

Efecto de la humedad microambiental y la altura, sobre la distribución de la Tardigradifauna Muscícola (*Phylum tardigrada*) en la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes (La Paz, Bolivia)

Alvaro Garitano-Zavala B.

1. Introducción

La investigación científica sobre el *Phylum Tardigrada*, desde su primera descripción en el siglo XVIII, ha estado centrada en Europa, y últimamente también en Norteamérica. En los demás continentes el conocimiento se limita, principalmente, a algunos reportes faunísticos. En Bolivia el *Phylum* no ha recibido prácticamente ninguna atención.

Uno de los principales problemas actuales en tardigradología, es la dificultad del estudio de los patrones de distribución zoogeográfica, debido a las particularidades de la biología y la ecología de estos micrometazoos, lo que restringe la determinación de los factores limitantes. El ambiente muscícola en particular, ofrece muchas condiciones microambientales especiales y difíciles de estimar. Se ha sugerido que los patrones de distribución de la tardigradifauna a nivel mundial están determinados por variables microambientales más que macroambientales (Hallas, 1977, 1978; Nelson, 1991; Ramazzotti y Maucci, 1983). Por otro lado, significativas diferencias en distribuciones altitudinales han sido reportadas (Bertrand, 1975; Dastych, 1980, 1985, 1987a, 1988; Lewin-Osorio, 1984, 1988; Manicardi y Bertolani, 1987; Maucci, 1980; Nelson, 1975; Ramazzotti, 1956; Rodríguez-Roda, 1951), sugiriéndose un importante efecto de distribución zoogeográfica para este factor, en contra de lo afirmado por Bartos (1939).

Tomando la altura sobre el nivel del mar como determinante de variables macroambientales, y el grado de humedad del microambiente muscícola, como variable microambiental, pretendemos encontrar algunas respuestas a la particular distribución de la tardigradifauna muscícola en una transecta altitudinal en la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes, en el Departamento de La Paz, Bolivia.

2. Metodología

En este trabajo tomamos en cuenta solamente al ambiente muscícola "terrestre", con las variables principales: humedad microambiental y altura sobre el nivel del mar, a las cuales condicionamos las variables de especie de musgo, pH del sustrato y otras. Para ello definimos los musgos a coleccionar como correspondientes a una de las cinco categorías de humedad establecidas por Bartos (1940, 1941) y Ramazzotti (1958):

Categoría I: Musgos sumergidos, constantemente bañados en agua.

Categoría II: Musgos que nunca se desecan completamente, por estar aledaños a cuerpos de agua permanente.

Categoría III: Musgos que crecen sobre sustratos que están en ambientes umbrosos, no reciben luz solar directa y vegetan en lugares muy húmedos. Se desecan, pero en un tiempo muy largo.

Categoría IV: Musgos expuestos a luz solar y viento sólo por un breve período de tiempo. Los períodos de humedad máxima y mínima se equiparan.

Categoría V: Musgos expuestos a luz solar y viento durante gran parte del día, por lo que se desecan rápida y completamente. Durante la mayor parte del tiempo permanecen con el mínimo valor de humedad.

La categoría I corresponde a ambientes del todo acuático, no la tomamos en cuenta de acuerdo al criterio seguido por Hofmann (1987). En adelante nos referiremos a las categorías de humedad solamente como "Categorías".

Hemos analizado la altura sobre el nivel del mar utilizando el concepto de pisos altitudinales según Troll (1973). Colectamos en una sola localidad para cada piso altitudinal, según: **Tuni** en el piso subnival ($16^{\circ}13' \text{ S} - 68^{\circ}13' \text{ O}$), entre los 4550 y 4700 m s.n.m.; la región de **Wila Kunka** en el piso altoandino ($16^{\circ}18' \text{ S} - 68^{\circ}17' \text{ O}$), entre los 4300 y 4400 m s.n.m.; y **Huarina** en el piso de puna ($16^{\circ}11' \text{ S} - 68^{\circ}35' \text{ O}$), entre los 3800 y 4000 m s.n.m. (Fig. 1).

Muestreamos los cojines de musgo junto con su sustrato; los muestreos los hemos realizado ubicando los cojines de musgo de un buen desarrollo (que cubran por lo menos un área de 1 dm^2), y evitando aquellos musgos demasiado terrosos, por la dificultad que representa su análisis posterior. Según las condiciones de crecimiento y estado de humedad, en ese momento les asignamos la categoría a la que pertenecen, de este modo, los primeros cojines ubicados correspondientes a una determinada categoría son los colectados, hasta completar 10 muestras por categoría en cada localidad, número previamente definido. Esto nos representa 40 muestras por localidad, y un total de 120 muestras. Designamos cada muestra según: primero el código de la localidad (Tuni = 1; Wila Kunka = 2; Huarina = 3), segundo el de la categoría de humedad (II, III, IV ó V), y por último el número de muestra (1 al 10).

Separamos un área circular de 10 cm^2 del centro del cojín mediante un cilindro metálico hueco, de 3,6 cm de diámetro; esta sección corresponde al área donde realizamos el conteo total de individuos durante el análisis cuantitativo en laboratorio. Luego extraemos el resto del cojín, que nos sirve para obtener resultados complementarios a los obtenidos sobre el área de 10 cm^2 , para identificar la especie de musgo, y para depositar material en las colecciones del autor (en el Laboratorio de Biología "San Calixto") y del Herbario Nacional de Bolivia (LPB). Guardamos el material obtenido en sobres de papel poroso para que, en laboratorio, se deshidrate lentamente a temperatura ambiente, favoreciendo la adecuada formación de los "toneles".

Realizamos las colectas en la época húmeda, esperando encontrar un desarrollo óptimo de las poblaciones de tardígrados en los musgos. Por la sistematización en la toma de datos, cubrimos cada localidad en un solo día, siendo las fechas: Tuni 20 de febrero de 1993; Wila Kunka 21 de febrero de 1993; Huarina 27 de febrero de 1993.

Para extraer los tardígrados del heterogéneo ambiente muscícola, utilizamos el método de Dastych (1980, 1984, 1985, 1988), y separamos todos los individuos, huevos y exuvias a través del estereomicroscopio a 32 X de magnitud. Al final del proceso dejamos secar los caulidios y filidios del musgo ya completamente lavado, para determinar luego su peso seco (peso seco de la "porción analizada").

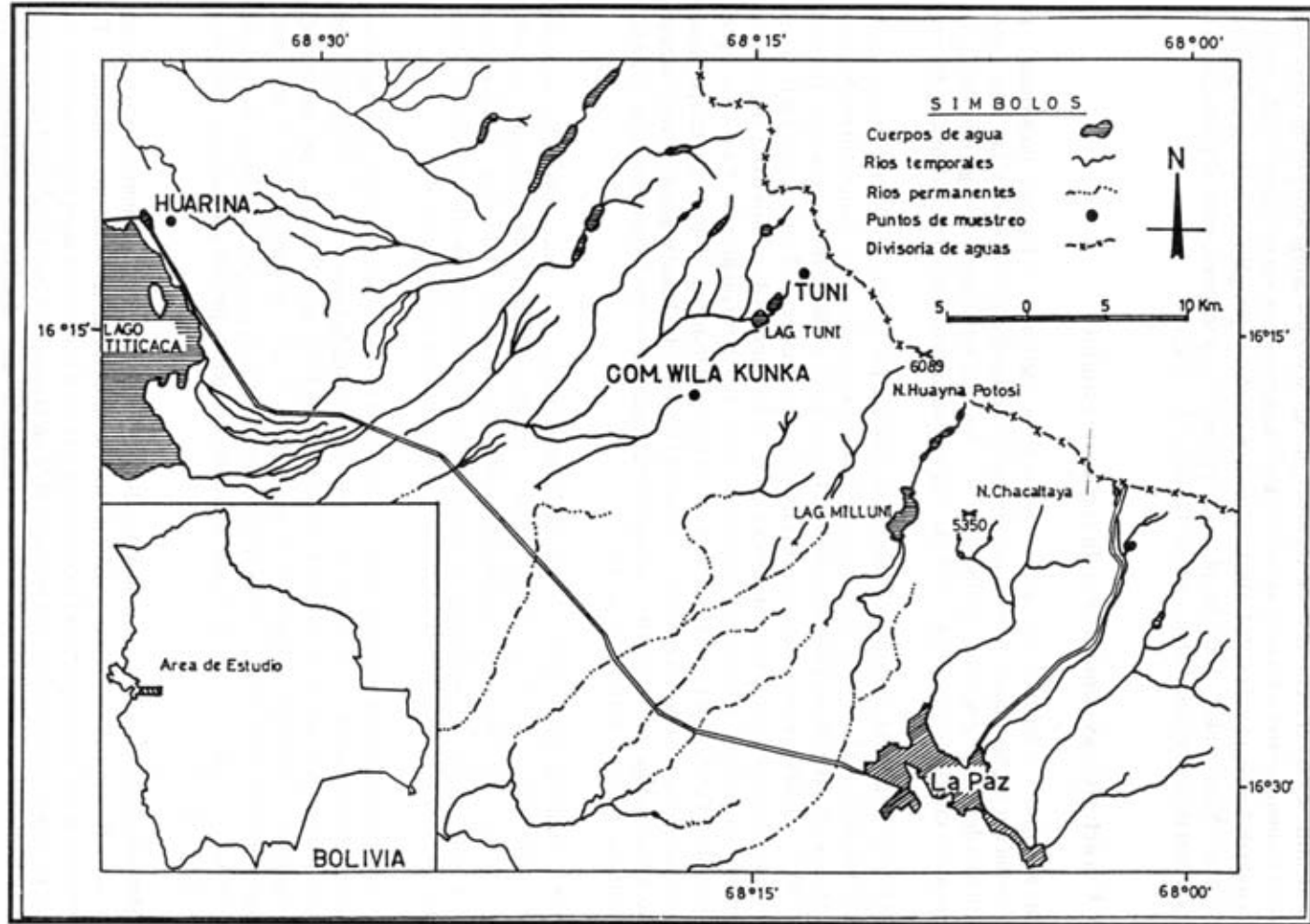


Fig. 1: Ubicación de las localidades de muestreo.

La identificación y conteos totales los hemos realizado sobre los tardígrados *post mortem*, para lo cual montamos todos los individuos extraídos en preparaciones permanentes. Utilizamos el método de Lewin-Orsorio (1984, 1988), de tinción con ácido pirogálico y montaje en goma al cloral de "Marc André". Todas las placas de preparación permanente están depositadas en la colección del autor en el Laboratorio de Biología "San Calixto".

3. Características climáticas en la región de estudio

En los Andes Centrales, los climas regionales se deben a tres factores importantes: la distribución de las masas de aire, los regímenes de insolación tropical, y las variaciones altitudinales. Los gradientes altitudinales son los que representan los ejes más obvios de variación climática y ecológica, debido a la paulatina disminución de la densidad del aire.

En la zona de estudio, la latitud y altura determinan que las variaciones de temperatura diurna sean mayores que las variaciones de temperatura estacional (Fig. 2); el intervalo medio entre las temperaturas máxima y mínima durante el día es de 20°C (Winterhalder y Brooke Thomas, 1978). Las temperaturas medias anuales en zonas de puna en general varían entre 7 a 10°C. En los pisos altoandino y subnival, las temperaturas medias anuales disminuyen con un gradiente aproximado de 7,6°C por cada 1000 m (Roche, et al., 1991), variando entre 2° a 6°C en el piso altoandino, y es de -0,9°C en la estación Chacaltaya, en el piso nival (Fig. 2). Las temperaturas mínimas son más extremas durante los meses de invierno, las heladas son más frecuentes en esta época aunque son susceptibles de aparecer en cualquier momento del año, especialmente en alturas sobre los 4500 m s.n.m. (Fig. 2).

Prácticamente el 80% e incluso el 90% de las precipitaciones se concentran en los meses de diciembre a marzo (Sarmiento, 1986), la época seca corresponde a los meses de mayo a agosto, y existen dos períodos de transición entre ambas (Roche et al., 1991), (Fig. 2). Una de las características más sobresalientes de los regímenes pluviales en los Andes Centrales es la elevada variación interanual de los valores de precipitación total y mensual.

La variación altitudinal de las precipitaciones en la zona de estudio muestra un comportamiento particular debido a la intersección de los gradientes de humedad provocados por la cercanía del Lago Titicaca por un lado, y la altura sobre el nivel del mar por el otro. Las precipitaciones disminuyen cuando la distancia al Lago aumenta, hasta mínimos de 500 ó 600 mm, correspondientes a localidades del piso altoandino (Fig. 2). Luego las precipitaciones nuevamente incrementan hacia el piso nival, donde los valores extremos pueden ser mayores a 800 mm (Roche et al., 1991).

La humedad relativa del aire sigue un patrón diurno inverso al de la temperatura, siendo máxima en la noche y mínima en el día, y sigue además la variación anual de las precipitaciones. El promedio anual en el contorno del lago Titicaca varía de 50 a 60% y de manera general aumenta con la altura, registrándose una media de 80% en la estación Chacaltaya. También el valor de la humedad absoluta, o poder de desecación del aire, decrece exponencialmente con el aumento de altura, y tiene una estacionalidad considerable (Winterhalder y Brooke Thomas, 1978).

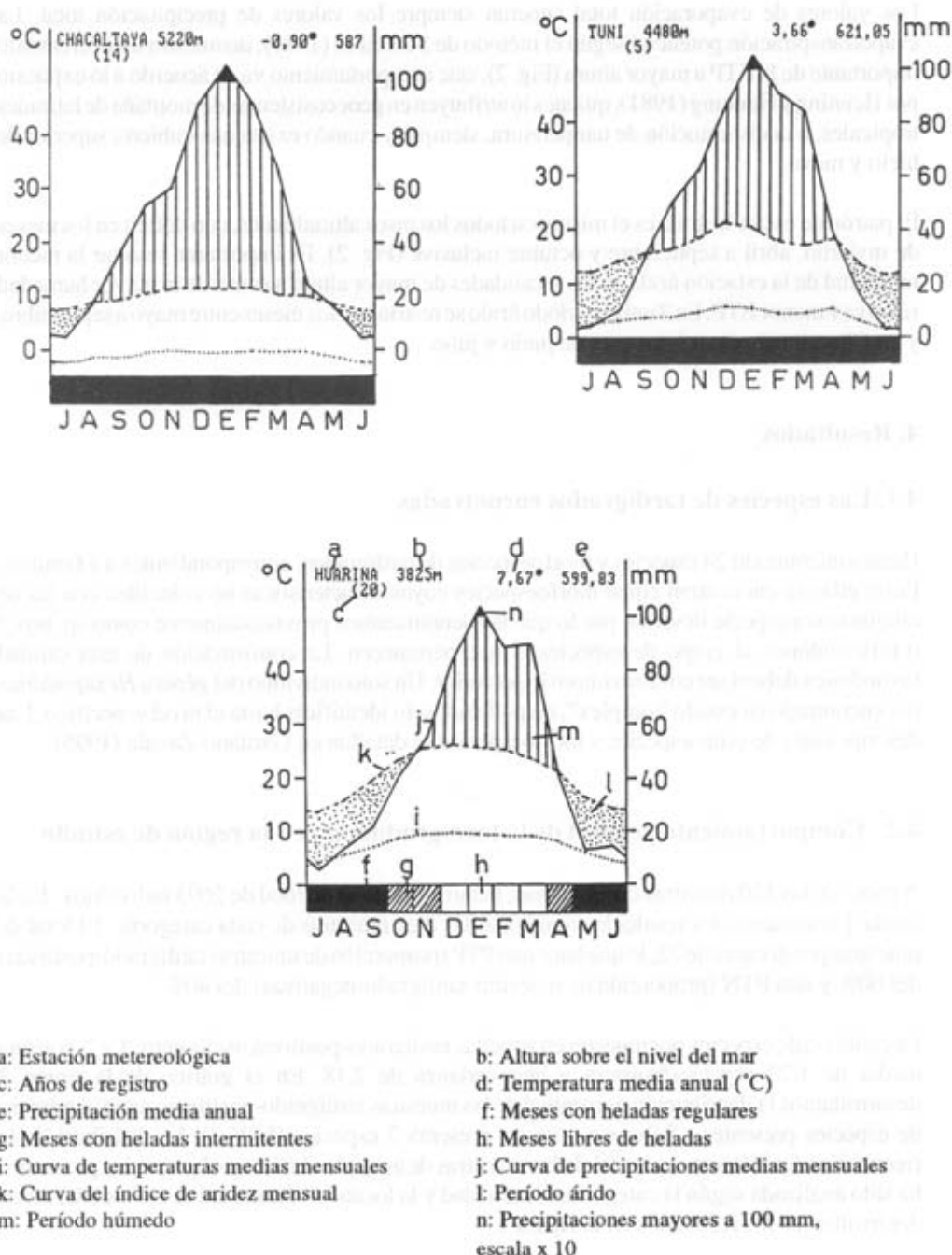


Fig. 2: Climadiagramas según Walter, et al. (1964), con la incorporación del Índice de aridez de Schreiber (1981) de las estaciones de: a. Chacaltaya, b. Tuni y c. Huarina. Elaborados en base a los datos registrados por SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología - Bolivia).

Los valores de evaporación total superan siempre los valores de precipitación total. La evapotranspiración potencial según el método de Schreiber (1981), demuestra un decremento importante de la ETP a mayor altura (Fig. 2), este comportamiento va de acuerdo a lo expuesto por Henning y Henning (1981), quienes lo atribuyen en geosistemas de montaña de latitudes tropicales, a la disminución de temperatura, siempre y cuando exista una cubierta superior de hielo y nieve.

El patrón de estación árida es el mismo en todos los pisos altitudinales, con déficit en los meses de invierno: abril a septiembre y octubre inclusive (Fig. 2). Es importante resaltar la menor magnitud de la estación árida en las localidades de mayor altura a causa de la mayor humedad relativa y menor ETP. En Tuní el período árido se restringe a los meses entre mayo a septiembre, y en Chacaltaya sólo a los meses de junio y julio.

4. Resultados

4.1. Las especies de tardígrados encontradas

Hemos encontrado 24 especies y morfoespecies de tardígrados, correspondientes a 5 familias. Entre ellas se encuentran cinco morfoespecies cuyas características no coinciden con las de ninguna otra especie descrita, por lo que las denominamos provisionalmente como sp. nov.? o refiriéndonos al grupo de especies al que pertenecen. La confirmación de esta calidad taxonómica deberá ser confirmada en lo posterior. Un solo individuo del género *Hexapodibius* fue encontrado en estado "simplex", no pudiéndonos identificar hasta el nivel específico. Las descripciones de estas especies y morfoespecies se detallan en Garitano-Zavala (1995).

4.2. Comportamiento general de la tardigradifauna en la región de estudio

A partir de las 120 muestras cuantitativas, hemos rescatado un total de 2693 individuos. En la Tabla 1 resumimos los resultados reuniendo las diez muestras de cada categoría. El total de muestras positivas es de 72, lo que hace una PTP (proporción de muestras tardígrado-positivas) del 60% y una PTN (proporción de muestras tardígrado-negativas) del 40%.

La cantidad de especies por muestra en aquellas tardígrado-positivas oscila entre 1 y 7, con una media de 1,23 especies/muestra y una varianza de 2,18. En el gráfico de la figura 3 desarrollamos la distribución porcentual de las muestras tardígrado-positivas según el número de especies presentes. Sólo una muestra presenta 7 especies (I-IV-7). La distribución de frecuencias (en número de casos) de las muestras de acuerdo al número de especies presentes, ha sido analizada según la categoría de humedad y la localidad (altura sobre el nivel del mar); desarrollamos los resultados en la figura 4.

Los valores de abundancia de individuos totales por muestra presentan una variación mayor que los de número de especies por muestra; oscilan entre 1 a 885, con una media de 22,4 individuos/muestra y una varianza muy alta de 8875,65. Ordenando las muestras según las clases de abundancia: (1) -> 0; (2) -> 1-6; (3) -> 7-12; (4) -> 13-36; (5) -> 37-144; (6) -> 145-900, comparamos la proporción de abundancia total de individuos por localidad y categoría analizando

Tabla 1: Distribución del número de individuos de cada especie de tardigrado y el total de especies, según las categorías de humedad y la localidad.

LOCALIDAD	TUNI					WILA KUNKA					HUARINA					
ESPECIES DE TARDIGRADOS	1-II	1-III	1-IV	1-V	SUB TOT.	2-II	2-III	2-IV	2-V	SUB TOT.	3-II	3-III	3-IV	3-V	SUB TOT.	TOTAL
<i>E. bigranulatus</i>			22	728	750				401	401			3		3	1155
<i>E. jenningsi</i>		3			3					0					0	3
<i>E. testudo</i>					0					0				23	23	23
<i>P. novaezeelandiae</i>	10		26	4	40					0					0	40
<i>M. tardigradum</i>		1		89	90		1			1	1	3	1	2	7	98
<i>Hexapodibius</i> sp.					0					0	1				1	1
<i>M. echinogenitus</i>			98	7	105					0					0	105
<i>M. harmsworthi</i>	6	1	32	1	40	1	2	4		7					0	47
<i>M. g. hufelandi</i>				163	163					0					0	163
<i>M. g. furcatus</i>		15			15					0					0	15
<i>M. pullari</i>	2		1		3	1				1	24				24	28
<i>Murrayon</i> sp. nov?		3			3					0					0	3
<i>D. zappalai</i>	4		26		30	1		3		4	4	3		2	9	43
<i>Doryphoribius</i> sp. nov?					0	10				10					0	10
<i>I. graxilis</i>		1			1		15			15					0	16
<i>I. satleri</i>	2	2	6	2	12					0	2	2			4	16
<i>Isohypsibius</i> sp. nov?	8				8					0					0	8
<i>H. convergens</i>		413	235		648		15	1		16		13			13	677
<i>H. dujardini</i>	27		64		91	7				7	44	3		25	72	170
<i>H. pallidus</i>		1	2	2	5					0			2		2	7
<i>D. (A.) arduifrons</i>			1		1		1			1					0	2
<i>D. (D.) brevipes</i>	6				6		6	11		17		15			15	38
<i>D. (D.) higginsii</i>	1	12	1		14		2	2		4	1	5			6	24
<i>D. (D.) pingue</i>			1		1					0					0	1
Total por categoría	66	452	515	996	2029	20	42	21	401	484	77	44	7	52	180	2693
Total por localidad			2029					484					180			
Total de especies	9	10	13	8	21	5	7	5	1	12	7	7	3	4	12	24

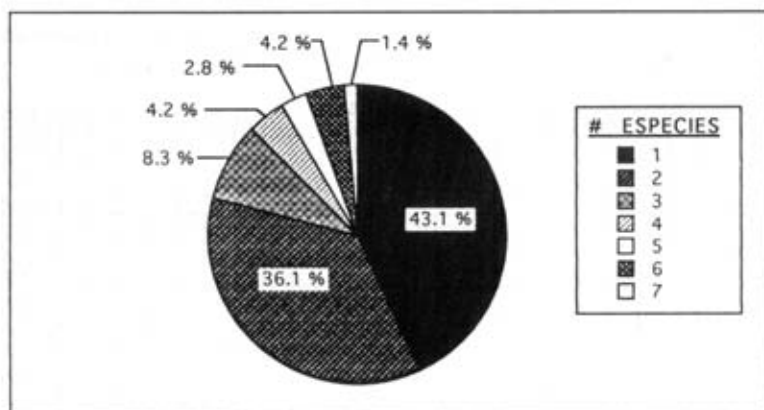


Fig. 3: Distribución porcentual del número total de especies por muestra, para el total de muestras tardígrado-positivas (72).

la distribución de frecuencias (en porcentaje) de las muestras (Fig. 5). Los gráficos nos permiten además analizar la distribución de las muestras tardígrado-negativas (barras llenas).

La localidad Tuni es la que presenta la mayor abundancia general de tardigradifauna en total y en sus cuatro categorías de humedad. También presenta la mayor proporción de muestras que tienen un alto número de especies.

La PTP de Tuni es la más alta (80%), le sigue Wila Kunka con 55% y finalmente Huarina con 45%. Las categorías más pobres en general son la categoría IV de Huarina y la V de Wila Kunka, esta última incrementa su abundancia general solamente por la extrema abundancia de una población de una sola especie, *Echiniscus bigranulatus*.

Respecto a las categorías, las menos húmedas (IV y V) tienden a presentar a la vez los valores de menor y mayor abundancia de individuos, hecho más enfatizado para la categoría V, mientras que las de mayor humedad (II y III) tienden a presentar abundancias medias, especialmente la categoría II. El comportamiento de las muestras según el número de especies sigue un patrón un poco más homogéneo entre las categorías, en todas ellas predominan las muestras de pocas especies sobre las de mayor número de especies, casi en la misma proporción.

4.3. Cantidad de ambiente muscícola habitable

Nuestros muestreos han estado basados en una superficie constante de todo el microambiente muscícola: 10 cm² del cojín de musgo. Sin embargo la superficie total habitable en cada muestra varía según las características propias de cada especie de musgo que conforma el cojín (longitud y diámetro del caulidio, extensión de los filidios, etc.). La medición de la superficie es extremadamente compleja, de modo que elegimos la medición de un factor derivado: el peso total. Los valores de peso seco de la "porción analizada" de cada muestra, aparecen en la Tabla 2, junto con el número total de individuos y de especies.

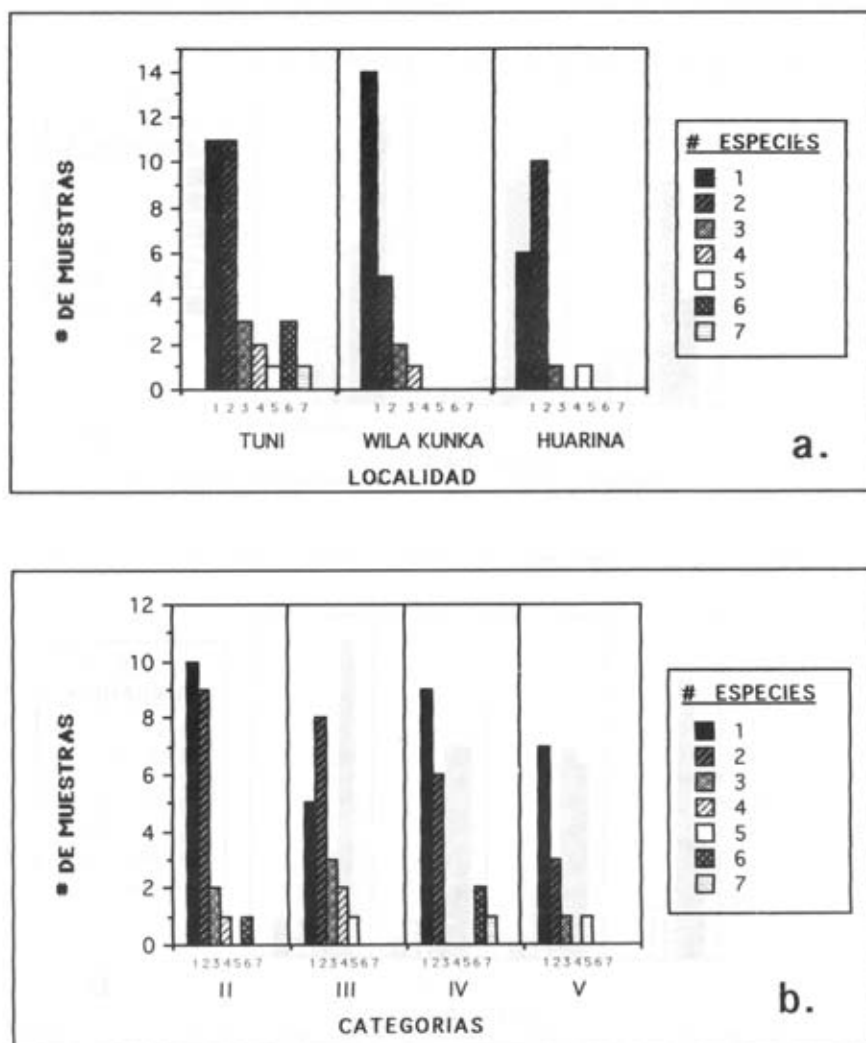


Fig. 4: Distribución de las muestras de acuerdo al número de especies por muestra. a. por localidad (altura sobre el nivel del mar); b. por categoría de humedad.

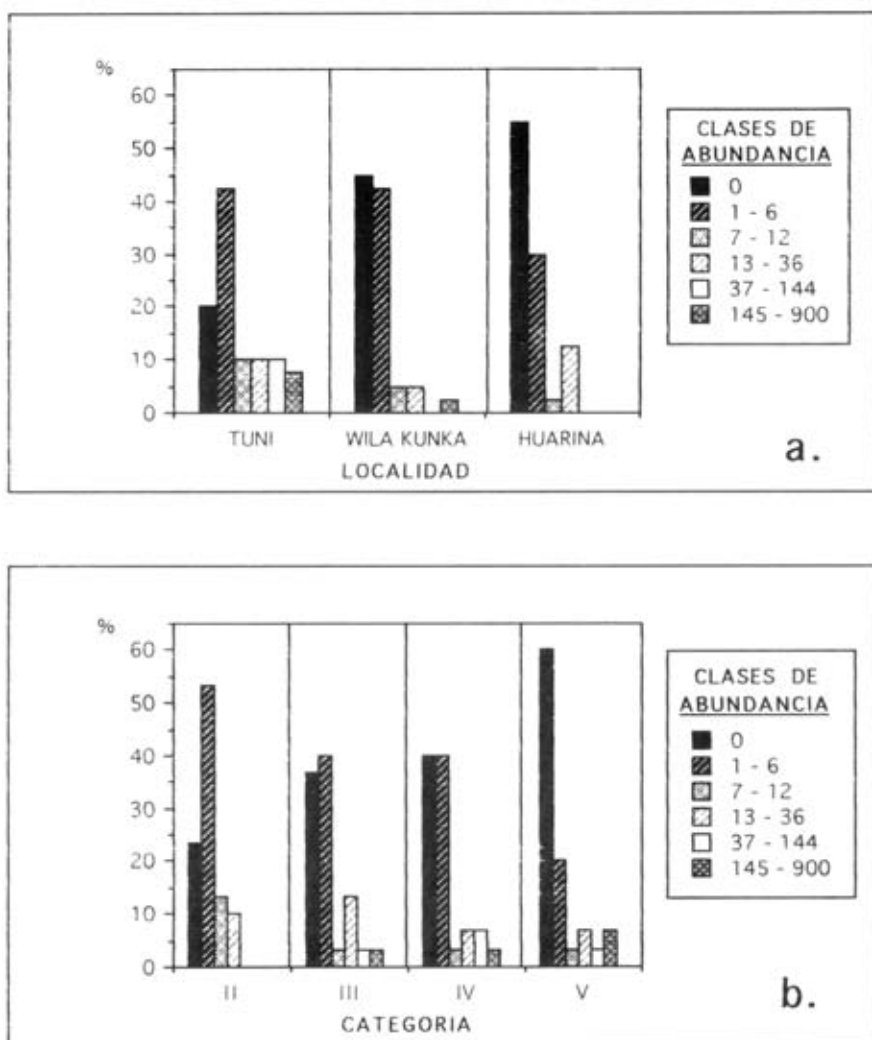


Fig. 5: Distribución de frecuencias de las muestras de acuerdo a la abundancia total de individuos por muestra, utilizando clases de abundancia. a. por localidad (altura sobre el nivel del mar); b. por categoría de humedad.

Suponemos que un efecto de la cantidad de ambiente muscícola se reflejaría en el número total de individuos, o en el número de especies encontrados en cada muestra. Para observar este efecto graficamos el peso seco de la "porción analizada" vs. el Log_{10} del número total de individuos, y vs. el número total de especies, tomando en cuenta las 72 muestras tardígrado-positivas para el total de individuos (la variación de pesos en las muestras tardígrado-negativas se aprecian directamente en la Tabla 2), y las 120 muestras totales para el total de especies (Fig. 6).

Los valores de peso seco en general oscilan entre 0,04 y 2,16 gramos, con una media de 0,473 y varianza de 0,18, la distribución de pesos es por tanto amplia pero relativamente homogénea, con una acumulación en los pesos inferiores a 1 gramo. Las muestras tardígrado-negativas (48) por separado, muestran un comportamiento similar; a ellas corresponden los pesos extremos de 0,04 y 2,16 gramos, una media muy similar a la general: 0,436, y una varianza ligeramente mayor: 0,211; las muestras tardígrado-positivas presentan extremos menores: 0,06 a 1,79 gramos, una media ligeramente mayor a la general: 0,50 y una varianza menor: 0,15. Por tanto las muestras tardígrado-positivas y las tardígrado-negativas presentan un comportamiento similar.

Los dispersogramas de la figura 6, reflejan la acumulación de las muestras en los pesos inferiores al gramo, pero ni éstos ni los pesos superiores al gramo se relacionan con las altas o bajas abundancias totales de tardígrados, ni con las altas o bajas riquezas. Por tanto, la cantidad de material analizado, parece no estar ligada a la mayor o menor abundancia o riqueza de tardígrados por muestra, pudiéndose atribuir por tanto la extrema variación de las abundancias totales a la biología reproductiva o a factores microambientales.

4.4. Parámetros de comunidades

Hemos tomado como parámetros de descripción de las comunidades de tardígrados, la riqueza de especies según su concepción más simple: número de especies, y la diversidad de especies según el Índice de Shannon (H') y su correspondiente Índice de Equitatividad (E). Calculamos estos parámetros primero para cada categoría según su localidad, y luego por categorías y localidades en general. Detallamos los resultados en la Tabla 3 y resumimos gráficamente los valores de riqueza en la figura 7.

Es muy notorio el efecto de la heterogeneidad de abundancias (baja equitatividad) sobre los valores de diversidad, sobre todo para las localidades de Tuni y Wila Kunka, afectadas especialmente por la elevada heterogeneidad de las categorías III y V de Tuni y la categoría V de Wila Kunka; estas tres categorías también bajan los valores de equitatividad (y en nuestro caso también los de diversidad) de las categorías III y V en general. De todos modos, los valores de diversidad están en los rangos de "diversidad baja".

Tabla 2: Valores del peso seco de la "porción analizada", y del número total de individuos y especies para cada muestra.

Muestra	Num. Ind.	Total Spp.	Peso (g)	Muestra	Num. Ind.	Total Spp.	Peso (g)	Muestra	Num. Ind.	Total Spp.	Peso (g)
1-V-1	0	0	2,16	2-IV-1	4	2	0,46	3-III-1	0	0	0,04
1-V-2	0	0	0,48	2-IV-2	1	1	0,53	3-III-2	3	2	0,25
1-V-3	93	5	0,16	2-IV-3	4	1	0,49	3-III-3	0	0	0,21
1-V-4	2	2	0,35	2-IV-4	1	1	0,54	3-III-4	2	2	0,09
1-V-5	5	1	0,40	2-IV-5	1	1	0,57	3-III-5	0	0	0,44
1-V-6	0	0	0,20	2-IV-6	3	2	0,67	3-III-6	0	0	0,06
1-V-7	0	0	0,26	2-IV-7	0	0	0,42	3-III-7	3	2	0,16
1-V-8	5	1	0,29	2-IV-8	6	2	1,14	3-III-8	34	5	0,22
1-V-9	885	3	1,03	2-IV-9	1	1	0,44	3-III-9	0	0	0,07
1-V-10	6	2	0,18	2-IV-10	0	0	0,46	3-III-10	2	2	0,12
2-II-1	0	0	0,44	2-V-1	0	0	1,76	3-IV-1	0	0	0,50
2-II-2	1	1	0,63	2-V-2	393	1	0,81	3-IV-2	0	0	0,18
2-II-3	1	1	0,21	2-V-3	0	0	1,00	3-IV-3	0	0	0,05
2-II-4	0	0	0,22	2-V-4	0	0	0,54	3-IV-4	0	0	0,19
2-II-5	12	2	0,19	2-V-5	0	0	0,52	3-IV-5	0	0	0,13
2-II-6	0	0	0,16	2-V-6	0	0	0,61	3-IV-6	0	0	0,18
2-II-7	1	1	0,06	2-V-7	0	0	0,63	3-IV-7	4	2	0,05
2-II-8	0	0	0,10	2-V-8	0	0	0,52	3-IV-8	3	2	0,19
2-II-9	1	1	0,43	2-V-9	0	0	0,33	3-IV-9	0	0	0,13
2-II-10	4	4	0,14	2-V-10	8	1	0,66	3-IV-10	0	0	0,18
2-III-1	17	4	0,34	3-II-1	0	0	0,51	3-V-1	23	1	0,14
2-III-2	0	0	0,27	3-II-2	0	0	0,08	3-V-2	0	0	0,18
2-III-3	2	1	0,24	3-II-3	2	2	0,32	3-V-3	0	0	0,39
2-III-4	0	0	0,16	3-II-4	3	1	0,20	3-V-4	26	2	0,22
2-III-5	1	1	0,07	3-II-5	10	2	0,16	3-V-5	0	0	0,07
2-III-6	4	3	0,33	3-II-6	33	3	0,15	3-V-6	1	1	0,30
2-III-7	5	2	0,42	3-II-7	22	1	0,36	3-V-7	0	0	0,37
2-III-8	13	3	0,25	3-II-8	6	2	0,06	3-V-8	0	0	0,44
2-III-9	0	0	0,31	3-II-9	0	0	0,15	3-V-9	0	0	0,62
2-III-10	0	0	0,19	3-II-10	1	1	0,15	3-V-10	2	1	0,33

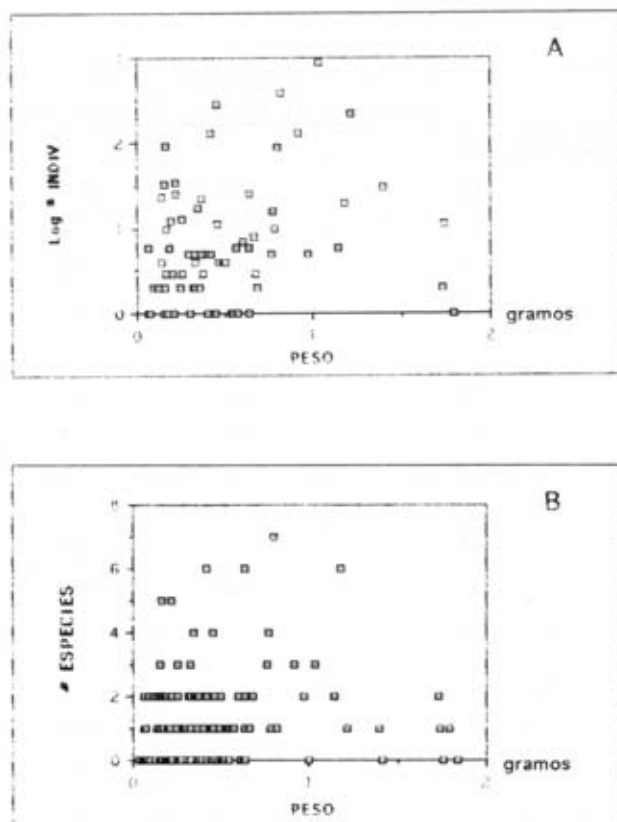


Fig. 6: Dispersograma del peso seco de la "porción analizada" vs. el logaritmo del número total de tardígrados para las 72 muestras tardígrado-positivas (A), y vs. el número de especies para las 120 muestras totales (B).

Los valores de riqueza, no afectados por la abundancia relativa, parecen reflejar mejor la diversidad en este caso. **Tuni** es la localidad más rica en especies: **21**, y **Wila Kunka** y **Huarina** presentan un mismo rango de riqueza: **12** especies. En **Tuni** todas las categorías presentan altas riquezas en comparación a las otras dos localidades. **Huarina** alcanza la riqueza de especies de **Wila Kunka**, aún teniendo un PTP más bajo, debido a la presencia de muestras más ricas en número de especies y número total de individuos (Figs. 4 y 5). En cuanto categorías, las **IV** y **III** se muestran como las de mayor riqueza, seguidas por la **II** y por último la **V**, este patrón lo siguen las categorías independientemente en las Localidades **Tuni** y **Wila Kunka**, mientras que en **Huarina** encontramos un comportamiento diferente: las categorías de mayor humedad (**II** y **III**) son las de mayor riqueza. En el resultado general de riqueza por categorías, el efecto de las Localidades **Huarina** y **Wila Kunka**, se ve disminuido por las mayores riquezas de **Tuni**, la que impone su distribución de riquezas por categoría.

Tabla 3: Valores de riqueza, diversidad y equitatividad, según localidad y categoría de humedas

		Riqueza # de Spp.	Diversidad $H' = -\sum p_i \ln p_i$	Equitatividad $E = H'/\ln S$
Por Local/Categoría				
Tuni	II	9	1,788	0,814
	III	10	0,434	0,188
	IV	13	1,664	0,649
	V	8	0,829	0,399
Wila Kunka	II	5	1,163	0,723
	III	7	1,485	0,763
	IV	5	1,302	0,809
	V	1	0,000	0,000
Huarina	II	7	1,101	0,566
	III	7	1,662	0,854
	IV	3	0,956	0,870
	V	4	0,960	0,693
Por categoría				
Categoría	II	12	1,763	0,710
Categoría	III	14	0,869	0,329
Categoría	IV	15	1,793	0,662
Categoría	V	11	0,820	0,342
Por localidad				
Localidad Tuni		21	1,778	0,584
Localidad W.K.		12	0,816	0,328
Localidad Huar.		12	1,932	0,777

Considerando las importantes variaciones de los valores generales de riqueza según la altura y la humedad microambiental, hemos utilizado un análisis de varianza (ANVA) en base a la distribución F de Fisher, con un 95% de certeza. Representamos las varianzas poblacionales en el análisis, primero entre cada par de categorías y entre cada par de localidades, y luego en un análisis global para el conjunto de todas las categorías y de todas las localidades.

En las Tablas 4 y 5, observamos que en el número máximo de especies por muestra y el valor de la media, las localidades son más distintas entre sí que las categorías, presentando Tuni un relativo mayor número de especies por muestra; Wila Kunka y Huarina coinciden en la media pero la segunda presenta un mayor rango.

Según el test-F, la hipótesis nula (H_0) es negada para la relación entre todas las localidades con un valor de $F_{0,05} = 9,835$ para un $v_1 = 2$ y $v_2 = 78$. Por tanto existe una relación de dependencia

entre la riqueza y la altura sobre el nivel del mar. La localidad responsable de este efecto es Tuni (precisamente la de mayor riqueza general) cuya identidad es también negada independientemente con Wila Kunka y Huarina, mientras la igualdad de Wila Kunka y Huarina es aceptada con el valor máximo.

En cuanto las categorías, el test-F acepta la hipótesis nula (H_0) entre todas las categorías con un valor de $F_{0,05} = 1,781$ para un $v_1 = 3$ y $v_2 = 87$; por tanto las diferencias en número de especies por muestra no son significativas según la variable humedad microambiental, situación también apreciable en los descriptivos de cada categoría. La aceptación de identidad se da también independientemente para cada relación entre categorías, exceptuando la relación entre las categorías II y V (las de menor riqueza general), entre las cuales se niega la hipótesis nula de identidad a un valor de $F_{0,05} = 4,948$ no muy significativo para un $v_1 = 1$ y $v_2 = 29$, pudiéndose generalizar entonces el poco efecto de la humedad microambiental sobre la riqueza en especies de tardígrados.

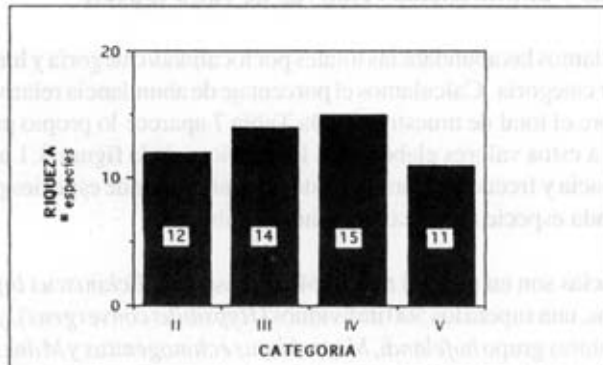
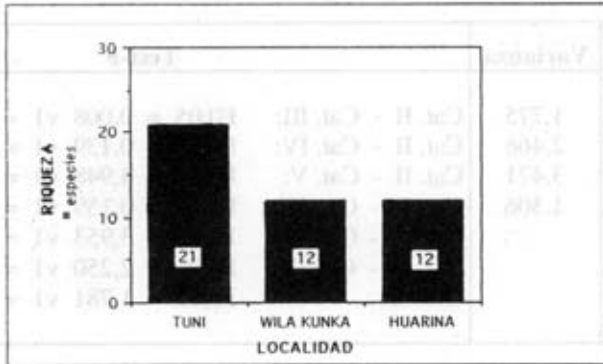


Fig. 7: Riqueza en número de especies, según localidad (altura sobre el nivel del mar), y categoría de humedad.

Tabla 4: Descriptivos y valores del test F de Fisher respecto a la riqueza de especies por muestra para la variable altura sobre el nivel del mar (localidad)

Localidad	Rango	Media	Varianza	Test-F
Tuni	0-7	2,05	3,740	Tuni - Wila Kinka: $F_{0,05} = 11,92$ $v_1 = 1$; $v_2 = 39$
Wila Kinka	0-4	0,85	1,002	Tuni - Huarina: $F_{0,05} = 12,18$ $v_1 = 1$; $v_2 = 39$
Huarina	0-5	0,85	1,311	Wila Kinka - Huarina: $F_{0,05} = 0,00$ $v_1 = 1$; $v_2 = 39$
				Global: $F_{0,05} = 9,84$ $v_1 = 2$; $v_2 = 78$

Tabla 5: Descriptivos y valores del test F de Fisher respecto a la riqueza de especies por muestra para la variable humedad microambiental (categoría)

Rango	Media	Varianza	Test-F
0-6	1,47	1,775	Cat. II - Cat. III: $F_{0,05} = 0,008$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
0-5	1,50	2,466	Cat. II - Cat. IV: $F_{0,05} = 0,139$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
0-7	1,33	3,471	Cat. II - Cat. V: $F_{0,05} = 4,948$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
0-5	0,73	1,306	Cat. III - Cat. IV: $F_{0,05} = 0,159$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
			Cat. III - Cat. V: $F_{0,05} = 3,953$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
			Cat. IV - Cat. V: $F_{0,05} = 2,250$ $v_1 = 1$; $v_2 = 29$
			Global: $F_{0,05} = 1,781$ $v_1 = 3$; $v_2 = 87$

4.5. Frecuencias y abundancias relativas de cada especie

En la Tabla 6 detallamos las abundancias totales por localidad/categoría y luego separadamente por localidad y por categoría. Calculamos el porcentaje de abundancia relativa (última columna de la derecha) sobre el total de muestras. En la Tabla 7 aparece lo propio para las frecuencias relativas. En base a estos valores elaboramos los gráficos de la figura 8. La conjunción de los valores de abundancia y frecuencia, nos permite separar grupos de especies para analizar mejor la influencia de cada especie en las comunidades (Tabla 8).

Las altas abundancias son en general raras, sólo una especie, *Echiniscus bigranulatus*, supera los 1000 individuos, una supera los 500 individuos (*Hypsibius convergens*), y cuatro (*Hypsibius dujardini*, *Macrobiotus grupo hufelandi*, *Macrobiotus echinogenitus* y *Milnesium tardigradum*) están en el rango de los 100 individuos. El resto presenta abundancias menores a 50 individuos.

La única especie a la vez muy frecuente y muy abundante, es *H. convergens*, y junto con la menos frecuente *E. bigranulatus*, se constituyen en las dos únicas especies cuyas abundancias relativas sobrepasan el 20%. Ambas, y especialmente *E. bigranulatus*, presentan esta dominancia sobre el total debido a la abundancia extrema en muestras particulares donde (con excepción de una muestra en cada caso), constituyen la única especie presente.

Tabla 6: Valores de abundancia (número de individuos) para cada especie de tardigrado, según localidad y categoría de humedad.

ESPECIE	LOCALIDAD / CATEGORIA												TOT.	% Abund.							
	TUNI						WILA KUNKA														
	HUARINA						POR CATEGORIA														
	II	III	IV	V	II	III	IV	V	II	III	IV	V			Tuni	WK	Huar				
<i>E. bigranulatus</i>	0	0	22	728	0	0	0	401	0	0	0	0	1129	750	401	4	1155	42.9			
<i>E. jenningsi</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0.11			
<i>E. testudo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	23	23	0.85			
<i>P. novaezeelandiae</i>	10	0	26	4	0	0	0	0	0	0	0	0	26	4	40	0	40	1.49			
<i>M. tardigradum</i>	0	1	0	89	0	1	0	0	1	3	1	2	1	91	90	1	7	98	3.64		
<i>Hexapodibius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0.04		
<i>M. echinogenitus</i>	0	0	98	7	0	0	0	0	0	0	0	0	98	7	105	0	0	105	3.90		
<i>M. hamsworthi</i>	6	1	32	1	1	2	4	0	0	0	0	0	3	36	1	40	7	47	1.75		
<i>M. gr. hufelandi</i>	0	0	0	163	0	0	0	0	0	0	0	0	0	163	163	0	0	163	6.05		
<i>M. gr. furcatus</i>	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	15	0	0	15	0.56		
<i>M. pullari</i>	2	0	1	0	1	0	0	0	24	0	0	0	27	0	3	1	24	28	1.04		
<i>Murrayon</i> sp. nov?	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0.11		
<i>D. sappalai</i>	4	0	26	0	1	0	3	0	4	3	0	2	9	3	29	2	30	4	9	1.60	
<i>Doryphoribius</i> sp. nov?	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	10	0	10	0.37		
<i>I. gracilis</i>	0	1	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	16	0	1	15	0	16	0.59		
<i>I. satleri</i>	2	2	6	2	0	0	0	0	2	2	0	0	4	4	6	2	12	0	4	0.59	
<i>Isopodibius</i> sp. nov?	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	8	0	0	8	0.30		
<i>H. convergens</i>	0	413	235	0	15	1	0	0	13	0	0	0	441	236	0	648	16	13	677	25.1	
<i>H. dujardini</i>	27	0	64	0	7	0	0	0	44	3	0	25	78	3	64	25	91	7	72	170	6.31
<i>H. pallidus</i>	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	4	2	5	0	2	7	0.26
<i>D. (A.) arduifrons</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0.07
<i>D. (D.) brevis</i>	6	0	0	0	0	6	11	0	0	15	0	0	6	21	11	0	6	17	15	38	1.41
<i>D. (D.) higginsii</i>	1	12	1	0	0	2	2	0	1	5	0	0	2	19	3	0	14	4	6	24	0.89
<i>D. (D.) pingue</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0.04
Total	66	452	515	515	20	42	21	401	77	44	7	52	163	538	543	1449	2029	484	180	2693	100

Tabla 7: Porcentaje de frecuencia de cada especie de tardígrado, según localidad y categoría de humedad

ESPECIE	LOCALIDAD / CATEGORIA												POR CATEGORIA				POR LOCALIDAD			TO-TAL
	TUNI				WILA KUNKA				HUARINA											
	II	III	IV	V	II	III	IV	V	II	III	IV	V	II	III	IV	V	Tuni	WK	Huar	
<i>E. bigranulatus</i>	0	0	20	30	0	0	0	20	0	0	20	0	0,0	0,0	13,3	16,7	12,5	5,0	5,0	7,5
<i>E. jenningsi</i>	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	6,7	0,0	0,0	5,0	0,0	0,0	1,7
<i>E. testudo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	2,5	0,8
<i>P. novaezeelandiae</i>	30	0	30	10	0	0	0	0	0	0	0	0	10,0	0,0	10,0	3,3	17,5	0,0	0,0	5,8
<i>M. tardigradum</i>	0	10	0	30	0	10	0	0	10	30	0	10	3,3	16,7	3,3	13,3	10,0	2,5	15,0	9,2
<i>Hexapodibius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,8
<i>M. echinogenitus</i>	0	0	10	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	0,0	3,3	6,7	7,5	0,0	0,0	2,5
<i>M. harmsworthi</i>	40	10	30	10	10	10	10	0	0	0	0	0	16,7	6,7	13,3	3,3	22,5	7,5	0,0	10,0
<i>M. gr. hufelandi</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	0,0	0,0	3,3	2,5	0,0	0,0	0,8
<i>M. gr. furcatus</i>	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	6,7	0,0	0,0	5,0	0,0	0,0	1,7
<i>M. pullari</i>	20	0	10	0	10	0	0	0	20	0	0	0	16,7	0,0	3,3	0,0	7,5	2,5	5,0	5,0
<i>Murrayon</i> sp. nov?	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	3,3	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,8
<i>D. zappalai</i>	10	0	30	0	10	0	20	0	20	20	0	10	13,3	6,7	16,7	3,3	10,0	7,5	12,5	10,0
<i>Doryphoribius</i> sp. nov?	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	0,8
<i>I. gracilis</i>	0	10	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	13,3	16,0	0,0	0,0	2,5	7,5	0,0	3,3
<i>I. sattleri</i>	20	20	20	10	0	0	0	0	10	20	0	0	10,0	13,3	6,7	3,3	17,5	0,0	7,5	8,3
<i>Isohypsibius</i> sp. nov?	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10,0	0,0	0,0	0,0	7,5	0,0	0,0	2,5
<i>H. convergens</i>	0	30	40	0	0	30	10	0	0	20	0	0	0,0	26,7	16,7	0,0	17,5	10,0	5,0	10,8
<i>H. dujardini</i>	80	0	20	0	30	0	0	0	40	10	0	20	50,0	3,3	6,7	6,7	25,0	7,5	17,5	16,7
<i>H. pallidus</i>	0	10	10	20	0	0	0	0	0	0	10	0	0,0	3,3	6,7	6,7	10,0	0,0	2,5	4,2
<i>D. (A.) arduifrons</i>	0	0	10	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0,0	3,3	3,3	0,0	2,5	2,5	0,0	1,7
<i>D. (D.) brevipes</i>	10	0	0	0	0	40	50	0	0	10	0	0	3,3	16,7	16,7	0,0	2,5	22,5	2,5	9,2
<i>D. (D.) higginsii</i>	10	20	10	0	0	10	20	0	10	20	0	0	6,7	16,7	10,0	0,0	10,0	7,5	7,5	8,3
<i>D. (D.) pingue</i>	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	0,0	3,3	0,0	2,5	0,0	0,0	0,8

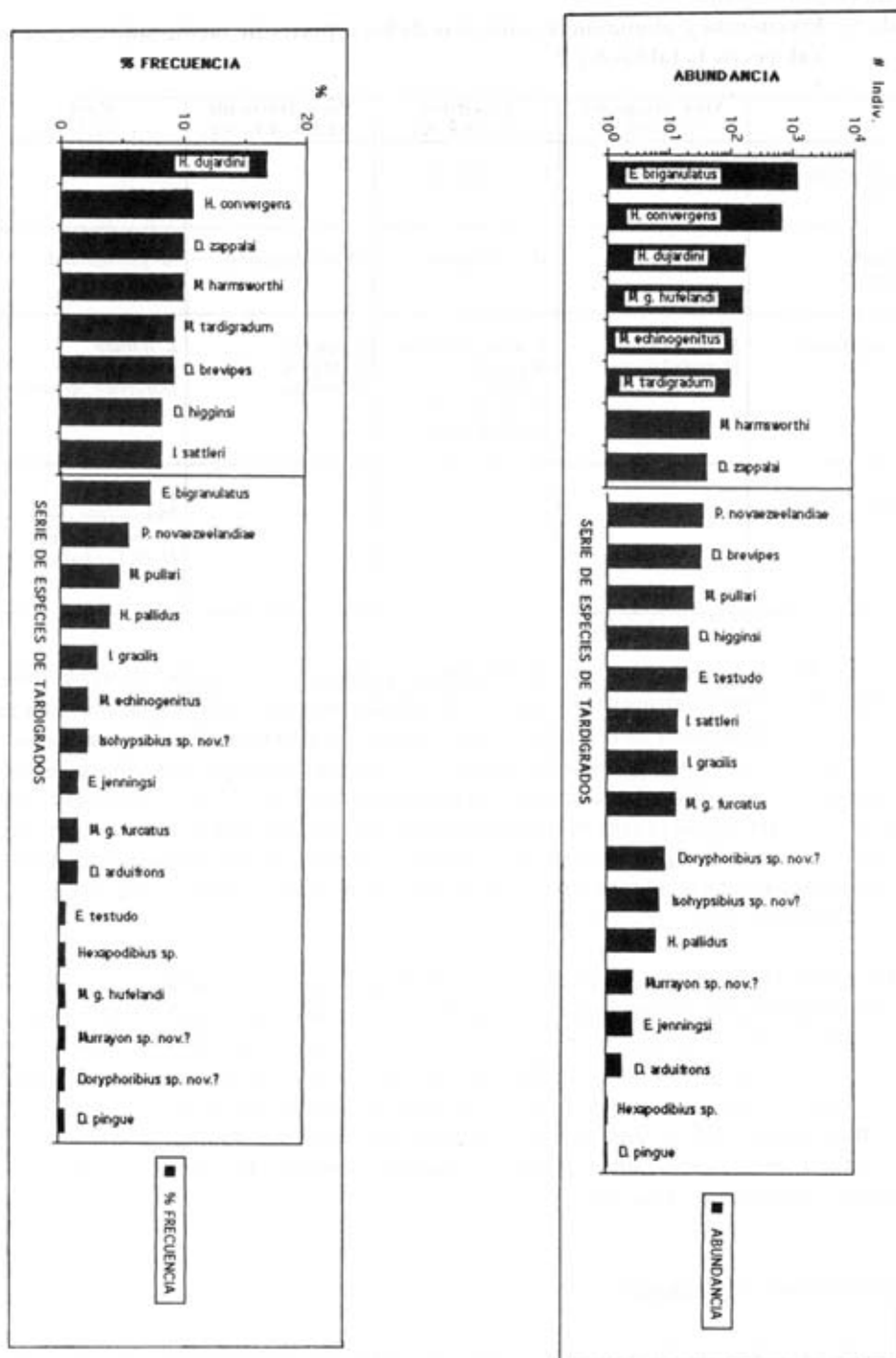


Fig. 8: Distribución de las especies de tardígrados, según: a. su abundancia relativa, y b: su frecuencia relativa.

Tabla 8: Frecuencia y abundancia conjuntas de las especies de tardígrados, según los valores de la tablas 6 y 7.

	Muy frecuente (≥ 10%)	Frecuente (5 - 9,9 %)	Poco frecuente (2,5 - 4,9 %)	Rara (>2,5 5)
Muy abundante (> 20 5)	<i>H. convergens</i>	<i>E. bigranulatus</i>		
Abundante (2 - 20%)	<i>H. dujardini</i>	<i>M. tardigradum</i>	<i>M. echinogenitus</i>	<i>M. gr. hufelandi</i>
Poco abundante (0,2 - 2%)	<i>M. harmsworthi</i> <i>D. zappalai</i>	<i>P. novaezeelandiae</i> <i>M. pullari</i> <i>I. sattleri</i> <i>D. (D.) brevipes</i> <i>D. (D.) higginsii</i>	<i>I. gracilis</i> <i>Isohyp. sp. nov?</i> <i>H. pallidus</i>	<i>E. testudo</i> <i>M. gr. furcatus</i> <i>Doryphor. sp. nov?</i>
Escasa (< 0,2 %)				<i>E. jenningsi</i> <i>Hexapodibius sp.</i> <i>Murrayon sp. nov.?</i> <i>D. (A.) arduifrons</i> <i>D. (D.) pingue</i>

La especie más frecuente y tercera en abundancia es *Hypsibius dujardini*. *Doryphoribius zappalai* y *Macrobiotus harmsworthi* son también muy frecuentes pero presentan abundancias relativas bajas. *Milnesium tardigradum* ocupa una posición intermedia de abundancia y frecuencia relativas, y lo propio ocurre con *M. echinogenitus*, presente en menos muestras. *Macrobiotus* grupo *hufelandi*, alcanza una abundancia apreciable sobre el total debido a una sola población, por lo que se constituye a la vez como una especie rara; lo mismo ocurre con *Echiniscus testudo* y *Doryphoribius sp. nov.?*, también presentes en una sola muestra cada una, con poblaciones mucho menos numerosas; *Minibiotus* grupo *furcatus* aparece en más muestras pero es igualmente rara.

La mayoría de las especies poco frecuentes son también las menos abundantes; un grupo de poca abundancia pero de frecuencia significativa está conformado por *Pseudechiniscus novaezeelandiae*, *Murrayon pullari*, *Isohypsibius sattleri*, *Diphascon (D.) brevipes* y *Diphascon (D.) higginsii*. *Isohypsibius gracilis*, *Isohypsibius sp. nov.?* e *Hypsibius pallidus*, están presentes en pocas muestras pero no son muy escasas. Y el grupo de especies más escasas y a la vez raras está formado por *Echiniscus jenningsi*, *Hexapodibius sp.*, *Murrayon sp. nov.?*, *Diphascon (A.) arduifrons* y *Diphascon (D.) pingue*, cuyas abundancias totales oscilan entre 1 y 3 individuos, y están presentes en 1 ó 2 muestras.

4.6. Preferencia de hábitat

A partir de los valores de frecuencia obtenemos el Coeficiente de Preferencia de Hábitat (en porcentaje), utilizado para tardígrados muscícolas por Hofmann (1987). Como en nuestro caso, el número de muestras por variable y el número de muestras por factor ambiental son constantes, la relación se reduce a:

$$Pn = Ti/Tn * 100$$

donde **P** es el Coeficiente de Preferencia para la variable ambiental discreta **n** de un factor ambiental dado, **Ti** es la frecuencia de la especie de tardígrado analizada dentro de **n**, y **Tn** es la frecuencia total de la especie para el factor analizado.

Calculamos este coeficiente para los factores ambientales: humedad microambiental, y altura sobre el nivel del mar. Desarrollamos los valores en las Tablas 9 y 10.

Graficamos además los valores de frecuencia relativa y de abundancia (expresada como $\log_{10}$) de cada especie sobre el total de muestras (Figs. 9 - 13), obteniendo las gráficas de doble eje de ordenadas, para las 15 especies más frecuentes (que aparecen en más de 2 muestras).

En base a las figuras 9 - 13 y las tablas 9 y 10, elaboramos la Tabla 11, separando grupos de especies según la higrofilia relativa y la presencia en ambientes montanos o submontanos. Consideramos especies higrófilas a las que están presentes exclusivamente en las Categorías II y/o III, xerófilas a las presentes exclusivamente en las Categorías IV y/o V, y eurihigras a las de presencia más amplia; especies montanas a las presentes exclusivamente en las localidades Tuni y/o Wila Kunka, submontanas a las presentes exclusivamente en Huarina, y eurizontales a las de presencia más amplia.

Tabla 9: Valores de preferencia P para la variable categoría de humedad.

ESPECIE	P _{III}	P _{III}	P _{IV}	P _V
<i>E. bigranulatus</i>			44,4%	55,6%
<i>E. jenningsi</i>		100,0%		
<i>E. testudo</i>				100,0%
<i>P. novaezeelandiae</i>	42,9%		42,9%	14,2%
<i>M. tardigradum</i>	9,1%	45,4%	9,1%	36,4%
<i>Hexapodibius</i> sp.	100,0%			
<i>M. echinogenitus</i>			33,3%	66,7%
<i>M. harmsworthi</i>	41,7%	16,7%	33,3%	8,3%
<i>M. gr. hufelandi</i>				100,0%
<i>M. gr. furcatus</i>		100,0%		
<i>M. pullari</i>	83,3%		16,7%	
<i>Murrayon</i> sp. nov?		100,0%		
<i>D. zappalai</i>	33,3%	16,7%	41,7%	8,3%
<i>Doryphoribius</i> sp. nov?	100,0%			
<i>I. gracilis</i>		100,0%		
<i>I. sattleri</i>	30,0%	40,0%	20,0%	10,0%
<i>Isohypsibius</i> sp. nov?	100,0%			
<i>H. convergens</i>		61,5%	38,5%	
<i>H. dujardini</i>	75,0%	5,0%	10,0%	10,0%
<i>H. pallidus</i>		20,0%	40,0%	40,0%
<i>D. (A.) arduifrons</i>		50,0%	50,0%	
<i>D. (D.) brevipes</i>	9,0%	45,5%	45,5%	
<i>D. (D.) higginsi</i>	20,0%	50,0%	30,0%	
<i>D. (D.) pingue</i>		100,0%		

Tabla 10: Valores de preferencia P para la variable localidad.

ESPECIE	P _{TUNI}	P _{W.K.}	P _{HUAR}
<i>E. bigranulatus</i>	55,6%	22,2%	22,2%
<i>E. jenningsi</i>	100,0%		
<i>E. testudo</i>			100,0%
<i>P. novaezeelandiae</i>	100,0%		
<i>M. tardigradum</i>	36,4%	9,1%	54,5%
<i>Hexapodibius</i> sp.			100,0%
<i>M. echinogenitus</i>	100,0%		
<i>M. harmsworthi</i>	75,0%	25,0%	
<i>M. gr. hufelandi</i>	100,0%		
<i>M. gr. furcatus</i>	100,0%		
<i>M. pullari</i>	50,0%	16,7%	33,3%
<i>Murrayon</i> sp. nov?		100,0%	
<i>D. zappalai</i>	33,3%	25,5%	41,7%
<i>Doryphoribius</i> sp. nov?		100,0%	
<i>I. gracilis</i>	25,0%	75,5%	
<i>I. sattleri</i>	70,0%		30,0%
<i>Isohypsibius</i> sp. nov?	100,0%		
<i>H. convergens</i>	53,8%	30,8%	15,4%
<i>H. dujardini</i>	50,05%	5,0%	10,0%
<i>H. pallidus</i>		20,0%	40,0%
<i>D. (A.) arduifrons</i>		50,0%	50,0%
<i>D. (D.) brevipes</i>	9,0%	45,5%	45,5%
<i>D. (D.) higginsii</i>	20,0%	50,0%	30,0%
<i>D. (D.) pingue</i>		100,0%	

En la Tabla 11 resaltan por la cantidad de especies dos grupos: con 8 especies el grupo conformado por las especies de mayor amplitud ecológica (eurihigras y eurizonales), y con 7 especies el grupo de especies restringidas a los ambientes húmedos y localidades montanas (higrófilas y montanas). Dentro de las especies eurizonales, sólo una es exclusivamente higrófila y una exclusivamente xerófila, y entre las especies montanas, existen dos xerófilas y sólo tres eurihigras. Los grupos más restringidos corresponden a las especies de distribución exclusivamente submontana, con una especie higrófila, una xerófila y ninguna eurihigra. Comparando la Tabla 11 con la figura 8, vemos que las especies correspondientes a los grupos de especies eurizonales, especialmente aquellas eurihigras, son también las de mayor abundancia y frecuencia relativas, mientras que las de distribución más restringida, con excepción de *P. novaezeelandiae*, son poco frecuentes. Pero existe la posibilidad de que la restricción zonal sea simplemente el reflejo de la frecuencia relativa, por lo que la distribución grupal de la Tabla 11 es susceptible de modificarse. Los grupos formados respecto a la humedad microambiental, parecen no estar afectados por la frecuencia relativa, y reflejan mejor las preferencias ambientales de las especies.

Según estos resultados, estimamos a todas las especies, con excepción de *M. tardigradum*, *D. zappalai*, *I. gracilis*, *D. (D.) brevipes*, *E. testudo*, *Hexapodibius* sp. y *Doryphoribius* sp. nov.?

(en estas tres últimas la baja frecuencia puede ejercer un efecto importante) como preferentes del piso subnival. Entre ellas pueden ser consideradas "montanas" (las que se desarrollan en ambientes montanos, para nuestro caso pisos subnival y altoandino) *E. jenningsi*, *P. novaezeelandiae*, *M. echinogenitus*, *M. g. furcatus*, *M. g. hufelandi*, *Murrayon* sp. nov.?, *Isohypsibius* sp. nov.?, *D. (D.) pingue*, *M. harmsworthi*, *I. gracilis*, *D. (A.) arduifrons* y *Doryphoribius* sp. nov.?, siendo exclusivas del piso subnival las primeras 8, y exclusiva del piso altoandino la última. *Hexapodibius* sp. y *E. testudo* podrían considerarse como "submontanas", pero por su baja frecuencia esta situación puede ser también considerada aleatoria. Finalmente *E. bigranulatus*, *M. tardigradum*, *M. pullari*, *D. zappalai*, *I. sattleri*, *H. convergens*, *H. dujardini*, *H. pallidus*, *D. (D.) brevipes* y *D.(D.) higgins* son eurizonales para la región de estudio.

Tabla 11: Grupos de especies de tardígrados, según la preferencia combinada a los factores altura sobre el nivel del mar y "grado de humedad microambiental". (Explicación en el texto).

	Eurihigras	Higrófilas	Xerófilas
Eurizonales	<i>M. tardigradum</i> <i>D. zappalai</i> <i>I. sattleri</i> <i>H. convergens</i> <i>H. dujardini</i> <i>H. pallidus</i> <i>D. (D.) brevipes</i> <i>D. (D.) higgins</i>	<i>M. pullari</i>	<i>E. bigranulatus</i>
Montanas	<i>P. novaezeelandiae</i> <i>M. harmsworthi</i> <i>D. (A.) arduifrons</i>	<i>E. jenningsi</i> <i>M. g. furcatus</i> <i>Murrayon</i> sp. nov.? <i>Doryphor.</i> sp. nov.? <i>I. gracilis</i> <i>Isohyp.</i> sp. nov.? <i>D. (D.) pingue</i>	<i>M. echinogenitus</i> <i>M. g. hufelandi</i>
Submontanas		<i>Hexapodibius</i> sp.	<i>E. testudo</i>

En cuanto la preferencia al factor humedad microambiental, especies claramente xerófilas son *E. bigranulatus*, *E. testudo*, *M. echinogenitus*, *M. g. hufelandi*, y es relativamente xerófila *H. pallidus*. Son claramente higrófilas *E. jenningsi*, *Hexapodibius* sp. *M. g. furcatus*, *M. pullari* (solo un huevo de esta especie fue encontrado en una muestra de categoría IV, ver Tabla 1), *Murrayon* sp. nov.?, *Doryphoribius* sp. nov.?, *I. gracilis*, *Isohypsibius* sp. nov.? y *D. (D.) pingue*.

Especies eurihigras son *P. novaezeelandiae*, *M. tardigradum*, *M. harmsworthi*, *D. zappalai*, *I. sattleri*, *H. dujardini*, *D.(D.) brevipes* y *D.(D.) higgins*. Entre éstas *I. sattleri* e *H. dujardini* tienen además una marcada preferencia higrófila, mientras *D.(D.) brevipes* y *D.(D.) higgins* una marcada preferencia xerófila. *H. convergens* y *D.(A.) arduifrons* parecen preferir ambientes de humedad media, preferencia algo inclinada a la higrófila para el primero. Para la última, la situación puede ser casual, pues los datos provienen sólo de dos muestras con un solo individuo cada una.

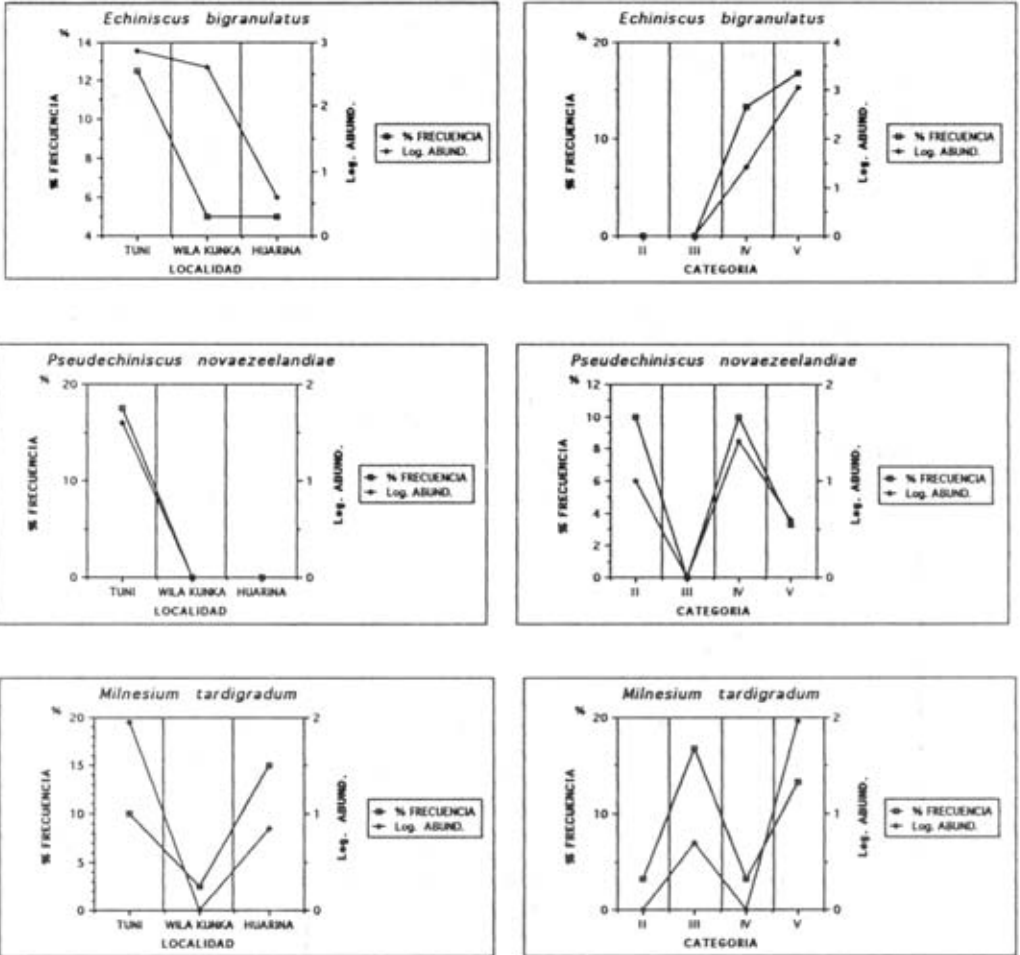


Fig. 9: Frecuencia y abundancia de: a. *E. bigranulatus*, b. *P. novaezeelandiae*, c. *M. tardigradum* (explicación en el texto).

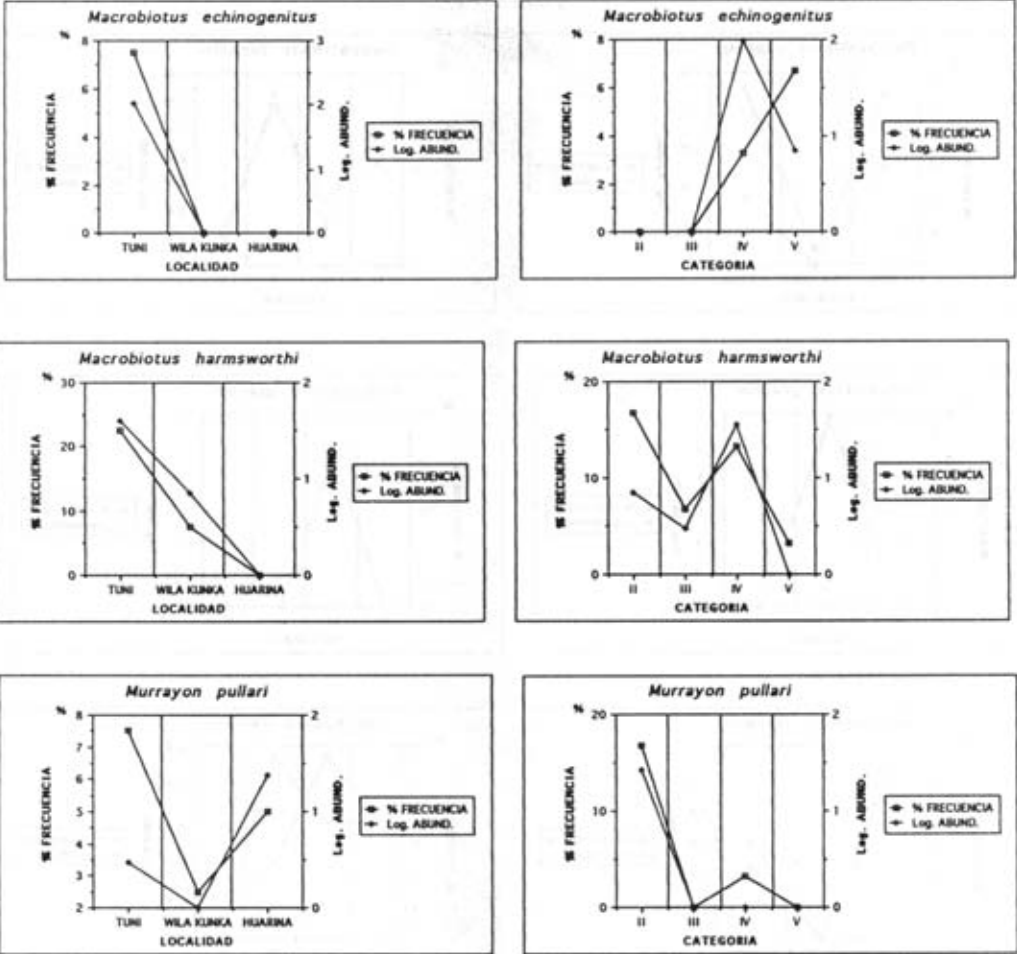


Fig. 10: Frecuencia y abundancia de: a. *M. echinogenitus*, b. *M. harmsworthi*, c. *M. pullari* (explicación en el texto)

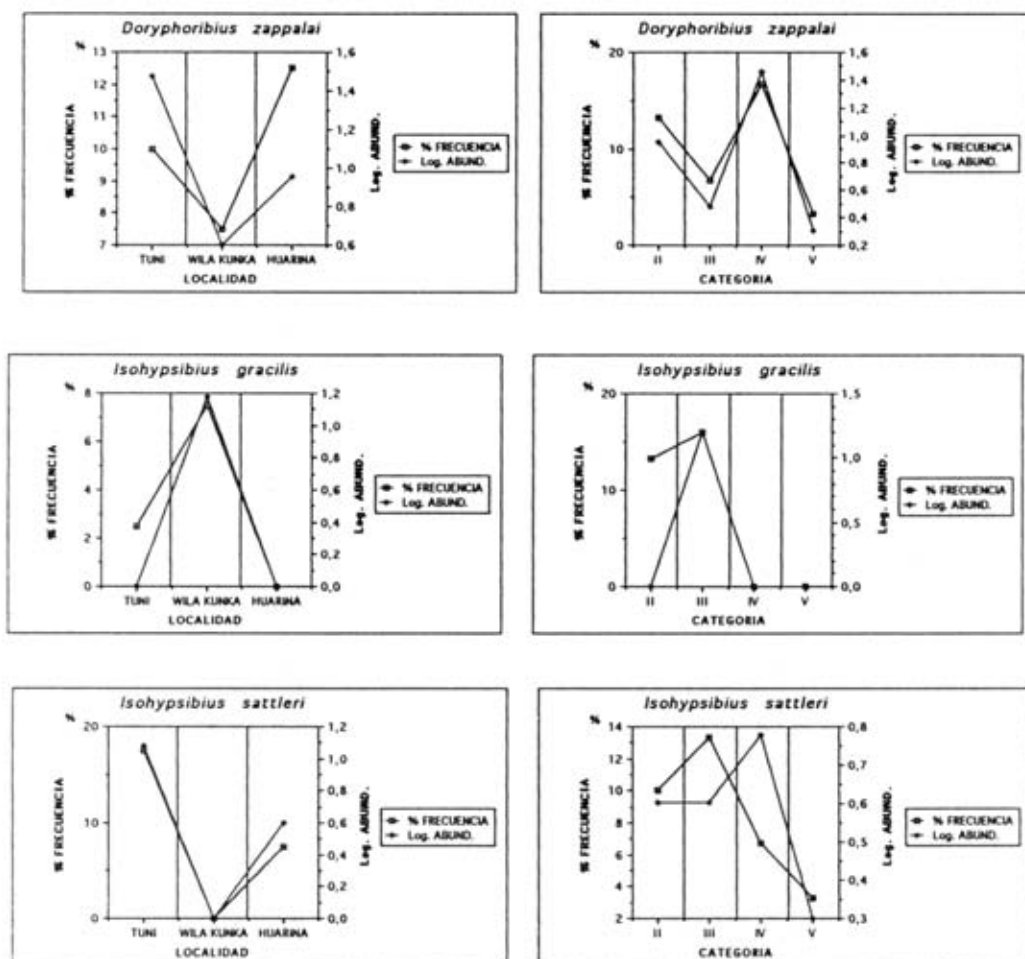


Fig. 11: Frecuencia y abundancia de: a. *D. zappalai*, b. *I. gracilis*, c. *I. sattleri* (explicación en el texto)

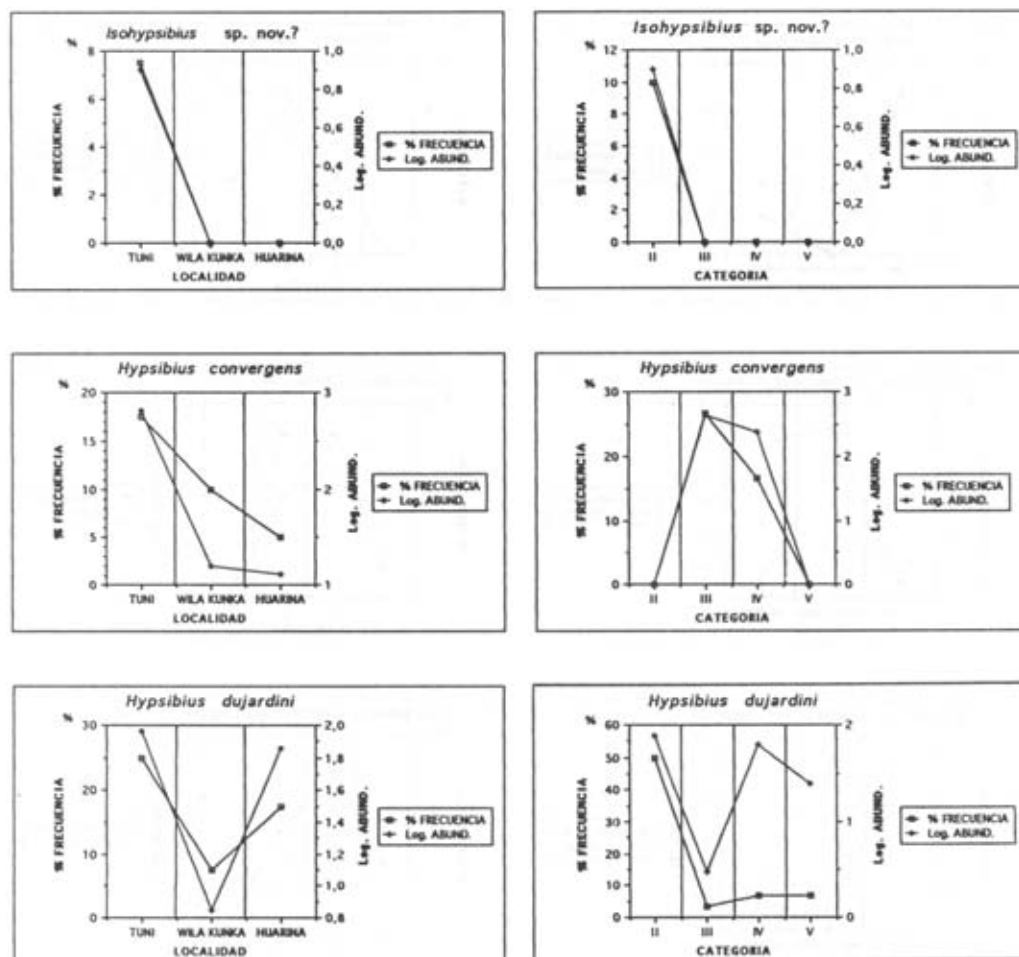


Fig. 12: Frecuencia y abundancia de: a. *Isohypsibius* sp. nov.?, b. *H. convergens*, c. *H. dujardini* (explicación en el texto)

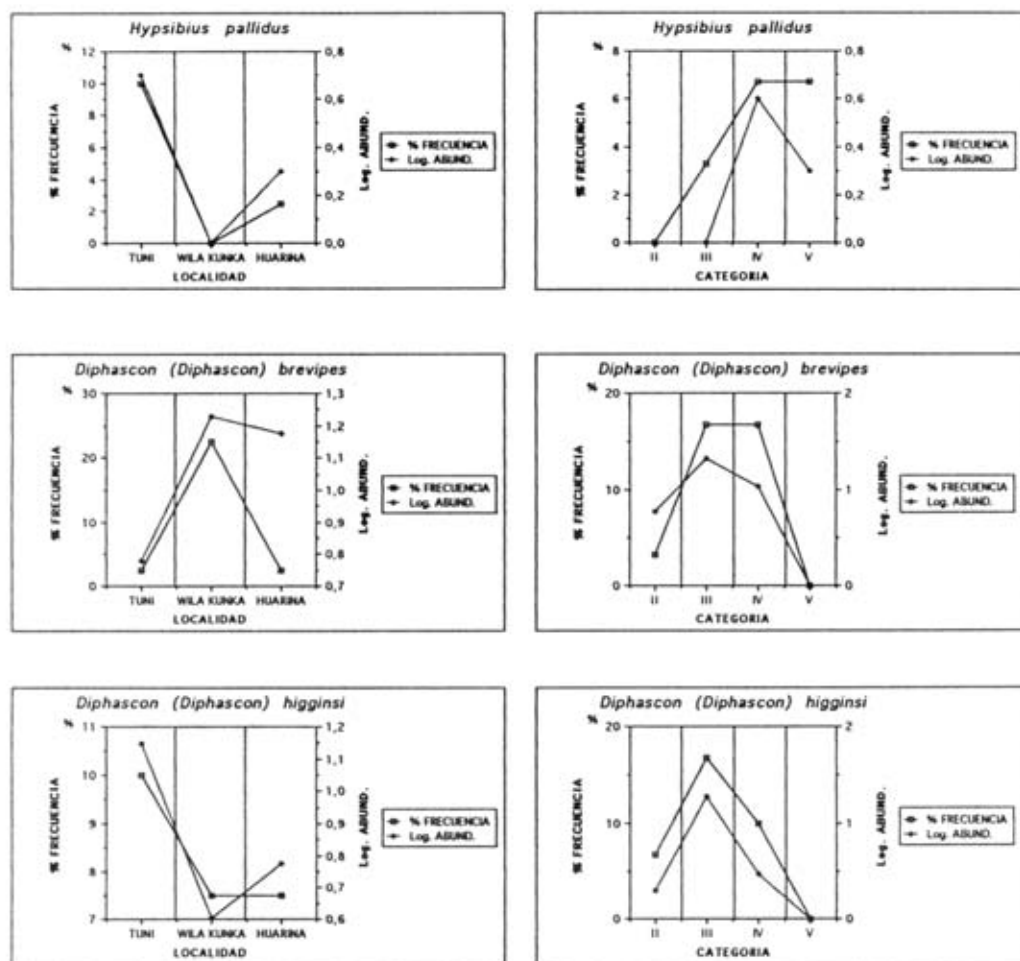


Fig. 13: Frecuencia y abundancia de: a. *H. pallidus*, b. *D. (D.) brevipes*, c. *D. (D.) higginsi* (explicación en el texto)

4.7. Análisis de afinidad entre muestras

Para poder estimar la mayor dependencia de la distribución de la tardigradifauna, ya sea a los factores macroambientales, o a la humedad microambiental, realizamos un análisis que mida el grado de afinidad entre las muestras. Elegimos el Índice de similitud cuantitativa de Morisita-Horn (C_{mH}), que es uno de los pocos índices de este tipo que no es demasiado afectado por la riqueza diferencial de especies o por el tamaño de la muestra, aunque está influenciado por la abundancia de la especie dominante (Magurran, 1988).

Trabajamos solamente con las muestras tardigrado-positivas, y expresamos los resultados construyendo un cladograma con el método del "ligamiento promedio". El cladograma obtenido, aparece en la figura 14. Los valores de ligamiento entre muestras oscilan desde la similitud completa 1 (entre las muestras que presentan una sola población de la misma especie) hasta 0,00797. Se forman 3 grupos: el grupo 1 (G.1.) se forma a un nivel extremo de similitud de 0,06158, abarcando 30 muestras; el grupo 2 (G.2.) a un nivel extremo de 0,07994, abarcando 24 muestras; y el grupo 3 (G.3.) a 0,01441, con 17 muestras. Los grupos 1 y 2 están más relacionados entre sí (a un valor de 0,02544) que con el grupo 3, al cual se unen en el nivel más extremo. Una sola muestra: 3-V-1, no se incluye en ningún grupo, pues contiene una población única de *Echiniscus testudo*, especie ausente en las demás muestras.

Las muestras según la localidad y según la categoría, se distribuyen de una forma particular en cada uno de los tres grupos, para visualizar mejor esta distribución elaboramos la distribución porcentual de las muestras presentes en cada grupo según la localidad (Tuni, Wila Kunka, Huarina), y la categoría de humedad (II, III, IV, V) (Fig. 15).

La distribución de las localidades en los tres grupos no sigue un patrón particular, más que todo refleja la proporción de las muestras tardigrado-positivas de cada localidad, y la proporción de muestras por grupo. Solamente la localidad Wila-Kunka parece tener una cierta agrupación relativa en el grupo 2, en el que supera incluso a las muestras de Tuni. Esta agrupación relativa parece justificarse en la predominancia (frecuencia y abundancia) de *Isohypsibius gracilis* y *Diphascon (D.) brevipes* en esta localidad, donde sin embargo, no son exclusivas.

La distribución intergrupual de las categorías de humedad muestran un patrón más claro: Las muestras de la categoría II (la de mayor humedad) están en mayor proporción en el Grupo 1, aparecen en menor proporción en el grupo 2, y faltan en el grupo 3. Al contrario, las muestras de categoría V (la de menor humedad) predomina en el grupo 3 y está en menor proporción en el grupo 1 (ausentes en el grupo 2). Las muestras de la categoría IV siguen un patrón de distribución intergrupual similar al de la categoría II, pero su presencia es importante en los tres grupos; y finalmente las muestras de la categoría III muestran un patrón más complejo. Considerando a las categorías III y IV conjuntamente como de humedad media, su proporción es similar en los grupos 1 y 3 y relativamente mayor en el grupo 2.

Entonces, el agrupamiento de muestras según la presencia y abundancia relativa de las especies de tardigrados, conforma los grupos de acuerdo al grado de humedad microambiental, y el número de muestras integradas en cada grupo es el reflejo de la PTP de cada categoría. El grupo 1 integra muestras predominantemente húmedas, en menor proporción las de humedad media y muy pocas de humedad baja; el grupo 2 integra muestras mayormente de humedad media y

en menor proporción las de humedad alta; y en el grupo 3 participan en la misma proporción las de humedad media y las de humedad baja.

Siguiendo una lógica a esta distribución, esperaríamos que las muestras de la categoría V no estuvieran presentes en el Grupo 1. Las muestras de la categoría V presentes en el Grupo 1 son 3-V-4, 3-V-6 y 1-V-10, las dos primeras presentan una especie frecuente en ambientes higrófilos: *Hypsibius dujardini*, razón por la que se unen tan estrechamente a muestras de categoría II, y 1-V-10 presenta especies eurihigras y eurizontales más que xerófilas. Pero es interesante el hecho de que las poblaciones de *H. dujardini*, encontradas en 3-V-4 y 3-V-6 varían morfológicamente en algunos aspectos a aquellas observadas en las otras muestras, presentan macropodoides más gruesos y diplouñas relativamente cortas, aunque con un microplacode evidente (Garitano-Zavala, 1995).

Para confirmar este agrupamiento de las muestras, realizamos el mismo análisis de afinidad cuantitativa, utilizando los valores generales de cada categoría en sus respectivas localidades, tal como aparece en la tabla 1. El análisis involucra entonces doce casos. El cladograma obtenido (Fig. 16) presenta valores de ligamiento desde 0,932 hasta 0,014, y se forman nuevamente tres grupos muy similares a los del cladograma de la figura 15. El grupo 3 (G.3) formado al nivel extremo de 0,832 presenta las categorías de humedad más similares entre sí, el grupo 1 (G.1.) se forma al nivel extremo de 0,471, y el grupo 2 al nivel 0,406; los grupos 1 y 2 son más similares entre sí uniéndose en el nivel 0,074, y ambos al grupo 3 en el nivel 0,014. El grupo 1 está constituido por las tres categorías de humedad II y la categoría de humedad 3-V, esta última incluida en este grupo debido a la presencia de las poblaciones de *H. dujardini*. El grupo 2 constituido por las categorías de humedad media III y IV; y finalmente el grupo 3 con las dos categorías V restantes y una categoría IV; la de Huarina, categoría que presenta sólo dos muestras positivas, con dos especies xerófilas y una eurítopa.

El cladograma de la figura 16 nos muestra con más claridad la poca significancia que tienen las localidades en la conformación de los grupos por afinidad entre muestras. Por lo tanto, la humedad microambiental es más significativa en la distribución de las especies de tardígrados, que la altura sobre el nivel del mar (localidad).

4.8. Relaciones zoogeográficas de la tardigradifauna de la región de estudio

Para comparar las relaciones zoogeográficas de la tardigradifauna de la región de estudio, elegimos a nivel bibliográfico 10 tardigradifaunas bien conocidas. Ellas son:

Antártida (Dastych, 1984, 1989; Dastych, et al., 1990; Usher y Dastych, 1987). Chile (recopilación y reportes de Lewin-Orsorio, 1988). España (Rodríguez-Roda, 1949; Lewin-Orsorio, 1984; Maucci, 1991). Nueva Zelandia (recopilación y reportes de Horning, et al., 1978). Patagonia (Chile y Argentina) (Maucci, 1988). Polonia (recopilación y reportes de Dastych, 1988). Portugal (recopilación y reportes de Maucci y Durante-Pasa, 1984). Rusia europea (Biserov, 1991) U.S.A. (Maucci, 1987). Islas West Spitsbergen (Noruega) (Dastych, 1985).

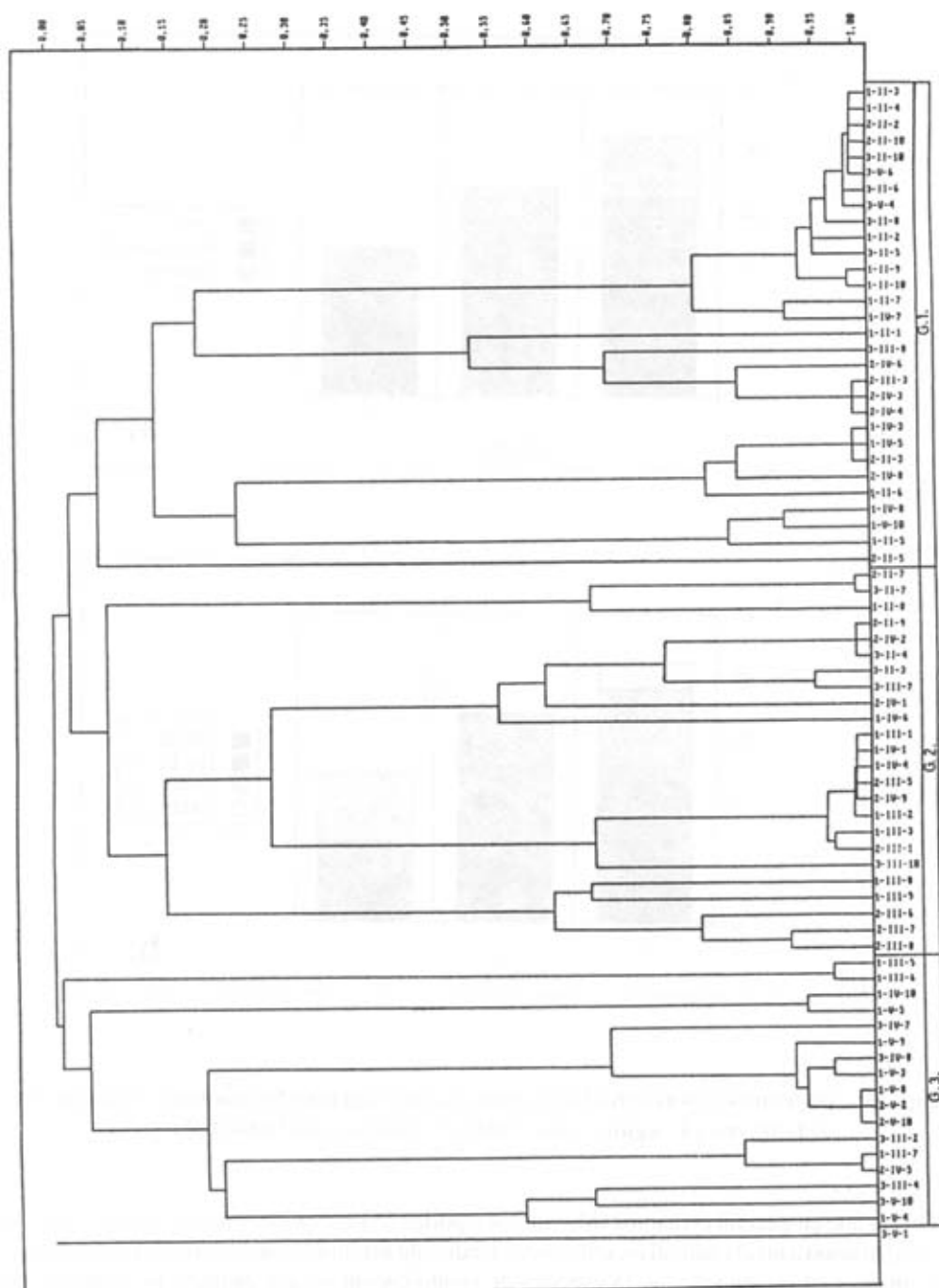


Fig. 14: Cladograma de similitud cuantitativa, según el índice de Morisita-Horn, de las 72 muestras cuantitativas tardigrado-positivas

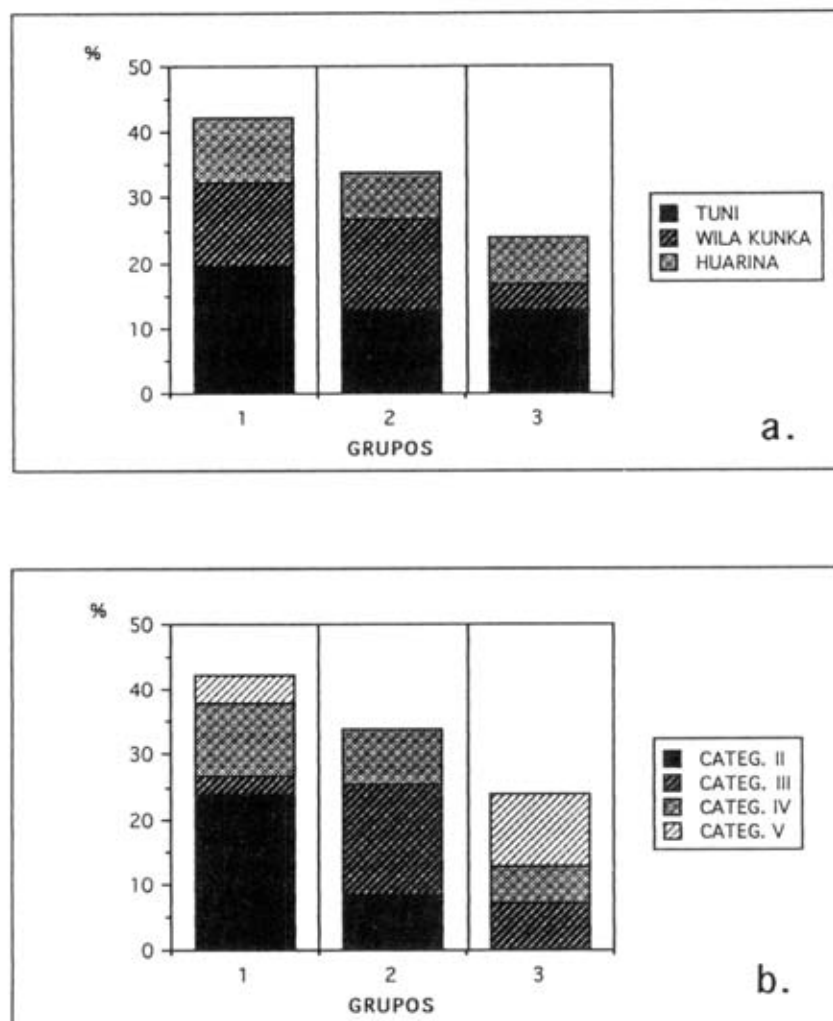


Fig. 15: Distribución porcentual de las muestras en los grupos formados en el cladograma de la figura 14, según: a. localidad, b. categoría de humedad.

Puesto que en general contamos sólo con los reportes de las especies presentes, realizamos la comparación a nivel cualitativo, utilizando el índice de similitud cualitativa de Sørensen (C_S). Tomamos en cuenta sólo las 18 especies de identificación segura, es decir, no tomamos en cuenta las 5 morfoespecies que podrían tener una nueva jerarquía taxonómica ni *Hexapodibius* sp. Existe la posibilidad de que alguna o todas las morfoespecies cuya identidad taxonómica hemos dejado en duda, constituyan nuevas especies, por lo que representarían al estado actual del conocimiento, especies endémicas en la región de estudio. Esto afecta los índices de similitud cualitativa, que vienen a ser por tanto, provisionales.

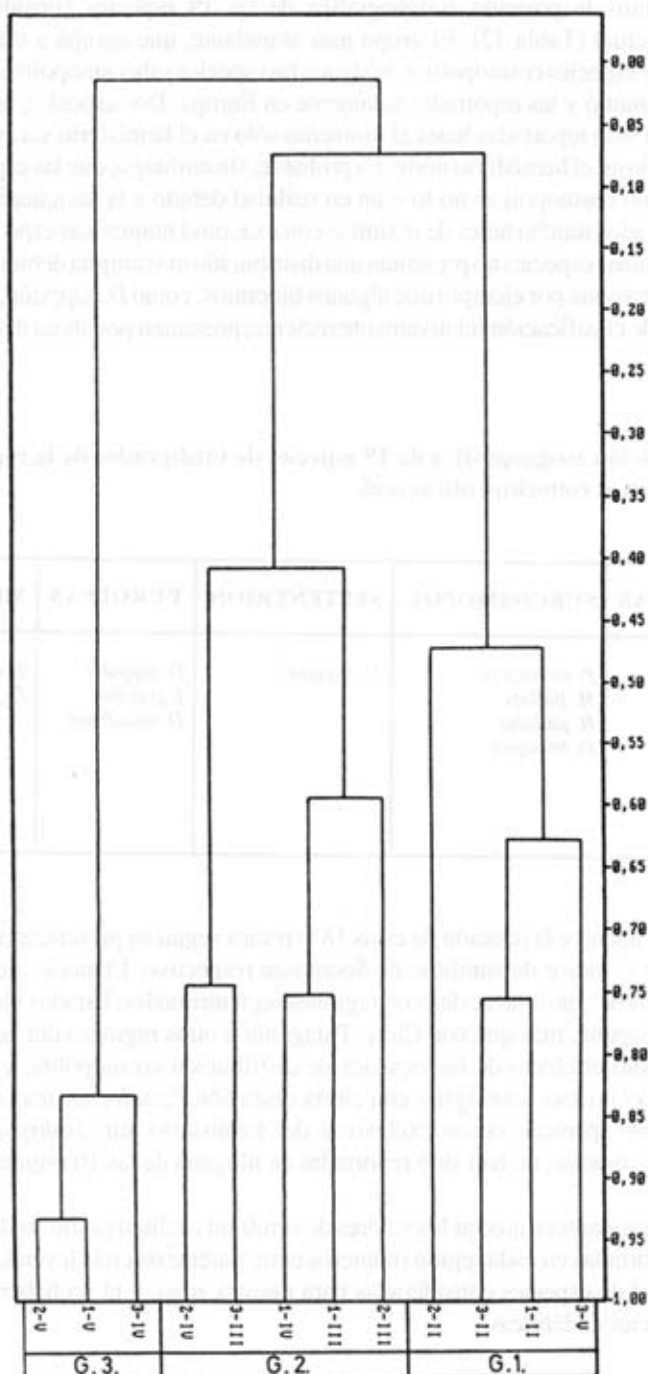


Fig. 16: Cladograma de similitud cuantitativa, según el índice de Morisita-Horn, de las categorías de humedad de cada localidad.

Primero definimos la posición zoogeográfica de las 18 especies consideradas según el conocimiento actual (Tabla 12). El grupo más abundante, que agrupa a casi el 50% de las especies, es el de especies cosmopolitas, le siguen las especies subcosmopolitas (de distribución amplia pero disjunta) y las reportadas solamente en Europa. Dos especies, ambas del género *Echiniscus*, han sido reportadas hasta el momento sólo en el hemisferio sur, y una *Diphascon* (*D.*) *higginsii* sólo en el hemisferio norte. Es probable, sin embargo, que las especies conocidas hasta ahora como cosmopolitas no lo sean en realidad debido a la antigüedad de numerosos reportes, elaborados mucho antes de definirse con exactitud numerosas especies, o viceversa, es decir, que algunas especies no presentan una distribución más amplia debido a la falta de más estudios; esto ocasiona por ejemplo que algunos binomios, como *D. zappalai*, *D. (D.) higginsii* y *E. jenningsii*, de clasificación relativamente reciente, presenten por ahora distribuciones muy restringidas.

Tabla 12: Posición zoogeográfica de 18 especies de tardígrados de la región de estudio, según el conocimiento actual.

COSMOPOLITAS	SUBCOSMOPOL.	SEPTENTRION.	EUROPEAS	MERIDIONALES
<i>E. testudo</i> <i>M. tardigrad.</i> <i>M. echinogen</i> <i>M. harmswort.</i> <i>I. sattleri</i> <i>H. convergens</i> <i>H. dujardini</i> <i>D. pingue</i>	<i>P. novaezeel.</i> <i>M. pullari</i> <i>H. pallidus</i> <i>D. brevipes</i>	<i>D. higginsii</i>	<i>D. zappalai</i> <i>I. gracilis</i> <i>D. arduifrons</i>	<i>E. bigranulat.</i> <i>E. jenningsii</i>

En la Tabla 13, aparece la relación de estas 18 especies según su presencia en las 10 regiones consideradas, y el índice de similitud de Sørensen respectivo. Llama la atención el que los valores más altos de similitud se den con regiones septentrionales: Estados Unidos, Islas West Spitsbergen y España, más que con Chile, Patagonia u otras regiones del hemisferio sur. Es evidente por tanto el efecto de las especies de distribución cosmopolita, y sólo *Echiniscus bigranulatus*, *Echiniscus jenningsii* y con cierta discusión *Pseudechiniscus novaezeelandiae* (Dastyh, 1988), aparecen como exclusivas del hemisferio sur. *Isohypsibius gracilis*, y *Doryphoribius zappalai*, no han sido reportadas en ninguna de las 10 regiones consideradas.

Otros factores que parecen afectar los valores de similitud cualitativa son: la diferente cantidad de especies reportadas en cada región (números entre paréntesis en la leyenda de la Tabla 13), la poca cantidad de especies consideradas para nuestra zona, y el no haber considerado las probables especies endémicas.

De todas maneras, estos resultados de similitud nos lleva a poner en duda, coincidiendo con varios autores (Nelson, 1991; Ramazzotti y Maucci, 1983), el que existan algunos patrones concretos de distribución geográfica, y nos llevan a considerar que las distribuciones actualmente conocidas no sean más que el reflejo de la magnitud de reportes realizados y de las enormes dudas existentes en la definición del nivel específico.

Tabla 13: Presencia compartida de especies, e índice de similitud cualitativa (en porcentaje), entre la tardigradifauna de la vertiente occidental de la Cordillera Real (18 especies consideradas), y 10 tardigradifaunas mundiales; entre paréntesis el número de especies: 1: U.S.A. (41); 2: West Spitsbergen (49); 3: España (38); 4: Antártida (28); 5: Chile (52); 6: Patagonia (28); 7: Nueva Zelandia (61); 8: Rusia Europea (103); 9: Polonia (93); 10: Portugal (57)

ESPECIES	LOCALIDADES									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>E. bigranulatus</i>					*	*	*			
<i>E. jenningsi</i>				*						
<i>E. testudo</i>	*	*	*		*			*	*	*
<i>P. novaezeelandiae</i>							*			
<i>M. tardigradum</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>M. echinogenitus</i>	*	*			*		*		*	
<i>M. harmsworthi</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>M. pullari</i>			*					*	*	*
<i>D. zappalai</i>										
<i>I. gracilis</i>					*	*	*	*	*	*
<i>I. sattleri</i>		*	*		*	*	*	*	*	*
<i>H. convergens</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>H. dujardini</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>H. pallidus</i>	*	*	*	*	*			*	*	
<i>D. arduifrons</i>		*						*		
<i>D. brevipes</i>								*		
<i>D. higginsii</i>	*			*				*	*	
<i>D. pingue</i>	*	*		*				*		
IND. SOERENSEN	30,51	29,85	28,57	26,09	25,71	21,74	20,25	19,83	19,82	18,67

Según nuestros resultados, las especies reportadas sólo en Europa: *D. zappalai*, *I. gracilis*, y *D.(A.)arduifrons*, y la de distribución septentrional: *D.(D.)higginsii*, pasarían a tener una distribución más amplia. La situación de *E. bigranulatus* y *E. jenningsi*, como especies hasta el momento típicas del hemisferio sur, debe confirmarse en el futuro.

5. Discusiones

5.1. Relación del presente estudio con trabajos similares

El indicador más claro para relacionar los resultados en diferentes regiones es la PTP; según Hallas (1978) los valores más frecuentes oscilan entre 70 y 80%, y en varios trabajos se determinaron valores desde 40 a 80% (Dastych, 1984, 1985; Biserov, 1991; Horning, et al., 1978; Hallas, 1977).

Nuestra PTP general (60%), está ligeramente por debajo de los valores más frecuentes, la localidad de Tuni es la que presenta una PTP (80%) dentro de los valores más altos; Wila Kunka con 55% y Huarina con 45% aún estando con valores bajos, se incluyen dentro de los resultados de la generalidad de los trabajos de tardigradifauna. El número de especies o binomios totales encontrados y el número total de individuos, dependen del número de muestras totales, al igual

que el número máximo de especies encontradas por muestra. Según la magnitud de nuestros muestreos, los valores del total de individuos encontrados, especies (y morfoespecies) y número máximo de especies por muestra, coinciden con los resultados obtenidos por otros autores. Según Nelson (1991), por lo común se encuentran de 2 a 6 especies de tardígrados por muestra, sobrepasándose rara vez las 10 especies por muestra. Es de esperarse que en nuestra región de estudio, una mayor cantidad de muestreos revelen la presencia de otras especies.

En cuanto al total de individuos por muestra, en todos los trabajos se observan grandes variaciones de las abundancias totales por muestra y parece ser lo común en los estudios de este tipo. Sólo 6 de nuestras muestras pueden considerarse "ricas" en tardigradifauna (10-20 individuos/cm² o más), todas ellas están en el piso subnival a excepción de una en Wila Kunka; los restantes valores, entre 1 y 100 individuos por 10 cm² de muestra, están dentro de lo normal en el Phylum (Nelson, 1991; Ramazzotti y Maucci, 1983), y responden a las características ecológicas y reproductivas del grupo.

Por tanto, los resultados generales del presente estudio, están dentro del comportamiento de la tardigradifauna observado en numerosos estudios, y no parece cumplirse la observación, de que la tardigradifauna es menos rica en latitudes tropicales (Nelson, 1991; Pennak, 1989; Ramazzotti y Maucci, 1983). Quizás esto último se cumpla para ambientes de una dinámica claramente tropical, es decir, aquellos que a diferencia de nuestra región de estudio, no se encuentran a alturas tan elevadas como para representar ambientes templados; una afirmación de este tipo implica más investigaciones.

5.2. Dependencia de la distribución de la tardigradifauna hacia la altura sobre el nivel del mar

Podemos relacionar todas aquellas diferencias observadas a nivel de localidades, como resultado de una dependencia a los factores macroambientales. El primer efecto diferencial a nivel de localidades es la PTP, que aparece directamente proporcional a la altura, esta mayor frecuencia de tardigradifauna en las localidades de mayor altura se expresa mejor en la distribución de muestras según el número de especies de tardígrados presentes y en el número total de especies por localidad (Figs. 4 y 7). Los resultados del análisis de varianza son claros al encontrar una variación significativa en la distribución de las muestras según el número de especies presentes por muestra, respecto a la localidad.

Esta variación de la riqueza en número de especies, fue sugerida por varios trabajos realizados en torno a la variación altitudinal (Bertrand, 1975; Lewin-Osorio, 1984, 1988; Nelson, 1975; Maucci, 1980; Ramazzotti, 1956; Rodríguez-Roda, 1951). Los trabajos de Dastych (1980, 1985, 1987a, 1988) se focalizan más en este aspecto; este autor encuentra un notable aumento de la riqueza total en especies de tardígrados en las regiones más altas de Polonia (Dastych, 1980, 1987a, 1988), pero por el contrario en West Spitsbergen (Dastych, 1985) la riqueza disminuye con la altitud. Según el autor las diferencias se deben probablemente al efecto de latitud, a los muestreos, o al tipo de material geológico predominante en cada piso altitudinal. A nuestro parecer, la altura en sí misma no constituye una variable que determine patrones de distribución, sino los factores climáticos regionales producto de ella. Las características climáticas regionales a su vez varían notablemente entre cada ambiente montañoso según

numerosos factores (Troll, 1973), por lo que una comparación de la variación de riqueza simplemente a nivel altitudinal no es suficiente.

En nuestra transecta altitudinal los factores climáticos y los regímenes hídricos, determinan una mayor humedad relativa general y un relativo menor déficit hídrico en los pisos subnival y nival, pudiéndose considerar a estos ambientes como de humedad casi constante. En contra, los pisos altoandino y puneño presentan regímenes hídricos más dependientes de la precipitación pluvial, y el efecto de la altura sobre la temperatura y presión atmosférica ocasiona déficits hídricos más acentuados. Por tanto parece ser que la mayor riqueza a mayor altura encontrada en el presente trabajo, responde a la presencia más constante de humedad ambiental.

Aunque de más difícil análisis por la extrema variación, las abundancias totales, y la distribución de muestras según el número total de individuos, también demuestran una acumulación de muestras con altas abundancias de tardígrados en la localidad subnival. Esto implica entonces que las variables macroambientales no sólo promueven la presencia de un mayor número de especies, sino también un buen desarrollo de sus poblaciones.

Según lo antedicho, consideramos que el efecto de la altura en relación a la distribución de la tardigradifauna parece ser el siguiente: en las localidades de mayor altura la relativa constancia de humedad ambiental y a la vez las condiciones climáticas rigurosas promueven el desarrollo de ambientes muscícolas en ausencia de competencia, así se incrementa la posibilidad de éxito en la colonización y el establecimiento de los tardígrados dispersados pasivamente, los que con una tasa de reproducción alta y muy frecuentemente con reproducción asexual, pueden incrementar las poblaciones enormemente antes de que se produzcan cambios de diferente índole en su hábitat -que conducen generalmente a una mortalidad catastrófica (Nelson et al., 1987)-, momento en el que la proporción de individuos susceptibles a ser dispersados pasivamente es grande. De esto último inferimos que en regiones con mayor riqueza de microambientes muscícolas es probable encontrar mayor riqueza en especies y mayor abundancia de las mismas, a comparación de regiones donde los microambientes muscícolas son más limitados. El hecho de que en regiones polares y de tundra, el Phylum Tardigrada constituya uno de los grupos zoológicos de mayor abundancia (Bliss, et al., 1973; Block, 1980; Kennedy, 1993; Nelson, 1991; McInnes y Ellis-Evans, 1987), y que ambientes con poca cobertura muscícola, como ciertas islas oceánicas, presenten escasa riqueza de especies (Horning, et al., 1978), parece confirmar esta proposición. Este mismo principio es aplicable a las regiones de alta montaña en latitudes tropicales que, al igual que el piso subnival de la vertiente occidental de la Cordillera Real, presentan una alta diversidad y abundancia en microambientes muscícolas (Lewis, 1991)

Hasta ahora hemos atribuido la mayor riqueza en las localidades de mayor altura sólo al efecto de la humedad ambiental, sin embargo puede ser atribuida a otros factores, como la temperatura del aire, la que es inversamente proporcional a la altura. El frío como limitante ecológico ha sido sugerido por mucho tiempo como el principal limitante de la distribución de la biota sobre áreas polares y de alta montaña, pero parece ser que aún en ellos, la cantidad de agua disponible es la que determina en realidad la distribución y abundancia de los organismos al nivel macro y microambiental (Kennedy, 1993). La notable resistencia a la cristalización del líquido corporal demostrada para algunas especies de tardígrados (Westh y Kristensen, 1992) no implica necesariamente que exista una preferencia hacia los ambientes de menor temperatura, sino simplemente la capacidad de sobrevivir en ellos, pero esta posible preferencia a la temperatura

y a otros factores macroambientales, no puede ser negada ni aceptada todavía, por la restricción de los conocimientos actuales.

5.3. Dependencia hacia la humedad microambiental

Las variaciones de PTP, riqueza y abundancia entre las categorías de humedad no se muestran significativos, y parecen seguir simplemente el patrón de distribución impuesto por cada una de las localidades, los resultados del análisis de varianza confirman esta situación. El verdadero efecto de la humedad microambiental no se expresa sobre las variables cuantitativas generales, sino sobre las cualitativas, es decir, sobre las especies de tardígrados que se presentan en cada categoría de humedad y en la abundancia con que lo hacen. Así lo demuestra el agrupamiento de las muestras en los cladogramas formados a partir del índice de afinidad cuantitativa de Morisita-Horn. Es lógico que los grupos no estén constituidos exclusivamente por las muestras de cada categoría de humedad, ya que existen numerosas especies eurítopas.

Por tanto la distribución de la tardigradifauna muscícola a nivel específico parece estar determinada fundamentalmente por la humedad microambiental y no por las variables macroambientales, produciendo que una especie dada se establezca y desarrolle en un ambiente muscícola de una categoría de humedad de acuerdo a su relativa esteno- o eurihigría, probablemente sin importar las condiciones macroambientales existentes, las que actuarán en un segundo nivel según el efecto descrito en el apartado precedente.

La preferencia de especies a determinados pisos altitudinales, definidas en la Tabla 11 como "montanas" y "submontanas", parece contradecir esta generalización. Pero la mayoría de las especies no eurizontales son montanas, siendo muchas de ellas preferentes del piso subnival, por esta razón podemos entender esta preferencia (al menos en nuestra región de estudio) también como una dependencia hacia la categoría de humedad, puesto que en el piso subnival la relativa constancia de humedad ambiental determina a su vez una relativa constancia de la humedad microambiental. Esto se ve apoyado en que entre estas especies montanas la mayoría son higrófilas, o eurihigras con relativa preferencia higrófila. El resultado de este fenómeno es la mayor riqueza del piso subnival como un indicativo de la mayor probabilidad que ofrece este ambiente al desarrollo de poblaciones de diferentes especies, sobre todo de aquellas higrófilas que encuentran menores probabilidades de desarrollo óptimo en los pisos altitudinales donde la humedad ambiental es más inconstante. Una mayor prospección de cada uno de los pisos altitudinales confirmará o refutará estos argumentos, pues es probable que varias de las especies reportadas aquí con una relativa preferencia zonal, sean en realidad eurizontales.

Dos circunstancias apoyan lo antedicho: primero que en los pisos altoandino y punefío la mayor proporción de especies encontradas son eurihigras, y segundo, que las especies de frecuencia apreciable (que aparecen en más de 3 muestras del análisis cuantitativo) presentan sus mayores valores de frecuencia y abundancia en el piso subnival, a excepción de dos especies: *Diphascon* (*D.*) *brevipes*, e *Isohypsibius gracilis*, más abundantes y frecuentes en el piso altoandino.

Otras variables microambientales, como la especie de musgo, demuestran no tener un efecto directo sobre la distribución de tardigradifauna (Garitano-Zavala, en prep.). Además es lógico pensar esto, ya que muchas especies de tardígrados no necesariamente se alimentan del citoplasma de las células del musgo (Hallas y Yeates, 1972).

Pero, qué implica la dependencia específica al grado de humedad microambiental? Recordemos que la definición de las categorías de humedad no involucra sólo la proporción de agua disponible, sino fundamentalmente la sucesión de los estados higrométricos y la extensión de los mismos a lo largo del tiempo. Esta variación de estados higrométricos en tiempo y espacio determina la adquisición general de la capacidad anhidrobiótica, y a nivel específico, el conjuncionarla con determinados mecanismos y tasas reproductivas. La supervivencia de una especie típica de los musgos de categoría V (xerófila) por ejemplo, depende de la capacidad de reproducción en los cortos períodos de tiempo durante los cuales existe agua disponible en su microambiente. Esta capacidad está generalmente ligada a la adquisición de patrones reproductivos asexuales (Pilato, 1979) siendo la partenogénesis la más importante, y que muchas veces confluyen en la pérdida total de machos como en varias especies del género *Echiniscus* (Kristensen, 1987). La prueba de esto último lo constituye la enorme variación en las abundancias totales por muestra (varianza de más de 8000). Similarmente las especies eurítopas y las higrófilas, han de presentar características adaptativas al tipo de microambiente muscícola, no sólo hacia la cantidad de humedad microambiental disponible en el tiempo, sino a nivel de las numerosas variables microambientales, como disponibilidad de O₂, temperatura, grado de descomposición, etc., que aparecen ligadas a la presencia constante de humedad microambiental.

5.4. Las preferencias de hábitat determinadas para cada especie y morfoespecie

Es muy importante resaltar que la validez de las preferencias de hábitat determinadas para cada especie, respecto al piso altitudinal y a la humedad microambiental, están en directa proporción a la frecuencia con que se han encontrado en todos los muestreos, por lo que, y especialmente para las especies poco frecuentes, las preferencias establecidas no son definitivas.

Debemos considerar también que la preferencia de hábitat en tardígrados -animales de típica estrategia ecológica r- no se interpreta del mismo modo que para especies especialistas de estrategia ecológica K, sino se entiende como una función del área inicial de crecimiento (Hofmann, 1987), puesto que la presencia de un solo individuo en un microambiente muscícola es aleatoria y producto de la dispersión pasiva.

En general las preferencias de hábitat determinadas coinciden con aquellas conocidas para cada especie. Pero para *Doryphoribius zappalai* no, pues según nuestros resultados se muestra claramente eurihígrica, siendo citada como una especie típicamente dulceacuícola (Bertolani, 1982, 1988); nuestras poblaciones presentan una mayor amplitud ecológica y por tanto una mayor eficacia colonizadora, lo que justificaría la distribución más amplia de esta especie hasta ahora conocida sólo en Europa. En *Hypsibius pallidus* la relativa xerofilia quizás sea sólo un efecto de su limitada frecuencia en los muestreos. *Diphascon* (D.) *pingue*, *Macrobiotus echinogenitus* y *M. harmsworthi*, son conocidas como eurizonales, y nuestros resultados las restringen al piso subnival. La razón radica quizás en el efecto que causa la proporción de los muestreos y la mayor probabilidad de encontrar más especies en el piso subnival. No existen muchos datos ecológicos sobre *Diphascon* (D.) *brevipes*, *Diphascon* (A.) *arduifrons* e *Isohypsibius gracilis*.

La especie *Murrayon pullari* es típicamente acuática (Bertolani, 1982; Ramazzotti y Maucci, 1983) y nuestros resultados confirman esta situación no sólo por habérsela encontrado en

muestras de la categoría II, sino porque ninguno de los especímenes parecía presentar capacidad anhidrobiótica (Garitano-Zavala, 1995).

El género *Echiniscus* presenta especies con muchas adaptaciones a los ambientes xéricos (Kristensen, 1987), sobre los cuales son muy frecuentes y desarrollan grandes poblaciones (Ramazzotti y Maucci, 1983). Esto se cumple para *E. bigranulatus* y *E. testudo* en nuestros resultados. *E. jenningsi* representa un caso particular, pues se han encontrado poblaciones en ambientes de bastante humedad (McInnes y Ellis-Evans, 1987), al igual que en nuestros muestreos; esto parece estar relacionado a una probable menor capacidad de reproducción partenogenética obligatoria, tipo de reproducción aparentemente relacionada a la capacidad de desarrollo en ambientes muscícolas donde los períodos con humedad microambiental son muy cortos (Pilato, 1979). La existencia de machos en la especie parece confirmar esta situación (Dastych, 1987b).

Destaca, el que una especie típicamente cosmopolita y eurizonal como *Echiniscus testudo* no presente una distribución más amplia en la región, restringiéndose al piso puneño; *E. testudo*, junto con *Hexapodibius* sp., son las únicas exclusivas del piso puneño, de ellas la presencia de la última en los muestreos parece ser casual, pues corresponde a un género típico de ambientes edáficos (Manicardi y Bertolani, 1987). La presencia exclusiva de *E. testudo* en un ambiente submontano podría deberse a una particular preferencia a algún factor macroambiental. Esta especie es definida como termófila por Dastych (1988); si esta especie presenta una menor tolerancia a las temperaturas de congelamiento constantemente presentes en los pisos subnival y altoandino, podríamos encontrarnos ante un factor de distribución que no es necesariamente la humedad microambiental; esta es una hipótesis con necesidad de confirmación.

De las cinco morfoespecies que probablemente constituyen nuevos taxa, es importante resaltar la presencia de *Murrayon* sp. nov.? en ambientes muscícolas no acuáticos, pues se trata de un género hasta ahora conocido como restringido a los ambientes dulceacuícolas (Bertolani, 1982b, 1988); quizás la presencia de diplouñas reducidas (Garitano-Zavala, 1995) sea un reflejo adaptativo de esta situación.

5.5. Correlación de las preferencias de hábitat con la distribución zoogeográfica de cada especie

La predominancia de especies cosmopolitas en los reportes de tardigradifauna es la regla común (Biserov, 1991; Dastych, 1988; Ramazzotti y Maucci, 1983), las especies de distribución restringida entran en menor proporción, y frecuentemente cada uno de estos trabajos reporta nuevas especies o nuevas variedades para la ciencia.

Encontramos que las especies cosmopolitas y subcosmopolitas son también las de relativa mayor frecuencia y abundancia, con excepción de *Echiniscus testudo*, *Hypsibius pallidus* y *Diphascon* (D.) *pingue*, y que la mayoría de las especies cosmopolitas y subcosmopolitas son las de mayor valencia ecológica (eurihigras y eurizontales). Estas son: *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Isohypsibius sattleri*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius dujardini* y *Diphascon* (D.) *brevipes*. Las otras especies cosmopolitas o subcosmopolitas se encuentran en la región de estudio con ciertas preferencias a las variables macro y microambientales.

De las especies de distribución restringida *D. zappalai*, *Diphascon* (*D.*) *higginsii* y *E. bigranulatus* son notoriamente frecuentes y la última se muestra muy abundante al igual que en los reportes de Ramazzotti (1962, 1964a, 1964b) y Lewin-Osorio (1988) para Chile, Homing, et al. (1978) para Nueva Zelanda e Iharos (1963) para Argentina. *Isohypsibius gracilis* es una especie muy poco citada en la literatura, aparece en pocas muestras y con bajas abundancias, mientras que *Diphascon* (*A.*) *arduifrons* y *Echiniscus jenningsii* son especies raras y escasas. De estas 6 especies sólo *D. zappalai* y *D. (D.) higginsii* son eurihigras y euritópicas, las otras 4 presentan algún tipo de preferencia ambiental.

Ninguna de las 5 morfoespecies de definición dudosa alcanza una frecuencia o abundancia notable (a excepción de la única población de *Macrobiotus* grupo *hufelandi*), y ninguna presenta una amplia valencia ecológica.

Parece ser entonces que la distribución geográfica depende de las características ecológicas, biológicas y reproductivas de cada especie (Pilato, 1979). Las especies de mayor valencia ecológica son las que tienen mayor probabilidad de establecerse con éxito en una región determinada gracias a que sus propágulos (huevos y "toneles") dispersados pasivamente, pueden desarrollar grandes poblaciones en una gran variedad de ambientes muscícolas. Esta situación se refleja claramente en nuestros resultados, no sólo en la presencia de una proporción mayor de especies cosmopolitas, sino en su dominancia relativa en todas las localidades.

La distribución restringida de numerosas especies de tardígrados, según el conocimiento actual, se debe por una parte a los limitados reportes de tardigradifauna, y por otra precisamente a las capacidades de éxito en la colonización. De acuerdo a lo primero, las cuatro especies septentrionales y europeas encontradas, y que por tanto pasarían a tener una distribución subcosmopolita, son especies que en nuestra región de estudio se muestran con una relativa amplia valencia ecológica, y con frecuencias (a excepción de *D. (A.) arduifrons*) de por lo menos 4/120 muestras, esto es especialmente importante para *Doryphoribius zappalai*. En otras palabras, estas especies de aparente distribución restringida, en nuestra zona de estudio se muestran como eficaces colonizadoras, análogamente a las especies cosmopolitas. Lo propio parece cumplirse para *E. bigranulatus* al menos para el hemisferio sur.

Por otro lado, las numerosas especies de distribución restringida que han sido descritas podrían presentar limitaciones ecológicas que impidan su mayor éxito en la colonización de nuevas regiones. Así parecen demostrarlo las cinco morfoespecies encontradas en el presente trabajo, que se presentan con una notable baja amplitud ecológica y con aparente poco éxito en su distribución. Es muy probable que las especies de distribución restringida y poca valencia ecológica hayan derivado de aquellas de amplia valencia ecológica y amplia distribución geográfica. Por esta razón existirían numerosos grupos de especies muy similares entre sí, entre las cuales algunas están ampliamente distribuidas, y la mayoría son citadas eventualmente (Ramazzotti y Maucci, 1983).

Agradecimientos

El autor desea agradecer al director del Laboratorio de Biología "San Calixto", Dr. Javier Cerdá S.L., así como al Dr. Enrique Gadea y al Dr. Jacinto Nadal, ambos del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Barcelona, por la revisión del manuscrito.

Resumen

Efecto de la humedad microambiental y la altura, sobre la distribución de la Tardigradifauna Muscícola (*Phylum Tardigrada*) en la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes (La Paz, Bolivia).

En base al análisis de 120 muestras cuantitativas de ambientes muscícolas, colectadas en 3 localidades de la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes, La Paz, Bolivia (entre los 3800 y 4700 m s.n.m.), se identificaron 24 especies y morfoespecies de tardígrados pertenecientes a 5 familias, de las cuales 5 probablemente constituyen nuevas especies o subespecies.

Se determinaron los patrones de frecuencia, abundancia y preferencia de hábitat de cada especie y morfoespecie, respecto a la altura sobre el nivel del mar, y el grado de humedad microambiental. En base al análisis de varianza de la riqueza diferencial en número de especies, y al análisis de afinidad cuantitativa de las muestras, se determinó la influencia de estas dos variables sobre la distribución de la tardigradifauna. También se analizaron las relaciones zoogeográficas de las especies y morfoespecies de tardígrados encontradas, discutiendo sobre la relación de éstas respecto a la amplitud de su valencia ecológica.

Palabras Clave: Tardigrada, fauna muscícola, distribución, Bolivia.

Abstract

Effect of microambiental humidity and the altitude, on the Moss Tardigradifauna (*Phylum Tardigrada*) distribution, in the "Cordillera Real de los Andes" occidental basin (La Paz, Bolivia).

120 quantitative moss samples from 3 localities of the "Cordillera Real de los Andes" occidental basin, La Paz, Bolivia (between 3800 to 4700 m a.s.l.) were examined. 24 species and morphospecies of tardigrades, belonging to 5 families, were found, including five morphospecies probably new for science.

The frequency, abundance and habitat preference were established for each species, in respect to altitude above sea level, and microambiental humidity. An analysis of variance of the number of species, and a comparison of the quantitative similarity between samples, determined the influence of the two variables upon the tardigradifauna distribution. Discussions on the zoogeographical relationships of the tardigrade species of the Bolivian Andes, in respect to their ecological amplitude, are presented.

Key Words: Tardigrada, moss fauna, distribution, Bolivia.

Referencias

- Bartos, E. 1939.
Die Tardigraden der Tsechoslowakischen Republik. Die Tardigraden der Hohen Tatra. Zool. Anz., 125: 138-142.
- Bartos, E. 1940.
Studien über die moosbewohnenden Rhizopoden der Karpathen. Arch. Protistenkd, 94: 93-160.
- Bartos, E. 1941.
Studien über die Tardigraden des Karpathengebietes. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 74: 435-472.
- Bertolani, R. 1982.
15. Tardigradi. Guide per il Riconoscimento delle specie Animali delle Acque Interne Italiane. Consiglio Nazionale delle Ricerche AQ/1/168. Verona (Italia).
- Bertolani, R. 1988.
Tardigradi delle acque dolci, con riferimento ai corsi d'acqua della Lunigiana e della Garfagnana. Boll. Mus. St. Nat. Lunigiana, 6-7: 133-138.
- Bertrand, M. 1975.
Répartition des Tardigrades "terrestres" dans le Massif de l'Aigoual. Vie et Milieu, 25: 299-314.
- Biserov, V.I. 1991.
An annotated List of Tardigrada from European Russia. Zool. Jb. Syst., 118: 193-216.
- Bliss, L.C., Courtin, G.M., Pattie, D.L., Riewe, R.R., Whitheld, W.A. y Widden, D. 1973.
Arctic Tundra Ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 359-399.
- Block, W. 1980.
Aspects of the Ecology of Antarctic Soil Fauna. In: Proceedings of the Seventh International Colloquium of Soil Zoology, 741-758.
- Dastych, H. 1980.
Niesporczaki (Tardigrada) Tatrzańskiego Parku Narodowego. Posk. Akad. Nauk. Monogr. Fauny Polski, 9:99-232.
- Dastych, H. 1984.
The *Tardigrada* from Antarctic with descriptions of several new species. Acta Zool. Cracov., 27(19): 377-436.
- Dastych, H. 1985.
West Spitsbergen *Tardigrada*. Acta Zool. Cracov., 28(3): 169-214.

- Dastych, H. 1987a.
Altitudinal distribution of Tardigrada in Poland. In: Biology of Tardigrades, Bertolani, R. (Ed.), 169-176. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 1, Mucchi, Modena (Italia).
- Dastych, H. 1987b.
Two new species of Tardigrada from the Canadian Subarctic with some notes on sexual dimorphism in the family Echiniscidae. Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg, 8(129): 319-334.
- Dastych, H. 1988.
The Tardigrada of Poland. Monografie Fauny Polsky 16. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Kraków (Polonia).
- Dastych, H. 1989.
An annotated list of Tardigrada from the Antarctic. Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg, 9 (136-137): 249-257.
- Dastych, H., Ryan, P.G. y Watkins, B.P. 1990.
Notes on Tardigrada from western Dronning Maud Land (Antarctica) with a description of two new species. Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg, 10(139/140): 57-66.
- Garitano-Zavala, A. 1995.
Primer reporte de las especies de tardígrados muscícolas (Phylum Tardigrada) presentes en la vertiente occidental de la Cordillera Real de los Andes (La Paz, Bolivia). Ecología en Bolivia 24: 1-39.
- Hallas, T.E. 1977.
Survey of the Tardigrada of Finland. Ann. Zool. Fennici, 14: 173-183.
- Hallas, T.E. 1978.
Habitat preference in terrestrial Tardigrades. Ann. Zool. Fennici, 15: 66-68.
- Hallas, T.E. y Yeates, G.W. 1972.
Tardigrada of the soils and litter of a Danish beech forest. Pedobiología, 12(4): 287-304.
- Henning, I. y Henning, D. 1981.
Potential evapotranspiration in mountain geoecosystems of different altitudes and latitudes. Mountain Research and Development, 1(3-4): 267-274.
- Hofmann, I. 1987.
Habitat preference of the most frequent moss-living Tardigrada in the area of Giessen (Hessen). In: Biology of Tardigrades, Bertolani, R. (Ed.), 211-216. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 1, Mucchi, Modena (Italia).

- Horning, D.S., Schuster, R.O. y Grigarick, A.A. 1978.
Tardigrada of New Zealand. New Zealand Journal of Zoology, 5: 185-280.
- Iharos, G. 1963.
The zoological results of Gy.Topal's collectings in South Argentina. 3. Tardigrada.
Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hungar. (Zool.), 55: 293-299.
- Kennedy, A.D. 1993.
Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A Biogeographical
Synthesis. Arctic and Alpine Research, 25(4): 308-315.
- Kristensen, R.M. 1987.
Generic revision of the Echiniscidae (Heterotardigrada), with a discussion of the
origin of the family. In: Biology of Tardigrades, Bertolani, R. (Ed.), 261-355. Selected
Symposia and Monographs U.Z.I., 1, Mucchi, Modena (Italia).
- Lewin-Orsorio, M. 1984.
Nota sobre los tardígrados muscícolas de Cataluña. P. Dept. Zool. Barcelona, 10:
39-49.
- Lewin-Orsorio, M. 1988.
Contribución al conocimiento de la Tardigradifauna muscícola de Chile. Tesis de
Doctorado. Universidad de Barcelona, Facultad de Biología. Sección de Zoología
(Artróp.). 163pp.
- Lewis, M. 1991.
Musgos. In: Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Forno, E. &
Baudoin, M. (Eds.). Instituto de Ecología-UMSA, La Paz (Bolivia), 123-149.
- Magurran, A.E. 1988.
Ecological diversity and Its measurement. Chapman and Hall, Nueva York.
- Manicardi, G.C. y Bertolani, R. 1987.
First contribution to the knowledge of alpine grassland tardigrades. In: Biology of
Tardigrades, Bertolani, R. (Ed.), 177-185. Selected Symposia and Monographs
U.Z.I., 1, Mucchi, Modena (Italia).
- Maucci, W. 1980.
Analisi preliminare di alcuni dati statistici sulla ecologia dei Tardigradi muscicoli.
Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona, 7: 1-47.
- Maucci, W. 1987.
A contribution to the knowledge of the North American Tardigrada with emphasis
on the fauna of Yellowstone National Park (Wyoming). In: Biology of Tardigrades,
Bertolani, R. (Ed.), 187-210. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 1, Mucchi,
Modena (Italia).

- Maucci, W. 1988.
Tardigrada from Patagonia (Southern, South America) with description of three new species. *Rev. chilena Ent.*, 16: 5-13.
- Maucci, W. 1991.
Due nuove specie di tardigradi muscicoli della Spagna. *Boll. Mus. civ. St. nat. Verona*, 15: 257-264.
- Maucci, W. y Durante-Pasa, M.V. 1984.
I Tardigradi della Fauna Portoghese. *Anais da Faculdade de Ciências do Porto*, 65(1-4): 127-174.
- McInnes, S.J. y Ellis-Evans, J.C. 1987.
Tardigrades from maritime Antarctic freshwater lakes. In: *Biology of Tardigrades*, Bertolani, R. (Ed.), 111-123. *Selected Symposia and Monographs U.Z.I.*, 1, Mucchi, Modena (Italia).
- Nelson, D.R. 1975.
Ecological distribution of tardigrades on Roan Mountain, Tennessee-North Carolina. *Memorie Ist. Ital. Idrobiol.*, 32(suplemento): 225-276.
- Nelson, D.R. 1991.
15. Tardigrada. In: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Thorp, J.H. & Covich, A.P. (Eds.), 501-521. Academic Press. San Diego (California).
- Nelson, D.R., Kincer, C.J. y Williams, T.C. 1987.
Effects of habitat disturbances on aquatic tardigrade populations. In: *Biology of Tardigrades*, Bertolani, R. (Ed.), 141-153. *Selected Symposia and Monographs U.Z.I.*, 1, Mucchi, Modena (Italia).
- Pennak, R.W. 1989.
Fresh-Water Invertebrates of the United States. Protozoa to Mollusca. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Pilato, G. 1979.
Correlations between cryptobiosis and other biological characteristics in some soil animals. *Boll. Zool.*, 46: 319-332.
- Ramazzotti, G. 1956.
I Tardigradi delle Alpi. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 9: 273-290.
- Ramazzotti, G. 1958.
Note sulle biocenosi dei Muschi. *Mem. Ist. Ital. Idrob.*, 10: 153-206.
- Ramazzotti, G. 1962.
Tardigradi del Cile, con descrizione di quattro nuove specie e di una nuova varietà. *Atti Soc. Ital. Sc. Nat.*, 101: 275-287.

- Ramazzotti, G. 1964a.
Tardigradi del Cile II, con descrizione di due nuove specie e nota sulla scultura degli Echiniscidae. Atti Soc. Ital. Sc. Nat., 103: 89-100.
- Ramazzotti, G. 1964b.
Tardigradi del Cile III, con descrizione delle nuove specie *Oreella minor* e *Pseudechiniscus lateromamillatus*. Atti Soc. Ital. Sc. Nat., 103: 347-355.
- Ramazzotti, G. y Maucchi, W. 1983.
Il Phylum Tardigrada. 3ra. ed. Mem. Ist. ital. Idrobiol., 41: 1-1012.
- Roche, M.A., Bourgues, J., Cortes, J. y Mattos, R. 1991.
IV.1. Climatología e hidrología de la cuenca del Lago Titicaca. In: El Lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual. Dejoux, C. & Illius, A. (Eds.), 83-104. ORSTOM/HISBOL. La Paz (Bolivia).
- Rodriguez-Roda, J. 1949.
Tardígrados del Centro de España. Inst.Biol.Aplic., 6: 27-40.
- Rodriguez-Roda, J. 1951.
Algunos datos sobre la distribución de los Tardígrados españoles. Bol. Real Soc. española Hist. Nat., 49: 75-83.
- Sarmiento, G. 1986.
Ecological features of climate in high tropical mountain. In: High Altitude Tropical Biogeography. Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (Eds.), 11-45. Oxford University Press, Oxford-Nueva York.
- Schreiber, D. 1981.
A comparative examination of threshold values for dry months, taking the situation of Kenya as an example. Applied Geography and Development, 17: 29-45.
- Troll, C. 1973.
High mountain belts between polar caps and the equator: Their definition and lower limits. Artic and Alpine Research, 5(3): A19-A27.
- Usher, M.B. y Dastych, H. 1987.
Tardigrada from the maritime Antarctic. Br. Antarct. Surv. Bull., 77: 163-166.
- Westh, P. y Kristensen, R. M. 1992.
Ice formation in the freezetolerant eutardigrades *Adorybiotus coronifer* and *Amphibolus nebulosus* studied by differential scanning calorimetry. Polar Biol., 12: 693-699.
- Walter, H. y H. Lieth, 1964.
Klimadiagramm - Weltatlas. Jena, 2 Vol.

Winterhalder, B.P. y Brooke Thomas, R. 1978.

Geocology of Southern Highland Peru: A Human Adaptation Perspective. MAB/
University of Colorado. Institute of Arctic and Alpine Research. Ocassional paper
No. 27.

Dirección del Autor

Laboratorio de Biología "San Calixto"
Casilla N° 283
La Paz, Bolivia.