

UCH-FC
DOC-B
C 768
C.1

**FLUJO DE CARBONO EN EL ECOSISTEMA RIO CLARILLO:
autotrofia v/s heterotrofia**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención

en Biología

Facultad de Ciencias

por

MANUEL ANTONIO CONTRERAS LEIVA

1998

Director de Tesis: Dr. Victor Marín Briano

Co-Director: Prof. Irma Vila Pinto



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 :

MANUEL ANTONIO CONTRERAS LEIVA

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología.

Director de Tesis:

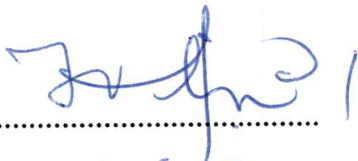
Dr. Victor Marín B.



.....

Co-Director:

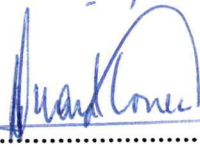
Prof. Irma Vila P.



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Juan Correa



.....

Prof. Vivian Montecino



.....

Dr. Italo Serey



.....

Dr. Javier Simonetti



.....

Dra. Doris Soto



.....



AGRADECIMIENTOS

En el camino recorrido para llegar a este punto de mi formación académica y humana, he sido acompañado por numerosas personas, las cuales de una u otra manera son partícipes de los fracasos y éxitos que esta tesis representa.

En primer lugar quisiera agradecer a mis padres, Eliana y Manuel, por su apoyo y cariño incondicional en un camino lleno de incertidumbres. A mi hermano, Marco, quien representa para mí la alegría de vivir a través de disfrutar de las pequeñas cosas de la vida.

A Doris y Diego, mi familia, quienes sin entender muy bien tanta obstinación y dedicación, supieron entregarme el amor y apoyo necesario para llegar a esta etapa de mi formación. Aún cuando esto se tradujo en mucho tiempo de separación.

Agradezco en forma muy especial a la Profesora Irma Vila por su constante apoyo y cariño desde mis primeros años en la Licenciatura hasta los últimos días en el Doctorado. A Edmundo, Inés y a todos los integrantes del INALI quienes me acogieron y enseñaron lo que significa la rigurosidad y dedicación a la investigación científica. A Edmundo, en particular, le debo el haber sembrado en mí la inquietud por conocer un poco más acerca de los ríos.

A mis amigos y compañeros, Fernando, Alan, Francisco, Pablo, Claudio, Hernán, Claudia, Olga, Constanza, Leopoldo, Isabel, Ximena, Pablo, Nelson, Raúl, Ginger, Mauricio y muchos otros, quienes siempre apoyaron mi trabajo. A la Sra. Maria, Vilma

y Martita quienes con su trabajo cotidiano y silencioso me permitieron desarrollar esta tarea.

A los miembros de mi comisión por darse el trabajo de leer y mejorar la claridad de esta tesis. En especial agradezco al presidente de la comisión, el Dr. Italo Serey por su constante apoyo y crítica desde los primeros esbozos de la tesis.

Quisiera agradecer en forma muy especial al Dr. Victor Marín, tutor y amigo, quien supo canalizar y moderar toda la energía que yo intentaba entregar en esta laboriosa tarea.

En forma muy especial, quisiera dedicar esta tesis al Dr. Hugo Campos, quien fue para mí un ejemplo y cuya labor científica permitió desarrollar constructivamente mi capacidad crítica.

Además, debo agradecer al Programa de Becas de Postgrado del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile del cual fui beneficiario durante los años 1995 y 1996, y que permitió solventar parte de los gastos de la presente tesis. A la Corporación Nacional Forestal y a los funcionarios de la Reserva Nacional de Río Clarillo.

INDICE DE MATERIAS

	Página
LISTA DE TABLAS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE ABREVIATURAS	xii
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xvii
INTRODUCCION	1
Aproximaciones ecosistémicas	1
Los ríos como ecosistemas	3
Planteamiento del problema	5
Organización: estructura y función	9
El Modelo	11
Componentes en función del origen del carbono	12
Componente carbono orgánico	12
Componente descomponedores	15
Componente autótrofos	16
Componente fragmentadores	17
Componente colectores	17
Componente herbívoros	18

Componente depredadores	18
Componente depredadores Tope	19
Objetivo General	19
Objetivos Específicos	20
Hipótesis de Trabajo	21
MATERIALES Y METODOS	22
1. Area de estudio	22
2. Caracterización del hábitat acuático	24
3. Estructura del ecosistema de río Clarillo	25
3.1 Diseño de muestreo	25
3.2 Componentes y mecanismos	27
a) Componentes de carbono orgánico (COPF, COD) e inorgánico (CID)	27
b) Componente descomponedores	29
c) Componente autótrofos	35
d) Componente: colectores, herbívoros, fragmentadores y depredadores	36
e) Compartimiento Depredadores Tope	39
3.3 Producción	39
3.4 Flujos	42
RESULTADOS	46
1. Caracterización del ambiente físico-químico	46
2. Estructura del ecosistema	60
2.1. Componentes del ecosistema	60
2.2. Relaciones entre componentes	67
3. Producción de los componentes	81
4. Balance de masas de carbono orgánico	91

DISCUSION	106
1. El modelo	106
2. Variación temporal de la estructura del ecosistema	107
3. Variación temporal de los flujos	114
4. Cambios temporales en la organización del ecosistema	118
5. La organización de ecosistemas lóxicos en ambientes fluctuantes	123
6. Limitaciones de la aproximación utilizada	125
7. Implicancias teóricas	126
CONCLUSIONES	130
BIBLIOGRAFIA	132

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1.- Concentraciones de NO_3 y PO_4 asignadas a cada tratamiento.	38
Tabla 2.- Variables físico-químicos.	47
Tabla 3.- Valores promedio, mínimos y máximos de la concentración de nutrientes en el agua.	54
Tabla 4.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período A.	95
Tabla 5.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período B.	98
Tabla 6.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período C.	101
Tabla 7.- Índices de organización del ecosistema lótico.	103
Tabla 8.- Flujos producidos a partir de fuentes de carbono orgánico autóctono y alóctono en los diferentes períodos.	105

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.- Estructura trofodinámica de los macroinvertebrados bentónicos propuesto por Cummins y col. (1973).	7
Figura 2.- Modelo que representa la estructura funcional de los ecosistemas lóticos.	13
Figura 3.- Ubicación geográfica del sitio de estudio en la Reserva Nacional Río Clarillo.	23
Figura 4.- Análisis químico de Carbono Orgánico	28
Figura 5.- Método de determinación de Productividad Secundaria Bacteriana (PSB).	30
Figura 6.- Protocolo para la determinación de Producción de Biomasa Bacteriana (PBB) en materia orgánica alóctona.	32
Figura 7.- Protocolo para la determinación de la existencia de flujo de carbono orgánico desde Descomponedores \Rightarrow Autótrofos.	33
Figura 8.- Protocolo para la determinación de la existencia de flujo de carbono orgánico desde Autótrofos \Rightarrow Descomponedores.	34
Figura 9.- Experimento de Fertilización del Perifiton.	37
Figura 10.- Experimento de determinación de la Presión de Pastoreo.	40
Figura 11.- Precipitaciones y Caudal versus meses del año.	48
Figura 12.- Radiación Fotosintéticamente Activa y Radiación Total versus meses del año.	49
Figura 13.- Temperatura del aire y agua versus meses del año.	51

Figura 14.- pH (A), Conductividad (B), Oxígeno disuelto (C) y Temperatura (D) versus meses del año.	52
Figura 15.- Ortofosfato (A), Nitrato (B), Nitrito (C) y Amonio (D) versus meses del año.	55
Figura 16.- Dióxido de Carbono (A), Bicarbonato (B), Carbonato (C) y Carbono Inorgánico Disuelto (D) versus meses del año.	58
Figura 17.- Carbono Orgánico Total (A), Carbono Orgánico Disuelto (B), Carbono Orgánico Particulado (C) versus meses del año.	59
Figura 18.- Biomasa de Autótrofos versus meses del año.	61
Figura 19.- Biomasa de Descomponedores versus meses del año.	62
Figura 20.- Biomasa de Colectores versus meses del año.	64
Figura 21.- Biomasa de Fragmentadores versus meses del año.	65
Figura 22.- Biomasa de Herbívoros versus meses del año.	66
Figura 23.- Biomasa de Depredadores versus meses del año.	68
Figura 24.- Biomasa de Depredadores Tope versus meses del año.	69
Figura 25.- Biomasa Total versus meses del año.	70
Figura 26.- Experimento de fertilización artificial <i>in situ</i> de los autótrofos.	72
Figura 27.- Experimento de determinación de la Presión de Pastoreo.	73
Figura 28.- Determinación de la Producción de Biomasa Bacteriana versus materia orgánica autóctona y alóctona.	74
Figura 29.- Producción Primaria de los Autótrofos versus tiempo de incubación.	76
Figura 30.- Fijación de ^{14}C versus diferentes fracciones de tamaño de materia orgánica particulada.	78
Figura 31.- Análisis de los contenidos estomacales de Colectores (A), Fragmentadores (B) y Depredadores (C).	79

Figura 32.- Análisis de los contenidos estomacales de los Depredadores Tope versus meses del año.	80
Figura 33.- Relaciones entre componentes, definidas experimentalmente a través de los protocolos propuestos en el punto 3.2.	82
Figura 34.- Análisis de Componentes Principales considerando las variables abióticas y bióticas medidas en todos los meses de muestreo.	84
Figura 35.- Productividad Primaria de los Autótrofos versus horas del día.	85
Figura 36.- Producción de Biomasa Descomponedores versus horas del día.	87
Figura 37.- Producción Secundaria de Herbívoros versus períodos.	88
Figura 38.- Producción Secundaria de Colectores versus períodos.	89
Figura 39.- Producción Secundaria de Fragmentadores versus períodos.	90
Figura 40.- Producción Secundaria de Depredadores versus períodos.	92
Figura 41.- Producción Secundaria de Depredadores Tope versus períodos.	93
Figura 42.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el período A.	96
Figura 43.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el período B.	99
Figura 44.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el período C.	102
Figura 45.- Modelo teórico de los cambios temporales en la importancia relativa de la Heterotrofia (H) versus Autotrofia (A) en el metabolismo de los ecosistemas lóticos.	127

LISTA DE ABREVIATURAS

COPF	Carbono orgánico particulado fino
COPG	Carbono orgánico particulado grueso
COD	Carbono orgánico disuelto
CID	Carbono inorgánico disuelto
Seg	Segundos
L	Litros
Msnm	Metros sobre el nivel del mar
° C	Temperatura en grados Celcius
mS	Unidades de Conductividad del agua en miliSiemens
gr	Gramos
W	Intensidad de luz en Watts
N	Concentración Normal
M	Concentración Molar
Cl a	Clorofila a
DPM	Desintegraciones por minuto
PT	Peso total
LT	Longitud total
C	Carbono

RESUMEN

La comprensión de los procesos de producción de carbono orgánico y regulación biológica del flujo de carbono ha sido, por mucho tiempo, uno de los objetivos principales de los estudios teóricos y aplicados en ecosistemas. Estos han estado orientados hacia el análisis del flujo de energía, expresada como materia orgánica o carbono, a través de la estructura de los ecosistemas. En la última década ha existido un creciente interés por cuantificar los flujos de carbono orgánico intrasistémicos e intersistémicos, para estudiar la organización y el desarrollo de los ecosistemas y como éstos cambian en el tiempo.

La organización del ecosistema corresponde a una configuración dada por el número y tamaño de los componentes que lo constituyen y la magnitud de los flujos generados entre ellos. De esta manera, cambios en la organización del ecosistema ocurren por: i) cambios en el tamaño de los componentes ("biomasa") y número de los componentes, ii) cambios en las interacciones funcionales establecidas entre los componentes, o bien, iii) cambios en las tasas de transferencia entre los componentes.

✓

En este marco teórico, se consideró de especial interés estudiar los efectos que tienen el origen del carbono orgánico sobre la organización de los ecosistemas lóticos, derivados de cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona. Para ello propongo un modelo conceptual del flujo del carbono orgánico, siendo este una modificación del modelo original de Cummins y col. (1973). Sin embargo, la aproximación utilizada en su formulación es diferente al modelo original, y corresponde en este caso a la proceso-funcional. El modelo representa la estructura de los ecosistemas lóticos, a través del cual fluye el carbono orgánico, tanto alóctono como autóctono.

Bimensualmente, entre los años 1995 y 1996, se realizó una caracterización de las condiciones climáticas y variables físico-químicos del agua del río Clarillo (33°41' S, 70°24' W). Paralelamente se determinó la biomasa y producción de los diferentes componentes presentes en la estructura del ecosistema. Se diseñaron protocolos experimentales específicos para definir y cuantificar las interacciones entre los componentes: 1) Efecto de la disponibilidad de la materia orgánica alóctona en la productividad heterotrófica de los descomponedores 2) Efecto de la disponibilidad de nutrientes inorgánicos en la productividad primaria de los autótrofos 3) Presión de pastoreo por herbívoros sobre los autótrofos 4) Mecanismo de interacción entre los autótrofos y los descomponedores. Los flujos intrasistémicos de carbono orgánico fueron evaluados utilizando el programa computacional ECOPATH II™.

✓

Los resultados obtenidos en esta tesis permiten establecer que los componentes del ecosistema de río Clarillo utilizan carbono orgánico de origen alóctono y autóctono para generar sus biomásas, el que en gran medida fue reciclado a través de la estructura del ecosistema. La estructura del ecosistema presentó variaciones temporales significativas, en cuanto al número de componentes, tamaño de los componentes ("biomasa") e interacciones entre los componentes.

Modificaciones temporales en la estructura del ecosistema se traducen en cambios en los flujos totales de carbono orgánico, debido básicamente a modificaciones en el aporte relativo entre la degradación heterotrófica de carbono orgánico alóctono y la fijación autótrófica de carbono orgánico autóctono. El carbono orgánico alóctono es el principal recurso del ecosistema lótico de río Clarillo, aún cuando el carbono orgánico autóctono explica valores de hasta un 28 % del flujo total. Por lo tanto, cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectaron la organización de este ecosistema lótico, cambiando la biomasa de los componentes y/o los flujos entre los componentes. La organización del ecosistema de río Clarillo se ve claramente afectada por la presencia de carbono orgánico autóctono en los períodos de aguas bajas, en donde el ecosistema tiende a incrementar la ascendencia durante esos períodos y por ende la organización del mismo.

A partir de los resultados de esta tesis se propone un modelo teórico para explicar los cambios temporales en la importancia relativa de la heterotrofia *versus* la autotrofia en el metabolismo de ecosistemas lóticos en general. El modelo se basa en la existencia de una alternancia temporal de metabolismos heterotróficos-autotróficos en los ecosistemas lóticos, como respuesta a perturbaciones exógenas de meso y macroescala.

ABSTRACT

Understanding the process involved in the production of organic carbon and the biological regulation of carbon fluxes has been, for a long time, one of the main objectives of theoretical and applied ecosystem studies. These studies have considered the analysis of the energy flux, expressed as organic matter or carbon through the ecosystem's structure. There has been a growing interests, in the last decade, toward a quantification of intra- and inter-systemic organic carbon fluxes. The main goal is to study the organization and development of ecosystems through time.

The organization of an ecosystem is given by the number and size of its components, and the magnitude of the flows among them. Thus, changes in the organization can occur as the result of changes in: i) the size (biomass) and number of components, ii) the functional interactions among components or iii) in the transference rate among components.

Within this theoretical framework, this thesis analyzes the effect of changes in the relative supply of allochthonous and autochthonous organic matter, measured as organic carbon, on the organization of lotic ecosystems. I propose a conceptual model of the flux of organic carbon, which corresponds to a modification of the model by Cummins et al

(1973). The approximation used in this thesis, however, corresponds to the process-functional approach, and it differs from that of the original model. The model developed here represents the functional structure of the lotic ecosystems regarding the fluxes of both allochthonous and autochthonous organic carbon.

The study site, Rio Clarillo (33°41' S, 70°24' W) was characterized analyzing climatic and physico-chemical variables bimonthly during 1995 and 1996. The biomass and production of the ecosystem components was also determined. The following interactions between components were studied experimentally: 1) effect of the availability of allochthonous organic matter on the heterotrophic productivity of decomposers, 2) effect of the availability of inorganic nutrients on the primary productivity, 3) effect of the herbivory on primary producers, 4) interaction mechanisms between primary producers and decomposers. Intrasystemic flows of organic carbon were evaluated using the software ECOPATH II™.

The results show that the components of the Rio Clarillo ecosystem use both sources of carbon in the generation of their biomasses. Most of that carbon is recycled through the ecosystem. The allochthonous organic carbon is the main resource in the Rio Clarillo ecosystem. Nevertheless, the autochthonous carbon explained up to a 28% of the total flux. The ecosystem structure exhibited significant temporal changes, regarding the number, size and interactions among components. Those changes affected the total flux of organic carbon, especially through modifications in the relative importance of

heterotrophic degradation of allochthonous organic carbon and autotrophic fixation of autochthonous organic carbon. During low-water periods, the importance of carbon fixation increases, producing an increment in ascendancy, which can be translated to an increase in the organization of the ecosystem. Finally, a theoretical model is proposed to explain the temporal changes in heterotrophy and autotrophy in the metabolism of lotic ecosystems. The model is based on switching behavior of both type of metabolism as a response to meso and macroscale exogenous perturbations.

INTRODUCCION

La comprensión de los procesos de producción de carbono orgánico y regulación biológica del flujo de carbono ha sido, por mucho tiempo, uno de los objetivos principales de los estudios teóricos y aplicados en ecosistemas (Odum, 1969; Barnes & Mann, 1991). Estos han estado orientados hacia el análisis del flujo de energía, expresada como materia orgánica o carbono, a través de la estructura de los ecosistemas (Jørgensen, 1992b). En la última década ha existido un creciente interés por cuantificar los flujos de carbono orgánico intrasistémicos e intersistémicos (Benke y Wallace, 1980; Connors y Naiman, 1984; Peterson y col., 1986; Lewis y col., 1990; Sabater y Sabater, 1992; Findlay y col. 1993), como base para predecir los efectos de las perturbaciones naturales y antrópicas sobre los ecosistemas (Likens, 1985).

Aproximaciones ecosistémicas

Los sistemas ecológicos, o ecosistemas, fueron reconocidos tempranamente como un nivel de organización fundamental en la naturaleza (Tansley, 1935). Sin embargo, éstos han sido definidos conceptualmente de muy diversas maneras, desde un conjunto interespecífico de organismos interactuantes hasta sistemas físicos a través de los cuales

fluye materia y energía (Higashi y Burns, 1991). O'Neill y col. (1986) plantean que estas diferentes conceptualizaciones se originan en las aproximaciones utilizadas para el estudio de los ecosistemas. Estas, esencialmente, corresponden a dos aproximaciones: poblacional-comunitaria y proceso-funcional. En la aproximación poblacional-comunitaria se caracterizan, los ecosistemas, como un conjunto de poblaciones que interactúan en el tiempo y el espacio, la biota es por tanto el ecosistema. Los componentes abióticos forman parte del ambiente que rodea al ecosistema y constituyen una externalidad del mismo, éstos interactúan activamente con la biota, pero como una condición y/o agente forzante de las interacciones biológicas que ocurren entre las poblaciones. La delimitación y la estructura del ecosistema está dado por la existencia de unidades biológicas discretas, definidas por la distribución espacio-temporal de las poblaciones (O'Neill y col., 1986). En esta aproximación las preguntas se dirigen más bien hacia el análisis de las interacciones entre las poblaciones y los factores que las regulan, tales como la depredación y/o competencia. Bajo esta perspectiva, la dinámica espacio-temporal del ecosistema es siempre explicable en términos de las interacciones entre las poblaciones.

En cambio, en la aproximación proceso-funcional los ecosistemas son conceptualizados como un sistema, constituido por componentes bióticos y abióticos, que interactúan activamente como una unidad ecológica, siendo ésta la acepción original del concepto propuesto por Tanley (1935). Margalef (1991) señala que los ecosistemas pertenecen a una clase más amplia que los sistemas físicos, ya que éstos son entidades históricas, su

estructura está formada por componentes funcionales (bióticos y abióticos), en donde la actividad de cada componente depende de sus relaciones con los demás constituyentes del ecosistema, éstas determinan en último término los estados futuros del ecosistema. Entre los componentes existen interacciones a través de las cuales son capaces de modificarse mutuamente, los organismos por lo tanto son capaces de modificar el ambiente abiótico. Específicamente, en la aproximación proceso-funcional se enfatiza el análisis del flujo de energía y el reciclamiento de nutrientes, siendo esto incluso más fundamental que las entidades biológicas que realizan dichos procesos (O'Neill y col., 1986). Los componentes pueden ser definidos en función de las tasas de regulación de los procesos y las escalas de observación no son definidas *a priori* (O'Neill y col., 1986). En esta perspectiva, las restricciones funcionales de los ecosistemas son más bien termodinámicas, basadas en los principios de conservación de masa y energía (Jørgensen, 1992a), mientras que en la aproximación poblacional-comunitaria las restricciones están dadas por las interacciones entre las poblaciones.

Los ríos como ecosistemas

En las últimas décadas se ha producido un creciente desarrollo de nuevas ideas en el campo de la ecología de ríos, basado en hipótesis previamente establecidas en otros campos de la ciencia (Prat, 1991). Sin embargo, los resultados de estos estudios en su mayoría no presentan una conceptualización coherente e integrada de los ecosistemas

(O'Neill y De Reichle, 1980). Por ejemplo, Sioli (1975) trabajando en los grandes ríos amazónicos planteó que el concepto de ecosistema no es apropiado para los ríos. Es más, Rzoska (1978) señaló que "los ríos no son ecosistemas, al menos en la acepción original de Tansley", ya que estos constituyen un sistema de conexión física entre los ecosistemas terrestres y lénticos, sin una biota característica. Los ríos como ecosistema, sólo tienen sentido en el contexto geográfico de la cuenca de avenamiento, como un componente integrado a las unidades de paisaje terrestre (Neiff, 1990). Marín (1997) planteó que la definición de ecosistemas como unidades básicas en la naturaleza con límites geográficos claramente establecidos, resulta de una extrapolación errónea del concepto propuesto por Tansley (1935). Los ecosistemas serían por tanto, unidades conceptuales adimensionales derivadas de la aplicación de la Teoría General de Sistemas en la ecología (Marín, 1997). Esta definición es conceptualmente aplicable a los ríos en términos genéricos y, además, es consistente con lo propuesto por Jørgensen (1992a), el cual definió los ecosistemas como: "una unidad o sistema biótico y funcional, capaz de sustentar la vida y que incluye todas las variables biológicas y no-biológicas. Las escalas temporales y espaciales no son definidas *a priori* y están basadas enteramente en los objetivos del estudio". En esta última definición se puede observar que el autor a pesar de explicitar el carácter funcional del ecosistema, prioriza los componentes bióticos y considera las variables no-biológicas (abióticos) solamente como elementos del sistema.

Odum (1969) planteó tempranamente la necesidad de adoptar una conceptualización adecuada de los ecosistemas, que permitiera realizar comparaciones entre los mismos y

establecer las bases para el desarrollo de principios generales en esta área de la ecología. Sin embargo, las aproximaciones señaladas anteriormente requieren de conceptos diferentes para explicar sus respectivos conjuntos de observaciones (O'Neill y col., 1986). Utilizando la aproximación proceso-funcional y reconociendo por tanto a los ecosistemas como "un sistema funcional formado por componentes bióticos y abióticos que interactúan mutuamente en el tiempo y espacio", esta tesis versa sobre el estudio del flujo de materia y energía en ecosistemas lóticos.

Planteamiento del Problema

Los estudios en ecosistemas lóticos han tenido sistemáticamente un fuerte énfasis descriptivo, documentado en importantes obras como las de Hynes (1970), Minshall (1988), Welcomme (1992) y recientemente Allan (1995). Aunque estos estudios han proporcionado abundante información con respecto a la diversidad biológica, establecen un marco de referencia limitado para la comprensión de la dinámica de los ecosistemas lóticos, debido básicamente a una escasa cuantificación de las interacciones (Tavares-Cromar y Williams, 1996). En este contexto, la mayoría de los estudios desarrollados en ecosistemas lóticos establecen como marco conceptual la hipótesis planteada por Cummins y col. (1973), basados principalmente en estudios de hábitos alimentarios de invertebrados acuáticos. En ella se plantea un modelo de la estructura trofodinámica de los macroinvertebrados bentónicos, considerando diferentes fuentes alimenticias de materia orgánica (Figura 1).

A partir de este modelo, se desarrolló la hipótesis del "Río Continuo" (Vannote y col., 1980), donde se postulan los cambios biogeoquímicos que afectan al carbono orgánico al ser transportado en un gradiente altitudinal. Esta hipótesis postula que la abundancia de los diferentes grupos trofofuncionales y la relación entre P/R (producción/respiración), varía espacialmente en respuesta a los cambios que se producen en las características hidrodinámicas de los ríos y a la disponibilidad de materia orgánica alóctona. Desde que Vannote y col. (1980) plantearon esta hipótesis, se han desarrollado numerosos estudios para analizar sus predicciones (Newbold y col., 1981; Naiman, 1983; Connors y Naiman, 1984; Benke y col., 1984; Smock y col., 1985; Mundie y col., 1991; Findlay y col., 1993; Caldichoury, 1995). La mayor parte de la evidencia empírica que apoya la hipótesis del "Río Continuo", proviene de estudios realizados en ecosistemas lóticos de cabecera de bosques templados del Hemisferio Norte (Peterson y col., 1986). En éstos, la principal fuente de carbono proviene de materia orgánica alóctona que se acumula estacionalmente en los cursos de agua. Esta es consumida por los diferentes grupos trofofuncionales (Fisher y Likens, 1973; Fisher y Carpenter, 1976; Hedin, 1989), siendo la degradación heterotrófica de materia orgánica alóctona la principal vía de incorporación de carbono orgánico para la trama trófica de los metazoos (Fisher y Carpenter, 1976; Hedin, 1989). Este patrón es recurrente en ecosistemas lóticos de montaña con abundante cobertura

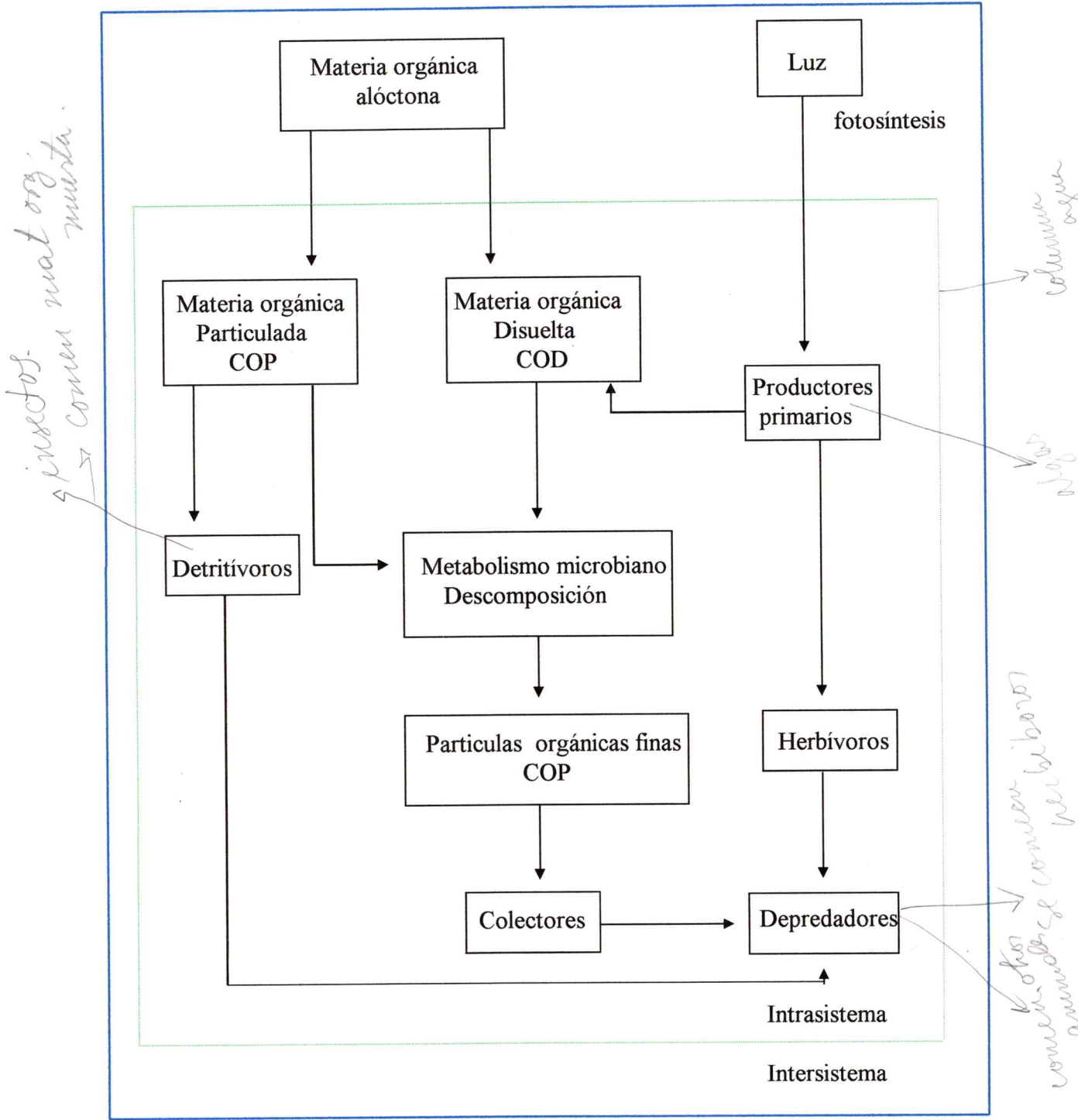


Figura 1. Estructura trofodinámica de los macroinvertebrados bentónicos en los ríos propuesto por Cummins y col. (1973). Los grupos trofofuncionales están definidos por los mecanismos morfo-conductuales de adquisición de alimento, sin considerar si su origen es alóctono o autóctono.

de vegetación ripariana (Hill y col., 1995), en donde la trama trófica está estructurada principalmente por organismos detritívoros, que degradan y consumen la materia orgánica alóctona (Closs y Lake, 1994). Ecosistemas acuáticos basados en la degradación de materia orgánica alóctona son característicos de ambientes fluctuantes (Bain y col., 1988; Closs y Lake, 1994).

La materia orgánica alóctona es probablemente la fuente de carbono orgánico más importante en los ecosistemas lóticos, aún cuando Minshall (1978) ha planteado alternativamente que la materia orgánica autóctona sería la principal vía de incorporación de materia y energía en la mayoría de los ríos, incluso en aquellos caracterizados como heterotróficos. Esto se basa en que, aunque este tipo de ecosistemas presenta en general bajas biomásas de autótrofos, tienen elevadas tasas de recambio generacional, en particular, en ambientes donde la disponibilidad de radiación solar incidente no es limitante (McCullough y col., 1979; Hornick y col., 1981; Mayer y Likens, 1987).

Esta aparente dicotomía con respecto a la importancia relativa de la materia orgánica alóctona y autóctona como fuentes de carbono orgánico en los ecosistemas lóticos, no es trivial. Wallace y Webster (1996) señalan que cambios en los aportes relativos de carbono orgánico de diferente origen afectan la estructura de los ecosistemas (Wallace y Webster, 1996). Estos cambios implican la incorporación y/o eliminación de algún componente de la estructura (biótico y/o abiótico), modificaciones en los flujos de materia y energía en el

ecosistema (Likens, 1985), o modificaciones de la resistencia (sensu Underwood, 1989) de los ecosistemas a las perturbaciones (Closs y Lake, 1994).

Organización: estructura y función

Ulanowicz (1990) planteó que para estudiar la organización y el desarrollo de los ecosistemas es necesario evaluar los flujos entre los componentes y como éstos cambian en el tiempo. El concepto de organización utilizado por Ulanowicz (1980, 1987) corresponde al de una unidad integral capaz de comportarse en forma coherente, definida en términos de la magnitud de los flujos intra e intersistémicos. Es así, como el mismo autor ha propuesto un índice, denominado "ascendencia", que da cuenta del comportamiento global de la organización del ecosistema, señalando que "los ecosistemas en ausencia de perturbaciones deberían tender a incrementar la ascendencia" (Ulanowicz, 1980). Ulanowicz y Abarca-Arenas (1997) reformularon recientemente este índice incluyendo el tamaño de los componentes ("biomasa"), como un importante atributo de la organización de los ecosistemas.

Al respecto, Jørgensen (1992a) propuso que la organización del ecosistema está definida por el número de interconexiones entre los componentes ("complejidad estructural") y el número de funciones diferentes realizadas por el sistema ("complejidad funcional"). La organización del ecosistema correspondería por tanto a una configuración dada por el

número y tamaño de los componentes que lo constituyen y la magnitud de los flujos generados entre ellos. De esta manera, cambios en la organización del ecosistema ocurren por: i) cambios en el tamaño de los componentes ("biomasa") y número de los componentes, ii) cambios en las interacciones funcionales establecidas entre los componentes, o bien, iii) cambios en las tasas de transferencia entre los componentes (Ulanowicz y Abarca-Arenas, 1997).

En este marco teórico, se consideró de especial interés estudiar los efectos que tienen el origen y cantidad del carbono orgánico sobre la organización de los ecosistemas lóticos, derivados de cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona. Para ello se propuso un modelo conceptual del flujo del carbono orgánico, siendo éste una modificación del modelo original propuesto por Cummins y col. (1973), basado en la estructura trofodinámica de los macroinvertebrados, mientras que en esta tesis incorpora en su formulación el enfoque proceso-funcional. Para estudiar los cambios en la organización se requiere un modelo que represente la estructura del ecosistema lótico, incluyendo los componentes y flujos definidos en función del problema en estudio y del conocimiento actual. El modelo de la figura 2 representa la estructura

funcional de los ecosistemas lóticos, a través del cual fluye el carbono orgánico, tanto alóctono como autóctono. Esta característica ocurre en la zona central de Chile, ya que debido a las fuertes pendientes topográficas y condiciones climáticas, los ríos desarrollan balances de disección positivos, con escaso desarrollo lateral e importantes fluctuaciones hidrológicas a través del año (Caldichoury, 1995). Esta condición impediría el desarrollo

 ✓ ✓

permanente de vegetación ripariana en la ribera de los ríos, con lo cual la radiación solar puede incidir directamente sobre la superficie de los mismos. A diferencia de lo que ocurre en los ecosistemas utilizados por Cummins y col. (1973), en donde la vegetación ripariana produce un efecto de sombreado permanente sobre el río, limitando el desarrollo de vegetación acuática (Hill y col. 1995).

En base a estos antecedentes se puede pensar, que la disponibilidad de radiación fotosintéticamente activa y un flujo permanente de carbono inorgánico, desde la atmósfera hacia el agua, facilitarían el desarrollo de vegetación acuática y por ende, la fijación de carbono orgánico autóctono en los ecosistemas lóticos de Chile Central. En estos ecosistemas, el flujo de carbono orgánico estaría sustentado tanto por la degradación de materia orgánica alóctona como por la producción de materia orgánica autóctona. La producción primaria de carbono orgánico debería particularmente importante durante los períodos estivales.

El Modelo

La estructura del modelo (componentes y flujos) fue construida utilizando los siguientes criterios: i) el origen del carbono orgánico (alóctono o autóctono), ii) el estado químico en el cual el carbono orgánico se encuentra (particulado o disuelto) y iii) los flujos generados a partir del carbono orgánico alóctono y/o autóctono. En el modelo se proponen los principales flujos intrasistémicos del carbono orgánico en un sistema

constituído por 10 componentes, éstos participan activamente en los procesos de fijación y transformación del carbono orgánico en los ecosistemas lóticos (Figura 2). Para evaluar cambios en la organización del ecosistema y la magnitud de dicho cambio, se ha formulado el modelo en función del origen del carbono orgánico (alóctono y autóctono).

Los componentes del modelo están caracterizados por el tipo de carbono utilizado, definido en función de su origen (alóctono y autóctono). Aunque la nomenclatura de niveles tróficos tradicionales se mantiene (ej. herbívoros, descomponedores, consumidores), en este caso el criterio de clasificación corresponde a si están utilizando carbono orgánico de origen alóctono y/o autóctono y en que proporción, y no por los mecanismos morfo-conductuales de alimentación, utilizados por Cummins y col. (1973).

- Los componentes abióticos del modelo corresponden a los compartimientos donde el carbono orgánico tiene el mayor tiempo de residencia, tanto en estado particulado como disuelto.

Componentes en función del origen del carbono

Componente carbono orgánico

El carbono orgánico presente en los ecosistemas lóticos tiene básicamente dos orígenes:

- i) carbono orgánico alóctono y ii) el carbono orgánico autóctono.

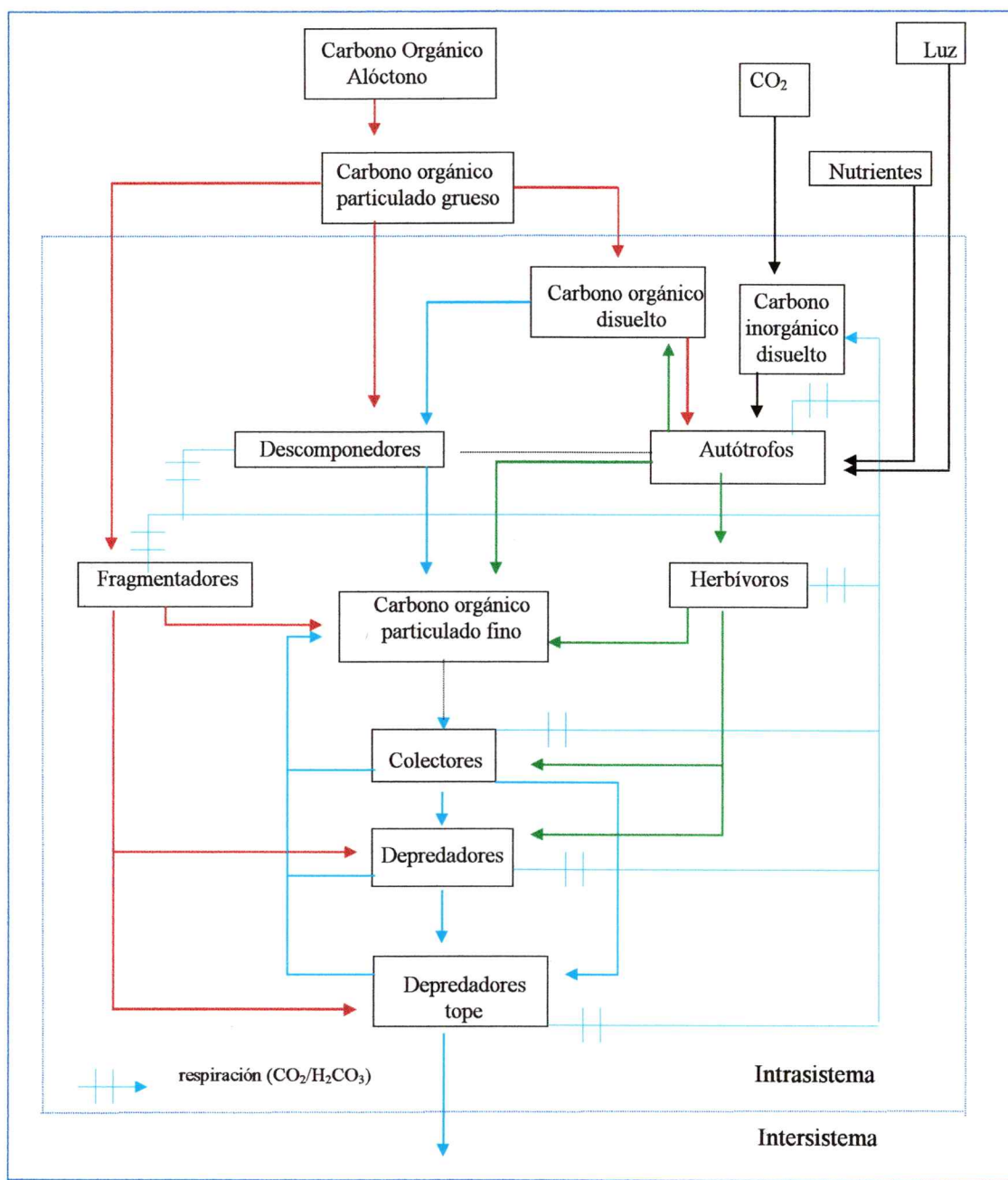


Figura 2. El modelo representa la estructura funcional de los ecosistemas lóticos. Los componentes bióticos están definidos por el tipo de carbono utilizado en función del origen (alóctono y autóctono) y los abióticos corresponden a los compartimentos donde se acumula el carbono alóctono y autóctono en sus diferentes estados químicos. (←) carbono orgánico alóctono. (←) carbono orgánico autóctono. (←) carbono orgánico alóctono y autóctono.

El carbono orgánico alóctono proviene de la materia orgánica producida y transformada en los ecosistemas terrestres, que ingresa a los ecosistemas lóticos arrastrada estacionalmente durante los períodos de mayor escorrentía superficial. En cambio, el carbono orgánico autóctono proviene de la fotosíntesis de los autótrofos acuáticos, principalmente microalgas (“perifiton”) y macrófitas (Minshall, 1978). El carbono inorgánico disuelto (CID, tamaño de partícula $< 0,45 \mu\text{m}$) constituye la principal fuente de carbono para los autótrofos, este proviene del permanente intercambio de CO_2 con la atmósfera y la respiración de los componentes bióticos del ecosistema. Sin embargo, el flujo de CO_2 proveniente de la respiración es despreciable en relación al flujo desde la atmósfera, debido a que este último proceso es favorecido por el flujo turbulento con que se transporta el agua gravitacionalmente (Wetzel y Likens, 1991).

El modelo tiene dos compartimientos de carbono orgánico representados por el carbono orgánico particulado fino (COPF, tamaño de partícula $250 \mu\text{m} > \text{COPF} > 0,45 \mu\text{m}$), y carbono orgánico disuelto (COD, tamaño de partícula $< 0,45 \mu\text{m}$). Ambos están constituidos por carbono orgánico de origen alóctono y autóctono. El COPF proviene de la fragmentación mecánica del COPG, realizada principalmente por los fragmentadores (Paul y col., 1983) y los flóculos formados por autótrofos y descomponedores (Short y col., 1980). Ambos procesos contribuyen a la formación de carbono orgánico particulado fino (COPF), el cual constituye la principal fuente de carbono orgánico para los colectores. Los productos de excreción que resultan de la actividad metabólica de los

componentes bióticos definidos en el modelo, también constituyen una importante fuente de COPF (ej. fecas, exudados).

El carbono orgánico disuelto (COD) proviene del lavado ("leaching") de los compuestos solubles presentes en el COPG (Suberkropp y col., 1976; Paul y col., 1983), los cuales son liberados por la acción de enzimas hidrolíticas extracelulares de los descomponedores (Chrost, 1991). El COD constituye una importante fuente de carbono orgánico para los descomponedores y autótrofos (Suberkropp y col., 1976). El carbono orgánico particulado grueso (COPG, tamaño de partícula $> 250 \mu\text{m}$), es considerado en el modelo como una variable externa del ecosistema.

Componente descomponedores

Los descomponedores utilizan como principal fuente de carbono la materia orgánica alóctona, la que degradan químicamente a través de la acción de enzimas hidrolíticas, constituyéndose en la principal vía de incorporación de carbono orgánico a la trama trófica de los metazoos (Fisher y Carpenter, 1976; Hedin, 1989). El proceso de descomposición en los sistemas lóticos, es regulado por numerosos factores: a) la disponibilidad de carbono orgánico disuelto (COD) en la columna de agua de los ríos (Kaplan y Bott, 1983; Bott y col., 1984); b) el contenido de materia orgánica particulada (Findlay y col., 1986; Cole y col., 1988); c) el tamaño de partícula en los sedimentos (Dale, 1974; Bott y Kaplan, 1985) y d) la temperatura (Naiman, 1983; Bott y col.,

1984). Los descomponedores están constituidos principalmente por hipomicetes (Brook, 1984) y bacterias (Mason, 1976).

Componente autótrofos

Los autótrofos mediante la fotosíntesis fijan el carbono inorgánico disuelto presente en el agua, transformándolo en la principal fuente de carbono orgánico autóctono en los ecosistemas lóticos (Perrin y col., 1987; Mundie y col., 1991). Del mismo modo, la liberación de compuestos orgánicos solubles y fotosintetatos como resultado de la actividad fisiológica de los autótrofos, contribuye a la formación de carbono orgánico disuelto (Cole y col., 1982; Bell y Kuparinen, 1984). La regulación del proceso de producción primaria, en los ecosistemas lóticos es el resultado de la interacción entre procesos físicos, químicos y biológicos (Sabater y Sabater, 1992). La disponibilidad de nutrientes (Bothwell, 1985), las condiciones hidrodinámicas (Reiter y Carlson, 1986; Poff y Ward, 1989) y la herbivoría (Gregory, 1983), afectan en forma importante la producción primaria del perifiton, autótrofos conspicuos en los ecosistemas lóticos de Chile Central formados por algas filamentosas y diatomeas. Las macrófitas arraigadas en las zonas ribereñas son menos abundantes (Parra y Bicudo, 1995; Ramirez y col., 1982).

Componente fragmentadores

Los fragmentadores utilizan como fuente de carbono la materia orgánica alóctona que proviene de la vegetación terrestre y ripariana, (Wetzel y Likens, 1991). Esta es consumida a través de un proceso de fragmentación mecánica de las partículas con tamaño superior a 1.000 μm (Paul y col., 1983). La velocidad con la cual se realiza este proceso en los ecosistemas lóticos está estrechamente relacionada con la calidad química de la materia orgánica alóctona (Lawson y col., 1984). Diversos trabajos han determinado que aproximadamente el 30 % de COPF presente en los ecosistemas lóticos proviene de la degradación mecánica del COPG realizada por los fragmentadores (Cuffney y col., 1990), lo cual puede afectar directamente la biomasa de los colectores que utilizan este recurso (Short y col., 1980).

Componente colectores

Los colectores utilizan como principal fuente de carbono el detritus orgánico, éste resulta de la actividad química de los descomponedores, la degradación mecánica realizada por los fragmentadores, los autótrofos y los productos de excreción provenientes de la actividad metabólica de los componentes bióticos (Kaushik y Hynes, 1971; Cummins y col., 1973; Petersen y Cummins, 1974; Rounick y Winterbourn, 1983; Webster y Benfield, 1986). Por lo tanto, los colectores consumen carbono orgánico de

origen alóctono y/o autóctono. Operacionalmente los colectores capturan partículas con tamaños de hasta de 10 μm de diámetro.

Componente herbívoros

Los herbívoros utilizan exclusivamente como recurso a los autótrofos (McCullough y col., 1979), por lo tanto su única fuente directa de carbono orgánico es de origen autóctono. Considerando que los autótrofos tienen un bajo contenido de material refractario y elevadas productividades, es probable que una parte importante del carbono orgánico presente en los ecosistemas lóticos sea consecuencia de este proceso (McCullough y col., 1979).

Componente Depredadores

Los depredadores consumen colectores, fragmentadores y herbívoros, en función de sus respectivas biomásas (Allan, 1995), éstos, por lo tanto, utilizan carbono orgánico de origen alóctono y autóctono. Sin embargo, en este caso el carbono ha pasado previamente a través de otros componentes del ecosistema. La depredación es un proceso muy importante en la regulación de la estructura de los ecosistemas lóticos (Allan, 1995).

Componente Depredadores Tope

Los depredadores tope utilizan como recurso a los colectores, fragmentadores, herbívoros y además a los depredadores. En términos energéticos, los depredadores tope constituyen un sumidero del carbono orgánico que ha sido fijado y transformado a través de la estructura del ecosistema. Los depredadores tope están compuestos principalmente por peces, éstos son el taxón más conspicuo en los ecosistemas lóticos (Horwitz, 1978).

Objetivo General

El objetivo general de esta tesis es poner a prueba la hipótesis de que cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectan la organización de los ecosistemas lóticos. En términos operacionales, se pondrá a prueba esta hipótesis a través de la verificación empírica del modelo teórico en el ecosistema de río Clarillo ($33^{\circ} 41' S$ y $70^{\circ} 24' O$), en lo que a los componentes y procesos se refiere. Además, se discutirá la validez de los supuestos y predicciones del modelo y analizarán los resultados obtenidos en el contexto de los ríos ritrónicos de Chile Central.

Objetivos Específicos

a) El primer objetivo se refiere a determinar si la estructura del ecosistema de río Clarillo corresponde a aquella planteada en el modelo y analizar su variación temporal. Esto se traduce en determinar los componentes funcionales, el origen y las vías de transferencia del carbono orgánico en el ecosistema de río Clarillo. Los mecanismos propuestos en el modelo serán evaluados experimentalmente a partir de las siguientes actividades:

- Determinar si la materia orgánica alóctona controla o limita la productividad heterotrófica bacteriana.
- Determinar si los nutrientes son limitantes en la productividad primaria del perifiton.
- Evaluar la presión de pastoreo por microherbívoros sobre el perifiton.
- Determinar las diferentes fuentes de carbono orgánico utilizadas por los colectores, fragmentadores, depredadores y depredadores tope.
- Establecer el mecanismo de interacción entre los autótrofos y los descomponedores.

b) El segundo objetivo es determinar los flujos intrasistémicos de carbono orgánico y su variación temporal, para lo cual se determinarán las tasas de los procesos de fijación y transferencia de carbono orgánico en el ecosistema de río Clarillo.

Hipótesis de Trabajo

En esta tesis se postulan las siguientes hipótesis:

- 1) El flujo de carbono orgánico en ecosistemas lóticos de bosques templados del hemisferio norte está basado principalmente en la degradación heterotrófica de materia orgánica alóctona (Cummins y col., 1973, Connors y Naiman, 1984), mientras que en los ecosistemas lóticos de Chile Central la importancia relativa del carbono orgánico autóctono debiera ser mayor, ya que no están limitados por la radiación solar incidente.

- 2) Si los ecosistemas lóticos de Chile Central presentan un aporte relativo mayor de carbono orgánico autóctono, entonces el tamaño ("biomasa") y los flujos desde los componentes autótrofos y herbívoros en los momentos de máxima producción autotrófica debiera ser mayor que cuando el aporte de carbono alóctono es mayor (Figura 2.)

- 3) En ecosistemas lóticos no limitados por radiación solar la producción autotrófica debiera ser la principal fuente de carbono, aún cuando cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica autóctona y alóctona, debieran afectar la organización de los ecosistemas, cambiando el número, biomasa y/o los flujos entre sus componentes.

MATERIALES Y METODOS

1. Area de estudio: Río Clarillo se encuentra en la Reserva Nacional Río Clarillo, ubicada a 45 km de Santiago (Figura 3). El área de la reserva es de 13.085 ha y está comprendida entre los paralelos 33° 41' y 33° 51' S y los meridianos 70° 24' y 70° 29' O. Esta zona corresponde en su totalidad a la cuenca de avenamiento del río Clarillo. Su altitud varía desde los 850 msnm en el punto en el cual el río sale de la reserva, hasta los 3.057 msnm que corresponde a los tributarios de menor orden en los límites sur-oriente de la reserva. El sistema hidrográfico está conformado por dos cuencas mayores: Cajón de Los Cipreses y Cajón del Horno, cuya confluencia a los 1.100 m.s.n.m. origina el río Clarillo, con una extensión de 8,6 km de longitud hasta el límite nor-poniente de la reserva. Ambas cuencas están insertas dentro de la región ecológica del matorral y bosques esclerófilos y la región ecológica de la estepa altoandina (Gajardo, 1983).

La cuenca del río Clarillo posee un clima mediterráneo semiandino que se caracteriza por no tener influencias costeras, pero con tendencias continentales evidentes, la cual según la clasificación climática de Köeppen correspondería a un régimen de tipo templado frío con lluvias invernales (Fuenzalida, 1965). Las temperaturas promedios anuales fluctúan entre una mínima de 7,5 °C y una máxima de 21,5 °C, con una precipitación promedio de 648 mm (datos Estación Agrometereológica de la Reserva de Río Clarillo, período 1984-

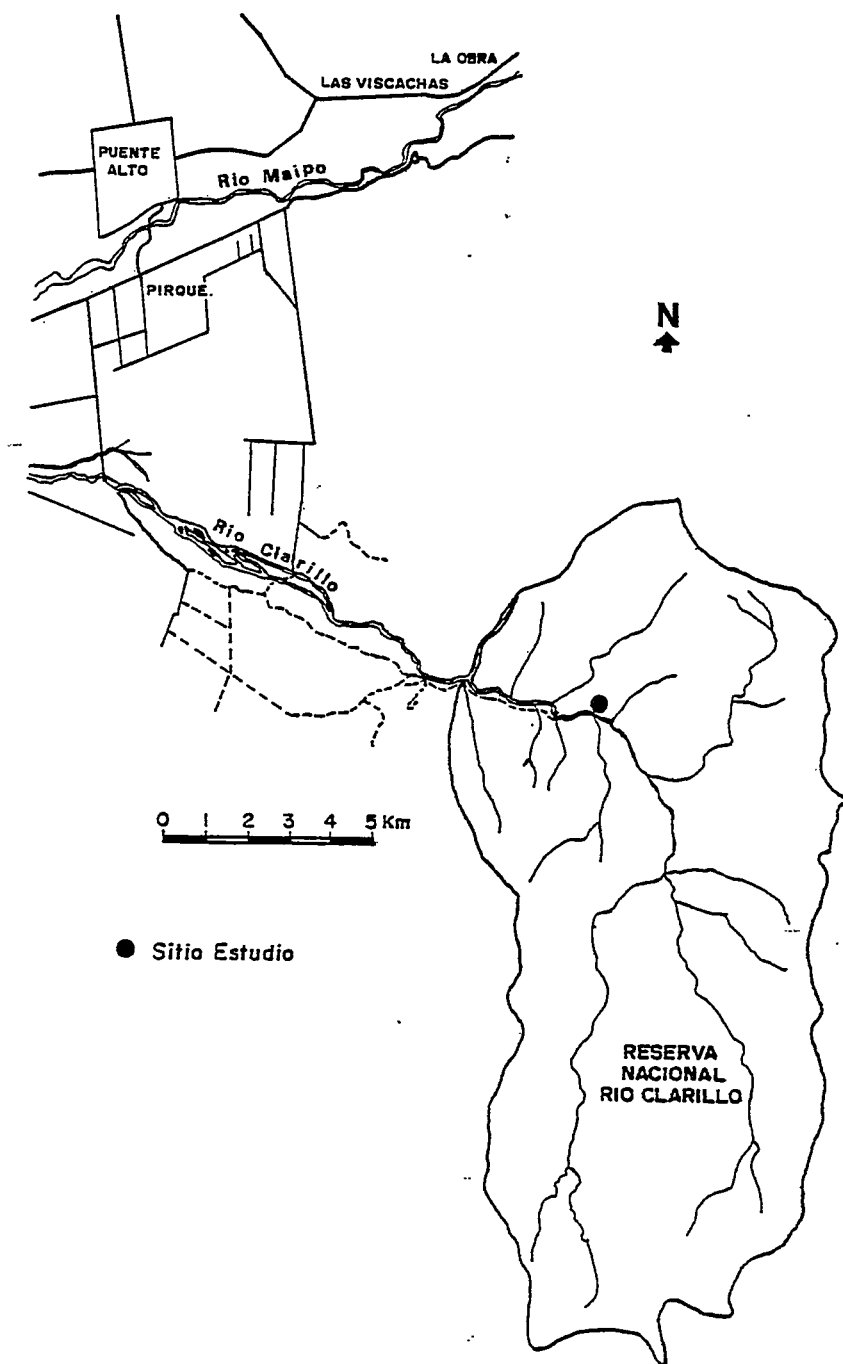


Figura 3.- Ubicación geográfica del sitio de estudio en la Reserva Nacional Río Clarillo

1991). El hidrograma del río Clarillo es mixto, combinando el régimen pluvioso en épocas invernales, con el nivoso, esencialmente por deshielos primaverales. El caudal de río Clarillo fluctúa estacionalmente desde un nivel de flujo base en verano de aproximadamente 200 l/seg hasta caudales de varios metros cúbicos en el período de aguas altas (Dirección General de Aguas, MOP) .

Geomorfológicamente, el río Clarillo corresponde a los ríos de tipo ritrónico de orden 2 (Caldichoury, 1995), en donde se alternan sistemáticamente tramos con rápidos y pozas, sobre un lecho activo de gravas y clastos de gran tamaño, lo que indica el gran potencial erosivo que posee este curso de agua. El cauce del río está ubicado en el fondo de un cajón cordillerano, lo que provoca un escaso desarrollo lateral con fuertes pendientes. Las riberas del río están cubiertas por matorrales y bosque esclerófilo, las cuales no limitan el acceso de la radiación solar incidente al río. Estas características son comparables con las descritas previamente para otros ríos ubicados en la cordillera de Los Andes en Chile Central (Caldichoury, 1995).

2. Caracterización del hábitat acuático: Se realizó una caracterización de las condiciones climáticas y variables físico-químicos del agua del río Clarillo. Con estas variables se calculó posteriormente la masa total de carbono presente diariamente en el componente CID y las condiciones (ej. Radiación fotosintéticamente activa, temperatura del agua) y recursos (ej. nutrientes) disponibles para los componentes bióticos de los ecosistemas lóticos. Para ello se obtuvieron registros continuos de temperatura del aire,

radiación total y radiación fotosintéticamente activa, con un datalogger LICOR LI-2000 equipado con sensores específicos para cada una de las variables debidamente calibrados. Simultáneamente, se obtuvieron registros continuos de pH, temperatura, conductividad, y concentración de oxígeno disuelto en el agua, mediante una sonda telemétrica YSI-Grant modelo Water Quality Logger 3800. Bimensualmente se realizaron mediciones de variables químicas, para lo cual se determinó la concentración de amonio, nitrato, nitrito, ortofosfato y alcalinidad total, con los métodos descritos en APHA-AWWA-WWF (1995), con una frecuencia de 4 horas durante 24 hrs.

3. Estructura del ecosistema de río Clarillo.

Para evaluar cambios en la organización del ecosistema debido a variaciones temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona, es necesario refutar en primer lugar la estructura del modelo propuesto, en cuanto a la existencia de los componentes y relaciones funcionales. Para esto se han diseñado experimentos y mediciones de campo que permiten determinar simultáneamente ambos aspectos.

3.1 Diseño de muestreo para estimación de biomasa de los componentes

Considerando que no existían antecedentes previos que permitieran analizar la variabilidad asociada a la biomasa presente en cada componente, se definió un número de ocho réplicas en un solo sitio de muestreo, con un poder fijo del 80 % para detectar

diferencias del 40 %, basados en antecedentes existentes en la literatura (Elliot, 1977; Merrit y Cummins, 1996). Los muestreos se realizaron entre Junio de 1995 y Diciembre de 1996, tomándose cada vez muestras de cada componente del ecosistema lótico. Los primeros muestreos permitieron validar el número mínimo de muestras tomadas para cada componente. La metodología se basó en cálculo del número de muestras ("n") para detectar diferencias reales entre medias (Sokal y Rohlf, 1981). En este caso, se consideró la biomasa promedio por componente, usando las siguientes condiciones: $\alpha = 0,05$, y un poder de 80 % . El cálculo se realizó mediante la siguiente fórmula:

$$n \geq 2 (\alpha / \delta)^2 \{ t_{\alpha[v]} + t_{2(1-\beta)[v]} \}^2$$

donde :

n = número de réplicas

σ = desviación estándar

δ = la mayor diferencia que se desea detectar

V = grados de libertad de la desviación estándar con "a" grupos y "n" réplicas

α = nivel de significancia

β = probabilidad deseada que la diferencia encontrada sea significativa (Poder de la prueba)

$t_{\alpha[v]}$ = valor de t con v grados de libertad, correspondiente a α probabilidades.

$t_{2(1-\beta)[v]}$ = valores de t con v grados de libertad correspondiente a $2(1 - \beta)$ probabilidades.

Los resultados permitieron establecer que con un número de ocho réplicas se detectan diferencias mínimas de un 25 % entre 2 medias, a excepción de los depredadores en los

que se detectan diferencias $\geq 115\%$, por lo cual los resultados de este componente deben interpretarse con cautela.

Para determinar las variaciones temporales en los componentes y los efectos resultantes de los diferentes diseños experimentales, se utilizó la prueba ANDEVA de una vía y anidado, utilizando las pruebas *a posteriori* de Tukey y Dunnett para determinar diferencias entre los grupos. En forma previa se realizaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza (Elliott, 1977). Los datos con proporciones (P) fueron transformados previamente antes de realizar la prueba de ANDEVA (transformación: $\arcsen \text{raiz } P$). En la comparación de pendientes se utilizó ANCOVA para pendientes. Para comparar promedios entre pares de datos, se utilizó una prueba de t-Student (Elliott, 1977).

3.2 Componentes y mecanismos

La masa de los componentes y mecanismos de la estructura del ecosistema fueron determinados según los siguientes métodos:

a) Componentes de carbono orgánico (COPF, COD) e inorgánico (CID)

La determinación de la masa de COD y COPF se realizó por el método de oxidación con dicromato de potasio (Carmouze, 1994 ; Figura 4). Las muestras fueron obtenidas por

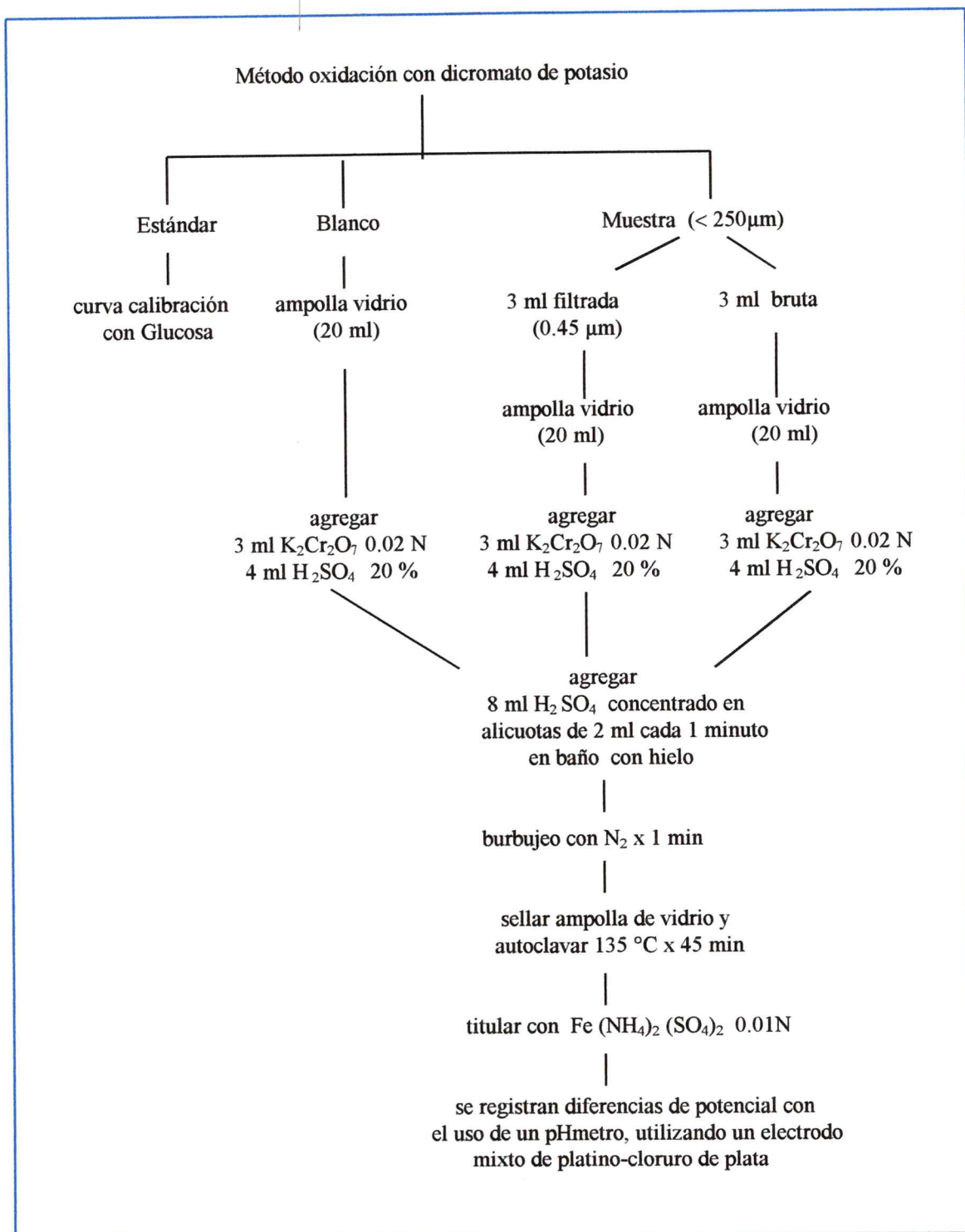


Figura 4. Análisis químico de carbono orgánico (Carmouze, 1994).

triplicado a intervalos de 6 horas durante 24 horas, con una frecuencia bimensual. Una vez recolectadas, las muestras fueron transportadas a la brevedad posible al laboratorio para su análisis. Durante el transporte y almacenaje las muestras fueron preservadas a 4 °C. La determinación de la masa de CID se realizó según Wetzel y Likens (1991).

b) Componente descomponedores

Se estimó en forma bimensual la biomasa y productividad de los descomponedores, cuantificando además el efecto de la proporción de carbono orgánico (alóctono y/o autóctono) en la productividad de los mismos. En cada muestreo se realizaron mediciones discretas a intervalos de 4 horas durante 24 horas. La biomasa presente en este componente se determinó a partir de recuentos celulares y la medición de biovolúmenes bacterianos (Riemann y Rusell, 1990), determinados por microscopia de epifluorescencia, de acuerdo al método propuesto por Hobbie y col. (1977). La productividad de los descomponedores fue estimada a partir de la determinación de la tasa de crecimiento bacteriano según el método de incorporación de Timidina H³ propuesto por Fuhrman y Azam (1980) (Figura 5). La producción se determinó con las ecuaciones que se detallan a continuación:

$$TTI = \frac{dpm_S - dpm_B}{S_V * S_A * t} \quad \text{ecuación 1}$$

donde:

TTI : incorporación de timidina tritiada expresada como nmol/l h.

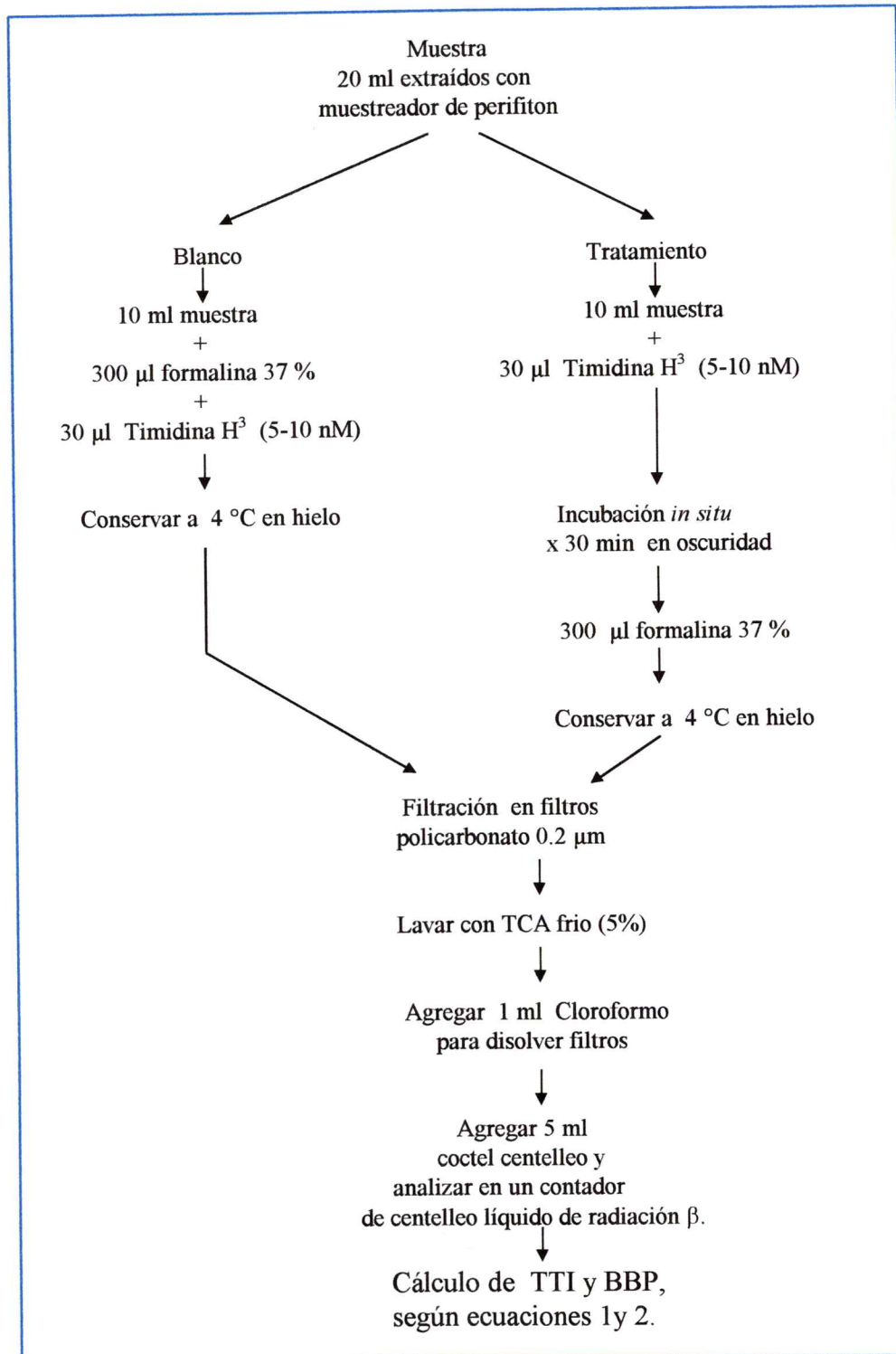


Figura 5. Método determinación productividad secundaria bacteriana.

dpm_S : radioactividad retenida en los filtros (promedio de las tres replicas).

dpm_B : radioactividad en el blanco.

S_V : volumen de la muestra en litros.

S_A : actividad especifica de la 3H -timidina en $dpm / nmol$.

t : tiempo de incubación en horas.

$$BBP : TTI * CF * MCV * CC$$

ecuación 2

BBP : producción neta de biomasa bacteriana expresada como μg carbón celular por litro y por hora
($\mu gC / lt h$)

TTI : incorporación de Timidina ($nmol / l * h$)

CF : Factor de conversión (1.1×10^9 células / $nmol$)

MCV : volumen promedio de las bacterias expresadas como μm^3 .

CC : carbón celular de las bacterias expresado como $\mu g C / \mu m^3$ de volumen celular bacteriano

Para determinar el efecto de la proporción de materia orgánica alóctona y/o autóctona en la producción de los descomponedores (Figura 6), se incubaron *in situ* cantidades conocidas de hojas de plantas vasculares terrestres, depositadas en cajas cerradas con mallas de $100 \mu m$ de abertura (Wetzel y Likens, 1991) y sustratos artificiales colonizados por autótrofos (Fairchild y Lowe, 1984). En cada uno de ellos se determinó la producción de los descomponedores según el método propuesto por Fuhrman y Azam (1980).

Para determinar el mecanismo de interacción funcional entre los descomponedores y autótrofos, se realizaron los protocolos experimentales que se detallan en las figuras 7 y

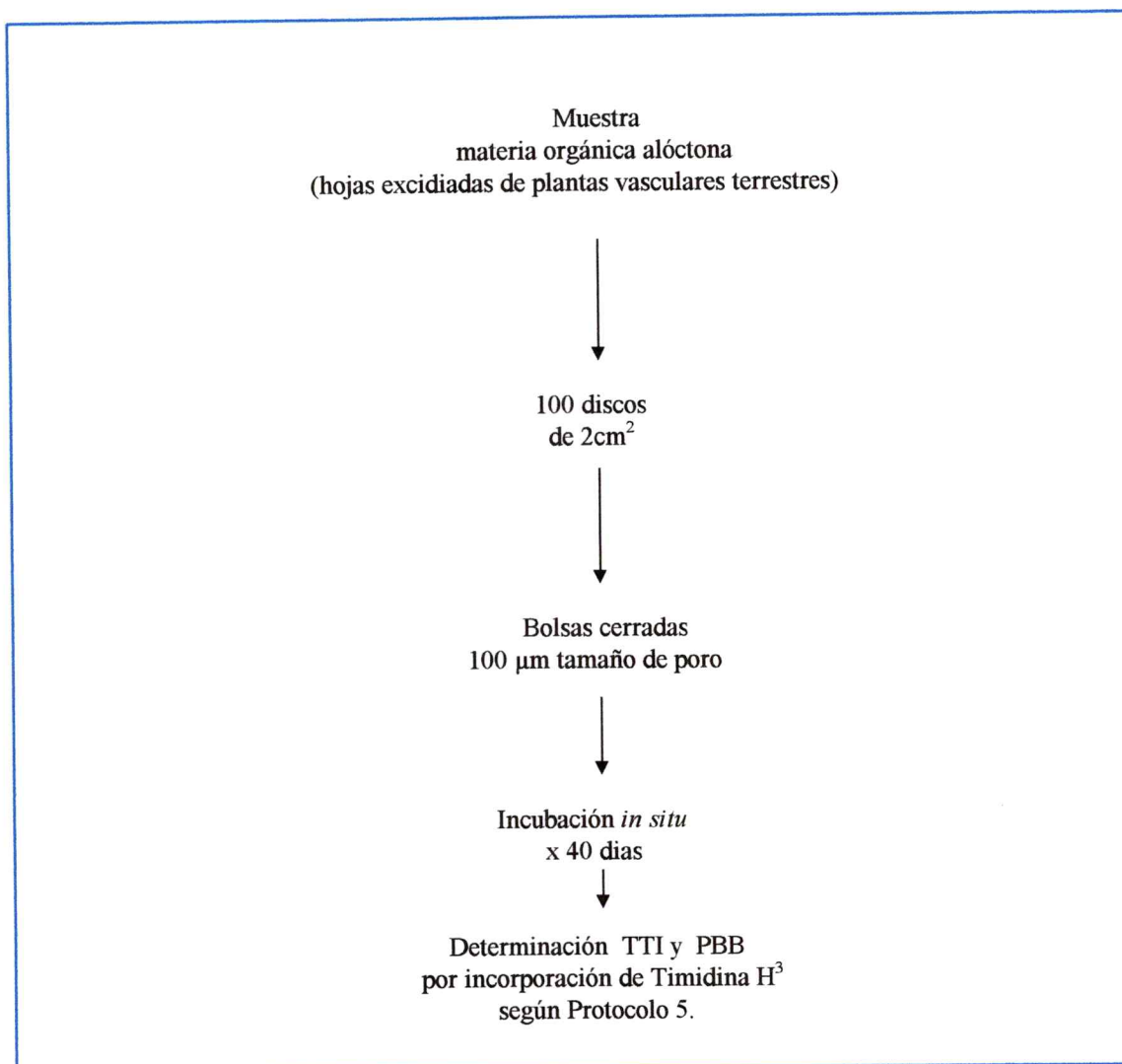


Figura 6. Protocolo para la determinación de PBB en materia orgánica alóctona.

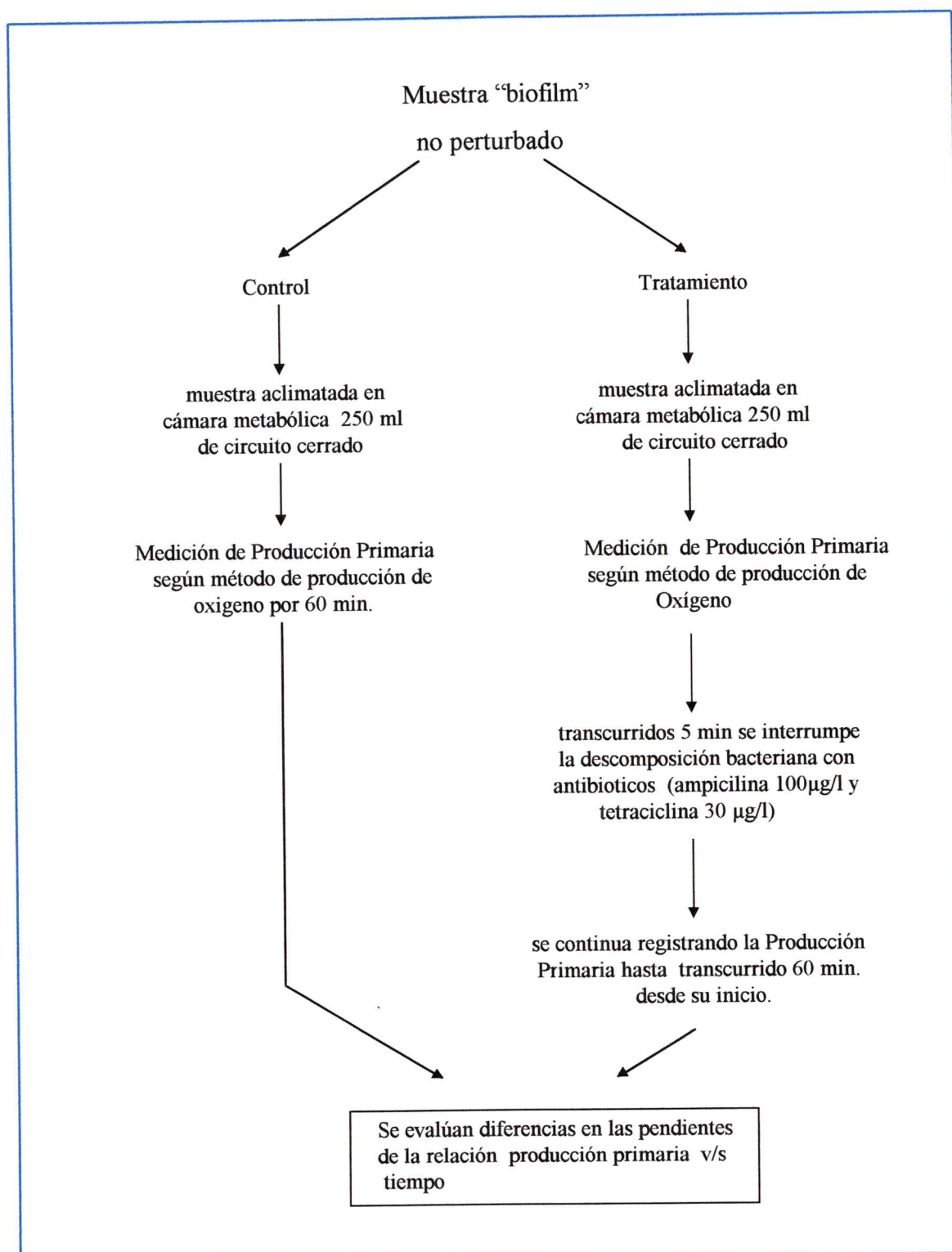


Figura 7. Protocolo para la determinación de la existencia de flujo de carbono orgánico desde *Descomponedores* \Rightarrow *Autótrofos*.

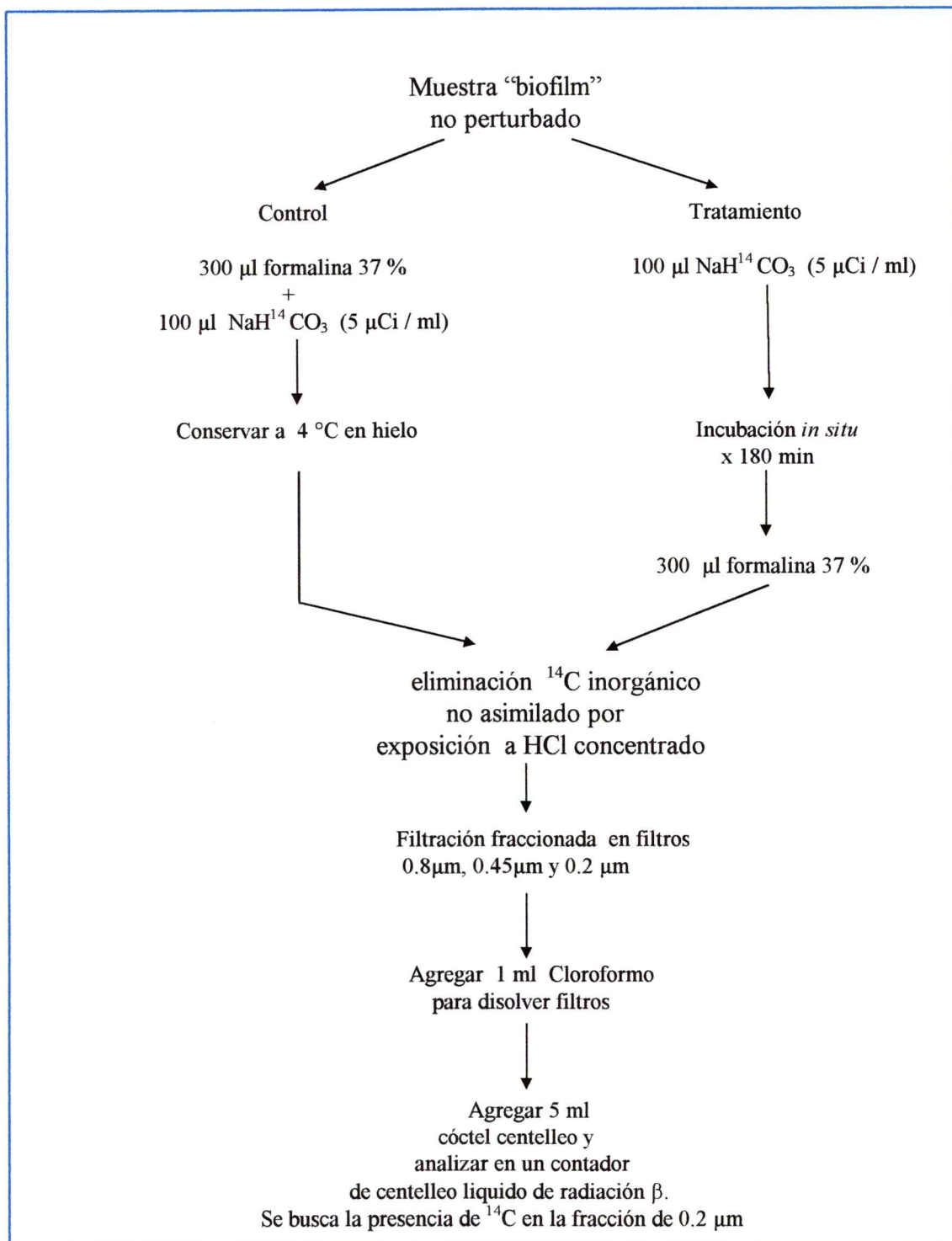


Figura 8. Protocolo para la determinación de la existencia de flujo de carbono orgánico desde *Autótrofos* \Rightarrow *Descomponedores*.

8, utilizando como sustrato la estructura denominada "biofilm", que corresponde físicamente al microhábitat donde coexisten ambos componentes. En general, el "biofilm" se encuentra sobre la superficie de las rocas o asociada a los sedimentos de los ríos.

c) Componente autótrofos

La biomasa presente en este componente fue estimada a través de la determinación de la concentración de clorofila-a. Para ello se obtuvieron bimensualmente ocho réplicas escogidas aleatoriamente durante un día de muestreo (ver punto 3.1), utilizando el muestreador propuesto por Davies y Gee (1993). Las muestras fueron maceradas en un homogenizador de vidrio y la extracción se realizó con 10 ml de acetona al 90 % y se dejó entre 24 a 48 horas a 4 °C (Vollenweider, 1969, modificado). Luego se centrifugaron los extractos acetónicos durante 20 minutos a una velocidad de 3.500 g. Se leyó la absorbancia de los extractos acetónicos en un espectrofotómetro Shimadzu UV-150-02, según las diferentes longitudes de onda indicadas por Lorenzen (1967).

La determinación de la tasa fotosintética de los autótrofos se realizó por el método de producción de oxígeno, utilizando una cámara metabólica (2 ml de capacidad) provista de un electrodo de oxígeno conectados a un oxigenómetro (Strathkelvin modelo 781), un registrador gráfico (Servergor modelo SE 120) y una bomba peristáltica recirculante. Las muestras fueron incubadas y medidas *in situ* (Wetzel y Likens, 1991).

Entre los mecanismos propuestos en el modelo se señala la interacción entre los nutrientes inorgánicos y los autótrofos (Figura 2). Esta interacción se evaluó mediante un experimento de fertilización (NO_3 y PO_4) *in situ* de sustratos artificiales colonizados por autótrofos, según el protocolo propuesto por Fairchild y Lowe (1984). Se determinó la producción de los autótrofos en los diferentes tratamientos midiendo la concentración de clorofila-a (ver Figura 9 y Tabla 1), con cuatro réplicas por tratamiento.

d) Componente: colectores, herbívoros, fragmentadores y depredadores

Se obtuvieron ocho réplicas de macroinvertebrados bentónicos en forma bimensual escogidas aleatoriamente durante un día de muestreo, utilizando una red Surber de 0,12 m² de superficie y 250 μm de abertura de malla (ver punto 3.1). Las muestras se fijaron con formalina 10 % para su posterior identificación de la pertenencia de los organismos a cada uno de los componentes y así estimar la biomasa de ellos. La identificación de los diferentes grupos funcionales se realizó mediante el uso de la literatura (Caldichoury, 1995; Merrit y Cummins, 1996), estos resultados fueron verificados a través del análisis de 10 contenidos estomacales en cada componente. Posteriormente se determinó el peso seco de cada componente con una balanza analítica con precisión de $\pm 0,0001$ gr.

La determinación de la tasa de herbivoría sobre los autótrofos se realizó según el protocolo experimental propuesto por Carrick y Fahnensteil (1991). Se manipuló experimentalmente la concentración de los individuos en una serie de acuarios (Figura

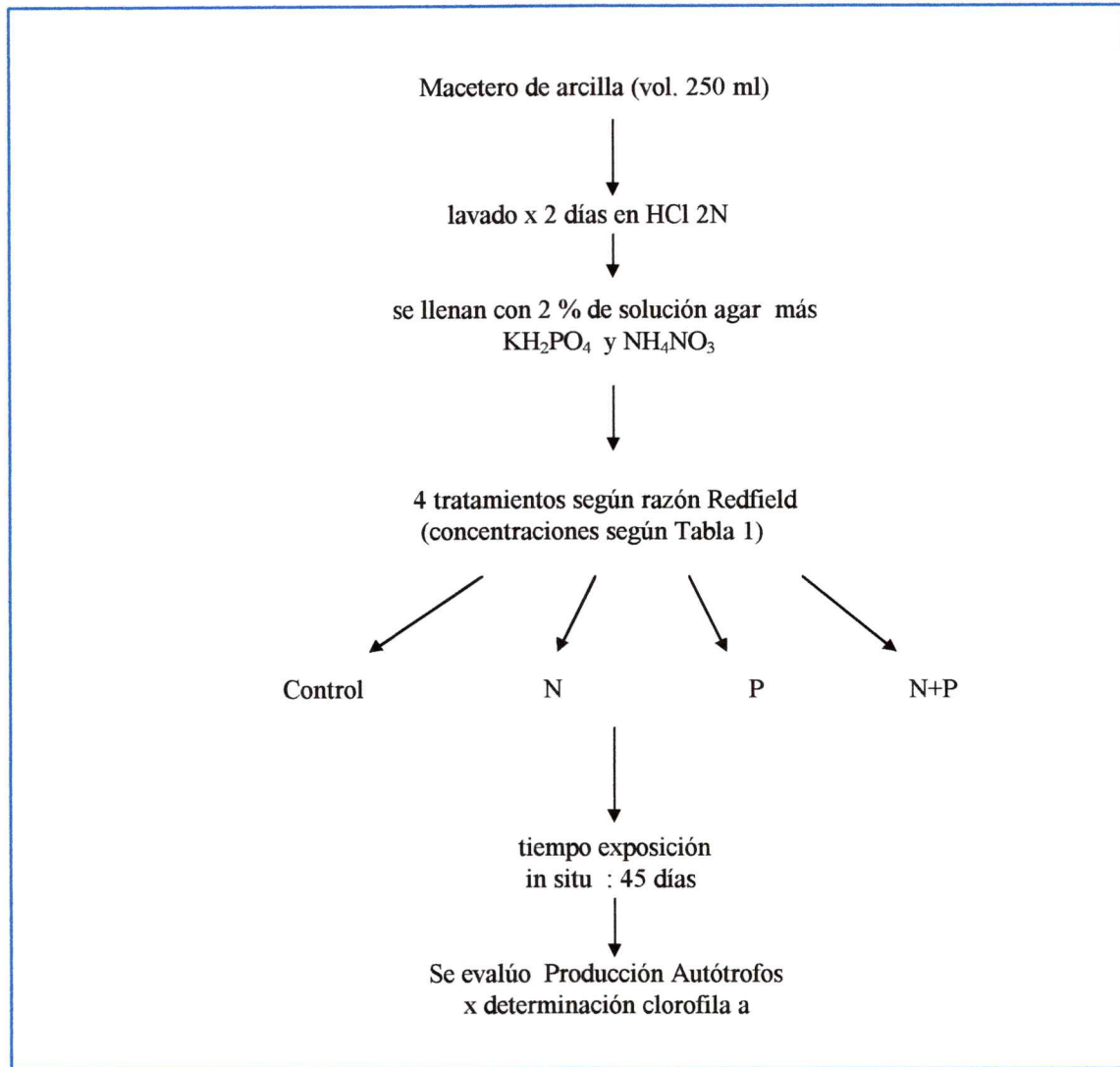


Figura 9. Experimento de fertilización del perifiton (Fairchild y Lowe, 1984)

	NO_3		
	0.0 M	0.05 M	0.5 M
PO_4	0.0 M	4	4
	0.05 M	4	4
	0.5 M	4	4

Tabla 1. Concentraciones de NO_3 y PO_4 (M) asignadas a cada tratamiento.

10), los que fueron colectados con una red Surber y almacenados vivos en contenedores (Wetzel y Likens, 1991). Se utilizaron solamente individuos de un tipo de herbívoro, el que fue seleccionado en función de las mayores biomásas determinadas en el ecosistema. La tasa de herbivoría se evaluó, determinando cambios en la biomasa de los autótrofos a través de la determinación de la concentración de clorofila-a (Wetzel y Likens, 1991)

e) Componente Depredadores Tope

La biomasa presente en este componente, constituido principalmente por fauna íctica, se estimó en forma bimensual utilizando el método de recuento total. Este método consistió en cercar con mallas (1cm distancia entre nudos) una área de 200 m² en el sitio de estudio. Posteriormente se procedió a extraer la totalidad de la fauna íctica mediante pesca eléctrica. A los peces capturados se les determinó la longitud total (L.T.) con un ictiómetro con precisión de 0,05 cm, el peso total (P.T.) con una balanza digital ANB modelo EK-1200 A con precisión de 0,1 gr. Después de extraer una muestra de 10 individuos para análisis de los contenidos estomacales, los peces restantes eran regresados al agua.

3.3 Producción

La producción de los herbívoros, colectores, fragmentadores, depredadores y depredadores tope fue estimada utilizando dos modelos: i) método de crecimiento

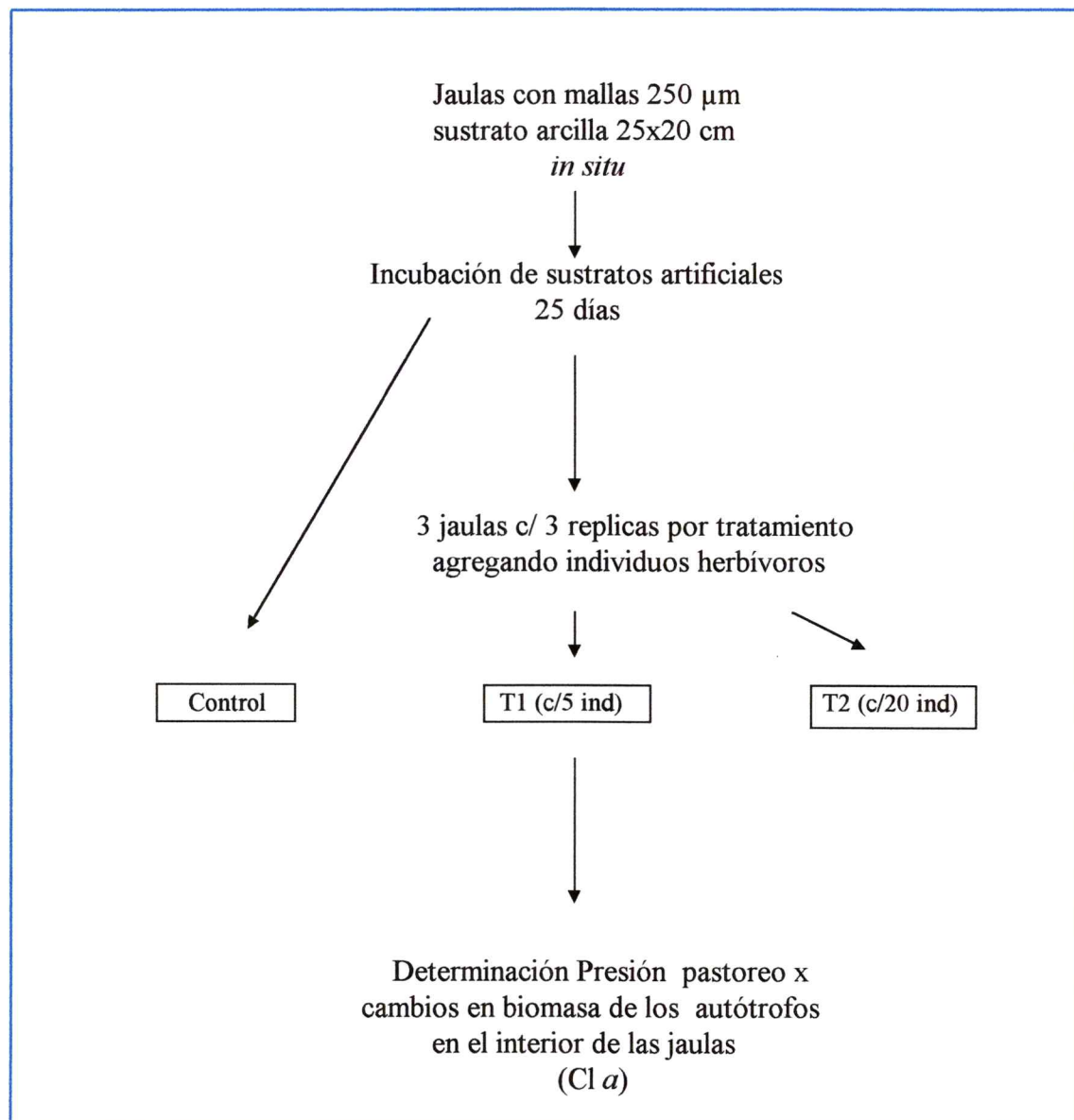


Figura 10. Experimento de determinación de la presión de pastoreo

instantáneo (Benke y col., 1984 ; ecuación 3) y ii) método de producción anual (Morin y Bourassa, 1992; ecuación 4).

$$P = G (B/T) \quad \text{(ecuación 3)}$$

donde:

P = producción (gr/día m²)

B = biomasa en peso seco

T = dos períodos de tiempo adyacentes en días

G = $\ln (W_{t+1}) - \ln (W_t)$

W = peso seco promedio de los individuos

$$\log P (\text{mg DW}/\text{m}^2 \text{ año}) = 0,22 + 1,01 \log B (\text{mg DW}/\text{m}^2) - 0,34 \log M (\text{mg DW}) + 0,037 T (^\circ\text{C})$$

(ecuación 4)

donde:

P = producción (mg/m² año)

B = biomasa en peso seco

M = peso seco promedio de los individuos

T = temperatura promedio anual del agua

3.4 Flujos

Los flujos entre los componentes fueron calculados utilizando los resultados obtenidos de los protocolos señalados en el punto 3.2, mediante la determinación de los balances de masas para cada componente. En los balances de masas se supone que la suma de los flujos que entran a un determinado componente es igual a los flujos de salida del mismo, utilizando para su cálculo la ecuación 5. Esta aproximación supone además que el ecosistema en estudio se encuentra en estado estacionario, ésto es, la biomasa de cada componente permanece constante durante el tiempo considerado en el análisis. El supuesto de la condición de estado estacionario del modelo impone limitaciones en la aplicabilidad del mismo. Sin embargo, en la medida que los períodos de análisis son de una escala temporal corta (ej. horas y días), cambios importantes en la biomasa de los componentes son menos frecuentes.

$$Q = P + R + U \quad \text{ecuación 5.}$$

donde :

Q = consumo

P = producción

R = respiración

U = alimento no-asimilado

En la ecuación (5) la producción (P) es calculada usando un sistema simultáneo de ecuaciones lineales para cada compartimiento "i" del ecosistema, en donde la producción de "i" - toda la predación en "i" - pérdidas por no predación "i" - exportación desde "i" es igual a 0, para cada uno de los compartimientos "i". Lo anterior, puede también expresarse de la siguiente manera:

$$P_i - M2_i - P_i (1 - EE_i) - EX_i = 0 \quad \text{ecuación 6.}$$

donde :

P_i = es la producción de (i), y corresponde a la elaboración de biomasa nueva por un grupo durante el período considerado.

$M2_i$ = es la mortalidad por predación de (i)

EE_i = rendimiento ecotrófico de (i), es la proporción de la producción que no es exportada o absorbida en la estructura del ecosistema y que se acumula en el detritus.

$(1-EE_i)$ = es "otras mortalidades"

EX_i = es la exportación de biomasa de (i)

La ecuación (6) puede ser reescrita como :

$$B_i * PB_i - \sum_{j=1}^n B_j * QB_j * DC_{ji} - PB_i * B_i * (1 - EE_i) - EX_i = 0 \quad \text{ecuación 7.}$$

o bien,

$$B_i * PB_i * EE_i - \sum_{j=1}^n B_j * QB_j * DC_{ji} - EX_i = 0 \quad \text{ecuación 8.}$$

donde :

PB_i = es la razón de la producción / biomasa

QB_i = es la razón de consumo / biomasa

DC_{ji} = es la fracción de la presa (i) en la composición alimentaria del predador j.

basados en la ecuación (8) y para un sistema con "n" compartimientos, "n" ecuaciones lineales pueden escribirse en términos explícitos :

$$B_1 PB_1 EE_1 - B_1 QB_1 DC_{11} - B_2 QB_2 DC_{21} - \dots - B_n QB_n DC_{n1} - EX_1 = 0 \quad \text{ecuación 8.1}$$

$$B_2 PB_2 EE_2 - B_1 QB_1 DC_{12} - B_2 QB_2 DC_{22} - \dots - B_n QB_n DC_{n2} - EX_2 = 0 \quad \text{ecuación 8.2}$$

..

$$B_n PB_n EE_n - B_1 QB_1 DC_{1n} - B_2 QB_2 DC_{2n} - \dots - B_n QB_n DC_{nn} - EX_n = 0 \quad \text{ecuación 8.n}$$

El sistema de simultáneo de ecuaciones lineales puede ser resuelto usando álgebra de matrices. Si el determinante de la matriz es cero, o la matriz no es cuadrada, es decir, no

tiene una matriz inversa, aún podría ser resuelto el sistema de ecuaciones utilizando una matriz inversa "generalizada" para la mayoría de los casos (Mackay, 1981).

El sistema de ecuaciones fue resuelto operacionalmente utilizando el programa computacional ECOPATH II™ (Cristensen y Pauly, 1992). Este programa integra los modelos propuestos por Polovina (1984) para estimar las tasas de consumo y biomásas de varios componentes de un ecosistema acuático y lo propuesto por Ulanowicz (1986, 1987) y Ulanowicz y Abarca-Arenas (1997) para el análisis de los flujos entre los componentes del ecosistema (ecuación 9 y 10). El programa permite calcular la magnitud del carbono orgánico alóctono y/o autóctono que es transferido a través de la estructura del ecosistema.

(Ecuación 9, Ulanowicz 1987)

$$A = k \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (T_{ji} / T) \log (T_{ji} T / T_j T_i)$$

(Ecuación 10, Ulanowicz y Abarca-Arenas 1997)

$$A = \sum_{ijk} T_{ijk} \log (T_{ijk} B_{rk} B_{dk} / T B_{ik} B_{jk})$$

donde:

A = Ascendencia

T = Flujo entre componentes

B = Biomasa de los componentes

RESULTADOS

1. Caracterización del ambiente físico-químico.

La precipitación varió significativamente entre los meses (Tabla 2), concentrándose los valores más altos desde de Mayo a Agosto, siendo Junio el mes con mayor pluviosidad ($80,45 \pm 2,19$ mm). Durante los meses restantes las precipitaciones no sobrepasaron los $3,7 \pm 0,31$ mm en promedio (Figura 11). Los caudales presentaron un patrón temporal bimodal (Figura 12, Tabla 2), con aumentos significativos del caudal durante las precipitaciones invernales (Julio y Agosto) y posteriormente por aportes nivales (Noviembre a Diciembre). Durante los meses de Enero a Mayo se observa una disminución progresiva de los caudales hasta alcanzar valores de flujo base ($Q < 1,8 \pm 0,145$ m³ / s), en donde los aportes hídricos al curso principal del río Clarillo provienen exclusivamente de la napa freática.

Aún cuando la radiación solar incide en forma permanente sobre la superficie del río, presenta variaciones significativas intra e interanuales (Figura 12, Tabla 2). Los períodos con mayor Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) ocurrieron entre los meses de Octubre de 1995 y Febrero de 1996, siendo éstos significativamente mayores a los

Tabla 2.- Variables fisico-químicos: valores promedio, mínimos y máximos; y resultados de Análisis de Varianza. Entre paréntesis se indican los meses con los valores extremos.

Parámetro	Promedio	Mínimo	Máximo	gl	F	P
Precipitación (mm)	28,45	1,29 (enero)	80,47 (junio)	11	5,31	< 0,001
Caudal (m ³ /s)	2,55	1,79 (mayo)	3,94 (diciembre)	11	18,25	< 0,001
Radiación RFA (μmol/s m ²)	649,22	129,91 (7/95)	1124,4 (2/96)	9	4,37	< 0,01
Radiación Total (W/m ²)	264,01	45,6 (7/95)	580,3 (2/96)	9	7,25	< 0,01
Temperatura aire (°C)	13,17	5,45 (6/95)	20,24 (12/95)	9	4,45	< 0,01
Temperatura agua (°C)	12,6	7,55 (6/95)	19,05 (12/95)	9	6,59	< 0,01
pH	7,8	7,59 (9/95)	8,02 (7/96)	9	3,85	< 0,01
Conductividad (mS/cm)	0,173	0,095 (10/95)	0,212 (2-3/96)	9	8,97	< 0,01
Oxígeno disuelto (mg/l)	10,41	9,34 (9/96)	11,96 (2/96)	9	2,38	< 0,01

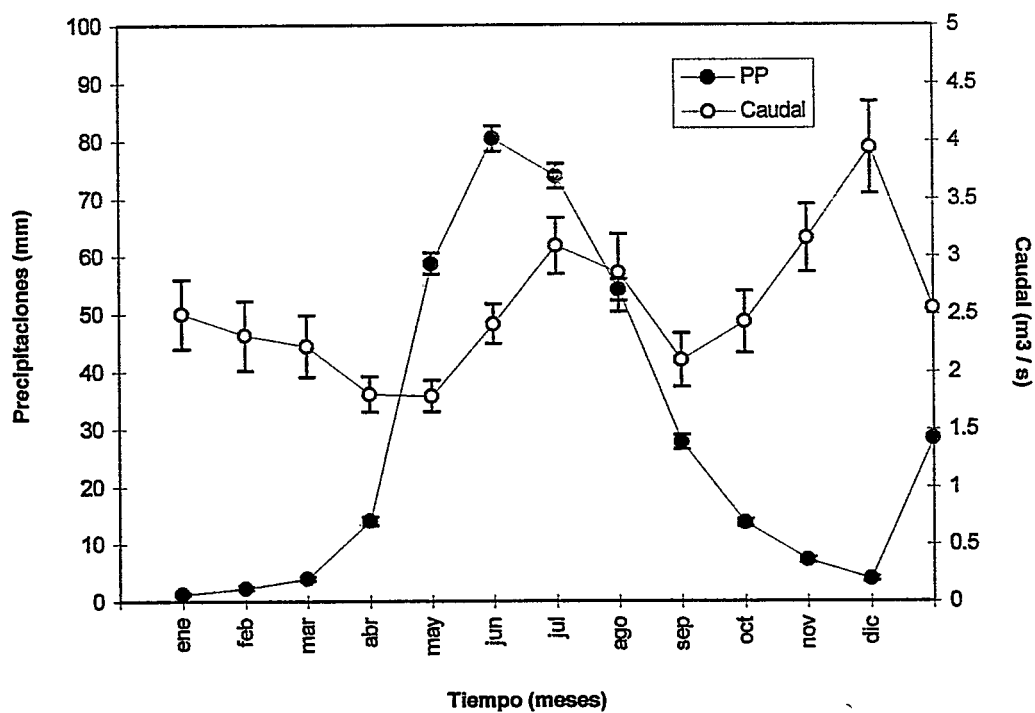


Figura 11.- Precipitaciones y caudal versus meses del año. Cada punto representa el promedio mensual de veinte años. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

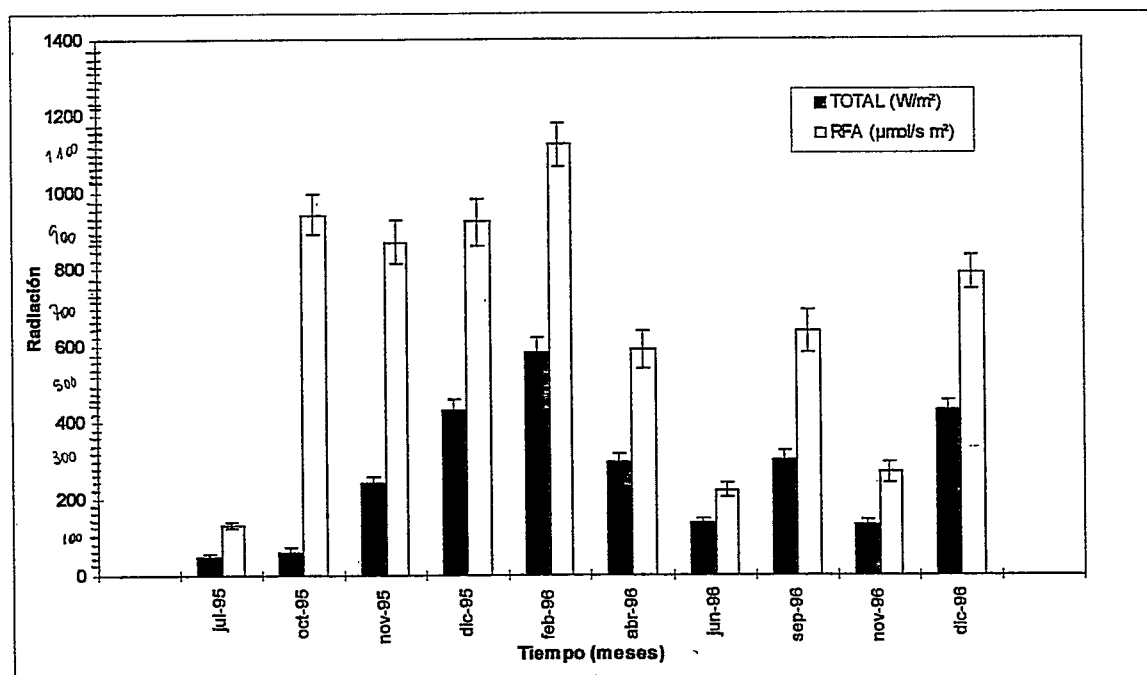


Figura 12.- Radiación Fotosintéticamente Activa y Radiación Total versus meses del año. Cada punto representa el promedio de dos días de medición continua. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

registrados en igual período en 1996. Los meses con menor radiación RFA fueron Junio de 1995 y Junio de 1996. La Radiación Total presenta un patrón temporal similar al observado con la radiación PAR, siendo los meses de Diciembre de 1995 y Febrero de 1996 los valores más altos.

La temperatura promedio del aire varió significativamente entre los meses (Figura 13, Tabla 2). Los meses con mayor temperatura ocurrieron durante el verano, en cambio, los valores más bajos se registraron en invierno, con oscilaciones térmicas diarias máximas de 20 °C. Las temperaturas registradas en el agua estuvieron estrechamente relacionadas a las determinadas simultáneamente en el aire ($r^2 = 0,87$; $P < 0,001$), con oscilaciones térmicas diarias, que no superaron los 10 °C. La temperatura del agua varió significativamente entre los meses (Figura 14, Tabla 2), con los valores mayores durante verano y los menores durante invierno.

Las características físico-químicas del agua variaron significativamente entre los meses (Figura 14). Los mayores valores de pH se registraron en los meses de Julio de 1995 y Julio de 1996, durante 1996 los valores fueron significativamente mayores a los registrados durante 1995 (Figura 14.a, Tabla 2). A partir de los resultados no fue posible detectar algún patrón estacional en la dinámica de esta variable. La conductividad presentó variaciones significativas entre los meses, pero no se registraron diferencias interanuales (Figura 14.b, Tabla 2). Los valores más altos de conductividad ocurrieron

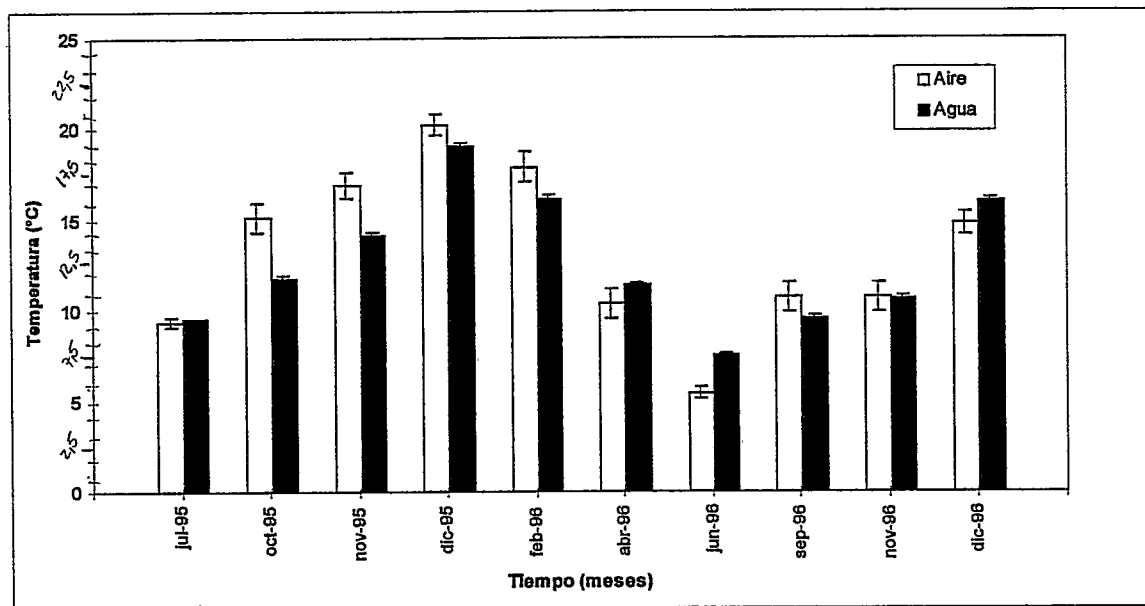


Figura 13.- Temperatura versus meses del año. Cada punto representa el promedio de dos días de medición. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

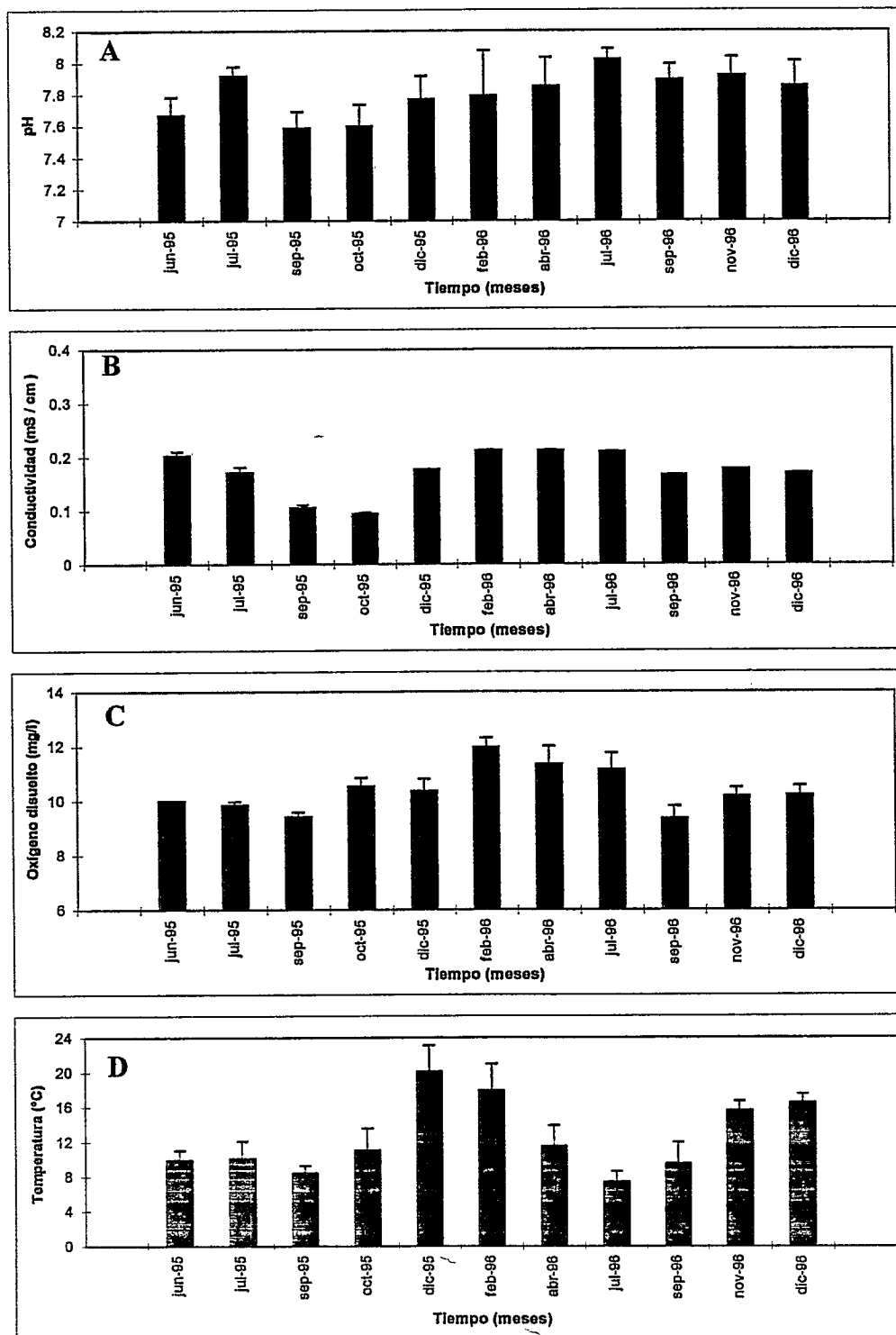


Figura 14.- Variaciones bimensuales en el pH (A), Conductividad (B), Oxígeno disuelto (C) y Temperatura (D). Cada punto representa el promedio de dos días de medición. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

en los meses de invierno, mientras que los valores más bajos se registraron en forma consistente durante los meses de primavera-verano. La concentración de oxígeno disuelto en el agua varió significativamente entre los meses, pero no se detectaron diferencias interanuales (Figura 14.c, Tabla 2). Los meses con los valores más altos de oxígeno disuelto en el agua fueron Febrero de 1996, Abril de 1996 y Julio de 1996, mientras que los valores más bajos se registraron en los meses de Septiembre de 1995 y Septiembre de 1996.

La concentración de nutrientes en el agua (PO_4^- , NO_3^- , NO_2 y NH_3) presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 15, Tabla 3). La concentración de fósforo soluble varió significativamente entre los meses (Figura 15.a, Tabla 3). Los valores más altos se determinaron en los meses de Julio y Diciembre de 1995, mientras que los valores más bajos se determinaron en los meses de Junio de 1995 y Diciembre de 1996. Las concentraciones de fósforo soluble determinadas durante 1996 fueron significativamente menores a las obtenidas durante 1995 (Tabla 3).

La concentración de nitrato en el agua presentó variaciones significativas entre los meses (Figura 15.b, Tabla 3), aún cuando no se detectaron variaciones interanuales. Los valores más altos de nitrato se determinaron en los meses de Junio de 1995 y Noviembre y Diciembre de 1996, mientras que los valores más bajos se determinaron entre los meses de Julio de 1995 a Abril de 1996. La concentración de nitrito en el agua presentó

Tabla 3.- Valores promedio, mínimos y máximos de la concentración de nutrientes en el agua. Entre paréntesis se indican la fecha con los valores extremos. Se indican los resultados de los Análisis de Varianza (F).

Parámetro	Promedio	Mínimo	Máximo	gl	F	P
Ortofosfato ($\mu\text{g/l}$)	9,19	4,42 (4/96)	23,79 (7/95)	8	142,87	< 0,001
Nitrato ($\mu\text{g/l}$)	56,97	5,0 (2/96)	153,06 (6/95)	8	129,41	< 0,001
Nitrito ($\mu\text{g/l}$)	0,585	0,238 (4/96)	1,804 (7/95)	8	29,7	< 0,001
Amonio ($\mu\text{g/l}$)	45,45	19,53 (2/96)	64,51 (6/95)	8	8,37	< 0,001
Dióxido de carbono (mg/l)	0,973	0,092 (7/96)	1,45 (4/96)	8	65,94	< 0,001
Bicarbonato (mg/l)	37,29	16,35 (7/95)	53,56 (4/96)	8	1633,6	< 0,001
Carbonato (mg/l)	0,089	0,0186 (7/96)	0,156 (4/96)	8	42,48	< 0,001
Carbono inorgánico disuelto (mg/l)	38,36	16,79 (7/95)	55,16 (4/96)	8	1687,3	< 0,001
Carbono orgánico total (mg/l)	1,89	1,803 (6/96)	3,816 (11/96)	8	239,7	< 0,001
Carbono orgánico disuelto (mg/l)	1,28	0,7 (4/96)	2,67 (11/96)	8	75,9	< 0,001
Carbono orgánico particulado (mg/l)	0,61	0,1 (6/96)	2,308 (10/96)	8	90,8	< 0,001

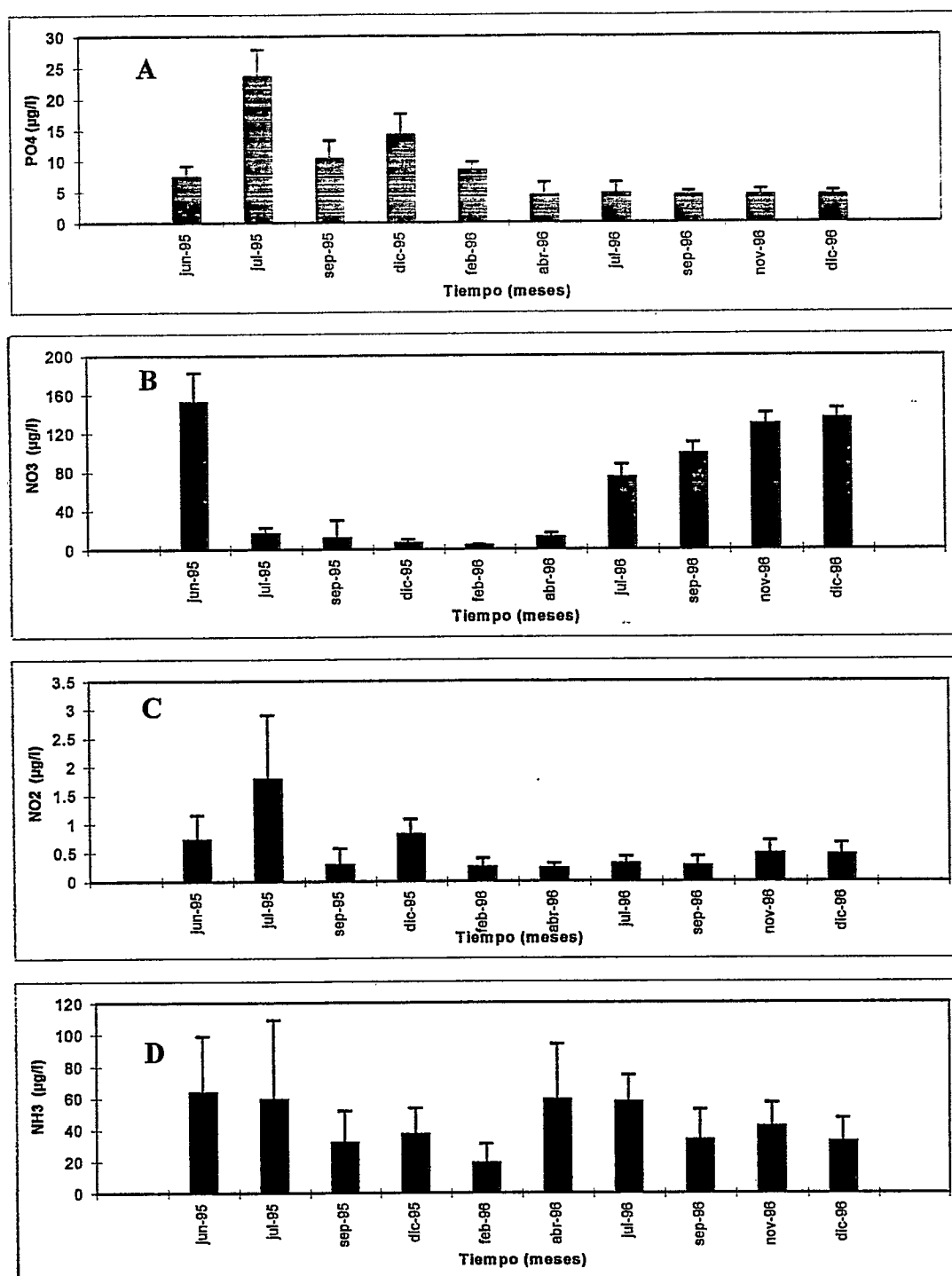


Figura 15.- Variaciones bimensuales en las concentraciones de ortofosfato (A), nitrato (B), nitrito (C) y amonio (D). Cada punto representa el promedio de dos días de medición. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

variaciones significativas intra e interanuales (Figura 15.c, Tabla 3). Los valores más altos se determinaron en el mes de Julio de 1995 y los más bajos en los meses de Septiembre de 1995, Febrero 1996, Abril 1996, Julio 1996 y Septiembre de 1996. Las concentraciones de nitrito determinadas durante 1996 fueron significativamente menores que las obtenidas durante 1995. La concentración de amonio disuelto en el agua presentó variaciones significativas entre los meses (Figura 15.d , Tabla 3), pero no se detectaron diferencias significativas entre los años. Los valores más altos de amonio se determinaron en los meses de Junio 1995, Julio de 1995, Abril de 1996, Julio de 1996 y Noviembre de 1996 y los valores más bajos en los meses de Septiembre de 1995, Diciembre de 1995, Febrero de 1996, Septiembre de 1996 y Diciembre de 1996.

La razón de Redfield (proporción entre N y P, en moles/l) presentó variaciones significativas entre los diferentes meses, identificándose dos períodos: i) entre los meses de Julio de 1995 a Abril de 1996, con valores de $N/P < 5,7$ y ii) entre los meses de Julio de 1996 a Noviembre de 1996, con valores superiores de $N/P > 24,0$.

El carbono inorgánico disuelto (CID), en sus diferentes formas químicas (CO_2 , HCO_3 y CO_3), presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 16, Tabla 3). La concentración de dióxido de carbono en el agua varió significativamente entre los meses (Figura 16a, Tabla 3), con los valores promedios de 1996 significativamente más altos que los de 1995. La concentración de bicarbonato presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 16b, Tabla 3). Las concentraciones fueron, en

promedio, más altas durante 1996 que en igual período del año anterior. Los valores más altos ocurren en el mes de Abril de 1996 y los más bajos en Julio de 1995. La concentración de carbonato en el agua presentó variaciones significativas entre los meses (Figura 16c, Tabla 3). Los valores determinados durante 1996 fueron, en promedio, significativamente mayores a los obtenidos en 1995. Las concentraciones más altas se obtuvieron en los meses de Febrero y Abril de 1996 y la más baja durante el mes de Julio de 1996.

El carbono orgánico total presentó variaciones significativas entre los meses (Figura 17a, Tabla 3). Los valores más altos ocurren durante los meses de Octubre y Noviembre de 1996, mientras que los más bajos se determinan en el mes de Junio de 1996. La concentración de carbono orgánico disuelto en el agua (COD) presentó variaciones significativas entre los meses (Figura 17b, Tabla 3). Estacionalmente, los valores más altos se ocurren en verano y los más bajos en invierno. La concentración de carbono orgánico particulado (COP) varió significativamente entre los meses (Figura 17c, Tabla 3). La concentración de COP encontrada en los meses de Octubre y Noviembre de 1996 fue significativamente mayor que la encontrada en el resto de los meses.

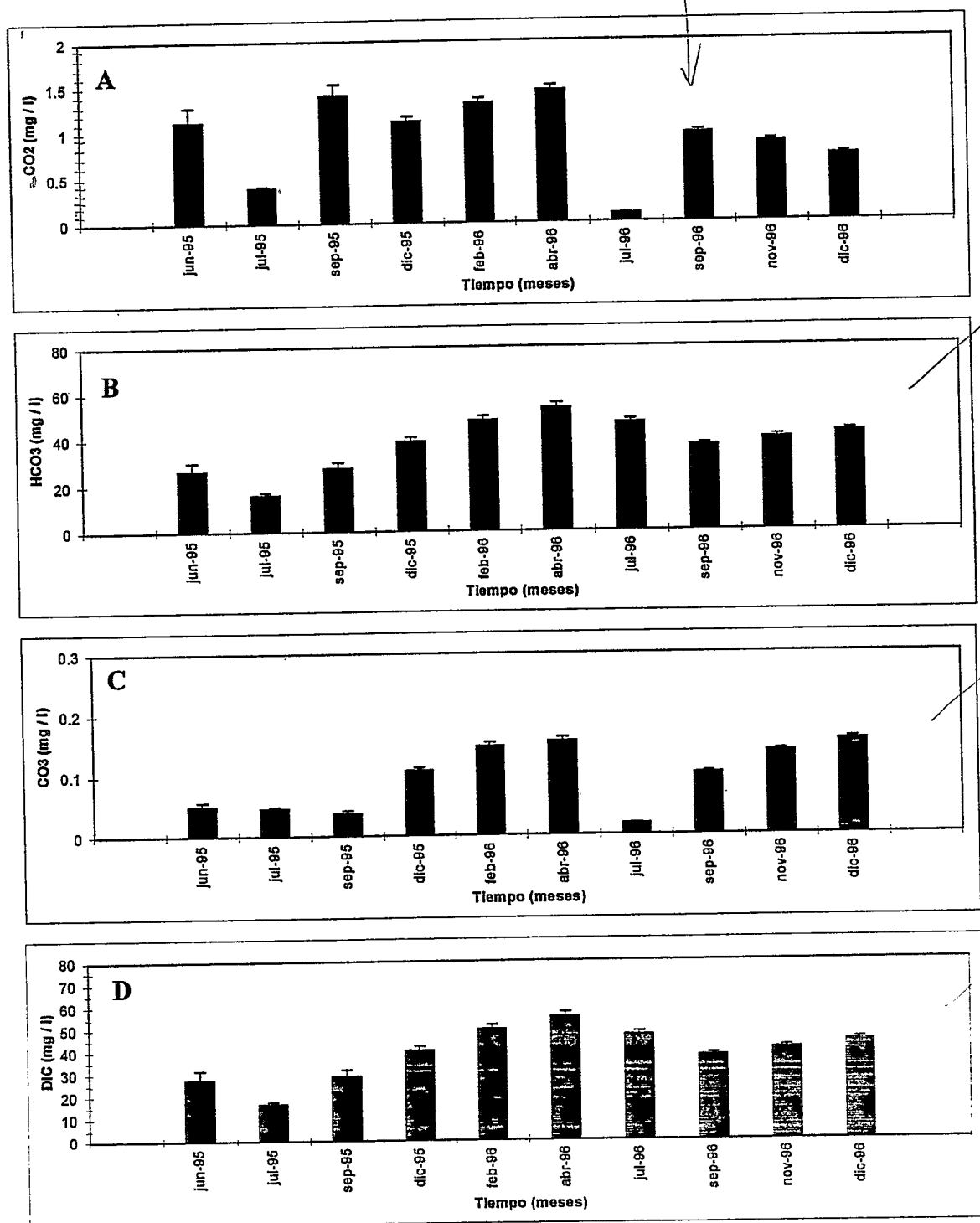


Figura 16.- Variaciones bimensuales en las concentraciones de Dióxido de Carbono (A), Bicarbonato (B), Carbonato (C) y Carbono Inorgánico Disuelto (D). Cada punto representa el promedio de dos días de medición. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

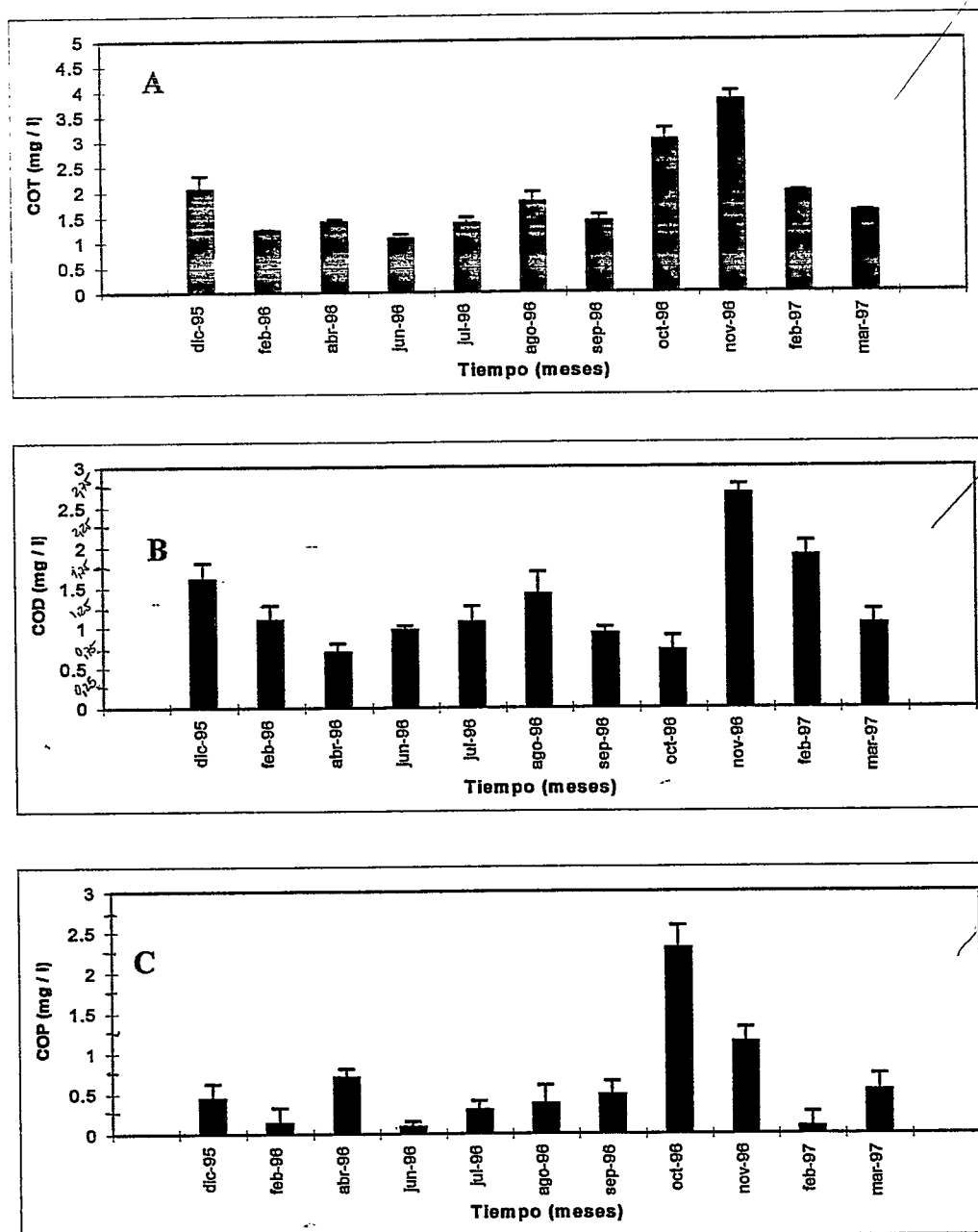


Figura 17.- Variaciones bimensuales en las concentraciones de Carbono Orgánico Total (A), Carbono Orgánico Disuelto (B), Carbono Orgánico Particulado (C). Cada punto representa el promedio de dos días de medición. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

2. Estructura del ecosistema

Para determinar los flujos intrasistémicos fue necesario validar previamente la existencia de los componentes, interacciones, y en consecuencia la estructura del ecosistema. Para esto, se comparó el modelo propuesto en la Figura 2 con los resultados obtenidos en el muestreo, utilizando como criterio la constancia temporal de cada componente en el ecosistema, en términos de sus respectivas biomásas, y la existencia de transferencia de carbono orgánico entre los componentes, demostrado experimentalmente.

2.1 Componentes del ecosistema

La biomasa de los autótrofos presentó variaciones intranuales significativas, pero no interanuales (Figura 18, ANDEVA ANIDADO meses: $F=7,98$, $gl= 8$, $P < 0,001$; años: $F=2,02$, $gl=1$, $P > 0,05$). En el mes de Diciembre de 1996 se determinó la mayor biomasa en este componente ($2,24 \pm 1,6$ gr c/m^2), siendo significativamente diferente de los meses restantes.

La biomasa de los descomponedores presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 19, ANDEVA ANIDADO meses: $F= 6,38$, $gl= 8$, $P < 0,001$; años: $F= 4,55$, $gl= 1$, $P < 0,05$). Los meses de Septiembre de 1995 y Diciembre de 1996

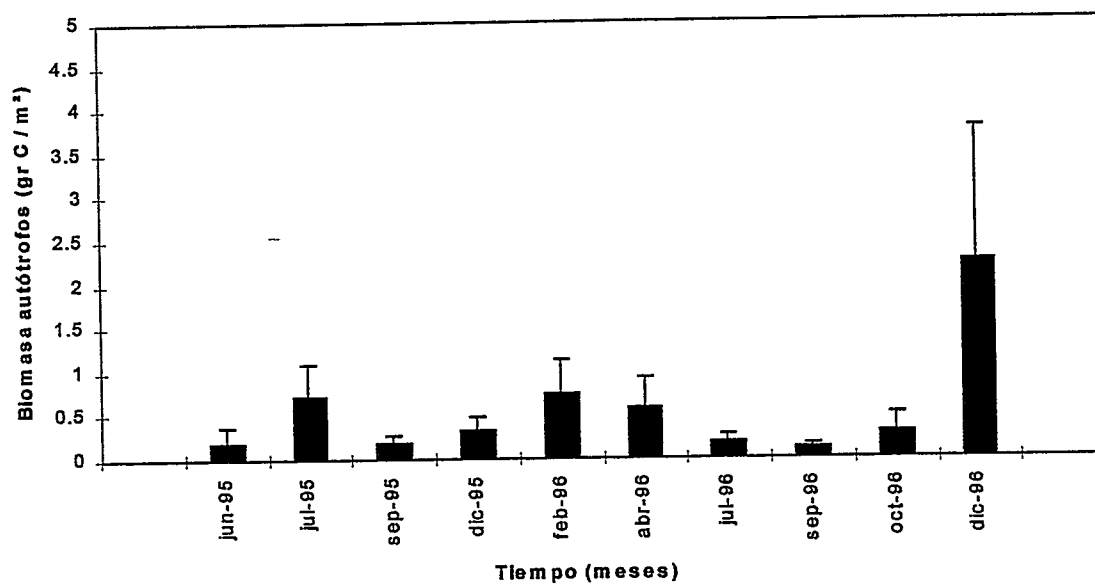


Figura 18.- Biomasa de Autótrofos versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

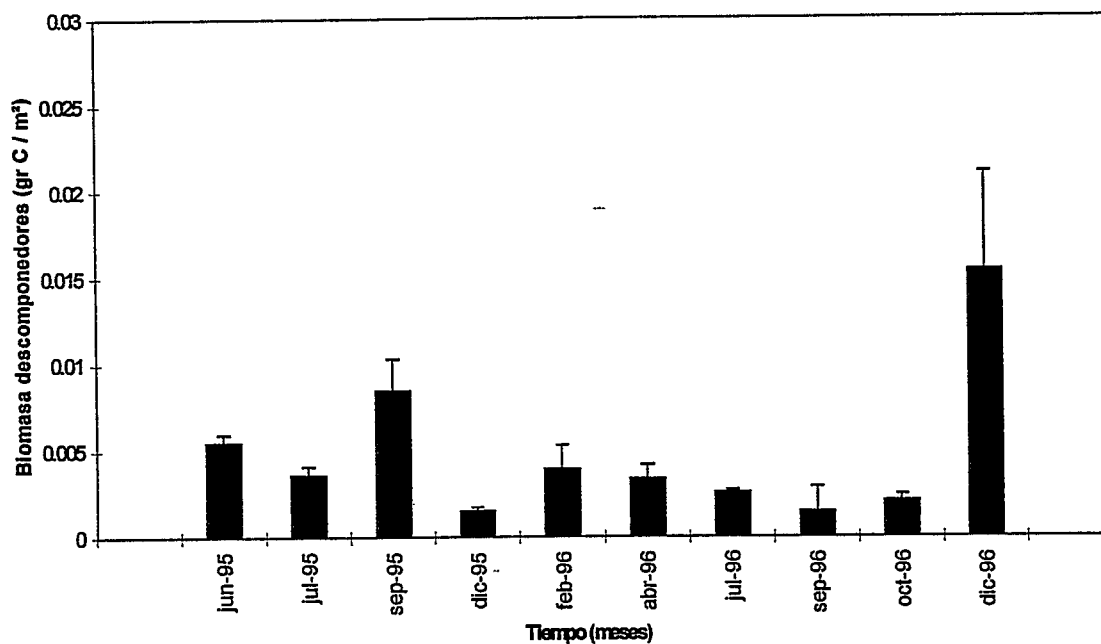


Figura 19.- Biomasa de Descomponedores versus meses del año. Cada punto representa el promedio de diez recuentos realizados durante un día. Los recuentos Bacterianos fueron transformados a biomasa, utilizando los siguientes coeficientes : i) Volumen celular $\approx 0.05 \mu\text{m}^3$ y ii) equivalencia $0.2 \cdot 10^{-6} \mu\text{g C}/\mu\text{m}^3$. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

presentaron los valores de biomasa más altos ($0,0085 \pm 0,0018$ gr c/m²; $0,0154 \pm 0,0057$ gr c/m², respectivamente).

La biomasa de los colectores presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 20, ANDEVA ANIDADO meses: $F= 24,89$, $gl= 6$, $P < 0,001$; años: $F= 4,28$, $gl= 1$, $P < 0,05$). Los valores más altos de biomasa se determinaron en los meses de Junio de 1995 ($5,174 \pm 2,58$ gr c/m²) y Febrero de 1996 ($3,145 \pm 1,78$ gr c/m²).

La biomasa de los fragmentadores presentó variaciones intraanuales significativas, pero no interanuales (Figura 21, ANDEVA ANIDADO meses: $F= 6,91$, $gl= 8$, $P < 0,001$; años: $F= 0,46$, $gl= 1$, $P > 0,05$). Los meses de Julio y Diciembre de 1995 y Octubre de 1996 presentaron los valores mayores de biomasa.

La biomasa de los herbívoros presentó variaciones intra e interanuales significativas (Figura 22, ANDEVA ANIDADO meses: $F= 8,13$, $gl= 8$, $P < 0,001$; años: $F= 5,88$, $gl= 1$, $P < 0,05$). Durante el año 1995, las mayores biomásas ocurrieron en los meses de Junio y Julio ($0,83 \pm 0,51$ gr c/m² y $0,63 \pm 0,41$ gr c/m², respectivamente), mientras que durante 1996 los meses de Abril y Diciembre fueron los que presentaron los mayores valores de biomasa ($0,82 \pm 0,56$ gr c/m² y $7,26 \pm 3,11$ gr c/m², respectivamente).

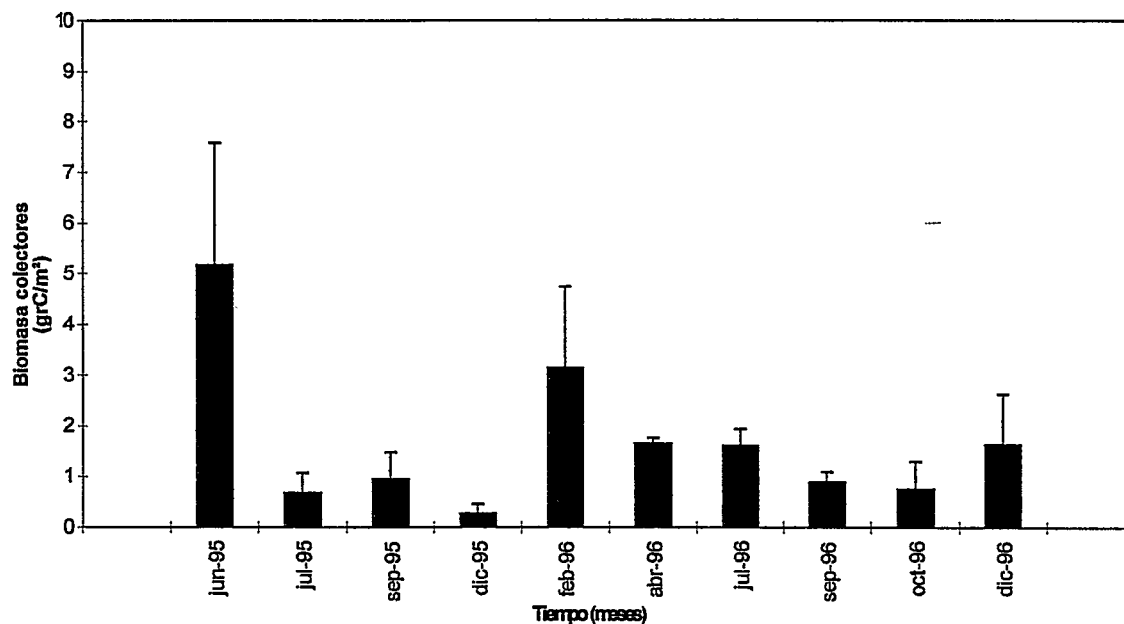


Figura 20.- Biomasa de Colectores versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Datos transformados $Y' = \text{Log}(Y+1)$.

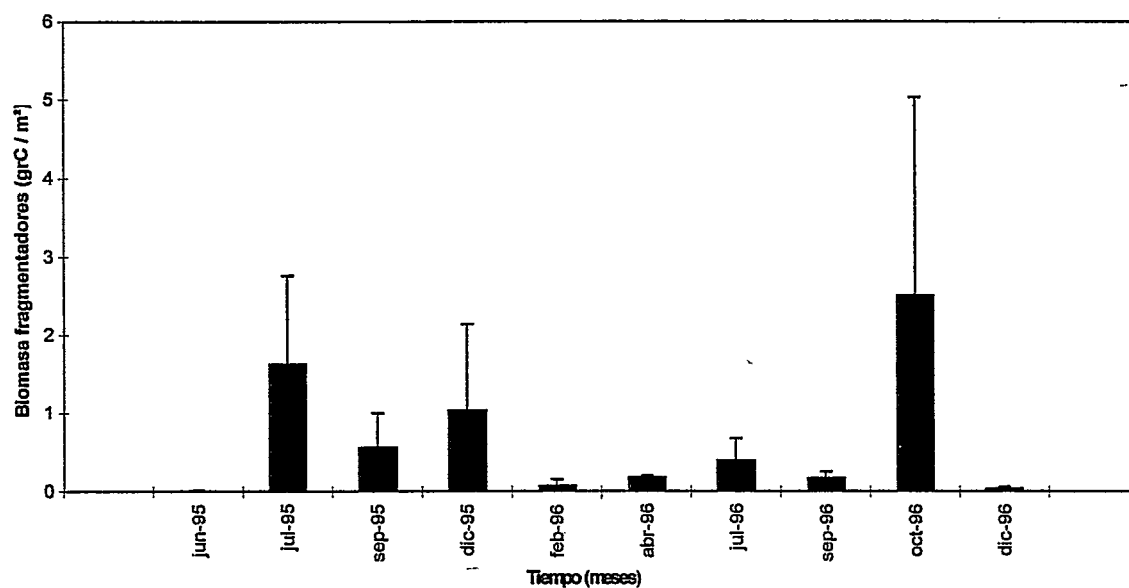


Figura 21.- Biomasa de Fragmentadores versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Datos transformados $Y' = \text{Log}(Y+1)$.

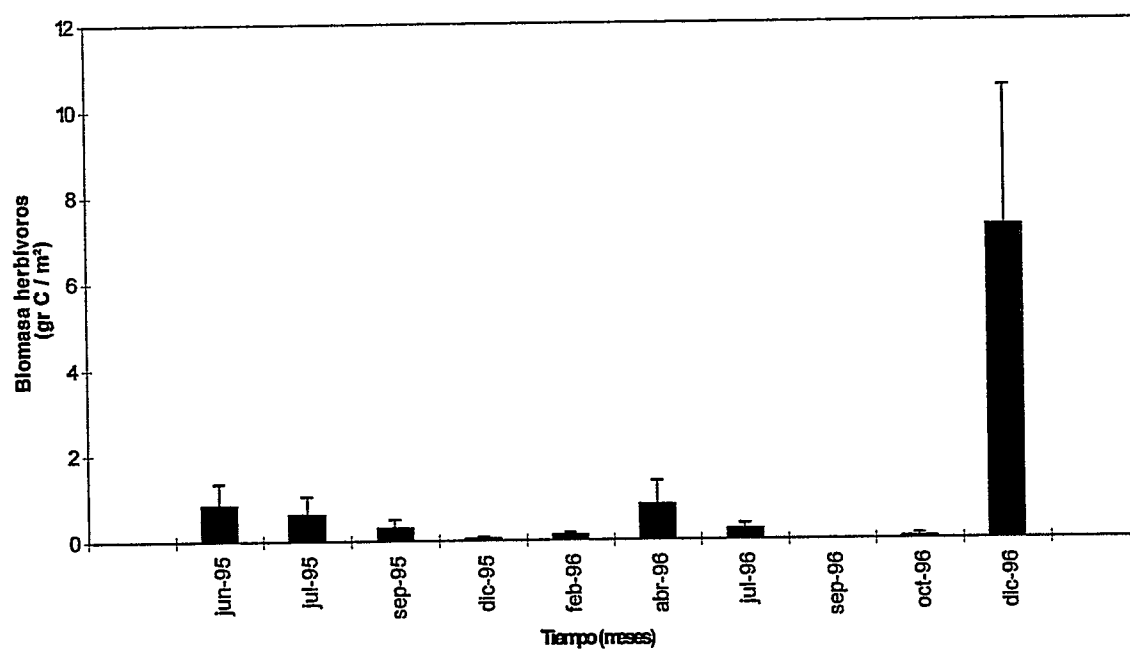


Figura 22.- Biomasa de Herbívoros versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Datos transformados $Y' = (Y)^{1-0.56}$, con $b=1.49$.

La biomasa de los depredadores presentó variaciones intranuales significativas, pero no interanuales (Figura 23, ANDEVA ANIDADO meses: $F= 3,96$, $gl= 8$, $P < 0,01$; años: $F= 0.85$, $gl= 1$, $P > 0.05$). Los mayores valores de biomasa se determinaron en los meses de Junio de 1995 y Abril de 1996 ($2,15 \pm 2,58$ gr c/m^2 y $2,55 \pm 0,63$ gr c/m^2 , respectivamente).

Los depredadores tope, como componente, estuvieron presentes durante todo el período de estudio y al igual que los demás componentes, presentaron variaciones temporales intranuales (Figura 24). Durante el año 1995 las mayores biomásas se determinaron en los meses de Julio y Diciembre, mientras que el mes de Abril tuvo los valores más altos para el año 1996.

Al considerar la biomasa total presente en el ecosistema lótico, se encontraron variaciones intraanuales significativas, pero no interanuales (Figura 25, ANDEVA $F= 3,93$, $gl= 7$, $P < 0,001$). Los mayores valores de biomasa ocurrieron en los meses de Junio de 1995 y los meses Abril y Diciembre de 1996.

2.2 Relaciones entre componentes

Se determinó experimentalmente la existencia de transferencia de carbono orgánico entre los componentes que eran permanentes en la estructura del ecosistema.

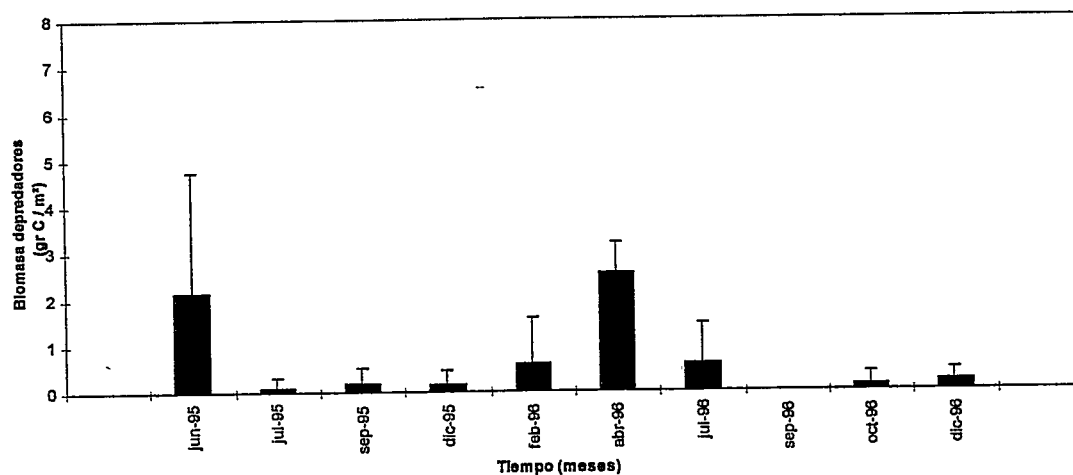


Figura 23.- Biomasa de Depredadores versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

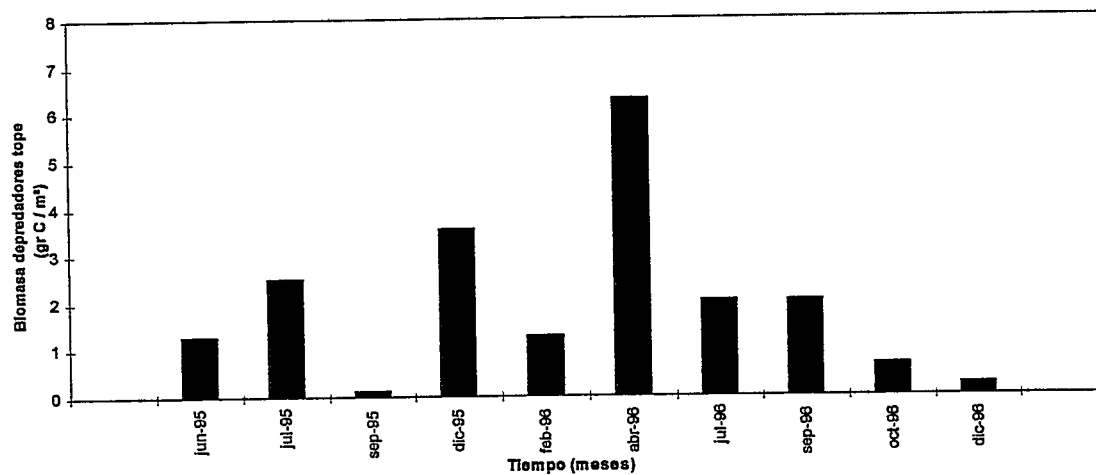


Figura 24.- Biomasa de Depredadores Tope versus meses del año. Cada punto representa un censo en un área cerrada de 200 m².

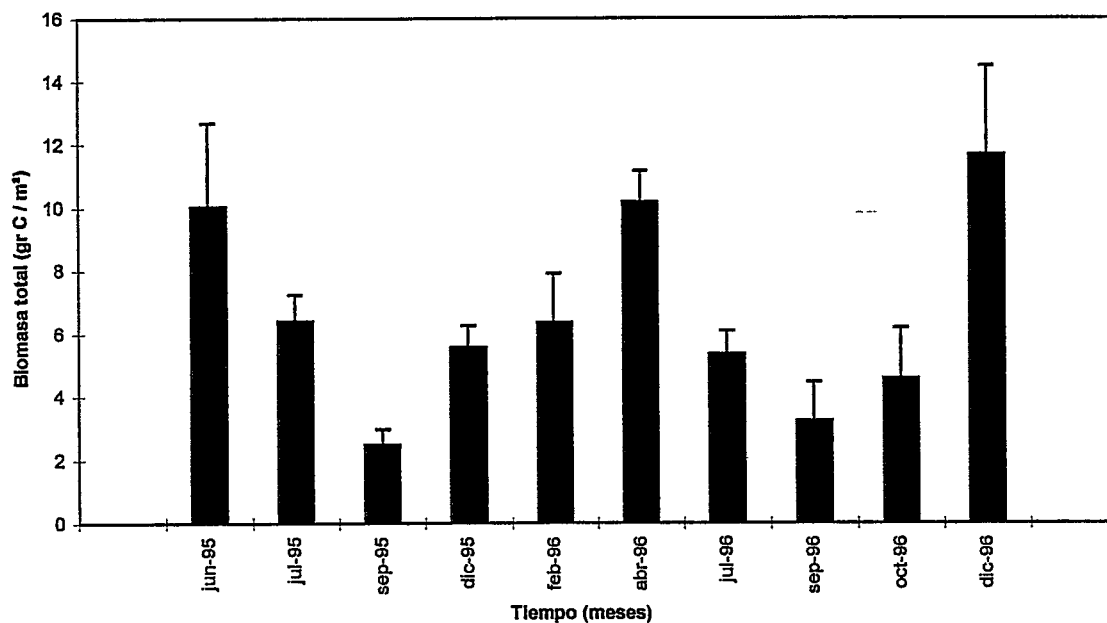


Figura 25.- Biomasa Total considerada como la sumatoria de la biomasa existente en cada componente versus meses del año. Cada punto representa el promedio de ocho muestras obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

Los resultados de los experimentos de fertilización *in situ* de los autótrofos se detallan en la Figura 26. El análisis de los resultados mostró un incremento significativo en la biomasa de los autótrofos después de 45 días de exposición, como consecuencia de la aplicación de nitrato a los bioensayos (NO_3 , ANDEVA $F=7,488$, $gl= 2$, $P < 0,005$), aún cuando no se detectaron diferencias significativas con la aplicación de ortofosfato soluble (PO_4 , ANDEVA $F= 0,464$, $gl= 2$, $P > 0,05$) y con la aplicación simultánea de ambos nutrientes en diferentes concentraciones ($\text{PO}_4 \times \text{NO}_3$, ANDEVA $F= 1,537$, $gl= 4$, $P > 0,05$).

Los resultados de los experimentos de herbivoría sobre los autótrofos se detallan en la Figura 27. La biomasa de autótrofos, medida como μg Clorofila-*a*/ cm^2 , fue significativamente menor en la condición de alta densidad de herbívoros (400 individuos/ m^2), que la situación control (ANDEVA $F= 6,7$, $gl= 2$, $P < 0,05$). En cambio, en la condición con baja densidad (100 individuos/ m^2), similar a la determinada en el sitio de estudio, no se encontraron diferencias significativas con el control.

Los descomponedores utilizan diferentes tipos de sustratos orgánicos como fuente energética (materia orgánica autóctona y alóctona). Sin embargo, existen diferencias significativas en la productividad alcanzada al degradarlos (Figura 28, ANDEVA $F= 9,38$, $gl= 1$, $P < 0,01$). La Producción de Biomasa Bacteriana (PBB) determinada en materia orgánica autóctona ("perifiton") fue significativamente mayor que la determinada

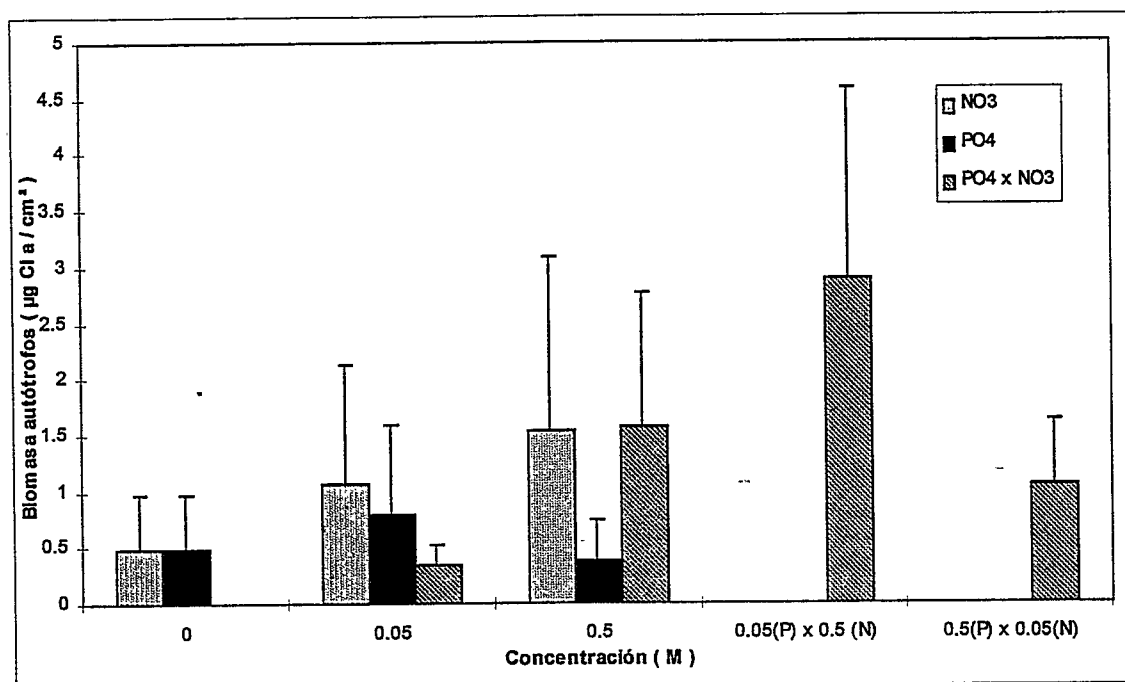


Figura 26.- Respuesta de los autótrofos a fertilización artificial *in situ*. Cada punto representa el promedio de cuatro réplicas obtenidas durante un día. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

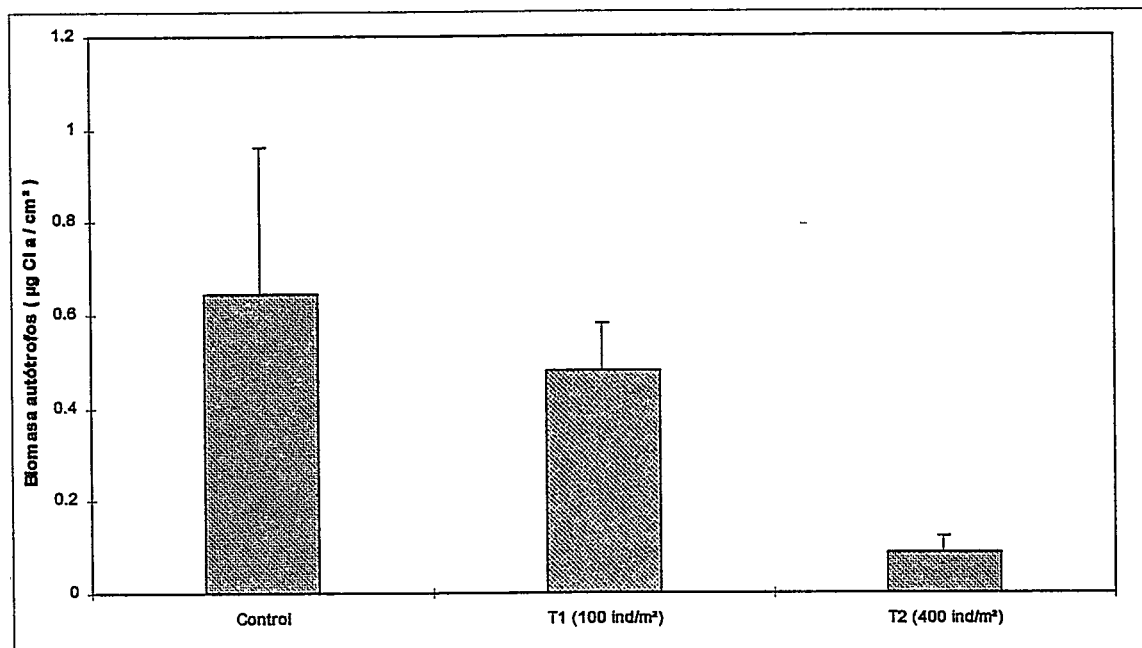


Figura 27.- Experimento de determinación de la Presión de Pastoreo. En el gráfico se muestra la Biomasa de los Autótrofos versus la Densidad de Herbívoros (N° ind./500cm²). Cada punto representa el promedio de tres réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

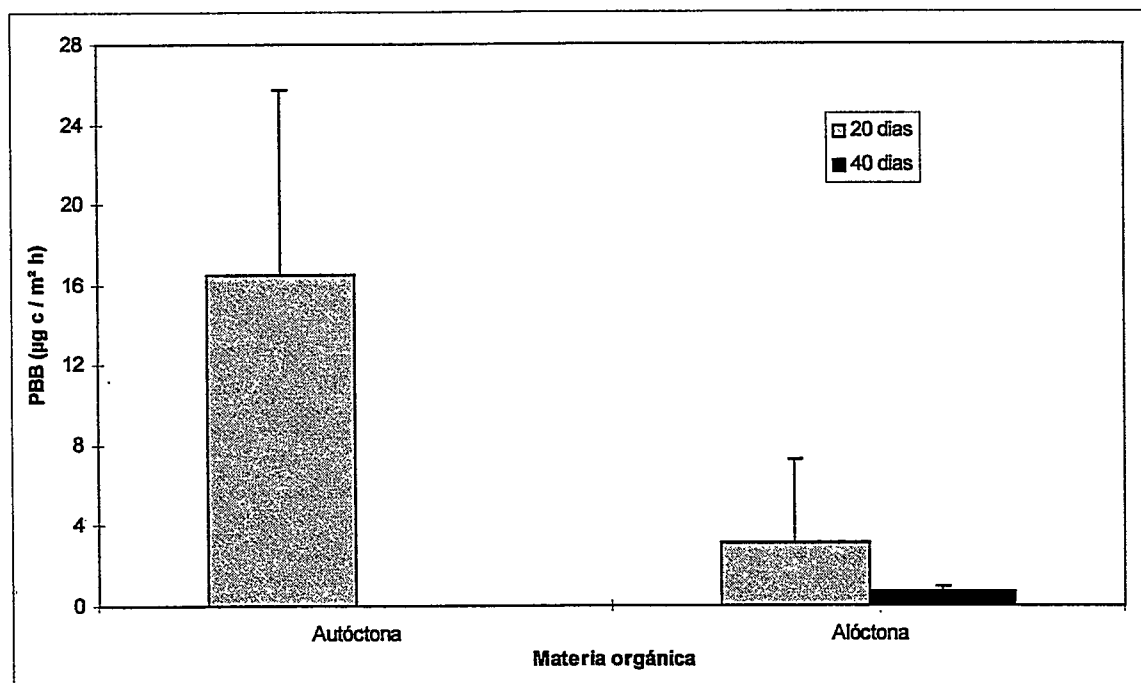


Figura 28.- Determinación de la Producción de Biomasa Bacteriana versus materia orgánica autóctona y alóctona (discos 2 cm²) con diferentes tiempos de incubación. Los puntos representan el promedio de 10 discos. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Factores de conversión utilizados: Tasa de incorporación de Timidina (0.033 nmol/lh), Conversión celular ($1.1 \cdot 10^9$ cél./nmol Timidina), Volumen celular ($0.05 \mu\text{m}^3$) y Carbono celular ($0.25 \cdot 10^{-6} \mu\text{g C}/\mu\text{m}^3$).

en materia orgánica alóctona, esta diferencia se incrementa a medida que aumenta el tiempo de exposición de la materia orgánica alóctona en el agua.

La actividad metabólica de los descomponedores genera productos orgánicos muy diversos, los que podrían ser utilizados por los autótrofos como fuente de nutrientes (Findlay y col., 1986). Los resultados obtenidos para verificar la existencia de esta vía de transferencia de energía se detallan en la Figura 29. Al comparar las pendientes obtenidas en la situación control y en el tratamiento con la aplicación de antibióticos, no se encontraron diferencias significativas en las tasas fotosintéticas de los autótrofos (ANCOVA $F= 2,31$, $gl= 7$, $P > 0,05$). Por ende, no se obtuvieron evidencias de la existencia de esta relación entre los Descomponedores \Rightarrow Autótrofos, propuesta inicialmente en el modelo de la Figura 2.

De la misma forma que los autótrofos podrían, potencialmente, utilizar los productos de excreción de los descomponedores, estos últimos podrían usar como fuente de carbono orgánico los exudados generados por las microalgas. Para verificar la existencia de esta vía de transferencia de energía y materiales desde los autótrofos hacia los descomponedores, se realizó un experimento que consistía en incorporar carbono inorgánico marcado radioactivamente (^{14}C) a los autótrofos y luego incubarlo con los descomponedores, de manera de detectar la presencia de este marcador en la fracción de tamaños correspondiente a los descomponedores, habiéndose eliminado previamente todo el carbono inorgánico marcado no absorbido. Los resultados señalan la presencia del

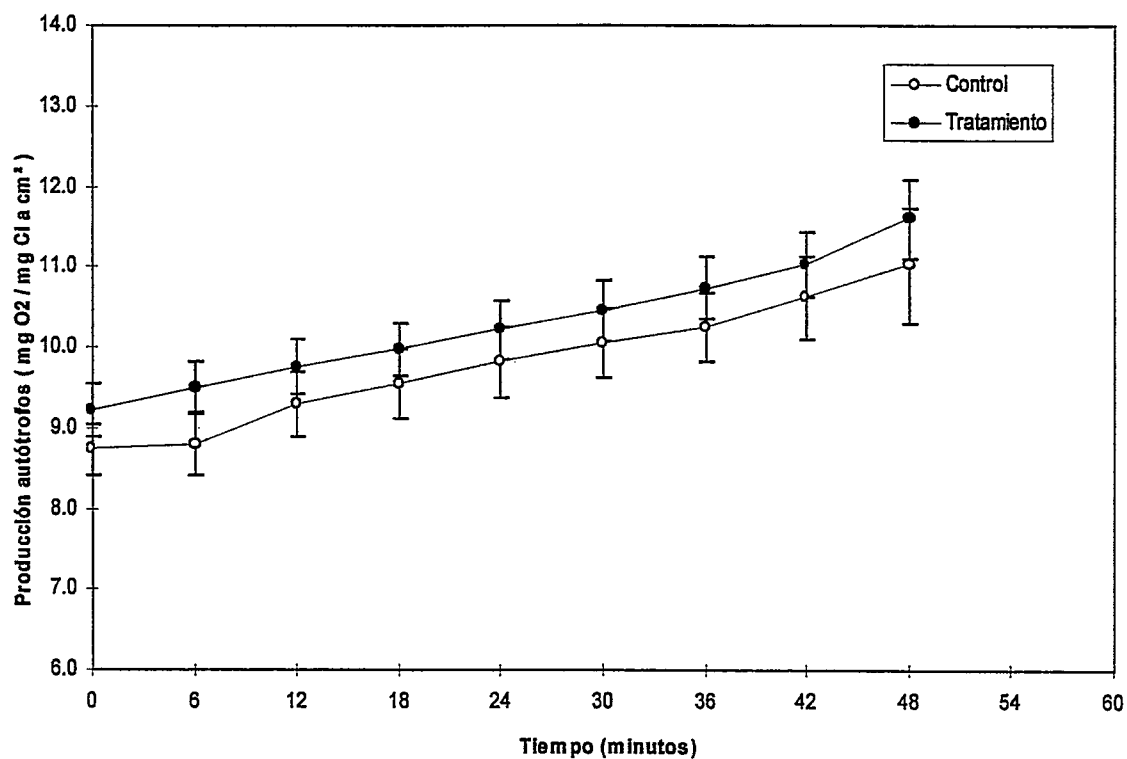


Figura 29.- Producción Primaria de los Autótrofos versus tiempo de incubación. El tratamiento corresponde a la inhibición de la descomposición bacteriana con el uso de antibióticos (Ampicilina 100 $\mu\text{g/l}$ y Tetraciclina 30 $\mu\text{g/l}$). Cada punto representa el promedio de cinco réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

marcador radioactivo en todas las fracciones de tamaños, siendo la concentración del marcador significativamente mayor en los tratamientos que en los controles (Figura 30, $t=9,35$, $n=12$, $P < 0,05$). En particular, la fracción de tamaños entre $0,2 - 0,45 \mu\text{m}$, la cual corresponde al intervalo de tamaños de los descomponedores encontrados en este estudio, incorporó un 6 % de la concentración del marcador radioactivo asimilado por los autótrofos. Los descomponedores estarían, por lo tanto, utilizando los exudados producidos por los autótrofos, como una fuente de carbono orgánico autóctono.

Los análisis de los contenidos estomacales de los colectores, fragmentadores, depredadores y depredadores tope se detallan en las Figuras 31 y 32. Los colectores consumen autótrofos y materia orgánica particulada fina ("MOPF"), consumiendo una proporción significativamente mayor de FPOC (Figura 31.a, ANDEVA $P < 0,001$; $F = 72,42$; $gl = 5$). No se encontraron diferencias significativas en la proporción en que los autótrofos y COPF eran consumidos entre los diferentes meses (ANDEVA $P > 0,05$; $F = 0,021$; $gl = 4$). Los fragmentadores consumen restos vegetales de macrófitas acuáticas y materia orgánica particulada gruesa ("MOPG"), consumiendo una fracción significativamente mayor de MOPG (Figura 31.b, ANDEVA $P < 0,001$; $F = 48,76$; $gl = 6$). No se encontraron diferencias significativas en la proporción en las que macrófitas y MOPG eran consumidos entre los diferentes meses (ANDEVA $P > 0,05$; $F = 0,0$; $gl = 5$). Los herbívoros consumen exclusivamente autótrofos ("microalgas bentónicas"). Los depredadores consumen colectores, fragmentadores y herbívoros, existiendo diferencias significativas en la proporción en que éstos son consumidos (Figura 31.c, ANDEVA $P <$

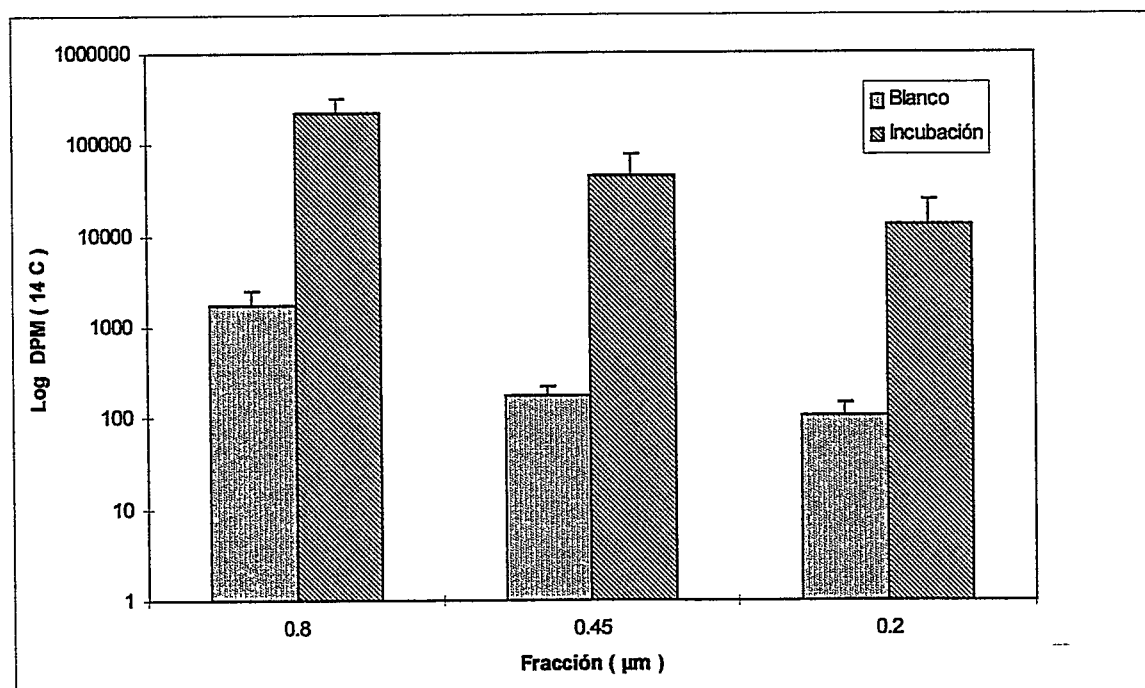


Figura 30.- Fijación de ^{14}C versus diferentes fracciones de tamaño de Materia Orgánica Particulada. Cada punto representa el promedio de cinco réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

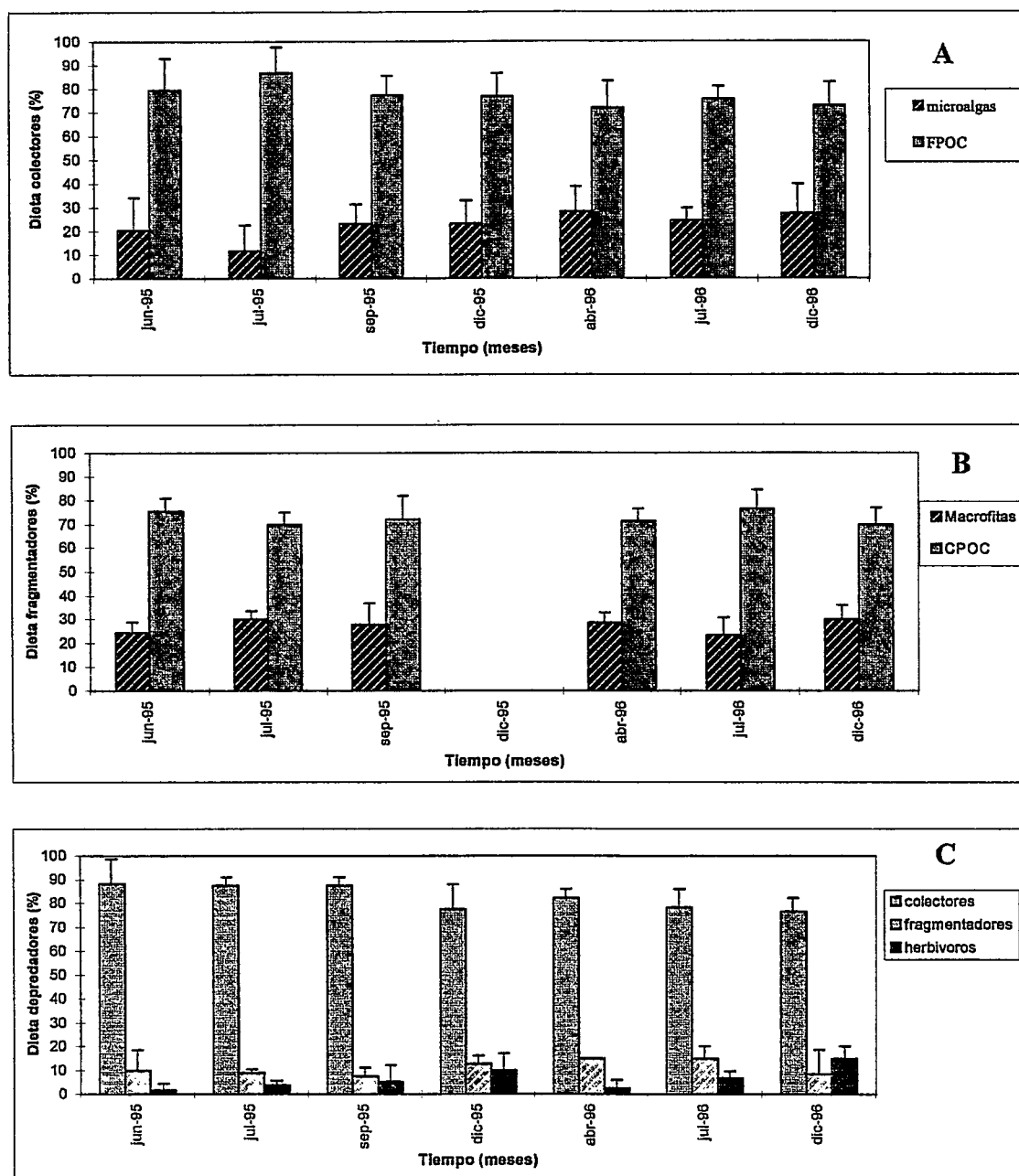


Figura 31.- Análisis de los contenidos estomacales de Colectores (A), Fragmentadores (B) y Depredadores (C). Cada punto representa el promedio de la medición de diez campos oculares en 3 réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

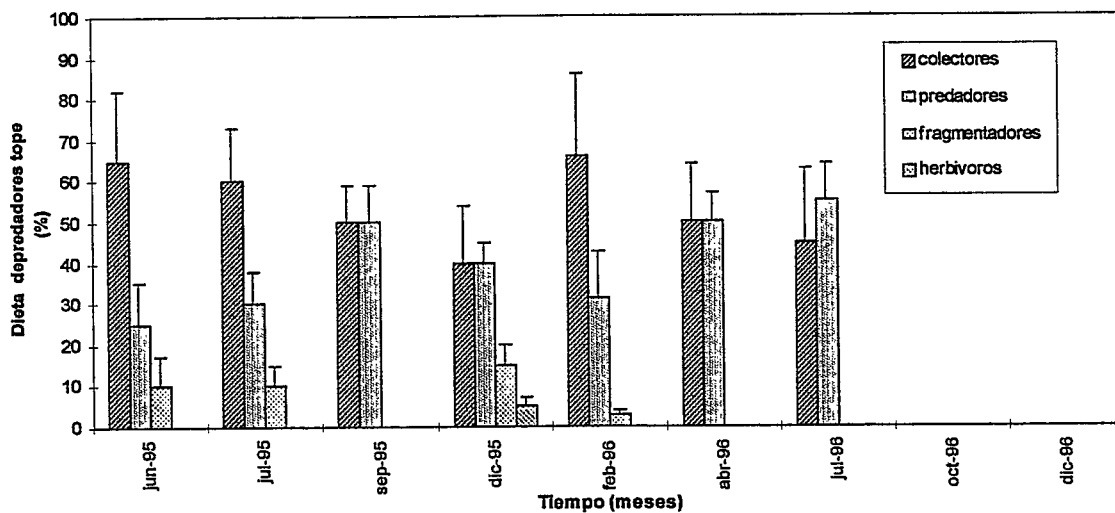


Figura 32.- Análisis de los contenidos estomacales de los Depredadores Tope versus meses del año. Cada punto representa el promedio de diez peces. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar.

0,001; $F = 22,83$; $gl = 14$). Los depredadores consumen una proporción significativamente mayor de colectores, en relación a los fragmentadores y herbívoros.

Los depredadores tope incluyen en su dieta colectores, fragmentadores, herbívoros y depredadores, existiendo diferencias significativas en la proporción en que un determinado recurso es consumido entre los diferentes meses (Figura 32, ANDEVA $P < 0,001$; $F = 53,25$; $gl = 9$). Los colectores y depredadores son utilizados como recurso en forma permanente, mientras que los herbívoros y fragmentadores, sólo ocasionalmente.

En la Figura 33 se señalan interacciones entre componentes que fueron eliminadas y otras incorporadas a la estructura del modelo, después de su verificación experimental. En relación al mecanismo de interacción entre la productividad primaria y la mineralización, es posible señalar que los descomponedores utilizan como fuente de carbono orgánico productos excretados por los autótrofos. Por otra parte, no existen evidencias para establecer la vía de transferencia en sentido contrario (Descomponedores \Rightarrow Autótrofos).

3. Producción de los componentes

Con el propósito de establecer patrones temporales en la dinámica del ecosistema lótico, se realizó una ordenación temporal de los meses en función de la similitud de los valores de las variables respuesta tanto físicas, químicas como biológicas. El análisis consistió en

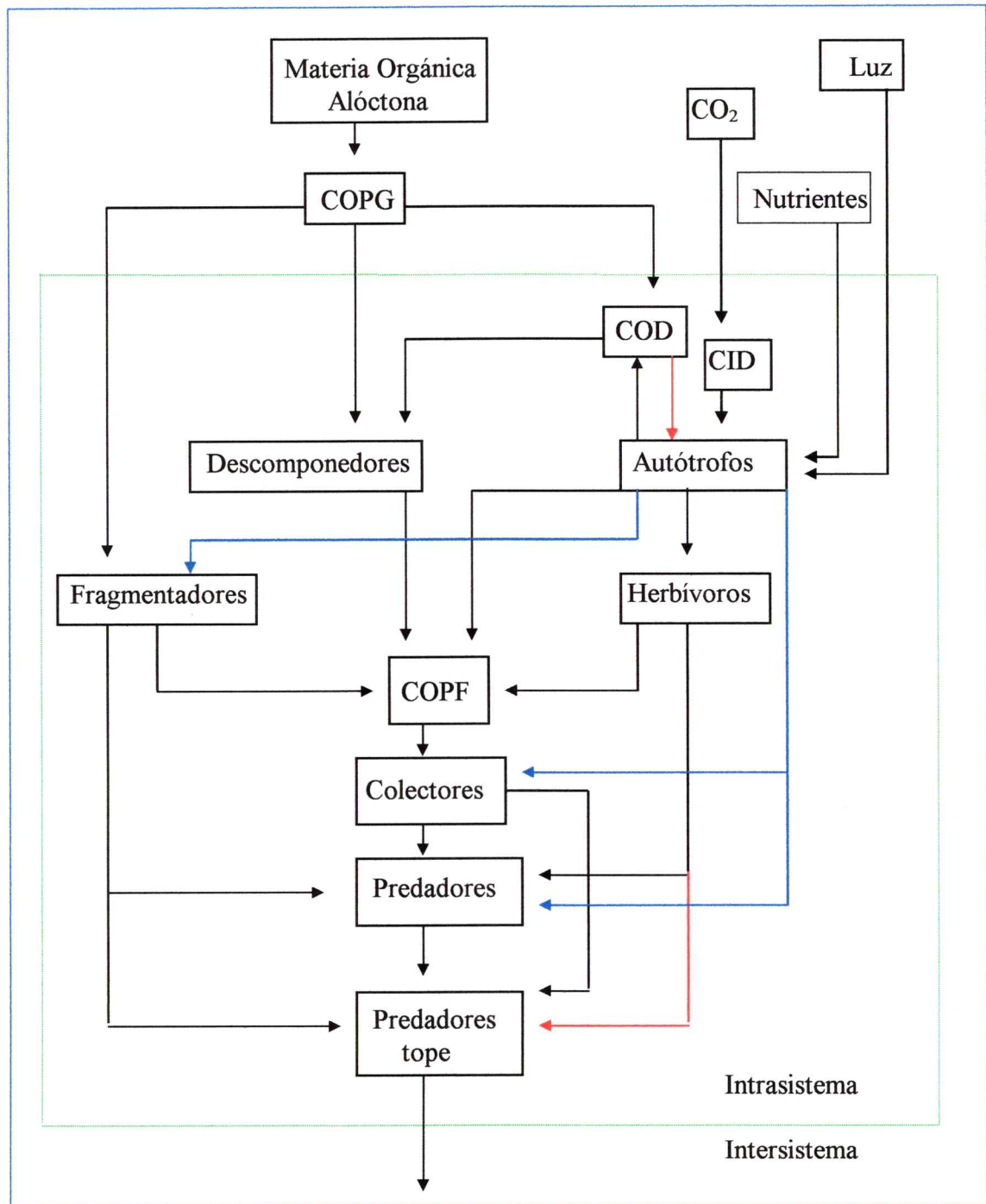


Figura 33. Relaciones entre componentes definidas experimentalmente a través de los protocolos propuestos en el punto 3.2 (↑) interacción incorporada, (↑ rojo) interacción eliminada.

utilizar el método de análisis multivariado de componentes principales (Pla, 1986). Todos los análisis de componentes principales realizados fueron significativos ($p < 0,05$), en donde los tres primeros componentes daban cuenta de valores superiores al 74,9 % de la variabilidad global ($PC_1 = 32,95$ %; $PC_2 = 25,95$ % y $PC_3 = 16,0$). Los resultados se muestran en la Figura 34, en donde se observan los diferentes meses agrupados en función de sus diferencias específicas y la variabilidad global. Se formaron tres agrupaciones: i) Julio de 1995, Abril de 1996 y Julio de 1996 (Período A); ii) Septiembre de 1995, Diciembre de 1995 y Noviembre de 1996 (Período B) y iii) Diciembre de 1996 (Período C). Los tres períodos identificados a través del análisis multivariado fueron utilizados para establecer patrones temporales en los balances de masas en el ecosistema reófilo. Los meses restantes se ubicaron en torno al origen, por lo cual no fueron considerados en los análisis posteriores. Los períodos A, B y C corresponden a eventos claramente definidos en el hidrograma del río Clarillo (Figura 11). El período A representa condiciones invernales, con bajas temperaturas y caudales altos, en cambio, los períodos B y C corresponden a condiciones estivales, con temperaturas altas y caudales bajos. El período C representa una condición particular, en la cual se registraron caudales del río extremadamente reducidos (Flujo base). A partir de la definición temporal de los períodos A, B y C, se determinó la producción de cada uno de los componentes presentes en la estructura del ecosistema. La productividad primaria presentó variaciones significativas dentro y entre los distintos períodos (Figura 35, ANDEVA ANIDADO horas: $F= 158,20$, $gl=6$, $P < 0,001$; períodos:

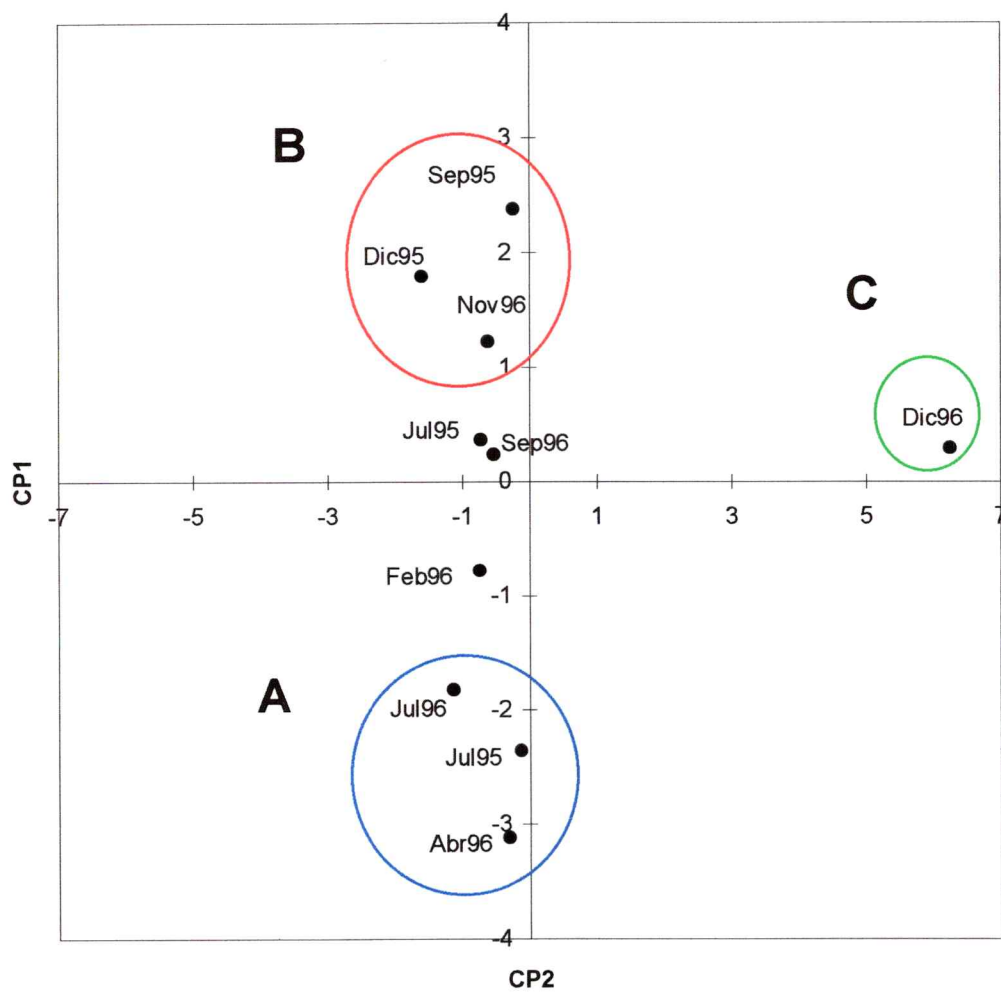


Figura 34.- Análisis de Componentes Principales considerando las variables abióticas y bióticas medidas en todos los meses de muestreo.

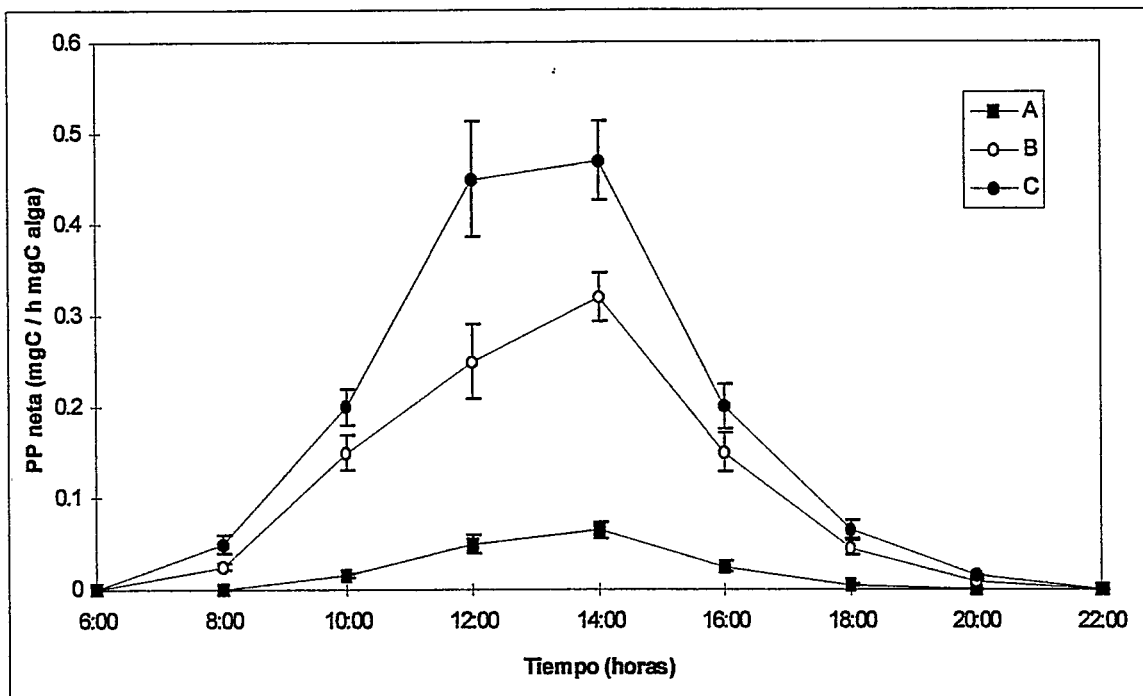


Figura 35.- Productividad Primaria de los Autótrofos versus horas del día. Cada punto representa el promedio de nueve mediciones. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las diferentes curvas corresponden a los períodos identificados con el Análisis de Componentes Principales.

$F= 94,27$, $gl=12$, $P < 0,001$). Los valores más altos se determinaron en el período C y los menores en el período A. Las tasas fotosintéticas promedio diarias por período, obtenidas por integración cuadrática, entregaron valores de 0,32; 0,51 y 6,49 mg c/m² día, respectivamente.

La producción de los descomponedores presentó variaciones significativas dentro y entre los distintos períodos (Figura 36, ANDEVA ANIDADO horas: $F= 64,008$, $gl=6$, $P < 0,001$; períodos: $F= 9,45$, $gl= 13$, $P < 0,001$). No se observaron diferencias significativas entre el período B y C, pero ambos períodos presentaron una producción significativamente mayor que la determinada en el período A.

La producción de los herbívoros presentó variaciones significativas entre los distintos períodos (ANDEVA $F= 16,42$, $gl=2$, $P < 0,01$). Los períodos A y B tuvieron producciones diarias significativamente menores que el período C (Figura 37). Los resultados de las estimaciones de la producción diaria de los colectores se presentan en la figura 38. Entre los períodos no se encontraron diferencias significativas (ANDEVA, $F= 0,48$, $gl= 2$, $P > 0,05$). Los fragmentadores presentaron variaciones significativas en la producción diaria entre los diferentes períodos (Figura 39, ANDEVA $F= 22,68$, $gl= 2$, $P < 0,05$). Los períodos B y C tuvieron producciones diarias mayores que el período A.

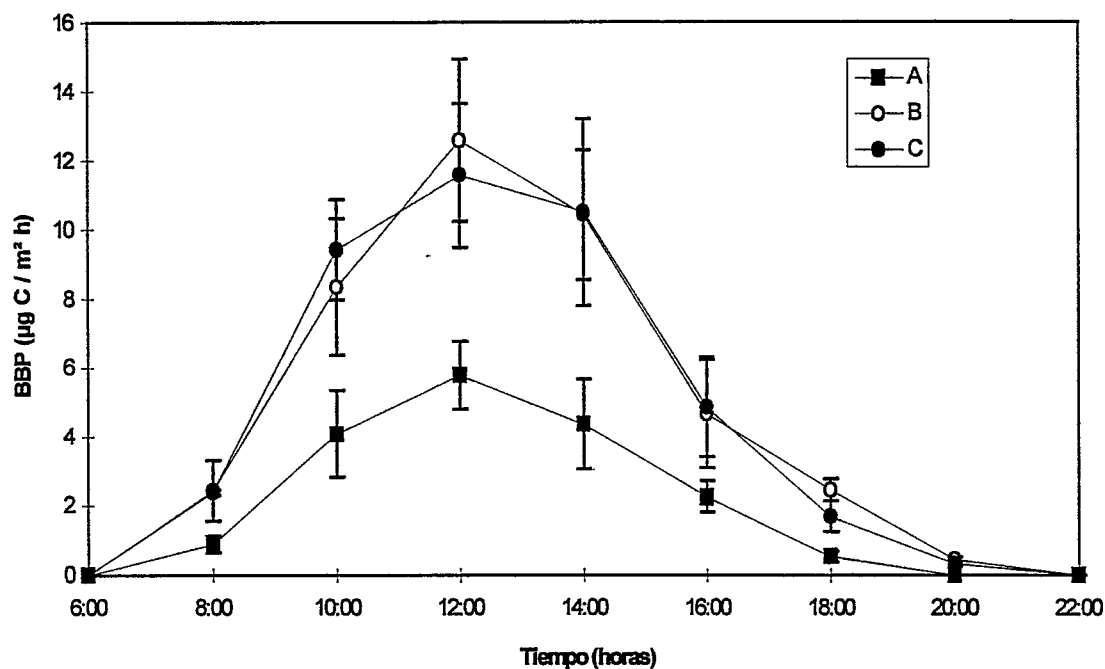


Figura 36.- Producción de Biomasa Descomponedores versus horas del día. Cada punto representa el promedio de nueve mediciones. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las diferentes curvas corresponden a los períodos identificados con el Análisis de Componentes Principales.

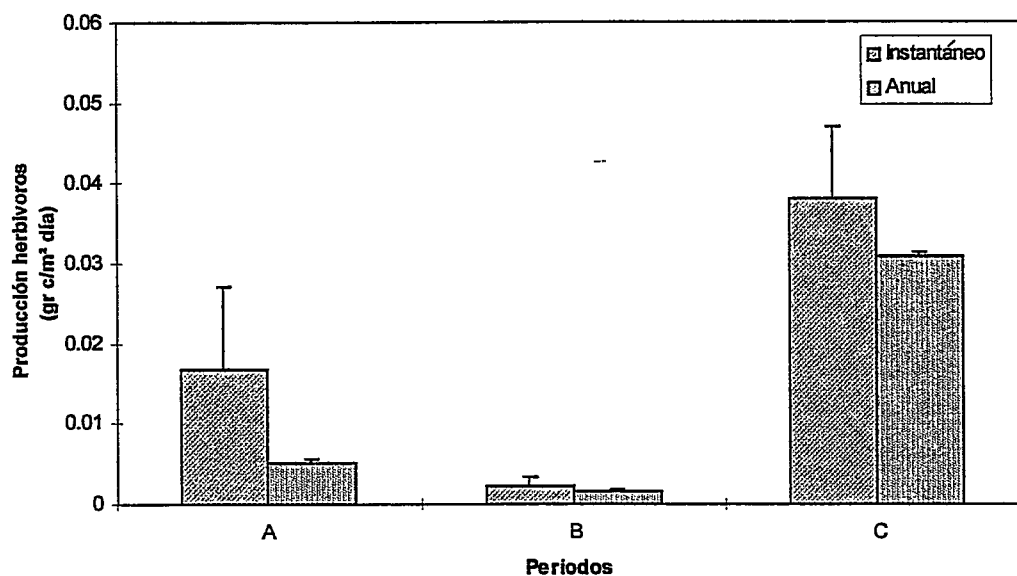


Figura 37.- Producción Secundaria de Herbívoros versus periodos. Cada punto representa el promedio de ocho réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las barras representan el Modelo de Crecimiento Instantáneo (Benke y col., 1984) y Anual (Morín y Bourassa, 1992).

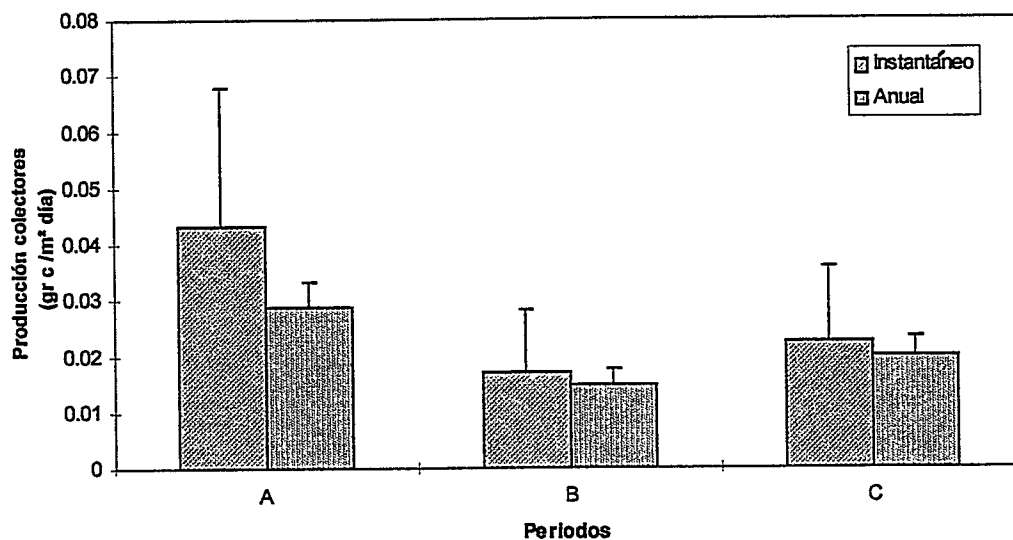


Figura 38.- Producción Secundaria de Colectores versus períodos. Cada punto representa el promedio de ocho réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las barras representan el Modelo de Crecimiento Instantáneo (Benke y col, 1984) y Anual (Morín y Bourassa, 1992).

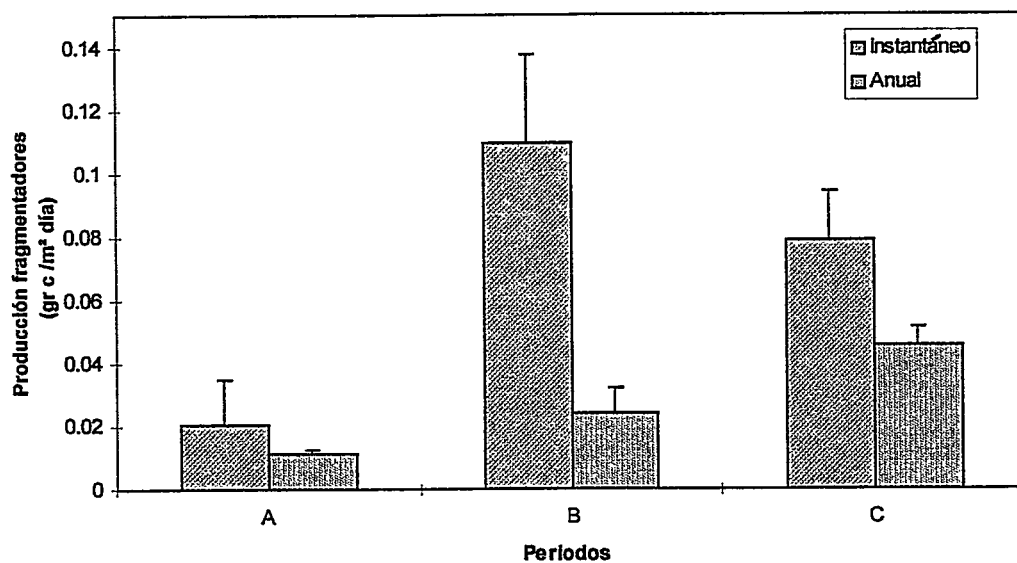


Figura 39.- Producción Secundaria de Fragmentadores versus períodos. Cada punto representa el promedio de ocho réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las barras representan el Modelo de Crecimiento Instantáneo (Benke y col, 1984) y Anual (Morín y Bourassa, 1992).

En la Figura 40 se describen los resultados obtenidos para la estimación de la producción diaria de los depredadores a través del método de producción anual. Se encontraron diferencias significativas entre los períodos, en donde el período A presentó valores de producción secundaria mayores que los períodos B y C (ANDEVA $F= 47,81$, $gl= 2$, $P < 0,001$). La producción diaria de los depredadores presentó variaciones significativas entre los períodos (ANDEVA $F= 27,25$, $gl= 2$, $P < 0,001$). Los períodos B y C tuvieron producciones diarias significativamente menores que el período A, de acuerdo al método de producción anual.

La Figura 41 muestra la producción diaria determinada para los depredadores tope a través del método de producción anual. Se encontraron diferencias significativas entre los períodos, en donde el período A presentó valores de producción secundaria mayores que los períodos B y C (ANDEVA $F= 179,63$, $gl= 2$, $P < 0,01$).

4. Balance de masas del carbono orgánico

A partir de las determinaciones de la biomasa y producción de carbono orgánico, se realizaron los balances de masas para cada componente, en donde la suma de los flujos que entran a un determinado compartimiento es igual a los flujos de salida del mismo. Considerando como condiciones de borde el estado estable del ecosistema. Con el programa de simulación ECOPATH II™ (ver sección 3.4) se estimó el flujo de carbono

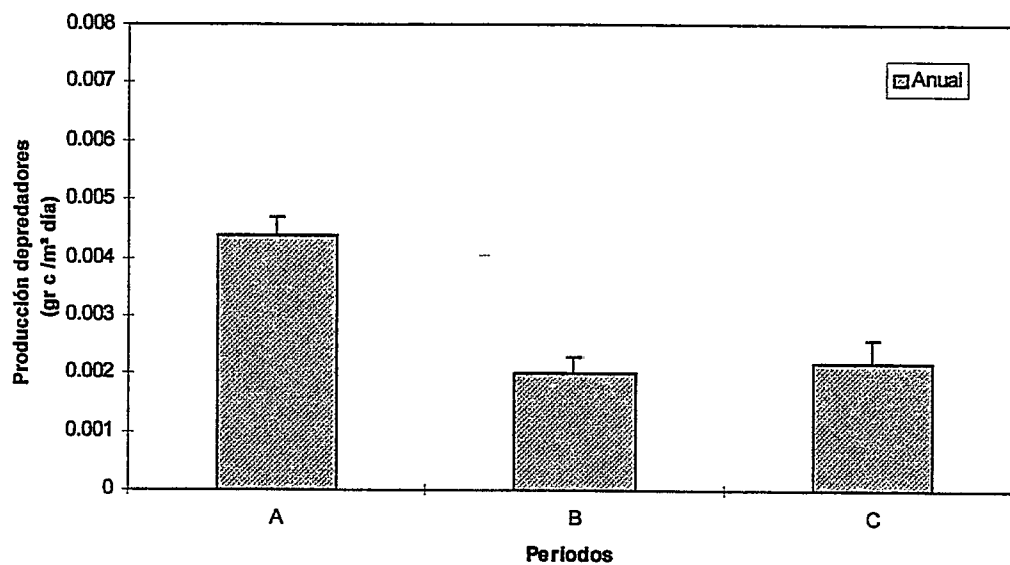


Figura 40.- Producción Secundaria de Depredadores versus períodos. Cada punto representa el promedio de ocho réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las barras representan el Modelo de Crecimiento Anual (Morín y Bourassa, 1992).

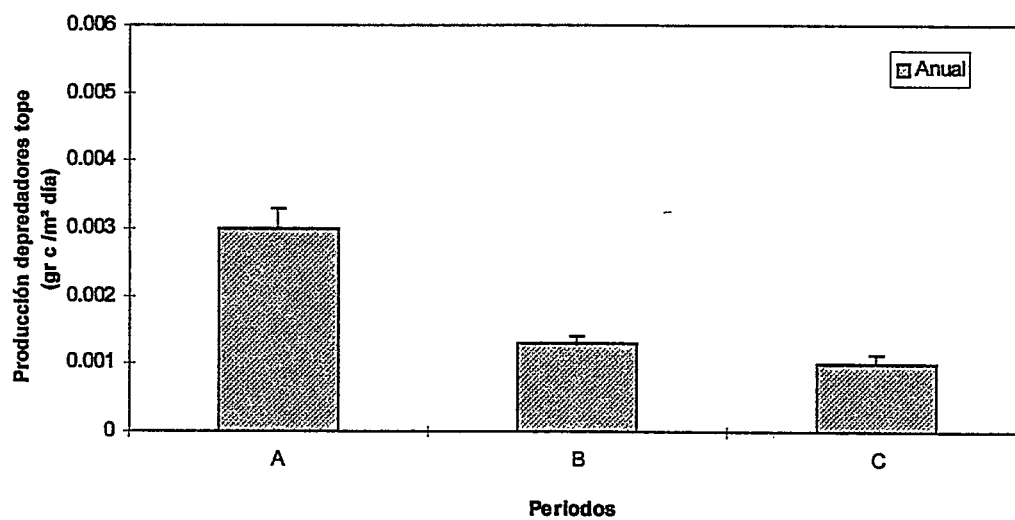


Figura 41.- Producción Secundaria de Depredadores Tope versus periodos. Cada punto representa el promedio de ocho réplicas. Las líneas verticales representan \pm una desviación estándar. Las barras representan el Modelo de Crecimiento Anual (Morín y Bourassa, 1992).

orgánico diario que pasa a través y entre los diez componentes del ecosistema lótico (Figura 33), permitiendo evaluar la magnitud del carbono que es transferido a partir de la materia orgánica autóctona y alóctona.

Los balances de masa del carbono orgánico fueron realizados para los períodos A, B y C, considerando los valores promedios de cada una de las variables incluidas en el modelo. Para lograr el ajuste del mismo, fue necesario calibrar los parámetros considerando la variabilidad encontrada en los resultados.

En la Tabla 4 se muestran los datos que fueron ingresados al modelo, correspondientes al período A. Las interacciones incorporadas corresponden a las descritas en las Figuras 31 y 32. El ajuste del modelo permitió calcular las eficiencias ecotróficas (EE) de cada uno de los componentes, a partir de los cuales es posible observar que durante este período el 45 % de la producción de los autótrofos fue consumida principalmente por los herbívoros, la fracción restante contribuyó a la biomasa de detritus (COPF). El 84 % de la producción de los colectores es consumida por los depredadores y depredadores tope, mientras que la producción de los fragmentadores es consumida sólo en un 21 % por los depredadores. Los depredadores tope contribuyen con la totalidad de la producción al componente de detritus.

Los flujos de carbono orgánico entre los diferentes componentes calculados para el período A, se muestran en la Figura 42. En el diagrama de flujo es posible observar que

Tabla 4.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período A. En donde: P/B es la razón entre producción y biomasa; Q/B es la razón entre consumo y biomasa y EE es la eficiencia ecotrófica (formación de detritus). (*) datos estimados por ECOPATH II. ** datos obtenidos de Jørgensen y col. (1991).

COMPONENTE	Biomasa (gr c/m ²)	P/B (día ⁻¹)	Q/B ** (día ⁻¹)	EE*
Autótrofos	0,497	0,3	0,0	(0,446)
Herbívoros	0,657	0,017	0,061	(0,103)
Descomponedores	0,003	0,5	1,9	(0,0)
Colectores	1,1	0,025	0,12	(0,835)
Fragmentadores	0,77	0,014	0,07	(0,213)
Depredadores	1,35	0,004	0,017	(0,639)
Depredadores tope	2,3	0,001	0,003	(0,0)
Detritus (COPF)	0,1	-	-	(0,645)
COD	0,889	-	-	-
COPG	0,513	-	-	-

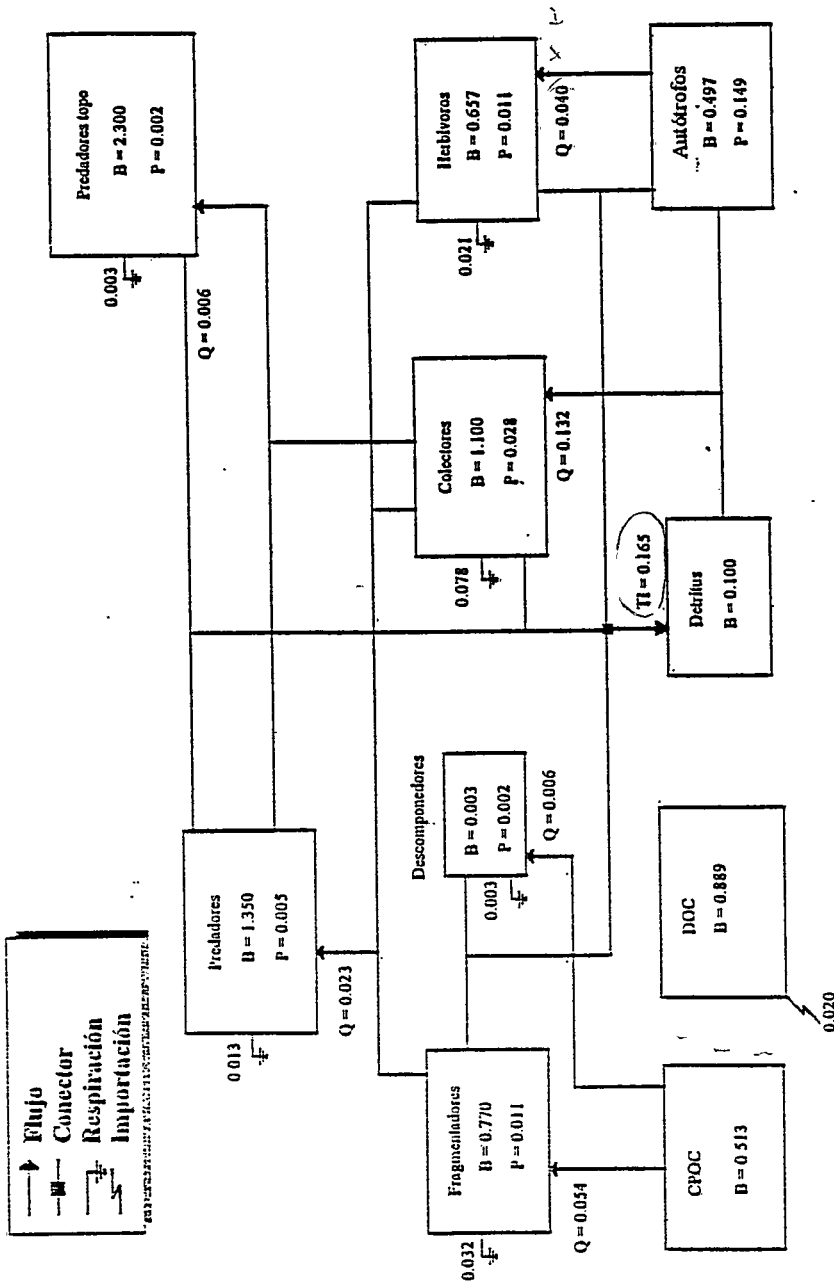


Figura 42.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el periodo A, representa los resultados del ECOPATH II. Todas las biomásas están en $gr\ c/m^2$ y los flujos en $gr\ c/m^2\ día$.

la estructura del ecosistema presenta aportes de materia orgánica autóctona (autótrofos) y alóctona (COPG, COD, CPOF), siendo estos últimos mayores en biomasa. Los autótrofos presentan una producción neta de carbono orgánico, mientras que COPF presenta un reciclamiento intrasistémico importante de carbono, ya que recibe aportes desde los demás grupos funcionales. Esta condición permite sustentar la alta tasa de consumo de carbono que presentan los colectores sobre el COPF ($Q= 0,132$), los colectores tienen la mayor producción entre todos los componentes del ecosistema. Los depredadores y depredadores tope utilizan como fuente directa de carbono, los colectores y fragmentadores y por transferencia indirecta los aportes de los otros grupos funcionales.

En la Tabla 5 se muestran los datos correspondientes al período B. En este período el 17 % de la producción de los autótrofos fue consumida por los herbívoros, la fracción restante contribuyó a la biomasa de detritus (COPF). El 83 % de la producción de los colectores fue consumida por los depredadores y depredadores tope, en cambio, la producción de los fragmentadores fue consumida sólo en un 17 % por los depredadores y depredadores tope. Los fragmentadores y depredadores tope presentaron las mayores biomásas del período. Los herbívoros, descomponedores y depredadores tope contribuyeron con la totalidad de la producción al detritus, debido básicamente a la ausencia de interacciones con los otros componentes. Los flujos de carbono orgánico entre los diferentes componentes calculados para el período B se muestran en la Figura 43. En el diagrama de flujo es posible observar que los fragmentadores tienen las

Tabla 5.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período B. En donde: P/B es la razón entre producción y biomasa; Q/B es la razón entre consumo y biomasa y EE es la eficiencia ecotrófica (formación de detritus). (*) datos estimados por ECOPATH II. ** datos obtenidos de Jørgensen y col. (1991).

COMPONENTE	Biomasa (gr c/m ²)	P/B (dia ⁻¹)	Q/B ** (dia ⁻¹)	EE *
Autótrofos	0,27	1,9	0,0	(0,174)
Herbívoros	0,13	0,01	0,035	(0,0)
Descomponedores	0,004	0,7	2,5	(0,0)
Colectores	0,66	0,022	0,075	(0,831)
Fragmentadores	1,363	0,05	0,18	(0,017)
Depredadores	0,153	0,022	0,075	(0,859)
Depredadores tope	1,446	0,001	0,004	(0,0)
Detritus (COPF)	1	-	-	(0,07)
COD	1,174	-	-	-
COPG	1,379	-	-	-

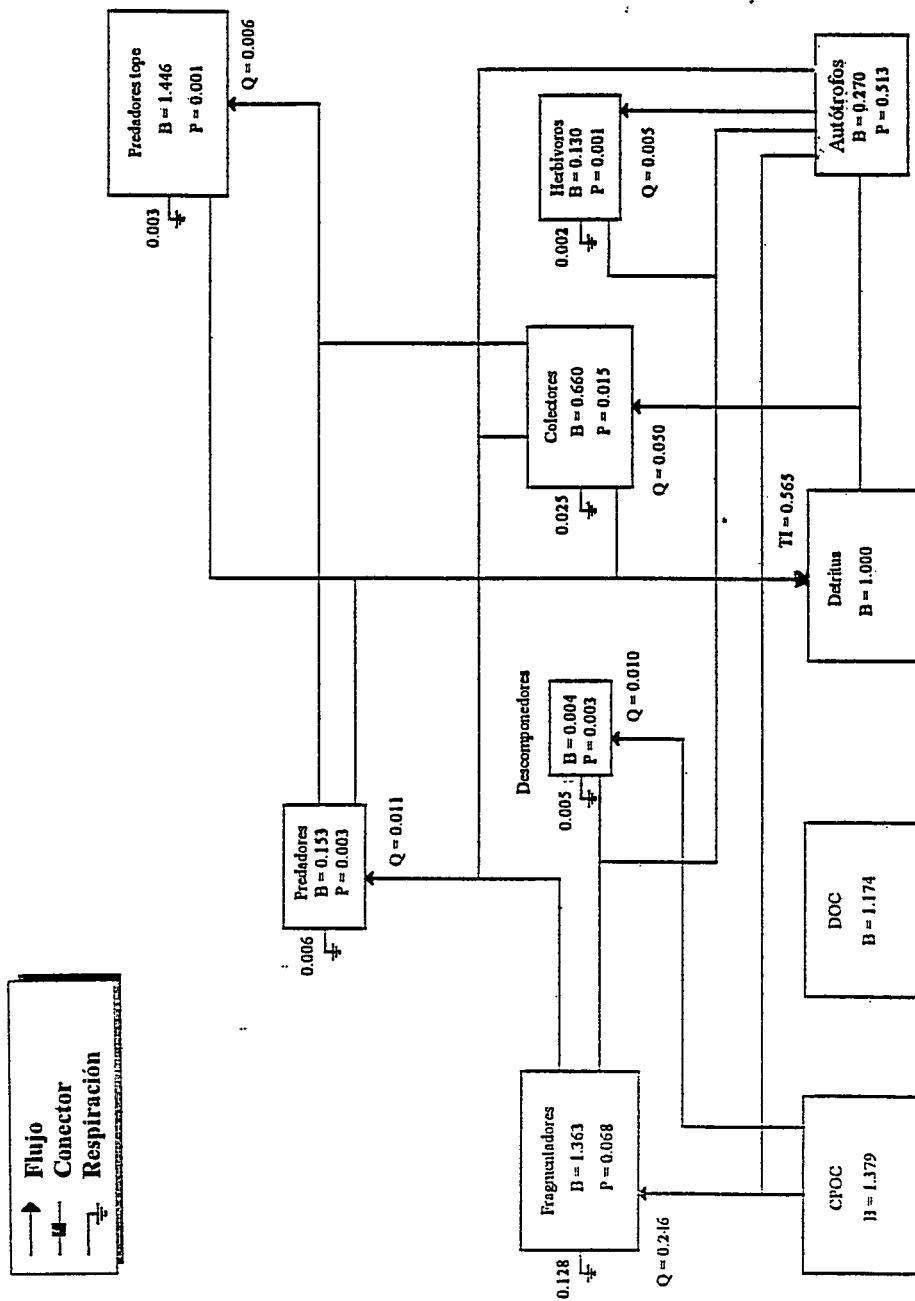


Figura 43.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el período B, representa los resultados del ECOPATH II. Todas las biomásas están en $gr\ c/m^2$ y los flujos en $gr\ c/m^2\ día$.

mayores tasas de consumo y producción, utilizando como fuente de carbono el COPG (70 %) y los autótrofos (30 %), producción que se acumula progresivamente en el detritus (COPF). Proporcionalmente los colectores y herbívoros disminuyeron su importancia relativa en la transferencia de carbono orgánico a través de la estructura del ecosistema, lo cual redundó en las bajas tasa de consumo y producción determinadas en los depredadores y depredadores tope.

En la Tabla 6 se muestran los datos correspondientes al período C. En este período se observó un incremento significativo de la biomasa de los autótrofos, sin embargo, solamente el 2 % de la producción fue consumida por los herbívoros. El 13 % de la producción de los herbívoros se acumuló como biomasa en el detritus (COPF) y aproximadamente el 80 % fue exportada del ecosistema. El 60 % de la producción de los colectores contribuyó al detritus, en cambio, el 94 % de la producción de los depredadores fue consumida por los depredadores tope. Los flujos de carbono orgánico entre los diferentes componentes calculados para el período C, se muestran en la Figura 44. La biomasa y producción de los autótrofos y herbívoros aumentó significativamente en relación a los otros componentes, aún cuando este incremento no se transfirió en la misma proporción a los demás componentes. Durante este período, se observó un incremento de los flujos intrasistémicos hacia el detritus (COPF).

En la Tabla 7 se detallan los índices que describen la organización global del ecosistema en cada uno de los períodos. El flujo total de carbono orgánico difiere entre los distintos

Tabla 6.- Datos de entrada del ECOPATH II para el modelo del ecosistema de río Clarillo, correspondiente al período C. En donde: P/B es la razón entre producción y biomasa; Q/B es la razón entre consumo y biomasa y EE es la eficiencia ecotrófica (formación de detritus). (*) datos estimados por ECOPATH II. ** datos obtenidos de Jørgensen y col. (1991).

COMPONENTE	Biomasa (gr c/m ²)	P/B (día ⁻¹)	Q/B ** (día ⁻¹)	EE * (día ⁻¹)
Autótrofos	2,24	2,899	0,0	(0,019)
Herbívoros	6,0	0,003	0,011	(0,867)
Descomponedores	0,015	0,68	2,35	(0,0)
Colectores	1,639	0,009	0,032	(0,402)
Fragmentadores	0,045	0,8	2,8	(0,017)
Depredadores	0,2	0,006	0,03	(0,937)
Depredadores tope	0,25	0,002	0,009	(0,0)
Detritus (COPF)	1,0	-	-	(0,006)
COD	2,67	-	-	-
COPG	1,14	-	-	-

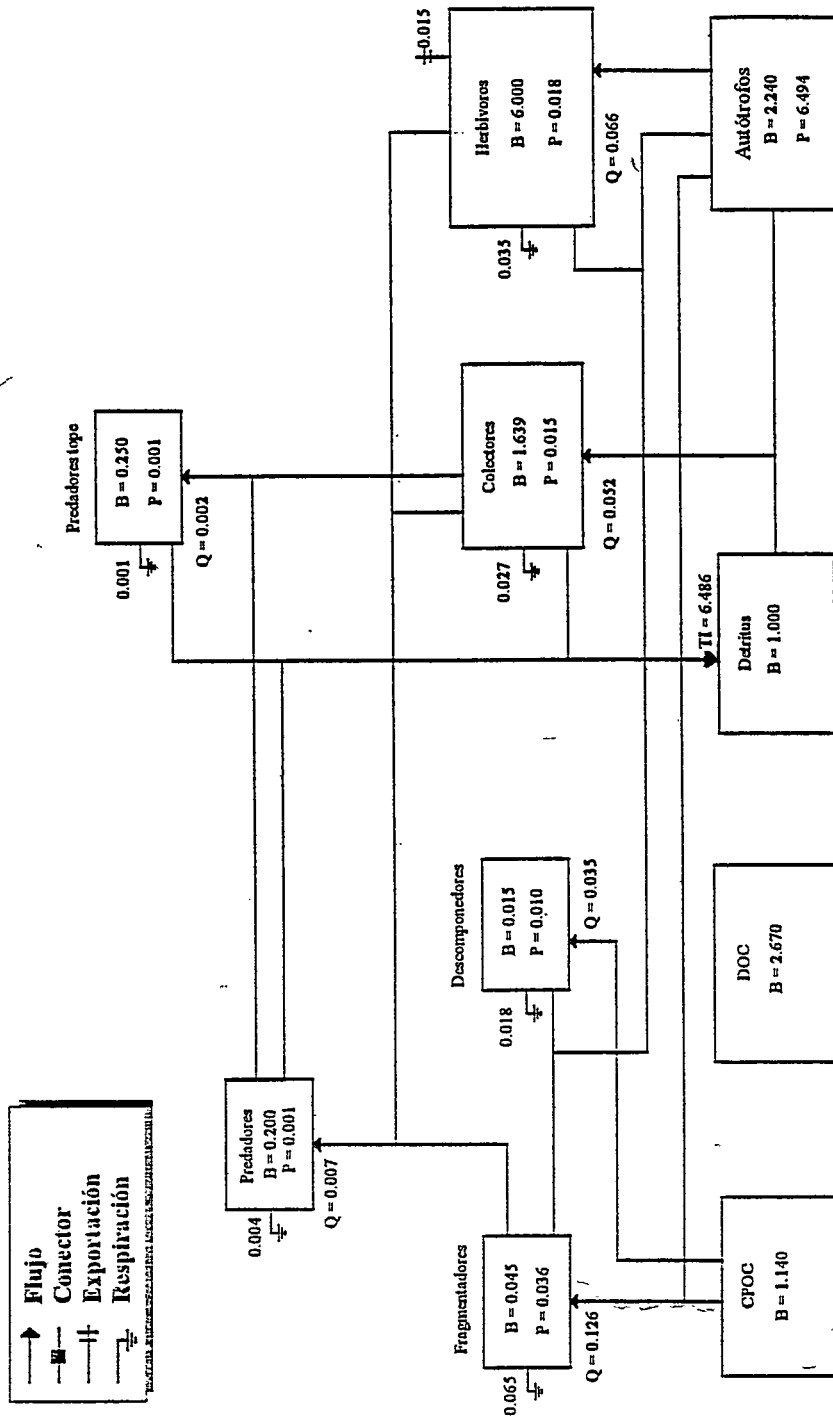


Figura 44.- Diagrama de Flujo del ecosistema de Río Clarillo durante el período C, representa los resultados del ECOPATH II. Todas las biomazas están en $gr\ c/m^2$ y los flujos en $gr\ c/m^2\ día$.

Tabla 7.- Indices de la organización del ecosistema lótico, obtenidos a través del balance de carbono para los diferentes periodos (gr c / m² día).

INDICES	PERIODO A	PERIODO B	PERIODO C
Σ Consumos intrasistemas	0,26	0,32	0,28
Σ Flujos respiratorios	0,15	0,17	0,15
Σ Producción	0,18	0,56	6,57
Flujo total	0,59	1,06	6,94
Producción Primaria neta	0,15	0,51	6,49
Biomasa Total	6,67	4,02	10,38
Ascendencia total	0,84	1,07	1,98

períodos, con valores de 0,596; 1,061 y 6,938 gr c/m² día, para los períodos A, B y C, respectivamente. Las diferencias están dadas por la variaciones en la producción de los diferentes componentes, los que no están directamente relacionados con la biomasa total presente en cada período.

El incremento en los aportes relativos de carbono orgánico autóctono durante los períodos B y C, estuvo acompañado con aumentos en la ascendencia y por consecuencia en la organización del ecosistema (Tabla 7), sin embargo, no se observaron incrementos proporcionales en los consumos intrasistémicos.

Al comparar los diferentes períodos, se puede observar que existen diferencias temporales en la cantidad relativa de carbono orgánico alóctono y autóctono que fluye a través de la estructura del ecosistema lóctico (Tabla 8), sin embargo, en todos los casos la materia orgánica alóctona fue la principal fuente de carbono para la mayoría de los componentes. El carbono orgánico autóctono contribuyó en forma permanente al flujo total del ecosistema, en particular, durante el período C.

Tabla 8.- Flujos producidos a partir de fuentes de carbono orgánico autóctono y alóctono en los diferentes períodos.

PERIODO	BIOMASA TOTAL (gr c/m ²)	FLUJO DESDE FPOC + CPOC (%)	FLUJO DESDE AUTOTROFOS (%)
A	6,68	72	28
B	4,03	95	5
C	10,038	72	28

DISCUSION

1. El modelo

En esta tesis se postula que cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectan la organización de los ecosistemas lóticos, sin embargo, para someter a prueba dicha hipótesis es necesario en primer lugar contrastar la estructura de modelo propuesto (Figura 2), en cuanto a la existencia de los componentes y relaciones funcionales. Los resultados obtenidos en el desarrollo de la tesis permitieron establecer que todos los componentes del modelo (Figura 2) están presentes en el ecosistema lótico de río Clarillo en forma permanente, aún cuando existían diferencias significativas en términos de las relaciones funcionales observadas experimentalmente entre los componentes y las propuestas inicialmente en el modelo (Figura 33).

Las principales modificaciones a la estructura del modelo se originaron en los experimentos diseñados para determinar las relaciones funcionales entre los autótrofos y los demás componentes del ecosistema (Figura 31). Los resultados obtenidos mostraron que los autótrofos no utilizan directamente carbono orgánico alóctono proveniente de la degradación heterotrófica realizada por los descomponedores (COD), sino, más bien, a través de la absorción de carbono orgánico alóctono respirado

previamente por otros componentes del ecosistema ("carbono orgánico alóctono reciclado"). Sin embargo, la principal fuente de carbono para los autótrofos corresponde al carbono inorgánico disuelto en el agua, originado principalmente por intercambio de CO_2 con la atmósfera. A diferencia de lo propuesto por Cummins y col. (1973), el carbono orgánico autóctono producido por los autótrofos es utilizado directamente por los herbívoros, fragmentadores, colectores y predadores. En cambio, los depredadores tope no utilizan directamente el carbono orgánico autóctono, ya que éstos obtienen el carbono orgánico desde los fragmentadores, colectores, predadores y no desde los autótrofos y/o herbívoros. Estos resultados permitieron modificar el modelo propuesto en la figura 2, con lo cual representó en forma más precisa la estructura del ecosistema lótico de río Clarillo. El modelo modificado (Figura 33) fue utilizado posteriormente para evaluar cambios temporales en la organización del ecosistema lótico.

2. Variación temporal en la estructura del ecosistema

A diferencia de lo observado en el ecosistema lótico de río Clarillo, los autótrofos no son un componente conspicuo de la estructura de los ecosistemas lóticos ubicados en bosques templados del hemisferio norte (Cummins y col., 1973; Merrit y Cummins, 1996; Palmer y col., 1993; Grubaugh y Wallace, 1995). Al respecto, algunos autores sostienen que la presencia de los autótrofos en tales ecosistemas, estaría limitada por la baja disponibilidad de radiación solar y nutrientes, incluso en ecosistemas lóticos con escasa

cobertura de vegetación ripariana (Cummins y col. 1973; Peterson y col., 1983). Los autótrofos serían por tanto un componente poco común en la estructura de ecosistemas lóticos ubicados en ríos de tipo ritrónicos y además, con escasa importancia en los flujos de materia y energía. Pese a ello, existe abundante evidencia que destaca la importancia que cumplen los autótrofos en estos ecosistemas, aún en aquellos con escasa disponibilidad de radiación solar (Hornick y col., 1981; Mayer y Likens, 1987; Wallace y Webster, 1996). Los resultados obtenidos en esta tesis muestran que los autótrofos forman parte constante de la estructura del ecosistema de río Clarillo (Figura 18), incluyendo períodos con: i) limitación de radiación solar incidente, como ocurre en primavera donde se produce sistemáticamente en el río Clarillo un incremento significativo de los sólidos totales en suspensión por aporte nival, que disminuyen la penetración de la luz al agua (Figura 12; Caldichoury, 1995) y ii) baja disponibilidad de nutrientes, con períodos con concentraciones de NO_3 menores a $10 \mu\text{g/l}$ y razones de $\text{N/P} < 5,7$ (Figura 15).

Los resultados de esta tesis muestran que los autótrofos estuvieron limitados por la disponibilidad de nitrógeno durante los experimentos de fertilización *in situ* realizados en verano, período en el cual se determinó la mayor biomasa de los autótrofos (Figura 26). Sin embargo, el fósforo soluble es el nutriente inorgánico comúnmente considerado como limitante de la producción primaria en ecosistemas dulceacuícolas (Schindler, 1977). Hechy y Kilham (1988) señalan que el fósforo, hierro y cobalto son los únicos elementos que se encuentran en proporciones similares entre el agua y la composición

química de los autótrofos, esto establece por consiguiente a dichos elementos la condición de potenciales nutrientes limitantes de la producción primaria en los ecosistemas lóticos. Aún cuando el estudio de Hechy y Kilham (1988) consideró solamente al fitoplancton, existen numerosos estudios que señalan que el fósforo es el nutriente limitante de la producción primaria en los ecosistemas lóticos (Peterson y col. 1983; Bothwell, 1989). Fairchild y col. (1985) demostraron que tanto el nitrógeno como el fósforo limitan el crecimiento de perifiton. Fisher y Grimm (1991) señalaron que el nitrógeno limita la producción primaria en ecosistemas lóticos ubicados en cuencas con abundantes depósitos geológicos de fósforo.

La condición de nutriente "limitante" depende del estado fisiológico que presenten los autótrofos y la disponibilidad de estos recursos en los ecosistemas, esta condición necesariamente cambia con el tiempo, por lo cual el fósforo, nitrógeno u otros elementos pueden llegar a ser limitantes de la producción de los autótrofos. En el ecosistema lótico del río Clarillo la razón de masas entre las formas biológicamente disponibles de nitrógeno y fósforo fueron permanentemente $< 7,0$, según lo establecido por la razón de Redfield el nitrógeno sería el potencial nutriente limitante de la producción de los autótrofos, esto fue además confirmado con los experimentos de fertilización *in situ* (Figura 26). Las altas biomásas de autótrofos determinadas durante el mes de diciembre de 1996 fueron coincidentes con incrementos en la concentración de nitrato en el ecosistema.

Los autótrofos en el ecosistema de río Clarillo son una fuente permanente de carbono orgánico autóctono, recurso que es utilizado directamente por los herbívoros. Sin embargo, la herbivoría no afectó significativamente la biomasa de los autótrofos a las densidades determinadas en el ecosistema (Figura 27). Gregory (1983) demostró, a través de experimentos de remoción, que los herbívoros pueden reducir significativamente la biomasa de los autótrofos, pero este efecto depende de la razón existente entre la biomasa de ambos componentes. Numerosos estudios realizados en ecosistemas lóticos han evidenciado incrementos en la biomasa de los herbívoros después de la adición de nutrientes y/o la mayor disponibilidad de radiación solar incidente (Wallace y Webster, 1996; Hill y col. 1995). Estos antecedentes permiten establecer que los herbívoros en los ecosistemas lóticos ubicados en ambientes fluctuantes, no afectan significativamente la biomasa de los autótrofos. Fisher y col. (1982) plantearon que este patrón es el resultado de los mayores tiempos de respuesta de los herbívoros a cambios en la biomasa de los autótrofos. El tiempo de respuesta de los herbívoros está limitado por la frecuencia y intensidad de los eventos hidrológicos que ocurren sistemáticamente en los ecosistemas lóticos (Fisher y col., 1982). Sin embargo, en ambientes poco fluctuantes la presión de herbivoría podría afectar significativamente la biomasa de los autótrofos.

De este modo, los factores que determinan la respuesta funcional de los autótrofos en la estructura del ecosistema lótico de río Clarillo son más bien agentes forzantes externos (ej. nutrientes, radiación solar) y no las interacciones funcionales generadas entre los

diferentes componentes de la estructura. Los experimentos de fertilización demostraron que durante los períodos estivales la producción de los autótrofos estaba limitada por la disponibilidad de nutrientes y que los herbívoros no afectaban significativamente la biomasa de este componente, estos resultados establecen el mecanismo explicativo de los cambios observados en la estructura del ecosistema en los diferentes períodos (Figuras 42, 43 y 44). Durante el período de mayor producción de los autótrofos (período C) no se observaron cambios significativos en la estructura del ecosistema, dados por modificaciones en el tamaño de los componentes (ej. herbívoros) y/o relaciones funcionales. La naturaleza de los componentes bióticos, en este caso particular referida a los herbívoros, determino que la estructura del ecosistema no se modificará significativamente en respuesta a los cambios en la biomasa de los autótrofos.

La biomasa de los herbívoros es utilizada directamente por los colectores, depredadores e indirectamente por los depredadores tope, además de contribuir a la formación de carbono orgánico particulado fino (Figura 31). Estos componentes utilizan por lo tanto carbono orgánico alóctono y autóctono para generar sus respectivas biomásas. Los resultados de esta tesis son contrarios a los señalados por otros autores que establecen que los colectores y depredadores utilizan exclusivamente carbono orgánico alóctono (Cummins y col. 1973, 1974; Cummins y Wilbach, 1985). Ambos componentes utilizan como fuente de carbono la materia orgánica alóctona y autóctona en función de su disponibilidad en el ecosistema (Mihuc y Minshall, 1995), aún cuando

los resultados muestran que estos componentes utilizan una proporción mayor de carbono orgánico alóctono.

El carbono orgánico alóctono que ingresa al ecosistema lótico es utilizado directamente por los fragmentadores y descomponedores, además de contribuir a la formación de carbono orgánico disuelto (Figura 31). Los fragmentadores son el único componente de la estructura del ecosistema que utilizan exclusivamente carbono orgánico alóctono. De esta manera, se observa una estrecha relación entre la biomasa de los fragmentadores y el carbono orgánico particulado grueso. En cambio, los descomponedores utilizan además carbono orgánico disuelto producido en parte por los autótrofos, interacción que fue comprobada experimentalmente durante el desarrollo de esta investigación (Figura 28). Los descomponedores generan incluso mayores biomásas utilizando carbono orgánico autóctono que alóctono. La biomasa producida por los fragmentadores es utilizada directamente por los depredadores, depredadores tope e indirectamente por los colectores, ya que estos últimos consumen carbono orgánico particulado fino generado parcialmente por los fragmentadores.

En la estructura del ecosistema de río Clarillo existen componentes que utilizan exclusivamente carbono orgánico alóctono o autóctono, pero la mayoría de ellos utiliza ambas fuentes de carbono orgánico, existiendo una fracción importante del carbono orgánico que es reciclado activamente a través de la estructura del ecosistema. Incluso los autótrofos podrían estar utilizando carbono orgánico alóctono al utilizar bicarbonato

como fuente de carbono inorgánico, ya que éste en parte puede ser atribuido a la producción de dióxido de carbono por la respiración de los demás componentes del ecosistema (Figura 16).

La mayoría de los componentes funcionales del ecosistema lótico de río Clarillo y en particular los "consumidores" presentaron variaciones temporales significativas en sus biomásas, aún cuando se encontraron bajas correlaciones con la disponibilidad de sus respectivos recursos. Al respecto, Caldichoury (1995) señaló que este patrón podría ser el resultado de que los recursos no son limitantes en los ecosistemas lóticos ubicados en ríos lóticos de Chile Central, sino más bien, las condiciones abióticas asociadas a las variaciones en los caudales limitarían la producción biológica. Grown y Davis (1994) demostraron estrechas relaciones entre la biomasa de los componentes y parámetros hidrológicos del río. Ward y Stanford (1983) señalaron que, cambios en la estructura de los ecosistemas lóticos son explicados principalmente por las variaciones temporales en el caudal de los ríos. El caudal de los ríos es una variable que afecta los flujos totales de materiales y energía en los ecosistemas lóticos, sin embargo, en el contexto del trabajo realizado en esta tesis el caudal es considerado como una variable externa al ecosistema que afecta principalmente los flujos intersistémicos y no a los flujos intrasistémicos planteados en esta investigación.

En resumen, la estructura del ecosistema de río Clarillo presenta componentes que utilizan carbono orgánico de origen alóctono y autóctono para generar sus respectivas

biomasas, el que en gran medida es reciclado a través de la estructura del ecosistema. Dicha estructura presentó variaciones temporales significativas, en cuanto al número de componentes, tamaño de los componentes ("biomasa") e interacciones entre los componentes, fluctuando entre ocho y diez componentes. En este contexto, el modelo represento adecuadamente las variaciones temporales en la estructura del ecosistema, las cuales fueron principalmente resultado de cambios en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona.

3. Variación temporal en los flujos

Los principales flujos intrasistémicos de carbono orgánico, ocurrieron entre COPG y los fragmentadores (Figuras 42, 43 y 44). Closs y Lake (1994) señalan que la mayor producción de los fragmentadores resulta de la mayor disponibilidad de COPG en el ecosistema, en particular durante los períodos de aguas bajas. El COPG ingresa al ecosistema durante los períodos de aguas altas y se acumula progresivamente en los sedimentos de los ríos, incluso después de incrementos drásticos en los caudales (Metzeler y Smock, 1990; Boulton y Lake, 1992). Sin embargo, los flujos entre COPG-fragmentadores no se deben solamente a la mayor cantidad de recursos disponibles, sino también a la mayor producción de los fragmentadores (Figura 42). Los flujos desde COPF hacia los colectores son menores que los determinados hacia los fragmentadores, a excepción del período A (período de aguas altas). Esto se debe a que el COPF tiene tiempos de recambio mucho mayores que COPG, ya que el COPF recibe principalmente

como aporte el carbono orgánico que no es utilizado por los otros componentes del ecosistema y además, de acuerdo con la información aquí obtenida los colectores tendrían una producción significativamente menor que los fragmentadores (Figura 42).

Los autótrofos tuvieron tasas de producción primaria bastante altas, en particular durante los períodos B y C, caracterizados por bajos caudales y altas temperaturas (Figura 35), sin embargo, los flujos desde los autótrofos hacia los herbívoros fueron en la mayoría de los períodos menores que los determinados entre COPG-fragmentadores y COPF-colectores. A pesar de incrementos significativos en la producción de los autótrofos durante el período C, estos no resultaron en un aumento proporcional del flujo de carbono hacia los herbívoros, probablemente asociado a los mayores tiempos de recambio de los herbívoros (Fisher y col., 1982). Esta situación también se observa con los demás componentes, los que no utilizan el carbono orgánico autóctono en función de su disponibilidad en el ecosistema (Figuras 42, 43 y 44). Esto se traduce en que la producción de los autótrofos se acumula principalmente como COPF, más aún, durante el período C una fracción importante del carbono orgánico autóctono no fue utilizado por los componentes del ecosistema lótico y fue exportada por herbívoros al ecosistema terrestre adyacente (Figura 44).

Los flujos de carbono orgánico hacia los depredadores provienen de los fragmentadores, colectores, herbívoros y autótrofos, en cambio, los flujos hacia los depredadores tope provienen solamente de los colectores y depredadores (Figuras 42, 43

y 44). Sin embargo, depredadores y depredadores tope presentan tasas de producción de carbono bajas en relación a las determinadas en los demás componentes, ambos constituyen un sumidero del carbono orgánico alóctono y autóctono que fluye a través del ecosistema.

En términos globales, el carbono orgánico alóctono explicó en promedio más del 80 % del flujo de carbono que se transfiere directamente hacia los demás componentes del ecosistema, el 20 % restante se originó a partir de carbono orgánico autóctono (Tabla 8). Connors y Naiman (1984) trabajando en ecosistemas lóticos ubicados en bosques boreales del hemisferio norte señalaron que, entre el 81 % al 95 % del carbono orgánico que fluye en los ecosistemas lóticos es de origen alóctono. En el ecosistema lótico de río Clarillo los aportes de carbono orgánico alóctono son en promedio bastante similares a los señalados anteriormente, aunque éstos presentaron variaciones temporales significativas. Los mayores aportes de carbono orgánico autóctono fueron durante los períodos A y C, alcanzando valores de hasta un 28 % del flujo total. Estos resultados permiten establecer que la importancia del carbono orgánico autóctono en los flujos del ecosistema lótico de río Clarillo es menor a lo esperado inicialmente en esta tesis, en relación a aporte proveniente de la materia orgánica alóctona, luego no es posible aceptar la hipótesis 1.

Ecosistemas lóticos basados en la producción de carbono orgánico autóctono, son frecuentes en ambientes poco fluctuantes, como los desiertos, en donde los autótrofos

son la principal fuente de carbono para la mayoría de los componentes estos ecosistemas (Fisher y col. 1982, 1991). En cambio, ecosistemas lóticos basados en materia orgánica alóctona como fuente de carbono, son un patrón característico de ambientes fluctuantes (Closs y Lake, 1994; Tavares-Cromar y Williams, 1996). Simulaciones teóricas realizadas por DeAngelis (1992) sugieren que este tipo de ecosistemas serían más resistentes a perturbaciones de origen hidrológicos. Esto se debe a que el COPG permanece con biomasa alta incluso después de incrementos drásticos en el caudal, lo cual permite una rápida recuperación de la estructura de los ecosistemas (Boulton y Lake, 1992). En cambio, ecosistemas basados en la producción de carbono orgánico autóctono requieren mayor tiempo de recuperación después de una perturbación, debido a los lentos tiempos de recambio de los autótrofos (Fisher y col. 1982). El ecosistema lótico de río Clarillo correspondería a aquellos basados en el carbono orgánico alóctono, por ende su estructura tendría mayor resistencia (sensu Pimm, 1984) a las perturbaciones generadas por las variaciones de su caudal. Estos resultados permiten establecer que el carbono orgánico alóctono es el principal recurso del ecosistema lótico de río Clarillo, aún cuando el carbono orgánico autóctono explica valores de hasta un 28 % del flujo total. Además, cambios temporales en los aportes relativos de carbono orgánico alóctono y autóctono afectan los flujos totales del ecosistema lótico de río Clarillo (Tabla 7).

4. Cambios temporales de la organización del ecosistema

Termodinámicamente, los ecosistemas son estructuras disipativas, caracterizados por una dependencia mutua entre las estructuras y los flujos (Allen, 1985). Esta relación de dependencia mutua permite establecer la interacción entre la descripción microscópica de la estructura y el comportamiento macroscópico de los flujos. Por tanto, el estudio del desarrollo de los ecosistemas (sensu Odum, 1969), no se limita a una descripción reducida de los cambios en la estructura del mismo, sino más bien, al análisis de la respuesta integrada del sistema dinámico, considerando cambios estructurales y funcionales en el ecosistema. Este último enfoque fue utilizado en esta tesis para someter a prueba la hipótesis de que cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectan la organización de los ecosistemas lóticos.

A través del desarrollo de esta tesis se demostró efectivamente que el ecosistema de río Clarillo presentó cambios temporales en la organización del ecosistema (sensu Ulanowicz y Abarca-Arenas, 1997), los cuales estuvieron dados por modificaciones tanto en la estructura del ecosistema como en los flujos intrasistémicos (ver puntos 2 y 3 en la discusión). Los cambios en la estructura ocurrieron principalmente por modificaciones en el tamaño de los componentes ("masa") y no por el número de ellos, mientras que los cambios en los flujos intrasistémicos ocurrieron, tanto por

modificaciones en la disponibilidad de carbono orgánico alóctono y autóctono, como por cambios en la producción de los componentes.

Al comparar los diferentes períodos utilizando indicadores globales de la organización del ecosistema es posible señalar que, el período C presentó los valores más altos de biomasa total, producción y ascendencia, pero no de los consumos intrasistémicos y flujos respiratorios (Tabla 7). Este patrón es el resultado de los altos valores de biomasa y producción primaria de los autótrofos determinados en el período C, sin embargo, estos no se tradujeron en un aumento en el reciclamiento del carbono orgánico autóctono a través de la estructura del ecosistema. El período B presentó los valores de biomasa total más bajos, aún cuando la producción primaria fue mayor que la determinada en el período A (Tabla 7). Los flujos totales de carbono orgánico autóctono fueron significativamente menores al compararlo con los obtenidos en los períodos A y C, esta condición resultó en un aumento de los consumos intrasistémicos y flujos respiratorios, basados principalmente en la utilización de carbono orgánico alóctono. En este período el valor de la ascendencia disminuyó en relación al período C, alcanzando un valor cercano al determinado en el período A. El período A corresponde a condiciones hidrológicas de aguas altas y temperaturas bajas en el río Clarillo, lo cual claramente se tradujo en una disminución de la producción, flujo total y consumos intrasistémicos de carbono orgánico alóctono y autóctono. El incremento en la ascendencia observado en el período C estuvo relacionado con una mayor articulación (sensu Ulanowicz, 1990) de la

estructura del ecosistema, aún cuando este cambio no estuvo asociado a un incremento de los flujos intrasistémicos.

Ulanowicz y Abarca-Arenas (1997) plantearon que la organización de los ecosistemas debería cambiar por aumento en el flujo total de carbono. La organización del ecosistema lótico de río Clarillo cambió durante el período C como consecuencia del incremento en la producción de los autótrofos, pero este cambio no fue proporcional al aumento en la disponibilidad de carbono orgánico autóctono. Este hecho podría ser explicado por un aspecto no considerado previamente en la literatura (Ulanowicz, 1990; Ulanowicz y Abarca-Arenas, 1997), el cual se relaciona con la naturaleza de los componentes bióticos presentes en la estructura del ecosistema. La organización de los ecosistemas puede cambiar por modificaciones en el tamaño de los componentes ("masa"), los flujos intrasistémicos y además por las características estructurales intrínsecas de los componentes (ej. tiempos de recambio, permanencia). La organización del ecosistema lótico de río Clarillo durante el período C no cambió, como se esperaba, debido a que los heterótrofos que utilizan a los autótrofos como principal fuente de carbono orgánico no son capaces de crecer en tamaño proporcionalmente a la mayor disponibilidad de carbono autóctono, debido a sus elevados tiempo de recambio.

La organización del ecosistema de río Clarillo se ve claramente afectada por la presencia de carbono orgánico autóctono en los períodos de aguas bajas (períodos B y C), el ecosistema tiende a incrementar la ascendencia durante esos períodos y por ende su nivel

de organización, considerada como una determinada configuración dada por el número y tamaño de los componentes que lo constituyen y la magnitud de los flujos generados entre ellos. Odum (1969) plantea que ecosistemas naturales expuestos a un nivel bajo de perturbaciones exógenas, se desarrollarían progresivamente y direccionalmente hacia un estado "maduro". En este proceso los ecosistemas presentarían una tendencia a incrementar: i) el número de componentes; ii) la especialización de las interacciones entre los componentes ("menor redundancia"); iii) la internalización de los recursos y iv) un mayor reciclamiento de los nutrientes y materia orgánica. En otros términos, el sistema tendería a incrementar su ascendencia (Ulanowicz, 1990), a través de componentes más numerosos y de mayor tamaño ("biomasa") y tiempos de recambio lentos (Ulanowicz y Abarca-Arenas, 1997). En cambio, ambientes fluctuantes con perturbaciones físicas frecuentes, pueden mantener permanentemente a los ecosistemas naturales en un estado de reducida organización ecosistémica (Odum, 1969) y por ende con bajos valores de ascendencia. Los ecosistemas pueden responder a estas perturbaciones ambientales, a través de cambios en su estructura disipativa. Básicamente por dos caminos: i) cambios en los parámetros de los flujos de transferencia intrasistémica, usualmente de corta duración (Bossel, 1992) y ii) cambios estructurales en el ecosistema de tipo adaptativo, frecuentemente asociados con procesos coevolutivos, en donde los cambios estructurales en el sistema inducen modificaciones en el ambiente (Krassilov, 1996).

Al considerar los atributos indicados por Odum (1969), es posible indicar que el ecosistema de río Clarillo se encontraría en las etapas iniciales de desarrollo, ya que los

incrementos en la organización del ecosistema ocurren durante los períodos de aguas bajas, siendo alterado este proceso drásticamente durante los períodos de aguas altas. Sin embargo, una característica muy importante en la organización del ecosistema lótico de río Clarillo, es la presencia de mecanismos de reciclamiento de nutrientes, en donde todos los componentes del sistema contribuyen a incrementar internamente la biomasa del detritus (COPF), a través de la producción de productos de excreción (Figuras 42, 43 y 44). Incrementos en la disponibilidad de COPF favorece directamente a los colectores, los que potencialmente pueden transferir el carbono orgánico acumulado internamente a los demás componentes, esto constituye lo que Odum (1971) denominó mecanismos de retroalimentación positiva. May (1973) se refiere a este proceso como “una orgía de beneficios mutuos entre los componentes del ecosistema”. Sin embargo, el efecto neto de esta retroalimentación positiva en los ecosistemas se ve atenuado, ya que los ecosistemas son estructuras de tipo disipativas, las cuales existen en la presencia de fuertes tendencias entrópicas (Ulanowicz, 1990). La presencia de procesos de retroalimentación positiva en los ecosistemas, permitirían a aquellos en los cuales el flujo de energía se basa en el detritus, amortiguar variaciones ambientales en la disponibilidad de este recurso, particularmente importante en ambiente fluctuantes (Ulanowicz, 1990).

En esta tesis se presenta evidencia que permite apoyar la hipótesis de que cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectan la organización de los ecosistemas lóticos, modificando el tamaño de los componentes (“masa”), el número de interacciones funcionales entre los componentes (“articulación”)

y el flujo total de carbono a través del ecosistema. Estos cambios en cuanto a la importancia del carbono orgánico autóctono no fueron de la magnitud esperada, siendo comparable con lo observado en los ecosistemas heterotróficos ubicados en los bosques templados del hemisferio norte (Conners y Naiman, 1984). Este hecho podría ser resultado del patrón temporal de perturbaciones físicas que presentan los ríos de orden 1 y 2 de Chile Central (Caldichoury, 1995), las cuales limitarían la producción autotrófica y su transferencia a los demás componentes del ecosistema.

5. La organización de ecosistemas lóticos en ambientes fluctuantes

En función del régimen temporal de perturbaciones es probable encontrar en la naturaleza un continuo entre ecosistemas lóticos basados en la utilización de carbono orgánico alóctono y/o autóctono. En los primeros las perturbaciones exógenas, tales como los eventos hidrológicos estocásticos, serían las principales fuerzas estructuradoras del ecosistema. En cambio, las interacciones biológicas endógenas, regularían los ecosistemas lóticos basados principalmente en el carbono orgánico autóctono. Este patrón resultaría en una capacidad de respuesta diferencial de los ecosistemas a las perturbaciones, en términos de la estabilidad temporal de las estructuras disipativas.

Los estudios realizados en ecosistemas lóticos generalmente enfatizan las diferencias espaciales en el uso del carbono orgánico alóctono y autóctono (Fisher y col. 1982; 1991;

Hill y col, 1992; Closs y Lake, 1994). De este modo, se han clasificado los ecosistemas lóticos en heterotróficos (Closs y Lake, 1994; Tavares-Cromar y Williams, 1996) y autotróficos (Fisher y col. 1982, 1991) en función del origen de la materia orgánica. Aún cuando también es probable encontrar alternancia temporal en el uso de carbono orgánico alóctono y autóctono en un determinado ecosistema, como lo demuestran los resultados obtenidos en el ecosistema lótico de río Clarillo.

Estos resultados permiten plantear una nueva hipótesis en torno al metabolismo de los ecosistemas lóticos, a través de la cual se podrían explicar los cambios espaciales y temporales en las características estructurales y funcionales de los mismos. El enunciado de la hipótesis es el siguiente: "El metabolismo de los ecosistemas lóticos está determinado en último término por el régimen de perturbaciones exógenas de meso y macroescala". En donde variaciones en los patrones climáticos a macroescala (e.g. fenómeno "El Niño"), determinarían la importancia relativa de la utilización de carbono orgánico alóctono (metabolismo heterotrófico) y autóctono (metabolismo autotrófico) en el flujo de materia y energía en los ecosistemas lóticos, mientras que las variaciones intranuales en el caudal determinarían la magnitud de los flujos intra e intersistémicos. En general, ecosistemas basados en metabolismos heterotróficos serían característicos de ambientes fluctuantes, en cambio, el metabolismo autotrófico sería dominante en ambientes estables. Esta proposición tiene implícita la escala espacial y temporal, ya que este patrón depende del régimen de perturbaciones y no de las características estructurales de los ecosistemas.

Este patrón se ajusta claramente a lo observado en el ecosistema lótico de río Clarillo, por lo cual se propone en esta tesis un modelo esquemático original que representa la dinámica temporal de los ecosistemas lóticos en función del origen del carbono orgánico y el régimen de perturbaciones (Figura 45). En este modelo se establece que durante períodos climáticos lluviosos, la estructura del ecosistema estaría formada principalmente por componentes detritívoros (ej. fragmentadores, colectores, descomponedores) y los flujos intrasistémicos basados principalmente en la degradación de carbono orgánico alóctono. Este tipo de estructura disipativa permitiría una rápida recuperación del ecosistema, luego de los incrementos estocásticos en el caudal de los ríos. Estos eventos hidrológicos actuarían eliminando la memoria histórica del ecosistema, retornando sistemáticamente la organización a las primeras etapas de desarrollo (sensu Odum, 1969). En cambio, durante los períodos de sequía, los autótrofos y los herbívoros adquirirían una función determinante en la estructura y flujo de carbono en el ecosistema en donde, el control endógeno regularía la estructura del mismo, con una escasa capacidad de resistencia a las perturbaciones exógenas.

6. Limitaciones de la aproximación utilizada

Esta tesis consistió en un experimento para poner a prueba la hipótesis de que cambios temporales en los aportes relativos de materia orgánica alóctona y autóctona afectan la organización de los ecosistemas lóticos, por lo cual la extrapolación espacial de los resultados debe realizarse con extrema precaución. Como en toda investigación, en la

cual, se utiliza un modelo matemático para intentar explicar el fenómeno que se está analizando, para mejorar los resultados del estudio es necesario realizar la calibración de los parámetros con información obtenida en el mismo sistema y posteriormente validar el modelo utilizado con una fuente independiente de información. En este caso alguno de los parámetros utilizados fueron obtenidos de la literatura y no se realizó la validación del modelo.

7. Implicancias teóricas

Cambios de estado resultan de modificaciones en las variables que dan cuenta del comportamiento del sistema (ej. biomasa de carbono orgánico). Los resultados obtenidos a través de la aproximación utilizada en este estudio, muestran que una determinada combinación de número y tamaño de los componentes que lo constituyen, y la magnitud de los flujos generados entre ellos corresponden a un estado particular del sistema ("organización"). En esta tesis se ha demostrado que modificaciones en los componentes bióticos y abióticos resultan en cambios de estado, siendo estos últimos particularmente importantes en sistema desarrollados en ambientes fluctuantes. Estos cambios en la organización afectan el comportamiento global del ecosistema retornándolo sistemáticamente a las primeras etapas de desarrollo (sensu Odum, 1969).

Si consideramos los ecosistemas como una unidad de la naturaleza, en su estudio confluyen todos los principios de la ecología clásica; desde aquellos basados en el

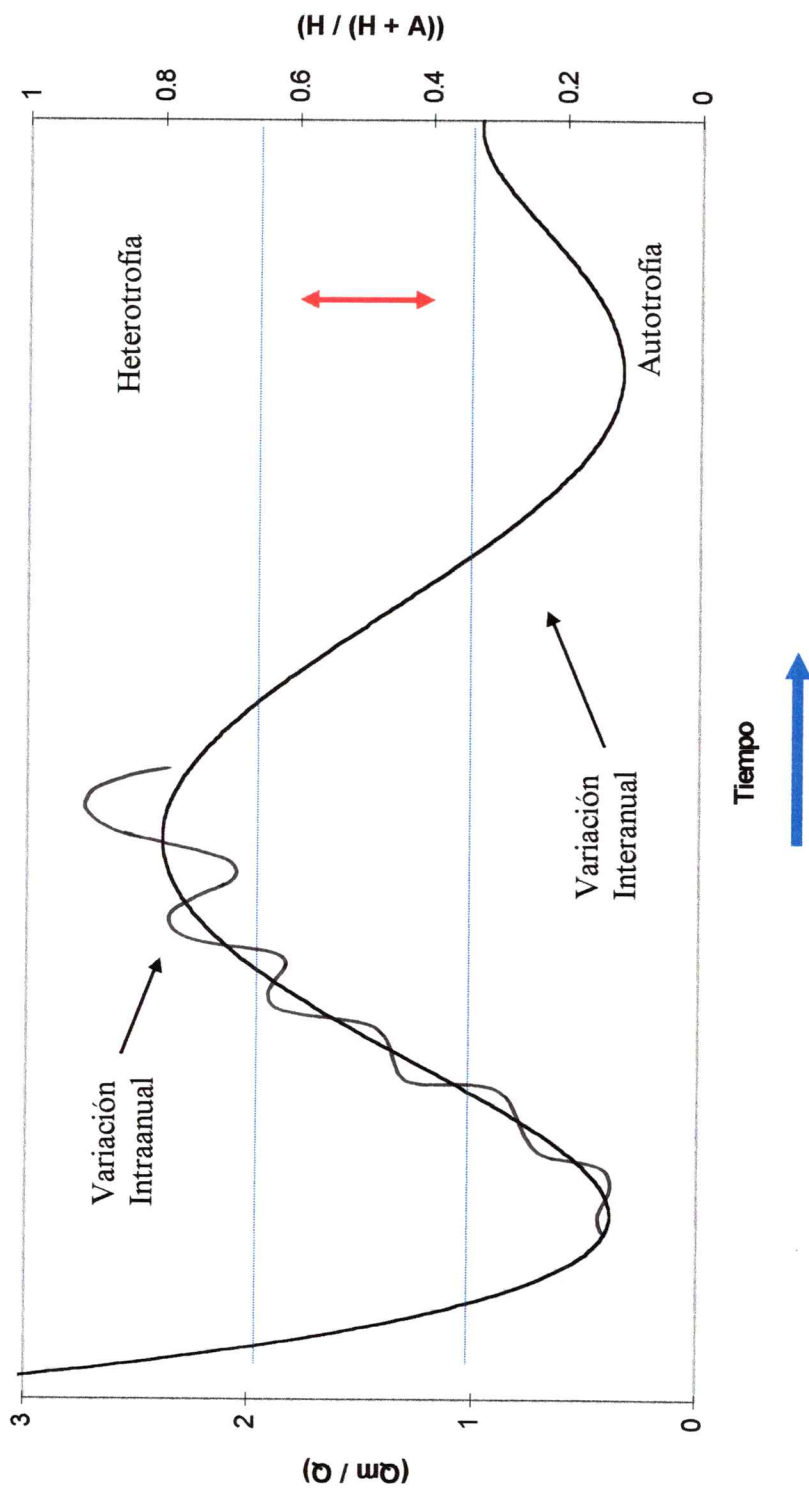


Figura 45.- Modelo teórico de los cambios temporales en la importancia relativa de la Heterotrofia (H) versus Autotrofia (A) en el metabolismo de los ecosistemas lóticos, en función de las variaciones de caudal ($Q_m =$ flujo promedio diario y $Q =$ flujo promedio anual).

análisis de las interacciones entre individuos hasta los que ocurren a nivel de poblaciones y comunidades. Todos ellos enfatizan las interacciones entre organismos y los efectos del ambiente físico sobre sus interacciones. Los componentes abióticos que constituyen el ambiente físico son una externalidad al sistema de estudio definido por las interacciones bióticas. Aún cuando estos principios son necesarios para la comprensión de la estructura y función de los ecosistemas, no son suficientes. De acuerdo al concepto de ecosistema los componentes abióticos son parte del mismo, por lo que se generan interacciones recíprocas entre estos y los componentes bióticos. Por lo tanto, es necesario incorporar dominios conceptuales provenientes de otras disciplinas, además de la biología, para lograr un enfoque adecuado a la naturaleza del sistema.

De este modo, para estudiar los ecosistemas es necesario el aporte de los conceptos y teorías de la ecología con aquellos originados principalmente en teoría de sistemas. Es así, como para el desarrollo de esta tesis se conjugaron elementos conceptuales provenientes de la teoría general de sistemas (Von Bertalanffy, 1968), teoría de redes (Higashi y Burns, 1991), teoría de la información (Ulanowicz, 1986, 1990) y de la termodinámica (Prigogine y Stengers, 1990). Los resultados de la tesis apoyan el uso de estos principios en la generación de mecanismos explicativos para cambios en la organización y desarrollo de los ecosistemas. Los fundamentos básicos de las teorías anteriormente expuestas permiten alcanzar una mejor comprensión de las relaciones de interdependencia existentes entre los componentes bióticos y abióticos de los

ecosistemas, algo que no puede ser explicado por la teoría de selección natural de Darwin, al menos en su actual formulación.

CONCLUSIONES

- El modelo teórico propuesto en esta tesis representa la estructura del ecosistema de río Clarillo, en cuanto a los componentes y interacciones se refiere (Figura 2 modificada). La estructura del ecosistema presentó variaciones temporales significativas en el número, tamaño (“biomasa”) e interacciones entre los componentes.
- Los componentes del ecosistema de río Clarillo utilizan carbono orgánico de origen alóctono y autóctono para generar sus biomásas, el que en gran medida es reciclado, a través de la estructura del ecosistema.
- El carbono orgánico alóctono es el principal recurso del ecosistema de río Clarillo, aún cuando el carbono orgánico autóctono explica valores de hasta un 28 % del flujo total. Cambios temporales en los aportes relativos de carbono orgánico alóctono y autóctono afectan los flujos totales del ecosistema de río Clarillo.
- El ecosistema lótico de río Clarillo presentó cambios temporales en su organización, los cuales estuvieron dados por modificaciones en su estructura y flujos intrasistémicos. Los cambios en la estructura ocurrieron principalmente por modificaciones en el tamaño y naturaleza de los componentes, mientras que los

cambios en los flujos intrasistémicos ocurrieron, tanto por modificaciones en la disponibilidad de carbono orgánico alóctono y autóctono, como por cambios en la producción de los componentes.

- La organización del ecosistema de río Clarillo se encontró permanentemente en las etapas iniciales de desarrollo (sensu Odum, 1969), incrementos en la organización del mismo ocurren durante los períodos de aguas bajas, siendo alterado este proceso drásticamente durante los períodos de aguas altas. Sin embargo, una característica importante en la organización del ecosistema lótico de río Clarillo, es la presencia de mecanismos de reciclamiento de nutrientes.
- A partir de los resultados de esta tesis, se propone un modelo teórico para explicar los cambios temporales en la importancia relativa de la heterotrofia versus la autotrofia en el metabolismo de los ecosistemas lóticos. El modelo se basa en la existencia de una alternancia temporal de metabolismos heterotróficos-autotróficos en los ecosistemas lóticos, como respuesta a perturbaciones exógenas de meso y macroescala.
- En este estudio se demuestra la importancia del enfoque holista en el análisis de los ecosistemas, ya que a partir del mismo, es posible la comprensión del desarrollo y evolución de los ecosistemas naturales (sensu Odum, 1969). Sin embargo, se requiere la conjunción de un enfoque reduccionista para el establecimiento de los mecanismos que permiten la expresión dinámica de los ecosistemas.

BIBLIOGRAFIA

ALLAN JD (1995) Stream ecology : structure and function of running waters. Chapman & Hall, New York. xii + 387 pp.

ALLEN P M (1985) Ecology, thermodynamics, and self-organization: towards a new understanding of complexity. En : RE Ulanowicz y T Platt (eds) Ecosystem theory for biological oceanography. Canadian Bulletin Fisheries and Aquatic Sciences 213: 3-26.

APHA, AWWA & WFF (1995) Standard Methods: for the examination of water and wastewater. 19 Edition. American Public Health Association. xxxiv + 1008 pp.

BAIN MB, FINN J T & HE BOOKE (1988) Streamflow regulation and fish community structure . Ecology 69: 382-392.

BARNES RSK & KH MANN, eds (1991) Fundamentals of Aquatic Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 270 pp.

BELL RT & J KUPARINEN (1984) Assessing phytoplankton and bacterioplankton production during early spring in Lake Erken. Sweden Applications Environmental Microbiology 48: 1221-1230.

BENKE AC & P Wallace (1980) Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. Ecology 61: 108-118.

- BENKE AC, T ARSDALL & D GILLESPIE (1984) Invertebrate productivity in a subtropical black water river: the importance of habitat and life history. *Ecological Monographs* 54: 25-63.
- BOSSEL H (1992) Real-structure process description as the basis of understanding ecosystems and their development. *Ecological Modelling* 63: 261-276.
- BOTHWELL ML (1985) Phosphorus limitation of lotic periphyton growth rates : an intersite comparison using continuous-flow troughs (Thompson River system, British Columbia). *Limnology and Oceanography* 30: 527-542.
- BOTHWELL ML (1989) Phosphorous-limited growth dynamics of lotic periphytic diatom communities: areal biomass and cellular growth rate responses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1293-1301.
- BOTT TL & A KAPLAN (1985) Bacterial biomass, metabolic state, and activity in stream sediment: relation to environmental variables and multiple assay comparisons. *Applications Environmental Microbiology* 50: 508-522.
- BOTT TL, LA KAPLAN & FT KUSERK (1984) Benthic bacterial biomass supported by streamwater dissolved organic mater. *Microbial Ecology* 10: 335-344.
- BOULTON AJ & PS LAKE (1992) Benthic organic matter and detritivorous macroinvertebrates in two intermittent streams in south-eastern Australia. *Hydrobiologia* 241: 107-118.
- BROOK TC (1984) Aspects of the decomposition of *Nymphoides peltata*. *Aquatic Botany* 19: 131-156.

CALDICHOURY R (1995) Variables hidrológicas, oferta de alimento y estructura de grupos funcionales bentónicos en ríos de regimen nival (Río Maipo Superior). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. viii + 73 pp.

CARMOUZE PP (1994) O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. Editora Edgard Blücher, Sao Paulo. 253 pp.

CARRICK HJ & GL FAHNENSTIEL (1991) The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnology and Oceanography* 36: 1335-1345.

CHRISTENSEN V & D PAULY (1992a) ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169 -185.

CHROST R J, ed (1991) *Microbial enzymes in aquatic environments*. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience, Springer-Verlag, New York. 317 pp.

CLOSS GP & PS LAKE (1994) Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs* 64: 1-21.

COLE JJ, GE LIKENS & D STRAYER (1982) Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology Oceanography* 27: 1080-1090.

COLE JJ, S FINDLAY & ML PACE (1988) Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series* 43: 1-10.

- CONNERS ME & RJ NAIMAN (1984) Particulate allocthonous inputs: relationships with stream size in an undisturbed watershed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 1473-1484.
- CUFFNEY TF, JB WALLACE & GJ LUGTHART (1990) Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* 23: 281-299.
- CUMMINS KW, RC PETERSEN, FD HOWARD, JC WUYCHECK & VC HOLT (1973) The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology* 54: 336-345.
- CUMMINS KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-641.
- CUMMINS KW & MA WILZBACH (1985) Field procedures for analysis of functional feeding groups of stream macroinvertebrates. Contribution 1611, Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Frostburg. 18 pp.
- DALE NG (1974) Bacteria in intertidal sediments: factors related to their distribution. *Limnology and Oceanography* 19: 509-518.
- DAVIES AL & JHR GEE (1993) A simple periphyton sampler for algal biomass estimates in streams. *Freshwater Biology* 30: 47-51.
- DE ANGELIS DL (1992) Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall, London. 132pp.
- ELLIOT JM (1977) Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication N° 25, Cumbria*. 160 p.

- FAIRCHILD GW & RL LOWE (1984) Artificial substrates which release nutrients : effects on periphyton and invertebrate succession. *Hydrobiologia* 114: 29-37.
- FAIRCHILD GW, RL LOWE & WB RICHARSON (1985) Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates: an in situ bioassay. *Ecology* 66: 465-472.
- FINDLAY S, JL MEYER & R RISLEY (1986) Benthic bacterial biomass and production in two blackwater rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1271-1276.
- FINDLAY S, D STRAYER, C GOUMBALA & K GOULD (1993) Metabolism of stream dissolved organic carbon in the shallow hyporheic zone. *Limnology and Oceanography* 38: 1493-1499.
- FISHER SG & G LIKENS (1973) Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 175-187.
- FISHER SG & SR CARPENTER (1976) Ecosystem and macrophyte production of the Fort River. *Hydrobiologia* 47: 175-187.
- FISHER SG, LT GRAY, NB GRIMM & DE BUSCH (1982) Temporal succession in a desert stream ecosystem following flash flooding. *Ecological Monographs* 52: 93-110.
- FISHER SG & NB GRIMM (1991) Streams and disturbance: are cross-ecosystem comparisons useful? En: Cole J, G Lovett & S Findlay (eds) *Comparative analyses of ecosystems: patterns, mechanism, and theories*: 196-221. Springer-Verlag, New York.

- FUENZALIDA H (1965) Hidrografía. En: Geografía Económica de Chile: 113-185. Corporación de Fomento de la Producción, Santiago. 802pp.
- FUHRMAN J & F AZAM (1980) Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California. *Applications Environmental Microbiology* 39: 1085-1095.
- GAJARDO R (1983) Sistema básico de clasificación de la vegetación nativa chilena. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Santiago. 315pp.
- GREGORY SV (1983) Plant-herbivore interactions in stream systems. En: Barnes JR & JW Minshall (eds) *Stream ecology: application and testing of general ecological theory*: 59-71. Plenum Press, New York.
- GROWNS IO & JA DAVIES (1994) Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a western Australian stream. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 417-438.
- GRUBAUGH J & J B WALLACE (1995) Funcional structure and production of the benthic community in a Piedmont river: 1956-1957 and 1991-1992. *Limnology and Oceanography* 40: 490-501.
- HECKY RE & P KILHAM (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33: 796-822.

- HEDIN LO (1989) Factors controlling sediment community respiration in woodland stream ecosystems. *Oikos* 56: 1-12.
- HIGASHI M & TP BURNS (1991) Enrichment of ecosystem theory. En: Higashi M & TP Burns (eds) *Theoretical studies of ecosystems: the network perspective*: 1-38. Cambridge University Press, Cambridge.
- HILL WR, MG RYON & EM SCHILLING (1995) Light limitation in a stream ecosystem: responses by primary producers and consumers. *Ecology* 76: 1297-1309.
- HOBBIE J, R DALEY & S JASPAR (1977) Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applications Environmental Microbiology* 33: 1225 - 1228.
- HORNICK LE, JR WEBSTER & EF BENFIELD (1981) Periphyton production in an Appalachian Mountain trout stream. *American Midland Naturalist* 106: 22-36.
- HORWITZ RJ (1978) Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs* 48: 307-321.
- JØRGENSEN SE, SN NIELSEN & LA JØRGENSEN (1991) *Handbook of ecological parameters and ecotoxicology*. Elsevier Science Publishers, New York. xxxi + 1263 pp.
- JØRGENSEN SE (1992a) *Integration of ecosystem theories: a pattern*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 331 pp.
- JØRGENSEN SE (1992b) Exergy and ecology. *Ecological Modelling* 63: 185-214.

- KAPLAN LA & TL BOTT (1983) Microbial heterotrophic utilization of dissolved organic matter in a piedmont stream. *Freshwater Biology* 13: 363-377.
- KAUSHIK NK & HBN HYNES (1971) The fate of dead leaves that fall into streams. *Archiv für Hydrobiologie* 68: 465-515.
- KRASSILOV VA (1996) A general scheme of ecosystem evolution. *Paleontological Journal* 30: 626-633.
- LAWSON DL, MJ KLUG & RW MERRIT (1984). The influence of physical, chemical, and microbiological characteristics of decomposing leaves on the growth of the detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera:Tipulidae). *Canadian Journal of Zoology* 62 : 2339-2343.
- LEWIS WM, HF WEIBEZAHN, JF SAUNDERS & SK HAMILTON (1990) The Orinoco river as an ecological System. *Interciencia* 15: 346-356.
- LIKENS GE, ed (1985) An ecosystem approach to aquatic ecology: Mirror lake and its environment. Springer-Verlag , New York. 516 pp.
- LORENZEN CJ (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343-346.
- MACKAY A (1981) The generalized inverse. *Practical computing* (September, 1981): 108 -110.
- MARGALEF R (1991) Teoría de los sistemas ecológicos. Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona. 290 pp.

- MARIN V (1997) General system theory and the ecosystem concept. *Bulletin of the Ecological Society of America* 78: 102-104.
- MASON CF (1976) Relative importance of fungi and bacteria in the decomposition of *Phragmites* leaves. *Hydrobiologia* 51: 65-69.
- MAY RM (1973) *Stability and complexity in model ecosystem*. Princeton University Press, Princeton. 178 pp.
- MAYER MS & GE LIKENS (1987) The importance of algae in a shaded headwater stream as a food for an abundant caddisfly (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society* 6: 262-269.
- METZLER GM & LA SMOCK (1990) Storage and dynamics of subsurface detritus in a sand-bottomed stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 47: 588-594.
- MEYER JL, GE LIKENS & J SLOANE (1981) Phosphorous, nitrogen and organic carbon flux in a headwater stream. *Archiv für Hydrobiologie* 91: 28-44.
- McCULLOUGH DA, GW MINSHALL & CE CUSHING (1979) Bioenergetics of lotic filter feeding insects *Simulium* spp. (Diptera) and *Hydropsyche occidentalis* (Trichoptera) and their function in controlling organic transport in streams. *Ecology* 60: 585-596.
- McINTOSH RP (1985) *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, England. 383pp.
- MERRIT RW & KW CUMMINS (1996) *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall / Hunt Publishing Company, Iowa. 862 pp.

- MIHUC TB & GW MINSHALL (1995) Trophic generalist vs. trophic specialist: implications for food web dynamics in post-fire streams. *Ecology* 76: 2361-2372.
- MINSHALL GW (1978) Autotrophy in stream ecosystem. *BioScience* 28: 767-771.
- MINSHALL GW (1988) Stream ecosystem theory: a global perspective. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 263-288.
- MORIN AM & N BOURASSA (1992) Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d' invertébrés benthiques d' eau courante. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 532-539.
- MUNDIE JH, KS SIMPSON & CJ PERRIN (1991) Responses of stream periphyton and benthic insects to increases in dissolved inorganic phosphorous in a mesocosm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 2061-2072.
- NAIMAN RJ (1983) The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds. *Ecological Monographs* 53: 73-94.
- NEIFF JJ (1990) Ideas para la interpretación ecologica del Parana. *Interciencia*. 15: 424-441.
- NEWBOLD JD, RV O'Neill, JW ELWOOD & W VAN WINKLE (1982) Nutrient spiralling in streams: implications for nutrient limitations and invertebrate activity. *American Naturalist* 120: 628-652.
- ODUM EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.

- ODUM HT (1971) *Environment, power and society*. Wiley Interscience, New York. 242 pp.
- O' NEILL RV & DE REICHLER (1980) Dimensions of ecosystem theory. En: Waring RH (ed) *Forest: fresh perspectives from ecosystem analysis*: 11-26. Oregon State University Press, Corvallis.
- O' NEILL RV, DL DE ANGELIS, JB WAIDE & TFH ALLEN (1986) *A hierarchical concepts of ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton. 253 pp.
- PARRA O & C BICUDO (1995) *Introducción a la biología y sistemática de las algas de aguas continentales*. Ediciones de la Universidad de Concepción, Concepción. 268 pp.
- PALMER C, J O'KEEFE, A PALMER, T DUNNE & S RADLOFF (1993) Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. *Freshwater Biology* 29: 441- 453
- PAUL RWJr, EF BENFIELD & JR CAIRNS (1983) Dynamics of leaf processing in a medium-sized river. En: Fontaine III TD & SM Bartell (eds) *Dynamics of lotic ecosystems*: 403-423. Ann Arbor Press, Ann Arbor.
- PERRIN CJ, ML BOTHWELL & PA STANLEY (1987) Experimental enrichment of a coastal stream in British Columbia: effects of organic and inorganic additions on autotrophic periphyton production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1247-1256.
- PETERSEN RC & KW CUMMINS (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4:345-368.

- PETERSON BJ, JE HOBBIIE, TL CORLISS & K KREIT (1983) A continuous-flow periphyton bioassay: test of nutrient limitation in a tundra stream. *Limnology and Oceanography* 28: 583-591.
- PETERSON BJ, JE HOBBIIE & T CORLISS (1986) Carbon flow in a tundra stream ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1259-1270.
- PIMM SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- PLA LE (1986) Análisis multivariado: método de componentes principales. OEA, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washinton. 95 pp.
- POFF NL & JV WARD (1989) Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1805-1818.
- POLOVINA JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem: the ECOPATH model and its application to french frigate shoals. *Coral Reefs* 3: 1-11.
- PRAT N (1991) Present trends in river studies. En : Ros JD & N Prats (eds) *Homage to Ramon Margalef; or why there is such pleasure in studying nature*: 1-12. *Oecologia Aquatica*, Barcelona.
- PRIGOGINE I & I STENGERS (1990) *La nueva alianza: metamorfosis de la ciencia*. Editorial Alianza, Barcelona. 359 pp.

- RAMIREZ C, R GODOY, D CONTRERAS & E STEGMAIER (1982) Guía de plantas acuáticas y palustres valdivianas. Dirección de Extensión, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 42 pp.
- REITER MA & RE CARLSON (1986) Current velocity in streams and the composition of benthic algal mats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1156-1162.
- RIEMANN B & B RUSSEL (1990) Advances in estimating bacterial biomass and growth in aquatic system. *Archiv für Hydrobiologie* 118: 385 - 402.
- RZOSKA J (1978) On the nature of rivers. Dr. Junk Publications, The Netherlands. 67 pp.
- SABATER S & F SABATER (1992) Longitudinal changes of benthic algal biomass in a mediterranean river during two high production periods. *Archiv fur Hydrobiologie* 124: 475-487.
- SCHINDLER DW (1977) The evolution of phosphorous limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- SHORT RA, SP CANTON & JV GUARD (1980) Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado mountain stream. *Ecology* 61: 727-732.
- SIOLI H (1975) Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. En: Golley FB & E Medina (eds) *Tropical Ecological Systems: Trends in terrestrial and aquatic research*: 275-288 pp. Springer-Verlag, New York.

- SMOCK L, E GILINSKY & D STONEBURNER (1985). Macroinvertebrate production in a southeastern United States black water stream. *Ecology* 66: 1491-1503.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. Freeman & Company, New York. 859 pp.
- STRAHLER AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38: 913-920.
- SUBERKROPP K, GL GODSHALK & MJ KLUG (1976) Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720-727.
- TANSLEY A (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- TAVARES-CROMAR AF & DD WILLIAMS (1996) The importance of temporal resolution in food web analysis: Evidence from a detritus-based stream. *Ecological Monographs* 66: 91-113.
- ULANOWICZ RE (1980) An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of Theoretical Biology* 85: 223-245.
- ULANOWICZ RE (1986) *Growth and development: ecosystem phenomenology*. Springer-Verlag, New York. 203 pp.
- ULANOWICZ RE (1987) Growth and development: variational principles reconsidered. *European Journal of Operational Research* 30: 173-178.
- ULANOWICZ RE (1990) Aristotelean causalities in ecosystem development. *Oikos* 57: 42-48.

- ULANOWICZ RE & LG ABARCA-AREANAS (1997) An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling* 95: 1-10.
- UNDERWOOD AJ (1989) The analysis of stress in natural populations. En: Calow P & RJ Berry (eds) *Evolution, ecology and environmental stress*: 51-78. Academic Press, London.
- VANNOTTE R, G MINSHALL, K CUMMINS, J SEDELL & C CUSHING (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- VOLLENWEIDER RA (1969) A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 213 pp.
- VON BERTALANFFY L (1968) *General System Theory: foundations, development, applications*. George Braziller, New York. 308 pp.
- WALLACE JB & JR WEBSTER (1996) The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41: 115- 139.
- WARD JW & JA STANFORD (1983) The intermediate disturbance hypotesis: an explanation for biotic diversity pattern in lotic ecosystem. En: Fontaine III TD & SM Bartell (eds) *Dynamics of lotic ecosystems*: 437-456. Ann Arbor Press, Ann Arbor.
- WELCOMME RL (1992) Pesca fluvial. FAO, Documento Técnico de Pesca N° 262, Roma. 302 pp.

WESTER JR & EF BENFIELD (1986) Vascular plant breakdown in freshwater ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:567-594.

WETZEL RG & GE LIKENS (1991) *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New York. 391 pp.