

# EFFECTOS DEL FUEGO EN LA VEGETACION DE LOS HUMEDALES DE LA ESTACION BIOLOGICA POTRERILLO

PROYECTO FINANCIADO POR UNESCO, PROBIDES Y FACULTAD DE CIENCIAS

Fernando Baez, Rosario Beyhaut & Néstor Mazzeo.

## INTRODUCCION

### Definición del término humedal e importancia de estos ambientes

Los humedales son ecotonos (interfases) entre los ecosistemas terrestres y acuáticos (Cowardin *et al.* 1979). Estos ambientes se caracterizan por presentar un substrato saturado o cubierto de agua en alguna época del año, con un predominio de condiciones reductoras. Cuentan con una vegetación adaptada al déficit de oxígeno del suelo denominada macrófitas o más específicamente hidrófitas.

Las funciones ecológicas se definen como la capacidad de los componentes y procesos naturales para brindar bienestar y servicios que satisfacen las necesidades humanas (Keddy 2000). Los humedales cumplen funciones de gran importancia, las cuales pueden ser agrupadas en cuatro categorías.

A.- Regulación: incluye la capacidad de los humedales para regular los procesos ecológicos esenciales para el soporte de la vida, como la concentración de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> en la atmósfera.

B.- Soporte: contempla el espacio y el substrato disponible para las actividades humanas como vivienda, cultivo, recreación.

C.- Producción: describe todos los recursos como alimento, materiales para la construcción y la industria y recursos genéticos, entre otros.

D.- Información: involucra el papel de estos ecosistemas naturales en el mantenimiento de la salud mental a través del desarrollo cognitivo, la inspiración espiritual o la apreciación científica del mundo.

Las funciones más importantes de los humedales están relacionadas con la descarga y recarga de acuíferos, regulación de los procesos de inundación, estabilización del sedimento, retención de sedimentos y tóxicos, transformación y remoción de nutrientes y carbono, soporte de una gran diversidad de vida silvestre, recreación, entre otras ( Mitsch & Gosselink 1986; Canevari *et al.* 1998;Keddy 2000, ).

### Definición de comunidad vegetal, atributos y factores que determinan su estructura

Las comunidades vegetales se reconocen y clasifican de diferentes maneras. La mayoría de las aproximaciones están relacionadas con el número y la identidad de las especies de la propia comunidad. Los ecólogos utilizan diferentes categorías para identificar las comunidades (Morin 1999):

A.- Físicamente: considerando los límites del hábitat (por ej. humedal)

B.- Taxonómicamente: básicamente se tiene en cuenta la identidad de la o las especies dominantes (por ej. pajonal dominado por *Scirpus giganteus*)

- C.- Interactiva: contemplando las interacciones más notorias entre las especies (por ej.: comunidad de predadores o presas).
- D.- Estadísticamente: a partir de patrones de asociaciones (determinado mediante análisis matemático) entre las especies.

Un atributo básico en la descripción de una comunidad lo constituye el número de especies y se denomina riqueza específica. Si bien este atributo es una base importante para hacer comparaciones entre las comunidades, éste no brinda una idea de la abundancia de las especies. Varios índices de diversidad han sido propuestos para cuantificar el número de especies y la forma en que los individuos se distribuyen dentro de las especies. La aproximación gráfica de las relaciones dominancia-diversidad es una forma de resumir la variación entre la abundancia relativa de las especies. La cantidad de diversidad encontrada en un solo tipo de habitat se denomina diversidad alfa. Dentro de una región, el cambio en la composición específica entre los diferentes habitat también contribuye a la diversidad de una región. El componente inter-habitat de la diversidad se denomina beta.

El conjunto de especies de una región determinada depende en primer lugar de eventos históricos, procesos evolutivos y de las propias características fisiológicas de las especies. En segundo lugar, la selección realizada por el ambiente y los procesos de dispersión determinan cuáles de las especies del conjunto original son capaces de colonizar un habitat determinado. Por último, las interacciones interespecíficas condicionan el éxito futuro de aquellas especies que arriban a la comunidad. Las relaciones inter e intra-específicas, directas e indirectas (por ej. predación, mutualismo, cascada trófica, competencia aparente, entre otras), son procesos básicos que condicionan la abundancia y la composición de la comunidad.

#### Dinámica temporal de las comunidades vegetales.

Las comunidades biológicas cambian en el tiempo, estos cambios se denominan sucesión, maduración y fluctuación (van der Valk. 1985). La sucesión es un cambio temporal en la composición específica luego de un disturbio natural o antropogénico. Los disturbios son definidos como cualquier alteración natural o artificial que determina una pérdida de biomasa en el ecosistema limitando su desarrollo o provocando una involución hacia un estado más simple. Los disturbios se caracterizan por cuatro propiedades, duración, intensidad, frecuencia y área. En general, los patrones de sucesión son específicos del sitio que se este analizando y es condicionado por varios factores (Pickett & McDonnell 1989). Históricamente, los ecólogos distinguen entre sucesión primaria propia de un sitio que carece de vegetación y sucesión secundaria de aquellos lugares con vegetación. La sucesión primaria solamente ocurre en substratos inorgánicos estériles como los originados por volcanismo o glaciación. Tormentas, fuegos y otros tipos de disturbios son aquellos que dan lugar a procesos de sucesión secundaria. Otra distinción importante comprende los términos autogénico y alogénico, en el primer caso la sucesión se inicia por modificaciones del ambiente creadas por la propia comunidad y en el segundo caso involucra agentes forzantes externos a la comunidad. La fluctuación, a diferencia de la sucesión, solamente involucra cambios en las abundancias relativas de las especies sin modificación de la composición. Por último, la maduración designa el incremento en el tiempo de la biomasa del conjunto de especies sin modificaciones de la composición.

El fuego constituye un agente importante que modifica la estructura y composición de muchas comunidades vegetales. Los efectos de las quemadas periódicas han sido bien estudiadas en comunidades herbáceas de pradera y humedales de América del Norte

(Weaver 1968; Towne & Owensby 1984; Smith & Kadlec 1985; Collins & Gibson 1990). Estos y otros estudios han centrado su análisis en la alteración de la densidad y diversidad de la vegetación de los humedales, en el efecto de las quemadas estacionales, en la productividad del ecosistema o en las respuestas de dichas comunidades a la invasión de plantas exóticas (Collins & Glenn 1988; Smith & Kadlec 1985; Mallik & Wein 1986; Thompson & Shay 1989). En los sistemas de sabanas tropicales y subtropicales, las quemadas naturales y las propiciadas por la acción antrópica han jugado un papel determinante, favoreciendo a las comunidades herbáceas en detrimento de los bosques (Skerman & Riveros 1992). El fuego modifica las tasas de crecimiento y de reproducción, altera la disponibilidad de nutrientes en el ecosistema y modifica las relaciones interespecíficas, como por ejemplo la competencia (Frost 1987). A nivel evolutivo, una alta frecuencia de incendios favorece la selección de aquellas especies mayormente adaptadas a este tipo de disturbios (especies pirófilas) (Coutinho 1982).

### Manejo, conservación y restauración

La comprensión del proceso de sucesión permite predecir y manejar las tasas de cambio de la comunidad después de un disturbio natural como el fuego o las tormentas. La restauración óptima (regreso a la condición previa al disturbio) de un sitio afectado por disturbios humanos depende del conocimiento de los factores que promueven cambios sucesionales deseables y de una forma rápida (Morin 1999). Según Keddy, 2000, la prueba más crítica de nuestra comprensión acerca de estos procesos radica en:

- A.- Predecir cambios en comunidades y ecosistemas.
- B.- Manipular el ambiente para alcanzar objetivos predeterminados.
- C.- Elegir adecuadamente los objetivos.

## ANTECEDENTES

Si bien en la actualidad comprendemos en parte las funciones de los humedales, hasta gran parte del siglo XX fueron considerados como sistemas sin valor o perjudiciales para las actividades humanas. Esto determinó una pérdida importante del área que originalmente ocupaban en el planeta. En este contexto, se desarrollaron los principales disturbios sobre los humedales, como el desecamiento y la quema. Los principales ejemplos de disturbios en Uruguay los constituyen las obras de desecamiento, drenaje, y el uso del fuego.

En nuestro país los bañados y pajonales han sido considerados tradicionalmente perjudiciales para la actividad agropecuaria ya que suelen ocupar suelos generalmente fértiles y húmedos, y con pasturas de bajo valor nutritivo. Es por ello que la quema estacional de pajonales y bañados para la generación de brotes nuevos aprovechables para el ganado es una práctica habitual en la región (del Puerto 1969; Adámoli *et al.* 1984). Actualmente gran parte de las áreas ocupadas originariamente por los humedales en Uruguay están destinadas al cultivo de arroz.

En diciembre de 1999 se produjo un incendio intencional en la zona que abarcó los bañados de Los Indios y de Santa Teresa; dentro de este último quedó incluido parte del bañado de la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. Los cambios producidos por los incendios, naturales o provocados en los humedales han permanecido desapercibidos y no se tiene información de cómo afectan la diversidad de la comunidad, ni del grado de fragilidad de los bañados frente a este tipo de disturbios.

No se cuenta con antecedentes sobre la capacidad de estos ecosistemas para recuperarse naturalmente, es decir alcanzar la estructura original previa al disturbio, y en caso afirmativo se desconoce el tiempo que se necesita para alcanzar la estructura original.

## OBJETIVOS

- ⇒ Comprender los cambios producidos por el fuego en la vegetación palustre de la Laguna Negra.
- ⇒ Determinar el tiempo necesario para la restauración de la vegetación del bañado.
- ⇒ Establecer pautas de manejo para la restauración y conservación de los humedales.

## HIPOTESIS

- ⇒ Para la vegetación de humedales el fuego constituye un disturbio de tipo intermedio, que genera espacios y parches libre de plantas (gap), facilitando el establecimiento de especies y por lo tanto un aumento de la diversidad específica.
- ⇒ La estructura del humedal se recupera en un corto período de tiempo (1-3 años).

## AREA DE ESTUDIO

Los humedales en la Reserva de Biosfera Bañados del Este (RBBE), ocupan llanuras bajas inundadas en forma permanente o temporaria llamados bañados o esteros, con pendientes del orden de 0.02% y con difíciles condiciones de escurrimiento natural. El análisis de imágenes satelitales ha permitido la identificación de una superficie actual con características de humedales de 140.200 ha, lo cual representa un 50% de la superficie originalmente ocupada por estos ambientes (PROBIDES, 1999). En esta región del país comprenden una gran diversidad de ambientes de aguas dulces y salobres.

Los bañados de Santa Teresa (Fig. 1) se ubican a una altitud de 9 m.s.n.m, y están situados en la prolongación septentrional de la depresión de la Laguna Negra, de la cual se encuentran separados por un cordón arenoso y por un afloramiento rocoso cristalino (Potrerillo de Santa Teresa) (PROBIDES, 1999). Su máxima extensión de este a oeste es de 15 km. y de sur a norte, 5 km. El área se encuentra en dos superficies casi idénticas separadas por el Potrerillo de Santa Teresa. Se trata de un bañado profundo permanentemente inundado con formaciones turbosas espesas cubiertas por vegetación palustre de alto porte entre las que predominan, espadañas (*Scirpus giganteus*), caragatá (*Eryngium pandanifolium*) y pastos amargos (*Carex riparia*). Las acumulaciones turbosas pueden alcanzar mas de cuatro metros de espesor, que es el máximo de toda el área de la reserva (PROBIDES 1999). En esta zona se encuentra la estación biológica del mismo nombre con 715 ha propiedad del Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente y gestionada por PROBIDES en coordinación con la Dirección Nacional de Medio Ambiente.

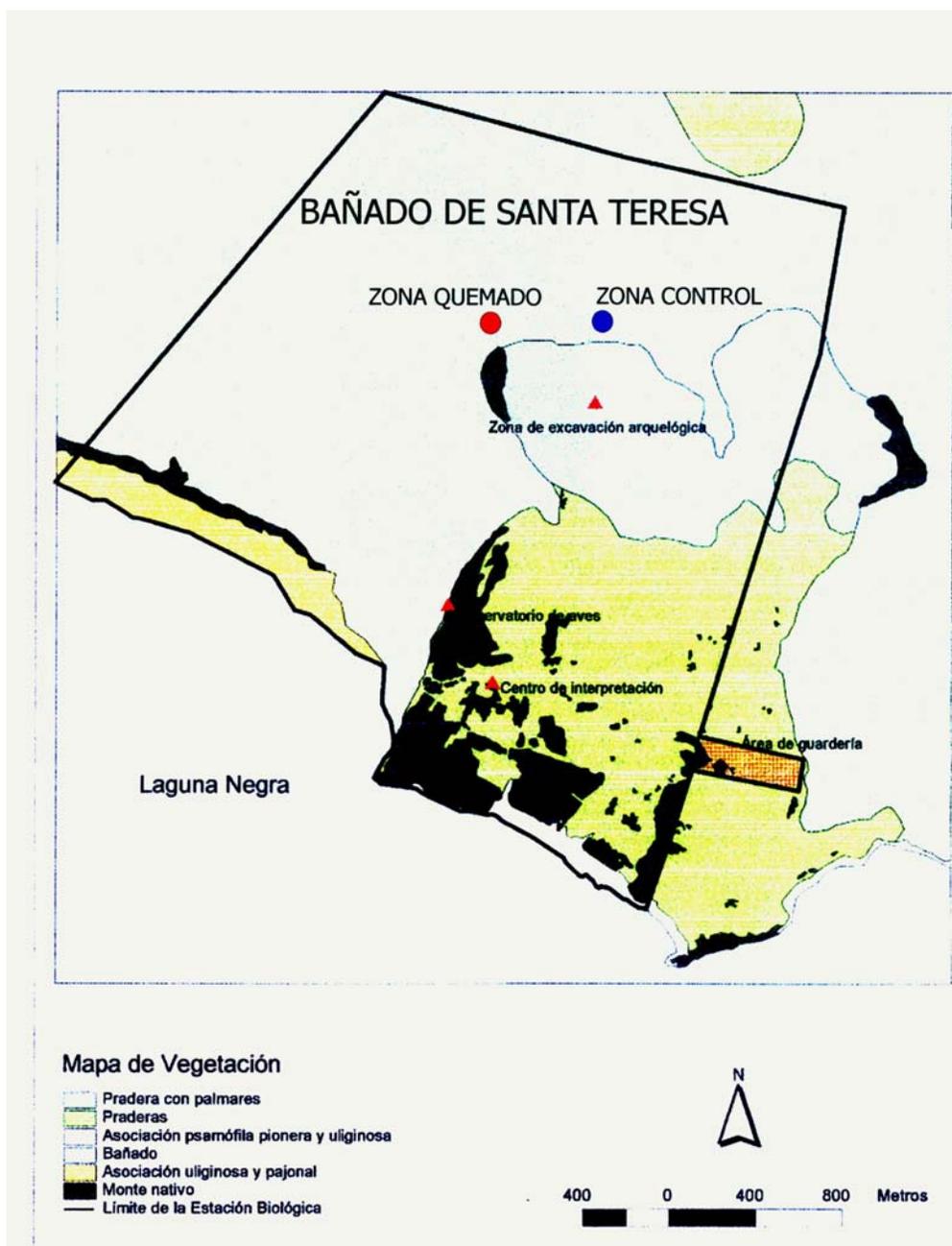


Fig. 1. Localización del área de estudio, límites de la Estación Biológica y distribución espacial de las zonas afectadas por el fuego.

El clima de la región es subtropical húmedo, las precipitaciones se producen durante todo el año (1.123 mm/año), aunque éstas ocurren en forma de lluvias intensas, existiendo gran variabilidad entre años. La temperatura media anual es de 16 °C, con una máxima de 21,5 °C y una mínima de 10,8 °C. Los vientos predominantes soplan en dirección nordeste, intensificándose entre setiembre y noviembre (PROBIDES 1997).

Estos humedales fueron modificados en la década de los 80 por la construcción de canales que vierten las aguas de la Laguna Negra y de los sistemas palustres asociados, al océano Atlántico. Estas obras de drenaje con fines agrícolas (cultivo de arroz), han determinado cambios provocando la subsidencia del terreno. A ello se agrega el pastoreo y la quema reiterada de la vegetación de bañado, acelerando el proceso de modificación de estos ambientes. La frecuencia de este disturbio depende del sitio, en algunos lugares es anual y en otros como en Potrerillo ocurre con una frecuencia variable.

## MATERIALES Y METODOS

De acuerdo a los objetivos e hipótesis planteadas se estableció un diseño de muestreo tipo CI (Control-Impact Design, Osenberg & Schmith 1996), analizando la estructura de la vegetación en una zona sometida al disturbio y en una área similar sin disturbio (zona control). Los estudios de dinámica de la vegetación, los efectos de disturbios o prácticas de manejo requieren el establecimiento de cuadrantes permanentes donde las especies pueden ser registradas a lo largo del tiempo (Kent & Coker 1992). Teniendo en cuenta estas consideraciones, se construyeron cuatro cuadrantes permanentes de 10 x 10 m en la zona quemada, y la misma cantidad en la zona testigo (no quemada). Los cuadrantes permanentes de cada tratamiento fueron dispuestos en transectos ubicados al azar (Fig. 2); éstos se trazaron desde el límite entre el humedal y la pradera o bosque adentrándose 100 m en dirección hacia la parte más profunda del bañado. En cada transecto se ubicaron dos cuadrantes a 50 metros y dos a 100 metros de distancia del margen del humedal. Por lo tanto el diseño de muestreo consideró dos efectos fijos, el fuego y el gradiente de la vegetación en función de la profundidad del agua. Fueron construidos dos senderos de madera y un sistema de rieles en los cuadrantes de forma de permitir el acceso y el estudio de las parcelas permanentes sin dañar la vegetación.

Considerando la homogeneidad de la vegetación en este tipo de ambiente, en términos de composición florística, características del hábitat y fisionomía de la vegetación, se aplicó la metodología de Braun-Blanquet (1956) para determinar el área mínima de la comunidad (Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Las especies fueron clasificadas según sus formas de vida siguiendo el sistema de clasificación de las plantas de Raunkiaer (1934), que considera la posición de las yemas de crecimiento durante la época desfavorable. Asimismo fue considerado el sistema de clasificación de formas de vida de plantas acuáticas de Sculthorpe (1967) y Cook (1990).

Las especies fueron identificadas en la Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía (Universidad de la República, Montevideo). El material botánico recolectado se encuentra en proceso de incorporación al Herbario "Bernardo Rosengurt" de la Facultad de Agronomía (MVFA).

Se realizaron cuatro muestreos, en setiembre, noviembre, diciembre (2000) y abril (2001). Los efectos fueron cuantificados sobre la abundancia de las especies a través

de estimadores objetivos: frecuencia y cobertura. Para la estimación de la frecuencia los cuadrantes fueron divididos en 100 unidades, registrando en cada uno la presencia y ausencia de especies. La frecuencia por lo tanto indica la probabilidad de encontrar una especie en el cuadrante permanente (Kent & Coker 1992). La cobertura se determinó usando la metodología "Cover Pin Frame" o también conocida como "Point quadrats", que consistió en disponer verticalmente sobre la vegetación una varilla (pins de 0.5 cm de diámetro) en intervalos de 1 m (total 100 pins por cuadrante). Las especies que hicieron contacto con ella fueron registradas para el cálculo de cobertura que también se expresa como porcentaje (Müller-Dombois & Ellenberg 1974; Kent & Cooker 1992; Bullock 1996).

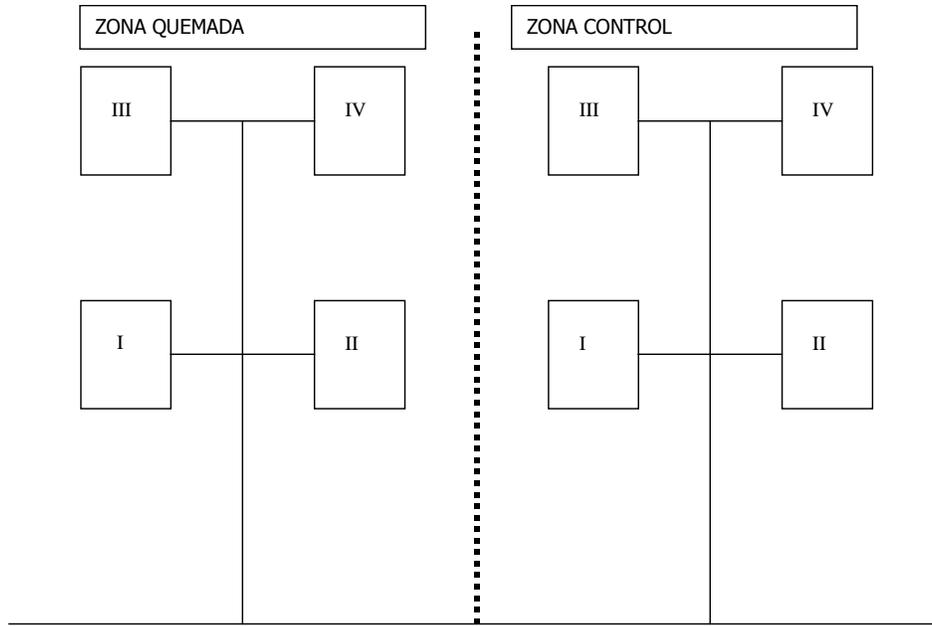


Fig. 2. Ubicación de ocho parcelas permanentes de 100 m<sup>2</sup>, distribuidas equitativamente en dos transectos que se adentran 100 m en el bañado.

Los valores de frecuencia y cobertura fueron utilizados para calcular la diversidad y equitatividad de cada parcela permanente en el periodo de tiempo considerado. El índice de diversidad Shannon-Weaver (1949) ( $H'$ ) y la equitatividad ( $J$ ), fueron elegidos debido a que son sensibles a los cambios de abundancia de aquellas especies que están pobremente representadas en la comunidad (De Jong 1975, Thompson & Shay 1988, Johnson & Knapp 1995).

$$\text{Diversidad } H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$$\text{Equitatividad } J = H' / H'_{\max} = (\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i)$$

La importancia relativa (IR) fue calculada como la sumatoria de la cobertura y la frecuencia relativa de cada especie. Como el valor máximo de cobertura o frecuencia para cada especie puede ser de 100, la importancia relativa puede alcanzar un máximo de 200. Se tomó el criterio de dividir entre dos la importancia relativa para que presentara valores entre 1 y 100 (Johnson & Knapp 1995 ).

$$\text{Importancia relativa IR} = (\text{Fr} + \text{Cob})/2$$

La importancia relativa realiza una medición más precisa que la cobertura o frecuencia tomadas individualmente debido a que en las comunidades vegetales de humedales hay especies que presentan una distribución con bajo porcentaje de cobertura pero alta frecuencia entre muestras (por ej. *Leersia hexandra*), o una distribución agregada con alto porcentaje de cobertura pero baja frecuencia entre muestras (por ej. *Panicum helobium*).

Los cambios espaciales y temporales de la composición y abundancia específica fueron estudiados mediante análisis de ordenación. De acuerdo a la homogeneidad de la estructura de la vegetación relevada se seleccionó el análisis de componentes principales (PCA) de acuerdo a los criterios establecidos por Matteucci & Colma (1982) Kent & Coker (1992) y Fernández-Palacios & de los Santos (1996). El software CANOCO versión 4, ter Braak & Smilauer (1998) fue utilizado para la aplicación del PCA, los datos utilizados fueron previamente transformado ( $\ln x+a$ ). Las diferencias en los atributos comunitarios considerados, así como en las estimaciones objetivas de la abundancia de las especies fueron comparadas mediante análisis de varianza de dos vías con efectos fijos (ANOVA). El análisis de varianza se realizó en el programa STATISTICA (Ludwig & Reynolds 1988). Para cada caso fue verificado los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianza. Para satisfacer los supuestos del análisis en algunos casos se procedió a diferentes transformaciones de los datos (raíz cuadrada de  $x+1$  o arcoseno de  $x/100$ ).

## RESULTADOS

La curva especies-área indicó una superficie mínima de relevamiento entre 14 m<sup>2</sup> y 33 m<sup>2</sup> aproximadamente. Este rango de superficie fue obtenido al proyectar los puntos tangentes a la curva sobre el área mínima (A y B) basada en un incremento de 10% y 5% de las especies respectivamente (Fig. 3) (Müller-Dombois & Ellenberg 1974). Por lo tanto, una parcela de 100 m<sup>2</sup> representa satisfactoriamente la estructura de esta comunidad.

Fueron registrados un total de 39 taxa (Tabla I) perteneciente a 14 familias. Las familias mayoritariamente representadas fueron las ciperáceas (11 especies), poáceas y asteráceas (5 especies en cada una). Los geófitos rizomatosos fueron las formas de vida dominantes (44.7%), las especies pertenecientes al grupo de los nanofanerófitos y caméfitos representaron el 18.4% cada grupo, los hemicriptófitos, terófitos y mesofanerófitos el 10.5%, el 5.3 % y 2.6% de las especies, respectivamente (Fig. 4, Tabla I). De acuerdo al sistema de clasificación de formas de vida de plantas acuáticas (Sculthorpe 1967, Cook 1990), todas las especies corresponden al grupo de plantas emergentes. Por último, algunas de las especies registradas no fueron estrictamente hidrófitas ya que también pueden encontrarse en ambientes terrestres. Dentro de este grupo de helófitas se destaca *Senecio selloi*, *Erianthus angustifolius*, *Vigna luteola*, *Mikania micrantha*, *Baccharis pingraea*, *Brachystele dilatata* y *Eritthryna crista-galli*.

La curva dominancia-diversidad de ambos tratamientos correspondiente al mes de diciembre, un año después de producido el incendio (Fig. 5), presenta un alto ajuste a un modelo de tipo exponencial negativo. De acuerdo a este modelo, existen pocas especies con valores de IR alta (por ej. *Scirpus giganteus*, *Eryngium pandanifolium*, *Leersia hexandra*), mientras que la mayoría de las especies presentaron valores bajos de IR. Las mayores diferencias entre ambos tratamientos, se dieron en la franja de la

curva con valores de IR inferiores a 20%, donde las parcelas sometidas al disturbio fuego presentaron un mayor número de especies.

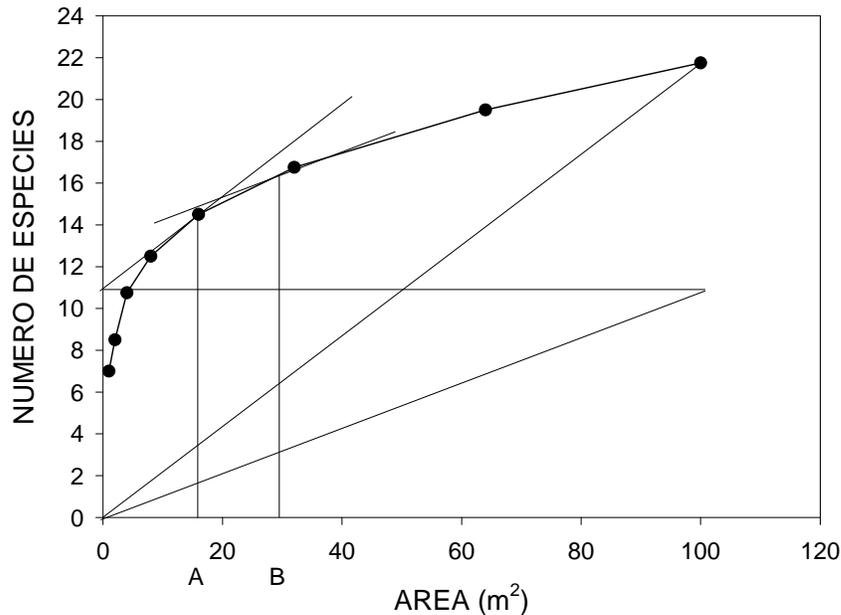


Fig. 3. Curva especies-área de la vegetación del humedal estudiado, se indica el área mínima se ubica entre 14 y 32 m<sup>2</sup>.

Los valores de diversidad y equitatividad se corresponden a comunidades donde predominan pocas especies. La zona quemada presentó una mayor riqueza de especies y diversidad que la zona control, siendo las diferencias estadísticamente significativas (Tabla II, III). Se constató un aumento estadísticamente significativo en el número de especies entre setiembre y abril para ambos tratamientos. Los cuadrantes ubicados a 50 metros

(más próximos a la pradera) presentaron una diversidad significativamente menor a los de 100 metros (Tabla II y III). No se observaron mayores diferencias en la equitatividad (J) entre los tratamientos y en el tiempo (Tabla II, III).

A nivel de especie, en los análisis de ordenación se puede observar una notoria separación entre los cuadrantes de la zona control y de la zona quemada, tanto en términos de frecuencia como de cobertura (Figs. 6 y 7). El mayor número de especies encontrados en los sitios quemados explican estas diferencias. Algunas especies como *Panicum helobium*, *Erianthus angustifolius*, *Chaetotropis chilensis*, *Rhynchospora corymbosa*, *Thelypteris interrupta*, se encontraron exclusivamente en la zona quemada (Figs. 6, 7 y 8). Solamente dos especies fueron exclusivas de la zona control, *Typha domingensis* y *Rumex argentinus* (Fig. 8). Especies como *Scirpus giganteus*, *Leersia hexandra*, *Carex riparia*, *Eryngium pandanifolium*, *Polygonum acuminatum*, estuvieron bien representadas tanto en la zona control como quemada (Figs. 6, 7 y 8).

Dentro del grupo de especies representadas en los dos tipos de tratamiento cuyas frecuencias en la zona control fueron significativamente menores ( $p < 0.05$ ) al de la zona quemada se incluyen *Zizaniopsis bonariensis*, *Baccharis microcephala*, *Leersia hexandra*, *Carex riparia*, *Vigna luteola*, *Hibiscus cisplatinus*, *Carex pseudocyperus* y *Ludwigia caparosa*. En sentido contrario (quemado < control) se destacan *Polygonum acuminatum*, *Typha domingensis* y *Schoenoplectus californicus*. En términos de cobertura solamente dos especies representadas en ambos tratamientos presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) *Leersia hexandra* (control < quemado) y *Polygonum acuminatum* (quemado < control).

Tabla I. Valores de importancia relativa de las especies del bañado de la EBPST correspondientes al mes de diciembre, en parcelas quemadas (IRQ) y parcelas control (IRC). Cada especie está clasificada según su forma biológica (FORM. BIOL.) por el sistema de clasificación de Raunkiaer: T, terófito; C, caméfito; HM, hemicriptófito; G, geófito; NF, nanofanerófito; y MF, mesofanerófito.

ESPECIE	FAMILIA	FORM.BIOL.	IRC	IRQ
<i>Alternanthera phyloxeroides</i>	AMARANTHACEAE	C	17.4	21.0
<i>Eryngium pandanifolium</i>	APIACEAE	G	48.3	45.8
<i>Hydrocotyle verticillata</i>	APIACEAE	C	0.1	3.5
<i>Baccharis microcephala</i>	ASTERACEAE	NF	13.5	21.0
<i>Baccharis pingraea</i>	ASTERACEAE	NF	3.4	1.3
<i>Mikania micrantha</i>	ASTERACEAE	C	0.0	1.9
<i>Senecio selloi</i>	ASTERACEAE	T	0.0	0.0
<i>Baccharis punctulata</i>	ASTERACEAE	NF	0.0	0.0
<i>Buddleja thyrsoides</i>	BUDDLEJACEAE	NF	0.3	0.4
<i>Scirpus giganteus</i>	CYPERACEAE	G	92.1	92.0
<i>Carex riparia var. chilensis</i>	CYPERACEAE	G	33.8	46.1
<i>Carex pseudocyperus</i>	CYPERACEAE	C	6.0	19.8
<i>Rhynchospora corymbosa</i> <i>var. bonariensis</i>	CYPERACEAE	G	1.4	1.3
<i>Cyperus virens</i>	CYPERACEAE	G	0.0	0.0
<i>Cyperus sp.</i>	CYPERACEAE	G	0.0	0.3
<i>Cyperus eragrostis</i>	CYPERACEAE	G	0.0	5.3
<i>Eliocharis montana</i>	CYPERACEAE	G	0.0	0.3
<i>Eliocharis bonariensis</i>	CYPERACEAE	G	0.0	0.6
<i>Schenoplectus californicus</i>	CYPERACEAE	G	12.1	0.5
<i>Cyperus haspans sbsp.</i> <i>Juncooides</i>	CYPERACEAE	G	0.0	0.0
<i>Vigna luteola</i>	FABACEAE	T	6.3	50.6
<i>Erythrina crista-galli</i>	FABACEAE	MF	0.0	0.9
<i>Juncus microcephalus</i>	JUNCACEAE	G	0.0	4.3
<i>Juncus pallescens</i>	JUNCACEAE	G	0.0	0.9
<i>Hibiscus cisplatinus</i>	MALVACEAE	NF	0.9	14.3
<i>Ludwigia caparosa</i>	ONAGRACEAE	NF	1.0	17.3
<i>Ludwigia longifolia</i>	ONAGRACEAE	NF	1.3	1.0
<i>Brachystele dilatata</i>	ORCHYDACEAE	G	0.0	0.6
<i>Zizaniopsis bonariensis</i>	POACEAE	G	2.5	13.5
<i>Leersia hexandra</i>	POACEAE	HM	49.4	68.8
<i>Panicum helobium</i>	POACEAE	HM	0.0	10.9
<i>Chaetotropis chilensis</i>	POACEAE	HM	0.0	1.9
<i>Erianthus angustifolius</i>	POACEAE	HM	0.0	4.4
<i>Polygonum acuminatum</i>	POLYGONACEAE	C	41.1	22.4
<i>Rumex argentinus</i>	POLYGONACEAE	C	1.3	0.1
<i>Polygonum meisnerianum</i>	POLYGONACEAE	C	0.0	0.0
<i>Thelypteris interrupta</i>	POLYPODICEAE	G	0.0	4.5
<i>Typha domingensis</i>	TYPHACEAE	G	38.0	0.0

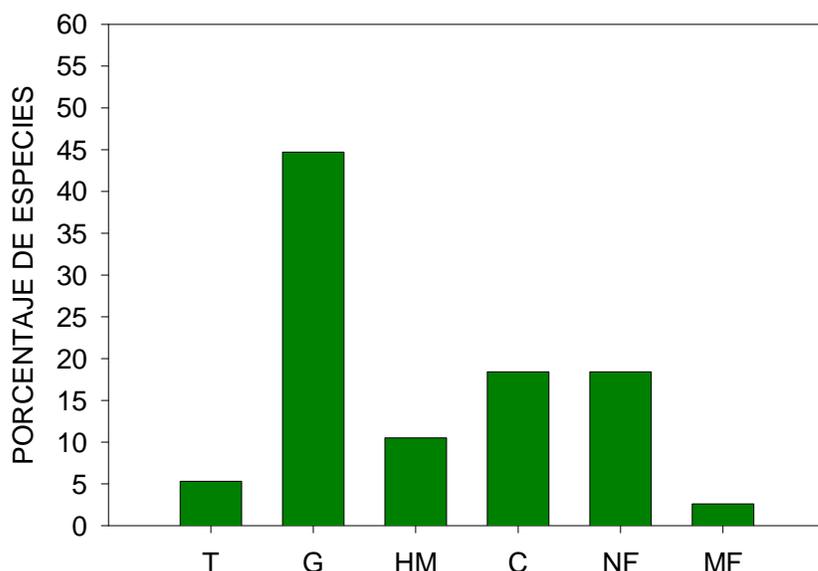


Fig. 4. Espectro biológico de las especies del humedal. Las especies fueron clasificadas en formas de vida siguiendo el sistema de Raunkaier (1934): T= terófito; G= geófito, HM= hemicriptófito, C= caméfito, NF= nanofanerófito y MF=mesofanerófito.

En la zona quemada se registró una mayor heterogeneidad en términos de composición florística entre los cuadrantes, siendo la parcela número tres más disímil que el resto. Estas diferencias estuvieron principalmente relacionadas a la presencia de especies exclusivas de este cuadrante como *Thelypteris interrupta*, *Erianthus angustifolius* y *Brachystele dilatata*, y la mayor abundancia de *Hibiscus cisplatinus*, *Juncus microcephalus* y *Ludwigia caparosa* (Figs. 6 y 7). En la zona control se

observó una mayor homogeneidad entre los cuadrantes. En el grupo de especies representados en ambos estratos cuyas frecuencias fueron significativamente menores ( $p < 0.05$ ) en 50m se

encuentran *Eryngium pandanifolium*, *Carex riparia*, *Hibiscus cisplatinus*, *Carex pseudocyperus*, *Typha dominicensis*, *Ludwigia caparosa*, en sentido opuesto se destacan *Polygonum acuminatum*, *Leersia hexandra* y *Schoenoplectus californicus*. En términos de coberturas y siguiendo el mismo orden anterior se incluyen *Eryngium pandanifolium*, *Leersia hexandra* y *Scirpus giganteum*, respectivamente.

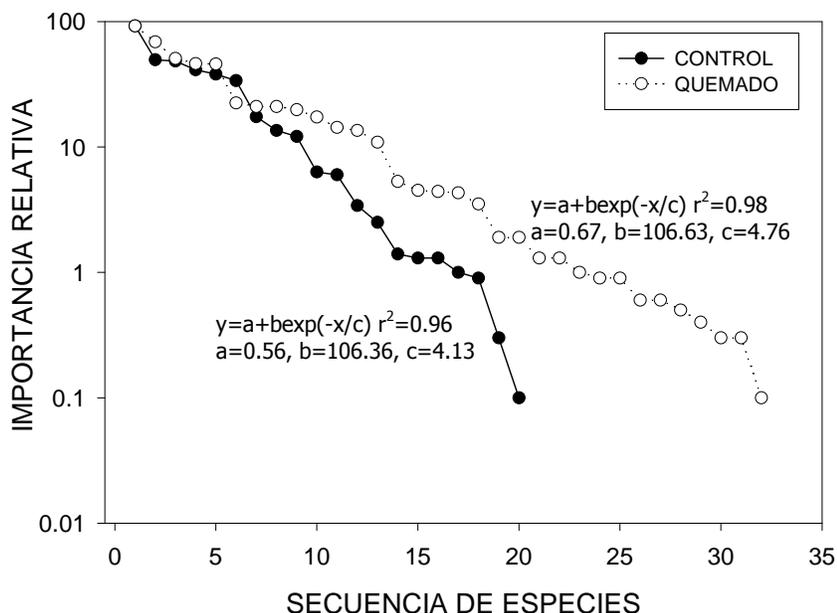


Fig. 5. Curva dominancia-diversidad que compara parcelas control con las sometidas a fuego durante el mes de diciembre. Se adjunta el ajuste a las funciones exponenciales negativas.

Tabla II. Valores de riqueza específica (S), diversidad (H') y equitatividad (J) de las parcelas control y quemadas para cada mes analizado.

MUESTREO	RIQUEZA (S)		DIVERSIDAD (H')		EQUITATIVIDAD (J)	
	Control	Quemado	Control	Quemado	Control	Quemado
Setiembre	11	15	2.01	2.16	0.84	0.80
Noviembre	13	20	2.10	2.48	0.83	0.84
Diciembre	14	22	2.17	2.57	0.83	0.83
Abril	14	21	2.18	2.57	0.83	0.85

Tabla III. Resultados de los análisis de varianza de acuerdo a los efectos fijos considerados y el tiempo. C= control; Q= quemado. 50 y 100 indican la distancia en metros entre el humedal y la pradera.

RIQUEZA ESPECIFICA			
	F	P	Observación
SITIOS (S)	112,13	0,001	C < Q
DISTANCIA (D)	6,22	0,05	50 < 100
TIEMPO (T)	50,17	0,001	S < N < D = A
S X D	4,27	0,05	C50 = C100 < Q50 < Q100
S X T	10,25	0,001	
D X T	2,2	NS	
S X D X T	0,92	NS	
DIVERSIDAD			
	F	P	Observación
SITIOS (S)	123,79	0,001	C < Q
DISTANCIA (D)	16,53	0,001	50 < 100
TIEMPO (T)	81,58	0,001	S < N < D = A
S X D	0,05	NS	
S X T	16,09	0,001	
D X T	2,89	0,05	
S X D X T	1,43	NS	
EQUITATIVIDAD			
	F	P	Observación
SITIOS (S)	2,36	NS	
DISTANCIA (D)	4,97	0,05	50 < 100
TIEMPO (T)	3,75	0,05	S ≠ A
S X D	8,65	0,01	
S X T	3,18	0,05	
D X T	0,30	NS	
S X D X T	0,62	NS	

En los análisis de ordenación se identificó un patrón temporal tanto para la zona control como para la zona quemada. Estas diferencias en el tiempo en la zona control estuvieron asociadas mayormente a la emergencia de *Typha* en los meses de verano y otoño. En cambio en la zona quemada una mayor abundancia en verano y otoño de varias especies como *Vigna luteola*, *Leersia hexandra*, *Panicum helobium*, *Cyperus haspan*, entre otras, explican el patrón observado (Figs. 6 y 7).

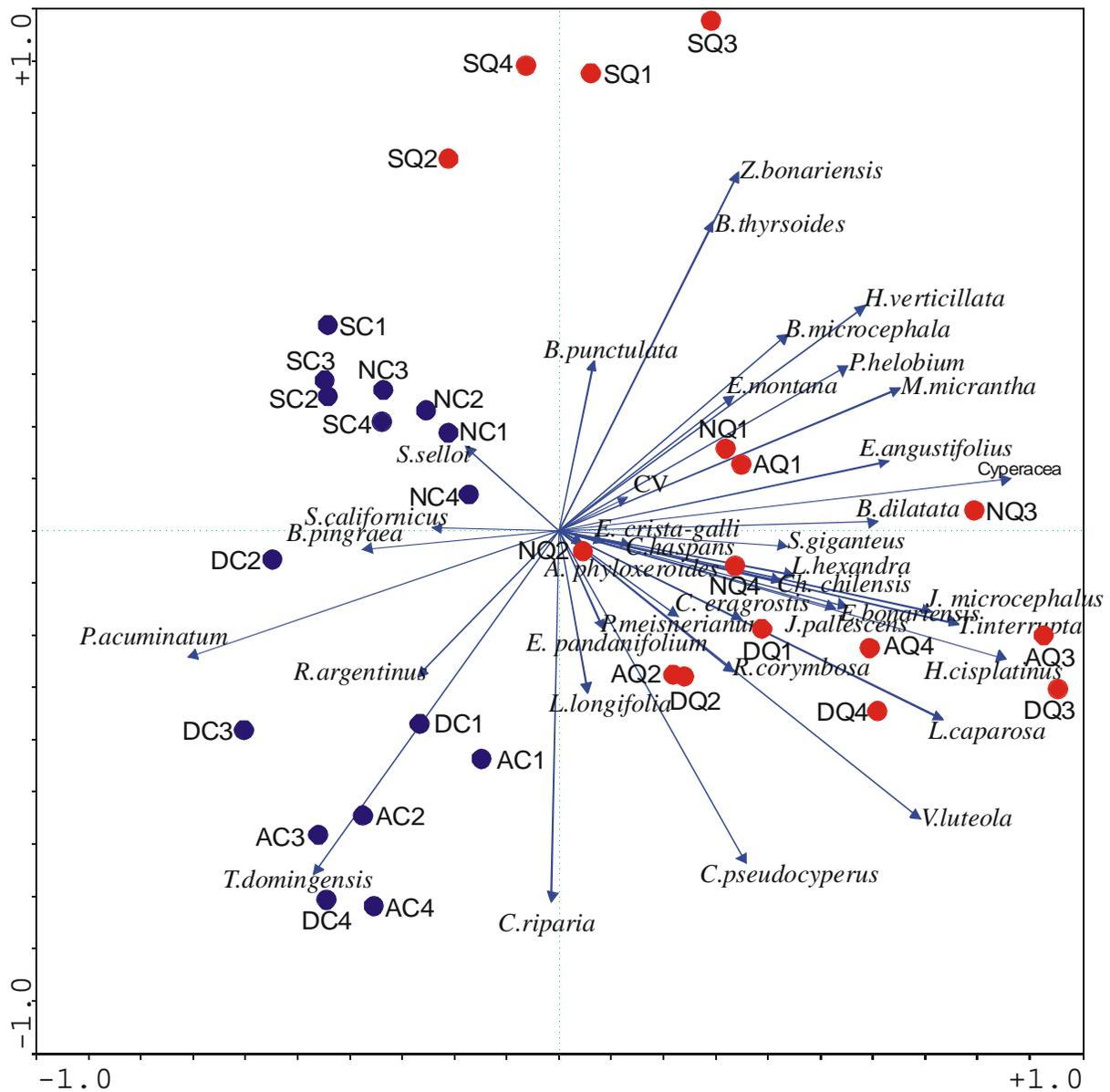


Fig. 6. Análisis de componentes principales con datos de frecuencia. Ejemplo de nomenclatura DC4, la primera letra indica el mes, la segunda el tratamiento y el número señala la parcela. S= setiembre; N=noviembre; D=diciembre; A= abril. C= control; Q= quemado. La varianza acumulada explicada por los componentes 1 al 4 fue 31, 50.3, 61.2 y 69.4, respectivamente.

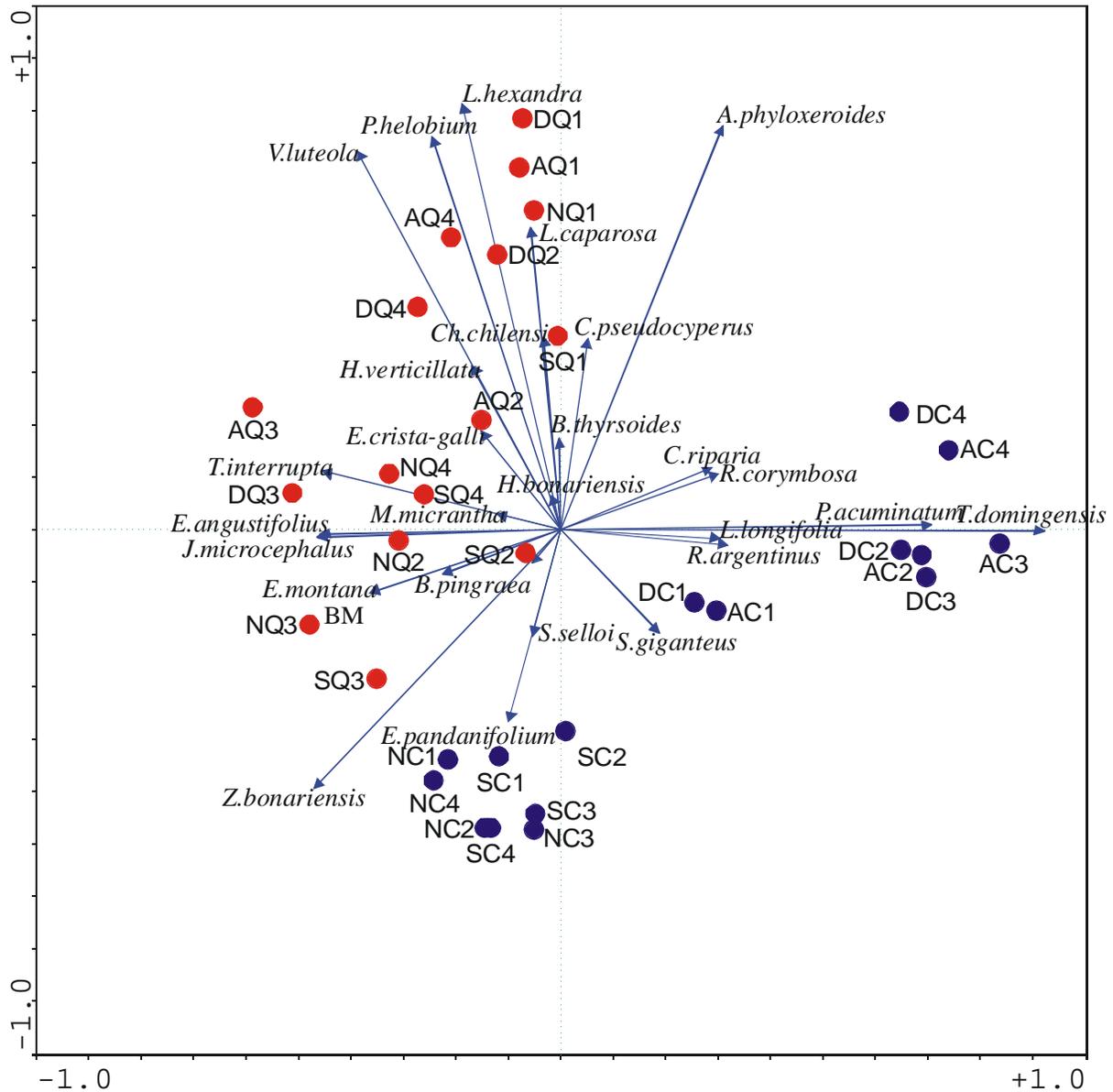


Fig. 7. Análisis de componentes principales con datos de cobertura. Ejemplo de nomenclatura DC4, la primera letra indica el mes, la segunda el tratamiento y el número señala la parcela. S= setiembre; N=noviembre; D=diciembre; A= abril. C= control; Q= quemado. La varianza acumulada explicada por los componentes 1 al 4 fue 27.5, 49.9, 64.2 y 73%, respectivamente.

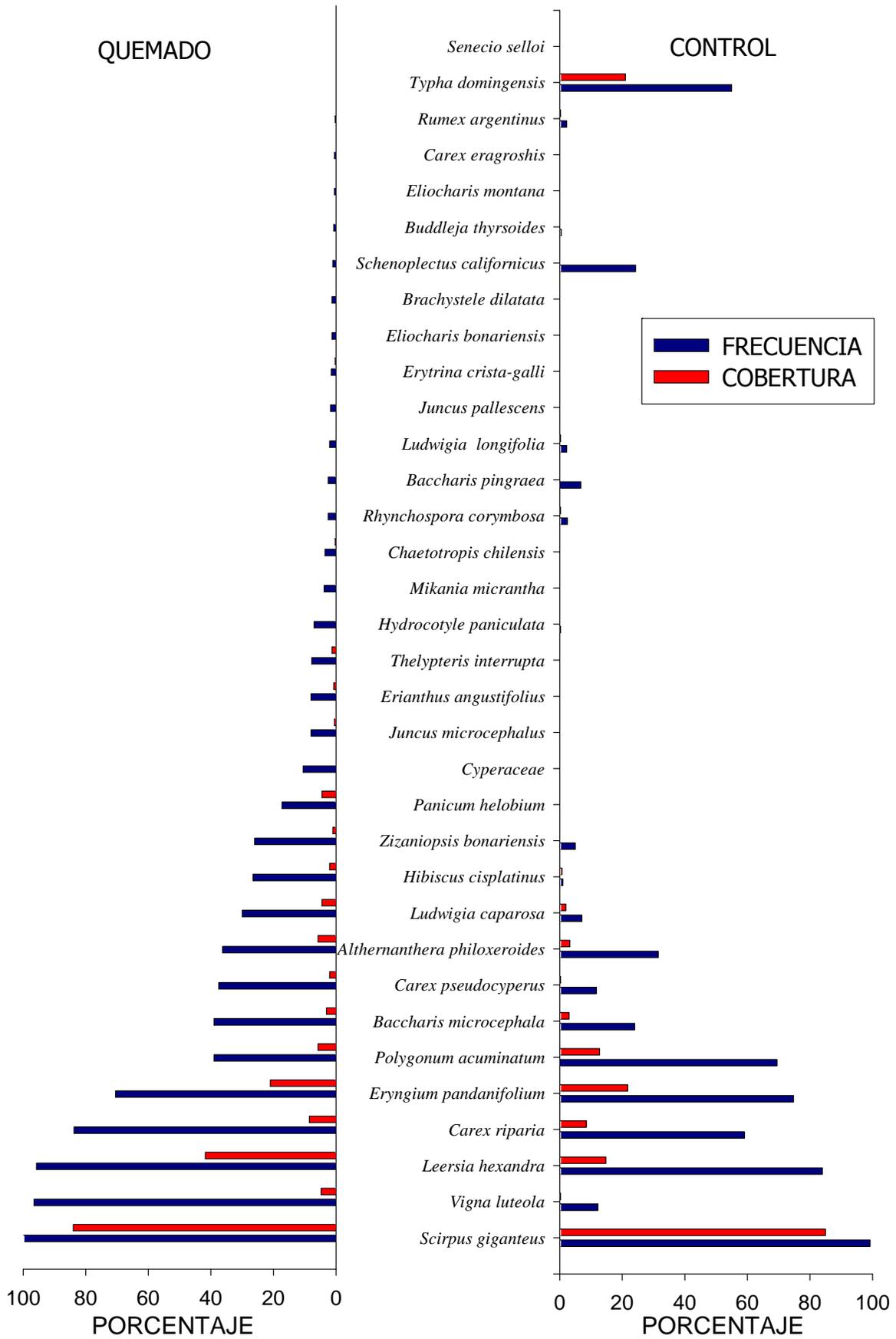


Fig. 8. Comparación de la frecuencia y cobertura de cada especie en cada tratamiento (control y quemado).

## DISCUSION

### Características generales de la comunidad y principales interacciones interespecíficas.

La comunidad de plantas acuáticas del Bañado de Santa Teresa está principalmente dominada por *Scirpus giganteus* y secundariamente por *Eryngium pandanifolium*. La curva dominancia-diversidad se corresponde a las encontradas en otros humedales herbáceos y de agua dulce (Gosselink & Turner 1978; Latham *et al.* 1994). *Scirpus giganteus* es una planta herbácea perenne y rizomatosa que puede alcanzar hasta 1.50 m de altura. Una densa cobertura de esta especie forma un dosel compacto que impide el acceso de la luz al substrato. Por lo tanto, *Scirpus giganteus* limita el crecimiento y el establecimiento de otras especies por su mayor capacidad competitiva en la utilización de los recursos, principalmente la luz. Aquellas especies que cohabitan con *Scirpus giganteus* son capaces de sobrellevar esta limitación, por ej, *Eryngium pandanifolium* gracias a su arquitectura y rigidez foliar que genera claros que permiten el acceso a luz. Al mismo tiempo, *E. pandanifolium* facilita el establecimiento de otras especies, por ej. *Vigna luteola* que frecuentemente se encuentra en la parte basal de sus hojas. Otras especies en cambio deben ubicar sus partes fotosintéticamente activas por encima del dosel de *Scirpus*, por ej. *Typha* o *Zizaniopsis*. Incluso algunas especies que frecuentemente presentan una escasa altura como *Polygonum*, en los compartimentos compactos de *Scirpus* aumenta la longitud del tallo. Por último especies como *Leersia hexandra*, *Carex* spp. o *Alternanthera philoxeroides* se ubican en los escasos espacios libres entre las hojas de *Scirpus*. En resumen existen una serie de interacciones interespecíficas que explican la estructura de esta comunidad entre los que se destacan los mecanismos de competencia generados por *Scirpus* y los de facilitación asociados a *Eryngium*.

Contrariamente a lo esperado los cuadrantes situados más cerca del límite con la pradera (50m) fueron menos diversos que los ubicados a 100 m. No se cuenta por el momento con una explicación satisfactoria para este fenómeno.

### Efectos del fuego en la dinámica temporal de la vegetación.

El fuego es un disturbio que produce parches sin vegetación (gap), pero a diferencia de lo que ocurre generalmente en los ecosistemas terrestres, en los humedales sólo tiene lugar una remoción de la biomasa aérea. Los substratos saturados o cubiertos de agua de estos ambientes protegen la biomasa subterránea (rizomas, bulbos, etc.) los cuales presentan yemas de renuevo que permiten la rápida regeneración de las especies. Este es el caso de los geófitos como *Scirpus giganteum* y *Eryngium pandanifolium*. La predominancia de estas formas de vida permite un rápido re-establecimiento de estas especies. En este contexto, la regeneración de *Scirpus* y *Eryngium* comienzan a los pocos días de ocurrido el disturbio. Las características de estas especies permite incluirlas dentro del sistema de clasificación de estrategias de vida de Grime (1979) en el grupo denominado especies competidoras-tolerantes al estrés.

El fuego genera claros que permiten el establecimiento de algunas especies provenientes del banco de semillas o de ambientes vecinos (pradera y bosque). Las especies más características de este grupo son *Thelypteris interrupta*, *Vigna luteola*, *Brachystele dilatata*, *Panicum helobium*, *Erianthus angustifolius*, entre las principales. La mayoría de ellas fueron encontradas casi exclusivamente en la zona quemada. Este hecho explica la mayor riqueza específica y diversidad registradas en la zona quemada,

así como la notoria separación entre los tratamientos en los análisis de ordenación y de varianza. Estos resultados son coincidentes con los antecedentes de Christensen *et al.* (1981) y Thompsom & Shay (1988). La comparación entre los tratamientos (considerando que la zona control no ha sido quemada por lo menos en los últimos nueve años, Altez, comp. pers.) sugiere que las especies anteriormente nombradas son desplazadas en el proceso de sucesión. En este proceso la superioridad competitiva de *Scirpus* conlleva a la formación de un dosel cerrado el cual limita el acceso a la luz y podría desplazar a todas aquellas especies ubicadas más próximas al substrato. El seguimiento de este estudio permite afirmar o rechazar este supuesto.

De acuerdo a la frecuencia de incendios en la zona y considerando los resultados, los efectos del fuego en este ambiente se corresponde con la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978). Esta hipótesis sostiene que todos aquellos disturbios de frecuencia e intensidad intermedia aumentan la diversidad del ambiente, evitando la dominancia competitiva de algunas especies y facilitando el arribo o el establecimiento de otras. Este tipo de disturbio puede facilitar el establecimiento de malezas (Tabacchi 1995). En este contexto, *Vigna luteola*, especie anual, cosmopolita de origen africano (Izaguirre & Beyhaut 1998) de ambientes húmedos, se vio claramente favorecida por la acción del fuego. Es interesante, sin embargo, destacar la desaparición de *Typha domingensis* en la zona quemada. Este hecho, puede estar relacionado con la época en que se produjo el incendio. Mallik (1989) relata que la quema durante el periodo de verano en humedales salobres flotantes dominados por una especie del género *Typha*, tuvo efectos negativos ya que ocurrió en el periodo reproductivo, en el que esta planta moviliza todas sus reservas para la parte aérea. Las quemas de primavera u otoño no afectaron significativamente la dominancia de *Typha*. Laubhan (1995) también demostró que la composición específica de humedales está fuertemente condicionada por el período del año en que ocurre el incendio.

La sucesión no es el único mecanismo existente en la dinámica temporal de la vegetación de humedales. Otros procesos como la fluctuación y la maduración (sensu van der Valk 1985 ) son claves para comprender los cambios en el tiempo. Información adicional a la registrada en este estudio, como la cuantificación de la biomasa viva y muerta entre los tratamientos (Fig. 9) permiten esclarecer algunos de estos procesos. En la zona control es notoria la acumulación de biomasa senescente. En la zona quemada también existe una importante biomasa muerta la cual fue generada durante solamente un año (período después del incendio). La elevada producción de estos ambientes y el proceso asociado de maduración, conllevan a la formación de una importante biomasa muerta y extremadamente seca que se localiza próxima al substrato y en las partes más elevadas de la vegetación. Esta gran cantidad de materia seca plantea la posibilidad de que en años secos ocurran incendios de forma natural, alternativa que debería ser investigada en el futuro con procedimientos paleolimnológicos. Kuhry (1994) investigando humedales con gran acumulación de materia orgánica de América del Norte, reportó la ocurrencia de fuegos naturales con una frecuencia aproximada de 1000 años afectando la evolución de estos ambientes.

#### Manejo y recuperación.

La recuperación de la comunidad vegetal es notoria, sin embargo queda por determinar el tiempo total que lleva el proceso en alcanzar la misma estructura de la zona control. La rápida recuperación de la matriz vegetal no implica un proceso similar en todas las poblaciones animales asociadas a estos ambientes, efectos que deberían ser evaluados en un futuro inmediato. Por otra parte, la quema intencional y frecuente de los humedales seguramente modifica los patrones de colonización y sucesión

identificados en este estudio. Por lo tanto, desde el punto de vista de la conservación estas prácticas deberían ser controladas.

La frecuencia de incendios en los humedales se ha incrementado debido al proceso de cambio climático que sufre el planeta (Kellogg & Zhao 1988, Schlesinger & Zhao 1989) y los estudios que se realicen en estos ambientes deben tener en cuenta este

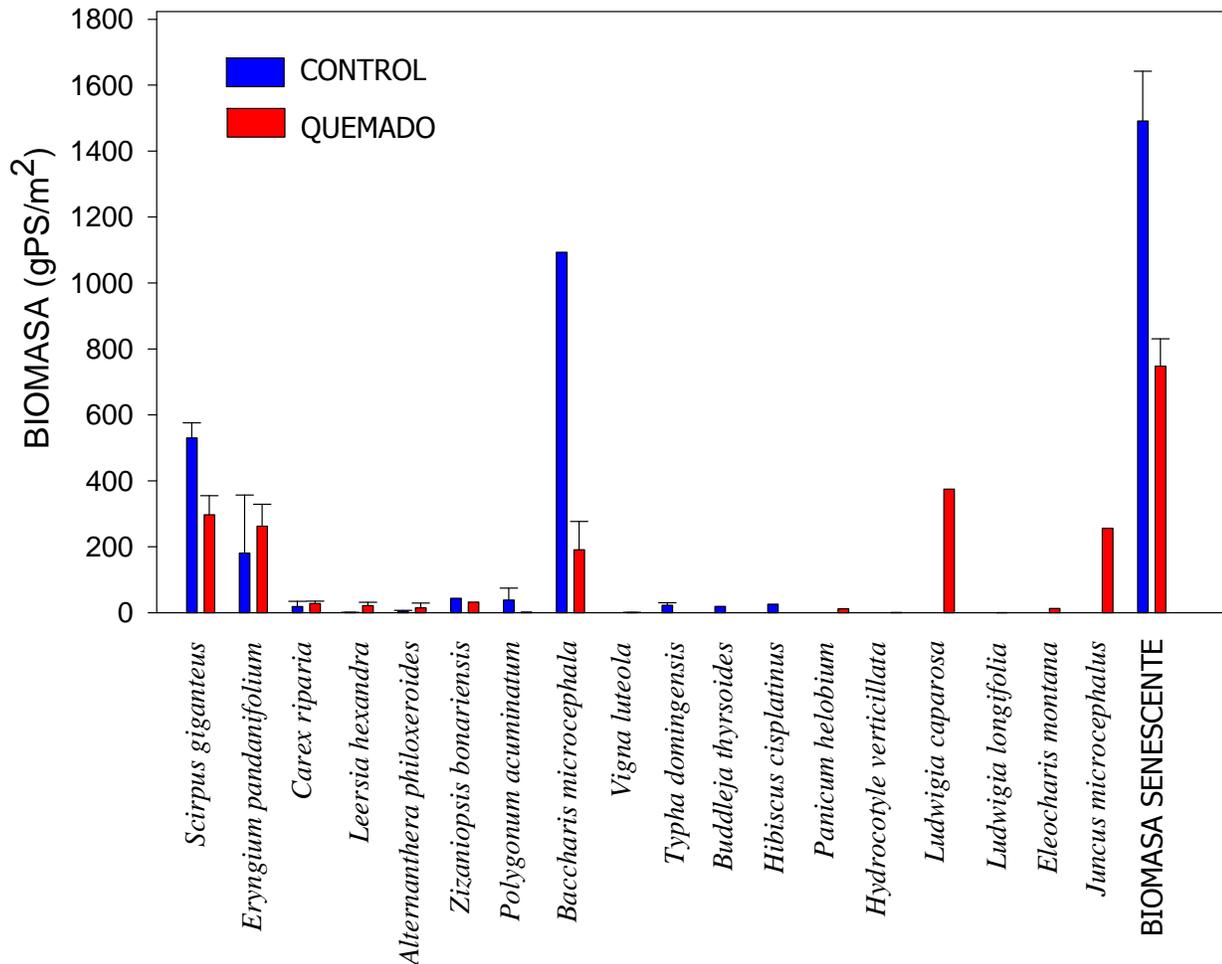


Fig. 9. Biomasa en los diferentes tratamiento de cada una de las especies colectadas en cinco parcelas de 1 m<sup>2</sup> cada uno (por tratamiento). Los valores incluyen la media y el error estándar. Se incluye además la biomasa senescente. PS= peso seco.

escenario. En este marco, es muy relevante determinar si el fuego es exclusivamente un disturbio de origen antrópico o también natural, ya que tiene serias implicancias en el manejo de estas áreas. En caso de determinarse que este disturbio ocurre u ocurría de forma natural, el manejo de los incendios cambia sustancialmente, ya que si en algunos eventos constituye un fenómeno natural no debería ser evitado.

Por último, es importante evaluar los efectos del fuego en el funcionamiento de estos ambientes, ya que este tipo de ecosistema puede actuar, según las condiciones hidrológicas, como reservorio o fuente de nutrientes para ambientes adyacentes (Lee *et al.* 1975, van der Valk *et al.* 1979).

## CONCLUSIONES

A.- El fuego desencadenó un proceso de sucesión secundaria, permitiendo el establecimiento de especies procedentes del banco de semillas o de lugares aledaños.

B.- En el bañado de Santa Teresa, el fuego actúa como un disturbio de tipo intermedio, aumentando la diversidad específica de la comunidad vegetal.

C.- La matriz vegetal se recuperó rápidamente ya que el sistema de renuevo de las especies dominantes quedó protegido del disturbio.

D.- El tiempo necesario para alcanzar la condición previa al disturbio (restauración) deberá ser evaluado mediante el seguimiento de las parcelas anualmente.

E.- El manejo de la reserva implica necesariamente el control del fuego de origen antrópico.

F.- A efectos de elaborar una estrategia adecuada de manejo, es necesario determinar si el fuego en este sistema puede o no tener un origen natural.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Francisco Rilla, mentor y gestor de este proyecto. Deseamos destacar la invaluable cooperación en la construcción de los cuadrantes y la asistencia del trabajo de campo de Gonzalo Picasso, José Luis Acosta, Oribe Altez, Nestor Pérez, Lorena Rodríguez y Mariana Meerhoff. Asimismo valoramos la cooperación prestada por Primavera Izaguirre y Eduardo Marchesi en la confirmación de las identificaciones de las especies encontradas. Por último, expresamos nuestro agradecimiento a Ricardo Ehrlich, Alvaro Díaz, Andrea Vignolo y Eduardo Alonso por su asistencia en los procedimientos administrativos. Este proyecto fue financiado por UNESCO, PROBIDES y Facultad de Ciencias.

## REFERENCIAS

Adámoli, J., Fukuhara, M. and da Silva, J. 1984. Aplicacao de técnicas de sensoramento remoto no estudo de queimas em pastagens nativas da regio dos Cerrados. Em: Trabalhos técnicos-científicos desenvolvidos pelo Proyecto de Cooperacao em pesquisa agricola nos cerrado Brasil. EMBRAPA/JICA pp. 269-276.

Braun-Blanquet, J. 1951-1979. Fitosociología: Base para el estudio de las comunidades vegetales. (Edición española), Blume ed., Rosario.

Bullock, J. 1996. Plants. In: Sutherland W. (ed.). Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press, Cambridge.

Canevari, P., Blanco, D.E., Bucher, E.H., Castro, G. y Davidson, I. (eds.). 1998. Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación. Wetlands International Publ. 46, Buenos Aires.

Collins, S. J., and Gibson, D. J. 1990. Effects of fire on community structure in tallgrass and mixed-grass prairie. In *Fire in North American tallgrass prairie*. Edited by S. Collins and L. L. Wallace. University of Oklahoma Press; Norman, Okla.

Connell, J. 1978. Diversity in tropical rainforest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Cook, C. 1990. *Aquatic Plant Book*. Spb Academic Publishing, The Hague.

Coutinho L. M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: Hunthey B. J: and Walker, B. H. (eds.). *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, 273-291.

Cowardin, L.M., Carter, V., Golet, F.C. & Le Roc, E.T. 1979. *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. FWS/OBS- 79/31, US. Fish and Wildlife service, Washington, D.C.

Christensen, N., Burchell, R., Liggett, A. And Simms, E. L. 1981. The structure and development of pocosion vegetation. In: *Pocosion Wetlands: An Integrated Analysis of Coastal Plain Freshwater Bogs in North Carolina*. C. J. Richardson (ed.). Hutchinso Ross Publishing Company, Stroudsburg. pp: 43-61.

del Puerto, O. 1969. Hierbas del Uruguay. *Nuestra Tierra* 19, Montevideo.

Fernández-Palacios, J. M., y de los Santos, A. 1996. *Ecología de las Islas canarias: Muestreos y análisis de poblaciones y comunidades*. Sociedad la Cosmológica (edid.). Santa Cruz de Tenerife.

Frost P., and Roberson F. 1987. The ecological effects of fire in savannas. In: Walker, B. H: *Determinants of tropical savannas*, IUBS. Monograph series N° 3.

Gosselink, J. and Turner, R. 1978. The rol of hydrology in freshwater wetland ecosystems. In: *Freshwater Wetlands- Ecological Processes and Management Potential*. R. E. Good, D. F. Whigham & R. L. Simpson. Academic Press, New York. pp: 63-79

Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.

Izaguirre, I. y Beyhaut, R. 1998. *Las laguminosas en Uruguay y regiones vecinas Parte 1: Papilionoideae*. Ed. Hemisferio Sur, Montevideo.

Johnson, S. R., and Knapp, A. K. 1995. The influence of fire on *Spartina pectinata* wetland communities in a northeastern Kansas tallgrass prairie. *Can. J. Bot.* 73: 84-90.

Keddy, P. A. 2000. *Wetland Ecology. Principles and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kellogg, W. W., and Zhao, Z.-C. 1988. Sensitivity of soil moisture to doubling of carbon dioxide model experiments. Pt. I. North America. *J. Clim.* 1: 348-366.

Kent, M & Coker, P. 1992. *Vegetation Description and Analysis: a practical approach*. Behaven Press. London.

Kuhry, P. 1994. The role of fire in the development of Sphagnum-dominated peatland in western boreal Canada. *J. Ecol.* 82: 899-910.

Latham, P. J., Pearlstine, L. and Kitchens, W. 1994. Species association changes across a gradient of freshwater, oligohaline, and mesohaline tidal marshes along the lower Savannah River. *Wetlands* 14:174-183.

Laubhan, M. 1995. Effects of prescribed fire on moist-soil vegetation and soil macronutrients. *Wetlands* 15: 159-166.

Ludwig, J. A. and Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology: a primer on Methods and Computing*. Wiley, Nueva York.

Mallik, A. U., and Wein, R. W. 1986. Response of a Typha marsh community to draining, flooding, and seasonal burning. *Can. J. Bot.* 64: 2136-2143.

Matteucci, S. D., y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Serie de biología nº 23 (OEA). Washington, D. C.

Mitsch, W. & Gosselink, J. 1986. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold. New York.

Morin, P. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Massachusetts.

Müller-Dombois, D. and Ellenbert, H. 1974. *Aims and methods in vegetation ecology*. Wiley, Nueva York.

Osenberg, C. W. and R. J. Schmitt. 1996. Detecting ecological impacts caused by human activities. In: *Detecting Ecological Impacts. Concepts and Applications in Coastal Habitats*. R.J. Schmitt and C. W. Osenberg. Academic Press, San Diego. pp: 3-16

Pickett, S.T.A. & M.J. McDonnell. 1989. Changing perspective in communities dynamics: a theory successional forces. *TREE* 4:241-245

PROBIDES. 1997. Reserva de Biosfera Bañados del Este. Avances del Plan Director. PROBIDES, Rocha.

PROBIDES. 1999. Plan Director. Reserva de Biosfera Bañados del Este (Uruguay). Mosca hnos. S. A, Montevideo.

Raunkiaer, C. 1934. *The life form and plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

Schlesinger, M. E., and Zhao, Z.-C. 1989. Seasonal climatic changes induced by doubled CO<sub>2</sub> as simulated by the OSU atmospheric GCM/mixed ocean model. *J. Clim.* 2: 459-495.

Sculthorpe, C. D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. E. Arnold, London

Shannon, C.E. and Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communication*. Univ. of Illinois Press, Urbana.

Skerman, P. J. and Riveros, F. 1992. Gramíneas tropicales. Colección FAO. Producción y Protección Vegetal. Nº 23. Roma.

Smith, L. M., and Kadlec, J. A. 1985. Fire and herbivory in a great salt lake marsh. *Ecology*, 66: 259-265.

Tabacchi, E. 1995. Structural variability and invasions of pioneer plant communities in riparian habitats of the middle Adour River (SW France).

ter Braak, C. J.F. & Smilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual & User Guide to CANOCO for Windows. Software for Canonical Community Ordination (Versión 4). Microcomputer Power, Ithaca, New York

Thompson, D. J., and Shay, J. M. 1988. First-year response of Phragmites marsh community to seasonal burning. *Can. J. Bot.* 67: 1448-1455.

Towne, G., and Owensby, C. 1984. Long-term effects of annual burning at different dates in ungrazed Kansas tallgrass prairie. *J. Range Manage.* 37: 392-397.

van der Valk, A.G. 1985. Vegetation dynamics of prairie glacial marshes. In: The populations and structure of vegetation. J. White (ed.). Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht. pp: 297-312.

van der Valk, A.G., Davis, C.B., Baker, G.L. & Beer, C.E. 1979. Natural freshwater wetlands as nitrogen and phosphorus traps for land runoff, in *Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding*. P.E. Greeson, J.R. Clark & J.E. Clark, eds., American Water Resources Assoc., Minneapolis, Minn., 457-467.

Weaver, J. E. 1968. *Prairie plants and their environment*. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebr.