



Latin American Journal of Aquatic Research

E-ISSN: 0718-560X

lajar@ucv.cl

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Chile

Delgado, Luisa E.; Tironi, Antonio; Vila, Irma; Verardi, Gabriela; Ibáñez, Carlos; Agüero, Belén; Marín, Víctor H.

El humedal del Río Cruces, Valdivia, Chile: una síntesis ecosistémica

Latin American Journal of Aquatic Research, vol. 42, núm. 5, noviembre, 2014, pp. 937-949

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
Valparaiso, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=175032686001>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Review

El humedal del Río Cruces, Valdivia, Chile: una síntesis ecosistémica

Luisa E. Delgado¹, Antonio Tironi¹, Irma Vila², Gabriela Verardi³, Carlos Ibáñez³
Belén Agüero³ & Víctor H. Marín³

¹Fundación CTF, Padre Mariano 391, Oficina 704, Providencia, Santiago, Chile

²Laboratorio de Limnología, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias
Universidad de Chile, P.O. Box 653, Santiago, Chile

³Laboratorio de Modelación Ecológica, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias
Universidad de Chile, P.O. Box 653, Santiago, Chile

RESUMEN. En este artículo se hace una revisión de la información científica disponible respecto del ecosistema del Humedal del Río Cruces en Valdivia, Chile, en el período 2004-2014. Esta se emplea en la generación de un modelo conceptual del ecosistema, que a su vez es usado para generar una hipótesis sintética respecto del cambio de estado experimentado por el humedal durante el 2004/2005. El modelo se basa en la concentración de sólidos en suspensión en el humedal como variable controladora la que es afectada por procesos de la cuenca geográfica (*e.g.*, tala rasa de zonas forestales) y procesos de re-suspensión de sedimentos en el humedal afectados por la presencia o ausencia de macrófitas.

Palabras clave: *Egeria densa*, cisne de cuello negro, humedal Río Cruces, sólidos en suspensión, tala rasa, modelo conceptual, Chile.

The Río Cruces wetland, Valdivia, Chile: an ecosystemic synthesis

ABSTRACT. We review in this article the 2004-2014 scientific information on the Río Cruces wetland ecosystem, Valdivia, Chile. This information is used in the generation of a conceptual ecosystem model, which is used in turn to generate a synthetic hypothesis about the regime shift during 2004/2005. The model is based on the concentration of suspended solids in the wetland as controlling variable, affected by watershed processes (*e.g.*, clear-cut forestry) and re-suspension of sediments in the wetland affected by the presence or absence of macrophytes.

Keywords: *Egeria densa*, black-necked swans, Río Cruces wetland, suspended solids, clear-cut forestry, conceptual model, Chile.

Corresponding author: Víctor H. Marín (vmarin@antar.uchile.cl)

INTRODUCCIÓN

El diccionario de la lengua de la Real Academia de España en su edición 22 del año 2001, define síntesis como “composición de un todo por la reunión de sus partes”. Si se considera que la definición original de ecosistema propone que este corresponde a “el conjunto de organismos y la totalidad de los factores físicos” (Golley, 1993), entonces se podría concluir, por cierto que erróneamente, que el título de este artículo es de suyo redundante. Sin embargo, la conceptualización ecosistémica actual es derivada de la Teoría General de Sistemas (Von Bertalanffy, 1976) y del pensamiento sistémico (Edson, 2008), donde estos se definen como un conjunto de componentes interactuantes. Por tanto,

una síntesis ecosistémica se puede definir como la composición de un todo, el ecosistema, por medio de la reunión de sus partes y de las interacciones entre ellas. Una de las metodologías empleadas para tal composición es la generación de modelos conceptuales (Marín & Delgado, 2008). Estos corresponden a expresiones simbólicas de los mecanismos que se propone regulan el sistema bajo estudio y que pueden ser clave para entender procesos complejos que de otra forma no serían aparentes (Parysow & Gertner, 1997). Por ejemplo, Gómez-Sal *et al.* (2003) usan modelos conceptuales para analizar alternativas de manejo del paisaje; Delgado *et al.* (2009) generan modelos conceptuales, usando una aproximación participativa, orientados al manejo de ecosistemas; González *et al.*

(2011) proponen un modelo conceptual para explicar las principales características de la mancha café en el agua del humedal del Río Cruces, Valdivia, Chile; Stuardo-Ruiz *et al.* (2014) desarrollan un modelo conceptual para el manejo integrado del estuario del río Maullín en Chile.

Hace ya una década, en el 2004, se produjo un cambio en un componente biológico de un ecosistema acuático que generó, a su vez, uno de los mayores conflictos socio-ambientales recientes de los que se tenga registro en Chile: la emigración y muerte de cisnes de cuello negro (*Cygnus melancoryphus*) en el Humedal del Río Cruces, o Santuario de la Naturaleza Carlos Anwandter (Marín & Delgado, 2013). El conflicto se originó debido a la correspondencia en el tiempo de los cambios con el inicio de las operaciones de una planta de celulosa 25 km aguas arriba del humedal. Con posterioridad a este evento, que significó una reducción local en la población de cisnes de cuello negro cercana al 96,4% en un período de seis meses (Delgado *et al.*, 2009), se han publicado varios artículos referidos a la ecología del humedal y su cuenca hidrográfica. Sin embargo, no existe una síntesis ecosistémica y en su ausencia la generación de estrategias de manejo para el humedal podrían ser basadas en información parcial (*e.g.*, Díaz *et al.*, 2006). El principal objetivo de este artículo es la presentación y discusión de tal modelo conceptual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Un modelo conceptual, así como cualquier otro tipo de modelo referido a un sistema ecológico, se construye a partir de preguntas específicas (Delgado *et al.*, 2009). Alternativamente, si se usa una aproximación clásica de sistemas dinámicos, el propósito de construir un modelo es estudiar el comportamiento del sistema identificando un conjunto mínimo de componentes que expliquen el “grueso de su comportamiento”, lo que reemplaza a dichas preguntas específicas (van den Belt, 2004). Sin embargo, tal conjunto mínimo es “observador dependiente”, por lo que cualquier modelo de un sistema complejo refleja solo un subconjunto de todas las posibles interacciones al interior del sistema (Marín & Delgado, 2008; Giampietro, 2002).

Para los propósitos de este artículo, el modelo conceptual generado se basó en la pregunta: ¿Que componentes y procesos del ecosistema del humedal del Río Cruces y su cuenca hidrográfica pueden explicar su estado ecológico actual y sus transiciones en la última década? Como parte del proceso de responder esta pregunta se han incluido forzantes provenientes del uso antropogénico del ecosistema (*e.g.*, planta de celulosa, desarrollo forestal, agricultura,

etc.). Se considera a estos elementos como forzantes pues la interacción es de una sola vía, del forzante al ecosistema, sin posibilidad de revertir su dirección (*i.e.*, el ecosistema no influye en el forzante).

El modelo se construyó usando el programa Stella Research 10, mediante el cual se definieron variables de estado, procesos que las relacionan y que definen sus interacciones, así como forzantes externos al ecosistema. Las interacciones entre forzantes, procesos y componentes se implementaron por medio de flechas desde el elemento que produce el efecto a aquél que lo recibe.

La información científica usada para la generación del modelo conceptual tuvo dos orígenes: (I) artículos publicados entre 2004 y 2014, (II) datos colectados en el humedal entre 2011 y 2013 como parte del proyecto Fondecyt-Chile N° 1110077 (LME, 2014). Respecto de la literatura publicada, se revisaron tres bases de datos: ISI Web of Knowledge (<http://apps.Webofknowledge.com/>), Scientific Electronic Library Online (<http://www.scielo.cl>) y Scopus (<http://www.scopus.com>), donde se buscó artículos usando como palabras clave “Río Cruces” y “Santuario Carlos Anwandter”. Una vez obtenidos, se contactó a los autores con el propósito de consultar respecto de nuevos artículos (*e.g.*, en prensa). Esta revisión generó un total de 17 artículos (Tabla 1).

Respecto de los datos colectados en el humedal, una parte ha sido publicada en dos artículos (Marín *et al.*, 2014; Delgado & Marín, 2013). La metodología de toma de muestras y análisis se especifican en Marín *et al.* (2014) publicado en esta revista. En este artículo se incorporan, a las variables ya analizadas, otras cinco variables medidas en las mismas estaciones (Fig. 1): velocidad de la corriente, oxígeno disuelto, concentración de aluminio total, concentración de fitoplancton y concentración de Fe^{+2} . La velocidad de la corriente y la concentración de oxígeno fueron medidas con una sonda Aanderaa Seaguard RCM SW por 20 a 30 min en cada estación. La velocidad se midió mediante un correntómetro Doppler y la concentración de oxígeno con un sensor óptico. Las muestras para determinar la concentración de aluminio total, fijadas con ácido nítrico, se tomaron en la superficie con un balde de plástico desde la proa de la embarcación una vez que esta se orientó respecto de la corriente dominante. La concentración de aluminio se determinó mediante los procedimientos APHA (2005). El fitoplancton se analizó en muestras superficiales de 1 L con un microscopio invertido. Adicionalmente, durante diciembre 2012 se tomaron muestras de 1 L en tres estaciones (Puente Cruces en la desembocadura del Río Cruces; frente a Punucapa y en la desembocadura del Río Pichoy), para realizar un análisis granulométrico de las partí-

Tabla 1. Artículos científicos publicados en el periodo 2004-2014 relacionados con la ecología del ecosistema Humedal del Río Cruces.

Referencia	Tema principal
Delgado & Marín (2013)	Cambios en el área del hábitat de los cisnes de cuello negro comenzaron antes del 2004.
Gonzalez & Farina (2013)	No existe suficiente información para inferir relaciones causa-efecto.
Hauenstein (2004)	Especula sobre la drástica disminución de los cisnes de cuello negro citando a UACH (2005).
Lagos <i>et al.</i> (2008)	Aumento en la turbidez del agua y disminución de la cobertura de <i>Egeria densa</i> comenzaron el 2004, cuando se detectó una disminución en el flujo del río Cruces. Los autores concluyen que los cambios podrían relacionarse a la nueva planta de celulosa.
Lopetegui <i>et al.</i> (2007)	Se infiere que un exceso de aluminio generado por la planta de celulosa contribuyó a la precipitación de hierro y metales pesados, produciendo la muerte de <i>Egeria densa</i> .
Marín <i>et al.</i> (2009)	Se propone que un evento climático (ausencia de precipitaciones) durante mayo 2004 redujo los niveles de agua produciendo la muerte de <i>Egeria densa</i> por desecación.
Marin <i>et al.</i> (2014)	La condición ecológica actual del humedal es entre eutrófica e hiper-eutrófica y el régimen ecológico es intermedio entre aguas turbias y claras.
Palma <i>et al.</i> (2013a)	Se falsea la hipótesis respecto de los efectos del clorato sobre <i>Egeria densa</i> , mostrando que la macrófita tolera altas concentraciones del mismo.
Palma <i>et al.</i> (2013b)	Se describen experimentos sobre el efecto de la desecación y exposición al clorato en <i>Egeria densa</i> , y se concluye que el primero es el que genera las condiciones más negativas para la macrófita.
Palma-Fleming <i>et al.</i> (2013)	Se propone al monoterpeno “ α -pinene” como trazador de los efluentes de la planta de celulosa y que su distribución solo en la zona del humedal solo se explica debido al efecto de la misma en el ecosistema
Pinochet <i>et al.</i> (2005)	Se concluye que altas concentraciones de Fe fueron la causa de la disminución de abundancia de <i>Egeria densa</i> .
Ramirez <i>et al.</i> (2006)	Se hipotetiza respecto del efecto de la radiación UV-B como factor en la desaparición de <i>E. densa</i> .
Risk <i>et al.</i> (2008)	Se analiza el contenido de metales traza en conchas de bivalvos del humedal, concluyendo que no hay evidencias de derrame químico en el año 2004.
San Martín <i>et al.</i> (2010)	Se concluye que la radiación UV no es la causa de la mortalidad de <i>Egeria densa</i> , pero que la que radiación solar intensa reduce su contenido de clorofila.
Schaefer & Einax (2010)	Se analiza muestras químicas de agua y sedimentos, concluyendo que el emisario de la planta de celulosa no es lo suficientemente contaminante como para ser una influencia negativa en el humedal.
Schwarz <i>et al.</i> (2012)	Se analiza la capacidad de los sedimentos del humedal para reducir el clorato a cloruro y concluyen que estos pueden hacerlo con independencia de la existencia de la planta de celulosa.
Yarrow <i>et al.</i> (2009)	Se realiza una revisión de la biología de <i>Egeria densa</i> , poniendo una nota de precaución respecto de considerarla como un invasor exitoso.

culas correspondientes a los sólidos en suspensión. Estas muestras se analizaron con un Elzone 282 PC Coulter counter. Las muestras para la determinación de Fe^{+2} se trataron con ácido clorhídrico y clorhidrato de hidroxilamina y luego se determinaron por espectrofotometría usando una solución de 1-10-fenantrolina a pH 3 (APHA, 2005). Los datos se analizaron en forma

exploratoria mediante análisis de componentes principales usando el programa SYSTAT 12.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los sólidos en suspensión como variable controladora

Los sólidos en suspensión en cuerpos de agua conti-

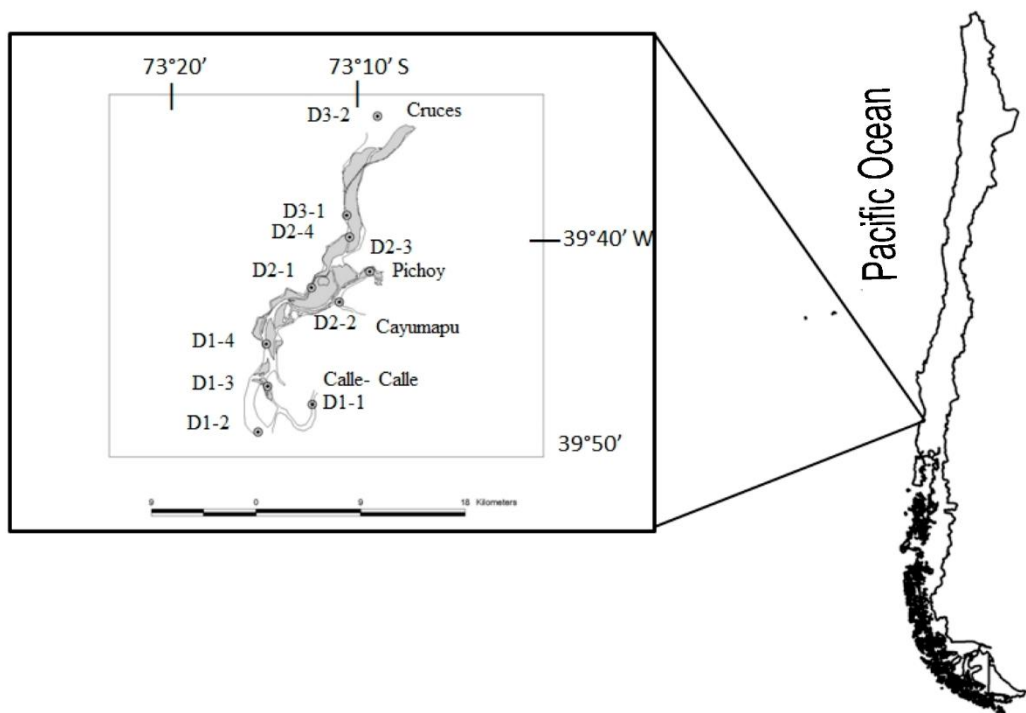


Figura 1. Distribución de las estaciones de muestreo en el humedal del Río Cruces, Santuario Carlos Anwandter (área sombreada en el detalle).

nentales han sido identificados como una de las principales variables, o variable controladora, respecto de la calidad del agua y la productividad biológica (Bilotta & Brazzier, 2008; Jones *et al.*, 2012). Su distribución tiende a estar relacionada con la estructura hidrológica de estos ecosistemas la cual es modificada por la presencia o ausencia de vegetación acuática como macrófitas. Para el humedal del Río Cruces existe suficiente información respecto de su importancia. Lopetegui *et al.* (2007) proponen que la interacción entre el lucheillo *Egeria densa* y los sedimentos en la columna de agua es importante para entender el ecosistema y sus cambios; Lagos *et al.* (2008) muestran que las aguas café, que corresponden a aquellas con alta concentración de sólidos en suspensión, aparecen principalmente en primavera-verano en los sectores norte y central del humedal; Marín *et al.* (2009) incluyen el efecto de los sólidos en suspensión en el modelo de crecimiento de *E. densa* considerando la información disponible en la literatura (Yarrow *et al.*, 2009). Finalmente, Marín *et al.* (2014) analizando muestras del humedal encuentran una relación lineal entre la concentración de sólidos en suspensión y la de macronutrientes (fósforo y nitrógeno). El análisis de componentes principales de los datos colectados en el humedal, mostró que los dos primeros componentes (PC1 y PC2) explican el 58% de la varianza y que el

fósforo total, nitrógeno total, clorofila-*a* y fitoplancton se asocian a los sólidos en suspensión formando el grupo con mayor peso en el primer componente en contraposición a la profundidad del disco de Secchi (Fig. 2). Por tanto, se puede interpretar el primer componente (PC1), que explica el 42% de la varianza, como transparencia y nutrientes en la columna de agua asociada principalmente a la distribución de sólidos en suspensión (Fig. 3). Estos resultados concuerdan con el análisis factorial de Schaefer & Einax (2010) respecto de la importancia de la materia suspendida en el humedal del Río Cruces; en su caso el primer componente, que explica el 35,6% de la varianza, corresponde a parámetros relacionados con la materia en suspensión. Estos autores enfatizan además que el Río Pichoy aparece como un elemento importante en el sistema relacionado con la presencia de materia suspendida y hierro. La distribución espacial de los sólidos en suspensión en nuestros muestreos nuevamente concuerda con lo encontrado por dichos autores, donde los mayores valores se encontraron en la desembocadura del Río Pichoy (Estación D2-3; Fig. 4) y aguas abajo de la misma en el humedal (Estación D2-1; Fig. 4). Finalmente, aun cuando casi todas las mediciones de hierro soluble quedaron por debajo de los límites de detección ($0,039 \text{ mg L}^{-1}$) o cuantificación ($0,168 \text{ mg L}^{-1}$), la única muestra positiva ($0,35 \pm 0,02$

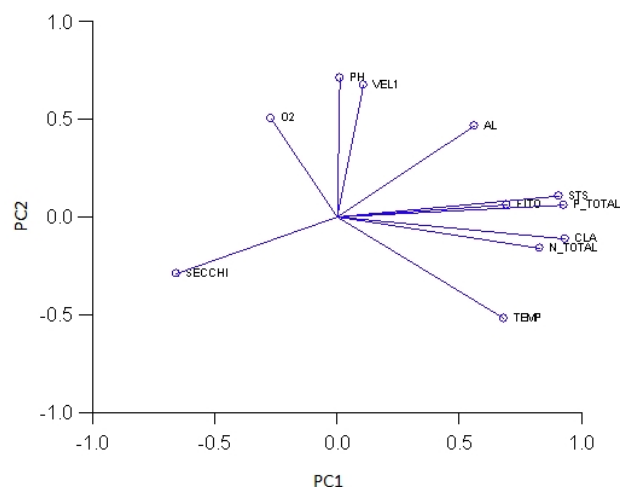


Figura 2. Gráfico de las correlaciones entre las variables analizadas en el humedal del Río Cruces y los dos primeros componentes (Análisis de Componentes Principales, Systat 12). Secchi: profundidad de disco de Secchi, PH: pH, O2: concentración de oxígeno disuelto, VEL1: módulo de velocidad de la corriente, AL: concentración de Al total, FITO: abundancia de fitoplancton, STS: sólidos totales en suspensión, P_TOTAL= P total, N_TOTAL: N total, CLA: clorofila-*a*, TEMP: temperatura.

mg L⁻¹) se encontró en noviembre de 2013 en la desembocadura del Pichoy. De igual interés es el peso

del aluminio en el PC1 (Fig. 2) que aparece positivamente correlacionado con ese factor y por tanto a los sólidos en suspensión. De hecho la correlación entre ambas variables, estimada por medio del coeficiente de Pearson ($r = 0,6$), fue altamente significativa ($P < 0,01$).

Sobre esta base se definió los sólidos en suspensión como la variable controladora en torno a la cual se construyó el modelo conceptual del ecosistema. Respecto de sus fuentes de origen, la literatura muestra que las zonas aledañas al humedal se caracterizan por la presencia de suelos rojos arcillosos y suelos conocidos como “trumaos”, que también corresponden a los sedimentos del fondo del humedal (Ellies, 1995; Reinhardt *et al.* 2010). Una de las características de los trumaos es que tienden a perder estabilidad cuando son sujetos a uso intensivo (Roberts & Díaz-Vial, 1960; Peña, 1985; Ellies, 1995). Las zonas cercanas al humedal con intenso uso agrícola y ganadero, corresponden a este tipo de suelos (Nissen & Hoffmann, 1998). Por tanto, aumentos en el uso de los suelos en la subcuenca del humedal pueden aumentar el transporte de sedimentos hacia este. Otra fuente de sólidos en la columna de agua corresponde a la re-suspensión de sedimentos desde el fondo. Al respecto, existen suficientes antecedentes que avalan el efecto hidrodinámico de la vegetación acuática especialmente macrófitas (Franklin *et al.*, 2008). De hecho, los resul-

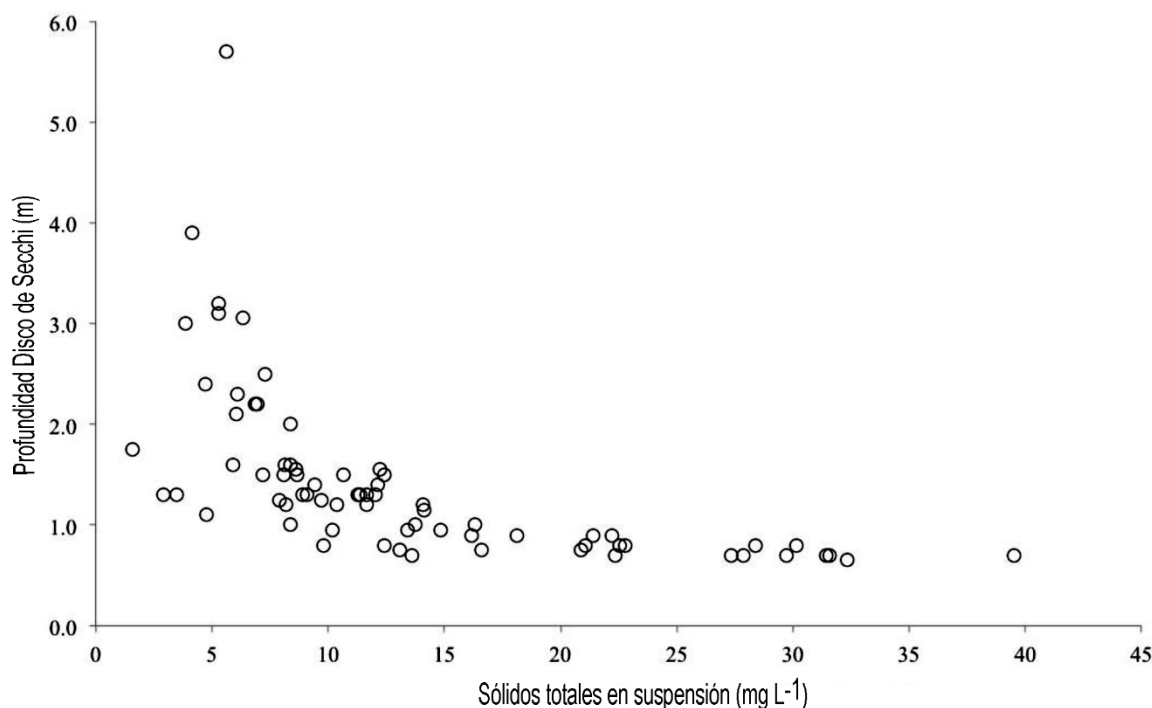


Figura 3. Relación entre la concentración de sólidos en suspensión y profundidad de disco de Secchi para el humedal del Río Cruces. Los datos fueron colectados entre noviembre 2011 y noviembre 2013.

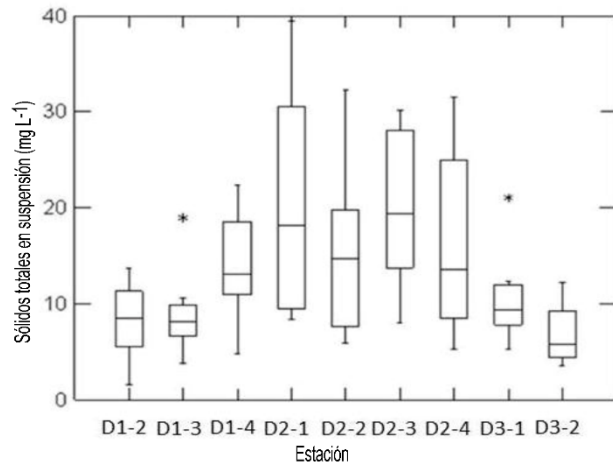


Figura 4. Distribución de la concentración de sólidos totales en suspensión (Box-Plot; Systat 12) en las estaciones de muestreo (ver Figura 1 la localización geográfica).

tados de un modelo numérico hidrología-sedimentos del humedal del Río Cruces, construido por medio del sistema de modelación MOHID (Marín *et al.* 2013; Tironi *et al.*, en prensa) y en el cual se incorporaron polígonos que simulan la presencia de vegetación acuática por medio de un aumento en el coeficiente de resistencia al flujo de agua (drag coefficient; Sand-

Jensen, 2003), muestran que en presencia de macrófitas los sólidos en suspensión disminuyen desde valores $>30 \text{ mg L}^{-1}$ (sin macrófitas) a $<15 \text{ mg L}^{-1}$ (Marín, datos sin publicar). Aquí se produce un circuito de retroalimentación negativa: *Egeria densa* es afectada negativamente por el aumento de sólidos en suspensión y al morir favorece la re-suspensión de los mismos (Yarrow *et al.*, 2009).

En resumen, los sólidos en suspensión aparecen como una de las variables más importantes respecto del ecosistema del humedal del Río Cruces. Su origen se relaciona a la estructura del suelo en la sub-cuenca del humedal, influenciada por la agricultura, ganadería y silvicultura y a la interacción entre la velocidad de la corriente y los sedimentos del fondo del humedal, que genera re-suspensión, y se ve modificada por la presencia de macrófitas que contribuyen a aumentar la sedimentación y disminuir la re-suspensión.

El uso del suelo en la subcuenca del humedal del Río Cruces

El análisis de las partículas de sólidos en suspensión del humedal (Fig. 5) mostró que corresponden a limo (diámetro promedio = $4 \mu\text{m}$), característico de la fracción fina de los trumpos. Estos suelos poseen niveles extremadamente bajos de P aprovechable (IREN, 1978) por lo que el desarrollo agrícola y forestal en la zona de estudio se ha sustentado en gran medida

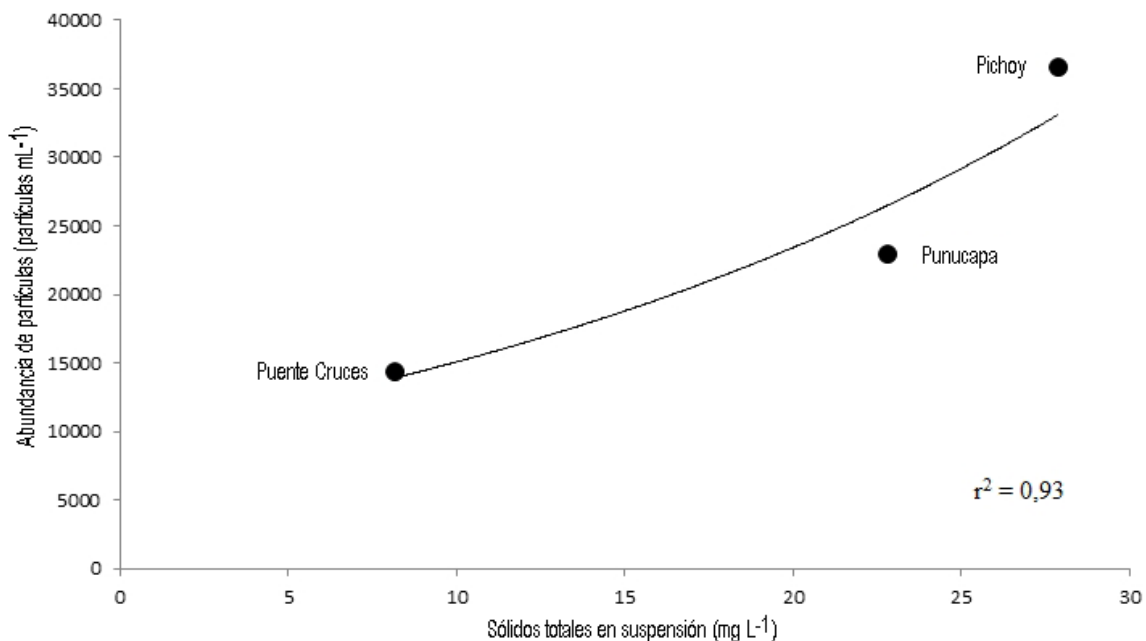


Figura 5. Relación entre la concentración de sólidos totales en suspensión y abundancia de partículas medidas durante diciembre 2012. La línea corresponde al ajuste de una curva de regresión (ecuación de potencia) con un valor $r^2 = 0.93$.

en el uso de fertilizantes fosfatados (*e.g.*, superfosfato triple; Agüero, 2014; Ibañez, 2014). Adicionalmente, una característica de los trumaos es su alto contenido de Al y Fe especialmente en la superficie (IREN, 1978). Por tanto, la información analizada apoya la hipótesis que uno de los orígenes de los sólidos en suspensión del humedal son los trumaos de la subcuenca, que a su vez mantienen al ecosistema en una condición eutrófica; esto es concentración de clorofila-*a* $>8 \mu\text{g L}^{-1}$, concentración de *P* $>35 \mu\text{g L}^{-1}$ y transparencia de disco de Secchi $<3 \text{ m}$ (Marín *et al.*, 2014).

Desde esta perspectiva, cambios en el uso del suelo de la subcuenca pueden gatillar bruscas alteraciones del estado ecológico del humedal, desde aguas claras a aguas turbias. Un aumento en la erosión (*e.g.*, debido a tala rasa de zonas forestales y/o cosecha de grandes extensiones agrícolas; Echeverría *et al.*, 2007; Peña-Cortés *et al.*, 2011; Soto, 2011), puede incrementar el arrastre de sedimentos finos hacia los ríos los que pasan a ser sólidos en suspensión en el humedal, disminuyendo la disponibilidad de luz para la fotosíntesis e incrementando la concentración de macronutrientes y Al en el agua (Lagos *et al.*, 2008; Marín *et al.*, 2009; Verardi, 2013; Agüero, 2014; Marín *et al.*, 2014). De hecho, la información obtenida indica una correlación negativa altamente significativa ($P < 0,001$) entre disponibilidad de la luz y concentración de sólidos en suspensión en el humedal (Figs. 2 y 3).

Los cambios en el uso del suelo y en la cobertura vegetal de la subcuenca del humedal han sido estudiados por Verardi (2013) y Agüero (2014). Verardi (2013) compara los usos del suelo por medio de la clasificación supervisada de una imagen Landsat 7 ETM+ de enero 2011, con los datos generados por CONAF en el período 1994-1997 y 2006. Sus resultados muestran un aumento en la superficie de plantación forestal entre el período 1994-97 y 2006 de 75 km^2 (24,5%) para luego disminuir entre 2006 y 2011 en 55 km^2 . En este último período hubo además un aumento de la superficie de bosque nativo en la subcuenca de $107,4 \text{ km}^2$ (15,9%). Sin embargo, pese a dicho aumento, la subcuenca presenta de alta a muy alta vulnerabilidad de erosión del suelo en un 40% de su superficie. Agüero (2014) por otra parte, analiza las tendencias interanuales, entre 1998 y 2005, de la cobertura vegetal de la subcuenca por medio del índice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), calculado para imágenes Landsat 5 y 7. La subcuenca se dividió en cuatro zonas (Fig. 6): una correspondiente al área aledaña ($122,7 \text{ km}^2$) al Parque Oncol (área silvestre protegida privada de $7,5 \text{ km}^2$); dos zonas para el área del río Pichoy, una correspondiente a la zona agrícola (Pichoy Agrícola, $391,1 \text{ km}^2$) y otra a la zona forestal (Pichoy Bosque, $648,4 \text{ km}^2$) y finalmente, una

zona correspondiente al área del río Cayumapu ($366,4 \text{ km}^2$). Los resultados muestran que en el período febrero 1998-octubre 2001 no hubo variaciones interanuales significativas en el NDVI para las cuatro zonas. Sin embargo, entre noviembre 2001 y febrero 2005 hubo una tendencia significativa a la disminución del NDVI en Pichoy Bosque, Cayumapu y el área aledaña al Parque Oncol. Durante ese período, el intervalo enero 2003- agosto 2004 correspondió al de mayores disminuciones del índice. Es decir, la biomasa vegetal disminuyó significativamente en las tres zonas de la subcuenca con explotación forestal durante, al menos, un año previo a que se produjeran los cambios en el humedal del Río Cruces. Consecuentemente, Delgado & Marín (2013) muestran que con posterioridad al 2003, la vegetación del humedal mostró su primera disminución en superficie durante enero 2004.

El factor planta de celulosa

Resulta imposible analizar el ecosistema del humedal del Río Cruces sin incluir, aunque en breves palabras, a la Planta Valdivia en San José de la Mariquina, propiedad de la empresa Celulosa Arauco y Constitución. Las hipótesis respecto del efecto que pudo haber tenido esta planta en la transición de aguas claras a aguas turbias del humedal en el período 2004/2005 han sido analizadas en distintos artículos, alguno de los cuales se citan en la Tabla 1. Además se puede consultar el documento UACH (2005) y los artículos de Delgado *et al.* (2009) y Marín & Delgado (2013). Para los propósitos de este artículo, se analiza la Planta Valdivia como un potencial forzante del ecosistema desde dos perspectivas: (1) efectos directos sobre el humedal, (2) efectos indirectos a través de la modificación de otros forzantes. Respecto de la primera perspectiva, los artículos de Lopetegui *et al.* (2007) y Lagos *et al.* (2008) infieren que la Planta Valdivia podría haber sido la causante de las modificaciones observadas en el humedal durante el período 2004-2005 (Tabla 1). Con posterioridad, Schaefer & Einax (2010) basados en muestras tomadas en febrero 2007, concluyen que el efluente de la Planta Valdivia no es lo suficientemente contaminante, sobre la base de los parámetros analizados, y que por tanto una influencia negativa sobre el ecosistema no se puede probar. Así, la información disponible no permite establecer con suficiente certeza si la Planta Valdivia tuvo un efecto directo en el humedal, condición que ya había propuesto la misión Ramsar el 2005 (Di Marzio & McInnes, 2005), pero bajo las condiciones actuales ese efecto parece poco probable. Respecto del posible efecto indirecto, este puede conceptualizarse argumentando que la presencia de una planta de celulosa en la región pudo haber intensificado la tala de zonas foresta-

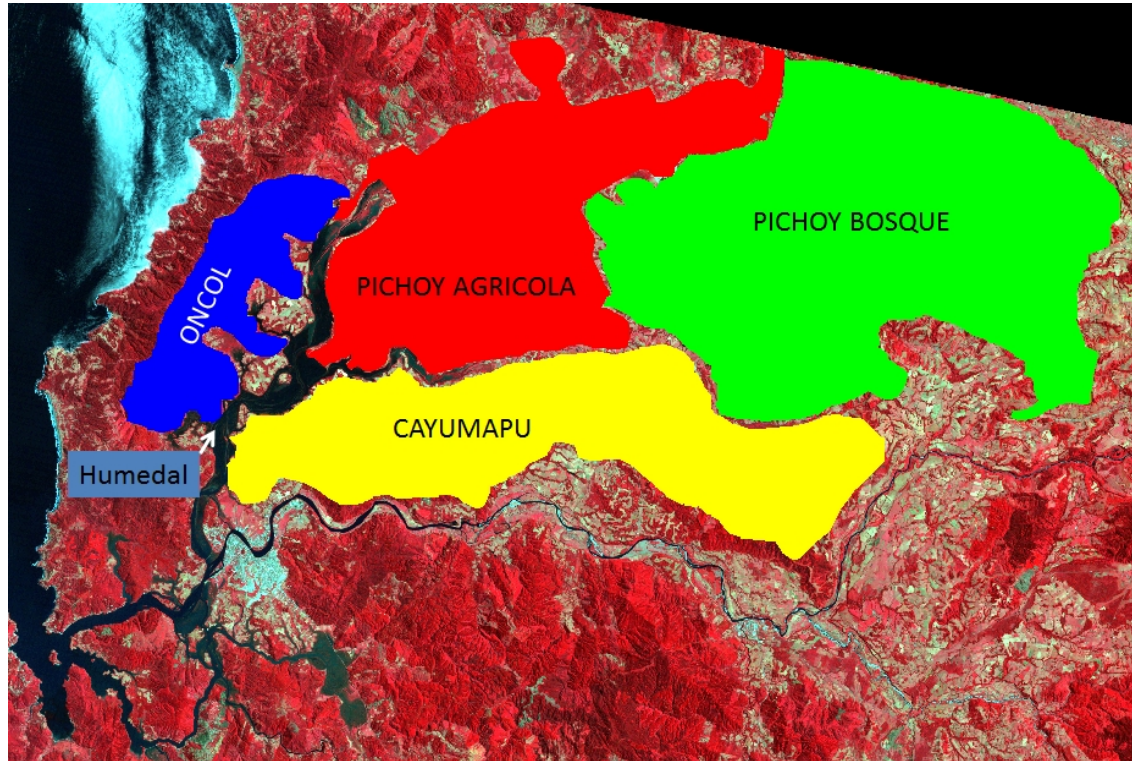


Figura 6. División de la subcuenca del humedal del Río Cruces en zonas (ver texto para detalles).

les (Ibañez, 2014). Ello podría, en parte, explicar el aumento de la superficie de plantaciones forestales en el período 1994-1997 y 2006 (Verardi, 2013) y la disminución del NDVI especialmente en el período enero 2003- agosto 2004 en zonas forestales de la subcuenca (Agüero, 2014).

Dinámica del humedal

Existen múltiples formas de analizar un ecosistema, especialmente cuando se intenta generar un modelo conceptual. El modelo generado busca responder la pregunta planteada en la Metodología. Desde esta perspectiva, es importante destacar que, basados en el último muestreo disponible (Marín *et al.*, 2014), el humedal se encuentra en un estado eutrófico a hipereutrófico y su régimen ecológico es intermedio entre aguas claras y turbias. Por otra parte, Delgado & Marín (2013) muestran que la vegetación del humedal y la abundancia de cisnes de cuello negro comenzaron a aumentar a fines de 2011. Sin embargo, observaciones realizadas durante los muestreos realizados entre 2011 y 2013 sugieren que, a diferencia de lo observado con anterioridad al 2004, *Egeria densa* es abundante solo en zonas someras del humedal (≤ 1 m) y que en zonas más profundas (profundidades de 1-3 m)

tiende a ser reemplazada por *Potamogeton* sp., género más resistente a condiciones turbias (Tironi, 2012).

La teoría ecológica actual propone que las transiciones entre aguas claras y turbias son, por lo general, gatilladas por un aumento en la concentración de P que produce un brusco aumento de fitoplancton, limitando la luz a las macrófitas (Scheffer, 2004). Sin embargo, para el humedal del Río Cruces ese no parece ser el principal mecanismo. En este caso los sólidos en suspensión y las anomalías climáticas parecen haber jugado un rol preponderante. Lagos *et al.* (2008) proponen que aumentos en la turbidez jugaron un rol importante en la disminución de la cobertura de *E. densa*; Marín *et al.* (2009) por medio de un modelo numérico y experimentos en laboratorio (ver también Palma *et al.*, 2013b) sugieren que la desecación de los sectores más someros del humedal habría provocado la muerte de la macrófita produciendo un aumento en la concentración de sólidos en suspensión que afectó al resto del humedal.

Finalmente, el cisne de cuello negro es una especie nómada con capacidad de migrar entre diversos humedales en relación a la disponibilidad de alimento y procesos de gran escala como El Niño Oscilación del Sur (Flores, 2004; Delgado & Marín, 2013). Por tanto,

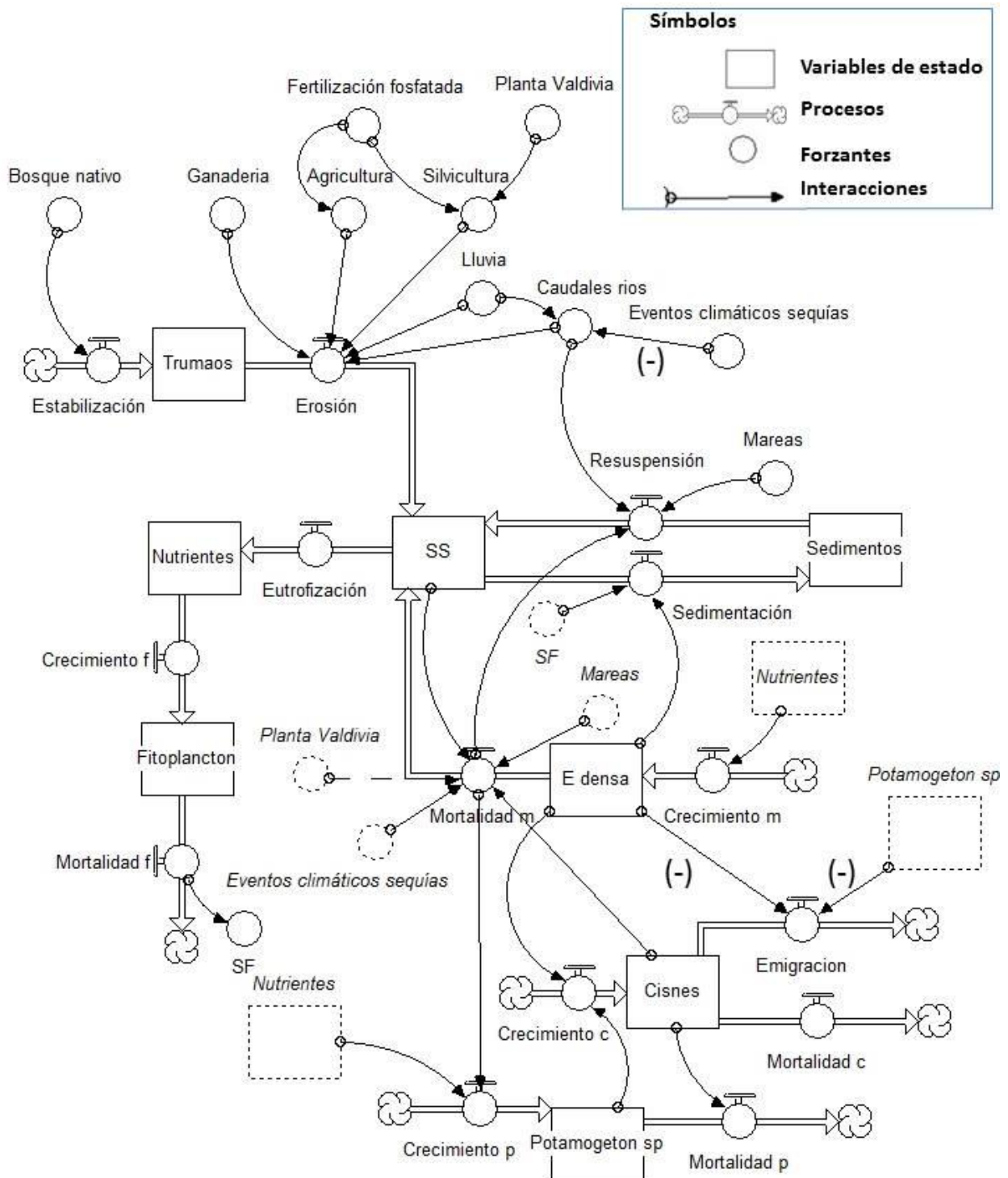


Figura 7. Modelo conceptual ecosistémico del humedal del Río Cruces. SS: sólidos en suspensión, SF: sedimentación de fitoplancton. Todas las interacciones (flechas) son positivas a no ser que se indique lo contrario de manera explícita (-).

desde una perspectiva local, una disminución en la disponibilidad de alimento (*e.g.*, macrófitas como *E. densa* y *Potamogeton* sp.; Corti & Schlatter, 2002)

pudo haber generado la emigración de esta especie. Mientras que cambios en la abundancia relativa de ambas especies de macrófita parece tener efectos en la ca-



Figura 8. Re-colonización de *Egeria densa* en el humedal del Río Cruces (20 noviembre 2013). a) Zona somera frente a Punucapa, la vegetación en la superficie del agua corresponde a *E. densa*, b) zona somera de la desembocadura del Río Cayumapu en el humedal, la vegetación en la superficie del agua corresponde a *E. densa* en floración (Fotografías: V. Marín).

pacidad reproductiva del cisne (González & Fariña, 2013).

En resumen, el ecosistema del humedal del Río Cruces presenta una dinámica trófica compleja que depende en alto grado de la concentración de sólidos en suspensión. Aún más, si se considera que existe una relación entre estos, macronutrientes y la extinción de la luz, entonces se puede hipotetizar que la dinámica de los cambios de estado del humedal depende de los sólidos en suspensión como variable controladora ecosistémica.

Modelo conceptual ecosistémico del humedal y su cuenca hidrográfica

La información disponible, analizada y discutida en las secciones anteriores, se resumió en un modelo conceptual ecosistémico del humedal del Río Cruces y su cuenca hidrográfica (Fig. 7). Este modelo representa una síntesis, desde la perspectiva de los autores,

respecto de los componentes y procesos que regulan la condición trófica del humedal y sus cambios de estado ecológico, así como los forzantes externos e interacciones entre el humedal y su cuenca incluyendo las acciones de la sociedad humana. Los componentes abióticos corresponden a los sólidos en suspensión (SS) y los nutrientes en la columna de agua y los sedimentos del fondo. Los componentes bióticos por otra parte, corresponden al fitoplancton, dos especies de macrófitas (*E. densa* y *Potamogeton* sp.) y los cisnes de cuello negro. Los procesos abióticos más importantes son la sedimentación de los sólidos en suspensión desde la columna de agua al fondo del humedal y la re-suspensión de los sedimentos. Este último proceso influye también en la eutroficación del humedal debido a la carga de nutrientes de los sedimentos. Los procesos biológicos son el crecimiento y mortalidad de cada uno de los componentes bióticos además de la emigración de los cisnes de cuello negro. Este último concentra las dos interacciones negativas definidas para el ecosistema. Esto es, un aumento en la abundancia de las macrófitas disminuirá la emigración y viceversa.

El efecto en el humedal de los procesos naturales y antropogénicos, de la cuenca hidrográfica se resume en un componente (suelos trumaos) y dos procesos (estabilización y erosión). La estabilización de los trumaos se ve favorecida por el bosque nativo, mientras que la erosión aumenta con el uso intenso (ganadería, agricultura y silvicultura). En este último proceso además influye la fertilización fosfatada la que genera, por tanto, sólidos con alta concentración de P que llegan al humedal generando eutroficación. Los potenciales efectos de la Planta Valdivia aparecen en el modelo, de dos formas: (1) como un efecto directo, no comprobado, en la mortalidad de *E. densa*, y (2) como un efecto indirecto a través de la intensificación de la tala de zonas forestales de la cuenca.

Finalmente, el modelo puede ser utilizado para proponer una explicación ecosistémica al evento 2004-2005: la intensificación de la tala de plantaciones forestales, en el período 2003-2004, habría expuesto los trumaos y suelos rojos arcillosos a una mayor erosión lo que habría aumentado los sólidos en suspensión en el humedal. Ello unido al evento climático de mayo-julio 2004 (Marín *et al.*, 2009) habría a su vez aumentado la mortalidad de *E. densa*, provocando un subsecuente aumento en la re-suspensión de sedimentos finos del fondo del humedal, generando un proceso de retroalimentación positiva (sólidos en suspensión-mortalidad de *E. densa*) que terminó con la brusca disminución de la macrófita dominante. Esto provocó la emigración de cisnes de cuello negro debido a la baja en su alimento. Con posterioridad y debido a la alta concentración de sólidos en suspensión, el

humedal mostró un aumento en la abundancia de *Potamogeton* sp., macrófita más adaptada a condiciones turbias (Carpenter *et al.*, 1998; Tironi, 2012) pero de menor valor alimenticio para los cisnes. El aumento de esta macrófita habría permitido, luego de un tiempo que puede estimarse a partir de Delgado & Marín (2013) en ocho años (2004-2012), la recolonización de *E. densa* en las zonas someras del humedal, proceso que continuó hasta el último muestreo (noviembre 2013; Fig. 8). Esta explicación podrá parecer muy compleja a algunos y demasiado simple a otros. Sin embargo, parafraseando a Holling (2001): si los elementos usados en la explicación de un fenómeno son muy pocos, entonces su comprensión es demasiado simplista, en tanto si son muchos, esta es innecesariamente compleja. Por otra parte, en palabras de Westley (2002) “En sistemas adaptativos complejos, el desequilibrio y las sorpresas son la regla,...”. Es por ello que el desarrollo de este modelo ecosistémico del humedal del Río Cruces es una forma de integrar el conocimiento actual sobre el mismo. No obstante, se deben continuar los esfuerzos por mejorarlo con nuevos datos e incluir otras perspectivas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por CONICYT-Chile (Proyecto Fondecyt N° 1110077).

REFERENCIAS

- Agüero, B. 2014. Análisis temporal de los cambios en el uso del suelo en la sub-cuenca del Humedal del Río Cruces, Valdivia. Seminario de Título de Biólogo mención Medio Ambiente, Universidad de Chile, Santiago, 60 pp.
- American Public Health Association (APHA). 2005. Standard methods for the examination of water. American Public Health Association, Washington D.C., 1368 pp.
- Bilotta, S.A. & R.E. Brazier. 2008. Understanding the influence of suspended solids on water quality and biota. *Water Res.*, 42: 2849-2861.
- Carpenter, S.R., E. Van Donk & R.W. Wetzel. 1998. Nutrient-loading gradient in shallow lakes: report of the group discussion. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer Verlag, Berlin, pp. 393-396.
- Corti, P. & R.P. Schlatter. 2002. Feeding ecology of the black-necked swan *Cygnus melancoryphus* in two wetlands of southern Chile. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 37: 9-14.
- Delgado, L.E. & V.H. Marín. 2013. Interannual changes in the habitat area of the black-necked swan, *Cygnus melancoryphus*, in the Carlos Anwandter Sanctuary, Southern Chile: a remote sensing approach. *Wetlands*, 33: 91-99.
- Delgado, L.E., V.H. Marín, P.L. Bachmann & M. Torres-Gómez. 2009. Conceptual models for ecosystem management through the participation of local social actors: the Río Cruces wetland conflict. *Ecol. Soc.*, 14(1): 50. URL: [<http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art50/>] Reviewed: 2 June 2014.
- Di Marzio, W. & R. McInnes. 2005. Misión consultiva Ramsar: Chile (2005). Informe de Misión. Santuario Carlos Anwandter (Río Cruces), Chile. 29 de Marzo - 4 de Abril 2005. http://www.sinia.cl/1292/articles-31988_informe Ramsar.pdf Reviewed: 20 August 2014.
- Díaz, F., L. Yañez, C. Femenías, C. González, E. Huss, I. Mayorga, J.L. Galaz, L. Figueroa & O. Puentes. 2006. Plan integral de gestión ambiental del humedal del Río Cruces. Corporación Nacional Forestal, Santiago, 60 pp.
- Echeverría, C., A. Huber & F. Taberlet. 2007. Estudio comparativo de los componentes del balance hídrico en un bosque nativo y una pradera en el sur de Chile. *Bosque*, 28: 271-280.
- Edson, R. 2008. Systems thinking. Applied. A primer. ASysT Institute, Analytic Services Inc. 66 pp. [http://www.anser.org/docs/systems_thinking_applied.pdf] Reviewed: 6 June 2014.
- Ellies, A. 1995. Efecto del manejo sobre las propiedades físicas de suelos trumaos y rojos arcillosos. *Bosque*, 16: 101-110.
- Flores, F. 2004. Cisnes de cuello negro de Valdivia migran a río y lagunas del sur. [<http://econoticias.iepe.org/web/2004/12/06/cisnes-de-cuello-negro-de-valdivia-migran-a-rios-y-lagunas-del-sur/>] Reviewed: 6 June 2014.
- Franklin, P., M. Dunbar & P. Whitehead. 2008. Flow controls on lowland river macrophytes: a review. *Sci. Total Environ.*, 400: 369-378.
- Giampietro, M. 2002. Complexity and scales: the challenge for integrated assessment. *Integr. Assessment*, 3: 247-265.
- Golley, F.B. 1993. A history of the ecosystem concept in ecology. More than the sum of the parts. Yale University Press, New Haven, 254 pp.
- Gómez-Sal, A., J-A. Belmontes & J-M. Nicolau. 2003. Assessing landscape values: a proposal for a multidimensional conceptual model. *Ecol. Model.*, 168: 319-341.
- Gonzalez, A.L. & J.M. Farina. 2013. Changes in the abundance and distribution of black-necked swans (*Cygnus melancoryphus*) in the Carlos Anwandter

- Nature Sanctuary and Adjacent Wetlands, Valdivia, Chile. *Waterbirds*, 36: 507-514.
- González, P., D. Arcos, M. Salamanca & H. Urrutia. 2011. Caracterización multidisciplinaria de aguas coloreadas "Mancha" en aguas del río Cruces, río Valdivia y canal mareal Cau Cau, XIV región. Publicación interna CREA. Centro Regional de Estudios Ambientales (CREA). Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, 77 pp.
- Hauenstein, E. 2004. Antecedentes sobre *Egeria densa* (luchecillo), hidrófita importante en la alimentación del cisne de cuello negro. *Gestión Ambiental*, 10: 89-95.
- Holling, C.S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. *Ecosystems*, 4: 390-405.
- Ibañez, C. 2014. Aplicación del modelo DPSIR para analizar el estado medioambiental del ecosistema del Humedal del Río Cruces. Seminario de Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, 99 pp.
- Instituto Nacional de Investigación de Recursos Naturales (IREN). 1978. Estudio de suelos de la provincia de Valdivia. CORFO, Universidad Austral de Valdivia, Valdivia, 186 pp.
- Jones, J.I., A.L. Collins, P.S. Naden & D.A. Sear. 2012. The relationship between fine sediment and macrophytes in rivers. *River Res. Applic.*, 28: 1006-1018.
- Laboratorio de Modelación Ecológica (LME). 2014. The 2004 ecosystem regime shift of the Río Cruces wetland: testing the water depth hypothesis. Proyecto FONDECYT N° 1110077 (2011-2014). [<http://ecosis.temas.uchile.cl/fcruces/>] Reviewed: 6 June 2014
- Lagos, N.A., P. Paolini, E. Jaramillo, C. Lovengreen, C. Duarte & H. Contreras. 2008. Environmental processes, water quality degradation, and decline of waterbird populations in the Río Cruces wetland, Chile. *Wetlands*, 28: 938-950.
- Lopetegui, E.J., R.S. Vollmann, H.C. Cifuentes, C.D. Valenzuela, N.L. Suárez, E.P. Herbach, J.U. Huepe, G.V. Jaramillo, B.P. Leischner & R.S. Riveros. 2007. Emigration and mortality of black-necked swans (*Cygnus melanocoryphus*) and disappearance of the macrophyte *Egeria densa* in a Ramsar wetland site of southern Chile. *Ambio*, 37: 607-609.
- Marín, V.H. & L.E. Delgado. 2008. Modelos conceptuales en ecología de ecosistemas: descubriendo al elefante. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 81: 437-439.
- Marín, V.H. & L.E. Delgado. 2013. From ecology to society and back: the (in) convenient hypothesis syndrome. *Int. J. Sustain. Develop.*, 16: 46-65.
- Marín, V.H., A. Tironi, M.A. Paredes & M. Contreras. 2013. Modeling suspended solids in a Northern Patagonia glacier-fed fjord: GLOF scenarios under climate change conditions. *Ecol. Model.*, 264: 7-16.
- Marín, V.H., L.E. Delgado, I. Vila, A. Tironi, V. Barrera & C. Ibañez. 2014. Regime shifts of Cruces River wetland ecosystem: current conditions, future uncertainties. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 42: 160-171.
- Marín, V.H., A. Tironi, L.E. Delgado, M. Contreras, F. Novoa, M. Torres-Gómez, R. Garreaud, I. Vila & I. Serey. 2009. On the sudden disappearance of *Egeria densa* from a Ramsar wetland site of Southern Chile: a climatic event trigger model. *Ecol. Model.*, 220: 1752-1763.
- Nissen, J. & J.E. Hoffmann. 1998. Evaluación de cuatro sistemas de manejo hídrico sobre la producción de frutilla (*Fragaria ananass* D.) en la zona de Valdivia. *Agro Sur*, 26: 1-11.
- Palma, A.T.C., A.O. Schwarz & J.M. Farina. 2013a. Experimental evidence of the tolerance to chlorate of the aquatic macrophyte *Egeria densa* in a Ramsar wetland in southern Chile. *Wetlands*, 33: 129-140.
- Palma, A.T.C., A.O. Schwarz, L. Henriquez, X. Alvarez & J.M. Farina. 2013b. Do subtoxic levels of chlorate influence the desiccation tolerance of *Egeria densa*? *Environ. Toxicol. Chem.*, 32: 417-422.
- Palma-Fleming, H., M. Foitzick, X. Palma-Larrea & E. Quiroz-Reyes. 2013. The fate of alpha-pinene in sediments of a wetland polluted by bleached pulp mill effluent: is it a new clue on the "Carlos Anwandter" Nature Sanctuary Wetland Case, Valdivia, South of Chile? *Water Air Soil Pollut.* 224(10), doi: 10.1007/s11270-013-1729-4.
- Parysow, P. & G. Gertner. 1997. Virtual experimentation: conceptual models and hypothesis testing of ecological scenarios *Ecol. Model.*, 98: 59-71.
- Peña, M.L. 1985. Erosión hídrica en trumaos de lamaje. En: Suelos volcánicos de Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Ministerio de Agricultura. Gobierno de Chile, Santiago, 723 pp.
- Peña-Cortés, F., J. Pincheira-Ulbrich, M. Escalona-Ulloa & G. Rebolledo. 2011. Cambio de uso del suelo en los geosistemas de la cuenca costera del Río Boroa (Chile) entre 1994 y 2004. *Rec. FAC UNUCYO*, 43: 1-20.
- Pinochet, D., C. Ramírez, R. MacDonald & L. Riedel. 2005. Concentraciones de elementos minerales en *Egeria densa* Planch. colectados en el Santuario de la Naturaleza Carlos Anwandter, Valdivia, Chile. *Agro Sur*, 32(2): 80-86.
- Ramírez, C., E. Carrasco, S. Mariani & N. Palacios. 2006. La desaparición del luchecillo (*Egeria densa*) del Santuario del Río Cruces (Valdivia, Chile): una hipótesis plausible. *Ciencia & Trabajo*, 20: 79-86.

- Reinhardt, E.G., R.B. Nairn & G. Lopez. 2010. Recovery estimates for the Río Cruces after the May 1960 earthquake. *Mar. Geol.*, 269: 18-33.
- Risk, M.J., M. Burchell, K. de Roo, R. Nairn, M. Tubrett & G. Forsterra. 2010. Trace elements in bivalve shells from the Río Cruces, Chile. *Aquat. Biol.*, 10: 85-109.
- Roberts, R.C. & C. Díaz-Vial. 1960. Los grandes grupos de suelos de Chile. *Agr. Tec.*, 20: 7-36.
- San Martín, C., C. Ramírez, E. Carrasco, O. Vidal & G. Toledo. 2010. Efecto de la radiación solar en la desaparición de *Egeria densa* (Hydrocharitaceae) desde el humedal del río Cruces (Valdivia, Chile). *Agro-Ciencia, Rev. Chil. Cs. Agropec.*, 26: 15-24.
- Sand-Jensen, K.J. 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater. Biol.*, 48: 271-283.
- Schaefer, K. & W. Einax. 2010. Analytical and chemometric characterization of the Cruces River in South Chile. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 17: 115-123.
- Scheffer, M. 2004. *Ecology of shallow lakes*. Springer-Verlag, Berlín, 357 pp.
- Schwarz, A.O., H. Urrutia, J.M. Vidal & N. Pérez. 2012. Chlorate reduction capacity and characterisation of chlorate reducing bacteria communities in sediments of the río Cruces wetland in southern Chile. *Water Res.*, 46: 3283-3292.
- Soto, F.J. 2011. Efecto inmediato de la tasa rasa en verano sobre el caudal y transporte de sedimentos en una microcuenca de la Cordillera de la Costa, Región del Bio-Bío. Trabajo de Título de Ingeniero Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 40 pp.
- Stuardo-Ruiz, G., F. Peña-Cortes & F. Ther-Rios. 2014. The perception of public actors respecting the processes and imbalances in the management of the Maullín river estuary, Los Lagos Region, Chile: a conceptual model for the political and technical decision making processes. *Rev. Gestão Cost. Integr.*, 14: 27-40.
- Tironi, A., L.E. Delgado & V.H. Marín. Un modelo hidrodinámico 3D del humedal del Río Cruces: cálculo del tiempo de residencia utilizando MOHID. *Revista Aqua-LAC*. (in press).
- Tironi, A. 2012. Propuesta teórica para el análisis topológico de redes ecológicas: en la búsqueda de la resiliencia ecosistémica. Tesis Doctorado en Ecología y Biología Evolutiva, Universidad de Chile, Santiago, 112 pp.
- Universidad Austral de Chile (UACH). 2005. Estudio sobre origen de mortalidades y disminución poblacional de aves acuáticas en el Santuario de la naturaleza Carlos Anwandter, en la Provincia de Valdivia. Convenio complementario específico N°1210-1203/2004-12-14 Dirección Regional CONAMA Xª Región de Los Lagos-Universidad Austral de Chile. 539 pp. [http://ecosistemas.uchile.cl/cruces/documentos/teoria/files/informe_UACH.pdf] Reviewed: 6 June 2014.
- Van den Belt, M. 2004. Mediated modelling. A system dynamics approach to environmental consensus building. Island Press, Washington D.C., 339 pp.
- Verardi, G. 2013. Aplicación de herramientas de sensoramiento remoto para la conservación y gestión del Humedal del río Cruces. Seminario de Título de Biólogo mención Medio Ambiente. Universidad de Chile, Santiago, 79 pp.
- Von Bertalanffy, L. 1976. Teoría general de los sistemas. Fondo de Cultura Económica de España, Madrid, 312 pp.
- Westley, F. 2002. The devil in the dynamics: adaptive management on the front lines. In: L.H. Gunderson & C.S. Holling (ed.). *Panarchy: understanding transformations in human and natural systems*. Island Press, Washington D.C., 507 pp.
- Yarrow, M., V.H. Marín, M. Finlayson, A. Tironi, L.E. Delgado & F. Fischer. 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchón (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 82: 299-213.

Received: 19 May 2014; Accepted: 21 August 2014