

SIGNIFICADO DE LA ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE ECOSISTEMAS ACUATICOS Y ZONAS ECOTONALES ALTIPLANICOS PARA SU EVALUACION, GESTION AMBIENTAL Y CONSERVACION

HERMANN A. MÜHLHAUSER

UNIVERSIDAD DE CHILE, FAC. DE CIENCIAS, DEPTO. DE CIENCIAS ECOLOGICAS, CASILLA # 653, SANTIAGO, CHILE

RESUMEN

Los Andes Centrales, que se extienden desde Cajamarca (07°50' S) en Perú hasta Antofagasta en Chile (23° 38' S) y Catamarca en Argentina (27°50' S), se caracterizan por una preponderancia de grandes altiplanicies ubicadas por sobre los 3.500 m s.n.m., las cuales reciben el nombre de Puna o Altiplano. En esta región, se desarrollan ecosistemas de altura de características muy peculiares. Las comunidades vegetales y animales de aquellos sistemas ubicados en la vertiente occidental del macizo Andino, responden a condiciones ambientales extremas, con una estación lluviosa corta, con fuertes variaciones diurnas de la temperatura (> 20 °C), las cuales pueden ir bajo el nivel de congelación, especialmente en la noche. Estando influenciadas, además, por los efectos más intensos de la radiación solar, baja presión de oxígeno y suelos inmaduros, no diferenciados, aguas con alto contenido salino e influencia de volcanes activos en su entorno. Nuestros estudios se desarrollan al interior del Parque Nacional y Reserva Mundial de la Biósfera Lauca. Como ejemplos de ecosistemas de altura se han investigado el humedal de Parinacota (18° 12' S- 69° 17' W), ubicado a 4.390 m s.n.m. y humedales en los lagos Chungará (18° 14' S, 69° 09' W), ubicado a 4.570 m s.n.m. y Cotacotani (18° 11' S, 69° 13' W), ubicado a 4.530 m s.n.m. El humedal de Parinacota y otros más pequeños en el entorno del lago Chungará son explotados en ganadería por pequeñas comunidades indígenas de la etnia Aymara asentadas en su alrededor. En las comunidades naturales se han caracterizado algunas relaciones entre el tamaño del sistema (humedal, lago), las características hidrológicas y las dimensiones ecotonaes, especialmente en relación a los parches del humedal y diferencias en la diversidad biológica. Los sistemas presentan una notable riqueza en especies, tanto en formaciones vegetacionales (más de 20), como en las asociaciones animales; existiendo en los sistemas acuáticos algunas diferencias de composición en fauna bentónica e íctica entre los subsistemas lóticos y lénticos. Del bofedal de Parinacota se ha desarrollado un modelo empírico de valorización utilizando mediciones energéticas en diversos niveles tróficos.

ABSTRACT

The Central Andes is the subregion of Peru, Bolivia and Northern Chile and Argentina that extends from Cajamarca in Perú (07°50' S) to Antofagasta in Chile (23° 38' S) and Catamarca in Argentina (27° 50' S). The most remarkable feature of this subregion is the formation of very high plateau lands, the Altiplano or Puna. Spreading elsewhere in the high plateau, are distinct ecosystems (lakes and wetlands), with well developed land/water, and water/water ecotones. Altiplano wetlands are ideal pastures for native camelids (Llama, Alpaca), and sheep. In the Altiplano, plant and animal communities and man itself, are adapted to extreme environmental conditions. Here, there is an asymmetry of rainfall and temperature, with the Pacific slopes drier and cooler than the eastern slopes. The present report is based on data derived from Parinacota, a Puna wetland ecosystem (4,390 m a.s.l.), and wetlands around Puna lakes Chungará (4,530 m a.s.l.) and Cotacotani (4530 m a.s.l.), both located at National Park and UNESCO Biosphere Reserve Lauca (18° 12' S; 69° 17' W). Human Aymara small communities are sparsely around and in the wetlands. At present the dominant subsistence activity is raising of llamas, alpacas and sheep based on natural vegetation. So far traditional, low-intensity management techniques that have successfully maintained or enhanced the functions of local wetlands and land/inland ecotones had been identified. Fundamentals of plant and animal communities had been studied in connection to a better management. The relationship between wetland size, hydrologic features, dimensions of the ecotone and biodiversity, plant nutrients and abiotic characteristics was also studied. Results showed over 20 plant associations in the wetland. Aquatic benthonic fauna shows a noticeable species richness. Qualitative and quantitative differences exist between lotic and lentic fauna. The investigation shows that in Parinacota wetland an assimilative capacity for nutrients and dissolved solids exists. To identify parameters of wetland patches and ecotones that need to be better understood, in connection to valuation and management, a descriptive conceptual model is developed. The model is supported with calorimetric measurements of energy trapped in the principal trophic levels described.

INTRODUCCION

El paisaje predominante en los Andes Centrales corresponde a un altiplano (> 3.500 m s.n.m.), también conocido como Puna. El Altiplano chileno se encuentra ubicado en el borde sur-occidental de este plateau andino. Esparcidos a través de este semidesierto frío y principalmente por sobre los 4.000 m s.n.m., se ubican diversos ecosistemas acuáticos, predominando lagos y humedales, también conocidos como bofedales o vegas). Estos bofedales constituyen sistemas peculiares los cuales soportan una economía de pastoreo de subsistencia para pequeños asentamientos nativos de la etnia Aymara. El pastoreo de la «alpaca» y la «llama» se realiza en esta zona desde antes de la conquista española (Santoro y Chacama, 1982).

Tradicionalmente la Puna ha sido una importante vía de paso entre la costa, las tierras altas y hacia el Este más allá de los Andes. Sin embargo la falta de interés por los pueblos del valle en colonizar estas tierras altas ha favorecido no sólo la continuidad étnica sino que también la supervivencia de humedales y lagos con una intervención antrópica mínima. Los objetivos de este trabajo se relacionan con los aspectos fundamentales de la estructura y función de humedales y lagos de alta altitud en el Altiplano chileno, en relación con su evaluación ambiental, su manejo y su conservación.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional y Reserva Mundial Unesco de la Biósfera, Lauca (18° 03'; 18° 27' S; 69° 02'; 69° 39' W). La base de datos fue colectada en el humedal de Parinacota (18° 12' S; 69° 17' W; 4.300 m s.n.m.) y bofedales ubicados en el entorno de los lagos Chungará (18° 14' S; 69° 09' W; 4.570 m s.n.m.) y Cotacotani (18° 11' S; 69° 13' W; 4.530 m s.n.m.).

Fisiografía y Clima: Las tierras altas en la cuenca del Lauca consisten de amplias llanuras (ubicadas sobre 4.000 m s.n.m.), delimitadas por cadenas montañosas, especialmente en el este y el oeste. Algunas de las montañas exceden los 6.000 m de altura. El humedal de Parinacota cubre un área de 21 km², el resto de los humedales estudiados no supera un área de unas pocas ha. Los lagos tienen áreas de 19,25 km² y 6,0 km², respectivamente.

La fisiografía presente de la Cuenca del río Lauca ha sido determinada por el volcanismo activo plio-pleistocénico de los Payachatas (volcanes Parinacota y Pomerape) que acumuló en el sector grandes masas de andesitas (González, 1966).

Para la región andina central Salas *et al.* (1966) han descrito nueve unidades fisiográficas. Parinacota, Chungará y Cotacotani se ubican en la unidad denominada Puna.

El clima: Es frío y seco. Las temperaturas diarias oscilan comúnmente hasta 30° C en el transcurso de 24 horas (especialmente durante los meses de invierno). Sin embargo, las temperaturas en la región varían con la altitud así como con características topográficas locales. Usualmente la temperatura desciende bajo cero durante la noche todo el año.

El régimen anual de precipitaciones está caracterizado por lluvias intensas durante el verano (Diciembre a Marzo) y un periodo seco largo que se extiende de Abril a Noviembre (Burgos, 1979). Los registros de precipitación en tres estaciones meteorológicas en la cuenca del Lauca para un período de veinte y seis años (1963 - 1989) fluctuaron en un rango entre 750 mm y < 100 mm. Los valores máximos se obtuvieron en Enero (media = 123,2 mm), Conaf (1986). En la Puna un régimen de pluviosidad irregular es también característico (Ottonello & Ruthsatz, 1982; Vila & Muhlhäuser, 1986; Muhlhäuser, en prensa).

Los Suelos: Los suelos hidromórficos predominantes en el humedal de Parinacota y el entorno de los lagos Chungará y Cotacotani son derivados de ceniza volcánica con horizontes oscuros y arenosos. Los tipos dominantes, que son comunes para toda la región meridional de la Puna árida (Beek & Bramao, 1968) son: regosols inmaduros, lithosols, aluviales y solonchaks. Los patrones de paisaje local, y la acción del viento, drenaje, erosión y vegetación sobre este humedal dan las condiciones para la remoción y acumulación de depósitos de suelo en rangos de profundidad entre unos pocos cm y más de 1 m. Sobre el suelo, y dependiendo de la fisiografía local existen depósitos de restos vegetales de profundidad y grado de mineralización variable. (Troncoso, 1983; De Carolis, 1986; Conaf, 1986).

Hidrología: El drenaje de la cuenca endorreica, superior del río Lauca (495 km²) comprende varios subsistemas dispuestos en un patrón altitudinal, formando un continuo entre el lago Chungará en la cuenca más alta (280 km²) y lagunas de Cotacotani más el bofedal de Parinacota (cuenca de 100 km²) ubicados aguas abajo (Klohn, 1972). Los principales tributarios son el río Chungará (flujo medio: 400 l/s), para el lago Chungará; los ríos Benedicto Morales (flujo medio: 100 l/s) y Encuentro (20 l/s) para lagunas Cotacotani; río Desaguadero (flujo medio 150 l/s) para el humedal de Parinacota. Este sistema inter-conectado es drenado por el río Lauca (300-1.000 l/s). Este río desagua finalmente en el salar de Coipasa localizado en Bolivia. Los parámetros de calidad del agua se indican en el Cuadro 1.

Vegetación: La formación vegetal de los bofedales corresponde a la de una pradera de alta altitud, con una cobertura de 50 a 100 %. La mayoría de las especies son xerófitas y están adaptadas a las condiciones ambientales extremas de la Puna altoandina. La comunidad de plantas herbáceas cubre un 37 % del área del bofedal. El Cuadro 2, muestra las especies dominantes. Se ha descrito 24 combinaciones de 16 especies de herbáceas y de matorral para el área del bofedal de Parinacota (Troncoso, 1983; Caviedes y Serey, 1992). La mayor parte de la biomasa vegetal corresponde a *Oxychloe andina* (Juncaceae), una geófito, rizomatosa de hojas cortas y duras. Esta planta sólo crece sobre los 4.000 m con un patrón vegetativo específico del tipo parche y forma parte de 11 combinaciones de plantas en el humedal. Los parches de vegetación están espacialmente estructurados en forma de "colchones". El tracto central consiste de *Oxychloe andina* combinada con *Werneria pygmaea*, *W. pinnatifida*, *Distichia muscoides* y *Gentiana prostata*. En áreas más secas del bofedal devienen dominantes dos especies de Graminae: *Festuca* sp. y *Deyeuxia* sp. La comunidad de plantas acuáticas tanto en los lagos como en los humedales está caracterizada por una vegetación sumergida dominada por *Myriophyllum elatinoides*, *Azolla foliculoides*, *Elodea Potamogeton*, *Potamogeton pectinatus*, *Callitriche stagnalis* y la especie emergente *Deyeuxia* sp. En el ecotono tierra/ agua se hacen dominantes dos especies del matorral: *Parastrephia quadrangularis* y *Parastrephia lepidophylla*. La composición florística varía dependiendo de la pendiente, flujo de agua y orientación. Taxonómicamente se puede considerar como endémicas de la Puna a los siguientes géneros de plantas encontrados en el humedal de Parinacota (Kalin Arroyo, 1982): *Oxychloe*, *Azorella*, *Gentiana*, *Werneria* y *Parastrephia*. La vegetación en los humedales de alta altitud depende fundamentalmente de las condiciones hidrológicas. En un gradiente desde terreno seco a zonas inundadas en el ecotono, la estructura de la biomasa de *O. andina* mostró diferencias significativas: En el borde más seco, aguas arriba, el cual se inunda ocasionalmente por períodos de tiempo cortos, se encuentra una biomasa pequeña. La biomasa máxima se observa en áreas que son inundadas frecuente o permanentemente (Cuadro 3). Las zonas ecotonales del humedal puede tener una alta biodiversidad. Sin embargo debido a factores locales, la biodiversidad puede ser difícil de predecir (Holland *et al.*, 1990). Los ecotonos en humedales altoandinos no son una excepción. Acá la mayor riqueza en especies está asociada con áreas permanentemente inundadas, mientras la menor biodiversidad se observa cerca del borde que limita con el sistema terrestre semidesértico.

Fauna de Invertebrados Acuáticos y Peces: Los subsistemas lóticos y lénticos en la Reserva Lauca son ricos en fauna acuática. Los invertebrados están representados principalmente por crustáceos, insectos y gastrópodos. El valor más importante

CUADRO 1.

CAMBIOS EN PARÁMETROS DE CALIDAD DE AGUA EN UN GRADIENTE EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA LAUCA.
VALORES MEDIOS DE TRES LOCALIDADES EN CADA ZONA * (1 D.S.)

Zona	pH	Conductividad	Sólidos suspensos	Total-N	Mhos/cm	g/l	g/l	25°C
Chungará	9.1	1400.0	1,11*	574.00	(0.2)	(112.0)	(0.026)	(5,26)
Laguna Cotacotani	8.2	850.9	0.026	434.09	(0.0)	(7.0)	(0.001)	(6.15)
Aguas arriba Parinacota	8.2	845.0	0.027	439.77	(0.3)	(15.4)	(0.005)	(45.86)
Zona media Parinacota	8.0	742.6	0.021	386.36	(0.4)	(47.8)	(0.006)	(39.10)
Aguas abajo Parinacota	8.5	680.0	0.011	344.31	(0.7)	(58.6)	(0.002)	(25,08)
* = Sólidos disueltos totales								

de los invertebrados acuáticos en los humedales es el papel que tienen en el soporte sostenido de la cadena trófica (Murkin & Wrubleski, 1988). En bofedales como Parinacota y lagos como Chungará y Cotacotani los invertebrados acuáticos están mayoritariamente asociados con Macrófitas y detritus vegetal. La abundancia de los grupos dominantes de invertebrados pueden ordenarse como sigue: Desmenuzadores (Anfípodos); Pastoreadores (caracoles de los géneros *Tafia* y *Ancylus*); filtradores y colectores (quironómidos, Diptera); Hemiptera, Coleoptera, Odonata, Tricoptera y Efemeroptera; otros consumidores Anélidos, Hirudíneos (sanguijuelas), Oligoquetos. Los peces están representados en los humedales por dos especies, un pequeño bagre (*Trichomycterus laucaensis*, "suche"), dominante en los sistemas lóticos y *Orestias* sp, "corvinilla", un ciprinodóntido, dominante en los sistemas lénticos. Se observan diferencias en la abundancia, biomasa y diversidad de las comunidades de invertebrados acuáticos entre ambientes lóticos (fluviales) y lénticos (lacustres). La trofodinámica muestra que *T. laucaensis* y *Orestias* sp; consumidores tope en sistemas lóticos y lénticos respectivamente, se alimentan de presas totalmente diferentes. *T. laucaensis* consume preferentemente Anfípodos y *Orestias* sp zooplancton y Dípteros quironómidos (Vila, no publicado). Aunque el paisaje acuático en los bofedales y zona litoral de los lagos aparece muy monótono, existen diferencias finas y leves entre los ambientes lénticos y lóticos. Por ejemplo, en los canales del humedal donde el flujo de agua está en un rango entre 0,2 y 0,4 m/s, las especies vegetales dominantes son: *Myriophyllum elatinoides*, *Elodea potamogeton*, *Potamogeton pectinatus* y *Minulus luteus*. En las lagunas donde el flujo del agua está en un rango entre 0,05 y 0,1 m/s las plantas dominantes son: *Ranunculus* sp, *Azolla filiculoides* y *Lemna giba* (De Carolis, 1986). Un patrón de distribución similar se observa con la fauna acuática. En los canales los grupos dominantes son: raspadores y desmenuzadores (Anfípodos y Tricópteros). En las lagunas predominan los filtradores (Zooplankton y Dípteros Quironómidos). En la red de canales las lagunas pequeñas funcionan como nodos, conectando una red de diferentes cursos de agua. Sugerimos que las lagunas (en verdad, expansiones de los canales) tienen un rol en los bofedales como ecotonos agua/agua. Ciertamente se requiere de mayor investigación para probar esta hipótesis.

Otros Vertebrados: En estos sistemas de alta altitud es posible encontrar tres especies de Anfibios: *Pleurodema marmorata* y *Telmatobius peruvianus* (Leptodactylidae), y *Bufo spinulosus* (Bufonidae). Los humedales de alta altitud de la Puna son también un refugio para una rica avifauna. Muchas de estas especies de aves son migratorias (Sallaberry, comunicación personal). Especies importantes son la "tagua gigante" (*Fulica gigantea*), que es endémica. El "pato jergón chico" (*Anas flavirostris*). La "guayata" (*Chloephaga melanoptera*) y la "gaviota andina" (*Larus serranus*). Hasta ahora las relaciones tróficas entre las comunidades de vertebrados e invertebrados acuáticos, anfibios y aves no han sido investigadas. Ocasionalmente dos roedores entran desde el sistema terrestre al bofedal, se trata de: *Lagidium viscacia* (vizcacha) y *Phyllotis boliviensis* (lauchón orejado).

Pastoralismo: La economía indígena de la Puna ha sido tradicionalmente definida como pastoral y la evidencia arqueológica-antropológica lo sostiene (Otonello y Ruthsack, 1982; Castro, 1982, 1992, en prensa). En la actualidad la Economía pastoral en la región del Lauca es sostenida por camélidos y ovejas. Sin lugar a dudas la "Llama" (*Lama glama*) y la «Alpaca» (*Lama pacus*) son los animales más comunes en el Altiplano ya que suplen de lana, transporte y ocasionalmente carne a las comunidades pastoriles locales. La localización de los asentamientos humanos depende por lo tanto de las condiciones ambientales locales y de los movimientos de sus rebaños. De acuerdo a Rotondaro (1992), en los sistemas estudiados existe un pequeño asentamiento

CUADRO 2.

ESPECIES DOMINANTES DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS EN LOS HUMEDALES ANDINOS DE ALTA ALTITUD DE LA RESERVA DE LA BIÓSFERA, LAUCA.

Especies	Familia
<i>Agrostis tolucensis</i>	Graminae
<i>Azolla filiculoides</i>	Azollaceae
<i>Carex incurva</i>	Cyperaceae
<i>Distichia muscoides</i>	Juncaceae
<i>Festuca rigescens</i>	Graminae
<i>Hypochoeris taraxacoides</i>	Compositae
<i>Lachemilla diplophylla</i>	Rosaceae
<i>Oxychloe andina</i>	Juncaceae
<i>Werneria pygmaea</i>	Compositae
<i>Werneria pinnatifida</i>	Compositae
<i>Werneria spathulata</i>	Compositae

CUADRO 3

**BIOMASA DE OXYCHLOE ANDINA, UNA ESPECIE HERBÁCEA DOMINANTE EN UN GRADIENTE EN PARINACOTA, UN HUMEDAL ANDINO DE ALTA ALTITUD.
VALORES MEDIOS DE 10 LOCALIDADES EN CADA ZONA ± 1 D.S.**

Zona	Biomasa Vegetal kg/ha
Cuenca superior/ecotono del bofedal inundado en época lluviosa	3250 (367)
Zona Media inundada todo el año excepto al final de la estación seca	5800 (556)
Zona baja permanentemente inundada a través del año	7000 (486)

urbano (Parinacota), una aldea que es ocupada sólo durante festivales religiosos y dos tipos de asentamientos tradicionales: Composiciones con casa, bodegas y corrales. Estos son asentamientos permanentes. La gente considera a estos asentamientos permanentes como su hogar. Un segundo tipo de asentamiento tradicional es el «puesto» de pastoreo; éstos son unidades habitacionales aisladas y que se distribuyen en el perímetro del bofedal. Están ocupados temporalmente dependiendo de la disponibilidad de pasturas. Las familias individuales poseen varios puestos, moviéndose de uno a otro durante el año. La propiedad de la tierra es privada o comunal. El desarrollo pecuario por las distintas familias es realizado en una franja de pasturas delineada por límites físicos tales como: cuencas, cimas, rocas, etc. La franja incluye territorios de humedal y semidesierto seco. Los rebaños se mueven alternadamente por diferentes pasturas localizadas en el humedal y en la zona seca.

EVALUACION AMBIENTAL Y MANEJO

En los humedales de la Reserva de la Biósfera Lauca existen cerca de 10.000 cabezas de ganado de camélidos y ovejas. Troncoso (1983) y De Carolis (1986) han investigado la capacidad de carga para las pasturas localizadas en el humedal de Parinacota. Concluyen que la asociación vegetal: *Oxychloe andina* - *Werneris pygmaea* - *Deyeuxia curvula* tiene la mejor tasa

de conversión para la cría de ganado. En una primera aproximación entrega una carga sustentable de 2,03 llamas/ha/año. Sin embargo el humedal estaría soportando una sobrecarga de 2,06 a 3,53. Para conservar el bofedal, el cual de otra manera tendería a desaparecer por un uso no sustentable, los pastores nativos utilizan técnicas blandas de manejo (Castro, en prensa). Estas metodologías han conservado o incrementado exitosamente las funciones de los ecotonos en los humedales de alta altitud. Las técnicas de manejo están relacionadas principalmente con métodos de regadío. Virtualmente cada característica estructural y funcional de los bofedales está directa o indirectamente determinada por la hidrología (Carter, 1986; Bedford y Preston, 1988). Muhlhauser (en prensa) ha evidenciado de que los bofedales constituyen ecosistemas frágiles muy dependientes del agua. Sin embargo, los Aymara pueden constreñir o expandir los ecotonos tierra/agua, utilizando técnicas de regadío simples y apropiadas. Un nuevo parche de humedal puede desarrollarse en un lapso de cuatro años de adecuado manejo (De Carolis, 1986).

Modelo conceptual para el ecosistema de humedal de alta altitud: Este modelo ha sido desarrollado utilizando la estructura fundamental de flora y fauna natural del bofedal de Parinacota. La construcción del modelo está aún en progreso. Ha sido complementado con mediciones energéticas, calorimétricas en los distintos niveles tróficos de la trama alimentaria. Mediciones de Piranómetro dieron un valor de $4,18 \times 10^{13}$ kcal/año. Mediciones calorimétricas en parches vegetacionales del humedal de Parinacota dieron valores alrededor de $2,55 \times 10^{11}$ kcal/año. La vegetación acuática dió valores de $1,28 \times 10^{10}$ kcal/año. Consumidores tope como Orestias dieron valores de $2,77 \times 10^8$ kcal/año. *T. laucaensis* entregó un valor de $2,23 \times 10^5$ kcal/año. Esta aproximación parece adecuada para evaluar cuantitativamente cualquier modelo propuesto. Sin embargo, la verdadera pregunta es: ¿Cómo valorar los humedales andinos de alta altitud? Hasta ahora la disciplina de la Economía Ecológica ha desarrollado algunas aproximaciones para la valoración práctica de los ecosistemas (Constanza, 1991; Constanza *et al.*, 1992; Muhlhauser, enviado). En la valoración, se deberán tomar decisiones acerca de la preservación de hábitat, biodiversidad, así como los intereses de las poblaciones humanas locales. De este modo se estaría alcanzando metas para un manejo ambientalmente adecuado del sistema. La aproximación, por otra parte, debiera ser válida para los distintos escenarios en los cuales el uso sostenido de los bofedales y su entorno sea llevado a cabo. Proponemos una aproximación muy práctica cual es el concepto de «Salud del Ecosistema» (*sensu* Constanza *et al.*, 1992), asociado al uso de una moneda común tal como Energía o Flujo de Nutrientes (C, N, P).

CONCLUSION

Los humedales andinos de alta altitud o bofedales han sostenido un pastoralismo como una economía básica de subsistencia antes y después de la conquista española hasta nuestros días. Los bofedales son ecosistemas peculiares, donde la vegetación, la fauna e incluso el hombre están adaptados a condiciones ambientales extremas. Del presente estudio se puede concluir lo siguiente:

- La composición florística incluye varias especies endémicas de plantas, existentes sólo en la Puna.
- En los humedales estudiados, la fauna de invertebrados acuáticos constituye un eslabón fundamental y crítico de la unión entre los recursos productores primarios/detrítus del ecosistema y los consumidores secundarios de orden superior, incluyendo: peces, anfibios y aves acuáticas.
- Los parches de humedales altoandinos y sus zonas ecotonaes (tierra/agua o agua/agua) constituyen sistemas frágiles, altamente dependientes del régimen hidrológico local, y no pueden ser manejados aisladamente de: el drenaje de la cuenca superior, los sistemas terrestres semiáridos ubicados en su entorno, ni de los ecosistemas ubicados aguas abajo del humedal. El conocimiento adecuado de las condiciones hidrológicas en la región es un factor clave en la conservación de los humedales altoandinos.
- Otros factores importantes son aquellos relacionados con tasas de mineralización y reciclamiento de materia orgánica y el rol del anillo microbiano en condiciones de alta altitud. También un conocimiento adecuado de los ciclos biogeoquímicos y del flujo de energía.
- Prever la necesidad de reconciliar los usos tradicionales de los recursos existentes en estos humedales lagos y lagunas de alta altitud con las presiones de la sociedad mayor urbana ubicada en pisos altitudinales más bajos. Tales presiones se traducen en mayores demandas de agua para uso potable regadío minería y producción de electricidad.

Un conocimiento apropiado de la estructura y funciones de los humedales andinos de alta altitud debería entregar mecanismos para un uso sustentable de sus recursos.

REFERENCIAS

- Bedford, B. L. y Preston, E. M., 1988. Developing the scientific basis for assessing cumulative effects of wetland loss and degradation on landscape functions: status, perspectives and prospects. *Environmental Management* 12: 751-771.
- Beek, K. I., y Bramao, D. L., 1968. Nature and geography of South American soils. In: E. I. Fittkau *et al.*, (eds.) *Biogeography and*

Ecology in South America, Vol. 1. Dr W Junk, The Hague: 82-112.

Burgos, J. I., 1979. Climatic controls on the South American continent. In: Numata, M. (ed.) Ecology of Grasslands and Bamboolands in the World. W. Junk Publishers. The Hague: 20-29.

Carter, V., 1986. An overview of the hydrologic concerns related to wetlands in the United States. Canadian Journal of Botany 64:364-374.

Castro, M., 1982. Estrategias socioculturales de subsistencia en las comunidades aymaras altoandinas, en el interior de la provincia de Arica. Parinacota. In: Veloso, A. & Bustos, E. (eds.) El hombre y los Ecosistemas de Montaña. El ambiente natural y las poblaciones humanas de los andes del norte grande de Chile (Arica Lat. 18° 28° S). Las poblaciones humanas del altiplano chileno: Aspectos genéticos, reproductivos y socioculturales: Vol. 11, 99-132.

Castro, M., 1992. Utilización de recursos hídricos, economía de pastoreo y asentamientos humanos en la Puna árida. En: R. Tecchi & A. Veloso (eds.). Ecosistemas altoandinos de Argentina y Chile. Memorias del Instituto de Biología de la Altura. Universidad Nacional de Jujuy. 3: 69-76.

Castro, M. (aceptado). The use of water resource, pastoralism economy and human settlements in the dry Puna. In: Romero, H. (ed.). Proceedings of the 2nd International Workshop of Mountain Ecology. International Mountain Society. Santiago, October, 1991.

Caviedes, E. y Serey, I. 1992. Estado del conocimiento de la Vegetación de los Andes del Norte de Chile y Argentina. Memorias del Instituto de Altura. Universidad Nacional de Jujuy, Argentina, 3:11-17.

Conaf, 1986. Plan de manejo del Parque Nacional Lauca. Documento de Trabajo # 82. Corporación Nacional Forestal, I. Región Tarapacá, 298 p.

Constanza, R. (ed.), 1991. Ecological Economics. Columbia University Press, New York.

Constanza, R., Nonon, B y Haskell, B., 1992. Ecosystem Health. Island Press, Washington

De Carolis, G., 1986. Descripción del sistema ganadero y hábitos alimentarios de ovinos y camélidos domésticos, en el bofedal de Parinacota. Memoria Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile, 259 p.

González, O., 1966. El sistema volcánico de los Nevados de Payachata. Revista Universitaria (Universidad Católica), 50-51: 383-395.

Holland, M. M., Whigham, D.F. y B. Gopal, 1990. The characteristics of wetland ecotones. In: R. J. Naiman & H. Décamps (eds.) The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Unesco-Parthenon, New Jersey: 171 - 198.

Kalin-Arroyo, M. Villagrán, C. Marticorena, C. y Armesto, J. 1982. Flora y relaciones biogeográficas en los Andes del Norte de Chile (18° a 19° S). In: A. Veloso & E. Bustos (eds.) El hombre y los ecosistemas de montaña. El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°-20° S). Vol. I. La Vegetación y vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y Chungará. Unesco-MAB 6, Santiago: 71-92.

Klohn, W. 1972. Hidrografía de las zonas desérticas de Chile. Contribución Proyecto CHI-35. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, 188 p.

Mühlhauser, H. Geoecology of a high altitude wetland in the Chilean Altiplano. Relevance for landscape and ecosystem structure. In: H. Romero (ed). Proceedings of the 2nd International Workshop of Mountain Geoecology. International Mountain Society. Santiago, October 1991, (en prensa).

Mühlhauser, H. Ecológicos + Economistas ° Impacto Ambiental. Revista Medio Ambiente, enviado.

Murkin, H. R. y D. A. Wrubleski, 1988. Aquatic invertebrates of freshwater wetlands: function and Ecology. In: Hook, D. D. et al., (eds.) The ecology and management of wetlands. Volume I: Ecology of wetlands. Croom Helm, Londres, 592 p.

Otonello de G. Reinoso, M. y B. Ruthsntz, 1982. Environment, human settlement, and agriculture in the Puna de Jujuy, Argentina. A case study of land use change. Mountain Research and Development 2: 111-126.

Peterjohn, W. T. y D. L. Correll, 1986. The effect of riparian forest on the volume and chemical composition of base flow in an agricultural watershed. In: Correll D. L. (ed.). Watershed research perspectives. Smithsonian Institution Press. Washington D. C: 244-262.

Rotondaro, R., 1992. Asentamientos humanos en Chungará (Chile) y Pozuelos (Argentina). Memorias del Instituto de Biología de la Altura. Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. 3:35- 48.

Salas, R. Kast, R. Montecinos, F. y Salas, R., 1966. Geología y recursos minerales del Departamento de Arica. Provincia de Tarapacá. Santiago, IIG, Bol. 21, 114 p.

Santoro, C. y Chacama, J., 1982. Secuencia Cultural de las Tierras Altas del Area Centro Sur Andina. Rev. Chungará 9. Universidad de Tarapacá, Arica.

Schnabel, R., 1986. Nitrate concentrations in a small stream as affected by chemical and hydrological interactions in the riparian zone. In: D. L. Correll (ed.) Watershed research perspectives. Smithsonian Institution press. Washington D.C: 263-282.

Troncoso, R., 1983. Caracterización ambiental del ecosistema bofedal de Parinacota y su relación con la vegetación. Memoria de Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile, 252 p.

Vila, I. y Mühlhauser, H., 1987. Dinámica de lagos de altura: perspectivas de investigación. Archivos de Biología y Medicina Experimental 20: 95-103.