

UCH-FC
DOC-EBE
M385
C.1

**ASOCIACIÓN FUNCIONAL INTERSISTÉMICA
MEDIADA POR UN ECOSISTEMA
TRANSFORMADOR DE MATERIALES**

Tesis

**Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias

Por

Ginger del Carmen Martínez Zaror

Marzo, 2007

**Director de Tesis: Dr. Víctor Marín Briano
Co-director: Dr. Manuel Contreras Leiva**



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

GINGER DEL CARMEN MARTÍNEZ ZAROR

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 04 de Mayo de 2007.

Director de Tesis:

Dr. Víctor Marín

Co-director: Dr. Manuel Contreras

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Vivian Montecino

Dr. Italo Serey

Dr. Yarko Niño



RESUMEN BIOGRÁFICO



Ginger Martínez nació en Santiago e hizo estudios de Pregrado en la Facultad de Ciencias Biológicas y Recursos Naturales de la Universidad de Concepción en donde obtuvo el grado de Licenciada en Biología. Siguió estudios de Pos-grado en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile en donde recibió en 1996 el grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología por su investigación en el área de las interacciones ecológicas indirectas. Durante su carrera académica ha participado en numerosos proyectos Fondecyt y PNUD y ha colaborado en diversas investigaciones como tesista y co-investigadora. Ha participado en numerosos cursos, congresos y simposios y hasta la fecha ha publicado quince artículos en revistas científicas y capítulos de libros. Ha desempeñado labores de docencia en la Universidad Nacional Andrés Bello en el área de Ecología, en donde ha impartido la asignatura de limnología para biólogos marinos y acuicultores. Desde 1996 es asesora independiente para empresas privadas de consultoría ambiental y actualmente es consultora asociada del Centro de Ecología Aplicada.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis tutores Víctor Marín y Manuel Contreras por todo el apoyo teórico y facilidades logísticas que permitieron el desarrollo y buen término de esta tesis. También deseo agradecer a los profesores de la comisión evaluadora de esta tesis: Yarko Niño, Italo Serey y Vivian Montecino quienes dedicaron muchas horas a la revisión y al concienzudo análisis de los resultados, lo cual contribuyó en forma significativa a aumentar la comprensión de los humedales alto-andinos y a mejorar el manuscrito de tesis.

Quiero agradecer a mis padres y a mis hermanos por su apoyo y preocupación constante, pero muy especialmente agradezco a mi hermana Valentina que siempre estuvo conmigo.

También agradezco a Leopoldo Fuentes, Silvana Muñoz y Elizabeth Araya del Centro de Ecología Aplicada, quienes me apoyaron numerosas veces con el trabajo de terreno, con la identificación de taxa en el laboratorio y con su experiencia de campo en estos ecosistemas desérticos de altura.

Muy especiales agradecimientos a mis amigas Carezza Botto, Pili Palacios y Ximena Molina que de diversas formas me apoyaron con su amistad durante todo el periodo de estudio.



INDICE DE MATERIAS

1. Índice de materias	
2. Lista de tablas	iv
3. Lista de figuras	v
4. Lista de abreviaturas	viii
5. Resumen	
6. Abstract	
7. Introducción	1
8. Materiales y métodos	22
9. Resultados	39
10. Discusión	55
11. Conclusiones	67
12. Bibliografía	69
Anexo 1	Fotografías de los humedales alto-andinos del estudio.
Anexo 2	Tablas de caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento <i>in situ</i> de cada humedal.



LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Comparación de parámetros físicos, químicos y biológicos entre tres ecosistemas de los salares.	13
Tabla 2.	Ubicación geográfica de las unidades del estudio.	23
Tabla 3.	Características topográficas y climáticas de los salares en donde se desarrollan los humedales del estudio.	24
Tabla 4.	Parámetros físicos y químicos de los humedales del estudio.	26
Tabla 5.	Concentración de fósforo y nitrógeno inorgánico en los humedales alto-andinos del estudio.	27
Tabla 6.	Asociación entre la fracción particulada de material orgánico y los grupos funcionales asociados a la dinámica de nutrientes orgánicos en los ecosistemas acuáticos fluviales (Hauer & Lamberti 1996).	31
Tabla 7.	Razón de Redfield para la determinación de limitación por fósforo o nitrógeno.	41
Tabla 8.	Tipos morfológicos de los humedales alto-andinos.	62



LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Diagrama de tres ecosistemas dispuestos en serie en los salares: Afloramientos de agua subterránea, humedales y lagunas salinas.	10
Figura 2.	Hipótesis de estudio: asociación funcional entre ecosistemas para evaluar el rol transformador de los humedales alto-andinos en los flujos de nitrógeno y fósforo.	19
Figura 3.	Área de estudio.	22
Figura 4.	Protocolo metodológico de fraccionamiento en el laboratorio.	29
Figura 5.	Tramo experimental que muestra la disposición de redes Surber (modificadas) en los afluentes y efluentes de cada humedal.	32
Figura 6.	Red Surber modificada para la obtención de rangos específicos de fracciones de tamaño de partículas.	33
Figura 7.	Comparación de los flujos promedio de a) fósforo orgánico disuelto (FOD, $< 0,45 \mu\text{m}$), fósforo orgánico particulado (FOP $\geq 0,45 \mu\text{m}$) y fósforo orgánico total (FOT = FOD + FOP) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD; $< 0,45 \mu\text{m}$), nitrógeno orgánico particulado (NOP; $0,45 - 1.800 \mu\text{m}$) y nitrógeno orgánico total (NOT = NOD + NOP) en los afluentes y efluentes de los humedales.	40

- Figura 8. Resultados del balance de la fracción disuelta ($< 0,45 \mu\text{m}$) de a) fósforo orgánico y b) nitrógeno orgánico entre el afluente y efluente de los humedales. 42
- Figura 9. Resultados del balance de la fracción particulada ($0,45-1.800 \mu\text{m}$) de a) fósforo orgánico y b) nitrógeno orgánico entre el afluente y efluente de los humedales. 44
- Figura 10. Comparación de la proporción promedio (± 1 error estándar, $N = 7$) de a) fósforo orgánico disuelto (FOD/FOT) y particulado (FOP/FOT) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD/NOT) y particulado (NOP/NOT) a) entre los afluentes y efluentes de los humedales. 46
- Figura 11. Patrones de frecuencia de distribución del tamaño de partículas de nitrógeno orgánico ($> 50 \mu\text{m}$) en el afluente (---) y el efluente (—) de cada humedal. 48
- Figura 12. Clasificación de los humedales en base al rango de tamaño de partículas exportadas o retenidas por los humedales. 49
- Figura 13. Comparación de la abundancia total a) y riqueza de taxa b) de microalgas bentónicas (mediana, mínimo y máximo; $N_1 = 3$, $N_2 = 4$) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado ($\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$). 52
- Figura 14. Comparación de la abundancia total a) y riqueza de taxa b) de macroinvertebrados bentónicos ($> 250 \mu\text{m}$; mediana, mínimo y máximo; $N_1 = 3$, $N_2 = 4$) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado ($\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$). 53

- Figura 15. Comparación de la cobertura de vegetación terrestre azonal y macrófitas (mediana, mínimo y máximo; $N_1 = 3$, $N_2 = 4$) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado ($\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$). 54
- Figura 16. Clasificación de humedales alto-andinos en función de a) la abundancia de microalgas (cel mm^{-2}) y macroinvertebrados bentónicos (ind m^{-2}) y de la cobertura de vegetación azonal y macrófitas (%) y de b) de la riqueza de de microalgas y macroinvertebrados bentónicos y de la cobertura de vegetación azonal y macrófitas (%). 59
- Figura 17. Análisis de componentes principales de los humedales alto-andinos del estudio en función de parámetros morfológicos y del tiempo de residencia. 63

LISTA DE ABREVIATURAS

N = Nitrógeno.

F = Fósforo.

NOP = Nitrógeno orgánico particulado ($> 0,45 \mu\text{m}$).

NOD = Nitrógeno orgánico disuelto ($< 0,45 \mu\text{m}$).

NOT = Nitrógeno orgánico total (NOP + NOD).

FOP = Fósforo orgánico particulado ($> 0,45 \mu\text{m}$).

FOD = Fósforo orgánico disuelto ($< 0,45 \mu\text{m}$).

FOT = Fósforo orgánico total (POP + POD).

NOP/NOT = Fracción de nitrógeno orgánico particulado del total de nitrógeno orgánico.

NOD/NOT = Fracción de nitrógeno orgánico disuelto del total de nitrógeno orgánico.

FOP/FOT = Fracción de fósforo orgánico particulado del total de fósforo orgánico.

FOD/FOT = Fracción de fósforo orgánico disuelto del total de fósforo orgánico.

NOP_{>50 μm} = Fracción de nitrógeno orgánico particulado mayor o igual a 50 μm .

NOP_{0,45-1.800 μm} = Fracción de nitrógeno orgánico particulado mayor o igual a 0,45 μm y menor que 1.800 μm .

NOP_{<400 μm} = Fracción de nitrógeno orgánico particulado menor a 400 μm .

NOP_{>400 μm} = Fracción de nitrógeno orgánico particulado mayor a 400 μm .

MOPG = Materia orgánica particulada gruesa ($> 1,0 \text{ mm}$).

MOPF = Materia orgánica particulada fina ($> 0,45 \text{ mm}$ y menor a 1,0 mm).

RESUMEN

La conectividad entre ecosistemas es determinada por entidades estructural y funcionalmente independientes de los ecosistemas adyacentes, las que son definidas en este estudio como ecosistemas transformadores. Los ecosistemas transformadores afectan la tasa de transferencia de materiales y un ejemplo son los humedales alto-andinos que ocurren en los ecosistemas desérticos de altura conocidos como salares. Los salares se desarrollan en cuencas endorreicas y presentan frecuentemente una estructura espacial que incluye afloramientos de agua subterránea, humedales y lagunas salinas. Esta estructura espacial es mantenida por los afloramientos periféricos de agua subterránea que descargan hacia los humedales y los que posteriormente vierten hacia las lagunas salinas ubicadas en el centro de los salares. Los flujos de fósforo y nitrógeno que entran a los humedales son expuestos a condiciones hidrodinámicas que podrían afectar la cantidad y composición de estos materiales, lo cual tendría implicancias en el presupuesto de materiales de las cuencas alto-andinas. Los objetivos de este estudio fueron identificar la existencia de una función de transformación de los flujos de fósforo y nitrógeno por los humedales alto-andinos y determinar como la estructura biológica de estos humedales se asocia a esta función de transformación.

El estudio se realizó en durante periodos estivales en siete humedales de altura (3.000 – 4.000 m.s.n.m). Se colocaron redes Surber modificadas en los afluentes y efluentes de cada humedal para realizar un fraccionamiento *in situ* de partículas de nitrógeno orgánico (NOP) y fósforo orgánico (FOP) ($> 50 \mu\text{m}$). Otro fraccionamiento

fue realizado en el laboratorio para separar la fracción disuelta ($< 0,45 \mu\text{m}$) y la fracción particulada menor a $50 \mu\text{m}$. El objetivo del fraccionamiento fue determinar cambios cuantitativos y cualitativos de los humedales sobre los flujos de nitrógeno y fósforo orgánico, mediante la ecuación de balance:

$$\% = \frac{\text{Flujo efluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}) - \text{Flujo afluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})}{\text{Flujo afluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})} \times 100$$

Una diferencia positiva indica exportación y una diferencia negativa la retención de nitrógeno y fósforo. También se estudiaron variaciones de la proporción de fracciones de nitrógeno y fósforo entre los afluentes y efluentes. El fraccionamiento también fue realizado para obtener rangos específicos de tamaños de partículas lo que indirectamente indica la presencia de grupos funcionales. Esto fue complementado con la cuantificación de la abundancia y riqueza de los grupos funcionales: microalgas bentónicas, macroinvertebrados bentónicos ($> 250 \mu\text{m}$) y el ensamble de macrófitas y vegetación terrestre azonal que bordea o se encuentra dentro de los humedales.

Los resultados mostraron que no hubo diferencias en los flujos promedio de fósforo orgánico disuelto (FOD), fósforo orgánico particulado (FOP) y fósforo orgánico total (FOT) entre los afluentes y efluentes de los humedales. Sin embargo, el análisis caso a caso mostró que la mayoría de los humedales alto-andinos fueron absorbedores de FOD y FOP. El principal efecto de los humedales alto-andinos sobre el flujo de nitrógeno fue detectado sobre la fracción particulada de nitrógeno orgánico (NOP). Todos los humedales fueron exportadores de NOP en un amplio rango de valores ($14 - 2,4 \times 10^6 \%$). A través de un análisis de conglomerados se definieron humedales con alta

eficiencia ($10^4 - 10^6$ %) y humedales con baja eficiencia de exportación de NOP ($10^1 - 10^2$ %).

El análisis de tamaño de partículas mostró que los humedales con mayor eficiencia de exportación también fueron exportadores de partículas de nitrógeno orgánico de tamaño menor a $400 \mu\text{m}$ mientras que los humedales menos eficientes exportaron partículas de tamaño mayor a $400 \mu\text{m}$. Los resultados de la asociación de la función y la estructura biológica mostraron que los humedales con mayor eficiencia de exportación de NOP también mostraron mayor abundancia y riqueza de microalgas y macroinvertebrados bentónicos que los humedales con menor eficiencia.

A partir de la integración de la función y estructura de los humedales alto-andinos se proponen dos agrupaciones de humedales. Un grupo de humedales presenta una alta eficiencia de exportación de NOP y en cuyos efluentes predominarían partículas de NOP de menor tamaño ($< 400 \mu\text{m}$), mientras que el otro grupo presenta menor eficiencia y las partículas son de mayor tamaño ($> 400 \mu\text{m}$). En base al tamaño de partículas, en los humedales más eficientes ocurrirían cuatro grupos funcionales a diferencia de los humedales menos eficientes que presentarían un grupo funcional.

Los resultados permiten aceptar la hipótesis general del estudio y plantear que los humedales alto-andinos son ecosistemas transformadores de flujos de fósforo y nitrógeno, principalmente por que amplifican el flujo de nitrógeno orgánico particulado que proviene de los afloramientos de agua subterránea y que es exportado hacia las lagunas salinas. Los resultados también permiten aceptar la hipótesis de una significativa asociación entre la estructura biológica de los humedales alto-andinos y la función de

exportación de nitrógeno orgánico particulado. En base a esto, se propone que los flujos de nitrógeno orgánico son modulados por variables biológicas a diferencia de los flujos de fósforo orgánico que parecen estar afectados principalmente por la morfometría de estos humedales.

ABSTRACT

The intersystemic connectivity is determined by functional and structurally independent entities of the adjacent ecosystems, which are defined in this study as transformative ecosystems. The transformative ecosystems affect the material transference rate, and an example are the high-Andean wetlands located in desert ecosystems known as 'salares'. Salares are developed in endorreic basins and frequently display a spatial structure that includes groundwater discharge, wetlands, and saline lagoons. This spatial structure is maintained by peripheral springs of groundwater that discharges towards the wetlands, which in turn flows towards the saline lagoons located in the center of the salares. The flows of nitrogen and phosphorus that enter to the wetlands are exposed to hydrodynamic conditions that could affect their amount and composition, which would have consequences on the budget of these materials in the high-Andean watersheds. The objectives of this study were to identify the existence of a transformation function by the high-Andean wetlands and determine how their biological structure is associated to this transformation function.

The study was undertaken during some summer periods in seven high-Andean wetlands (3000 - 4000 m.a.s.l). Surber modified nets were placed in the inflows and outflows of each wetland to carry out an *in situ* fractioning of particles of organic nitrogen (PON) and organic phosphorus (POP) ($> 50 \mu\text{m}$). Another fractioning based on analysis filters was made in the laboratory to separate the dissolved ($< 0.45 \mu\text{m}$) and particulate fractions smaller than $50 \mu\text{m}$. The objective of the fractioning was to

determine quantitative and qualitative effects of the wetlands on the nitrogen and organic phosphorus flows. The quantitative effect of wetlands was obtained by means of the balance equation:

$$\% = \frac{\text{Outflow (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}) - \text{Inflow (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})}{\text{Inflow (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})} \times 100$$

A positive difference indicates export and a negative difference indicates retention of nitrogen and phosphorus. The qualitative effect was determined by the detection of variations on the proportion of nitrogen and phosphorus fractions between the inflows and outflows. The fractioning was also performed to obtain specific ranges of organic material fractions that indirectly indicate the presence of functional groups. This indirect quantification is based on the range size of organic particles that are associated to the size of the individuals from different functional groups. This was complemented with the quantification of the functional groups: benthonic microalgae, benthonic macroinvertebrates (> 250 μm) and the assembly of macrophytes and azonal terrestrial vegetation that borders or lies within wetlands.

Results showed that there were no differences in the average flows of dissolved organic phosphorus (DOP), particulate organic phosphorus (POP) and total organic phosphorus (TOP) between the inflow and outflow of wetlands. Nevertheless, a more specific analysis showed that the most high-Andean wetlands absorb DOP and POP. The main effect of wetlands was detected on the particulate fraction of organic nitrogen (PON). All wetlands were PON exporters on a wide range of values ($14 - 2.4 \times 10^6$ %)

and by means of conglomerate analysis a high efficiency of PON export ($10^4 - 10^6$ %) and low efficiency of PON export wetlands ($10^1 - 10^2$ %) were detected.

Particle size analysis showed that wetlands with greater export efficiency were also exporter of organic nitrogen particles smaller than 400 μm , whereas less efficient wetlands exported particles greater than 400 μm . Results from the association between the function and the biological structure showed that wetlands with greater efficiency of PON export also showed a greater abundance and richness of benthonic algae and macroinvertebrates than wetlands with smaller efficiency. On the other side, the comparative analysis on the basis of the azonal vegetation and macrophytes showed an opposite pattern, since wetlands with greater efficiency of PON export show a lower percentage of cover than wetlands with smaller efficiency.

From the integration of function and structure is possible to propose two wetlands groups. A group with a greater efficiency of PON export, which exports flows predominated by PON particles of small size ($< 400 \mu\text{m}$). In this particle range size at least four functional groups would occur, associated to the generation of autotrophic organic matter (benthonic algae), and to the recycling and transference through the trophic web (i.e., zooplankton, microzoobenthos, macrozoobenthos). This is coherent with the higher abundance and richness of microalgae and benthonic macroinvertebrates taxa found in these wetlands, which is significantly different from the low abundance and richness found in wetlands with less efficiency, in whose outflows organic particles of greater size ($> 400 \mu\text{m}$) predominate, indicating the occurrence of one functional group.

Results support the hypothesis and allow to propose that the high-Andean wetlands are transformative ecosystems of the organic phosphorous and nitrogen flows, principally because they amplify the inflow of PON coming from groundwater, which are exported towards the saline lagoons. Results also support the hypothesis of a significant association between biological structure and PON export function. Based on these results is proposed that the organic nitrogen fluxes are modulated by biological variables in opposite to the organic phosphorous fluxes that are affected mainly by the morphometry of these wetlands.

INTRODUCCIÓN

Diversos ecosistemas en un paisaje están asociados funcionalmente a través de flujos de energía, nutrientes y organismos (Likens 1985, Risser 1995, Cadenasso et al. 2003b). Esta conectividad es determinada por atributos estructurales y funcionales del paisaje que regulan la interacción entre ecosistemas adyacentes (Risser 1995, Pickett & Cadenasso 1995, Cadenasso & Pickett 2000, Weathers et al. 2001, Wiens 2002, Cadenasso et al. 2003a, Ries et al. 2004). Un atributo estructural del paisaje son los bordes ecológicos que son zonas de transición entre sistemas ecológicos adyacentes y cuyas características son definidas por la fuerza de interacción entre los ecosistemas, a una escala espacial y temporal (Holland 1988). Los bordes ecológicos también son un atributo funcional del paisaje ya que afectan la tasa de transferencia, realizan transformaciones y cambian la dirección de los flujos de materiales (Wiens et al. 1985, Pickett & Cadenasso 1995, Cadenasso et al. 2003a, b).

La fuente original de discusión del concepto de borde ecológico surgió con Clementes (1916). Bajo una aproximación comunitaria, los bordes ecológicos fueron denominados ecotonos y definidos como zonas de tensión entre dos unidades o comunidades vegetales, con abruptos gradientes de composición de especies entre las asociaciones vegetales contiguas. Este concepto surgió en el marco de la problemática de la delimitación de una comunidad discreta (Clements 1916, 1936), que a diferencia del concepto de comunidad continua (Gleason 1926, 1939) no requería determinar límites. Los bordes ecológicos han sido descritos entre diversos tipos de sistemas

adyacentes. A una escala microscópica se desarrollan bordes ecológicos en la zona de interfase que se genera entre las raíces y el suelo y entre el suelo y la atmósfera (Belnap et al. 2003) y a una escala macroscópica se generan áreas extensas de retención y transformación de materiales, como por ejemplo, los estuarios (Attrill & Rundle 2002), bosques riparianos (Naiman et al. 2002) y humedales costeros (Traut 2005).

Sin embargo, con el desarrollo de la teoría ecosistémica, el concepto ecotono perdió relevancia ya que al aumentar el nivel jerárquico de aproximación emergieron asociaciones funcionales entre diferentes ecosistemas, lo que minimizó el rol de los bordes como zonas de transición y dio énfasis a la transferencia de energía y materiales entre los ecosistemas (Likens 1985, Gosz 1993, Polis & Hurd 1996, Helfield & Naiman 2001, 2002, Naiman et al. 2002, Cadenasso et al. 2003 a, b, Helfield & Naiman 2006).

El actual foco de investigación sobre la transferencia de energía, materiales y organismos ha emergido de una aproximación integral de aspectos teóricos y empíricos (Wiens 1990, Gosz 1993, Cadenasso et al. 2003a, b Yarrow & Marín 2007). Estos autores han planteado que el proceso de transferencia de energía y materiales no pertenece a un solo dominio conceptual y que la escala de estudio es variable y determina la ocurrencia y función de un borde ecológico o de un ecosistema con una función análoga a un borde ecológico. Por lo tanto, un borde definido a una escala puede ser un ecosistema definido a otra escala espacial (Wiens et al. 1985, Gosz 1993). Un ejemplo de cómo actualmente es enfocada la problemática de la transferencia de energía y materiales a una escala de ecosistemas es aportado por Likens (1985), quién a través del manejo experimental de diferentes ecosistemas en cuencas hidrográficas determinó la ocurrencia de flujos significativos de materiales entre ecosistemas terrestres y

acuáticos. Consecuentemente, la importancia del concepto borde ecológico es minimizada bajo una aproximación ecosistémica pero la función de regulación de los flujos de energía, materiales e información se mantiene y es realizada por entidades del paisaje que son funcional y estructuralmente independientes de los ecosistemas adyacentes, por lo que son un tercer ecosistema interpuesto entre otros dentro del mosaico paisajístico (Wiens et al. 1985, Naiman et al. 1988, Holland et al. 1990, Pickett & Cadenasso 1995, Cadenasso et al. 2003b, Yarrow & Marín 2007).

Así como los bordes ecológicos pueden inhibir, facilitar o ser neutrales a los flujos de materiales (Strayer et al. 2003), un ecosistema que se ubica interpuesto entre otros ecosistemas puede afectar cualitativa y cuantitativamente los flujos de materiales (Kolasa & Zalewski 1995, Ruth & Wilson 2001). En forma análoga a la función de los bordes (Cadenasso et al. 2003a, b), este ecosistema transformador de flujos tendría una función de conducto, filtro, barrera, fuente o de sumidero de materiales. Ejemplos de ecosistemas transformadores son los estuarios (Polis & Hurd 1996), bosques riparianos (Helfield & Naiman 2001, 2002, 2006) y humedales (Johnston et al. 1990), los que presentan atributos funcionales análogos a los bordes ecológicos pero a una escala ecosistémica. Específicamente, un estuario sería un ecosistema con una función de facilitación de flujos de materiales toda vez que las partículas que entran al estuario lo abandonan en una forma más concentrada. Por ejemplo, la concentración de nutrientes que ocurre en los estuarios es alta y favorece la crianza de juveniles de peces que provienen del ecosistema marino, los que posteriormente se dirigen hacia el ecosistema acuático continental para desovar (Polis & Hurd 1996, Helfield & Naiman 2001, 2002; Naiman et al. 2002; Helfield & Naiman 2006). Sin embargo, los estuarios también son

ecosistemas inhibidores del flujo de individuos debido a que son una barrera selectiva para las especies con menor tolerancia a la salinidad, lo que impide que se desplacen entre los ecosistemas marino y continental. Sin embargo, bajo cualquiera de estas condiciones, el estuario es un ecosistema que modula los flujos de organismos entre los ecosistemas marino y continental.

Usualmente los humedales han sido definidos como bordes ecológicos ya que representan una zona de transición entre ecosistemas acuáticos y terrestres (Johnston et al. 1990, Holland et al. 1990, Naiman & Décamps 1990, 1997). Sin embargo, al disminuir la escala espacial, el humedal adquiere dimensionalidad y puede constituir un tercer ecosistema, con propiedades emergentes no predecibles en base a las propiedades funcionales y estructurales de los ecosistemas adyacentes. Los humedales riparianos afectan muchas propiedades en el paisaje, por ejemplo, la distribución de especies (Risser 1990, Pieczynska 1990, Naiman & Décamps 1997) y modifican la composición de los flujos, reteniendo la fracción inorgánica disuelta y aumentando la fracción orgánica hacia el ecosistema fluvial (Devito et al. 1989, Spieles & Mitsch 2000, Mitsch & Gosselink 2000, Pellerin et al. 2004). Específicamente, disminuyen la tasa de transferencia de partículas por la sedimentación de los materiales en suspensión (Holland et al. 1990, Johnston et al. 1990) y la tasa de transferencia de nutrientes debido a la desnitrificación bacteriana (Verhoeven & Meuleman 1999, Lund et al. 2000, Trepel & Palmeri 2002, Bachand & Horne 2000a). También se ha demostrado la ocurrencia de un proceso de transferencia de nutrientes mediado por vectores biológicos que se desplazan desde ecosistemas marinos hacia ecosistemas fluviales en contra de gradientes naturales y cuya cantidad es regulada por la presencia de humedales riparianos (1996,

Helfeld & Naiman 2001, 2002, Naiman et al. 2002, Lundberg & Moberg 2003, Helfeld & Naiman 2006). Los humedales también generan retroalimentación si amplifican o reducen la intensidad de un proceso. Esta retroalimentación ocurre cuando el humedal y un ecosistema adyacente interactúan sinérgicamente para aumentar o reducir algún proceso ecológico. Por ejemplo, el forrajeo de carpas en un humedal costero genera canales en la vegetación lo que facilita la llegada de larvas y juveniles y lo que a su vez aumenta la tasa de sobrevivencia en la población (Kolasa & Weber 1994). Helfeld & Naiman (2001, 2002) también proveen evidencia de un mecanismo de retroalimentación positiva en la población de salmones, cuya transferencia de nutrientes provenientes del sistema marino mejora las condiciones de hábitat en los ecosistemas fluviales para la reproducción en las siguientes generaciones.

En base a los ejemplos indicados más arriba se puede hipotetizar que cualquiera sea la función de un ecosistema transformador y en particular, la transferencia de materiales fosforados y nitrogenados, ésta es significativamente afectada por la estructura biológica de los humedales (Pickett & Cadenasso 1995, Polis & Hurd 1996, Aguiar & Sala 1999, Cadenasso & Pickett 2000, Weathers et al. 2001, Ries et al. 2004). Diferencias de estructura espacial entre los ecosistemas modifican las vías de reciclamiento autogénico de los materiales y por lo tanto afectan su tasa de transferencia hacia ecosistemas adyacentes (Chapin et al. 1997). Así por ejemplo, una modificación de la composición vegetacional puede cambiar la tasa de absorción de nitrógeno y por ello la tasa de transferencia de nutrientes hacia un ecosistema adyacente, con implicancias significativas en el presupuesto de materiales en la cuenca.

Por lo tanto, desde el dominio conceptual que provee la teoría de ecosistemas, el entendimiento de la regulación de los flujos a través del paisaje requiere necesariamente considerar la función de ecosistemas transformadores, los que pueden inhibir, facilitar o ser neutrales a los flujos de materiales. En este marco conceptual y bajo una escala espacial en que los humedales presentan dimensionalidad, surgen dos preguntas centrales a la función de los humedales como ecosistemas transformadores: (1) ¿cómo son afectados los flujos de materiales debido a la presencia de un humedal? y (2) ¿qué atributos biológicos en los humedales afectan los flujos de materiales entre ecosistemas adyacentes? Esta segunda pregunta permite plantear la existencia de una asociación entre la estructura biológica y la función de transferencia de materiales.

1. Planteamiento del problema

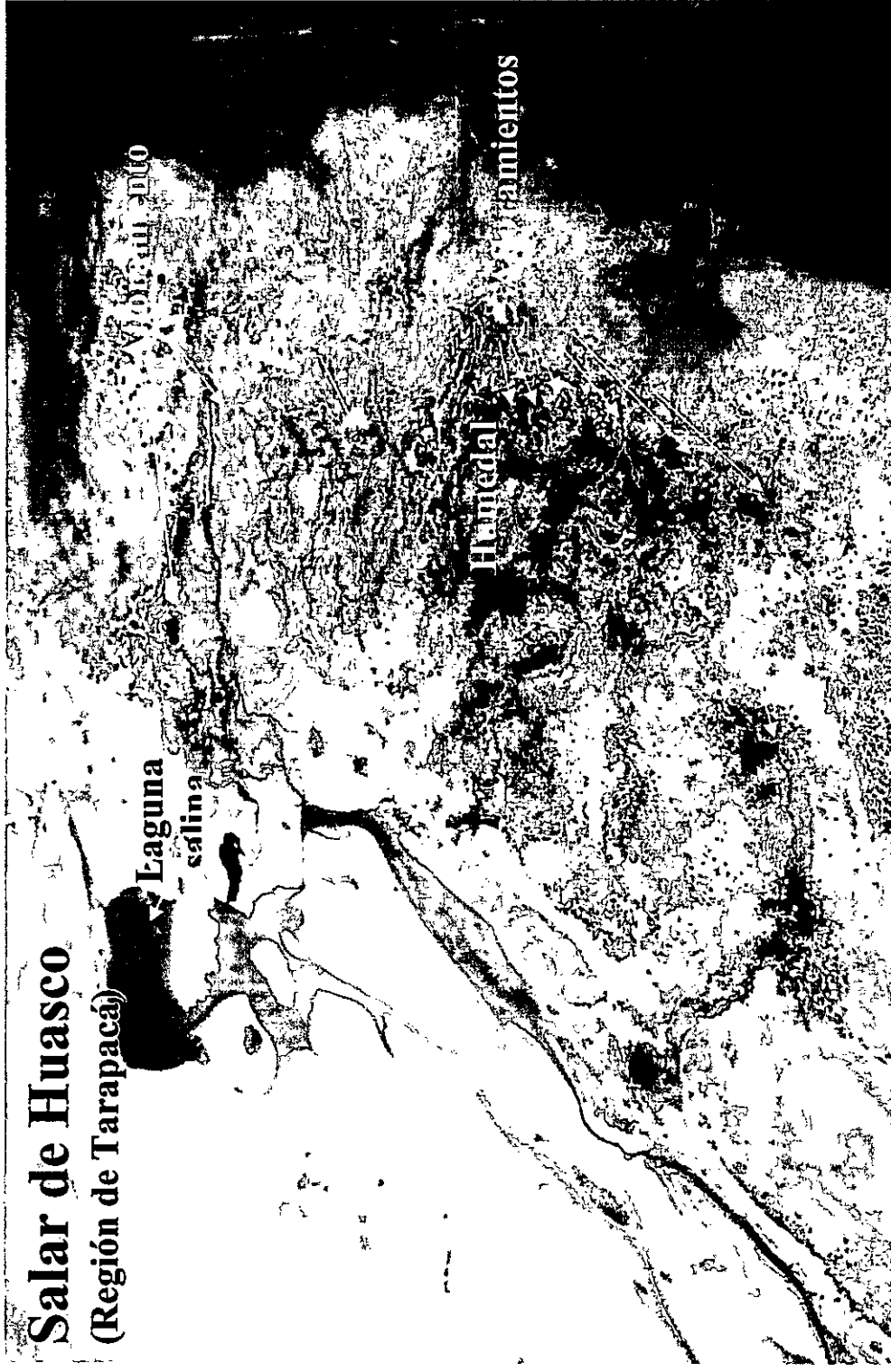
En la búsqueda de ecosistemas que estén asociados por flujos de materiales se encontraron los humedales alto-andinos. Los humedales alto-andinos están asociados frecuentemente a afloramientos de agua subterránea y lagunas salinas mediante el flujo unidireccional y superficial de agua (Soto et al. 1991), por lo que estos ecosistemas conforman una unidad estructural y funcional en los ambientes desérticos de altura conocidos como salares. Los salares se desarrollan en cuencas endorreicas y evaporíticas (Alonso 1997, Risacher et al. 1999) y están afectados por un clima desértico con significativas variaciones intra-diarias de temperatura (Montti & Henríquez 1972). Las precipitaciones son inusuales y ocurren durante el periodo estival del hemisferio sur (enero-marzo, Risacher et al. 1999) en la forma de tormentas tropicales que tienen

origen en la vertiente Este de la cordillera de Los Andes, fenómeno conocido como 'Invierno boliviano'. Los salares presentan altas tasas de evaporación, siendo el principal mecanismo de descarga, condición que tipifica a las cuencas cerradas del norte de Chile (Montti & Henríquez 1972).

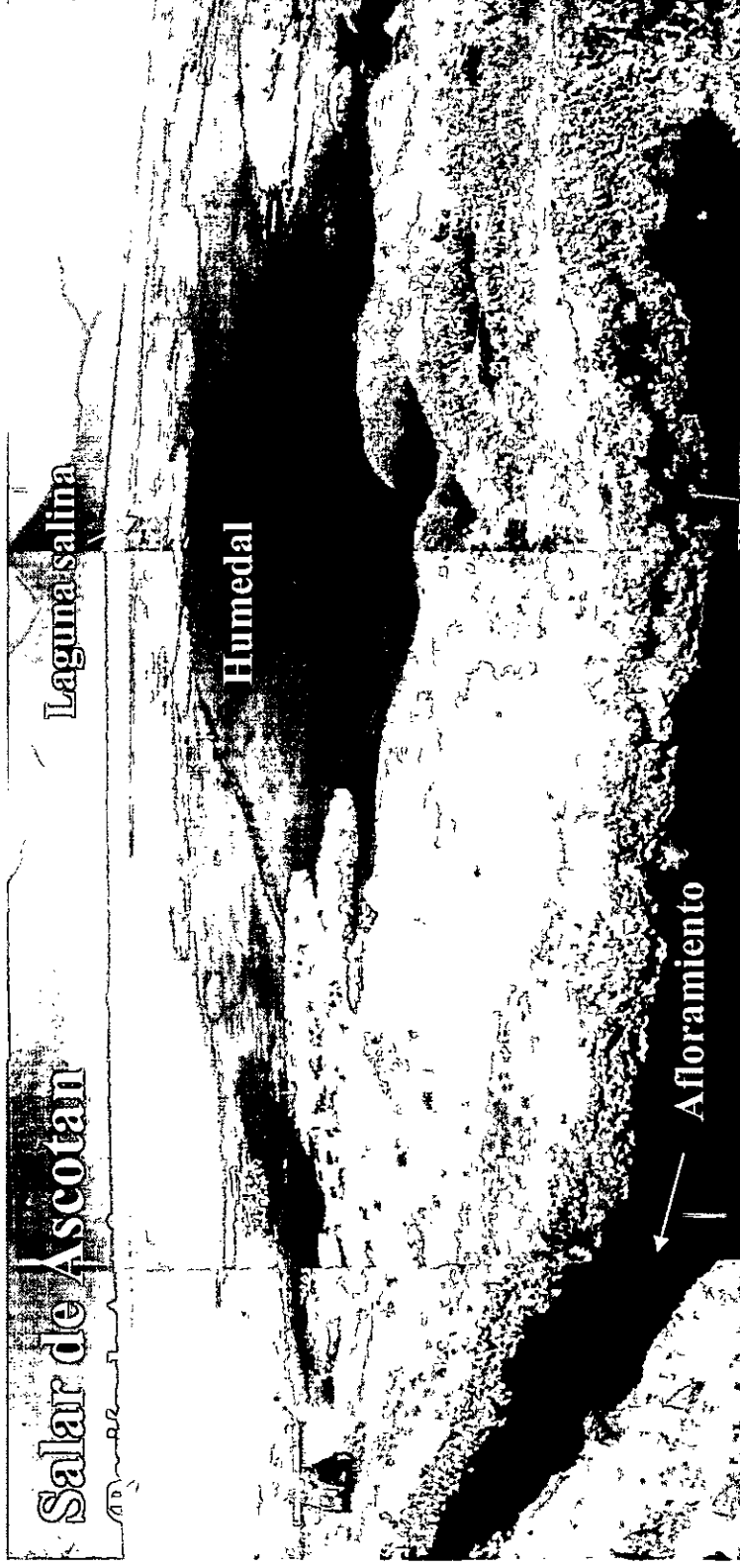
1.1 Salares como sistemas ecológicos: estructura espacial

Los salares presentan frecuentemente una estructura espacial que incluye tres ecosistemas dispuestos en serie: Afloramientos de agua subterránea, Humedales y Lagunas salinas (Fotografías 1 y 2). Es usual que esta unidad estructural denominada originalmente 'V-C-L' (Vega-Canal-Laguna) y descrita por Soto et al. 1991 se repita dentro de un salar y que cada unidad converja hacia una o varias lagunas salinas ubicadas en el centro de los salares (Figura 1). Un sistema similar es observado entre un afloramiento de agua subterránea, un humedal y la desembocadura de un río en cuencas exorreicas en el centro de Chile (Fotografía 3).

Los afloramientos de agua subterránea, humedales y lagunas salinas de los salares difieren en la composición química del agua (Keller & Soto 1998), en atributos morfológicos, hidráulicos y en la biota (CEA 2005a, b; CEA 2006a, b; Tabla 1), lo que ha llevado a que sean definidos como diferentes ecosistemas (Figura 1). A continuación se describen las principales características físicas, químicas y biológicas de los tres ecosistemas de un salar.



Fotografía 1. Estructura espacial de una cuenca endorreica. Salar de Huasco (Región de Tarapacá). Se indica la ubicación de afloramientos de agua subterránea, el humedal y las lagunas salinas.



Fotografía 2. Estructura espacial de una cuenca endorreica. Salar de Ascotan (Región de Antofagasta). Se indica la ubicación del afloramiento de agua subterránea, el humedal y la laguna salina.

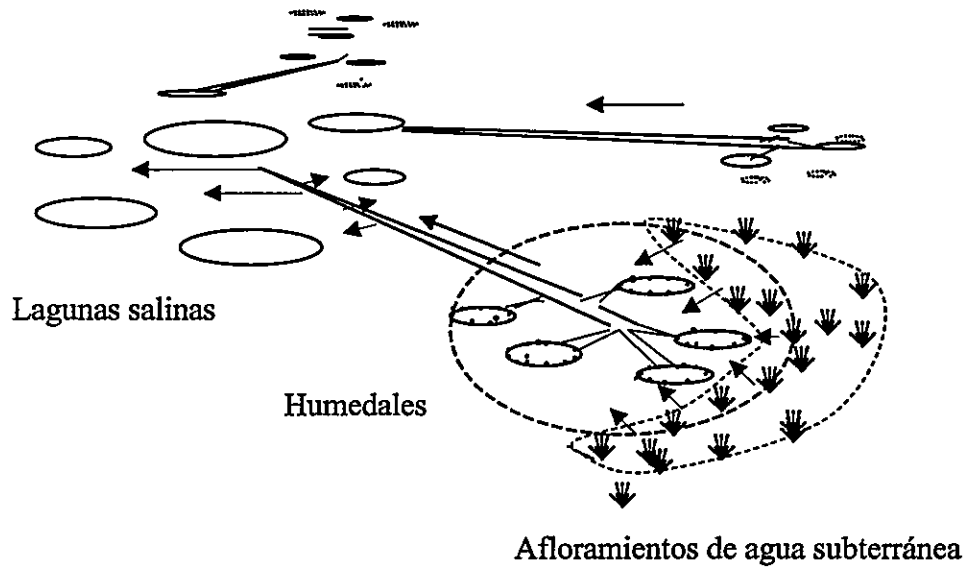
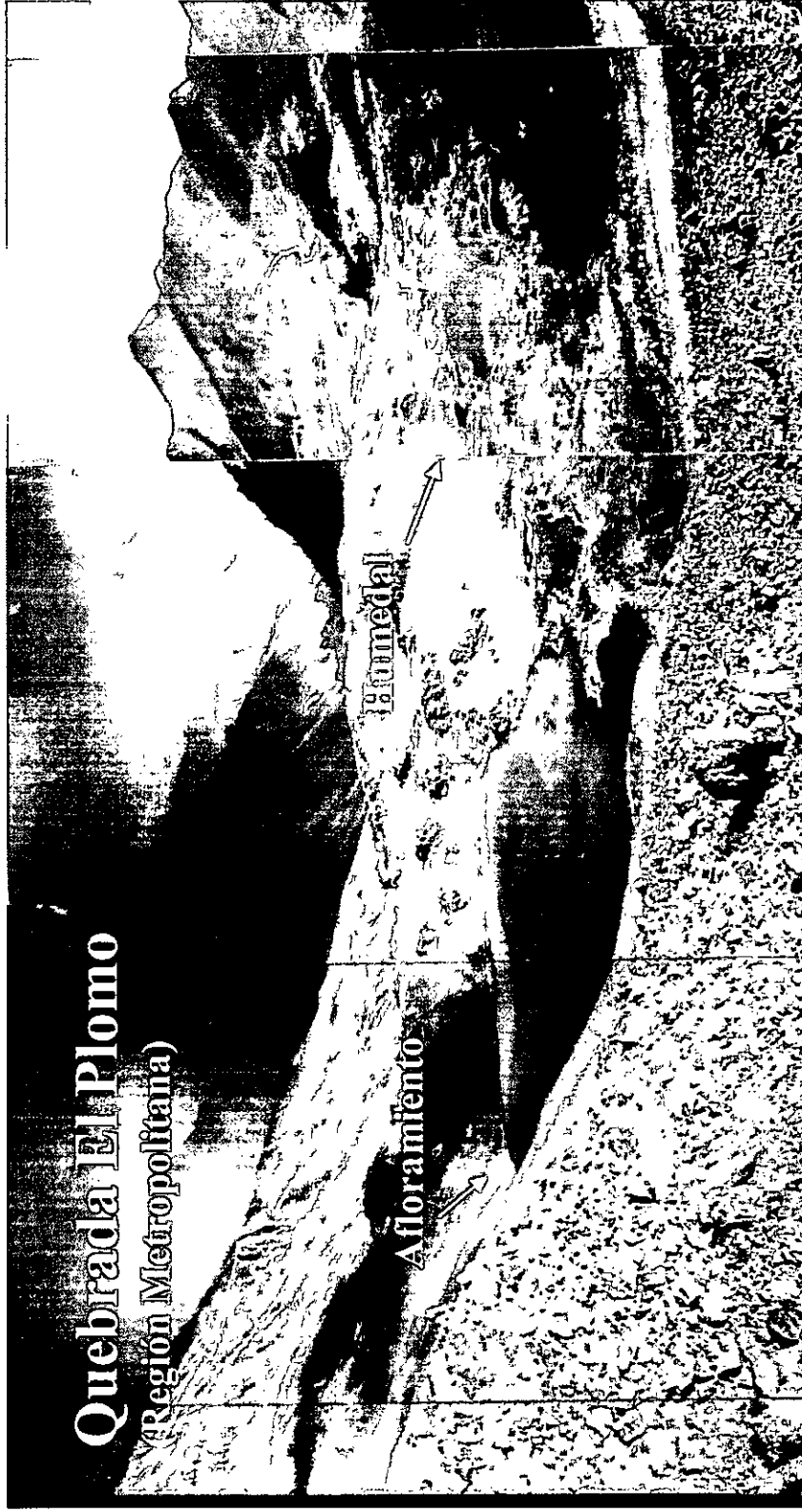


Figura 1. Diagrama de tres ecosistemas dispuestos en serie en los salares: Afloramientos de agua subterránea, humedales y lagunas salinas. Cada ecosistema está delimitado por una línea entrecortada. Las flechas indican la dirección del flujo de agua.



Fotografía 3. Estructura espacial de una cuenca exorreica. Quebrada del estero El Plomo (Región Metropolitana). Se indica la ubicación del afloramiento de agua subterránea y el humedal.

1.1.1 Afloramientos de agua subterránea

Dentro de cada salar se desarrolla un anillo periférico de afloramientos de agua subterránea. Antes de alcanzar la superficie, el escurrimiento subterráneo es afectado por las propiedades del suelo que modifican la cantidad y composición de los flujos de materiales que son transportados hasta la superficie (Fetter 1988). El agua subterránea presenta valores neutros de pH, niveles variables de conductividad que generan desde una condición de agua dulce hasta agua salobre y lo cual no difiere de los valores de conductividad encontrados en los humedales (ANOVA de una vía, $P > 0,05$, Tabla 1). El agua subterránea tiene baja concentración de oxígeno disuelto ($3,2 \pm 0,6 \text{ mg l}^{-1}$) pero aumenta significativamente en el sector de humedales ($7,4 \pm 0,6 \text{ mg l}^{-1}$, ANOVA de una vía, $P < 0,05$, Tabla 1). La concentración de nitrógeno es alta y predominan las formas inorgánicas (N-NO_3), condición que se mantiene en los humedales (Tabla 1, Risacher et al. 1999). Por el contrario, la concentración de materia orgánica es baja en el agua subterránea y usualmente alcanza niveles indetectables (Hem 1985). En el agua subterránea predomina la fracción disuelta de la materia orgánica y son escasos los estudios de material orgánico particulado (Aiken 2002). En los sectores de afloramiento se desarrolla una abundante vegetación terrestre hidrófila que difiere en composición y abundancia de la vegetación terrestre azonal y de la vegetación acuática que se encuentran en los humedales (Leonora Rojas, comunicación personal).

Tabla 1. Comparación de parámetros físicos, químicos y biológicos entre tres ecosistemas de salares. Los valores fueron obtenidos en base a antecedentes bibliográficos proveídos por CEA (2005a, b) y CEA (2006a, b). Los valores representan la media \pm 1 EE y entre paréntesis se indica el número de réplicas. Letras en superíndices indican el resultado de la comparación entre medias (ANOVA de una vía, $P < 0,05$).

Parámetros	unidad	Afloramientos de agua subterránea	Humedales	Lagunas salinas
pH	unidad	7,7 \pm 0,1 ^a (N = 33)	7,5 \pm 0,1 ^a (N = 23)	8,6 \pm 0,1 ^b (N = 18)
Conductividad específica	$\mu\text{S cm}^{-1}$	7.977 \pm 3.918 ^a (N = 28)	6.748 \pm 1.311 ^a (N = 23)	33.792 \pm 6.167 ^b (N = 17)
Oxígeno disuelto	mg l ⁻¹	3,2 \pm 0,6 ^a (N = 10)	7,4 \pm 0,6 ^b (N = 23)	7,5 \pm 0,5 ^b (N = 18)
Sólidos totales disueltos	g l ⁻¹	5,5 \pm 3,3 ^a (N = 33)	4,4 \pm 0,8 ^a (N = 23)	21,0 \pm 9,4 ^b (N = 9)
Nitrato	$\mu\text{g l}^{-1}$	1.922 \pm 484 ^a (N = 24)	1.607 \pm 531 ^a (N = 23)	2.150 \pm 529 ^a (N = 18)
Fosfato	$\mu\text{g l}^{-1}$	-	121 \pm 15 ^a (N = 23)	109 \pm 18 ^a (N = 15)
Nutriente limitante		-	Nitrógeno	Fósforo
Abundancia de fitobentos	cel mm ⁻³	-	(9,8 \pm 3,0) \times 10 ⁴ (N = 35) ^a	(2,7 \pm 0,6) \times 10 ⁵ (N = 37) ^b
Riqueza de fitobentos	número de taxa	-	11,1 \pm 1,3 ^a (N = 35)	17,2 \pm 1,1 ^b (N = 37)
Abundancia de zooplancton	ind l ⁻¹	-	4,6 \pm 2,1 ^a (N = 31)	1,8 \pm 1,1 ^a (N = 18)
Riqueza de zooplancton	número de taxa	-	5,0 \pm 0,3 ^a (N = 31)	3,3 \pm 0,5 ^b (N = 18)
Peces	-	ausencia	presencia	ausencia
Cobertura de vegetación	%	10 – 30	20 – 100 ^a	<0,5 ^b

No hay información

1.1.2 Humedales

Los humedales presentan profundidades que varían entre 15 y 50 cm y son alimentados principalmente por el escurrimiento superficial de agua subterránea y por precipitaciones durante la época estival (Risacher et al. 1999). Los humedales son generados debido a la baja pendiente y al sustrato relativamente impermeable que ocurre en estos sectores de las cuencas (Keller & Soto 1998, Risacher et al. 1999). Estas condiciones morfológicas generan un mayor tiempo de residencia que favorece los procesos de síntesis y mineralización de los materiales (Mitsch & Gosselink 2000). Los humedales presentan valores de salinidad que los tipifican como ecosistemas de agua dulce y de aguas salobre (Según Por 1980, Tabla 1). En estos ecosistemas ocurre una mayor concentración de oxígeno disuelto y menores valores de conductividad específica y concentración de sólidos disueltos que en la lagunas salinas (ANOVA de una vía, $P < 0,05$, Tabla 1), lo cual genera un ambiente favorable para el desarrollo de diversos ensambles biológicos (Keller & Soto 1998, Martínez, Bugueño & Vila 1999). Consecuentemente, una característica distintiva de los humedales alto-andinos es la abundante y diversa biota acuática que se mantiene durante todo el año (Vila & Pinto 1986, Pinto & Vila 1987, Martínez, Bugueño & Vila 1999, Squeo et al. 2006). Antecedentes de biota en los humedales alto-andinos indican que hay mayor riqueza de taxa de zooplancton en estos sistemas que en las lagunas salinas (ANOVA de una vía, $P < 0,05$; Tabla 1), lo cual es concordante con la presencia de consumidores especializados (Flamenco chileno) en los humedales (CEA 2005a, b; CEA 2006a, b). La cobertura de vegetación terrestre azonal y de macrófitas es variable (20 – 100 %) pero significativamente mayor a la cobertura

observada en las lagunas salinas (ANOVA de una vía, $P < 0,05$; Tabla 1). Una condición singular en los humedales alto-andinos es la presencia de peces endémicos cuya distribución es altamente restringida a estos sectores, a pesar que el flujo de agua permite el desplazamiento de peces entre humedales y lagunas salinas (Keller & Soto 1998, Martínez, Bugueño & Vila 1999).

1.1.3 Lagunas salinas

El flujo de materiales proveniente de los humedales descarga hacia sistemas lénticos y someros ubicados en el centro de los salares y que son denominados lagunas salinas (Figura 1). Las lagunas salinas son definidas como ambientes extremos debido a que son afectadas por un ciclo intra-anual conocido como ciclo seco-húmedo (Noy-Meir 1973). Este ciclo produce tasas altas de evaporación y frecuentemente un balance hidrológico negativo en las lagunas salinas (Risacher et al. 1999). En estas lagunas se detectan los mayores valores de pH, conductividad específica y sólidos disueltos dentro de los salares (ANOVA de una vía, $P < 0,05$; Tabla 1). Bajo estas condiciones extremas, la generación de nutrientes es dependiente del ciclo seco-húmedo, el que modula la actividad biológica y por ello regula la tasa de mineralización de nitrógeno de los organismos autótrofos (Noy-Meir 1973, Gebauer & Ehleringer 2000, Austin et al. 2004). En estos ecosistemas predominan formas inorgánicas de nitrógeno ($N-NO_3$) por sobre las formas orgánicas. Antecedentes de la biota para estos sectores indican que hay mayor riqueza y abundancia de microalgas bentónicas que en los humedales (ANOVA de una vía, $P < 0,05$; Tabla 1, CEA 2005a, b; CEA 2006a, b). Por el contrario, la cobertura de vegetación terrestre

azonal y macrófitas es baja y frecuentemente se detectan valores menores al 1 % (ANOVA de una vía, $P < 0,05$; Tabla 1). Usualmente no se encuentran peces en las lagunas salinas (Martínez, Bugueño & Vila 1999).

1.2 Salares como sistemas ecológicos: funcionamiento

Los tres ecosistemas definidos dentro de un salar están asociados funcionalmente a través del flujo superficial y unidireccional de agua (Alonso 1997, Risacher et al. 1999, Keller & Soto 1998). El flujo de agua es generado principalmente por un anillo periférico de afloramientos de agua subterránea que descargan hacia los sectores de humedales, los que posteriormente vierten hacia las lagunas salinas ubicadas en el centro de los salares (Fotografías 1 y 2).

Los afloramientos de agua subterránea son una fuente importante de fósforo y nitrógeno inorgánico que escurre a través del flujo superficial de agua entre los ecosistemas de un salar (Alonso 1997, Risacher et al. 1999). En el flujo de agua subterránea predominan las formas inorgánicas de nitrógeno ($N-NO_3$) y fósforo ($P-PO_4$) (Risacher et al. 1999) y estas formas oxidadas son generadas en el área de afloramiento del agua (Hem 1985). Además, la alta concentración de metales que presenta el suelo retiene selectivamente la fracción orgánica de los compuestos nitrogenados y fosforados (Fetter 1988, Hem 1985), lo cual explica la comparativamente baja concentración de estas formas en el flujo subterráneo de agua por sobre las formas inorgánicas.

Los flujos de materiales que entran a los humedales son expuestos a diferentes condiciones hidrodinámicas, tales como un aumento del tiempo de residencia y un cambio de la condición de óxido-reducción, por lo que son predecibles cambios en la cantidad y composición de las especies químicas (Tiner 1999, Mitsch & Gosselink 2000). Además, los flujos de materiales son afectados por la mayor abundancia y riqueza biológica de los humedales lo que también debiera modificar los flujos de fósforo y nitrógeno (Johnston et al. 1990).

Los flujos de nitrógeno y fósforo provenientes de los humedales entran a las lagunas salinas, las que presentan una alta tasa de evaporación y frecuentemente un balance hidrológico negativo (Risacher et al. 1999), condiciones hidrológicas y químicas que son consideradas extremas (Noy-Meir 1973). Bajo estas condiciones, la generación autóctona de nitrógeno en las lagunas salinas es dependiente del ciclo seco-húmedo (Noy-Meir 1973) que modula la actividad de los ensamblajes autótrofos y consecuentemente la tasa de mineralización de nitrógeno (Gebauer & Ehleringer 2000, Austin et al. 2004). Durante los periodos secos se produce la mineralización de la fracción particulada de nitrógeno orgánico que se encuentra incorporada y retenida por la biota, quedando disponible como formas inorgánicas solubles que se acumulan en una delgada capa de agua superficial. Esta acumulación se mantiene durante el periodo seco debido a la baja tasa de absorción de nitrógeno (Austin et al. 2004) y por lo tanto, es predecible un predominio de formas inorgánicas de nitrógeno autóctono en las lagunas salinas cuando la disponibilidad de agua es mínima (CEA 2005a, b; CEA 2006a, b). Pero ¿que ocurre con los flujos alóctonos de fósforo y nitrógeno en los salares? A diferencia de los flujos autóctonos, no existen antecedentes de flujos de formas

orgánicas de fósforo y nitrógeno que son transferidas entre ecosistemas dentro de los salares, por lo que la ocurrencia de humedales alto-andinos con una ubicación intermedia entre afloramientos de agua subterránea y lagunas salinas representa una oportunidad para explorar dos preguntas centrales a la función de estos humedales como posibles ecosistemas transformadores de fósforo y nitrógeno: 1) ¿Cuál es la función de los humedales en la disponibilidad de fósforo y nitrógeno que es generado en los afloramientos y que es transferido hacia las lagunas salinas? y 2) ¿Cómo son afectados estos flujos a través de los salares debido a la presencia de los humedales? Los flujos de estos materiales que son exportados hacia las lagunas salinas se sumarían a la comparativamente baja cantidad de fósforo y nitrógeno orgánico que es generada en forma autóctona y por lo tanto deberían ser una entrada significativa de estos materiales para estas lagunas. Además, si la función de transformación está asociada a la estructura biológica de los humedales alto-andinos, entonces son predecibles cambios en la estructura de estos humedales asociados a cambios en la función. Para determinar el grado de asociación entre la estructura biológica y la eficiencia de transferencia de fósforo y nitrógeno de los humedales alto-andinos, se plantea la pregunta acerca de los atributos estructurales de estos humedales que estarían asociados a los cambios cuantitativos y cualitativos de fósforo y nitrógeno producidos por los mismos. Para responder estas interrogantes, los objetivos generales de este estudio fueron identificar la existencia de una función de transformación de los flujos de fósforo y nitrógeno por los humedales alto-andinos y determinar como la estructura biológica de estos humedales se asocia a esta función de transformación.

2. Hipótesis de estudio

Si los humedales alto-andinos son ecosistemas transformadores en los salares (E_2 en la Figura 2), entonces los humedales deberían modificar cualitativa y cuantitativamente los flujos de fósforo y nitrógeno que ingresan desde los afloramientos de agua subterránea (E_1 en la Figura 2) y que son transferidos hacia las lagunas salinas (E_3 en la Figura 2).

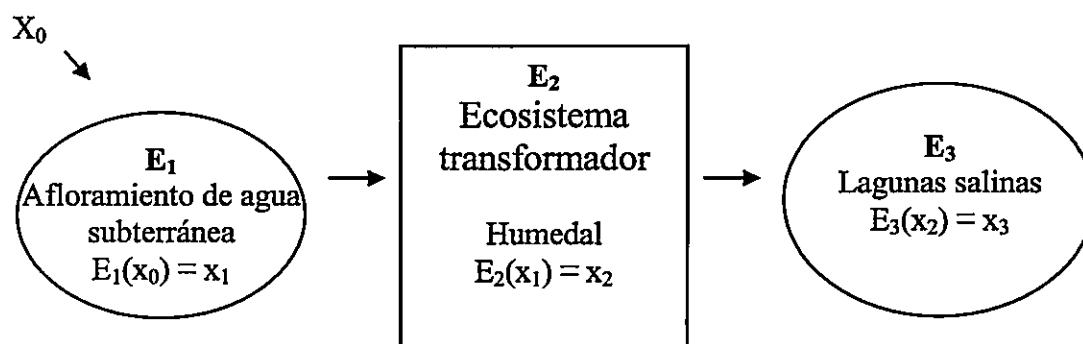


Figura 2. Diagrama de la hipótesis de estudio: asociación funcional entre ecosistemas para evaluar el rol transformador de los humedales alto-andinos en los flujos de nitrógeno y fósforo. x_i representa la variable de estado en el ecosistema i . E_1 = Afloramiento de agua subterránea, E_2 = Humedal alto-andino (Ecosistema transformador) y E_3 = Lagunas salinas.

2.1 Hipótesis de trabajo

2.1.1 Si los humedales realizan procesos que transforman la cantidad de fósforo y nitrógeno, entonces debieran detectarse diferencias cuantitativas de las fracciones disuelta y particulada de fósforo y nitrógeno orgánico entre los flujos de entrada y salida de los humedales. Estas diferencias serán expresadas en cambios de masa de estos materiales los que serían medidos en la entrada y salida de cada humedal.

2.1.2 Si los humedales transforman cualitativamente la composición de los flujos de fósforo y nitrógeno, entonces debieran detectarse diferencias en la proporción relativa de las fracciones disuelta y particulada de fósforo y nitrógeno orgánico entre los flujos de entrada y salida de los humedales. También sería predecible detectar cambios de la distribución de tamaños de partículas entre los afluentes y efluentes.

2.1.3 Si existe una asociación entre la estructura biológica de los humedales y la función de transformación de materiales, entonces debieran detectarse diferencias de abundancia y riqueza de grupos funcionales que son relevantes en los procesos de generación y reciclamiento de materiales entre humedales con diferencias en la eficiencia de exportación de nitrógeno y fósforo.

3. Objetivos específicos

- 3.1 Determinar variaciones cuantitativas de las fracciones disuelta y particulada de fósforo y nitrógeno orgánico entre los afluentes y efluentes de los humedales.
- 3.2 Determinar variaciones en la proporción relativa (%) de las fracciones disuelta y particulada de fósforo y nitrógeno orgánico entre los afluentes y efluentes de los humedales.
- 3.3 Determinar cambios en la frecuencia de distribución de partículas de fósforo y nitrógeno orgánico particulado e indirectamente cuantificar variaciones de la abundancia de grupos funcionales entre los afluentes y efluentes de los humedales.
- 3.4 Comparar la abundancia y el número de taxa de microalgas y macroinvertebrados bentónicos y la cobertura de vegetación azonal y macrófitas entre humedales con diferentes eficiencias de transferencia de fósforo y nitrógeno orgánico particulado.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se realizó en siete humedales de altura (3.000 – 4.000 m.s.n.m, anexo 1). Seis de ellos están ubicados en salares y quebradas en cuencas endorreicas de la zona altiplano en el norte de Chile (Regiones de Tarapacá y Antofagasta) y un humedal está ubicado en una cuenca exorreica en el centro de Chile (Región Metropolitana) (Niemeyer & Cereceda 1984). El estudio se realizó entre enero y marzo de 2004 y en abril de 2005.

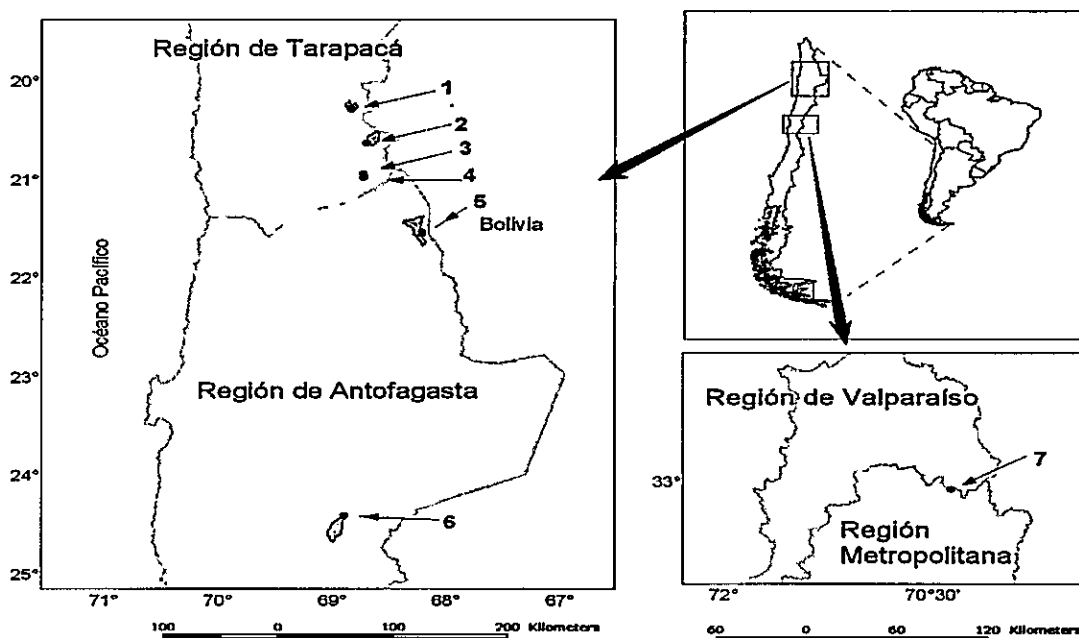


Figura 3. Área y unidades de estudio. 1) Humedal Huasco-lípez, 2) Humedal Jachucoposa, 3) Humedal Chiclla, 4) Humedal San Nicolás, 5) Humedal VCL-9, 6) Humedal VCL-2 y 7) Humedal El Plomo. Las coordenadas se indican en la Tabla 2. En el anexo 2 se indican características hidrológicas y vegetacionales de cada humedal.

Tabla 2. Ubicación geográfica de las unidades del estudio.

No.	Región	Salar/Quebrada	Humedal	Ubicación geográfica		Fecha de muestreo
				UTM	Altitud m.s.n.m	
1	Tarapacá	Salar de Huasco	Huasco-lípez	516.286E 7.751.374N	3.800	19-01-2004
2	Tarapacá	Salar de Coposa	Jachucoposa	530.345E 7.713.278N	3.730	18-01-2004
3	Tarapacá	Quebrada Chiclla	Chiclla	527.198E 7.674.711N	4.400	07-04-2005
4	Tarapacá	Quebrada San Nicolás	San Nicolás	526.769E 7.679.373N	4.400	07-04-2005
5	Antofagasta	Salar de Ascotan	VCL-9	578.632E 7.611.425N	3.716	03-02-2004
6	Antofagasta	Salar de Punta Negra	VCL-2	510.134E 7.294.101N	2.945	10-02-2004
7	Metropolitana	Quebrada del estero El Plomo	El Plomo	374.960E 6.334.702N	3.250	25-03-2004

2. Descripción de las unidades de estudio.

Las principales características climáticas y topográficas de los salares que incluyen a los humedales del estudio se presentan en la Tabla 3. Las cuencas de los humedales San Nicolás y Chiclla están ubicadas próximas a las cuencas de los salares de Huasco y Coposa y por lo tanto muestran similares condiciones climáticas.

Tabla 3. Características topográficas y climáticas de los salares en donde se desarrollan los humedales del estudio. La información climática de las quebradas San Nicolás y Chiclla puede ser obtenida de los salares de Huasco y Coposa. Datos extraídos de Risacher et al. 1999.

Parámetro	unidad	Salar de Huasco	Salar de Coposa	Salar de Ascotan	Salar de Punta Negra
Área de la cuenca	Km ²	1.572	1.116	1.757	4.263
Área del salar	Km ²	51	85	243	250
Área de lagunas	Km ²	2 - 3	3 - 7	18	0,1 - 0,2
Evaporación potencial media	mm año ⁻¹	1.260	1.300	1.630	2.000
Precipitación media	mm año ⁻¹	150	150	100 - 150	50
Temperatura media	°C	5,0	5,0	5,8	10,0

Los humedales alto-andinos son generados debido a la baja pendiente y al sustrato relativamente impermeable que se genera en estos sectores. La profundidad es variable (15 - 50 cm) y son alimentados permanentemente por los afloramientos subterráneos y por las precipitaciones que ocurren durante la época estival (Risacher et al. 1999). En los humedales se generan condiciones físicas y químicas favorables para el desarrollo de las poblaciones biológicas (Vila & Pinto 1986, Pinto & Vila 1987, Keller & Soto 1998, Martínez et al. 2000), tales como valores neutros de pH, alta concentración de oxígeno disuelto y valores de conductividad específica que los tipifican como ecosistemas de agua dulce y agua salobre (Según Por 1980, Tabla 4). Estas condiciones unidas a la alta estabilidad de la columna de agua y al ambiente de óxido reducción favorecen la síntesis y mineralización de materiales en los humedales (Tiner 1999, Mitsch & Gosselink 2000).

A pesar que las cuencas estudiadas fueron restringidas a áreas de altura con similares características climáticas, topográficas y edafológicas, los humedales presentan alta variabilidad de condiciones físicas y químicas del agua (Tablas 4 y 5). Los humedales presentan valores de salinidad desde $< 2,0$ hasta $11,0 \text{ g l}^{-1}$ por lo cual muestran desde una condición cercana al agua dulce ($< 0,5 \text{ g l}^{-1}$, Por 1980) hasta una condición de agua salobre ($0,5 - <30,0 \text{ g/l}$, Por 1980). Se observa un amplio rango de valores de conductividad específica ($0,14 \pm 0,03 - 14,7 \pm 0,8 \text{ mSims cm}^{-1}$) y de alcalinidad total ($0,41 \pm 0,05 - 2,5 \pm 0,15 \text{ mg l}^{-1}$, Tabla 4). Los valores medios de pH varían desde una condición moderadamente ácida (Humedal El Plomo: $5,3 - 6,0$

Tabla 4. Parámetros físicos y químicos de los humedales alto-andinos del estudio. Se indica la media \pm 1 EE. En paréntesis se indica el rango de variación y en la columna de los humedales se presenta el número de réplicas. Se muestran valores de salinidad sin replicación.

Cuenca	Humedal	Temperatura (°C)	pH (unidad)	Conductividad (mSims cm ⁻¹)	Salinidad (g l ⁻¹)	Oxígeno disuelto (mg l ⁻¹)	Alcalinidad total (mg l ⁻¹)
Salar de Huasco	Huasco-lipez (N=4)	11,1 \pm 0,5 (9,7 - 12,0)	7,1 \pm 0,05 (7,0 - 7,2)	0,98 \pm 0,01 (0,96 - 1,0)	< 2,0	5,9 \pm 0,4 (5,3 - 7,1)	0,41 \pm 0,05 (0,32 - 0,56)
Salar de Coposa	Jachucoposa (N=6)	19,3 \pm 0,6 (15,5 - 21,6)	6,7 \pm 0,07 (6,5 - 6,9)	1,2 \pm 0,03 (1,1 - 1,3)	< 2,0	7,2 \pm 1,1 (4,6 - 10,8)	2,50 \pm 0,16 (2,3 - 3,3)
Quebrada Chiella	Chiella (N=2)	-	8,3 \pm 0,6 (7,7 - 8,9)	0,14 \pm 0,03 (0,11 - 0,17)	< 2,0	-	-
Quebrada San Nicolás	San Nicolás (N=4)	14,5 \pm 1,6 (11,0 - 17,0)	7,3 \pm 0,3 (6,7 - 8,0)	0,19 \pm 0,057 (0,10 - 0,36)	< 2,0	6,0 \pm 0,6 (5,2 - 7,3)	-
Salar de Ascotan	VCL-9 (N=5)	22,3 \pm 1,1 (19,7 - 25,6)	7,8 \pm 0,03 (7,7 - 7,9)	5,3 \pm 0,15 (5,0 - 5,8)	3,0 \pm 0,1 (2,9 - 3,2)	7,2 \pm 0,9 (5,6 - 10,2)	0,95 \pm 0,06 (0,81 - 1,1)
Salar de Punta Negra	VCL-2 (N=8)	14,9 \pm 1,9 (8,3 - 27,1)	8,1 \pm 0,11 (7,8 - 8,6)	14,7 \pm 0,80 (9,3 - 16,1)	11,0 \pm 0,6 (7,9 - 12,8)	8,5 \pm 1,2 (4,5 - 12,8)	0,95 \pm 0,12 (0,50 - 1,50)
Quebrada del estero El Plomo	El Plomo (N=5)	14,2 \pm 1,4 (12 - 19,6)	5,7 \pm 0,4 (5,3 - 6,0)	0,29 \pm 0,11 (0,18 - 0,40)	< 2,0	8,3 \pm 0,1 (7,9 - 8,4)	0,17 \pm 0,05 (0,15 - 0,30)

- no hay información

Tabla 5. Concentración de formas inorgánicas de fósforo y nitrógeno y de amonio (N-NH₄) en los humedales alto-andinos del estudio. Se indica la media \pm 1 EE y entre paréntesis se presenta el rango de variación con excepción de los valores sin replicación. El número de réplicas se indica entre paréntesis en la columna de los humedales.

Salar/Quebrada	Humedal	N-NH ₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	N-NO ₃ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	N-NO ₂ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	P-PO ₄ ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Salar de Huasco	Huasco-lipez (N = 4)	10,0	488 \pm 51 (347 - 570)	1,3 \pm 0,3 (0,7 - 2,2)	76 \pm 5,0 (69 - 91)
Salar de Coposa	Jachucoposa (N = 6)	10,5 \pm 4,2 (0,01 - 27,0)	349 \pm 36 (232 - 478)	1,5 \pm 0,5 (0,2 - 3,7)	161 \pm 9,6 (134 - 197)
Quebrada Chiclla	Chiclla (N = 2)	6,5	140	1,3 \pm 0,3 (1,1 - 1,6)	6,5
Quebrada San Nicolás	San Nicolás (N = 4)	6,5	107 \pm 29 (40 - 140)	4,1 \pm 2,6 (0,6 - 10)	11 \pm 3,9 (6,5 - 20)
Salar de Ascotan	VCL-9 (N = 5)	27,0 \pm 17,3 (0 - 93,0)	493 \pm 120 (200 - 783)	0,7 \pm 0,40 (0 - 2,2)	181 \pm 42,6 (39 - 262)
Salar de Punta Negra	VCL-2 (N = 8)	31,8 \pm 6,9 (10,0 - 71,0)	3.805 \pm 1.216 (585 - 9.205)	5,4 \pm 1,5 (0,6 - 12,0)	77 \pm 18,0 (40 - 155)
Quebrada del estero El Plomo	El Plomo (N = 2)	10,0	90 \pm 50 (40 - 140)	1,5 \pm 0,8 (0,7 - 2,2)	10

unidades) hasta condiciones básicas (Humedal VCL-2 del salar de Punta Negra: 7,8 – 8,6 unidades y el Humedal Chiclla de la quebrada Chiclla: 7,7 – 8,9; Tabla 4). La fracción predominante de nitrógeno inorgánico es nitrato y su concentración es altamente variable ($90 - 3.805 \mu\text{g l}^{-1}$, Tabla 5) a diferencia de la baja concentración de amonio y nitrito. La concentración de fósforo inorgánico (ortofosfato) también es baja ($6,5 \text{ mg l}^{-1} - 180 \text{ mg l}^{-1}$; Tabla 5).

3. Toma de muestras y análisis de laboratorio.

La fecha de la toma de muestra se indica en la Tabla 2. Se realizaron dos tipos de muestreos de partículas y de la fracción disuelta de fósforo y nitrógeno orgánico: 1) muestreo en el laboratorio y 2) muestreo en el campo. En condiciones de laboratorio fueron aisladas las fracciones disuelta ($< 0,45 \mu\text{m}$, según Cummins 1974, Lamberti & Gregory 1996) y particulada menor a $50 \mu\text{m}$ de los flujos de fósforo y nitrógeno orgánico mientras que en condiciones de campo se recolectaron cinco rangos de fracciones de partículas de tamaño mayor a $50 \mu\text{m}$: $50 - 112 \mu\text{m}$, $112 - 265 \mu\text{m}$, $265 - 400 \mu\text{m}$, $400 - 1.250 \mu\text{m}$ y $1.250 - 1.800 \mu\text{m}$.

Para realizar el muestreo en el laboratorio se recolectó una muestra de 3 litros de agua directamente desde el afluente y efluente de cada humedal en bidones de polietileno de alta densidad. Los bidones fueron trasladados en frío ($< 4,0 \text{ }^\circ\text{C}$) al laboratorio antes de las siguientes 12 horas de colecta. En el laboratorio se realizó el fraccionamiento de las muestras a través de una filtración seriada (Figura 4). Primero se

obtuvo la fracción de material en transporte menor a $50\ \mu\text{m}$ mediante la filtración de la muestra original a través de una malla de poliamida. Un litro de la muestra filtrada fue inmediatamente almacenado en frío y el residuo nuevamente filtrado con filtros de poliamida Sartolon (Sartorius) de $0,45\ \mu\text{m}$ de tamaño de poro y $47\ \text{mm}$ de diámetro para la obtención de la fracción disuelta. Por diferencia entre ambas fracciones se obtuvo la fracción de material orgánico particulado mayor a $0,45\ \mu\text{m}$ y menor a $50\ \mu\text{m}$.

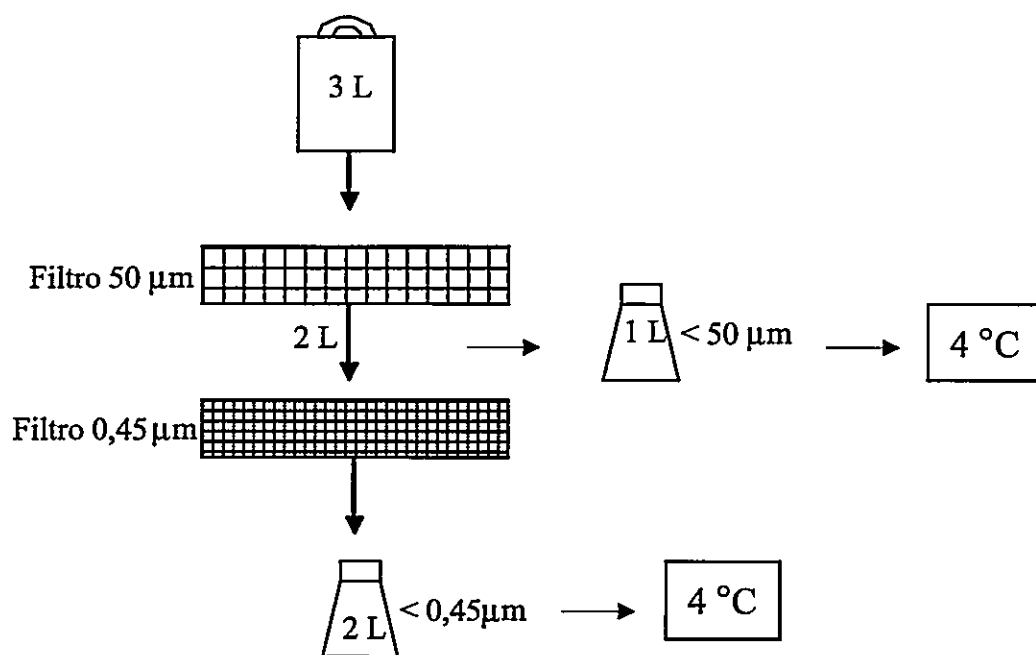


Figura 4. Protocolo metodológico de fraccionamiento de muestras en el laboratorio para la obtención de la fracción disuelta de fósforo y nitrógeno orgánico ($< 0,45\ \mu\text{m}$) y de la fracción particulada de fósforo y nitrógeno orgánico menor a $50\ \mu\text{m}$.

El muestreo en el campo consistió en realizar un fraccionamiento *in situ* de partículas, lo cual tuvo dos objetivos: 1) determinar cambios de la cantidad y proporción de diferentes rangos de fracciones asociados a la función de los humedales y 2) obtener rangos específicos de fracciones de partículas de fósforo y nitrógeno orgánico para determinar indirectamente la presencia de grupos funcionales. Esta cuantificación indirecta se basa en que los rangos de tamaño de las partículas orgánicas son comparables con el tamaño de los individuos de diferentes grupos funcionales (Hauer & Lamberti 1996, Tabla 6). Así por ejemplo, una mayor abundancia de partículas entre 0,45 y 100 μm sería indicador de un predominio de productores autótrofos (microalgas bentónicas, Tabla 6). Esta metodología fue probada previamente mediante la identificación de taxa en las fracciones. Los resultados mostraron que aproximadamente un 70 % de los taxa identificados correspondieron a grupos funcionales predecibles en función del tamaño.

El fraccionamiento *in situ* de fósforo y nitrógeno orgánico particulado igual o mayor a 50 μm ($\text{NOP}_{>50\mu\text{m}}$) se realizó con redes Surber colocadas en los flujos de entrada y salida de los humedales (Figura 5). Cinco redes Surber fueron modificadas para recolectar rangos específicos de fracciones de tamaño de partículas. En cada red se colocó una combinación de dos mallas de diferente tamaño de poro. En la entrada de cada red se puso una malla con un tamaño de poro que permitió filtrar partículas de tamaño mayor al tamaño límite inferior del rango requerido mientras que en la salida se colocó una malla con un tamaño de poro que permitió retener las partículas de tamaño menor al límite superior del mismo rango (Figura 6).

Tabla 6. Asociación entre la fracción particulada de material orgánico y los grupos funcionales asociados a la generación y reciclamiento interno de materiales en los ecosistemas acuáticos fluviales (Hauer & Lamberti 1996).

Tipo de fraccionamiento	Fracción	Rango de tamaño (μm)	Grupo funcional
En laboratorio	Materia orgánica particulada ultra fina a muy fina	0,45 - <50	Fitobentos (generación de materia orgánica)
<i>In situ</i>	Materia orgánica particulada fina	50 - <100	Fitobentos (generación de materia orgánica)
<i>In situ</i>	Materia orgánica particulada pequeña	100 - <250	Microzoobentos (Reciclamiento y transferencia de nutrientes)
<i>In situ</i>	Materia orgánica particulada mediana	250 - 400	Microzoobentos (Reciclamiento y transferencia de nutrientes)
<i>In situ</i>	Materia orgánica particulada mediana-grande	400 - 1.250	Macrozoobentos (Reciclamiento y transferencia de nutrientes)

Las redes Surber fueron dispuestas sobre pilares metálicos de 7 cm de altura para impedir el contacto con el sustrato y la resuspensión del material en el lugar de la colecta. En cada sitio de muestreo se obtuvo una muestra de cada fracción, lo cual requirió un tiempo de muestreo variable entre diferentes colectas y entre diferentes sitios de muestreo. Esta variación del tiempo de filtración permitió coleccionar la cantidad de material requerida por la técnica analítica en los sitios con bajo flujo de partículas y

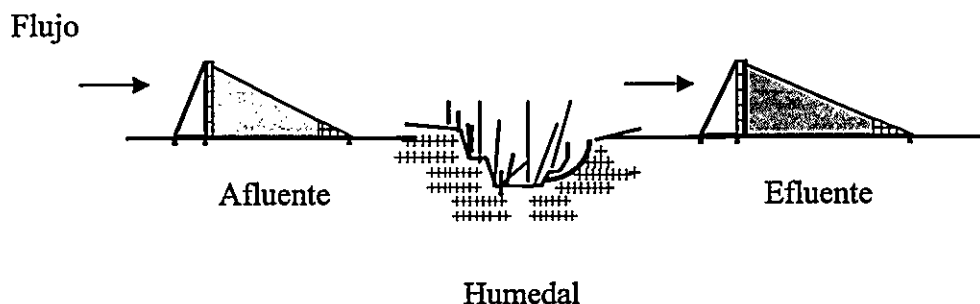


Figura 5. Tramo experimental que muestra la disposición de redes Surber (modificadas) en los afluentes y efluentes de cada humedal para realizar un fraccionamiento *in situ* de partículas de tamaño mayor a 50 μm .

minimizar la obstrucción de las redes en los sitios con mayor flujo de partículas en transporte.

El tiempo de filtración y el volumen filtrado en cada fraccionamiento y sitio de muestreo se presentan desde la Tabla 1a hasta la Tabla 1g (Anexo 2). Los valores de concentración de fósforo y nitrógeno particulado fueron estandarizados por un factor de dilución calculado mediante el volumen filtrado y el volumen de muestra. Simultáneamente al fraccionamiento *in situ*, en cada tramo de estudio se obtuvo el área de filtración y la velocidad de escurrimiento (Tablas 1a-g en Anexo 2), mediante la obtención de la altura y ancho del flujo medidos en la malla de entrada de la red.

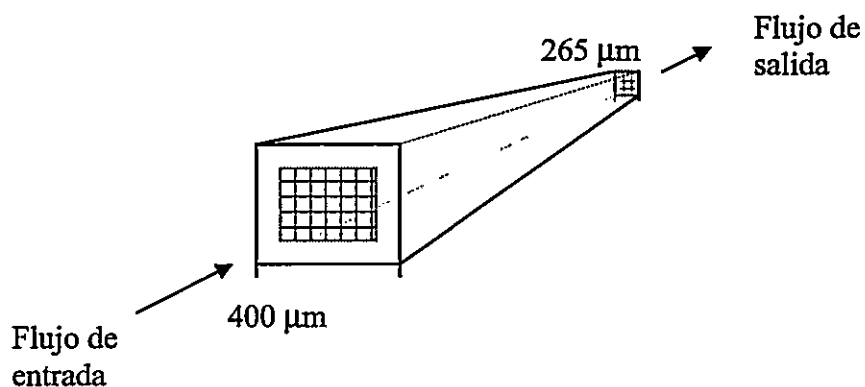


Figura 6. Red Surber modificada para la obtención de rangos específicos de fracciones de tamaño de partículas. En la figura se indica un ejemplo de red con mallas que permiten recolectar partículas de tamaño mayor a 265 µm y menor a 400 µm.

Se realizaron tres mediciones consecutivas de la distancia y tiempo recorrido por un objeto flotante para obtener un promedio de la velocidad de escurrimiento del flujo en cada sitio de muestreo.

Las muestras para cuantificar nitrógeno orgánico fueron recolectadas en botellas de polietileno de 250 ml previamente lavadas con ácido, a las que se le adicionó 0,5 ml de H₂SO₄ concentrado para su preservación hasta el análisis en el laboratorio. Las muestras para la cuantificación de fósforo orgánico fueron recolectadas en botellas de vidrio de 120 ml y almacenadas en frío (<4,0 °C) hasta el análisis en el laboratorio. La concentración de nitrógeno orgánico fue cuantificada mediante el método de reducción

Kjeldahl a la que se le restó la concentración de amonio (Mühlhauser et al. 1987). La concentración de fósforo orgánico fue cuantificada mediante una hidrólisis ácida (APHA, AWWA & WEF 1995). A través de la suma de las fracciones disuelta y particulada se obtuvo la concentración total de fósforo orgánico (FOT) y nitrógeno orgánico (NOT). En base a antecedentes bibliográficos de concentración de fósforo (P- PO_4) y nitrógeno (N- NO_2 , N- NO_3) se determinó limitación principalmente por nutrientes en distintos periodos estivales (CEA 2005a, b; CEA 2006a, b; Arcadis Geotécnica 2005). Se utilizó la razón estequiométrica de Redfield N:P =16:1 (Redfield 1934, Sterner & Elser 2002) para determinar una condición de limitación por fósforo o nitrógeno en los humedales.

4. Efecto cuantitativo de los humedales alto-andinos sobre el flujo de nitrógeno y fósforo orgánico.

Se determinó el efecto individual y el efecto promedio (N = 7) de los humedales sobre la cantidad de fósforo y nitrógeno orgánico disuelto (FOD; NOD; < 0,45 μm) y fósforo y nitrógeno orgánico particulado (FOP; NOP; 0,45 - 1.800 μm) mediante la comparación de los flujos ($\text{mg m}^{-2} \text{h}^{-1}$) afluentes y efluentes de estos materiales en cada humedal, lo que permitió cuantificar la eficiencia de exportación y retención de fósforo y nitrógeno orgánico de cada humedal. Las eficiencias de exportación y retención fueron cuantificadas mediante la ecuación de balance de masa (1) y expresadas como el porcentaje de exportación o retención de fósforo y nitrógeno orgánico. Una diferencia positiva indicó la exportación y una diferencia negativa la retención de estos materiales.

$$\text{Eficiencia (\%)} = \frac{\text{Flujo efluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}) - \text{Flujo afluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})}{\text{Flujo afluente (mg m}^{-2} \text{ h}^{-1})} \times 100 \quad (1)$$

Los valores de los flujos de fósforo y nitrógeno orgánico disuelto y particulado en el afluente y efluente de cada humedal fueron comparados mediante la prueba t de Student para muestras pareadas (Sokal & Rohlf 1995). Se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas sobre los valores transformados con la función arcoseno de las proporciones. En la condición de no cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianzas se utilizó la prueba alternativa t de Student para varianza heterogéneas (Sokal & Rohlf 1995).

Los humedales fueron clasificados en función de la eficiencia de retención y exportación de fósforo y nitrógeno orgánico. Se utilizó un análisis de clasificación jerárquica basado en distancia euclidiana y considerando como significativa una probabilidad de error de 5 %. Los análisis se realizaron con el programa estadístico SYSTAT 6.0 (Wilkinson et al. 1992).

5. Efecto de los humedales alto-andinos sobre la proporción de fósforo y nitrógeno orgánico en los flujos de entrada y salida.

Para determinar el efecto de los humedales sobre la proporción de fósforo y nitrógeno orgánico en los flujos de entrada y salida se determinó la variación promedio (N = 7) de la proporción (%) de la fracción disuelta (FOD/FOT; NOD/NOT) y de la fracción

particulada (FOP/FOT; NOP/NOT) entre los afluentes y efluentes de cada humedal. Las proporciones fueron obtenidas en relación a la cantidad total de fósforo o nitrógeno orgánico medida en el afluente o en el efluente. La comparación de las proporciones de fósforo y nitrógeno orgánico entre los afluentes y efluentes se realizó mediante la prueba *t* de Student para muestras pareadas (Sokal & Rohlf 1995). Se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas sobre los valores transformados con la función arcoseno de las proporciones. En la condición de no cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianzas se utilizó la prueba alternativa *t* de Student para varianzas heterogéneas (Sokal & Rohlf 1995).

El efecto de los humedales sobre la proporción de diferentes fracciones de FOP y NOP fue cuantificado mediante el fraccionamiento *in situ* del flujo de partículas mayores a 50 μm . Se obtuvo la curva de distribución de las proporciones de cinco rangos de fracciones de FOP $_{>50\mu\text{m}}$ y NOP $_{>50\mu\text{m}}$ en el afluente y efluente de cada humedal. La diferencia entre las curvas de distribución indicó exportación o retención de cada fracción de NOP $_{>50\mu\text{m}}$.

6. Asociación entre la estructura biológica y la función de exportación de fósforo y nitrógeno orgánico particulado de los humedales alto-andinos.

Para determinar la asociación entre la estructura biológica y la función de exportación de materiales en los humedales alto-andinos, se estudiaron tres grupos funcionales asociados a los procesos de generación y transferencia de materiales en los ecosistemas acuáticos continentales (Lamberti & Gregory 1996, Wallace & Grubaugh 1996). Los

grupos funcionales fueron microalgas bentónicas, macroinvertebrados bentónicos ($> 250 \mu\text{m}$) y el ensamble de macrófitas que se encuentran inmersas en la cubeta lacustre y la vegetación terrestre azonal que se ubica en la orilla o cercana a ésta.

Para cuantificar la abundancia (individuos m^{-2}) y riqueza (número de taxa) de macroinvertebrados bentónicos se tomaron dos muestras de sedimento al azar en cada humedal. Se obtuvo una columna de sedimento de 9 cm de diámetro que fue preservada con 10 ml de formaldehído al 10 % en botellas de polietileno de alta densidad (Stevenson & Bahls 1999). Las muestras fueron transportadas al laboratorio para el recuento directo y la identificación de los individuos con un microscopio binocular y aumento $\times 40$.

Para cuantificar la abundancia (células mm^{-3}) y riqueza (número de taxa) de microalgas bentónicas se recolectaron dos muestras superficiales de sedimento de 1 cm de profundidad usando un core de plexiglass de 0,9 mm de diámetro. Las muestras fueron colectadas en envases de 2 ml de polietileno de alta densidad y fueron preservadas con formaldehído al 10 % (Stevenson & Bahls 1999). En el laboratorio se extrajeron submuestras de 1 ml las que fueron oxidadas y montadas en una base de resina para la identificación y recuento de valvas con un microscopio óptico de aumento $\times 1.000$.

La cobertura de macrófitas y de vegetación terrestre azonal de fue cuantificada mediante la técnica del intercepto de puntos (Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Se establecieron 2 transectos entre las riberas opuestas de cada humedal y en cada transecto se definió un número variable de interceptos distribuidos cada 25 cm. En cada intercepto

se registró la presencia y ausencia de individuos para determinar cobertura como el porcentaje de interceptos respecto del total de interceptos en el transecto: $N_i/N_T \times 100$; donde N_i es el número de puntos interceptados por vegetación y N_T es el número total de interceptos en cada transecto.

Se comparó la abundancia, riqueza y cobertura de los grupos funcionales de los humedales con mayor eficiencia de exportación con los grupos funcionales de los humedales con menor eficiencia de exportación de los materiales. Las comparaciones se realizaron mediante la prueba no paramétrica de Mann-Witney (Siegel & Castellan 1988) aceptando como significativa una probabilidad de error $< 5\%$.

RESULTADOS

1. Flujos de fósforo y nitrógeno entre los afluentes y efluentes de humedales alto-andinos.

1.1 Flujo de fósforo orgánico

No hubo diferencias del flujo promedio de fósforo orgánico entre los afluentes y efluentes de los humedales (Figura 7a). El fraccionamiento mostró una ausencia de diferencias significativas de la fracciones disuelta (FOD; Prueba de t para varianzas homogéneas, $t = 1,288$; $P = 0,244$; Figura 7a), particulada (FOP; Prueba de t para varianzas heterogéneas; $t_{\text{critico}(6 \text{ g.l.}, 0,05)} = 4,280$; Figura 7a) y de la suma de ambas fracciones (FOT; Prueba de t para varianzas homogéneas, $t = 1,750$; $P = 0,130$; Figura 7a). Este resultado es concordante con la ausencia de limitación por fósforo que presentó la mayoría de los humedales alto-andinos del estudio (Tabla 7) y lo cual ha sido frecuentemente descrito para diversos tipos de humedales (Mitsch & Gosselink 2000).

El análisis caso a caso mostró que cinco de los siete casos de estudio presentaron retención de FOD y que la eficiencia varió entre 2,3 % (Humedal VCL-2 del salar de Punta Negra) y 100 % (Humedal El Plomo de la quebrada del estero El Plomo) (Figura 8a). Por el contrario, el humedal Huasco-lípez (Salar de Huasco) y principalmente el humedal Chiclla (Quebrada Chiclla) fueron exportadores de FOD hacia el sistema adyacente (Figura 8a).

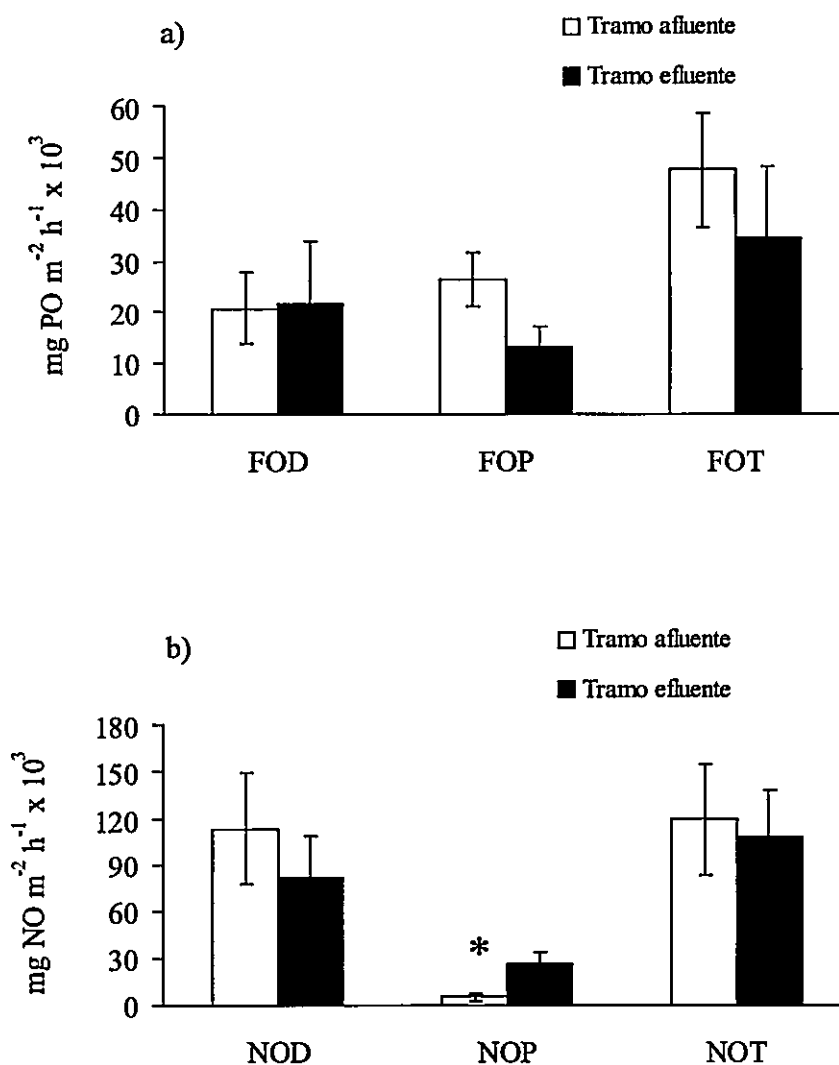


Figura 7. Comparación del flujo promedio (± 1 error estándar, $N = 7$) de a) fósforo orgánico disuelto (FOD, $< 0,45 \mu\text{m}$), fósforo orgánico particulado (FOP $\geq 0,45 \mu\text{m}$) y fósforo orgánico total (FOT = FOD + FOP) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD; $< 0,45 \mu\text{m}$), nitrógeno orgánico particulado (NOP; $0,45 - 1.800 \mu\text{m}$) y nitrógeno orgánico total (NOT = NOD + NOP) entre el afluente y efluente de los humedales. * $P < 0,05$.

Tabla 7. Razón de Redfield (N/P) para la determinación de limitación por fósforo o nitrógeno. Se indica la media \pm 1 EE. La razón fue obtenida en base a la suma de la concentración de formas inorgánicas de N (N-NH₄, N-NO₃, y NO₂) y P (P-PO₄). En paréntesis se indica el tamaño de la muestra y el rango de valores obtenidos en periodos estivales. Datos obtenidos de CEA (2005a, b) y CEA (2006a, b).

Salar/Quebrada	Humedal	N/P	Nutriente limitante
Salar de Huasco	Huasco-lípez (N = 4)	6,6 \pm 0,6 (5,0 – 8,2)	N
Salar de Coposa	Jachucoposa (N = 6)	2,3 \pm 0,3 (1,5 – 3,6)	N
Quebrada Chiclla	Chiclla (N = 2)	22,7 \pm 0,03 (22,7 – 22,8)	P
Quebrada San Nicolás	San Nicolás (N = 4)	10,6	N
Salar de Ascotan	VCL-9 (N = 5)	4,2 \pm 1,8 (1,1 – 11,3)	N
Salar de Punta Negra	VCL-2 (N = 8)	129 \pm 26,3 (71 – 195)	P
Quebrada del estero El Plomo	El Plomo (N = 2)	7,6 \pm 1,6 (5,1 – 10,1)	N

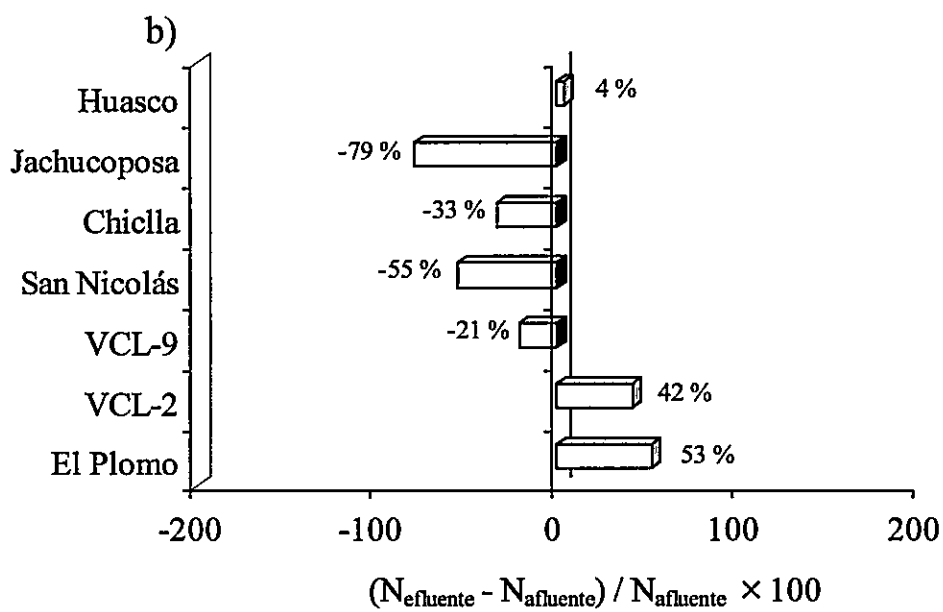
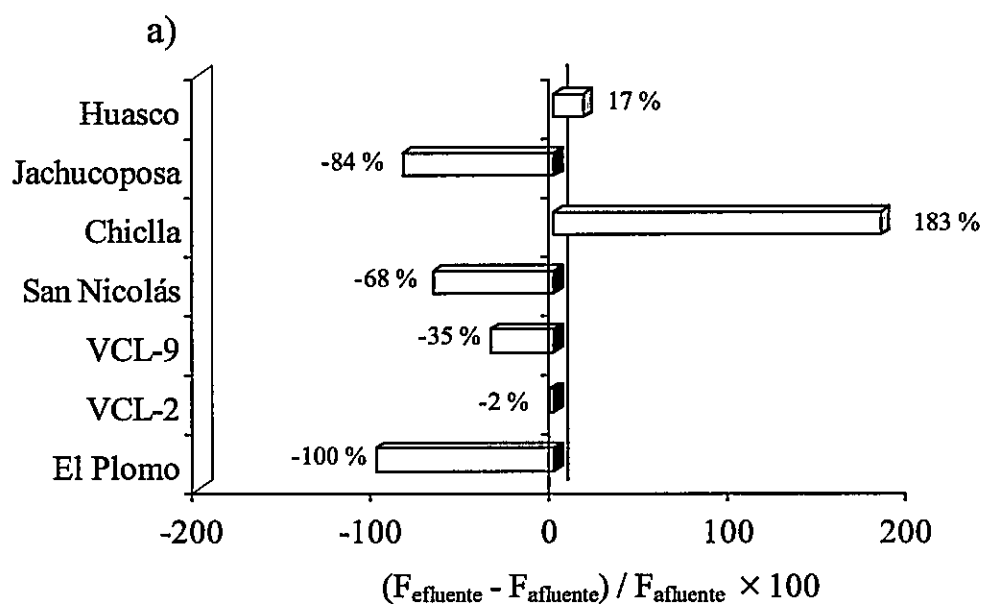


Figura 8. Resultados del balance de la fracción disuelta ($< 0,45 \mu\text{m}$) de a) fósforo orgánico y b) nitrógeno orgánico entre el afluente y efluente de los humedales.

Los resultados del balance de FOP entre afluentes y efluentes mostraron que cinco de siete casos retuvieron FOP, en un rango de eficiencias que varió entre 28 % (humedal VCL-9 del salar de Ascotan) y 100 % (Humedal El Plomo de la quebrada del estero El Plomo) (Figura 9a), con excepción de los humedales VCL-2 (Salar de Punta Negra) y Huasco-lipez (Salar de Huasco) que exportaron FOP aunque en baja eficiencia (3 – 17 %) (Figura 9a).

1.2 Flujo de nitrógeno orgánico

En forma similar al flujo promedio de fósforo orgánico, no hubo diferencias del flujo promedio de nitrógeno orgánico disuelto entre el afluente y efluente de los humedales (Prueba de t para varianzas homogéneas, $t = 0,890$; $P = 0,407$; Figura 7b). El análisis de cada humedal mostró una alta variabilidad en los balances de NOD (Figura 8b). Cuatro de siete casos presentaron retención de NOD, con eficiencias que variaron entre 21 % (Humedal VCL-9 del salar de Ascotan) y 79 % (Humedal Jachucoposa del salar de Coposa, Figura 8b). El resto de los humedales presentó un balance positivo de NOD y una tasa de exportación que varió entre 4 % (Humedal Huasco-lipez del salar de Huasco) y 53 % (Humedal El Plomo de la quebrada del estero El Plomo).

Sin embargo, el principal efecto y función de los humedales fue detectado sobre la fracción particulada de nitrógeno orgánico. Hubo diferencias significativas del flujo promedio de nitrógeno orgánico particulado ($\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$) entre los afluentes y efluentes (Prueba de t para varianzas homogéneas, $t = -2,854$; $P = 0,029$; Figura 7b). El balance realizado en base a la fracción particulada de nitrógeno orgánico mostró que

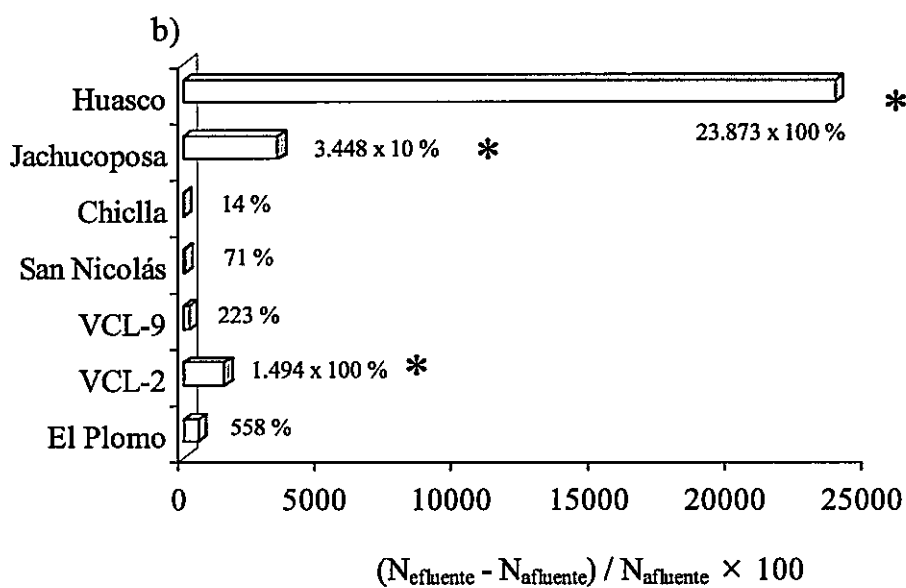
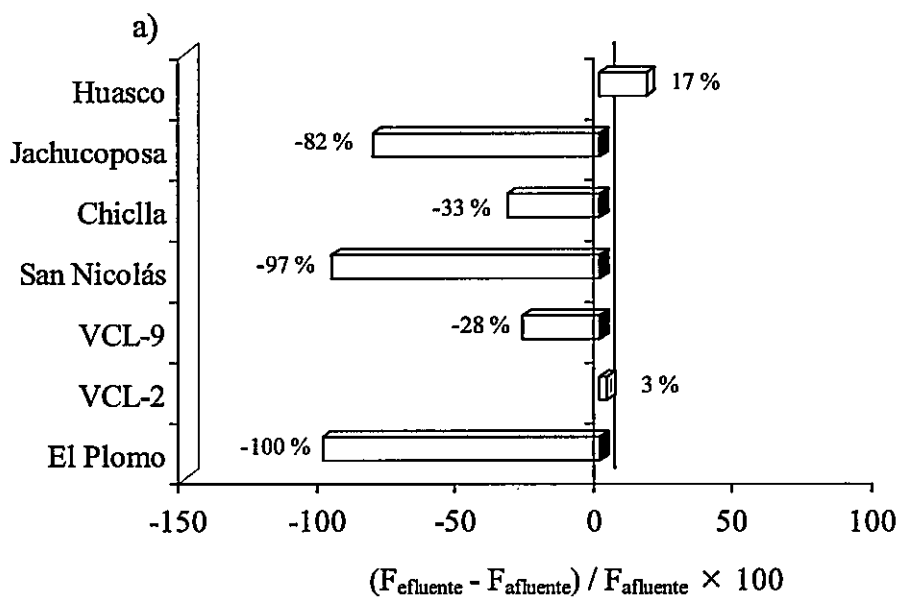


Figura 9. Resultados del balance de la fracción particulada (0,45-1.800 μm) de a) fósforo orgánico y b) nitrógeno orgánico entre el afluente y efluente de los humedales. El asterisco indica los humedales alto-andinos con mayor eficiencia de exportación de $N_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ ($P < 0,05$).

todos los humedales fueron exportadores de esta fracción aunque en un amplio rango de valores (Figura 9b). La eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ varió desde 14 % (Humedal Chiclla de la quebrada Chiclla) hasta $2,4 \times 10^6$ % (Humedal Huasco-lipez del salar del Huasco). Esta alta variabilidad condujo a explorar un potencial patrón de clasificación entre los humedales en función de la eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$. Se obtuvo dos agrupaciones significativas: humedales con alta eficiencia de exportación ($10^4 - 10^6$ %), medida en los humedales Huasco-lipez (Salar de Huasco), VCL-2 (Salar de Punta Negra) y Jachucoposa (Salar de Coposa), los que son indicados con un asterisco en la Figura 9b y humedales con baja eficiencia de exportación ($10^1 - 10^2$ %) (Mann-Witney, $U = 12,0$; $P = 0,033$), presentada por el resto de los humedales.

2. Proporción de fósforo y nitrógeno orgánico disuelto y particulado entre el afluente y el efluente de los humedales alto-andinos.

No hubo diferencias de la proporción promedio de fósforo orgánico disuelto (FOD/FOT; Prueba de T para varianzas homogéneas, $t = 0,143$; $P = 0,891$; Figura 10a) y fósforo orgánico particulado (FOP/FOT; Prueba de t para varianzas homogéneas, $t = -0,143$, $P = 0,891$; Figura 10a) entre los afluentes y efluentes de los humedales. Por el contrario, hubo una disminución de la proporción de la fracción disuelta de nitrógeno orgánico disuelto (Prueba de t para varianzas heterogéneas; $t_{\text{crítico}(6 \text{ g.l.}, 0,05)} = 2,447$; $t_{\text{calculado}} = 2,746$; Figura 10b) y un aumento significativo de la proporción de nitrógeno particulado

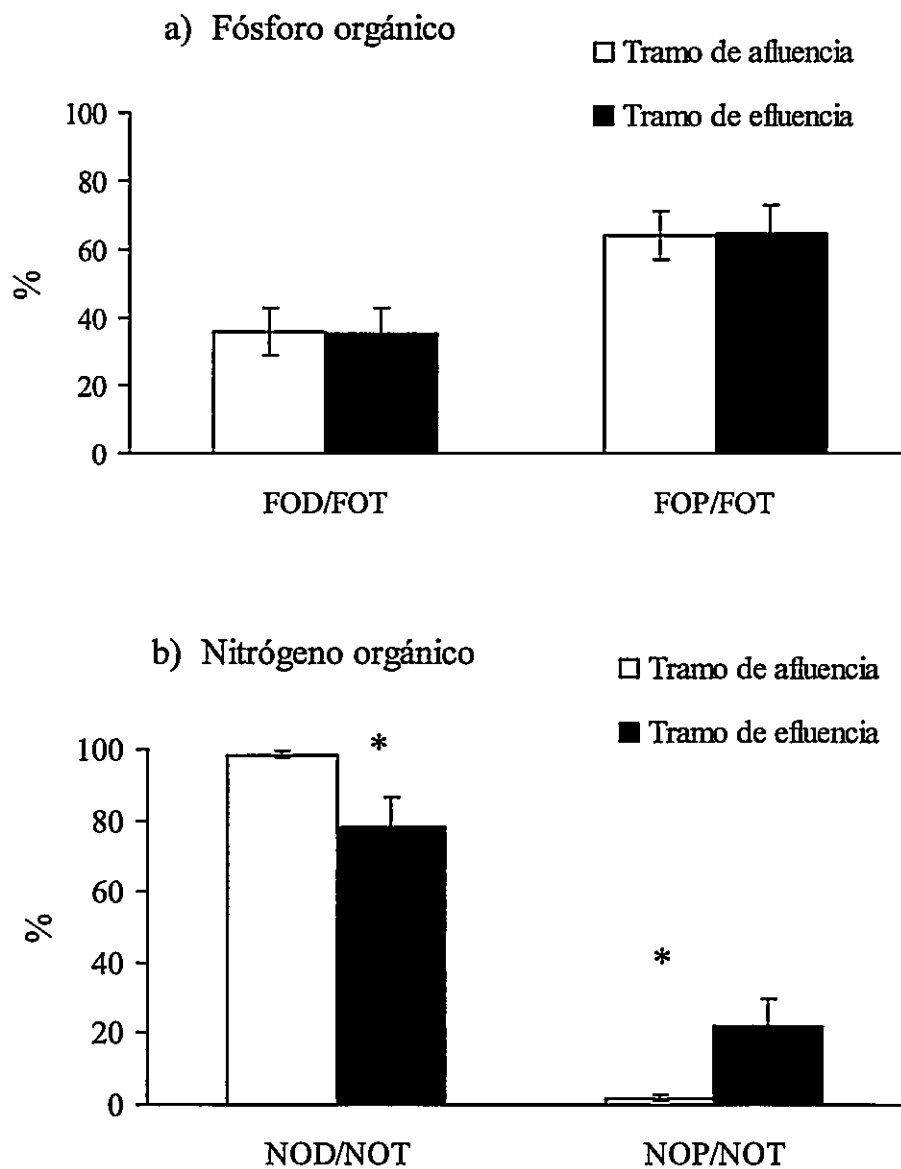


Figura 10. Comparación de la proporción promedio (± 1 error estándar, $N = 7$) de a) fósforo orgánico disuelto (FOD/FOT) y particulado (FOP/FOT) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD/NOT) y particulado (NOP/NOT) entre el afluente y efluente de los humedales. * $P < 0,05$.

(Prueba de T para varianzas heterogéneas; $t_{\text{crítico}}(6 \text{ g.l.}, 0,05) = 2,447$; $t_{\text{calculado}} = -2,628$; Figura 10b) en el efluente en relación con la proporción medida en el afluente. Estos resultados indican que la presencia de los humedales tuvo un efecto significativo sobre la proporción relativa de nitrógeno orgánico disuelto y particulado.

El aumento significativo de NOP/NOT en los efluentes de los humedales fue analizado con mayor detalle a través del fraccionamiento *in situ* del flujo de $\text{NOP}_{>50\mu\text{m}}$. Los resultados del fraccionamiento se presentan en la Figura 11. Hubo una significativa variación en la distribución de los tamaños de partículas de NOP mayores a $50 \mu\text{m}$ entre los afluentes y efluentes de los humedales. Los humedales Jachucoposa (Salar de Coposa), Huasco-lipez (Salar de Huasco) y VCL-2 (Salar de Punta Negra) presentaron un aumento de la fracción de nitrógeno orgánico particulado menor a $400 \mu\text{m}$ ($\text{NOP}_{<400 \mu\text{m}}$) y una disminución de la fracción mayor a $400 \mu\text{m}$ ($\text{NOP}_{>400 \mu\text{m}}$) en el efluente respecto del afluente (Figura 11a, b, c). Por el contrario, en los humedales VCL-9 (Salar de Ascotan), El Plomo (Quebrada del estero El Plomo), Chiclla (Quebrada Chiclla) y San Nicolás (Quebrada San Nicolás) se observó un patrón opuesto ya que hubo un aumento de las fracciones de NOP mayores a $400 \mu\text{m}$ y una disminución de las fracciones menores a $400 \mu\text{m}$ en los efluentes (Figura 11d, e, f y g).

En base a los resultados es posible definir dos agrupaciones de humedales en función del rango dominante de fracciones de $\text{NOP}_{>50\mu\text{m}}$ que es exportado y retenido hacia las lagunas salinas. Un grupo de humedales exportó fracciones de $\text{NOP}_{<400\mu\text{m}}$ y retuvo fracciones de $\text{NOP}_{>400\mu\text{m}}$ mientras que el otro grupo de humedales exportó fracciones de $\text{NOP}_{>400\mu\text{m}}$ y retuvo fracciones de $\text{NOP}_{<400\mu\text{m}}$ (Figura 12).

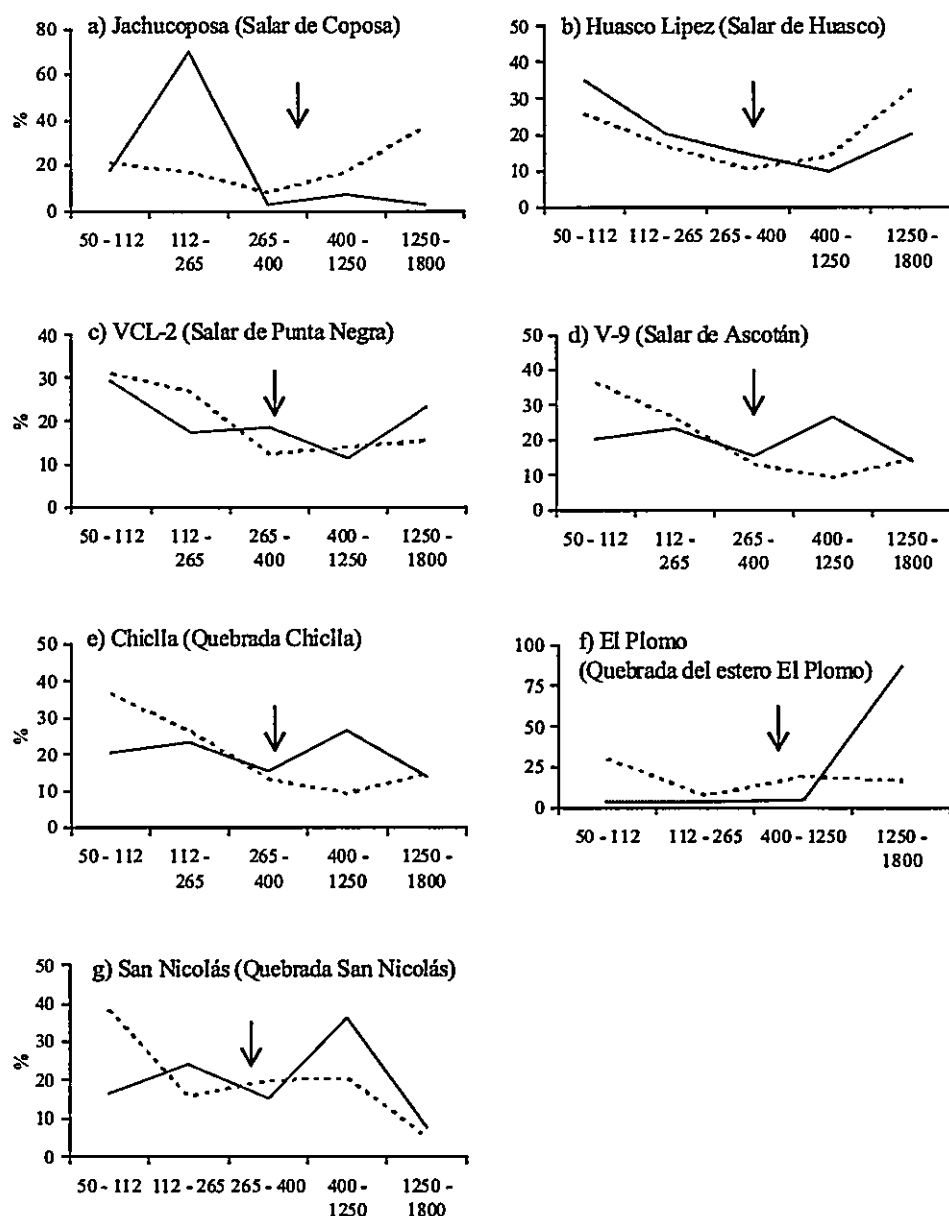


Figura 11. Patrones de frecuencia de distribución del tamaño de partículas de nitrógeno orgánico ($\text{NOP}_{>50\mu\text{m}}$) en el afluente (---) y el efluente (—) de cada humedal. El área que surge entre las líneas indica retención o exportación de $\text{NOP}_{>50\mu\text{m}}$. Las flechas indican el rango umbral del tamaño de partículas a partir del cual ocurre un cambio en la función de los humedales.

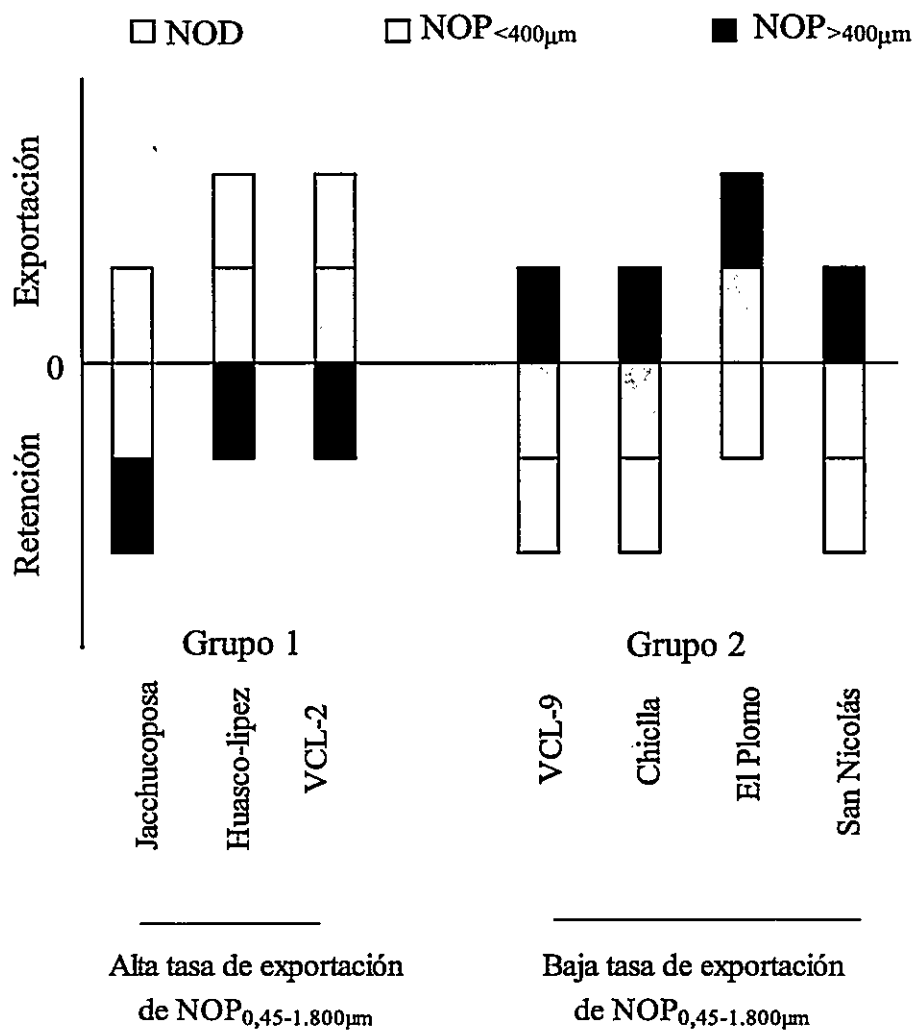


Figura 12. Clasificación de los humedales en base al rango de tamaño de partículas exportadas o retenidas por los humedales. En el eje vertical se indica el resultado del balance de masa realizado con los rangos de fracciones de NOP menor a 400 µm (NOP_{<400µm}) y mayor a 400 µm (NOP_{>400µm}). Se incluye el balance de la fracción disuelta de nitrógeno orgánico (NOD; < 0,45 µm).

A partir de los resultados mostrados en la Figura 12, se deduce que el grupo de humedales que exporta partículas de tamaño menor a $400 \mu\text{m}$ incluyó a todos los humedales que presentaron alta eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ y que los humedales que exportaron partículas de tamaño mayor a $400 \mu\text{m}$ fueron también los humedales de baja eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$.

3. Asociación entre la estructura biológica y la eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado ($\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$) en los humedales altoandinos.

Los humedales que presentaron mayor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ mostraron una significativamente mayor abundancia (Mann-Witney, $U = 12,0$, $P = 0,034$; Figura 13a) y riqueza (Mann-Witney, $U = 11,5$; $P = 0,05$; Figura 13b) de microalgas bentónicas que los humedales con menor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$. Los humedales Jachucoposa (Salar de Coposa), Huasco-lípez (Salar de Huasco) y VCL-2 (Salar de Punta Negra) presentaron una mediana de la abundancia total de $24.271 \text{ cel mm}^{-3}$ ($9.118 - 37.860 \text{ cel mm}^{-3}$, Figura 13a) y una mediana de la riqueza de 9 taxa ($8 - 14$ taxa, Figura 13b), valores que difirieron de la menor abundancia encontrada en los humedales VCL-9 (Salar de Ascotan), El Plomo (Quebrada del estero El Plomo), Chiclla (Quebrada Chiclla) y San Nicolás (Quebrada San Nicolás) (Figura 13a y b).

El análisis de la fauna de macroinvertebrados bentónicos confirmó el patrón descrito por el ensamble de microalgas bentónicas, debido a que los humedales con mayor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ también presentaron mayor abundancia total ($33.613 \text{ ind m}^{-2}$; Mann-Witney; $U = 12,0$; $P = 0,034$; Figura 14a) y riqueza de taxa de macroinvertebrados bentónicos (12 taxa; Mann-Witney, $U = 11,0$; $P < 0,067$; Figura 14b) que los humedales con menor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ ($10.456 \text{ ind m}^{-2}$ y 5 taxa, respectivamente, Figura 14a y b).

Sin embargo y a diferencia de los patrones anteriores, el análisis comparativo realizado con la vegetación azonal y macrófitas mostró que los humedales con mayor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ presentaron menor porcentaje de cobertura (28 %) que los humedales con menor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ (77 %, Mann-Witney, $U = 0,0$; $P < 0,034$; Figura 15).

A partir de la integración de la función y estructura de los humedales altoandinos es posible proponer dos agrupaciones. Un grupo que tendría mayor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ y que presentaría flujos de partículas con tamaño menor a $400 \mu\text{m}$. En este rango de tamaño de partículas ocurrirían al menos cuatro grupos funcionales (Tabla 6), asociados a la generación autótrofa de materia orgánica (microalgas bentónicas) y al reciclamiento y transferencia a través de la malla trófica (zooplancton, microzoobentos, macrozoobentos). Estos humedales también presentaron mayor abundancia y riqueza de taxa de microalgas y macroinvertebrados bentónicos, lo que difirió significativamente de la menor abundancia y riqueza encontrada en los

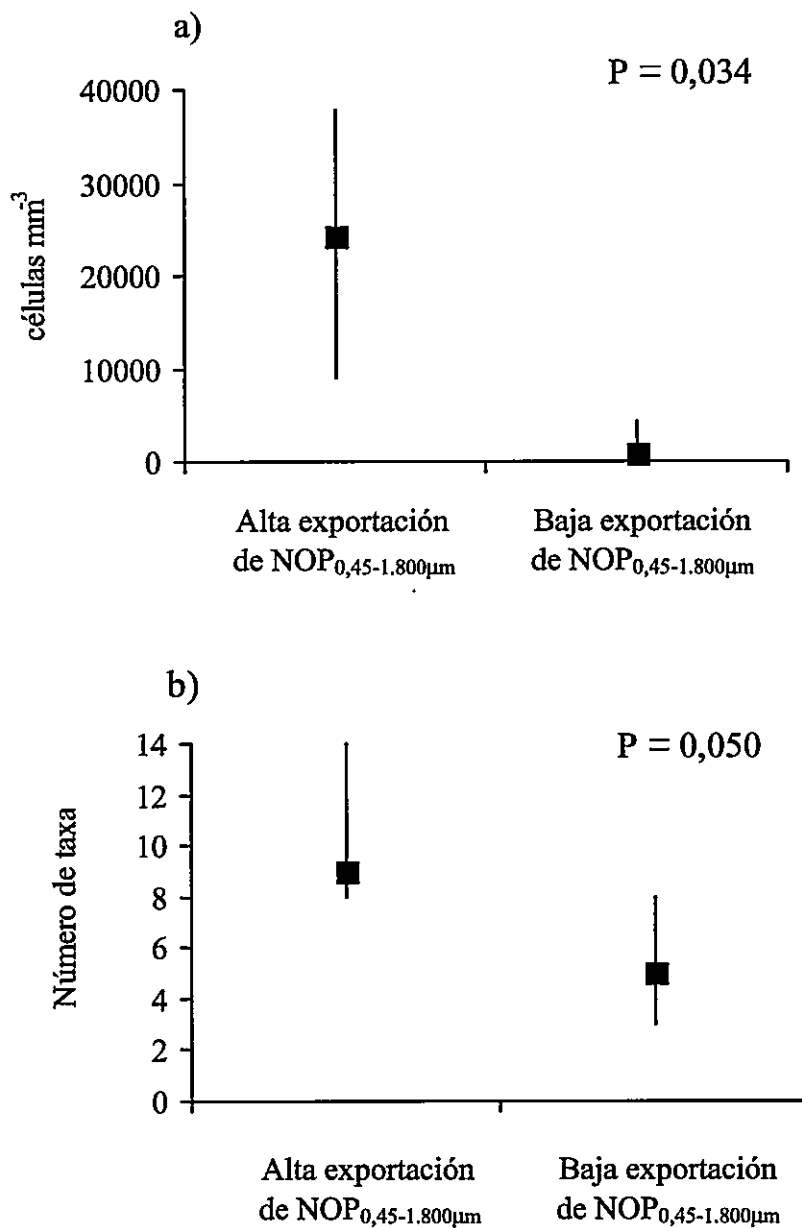


Figura 13. Comparación de la abundancia total (células mm⁻³) a) y riqueza de taxa (número de taxa) b) de microalgas bentónicas (mediana, mínimo y máximo; N₁ = 3, N₂ = 4) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado (NOP_{0,45-1.800μm}):

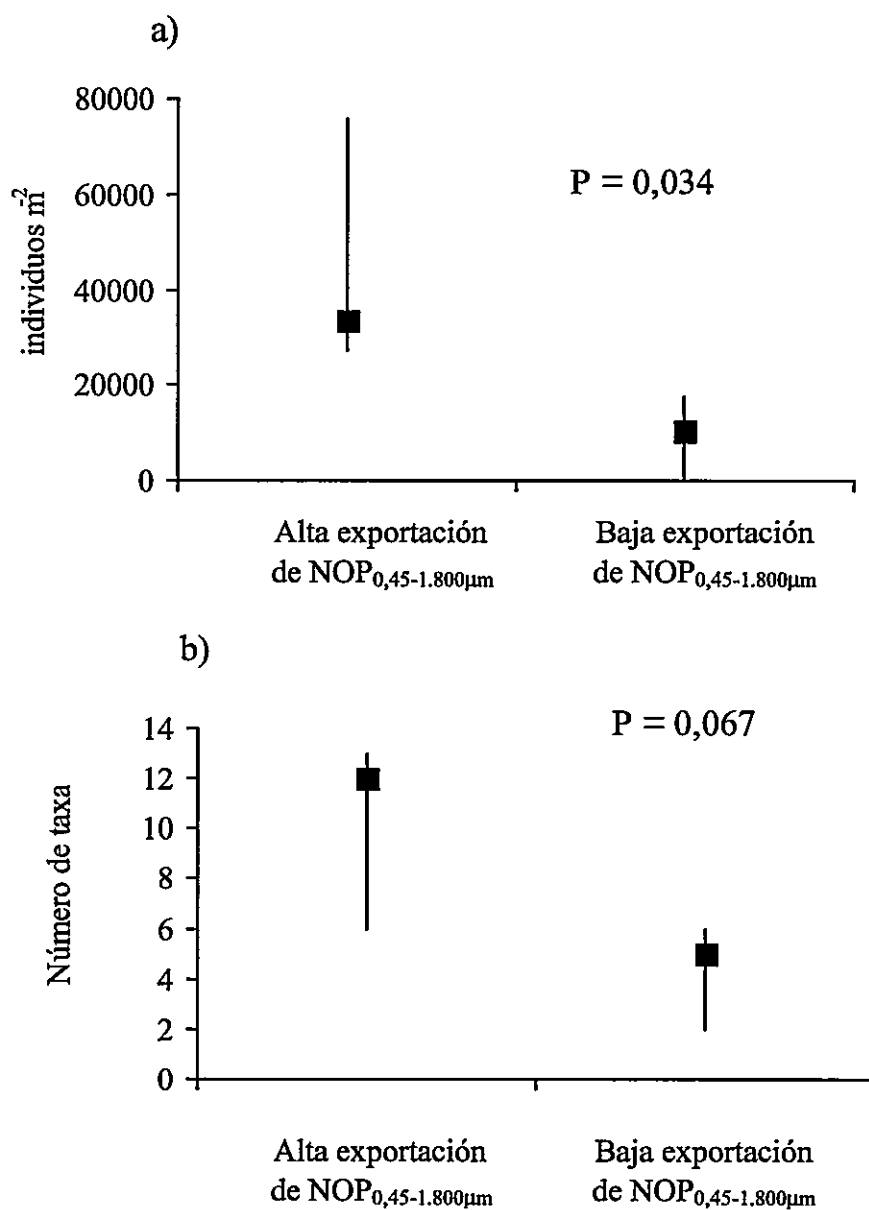


Figura 14. Comparación de la abundancia total (individuos m⁻²) a) y riqueza de taxa (número de taxa) b) de macroinvertebrados bentónicos (> 250 μm; mediana, mínimo y máximo; N₁ = 3, N₂ = 4) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado (NOP_{0,45-1.800μm}).

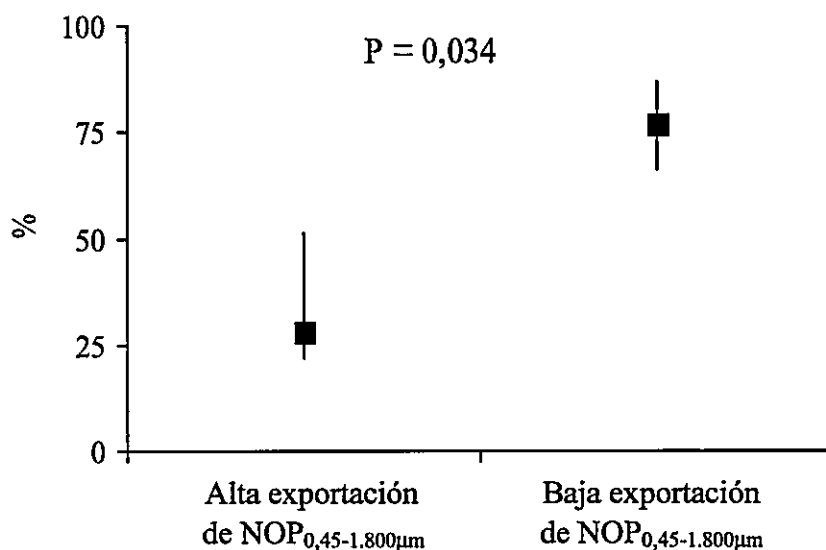


Figura 15. Comparación de la cobertura (%) de vegetación terrestre azonal y macrófitas (mediana, mínimo y máximo; $N_1 = 3$, $N_2 = 4$) entre los humedales de alta y baja eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado ($NOP_{0,45-1.800\mu m}$).

humedales menos eficientes, cuyos efluentes presentaron partículas de tamaño mayor a $400 \mu m$. La presencia de partículas de este rango de tamaño indicaría que, a diferencia de los humedales más eficientes, en estos humedales ocurriría teóricamente un sólo grupo funcional, asociado a la transferencia de materia orgánica dentro de los humedales (macrozoobentos de tamaños mayores a $400 \mu m$, Tabla 6).

DISCUSIÓN

Los humedales alto-andinos tienen una función neutral (*sensu* Strayer et al. 2003) sobre los flujos promedio de fósforo orgánico disuelto (FOD) y fósforo orgánico particulado (FOP). Sin embargo, el análisis caso a caso muestra que la mayoría de los humedales retiene las fracciones de FOD y FOP y por lo tanto serían humedales alto-andinos absorbedores de fósforo orgánico (*sensu* Strayer et al. 2003). En forma similar al flujo de FOD, los humedales alto-andinos son en promedio neutrales al flujo de NOD, debido a que hay casos en que se detecta retención y en otros casos una exportación de NOD hacia las lagunas salinas. Debido a lo anterior, los humedales alto-andinos serían definidos indistintamente como humedales absorbedores o transmisivos de flujos de NOD respectivamente (*sensu* Strayer et al. 2003).

El efecto variable de los humedales alto-andinos sobre la fracción de NOD coincide con los patrones de retención y exportación de NOD encontrados en diferentes tipos de humedales, los que han sido descritos indistintamente como fuentes o como sumideros de NOD. Por ejemplo, mientras que Devito et al. (1989) midieron tasas de exportación de NOD entre $7,0 \pm 18 \%$ y $102 \pm 26 \%$ en lagunas y pantanos distróficos y minerotróficos de altura, Phipps & Crumpton (1994) cuantificaron tasas de retención de NOD cercanas a 100 % en periodos de bajo flujo, patrón que difiere significativamente cuando aumenta el flujo en la cuenca, periodo en que los mismos humedales exportan NOD entre 22 % y 31 %. Así también, Pellerin et al. (2004) proponen que las cuencas

exportan NOD si una proporción significativa del área de drenaje es ocupada por humedales. Sin embargo, el resultado más frecuente es que los humedales retengan NOD ya que en base a este atributo funcional se han desarrollado numerosos estudios con humedales artificiales para disminuir la concentración de nitrógeno inorgánico y orgánico y mejorar la condición trófica de los ecosistemas fluviales en cuencas densamente pobladas (Sartoris et al. 2000, Bachand & Horne 2000a). Específicamente, Sartoris et al. 2000 han obtenido tasas de retención de NOD altamente variables, entre 15 y 79 %, las que son similares a las tasas encontradas en los humedales alto-andinos de este estudio.

Condiciones singulares de hidrología, química y ecología causan que los humedales alto-andinos actúen como un sumidero de fósforo y nitrógeno, absorbiendo los influjos provenientes desde la atmósfera o desde ecosistemas adyacentes (Johnston et al. 1990, Leonardson et al. 1994, Blicher-Mathiesen & Hoffmann 1999, Rosenblatt et al. 2001, Trepel & Palmeri 2002, Traut 2005). Un atributo frecuente de la condición química del agua en la mayoría de los humedales y específicamente en los humedales alto-andinos de este estudio es la condición de limitación por nitrógeno (Tiner 1999, Mitsch & Gosselink 2000, Tyler et al. 2003), lo que explicaría la significativa función de retención de NOD presentada por estos ecosistemas. La limitación de nitrógeno en los humedales se produce principalmente por denitrificación microbiana (Mitsch & Gosselink 2000, Naiman & Décamps 1990), es decir, por la reducción de NO_3 a NO_2 y $\text{N}_{2(g)}$ que ocurre en la interfase aeróbica-anaeróbica del suelo y a la que se le atribuye entre un 60 y 95 % del total de nitrógeno removido por los humedales (Cooke 1994). Los humedales alto-andinos son lagunas someras que presentan suelos semi-permeables

(Keller & Soto 1998) y en donde se genera un aumento del tiempo de residencia para las especies químicas orgánicas e inorgánicas de nitrógeno. Los valores de temperatura ($16,7 \pm 1,1$ °C), pH ($7,5 \pm 0,1$) y oxígeno disuelto ($7,4 \pm 0,6$ mg/l) medidos en los humedales alto-andinos de este estudio (Tabla 4) favorecen la denitrificación microbiana (Phipps & Crumpton 1994, Verhoeven & Meuleman 1999, Bachand & Horne 2000b, Spieles & Mitsch 2000) y por lo tanto era predecible la disminución de la concentración de nitrógeno inorgánico y una limitación por nitrógeno en la mayoría de los humedales alto-andinos.

Sin embargo, la función más significativa de los humedales alto-andinos ocurre sobre la fracción particulada de nitrógeno orgánico. Los humedales facilitan e incluso aumentan en varios órdenes de magnitud los flujos de NOP que son transferidos a través de los humedales y que son exportados hacia las lagunas salinas. Este patrón de amplificación fue encontrado en todos los humedales estudiados, lo que sugiere que sería un atributo generalizado entre estos ecosistemas. Sin embargo, esto difiere del modelo de funciones ecológicas definido para bordes ecológicos y propuesto por Strayer et al. (2003), quienes indican que la amplificación de partículas es un patrón raramente observado en el paisaje. Existen muchos casos de ecosistemas transformadores de materiales que aumentan el flujo de materiales hacia ecosistemas adyacentes. Un ejemplo son los estuarios, que amplifican los flujos de peces que provienen del ecosistema marino debido a que la alta concentración de nutrientes permite la crianza de los juveniles y por lo tanto se dispersa una mayor cantidad de ejemplares hacia el

ecosistema continental (Polis & Hurd 1996, Helfield & Naiman 2001, 2002; Naiman et al. 2002; Helfield & Naiman 2006).

Los resultados del estudio permiten proponer que hay una asociación entre la estructura biológica y la función de exportación de nitrógeno en los humedales alto-andinos. La inclusión de los humedales dentro de un hiper-espacio definido por la abundancia y riqueza de grupos funcionales genera una distribución de los humedales que coincide con la tipificación de humedales con alta y baja eficiencia de exportación de NOP (Figura 16a y b). Esta ordenación muestra que los humedales con mayor eficiencia de exportación de NOP presentan mayor abundancia y riqueza de microalgas y macroinvertebrados bentónicos mientras que los humedales con menor eficiencia tienen menor abundancia y riqueza de estos grupos funcionales. Independientemente, también se encuentra que hay mayor riqueza de grupos funcionales en los efluentes de los humedales con mayor exportación de nitrógeno, lo que fue inferido en base al tamaño de partículas exportadas hacia las lagunas salinas. Específicamente, los efluentes de los humedales más eficientes presentan al menos cuatro grupos funcionales mientras que en los efluentes de los humedales menos eficientes ocurriría solamente un grupo funcional (macrozoobentos), el que estaría siendo exportado hacia las lagunas salinas. Consecuentemente, esta asociación estructural-funcional indica que la función de amplificación de NOP presentada por los humedales alto-andinos estaría sustentada en mecanismos biológicos, que en el caso de los humedales con mayor eficiencia de exportación de NOP serían más numerosos que en los humedales menos eficientes.

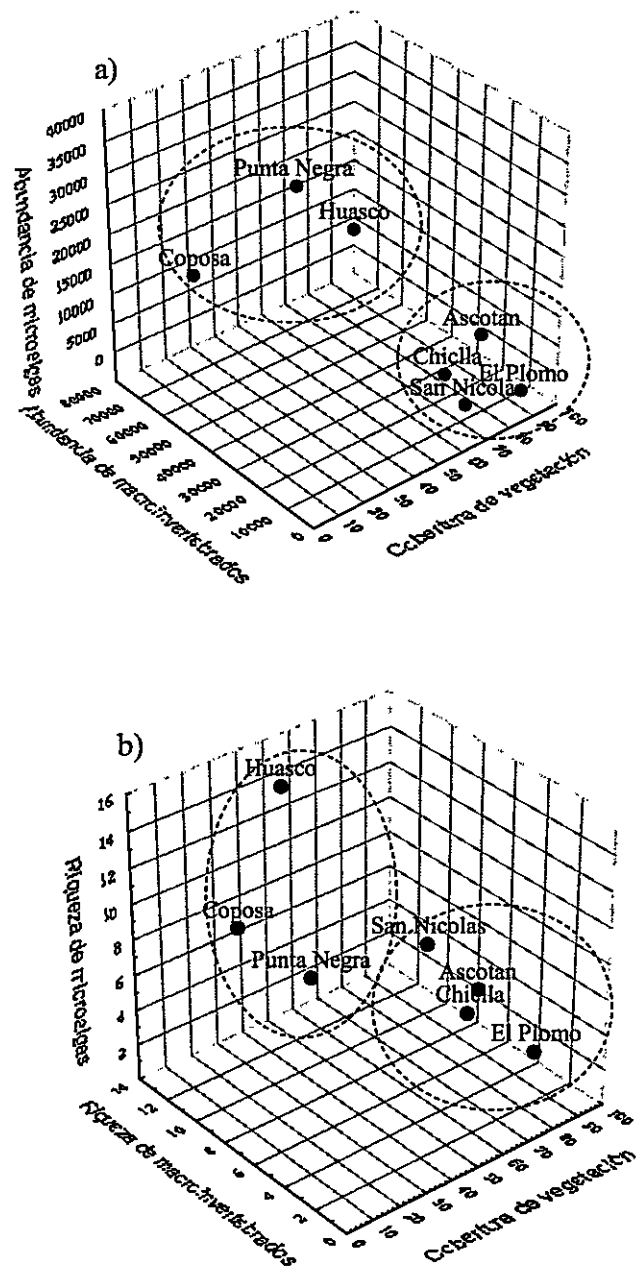


Figura 16. Clasificación de humedales alto-andinos en función de a) la abundancia de microalgas (cel mm^{-2}) y macroinvertebrados bentónicos (ind m^{-2}) y de la cobertura de vegetación azonal y macrófitas (%) y de b) de la riqueza de de microalgas y macroinvertebrados bentónicos y de la cobertura de vegetación azonal y macrófitas (%).

Debido a lo anterior, es predecible que en los humedales más eficientes ocurriera en mayor abundancia el grupo funcional de las microalgas bentónicas que además de absorber nitrógeno inorgánico disuelto, fijan nitrógeno inorgánico desde la atmósfera y lo incorporan al componente biológico de los humedales, transformando el nitrógeno inorgánico a una forma orgánica y particulada que puede ser exportada hacia las lagunas salinas como partículas orgánicas vivas o inertes. Antecedentes de la composición taxonómica de microalgas en estos sistemas ecológicos indican que ocurre una alta abundancia de *Nostoc* y *Anabaena* (CEA 2005a, b; CEA 2006a, b), organismos que tendrían un significativo rol en la entrada de nitrógeno en estos humedales. En base a esta descripción, los humedales alto-andinos se comportan como 'Bombas de materiales' dentro los salares, absorbiendo nitrógeno inorgánico y generando nitrógeno orgánico particulado, lo que está afectando la disponibilidad de nitrógeno y modificando las vías de transformación de las formas nitrogenadas. Bajo el mismo contexto teórico, una estructura biológica simplificada y la ocurrencia de menos grupos funcionales y menos mecanismos biológicos estarían explicando la menor eficiencia de exportación de NOP que presentan algunos humedales alto-andinos. En estos humedales es predecible que la función de generación autótrofa de materia orgánica que realizan las microalgas esté ausente o disminuida en comparación con esta función en los humedales más eficientes.

A pesar que la asociación estructura-funcional indica que las variables biológicas son buenas predictoras de la función de exportación de nitrógeno en los humedales alto-andinos, no ocurre lo mismo con la función de exportación de fósforo. Un análisis de ordenación similar al realizado con el nitrógeno orgánico muestra que las eficiencias de exportación y retención de fósforo orgánico no están asociadas a la estructura biológica

de los humedales sino que a variables morfológicas. Los humedales alto-andinos del estudio muestran significativas diferencias morfológicas e hidráulicas (Tabla 8). En función de estas diferencias, los humedales fueron clasificados en tres tipos morfológicos: 1) fluvial, 2) lacustre profundo y c) lacustre somero (Análisis discriminante, $F = 13,544$; $P = 0,070$; Figura 17). En función de esta clasificación, los humedales Huasco-lipez, San Nicolás y Chiclla son humedales alto-andinos fluviales debido a que presentan un sistema de canales con un alto desarrollo del eje longitudinal, una comparativamente gran área del espejo de agua, un mayor volumen, un mayor perímetro y tiempos de residencia menores que los humedales lacustres (Tabla 8). Por el contrario, los humedales lacustres profundos presentan una cubeta con bordes definidos, mayor profundidad y áreas y un perímetro comparativamente pequeño en relación a los humedales fluviales y a los humedales lacustres someros (Tabla 8). Los humedales Jachucoposa, VCL-9, El Plomo y VCL-2 son clasificados como humedales lacustres, siendo el humedal alto-andino VCL-2, un humedal de tipo lacustre somero.

Los tipos morfológicos mostraron una potencial asociación con la función de exportación y retención de fósforo de los humedales alto-andinos, principalmente debido a que los humedales fluviales Huasco-lipez y Chiclla fueron los únicos sistemas que presentaron exportación de FOD a diferencia de todos los humedales lacustres profundos que retuvieron FOD y FOP (Tabla 8). Estos resultados pueden ser explicados en función de que la disponibilidad de fósforo está estrechamente asociada a las características físicas de la cuenca, tales como la morfología de la cuenca, la composición geológica del sustrato, la tasa de erosión y a los atributos morfométricos de los sistemas acuáticos

Tabla 8. Tipos morfológicos de humedales alto-andinos. Las flechas indican un análisis comparativo entre los humedales. ↑ = Valor mayor, ↓ = Valor menor y ↓↑ = Valor intermedio de nitrógeno orgánico particulado (NOP). + Exportación, - Retención de fósforo orgánico disuelto (FOD) y fósforo orgánico particulado (FOP).

Humedal	Tipo	Área	Perímetro	Profundidad	Volumen	Tiempo de residencia	Flujo de NOP	Flujos de FOD/FOP
Huasco-lípez							↑	+
San Nicolás	Fluvial	↓↑	↑	↓↑	↑	↓	↓	-
Chiclla							↓	+
Jachucoposa							↑	-
VCL-9	Lacustre profundo	↓	↓	↑	↑	↑	↓	-
El Plomo							↓	-
VCL-2	Lacustre somero	↑	↑	↓	↑	↓	↑	+

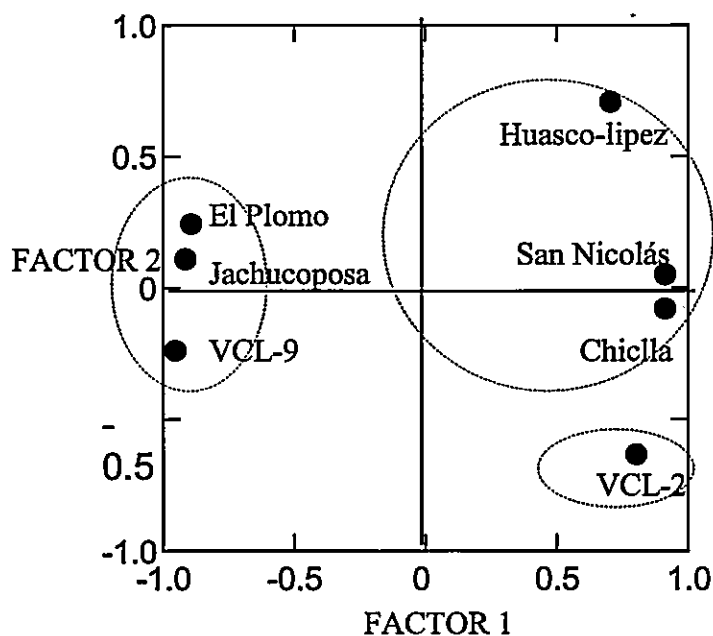


Figura 17. Análisis de componentes principales de los humedales alto-andinos del estudio en función de parámetros morfológicos y del tiempo de residencia. $P < 0,05$.

(Calow & Petts 1992). Los humedales lacustres profundos con mayor profundidad y tiempos de residencia retienen por un periodo de tiempo mayor, el fósforo que ingresa desde los afloramientos y el que eventualmente puede ser exportado hacia las lagunas salinas dependiendo de las condiciones hidrológicas en el sistema, por ejemplo, durante el periodo de mayor escurrimiento superficial en la zona altiplano. En base a estos resultados es posible plantear que las características morfológicas de los humedales alto-andinos sería los principales factores moduladores de los flujos de fósforo en los salares

mientras que las características biológicas tienen un rol significativo sobre los flujos de nitrógeno.

La función de amplificación de NOP conlleva a que los flujos de esta fracción de nitrógeno sean un subsidio de nutrientes para las lagunas salinas. La principal fuente de nitrógeno descrita en los ecosistemas desérticos, específicamente en la zona de lagunas salinas, es modulada por el ciclo seco-húmedo (Noy-Meir 1973) que recurre anualmente en la zona alto-andina del norte de Chile y que está asociado al fenómeno climático conocido como 'Invierno boliviano' (Risacher et al. 1999). Durante el periodo seco se produce la mineralización del nitrógeno orgánico que se encuentra incorporado y retenido por la biota, quedando disponible bajo formas inorgánicas solubles. En este periodo se produce una disminución de la actividad biológica y por ello una menor tasa de absorción de nitrógeno, lo que unido a una menor capacidad de difusión por los escurrimientos superficiales de agua generan la acumulación de nitrógeno inorgánico en la delgada capa superficial de agua de las lagunas salinas (Austin et al. 2004). Sin embargo, durante el siguiente periodo de humedecimiento, aumenta la actividad biológica y la absorción de nitrógeno, por lo que ocurre la transformación del nitrógeno inorgánico disuelto en nitrógeno orgánico particulado. Debido a lo anterior, esta fuente de nitrógeno en los salares es altamente fluctuante y dependiente de las condiciones climáticas intra-anales de la zona del altiplano. A diferencia de lo anterior, las condiciones físico-químicas en la columna de agua de los humedales alto-andinos se mantienen relativamente uniformes a través del tiempo (Keller & Soto 1998), por lo que sería esperable que también se mantuviera la tasa de los procesos de síntesis y mineralización de nitrógeno, permitiendo que los humedales sean una fuente alóctona de

nitrógeno orgánico particulado temporalmente más constante para las lagunas salinas. Este nitrógeno es generado desde la periferia bajo formas inorgánicas, transformado y amplificado en los humedales y posteriormente transportado hacia las lagunas salinas. Esta fuente de nitrógeno orgánico podría compensar la disponibilidad altamente fluctuante de nitrógeno inorgánico que ocurre en las lagunas salinas de los ecosistemas desérticos de altura (Noy-Meir 1973, Austin et al. 2004).

Por lo tanto, la función de los humedales alto-andinos como fuentes de NOP tendría implicancias significativas en el destino del nitrógeno en los salares de las cuencas alto-andinas, principalmente si se considera que el nitrógeno orgánico es una fracción significativa del nitrógeno total que se genera tanto en cuencas prístinas como perturbadas antropogénicamente (Hedin et al. 1995, Perakis & Hedin 2002, Pellerin et al. 2004). La alta capacidad de amplificación de nitrógeno orgánico particulado de los humedales alto-andinos y la comparativamente pequeña área que ocupan dentro las cuencas permiten definir a estos ecosistemas como 'puntos calientes' (Parkin 1987, Hill et al. 2000, Levin et al. 2001, McClaine et al. 2003) dentro de la problemática del balance de materiales en las cuencas alto-andinas. La amplificación de nitrógeno orgánico particulado sería una función permanente a diferencia de la generación *in situ* de nitrógeno inorgánico en las lagunas salinas, la que presenta periodos de mayor generación y por ello una significativa dimensión temporal.

Los resultados permiten aceptar la hipótesis general del estudio y plantear que los humedales alto-andinos son ecosistemas transformadores de flujos de fósforo y nitrógeno. Específicamente, estos ecosistemas amplifican el flujo de nitrógeno orgánico particulado que proviene de los afloramientos de agua subterránea y que es exportado

hacia las lagunas salinas. Los resultados también permiten aceptar la hipótesis de una significativa asociación entre la estructura biológica de los humedales alto-andinos y la función de transferencia de nitrógeno orgánico particulado. En base a lo anterior, se propone que los humedales con mayor abundancia y riqueza de grupos funcionales presentan mayor eficiencia de exportación de nitrógeno orgánico particulado que los humedales con ensambles biológicos menos abundantes.

Hasta ahora, el énfasis en los procesos de generación y transferencia de la fracción orgánica de nitrógeno en los ecosistemas desérticos ha sido puesto sobre los flujos autóctonos que son generados en las lagunas salinas (Evans & Ehleringer 1993, Grimm & Petrone 1997, Austin & Sala 2002, Austin et al. 2004). Sin embargo, la aplicación de conceptos de funcionamiento de los bordes ecológicos para describir la función de ecosistemas transformadores permite atribuir una mayor importancia a los flujos alóctonos de fósforo y nitrógeno orgánico y entender como la función de los humedales alto-andinos afecta la disponibilidad de estos materiales en los salares, principalmente si se considera que numerosos humedales alto-andinos son sitios prioritarios para la conservación biológica (Rodríguez et al. 2005).

CONCLUSIONES

1. A pesar que los humedales alto-andinos tienen en promedio, una función neutral sobre los flujos de fósforo orgánico disuelto (FOD) y particulado (FOP), el análisis caso a caso muestra que la mayoría de estos humedales son absorbedores de fósforo orgánico disuelto y particulado.
2. Los humedales alto-andinos tampoco afectan la disponibilidad promedio de nitrógeno orgánico disuelto (NOD), sin embargo, aumentan el flujo de nitrógeno orgánico particulado (NOP) y por lo tanto tienen una función de amplificación de NOP.
3. Existen dos agrupaciones de humedales alto-andinos: humedales con alta eficiencia de exportación de NOP ($10^4 - 10^6$ %) y humedales con baja eficiencia de exportación ($10^1 - 10^2$ %) de NOP.
4. Los humedales alto-andinos no afectan las proporciones de FOD/FOT y FOP/FOT. Por el contrario, estos humedales disminuyen la fracción de NOD/NOT y aumentan la fracción de NOP/NOT.
5. Los humedales alto-andinos afectan la distribución del tamaño de partículas de NOP que están siendo transportadas a través de los humedales. En función de este efecto, habrían dos agrupaciones de humedales alto-andinos: humedales alto-andinos

que exportan partículas de nitrógeno orgánico menores a 400 μm y humedales alto-andinos que exportan partículas mayores a 400 μm .

6. La diferencia en la tasa de amplificación de los flujos de NOP es atribuida a variaciones de la estructura biológica de los humedales alto-andinos. Los humedales con mayor eficiencia de exportación de $\text{NOP}_{0,45-1.800\mu\text{m}}$ tienen mayor abundancia y riqueza de microalgas y macroinvertebrados bentónicos que los humedales con menor eficiencia de exportación.

7. En base a los resultados se propone que la función de exportación de NOP de los humedales alto-andinos es sustentada por mecanismos biológicos a diferencia de la funciones de exportación y retención de fósforo orgánico que estarían asociadas a la morfometría de estos humedales.

BIBLIOGRAFÍA

Aguiar MR & OE Sala (1999) Match structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 273-277.

Aiken GR (2002) Organic matter in Ground Water. US Geological Survey Artificial Recharge Workshop Proceedings. Sacramento. California.

Alonso H (1997) Geoquímica de aguas en el Altiplano. Una aproximación. *El Altiplano Ciencia y Conciencia en Los Andes. Actas del II Simposio Internacional de Estudios Altiplánicos*. Arica. Chile.

APHA, AWWA & WEF (1995) Standard Methods for the examination of water and wastewater. Nineteenth edition. Washington. USA. 1.008 pp.

Arcadis Geotécnica (2005) Seguimiento ambiental Herpetozoos y Limnología. Febrero de 2005. Compañía Minera Sur Andes S.A. Informe Técnico. 40 pp.

Attrill MJ & SD Rundle (2002) Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 922-936.

Austin AT & OE Sala (2002) Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13: 351-360.

Austin AT, L Yahdjian, JM Stark, J Belnap, A Porporato, U Norton, DA Ravetta & SM Schaeffer (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141: 221-235.

Bachand PAM & AJ Horne (2000a) Denitrification in constructed free-water surface wetlands: I. Very high nitrate removal rates in a macrocosm study. *Ecological Engineering* 14: 9-15.

Bachand PAM & AJ Horne (2000b) Denitrification in constructed free-water surface wetlands: II. Effects of vegetation and temperature. *Ecological Engineering* 14: 17-32.

Belnap J, CV Hawkes & MK Firestone (2003) Boundaries in miniature: two examples from soil. *BioScience* 53: 739-749.

Blicher-Mathiesen G & CC Hoffmann (1999) Denitrification as a sink for dissolved nitrous oxide in a freshwater riparian fen. *Journal of environmental quality* 28: 257-262.

Cadenasso ML & STA Pickett (2000) Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88: 31-44.

Cadenasso ML, STA Pickett, KC Weathers & CG Jones (2003)a A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53: 750-758.

Cadenasso ML, STA Pickett, KC Weathers, SS Bell, TL Benning, MM Carreiro & TE Dawson (2003)b An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53: 717-722.

Calow P & GE Petts (1992) *The rivers handbook. Hydrological and ecological principles.* Blackwell Science. Oxford. United Kingdom. 526 pp.

CEA (2005)a Monitoreo de cuencas andinas. Salares de Punta Negra y Atacama, II Región. Febrero de 2005. Compañía Minera La Escondida Limitada. Informe técnico. 100 pp.

CEA (2005)b Evaluación de la estructura y funcionamiento del bofedal transplantado (Chiclla). Mayo de 2005. Compañía Minera Doña Inés de Collahuasi SCM. Informe final. 70 pp.

CEA (2006)a Estudio estacional de los salares de Coposa, Pichincha y Huasco: Análisis físico-químico, variaciones del tamaño de la laguna, plancton, bentos y avifauna asociada. Enero de 2006. Compañía Minera Doña Inés de Collahuasi SCM. Informe Final. 170 pp.

CEA (2006)b Monitoreo Ambiental de fauna, flora, vegetación y calidad del agua. Salar de Ascotan, II Región. Febrero de 2006. Compañía Minera El Abra SCM. Informe Final. 117 pp.

Chapin III FS, BH Walker, RJ Hobbs, DU Hooper, JH Lawton, OE Sala & D Tilman (1997) Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500-504.

Clements FE (1916) Plant succession: analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 242: 1-512.

Clements FE (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*. 24: 252-284.

Cooke JG (1994) Nutrient transformations in a natural wetland receiving sewage affluent and the implications for waste treatment. *Water Science and Technology* 29: 209-217.

Cummins KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-641.

Devito KJ, PJ Dillon & BD Lazerte (1989) Phosphorus and nitrogen retention in five Precambrian shield wetlands. *Biogeochemistry* 8: 185-204.

Elser JJ, RW Sterner, E Gorokhova, WF Fagan, TA Markow, JB Cotner, JF Harrison, SE Hobbie, GM Odell & LJ Weider (2000a) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* 3: 540-550.

Elser JJ, WF Fagan, RF Denno, DR Dobberfuhl, A Folarin, A Huberty, S Interlandi, SS Kilham, E McCauley, KI Schulz, EH Siemann & RW Sterner (2000b) Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408: 578-580.

Evans RD & JR Ehleringer (1993) A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from $\delta^{15}\text{N}$ of soils. *Oecologia* 94: 314-317.

Fetter CW (1994) *Applied hydrogeology*. Third edition. Prentice Hall. New York. USA. 691 pp.

Gajardo R (1993) *La vegetación natural de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago. Chile. 165 pp.

Gebauer RLE & JR Ehleringer (2000) Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. *Ecology* 81: 1415-1424.

Gleason HA (1926) The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53.

Gleason HA (1939) The individualistic concept of plant association. *American Midland Naturalist* 21: 92-110.

Grimm NB & Petrone KC (1997) Nitrogen fixation in a desert stream ecosystem. *Biogeochemistry* 37: 33-61.

Gosz JR (1993) Ecotone hierarchies. *Ecological Applications*. 3:369-376.

Grimm NB & KC Petrone (1997) Nitrogen fixation in a desert stream ecosystem. *Biogeochemistry* 37: 33-61.

Hair JF Jr, RE Anderson, LT Tatham & WC Black (1995) *Multivariate data analysis*. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey. USA. 745 pp.

Hauer FR & Lamberti GA (1996) *Methods in stream ecology*. Academic Press. New York. USA. 674 pp.

Hedin LO, JJ Armesto & AH Johnson (1995) Patterns of nutrient loss from unpolluted, old growth temperate forest: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology* 76: 493-509.

Helfield JM & RJ Naiman (2001) Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology* 82: 2403-2409.

Helfield JM & RJ Naiman (2002) Salmon and alder nitrogen sources to riparian forests in a boreal Alaskan watershed. *Oecologia* 133: 573-582.

Helfield JM & RJ Naiman (2006) Keystone interactions: salmon and bear in riparian forest of Alaska. *Ecosystems* 9: 167-180.

Hem JD (1985) *Study and interpretation of the chemical characteristics of natural waters*. US Geological Survey. Paper 2254. 263 pp.

Hill AR, KJ Devito, S Campagnolo, K Sanmugadas (2000) Subsurface denitrification in a forest riparian zone. *Biogeochemistry* 51: 193-223.

Holland MM (1988) SCOPE/MAB Technical consultations on landscape boundaries. En: di Castri F, AJ Hansen & MM Holland (eds) *A new look at ecotones: Emerging*

international projects on landscape boundaries. SCOPE/MAB Biology International: 47-105. Paris.

Holland MM, DF Whigham & B Gopal (1990) The characteristics of wetland ecotones. En: Naiman RJ & H Décamps (eds) The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Man and the Biosphere Book Series: 171-198. The Parthenon Publishing Group. Carnforth.

Horne AJ & CR Goldan (1994) Limnology. Second Edition. McGraw-Hill. New York. USA. 576 pp.

Johnston CA, NE Detenbeck & GJ Niemi (1990) The cumulative effect of wetlands on stream water quality and quantity. A landscape approach. Biogeochemistry 10: 105-141.

Keller B & D Soto (1998) Hydrogeologic influences on the preservation of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae) in Salar de Ascotan, northern Chile. Revista Chilena de Historia Natural 71: 147-156.

Kolasa J & L Weber (1994) Relationship between the spatial scale and biotic variability in a wetland ecotone. Hydrobiologia 303: 61-67.

Kolasa J & M Zalewski (1995) Notes on ecotono attributes and functions. Hydrobiologia 3003: 1-7.

Lamberti GA & SV Gregory (1996) Transport and retention of CPOM. En: Hauer FR & GA Lamberti (eds) Methods in stream ecology: 217-229. Academic Press. New York.

Leonardson L, L Bengtson, T Davidsson, T Persson & U Emanuelsson (1994) Nitrogen retention in artificially flooded meadows. Ambio 23: 332-341.

Levin LA, DF Boesch, A Covich, C Dahm, C Erséus, KC Ewel, RT Kneib, A Moldenke, MA Palmer, P Snelgrove, D Strayer & JM Weslawski (2001) The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems* 4: 430-451.

Lidicker WZ Jr (1999) Response of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape ecology* 14: 333-343.

Likens G (1985) An experimental approach for the study of ecosystems. *Journal of Ecology* 73: 381-396.

Lund LJ, AJ Horne & AE Williams (2000) Estimating denitrification in a large constructed wetland using stable nitrogen isotope ratios. *Ecological Engineering* 14: 67-76.

Lundberg J & F Moberg (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6: 87-98.

Martínez G, N Bugueño & I Vila (2000) *Orestias ascotanensis* Valenciennes 1846 en el salar de Ascotan II Región, Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 339: 7-12.

McClaine ME, EW Boyer CL Dent, SE Gergel, NB Grima, PM Groffman, SC Hart, JW Harvey, CA Johnston, E Mayorga, WH McDowell & G Pinay (2003) Biogeochemical hot spot and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems* 6: 301-312.

Mitsch WJ & JG Gosselink (2000) *Wetlands*. Third Edition. John Wiley and Sons. New York. USA. 920 pp.

Montti S & H Henríquez (1972) Interpretación hidrogeológica de la génesis de salares y lagunas del Altiplano chileno. Actas del II Congreso de Geología de Chile. Santiago. Chile.

Mueller-Dumbois D & H Ellenberg (1974) Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley. New York. USA. 547 pp.

Mühlhauser HA, L Soto & P Zahradnik (1987) Improvement of the Kjeldahl method for total nitrogen including acid-hydrolyzable phosphorus determinations in freshwater ecosystem. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry* 28: 215-226.

Naiman RJ & H Décamps (1997) The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecological Systems* 28: 621-658.

Naiman RJ, H Décamps, J Pastor & CA Johnston (1988) The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 289-306.

Naiman RJ, RE Bilby, DE Schindler & JM Helfield (2002) Pacific salmon, nutrients and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems* 5: 399-417.

Niemeyer H & P Cereceda (1984) Geografía de Chile. Hidrografía. Instituto Geográfico Militar. Santiago. Chile. 320 pp.

Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.

Odum EP (1971) Fundamentals of ecology. Third Edition. WB Saunders. Philadelphia. USA. 574 pp.

Parkin TB (1987) Soil microsites as a source of denitrification variability. *Soil Science Society of American journal* 51: 1194-1199.

Pellerin BA, WM Wollheim, CS Hopkinson, WH McDowell, MR Williams, CJ Vörösmarty & ML Daley (2004) Role of wetlands and developed land use on dissolved organic nitrogen concentrations and DON/TDN in northeastern U.S rivers and streams. *Limnology and Oceanography* 49(4): 910-918.

Perakis SS & LO Hedin (2002) Nitrogen loss from unpolluted South American forest mainly via dissolved organic compounds. *Nature* 415: 416-419.

Phipps RG & WG Crumpton (1994) Factors affecting nitrogen loss in experimental wetlands with different hydrologic loads. *Ecological Engineering* 399-408.

Pickett STA & ML Cadenasso (1995) Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269: 331-334.

Pieczynska E (1990) Lentic aquatic-terrestrial ecotones: their structure, functions and importance. En: Naiman RJ & H Décamps (eds) *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Man and the Biosphere Book Series*: 103-140. The Parthenon Publishing Group. Carnforth.

Pinto M & I Vila (1987) Relaciones tróficas y caracteres morfofuncionales de *Orestias laucaensis* (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178: 107-214.

Polis GA & SD Hurd (1996) Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist* 146: 396-423.

Por FD (1980) A classification of hypersaline waters, based on trophic criteria. *Marine Ecology* 1: 121-131.

Puth LM & KA Wilson (2001) Boundaries and corridors as a continuum of ecological flow control: lessons from rivers and streams. *Conservation Biology* 15: 21-30.

Redfield AC (1934) On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. En: James Johnstone Memorial Volume: 176-192. University Press of Liverpool. Liverpool.

Ries L, RJ Fletcher Jr, J Battin & TD Sisk (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.

Risacher F, H Alonso & C Salazar (1999) Geoquímica de aguas en cuencas cerradas: I, II y III Regiones Chile. Convenio de cooperación DGA-UCN-IRD, Santiago. Chile. 89 pp.

Risser PG (1990) The ecological importance of land-water ecotones. En: Naiman RJ & H Décamps (eds) *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Man and the Biosphere Book Series*: 7-21. The Parthenon Publishing Group. Carnforth.

Risser PG (1995) The status of the science examining ecotonos. *BioScience* 45: 318-325.

Rodríguez E, JP Contreras, H Torres, N Amado, A Santero, I Valenzuela & B Caqueo (2005) Humedales alto-andinos prioritarios para la conservación en Los Andes del norte de Chile. CONAF. Antofagasta. Chile. 104 pp.

Rosenblatt AE, AJ Gold, MH Stolt, PM Groffman & DQ Kellogg (2001) Identifying riparian sinks for watershed nitrate using soil surveys. *Journal of Environmental Quality* 30: 1596-1604.

Sartoris JJ, JS Thullen, LB Barber & DE Salas (2000) Investigation of nitrogen transformations in a southern California constructed wastewater treatment wetland. *Ecological Engineering* 14: 49-65.

Siegel S & NJ Castellan (1988) *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. W. H. Freeman. New York.

Sokal RR & FJ Rholf (1995) *Biometry*. Third Edition. Freeman WH and Company Press. New York. 887 pp.

Soto D & V Montecino & H Mühlhauser (1991) Characterization of the aquatic environments at the salar de Punta Negra, Chile. 5th International Symposium on inland saline lakes. Bolivia.

Spieles DJ & WJ Mitsch (2000) The effects of season and hydrologic and chemical loading on nitrate retention in constructed wetlands: a comparison of low- and high-nutrient riverine systems. *Ecological Engineering* 14: 77-91.

Sterner RW & JJ Elser (2002). *Ecological Stoichiometry. The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press. Princeton. USA. 439 pp.

Stevenson RJ & LL Bahls (1999) Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish En: Barbour MT, J Gerritsen, BD Snyder & JB Stribling (eds). *Periphyton protocols*: 1-21. US Environmental Protection Agency: Washington DC.

Strayer DL, ME Power, WF Fagan, STA Pickett & J Belnap (2003) A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53: 723-729.

Tiner RW (1999) *Wetland indicators. A guide to wetland identification, delineation, classification, and mapping.* CRC Press. Florida. USA. 392 pp.

Traut BH (2005) The role of coastal ecotones: a case study of the salt marsh/upland transition zone in California. *Journal of Ecology* 93: 279-290.

Trepel M & L Palmeri (2002) Quantifying nitrogen retention in surface flow wetlands for environmental planning at the landscape-scale. *Ecological Engineering* 19: 127-140.

Tyler AC, TA Mastronicola, KJ McGlathery (2003) Nitrogen fixation and nitrogen limitation of primary production along a natural marsh chronosequence. *Oecologia* 136: 431-438.

Urabe J, M Kyle, W Makino, T Yoshida, T Andersen & JJ Elser (2002) Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light/nutrient balance. *Ecology* 83: 619-627.

Valiela I & ML Cole (2002) Comparative evidence that salt marshes and mangroves may protect seagrass meadows from land-derived nitrogen loads. *Ecosystems* 5: 92-102.

Verhoeven JTA & AFM Meuleman (1999) Wetlands for wastewater treatment: Opportunities and limitations. *Ecological Engineering* 12: 5-12.

Vila I & M Pinto (1986) A New Species of Killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the Chilean Altiplano. *Revue d' Hydrobiologie Tropicale* 19: 233-239.

Walker S, JB Wilson, JB Steel, GL Rapson, B Smith, WC King & YH Cotton (2003) Properties of ecotones: evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient. *Journal of Vegetation Science* 14: 579- 590.

Wallace JB & JW Grubaugh (1996) Transport and storage of FPOM. En: Hauer FR & GA Lamberti (eds) *Methods in stream ecology*: 191-215. Academic Press. New York.

Weathers KC, ML Cadenasso & STA Pickett (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology* 15: 1506-1514.

Wiens JA (2002) Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* 47: 501-515.

Wiens JA, CS Crawford & JR Gosz (1985) Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 421-427.

Wilkinson L, M Hill, JP Weina & GK Birkenbeuel (1992) *SYSTAT for Windows: Statistics*. Fifth edition. Illinois. USA. 750 pp.

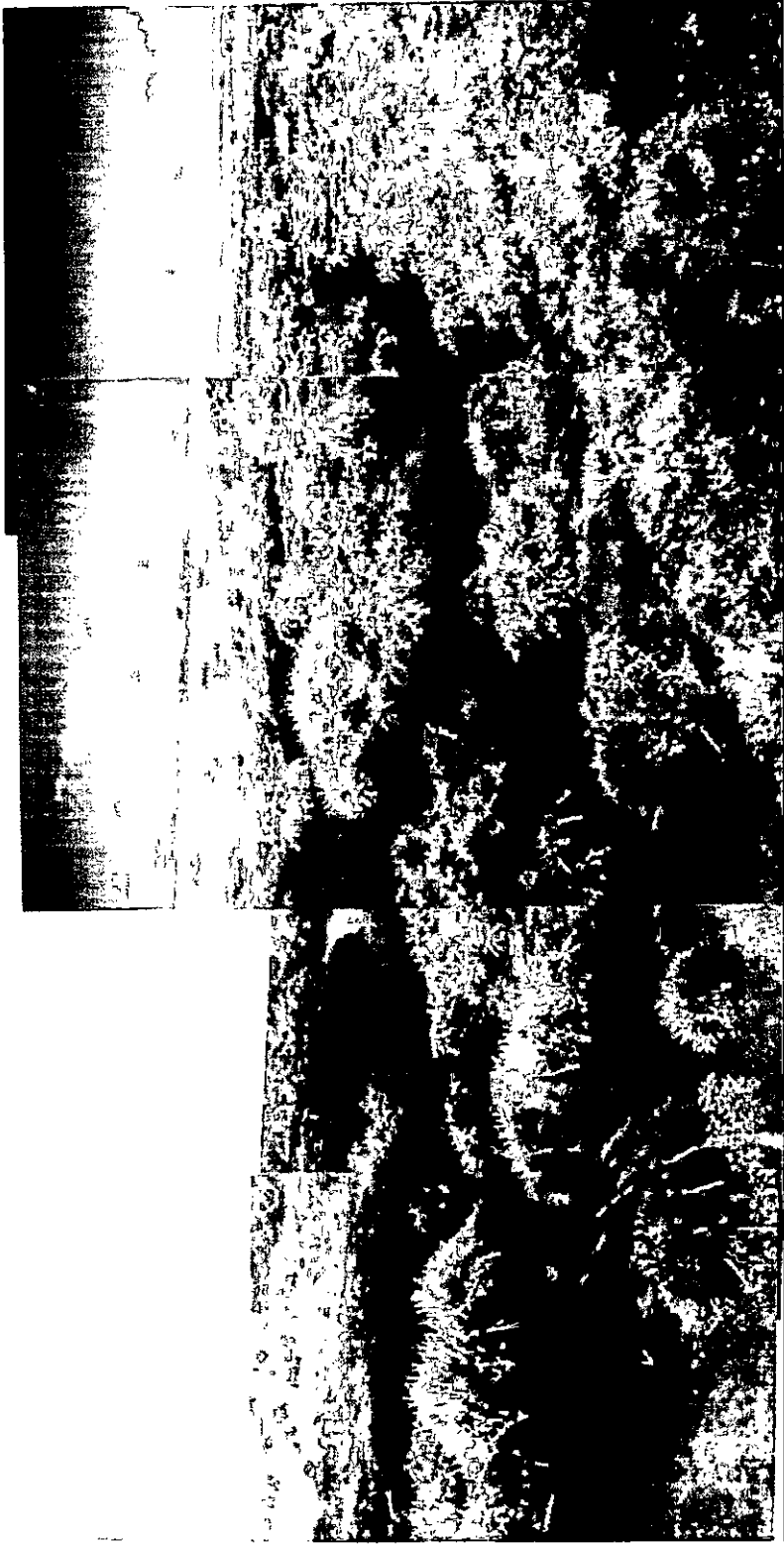
Yarrow MM & VH Marin (2007) Toward conceptual cohesiveness: a historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems* DOI: 10.1007/S10021-007-9036-9.

Anexo 1

Fotografías de los humedales alto-andinos del estudio

1. Humedal Huasco-lípez (Salar de Huasco)

El salar de Huasco ($20^{\circ}15' S - 68^{\circ}00' W$) se ubica a 3.800 m.s.n.m y tiene un área de 51 Km^2 (Fotografía 1, Risacher et al. 1999). El salar se encuentra en la región vegetacional De la estepa alto-andina y en la subregión del altiplano y de la puna (Gajardo 1993). El principal humedal del salar de Huasco se denomina Huasco-lípez (Fotografía 1) y tiene un área de 64.996 m^2 . El humedal tiene una profundidad promedio de 30 cm (15 – 35 cm), presenta agua dulce (salinidad $< 0,50 g l^{-1}$) y valores neutros de pH (7,0 – 7,2) a través del año (CEA 2006). La vegetación azonal es abundante y está compuesta por cojines de *Oxychloe andina*. El ensamble de macrófitas es abundante y predominan *Potamogeton* sp. y briófitas. El humedal presenta una condición de limitación de nitrógeno a través del tiempo ($5,0 < N/P < 8,2$) (CEA 2006).



Fotografía 1. Humedal Huasco-lipez del salar de Huasco (Región de Tarapacá, 20°15' S - 68°00' W).

2. Humedal Jachucoposa (Salar de Coposa)

El salar de Coposa (20°38' S - 68°41' W) se ubica a 3.730 m.s.n.m y tiene un área de 85 Km² (Risacher et al. 1999). El salar se encuentra en la región vegetacional De la estepa alto-andina y en la subregión del altiplano y de la puna (Gajardo 1993). En el sector surponiente de la cuenca se produce un afloramiento de agua subterránea que constituye una recarga natural de 60 l s⁻¹ que da origen al humedal Jachucoposa (Fotografía 2), con una profundidad promedio entre 25 y 30 cm (CEA 2006a) y un área estimada de 8.510 m² durante el periodo de muestreo. El humedal Jachucoposa presenta una condición de agua dulce (salinidad < 0,5 g l⁻¹) y valores neutros de pH (6,5 – 6,9). La vegetación azonal del humedal es abundante y en ella se distingue una estepa formada por la gramínea cespitosa *Distichlis humilis*, una formación en champa generada por *Festuca Hypsophila* y una formación en cojines de *Frankenia triandra*. El ensamble de macrófitas es abundante y predominan *Lemna dispersa*, *Myriophyllum aquaticum* y *Lilaeopsis macloviana*. A la recarga hídrica natural se adicionan los aportes hídricos por precipitaciones que ocurren en el período de verano y que en total descargan 595 l s⁻¹ al humedal. En el sustrato del humedal predomina grava y arena. El humedal presenta una permanente condición de limitación de nitrógeno a través del tiempo (1,5 < N/P < 3,6) (CEA 2006).



Fotografía 2. Humedal Jachucoposa del salar de Coposa (Región de Tarapacá, 20°38' S - 68°41' W).

3. Humedal Chiclla (Quebrada Chiclla)

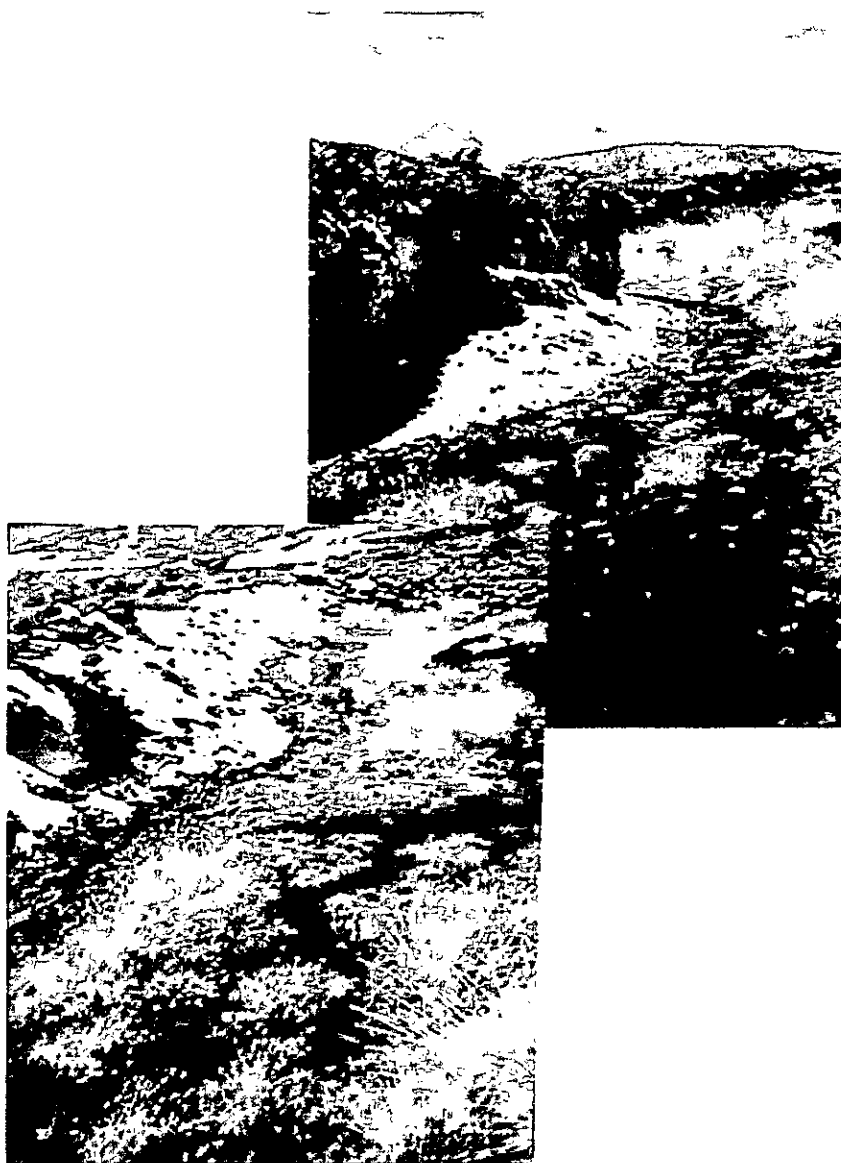
La quebrada Chiclla ($21^{\circ}01' \text{ S} - 68^{\circ}44' \text{ W}$) se ubica a 4.550 m.s.n.m y presenta un humedal artificial transplantado desde una cuenca vecina, el humedal Chiclla (Fotografía 3). La quebrada se encuentra en la región vegetacional De la estepa alto-andina y en la subregión del altiplano y de la puna (Gajardo 1993). El humedal Chiclla tiene un área de 52.778 m^2 y presenta una condición de agua dulce (salinidad $< 0,5 \text{ g l}^{-1}$) y un nivel básico variable de pH ($7,7 - 8,9$) durante el año (CEA 2005). La vegetación terrestre está constituida por cojines de *Oxychloe andina*. Durante el periodo de muestro no hubo macrófitas. El humedal presentó limitación de fósforo durante el periodo de estudio ($22,7 < \text{N/P} < 22,8$) (CEA 2005).



Fotografía 3. Humedal Chiclla de la quebrada Chiclla (Región de Tarapacá, $21^{\circ}01' \text{ S} - 68^{\circ}44' \text{ W}$).

4. Humedal San Nicolás (Quebrada San Nicolás)

La quebrada San Nicolás (20°59' S - 68°44' W) se ubica a 4.550 m.s.n.m. La quebrada se encuentra en la región vegetacional De la estepa alto-andina y en la subregión del altiplano y de la puna (Gajardo 1993). En la quebrada (58.707 m²) se genera el humedal San Nicolás (Fotografía 4), sistema de agua dulce (salinidad < 0,5 g l⁻¹) y niveles desde neutros hasta básicos de pH (6,7 – 8,0) durante el año (CEA 2005). Existe baja abundancia de vegetación azonal que está compuesta por cojines de *Oxychloe andina* y *Festuca hypsophylla*. Durante el periodo de muestro no hubo macrófitas. El humedal presentó una condición de limitación de nitrógeno (N/P = 10,6) durante el periodo de estudio (CEA 2005).



Fotografía 4. Humedal San Nicolás de la quebrada San Nicolás (Región de Tarapacá, 20°59' S - 68°44' W).

5. Humedal VCL-9 (Salar de Ascotan)

El salar de Ascotan (21°30'S - 68°21' W) se ubica a 3.716 m.s.n.m y se extiende en un área de 243 Km². El salar se encuentra en la región vegetacional De la estepa alto-andina y en la subregión del altiplano y de la puna (Gajardo 1993). El humedal V-9 del salar de Ascotan (Fotografía 5) tiene un área de 5.654 m² y es un sistema de agua salobre (salinidad entre 2,9 – 3,2 g l⁻¹) y niveles básicos de pH (7,7 – 7,9) (CEA 2006). La vegetación azonal forma cojines dominados por *Sarcocornia pulvinata* y *Scirpus americanus*. El humedal presenta alta abundancia de macrófitas y la principal especie es *Ruppia* sp. El humedal tiene una profundidad promedio de 14 cm y fluctúa entre 11,0 y 19,4 cm a través del año. El humedal presenta una condición de limitación de nitrógeno a través del tiempo (1,1 < N/P < 11,3) (CEA 2006).



Fotografía 5. Humedal VCL-9 del salar de Ascotan (Región de Antofagasta, 21°30' S - 68°21' W).

6. Humedal VCL-2 (Salar de Punta Negra)

El salar de Punta Negra (24°30' S - 68°58' W) se ubica a 2.945 m.s.n.m en un área de 250 Km² (Risacher et al. 1999). El salar se encuentra en la Región vegetacional Del desierto y en la subregión del desierto andino (Gajardo 1993). El humedal VCL-2 del salar de Punta Negra (Fotografía 6) tiene un área de 1.800 m², una condición salobre (salinidad entre 7,9 – 12,8 g l⁻¹), niveles básicos de pH (7,8 – 8,6) y una columna de agua que varía entre 4,0 – 7,0 cm (CEA 2005), valores que se mantienen a través del año (CEA 2005). En la vegetación azonal predominan las gramíneas cespitosas: *Lycium humile* y *Deyeuxia atacamensis*, las que forman champas y se encuentran inmersas en el curso de agua. Durante el periodo de muestreo se detectó *Ruppia* sp. en baja abundancia. El aporte de agua subterránea proviene de una descarga permanente (0,62 l s⁻¹) de pozos ubicados a 2 o 3 Km de distancia. A través del seguimiento anual se ha detectado una condición de limitación por fósforo en el humedal del salar de Punta Negra (19 < N/P < 195) (CEA 2005).



Fotografía 6. Humedal VCL-2 del salar de Punta Negra (Región de Antofagasta, $24^{\circ}30'$ S - $68^{\circ}58'$ W).

7. Humedal El Plomo (Quebrada del estero El Plomo)

La quebrada del estero El Plomo ($33^{\circ}07' S - 70^{\circ}20' W$) se ubica a 2.900 m.s.n.m. La quebrada se encuentra en la región vegetacional Del matorral y del bosque esclerófilo (Gajardo 1993). El humedal El Plomo (Fotografía 7) presenta un área aproximada de $22.579 m^2$, abundante vegetación acuática sumergida, una condición de agua dulce (salinidad $< 0,5 g l^{-1}$) y valores moderadamente ácidos de pH (5,3 – 6,0). Durante el periodo de estudio se detectó una condición de limitación de nitrógeno ($5,1 < N/P < 10,1$; Arcadis Geotécnica 2005).



Fotografía 7. Humedal El Plomo de la quebrada del estero El Plomo (Región Metropolitana, 33°07' S - 70°20' W).

Anexo 2

Tablas de caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*
de cada humedal.

Tabla 7a. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal Huasco-lipez. Salar de Huasco. Región de Tarapacá. Los datos fueron tomados el día 19-01-2004.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	10:45	11,6	2.100	0,088	24.360
	112 - 265	11:40	11,6	2.100	0,088	24.360
	265 - 400	12:40	11,6	2.100	0,088	24.360
	400 - 1.250	13:40	11,6	2.100	0,088	24.360
	1.250 - 1.800	15:00	11,6	3.600	0,088	41.760
Efluente	50 - 112	11:25	2,6	480	0,025	1.248
	112 - 265	12:15	2,6	600	0,025	1.560
	265 - 400	13:25	2,6	600	0,025	1.560
	400 - 1.250	14:20	2,6	1.500	0,025	3.900
	1.250 - 1.800	16:30	2,6	900	0,025	2.340

Tabla 7b. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal Jachucoposa. Salar de Coposa. Región de Tarapacá. Los datos fueron tomados el día 18-01-2004.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	12:15	12,5	1.800	0,038-0,057	22.500
	112 - 265	13:40	12,5	1.500	0,038-0,057	18.750
	265 - 400	14:40	12,5	1.800	0,038-0,057	22.500
	400 - 1.250	16:00	12,5	1.500	0,038-0,057	18.750
	1.250 - 1.800	17:15	12,5	1.500	0,038-0,057	18.750
Efluente	50 - 112	12:55	0,75	1.500	0,005	1.125
	112 - 265	14:15	0,75	1.500	0,005	1.125
	265 - 400	15:20	0,75	1.500	0,005	1.125
	400 - 1.250	16:40	0,75	1.500	0,005	1.125
	1.250 - 1.800	18:10	0,75	1.500	0,005	1.125

Tabla 7c. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal Chiclla. Quebrada Chiclla. Región de Tarapacá. Los datos fueron tomados el día 07-04-2005.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	11:00	6,68	1.800	0,025	12.024
	112 - 265	12:40	6,68	1.800	0,025	12.024
	265 - 400	14:05	6,68	1.800	0,025	12.024
	400 - 1.250	15:15	6,68	1.800	0,025	12.024
	1.250 - 1.800	16:30	6,68	1.800	0,025	12.024
Efluente	50 - 112	11:50	0,46	1.800	0,020	828
	112 - 265	13:20	5,34	1.800	0,020	9.612
	265 - 400	14:40	0,46	1.800	0,020	828
	400 - 1.250	15:55	0,46	1.800	0,020	828
	1.250 - 1.800	17:10	0,46	1.800	0,020	828

Tabla 7d. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal San Nicolás. Quebrada San Nicolás. Región de Tarapacá. Los datos fueron tomados el día 07-04-2005.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	10:30	7,9	3.000	0,018	23.640
	112 - 265	12:15	7,9	3.000	0,018	23.640
	265 - 400	13:10	7,9	2.400	0,018	18.912
	400 - 1.250	14:30	7,9	2.400	0,018	18.912
	1.250 - 1.800	16:10	7,9	2.400	0,018	18.912
Efluente	50 - 112	11:50	2,2	2.100	0,015	4.578
	112 - 265	12:35	2,2	2.100	0,015	4.578
	265 - 400	13:45	2,2	2.100	0,015	4.578
	400 - 1.250	15:20	2,2	2.100	0,015	4.578
	1.250 - 1.800	17:15	2,2	2.100	0,015	4.578

Tabla 7e. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal VCL-9. Salar de Ascotan. Región de Antofagasta. Los datos fueron tomados el día 03-02-2004.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	14:15	0,38	400	0,0025	152
	112 - 265	15:00	0,38	400	0,0025	152
	265 - 400	15:55	0,38	400	0,0025	152
	400 - 1.250	17:10	0,38	400	0,0025	152
	1.250 - 1.800	18:00	0,38	400	0,0025	152
Efluente	50 - 112	14:30	1,89	800	0,0013	1.512
	112 - 265	15:35	1,89	800	0,0013	1.512
	265 - 400	16:30	1,89	800	0,0013	1.512
	400 - 1.250	17:35	1,89	800	0,0013	1.512
	1.250 - 1.800	18:25	1,89	800	0,0013	1.512

Tabla 7f. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal VCL-2. Salar de Punta Negra. Región de Antofagasta. Los datos fueron tomados el día 10-02-2004.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	11:00	0,62	1.500	0,0079	930
	112 - 265	12:15	0,62	1.500	0,0079	930
	265 - 400	13:25	0,62	1.500	0,0079	930
	400 - 1.250	14:10	0,62	1.500	0,0079	930
	1.250 - 1.800	15:10	0,62	1.500	0,0079	930
Efluente	50 - 112	11:40	0,09	45	0,0175	4,1
	112 - 265	13:00	0,09	45	0,0175	4,1
	265 - 400	13:50	0,09	45	0,0175	4,1
	400 - 1.250	14:45	0,09	45	0,0175	4,1
	1.250 - 1.800	15:55	0,09	45	0,0175	4,1

Tabla 7g. Caudal y parámetros físicos asociados al fraccionamiento *in situ*. Humedal El Plomo. Quebrada del estero El Plomo. Región Metropolitana. Los datos fueron tomados el día 25-03-2004.

Tramo	Fracción	Hora de muestreo	Caudal	Tiempo de filtración	Área de filtración	Volumen filtrado
	μm	hh:mm	l s^{-1}	s	m^2	l
Afluente	50 - 112	12:00	13,4	900	0,025	12.060
	112 - 265	13:20	11,7	1.800	0,025	21.060
	265 - 400	14:40	13,4	1.500	0,025	20.100
	400 - 1.250	16:10	7,7	1.800	0,025	13.860
	1.250 - 1.800	17:20	11,7	1.500	0,025	17.550
Efluente	50 - 112	12:40	62,8	2.100	0,088	131.880
	112 - 265	14:00	62,8	2.100	0,088	131.880
	265 - 400	15:30	62,8	2.100	0,088	131.880
	400 - 1.250	16:50	62,8	2.100	0,088	131.880
	1.250 - 1.800	18:10	62,8	2.100	0,088	131.880