

PRODUCTIVIDAD Y DIVERSIDAD FLORÍSTICA DE LA VEGA TAMBO, CORDILLERA DE DOÑA ANA

FRANCISCO A. SQUEO ^(1,4,5), ERIC IBACACHE ⁽¹⁾, BARRY WARNER ⁽²⁾, DIANA ESPINOZA, ⁽³⁾ RAMÓN ARAVENA ⁽²⁾ & JULIO R. GUTIÉRREZ ^(1,4)

Resumen. *En este trabajo se describen algunas características generales de los humedales, con énfasis en las vegas andinas. En particular, se muestran los resultados de varios estudios realizados entre los años 1994 y 2003 en la Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. La especie dominante es **Deschampsia cespitosa**, seguida por **Carex gayana** y **Deyeuxia velutina**. La productividad media (biomasa aérea seca) es de $898,7 \pm 74,6 \text{ g m}^{-2}$. Hay diferencias significativas en la productividad que pueden ser explicadas por la duración de la estación de crecimiento y por las precipitaciones invernales. La Vega Tambo presenta un valor de productividad intermedio en comparación con otras vegas andinas de la III y IV Región. Experimentos de exclusión de herbívoros mayores (guanacos) no muestran diferencias significativas en biomasa seca ni diversidad florística. Tampoco se encontraron diferencias significativas en estas variables debido a la alteración experimental del nivel freático de la vega. Experimentos de revegetación muestran un incremento de la cobertura desde $1,7 \pm 1,3\%$ hasta $37,7 \pm 11,2\%$ en cinco años.*

Palabras clave. *Vegas andinas, productividad primaria, restauración ecológica, ENOS.*

Abstract. *General characteristics of wetlands, highlighting the Andean vegas (fens), are described. In particular the results of several studies conducted between 1994*

(1) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena (www.biouls.cl) y Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA) (www.ceaza.cl), Casilla 599, La Serena, Chile.

(2) Wetlands Research Center, University of Waterloo, Canadá.

(3) Programa de Magíster en Ciencias Biológicas c/m Ecología de Zonas Áridas, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.

(4) Centro de Estudios Avanzados en Ecología e Investigación en Biodiversidad (CMEB).

(5) email: f_squeo@userena.cl

*and 2003 in the Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. The dominant species is **Deschampsia cespitosa**, followed by **Carex gayana** and **Deyeuxia velutina**. The average productivity (aboveground dry biomass) is $898.7 \pm 74.6 \text{ g m}^{-2}$. There are significant differences in productivity between years which can be explained by the growing season length and winter rainfalls. The Vega Tambo shows an intermediate productivity value as compared with other bogs from the III and IV Regions. The experimental exclusion of large herbivores (guanacos) did not affect neither the dry biomass nor the floristic diversity. These variables were not affected by the experimental alteration of the bog water table level either. Revegetation experiments show a cover increase from $1.7 \pm 1.3\%$ up to $37.7 \pm 11.2\%$ within five years.*

Key words. *Andean fens, primary productivity, restoration ecology, ENSO.*

INTRODUCCIÓN

Las vegas andinas son parte de una familia de ecosistemas conocidos como humedales. Los humedales han sido definidos como "terrenos que están suficientemente saturados con agua como para promover procesos típicos de humedales indicados por suelos pobremente drenados, vegetación hidrofítica y varios tipos de actividad biológica que resultan en adaptaciones a ambientes húmedos" (Warner & Rubec 1997). En particular, las vegas andinas -también conocidas como bofedales en el norte de Chile-, son humedales que se desarrollan como formaciones azonales dentro de la zona andina y difieren significativamente en su estructura y dinámica de la vegetación circundante, característica de los pisos de vegetación (Ruthsatz 1993, 1995, 2000, Squeo et al. 1994, Körner 1999, Squeo en este libro).

La gran mayoría de las vegas, mallines, bofedales y otros tipos humedales de la Cordillera de los Andes desde el centro de Perú y Bolivia hasta cerca de los 40°S en Chile son alimentados por aguas minerales provenientes de las laderas o cuencas de ríos, por lo que corresponden a "fens" (niedermoor = flachmoor = mineralwasser-moore). Los humedales alimentados solamente por agua de lluvia corresponden a "bogs" (hochmoor = regenmoor) y se localizan primariamente al sur de los 40°S (Ruthsatz 1995, 2000).

A bajas altitudes, la productividad primaria en ecosistemas desérticos con lluvia de invierno está determinada por la magnitud de las precipitaciones durante la estación

de crecimiento (Goulden et al. 1996, Olivares & Squeo 1999, Squeo et al. 1999). En cambio, en los ambientes de alta montaña de estas mismas regiones, son dos los factores que determinan la producción primaria: a) la duración de la estación de crecimiento está restringida a los meses de verano debido a las bajas temperaturas durante el resto del año, y b) la cantidad de agua almacenada producto de las precipitaciones invernales (Squeo et al. 1994, 1996).

La heterogeneidad espacial en los ambientes de alta montaña también causa diferencias en la productividad. Las vegas andinas se desarrollan generalmente en sectores con descarga de aguas subterráneas, por lo que presentan una menor exposición al déficit hídrico en comparación con la vegetación de laderas (Squeo et al. 1993, Körner 1999). Otros factores de heterogeneidad espacial, como la presencia de "permafrost", han sido documentados como factores que limitan el desarrollo de vegas sub-árticas (Vitt et al. 1994). En la zona andina, el límite entre los pisos andinos inferior y superior de vegetación está determinado por la profundidad del "permafrost" (Squeo et al. 1994).

En el presente capítulo se describen las principales características de las vegas andinas del centro-norte de Chile. Además, se detallan algunas experiencias de exclusión de herbívoros y modificación del nivel freático, acciones de restauración ecológica y resultados del monitoreo de productividad primaria en las vegas del sector de Tambo, Cordillera de Doña Ana, IV Región de Coquimbo.

RESULTADOS

Características de la vegetación de vegas andinas

Las vegas andinas del norte de Chile pueden ser diferenciadas en dos tipos funcionales distintos (*sensu* Squeo et al. 1999): a) vegas dominadas por gramíneas (e.g., *Deschampsia cespitosa*, *Deyeuxia velutina*), b) vegas dominadas por cojines de juncáceas (e.g., *Oxychloe andina*, *Patosia clandestina*). Entre las especies secundarias importantes se encuentran Ciperáceas como *Carex* spp y *Eleocharis* spp, además de juncáceas como *Juncus* spp. La cobertura vegetal es cercana al 100%, y muestran una fisonomía dominada por hierbas perennes bajas. Para el sistema de bofedales de Isluga, Salazar et al. (2001) muestra que la evapotranspiración de las vegas de cojines es superior a las vegas de gramíneas ($0,96 \text{ l s}^{-1} \text{ ha}^{-1}$ y $0,55 \text{ l s}^{-1} \text{ ha}^{-1}$, respectivamente).

En general, la diversidad florística de las vegas andinas es baja si se le compara con la vegetación de ladera (Squeo et al. 1994). Existen fuertes cambios en la composición de especies, estructura de dominancias y fisonomía dentro y entre vegas andinas. Usualmente los bordes de las vegas son más secos y salinos. Esto determina una composición florística distinta a los lugares inundados, probablemente por diferencias en la disponibilidad temporal y la calidad química del agua.

Las vegas pueden ser muy importantes para las reconstrucciones paleo-ecológicas y paleo-climáticas, ya que el material orgánico en el suelo representa el recuerdo muerto de plantas y animales del pasado que vivieron en las vegas. Dentro de las vegas existe una rica información del origen y desarrollo de ellas, y se pueden inferir los principales procesos durante la vida de la vega y sus alrededores. Por ejemplo, Earle et al. (2003) muestra para una vega de *Oxychloe andina* en el Río de La Gallina (III Región) que tres metros de sedimentos se habrían acumulado en cerca de 800 años y que esta vega crece hacia el frente y muere a una menor elevación. Este tipo de vega tendría una de las mayores tasas de acumulación (i.e., crecimiento) en el mundo.

Características generales del suelo y flujos de agua en las vegas

La estructura vertical del suelo bajo la cubierta vegetal de una vega presenta claramente dos zonas con dinámicas distintas. Cerca de la superficie se encuentra la zona oxigenada, asociada a una saturación con agua intermitentemente, y bajo ella hay otra zona saturada en forma permanente y que es pobre en oxígeno (zona anóxica). Las tasas de descomposición son diferentes en ambas zonas. En la zona oxigenada, la descomposición puede ser más rápida en comparación con la anóxica. Como la tasa de descomposición es diferente, la estructura es también diferente lo que puede controlar la conductividad hidráulica dentro del suelo (Warner 2003).

Usualmente existen dos sistemas diferentes de flujo de agua dentro del suelo de las vegas. El primero, un flujo superficial, está asociado a la mayor conductividad de la zona no-saturada. El agua en esta zona es utilizada por las plantas, es responsable de los ojos de aguas (lagunillas), tiene altas tasas de evaporación, puede ser responsable de los cambios de salinidad y de otras características químicas a nivel superficial, entre otros. El segundo, un flujo profundo asociado a una interfase de conductividad hidráulica variable que se localiza bajo la capa orgánica de la zona anóxica y, usualmente, sobre una capa impermeable. La velocidad del flujo profundo depende de la calidad del material de esta interfase, siendo los más rápidos en gravillas y

arenas, menos rápidos en suelos limosos y en restos orgánicos provenientes de ciperáceas y juncáceas, y muy lentos en suelos arcillosos y turba muy descompuesta. Este flujo profundo es de poca importancia ecológica pero puede ser importante desde el punto de vista hidrológico y químico del sistema.

En el mundo se reconocen dos grupos mayores de humedales en base a la acumulación de materia orgánica bajo la cubierta vegetal: a) vegas minerales, con una acumulación de materia orgánica inferior a los 40 cm, y b) vegas orgánicas (similar a turberas), con suelos orgánicos con más de 40 cm de profundidad (Mitsch & Gosselink 2000). Las vegas pueden encontrarse en diferentes situaciones hidrogeomorfológicas lo que puede determinar la hidrología dentro de ellas. Las vegas andinas se ubican en zonas de surgencias de aguas subterráneas y/o zonas de alta humedad debido a la poca pendiente y el mal drenaje del suelo (Körner 1999, ver Squeo et al. en este libro). En comparación con la vegetación de laderas, las vegas andinas son zonas de alta productividad vegetal de las que dependen un gran número de organismos (Squeo et al. 1993, 1994). Existen potencialmente tres principales fuentes de agua para los humedales: precipitación, agua superficial y subterránea (Mitsch & Gosselink 2000). Sin embargo, en los Andes del centro-norte de Chile, las vegas minerales están influenciadas por aguas superficiales y subterráneas, mientras que las vegas orgánicas están dominadas primariamente por aguas subterráneas y secundariamente por precipitación (Aravena, observación personal).

Las vegas orgánicas suelen tener menores pH que las vegas minerales, puesto que el agua está en contacto con ácidos orgánicos producto de la descomposición (Mitsch & Gosselink 2000). Lo anterior es particularmente cierto cuando se trata de vegas orgánicas alimentadas primariamente por aguas de lluvia ("bogs"). Sin embargo, el efecto de los minerales en el suelo puede influenciar el pH y a otras características químicas del agua antes de ingresar a una vega (Ruthsatz 1995, 2000). Squeo et al. (1993) muestra la fuerte influencia de las anomalías hidrotermales sobre la vegetación en la Cordillera de Doña Ana. Datos no publicados de Pascua-Lama (III Región) muestran que la mayor diversidad vegetal en las vegas se asocia a pH neutros y baja conductividad eléctrica.

Sitio prioritario Llanos de Guanta - Doña Ana

La Cordillera de Doña Ana es el sector andino mejor conocido desde el punto de vista biológico de la IV Región de Coquimbo (Squeo et al. 1993, 1994, 1996; Cortés

et al. 1995, Cepeda-Pizarro 1997). Dentro de este ecosistema andino, las formaciones de vegas presentan una situación especial con altos valores de cobertura y productividad. A pesar de que a nivel regional las zonas andinas presentan la menor proporción de especies con problemas de conservación (Squeo et al. 2001a), las formaciones vegetales azonales asociadas a cursos de agua están expuestas a fuertes presiones de sobre-pastoreo (Squeo et al. 1994, Jorquera 2001) y, eventualmente, pueden ser afectadas en forma local por la extracción de agua para fines mineros.

Por su estado de conservación y la representación de una diversidad vegetal única, el área de la Cordillera de Doña Ana fue incluida dentro de los cinco sitios prioritarios para la conservación de la flora nativa de la Región de Coquimbo (Squeo et al. 2001a). Este sitio prioritario incluye a Llanos de Guanta y Cordillera Doña Ana (Fig. 1). En un área de 34.500 hectáreas existen 230 especies de plantas nativas, de las cuales 64 son endémicas de Chile. Si bien no existen especies en peligro de extinción, hay 12 especies de plantas en categoría **Vulnerable**.

El área del Estero Tambo-Río Vacas Heladas, así como el área donde se desarrollan las principales actividades de la Compañía Minera El Indio, se encuentran dentro de este sitio prioritario. A pesar de los impactos producto de las actividades mineras en la zona, el área en general muestra un buen estado de conservación y es el refugio de un número importante de especies nativas. En particular, la exclusión del pastoreo por caprinos y las medidas de protección de la vida silvestre implementadas por la Compañía Minera El Indio habrían jugado un papel importante en el actual estado de conservación del área.

El sitio de estudio en Estero Tambo

Una de las áreas mejor monitoreadas de las vegas andinas del norte-centro de Chile se localiza en el Estero Tambo (Fig. 1 y 2). En esta área se localiza una serie de vegas andinas dominadas por hierbas perennes cespitosas, las cuales están asociadas a los cursos de agua y a sectores con surgencias laterales de aguas subterráneas locales provenientes de las laderas (Squeo et al. 1994). Por sus características, la mayoría de estas vegas pueden ser clasificadas como vegas orgánicas, aunque en los sectores más salinos de Vega Puquíos y en los bordes secos de la Vega Tambo, éstas poseen características de vegas minerales.

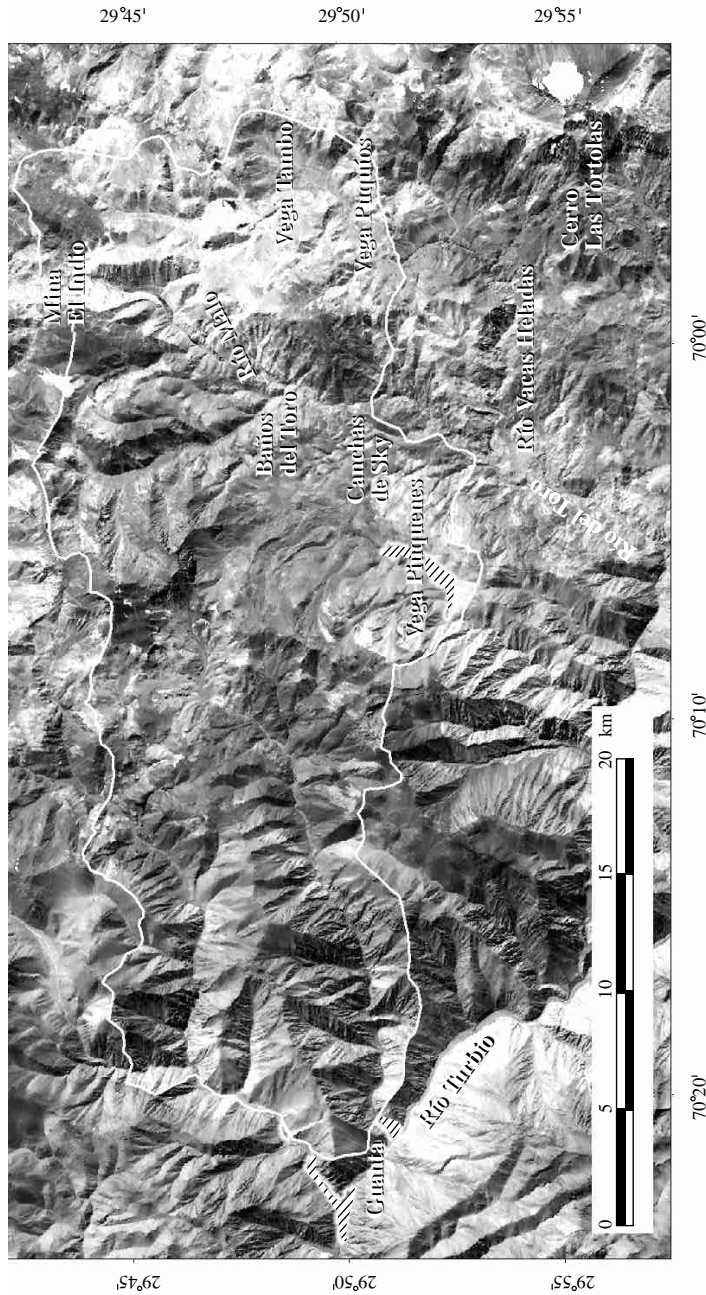


Fig. 1. Ubicación del sitio prioritario: Llanos de Guanta - Cordillera Doña Ana (línea blanca). Basado en Squeo et al. (2001a). Imagen Landsat TM7 del 21 de marzo del año 2002 (falso color 432). En achurado se muestran las vegas andinas (o vegetación hidrófila).

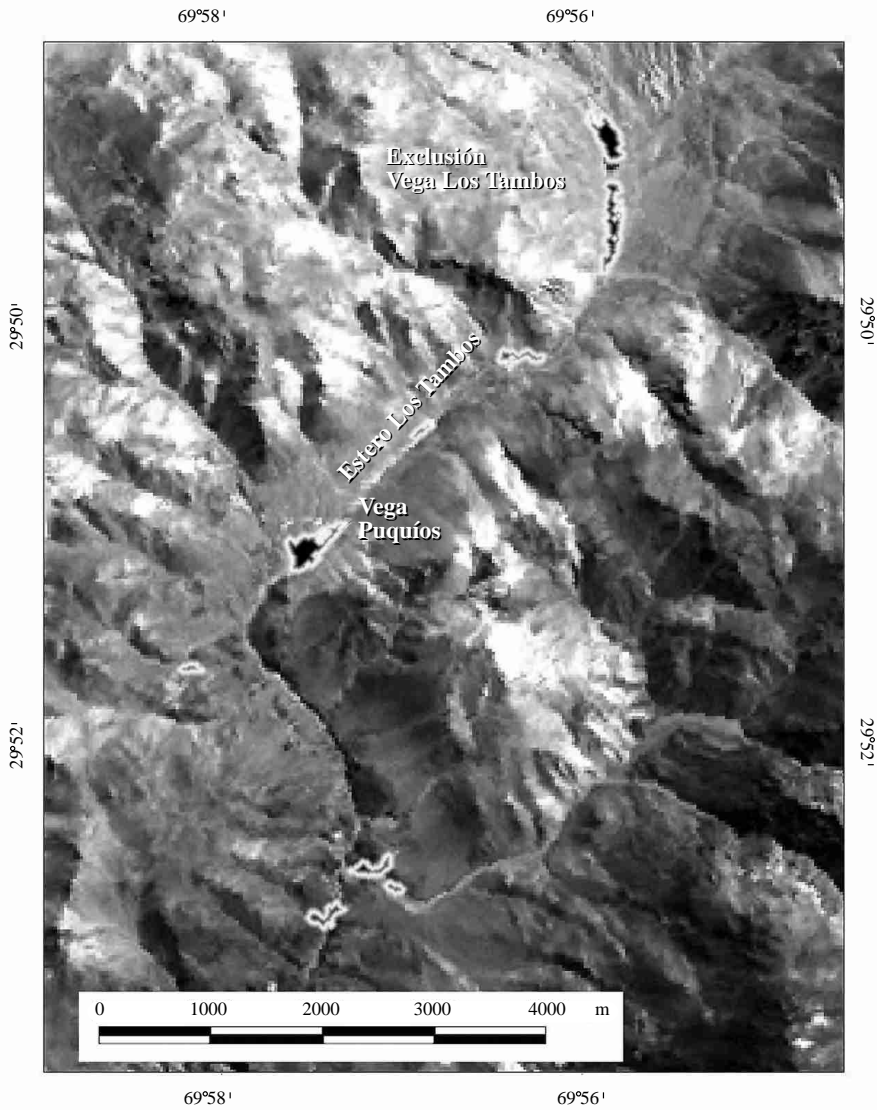


Fig. 2. Detalle de localización de parcelas de experimento de exclusión en Vega Tambo, Cordillera Doña Ana, IV Región de Coquimbo. Imagen Landsat TM7 del 21 de marzo del año 2002 (falso color 432). Se muestran las vegas andinas.

Antecedentes climáticos. Datos climáticos históricos (1981 a 2003) de la estación El Indio localizada a 8 km de la Vega Tambo, a una altura similar, muestran que la precipitación anual promedio en esta localidad es de $186,0 \pm 45,8$ (1 EE) mm de agua. De éstas, la precipitación en forma de nieve -comparadas como agua equivalente a precipitación-, representan el $95,6 \pm 1,5\%$ (1 EE) de la precipitación total. En promedio, la nieve acumulada anualmente es $274,0 \pm 46,9$ cm. Más del 98% de las precipitaciones nivales ocurren entre abril y octubre, concentrándose casi el 80% entre mayo y agosto (Fig. 3). Las temperaturas mensuales máximas y mínimas extremas se encuentran en enero ($18,7$ y $-0,4$ °C) y julio ($8,3$ y $-14,5$ °C). Un parámetro importante que explica el inicio de la estación de crecimiento es la temperatura mínima mensual del mes de noviembre, que para esta localidad es en promedio $-4,9 \pm 0,5$ °C.

Para el período en que se realizaron los estudios incluidos en este capítulo (1994 al 2003), la nieve acumulada anualmente fue en promedio $258,4 \pm 80,9$ cm (Fig. 4). Dos años fueron afectados por El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), en los cuales precipitaron cerca de 700 cm (i.e., 1997 = 697 cm y 2002 = 770,5 cm), más de cinco veces la cantidad de nieve precipitada en los restantes años ($139,6 \pm 19,5$ cm). Dentro del período de estudio, las temperaturas mínimas de noviembre variaron entre $-2,8$ y -5 °C, excepto el año 2000 en que la temperatura descendió a $-6,8$ °C. Un análisis detallado de las características climáticas de la Cordillera Doña Ana se encuentra en el capítulo de Novoa (en este libro).

Las vegas andinas estudiadas

Vega Tambo (3.950 msnm). Corresponde a una vega orgánica que se desarrolla en el fondo del valle y es abastecida por varias surgencias de aguas subterráneas locales provenientes de las laderas. Su cobertura es cercana al 100%. Más adelante se describe en detalle su composición florística y productividad.

Vegas en el borde del Estero Tambo (3.850 msnm). Este tipo de vega corresponde a una situación de vega mineral, donde la principal fuente de agua es superficial, proveniente del canal del Estero Tambo. Existe una fuerte zonación florística en una corta distancia. La secuencia de especies desde el borde más seco hacia el curso del agua es *Deyeuxia velutina*, *Deschampsia cespitosa* (acompañadas de *Oxychloe andina* y luego *Carex* spp) y musgo. La cobertura vegetal en este corto gradiente varía entre cerca de 10% y 80% (Fig. 5).

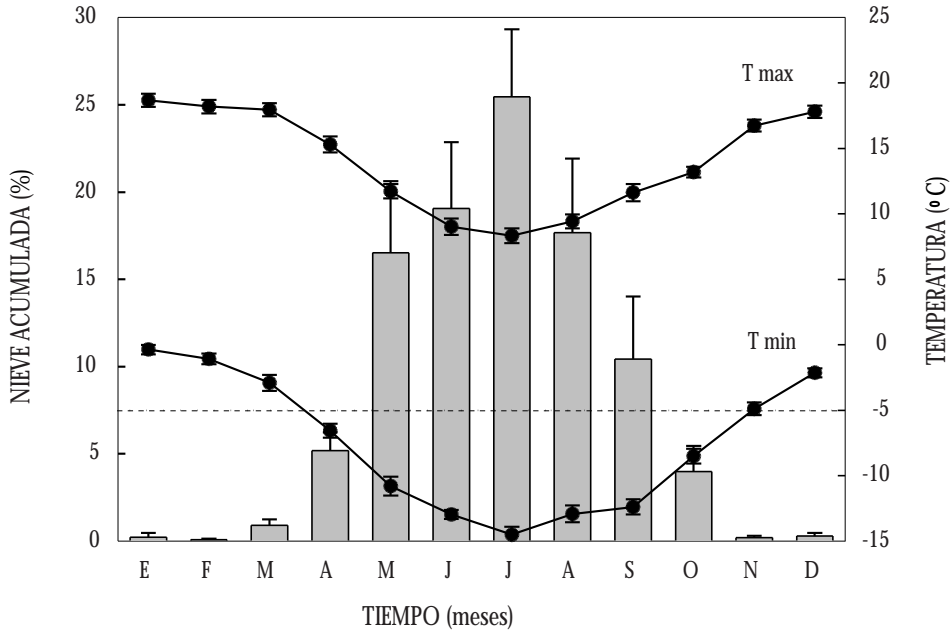


Fig. 3. Distribución mensual de la nieve acumulada (%) y temperaturas máxima (T_{max}) y mínima (T_{min}) promedio. Datos de 1981 a 2002, en la estación meteorológica El Indio ($29^{\circ}45' S$ $69^{\circ}58' O$, 3.869 msnm), Cordillera de Doña Ana, IV Región de Coquimbo. La línea punteada señala $-5^{\circ}C$. Fuente: informes nivométricos de la Compañía Minera El Indio.

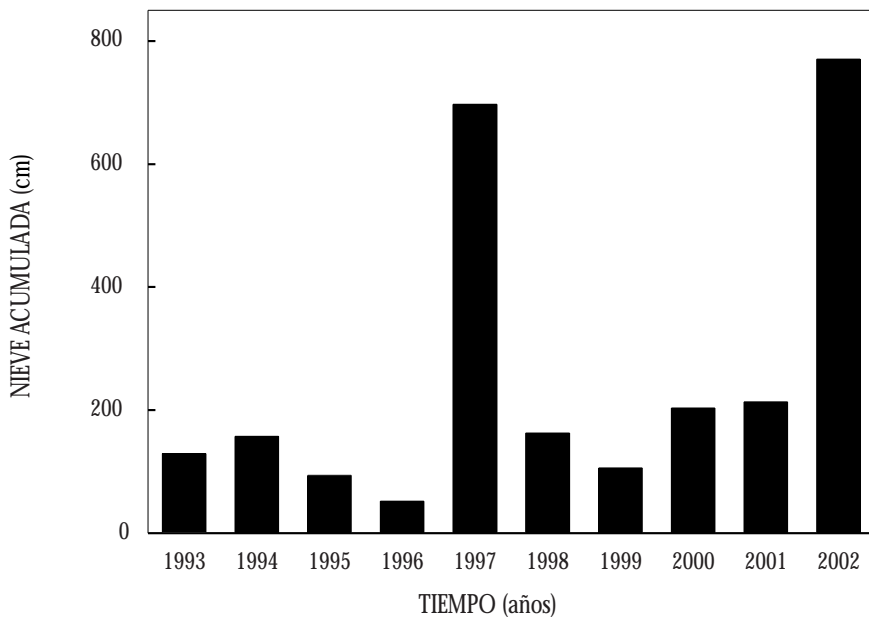


Fig. 4. Variación anual de nieve acumulada en la estación meteorológica El Indio ($29^{\circ}45' S$ $69^{\circ}58' O$, 3.869 msnm), Cordillera de Doña Ana, IV Región de Coquimbo. Fuente: informes nivométricos de la Compañía Minera El Indio.

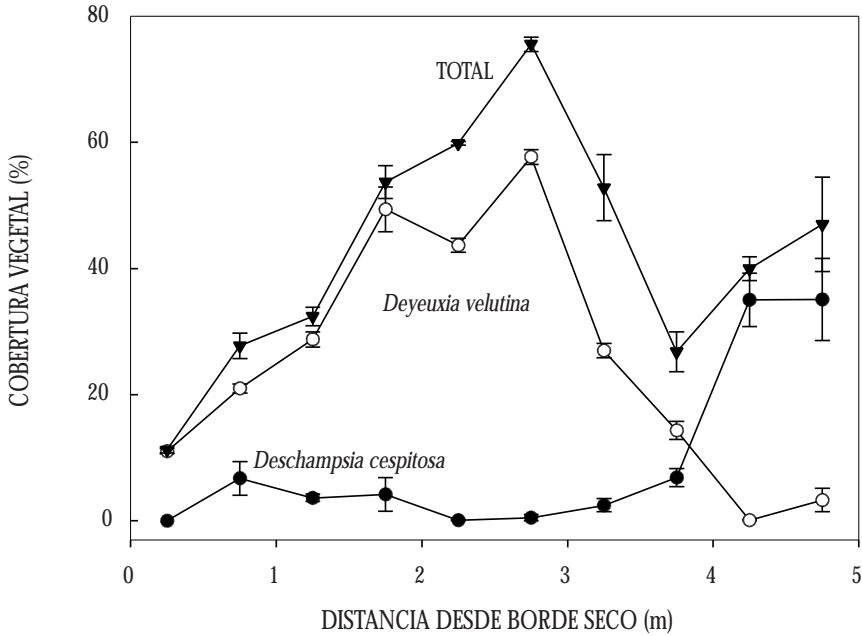


Fig. 5. Cobertura vegetal en el Estero Tambo a la altura de Vega Puquíos, Cordillera de Doña Ana. El canal del Estero Tambo se encuentra a 5 m desde el borde seco.

Productividad anual en la Vega Tambo

Basado en una serie de parcelas localizadas dentro de la Vega Tambo, se realizó la evaluación anual de la biomasa aérea entre los años 1994 y 2003. En marzo de cada año se colectó la biomasa aérea en una superficie de 25 x 25 cm por área muestreada, con 15 a 25 réplicas por año. En el laboratorio se separaron las especies lo que permitió determinar la biomasa acumulada por especie y unidad experimental. Las muestras fueron secadas en estufa de aire forzado a 75 °C por 48 hrs o hasta alcanzar peso estable.

La productividad promedio de la Vega Tambo durante este período es $898,7 \pm 74,6$ g m⁻², con valores extremos de $591,0 \pm 78,0$ g m⁻² en el año 2001 y $1.267,5 \pm 174,5$ g m⁻² en el año 1996. Se encontraron diferencias significativas entre años ($P = 0,01$). El test *a posteriori* muestra que la biomasa seca del año 1996 es significativamente mayor a la biomasa de los años 1998 y 2001 (Fig. 6). No se dispone de información para los años 1995 y 1997.

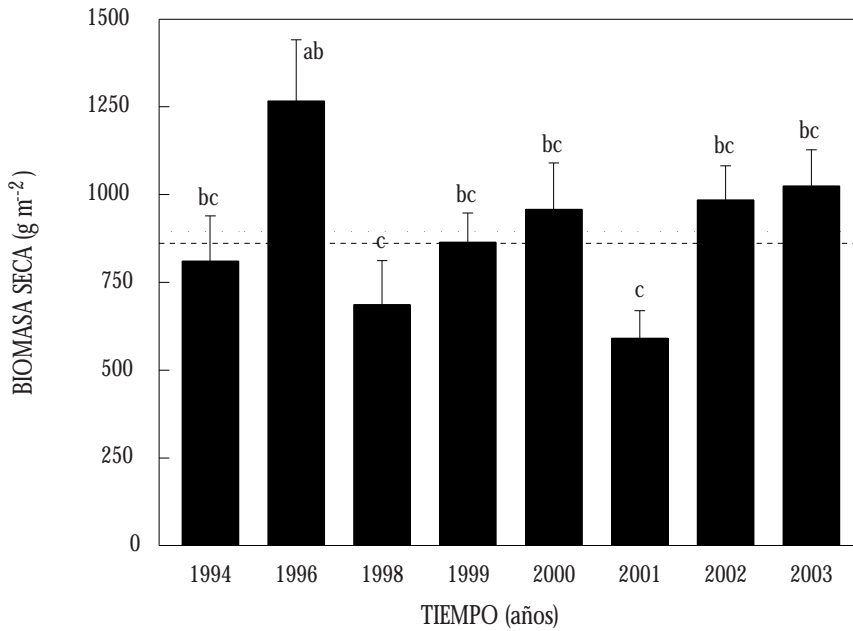


Fig. 6. Biomasa aérea seca promedio (+ un error estándar) de Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. La colecta de biomasa fue realizada en marzo de cada año, al final de la estación de crecimiento. La línea punteada muestra el promedio del período ($898,7 \pm 74,6 \text{ g m}^{-2}$). Barras con las mismas letras no son diferentes a un nivel de significancia de 0,05, de acuerdo al test a posteriori de Tukey.

En comparación con otras vegas andinas del centro-norte de Chile, la productividad de la Vega Tambo es intermedia (Tabla 1). Las vegas con mayor productividad corresponden a Tres Quebradas ($1.142,0 \text{ g m}^{-2}$) y Piuquenes (Río Turbio) ($1.140,9 \text{ g m}^{-2}$), mientras que la vega con menor productividad informada es la Vega Las Cenizas ($322,9 \text{ g m}^{-2}$). A diferencia de Vega Los Tambos, la cual es dominada por gramíneas, la Vega de Tres Quebradas es dominada por cojines de *Oxychloe andina* (Squeo et al. 2004).

Experimento de herbivoría

Las vegas andinas son fuente de alimento para un variado grupo de organismos, desde insectos hasta mamíferos como guanacos y liebres (Capítulo 2.1 “Interacciones Ecológicas” de Squeo et al. en este libro). Para evaluar el efecto de herbívoros mayores (guanacos) sobre la productividad y biodiversidad, se implementó un sistema de exclusiones en un sector de la Vega Tambo. El sistema experimental -consistente en 10 unidades experimentales de 4 x 4 metros-, fue instalado a fines de diciembre de 1995 y se evaluó anualmente hasta marzo de 2002.

Tabla 1. Rendimiento de materia seca promedio (en g m^{-2}) de distintas vegas andinas de la IV Región de Coquimbo en comparación con las vegas del Proyecto Pascua - Lama* (III Región de Atacama).

VEGA	RENDIMIENTO g m^{-2}	FUENTE
Vega Tres Quebradas*	1.142,0	Squeo et al. 2004 (promedio 3 años)
Vega Piuquenes (Río Turbio)	1.140,9	López, 1979
Vega La Colgada	945,4	López, 1979
Vega Tambo	898,7	este trabajo (promedio de 8 años)
Vega Río del Estrecho*	825,9	Squeo et al. 2004 (promedio 4 años)
Vega Piuquenes (Río Claro)	530,3	Squeo et al. 2001b
Vega Piuquenes (Río Claro)	501,2	López, 1979
Vegas Río Potrerillos*	491,8	Squeo et al. 2004 (promedio 3 años)
Vega Las Cenizas	322,9	López, 1979

En la Fig. 7 se muestran los promedios anuales de biomasa seca en ambas situaciones, con y sin exclusión de guanacos. No se encontraron diferencias significativas en la biomasa seca acumulada debidas al factor año ($P = 0,32$), exclusión ($P = 0,47$) ni en la interacción entre ambos factores ($P = 0,75$). En promedio, estas parcelas presentaron una biomasa seca acumulada anual de $889,3 \pm 87,0 \text{ g m}^{-2}$, con valores extremos de $547,5 \text{ g m}^{-2}$ en el año 2001 y $1.126,9 \text{ g m}^{-2}$ en el año 1996. Una explicación a la falta de significancia entre años puede estar en la alta variabilidad de situaciones espaciales encontrada dentro de la vega y al relativamente bajo número de réplicas. Aumentando el número de réplicas con registros en otros sectores de la vega sí se encontraron diferencias significativas entre años (ver sección anterior).

Más de la mitad de la biomasa aérea corresponde a *Deschampsia cespitosa* (50,6%), seguida en importancia por *Carex gayana* (20,8%) y *Deyeuxia velutina* (14,1%) (Tabla 2). La diversidad florística basada en las biomásas aéreas de las especies no difiere entre tratamientos (Fig. 8). En promedio el H' fue de $0,62 \pm 0,06$. El exponente de H' promedio ($e^{H'}$), un indicador del número de especies co-dominantes, es de 1,9 coincidiendo con los valores mostrados en la Tabla 2.

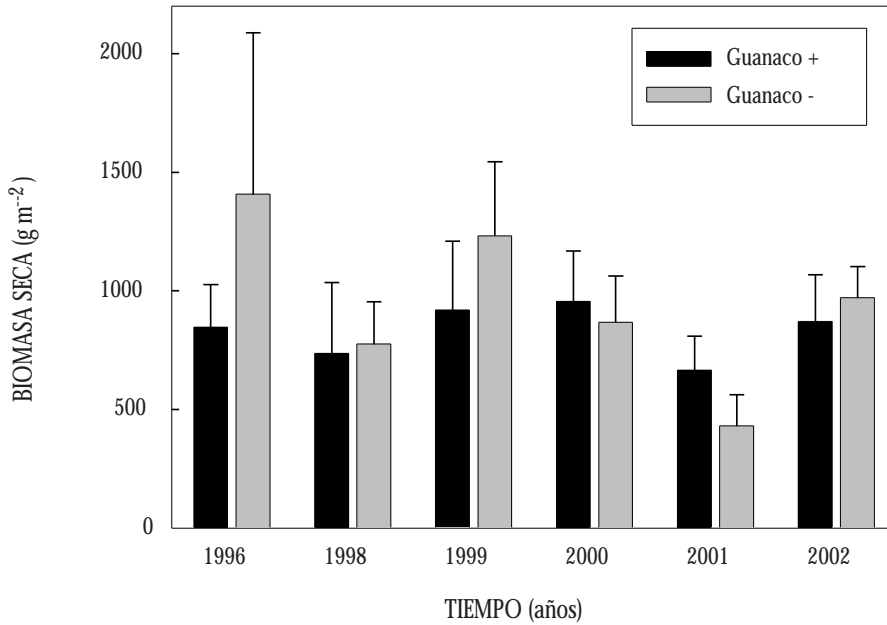


Fig. 7. Biomasa aérea seca promedio (+ un error estándar) en parcelas control (Guanaco +) y en exclusiones (Guanaco -), Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana.

Tabla 2. Biomasa seca promedio ($g\ m^{-2}$) a nivel de especie en Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. El promedio general (\pm un error estándar) basado en los seis años.

	1996	1998	1999	2000	2001	2002	Promedio		%
<i>Arenaria rivularis</i>	37,7	14,0	23,2	16,0	12,5	15,2	19,7	$\pm 3,9$	2,2
<i>Calandrinia affinis</i>	3,6	5,3	18,0	1,7	2,4	2,7	5,2	$\pm 2,5$	0,6
<i>Carex gayana</i>	157,9	115,5	294,7	253,6	128,0	167,8	184,9	$\pm 29,3$	20,8
<i>Carex spp</i>	76,9	0,0	0,0	0,0	0,0	29,0	18,1	$\pm 12,8$	2,0
<i>Deschampsia cespitosa</i>	617,6	370,0	596,2	386,1	318,7	423,7	450,0	$\pm 50,9$	50,6
<i>Deyeuxia velutina</i>	182,3	157,9	84,9	241,5	36,8	30,5	125,1	$\pm 34,8$	14,1
<i>Hordeum santacrucense</i>	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	$\pm 0,0$	0,0
<i>Lobelia oligophylla</i>	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	$\pm 0,0$	0,0
musgo	37,8	62,5	11,9	11,6	36,8	219,9	64,7	$\pm 32,2$	7,3
<i>Puccinellia oresigena</i>	0,0	27,8	45,9	0,7	12,5	31,3	18,9	$\pm 7,5$	2,1
<i>Werneria pinnatifida</i>	13,0	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	$\pm 2,1$	0,3
TOTAL	1126,9	755,6	1074,9	911,2	547,5	919,9	889,3	$\pm 87,0$	

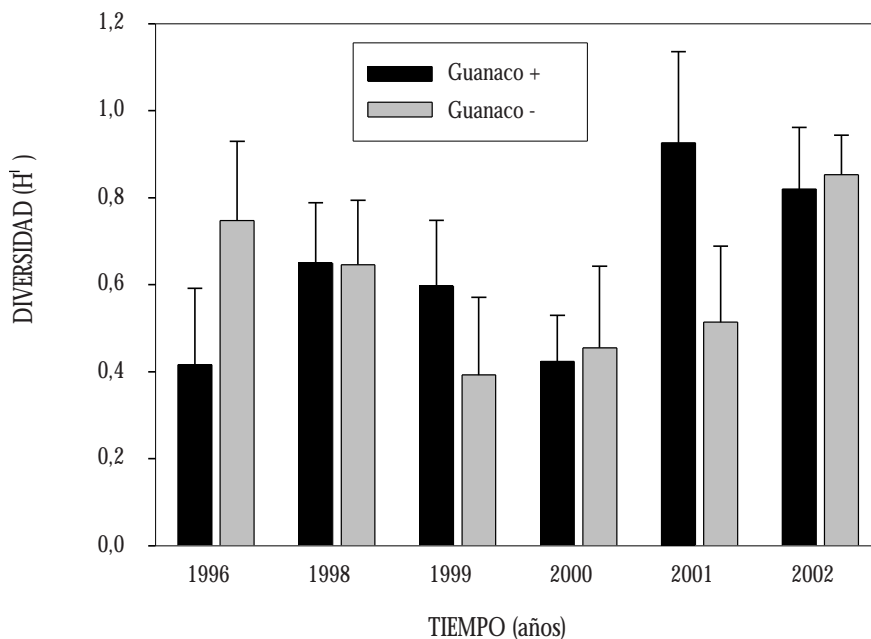


Fig. 8. Diversidad florística promedio (+ un error estándar) en parcelas control (Guanaco +) y en exclusiones (Guanaco -), Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana. La diversidad florística se calculó como $H' = -\sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de biomasa seca aportada por la especie i -ésima en cada unidad experimental.

En conclusión, no se detectó un efecto de la herbivoría por guanacos sobre la biomasa seca acumulada o sobre la diversidad florística en la Vega Tambo. Es posible que la carga animal esté por debajo de los niveles en que se produce un efecto sobre estos indicadores. Los guanacos combinan una dieta que incluye especies de vega y *Stipa* spp presente en las laderas (ver cap. 3.6 en este libro). Por otro lado, la Vega Tambo no tuvo presencia de otros herbívoros mayores (e.g., caprinos) durante el período de estudio, situación que contrasta con otras vegas andinas de la Región que muestran gran deterioro de su vegetación.

Experimento de variación del nivel freático

En la misma parcela experimental descrita en la sección anterior, se diseñó un experimento para evaluar el efecto del nivel freático sobre la producción de biomasa aérea. El diseño experimental consistió en parcelas de 4 x 4 m con adición de agua (Riego +), con drenaje (Riego -) y control, con 5 réplicas. En enero de 1997 se instaló en cada parcela un lisímetro que permite medir el nivel freático. Estos lisímetros consistieron en una

tubería de PVC de 75 mm, y de 50 cm de profundidad, perforados en la parte media e inferior. El nivel del agua dentro del lisímetro correspondería al nivel freático de la vega en el punto evaluado. Este experimento se evaluó entre los años 1997 a 1999.

Los niveles freáticos en las parcelas control muestran una fuerte variación interanual, con valores para los meses de febrero de $-9,6 \text{ cm} \pm 2,4 \text{ cm}$ en 1997, $-3,0 \text{ cm} \pm 1,9 \text{ cm}$ en 1998 y $-16,7 \text{ cm} \pm 2,6 \text{ cm}$ en 1999 (Fig. 9). El mayor nivel freático (menos profundo) encontrado en el verano de 1998 coincide con las abundantes precipitaciones ocurridas durante el invierno de 1997. Las parcelas con riego (Riego +) y con drenaje (Riego -) mantuvieron en general niveles freáticos superiores e inferiores a las situaciones control, respectivamente.

El efecto de la variación del nivel freático sobre la biodiversidad vegetal se observa en la Figura 10. Si bien se observa una tendencia a mayor productividad en las situaciones con mayor nivel freático, no se encontraron diferencias significativas debido al nivel freático modificado experimentalmente ($P = 0,31$) ni entre años ($P = 0,08$), ni en la interacción entre ambas variables ($P = 0,98$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en la diversidad florística debido al tratamiento ($P = 0,63$) ni año ($P = 0,30$). Los valores de biomasa seca y diversidad florística son comparables al experimento anterior. Con excepción de los meses de diciembre 1998 y enero 1999, las diferencias de niveles en las distintas parcelas no fueron más de 10 cm e incluso menores entre la parcela control y la parcela con drenaje. Luego es posible postular que es necesario tener descensos en el nivel del agua de más de 10 cm para ver cambios significativos en la producción de biomasa.

Parte de las muestras fueron preparadas para el análisis isotópico de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y contenido de nitrógeno foliar (Squeo & Ehleringer 2004). Comparando la proporción de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de las dos principales gramíneas del sitio de estudio colectadas en los años 1996 y 1998, se encontró diferencia estadísticamente significativa al nivel de especie ($P = 0,04$), pero no entre años ($P = 0,25$) o tratamientos ($P = 0,76$), ni sus interacciones. La especie *Deschampsia cespitosa* tiene un valor de $\delta^{13}\text{C}$ más negativo que *Deyeuxia velutina* ($-25,9 \pm 0,12\%$ y $-25,5 \pm 0,1\%$, respectivamente) valor que indica una menor eficiencia en el uso del agua y por lo tanto de mayor requerimiento de agua. Este resultado también se puede interpretar como una mayor tasa de crecimiento de *D. cespitosa* en

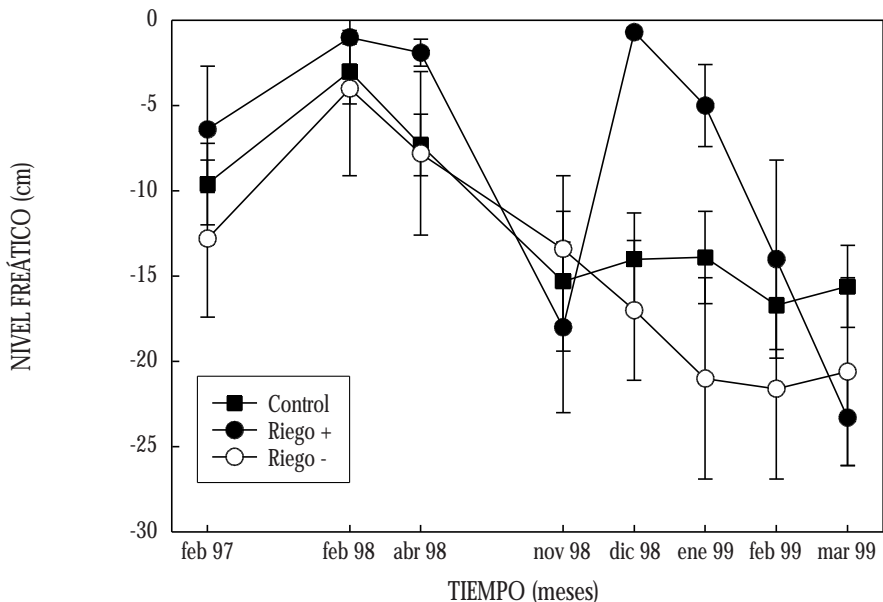


Fig. 9. Variación del nivel freático en la Vega Tambo, en las situaciones control, con riego (Riego +) y con drenaje (Riego -).

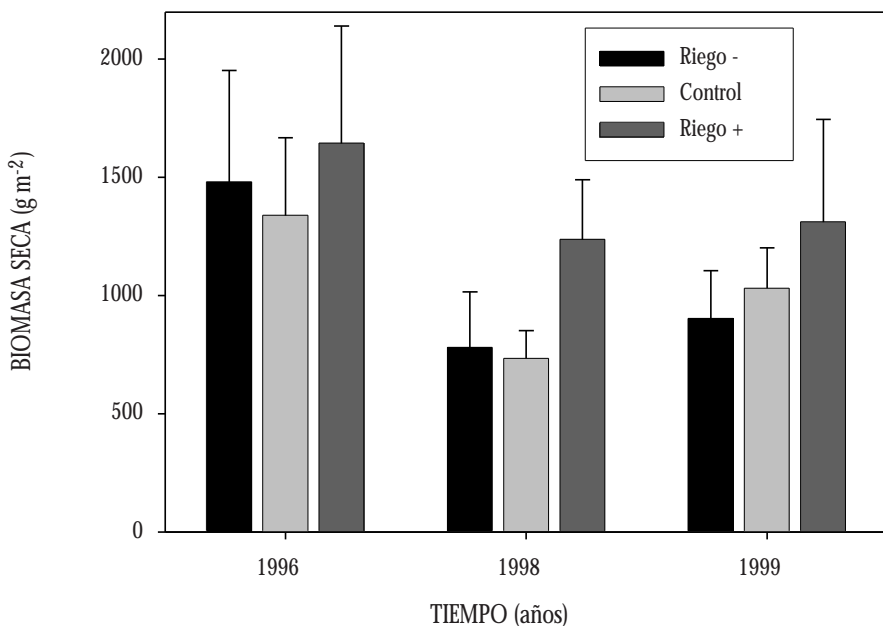


Fig. 10. Biomasa aérea seca promedio (+ un error estándar) en parcelas con reducción del nivel freático (Riego), control, y con adición de agua (Riego +), en Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana.

comparación con *D. velutina*, siempre que estén en iguales condiciones de disponibilidad de agua.

No se encontraron diferencias significativas en la relación carbono / nitrógeno (C/N) foliar entre las dos especies de gramíneas ($P = 0,94$), año ($P = 0,60$) o nivel freático ($P = 0,10$), ni sus interacciones. En promedio, el valor de C/N foliar fue de 51, valor que indica un bajo contenido de nitrógeno foliar (ca., 1%), a niveles que podrían ser limitantes para el crecimiento.

Experimento de restauración ecológica

La restauración ecológica se define como "el proceso de reparación de los daños causados por el hombre sobre la diversidad y dinámica de los ecosistemas indígenas" (Jackson et al. 1995). Según Dobson et al. (1997), la restauración ecológica entrega un complemento crucial para el establecimiento de reservas naturales como una forma de incrementar las áreas destinadas a la preservación de la biodiversidad. La restauración ecológica permite la aceleración de los procesos de sucesión, a través de una intervención programada (e.g., sobre la redistribución de las aguas, sobre los suelos, la incorporación de especies facilitadoras, fitoremediación) (Squeo et al. 2000).

En la parte alta de la Vega Tambo se implementó un experimento de restauración ecológica con el objetivo de evaluar técnicas de re-vegetación / recuperación de vegas. En este experimento se utilizaron dos acercamientos: a) trasplante indirecto y b) trasplante directo. Esta experiencia se realizó en lugares con potencialidad de expansión de vegas dado por la disponibilidad de agua. Adicionalmente, se realizaron pequeñas obras de re-distribución de agua.

Trasplante indirecto de ejemplares (1999 y 2000). Las especies utilizadas correspondieron a *Deschampsia cespitosa*, *Deyeuxia velutina* y *Hordeum comosum*, todas especies características de las vegas del sector. Se colectaron ejemplares de gramíneas dominantes de la vega, las que fueron propagadas vegetativamente en los invernaderos de la Universidad de La Serena. Las plantas fueron cultivadas en bolsas con tierra de hoja reforzada, fertilizadas periódicamente y mantenidas con riego controlado. Finalmente fueron transportadas y re-instaladas en terreno. En el

verano de 1999 se plantaron 5.000 ejemplares, y en el verano del 2000 se agregaron 1.000 ejemplares adicionales. Se utilizó un diseño en mosaico que recrea las características naturales, con zonas de mayor concentración en los lugares más húmedos.

Transplante directo de plantas de vega (2001). Con el fin de expandir el área de re-vegetación y aumentar la densidad y cobertura de vegetación de vega lograda en los dos años anteriores, se procedió a realizar trasplantes directos de champas (10 x 10 cm) extraídas de la Vega Tambo. Para la extracción de las champas se seleccionaron sectores de alta cobertura y se extrajo el material en forma espaciada sin afectar la integridad de la vega.

Monitoreo. En los distintos sectores re-vegetados se establecieron tres parcelas de monitoreo permanentes de 200 m², en las que se evaluó en el mes de marzo de cada año el éxito de las plantaciones, entre los años 1999 y 2003.

En diciembre de 1998, antes de la plantación, todas las parcelas presentaban muy baja re-colonización natural, con cobertura inferior al 1,7% y una densidad promedio cercana a 7 plantas / m². La densidad final evaluada en las parcelas de monitoreo a fines de febrero de 1999, luego de la plantación inicial, quedó entre 5 y 18 plantas / m², mientras que la cobertura vegetal absoluta fue de $2,6 \pm 1,4\%$ de la superficie (entre 1,2 y 5,3%). Al año 2001, la densidad de las plantas aumentó a más de 31 plantas / m², a partir del año 2002 fue imposible determinar la densidad de plantas puesto que se produjo una alta sobreposición de individuos. También se tuvo éxito en términos de incrementar la cobertura vegetal promedio, desde $1,7 \pm 1,3\%$ en diciembre de 1998, antes del inicio del experimento, hasta $37,7 \pm 11,2\%$ a marzo del 2003 (Fig. 11).

Las plantas establecidas en las parcelas experimentales provienen de tres fuentes: a) transplante indirecto, b) transplante directo, y c) recolonización natural. Las dos primeras fuentes, sumado a la re-distribución de las aguas, habrían aumentado significativamente la recolonización natural. En los sectores no manejados experimentalmente la cobertura vegetal está entre 2 y 5%. Al término de este experimento se logró revegetar una superficie cercana a los 10.000 m², las que aún poseen características de vegas minerales. Para alcanzar una situación de cobertura

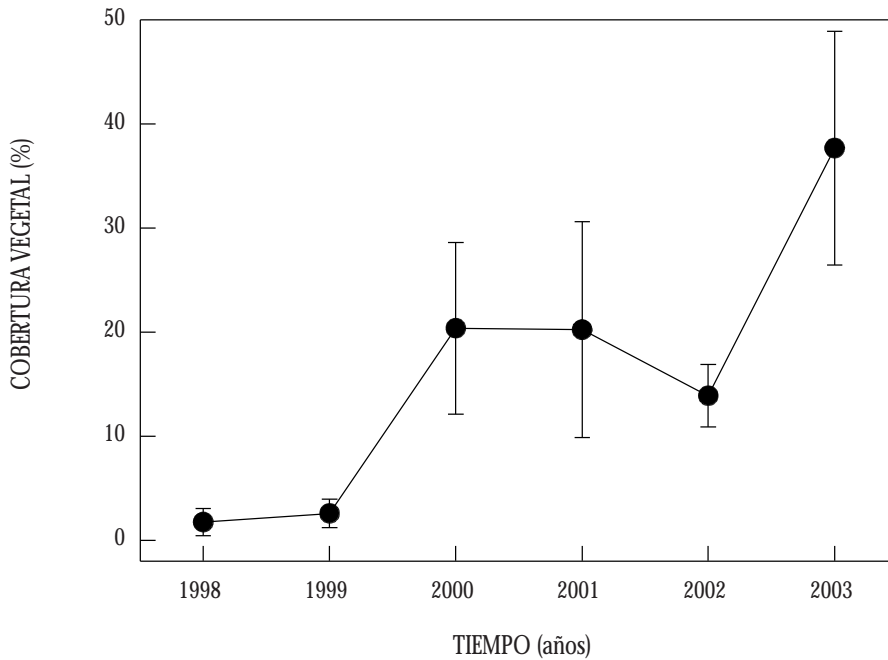


Fig. 11. Cobertura vegetal (promedio \pm un error estándar) en parcelas de re-vegetación, Vega Tambo, Cordillera de Doña Ana.

y estructura equivalente a las vegas naturales pueden pasar decenas a cientos de años. Las fluctuaciones de productividad inter-anual, determinadas por la cantidad de precipitación invernal y la duración de las estaciones de crecimiento, son los principales factores naturales que determinarían en el futuro la velocidad de recuperación de los sectores re-vegetados.

Nuestros resultados coinciden con la conclusión que tanto la diversidad local de especies como las tasas de los procesos del ecosistema, tales como productividad, están determinados por la cantidad y variabilidad de los recursos ambientales fundamentales, los que regulan el crecimiento vegetal y la productividad de los ecosistemas (Huston 1997, Squeo et al. 2000).

DISCUSIÓN

Las diferencias interanuales en la acumulación de materia seca en las vegas andinas pueden ser explicadas parcialmente por factores regionales como la duración de la estación de crecimiento, y locales como la disponibilidad de agua y la acumulación de sales sobre el suelo. Adicionalmente, diferencias inter-específicas o entre grupos funcionales en sus capacidades de responder a los factores ambientales pueden explicar parte de la variación espacial en productividad.

Estación de crecimiento. Tres de los ocho años en que tenemos medidas de productividad de la Vega Tambo son significativamente distintas. En un extremo, el invierno de 1995 fue inusualmente seco en el norte-centro de Chile y determinó un inicio de la estación de crecimiento más temprana (fines de octubre), lo que explicaría, además, la gran acumulación de biomasa registrada hacia el verano del 1996. Por otro lado, dos temporadas presentaron una productividad significativamente menor: 1997-98 y 2000-01. La menor producción de biomasa en el verano de 1998 puede ser explicada por una corta estación de crecimiento. El invierno de 1997 estuvo afectado por un evento El Niño, que generó abundantes precipitaciones en forma de nieve. El inicio de la estación de crecimiento que culmina con la cosecha de 1998 fue más tardío (fines de noviembre), una vez que la cubierta de nieve se disipó. Si bien la cubierta de nieve se disipó tempranamente en el año 2000, la temperatura mínima mensual de noviembre fue casi dos grados por debajo del promedio histórico, lo que también explicaría el retraso en el inicio de la estación de crecimiento y la menor productividad de esta temporada.

Un año El Niño no necesariamente redujo la estación de crecimiento y la producción de biomasa de la temporada. En 2002, cerca del 85% de los 770,5 cm de nieve precipitaron hasta julio y el restante 15% entre agosto y septiembre. En contraste, cerca del 40% de los 697 cm caídos en 1997 lo hicieron entre agosto y octubre, resultando en este último caso, en un retraso en el inicio de la estación de crecimiento. Adicionalmente, la temperatura mínima de noviembre de 2002 (-4,1°C) fue superior a la media histórica en 0,8°C. Algunos autores han planteado que los años El Niño -en los que se producen precipitaciones muy por sobre la media-, generarían condiciones propicias para realizar acciones de reforestación en zonas áridas (Holmgren et al. 2001, 2003, Holmgren & Scheffer 2001, Gutiérrez

& Squeo 2004). Sin embargo, nuestros resultados cuestionan esta generalidad por cuanto en zonas áridas de alta montaña con lluvia de invierno la gran mayoría de las precipitaciones ocurren en forma sólida. Por lo tanto, sería la duración de la estación de crecimiento, más que la magnitud de las precipitaciones, lo que determinaría la productividad biológica y el éxito de planes de restauración ecológica.

Debido a los bajos contenidos de nitrógeno foliar observados en las especies dominantes de la Vega Tambo, la tasa de fotosíntesis debería ser baja, por lo que la acumulación de biomasa es lenta. Estaciones de crecimiento más largas resultarían en mayor acumulación de biomasa. Rada et al. (1999) analizando el intercambio de gases fotosintéticos en especies del género *Adesmia* en la Cordillera Doña Ana, indica que la duración de crecimiento determina fuertemente la incorporación de carbono para la producción de materia seca. Por otro lado, Squeo et al. (1996), al comparar los mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en esta misma localidad, sostiene que las especies de baja estatura -tal como lo son las especies de vega-, son tolerantes al congelamiento. Las especies tolerantes al congelamiento tienen restringido el inicio de su actividad fotosintética diaria al momento en que la temperatura del aire es capaz de descongelar los tejidos (Squeo et al. 1991).

Disponibilidad de agua y acumulación de sales. Luego de varios inviernos con baja precipitación y veranos con alta evaporación, se produce una evidente acumulación de sales sobre el suelo y la cubierta vegetal, y probablemente reducción de la productividad de las vegas. Las lluvias tardías de primavera pueden ser capaces de reducir la acumulación de sales por lavado, lo que resultaría en una reducción de la supresión del crecimiento. Si bien los experimentos de variación del nivel freático durante la estación de crecimiento no mostraron diferencias concluyentes en productividad, las parcelas con nivel freático alto tienden a producir más biomasa seca que las otras dos situaciones. Es necesario profundizar en este tipo de acercamiento experimental a fin de conocer el impacto del nivel del espejo de agua sobre la productividad de las vegas. Asociado a este aspecto, es necesario realizar estudios sobre el sistema de flujo de agua en las vegas y su relación a flujos de aguas subterráneas asociados a acuíferos locales o regionales. Este tipo de información es de mucha utilidad para evaluar la respuesta de las vegas a cambios hidrológicos asociados al El Niño (períodos húmedos) o La Niña (períodos secos).

Diferencias inter-específicas. Se mostró que *Deschampsia cespitosa* posee una menor eficiencia en el uso del agua y, por lo tanto, bajo condiciones equivalentes de disponibilidad de agua, una mayor tasa de crecimiento que *Deyeuxia velutina*. Estas especies ocuparían nichos ecológicos parcialmente separados, con mayor requerimiento de agua por parte de *Deschampsia cespitosa*. Diferencias en la calidad química del agua-suelo pueden también afectar diferencialmente la presencia/abundancia de las especies en las vegas. Datos preliminares del Río Potrerillos, ubicado en la zona andina limítrofe entre la III y IV Región, muestran que *D. cespitosa* es capaz de formar vegas mono-específicas en aguas con pH cercano a 4, pero que ella puede estar presente como especie co-dominante a pH neutros. Trabajos pioneros de Ruthsatz (1993, 1995, 2000) muestran los rangos de pH, salinidad y disponibilidad de nutrientes en la distribución natural de las principales especies de las vegas andinas. Estudios futuros de las vegas andinas deben estar orientados a profundizar los rangos de calidad de agua que toleran las distintas especies, como una forma de explicar los cambios de biodiversidad que se observan en el paisaje.

AGRADECIMIENTOS

Durante los 10 años que duró la investigación que dio origen a este trabajo son numerosas las personas que colaboraron. Los autores agradecen a los alumnos, ayudantes y tesisistas que colaboraron en la laboriosa preparación de las muestras apoyados por la profesora Gina Arancio. A los ex-funcionarios de la Compañía Minera El Indio quienes facilitaron el trabajo de campo. A Don Héctor Concha (Barrick Chile) por proporcionar los datos meteorológicos. A James R. Ehleringer, Craig Cook y C.F. Kitty (SIRFER, Univ. of Utah, USA) por el apoyo en el análisis isotópico. A David López por la preparación de las imágenes satelitales. A Bárbara Ruthsatz (Universität Trier, Alemania) por sus valiosos comentarios al manuscrito. Las investigaciones fueron financiadas por la Compañía Minera El Indio (Barrick Chile). Esta es una contribución del Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA).

REFERENCIAS

CEPEDA-PIZARRO JC (1997) Insectos de la Alta Montaña del Valle del Elqui. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

CORTÉS A, JC TORRES-MURA, LC CONTRERAS & C PINO (1995) Fauna de Vertebrados de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

DOBSON AP, AD BRADSHAW & AJM BAKER (1997) Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-521.

EARLE LR, BG WARNER & R ARAVENA (2003) Rapid development of an unusual peat accumulating ecosystem in the Chilean Altiplano. *Quaternary Research* 59: 2-11.

GOULDEN ML, JW MUNGER, SM FAN, BC DAUBE & SC WOFSY (1996) Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science* 271: 1576-1578.

GUTIÉRREZ JR & FA SQUEO (2004) Importancia de los arbustos leñosos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* (<http://www.aeet.org/ecosistemas/041/investigacion2.htm>).

HOLMGREN M & M SCHEFFER (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.

HOLMGREN M, M SCHEFFER, E EZCURRA, JR GUTIÉRREZ & GMJ MOHREN (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 89-94.

HOLMGREN M, L ALBAN & F WESTLEY (2003) Using climate variability for dryland restoration. *Encyclopedia of Sustainability* (<http://www.bothends.org/encycl/encycl.php>)

HUSTON M (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.

JACKSON LL, N LOPOUKHINE & D HILLYARD (1995) Ecological restoration: a definition and comments. *Restoration Ecology* 3: 71-75.

JORQUERA C (2001) La agricultura regional y el deterioro de la vegetación nativa: una visión actualizada. En Squeo FA, G Arancio & JR Gutiérrez (eds) *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo*: 239-251. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena. Chile.

KÖRNER C (1999) *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin. Germany.

LÓPEZ CL (1979) *Evaluación de las Veranadas de la Provincia del Elqui-IV Región*. CIREN-CORFO. Santiago. Chile.

MITSCH WJ & JG GOSSELINK (2000) *Wetlands*. 3° Edición, Wiley. NY. USA.

OLIVARES S & FA SQUEO (1999) Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353-370.

RADA F, FA SQUEO, A AZÓCAR & HM CABRERA (1999) Water and carbon relations in the genus *Adesmia* DC. (Papilionaceae) along an altitudinal gradient in the high north central Chilean Andes". *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 201-211.

RUTHSATZ B (1993) Flora and ecological conditions of high andean mires of Chile between 18°00' (Arica) and 40°30' (Osorno) south latitude. *Phytocoenologia* 23: 157-199.

RUTHSATZ B (1995) Vegetation and ecology of tropical mires in the high Andes of northern Chile. *Phytocoenologia* 25: 185-234.

RUTHSATZ B (2000) Die hartpolstermoore der hochander und ihre artenvielfalt. *Ber. D. Reinh.-Tüxen-Ges.* 12 : 351-371.

SALAZAR C, L ROJAS & A LILLO (2001) Estimación de requerimientos hídricos de humedales del norte de Chile. En III Encuentro de Las Aguas, Dirección General de Aguas. Santiago. Chile.

SQUEO FA & JR EHLERINGER (2004) Isótopos Estables: una Herramienta Común para la Ecofisiología Vegetal y Animal. En Cabrera HM (ed) *Fisiología Ecológica en Plantas*: 59-80, Ediciones Universitarias de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso. Chile.

SQUEO FA, F RADA, A AZÓCAR & G GOLDSTEIN (1991) Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia*: 86:378-382.

SQUEO FA, H VEIT, G ARANCIO, JR GUTIÉRREZ, MTK ARROYO & N OLIVARES (1993) Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the andean desert zone of Chile (30°S). *Mountain Research and Development* 13: 203-209.

SQUEO FA, R OSORIO & G ARANCIO (1994) Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

SQUEO FA, F RADA, CE GARCÍA, ME PONCE, AL ROJAS & A AZÓCAR (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555.

SQUEO FA, N OLIVARES, S OLIVARES, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER (1999) Grupos funcionales en arbustos desérticos definidos en base a las fuentes de agua utilizadas. *Gayana (Botánica)* 56: 1-16.

SQUEO FA, N OLIVARES, A VALENZUELA, A POLLASTRI, E AGUIRRE, R ARAVENA, C JORQUERA & JR EHLERINGER (2000) Fuentes de agua utilizadas por las plantas desérticas y su importancia en planes de manejo y restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 95-106.

SQUEO FA, G ARANCIO & JR GUTIÉRREZ (2001a) Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Ediciones Universidad de La Serena. La Serena. Chile.

SQUEO FA, G ARANCIO, M LEÓN, D LÓPEZ & JE NOVOA (2001b) Flora y vegetación terrestre (laderas y vegas). En Squeo FA (ed) Informe Final Estudio Específico de Recursos Bióticos del Proyecto Tranque Piuquenes. Agosto 2001. Universidad de La Serena-Dirección de Obras Hidráulicas. La Serena. Chile.

SQUEO FA, G ARANCIO, D LÓPEZ & D ESPINOZA (2004) Monitoreo y Actualización de Línea de Base de Recursos Bióticos Proyecto Pascua-Lama: Flora y Vegetación. Abril 2004. Universidad de La Serena-Barrick Chile S.A.

VITT DH, LA HALSEY & SC ZOLTAI (1994) The bog landforms of continental western Canada in relation to climate and permafrost patterns. *Arctic and Alpine Research* 26: 1 -13.

WARNER BG (2003) Peat. En Middleton GV, MJ Church, M Coniglio, LA Hardie & FJ Lonstafe (eds) *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks*: 514-516. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. Holland.

WARNER BG & CDA RUBEC (1997) The Canadian Wetland Classification System.
National Wetlands Working Group, University of Waterloo. Waterloo. Canada.