

CAPÍTULO 6

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA COMUNITARIA DE LAS AMEBAS TECADAS EN LAS TURBERAS DE LA REGIÓN DE AYSÉN, CHILE

Leonardo D. Fernández

Centro de Investigación en Recursos Naturales y Sustentabilidad (CIRENYS), Universidad Bernardo O'Higgins, Santiago, Chile.

E-mail: limnoleo@gmail.com

Resumen

Se investigó la composición y estructura comunitaria de protistas conocidos como amebas tecadas o tecamebas en 10 turberas (6 naturales dominadas por *Sphagnum*, 2 naturales con vegetación mixta y 2 intervenidas) de la región de Aysén, Chile. En cada turbera se recolectaron 10 muestras de ca. 100 g de vegetación, lo que resultó en un total de 100 muestras. En las muestras se identificaron 74 especies de tecamebas 11 de las cuales son endémicas del sur de Chile. *Diffflugia*, *Centropyxis* y *Euglypha* fueron los géneros más diversos y representaron el ~19% (n = 26 especies) de la diversidad total. Curvas de inter- y extrapolación sugirieron que se registró parte significativa de la diversidad. Las turberas dominadas por *Sphagnum* fueron las más diversas (n = 74 especies), seguidas por las mixtas (n = 43) y finalmente por las intervenidas (n = 28). Las comunidades de tecamebas de las turberas de *Sphagnum* estuvieron compuestas por especies comunes y exclusivas. En cambio, las comunidades de las turberas mixtas e intervenidas solo estuvieron compuestas por especies comunes que también estaban presentes en las turberas de *Sphagnum*. Por tanto, las turberas de *Sphagnum* son reservorios de biodiversidad: albergan a toda la diversidad de tecamebas observada en las turberas de la región de Aysén y tienen entre 2 y 3 veces más especies de tecamebas que las turberas mixtas e intervenidas, respectivamente.

Palabras clave: Arcellinida, Cercozoa, endemismo, eucariotas unicelulares, tecamebas.

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el término protista es utilizado para agrupar informalmente a todos los organismos eucariotas unicelulares del planeta, mientras que el término protozoo es utilizado exclusivamente para referirse a los protistas heterótrofos (Fernández & Damborenea, 2020). Los protistas son los eucariotas más diversos y abundantes del planeta. Su diversidad taxonómica, genética y funcional, en conjunto con su abundancia, superan a la de sus contrapartes multicelulares (i.e. hongos, plantas y animales), tanto en los ecosistemas marinos (de Vargas *et al.* 2015) como en los terrestres (Mahé *et al.* 2017). Los protistas desempeñan distintos roles en los ecosistemas del planeta. Algunos son patógenos de plantas y animales, aunque la mayor parte de ellos actúan como proveedores de servicios ecosistémicos, contribuyendo en el loop microbiano, a regular las poblaciones bacterianas y a potenciar el crecimiento de las plantas, entre otras funciones (revisado en Geisen *et al.* 2018).

En Chile tenemos un conocimiento deficiente sobre los protistas que habitan en los ecosistemas de nuestro país (Rivera, 2006; Woelfl, 2006; Fernández *et al.* 2015). En particular, desconocemos la identidad de los protistas que habitan en las turberas de la zona austral (Fernández *et al.* 2016), ecosistemas que destacan tanto por su función ecosistémica como por sus bajos niveles de intervención humana (Domínguez *et al.* 2015). Por tanto, las turberas australes representan una gran oportunidad para estudiar las comunidades naturales de los protistas. En este contexto, este estudio investigó la composición y estructura comunitaria de protistas conocidos como amebas tecadas o tecamebas (a veces llamadas también amebas testadas) en las turberas de la región de Aysén, Chile.

Las tecamebas conforman un grupo de protistas polifiléticos (organismos que no comparten un ancestro en común reciente) compuesto por tres linajes monofiléticos: (1) Arcellinida, (2) Euglyphida y (3) Amphitremida (Kosakyan *et al.* 2020). Estos protistas se caracterizan por tener un caparazón que rodea y protege a la célula del organismo. El caparazón también recibe el nombre de teca y probablemente inspiró los nombres informales de estos microorganismos. El caparazón es construido por el organismo ya sea aglutinando sedimento y otros elementos encontrados en el entorno (caparazón exógeno), o sintetizando y posteriormente aglutinando placas calcáreas o silíceas (caparazón autógeno) (Delaine *et al.* 2012). El tamaño del caparazón varía entre especies y fluctúa entre 5 y 300 μm . En la mayoría de los casos el caparazón tiene una sola apertura (o pseudostoma), la que es utilizada por el organismo para proyectar extensiones

citoplasmáticas (pseudópodos) que utiliza para desplazarse o para capturar alimento. El caparazón es el rasgo morfológico más notable de las tecamebas y por tanto es utilizado para identificar a estos protistas a nivel de familia, género y especie.

METODOLOGÍA

Recolección de las muestras

Las muestras se recolectaron en 10 turberas previamente seleccionadas en el contexto del proyecto FIC 502640-44 "Bases ambientales y productivas para la conservación y el uso sustentable del musgo *Sphagnum* en la región de Aysén". Ocho de estas turberas no tenían signos de haber sido intervenidas por actividades humanas: seis estaban dominadas por el musgo *Sphagnum* y dos tenían vegetación mixta (*Sphagnum* y plantas pulvinadas). Las dos turberas restantes tenían signos de intervención humana. De aquí en adelante estas turberas serán referidas como turberas de *Sphagnum*, turberas mixtas y turberas intervenidas. La ubicación y características de estas turberas son entregadas en detalle en el capítulo 8 de este libro. En cada turbera se recolectaron al azar 10 muestras de ca. 100 g de vegetación (musgo y/o plantas pulvinadas) lo que resultó en un total de 100 muestras. Cada muestra fue depositada en una bolsa, mantenida en un sitio sombreado y siempre abierta para facilitar la oxigenación de la muestra y prolongar la vida de las tecamebas hasta el inicio del trabajo de laboratorio.

Trabajo de laboratorio

Cada muestra de vegetación fue rehidratada colocando ~400 ml de agua destilada dentro de la misma bolsa en la que fue recolectada y agitada enérgicamente para separar a las tecamebas de la vegetación. El líquido retenido por la muestra de vegetación fue suavemente estrujado dentro de la misma bolsa. El líquido contenido en la bolsa fue filtrado a través de 4 tamices con distintas aperturas de malla (500, 300, 100 y 50 μm). El tamiz de 500 μm se utilizó para retirar partículas de sedimento y material orgánico de las muestras. Los otros tamices se usaron para agrupar a las tecamebas por tamaño y facilitar la detección de los taxa. El tamiz de 300 μm se utilizó para retener/separar taxa grandes ($\geq 300 \mu\text{m}$), el de 100 μm para taxa medianos (entre 299 y 100 μm), el de 50 μm para taxa pequeños (entre 99 y 50 μm). El líquido filtrado a través del último tamiz fue reservado para buscar taxa muy pequeños ($< 50 \mu\text{m}$). Cada tamiz fue lavado

usando una piseta con agua destilada sobre una placa Petri para recuperar a las tecamebas retenidas. El líquido con tecamebas recuperado desde cada tamiz fue examinado bajo el microscopio invertido usando distintos aumentos. Las tecamebas extraídas fueron depositadas y agrupadas en morfotipos (individuos con similitudes morfológicas) en nuevas placas Petri. Este proceso se repitió para cada muestra hasta que no se encontraron nuevos morfotipos. Cada morfotipo fue identificado hasta el nivel taxonómico más bajo posible con el apoyo de literatura relacionada con las tecamebas de Chile (e.g. Certes, 1889; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata *et al.* 2002, 2007a, 2007b; Fernández & Zapata, 2011; Fernández *et al.* 2012, 2015). Algunas especies fueron fotografiadas usando un microscopio óptico mientras que otras fueron fotografiadas utilizando un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-6380 operando a 20 kV. Finalmente se contaron y organizaron los taxa identificados por muestra y por tipo de turbera. Estos datos fueron utilizados para construir tablas con información taxonómica y tablas de presencia-ausencia. Estas últimas tablas fueron utilizadas en los análisis estadísticos subsecuentes.

Análisis estadísticos

Para evaluar la relación entre el esfuerzo de muestreo (*i.e.* número de muestras recolectadas en las turberas de *Sphagnum*, turberas mixtas y turberas intervenidas) y el número de especies observado, se construyeron curvas de interpolación-extrapolación, las que consisten en curvas integradas que unifican a los métodos de rarefacción y extrapolación para estimar la riqueza de un sitio, pero sin alterar la integridad del muestreo original. Las curvas de interpolación-extrapolación y sus respectivos límites de confianza (50.000 remuestreos con reemplazo, obtenidos desde la muestra original usando un método de bootstrap; $P < 0,05$) fueron estimados usando el paquete iNEXT (Hsieh *et al.* 2014) implementado en R 4.0 (R Development Core Team, 2011).

Para investigar la existencia de diferencias significativas entre las riquezas de especies observadas en los tres tipos de turberas investigadas (turberas de *Sphagnum*, mixtas e intervenidas) se realizó un ANOVA de una vía (99.999 permutaciones, $P < 0,05$) utilizando el software PAST v.4.02 (Hammer *et al.* 2001).

Para evaluar si la variación en la composición de especies de tecamebas se debe a un recambio o reemplazo ("turnover") de especies entre los tres tipos de turbera estudiados, se realizó una prueba de ANOSIM (99.999 permutaciones;

$P < 0,05$) usando el software PAST v.4.02 (Hammer *et al.* 2001). Si el "turnover" subyace a la variación de la composición de especies entre tipos de turbera, entonces se concluye que estas turberas exhiben una composición de especies significativamente distinta.

Para evaluar si la variación en la composición de especies de tecamebas se debe a una pérdida de especies ("anidamiento") entre los tres tipos de turbera estudiados, se calculó el índice NODF en base a un modelo nulo "trial swap" (50.000 permutaciones; $P < 0,05$) en el software NODF v.2.0 (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). Si el "anidamiento" subyace a la variación en la composición de especies, entonces se concluye que la composición de especies de las turberas menos diversas es un subconjunto (una submuestra) de la composición de especies encontrada en la turbera más diversa. En este caso no hay recambio o reemplazo ("turnover") de especies, sino que simplemente una pérdida gradual de especies entre los tres tipos de turberas.

RESULTADOS

Se identificaron 74 especies de tecamebas (incluyendo tres taxones que no pudieron ser determinados a nivel específico) en las turberas de la región de Aysén. La mayor parte de las especies ($n = 26$ especies; 19% del total de especies identificadas) pertenecieron a los géneros *Diffflugia* ($n = 11$), *Centropyxis* ($n = 8$) y *Euglypha* ($n = 7$) (Fig. 1). No obstante, las especies endémicas ($n = 11$ especies; ~15% del total) se distribuyeron entre los géneros *Argygnia* ($n = 3$), *Certesella* ($n = 1$), *Heleopera* ($n = 2$), *Sphenoderia* ($n = 2$), *Nebela* ($n = 1$), *Padaungiella* ($n = 1$) y *Amphitrema* ($n = 1$), respectivamente (Fig. 1).

En términos filéticos, se identificaron especies pertenecientes a los tres linajes monofiléticos que conforman a las tecamebas; *i.e.* Arcellinida, Euglyphida y Amphitremida. No obstante, Arcellinida fue el grupo mejor representado (Tabla 1). La identidad y taxonomía de las especies pertenecientes a Arcellinida es descrita en la Tabla 2, mientras que la identidad y taxonomía de las especies pertenecientes a Euglyphida y Amphitremida es descrita en la Tabla 3. Euglyphida y Amphitremida fueron agrupados en una tabla porque ambos están más relacionados entre sí que con Arcellinida. Además, Amphitremida sólo exhibió dos especies (una de ellas no identificada), por lo que, en términos prácticos, no valía la pena construir una tabla sólo para este último grupo. Las Tablas 2 y 3 también destacan las especies consideradas endémicas, describen

la o las turberas en las que se registró cada especie y detallan las referencias bibliográficas que reportan la ocurrencia de las especies observadas en otras regiones de Chile. Adicionalmente, la Fig. 2 presenta fotografías de algunas de las especies observadas.

Las curvas de interpolación–extrapolación construidas para evaluar la eficacia del esfuerzo de muestreo, revelaron que se logró registrar una fracción significativa de las especies de tecomabas presentes en las turberas investigadas. Las curvas sugieren que la duplicación del esfuerzo de muestreo invertido sumaría pocas especies adicionales en las turberas de *Sphagnum*, mixtas e intervenidas investigadas (Fig. 3).

La riqueza de especies varió significativamente entre los tres tipos de turberas investigadas (ANOVA, $P < 0,05$): las turberas dominadas por *Sphagnum* fueron las más diversas ($n = 74$ especies), seguidas por las mixtas ($n = 43$) y finalmente por las intervenidas ($n = 28$) (Tabla 4).

La prueba de ANOSIM reveló que la variación en la composición de especies de tecomabas no se debe a un recambio o reemplazo de especies (“turnover”) entre los tres tipos de turbera estudiados ($R_{\text{Global}} = 0,45$; $P = 0,0847$). Es decir, no aparecen especies nuevas en las turberas menos diversas (i.e. mixtas e intervenidas).

El índice de anidamiento ($\text{NODF}_{\text{matriz}} = 38,71$; $P = 0,002$; Tabla 5) reveló que la variación en la composición de especies de tecomabas se debe a una pérdida gradual de especies desde las turberas más diversas (turberas de *Sphagnum*) hacia las turberas menos diversas (turberas mixtas e intervenidas). Por tanto, la composición de especies de las turberas mixtas e intervenidas es un subconjunto de la composición de especies encontrada en las turberas de *Sphagnum*.

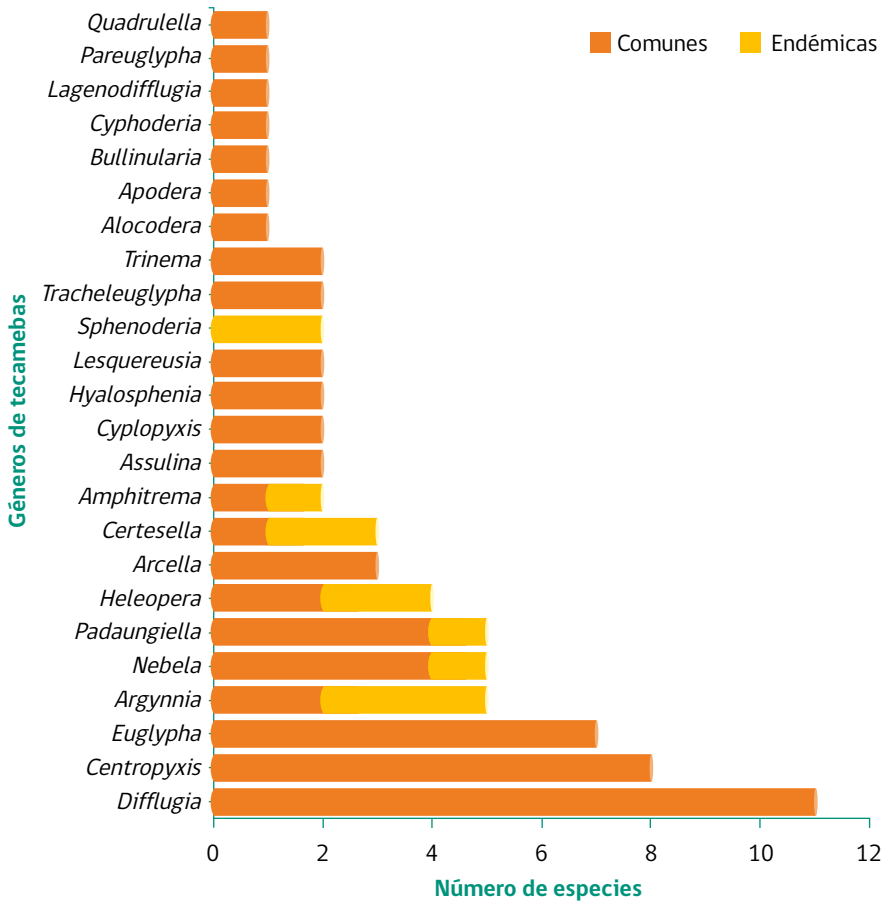


Fig. 1. Número de especies registradas para cada uno de los géneros de tecamebas observados en diez turberas de la región de Aysén, Chile. En total, se registraron 74 especies distribuidas en 24 géneros. Del total de especies, 12 corresponden a especies endémicas. La identidad de estas especies es detallada en las Tablas 2 y 3.

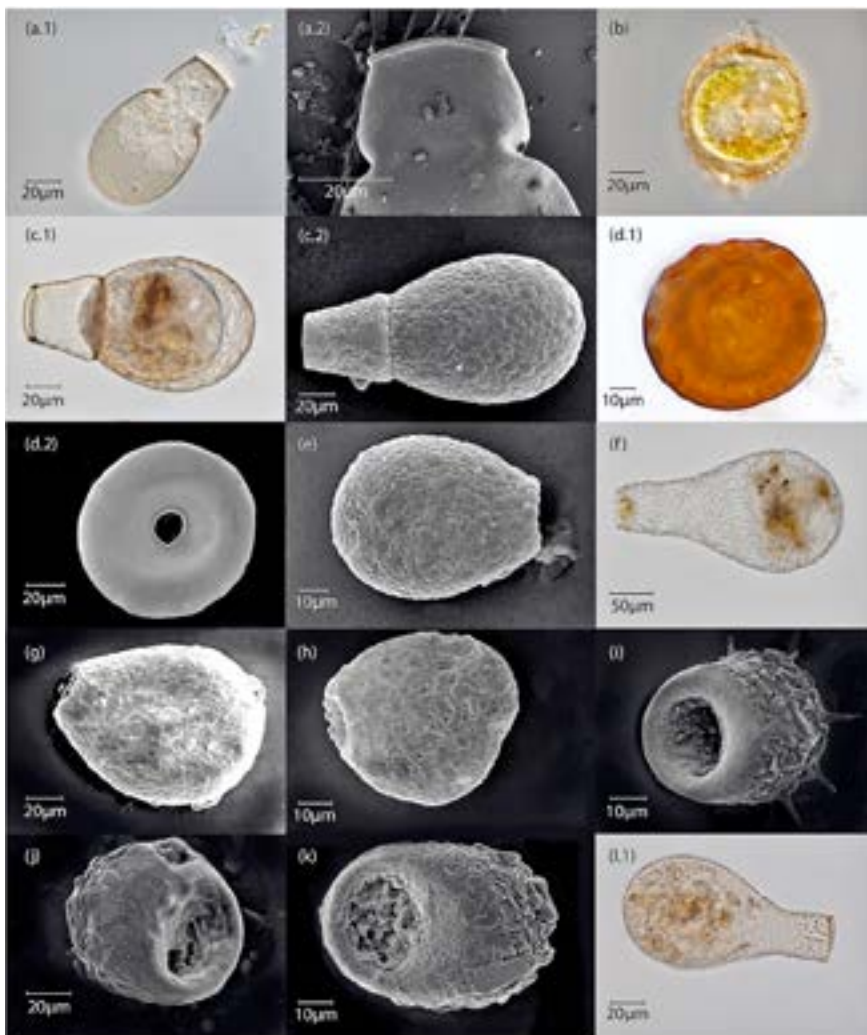
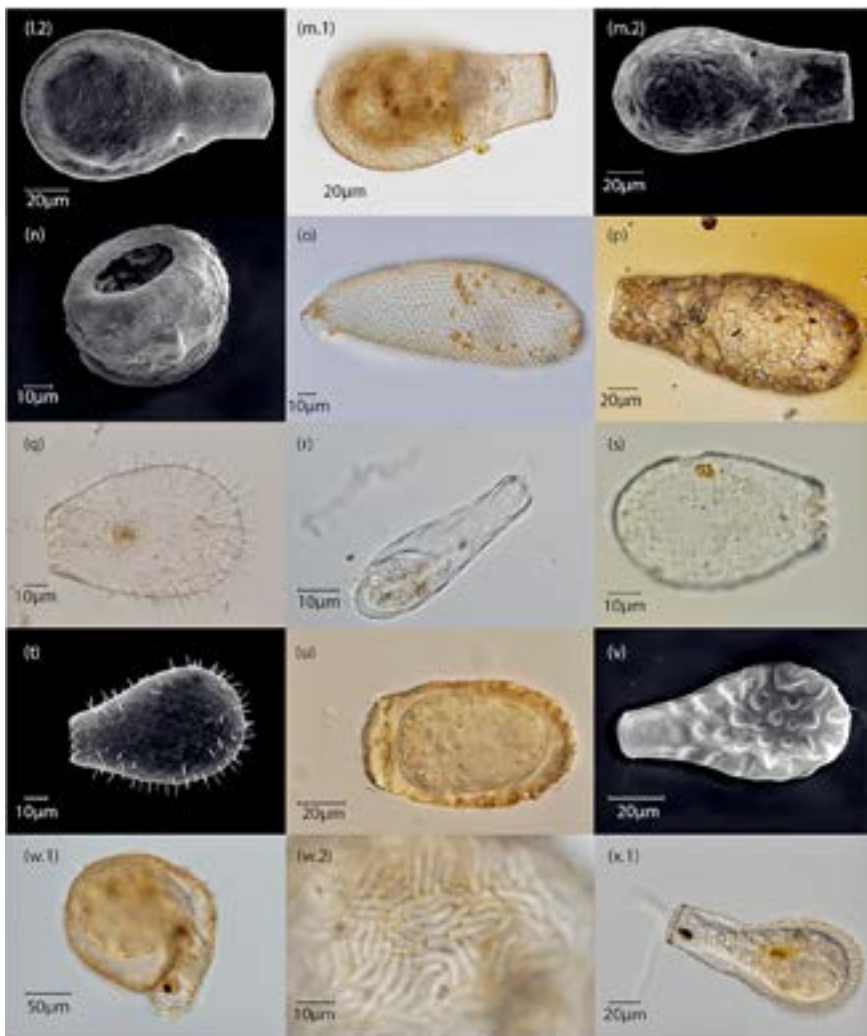
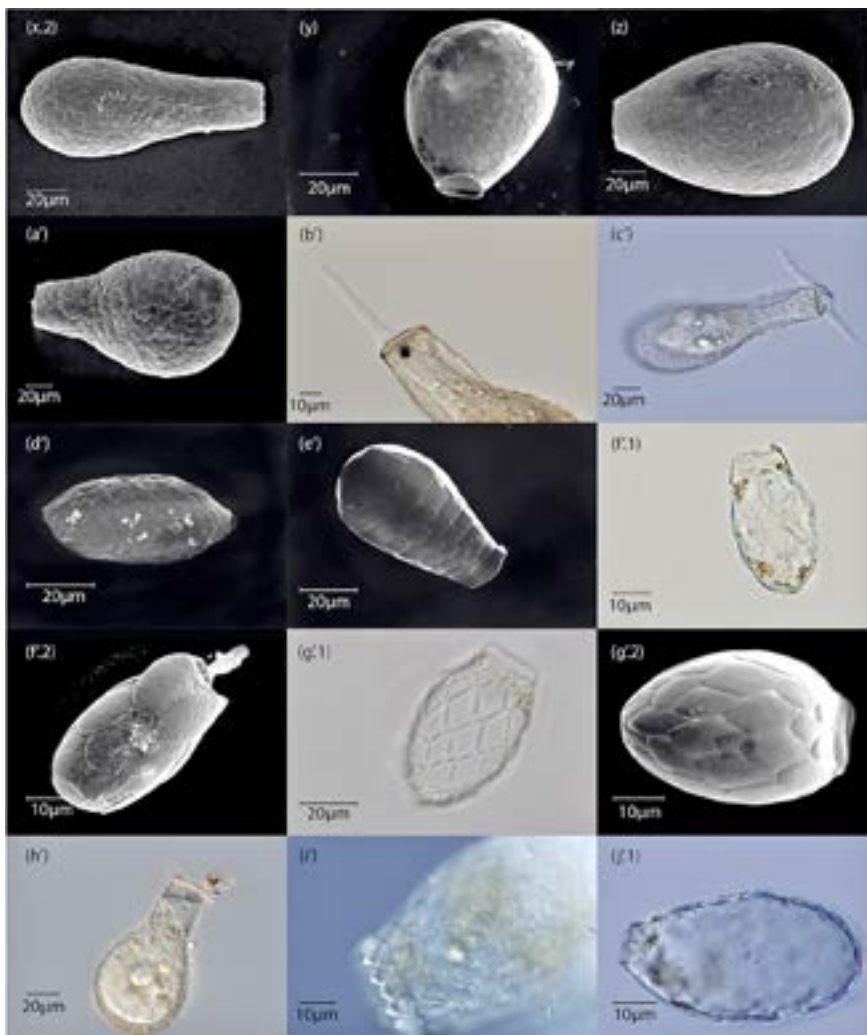


Fig. 2. Fotografías tomadas en el microscopio óptico (MO) y en el microscopio electrónico de barrido (MEB) de algunas de las especies registradas en las turberas de Aysén. (a) *Alocodera cockayni* (Penard, 1910): (a.1) individuo vivo (MO) y (a.2) detalle del pseudostoma o apertura (MEB). (b) *Amphitrema stenostoma* Nüsslin, 1884 (MO). (c) *Apodera vas* (Certes, 1889): (c.1) individuo vivo (MO) y (c.2) detalle de las escamas del caparazón (MEB). (d) *Arcella arenaria* Greef, 1886: (d.1) vista dorsal, individuo vivo (MO) y (d.2) vista del pseudostoma (MEB). (e) *Argynnia dentistoma* (Penard, 1890) (MO). (f) *A. gertrudeana* Jung, 1942 (MO). (g) *A. schwabei* Jung, 1942 (MEB). (h) *A. vitraea* (Penard, 1899) (MEB). (i) *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1839) (MEB). (j) *C. aerophila* Deflandre, 1929 (MEB). (k) *C. constricta* (Ehrenberg, 1841) (MEB). (l) *Certesella certesi* (Penard, 1911): (l.1) individuo vivo (MO) y (l.2) detalle del caparazón (MEB). (m) *Cer. martiali* (Certes, 1889): (m.1) individuo vivo (MO) y (m.2) detalle del caparazón (MEB).



(MEB). (n) *Cyclopyxis eurystoma* Deflandre, 1929 (MO). (o) *Cyphoderia ampulla* (Ehrenberg, 1840) (MO). (p) *Diffflugia* cf. *oblonga* Ehrenberg, 1838 (MO). (q) *Euglypha ciliata* (Ehrenberg, 1848) (MO). (r) *E. cristata acicularis* Leidy, 1879 (MO). (s) *E. rotunda* (Ehrenberg, 1845) (MOB). (t) *E. strigosa* (Ehrenberg, 1871) (MEB). (u) *Heleopera rectangularis* (Bonnet, 1966) (MO). (v) *Hyalosphenia elegans* (Leidy, 1848) (MEB). (w) *Lesquereusia spiralis* (Ehrenberg, 1840): (w.1) individuo vivo (MO) y (w.2) detalle de las barras silíceas que conforman el caparazón (MO). (x) *Nebela barbata psilonata* (Jung, 1942): (x.1) individuo vivo proyectando los pseudopodos a través del pseudostoma (MO) y (x.2) detalle del caparazón (MEB). (y) *N. cf. tincta* (Leidy, 1879) revelando pseudostoma (MEB). (z) *N. cf. collaris* (Ehrenberg, 1848) (MEB). (a') *Padaungiella lageniformis* (Penard, 1902) (MEB). (b') *P. tubulata* (Brown, 1911) individuo vivo proyectando los pseudopodos a través del pseudostoma (MO). (c') *P. wetekampi* (Jung,



1942) individuo vivo proyectando los pseudopodos a través del pseudostoma (MO). (d') *Pareuglypha* cf. *reticulata* Penard, 1902 el individuo perdió la larga y fina espina aboral que caracteriza a la especie (MEB). (e') *Quadrulella* cf. *symmetrica* (Wallich, 1863), note las placas calcáreas cuadradas que conforman el caparazón (MEB). (f) *Sphenoderia ovoidea* Jung, 1942: (f'.1): individuo muerto (MO) y (f'.2) detalles de las placas ovoideas silíceas del caparazón (MEB). (g) *S. rhombophora* Bonnet, 1966: (g'.1) las placas silíceas transparentes se solapan formando un patrón romboide (MO) y (g'.2) se aprecia la superposición de las placas silíceas (MEB). (h') *Padaungiella lageniformis* (Penard, 1902) (MO). (i') *E. strigosa* (Ehrenberg, 1871), vista de las placas orales del pseudostoma (MO). (j'1) *Tracheuglypha acolla* Bonnet & Thomas, 1955, vista transversal en la que se aprecia el patrón solapado de las placas que componen el caparazón (MO).

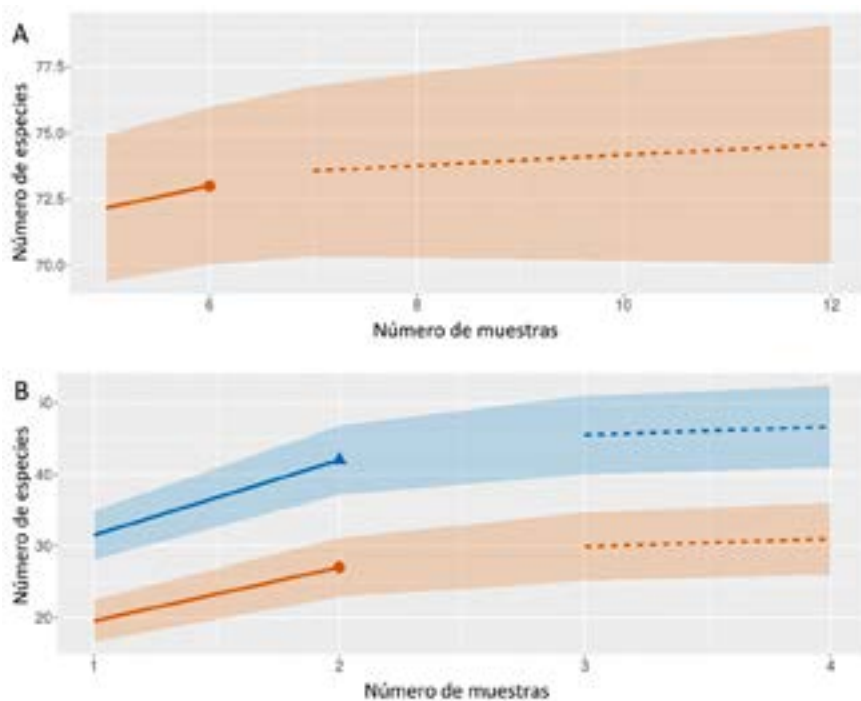


Figura 3. Curvas de interpolación-extrapolación construidas para estimar la eficacia del esfuerzo de muestreo usado para estudiar la diversidad de las tecamebas en turberas de la región de Aysén, Chile: (A) curvas estimadas para las turberas naturales de *Sphagnum*. (B) curvas estimadas para las turberas naturales mixtas (líneas azules) y para las turberas intervenidas (líneas naranjas). Ambos gráficos representan las curvas de interpolación, las curvas de extrapolación y sus respectivos límites de confianza usando líneas continuas, líneas segmentadas y sombreados, respectivamente.

Tabla 1. Número de familias, géneros y especies observados para el grupo polifilético tecamebas y cada uno de los tres grupos monofiléticos que lo componen.

Taxones	Tecamebas	Arcellinida	Euglyphida	Amphitremida
Familia	13	6	6	1
Género	24	16	7	1
Especie	74	55	17	2

Tabla 2. Taxones arcelínidos de tecamebas (Amoebozoa: Tubulinea: Arcellinida) encontrados en diez turberas de la región de Aysén, Chile. Los rangos supra-específicos siguen la clasificación propuesta por Adl *et al.* (2019). Estos rangos de clasificación jerárquica se basan en información molecular actualizada y, por tanto, reflejan las relaciones de ancestro–descendencia que existen entre los taxa. La sección “Ocurrencia en turberas de este estudio” revela la o las turberas en las que cada especie fue observada. Los códigos T1–T4, T6 y T10 indican turberas naturales dominadas por musgo *Sphagnum*; los códigos T5 y T7 indican turberas mixtas de *Sphagnum* y plantas pulvinadas; finalmente, los códigos T8 y T9 indican turberas que derivan de incendios forestales y que están sujetas a extracción de *Sphagnum*. Estos códigos (T1–T10) son los mismos que se utilizan en el Capítulo 8 de esta publicación. Por favor, refiérase a ese capítulo para obtener más información sobre las turberas. La sección “Menciones en literatura” reseña la literatura que ha reportado la presencia de cada especie en Chile.

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
Amoebozoa	Lühe, 1913		
Tubulinea	Smirnov <i>et al.</i> 2005		
Arcellinida	Kent, 1880		
Arcellina	Haeckel, 1894		
Arcellidae	Ehrenberg, 1843		
Arcella	Ehrenberg, 1832		
<i>Arcella arenaria</i>	Greef, 1886	T1–T3, T5–T10	Wailles, 1913; Hoogenraad & de Groot, 1951; Fernández, 2015
<i>Arcella gibbosa</i>	(Penard, 1890)	T1–T6, T9, T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Arcella vulgaris</i>	Ehrenberg, 1830	T1–T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Smith, 1978; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011; Fernández, 2015
Diffflugina	Meisterfeld, 2002		
Centropyxidae	Jung, 1942		
Centropyxis	Stein, 1857		
<i>Centropyxis aculeata</i>	(Ehrenberg, 1839)	T1–T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata <i>et al.</i> 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015.

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
<i>Centropyxis aerophila</i>	Deflandre, 1929	T1, T3, T4, T6, T7, T9, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015.
<i>Centropyxis constricta</i>	(Ehrenberg, 1841)	T1, T2, T4, T6, T7, T10	Certes, 1889; Wailes, 1913; Jung, 1942; Hoogenraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata & Matamala, 1987; Zapata & Crespo, 1990; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015
<i>Centropyxis discoides</i>	(Penard, 1890)	T1, T2, T4-T6, T8, T10	Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015
<i>Centropyxis ecornis</i>	(Ehrenberg, 1841)	T2-T4, T6, T7, T9, T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Centropyxis elongata</i>	(Penard, 1890)	T1-T7, T10	Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Centropyxis hirsuta</i>	Deflandre, 1929	T2-T4, T6, T10	Jung, 1942; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Centropyxis sylvatica</i>	(Deflandre, 1929)	T1-T4, T6, T7, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
Diffugiidae	Wallich, 1864		
Diffugia	Leclerc, 1815		
<i>Diffugia bryophila</i>	(Penard, 1902)	T3, T4, T6, T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012.
<i>Diffugia corona</i>	Wallich, 1864	T1, T2, T4, T10	Certes, 1889; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a
<i>Diffugia elegans</i>	Penard, 1890	T1, T2, T4-T7, T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Zapata <i>et al.</i> 2008

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
<i>Diffflugia globulosa</i>	Dujardin, 1837	T1-T4, T6, T10	Certes, 1889; Zapata <i>et al.</i> 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Diffflugia golemansky</i>	Vucetich, 1972	T10	Fernández & Zapata, 2011
<i>Diffflugia lacustris</i>	(Penard, 1899)	T4, T6	Jung, 1942; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Diffflugia lucida</i>	Penard, 1890	T10	Jung, 1942; Hoogenraad & de Groot, 1951; Smith, 1978; Zapata & Matamala, 1987; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Diffflugia cf. oblonga</i>	Ehrenberg, 1838	T3, T4, T6, T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Diffflugia opulenta</i>	(Jung, 1942)	T6, T10	Jung, 1942; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Diffflugia penardi</i>	Hopkinson, 1909	T10	Jung, 1942; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Diffflugia regularis</i>	(Gauthier-Lièvre & Thomas, 1958)	T4, T10	Fernández & Zapata, 2011
Lagenodifflugia	Medioli & Scott, 1983		
<i>Lagenodifflugia vas</i>	(Leidy, 1874)	T6, T10	Certes, 1889; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2005; Fernández & Zapata, 2011
Alocodera	Jung, 1942		
<i>Alocodera cockayni</i>	(Penard, 1910)	T1, T3-T5, T7, 10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
Apodera	Loeblich & Tappan, 1961		

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
<i>Apodera vas</i>	(Certes, 1889)	T1-T3, T6, T9, T10	Certes, 1889; Wailes, 1913; Jung, 1942; Hoogenraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata & Matamala, 1987; Zapata, 2005; Zapata, 2007a; Zapata & Fernández, 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Argynnia</i>	Vucetich, 1974		
<i>Argynnia dentistoma</i>	(Penard, 1890)	T3, T4, T6, T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Argynnia gertrudeana*</i>	Jung, 1942	T3, T4, T6, T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Argynnia similis*</i>	(Vucetich, 1973)	T4, T6, T10	Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Argynnia vitraea</i>	(Penard, 1899)	T1-T4, T6, T7, T10	Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Certesella</i>	Loeblich & Tappan, 1961		
<i>Certesella australis*</i>	(Vucetich, 1973)	T1, T3, T6, T7, T10	Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Certesella certesi</i>	(Penard, 1911)	T1-T4, T6, T7, T10	Jung, 1942; Smith, 1978; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Certesella martiali</i>	(Certes, 1889)	T1-T6, T10	Certes, 1889; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Heleopera</i>	Leidy, 1879		
<i>Heleopera cf. petricola</i>	Leidy, 1879	T4, T7, T10	Jung, 1942; Hoogenraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
<i>Heleopera rectangularis</i> *	Bonnet, 1966	T3-T7, T9, T10	Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Heleopera</i> cf. <i>rosea</i>	Penard, 1890	T3, T6, T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Heleopera</i> sp.*		T3	Este estudio
Hyalosphenia	(Stein, 1857)		
<i>Hyalosphenia subflava</i>	Cash, 1909	T2, T4, T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Hyalosphenia elegans</i>	(Leidy, 1848)	T3, T4, T10	Certes, 1889; Jung, 1942
Nebela	Leidy, 1874		
<i>Nebela barbata</i> <i>pilonata</i> *	(Jung, 1942)	T2, T4-T7, T9, T10	Jung, 1942; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Nebela</i> cf. <i>collaris</i>	(Ehrenberg, 1848)	T1-T10	Certes, 1889; Wailles, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Nebela penardiana</i>	Deflandre, 1936	T1-T6, T9, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Nebela</i> cf. <i>tincta</i>	(Leidy, 1879)	T1-T10	Certes, 1889; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Smith, 1978; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Nebela tubulosa</i>	Penard, 1890	T1-T7, T10	Bonnet, 1966
Padaungiella	Lara & Todorov, 2012		
<i>Padaungiella lageniformis</i>	(Penard, 1902)	T1-T7, T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Hoo-genraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Padaungiella longitubulata</i>	(Gauthier-Lièvre, 1953)	T1, T3-T6, T9	Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Padaungiella tubulata</i>	(Brown, 1911)	T3-T7, T9, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966
<i>Padaungiella wailesi</i>	(Deflandre, 1936)	T1, T3-T5	Jung, 1942; Bonnet, 1966
<i>Padaungiella wetekampi</i> *	(Jung, 1942)	T3, T4, T6, T10	Jung, 1942; Zapata (2005); Fernández & Zapata (2011)

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
Lesquereusiidae	Jung, 1942		
<i>Lesquereusia</i>	Schlumberger, 1845		
<i>Lesquereusia</i> cf. <i>modesta</i>	Rhumbler, 1895	T2, T3, T10	Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Fernández & Zapata, 2011
<i>Lesquereusia</i> <i>spiralis</i>	(Ehrenberg, 1840)	T3-T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008
<i>Quadrulella</i>	Cockerell, 1909		
<i>Quadrulella</i> cf. <i>symmetrica</i>	(Wallich, 1863)	T1, T2, T4, T6, T10	Jung, 1942; Fernández <i>et al.</i> 2015
Plagiopyxidae	Bonnet & Thomas, 1960		
<i>Bullinularia</i>	Deflandre, 1953		
<i>Bullinularia</i> <i>indica</i>	(Penard, 1911)	T1, T2, T4-T6, T8-T10	Hoogenraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Zapata & Rudolph, 1986; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
Trigonopyxidae	Loeblich & Tappan, 1964		
<i>Cyclopyxis</i>	Deflandre, 1929		
<i>Cyclopyxis</i> <i>arcelloides</i>	(Penard, 1902)	T3, T6, T10	Wailles, 1913; Zapata & Crespo, 1990; Zapata <i>et al.</i> 2002; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2012
<i>Cyclopyxis</i> <i>eurystoma</i>	Deflandre, 1929	T4, T6, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Zapata <i>et al.</i> 2002; Fernández <i>et al.</i> 2012; Fernández, 2015

*Endémico

Tabla 3. Taxones euglífidos (SAR: Rhizaria: Euglyphida) y amfitrémidos (SAR: Stramenopiles: Amphitremida) de tecamebas encontrados en diez turberas de la región de Aysén, Chile. Los rangos supra-específicos siguen la clasificación propuesta por Adl *et al.* (2019). Estos rangos de clasificación jerárquica se basan en información molecular actualizada y, por tanto, reflejan las relaciones de ancestro-descendencia que existen entre los taxa. La sección "Ocurrencia en turberas de este estudio" revela la o las turberas en las que cada especie fue observada. Los códigos T1-T4, T6 y T10 indican turberas naturales dominadas por musgo *Sphagnum*; los códigos T5 y T7 indican turberas mixtas de *Sphagnum* y plantas pulvinadas; finalmente, los códigos T8 y T9 indican turberas que derivan de incendios forestales y que están sujetas a extracción de *Sphagnum*. Estos códigos (T1-T10) son los mismos que se utilizan en el Capítulo 8 de esta publicación. Por favor, refiérase a ese capítulo para obtener más información sobre las turberas. La sección "Menciones en literatura" reseña la literatura que ha reportado la presencia de cada especie en Chile.

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
SAR group	Burki <i>et al.</i> 2008		
Rhizaria	Cavalier-Smith, 2002		
Cercozoa	Cavalier-Smith, 1998		
Imbricatea	Cavalier-Smith, 2011		
Silicofilosea	Adl <i>et al.</i> 2005		
Euglyphida	Copeland, 1956		
Euglyphina	Kosakyan <i>et al.</i> 2016		
Assulinidae	Lara <i>et al.</i> 2007		
Assulina	Leidy, 1879		
<i>Assulina muscorum</i>	Greef, 1888	T1-T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Hoo-genraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Smith, 1978; Smith, 1985; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Fernández & Zapata, 2011
<i>Assulina seminulum</i>	Ehrenberg, 1848	T1, T2, T5-T10	Certes, 1889; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
Cyphoderiidae	de Saedeleer, 1934		
Cyphoderia	Schlumberger, 1845		
<i>Cyphoderia ampulla</i>	(Ehrenberg, 1840)	T1-T4, T6, T7, T9, T10	Wailles, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata <i>et al.</i> 2007a; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
Euglyphidae	Wallich, 1864		
Euglypha	Dujardin, 1841		
<i>Euglypha ciliata</i>	(Ehrenberg, 1848)	T1-T6, T8, T10	Certes, 1889; Wailes, 1913; Jung, 1942; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Fernández & Zapata, 2011
<i>Euglypha cristata acicularis</i>	Leidy, 1879	T6, T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Fernández & Zapata, 2011; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Euglypha filifera</i>	Penard, 1890	T2-T4, T6, T7, T9, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Euglypha rotunda</i>	(Ehrenberg, 1845)	T1-T4, T6, T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Hoo-genraad & de Groot, 1951; Bonnet, 1966; Smith, 1978; Zapata & Matamala, 1987; Zapata & Crespo, 1990; Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011
<i>Euglypha strigosa</i>	(Ehrenberg, 1871)	T2, T4, T6	Wailes, 1913; Jung, 1942; Bonnet, 1966; Smith, 1978; Smith, 1985; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a, b; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011; Fernández, 2015
<i>Euglypha tuberculata</i>	Dujardin, 1841	T3, T6, T10	Jung, 1942; Bonnet, 1966; Zapata & Matamala, 1987; Zapata & Crespo, 1990; Zapata, 2005; Zapata <i>et al.</i> 2007a, b; Zapata <i>et al.</i> 2008; Fernández & Zapata, 2011
<i>Euglypha</i> sp.		T10	Este estudio
Sphenoderiidae	Chatelain <i>et al.</i> 2013		
Sphenoderia	Schlumberger, 1845		
<i>Sphenoderia ovoidea</i> *	Jung, 1942	T1-T7, T10	Jung, 1942; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Sphenoderia rhombophora</i> *	Bonnet, 1966	T1-T3, T5, T6, T10	Bonnet, 1966; Fernández <i>et al.</i> 2015

Taxón	Autoridad taxonómica	Ocurrencia en turberas de este estudio	Menciones en literatura (Chile)
Trinematidae	Hoogenraad & de Groot, 1940		
Trinema	Dujardin, 1841		
<i>Trinema complanatum</i>	Penard, 1890	T1-T10	Jung, 1942; Fernández, 2015
<i>Trinema lineare</i>	Penard, 1890	T1-T10	Wailes, 1913; Jung, 1942; Hoogenraad & de Groot, 1951; Smith, 1978; Zapata & Matamala, 1987; Zapata & Crespo, 1990; Santibañez <i>et al.</i> 2011; Fernández, 2015
Tracheleuglypha	Deflandre, 1928		
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	Bonnet & Thomas, 1955	T1-T10	Bonnet, 1966; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Tracheleuglypha dentata</i>	(Vejdovsky, 1882)	T1-T7, T9, T10	Jung, 1942; Zapata <i>et al.</i> 2007b; Fernández, 2015; Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Incertae sedis</i> Euglyphida: <i>Pareuglypha</i>	Adl <i>et al.</i> 2019		
<i>Pareuglypha</i>	Penard, 1902		
<i>Pareuglypha</i> cf. <i>reticulata</i>	Penard, 1902	T1, T3, T5, T9, T10	Jung, 1942
SAR group	Burki <i>et al.</i> 2008		
Stramenopiles	Patterson, 1989		
Bigyra	Cavalier-Smith, 1998		
Opalozoa	Cavalier-Smith, 1991		
Labyrinthulomycetes	Dick, 2001		
Amphitremida	Poche, 1913		
Amphitremitidae	Poche, 1913		
Amphitrema	Archer, 1869		
<i>Amphitrema stenostoma</i>	Nüsslin, 1884	T2-T5, T10	Fernández <i>et al.</i> 2015
<i>Amphitrema</i> sp.*		T5	Este trabajo

*Endémico

Tabla 4. ANOVA de una vía conducida para evaluar si las tres categorías de turberas investigadas exhiben diferencias significativas en el número observado de especies de tecamebas. La primera sección titulada "Resumen" revela los parámetros utilizados para el cálculo de la prueba, mientras que la segunda sección titulada "ANOVA" revela los valores obtenidos por la prueba.

Resumen					
Código de laboratorio	Número de especies	Número de Muestras	Suma	Promedio	Desviación estándar
Turbera de <i>Sphagnum</i>	72	6	315	52,5	10,9
Turbera mixta	42	2	63	31,5	2,1
Turbera intervenida	26	2	39	19,5	7,8
ANOVA					
Fuente de varianza	Número de especies	Número de Muestras	Suma	Promedio	Desviación estándar
Entre grupos	1893,6	2	946,80	10	0,008864
Dentro de los grupos	662,5	7	94,64		
Total	2556,1	9	0,00663		

Tabla 5. Grado en el que la composición de especies de las comunidades menos diversas, y ubicadas en las turberas intervenidas, es un subconjunto de la composición de especies observada en las comunidades más diversas ubicadas en las turberas de *Sphagnum* de la región de Aysén, Chile. El análisis de anidamiento se basó en una matriz de presencia-ausencia ordenada de acuerdo con la sumatoria marginal de las filas y columnas. La tabla revela los valores de anidamiento observados ($NODF_{obs}$) y predichos ($NODF_{pre}$) por el índice NODF tanto para toda la matriz ($NODF_{matriz}$) como para sus columnas ($NODF_{columnas}$) y filas ($NODF_{filas}$). La inferencia estadística se basó en los límites de confianza inferior (LC 95% I) y superior (LC 95% S) de la distribución nula de 50.000 matrices aleatorizadas.

	$NODF_{obs}$	$NODF_{pre}$	LC 95% I	LC 95% S	P
$NODF_{matriz}$	38,71	32,49	30,26	34,70	0,002
$NODF_{columnas}$	37,12	32,52	30,14	34,85	0,002
$NODF_{filas}$	37,48	32,41	30,30	34,48	0,002

DISCUSIÓN

Este estudio investigó por primera vez la composición y estructura de las comunidades de tecomabas que habitan en las turberas continentales de la región de Aysén, Chile (Tablas 1, 2 y 3). Anteriormente, solo existía información para las tecomabas del Parque Nacional Isla Guamblin (Fernández *et al.* 2012), la cual, si bien también se ubica en la región de Aysén, se encuentra en mar abierto y a ~170 km del continente. En consecuencia, los protistas continentales de esta región representaban un componente desconocido de la biodiversidad de nuestro país.

Las turberas de *Sphagnum* albergaron el doble y el triple de especies que las turberas mixtas e intervenidas, respectivamente (ANOVA, $P < 0,05$; Tabla 4). Esto se debió a que las comunidades de tecomabas de las turberas de *Sphagnum* estuvieron compuestas por varias especies comunes y exclusivas. Algunas de las especies exclusivas observadas en las turberas de *Sphagnum* son reconocidas como raras, mientras que otras son reconocidas como endémicas del sur de Chile (Fernández *et al.* 2015). En cambio, las comunidades de tecomabas de las turberas mixtas e intervenidas solo estuvieron compuestas por especies comunes, muchas de las cuales también coocurren en otros ecosistemas de Chile central y austral (Fernández *et al.* 2015). Todas las especies observadas en las turberas mixtas e intervenidas también fueron observadas en las turberas de *Sphagnum*. Por tanto, la composición de especies de las turberas mixtas e intervenidas fue simplemente un subconjunto empobrecido de la composición de especies de las turberas de *Sphagnum* (índice NODF, $P < 0,05$; Tabla 5).

Los resultados descritos en el párrafo anterior son consistentes con los resultados de otros estudios similares. Con frecuencia la diversidad de tecomabas es alta en las turberas de *Sphagnum* (Zapata *et al.* 2008; Fernández & Zapata, 2011), moderada en turberas mixtas (Zapata, 2005; Singer *et al.* 2018) y baja en turberas intervenidas o de origen antrópico (Fournier *et al.* 2016). Las diferencias de diversidad que exhiben estos tres tipos de turberas suelen ser atribuidas a las variables ambientales. Por ejemplo, las turberas de *Sphagnum* son reconocidos como ecosistemas extremos para la vida debido a su naturaleza ácida e hipóxica (Iturraspe, 2010). Estas condiciones restringen la supervivencia de la mayoría de los protistas, lo que otorga múltiples nichos a las tecomabas y promueve la coexistencia de especies generalistas y especialistas (Zapata *et al.* 2008; Fernández & Zapata, 2011). En cambio, las turberas mixtas son más benignas que

las turberas de *Sphagnum*, debido a que son menos ácidas y tienen más oxígeno (Iturraspe, 2010). Esto último facilita la supervivencia de otros protistas que compiten por espacio y recursos con las tecamebas. Por tanto, en las turberas mixtas hay filtros ambientales y bióticos que restringen la supervivencia de las tecamebas especialistas, pero que aún permiten la supervivencia de algunas tecamebas generalistas. Finalmente, las turberas intervenidas tienen pocas especies de tecamebas porque la extracción de musgo reduce las funciones de la turbera (Iturraspe, 2010), lo que repercute sobre la heterogeneidad de microhábitats disponibles y sobre el número de interacciones interespecíficas que normalmente ocurren en las turberas naturales (Fournier *et al.* 2016).

Este estudio constató que las turberas de *Sphagnum* de la región de Aysén albergan un número de especies de tecamebas mayor al observado en otras turberas de Chile. En las turberas de *Sphagnum* de Aysén se contaron 74 especies de tecamebas, mientras que en las turberas no intervenidas del centro-sur de Chile se suelen contar alrededor de 40-60 especies (Zapata, 2005; Fernández & Zapata, 2011). No obstante, el número de especies de tecamebas observado en las turberas de Aysén podría ser incluso mayor. A continuación, se describen tres argumentos que sustentan esta hipótesis.

En primer lugar, la composición de especies de una comunidad de protistas puede variar entre estaciones (Pérez-Juárez *et al.* 2018). Las tecamebas que habitan en las turberas no son la excepción: algunas especies están presentes todo el año, mientras que otras solo están presentes durante ciertas estaciones (Zapata *et al.* 2007b; Fernández & Zapata, 2011). Por tanto, cuando se analiza una muestra procedente de una turbera sólo se está observando una “fotografía” de la comunidad de protistas presente en el momento en el que se recolectó la muestra, lo cual puede introducir sesgos en la estimación de la diversidad real. Este sesgo puede ser disminuido desarrollando un estudio que permita obtener y analizar muestras durante un año o más para captar la variación estacional en la composición de especies.

En segundo lugar, las especies descritas en este estudio fueron identificadas en base a caracteres morfológicos. Sin embargo, los caracteres morfológicos no permiten diferenciar entre especies que son morfológicamente similares o idénticas (*i.e.* especies pseudocrípticas y crípticas, respectivamente). Estos grupos o “complejos de especies” pseudocrípticas y crípticas solo pueden ser identificados con el apoyo de información biométrica exhaustiva y/o genética (Kosakyan *et al.* 2012; Singer *et al.* 2019). Considerando que la evidencia

biométrica y genética sugiere que las tecamebas exhiben varios complejos de especies a en las turberas de Chile (Zapata & Fernández, 2008; Fernández *et al.* 2015) y de otros países (Kosakyan *et al.* 2012; Singer *et al.* 2018, 2019), no se puede descartar la posibilidad de que algunos de los individuos que aquí fueron identificados como representantes de una sola especie sean en realidad representantes de varios complejos de especies morfológicamente similares o idénticas, pero genéticamente distintas.

En tercer lugar, las técnicas de microscopía en ocasiones no permiten observar a todas las especies que están presentes en un sitio. Muchas especies de protistas pueden pasar desapercibidas bajo el microscopio óptico si el microorganismo está en estado de latencia (*i.e.* enquistado) esperando condiciones ambientales óptimas para regresar a un estado activo (Fernández, 2015; Pérez-Juárez *et al.* 2018). Este problema puede resolverse utilizando una técnica genética conocida como secuenciación masiva de próxima generación (NGS por sus siglas en inglés), la cual permite registrar a la mayor parte de los protistas presentes en un ecosistema (*e.g.* de Vargas *et al.* 2015; Mahé *et al.* 2017). La desventaja de este método es que es costoso. En este estudio se recolectaron muestras adicionales para evaluar exhaustivamente la diversidad unicelular eucariota y procariota que está presente en las turberas de Aysén mediante la técnica NGS. Actualmente, las muestras de ADN están siendo secuenciadas y se espera publicar los resultados en el futuro próximo. *A priori*, se espera que este análisis duplique o triplique el número de taxa de tecamebas que fueron registrados con métodos tradicionales en este estudio.

CONCLUSIONES

Las turberas de *Sphagnum* de la región de Aysén tienen una alta diversidad de tecamebas: exhiben el doble y el triple de especies que las turberas mixtas e intervenidas, respectivamente. Las turberas de *Sphagnum* tienen una alta diversidad de tecamebas porque en ellas coexisten especies exclusivas y especies compartidas con las turberas mixtas e intervenidas. Parte de las especies exclusivas que habitan en las turberas de *Sphagnum* son raras y/o endémicas del sur de Chile. Las turberas mixtas e intervenidas no tienen especies exclusivas. Estos antecedentes posicionan a las turberas de *Sphagnum* como centros de biodiversidad y potenciales refugios para la conservación del patrimonio unicelular eucariota de la región de Aysén.

AGRADECIMIENTOS

La versión original de este capítulo fue mejorado sustancialmente gracias a los comentarios y sugerencias de Erwin Domínguez, María Paz Martínez y Lorena Díaz. La edición de las fotografías y construcción de la Figura 2 de este capítulo fueron realizadas por la diseñadora gráfica Fabiola Barrientos Loebel de Kuristudio (<https://instagram.com/kuristudio>). Esta investigación fue cofinanciada por el proyecto FIC 502640-44 y por el proyecto FONDECYT 11170927 otorgado por la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID).

BIBLIOGRAFÍA

- Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011) A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. *Environmental Modelling and Software*, 26, 173-178.
- Bonnet, L. (1966). Le peuplement Thécamoebien de quelques sols du Chili. *Protistologica*, 2, 113-140.
- Certes, A. (1889). Protozoaires. In Mission Scientifique du Cap Horn 1882-1883. *Zoologie*, 6, 1-53.
- Delaine, M., Fernández, L. D., Armynot du Chatelet, E., Recourt, P., Potdevin, J. -L., Mitchell, E. A. D., & Bernard, N. (2016). Cinderella's helping pigeons of the microbial world: the potential of testate amoebae for identifying cryptotephra. *European Journal of Protistology*, 55(Part B), 152-164.
- de Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J., Mahé, F., Logares, R., Lara, E., Berney, C., Le Bescot, N., Probert, I., Carmichael, M., Poulain, J., Romac, S., Colin, S., Aury, J.-M., Bittner, L., Chaffron, S., Dunthorn, M., Engelen, S., Flegontova, O., Guidi, L., Horák, A., Jaillon, O., Lima-Mendez, G., Lukeš, J., Malviya, S., Morard, R., Mulot, M., Scalco, E., Siano, R., Vincent, F., Zingone, A., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Kandel-Lewis, S., Tara Oceans Coordinators, Acinas, S. G., Bork, P., Bowler, C., Gorsky, G., Grimsley, N., Hingamp, P., Iudicone, D., Not, F., Ogata, H., Pesant, S., Raes, J., Sieracki, M. E., Speich, S., Stemmann, L., Sunagawa, S., Weissenbach, J., Wincker, P., & Karsenti, E. (2015). Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science*, 348(6237), 1261605.
- Domínguez, E., Vega-Valdés, D., Dollenz, O., Villa-Martínez, R., Aravena, J. C., Henríquez, J. M. & Muñoz-Escobar, C. (2015). Flora y vegetación de turberas de la región de Magallanes. In E. Domínguez & D. Vega-Valdés (eds.), *Funciones y servicios ecosistémicos de las turberas en Magallanes* (pp. 149-195). Colección libros INIA N° 33. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación Kampenaike. Punta Arenas, Chile.
- Fernández, L. D. (2015). Source-sink dynamics shapes the spatial distribution of soil protists in an arid shrubland of northern Chile. *Journal of Arid Environments*, 113, 121-125.
- Fernández, L. D., & Zapata, J. (2011). Variación estacional en la comunidad de amebas testadas de una turbera temperada del sur de Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 80, 27-39.

- Fernández, L. D., & Damborenea, C. (2020). Introduction to free-living protozoa. In C. Damborenea, J. Thorp & D. C. Rogers (eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, 4th edition, Volume V: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna* (pp. 2-29). Cambridge: Academic Press.
- Fernández, L. D., Lara, E., & Mitchell, E. A. D. (2015). Checklist, diversity and distribution of testate amoebae in Chile. *European Journal of Protistology*, 51(5), 409-424.
- Fernández, L. D., Zapata, J., Meisterfeld, R., & Baessolo, L. (2012). First records and community patterns of Arcellinida inhabiting a pristine and remote island from southeastern Pacific. *Acta Protozoologica*, 51, 139-154.
- Fernández, L. D., Fournier, B., Rivera, R., Lara, E., Mitchell, E. A. D., & Hernández, C. E. (2016). Water-energy balance, past ecological perturbations and evolutionary constraints shape the latitudinal diversity gradient of soil testate amoebae in south-western South America. *Global Ecology and Biogeography*, 25(10), 1216-1227.
- Fournier, B., Coffey, E. E. D., van der Knaap, W. O., Fernández, L. D., Bobrov, A., & Mitchell, E.A.D. (2016). A legacy of human induced ecosystem changes: spatial processes drive the taxonomic and functional diversities of testate amoebae in *Sphagnum* peatlands of the Galápagos. *Journal of Biogeography*, 43(3), 533-543.
- Geisen, S., Mitchell, E. A. D., Adl, S., Bonkowski, M., Dunthorn, M., Ekelund, F., Fernández, L. D., Jousset, A., Krashevskaya, V., Singer, D., Spiegel, F. W., Walochnik, J. & Lara, E. (2018). Soil protists: A fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiology Reviews*, 42(3), 293-323.
- Hammer, O., Harper, D. & Ryan, P. (2001) PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 1-9.
- Hoogenraad, H. R., & de Groot, A. A. (1951). Thekamöbe Mossrhizopoden aus Südamerika. *Archiv für Hydrobiologie*, 45, 346-366.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. (2014) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download>.
- Iturraspe, R. (2010). *Las turberas de Tierra del Fuego y el cambio climático global* (1ª edn.). Buenos Aires, Argentina: Fundación Humedales/Wetlands International.
- Jung, W. (1942). Südchilenische Thekamöben. *Archiv für Hydrobiologie*, 95, 253-356.
- Kosakyan, A., Heger, T.J., Leander, B.S., Todorov, M., Mitchell, E.A.D., & Lara, E. (2012). COI barcoding of nebelid testate amoebae (Amoebozoa: Arcellinida): extensive cryptic diversity and redefinition of the Hyalospheniidae Schultze. *Protist*, 163(3), 415-434.
- Kosakyan, A., Siemensma, F., Fernández, L. D., Burdmann, L., Krashevskaya, V., & Lara, E. (2020). Amoebae. In C. Damborenea, J. Thorp & D. C. Rogers (eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates, 4th edition, Volume V: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna* (pp. 30-41). Cambridge: Academic Press.
- Mahé, F., de Vargas, C., Bass, D., Czech, L., Stamatakis, A., Lara, E., Singer, D., Mayor, J., Bunge, J., Sernaker, S., Siemensmeyer, T., Trautmann, I., Romac, S., Berney, C., Kozlov, A., Mitchell, E. A. D., Seppey, C. V. W., Egge, E., Lentendu, G., Wirth, R., Trueba, G. & Dunthorn, M. (2017). Parasites dominate hyperdiverse soil protist communities in Neotropical rainforests. *Nature ecology & evolution*, 1(4), 91.
- Pérez-Juárez, H., Serrano-Vázquez, A., Lara, E., Ximénez, C., Godínez-Álvarez, H., Rodríguez-Zaragoza, S., Eguiarte, L. E., Hernández Moreno, M. M., Fernández, L. D., Rojas-Velázquez, L., Morán, P., Castillo, M., & Rivera Aguilar, V. M. (2018). Population dynamics of amoeboid protists

- in a tropical desert: seasonal changes and effects of vegetation and soil conditions. *Acta Protozoologica*, 57(4), 231-242.
- R Development Core Team (2011) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rivera, P. (2006). Estado de conocimiento de las diatomeas dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70(1), 1-7.
- Singer, D., Kosakyan, A., Seppey, C. V. W., Pillonel, A., Fernández, L. D., Fontaneto, D., Mitchell, E. A. D., & Lara, E. (2018). Environmental filtering and phylogenetic clustering correlate with the distribution patterns of cryptic protist species. *Ecology*, 99(44), 904-914.
- Singer, D., Mitchell, E. A. D., Payne, R. J., Blandenier, Q., Duckert, C., Fernández L. D., Fournier, B. *et al.* (2019). Dispersal limitations and historical factors determine the biogeography of specialized terrestrial protists. *Molecular Ecology*, 28(12), 3089-3100.
- Smith, H. G. (1978). *The distribution and ecology of terrestrial protozoa of sub-Antarctic and maritime Antarctic islands*. Cambridge, UK: British Antarctic Survey 95.
- Smith, H.G. (1985). The colonization of volcanic tephra on Deception Islands by protozoa: long-term trends. *British Antarctic Survey Bulletin*, 66, 19-33.
- Wailles, G. (1913). Freshwater Rhizopoda from North and South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 32(216), 201-218.
- Woelfl, S. (2006). Notas sobre protozoos ciliados dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70(1), 24-26.
- Zapata, J. (2005). Tecamebas (Protozoa, Rhizopoda) de la turbera Rucapihue (40°34'42.5" S; 73°34'31.4" W), Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 76, 39-56.
- Zapata, J., & Rudolph, E. (1986). Tecamebas del río Damas (40°34" S; 73°08" W), Chile. *Biota*, 2, 65-82.
- Zapata, J., & Matamala, M. (1987). Tecamebianos del lago Kitiush (Isla Rey Jorge, Antártica). *Biota*, 3, 59-71.
- Zapata, J., & Crespo, J. (1990). Tecamebas del volcán Rano Kau, Isla de Pascua (27°10" S; 109°26" W). *Biota*, 6, 53-59.
- Zapata, J., & Fernández, L. (2008). Morphology and morphometry of *Apodera vas* (Certes, 1889) (Protozoa: Testacea) from two peatlands in southern Chile. *Acta Protozoologica*, 47(4), 389-395.
- Zapata, J., Álvarez, P., & Cea, C. (2002). Tecamebas del río Contaco (40°33'12" S; 73°43'00" W), Osorno, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 73, 17-35.
- Zapata, J., Muñoz, A., & Rojas, M. (2007a). Tecamebas Euglyphida (Protozoa, Cercozoa, Silicofilosea) del volcán Casablanca (40°16'17" S; 72°00'00" O), Parque Nacional Puyehue, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 78, 99-105.
- Zapata, J., Toledo, R., Rojas, M., 2007b. Clave ilustrada para los géneros de tecamebas (Protozoa, Rhizopoda) de la laguna Mallín (Parque Nacional Puyehue: 40°45,0' S; 72°18,7' O), Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 78, 67-76.
- Zapata, J., Yáñez, M., & Rudolph, E. (2008). Tecamebianos (Protozoa: Rhizopoda) de una turbera del Parque Nacional Puyehue (40°45" S; 72°19" W), Chile. *Gayana*, 72(1), 9-17.