

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LA DIVERSIDAD BETA DE MACROINVERTEBRADOS EN UN LAGO OLIGOTRÓFICO DE ALTA MONTAÑA NEOTROPICAL

Vertical distribution of beta diversity of macroinvertebrates in an oligotrophic high mountain neotropical lake

Yimy HERRERA-MARTÍNEZ¹ , Mabel Giovana PIMIENTO-ORTEGA¹ , Narcís PRAT² ,
Nayibe Yanine CASTIBLANCO RODRÍGUEZ¹ , Yesica Lorena GONZÁLEZ MARTÍNEZ¹ .

¹ Grupo de Investigación, Manejo integrado de Ecosistemas y Biodiversidad - XIUÂ, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia - UPTC, Avenida Central del Norte 39-115, 150003 Tunja, Colombia.

² Grup de Recerca F.E.H.M. (Freshwater Ecology, Hydrology and Management) Dept. BEECA, Secció Ecologia, Universitat de Barcelona, Diagonal, 643 08028 Barcelona, Spain.

* For correspondence: yimyherrera@gmail.com

Received: 26th September 2022. Returned for revision: 09th December 2022. Accepted: 10th April 2023.

Associate Editor: Anakena Castillo

Citation/ citar este artículo como: Herrera-Martínez, Y., Pimiento-Ortega M.G., Prat, N., Castiblanco, N.Y., y Gonzalez, Y.L. (2023). Distribución vertical de la diversidad beta de macroinvertebrados en un lago oligotrófico de alta montaña neotropical. *Acta Biol Colomb*, 28(2), 283 - 292. <https://doi.org/10.15446/abc.v28n2.104229>

RESUMEN

Los componentes alfa (α) y beta (β) de la diversidad gamma (γ), y la partición de β en anidamiento y recambio, contribuyen a entender los factores que determinan la diversidad biológica. El objetivo de este estudio fue entender los factores que afectan los cambios espaciales de diversidad de macroinvertebrados en lagos andinos tropicales de alta montaña, a partir del estudio de los componentes de diversidad y la partición de la diversidad β . Para esto, se realizó un muestreo en noviembre de 2018, en un lago ubicado a 3740 m.s.n.m. Se recolectaron macroinvertebrados bentónicos en 20 sitios distribuidos en las zonas litoral, sublitoral y profunda. *In situ*, se midieron profundidad, temperatura, pH, conductividad y oxígeno disuelto; se realizaron perfiles verticales de oxígeno y temperatura. Se evaluaron los componentes de riqueza mediante el modelo $\gamma = \alpha + \beta$. Se realizaron: análisis de regresión entre α y γ , análisis de disimilitud a partir de la partición de la diversidad β en recambio y anidamiento, Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) y Porcentaje de Similitud (Simpser). Los resultados mostraron que la diversidad α por sitios y zonas del lago es baja con relación a la diversidad γ , y la diversidad β es alta. Esto indica que los lagos tropicales andinos de alta montaña, a pesar de su pequeño tamaño, son importantes para una alta diversidad de macroinvertebrados. La riqueza taxonómica depende de las variaciones ambientales en los gradientes vertical y horizontal. Sin embargo, estos lagos son vulnerables a tensores naturales y antrópicos como el calentamiento global.

Palabras clave: Anidamiento, gradiente ambiental, heterogeneidad de hábitat, lago andino tropical, recambio de especies.

ABSTRACT

The alpha (α) and beta (β) components of gamma (γ) diversity, and the partitioning of β into nesting and turnover, contribute to understanding the factors that determine biological diversity. The objective of this study was to understand the factors affecting spatial changes in macroinvertebrate diversity in tropical high mountain Andean lakes, from the study of diversity components and beta diversity partitioning. For this, sampling was conducted in November 2018, in a lake located at 3740 m.a.s.l. Benthic macroinvertebrates were collected in 20 sites distributed in littoral, sublittoral and deep zones. *In situ*, depth, temperature, pH, conductivity and dissolved oxygen were measured; vertical profiles of oxygen and temperature were made. Richness components were evaluated using the $\gamma = \alpha + \beta$ model. Regression analysis between α and γ , dissimilarity analysis from the partitioning of beta diversity into turnover and nesting, Non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS) and Percent Similarity (Simpser) were performed. The results showed that α diversity by sites and lake

zones is low relative to γ diversity, and β diversity is high. This indicates that high mountain tropical Andean lakes, despite their small size, are important for high macroinvertebrate diversity. Taxonomic richness depends on environmental variations in gradients vertically and horizontally. However, these lakes are vulnerable to natural and anthropogenic stressors such as global warming.

Keywords: Environmental gradient, habitat heterogeneity, nesting, species turnover, tropical Andean Lake.

INTRODUCCIÓN

Los lagos andinos son ecosistemas geológicamente jóvenes que se formaron después de la última glaciación (Herrera-Martínez, 2016; Van Colen et al., 2017). En la zona tropical se ubican en un gradiente altitudinal, la mayoría de ellos entre 2000 y más de 4000 m.s.n.m. que, debido a su reciente formación, son sistemas generalmente oligotróficos y vulnerables a la intervención antrópica (Meneses-Ortegón y Herrera-Martínez, 2015; Herrera-Martínez, 2016). Sin embargo, a pesar de que los organismos bentónicos de las aguas continentales de todo el mundo han sido ampliamente estudiados, son escasos los trabajos sobre macroinvertebrados de lagos tropicales de alta montaña, como los de Tapia et al. (2018) y Alcocer et al. (2021). La mayor parte de los estudios realizados se han enfocado en grupos taxonómicos específicos, por ejemplo, ácaros acuáticos (Pešić et al., 2010; Goldschmidt et al., 2021) y planarias (Brusa et al., 2012).

Aun cuando los lagos de alta montaña han sido considerados ecosistemas con baja diversidad, es altamente probable que las variaciones en las condiciones ambientales en el gradiente horizontal y de profundidad (Herrera-Martínez, 2016) incrementen la riqueza taxonómica. La distribución de los macroinvertebrados dentro de los lagos responde a las variaciones ambientales en los diferentes hábitats, en respuesta al gradiente de profundidad (Engels et al., 2012; Chen et al., 2014; Pleskot et al., 2019). Especies que prefieren las condiciones que ofrecen las zonas someras, reducen su presencia en zonas más profundas (Eggermont et al., 2008). Los macrófitos de la zona litoral ofrecen una mayor diversidad de hábitats, tipos de alimento y refugio, lo que promueve una mayor diversidad de organismos (Thomaz y Cunha, 2010; Rico-Sánchez et al., 2014); en comparación con las zonas más profundas, dominadas por sedimentos finos con baja concentración de oxígeno (Prat y Rieradevall, 1998; Alcocer et al., 2022).

Una forma de entender los cambios en la riqueza taxonómica a lo largo de gradientes ambientales, como la profundidad en un lago, es estudiando sus diversos componentes en la escala geográfica. La riqueza de taxones en una región es la diversidad gamma (γ) que, a su vez, se puede separar en dos componentes, diversidad alfa (α) y beta (β) (Whittaker, 1972). El cálculo de la diversidad β , constituye un punto fundamental para entender la dinámica de los ecosistemas (Legendre et al., 2005; Calderón-Patrón et al., 2012). El concepto de diversidad beta fue introducido inicialmente por Whittaker (1960), quien lo definió como el grado de cambio o diferenciación de los ensamblajes en

respuesta a gradientes o patrones ambientales. Desde aquel momento muchos autores han estudiado la diversidad beta (por ejemplo: Wilson y Shmida, 1984; Jost, 2007; Baselga, 2010) y los componentes de anidamiento (β_{sne}) y recambio (β_{sim}) (Baselga, 2010). Estos dos componentes pueden ser medidos a través de las transformaciones monótonas de la diversidad beta, los índices de disimilitud (Baselga y Leprieur, 2015). Son pocos los estudios que aportan información sobre los patrones de diversidad beta en gradientes de profundidad del agua, como el desarrollado por Wu et al. (2020). Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue entender los factores que afectan los cambios espaciales de la diversidad de macroinvertebrados por zonas, gradiente vertical, y dentro de zonas, en lagos andinos tropicales de alta montaña, a partir del estudio de los componentes de diversidad y la partición de la diversidad β . Nosotros hipotetizamos que la diversidad β tiene una mayor contribución que la α a la diversidad total de un lago andino tropical, ya que los cambios en las condiciones ambientales de los lagos pueden determinar ensamblajes diferentes de macroinvertebrados, principalmente por el recambio de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Cristalina es un lago ubicado en la parte central de la Cordillera Oriental de Colombia (5°57' N, y 73°05' W), dentro del corredor de páramos Guantiva-La Rusia, a 27 km al norte de la Ciudad de Duitama. Las características del lago Cristalina y el clima del páramo fueron descritas por Herrera-Martínez et al. (2017). El lago se encuentra en el páramo de la Rusia a 3740 m de altitud con 10 °C de temperatura media en el agua y 9 m de profundidad máxima, con un régimen de precipitación anual de 1000 mm y dos periodos lluviosos, uno de abril a mayo y otro de octubre a noviembre. El paisaje de la zona es dominado por vegetación de bosque alto andino y páramo, con comunidades dominadas por los géneros *Espeletia* y *Espeletiopsis*, pajonales de *Calamagrostis*, pastizales mixtos y parches de *Polylepis* (Meneses-Ortegón y Herrera-Martínez, 2013; Rangel-Ch, 2018).

Variables Biológicas: La recolección de muestras fue realizada en noviembre de 2018, en la época de máxima precipitación. En el lago se ubicaron 20 sitios de muestreo, diez se seleccionaron al azar en la zona litoral y diez se situaron en la zona limnética sobre un transecto perpendicular a la orilla que atravesó el cuerpo de agua. Los sitios de muestreo se clasificaron por zonas, de acuerdo a la profundidad: Litoral (0 a 0,70 m), Sublitoral (0,71 a 5,30 m) y profunda (> 5,30 m) definidos con base en la pendiente,

baja en litoral, media sublitoral y nuevamente baja en zona profunda. Las muestras de macroinvertebrados fueron recolectadas utilizando dos métodos, de acuerdo con la profundidad en cada sitio de estudio. En la zona litoral se removió el sedimento en un área aproximada de 0,16 m² y los organismos se recolectaron con una red de inmersión de 250 µm de malla realizando movimientos en zig-zag. En el transecto, se utilizó una draga Ekman de 0,023 m² de área. Las muestras fueron lavadas en el sitio y preservadas con etanol al 96 %. En laboratorio, los organismos fueron separados en grupos taxonómicos utilizando un estereomicroscopio Nikon SMZ 745T y preservados en viales con alcohol al 70 %. Los macroinvertebrados se identificaron al nivel taxonómico más detallado posible utilizando las claves de Ruiz-Moreno et al. (2000), Merritt et al. (2008), Fernández y Domínguez (2009), Prat et al. (2014), Hauer y Resh (2017) y Silva y Ferrington (2018).

Variabes ambientales: Se midieron *in situ*, en los sitios de muestreo, la profundidad, la temperatura, el pH (WTW 3210), la conductividad (YSI-30) y la concentración de oxígeno (YSI-55). Además, se realizaron perfiles de oxígeno y temperatura en profundidad en cuatro sitios del transecto.

Análisis de datos: Se analizó la normalidad de los datos utilizando dos pruebas Shapiro-Wilk y Anderson-Darling (Razali y Wah, 2011) y, para mayor solidez, se realizaron simulaciones de probabilidad múltiple por el método de Monte Carlo utilizando PAST 4.0. Los datos biológicos fueron transformados por $\log_{10} + 1$ para reducir el efecto de los taxones más abundantes sobre el resto de las poblaciones y tratar de ajustar los datos a normalidad. Se realizaron análisis de correlación, también en PAST, y, para reducir la probabilidad de cometer el error tipo 1, se realizó la corrección de Bonferroni. Se evaluaron los componentes de riqueza de macroinvertebrados del lago Cristalina tomando el modelo aditivo en donde la diversidad gamma (γ) resulta de la adición de las diversidades alfa (α) y beta (β) ($\gamma = \alpha + \beta$). Este modelo permite una evaluación de la contribución relativa de cada componente a la diversidad total debido a que ambos componentes α y β se encuentran en las mismas unidades (Lande, 1996). Se realizó un análisis de regresión para determinar si la riqueza α , variable y, está relacionada con la riqueza γ , variable x. Se evaluó la contribución de dos escalas espaciales de muestreo a la diversidad total: 1- sitios de muestreo y 2- zonas del lago, a partir de las riquezas α (α_1 -sitios y α_2 -zonas) y β (β_1 -sitios y β_2 -zonas). Las escalas espaciales se definieron en razón a diferencias en la pendiente del fondo y la profundidad. También se realizó un análisis de los patrones de disimilitud en la diversidad a partir de la partición de la diversidad β en sus dos componentes, recambio y anidamiento (Baselga, 2010); basados en el modelo multiplicativo $\gamma = \alpha \times \beta$ que garantiza el supuesto de independencia entre α y β (Wilson y Shmida, 1984; Jost, 2007). El componente de recambio de taxones de la diversidad β se calculó a partir de la disimilaridad de Simpson

Tabla 1. Resultados del análisis Simper para los macroinvertebrados en el lago Cristalina.

SIMILARIDAD DENTRO DE ZONAS				
Taxón	Abun med	Sim/DE	% cont	% acum
Zona litoral - Similaridad media: 54,6				
<i>Hydrozetes1</i>	19	3,4	27,6	27,6
<i>Psectrocladius</i>	537	1,8	21,1	48,7
<i>Parachironomus</i>	55	1,2	10,6	59,2
Arrenuridae	29	1,7	9,8	69,0
Corixidae	43	0,9	6,1	75,1
<i>Oxyethira</i>	24	0,9	5,2	80,3
Zona sublitoral - Similaridad media: 15,87				
<i>Hydrozetes3</i>	9	0,4	42,9	42,9
<i>Oxyethira</i>	130	0,5	35,6	78,5
<i>Psectrocladius</i>	209	0,3	6,6	85,1
Zona profunda - Similaridad media: 5,66				
<i>Psectrocladius</i>	43	0,4	39,5	39,5
<i>Alotanypus</i>	33	0,4	30,3	69,7
<i>Oxyethira</i>	33	0,4	30,3	100
DISIMILARIDAD ENTRE ZONAS				
Taxón	Disi med	Disi/DE	% cont	% acum
Litoral - sublitoral - Disimilaridad media: 83,1				
<i>Hydrozetes1</i>	11,5	1,9	13,9	13,9
<i>Psectrocladius</i>	7,9	1,4	9,5	23,4
<i>Parachironomus</i>	5,9	1,5	7,1	30,5
Arrenuridae	5,1	1,9	6,1	36,6
Corixidae	4,5	1,1	5,5	42,1
<i>Oxyethira</i>	4,5	1,3	5,4	47,5
<i>Hydrozetes3</i>	4,0	1,0	4,8	52,3
<i>Ablabesmyia</i>	3,8	1,1	4,6	56,8
Dytiscidae	3,7	0,8	4,4	61,2
<i>Labrundinia</i>	3,2	1,0	3,9	65,1
Lumbriculidae	3,0	0,9	3,6	68,7
Ceratopogonidae	3,0	1,1	3,6	72,3
Lumbricidae	2,5	0,8	3,0	75,2
<i>Acanthagrion</i>	2,3	0,9	2,7	78,0
<i>Hydrozetes4</i>	2,1	0,7	2,6	80,6
Litoral - profunda - Disimilaridad media: 81,6				
<i>Hydrozetes1</i>	11,4	1,8	14,0	14,0
<i>Psectrocladius</i>	7,3	1,3	8,9	22,9
<i>Parachironomus</i>	6,1	1,5	7,4	30,3
Corixidae	4,6	1,1	5,7	36,0
Arrenuridae	4,6	1,5	5,6	41,6
<i>Oxyethira</i>	4,0	1,2	4,9	46,6
<i>Helobdella</i>	3,8	0,6	4,7	51,2
Dytiscidae	3,7	0,8	4,6	55,8
<i>Ablabesmyia</i>	3,6	1,0	4,4	60,2

(Continúa)

SIMILARIDAD DENTRO DE ZONAS				
Taxón	Abun med	Sim/DE	% cont	% acum
<i>Labrundinia</i>	3,5	1,0	4,3	64,5
<i>Alotanypus</i>	3,3	1,1	4,1	68,6
<i>Hydrozetes3</i>	3,0	0,9	3,7	72,3
Lumbriculidae	2,8	0,6	3,4	75,7
Ceratopogonidae	2,6	0,9	3,2	78,8
<i>Hydrozetes4</i>	2,5	0,8	3,0	81,9
Sublitoral - profunda - Disimilaridad media: 81,9				
<i>Hydrozetes3</i>	9,6	0,7	11,8	11,8
<i>Psectrocladius</i>	9,3	0,7	11,4	23,1
<i>Oxyethira</i>	8,7	0,8	10,6	33,7
<i>Helobdella</i>	8,6	0,5	10,5	44,2
Lumbriculidae	6,2	0,9	7,5	51,7
<i>Hydrozetes4</i>	5,2	0,6	6,3	58,0
Lumbricidae	4,7	0,9	5,7	63,7
<i>Alotanypus</i>	4,5	0,8	5,5	69,2
Tubificidae	4,4	0,8	5,4	74,6
<i>Hydrozetes1</i>	2,8	0,7	3,4	78,0
<i>Chironomus</i>	2,7	0,5	3,3	81,3

(β_{sim}) y el componente β de anidamiento (β_{sne}) se calculó a partir de la diferencia entre el índice de Sorensen (β_{sor}), que incorpora tanto anidamiento como diferencias de riqueza de especies, y β_{sim} ($\beta_{sne} = \beta_{sor} - \beta_{sim}$) (Baselga, 2010). Se realizaron los análisis multivariados Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) y Porcentaje de Similaridad (Simper) utilizando el programa PRIMER V7. El ordenamiento nMDS se utilizó como una medida de disimilitud promedio, diversidad β , alrededor de un grupo de unidades de observación individuales en un espacio multivariado (Anderson et al., 2006). El Simper permitió identificar los taxones típicos de cada grupo de muestras y aquellas que contribuyen a diferenciar los grupos identificados, a partir del porcentaje de similitud o disimilaridad y al análisis de las relaciones entre las similaridades o disimilaridades medias y la desviación estándar de las mismas (sim/DS; dis/DS) (Clarke y Gorley, 2015).

RESULTADOS

Variables ambientales

Las variables físico-químicas, en la zona litoral del lago, fueron similares en todos los sitios de muestreo, con aguas oxigenadas (8,9 mg/l⁻¹), frías (12,28 °C), de baja conductividad eléctrica (9,8 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) y ácidas (5,21). La profundidad máxima del lago fue 9,0 m. Se observó una ligera estratificación térmica. La temperatura descendió progresivamente 1,0 °C hasta los 3 m de profundidad y, luego, permaneció constante hasta el fondo a 10,9 °C (Fig.

1). La saturación de oxígeno se encontró por encima del 90 % en toda la columna de agua. La profundidad estuvo correlacionada inversa y significativamente ($p < 0,01$), en más de 80 %, con temperatura y oxígeno. Las muestras de la zona litoral estaban integradas por vegetación macrofítica, materia orgánica y sedimentos. Las muestras de las zonas sublitoral y profunda estaban integradas por materia orgánica y sedimentos, excepto en las muestras 11 y 14 en las que también se observaron restos de vegetación.

Variables biológicas

La densidad de macroinvertebrados varió entre las zonas del lago Cristalina con 2498, 1704 y 2967 ind.m⁻² en litoral, sublitoral y profunda, respectivamente. Por familias, las más abundantes fueron Hydrozetidae (*Hydrozetes* spp), Lumbriculidae y Chironomidae con 39,6, 31,6 y 18,4 %, respectivamente, del total de organismos encontrados en el lago Cristalina. La abundancia de macroinvertebrados varió entre las tres zonas en el gradiente de profundidad (Fig. 2). *Hydrozetes* y Chironomidae se encuentra en proporciones diez a 15 y dos a cinco veces más abundantes en litoral que en sublitoral y profunda, respectivamente. Lumbriculidae, por el contrario, incremento su abundancia con el aumento de la profundidad. *Hydrozetes1* se correlacionó inversamente (-0,775) con la profundidad y positivamente (0,838) con la abundancia de macrófitos, ambas significativamente ($p < 0,01$).

En las 20 muestras recolectadas en el lago Cristalina, se identificaron un total de 28 taxones de macroinvertebrados, riqueza γ . Taxonómicamente, los grupos con mayor riqueza fueron los quironómidos con nueve géneros, ácaros con seis taxones y oligoquetos con tres. La distribución y abundancia relativa de macroinvertebrados en cada una de las zonas del lago se muestran en la figura 2. Los macroinvertebrados con mayor amplitud de distribución en el lago son *Psectrocladius*, *Hydrozetes1* y *Oxyethira*, que aparecen en más del 50 % de las muestras. La familia Lumbriculidae solo fue observada en cuatro de las 20 muestras recolectadas. Por zonas, diez morfotipos de macroinvertebrados fueron encontrados en todos los gradientes de profundidad. Por familias, seis se encuentran presentes en las tres profundidades, litoral, sublitoral y profunda. La riqueza α de macroinvertebrados de Cristalina aumentó con la riqueza γ , indicando que, probablemente, este ensamblaje no se encuentra saturado ($r = 0,58$, $p < 0,03$, $r^2 = 0,34$). La riqueza γ explica el 34 % de la variación de la riqueza α (Fig. 3a). La partición aditiva de la diversidad mostró que el aporte de la riqueza β_1 a la riqueza total de cada zona del lago es mayor que el aporte de la riqueza α_1 (Fig. 3b). β_1 litoral aporta el 57 %, β_1 sublitoral 71 % y β_1 profunda 70 %. El componente de riqueza β_2 lago fue 72 %.

La disimilaridad total por pares (β_{sor}) de la zona litoral del lago fue más alta con la zona profunda que con la zona sublitoral (Fig. 4a). La disimilaridad β_{sor} más baja fue 0,25 para sublitoral-profunda. La partición de β_{sor} mostró que

el componente de recambio (β_{sim}) fue alto entre las zonas litoral-sublitoral y entre sublitoral-profunda, $\beta_{sim} = 66,67\%$ y $57,14\%$, respectivamente. En tanto que, entre litoral-profunda, el mayor aporte a la disimilaridad β_{sor} se debió al anidamiento, $\beta_{sne} = 61,22\%$.

El análisis nMDS mostró diferencias en la composición de macroinvertebrados con relación a las zonas por profundidad (Fig. 4b). La estructura de los ensamblajes de la zona litoral es diferente de las zonas sublitoral y profunda y, entre estas dos últimas, es relativamente similar. Dos sitios (11 y 14), uno de la zona sublitoral y otro de la zona profunda, se separaron espacialmente de sus agrupaciones debido a que fueron los de mayor riqueza dentro de cada zona, 15 y diez taxones, respectivamente. En estos sitios se observaron macrófitas y mayores abundancias de Lumbriculidae ($> 60\%$). El análisis Simper mostró los taxones característicos dentro de cada zona (Tabla 1) e identificó las especies que más contribuyen a diferenciar los ensamblajes de macroinvertebrados entre zonas. La similitud entre las muestras dentro de litoral es cercana al 55% . La similitud entre muestras dentro de las zonas sublitoral y profunda es $< 20\%$. Las especies típicas de la zona litoral, con relaciones $Disi/DE > 1,20$, fueron *Hydrozetes*1, *Psectrocladius*, *Parachironomus* y Arrenuridae. Tanto en sublitoral como en profunda se encontraron tres taxones que acumulan más del 80% de la contribución al ensamblaje de cada zona; sin embargo, presentaron relaciones $Sim/DE > 0,5$. Las disimilaridad entre zonas fue $> 80\%$. Los morfotipos con relaciones $Disi/DE > 1,10$: *Hydrozetes*1, *Psectrocladius*, *Parachironomus*, Corixidae, Arrenuridae, *Oxyethira* y *Ablabesmyia*, contribuyeron en más del 45% a la disimilaridad entre las zonas litoral-sublitoral y litoral-profunda. Las relaciones $Disi/DE$ para la disimilaridad entre sublitoral y profunda fueron $< 1,0$.

DISCUSIÓN

La riqueza taxonómica de macroinvertebrados acuáticos del lago Cristalina (28 morfotipos) es mayor que la reportada para otros lagos tropicales de alta montaña, tanto de la zona andina (7 a 20 taxones por lago) (Posada-García et al., 2008; Alba-Hincapié et al., 2016; Gómez et al., 2016; Tapia et al., 2018) como de América Central (cuatro a ocho taxones por lago) (Alcocer et al., 2021). La riqueza de Cristalina también es mayor a la encontrada en lagos de alta montaña de algunas regiones de la zona templada europea (14 a 23 taxones por lago) (Hamerlík et al., 2014; Ungermanová et al., 2014). Parte de estas diferencias se pueden atribuir a que algunos taxones, como los quironómidos, no se identifican a nivel genérico y lo hacen solo a familia o subfamilia. Aun cuando Cristalina es un lago tropical andino pequeño (< 2 ha) (Herrera-Martínez et al., 2017), mostró variaciones de diversidad dentro de cada zona y entre ellas. La correlación entre las riquezas γ y α indica un patrón no saturado de taxones, entre más especies hay en cada zona del lago, más especies

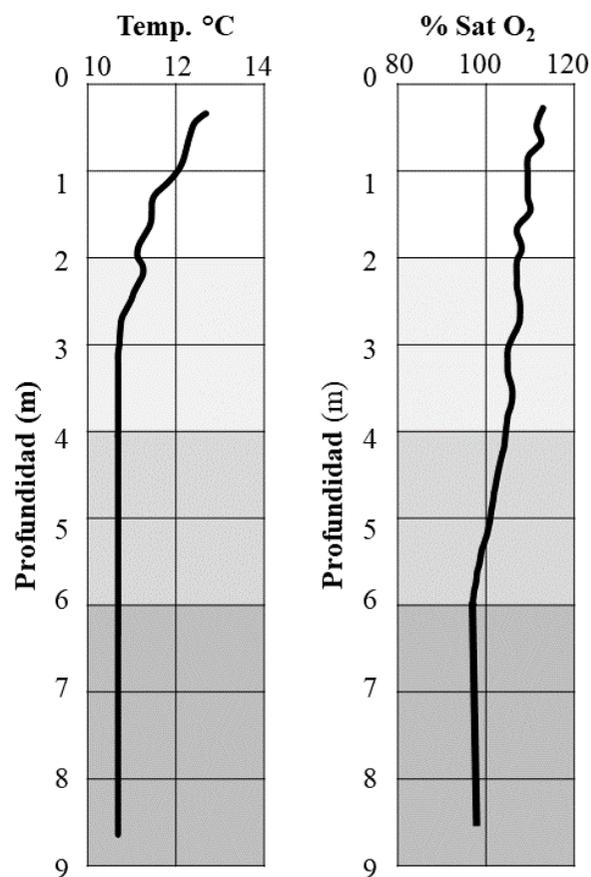


Figura 1. Perfiles verticales de temperatura y oxígeno disuelto en el lago Cristalina.

se encontrarán en cada sitio. Patrones insaturados de especies indican baja interacción entre las especies de una comunidad local y la diversidad se atribuye más a procesos no interactivos regionales, a la reserva regional de especies, que a patrones interactivos como competencia (Cornell y Lawton, 1992). Si la comunidad local estuviera saturada la diversidad β no se incrementaría con la riqueza regional (Srivastava, 1999) y la riqueza α sería relativamente más alta. Sin embargo, Loreau (2000) establece que la interpretación de una comunidad saturada o no saturada, a partir de correlaciones entre diversidades local y regional, son dependientes de la escala geográfica que, a su vez, tiene efecto sobre el equilibrio entre las diversidades α y β . En nuestro caso el tamaño muestral de sitio es considerado pequeño y, por lo tanto, sugiere que es adecuado para nuestras conclusiones. A pesar de esto creemos que es necesario seguir trabajando para entender las relaciones entre las diversidades α y β de los macroinvertebrados a diferentes escalas geográficas. La riqueza por sitio α es baja con relación a la riqueza regional γ ; es la riqueza β la responsable de la mayor parte de la riqueza regional, tanto a escala de zonas como total del lago. Esto demuestra la disimilitud entre sitios y entre zonas del lago Cristalina, a pesar de su pequeño tamaño.

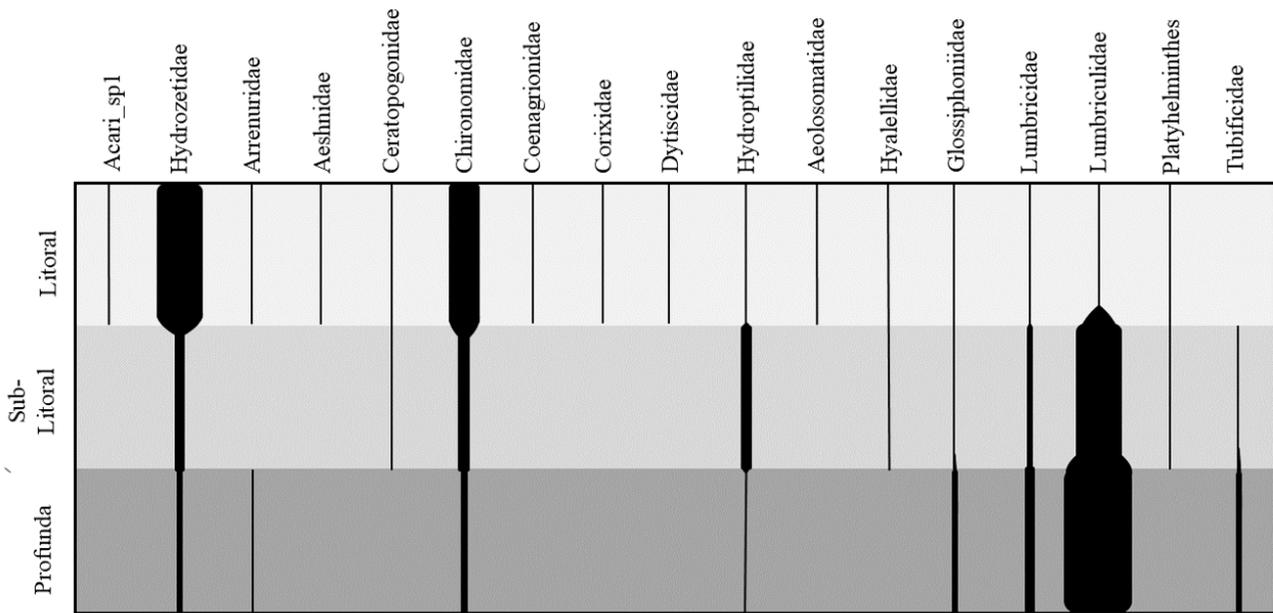


Figura 2: Distribución y Abundancia de macroinvertebrados a grandes grupos por zonas en el lago.

La partición de la diversidad beta muestra que el mayor aporte a la disimilitud se debe al recambio de especies que al anidamiento. Sin embargo, este no es así entre todas las zonas, entre litoral y profunda la mayor parte de la disimilitud se debe al anidamiento β_{sne} ; lo que demuestra el efecto de gradiente ambiental sobre la estructura de la diversidad de macroinvertebrados en lagos andinos. La alta disimilitud por anidamiento entre la zona litoral más somera y la profunda indica diferencias fisiológicas de los organismos para tolerar los cambios en el gradiente ambiental. Nuestro trabajo permitió establecer la importancia de los microhábitats en la diversidad biológica de los macroinvertebrados en lagos andinos. La riqueza por zonas disminuye en el gradiente de profundidad. La zona litoral presenta un ensamblaje característico dominado, principalmente, por *Hydrozetes*, *Psectrocladius*, *Parachironomus* y *Arrenuridae* con similitudes entre muestras > 50 %. Las zonas sublitoral y profunda presentaron una amplia variación en la diversidad entre muestras, similitud baja, lo que no permite identificar un ensamblaje característico de cada una de ellas. Sin embargo, *Psectrocladius* y *Oxyethira* fueron frecuentes en estas dos zonas, acompañados de *Hydrozetes*3 en sublitoral y de *Alotanyus* en profunda.

La presencia de los taxones más representativos en la zona litoral del lago Cristalina es concordante con su biología y ecología. La dieta de *Hydrozetes* incluye bacterias, microalgas y detritos de plantas, entre otros (Weigmann y Deichsel, 2006), y su hábitat son las plantas acuáticas, o entre musgos en suelos inundados (Bayartogtokh y Ermilov, 2019). *Psectrocladius*, es un género que, al igual que sucede en Cristalina, puede habitar lagos de aguas frías, por encima de 2000 m.s.n.m. en Centro América (Wu et

al., 2015) y se asocia a musgos de la zona litoral como *Sphagnum* (Tarkowska-Kukuryk y Mieczan, 2014). Contrario a lo reportado para la literatura, en donde *Parachironomus*, al parecer, tiende a habitar zonas con bajas contracciones de oxígeno (Cortelezzi et al., 2020); en Cristalina solo se encontró en la zona litoral más oxigenada. Se ha reportado que *Parachironomus* prefiere habitar macrófitas como *Myriophyllum* (Williams et al., 2020); macrófita que ha sido reportada en lagos cercanos a Cristalina en la parte somera (Ramos et al., 2013). *Arrenuridae* es el único taxón colectado en la zona litoral y profunda, aunque en bajas densidades; la mayoría de las especies de la familia *Arrenuridae* pertenece al género *Arrenurus*. En América del sur se han descrito 153 especies (Rosso de Ferradás y Fernández, 2005; Smit, 2020), buena parte de ellos son parásitos de otros organismos (Gerson et al., 2003). Muchas de las especies de esta familia pueden soportar largos periodos en condiciones difíciles, por ejemplo, con un mínimo de humedad en la zona litoral (Davids et al., 2006).

El oxígeno es un factor que determina la distribución de los organismos en el gradiente de profundidad. En el lago Cristalina la zona limnética presenta una saturación de oxígeno mayor al 70 %. Sin embargo, en algunos periodos del año, y particularmente en la noche, se pueden presentar periodos de disminución de oxígeno en estos lagos andinos de alta montaña tropical (Herrera-Martínez, 2016). Además, a pesar de que la columna de agua está oxigenada, no necesariamente los sedimentos también lo están; esto debido a que la zona más profunda suele estar integrada por sedimentos finos en donde se reduce el intercambio gaseoso y se acumula materia orgánica (Herrera-Martínez, 2016). En lagos de alta montaña se ha

observado que, en períodos de estratificación, cuando se reduce la concentración de oxígeno en el fondo, se reduce la abundancia de macroinvertebrados; en tanto que, en períodos de mezcla vertical, el aporte de oxígeno al fondo permite el desarrollo de un ensamblaje más complejo y abundante, particularmente de quironómidos (Alcocer et al., 2022). Podemos suponer que, a futuro, cambios pequeños en condiciones como la temperatura pueden tener efecto sobre otras características ambientales como la concentración de oxígeno, con efectos sobre la estructura biótica. La zona litoral ofrece una mayor diversidad de hábitats para el establecimiento de macroinvertebrados de diferentes grupos taxonómicos lo que determinó la presencia de diez taxones exclusivos y mayor riqueza, con alta disimilaridad por recambio. Organismos como los corixidos y anfípodos prosperan en esta zona, y en el caso de estos últimos (familia Hyalellidae) se encuentran asociados a la vegetación acuática y se alimentan de materia orgánica en descomposición (Liévano y Ospina 2007). En Cristalina las densidades de organismos en la zona profunda son muy bajas, excepto en Lumbriculidae, los cuales presentan la mayor densidad de organismos en la zona profunda, aunque limitada a unas pocas muestras. Esta abundancia se atribuye a mayores concentraciones de materia orgánica y a la tolerancia de estos organismos a bajas concentraciones de oxígeno en los sedimentos finos (Prat y Rieradevall, 1998). En lagos oligotróficos de alta montaña, la descomposición de material autóctono como las macrófitas, generan un gran aporte de materia orgánica, propiciando un hábitat idóneo para el establecimiento de algunos oligoquetos.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que la diversidad en los sitios y zonas del lago es baja con relación a la diversidad total γ , y varía entre ellos, con altos valores de diversidad β . Esto conduce a pensar que las diferencias de hábitat dentro de un lago tropical andino de alta montaña, a pesar de su pequeño tamaño, son necesarias para mantener una mayor diversidad de macroinvertebrados.

Los ensamblajes de macroinvertebrados de lagos andinos tropicales cambian espacialmente, vertical y horizontalmente, principalmente por el recambio de especies; aun cuando entre la zona litoral más somera y la más profunda, la disimilaridad por anidamiento es mucho mayor.

Las diferencias en las condiciones ambientales entre zonas del lago no son muy amplias, pero son suficientes para incrementar la diversidad β ; indicando que estos ecosistemas de lago son vulnerables a tensores naturales y antrópicos como el calentamiento global.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, así como a los investigadores del grupo Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad - XIUÂ de la UPTC, quienes apoyaron las actividades de campo, también agradecemos a los participantes del curso “Los Quironómidos, un elemento importante y desconocido de la Biodiversidad de las lagunas andinas”, quienes apoyaron en la fase de campo y separación de las muestras en laboratorio; este curso se realizó en el marco de la convocatoria DIN 01 de 2018 “Movilidad - apoyo para

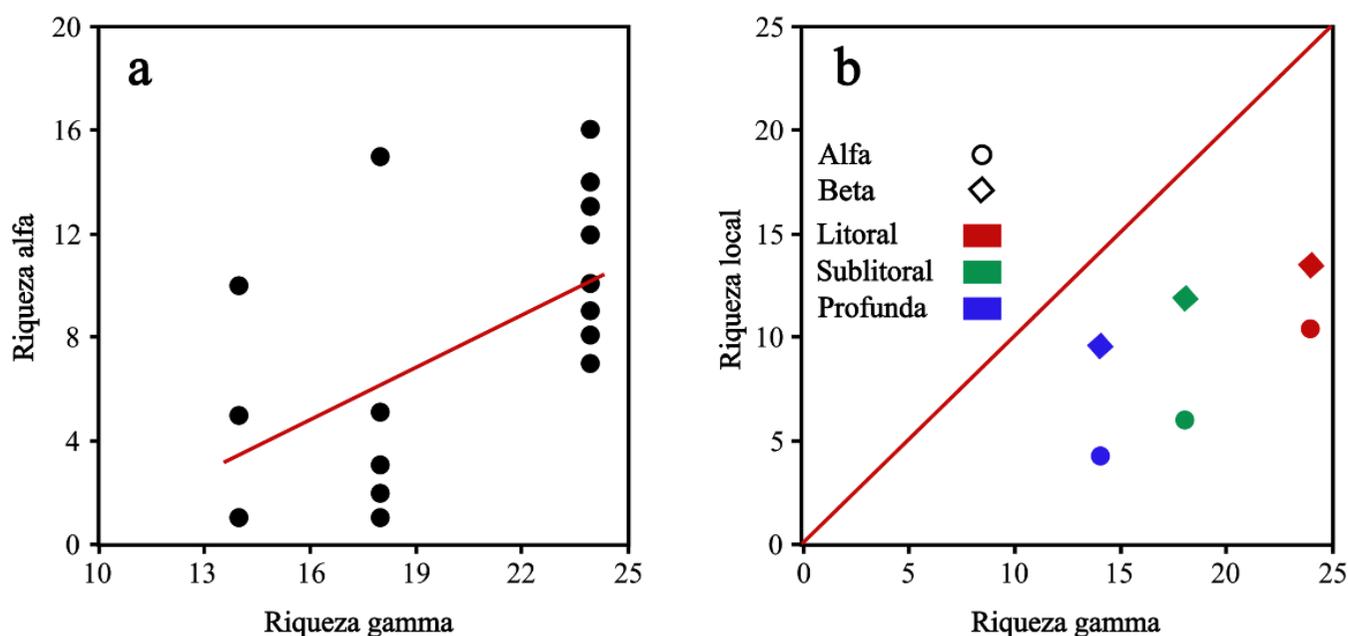


Figura 3. a- Relación entre la riqueza gamma y la riqueza alfa de los macroinvertebrados en el lago Cristalina. b- Contribución de los componentes alfa y beta a la riqueza gamma de los macroinvertebrados en las tres zonas del lago.

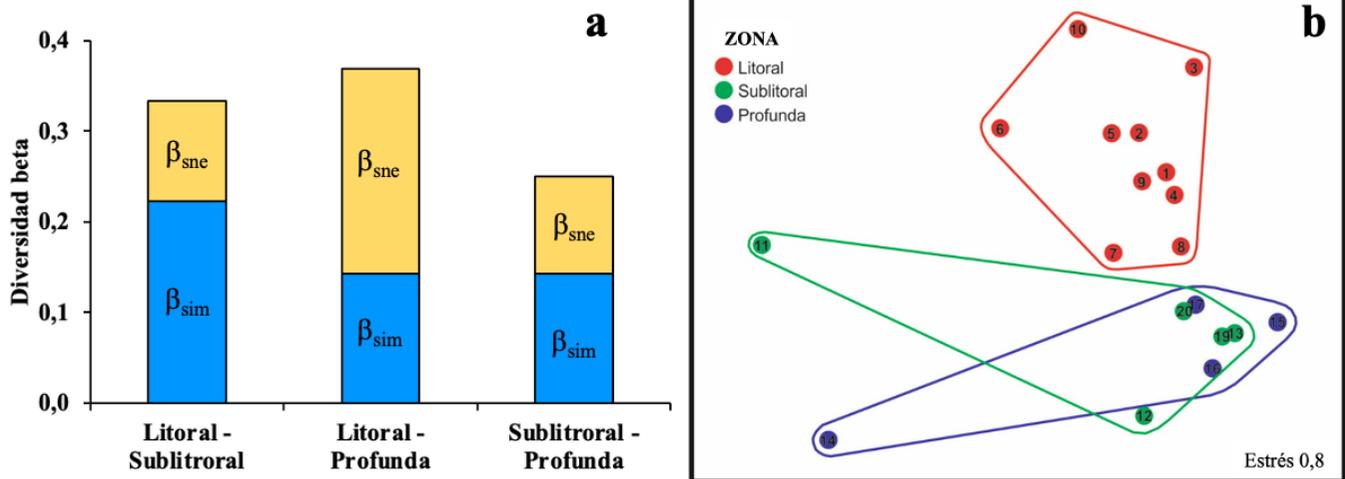


Figura 4. a- contribución de los componentes de recambio, β_{sim} , y de anidamiento, β_{sne} , a la diversidad total, β_{sor} , de macroinvertebrados en el lago Cristalina. b- Diagrama del análisis nMDS de los macroinvertebrados.

la participación en eventos, estancias cortas e invitación de profesores extranjeros”.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

YHM: Conceptualización, adquisición de recursos, desarrollo de la investigación en campo, análisis de datos, escritura, revisión. MGPO: Desarrollo de la investigación en campo, análisis de muestras en laboratorio, escritura, revisión, edición. NP: Conceptualización, desarrollo de la investigación en campo, análisis de muestras en laboratorio, escritura, revisión. NC: Desarrollo de la investigación en campo, análisis de muestras en laboratorio, revisión. YLG: Desarrollo de la investigación en campo, análisis de muestras en laboratorio, revisión.

REFERENCIAS

- Alba-Hincapié, A. M., González-Rey, G., y Longo, M. (2016). Macroinvertebrados asociados a macrófitas en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana* 17 (Suplemento 2 - Páramos), 3-19. <https://doi.org/10.21068/C2016v17s02a01>
- Alcocer, J., Lewis, W.M., Hernández, M.C., Oseguera, L.A., Pérez, V.J.J., y Prat, N. (2022). Habitat expansion of a tropical chironomid by seasonal alternation in use of litoral and profundal zones. *Journal of limnology*, 81(1).
- Alcocer, J., Oseguera, L. A., Ibarra-Morales, D., Escobar, E., y García-Cid, L. (2021). Responses of benthic macroinvertebrate communities of two tropical, high-mountain lakes to climate change and deacidification. *Diversity*, 13(6), 243. <https://doi.org/10.3390/d13060243>
- Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., y McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, 9(6), 683-693. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., y Leprieur, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1069-1079. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12388>
- Bayartogtokh, B., y Ermilov, S. G. (2019). A new species of Hydrozetes (Acari: Oribatida, Hydrozetidae) from Ecuador and a key to Neotropical species. *International Journal of Acarology*, 45(5), 328-334.
- Brusa, F., Negrete, L., Herrera-Martínez, Y., y Herrando-Pérez, S. (2012). Girardia festae (Borelli, 1898) (Platyhelminthes: Tricladida: Dugesiidae): distribution extension in a high-altitude Girardia festae lake from Colombia. *Check List*, 8(2), 276-279. <https://doi.org/10.15560/8.2.276>
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., y Zuria, I. (2012). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3). <https://doi.org/10.7550/rmb.25510>
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., y Gomes, P. (2011). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760-771. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00694.x>
- Chen, J., Zhang, E., Brooks, S.J., Huang, X., Wang, H., Liu, J., y Chen, F. (2014). Relationships between chironomids and water depth in Bosten Lake, Xinjiang, northwest China. *Journal of paleolimnology*, 51(2), 313-323. <https://doi.org/10.1007/s10933-013-9727-5>
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2015). PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory. PRIMER-E Ltd.

- Cornell, H. V., y Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of animal ecology*, 1-12.
- Cortezzi, A., Simoy, M. V., Siri, A., Donato, M., Cepeda, R. E., Marinelli, C. B., y Berkunsky, I. (2020). New insights on bioindicator value of Chironomids by using occupancy modelling. *Ecological Indicators*, 117, 106619. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106619>
- Davids, K., Di Sabatino, A., Gerecke, R., Gledhill, T., Smit, H. y Van der Hammen, H. (2006). Acari: hydrachnidia. In *Süßwasserfauna von Mitteleuropa*, Vol. 7/2-1 *Chelicerata: Araneae/Acari I* (pp. 241-376). Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg.
- Eggermont, H., Kennedy, D., Hasiotis, S. T., Verschuren, D., y Cohen, A. (2008). Distribution of living larval Chironomidae (Insecta: Diptera) along a depth transect at Kigoma Bay, Lake Tanganyika: implications for palaeoenvironmental reconstruction. *African Entomology*, 16(2), 162-184. <https://hdl.handle.net/10520/EJC32786>
- Engels, S., Cwynar, L.C., Rees, A. B., y Shuman, B. N. (2012). Chironomid-based water depth reconstructions: an independent evaluation of site-specific and local inference models. *Journal of Paleolimnology*, 48(4), 693-709. <https://doi.org/10.1007/s10933-012-9638-x>
- Fernández, H. y Domínguez, E. (2009). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. *Entomotropica*, 16(3), 219.
- Gerson, U., Smiley, R. L., y Ochoa, R. (2003). Mites (Acari) for pest control. John Wiley & Sons.
- Goldschmidt, T., Pimiento-Ortega, M. G., y Herrera-Martínez, Y. (2021). A new species of Tartarothyas K. Viets, 1934 from Colombia, the first record of the genus in the Neotropics. *J. Limnol.* 81, *SPIXIANA* 44(2) 243-256. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2022.2055>
- Gómez, S., Salazar, C., y Longo, M. (2016). Diversidad y biomasa de macroinvertebrados asociados a cuatro tipos de sustratos en la laguna La Virginia, páramo Sumapaz, Colombia. *Biota Colombiana*, 17(Suplemento 2 - Páramos), 20-38. <https://doi.org/10.21068/C2016v17s02a02>.
- Hamerlík, L., Svitok, M., Novikmec, M., Očadlík, M., y Bitušík, P. (2014). Local, among-site, and regional diversity patterns of benthic macroinvertebrates in high altitude waterbodies: do ponds differ from lakes?. *Hydrobiologia*, 723(1), 41-52. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1621-7>
- Hauer, F. R., y Resh, V. H. (2017). Macroinvertebrates. In *Methods in Stream Ecology*, Volume 1 (pp. 297-319). Academic Press.
- Herrera-Martínez, Y. (2016). Estructura de los ensamblajes de crustáceos zooplanctónicos de la Cordillera Oriental de Colombia y su relación con el gradiente altitudinal y la presencia de trucha [Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Colombia - Departamento de Biología]. Repositorio Institucional Universidad Nacional.
- Herrera-Martínez, Y., Paggi, J. C., y García, C. B. (2017). Cascading effect of exotic fish fry on plankton community in a tropical Andean high mountain lake: a mesocosm experiment. *Journal of limnology* 76(2), 397-408. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1488>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 5-13.
- Loreau, M. (2000). Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology letters*, 3(2), 73-76. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00127.x>
- Legendre, P., Borcard, D., y Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435-450. <http://www.jstor.org/stable/4539111>
- Liévano, A., y Ospina, R. (2007). Guía ilustrada de los macroinvertebrados acuáticos del río Bahamón. Bogotá D.C. Universidad El Bosque e Instituto Alexander Von Humbolt. Bogotá, D. C. 130p.
- Meneses-Ortegón, L. A., y Herrera-Martínez, Y. (2013). Estudio preliminar de la avifauna asociada a parches de *Polylepis quadrijuga* (Rosaceae) del Páramo de la Rusia, Duitama (Boyacá-Colombia). *Luna Azul*, (36), 40-54. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1909-24742013000100004&lng=en&nrm=iso. ISSN 1909-2474
- Meneses-Ortegón, L. A., y Herrera-Martínez, Y. (2015). Bacterioplankton de tres humedales altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1), 1-10.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., y Berg, M. B. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America, 4th edn. Kendall.
- Pešić, V., Chatterjee, T., Herrera-Martínez, Y., y Herrando-Pérez, S. (2010). *Wandesia* (Partnuniella) *lehmanni* - a new water mite species (Acari: Hydrachnidia, Hydryphantidae) from a high-altitude lake in the Colombian Andes. *International Journal of Acarology* 36(1): 53-58. <https://doi.org/10.1080/01647950903508508>
- Pleskot, K., Tóth, M., y Apolinarska, K. (2019). Distribution of subfossil chironomids (Diptera, Chironomidae) along a water depth gradient in the shallow Lake Spore, northern Poland. *Journal of Limnology*, 78(3).
- Posada-García, J. A., Abril-Ramírez, G., y Parra-Sánchez, L. N. (2008). Diversidad de los macroinvertebrados acuáticos del páramo de Frontino (Antioquia, Colombia). *Caldasia* 30(2), 441-455.
- Prat, N., y Rieradevall, M. (1998). Criterios de evaluación de la calidad del agua en lagos y embalses basados en los macroinvertebrados bentónicos. *Actualidades Biológicas*, 20(69), 137-147.

- Prat, N., González-Trujillo, J. D., y Ospina-Torres, R. (2014). Clave para la determinación de exuvias pupales de los quironómidos (Diptera: Chironomidae) de ríos altoandinos tropicales. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1385-1406.
- Ramos, C., Cárdenas-Avella, N. M., y Herrera-Martínez, Y. (2013). Caracterización de la comunidad de Macrófitas acuáticas en lagunas del Páramo de La Rusia (Boyacá-Colombia). *Ciencia en Desarrollo*, 4(2), 73-82.
- Rangel-Ch, J. O. (2018). Colombia Diversidad Biótica XVI: Patrones de riqueza y de diversidad de las plantas con flores en el bioma de Páramo. Primera edición. - Bogotá : Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. 386 pag. <http://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/81486>
- Razali, N. M., y Wah, Y. B. (2011). Power comparisons of shapiro-wilk, kolmogorov-smirnov, lilliefors and anderson-darling tests. *Journal of Statistical Modeling and Analytics*, 2(1), 21-33.
- Rico-Sánchez, A. E., Rodríguez-Romero, A. J., López-López, E., y Sedeño-Díaz, J. E. (2014). Patrones de variación espacial y temporal de los macroinvertebrados acuáticos en la Laguna de Tecocomulco, Hidalgo (México). *Revista de Biología tropical*, 62, 81-96. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442014000600006&lng=en&tlng=es.
- Rosso de Ferradás, B., y Fernández, H. R. (2005). Elenco y biogeografía de los ácaros acuáticos (Acari, Parasitengona, Hydrachnidia) de Sudamérica. *Graellsia*, 61(2), 181-224.
- Ruiz-Moreno, J. L., Ospina Torres, R., y Riss, W. (2000). Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (diptera: chironomidae) de la Sabana de Bogotá. II. subfamilia chirominae. *Caldasia*.
- Silva, F. L. D., y Ferrington, L. C. (2018). Systematics of the new world genus *Pentaneura* Phillip (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae): Historical review, new species and phylogeny. *Zoologischer Anzeiger* Vol. 274, 60-89. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2017.11.010>
- Smit, H. (2020). New records of the water mite genus *Arrenurus* Dugès, 1834 from South America (Acari: Hydrachnidia: Arrenuridae), with the description of five new species and one new subspecies. *Acarologia*, 60(2), 371-389.
- Srivastava, D. S. (1999). Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 1-16.
- Tapia, L., Sánchez, T., Baylón, M., Jara, E., Arteaga, C., Maceda, D. y Salvatierra, A. (2018). Invertebrados bentónicos como bioindicadores de calidad de agua en Lagunas Altoandinas del Perú. *Ecología Aplicada*, 17(2), 149-163.
- Tarkowska-Kukuryk, M., y Mieczan, T. (2014). Distribution and Environmental Determinants of Chironomids (Diptera, Chironomidae) in Sphagnum Microhabitats. *Polish Journal of Environmental Studies*, 23(2).
- Thomaz, S. M., y Cunha, E. R. D. (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(2), 218-2366. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>
- Ungermanová, L., Kolaříková, K., Stuchlík, E., Senoo, T., Horecký, J., Kopáček, J., Chvojka, P., Tátosová, J., Bitušík, P., y Fjellheim, A. (2014). Littoral macroinvertebrates of acidified lakes in the Bohemian Forest. *Biologia*, 69(9), 1190-1201. <https://doi:10.2478/s11756-014-0420-6>
- Van Colen, W. R., Mosquera, P., Vanderstukken, M., Goiris, K., Carrasco, M. C., Decaestecker, E., y Muylaert, K. (2017). Limnology and trophic status of glacial lakes in the tropical Andes (Cajas National Park, Ecuador). *Freshwater Biology*, 62(3), 458-473.
- Weigmann, G., y Deichsel, R. (2006). 4. Acari: limnic Oribatida. In: Gerecke, R., Chelicerata A, Acari I, eds. Süßwasserfauna von Mitteleuropa 7/2-1. München: Spektrum; p. 89-112. <https://doi.org/10.1111/fwb.12878>
- Whittaker, R. H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Williams, N., Suárez, D. A., Juncos, R., Donato, M., Guevara, S. R., y Rizzo, A. (2020). Spatiotemporal structuring factors in the Chironomidae larvae (Insecta: Diptera) assemblages of an ultraoligotrophic lake from northern Patagonia Andean range: implications for paleolimnological interpretations. *Hydrobiologia*, 847(1), 267-291. <https://doi:10.1007/s10750-019-04089-w>
- Wilson, M. V., y Shmida, A. (1984). Measuring beta diversity with presence-absence data. *The Journal of Ecology*, 72(3), 1055-1064. <https://doi:10.2307/2259551>
- Wu, J., Porinchu, D. F., Horn, S. P., y Haberyan, K. A. (2015). The modern distribution of chironomid sub-fossils (Insecta: Diptera) in Costa Rica and the development of a regional chironomid-based temperature inference model. *Hydrobiologia*, 742(1), 107-127. <https://doi:10.1007/s10750-014-1970-x>
- Wu, K., Zhao, W., Li, M., Picazo, F., Soininen, J., Shen, J., Zhu, L., Cheng, X., y Wang, J. (2020). Taxonomic dependency of beta diversity components in benthic communities of bacteria, diatoms and chironomids along a water-depth gradient. *Science of the Total Environment*, 741, 140462. <https://doi:10.1016/j.scitotenv.2020.140462>