

Módulo 1: Introducción a los humedales

Colaboradores: Darold Batzer (University of Georgia), Gary Ervin (Mississippi State University), and Derek Faust (Clover Park Technical College).

Traducido por: Claudia Marcela Franco (University of Houston)

DESCRIPCIÓN GENERAL

Los humedales son un tipo de hábitat único, definido por la presencia de aguas poco profundas y/o suelos que se inundan periódicamente, lo que determina las condiciones del entorno (como el tipo de suelo y la química del agua) y la vida que allí habita (microorganismos, plantas y animales). Al igual que los hábitats de zonas terrestres elevadas, los humedales suelen tener una vegetación abundante (como plantas herbáceas, pastos, árboles y arbustos), pero estas plantas deben ser capaces de tolerar tanto las inundaciones como los periodos de sequía. Por otro lado, así como los ecosistemas acuáticos y marinos (océanos, lagos, ríos y arroyos), los humedales albergan invertebrados acuáticos, anfibios y peces, aunque estos organismos deben adaptarse a sequías temporales y a condiciones con bajo oxígeno. Muchas aves y algunos mamíferos están especializados para vivir en humedales. Los humedales pueden ser de agua dulce o salada, y esta diferencia también influye de forma importante en el tipo de organismos que los habitan.

El término "humedales" es genérico y abarca una variedad de tipos de hábitats, como las marismas con herbáceas o marismas con pastizales (de agua dulce o salada), los pantanos con árboles, las ciénagas y pantanos (como las turberas) y los manglares (bosques costeros influenciados por las mareas). Los humedales son comunes en las orillas de lagos y ríos (llanuras de inundación), así como en las costas marinas (como las marismas y los manglares); las turberas y los humedales de depresión (pequeñas depresiones donde se acumula agua) son comunes en zonas que históricamente estuvieron cubiertas por glaciares o en llanuras costeras planas. Algunos de los humedales más icónicos del mundo incluyen la llanura aluvial del Amazonas y el Pantanal en Sudamérica, los *Everglades* y la región de los *Prairie Potholes* (bache de la pradera) en Norteamérica, la tundra de Canadá, Siberia y Escandinavia, las ciénagas del norte de Europa, Canadá y Rusia, los *Billabongs* de Australia, el delta del Okavango en África y los manglares de Sundarbans en India, entre muchos otros. Los humedales ofrecen numerosos beneficios a los seres humanos: ayudan a controlar inundaciones, purifican el agua, protegen las costas y albergan una biodiversidad única que no se encuentra en ningún otro lugar. Sin embargo, están amenazados por actividades humanas como el drenaje, el relleno (rellenar los humedales con tierra o escombros) y también por el cambio climático.

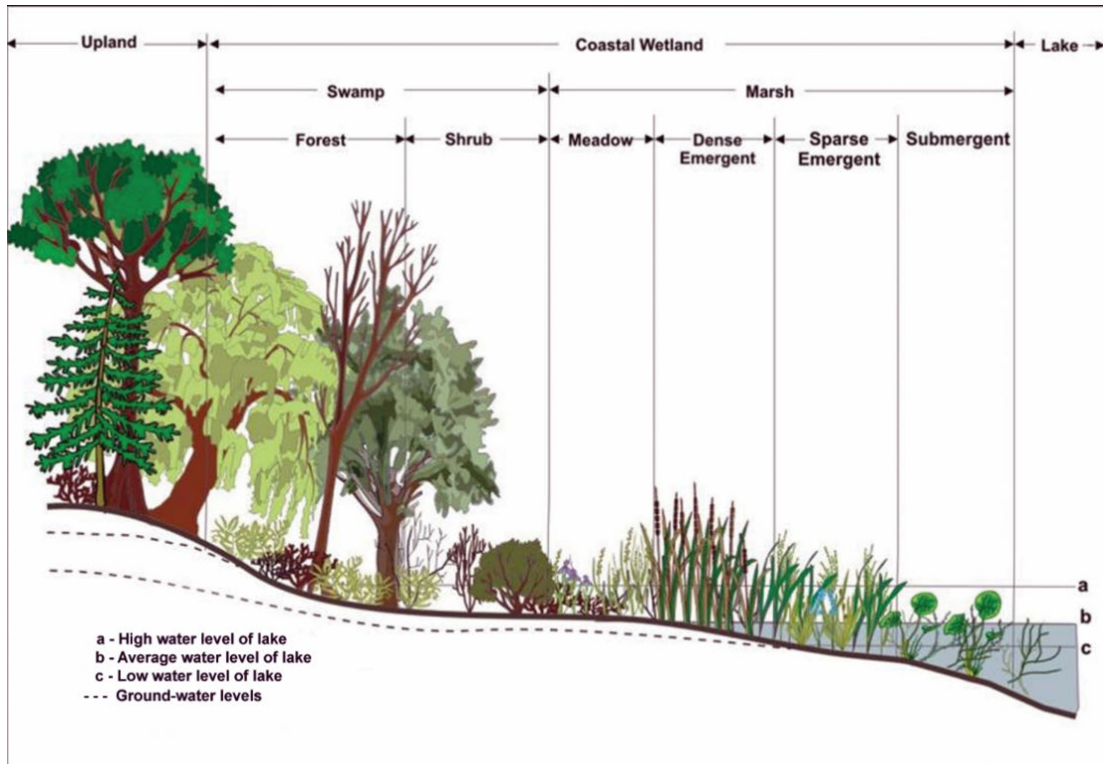
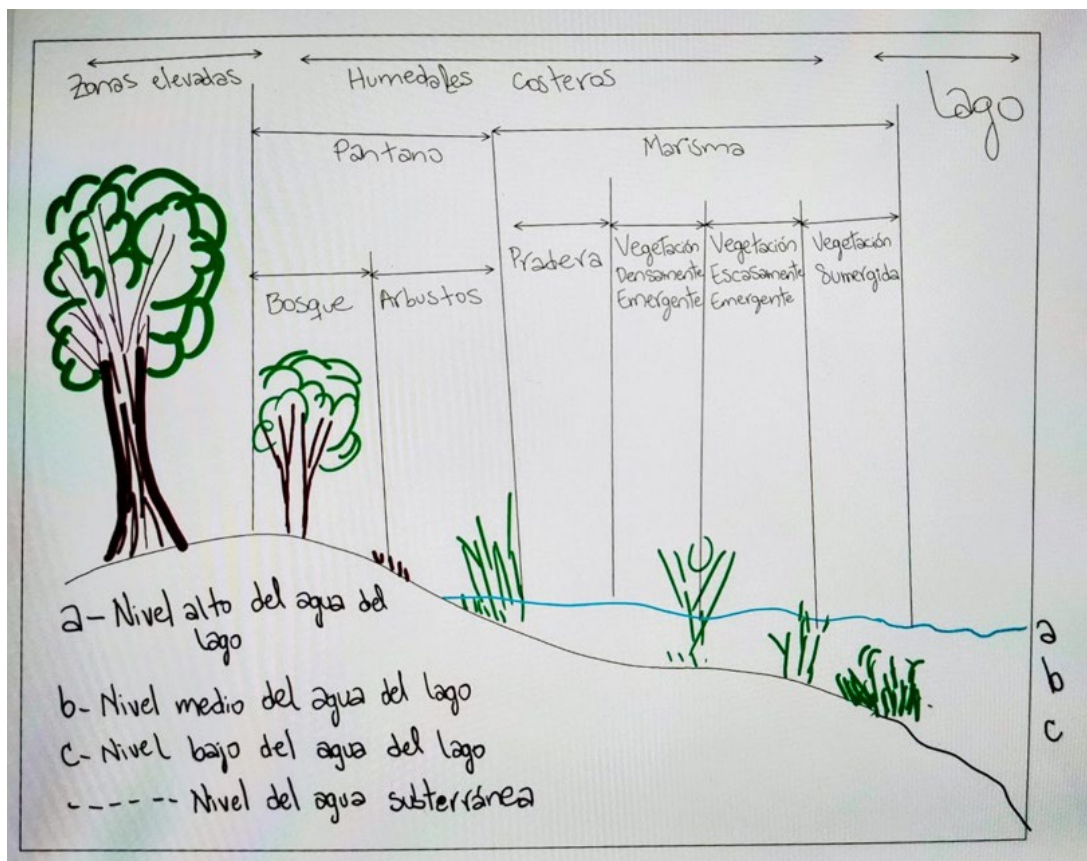


Diagrama de diferentes tipos de humedales a lo largo de la orilla de un lago. (Cortesía de Doug Wilcox).



¿QUÉ ES UN HUMEDAL?

El término "humedal" es una expresión general que se utiliza para describir diversos tipos de hábitat, como marismas, pantanos, ciénagas, turberas y muchos otros (véase más adelante). El Diccionario Oxford de inglés define humedal como: *una extensión de tierra que suele estar saturada de agua*.

La Convención RAMSAR (conferencia internacional celebrada en 1979) proporcionó una definición internacional más detallada: *Los humedales son extensiones de marismas, ciénagas, turberas o cuerpos de agua, ya sean naturales o artificiales, permanentes o temporales, con agua estancada o corriente, dulce, salobre o salada, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no supere los seis metros*.

Una definición legal utilizada en los Estados Unidos (EE. UU.) es: *“El término “humedales” se refiere a aquellas áreas inundadas o saturadas por aguas superficiales o subterráneas con una frecuencia y duración suficientes para sostener, y que en circunstancias normales sostienen efectivamente, una vegetación predominantemente adaptada a vivir en suelos saturados. Los humedales generalmente incluyen pantanos, ciénagas, marismas, turberas y zonas similares”* (Environmental Laboratory, 1987).

Todas estas definiciones resaltan que la presencia de agua es un elemento fundamental en los humedales, aunque no siempre esté visible en la superficie. La definición legal en los Estados Unidos también señala que el agua afecta a los suelos saturándolos (convirtiéndolos en suelos hídricos) y que la combinación de agua y suelos hídricos favorece el crecimiento de plantas características en los humedales. Por lo tanto, las inundaciones, los suelos hídricos y/o la vegetación típica de humedales son elementos clave en la mayoría de las definiciones de humedales. Se pueden encontrar definiciones más detalladas de humedales en Sharitz et al. (2014).

Las definiciones de humedales tienen importancia científica, ya que la biota y los procesos biológicos que ocurren en ellos son únicos en comparación con otros tipos de hábitats (terrenos elevados, lagos, arroyos, ríos, océanos). Una peculiaridad de trabajar con humedales es que, a menudo, se debe definir claramente el tipo de hábitat en estudio, algo que usualmente no es necesario para quienes investigan en bosques, pastizales, ríos, lagos o mares. Además, una definición clara de humedal también es necesaria en el ámbito legal, ya que puede determinar si se aplican ciertas regulaciones, como la Ley de Agua Limpia (*Clean Water Act*) en los Estados Unidos. Las definiciones legales tienden a trazar límites entre dónde comienza un humedal y dónde termina (lo que se denomina delimitación; Environmental Laboratory 1987). Sin embargo, a medida que se familiarice con los humedales, se encontrará que estos límites son arbitrarios, ya que las “líneas” para los humedales son difusas y muchos organismos de los humedales no se adhieren a esos límites.

FORMACIÓN DE HUMEDALES

Los humedales suelen encontrarse en paisajes geográficos específicos (Jackson et al., 2014), donde las características geológicas pasadas y actuales determinan tanto su distribución como su funcionamiento.

Los humedales de agua dulce son comunes cerca de ríos y lagos (en llanuras aluviales y zonas litorales poco profundas; véanse las figuras más adelante). En las llanuras costeras planas, las llanuras aluviales de los ríos pueden ser muy extensas. En cambio, en terrenos escarpados o con pendiente, estas llanuras suelen ser estrechas. La fluctuación del agua en los ríos o lagos influye directamente en el desarrollo de las llanuras aluviales. Estas zonas son especialmente importantes para las personas porque ayudan a reducir el impacto de las inundaciones al actuar como áreas de almacenamiento de agua, y además tienen el beneficio adicional de que el agua que fluye por ellas se purifica naturalmente (Costanza et al. 1997).



Humedales de llanura de inundación fluvial. (Cortesía del USGS)

Las zonas que históricamente estuvieron cubiertas por glaciares tienden a albergar una gran cantidad de humedales, que se forman en depresiones bajas creadas por la acción glacial pasada, como la erosión y el desarrollo de morrenas durante las eras de hielo. La región de los baches de las praderas en la llanura central septentrional de Norteamérica (ver abajo; Galatowitsch 2012) es un excelente ejemplo de un paisaje moldeado por los glaciares, donde se encuentran literalmente millones de pequeños humedales. Las cavidades más grandes pueden denominarse lagos, y el proceso de formación tanto de las simas como de los lagos puede ser similar. En general, los distritos lacustres de todo el mundo también tienden a albergar numerosos humedales.



Humedales de pradera, Dakota del Norte, EE. UU.. (Cortesía del Centro de Investigación de Vida Silvestre de la Pradera del Norte del USGS)

La mayor extensión de humedales del mundo se encuentra en las regiones de tundra de Siberia, Canadá, Alaska y Escandinavia (Bridgham et al., 2006). El permafrost en estas áreas impide que el agua se filtre desde la superficie, por lo que los suelos superficiales permanecen saturados y se desarrollan las condiciones propias de humedales (Gough, 2012). La erosión glacial pasada en la tundra también creó un paisaje propicio donde pueden desarrollarse muchos humedales (como sucedió en regiones al sur de la tundra). Estos humedales son particularmente importantes en el contexto del calentamiento climático, ya que podrían secarse en el futuro y los suelos orgánicos (turba) podrían comenzar a descomponerse, exacerbando el calentamiento global al liberar más gases de efecto invernadero (Bridgham et al., 2006; Gough, 2012).



Humedal de turba en la tundra, Alaska. (Crédito: NOAA)

En paisajes con formaciones de roca caliza en el subsuelo (denominados kársticos), la disolución de la caliza con el tiempo puede provocar la formación de depresiones en zonas donde la superficie se desploma o colapsa. Muchos de los humedales de domos de ciprés (*cypress dome*) y sumideros de cal (*limesink*) de la llanura costera del sureste de los Estados Unidos (Kirkman, 2012), así como los *turloughs* de Irlanda (Reynolds, 2016) son ejemplos de humedales formados por este proceso. Los manantiales de agua dulce también son comunes en paisajes kársticos, y en estas zonas de descarga de aguas subterráneas pueden formarse humedales característicos (véase figura abajo).



Humedal asociado a un manantial de agua dulce, Utah, EE. UU. (Fotografía de Mary Jane Keleher con autorización de University of California Press)

Las mareas oceánicas dan origen a numerosos humedales a lo largo de las costas continentales, incluyendo marismas en latitudes altas y frías (véase la figura más adelante; Pennings et al., 2012) y manglares en las zonas tropicales y subtropicales cálidas (McKee, 2012). Las mareas diarias inundan los suelos con agua salina, creando condiciones propicias para el desarrollo de plantas únicas de humedales (como el pasto salino y los árboles de mangle). En las desembocaduras de grandes ríos, donde el agua y los nutrientes disueltos del océano y los ríos se mezclan para crear zonas ricas y moderadamente salinas (salobres), allí pueden desarrollarse extensas áreas de humedales estuarinos. Estos humedales estuarinos tienden a estar entre los más productivos del planeta tanto para plantas como para animales. Al igual que las llanuras aluviales de agua dulce, los humedales mareales son importantes amortiguadores de las inundaciones causadas por tormentas y las marejadas ciclónicas.



Marisma y garza, Georgia, EE. UU. (Cortesía de Steve Pennings)

HIDROLOGÍA DE LOS HUMEDALES

Dado que los humedales se forman por la presencia de agua, la fuente de esa agua puede tener consecuencias importantes en el funcionamiento del hábitat (los procesos ecológicos y los organismos que habitan allí). El agua para los humedales suele provenir de tres fuentes: una superior, en forma de lluvia o nevada directa (es decir, precipitación); otra inferior, proveniente de las aguas subterráneas que descargan a la superficie en los humedales; y la tercera, del flujo lateral de agua, que puede entrar y circular a través de los humedales mediante flujo superficial, corrientes de arroyos, inundaciones de ríos o lagos adyacentes o inundaciones por mareas. La fuente específica del flujo lateral puede ser un factor clave que determina las funciones ecológicas de los humedales.

La forma en que el agua sale de un humedal también es importante. Puede salir verticalmente por evaporación o por transpiración de las plantas; en conjunto, este movimiento del agua se denomina ET (evapotranspiración). El agua también puede descender desde los humedales hacia los acuíferos subterráneos. A menudo se alaba a los humedales por su capacidad para recargar las aguas subterráneas. Si bien esto es cierto, debe reconocerse que la mayoría de los acuíferos subterráneos profundos se llenan con la lluvia en las zonas elevadas, donde puede que no existan capas de arcilla impermeable (acuitardos) y el agua desciende rápidamente a través del suelo. Los humedales tienen mayor probabilidad de recargar los acuíferos superficiales. Finalmente, el agua en los humedales también puede desplazarse lateralmente de regreso a ríos, lagos u océanos, o salir a través de las corrientes fluviales.

Conceptualmente, resulta útil analizar los humedales en términos de cuáles son las fuentes de agua más importantes (entradas) y cuáles son las vías principales por las que el agua sale de ellos (salidas) (Jackson et al., 2014). Esto se denomina balance hídrico (aunque hay que tener en cuenta que medir con precisión las entradas y salidas puede ser, en muchos casos, una tarea muy difícil). La siguiente fórmula de balance hídrico resume las principales entradas y salidas de agua para la mayoría de los humedales:

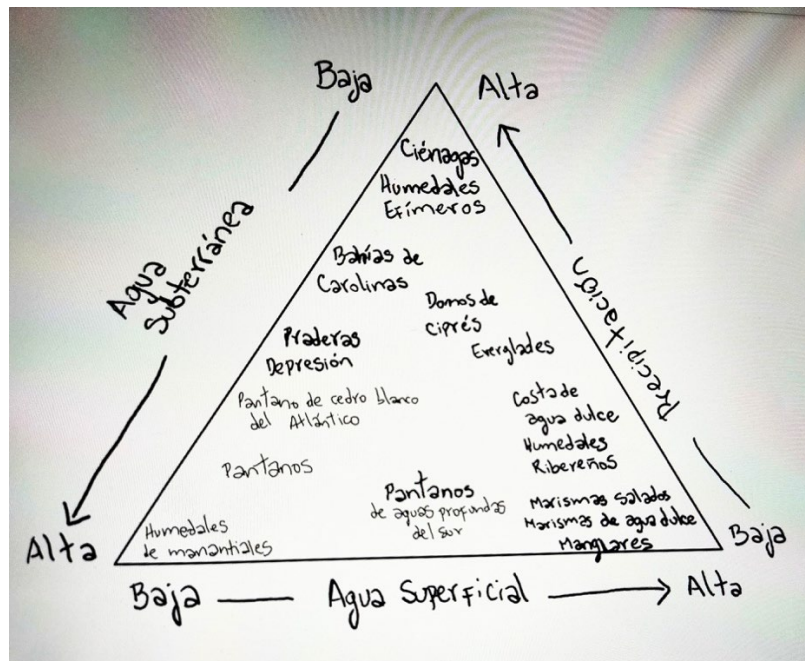
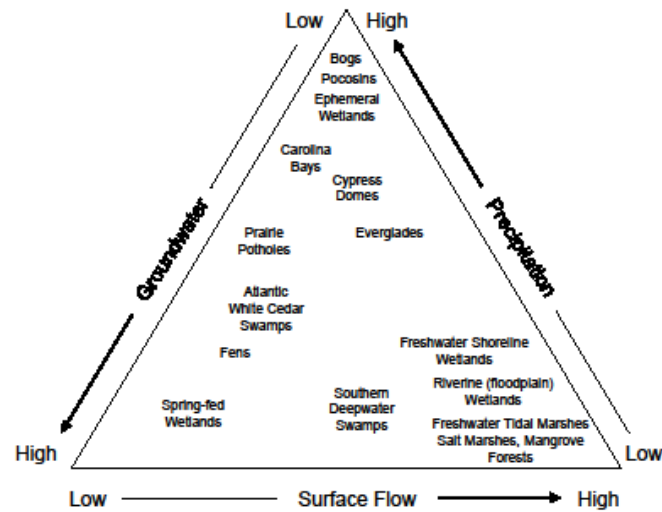
$$\text{Entradas (Precipitación + Agua subterránea entrante + Flujos laterales entrantes)} = \text{Salidas (ET + Agua subterránea saliente + Flujos laterales salientes)} + \text{Almacenamiento}$$

Cuando las entradas son mayores que las salidas, el almacenamiento es un número positivo (es decir, el humedal se está inundando). En cambio, si ocurre lo contrario, el humedal presenta un déficit hídrico y se seca. Como resultado, muchos humedales permanecen secos durante parte del año.

Para la mayoría de nosotros, puede ser intimidante tratar de comprender una fórmula. Sin embargo, en el caso de algunos humedales, los balances hídricos pueden ser muy simples. Por ejemplo, las pozas de roca y algunos humedales de depresión se llenan casi exclusivamente con la lluvia directa y pierden agua casi exclusivamente por la evapotranspiración. En estos casos, los componentes de agua subterránea y flujo lateral de la ecuación de balance hídrico son prácticamente nulos. Por otro lado, algunos humedales tienen balances hídricos increíblemente complejos (van más allá de la fórmula anterior).

El volumen de agua no es el único factor que determina la importancia de las fuentes hídricas. Por ejemplo, las llanuras aluviales y los humedales mareales pueden recibir sus mayores volúmenes de agua a través de aportes laterales de un río o del océano, con una contribución comparativamente mucho menor de lluvia directa y la descarga de agua subterránea. Sin embargo, estos aportes de precipitación y la descarga de agua subterránea pueden ser muy importantes para las plantas y los animales residentes, al mantener los suelos húmedos entre inundaciones, aunque representan una pequeña parte del balance hídrico total.

El siguiente gráfico del “triángulo hidrológico de humedales” es una representación visual que muestra la importancia relativa de las distintas fuentes de agua (precipitación, agua subterránea o fuentes superficiales-laterales) para la formación de humedales (tomado de Sharitz et al. 2014). La esquina inferior derecha del triángulo representa humedales donde dominan las entradas laterales de agua (como las mareas o las inundaciones de los ríos) y en esa porción se encuentran llanuras aluviales, marismas y manglares. En la esquina inferior izquierda del triángulo, dominan los aportes de agua subterránea y se encuentran humedales asociados a manantiales. En el vértice superior del triángulo, domina la precipitación, como es característico de las turberas y algunos humedales depresionales (efímeros). En el centro del triángulo se encuentran los humedales donde todas las fuentes de agua son importantes (precipitación, aguas subterráneas y flujos superficiales), como en los *Everglades* de Florida. Si desea entender cómo el agua influye en la ecología de un humedal en particular que le interese, podría ser un ejercicio útil intentar encajarlo en el triángulo.



Triángulo hidrológico que muestra la proporción relativa de entradas de agua subterráneas, precipitación y flujos laterales en diferentes tipos de humedales. (Diagrama de Rebecca Sharitz y Mark Brinson, con autorización de University of California Press)

SUELOS DE HUMEDALES Y MICROORGANISMOS

Los humedales tienden a retener agua durante largos periodos debido a que, con el tiempo, se forman capas profundas de arcilla impermeable o suelos orgánicos que impiden el movimiento del agua hacia abajo (lo que se conoce como acuitardo) (Jackson et al., 2014). Uno de los desafíos de la creación artificial de un nuevo humedal radica en que las condiciones únicas del suelo requieren largos periodos para su desarrollo, y los humedales recién creados suelen secarse más rápidamente que los hábitats naturales. Una de las ventajas de los humedales naturales es que sus suelos impermeables ayudan a los hábitats a almacenar y retener agua en el paisaje.

Los suelos de los humedales también albergan comunidades bacterianas únicas debido a que la descomposición de la materia orgánica absorbe el oxígeno del agua, creando condiciones hipóxicas (con poco oxígeno) o anóxicas (sin oxígeno). La mayoría de las bacterias en los suelos de las zonas elevadas son aeróbicas (usan oxígeno para respirar), pero en los suelos de los humedales las bacterias deben usar otros elementos distintos del oxígeno para "respirar" y se denominan anaerobias. Las alternativas comunes al oxígeno para las bacterias anaeróbicas incluyen nitrato, sulfato y óxido de hierro. Cuando estos químicos alternativos se agotan, las bacterias del suelo llamadas metanógenas pueden reducir el CO_2 a metano. Como el metano es un gas de efecto invernadero tan potente, algunos humedales pueden estar contribuyendo naturalmente al calentamiento climático. La situación puede volverse preocupante si la liberación de CO_2 a través de la descomposición de la materia orgánica se acelera hasta el punto de que se liberan más gases de efecto invernadero de los que se absorben.

Los suelos de zonas elevadas suelen tener un color anaranjado (debido al óxido de hierro, es decir, la herrumbre) o amarillo (debido al manganeso), pero cuando se inundan y se vuelven anóxicos, las bacterias anaeróbicas convierten estos óxidos en formas reducidas, y los suelos adquieren un color gris o negruzco (véase figura abajo). Este cambio de color en los suelos es una de las formas en que los encargados evalúan las condiciones de los humedales para determinar si se cumple el criterio hídrico del suelo utilizado para definirlos. Por lo tanto, además de ser un lugar donde se producen importantes procesos ecosistémicos, como la descomposición, las condiciones del suelo también son importantes para las regulaciones normativas.



Suelos de humedal oxidados (color óxido) y reducidos (color gris). (Cortesía de Derek Faust)

PLANTAS EN LOS HUMEDALES

Debido a las inundaciones y a las condiciones anaeróbicas de los humedales, las comunidades vegetales tienden a estar dominadas por una flora adaptada a tolerar estas condiciones extremas. Los tipos de plantas que habitan en humedales específicos se utilizan a menudo para definir esos hábitats, y muchos nombres comunes para diferentes humedales reflejan estas plantas que los caracterizan.

Las marismas son humedales de agua dulce o salada dominados por plantas emergentes como espadañas, pastos, ciperáceas y juncos (marismas de agua dulce) o pastos salinos, juncos marinos y la hierba salada *Salicornia* spp. (marismas de agua salada; véase la foto superior). Las zonas de aguas profundas de las marismas de agua dulce pueden albergar plantas flotantes o sumergidas, como nenúfares o algas. Para germinar, las semillas de las plantas de marisma suelen requerir exposición al aire, por lo que, tras un periodo de desecación y re-inundación, suele producirse una oleada de crecimiento de plantas emergentes. En ausencia de condiciones adecuadas para la germinación, estas semillas pueden permanecer en el fondo de los humedales inundados durante largos periodos y acumularse en lo que se denomina el "banco de semillas".

Los pantanos son humedales dominados por vegetación leñosa (árboles y arbustos; véase la foto de abajo). En Europa, hay humedales llamados "pantanos de juncos", pero en un sentido más amplio, se considerarían un tipo de marisma. Como se puede ver, el uso de nombres comunes locales puede causar confusión. Los tipos de árboles o arbustos que dominan los pantanos varían geográfica y localmente. Los pantanos de cipreses (*Taxodium* spp.) son un humedal importante en el sureste y centro-sur de los EE. UU. y suelen encontrarse en las llanuras aluviales de los ríos (King et al. 2012) o en humedales de depresión (como las bahías de las Carolinas y los domos de cipreses) (Kirkman et al. 2012). Los bosques de maderas duras de zonas bajas (a menudo dominados por robles) también se encuentran en las llanuras aluviales de los ríos (King et al. 2012). Gran parte de la llanura aluvial del Amazonas es bosque pantanoso. Los manglares, un grupo de especies de árboles tolerantes a la sal, forman pantanos costeros de marea en las zonas tropicales y subtropicales cálidas de todo el mundo. Otros árboles que pueden formar bosques pantanosos incluyen el cedro blanco del Atlántico, el arce rojo, el eucalipto rojo, el fresno negro y los álamos. Muchas turberas albergan árboles, pero generalmente el término "pantano" no se aplica a las turberas forestadas.

Las turberas son humedales definidos por la acumulación de materia vegetal muerta y se forman donde las tasas de crecimiento vegetal superan las de descomposición, lo que permite que los materiales orgánicos se acumulen lentamente durante años o siglos en forma de turba. Los musgos del género *Sphagnum* tienden a ser la fuente más importante de formación de turba en turberas altas y en humedales de tundra. Sin embargo, plantas emergentes como los juncos (en los pantanos) y el pasto sierra (en los *Everglades*) o los troncos de árboles muertos (en el pantano de Okefenokee) también pueden convertirse en turba.



Humedal de pantano, Georgia EE.UU. (Cortesía de Darold Batzer)

ANIMALES EN LOS HUMEDALES

Dado que los humedales poseen características tanto acuáticas como terrestres, una diversa gama de animales explota sus hábitats, pero deben adaptarse a las condiciones ambientales únicas que allí predominan. La fauna acuática (invertebrados, peces) debe tolerar condiciones de bajo oxígeno, así como sequías periódicas. La fauna terrestre (invertebrados, aves, mamíferos) debe tolerar inundaciones periódicas y estar adaptada a vivir y alimentarse cerca del agua. Quizás, no es sorprendente que los anfibios (ranas, sapos, salamandras), que viven tanto en agua como en tierra, estén particularmente bien representados en los humedales de agua dulce. La fauna que habita en humedales que se secan con frecuencia es diferente de la fauna que habita en humedales que rara vez se secan (Wellborn et al., 1996). En los humedales mareales, la salinidad se convierte en un importante regulador de la fauna, con cambios en la composición de especies que ocurren a lo largo de los gradientes de salinidad (de agua salada a agua salobre y luego a agua dulce).

En comparación con la mayoría de las zonas elevadas, los hábitats acuáticos y marinos, la fauna de la mayoría de los humedales se compone de relativamente pocas especies. La mayor parte de esta diversidad, en términos de número de especies, se encuentra en la fauna de invertebrados (insectos, crustáceos y moluscos). Sin embargo, dado que los animales que viven en los humedales son únicos en comparación con los que viven en otros lugares, los animales de los humedales pueden contribuir de manera significativa a la biodiversidad total de una región. Los humedales albergan a muchos animales en peligro de extinción, siendo los anfibios y las aves ejemplos notables de especies amenazadas. Algunos de los animales de humedales más conocidos incluyen cocodrilos, caimanes, serpientes y castores.



Grullas canadienses (Cortesía del Refugio Nacional de Vida Silvestre Okefenokee)



Libélula (Cortesía de Clesson Higashi)



Ranas cantoras (Cortesía de Kevin Enge)

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Beth Middleton y Greg Noe por las revisiones de este módulo.

REFERENCIAS CITADAS

- Bridgham, S.D., J.P. Megonigal, J.K. Keller, N.B. Bliss, and C. Trettin. 2006. The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands* 26: 889-916.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. De Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, and M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387(6630): 253-260.
- Environmental Laboratory. 1987. Corps of Engineers wetlands delineation manual. U.S. Army Corps of Engineers, Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS. Wetland Research Program Tech. Rep. Y-87-1.
- Galatowitsch, S. 2012. Northern Great Plains wetlands. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.
- Gough, L. 2012. Freshwater arctic tundra wetlands. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.
- Jackson, R., J. Thompson, and R. Kolka. 2014. Wetland soils, hydrology, and geomorphology. In Batzer, D. P., and R.R. Sharitz (eds.) *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*. University of California Press, Berkeley.
- King, S.L., L.L. Battaglia, C.R. Hupp, R.F. Keim, and B.G. Lockaby. 2012. Floodplain wetlands of the Southeastern Coastal Plain. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.
- Kirkman, L.K., L.L. Smith, and S.W. Golladay. 2012. Southeastern depressional wetlands. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.
- McKee, K.L. 2012. Neotropical coastal wetlands. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.
- Pennings, S.C., M. Alber, C.R. Alexander, M. Booth, A. Burd, W. Cai, and J.P. Wares. South Atlantic tidal wetlands. In Batzer, D.P. and A. Baldwin (eds.). *Wetlands Habitats of North America*. University of California Press, Berkeley.

- Reynolds, J.D. 2016. Invertebrates of Irish Turloughs. In Batzer, D.P. and D. Boix (eds.). *Invertebrates in Freshwater Wetlands*. Springer, Switzerland.
- Sharitz, R.R., D.P. Batzer, and S.C. Pennings, 2014. Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands: An Introduction. In Batzer, D. P., and R.R. Sharitz (eds.) *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*. University of California Press, Berkeley.
- Wellborn, G.A., D.K. Skelly, and E.E. Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337-363.

OTROS ESTUDIOS SUGERIDOS:

- Barendregt, A. D. Whigham, and A. Baldwin (eds). 2009. *Tidal Freshwater Wetlands*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Batzer, D.P. and A.H. Baldwin (eds.). 2012. *Wetland Habitats of North America: Ecology and Conservation Concerns*. Univ of California Press, Berkeley.
- Batzer, D.P. and R.R. Sharitz (eds.). 2014. *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*. Univ of California Press, Berkeley.
- Ervin, G.N. 2023. *The Biology of Aquatic and Wetland Plants*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Finlayson, C., M. Everard, K. Irvine, R.J. McInnes, B.A. Middleton, A. van Dam, and N. Davidson. 2018. *The Wetland Book I: Structure and Function, Management and Methods*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Finlayson, C., G.R. Milton, R.C. Prentice, and N. Davidson. 2018. *The Wetland Book II: Distribution, Description and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- FitzGerald, D.M. and Z.J. Hughes (eds.). 2021. *Salt Marshes: Function, Dynamics, and Stresses*. Cambridge University Press.
- Keddy, P.A. 2010. *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press.
- Middleton, B.A. (ed.). 2002. *Flood Pulsing in Wetlands: Restoring the Natural Hydrological Balance*. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY.
- Mitsch, W.J. and J.G. Gosselink. 2015. *Wetlands*. John Wiley & Sons, New York.
- van der Valk, A. 2012. *The Biology of Freshwater Wetlands*. Oxford University Press.
- National Research Council, Committee on Characterization of Wetlands. 1995. *Wetlands: Characteristics and Boundaries*. National Academy Press, Washington, DC.
- Tiner, R.W. 2013. *Tidal Wetlands Primer: An Introduction to Their Ecology, Natural History, Status, and Conservation*. University of Massachusetts Press, Amherst, MA.
- Tiner, R.W. 2017. *Wetland Indicators: A Guide to Wetland Formation, Identification, Delineation, Classification, and Mapping*. 2nd Edition. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Vepraskas, M.J. and C.B. Craft (eds). 2016. *Wetland Soils: Genesis, Hydrology, Landscapes, and Classification*. 2nd Edition. CRC Press, Boca Raton, FL.