Ackerly 2009)
Relación de varianza de la distancia del vecino más cercano/promedio de la distancia del vecino más cercano	CVNND	NA	- Regularidad (Kraft <i>et al.</i> 2008)

cada especie. Dentro de una segunda matriz consideramos solo los valores pequeños (de o por debajo del 1%) para representar la situación de las especies a baja densidad (Fig. 3). También dentro de una tercera matriz consideramos solo datos de abundancia altas (estrictamente sobre el 1%, Fig. 3). Si los individuos de una especie están distribuidos al azar en los cojines de DM y OA (es decir que los individuos no diferencian el filtro de habitat entre los cojines), el número de individuos encontrados en DM o OA entre n individuos debería seguir una ley binomial de parámetros ($n, p=0.5$). A considerar un número alto de sorteo, la distribución de los individuos se convierte a una distribución cercana Gaussiana de media np y varianza $np(1-p)$. Acá no se conoce cuántos individuos están considerados, porque los datos son porcentajes de cobertura. Asumiendo que estos datos son proporcionales al número de especies, se espera que la cobertura de especies en DM y OA siga una distribución Gaussiana de promedio p y varianza $p(1-p)/n$. Entonces se puede comparar el histograma de la proporción de las especies relativas en DM o OA con la distribución Gaussiana esperada, mediante la realización de una prueba de Shapiro-Wilk de normalidad por ejemplo (Fig. 3).

Validación del esquema de muestreo

En nuestro sitio de estudio, se encontraron 69 especies de plantas vasculares en las comunidades de plantas subordinadas del muestreo dominante de cojines OA y DM, distribuidas en 16 familias y 41 géneros. Las familias más abundantes son Poaceae (14) y Asteraceae (15). La riqueza varía desde 5-23 especies. Basados en estos datos, para el análisis de los rasgos funcionales se seleccionaron 20 especies que son las más abundantes en todo el grupo; además de 10 taxa que fueron localmente abundantes y presentes en varias parcelas (ver Anexo 1). Se obtuvo un promedio del 92% de cobertura por cada parcela y un mínimo de 70% de cobertura en una del valle de Hichu Khota.

Esfuerzo de muestreo a lo largo de los valles y tipos de cojín

Existe una variación en el tamaño de muestreo entre los valles y los tipos de cojín (DM vs. OA, Tabla 1), dependiendo de las dificultades encontradas en el trabajo de campo. Evaluamos si estas variaciones son lo suficientemente grandes para producir un desbalance en el muestreo y los peligros potenciales en el análisis de datos mediante la realización de pruebas

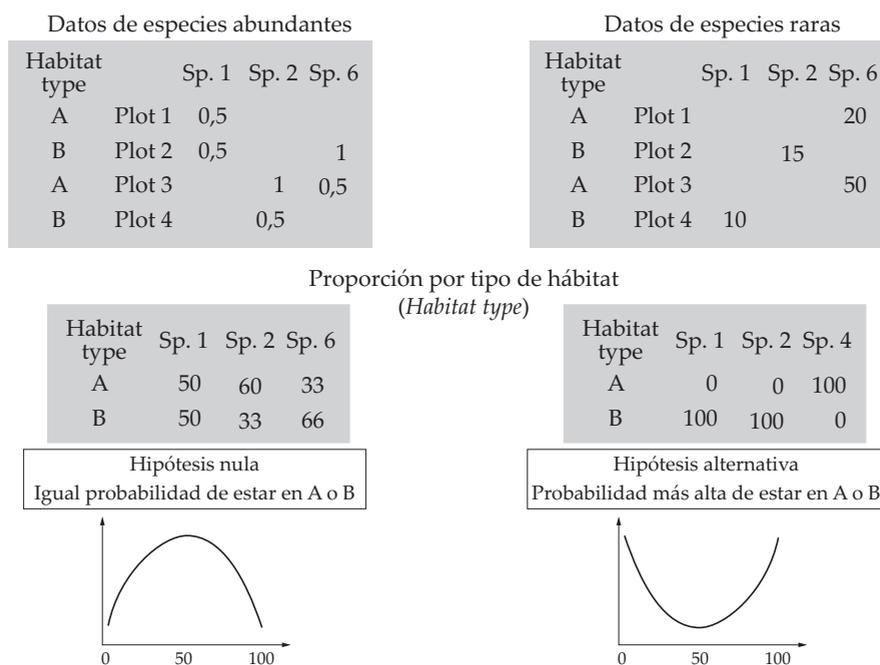


Figura 3. Variación de los patrones de ocurrencia y de las especies raras y abundantes, como esperado en los cojines de DM y OA.

de independencia de χ -cuadrado. Debido a los tres niveles del sistema de muestreo - valles, bofedales y cojines - los tres niveles del balance del muestreo fueron evaluados: número de cojines de DM y OA 1) a lo largo de los valles 2), entre los bofedales 3) y entre los cojines 4) (Tabla 3). Ninguna de estas pruebas fue significativa, por lo que se deduce que el

esquema de muestreo es lo suficientemente equilibrado para análisis posteriores.

Variación florística secundaria en base al ambiente

El esquema de la figura 1 está basado en dos supuestos importantes: 1) la existencia de una

Tabla 3. Test de χ -cuadrado de independencia de muestreo entre los cojines de OA y DM a tres niveles espaciales jerárquicos. Leyenda: df = grados de libertad, NS = no significativo.

	χ -cuadrado	df	valor p
Valles	6.36	4	0.17 NS
Bofedal	8.74	7	0.11 NS
Cojines	2.46	1	0.27 NS

diferencia ambiental entre los cojines de DM y OA, que es la único filtro sobre la comunidad de especies de plantas subordinadas; y 2) una limitación de dispersión, que es una fuente de cambio composicional entre las comunidades que habitan en los tipos de cojines DM y OA. Las violaciones a estos supuestos pueden sesgar nuestras conclusiones con respecto a las tres principales hipótesis que queremos abordar. El principal sesgo puede ser a través del efecto de las co-variantes ambientales a la variación de la composición en un tipo de cojín determinado. La variación ambiental podría ser entonces confundida con la limitación de dispersión de los efectos estocásticos locales. Por lo tanto, se caracterizó la variación de la composición florística entre parcelas de un determinado tipo de cojín DM o OA, mediante un análisis de correspondencia no simétrica (NSCA, Gimaret-Carpentier *et al.* 1998, Kroonenberg & Lombardo 1999). Este método permite investigar la desviación de la composición de

cada parcela desde el promedio de todas las consideradas en el análisis. Todos los análisis pueden ser realizados mediante funciones del paquete *ade4* en el programa R (Chessel *et al.* 2004). Como ejemplo, la Fig. 4 muestra la principal variación de la composición florística en los cojines de DM (a) y OA (b). La figura 4a enfatiza que *Zameioscirpus muticus* es una especie localmente subdominante en los cojines de DM (eje horizontal), como recientemente notificado por Ruthsatz (2012). *Poa gymnantha* y *Plantago tubulosa* también forman importantes poblaciones en algunos plots de DM (eje vertical). Al contrario, la Fig. 4b muestra que *Festuca dolicophylla* (eje horizontal) y *Deyeuxia heterophylla* (especies típicas de laderas; Renvoize 1998) pueden ser subdominantes en los cojines de OA. Este análisis indica que los cojines de DM y OA generan diferentes tipos de comunidades de plantas subordinadas.

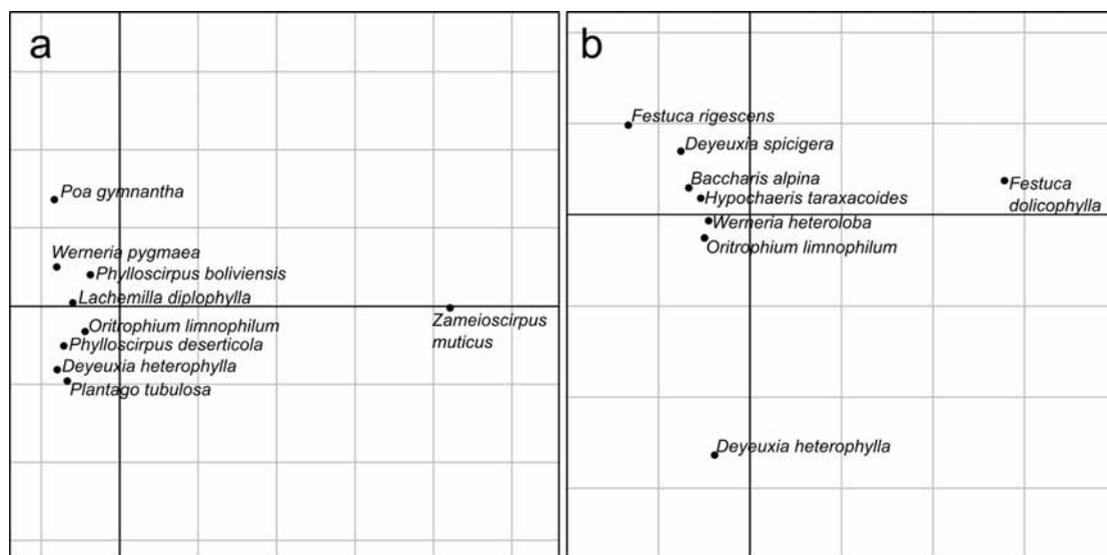


Figura 4. Análisis de Correspondencia no Simétrica (NSCA) de las comunidades de plantas relacionadas a a. los cojines de DM y b. a los cojines de OA. Los ejes horizontales y verticales muestran el primer y segundo gradiente de la composición a lo largo de las comunidades, respectivamente.

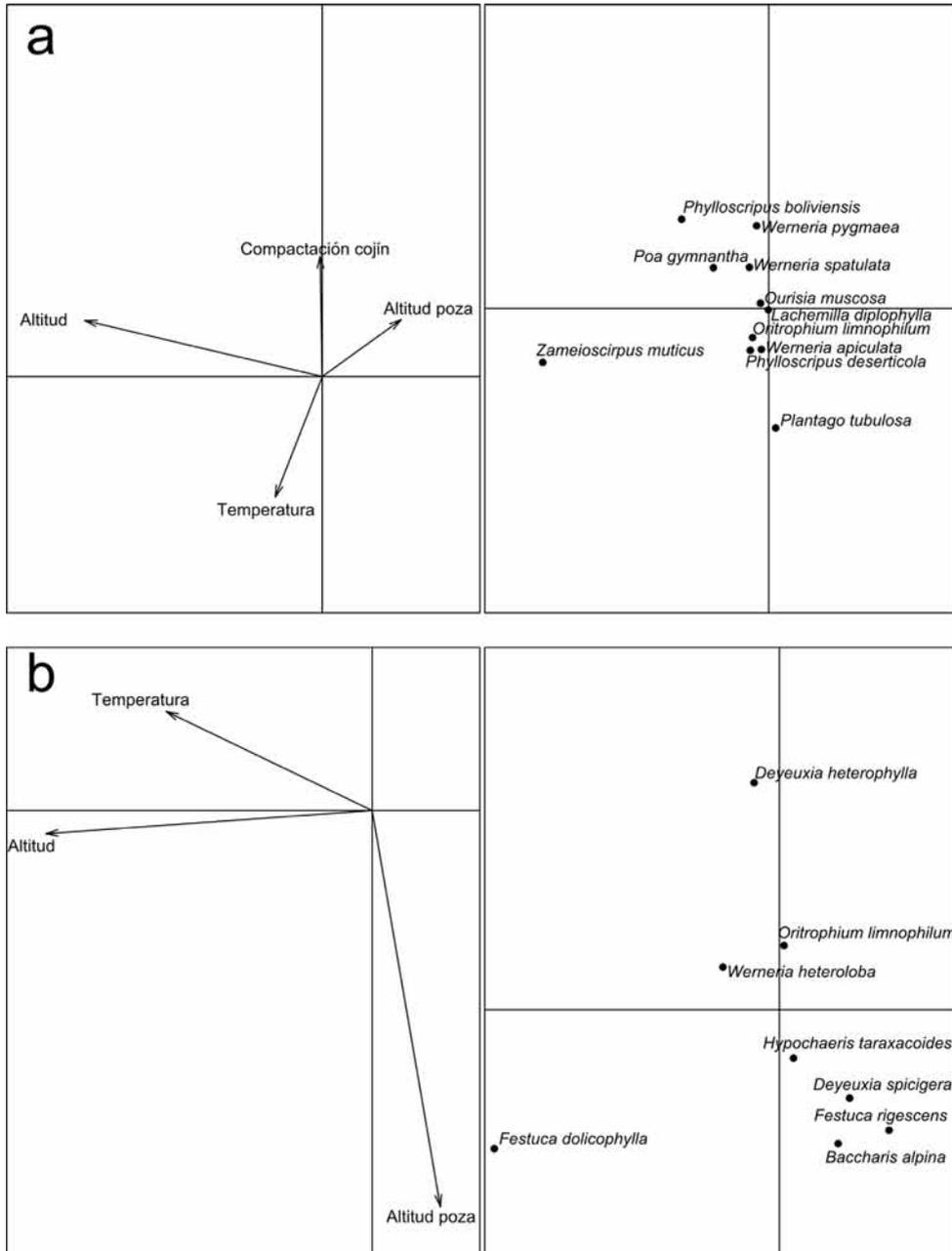


Figura 5. Efecto de las variables ambientales sobre la composición florística que se muestra en la Fig. 4, en a. cojines de DM y b. los cojines de OA. Los ejes horizontales y verticales muestran el primer y segundo principal gradiente ambiental de la composición a lo largo de las comunidades, respectivamente.

Se abordó la contribución de co-variantes ambientales a la composición de la variación entre cada tipo de cojín. Se realizó un NSCA limitada por los datos ambientales bióticos y no bióticos reportados en los cojines (Lebreton *et al.* 1991). La versión limitada de NSCA destaca la parte de la desviación explicada por las variables ambientales (Pélissier *et al.* 2003). Realizando una prueba de aleatorización de Monte Carlo (*randtest* en el paquete de *R ade4*, 999 permutaciones and 0.1% de resolución) permite evaluar la significancia de la relación entre los cojines y las variables ambientales (Chessel *et al.* 2004).

El efecto ambiental fue marginalmente significativo sobre la composición de los cojines de DM ($P = 0.05$), pero fue más pronunciado en los cojines de OA ($P < 0.01$). Por lo tanto variables ambientales ocultas basadas en el filtro existen en los cojines de OA y deberían ser reconocidas en futuras investigaciones dentro del marco básico de la figura 1. Por otro lado, los cojines de DM son más consistentes con nuestra hipótesis sobre ambientes homogéneos, excepto en cuanto a la preferencia de *Zameioscirpus muticus* por una mayor elevación del bofedal y por un bajo nivel del agua superficial (Fig. 5a).

Agradecimientos

Agradecemos a E. Quenta para la traducción del artículo en castellano. Este trabajo es parte del programa “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).

Referencias

- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen & N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14(1): 19-28.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Benavides, J. C., D. H. Vitt & R. K. Wieder. 2013. The influence of climate change on recent peat accumulation patterns of *Distichia muscoides* cushion bogs in the high-elevation tropical Andes of Colombia. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 118: 1627-1635.
- Chessel, D., A. B. Dufour & J. Thioulouse. 2004. The ade4 package-I-One-table methods. *R news* 4: 5-10.
- Cingolani, A. M., M. Cabido, D. E. Gurvich, D. Renison & S. Díaz. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Cooper, D., E. Wolf, C. Colson, W. Vering, A. Granda & M. Meyer. 2010. Alpine peatlands of the Andes, Cajamarca, Peru. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42: 19-33.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornwell, W. K. & D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- Ellison, A. M., M. S. Bank, B. D. Clinton, E. A. Colburn, K. Elliott, C. R. Ford,

- D. R. Foster, B. D. Kloeppel, J. D. Knoepp & G. M. Lovett. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 479-486.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill & J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Gimaret-Carpentier, C., D. Chessel & J. P. Pascal. 1998. Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138: 97-112.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grime, J. P. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Hoboken, 456 p.
- Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt, editors. 2005. *Metacommunities - spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. 513 p.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton y Oxford. 375 p.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species*. Cambridge University Press, Cambridge. 681 p.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann & S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134-1140.
- Kraft, N. J. B. & D. D. Ackerly. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401-422.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia & D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322: 580-582.
- Kroonenberg, P. M. & R. Lombardo. 1999. Nonsymmetric correspondence analysis: A tool for analysing contingency tables with a dependence structure. *Multivariate Behavioral Research* 34: 367-396.
- Lebreton, J. D., R. Sabatier, G. Banco & A. M. Bacou. 1991. Principal component and correspondence analyses with respect to instrumental variables: an overview of their role in studies of structure-activity and species-environment relationships. pp. 85-114. En: Devillers, J. & W. Karcher (eds.) *Applied Multivariate Analysis in SAR and Environmental Studies*. Kluwer, Dordrecht.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Loreau, M. & N. Mouquet. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist* 154: 427-440.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire & R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- MacArthur, R. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- MacArthur, R. & E. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 p.
- Mayfield, M. M. & J. M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085-1093.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby. 2006. Rebuilding community

- ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178-185.
- Montesinos-Navarro, A., J. G. Segarra-Moragues, A. Valiente-Banuet & M. Verdú. 2012. Plant facilitation occurs between species differing in their associated arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 196: 835-844.
- Mouquet, N. & M. Loreau. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162: 14.
- Munoz, F., P. Couteron & B. Ramesh. 2008. Beta-diversity in spatially implicit neutral models: a new way to assess species migration. *The American Naturalist* 172: 116-127.
- Munoz, F., B. R. Ramesh & P. Couteron. 2014. How do habitat filtering and niche conservatism affect community composition at different taxonomic resolutions? *Ecology* 95: 2179-2191.
- Ostria, C. 1987. La végétation d'une vallée alto-andine (Hichu Kkota, Cordillère orientale, Bolivie). I-Données générales. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 134: 385-397.
- Pakeman, R.J. & H.M. Quested. 2007. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91-96.
- Pélissier, R., P. Couteron, S. Dray & D. Sabatier. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84: 242-251.
- Pillar, V.D., L. D. Duarte, E. E. Sosinski & F. Joner. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Renvoize, S.A. 1998. *Gramíneas de Bolivia*. Kew Royal Botanic Gardens, Londres. 644p.
- Ruthsatz, B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. *Phytocoenologia* 42: 133-179.
- Sonnier, G., B. Shipley & M.-L. Navas. 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21: 1014-1024.
- Soruco, A., C. Vincent, B. Francou & J. F. Gonzalez. 2009. Glacier decline between 1963 and 2006 in the Cordillera Real, Bolivia. *Geophysical Research Letters* 36: L03502.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena De Historia Natural* 79: 245-255.
- Stubbs, W. J. & J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557-567.
- Valiente-Banuet, A. & M. Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikkelsen, A. Cutler & W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1-20.

Anexo 1. Especies seleccionadas para la medición de los rasgos funcionales.

Familia	Género	Especie
Asteraceae	<i>Baccharis</i>	<i>alpina</i>
Asteraceae	<i>Hypochaeris</i>	<i>taraxacoides</i>
Asteraceae	<i>Oritrophium</i>	<i>limnophilum</i>
Asteraceae	<i>Werneria</i>	<i>apiculata</i>
Asteraceae	<i>Werneria</i>	<i>heteroloba</i>
Asteraceae	<i>Werneria</i>	<i>pygmaea</i>
Asteraceae	<i>Werneria</i>	<i>solivifolia</i>
Asteraceae	<i>Werneria</i>	<i>spatulata</i>
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i>	sp.
Cyperaceae	<i>Carex</i>	<i>maritima</i>
Cyperaceae	<i>Phylloscirpus</i>	<i>boliviensis</i>
Cyperaceae	<i>Phylloscirpus</i>	<i>deserticola</i>
Cyperaceae	<i>Zameioscirpus</i>	<i>muticus</i>
Juncaceae	<i>Distichia</i>	<i>muscoides</i>
Juncaceae	<i>Luzula</i>	<i>racemosa</i>
Juncaceae	<i>Oxychloe</i>	<i>andina</i>
Orobanchaceae	<i>Castilleja</i>	<i>pumila</i>
Plantaginaceae	<i>Ourisia</i>	<i>muscosa</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago</i>	<i>tubulosa</i>
Poaceae	<i>Deyeuxia</i>	<i>heterophylla</i>
Poaceae	<i>Deyeuxia</i>	<i>lagurus</i>
Poaceae	<i>Deyeuxia</i>	<i>rigescens</i>
Poaceae	<i>Deyeuxia</i>	<i>spicigera</i>
Poaceae	<i>Festuca</i>	<i>dolicophylla</i>
Poaceae	<i>Festuca</i>	<i>rigescens</i>
Poaceae	<i>Poa</i>	<i>gimantha</i>
Ranunculaceae	<i>Caltha</i>	<i>sagittata</i>
Rosaceae	<i>Lachemilla</i>	<i>diplophylla</i>
Rosaceae	<i>Lachemilla</i>	<i>pinnata</i>
Schoepfiaceae	<i>Arjona</i>	<i>glaberrima</i>

Metodología para evaluar el potencial productivo y la dinámica socioecológica de la ganadería en bofedales altoandinos

Methodology for assessing the productive capacity and the socio-ecological dynamics of livestock in high Andean wetlands

Néstor Cochi^{1*}; Guillermo Prieto², Olivier Dangles^{3,4}, Abel Rojas¹, Celso Ayala⁵, Bruno Condori^{1,6} & José Luis Casazola¹

¹Alternativas Agropecuarias (ALTAGRO), c. Gabriel Gosalvez Esq. 6 de Agosto No 240, 3er Piso, Sopocachi, La Paz, Bolivia. *Autor para correspondencia: altagro-lp@entelnet.bo

²Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP), c. Francisco Bedregal, N° 2904 final Av. Víctor Sanjinés – Sopocachi, La Paz, Bolivia.

³IRD-UR072-BEI, CNRS-LEGS desglosar por favor!, Universidad Paris Sud 11, 91198 Gif-sur-Yvette cedex, Francia.

⁴IRD, Whimper N30-62 y Coruña, Apartado postal 17-12-857, Quito, Ecuador.

⁵Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, Edificio Lisímaco Gutiérrez, Héroes del Acre No 1850, La Paz, Bolivia.

⁶Centro Internacional de la Papa, Oficina de enlace en Bolivia, c. Gabriel Gosalvez Esq. 6 de Agosto, No 240, 3er Piso, Sopocachi, La Paz, Bolivia.

Resumen

Los bofedales altoandinos son una fuente de recursos crucial para los habitantes del Altiplano, Más que todo, proveen forraje todo el año para la ganadería, en mayoría camélidos. Sin embargo, este recurso es altamente vulnerable frente a los efectos del cambio climático y sobre-uso, podría ocasionar una degradación rápida de los bofedales. El estudio tiene el propósito de describir métodos para evaluar el potencial productivo y la sostenibilidad de los bofedales altoandinos, tomando como modelo los bofedales de la Cordillera Real (departamento de La Paz, Bolivia) con la finalidad de aprovechar y fortalecer la producción ganadera que se desarrolla en la zona. En primer lugar, proponemos disponer de información técnica sobre la cobertura vegetal, composición florística y la cantidad de materia seca para estimar el potencial de los bofedales como forraje. Esta obtención de datos se puede realizar a través de un muestreador de rejilla a lo largo de transectos lineales. Posteriormente relacionamos estos datos con la abundancia del ganado, con el fin de cuantificar capacidad de carga animal, la cual es directamente relacionada con la sostenibilidad a largo plazo de los recursos de los bofedales. Nuestro tercer objetivo es sugerir métodos sencillos para caracterizar los sistemas de uso de los bofedales, estos datos permitirán ajustar nuestro conocimiento sobre el potencial productivo y la sostenibilidad de los bofedales altoandinos, además de realizar orientaciones hacia un manejo adecuado y uso racional sostenible de los bofedales.

Palabras clave: Biomasa vegetal, Bofedal, Capacidad de carga animal, Pastoreo, Transecto lineal.

Abstract

High-Andean wetlands (bofedales) provide crucial resources for the inhabitants of the Altiplano, among which pasture for camelid livestock. This resource is particularly vulnerable in the face of

the effects of climate change. In this context, overgrazing may drive bofedales' functioning beyond a threshold of sustainability, leading to an overall degradation of both the diversity and productivity of these keystone ecosystems. The purpose of this methodological contribution is to present a number of easy-to-apply methods to evaluate the productive capacity and the sustainability of high Andean bofedales, taking the bofedales of the Cordillera Real (La Paz Department, Bolivia) as a model. Such an approach is meant to sustain livestock production in this region. First, we describe methods to collect vegetation data (plant diversity, relative vegetation cover, dry matter quantity) so as to estimate the current potential of bofedales as a nutrient resource for livestock. This data collection can be made with help of contact points along 30-50 m line transects. Second, we put together these data with an estimation of livestock abundance in order to characterize the carrying capacity of each bofedal, which is directly correlated with the long-term maintenance of the resources provided by these ecosystems. Our third specific objective is to discuss briefly simple methods for characterizing the operating systems at work in bofedales. Acquiring these data is expected to refine our knowledge of the potential productivity and sustainability of High-Andean bofedales. It should permit optimizing their long-term management.

Key-words: Animal carrying capacity, High-Andean wetlands, Line transect, Pasture, Vegetation biomass.

Introducción

Los bofedales son praderas nativas húmedas altoandinas o altiplánicas que están constituidos en mayoría por plantas en forma de cojín de la familia Juncaceae (Ostria 1987, Squeo *et al.* 2006). Estas praderas también son conocidas como vegas, humedales, turberas o joqhos (término local en idioma Aymará). Desde el punto de vista ecológico, los bofedales constituyen ecosistemas complejos, donde los recursos como suelo, agua, flora y fauna interactúan de una manera dinámica y proveen importantes servicios ambientales al ser humano como forraje, recurso en agua o almacenamiento de carbono (Squeo *et al.* 2006, Segnini *et al.* 2010, Meneses *et al.* en este número especial).

Su producción vegetal es de alta calidad nutricional para la ganadería la mayor parte del año ya que se mantiene verde, suculenta, de elevado valor forrajero, apta para el pastoreo principalmente de alpacas y llamas (camélidos) que están distribuidas en todas las regiones altoandinas de Bolivia y Perú (Alzérreca *et al.* 2001a, Genin & Alzérreca 2006, Dangles *et al.* 2014). Así, los bofedales son hábitats naturales para la crianza de ganado camélido. La crianza de ganado es esencial en estas regiones, al nivel

económico como al nivel del bienestar a través de la seguridad alimentaria de quienes viven en estos sistemas productivos, constituyéndose en los sitios más productivos de la zona altoandina (SCR 2013). También albergan una gran diversidad de fauna silvestre donde las especies como vizcachas (*Lagidium viscacia*), vicuñas (*Vicugna vicugna*), huallatas (*Chloephaga melanoptera*) y otras utilizan bofedales como refugios en términos de nutrición (Genin & Alzérreca 2006, Alzérreca *et al.* 2001a).

Sin embargo, estos ecosistemas muestran alta vulnerabilidad a los efectos del cambio climático. En particular se espera que la disminución de los glaciares (Baraer *et al.* 2012, Rabatel *et al.* 2013) y la posible reducción de la cantidad de precipitación en la región (IPCC 2013) pueden lograr reducir el tamaño de los bofedales y/o convertirlos más secos (Dangles *et al.* en este número especial), ocasionando la reducción de la producción vegetal. Por otra parte, el calentamiento global, sin tomar en cuenta la posibilidad de reducir la cantidad de agua que llega a los bofedales, podría aumentar la productividad de la vegetación, dando posiblemente más recursos a los bofedales (Benavides *et al.* 2013). En consecuencia, el futuro de los bofedales altoandinos es

impredicible, por lo menos se espera que se mantengan muy frágiles. Bajo este contexto, los cambios de intensidad de la ganadería podrían tener efectos exacerbados sobre su productividad y la diversidad (García *et al.* en este número especial).

Con el fin de contribuir a mantener la capacidad productiva de los bofedales para la alimentación del ganado frente a los efectos del cambio climático, es importante conocer e identificar diferentes técnicas y métodos de evaluación agronómicas del bofedal y su posterior aplicación. En este sentido, el objetivo del presente estudio es proveer métodos y técnicas de campo sencillas para: 1) determinar la cobertura vegetal, la composición florística y la producción de biomasa vegetal apetecible en los bofedales, 2) estimar la capacidad de carga animal de pastoreo y 3) evaluar la dinámica del sistema de producción ganadera y organizacional sobre el uso de los bofedales.

Metodología

Localización del área y de los sitios de estudio

Proponemos un área de estudio comprendiendo 13 bofedales, que forma parte de la Cordillera Real de los municipios de Pucarani, Batallas, El Alto, Guanay y La Paz del departamento de La Paz (Fig. 1), mismos que se encuentran al pie de glaciares. Para seleccionar los bofedales a evaluar se consideró los siguientes criterios: 1) estar localizados por encima de los 4.500 m de altitud (ver justificación en Meneses *et al.* en este número especial) y 2) ser fuentes de alimentación para llamas, alpacas, ovejas, vacas, caballos y otros.

Cobertura vegetal y composición florística

Los bofedales albergan una gran diversidad de especies vegetales (Ostria 1987) que son consumidas por los animales durante el

pastoreo. Para caracterizar la composición florística de una comunidad vegetal, existe una amplia variedad de métodos y técnicas que permite su determinación, donde la utilización de los mismos dependerá de los objetivos de cada estudio y de la estructura de la comunidad a estudiar (Müeller-Dombois & Ellenberg 1974). Sin embargo, en cualquier método utilizado para el estudio florístico, cada punto de medición (unidad muestral) debe cumplir con los siguientes requerimientos 1) debe ser de tamaño suficiente como para contener una lista representativa de la riqueza de la comunidad vegetal estudiada y 2) el hábitat debe ser relativamente uniforme dentro el área de muestreo.

Un método fácil para examinar las comunidades vegetales de los bofedales es el método de punto de intersección propuesto por Goodall (1952, ver también Müeller-Dombois & Ellenberg 1974). Según este autor, se debe definir primero transectos lineales, una de las técnicas más utilizadas para inventariar especies vegetales de las praderas nativas, tanto las de secano como humedales. El transecto lineal consiste en trazar una línea imaginaria de 30-50 m dentro de una comunidad vegetal relativamente homogénea. A lo largo de cada transecto, proponemos caracterizar la vegetación con un muestreador de rejilla de (Fig. 2). El muestreador tiene inserta 10 agujas metálicas, separadas cada 4 cm entre ellas y una inclinación de 45° para hacer punto de contacto. En cada punto de contacto se registra la planta presente en un formulario de campo (Chambi 2014). Este método fue comparado con éxito en otros humedales altoandinos como por ejemplo en un estudio de caracterización florística de las turberas de dos sitios en el Ecuador (Gortaire 2010) y para realizar un estudio de caracterización ecológica de las turberas y bofedales del sistema de humedales Amaluzas, también en el Ecuador (Flachier *et al.* 2009). En un diagnóstico integral y estado de conservación de los bofedales de la Reserva Nacional de Fauna Eduardo Avaroa

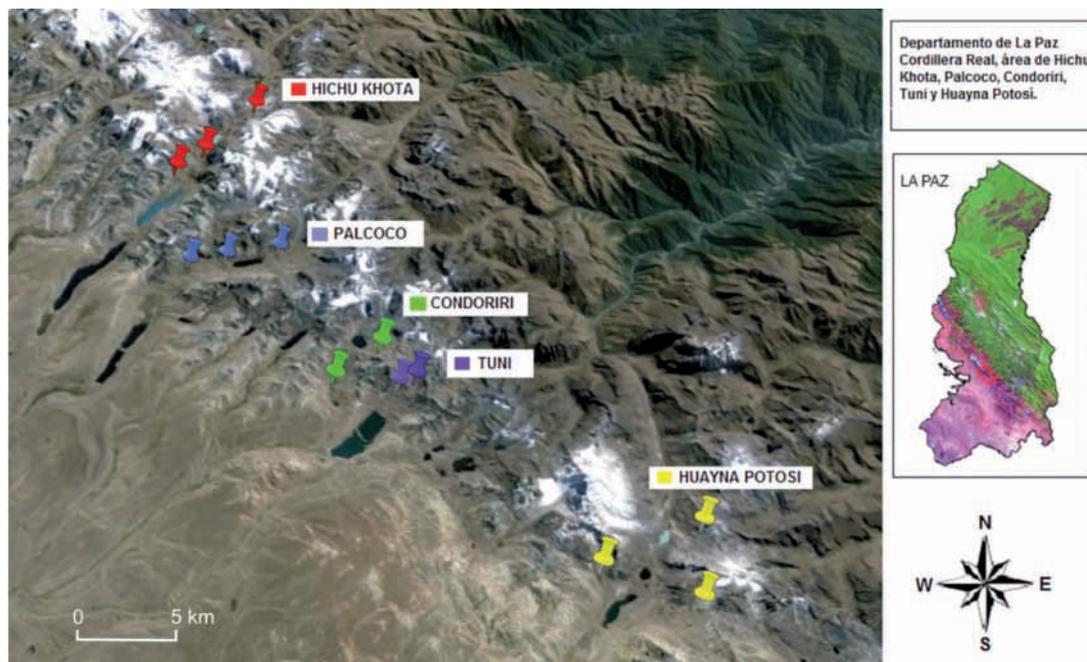


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio (Izquierda: localización de la Cordillera Real en el Departamento de La Paz). Puntos de diferentes colores representan la pertenencia de cada uno de los bofedales estudiados en la cuenca glaciar (e.g., rojo: tres bofedales en la cuenca Hichu Khota).

(REA) y Zonas de Amortiguación (ZA), fue utilizado para determinar la cobertura vegetal y composición botánica de los bofedales estudiados (Prieto & Barrera 2010). También, en un estudio de características y distribución de los bofedales en el ámbito boliviano, para determinar la cobertura vegetal y otros componentes no biológicos (Alzérreca *et al.* 2001a, b, Ortega 2004). En nuestro caso, se fue desplazando el muestreador de rejilla por el transecto lineal cada tres pasos (3 m aproximadamente) a lo largo del bofedal, hasta completar 280 puntos de contacto, dando datos representativas del área, los cuales permiten estimar 1) la diversidad vegetal del transecto y las abundancias respectivas de cada planta y 2) la cobertura vegetal relativa (%). Durante la toma de datos florísticas en cada punto de contacto, se recomienda también registrar en

el formulario de campo los componentes no vegetales, como suelo desnudo, piedra, roca, mantillo orgánico, estiércol, afloramiento salino y agua, los cuales nos ayudaran a caracterizar más precisamente el ambiente.

Determinación de materia seca

La materia vegetal seca (MS) es un indicador pertinente de la producción de biomasa forrajera en los bofedales (Squeo *et al.* 2006). Para estimar fácilmente la MS, se puede aplicar la metodología de extracciones al azar de tepes del material vegetal vivo presente en el bofedal, esto para estimar y conocer los volúmenes de producción de biomasa forrajera disponible para la época de estudio. Esta misma técnica fue utilizada con éxito para estimar el contenido de materia seca en el diagnóstico integral y estado



Figura 2. Muestreador de rejilla de Goodall (1952), el cual permite estimar la composición florística y la cobertura vegetal relativa de los bofedales a través de métodos de puntos de contacto.

de conservación de los bofedales de la Reserva Nacional de Fauna Eduardo Avaroa (REA) y Zonas de Amortiguación (ZA) (Alzérreca *et al.* 2001a, b, Prieto & Barrera 2010). Similares criterios fueron utilizados en otros estudios semejantes (Copa *et al.* 2003, Yujra 2007, Siguyro 2008).

En cada transecto lineal (ver arriba), mediante el uso de un anillo muestreador de 10 cm de diámetro (78.54 cm²) sugerimos extraer al azar por lo menos 10 repeticiones (tepes) del material vegetal vivo presente en el suelo, con la finalidad de estimar y conocer los volúmenes de producción de biomasa forrajera disponible (Fig. 3a). En laboratorio, de cada tepe muestreado, se procedió a cosechar el pasto o forraje (biomasa vegetal aérea disponible, en general de color verde), simulando al corte

que realizan los animales al pastoreo libre, con una tijera y/o cuchillo (Fig. 3b). Una vez obtenida la muestra de biomasa, se procede al pesaje y embolsado en sobres manila, los cuales deben estar llevados a una mufla o estufa, para proceder al secado de las muestras, a una temperatura de 65°C por 48-72 horas. Al cabo de este tiempo pueden ser pesadas en una balanza de precisión hasta obtener peso constante. Con los resultados finales se podrá determinar la MS (kg/ha) para cada estrato o bofedal muestreado, respondiendo por otra parte al nuestro objetivo uno.

En caso de que el bofedal sea heterogéneo, con varios tipo de plantas dominantes coexistiendo (e.g. las plantas en forma de cojín *Oxychloe andina* y *Distichia muscoides*; ver Meneses *et al.* en este número especial),

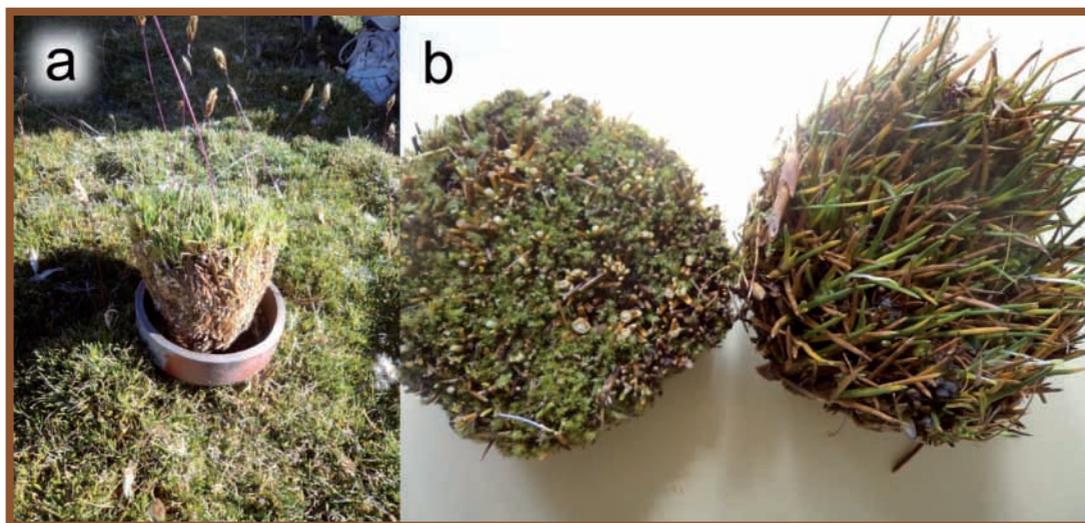


Figura 3. Muestras de tepe con anillo muestrador, método para estimar la cantidad de materia seca de bofedales. a. Colecta de una muestra en el campo y b. muestras en laboratorio, después y antes de la cosecha de material vegetal (con tijera o cuchillo, simulando el efecto de los herbívoros).

recomendamos muestrear separadamente de cada tipo de vegetación. Así se puede comparar la producción de MS entre los diferentes componentes del bofedal.

Determinación de la capacidad de carga animal

En muchos casos, el uso y manejo de los bofedales esta desarrollado de manera inadecuada, llegando a una disminución de la productividad de las plantas, la cual se traduce en un recurso reducido para la ganadería (Alzérreca *et al.* 2001a, Prieto & Barrera 2010). De hecho, el número de animales que puede soportar el bofedal, frecuentemente es desconocido por los ganaderos de camélidos (Copa *et al.* 2003). La evaluación de la capacidad de carga animal tiene el propósito de analizar su estado actual de conservación y tomar las precauciones necesarias en el futuro, para su uso racional y sostenible. Para estimar

fácilmente la capacidad de carga animal de los bofedales altoandinos, proponemos utilizar la metodología descrita por León-Velarde & Quiroz (1994) que consiste en:

1. Determinar el peso vivo promedio de cada especie animal presente en el bofedal (PV, kg); que se puede obtener pesando directamente una muestra de animales representativos en el campo o mediante bibliografía (Condori 2000, Cardozo 2007), que es el caso del presente estudio.
2. Convertir a Unidades Animal (UA), para esto es necesario definir la especie animal que la utiliza (en nuestro caso será una llama adulta de 70 kg de PV), con la finalidad de estimar adecuadamente los requerimientos diarios de forraje (Esqueda *et al.* 2011). El cálculo de UA se basa en la obtención de un Coeficiente de Relación (CR), que es constante entre los animales presentes en el bofedal (0.0413). El CR nos permite calcular un factor de ajuste para

las otras especies o diferentes categorías (Tabla 1), con lo que se estandariza a una sola unidad (UA).

3. Calcular las necesidades de MS, el método más fácil para este cálculo es multiplicar el peso vivo de un animal (llama) por 2% (San Martín 1996), para satisfacer el requerimiento de MS de una llama por día (MS/día/ animal). Con este dato se podrá calcular la cantidad total requerida de forraje para el total de los animales que se alimentan del bofedal.
4. Finalmente se calcula la capacidad de carga animal según la cantidad de forraje (MS) disponible en el bofedal (Ver más arriba) entre el consumo total de forraje por el total de UA al año (Alzérreca *et al.* 2001b, Ortega 2004).

Formas de uso, tenencia y aprovechamiento de los bofedales

En estudios para evaluar el potencial productivo de comunidades vegetales, generalmente no se toma en cuenta el aspecto social debido a la

complejidad que implica, ya que la intervención de las familias que viven en las cercanías de los bofedales, tiene importancia social, económica y ambiental (Arana 2002). Sin embargo, estos datos son importantes para tener una comprensión global del sistema. Pueden ser obtenidos a través de observaciones directas, entrevistas y encuestas, recabando información social de autoridades locales y ganaderos comunales. Se recomienda utilizar encuestas estáticas bajo un enfoque socio-económico y ecológico, con preguntas sencillas, para que la persona encuestada responda con certeza, claridad y en menor tiempo posible (León-Velarde & Quiroz, 1994, ver Anexo 1).

Detalles sobre estos métodos pueden ser encontrados en varios estudios. Por ejemplo, un estudio de la capacidad de carga en bofedales para la cría de alpacas en el sistema del Lago Titicaca, Desaguadero, Poopó y Salar de Coipas (TDPS) consideró aspectos como tenencia, acceso a los bofedales, dinámica de pastoreo, faenas ganaderas de la producción de ganado y población actual de ganado por especie, que fueron obtenidas de fuentes

Tabla 1. Cálculo de las unidades animales llamas (UA) en función al peso vivo (PV) y peso metabólico en un grupo de animales basado en León-Velarde & Quiroz (1994). Leyenda: PV = Peso vivo; CR = coeficiente de relación; W0.75 = peso metabólico; UA = unidad animal de llamas.

	PV (kg)	CR		Peso metabólico (PV ^{0.75})	UA	Numero Animales	Total UA
Vaca Adulta	410	0.0413	x	91.11	= 3.76	5	18.8
Vaquilla	300	0.0413	x	72.08	= 2.98	3	8.9
Ternera	70	0.0413	x	24.20	= 1.00	4	4.0
Toro	450	0.0413	x	97.70	= 4.04	2	8.1
Llama adulta	70	0.0413	x	24.20	= 1.00	90	90.0
Ancuta	40	0.0413	x	15.91	= 0.66	30	19.7
Cría	25	0.0413	x	11.18	= 0.46	20	9.2
Oveja adulta	30	0.0413	x	12.82	= 0.53	80	42.4
Cría	5	0.0413	x	3.34	= 0.14	25	3.5
Total UA				Total UA			204.6

primarias y secundarias (Alzérreca *et al.* 2001b). Similares características se consideraron en otros estudios (Condori & Choquehuanca 2001, Contreras 2007). También, en un estudio de evaluación ecológica de bofedales de la cuenca circundante al nevado Illimani, se menciona que se utilizaron fuentes primarias y secundarias de información para describir las características de uso de bofedales y la posibilidad de formular planes de manejo de los bofedales (Carafa 2009). Alternativamente y/o como complemento a las encuestas, el uso de tecnologías recientes permiten, entre otros, monitorear los desplazamientos del ganado con radiocollares, dando la posibilidad de identificar los sitios más interesantes en términos de cantidad como calidad de forraje (Iversen *et al.* 2014).

Agradecimientos

Este estudio es parte del programa “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).

Referencias

- Alzérreca, H., G. Prieto, J. Laura, D. Luna & S. Laguna. 2001a. Informe Final sobre Características y distribución de los bofedales en el ámbito boliviano del sistema lago Titicaca, Desaguadero, Poopó y Salar de Coipasa T.D.P.S. Autoridad Binacional del Lago Titicaca (ALT), Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) y Asociación Integral de Ganaderos en Camélidos de los Andes Altos (AIGACAA), La Paz. 187 p.
- Alzérreca, H., G. Prieto, J. Laura, D. Luna & S. Laguna. 2001b. Estudio de la capacidad de carga de bofedales para la cría de alpacas en el sistema TDPS-Bolivia. Autoridad Binacional del lago Titicaca y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, La Paz. 294 p.
- Arana, Z. M. 2002. Resolución de conflictos medioambientales en la microcuenca del Río Porcón, Cajamarca 1993-2002. Tesis de maestría en Sociología, Pontificia Universidad Católica del Perú, Escuela de Graduados. Lima. 158 p.
- Baraer, M., B. Mark, J. Mackenzie, T. Condom, J. Bury, K. Huh, C. Portocarrero, J. Gómez & S. Rathay. 2012. Glacier recession and water resources in Peru’s Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology* 58(207): 134-150.
- Benavides, J. C., D. H. Vitt & R. K. Wieder. 2013. The influence of climate change on recent peat accumulation patterns of *Distichia muscoides* cushion bogs in the high-elevation tropical Andes of Colombia. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 118(4): 1627-1635.
- Cardozo, A. 2007. La ganadería de leche en el Altiplano. Programa de Desarrollo Lechero del Altiplano, La Paz. 83 p.
- Carafa, T. 2009. Evaluación ecológica de los bofedales de la cuenca circundante al nevado Illimani. Informe final. Agua Sustentable. La Paz. 37 p.
- Condori, G. 2000. Determinación de la edad óptima de faeneo de llamas (*Lama glama* L.) y evaluación de la calidad de la carne. Tesis de grado de ingeniería agrónoma, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 70 p.
- Condori, R. E. & D. P. Choquehuanca. 2001. Evaluación de las características y distribución de los bofedales en el ámbito Peruano del Sistema TDPS. Proyecto Conservación de la Biodiversidad en la Cuenca del Lago Titicaca – Desaguadero – Poopo - Salar de Coipasa. Universidad Nacional del Altiplano, Puno. 140 p.
- Contreras, P. R. F. 2007. Uso de vegas y bofedales de la zona cordillerana y precordillerana

- de la región de Atacama. Tesis de ingeniería forestal, Universidad de Chile, Santiago de Chile. 106 p.
- Copa, S., Escalier, G.; F. Choque, R. Condori & R. Ochoa. 2003. Proyectos demostrativos en bofedales Para la crianza de alpacas" del sistema TDPS, Centros Piloto Ulla Ulla Bolivia y Nuñoa Perú. Universidad Católica Bolivia, Tiahuanacu. 376 p.
- Chambi, A., M.S. 2014. Evaluación de la condición de la pradera nativa bofedal en época seca en la localidad de Toloko, Municipio de Palca del departamento de La Paz. Tesis de ingeniería agronómica, Universidad Pública de El Alto, La Paz. 91 p.
- Esqueda, C. M. H., E. E. R. Sosa, A. H. S. Chávez, F. A. Villanueva, M. Jesús, M. H. M. Royo, S. T. Sierra, A. S. González & S. L. Beltrán. 2011. Ajuste de carga animal en tierras de pastoreo, Manual de capacitación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Cuajimalpa. 50 p.
- Flachier, A., M. Chinchero, P. Lima & M. Villarroel. 2009. Caracterización ecológica de las turberas y bofedales del sistema de humedales Amaluza, nudo de Sabanilla, provincia de Loja, Ecuador. Proyecto de Gestión de Humedales Altoandinos. EcoCiencia – Ministerio del Ambiente, Quito. 29 p.
- Goodall, D.W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biological Review* 27: 194–245.
- Gortaire, E. 2010. Caracterización florística de las turberas y bofedales del sistema de humedales de Oña-Nabón-Saraguro-Yacuambi, Provincias de Loja, Azuay y Zamora Chinchipe, Ecuador. Proyecto Creación de Capacidades para la Valoración Socioeconómica de Humedales Altoandinos. Ministerio del Ambiente y Ecociencia, Loja. 8 p.
- Genin, D., & H. Alzérrec. 2006. Campos nativos de pastoreo y producción animal en la puna semiárida y árida andina. *Science et Changements Planétaires/Sécheresse* 17(1): 265-274.
- Hernández, J. 2000. Manual de métodos y criterios para la evaluación y monitoreo de la flora y la vegetación. Estudios de flora y vegetación. Facultad de Ciencias Forestales y Agronómicas, Universidad de Chile, Santiago de Chile. 37 p.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2013. Summary for Policymakers. pp. 1-29. En: *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York.
- Iversen M., P. Fauchald, K. Langeland, R. A. Ims, N. G. Yoccoz & K. A. Bråthen. 2014. Phenology and cover of plant growth forms predict herbivore habitat selection in a high latitude ecosystem. *PLoS ONE* 9(6): e100780. doi:10.1371/journal.pone.0100780.
- León-Velarde, C. U & R. Quiroz. 1994. Análisis de sistemas agropecuarios: uso de métodos biomatemáticos. Centro de Investigación de Recursos Naturales y Medio Ambiente (CIRNMA)–Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina (CONDESAN), La Paz. 238 p.
- Müeller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, Hoboken. 547 p.
- Ortega, M. J. I. 2004. Estudio de la capacidad de carga y carga animal en bofedales de Ulla Ulla de la Provincia Franz Tamayo del Departamento de La Paz. Tesis de ingeniería agronómica. Universidad Mayor San Andrés, La Paz. 100 p.
- Ostria, C. 1987. *Phytoécologie et paleoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota (Cordillère Orientale, Bolivie)*. Tesis de doctorado, Universidad Paris VI, Paris. 180 p.
- Prieto, G. & Barrera, W. 2010. Diagnóstico integral y estado de conservación de

- los bofedales de la REA y ZA. Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP) & Dirección de Monitoreo Ambiental (DMA), La Paz. 60 p.
- Rabatel, A., B. Francou, A. Soruco, J. Gomez, B. Caceres, J. L. Ceballos, R. Basantes, M. Vuille, J.-E. Sicart, C. Huggel, M. Scheel, Y. Lejeune, Y. Arnaud, M. Collet, T. Condom, G. Consoli, V. Favier, V. Jomelli, R. Galarraga, P. Ginot, L. Maisincho, J. Mendoza, M. Ménéguez, E. Ramirez, P. Ribstein, W. Suarez, M. Villacis & P. Wagnon. 2013. Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *The Cryosphere* 7(1): 81-102.
- San Martín, F. A. 1996. Nutrición en alpacas y llamas. Publicaciones Científicas del Instituto Veterinario de Investigaciones en el Trópico y Altura (27): 305 – 312.
- SCR (Secretaría de la Convención – RAMSAR). 2013. Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la convención sobre los humedales (Irán, 1971), 6ta. edición, Gland. 116 p.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Siguayro, P. R. 2008. Evaluación agrostológica y capacidad receptiva estacional en bofedales de puna seca y húmeda del altiplano de puno. Tesis de ingeniería agronómica. Universidad Nacional del Altiplano, Puno. 89 p.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Yujra, F. 2007. Determinación de biomasa de materia verde en el humedal “La Moya” Ayaviri. *Revista electrónica de Veterinaria* 8(4): 8-12.

Anexo 1. Cuestionario para obtener información social sobre el uso/ manejo de los bofedales.
Entrevista y/o encuesta a informantes clave, autoridades, otros.

1. Cuáles son los problemas que existen sobre el uso y manejo de los bofedales?
2. Cuáles son los problemas más urgentes de los bofedales que requieren solución?; cuáles serían las posibles soluciones a estos problemas urgentes?
3. Qué meses y con qué frecuencia riega sus bofedales? y en qué meses del año le falta agua para riego?
4. Existen burros en las CMV y cuántos de ellos acceden al bofedal? (detallar N° burros/comunidad).
5. Existen cerdos en las CMV y cuántos de ellos acceden al bofedal (detallar N°/familia/comunidad).
6. Cuáles son las especies o plantas más promisorias de mayor interés forrajero en los bofedales?
7. Antes los abuelos como manejaban y utilizaban los bofedales, actualmente como se manejan y utilizan?.
8. Qué especies animales pastorean en los bofedales y en qué meses?

Especies de animales	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Llamas												
Ovejas												
Burros												
Vacas												
Cerdos												
Otros												

9. Cómo cambió el caudal del agua para riego con el tiempo en relación a la cantidad disponible actualmente?. Estimar en porcentaje (mitad, cuarta parte, 3/4 partes, etc.)

Preguntas	Cantidad	Causas de incremento o disminución
El año pasado fue mayor, menor o igual?		
Hace 3 años fue mayor, menor o igual?		
Hace 5 años fue mayor, menor o igual?		
Hace 10 años fue mayor, menor o igual?		
Hace 15 años fue mayor, menor o igual?		
Hace 20 años fue mayor, menor o igual?		

10. Preguntas a nivel de comunidad (autoridades) para el total de hectáreas de bofedal en la comunidad.

Preguntas	Superficie (ha)	Causas de incremento o disminución
La comunidad ahora tiene en total cuantas ha de bofedal?		
Hace 5 años tenía más, igual o menos?		
Hace 10 años tenía más, igual o menos?		
Hace 15 años tenía más, igual o menos?		
Hace 20 años tenía más, igual o menos?		
Hace 30 años tenía más, igual o menos?		
Hace 50 años tenía más, igual o menos?		

11. En la comunidad aproximadamente cuanta superficie de bofedal se ha secado en forma natural?, cuánto superficie por alguna acción o actividad de ustedes (actividades humanas)? Por falta de riego, pastoreo por cerdos, actividades agrícolas (uso de bofedales para agricultura), etc.

12. En la comunidad aproximadamente cuanta superficie de bofedal se ha aumentado, cómo se ha logrado esto y en cuánto tiempo?. Conversión de bofedales (praderas de secano convertidas en bofedales).
13. En qué lugares y comunidades existen vertientes de agua dulce (no agua salada), como para realizar actividades de riego para conversión en bofedales?; esta agua es temporal o permanente (medir su caudal).
14. La comunidad ha recibido capacitación en el uso y manejo sustentable de los bofedales?, con qué frecuencia, que instituciones la han propiciados. El Gobierno Municipal, que actividades realiza en favor de los bofedales?
15. Actualmente, existen instituciones, proyectos, programas que realizan acciones de conservación de las praderas naturales y los bofedales.
16. Como comunidades y familias ganaderas, actualmente que acciones realizan por su cuenta en favor de la conservación de los bofedales?.
17. Las vicuñas pastorean en los bofedales?; en toda la comunidad actualmente cuanta vicuña existe?; la gente o la comunidad que piensan de las vicuñas?, que saben del manejo y aprovechamiento en otras áreas del país?

Métodos para caracterizar la dinámica de los sistemas socio-ecológicos asociados a los bofedales altoandinos (Cordillera Real, Bolivia)

Methods for the characterization of the dynamics of socio-ecological systems associated with high Andean wetlands (Cordillera Real, Bolivia)

Dirk Hoffmann^{1*}, Rodrigo Tarquino^{1,2}, Javier Fernando Corro Ayala³ & Liz Lavadenz^{1,3}

¹Instituto Boliviano de la Montaña – BMI, Casilla 3-12417, La Paz, Bolivia.

*Autor para correspondencia: dirk.hoffmann@berlin.de

²Centro de Análisis Espacial, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077 – Correo Central, La Paz, Bolivia.

³Carrera de Antropología, Universidad Mayor de San Andrés, Av. Villazón 1995, La Paz, Bolivia

⁴Maestría de Ecología y Conservación, Centro de Postgrado en Ecología y Conservación, Campus Universitario, Cota Cota Calle 27, La Paz, Bolivia.

Resumen

Los bofedales altoandinos son un socio-ecosistema clave para millones de personas en los Andes centrales (Perú, Bolivia, Chile, Argentina). Permiten entre otros proveer agua, forraje para el ganado, almacenamiento de carbono en el suelo y tienen un nivel de biodiversidad alto. Entender los cambios de funcionamiento de los bofedales frente a los efectos del cambio climático requiere un enfoque multidisciplinario incluyendo una parte socio-económica y política. El artículo tiene por objetivo describir y discutir métodos de las ciencias sociales para poder entender la dinámica de funcionamiento de los sistemas socio-ecológicos asociados a los bofedales altoandinos. Tomamos como ejemplo el proyecto BIOTHAW, el cual estudia la dinámica socio-económica de los bofedales en cuatro municipios de la Cordillera Real (Departamento La Paz, Bolivia). Dentro de los métodos propuestos discutimos la pertinencia de utilizar la investigación participativa, las entrevistas con comunidades locales, mapas parlantes y juegos experimentales. En una posterior fase, los resultados obtenidos alimentarán un modelaje socio-ecológico bajo los efectos de los cambios globales mediante un modelamiento basado en agentes.

Palabras clave: Bofedales, Cambio climático, Ciencias sociales, Sistemas altoandinos, Sistemas socio-ecológicos.

Abstract

High Andean peat bogs (bofedales) are keystone socio-ecosystems for millions of people in the Central Andes (Peru, Bolivia, Chile, Argentina). They provide crucial ecosystem services such as drinking water, pasture for domestic livestock, soil carbon storage, and a particularly high level of biodiversity in comparison with surrounding areas. Characterizing changes in the functioning of bofedales as a response to the effects of climate change is therefore a topical scientific and management challenge, which requires multidisciplinary, including a socio-economical approach.

The objective of this article is to describe and discuss different social science methods in order to understand the dynamics of the functioning of the coupled social-ecological systems associated with the bofedales. For such a purpose, we present our experience within the BIOTHAW project in which we characterized the functioning of the bofedales located in four municipalities of the Cordillera Real (Bolivia). We discuss especially the relevance of four methodological approaches: participatory research, interviews with local people, talking maps and experimental game designs. In a next phase within the project, the results obtained will be fed into a social-ecological model following the agent-based-modeling approach.

Keywords: wetlands, climate change, social sciences, high Andean systems, socio-ecological systems.

Introducción

Los bofedales altoandinos son un recurso crucial para millones de personas en los Andes centrales, ofreciendo agua potable, forraje para el ganado, almacenamiento de carbono y una concentración alta de biodiversidad en comparación con los ecosistemas adyacentes (Squeo *et al.* 2006, Segnini *et al.* 2010, Buytaert *et al.* 2011, Dangles *et al.* en este número especial). Cuando se trata de caracterizar de manera integrada un ecosistema fuertemente influenciado por las actividades humanas – como es el caso de los bofedales - se requiere comprender los sistemas sociales y los sistemas naturales como una unidad integrada, como sistemas socio-ecológicos (SSE).

Este postulado encaja perfectamente con una de las metas del Proyecto BIOTHAW, que es el desarrollo de un modelo acoplado humano-medioambiental (Rebaudo & Dangles 2014). El proyecto BIOTHAW tiene por objetivo caracterizar las respuestas de los humedales tropicales altoandinos (bofedales) frente a los efectos del cambio climático. Específicamente, trata de relacionar cambios en la disponibilidad de agua del glaciar consecutiva al retroceso glaciar con la biodiversidad y la productividad de los bofedales (Dangles *et al.* en este número especial). Se trata de un proyecto multidisciplinario que implica una importante comunidad de investigadores de las ciencias naturales y sociales y actores locales de las comunidades originarias y campesinas.

En el altiplano boliviano cada una de estas comunidades se organiza territorialmente para mantener un área para la ganadería (bofedales) y/o la agricultura (en las zonas bañadas por los bofedales); en estos casos muchas de las comunidades tienen una relación directa con los bofedales, así como la relación con los glaciares (Hoffmann 2013). Debido a la gran altitud, la exposición a un clima siempre adverso y la pobreza del área rural, estas comunidades pertenecen a la parte de la población más vulnerable a eventos climáticos extremos, exacerbados por el cambio climático (Perez *et al.* 2010, Sietz *et al.* 2012, Wymann von Dach *et al.* 2013). Estas comunidades están organizadas en sindicatos agrarios y ayllus (forma de comunidad familiar originaria de la región andina en un territorio de propiedad común). Es importante notar que durante los últimos dos años, varias comunidades han vuelto a su forma original de organización del ayllu, que después de la Revolución Nacional de 1952 y la Reforma Agraria del siguiente año fue abandonada. Sin embargo, en algunos casos no se han cambiado las estructuras de organización campesina en sí, sino solamente el nombre.

El objetivo de este artículo es de proponer métodos sencillos y relevantes para caracterizar la dinámica del sistema socio-ecológico de los bofedales, con enfoque socio-económico. Se propone aplicar una variedad de métodos de investigación de las ciencias sociales. Estos métodos deben tomar en cuenta la especificidad organizacional de las comunidades. Discutimos

la pertinencia de cada una de los métodos propuestos a través del ejemplo del proyecto BIOTHAW.

Área, sistema socio-económico y sitios de estudio

Con los objetivos 1) de optimizar la representatividad de los datos a coleccionar y 2) de ubicarse en un sistema suficientemente homogéneo para que los diferentes sitios elegidos sean considerados más como repeticiones que como tratamientos, sugerimos definir un área de estudio a un nivel regional con varios sitios. En nuestro caso, hemos elegido una parte de la Cordillera Real (departamento de La Paz, Bolivia) porque el clima es relativamente homogéneo y también alberga un número alto de bofedales con características florísticas y altitudinales relativamente similares (Ostria 1987, Kraemer 2014, R. I. Meneses com. pers. 2014). Los datos fueron tomados en cinco cuencas de la Cordillera Real (valles de Hichu Khota, de Palcoco, de Condoriri, de Tuni y de Milluni-Zongo), las cuales pertenecen a cuatro municipios (Batallas, Pucarani, La Paz y El Alto; Fig. 1). Esta decisión de muestreo también refleja la voluntad de homogenizar al máximo los diferentes diseños de un proyecto multidisciplinario, como es el caso de BIOTHAW (ver en este número especial: Cochi *et al.*, García *et al.*, Gonzales *et al.*, Meneses *et al.*, Naoki *et al.*, Zeballos *et al.* y Zimmer *et al.*, donde se puede encontrar más detalles sobre la descripción del área de estudio).

Apartir de este diseño básico, cada disciplina puede ajustar su propia área de estudio según sus necesidades de análisis. En el caso del estudio socio-económico, se requiere la definición de un área amplia, para incluir a todos los actores locales que están involucrados en el uso de los recursos naturales de la zona y que intervienen en la toma de decisión sobre estos. Sugerimos que esta área a su vez se divida en dos: 1) un área de estudio directa, donde las actividades sociales, culturales y productivas se realizan

y 2) un área de estudio indirecta, que es toda la zona de influencia donde las comunidades se relacionan. Como ejemplo, en el caso del proyecto BIOTHAW, el área de estudio directa es representada por seis comunidades (Tabla 1) que tienen una organización local definida (como ayllu o sindicato) a través de la relación que tienen los integrantes de la comunidad con el territorio.

Las áreas de estudio indirecta son los municipios de La Paz, El Alto, Pucarani y Batallas, donde las relaciones económicas, institucionales y políticas se desarrollan (Fig. 1). Además son zonas donde la producción se intercambia o comercializa (Hoffmann & Requena 2012). Estas áreas de estudio son claves al momento de entender cuáles son las relaciones sociales, económicas y políticas, que estas zonas mantienen directamente e indirectamente a diferentes escalas, y que permiten organizarse además de conseguir apoyo para su mejor desarrollo (Zoomers 1999).

La población emigrante en una mayor proporción se dirige a la ciudad de La Paz y el Alto (65%) donde migra de manera temporal y permanente por la cercanía geográfica. Otro destino habitual son los Yungas (10%) donde algunos habitantes poseen sus chacos (cultivos agrícolas tropicales) y a los que se dirigen después de la cosecha en el altiplano, existe también migración a otros departamentos del país y a otros países 25% (GMP 2000 y GMB 2006).

Investigación participativa

Como primer paso metodológico, sugerimos la visita y participación en las reuniones de las autoridades sindicales y originarias para establecer acuerdos y determinar de manera conjunta la realización del trabajo de investigación (Hoffmann 2006). Esta investigación cualitativa tiene que anteceder a la investigación cuantitativa en la práctica y en el tiempo, porque primero es necesario establecer qué entidades hay en el contexto de estudio –cuáles categorías sociales de personas,

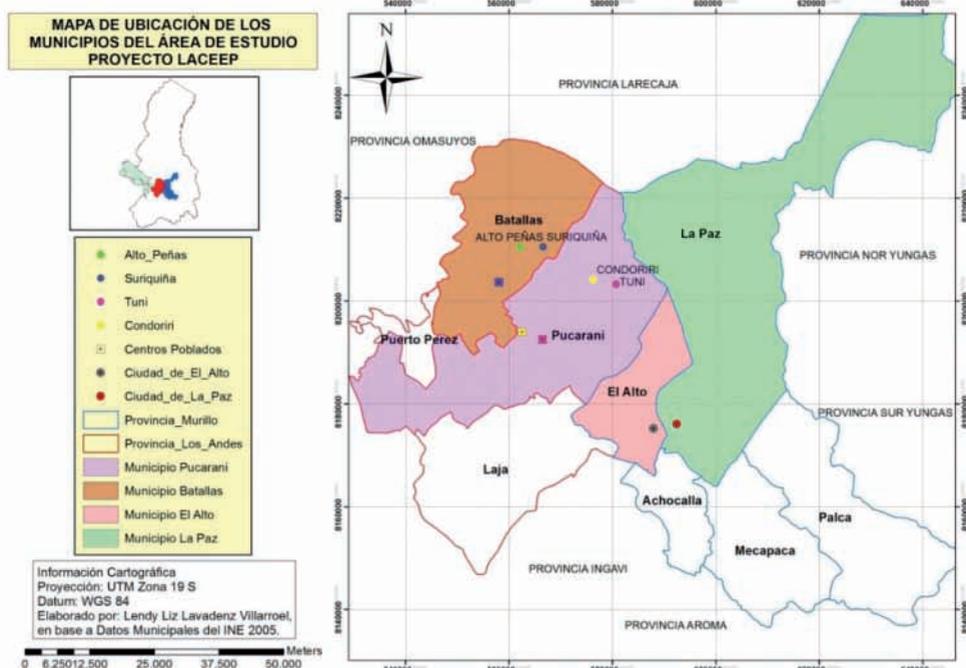


Figura 1. Mapa del área de estudio, con ubicación de los sitios de estudio (puntos de color) dentro de los cuatro municipios muestreados.

Tabla 1. Tipos de organización y manejo de la tierra en las diferentes comunidades seleccionadas: ejemplo del proyecto BIOTHAW.

Nombre de la comunidad	Número de familias	Altitud (m)	Tipo de organización	Forma de manejo del suelo
Tuni (=Chuñavi)	50	4.437-3.850	Ayllu Indígena Originario	Manejo comunal en la parte de <i>ayllu</i> ; manejo individual en la parte del sindicato agrario
Condoriri (=Palcoco)	40	4.588	Sindicato campesino	Manejo individual y manejo comunal
Alto Peñas	70	4.500-3.900	Sindicato campesino	Manejo individual
Suriquiña	85	4.600-3.850	Sindicato campesino	Manejo individual
Alto Milluni	20	4.758	Ayllu Indígena Originario	Manejo individual
Botijlaca	6	4.518	Sindicato campesino	Manejo comunal

qué rubros económicos, cuáles practicas rituales antes de intentar contarlos o medirlos (Spedding 2006). El registro de estos eventos permite comprender el sistema de organización política y la gobernanza existente en la zona. Este trabajo se debe organizar sujeto a las dinámicas culturales y económicas propias de los habitantes de la zona de estudio y a los mecanismos políticos (reuniones mensuales, asambleas generales). Por ejemplo, dentro de nuestro proyecto, hemos realizado entre abril y julio 2013 reuniones que permitió informar y solicitar el permiso respectivo para la realización de la investigación (Fig. 2a).

Entrevistas y grupos focales

Las entrevistas permiten coleccionar datos cualitativos como cuantitativos. Es recomendable trabajar con anticipación un esquema de temas y preguntas y memorizarlo (ver también Dangles *et al.* 2010). A continuación se describe tres pasos para la realización de las entrevistas.

Elaboración de la guía de entrevista

Es necesario resaltar que la guía de entrevista no es un manual rígido: puede ser revisada y



Figura 2. Los cuatro métodos discutidos para obtener datos socio-económicas en relación con los bofedales altoandinos. a. Investigación participativa, aprovechando la tenue de una reunión de una organización comunitaria local (ayllu de Chuñavi); b. entrevista con un grupo focal (comunidad de Suriquiña); c. realización de una mapa parlante (comunidad de Chuñavi); y d. coleccionando datos a través de juegos experimental (ayllu de Chuñavi). Fotos: D. Hoffmann.

adaptada constantemente según los resultados de las entrevistas. No debe ser seguida en forma mecánica, hay que dejar fluir el diálogo con la gente y abordar cualquier tema nuevo que aparezca, sin perder de vista el objetivo.

Selección de las personas y/o grupos a entrevistar. Esta selección es muy importante, principalmente para evitar los sesgos (por ejemplo: sesgo en el acceso y limitarse a gente más accesible; sesgo jerárquico hablar solamente con los líderes; sesgo de género conformarse con la no participación de la mujer; sesgo de proyecto limitarse a la gente que ya está involucrada con el proyecto y la institución).

Análisis de los resultados

La información obtenida debe ser comparada con otras fuentes, otras entrevistas, resultados de otros ejercicios sobre el mismo tema. Es decir se debe hacer la triangulación de la información. Todo este proceso requiere de una relación de confianza entre el entrevistador y el entrevistado aspecto que se logra por la presencia regular del entrevistador en la zona de trabajo.

En nuestro caso, las fuentes primarias utilizadas en el trabajo de campo fueron los testimonios de los entrevistados. Se diseñaron entrevistas semi-estructuradas (ver Hoffmann 2006) y se establecieron charlas informales con autoridades originarias, sindicales (centrales agrarias, secretarios generales) y con presidentes y miembros de las asociaciones de productores camélidos (Fig. 2b).

Las entrevistas realizadas fueron grupales e individuales. En las grupales, se reunió a los socios de las asociaciones de productores camélidos (hombres y mujeres) con quienes además de la entrevista grupal mediante la conformación de grupos focales (Yapu & Iñiguez 2014) y se empleó la técnica de mapas parlantes (ver subcapítulo siguiente), contando con un grupo de varones y otro de mujeres. Esto con la finalidad de que las mujeres expresen libremente sus conocimientos.

Mapas parlantes

Los mapas parlantes son instrumentos para realizar diagnósticos participativos, procesos de planificación, descripción de contenidos y procesos complejos y análisis de percepción, que se visualizan en forma de símbolos e imágenes (Bonilla 1980). El método permite la participación e inclusión de personas analfabetas (que en el caso de personas mayores a 50 años es una característica de zonas rurales). Los mapas y modelos pueden elaborarse sobre diferentes tipos de material como papel o el terreno mismo, con muy pocas limitaciones en la interpretación son útiles para trabajar en zonas rurales (Fig. 2c). La aplicación de esta metodología produce diferentes tipos de resultados palpables y crea una conciencia y reflexión grupal de logro y éxito. Este método puede ser utilizado en una entrevista personal o grupal de grupos homogéneos (mujeres, niños, jóvenes, adultos, entre otros) y resulta enriquecedor, ya que el comportamiento entre iguales es importante en el uso y confianza. Además se recomienda elaborar preguntas que direccionen diferentes resultados para los entrevistados. Existen varios tipos de mapas, de acuerdo al tema y contexto de la utilización (FAMB 2005). Dentro del proyecto, se utilizó un mapa parlante para la ubicación de zonas productivas, áreas de pastoreo, identificación de áreas de servicio (agua, caminos), actividades productivas diferentes como minería, turismo y otros y finalmente mapas de relacionamiento de las comunidades con otras comunidades (social – económico – político) y la relación con otras entidades como municipios (político, proyectos, entre otros) urbes (mercados, vivienda, educación, salud).

Se puede utilizar como base una imagen satelital, que permite visualizar las características físicas del territorio así como los valores naturales reales. En esta base se solicita que los entrevistados (que son comunarios de las comunidades definidas)

puedan realizar dibujos con diferentes colores para conocer la ubicación de diferentes zonas, usos y relaciones políticas o económicas y sociales. Con base en ello, esta información se digitaliza (con herramientas de SIG) se consolida y cuantifica y por medio de la misma se compara entre las demás obtenidas y se revisan las zonas con potencial riesgo, amenaza, conflicto, además se prioriza las zonas dependiendo de su importancia para la población, para las actividades económicas y proyecciones futuras o zonas prioritarias para la conservación.

Juegos experimentales

El ejercicio del juego experimental permite recrear una situación en la cual un grupo de individuos debería tomar decisiones sobre un problema de la comunidad, por ejemplo sobre cómo utilizar el agua para la producción agrícola (Rebaudo *et al.* 2011, Rebaudo *et al.* en este número especial). Así es un método complementario a las entrevistas y mapas parlantes, el cual permite coleccionar datos en relación con los intereses propios de los habitantes del socio-ecosistema estudiado (Fig. 2d).

En el caso del proyecto BIOTHAW, los juegos experimentales diseñados tuvieron por objetivo determinar los cambios en los patrones de uso del agua frente a escenarios climáticos adversos que afectan a zonas con glaciares tropicales en Bolivia. Los procedimientos y técnicas que se han aplicado para poder determinar dichos cambios, fueron diseñados específicamente para su ejecución en comunidades del Altiplano boliviano con acceso a agua de la Cordillera Real.

Para el desarrollo de este trabajo se conformó un equipo multidisciplinario, con expertos en agricultura, cambio climático, glaciares y economía. Este equipo ha trabajado en el diagnóstico técnico y socio-económico de las comunidades seleccionadas para la realización del experimento.

Línea base de indicadores

Una vez completada la obtención de información de línea base a través de investigación participativa, entrevistas, mapas parlantes y/o juegos experimentales, el paso siguiente es construir una línea base de indicadores, que se define como el conjunto de indicadores seleccionados para el seguimiento y la evaluación sistemática de los impactos del cambio climático y los diferentes tipos de intervención por parte de las comunidades o instancias públicas locales (Pereira Maldonado 2014). En un posterior paso, se usa esta información para el desarrollo de escenarios de uso sostenible por parte de las poblaciones locales y la identificación de políticas de manejo eficientes. En el caso del proyecto BIOTHAW, la combinación de estos escenarios socio-económicos con los biofísicos y climáticos resultará en modelos de diferentes opciones de desarrollo futuro que a su vez proveen criterios para la definición de áreas de conservación, en función a los parámetros regionales como ser cobertura glaciaria, área de bofedales o prácticas de uso de suelo. Todos estos parámetros tienen que ser incluidos dentro de un modelamiento basado en agentes (MBA, Rebaudo & Dangles en este número especial) con fin de predecir con un máximo de credibilidad el futuro de los bofedales altoandinos.

Agradecimientos

Agradecemos a nuestros socios e interlocutores locales de las comunidades de la zona de estudio, por su disponibilidad de tiempo, sus explicaciones y las informaciones brindadas en múltiples ocasiones durante las visitas de campo, entrevistas, grupos focales y talleres. Este estudio es parte del programa 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).

Referencias

- Bonilla, V. D. 1980. Algunas experiencias del proyecto "mapas parlantes". Seminario-taller sobre experiencias de alfabetización y de educación de adultos en áreas rurales de la sub-región andina. UNESCO. Lima. 25 p.
- Buytaert, W., F. Cuesta-Camacho & C. Tobón. 2011. Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 20: 19-33.
- Dangles, O., F. C. Carpio, M. Villares, F. Yumisaca, B. Liger, F. Rebaudo, & J. F. Silvain. 2010. Community-based research helps farmers and scientists to manage invasive pests in the Ecuadorian Andes. *Ambio* 39: 325-335.
- FAMB (Federación de Asociaciones Municipales de Bolivia). 2005. Caja de instrumentos sistémicos para el desarrollo económico local. Ruta Metodológica para el Desarrollo, Anexo metodológico de la Ruta Metodológica para el Desarrollo. La Paz. 70 p.
- GMB (Gobierno Municipal de Batallas). 2006. Plan de desarrollo municipal de Batallas 2006-2010. Federación de asociaciones municipales de Bolivia, La Paz. 230 p.
- GMP (Gobierno Municipal de Pucarani). 2000. Plan de desarrollo municipal de Pucarani 2000-2004. Federación de asociaciones municipales de Bolivia, La Paz. 50 p.
- Hoffmann, D. 2006. Retroceso de los glaciares y recursos hídricos en Bolivia: de la investigación a la acción (memoria del evento boliviano de seguimiento a la conferencia regional de Quito). La Paz. 60 p.
- Hoffmann, D. 2013. Management of bofedales (high Andean peat bogs) in the Bolivian Cordillera Real in the face of climate change. Focused Conversation "Knowledge Sharing around water management innovations in the Andes and Himalayas", Sep. 23rd – Oct. 10th, 2013, available online at: <http://www.km4dev.org/profiles/blogs/himalandes-focused-conversation-case-9-by-dirk-hoffmann>.
- Hoffmann, D. & C. Requena. 2012. Bolivia en un mundo 4 grados más caliente. Escenarios sociopolíticos ante el cambio climático para los años 2030 y 2060 en el Altiplano norte. Instituto Boliviano de la Montaña & Programa de Investigación Estratégica en Bolivia, La Paz. 168 p.
- Kraemer, M. 2014. Étude de la variabilité de l'aire des zones humides alto-andines dans un contexte de changement climatique. Tesis de maestría "Observation de la Terre et Géomatique", Universidad de Strasbourg, Estrasburgo. 56 p.
- Ostria, C. 1987. Phytoécologie et paléoécologie de la vallée altoandine de Hichu Khota (Cordillère Orientale, Bolivie). Tesis de doctorado, Universidad de Paris, Paris. 180 p.
- Pereira Maldonado, R. 2014. Indicadores de línea de base: pautas para su elaboración. Programa de Investigación Estratégica en Bolivia, La Paz. 115 p.
- Perez, C., C. Nicklin, O. Dangles, S. Vanek, S. Sherwood, S. Halloy, R. Martinez, K. Garret & G. Forbes. 2010. Climate change in the high Andes: Implications and adaptation strategies for small scale farmers. *International Journal of Environmental, Cultural, Economic and Social Sustainability* 6: 78-88.
- Rebaudo, F, V. Crespo-Perez, J. F/ Silvain & O. Dangles. 2011. Agent-based modeling of human-induced spread of invasive species in agricultural landscapes: insights from the potato moth in Ecuador. *Journal of Artificial Societies and Social sciences* 14(3): 7.
- Rebaudo, F., C. Carpio, V. Crespo-Pérez, M. Herrera, M. A. de Scurrah, R. C. Canto, A. G. Montañez, A. Bonifacio, M. Mamani, R. Saravia & O. Dangles. 2014.

- Agent-based models and integrated pest management diffusion in small scale farmer communities. pp. 367–383. En: Peshin, R. & D. Pimentel (eds.) *Integrated Pest Management*. Springer, Dordrecht.
- Segnini, A., A. Posadas, R. Quiroz, D. M. B. P. Milori, S. C. Saab, L. M. Neto & C. M. P. Vaz. 2010. Spectroscopic assessment of soil organic matter in wetlands from the high Andes. *Soil Science Society of America Journal* 74(6): 2246-2253.
- Sietz, D., S. E. M. Choque & M. K. Lüdeke. 2012. Typical patterns of smallholder vulnerability to weather extremes with regard to food security in the Peruvian Altiplano. *Regional Environmental Change* 12 (3): 489-505.
- Squeo, F. A., B. G. Warner, R. Aravena & D. Espinoza. 2006. Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 245-255.
- Wymann von Dach, S., R. Romeo, A. Vita, M. Wurzinger & T. Kohler (eds.). 2013. *Mountain family farming: a contribution from mountain areas to the international year of family farming 2014*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.. 100 p.
- Yapu, M. & E. Iñiguez. 2014. *Pautas metodológicas para la realización de grupos focales. Antecedentes, fundamentos y prácticas*. Programa de Investigación Estratégica en Bolivia, La Paz. 58 p.
- Zoomers, E. B. 1999. *Livelihood strategies and development interventions in the southern Andes of Bolivia: contrasting views on development*. Centre for Latin American research and documentation, Amsterdam. 13 p.

Un modelo socio-ecológico para establecer escenarios de dinámica de bofedales frente a los cambios globales

Methods for building scenarios of wetland dynamics facing global changes:
a social-ecological modeling approach

François Rebaudo^{1*} & Olivier Dangles^{1,2}

¹Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR 072, Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, UPR 9034, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France et Université Paris-Sud 11, 91405 Orsay Cedex, Francia.

*Autora para correspondencia: francois.rebaudo@ird.fr

²IRD, Whimper N30-62 y Coruña, Apartado postal 17-12-857, Quito, Ecuador

Resumen

Los bofedales constituyen sistemas socio-ecológicos donde los aspectos físicos, ecológicos y sociológicos están intrínsecamente interrelacionados para la comprensión de su dinámica frente al cambio global. Una manera de representar la complejidad de los bofedales es de representarla desde la perspectiva de sus componentes y así proponer una descripción natural del sistema donde los conocimientos de distintos campos pueden estar integrados y conectados. La modelización multi-agentes permite esta perspectiva, además de ofrecer una herramienta para considerar las dinámicas espaciales y temporales. El uso de modelos se justifica plenamente cuando no se pueden realizar experimentaciones por razones éticas o logísticas, como en sistemas socio-ecológicos. Los modelos describiendo la dinámica de los bofedales tienen que tomar en cuenta no solamente sus distintos componentes, pero también las interacciones entre ellos, la interface entre los campos científicos. De esta forma, se integran las características de los bofedales como sistemas complejos, con non-linealidad de las dinámicas y umbrales, bucles de retroactividad y heterogeneidad. Este artículo describe el uso de modelos multi-agentes para el caso específico de los bofedales de la Cordillera Real en Bolivia frente al efecto del cambio climático. Además, propone métodos de comunicación del modelo para que la representación del sistema sea compartida entre los distintos campos científicos y para que sea útil para la gran parte de la audiencia.

Palabras clave: Bofedales, Cambio global, Modelos, Multi-agentes, Sistema socio-ecológico.

Abstract

Wetlands are socio-ecological systems where the physical, ecological and sociological aspects are intrinsically related. These relations are critical to understand their dynamic face of global change. One way to represent the complexity of the wetlands is to represent them from the perspective of the core components and propose a natural description of the system where the knowledge of the different scientific disciplines can be integrated and connected. The agent-based modeling approach allows this perspective, and provides a tool to consider both the spatial and temporal dynamics. Using models is justified when experiments cannot be performed for ethical or logistical reasons, such as in socio-ecological systems. Models describing the dynamics of the wetlands have to take into account not only their different components, but also the interactions between

them, at the interface between scientific disciplines and knowledge. Thus the characteristics of the wetlands as complex systems demonstrate non-linearity of the dynamics, thresholds, retroactive loops, and heterogeneity. This article describes the use of agent-based models for the specific case of the wetlands of the Cordillera Real in Bolivia facing climate change. It also proposes methods for communicating the model in order to get a shared representation of the system, but also to be useful for a broad audience.

Key words: Global change, Models, Multi-agent, Social-ecological system, Wetlands.

Introducción

Los sistemas socio-ecológicos

Vivimos en un mundo dominado por el ser humano, donde los cambios que operan son más rápidos que nuestra capacidad para entender sus consecuencias (Vitousek *et al.* 1997). Para estudiar la resiliencia, vulnerabilidad y adaptación de los sistemas que modificamos, los estudios sociales y ecológicos han evolucionado hacia un enfoque conectado, el de los sistemas socio-ecológicos. Los sistemas socio-ecológicos (SSE), también denominados sistemas acoplados naturales y humanos (Liu *et al.* 2007a, An 2012) están compuestos de por lo menos dos subsistemas: un subsistema social (p.e., una comunidad de agricultores, una familia) y uno ecológico (p.e., una cuenca, un valle, una laguna). El aspecto clave de esos subsistemas es que interactúan entre ellos. En otros términos, existen influencias recíprocas entre los subsistemas. De esas interacciones resultan atributos a nivel del sistema global, que permiten caracterizar los sistemas socio-ecológicos. Los atributos principales de los sistemas socio-ecológicos, que a veces no se pueden observar en los subsistemas que lo componen, son 1) la no-linealidad de las dinámicas, 2) propiedades emergentes, 3) la existencia de varias escalas y 4) bucles de retroactividad (Chapin *et al.* 2009, Fig. 1).

La no-linealidad de las dinámicas se define por los cambios bruscos a partir de umbrales. Por ejemplo, en un gradiente de presión de pastoreo, el estado del sistema cambia de manera abrupta desde un estado sostenible hacia uno

no-sostenible (Kéfi *et al.* 2007). Esos umbrales a veces son desconocidos y puede suceder que se encuentran solo sobrepasándolos. Para evitar esas situaciones, la experimentación en condiciones controladas es esencial, pero en los sistemas socio-ecológicos, suele pasar que la experimentación resulte difícil por razones éticas, logísticas o económicas. Un ejemplo es el impacto de la deforestación: del lado ecológico resulta difícil deforestar solo con el propósito de experimentar (ver el proyecto “Biological dynamics of forest fragments” cerca de Manaus en Brasil, Gascon & Bierregaard 2001) y del lado ético, es imposible si hay poblaciones que dependen de los recursos forestales. Al nivel del sistema, resulta en incertidumbres sobre las dinámicas de los elementos del sistema.

Las propiedades emergentes son propiedades que resultan de las interacciones entre elementos del sistema, de manera imprevisible. Atrás tenemos la idea de que “el todo es más que la suma de las partes”, para expresar el hecho que esas propiedades son poco o no deducibles gracias a los componentes del sistema. Por ejemplo, el crecimiento de plantas resulta de las interacciones con otras plantas y el medio ambiente, lo que permite explicar los patrones observados de distribución espacial de las plantas. Al contrario, algunos patrones no se pueden explicar sin considerar de manera conjunta los sistemas naturales y sociales (p.e., Kéfi *et al.* 2007, donde la desertificación es descrita como una propiedad emergente del crecimiento de las plantas por la presión del pastoreo). De la misma manera, en el caso de los bofedales, el pastoreo y las preferencias de los camélidos por ciertas plantas resultan en

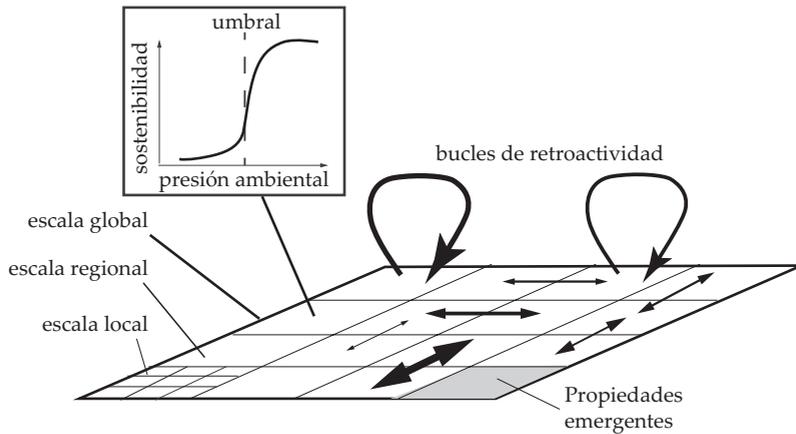


Figura 1. Atributos de los sistemas socio-ecológicos. Los sistemas socio-ecológicos demuestran non-linealidad de las dinámicas, propiedades emergentes, existencia de varias escalas y bucles de retroactividad.

patrones de repartición espacial de plantas que emergen de las interacciones entre los sistemas sociales y naturales.

La existencia de varias escalas se refiere a los mecanismos u observaciones que pueden observarse a una dicha escala y no a otra. Un ejemplo común es la distribución de los pulgones en los árboles (Townsend *et al.* 2008): al nivel de la hoja, los pulgones están repartidos de manera regular, al nivel de la rama de manera aleatoria y al nivel del árbol, de manera agrupada. Según la escala, podemos describir la repartición de los pulgones de tres maneras distintas y cada subsistema hace parte del subsistema mayor. Cada escala tiene propiedades propias (como la repartición de pulgones), que en realidad están relacionadas. La consecuencia es que los sistemas socio-ecológicos deben tomar en cuenta varias escalas de manera simultánea. En el caso de los bofedales, las plantas están repartidas de manera regular al nivel de unos metros cuadrados dentro de un bofedal, agrupadas en el bofedal al nivel de unos kilómetros y aleatoria al nivel de decenas de kilómetros, cuando se consideran varios valles.

Los bucles de retroactividad se refieren a los cambios iniciados por si mismos y quienes los

afectan (Liu *et al.* 2007b). Por ejemplo, a través de sus actividades, los humanos afectan los procesos ecológicos y al mismo tiempo están afectados por esos cambios (Cumming *et al.* 2006). En el caso de los bofedales, por ejemplo, la ganadería puede afectar la disponibilidad de plantas y ésta puede afectar la capacidad de retención de agua, luego afecta al ganado.

En un contexto de multidisciplinaridad en los estudios científicos, el enfoque en sistemas socio-ecológicos toma más importancia, subrayando la idea que un sistema social no puede ser estudiado sin considerar la parte ecológica y viceversa, que un sistema ecológico no puede ser estudiado sin considerar la parte social, a través de varias escalas temporales y espaciales (Carpenter & Brock 2004). Los sistemas socio-ecológicos proveen servicios a los actores del sistema (p.e., pastos, agua), pero estos servicios están limitados y puede generarse una intensa competencia por ellos. En el caso de los bofedales, si un agricultor ocupa toda la zona de pasto, no estará disponible para los demás. En este caso se trata de "recursos comunes", porque existe este potencial de rivalidad y al mismo tiempo, resulta difícil limitar el acceso a los recursos. El entender

la dinámica de los sistemas socio-ecológicos requiere identificar las características del sistema y las interacciones entre elementos del sistema en el espacio y tiempo (Ostrom 2009). Debido a las dificultades éticas y logísticas para realizar experimentaciones con poblaciones humanas, el estudio y la exploración de la complejidad de los sistemas socio-ecológicos se hacen a través de modelos de simulación, como representaciones simplificada del sistema estudiado.

Representación de los sistemas socio-ecológicos

Un modelo es una representación simplificada de la realidad. Como representación, no toma en cuenta todos los aspectos del sistema estudiado, pero solo los aspectos que permiten responder a una (o varias) preguntas específicas. Así, un modelo es construido con un propósito determinado y responde a una problemática en un contexto determinado. Si el contexto científico requiere responder a varias preguntas, entonces se establecerán varios modelos. En el caso de los modelos clásicos, las recomendaciones serán utilizar los elementos claves de un sistema, que se podría expresar para mantener lo más simple posible (en inglés: *KISS, Keep It Simple Stupid!*, Edmonds & Moss 2005). Sin embargo, si este principio de diseño funciona para construir modelos simples, en el caso de sistema socio-ecológico no se puede aplicar justamente porque no se puede predecir cuáles son los elementos e interacciones claves del sistema que conducen a lo que observamos sobre el terreno. La alternativa consensuada en la esfera científica en el caso de los sistemas socio-ecológicos es de considerar los elementos y interacciones que se pueden describir y tomar en cuenta solamente si las simplificaciones se justifican (Edmonds & Moss 2005).

Un modelo de simulación es dinámico: el sistema representado evoluciona con el tiempo. Así, un modelo de simulación representa la dinámica de elementos en el tiempo, con la

posibilidad de también tomar en cuenta el espacio. Debido a las características de los sistemas socio-ecológicos, donde el resultado de las interacciones no se puede predecir antes que sucedan, se utilizan representaciones dinámicas de los elementos y entonces son modelos de simulación. En los modelos de simulación, un enfoque para el estudio de los sistemas socio-ecológicos es el enfoque ascendente. En este enfoque, desde las características de los elementos y de las interacciones, se observa el todo (el sistema en su globalidad) en comparación con el descendente, en el cual desde la observación del todo, se deducen los elementos y las interacciones (Crespi *et al.* 2008). El enfoque descendente corresponde al análisis de un sistema con el objetivo de deducir los subsistemas que lo componen; en uno descendente, una visión general del sistema está formulado y especificado, pero sin detallar los subsistemas. Después, cada subsistema se refina en mayor detalle hasta que toda la especificación se reduce a los elementos e interacciones. Al contrario, el enfoque ascendente consiste en unir los elementos e interacciones del sistema para dar lugar a sistemas más complejos, emergentes de los elementos e interacciones iniciales.

Un tipo de modelo de simulación ascendente son los modelos multi-agentes (MMA). Este toma en cuenta los elementos del sistema en forma de entidades autónomas que interactúan las unas con las otras y con el medio ambiente (Bonabeau 2002). Los MMA permiten hacer hipótesis sobre los mecanismos e interacciones que conducen a los resultados que se pueden observar al nivel global, mediante una construcción artificial de agentes. Debido a esas particularidades, los MMA están presentados como un desarrollo revolucionario en muchas esferas científicas, como en las ciencias sociales (Bankes 2002). Se encuentran muchos ejemplos del uso de los MMA en la literatura, desde ciencias económicas hasta ecológicas (Grimm 1999), como para la exploración de los sistemas socio-ecológicos. Por ejemplo, en el caso de estudios sobre los cambios antrópicos del uso

y cobertura del suelo, los MMA permitieron un enfoque sobre las interacciones humano-medio ambiente, para proponer escenarios y disponer de una herramienta para los tomadores de decisión (Parker *et al.* 2003). En un contexto agrícola, otros autores los usaron para estudiar la difusión de innovaciones tecnológicas (Berger 2001) o para la dispersión de plagas invasoras (Crespo-Pérez *et al.* 2011, Rebaudo & Dangles 2011). Otros autores los usaron para explicar los patrones de establecimiento de poblaciones humanas alrededor del Lago Titicaca (Griffin & Stanish 2007) y para entender la dinámica de la enfermedad de chagas (Devillers *et al.* 2008, Rebaudo *et al.* 2014b).

Los bofedales como sistemas socio-ecológicos

Por la complejidad de las interacciones socio-ecológicas de los bofedales, constituyen obras de estudio multidisciplinarias, la interface entre los campos científicos y tipos de conocimiento (Dangles *et al.* en este número especial). Con

una dinámica espacial bajo la influencia de los glaciares, precipitaciones y características físicas (Zeballos *et al.* en este número especial), de los bofedales depende las comunidades acuáticas (Gonzales *et al.* en este número especial), aves (Naoki *et al.* en este número especial) y vegetación (Meneses *et al.* en este número especial). Además, los bofedales proveen a las poblaciones humanas locales servicios como las áreas de pastoreo (Cochi *et al.* en este número especial), los cuales afectan las comunidades vegetales (García *et al.* en este número especial) y retroactivamente en las decisiones de los humanos respecto al manejo (Hoffmann *et al.* en este número especial). Este funcionamiento con sistemas intrínsecamente conectados - incluyendo interacciones entre subsistemas físicos, ecológicos y sociales - tiene las características de sistemas complejos. Desde esta perspectiva, el paradigma agente parece adaptado para conectar datos de glaciología, ecología, agronomía y sociología (ver Fig. 2 donde los actores del sistema perciben el medio ambiente, tienen una acción y están

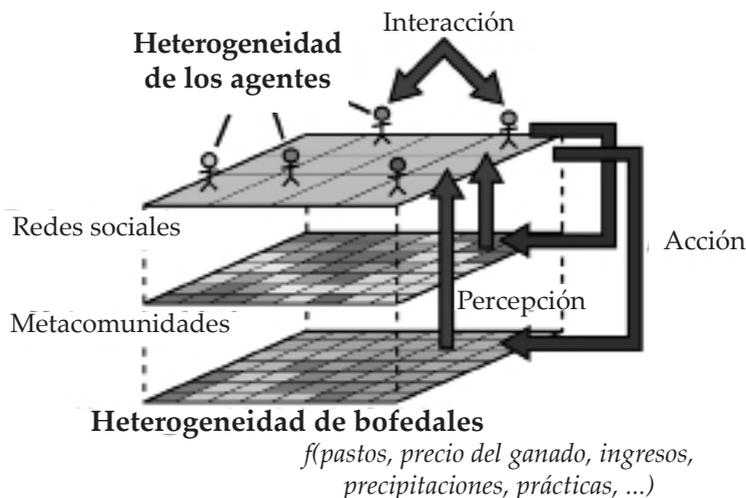


Figura 2. Representación de un sistema socio-ecológico con distintos subsistemas, y donde los actores del sistema están representado como agentes en interacción con otros agentes, que pueden percibir el medio ambiente y tomar decisiones y acciones para modificarlo.

afectando los procesos ecológicos a varias escalas temporales y espaciales y donde los procesos pueden estudiarse desde el individuo hasta las metacomunidades). El objetivo de este artículo es de presentar la metodología para construir modelos multi-agentes en el caso de las bofedales de la Cordillera Real de Bolivia como sistemas socio-ecológicos. Estos modelos serán usados para estudiar el efecto del cambio climático sobre los bofedales y sus servicios ecológicos inherentes. Más allá de los bofedales, la metodología podría ser usada en otros estudios relacionados con el manejo de sistemas socio-ecológicos.

Métodos

El modelamiento socio-económico consiste de nueve fases: 1) definir los objetivos, 2) describir el sistema y definir los elementos, 3) determinar las escalas temporales y espaciales, 4) evaluar la presencia de los elementos, 5) construir un modelo conceptual, 6) implementar el modelo, 7) verificar y validar el modelo, 8) hacer análisis de sensibilidad y 9) comunicar el modelo.

Definir los objetivos científicos atrás de los modelos

Como hemos indicado, un modelo está desarrollado en un contexto específico para responder a una problemática definida (definición *a priori* en el contexto de un programa científico; en nuestro caso el programa científico BIOTHAW; www.biothaw.ird.fr). En el caso de los bofedales, el objetivo es estudiar el efecto del cambio climático sobre los bofedales y sus servicios inherentes. Otro objetivo es reunir, organizar y estructurar el conocimiento sobre los bofedales para que sea compartido, accesible y transferible con el fin de tener una visión común de los bofedales entre los campos científicos (ver Fig. 3 para una representación de los métodos). Según la compatibilidad entre los objetivos, se puede desarrollar uno o varios modelos.

Describir el sistema y definir los elementos constitutivos del sistema

Conjuntamente con los científicos de los distintos campos, en un proceso de modelización participativa (Voinov & Bousquet 2010); esta fase consiste en la descripción del sistema con sus distintos subsistemas y elementos. Un enfoque importante en la descripción del subsistema social es el de tomar en cuenta los elementos de importancia para los actores aunque puedan no estar directamente relacionados con las dinámicas ecológicas. La participación de los actores para describir el sistema es clave para incluir los elementos que determinan las acciones, por ejemplo usando encuestas (Walker *et al.* 2002). En el caso de los bofedales, las oportunidades de trabajo en la ciudad o en el cultivo de papa, pueden influenciar la disponibilidad de los actores para manejarlos (Hoffmann *et al.* en este número especial) y como tal debe aparecer en los modelos desarrollados. Debido al enfoque ascendente, el tipo de datos considera el nivel individual de la unidad familiar, así que cuando existe heterogeneidad en los comportamientos, se la puede integrar en los modelos.

Definir las escalas temporales y espaciales

Una fase del desarrollo de MMA es definir los límites de las escalas temporales y espaciales. Este cuestionamiento permite limitar la complejidad del modelo a los objetivos científicos, con la idea que un modelo está desarrollado para responder a una problemática definida. La definición de límites no impide la co-existencia de varias escalas temporales y espaciales. En nuestro caso, la dinámica de los invertebrados acuáticos en las pozas requiere una escala temporal en semanas (Gonzales *et al.* en este número especial), mientras que la dinámica de las plantas puede requerir una escala temporal en décadas (Meneses *et al.* en este número especial).

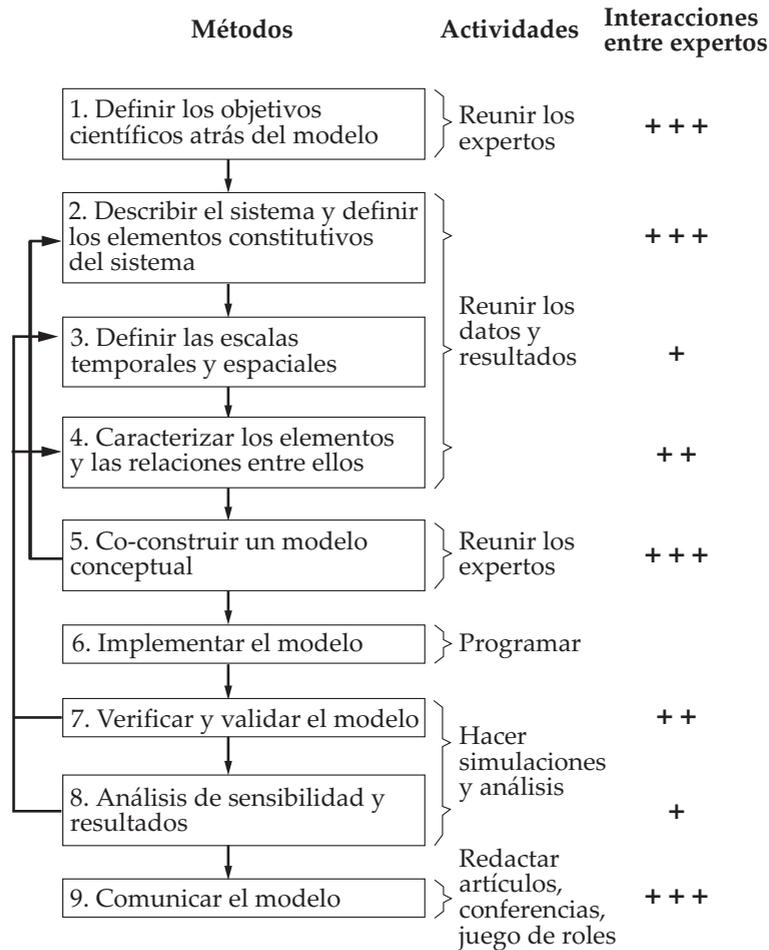


Figura 3. Representación de los métodos para la modelización de los sistemas socio-ecológicos de bofedales.

Caracterizar los elementos y las relaciones entre ellos

Una vez que están definidos los distintos subsistemas y elementos, se pueden caracterizar los elementos respecto a las escalas temporales y espaciales definidas. El objetivo de esta fase es de determinar las variables que pueden ser cuantitativas o cualitativas. En este momento se puede clasificar las variables según estén controladas por acciones humanas (y como tal

que pueden cambiar) o por características del medio ambiente. Al mismo tiempo, se puede describir las conocidas con exactitud y las desconocidas. En esta fase se define también como un elemento o un subsistema la influencia de otro elemento o subsistema. Esas relaciones permiten el desarrollo del modelo conceptual. Por ejemplo, la biodiversidad de vegetación está relacionada con potencial productivo para la ganadería, la cual está manejada por los agricultores (Fig. 4).

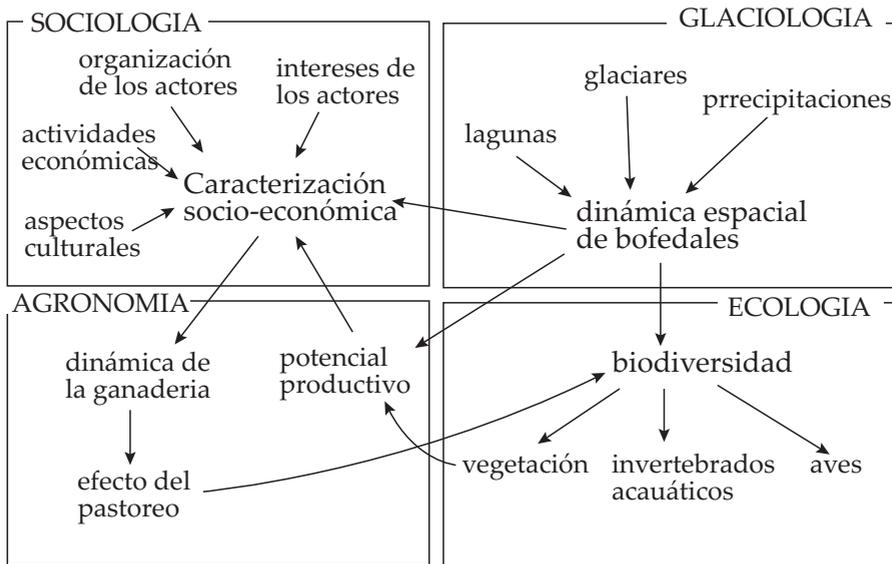


Figura 4. Representación simplificada del modelo conceptual bofedales con los subsistemas de glaciología, ecología, agronomía y sociología.

Co-construir un modelo conceptual

El modelo conceptual es una representación del sistema que permite intercambiar los puntos de vista sobre los subsistemas, elementos y escalas del sistema. Es una representación de la estructura de la información, desde su punto de vista y con las distintas relaciones entre ellas. Suele representarse mediante una herramienta física como un diagrama, p.e., diagrama de clases con UML (Bersini 2011), un dibujo o un texto (ver Fig. 4 para una representación simplificada del modelo conceptual de bofedales). Debido a la complejidad de los sistemas socio-ecológicos, el soporte físico no es suficiente para realizar simulaciones. Para eso la siguiente etapa es la de implementar el modelo en un soporte informático.

Implementar el modelo

La implementación de MMA puede hacerse con cualquier lenguaje de programación. En

la programación tradicional, los programas se componen de un conjunto de instrucciones ejecutadas una tras otra. En la programación orientada a objetos, los programas consisten en un conjunto de bloques de código independientes llamados objetos. Cada objeto se caracteriza por sus atributos y métodos. Así, las similitudes entre el paradigma agente y los lenguajes de programación orientados a objetos hacen que esos últimos sean preferidos para la implementación. Con el uso exponencial de los MMA en los últimos 15 años, están disponibles y confiables plataformas específicas para el desarrollo de MMA. Esas plataformas de programación permiten simplificar el trabajo de implementación. Para el manejo de recursos naturales y sistemas socio-ecológicos, existen las plataformas CORMAS (<http://cormas.cirad.fr/>) (Bousquet *et al.* 1998), GAMA (<https://code.google.com/p/gama-platform/>) (Grignard *et al.* 2013) y NetLogo (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>) (Wilensky 1999) (ver Klügl & Bazzan 2012 para una descripción de otras plataformas para MMA).

Verificar y validar el modelo

Un aspecto importante de la modelización es de poder confiar en los resultados del modelo para usarlos. Con este propósito, resulta fundamental el verificar y validar los modelos. La verificación se refiere a la demostración que el formalismo del modelo es correcto o en otros términos, que lo implementado corresponde con lo que se hubiera debido implementar (Rykiel Jr. 1996). La validación se refiere a la demostración que el modelo se comporta con un nivel aceptable de precisión en su rango de aplicabilidad, para responder al cuestionamiento científico específico (Rykiel Jr. 1996). En el caso de los bofedales como en muchos casos relacionados con datos empíricos, una manera de validar un modelo es utilizar una parte de los datos para calibrar el modelo y otra para validarlo (en nuestro caso, calibrar el modelo con la mitad del muestreo de invertebrados acuáticos y luego validarlo con la otra mitad). En el caso de MMA, la modelización orientada bajo patrones (del inglés: *pattern-oriented modelling*, Grimm & Railsback 2012) es una estrategia para validar modelos tomando en cuenta distintas escalas y niveles de organización. Desde la descripción del sistema, se han observado patrones que caracterizan al sistema estudiado. El propósito de la modelización orientada bajo patrones es el de verificar que el modelo reproduce esos patrones espaciales y/o temporales. En el caso de los bofedales puede ser el nivel de biodiversidad al nivel de 1) un bofedal, de 2) dos bofedales o de 3) un valle entero, respecto a los invertebrados acuáticos (Gonzales *et al.* en este número especial) o de la vegetación (Meneses *et al.* en este número especial). Una primera fase consiste en enumerar los patrones observados a distintos niveles de observación (tanto espacial como temporal) y después en una segunda para comprobar que el modelo reproduce esos patrones. En el caso de las aves, se puede tratar de la relación entre número de especies y área de muestreo (Naoki *et al.* en este número especial).

Análisis de sensibilidad y resultados

Aunque el modelo sea verificado y validado, quedan variables por que el nivel de incertidumbre es alto o por los cuales la cuantificación resulta difícil (en particular para subsistemas sociales). Para conocer el efecto en los resultados de las variaciones de esas variables, se realizan análisis de sensibilidad. Estos se realizan por múltiples repeticiones de simulación con distintas inicializaciones. Este proceso necesita poder correr en paralelo con varias simulaciones en una red de computadoras o un servidor. Con este propósito existe la herramienta OpenMole (<http://www.openmole.org/>) (Reuillon *et al.* 2013), que permite automatizar este proceso y enfocarse en la ciencia. Al final, los análisis de sensibilidad permiten cuantificar el efecto de una variable sobre el sistema y de establecer un rango de las variables de interés, como en este caso será el efecto del cambio climático sobre los bofedales y sus servicios inherentes. Así, los análisis de sensibilidad indican las variables que más influyen en los resultados del modelo. En una segunda fase y conociendo las variables sobre las cuales las acciones o incentivos pueden realizarse y las que van a cambiar por el cambio climático, se puede establecer escenarios de la dinámica temporal de los bofedales. Esos escenarios permiten estudiar las acciones que podrían favorecer o al contrario disminuir determinado servicio de los bofedales.

Comunicar el modelo

Para comunicar sobre los resultados y convencer sobre la pertinencia de esos resultados, se necesita reproducirlos (Peng 2011), pero también documentar el modelo para que sea entendible. Existen varios protocolos para documentar un modelo (ver Müller *et al.* 2014). Para los MMA, un protocolo de referencia es el resumen, conceptos de diseño y detalles (en inglés: *Overview, Design concepts, and Details*), que se propone como un formato común para

la descripción de los MMA (Grimm *et al.* 2010). En el caso de los bofedales como para cualquier modelo, la documentación es un elemento clave no solamente para convencer sobre la pertinencia de los resultados, sino para que la información sobre el sistema estudiado sea compartida, accesible y transferible con el fin de procurar una visión común del sistema a nivel científico.

Otra manera de comunicar los resultados de los modelos es utilizarlos como soporte de discusión, a través de juegos de roles (Barreteau *et al.* 2001). En los juegos de roles cada participante toma el papel de un actor del sistema estudiado con el objetivo de comunicar sobre el funcionamiento del sistema, pero también para entender las obligaciones y posibilidades de los demás y así acordarse sobre maneras de gestionar el sistema estudiado (Fig. 5). Cuando la complejidad del sistema lo necesita, el juego de roles puede basarse en un modelo informático, para facilitar el análisis de las consecuencias de acciones de los participantes del juego de roles (Rebaudo *et al.* 2014a). En nuestro caso, los actores

de los bofedales pueden ser los ganaderos, pero también instituciones comunitarias o gubernamentales. Los destinatarios del juego de roles pueden ser los ganaderos e instituciones y estudiantes para sensibilizar al manejo de recursos comunes, pero también políticos y científicos para analizar métodos o alternativas de gestión.

Conclusión

Como para cualquier tipo de representación simplificada, el uso de los MMA tiene límites. Un modelo está implementado para responder a una pregunta científica, aunque dentro de un programa científico, como BIOTHAW existen varias preguntas propias a cada materia. Para superar este límite, un método consiste en reunir a los colaboradores alrededor de una orientación científica consensual. En nuestro caso, el objetivo es de establecer escenarios de la dinámica de los bofedales frente a los cambios globales, con sus causantes y consecuencias socio-ecológicas. Otro método puede consistir en el desarrollo de varios modelos, cada uno enfocado a una



Figura 5. Ejemplo de juego de roles donde los participantes (productores de papa manejando plagas) usan un tablero para representarse el sistema estudiado. Foto: O. Dangles.

pregunta particular. El desarrollar modelos para conectar datos de distintos campos científicos queda como uno de los retos más importantes para los sistemas socio-ecológicos, debido a la complejidad de esos sistemas y la diversidad de los conocimientos en cada materia. Este reto no es específico de los MMA, sino de todo tipo de modelización (Filatova *et al.* 2013). Una de las ventajas de los MMA es que permiten integrar más información, en particular para los sistemas sociales (An 2012). La conexión con modelos sociales aporta beneficios para trabajar con actores de los sistemas estudiados y definir métodos para la modelización participativa (p.e., método ARDI para los recursos naturales en Etienne *et al.* 2011 aplicado a los bofedales, la integración del subsistema social permite construir escenarios usando variables sobre los cuales incentivos humanos (comunidades, gobierno) podrían tomar un papel importante para evaluar y reducir el efecto del cambio climático sobre los bofedales y sus servicios inherentes. De manera general, en sistemas socio-ecológicos suele pasar que las únicas variables sobre las cuales se incentiva son posibles y están relacionadas con el subsistema social, subrayando la importancia de trabajar con actores locales para la comprensión de la dinámica de funcionamiento del sistema. Los MMA permiten este enfoque para conectar datos multidisciplinarios y construir modelos para estudiar el comportamiento del sistema; a través de este comportamiento, evaluar la capacidad del sistema a adaptarse frente a cambios climáticos, p.e., evaluar la resiliencia del sistema.

Agradecimientos

Los protocolos presentados en este artículo han sido desarrollados y aplicados en estudios financiados por el programa "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 a los editores de este número especial de Ecología en Bolivia por la invitación.

Referencias

- An, L. 2012. Modeling human decisions in coupled human and natural systems: Review of agent-based models. *Ecological Modelling* 229: 25-36.
- Bankes, S. C. 2002. Agent-based modeling: A revolution? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 7199-7200.
- Barreteau, O., F. Bousquet & J.-M. Attonaty. 2001. Role-playing games for opening the black box of multi-agent systems: method and lessons of its application to Senegal River. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 4(2): 5.
- Berger, T. 2001. Agent-based spatial models applied to agriculture: a simulation tool for technology diffusion, resource use changes and policy analysis. *Agricultural Economics* 25(2-3): 245-260.
- Bersini, H. 2011. UML for ABM. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 15(1): 9.
- Bonabeau, E. 2002. Agent-based modeling: methods and techniques for simulating human systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(90003): 7280-7287.
- Bousquet, F., I. Bakam, H. Proton & C. Le Page. 1998. Cormas: common-pool resources and multi-agent systems. *Lecture Notes in Computer Science* 1416: 826-837.
- Carpenter, S.R. & W. A. Brock. 2004. Spatial complexity, resilience, and policy diversity: fishing on lake-rich landscapes. *Ecology and Society* 9(1): 8.
- Chapin, F. S., G. P. Kofinas, C. Folke, S. R. Carpenter, P. Olsson, N. Abel, R. Biggs, R. L. Naylor, E. Pinkerton, D. M. S. Smith, W. Steffen, B. Walker & O. R. Young. 2009. Resilience-based stewardship: strategies for navigating sustainable pathways in a

- changing world. pp. 319–337. En: Folke, C., G. P. Kofinas & F. S. Chapin (eds). *Principles of Ecosystem Stewardship*. Springer, Nueva York.
- Crespi, V., A. Galstyan & K. Lerman. 2008. Top-down vs bottom-up methodologies in multi-agent system design. *Autonomous Robots* 24(3): 303–313.
- Crespo-Pérez, V., F. Rebaudo, J.-F. Silvain & O. Dangles. 2011. Modeling invasive species spread in complex landscapes: the case of potato moth in Ecuador. *Landscape Ecology* 26(10): 1447–1461.
- Cumming, G. S., D. H. M. Cumming & C. L. Redman. 2006. Scale mismatches in social-ecological systems: causes, consequences, and solutions. *Ecology and Society* 11(1): 14.
- Devillers, H., J. R. Lobry & F. Menu. 2008. An agent-based model for predicting the prevalence of *Trypanosoma cruzi* I and II in their host and vector populations. *Journal of Theoretical Biology* 255(3): 307–315.
- Edmonds, B. & S. Moss. 2005. From KISS to KIDS – an “anti-simplistic” modelling approach. pp. 130–144. En: Davidsson, P., B. Logan & K. Takadama (eds.) *Multi-Agent and Multi-Agent-Based Simulation*. Lecture Notes in Computer Science. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Etienne, M., D. R. Du Toit & S. Pollard. 2011. ARDI: a co-construction method for participatory modeling in natural resources management. *Ecology and Society* 16(1): 44.
- Filatova, T., P. H. Verburg, D. C. Parker & C. A. Stannard. 2013. Spatial agent-based models for socio-ecological systems: challenges and prospects. *Environmental Modelling & Software* 45: 1–7.
- Gascon, C., & R. O. Bierregaard Jr. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project. pp. 31–42. En: Bierregaard, R. O. Jr., C. Gascon, T. E. Lovejoy & R. Mesquita (eds.) *Lessons from Amazonia*. Yale University Press, New Haven.
- Griffin, A. F. & C. Stanish. 2007. An agent-based model of prehistoric settlement patterns and political consolidation in the Lake Titicaca basin of Perú and Bolivia. *Structure and Dynamics* 2(2). <https://escholarship.org/uc/item/2zd1t887>.
- Grignard, A. P. Taillandier, B. Gaudou . D. H. Vo, N. Q. Huynh , A. Drogoul, G. Boella, E. Elkind, B. T. R. Savarimuthu, Dignum F. & M. K. Purvis. 2013. GAMA 1.6: Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation. pp. 117–131. En: Boella, G, E. Elkind , B. T. R. Savarimuthu, F. Dignum & M. K. Purvis (eds.) *PRIMA2013: Principles and Practice of Multi-Agent Systems*, Lecture Notes in Computer Science. Springer, Berlin-Heidelberg.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115(2-3): 129–148.
- Grimm, V., U. Berger, D. L. DeAngelis, J. G. Polhill, J. Giske & S. F. Railsback. 2010. The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling* 221(23): 2760–2768.
- Grimm, V. & S.F. Railsback. 2012. Pattern-oriented modelling: a “multi-scope” for predictive system ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367(1586): 298–310.
- Kéfi, S., M. Rietkerk, C. L. Alados, Y. Pueyo, V. P. Papanastasis, A. ElAich & P. C. de Ruiter. 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449(7159): 213–217.
- Klügl F. & A. L. C. Bazzan. 2012. Agent-based modeling and simulation. *AI Magazine* 33(3): 29.
- Liu, J., T. Dietz, C. R. Carpenter, M. Alberti, C. Folke, E. Moran, A. N. Pell, P. Deadman, T. Kratz, J. Lubchenco, E. Ostrom, Z. Ouyang, W. Provencher, C. L. Redman,

- S. H. Schneider & W. W. Taylor. 2007a. Complexity of coupled human and natural systems. *Science* 317(5844): 1513–1516.
- Liu, J., T. Dietz, S. R. Carpenter, C. Folke, M. Alberti, C. L. Redman, S. H. Schneider, E. Ostrom, A. N. Pell, J. Lubchenco, W. W. Taylor, Z. Ouyang, P. Deadman, T. Kratz & W. Provencher. 2007b. Coupled human and natural systems. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36(8): 639–649.
- Müller, B., S. Balbi, C. M. Buchmann, L. de Sousa, G. Dressler, J. Groeneveld, C. J. Klassert, Q. B. Le, J. D. A. Millington, H. Nolzen, D. C. Parker, J. G. Polhill, M. Schlüter, J. Schulze, N. Schwarz, Z. Sun, P. Taillandier & A. Weise. 2014. Standardised and transparent model descriptions for agent-based models: current status and prospects. *Environmental Modelling & Software* 55(0): 156–163.
- Ostrom, E. 2009. A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. *Science* 325(5939): 419–422.
- Parker, D. C., S. M. Manson, J. A. Janssen, M. J. Hoffmann & P. Deadman. 2003. Multi-agent systems for the simulation of land-use and land-cover change: a review. *Annals of the Association of American Geographers* 93(2): 314–337.
- Peng, R. D. 2011. Reproducible research in computational science. *Science* 334(6060): 1226–1227.
- Rebaudo, F., C. Carpio, V. Crespo-Pérez, M. Herrera, M. A. de Scurrah, R. C. Canto, A. G. Montañez, A. Bonifacio, M. Mamani, R. Saravia & O. Dangles. 2014a. Agent-based Models and integrated pest management diffusion in small scale farmer communities. pp. 367–383. En: Peshin, R. & D. Pimentel (eds.) *Integrated Pest Management*. Springer, Dordrecht.
- Rebaudo, F., J. Costa, C. E. Almeida, J.-F. Silvain, M. Harry & O. Dangles. 2014b. Simulating population genetics of pathogen vectors in changing landscapes: guidelines and application with *Triatoma brasiliensis*. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8(8). DOI: 10.1371/journal.pntd.0003068.
- Rebaudo, F. & O. Dangles. 2011. Coupled information diffusion–pest dynamics models predict delayed benefits of farmer cooperation in pest management programs. *PLoS Computational Biology* 7(10). DOI: 10.1371/journal.pcbi.1002222.
- Reuillon, R., M. Leclaire & S. Rey-Coyrehourcq. 2013. OpenMOLE, a workflow engine specifically tailored for the distributed exploration of simulation models. Including Special sections: Advanced Cloud Monitoring Systems & The fourth IEEE International Conference on e-Science 2011 – e-Science Applications and Tools & Cluster, Grid, and Cloud Computing, 29: 1981–1990.
- Rykiel, Jr. E. J. 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling* 90(3): 229–244.
- Townsend, C. R., M. Begon & J. L. Harper. 2008. *Essentials of ecology*. Blackwell, Malden. 510 p.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco & J. M. Melillo. 1997. Human domination of earth’s ecosystems. *Science* 277(5325): 494–499.
- Voinov, A. & F. Bousquet. 2010. Modelling with stakeholders. *Environmental Modelling & Software* 25(11): 1268–1281.
- Walker, B., S. R. Carpenter, J. M. Anderies, N. Abel, G. Cumming, J. A. Janssen, L. Lebel, J. Norberg, G. D. Peterson & R. Pritchard. 2002. Resilience management in social-ecological systems: a working hypothesis for a participatory approach. *Conservation Ecology* 6(1): 14.
- Wilensky, U. 1999. NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>. Center for connected learning and computer-based modeling, Northwestern University. Evanston.