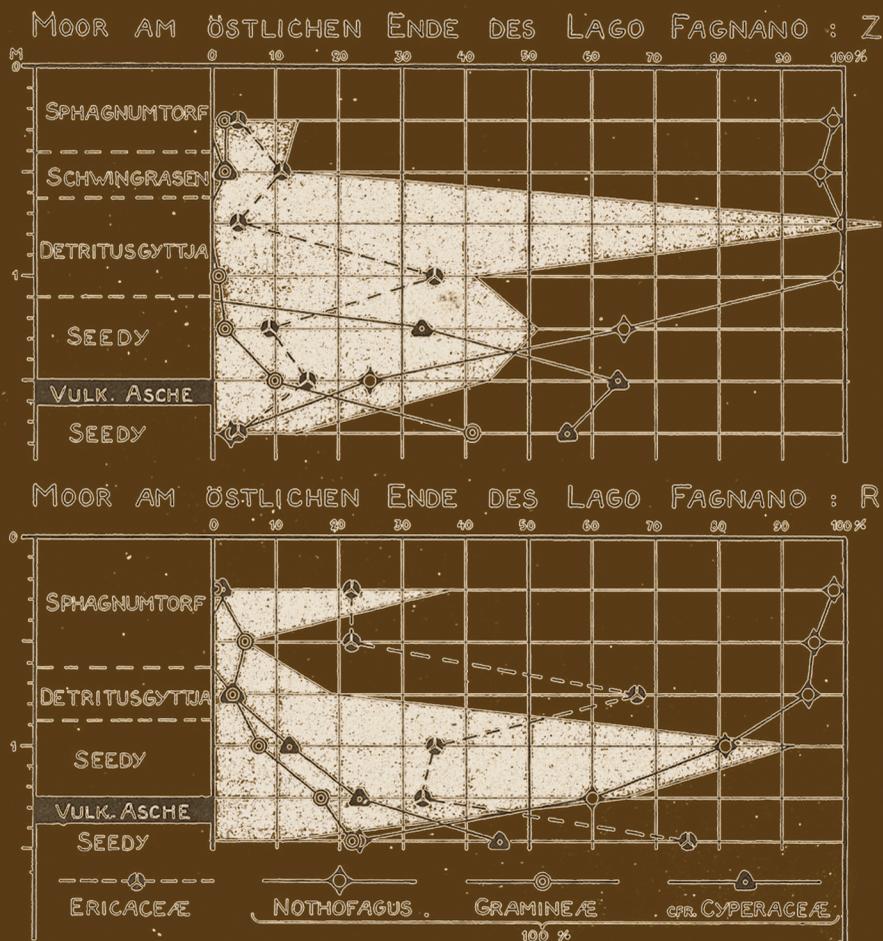


Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío



von Post, L. 1929. Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. Geologiska Föreningen Förhandlingar 51: 543-565.



ISSN 2469-0228

La *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* (PE-APA) es una revista de libre acceso y sin costos de publicación. Publica trabajos científicos originales en español e inglés, con un amplio espectro dentro de la paleontología, así como también Volúmenes Temáticos dedicados al desarrollo de una temática particular, incluyendo la publicación de trabajos completos de eventos científicos (congresos, simposios, etc.).

The *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* (PE-APA) is an open access electronic journal. It publishes original scientific papers in Spanish and English, with a wide spectrum within paleontology, as well as Thematic Volumes devoted to the development of a particular subject, including the publication of the complete works of scientific meetings (congresses, symposia, etc.).

COMISIÓN DIRECTIVA APA (2017-2019)

Presidente: Juan Carlos Fernícola

Vicepresidente: Juliana Sterli

Secretario: Javier Echevarría

Prosecretaria: Josefina Bodnar

Tesorero: Roberto Pujana

Protesorera: Sol Noetinger

Vocales titulares:

Diego Balseiro - Bárbara Cariglino - Laura Cruz

Vocales suplentes:

Mónica Buono - Federico Degrange - Verónica Vennari

Órgano de Fiscalización:

Titulares: Julia Brenda Desojo - Laura Nicoli - Luis Palazzesi

Suplente: Mariano Bond

COMITÉ EDITOR PE-APA

Director

Ignacio Hernán Escapa, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.

Director Alterno

Ana Paula Carignano, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Cuerpo Editorial Científico

M. Susana Bargo, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Ariana Paulina Carabajal, Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Argentina.

José Luis Carballido, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.

Esperanza Cerdeño Serrano, IANIGLA-CONICET, Mendoza, Argentina.

Gerardo De Iulii, University of Toronto, Ontario, Canada.

Kleberson De Oliveira Porpino, Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, Mossoró, Brazil.

Cecilia Marcela Deschamps, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Tania Lindner Dutra, UNISINOS, São Leopoldo, Brasil.

Javier Echevarría, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Marta S. Fernández, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Oscar Gallego, CECOAL-CONICET, Corrientes, Argentina.

Marcelo Martínez, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

Sergio Martínez, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Claudia Montalvo, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina.

Luis Palazzesi, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

Mauro Gabriel Passalia, INIBIOMA-CONICET, Bariloche, Argentina.

María Encarnación Pérez, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.

Aldo R. Prieto, IIMyC, CONICET, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.

María José Salas, CICTERRA-CONICET, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

Leonardo Salgado, Universidad Nacional de Río Negro, Gral. Roca, Argentina.

Franco M. Tortello, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Sergio F. Vizcaíno, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Equipo Editorial de Producción

Michelle Arnal, Museo de La Plata Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Lydia Calvo Marcilese, Y-TEC, YPF Tecnología S.A., Ensenada, Argentina.

Laura E. Cruz, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

Yanina Herrera, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

Emilia Sferco, CICTERRA-Conicet, Córdoba, Argentina.

Equipo Editorial de Gráfica

Cecilia Apaldetti, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, UNSJ, San Juan, Argentina.

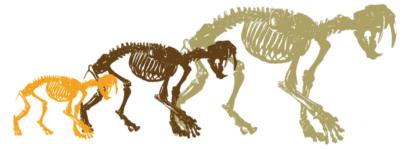
Mariana Viglino, CENPAT, Puerto Madryn, Argentina.

Equipo Web y Redes

Evangelos Vlachos



APA
Publicación Electrónica
www.peapaleontologica.org.ar



METODOLOGÍAS Y ESTRATEGIAS DEL ANÁLISIS PALINOLÓGICO DEL CUATERNARIO TARDÍO

Aldo R. Prieto
Editor invitado

Buenos Aires
2018

METODOLOGÍAS Y ESTRATEGIAS DEL ANÁLISIS PALINOLÓGICO DEL CUATERNARIO TARDÍO

El volumen temático "*Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*" de la Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina (PE-APA) reúne 10 trabajos de síntesis de 29 autores, que cubren una variedad de temas representativos relacionados con el análisis palinológico del Cuaternario tardío. En el primer trabajo reseña las investigaciones palinológicas del Cuaternario en la Argentina, en un recorrido histórico a través de cuatro períodos desde 1929 hasta el presente, ponderando los desafíos futuros a partir de los enormes progresos alcanzados a lo largo de los 90 años transcurridos desde el inicio de esta disciplina. El desarrollo de las investigaciones en palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la Diagonal Árida Sudamericana es revisado por María Eugenia de Porras y Antonio Maldonado. Estos autores realizan un análisis crítico de las metodologías aplicadas para obtener registros polínicos robustos en términos paleoambientales y paleoclimáticos, y resaltan los avances logrados y los desafíos que plantean los análisis palinológicos en esta zona árida-semiárida. Los trabajos de Liliana Lupo y colaboradores y de Aldo R. Prieto y colaboradores abordan aspectos de la arqueopalinología en el contexto de sociedades agropastoriles del noroeste y de cazadores-recolectores del centro-sur de la Argentina, respectivamente. El primer trabajo sintetiza el conocimiento espacio-temporal de las asociaciones vegetales/polínicas indicadoras de actividades antrópicas, con especial énfasis en la problemática de la aparición y el desarrollo de los sistemas agropastoriles. El segundo revisa los análisis polínicos realizados a partir de depósitos sedimentarios de sitios arqueológicos en cuevas, aleros y en contextos abiertos, principalmente de la región pampeana y patagónica; los autores enfatizan que, a pesar de su complejidad, estos estudios ofrecen oportunidades únicas para comprender los entornos y las actividades humanas del pasado. María Virginia Mancini y colaboradores discuten los diferentes análisis y aspectos metodológicos a tener en cuenta en los estudios paleoecológicos, basados principal-

mente en el análisis palinológico, para la reconstrucción de las comunidades de bosque y estepas de la Patagonia argentina desde la transición Pleistoceno/Holoceno. Gonzalo D. Sottile y colaboradores ponen en evidencia en qué medida la metodología aplicada al estudio del carbón vegetal sedimentario o *charcoal* en relación con los registros polínicos en cuencas lacustres y humedales de los ecosistemas templados patagónicos, contribuye a nuestro entendimiento de los efectos de los incendios naturales y antrópicos en la evolución del paisaje, su impacto en las comunidades de bosque y la respuesta de los ecosistemas a los incendios. Para un sector de esta misma región, el trabajo de Marcos E. Echeverría y María Virginia Mancini destaca la utilidad así como las limitaciones del análisis de microfósiles vegetales, y muestra cómo estos estudios, en combinación con el análisis polínico de secuencias fósiles, refuerzan la interpretación de los cambios de la composición de la vegetación de los turbales y el ambiente circundante durante el Holoceno. Lorena L. Musotto y colaboradores sintetizan sus estudios palinológicos del Cuaternario tardío en el sector argentino de Tierra del Fuego. Discuten la utilización de los indicadores biológicos (polen, esporas, microfósiles fúngicos y microplancton de pared orgánica) en las reconstrucciones paleoambientales a partir de secuencias de turberas y de depósitos litorales marinos del archipiélago fueguino. El estado presente de las investigaciones palinológicas actuales y fósiles en la región de los *campos* (Uruguay y porción sur de Brasil), es revisado y analizado por Dominique Mourelle y colaboradores. Estos autores examinan las potencialidades de esta región para los estudios palinológicos y las dificultades que se presentan para la integración de la información, puntualizando importantes aspectos que deberían ser tenidos en cuenta en futuros trabajos para realizar interpretaciones más ajustadas de la información paleoecológica disponible. Por último, el trabajo de Santiago Fernández y colaboradores no se limita a una revisión crítica y sintética de las dinámicas forestales durante el Cuaternario

tardío en la Península Ibérica, sino que analiza, con una perspectiva histórica contingente, aspectos relacionados con la ciclicidad climático-astronómica y su influencia sobre la cubierta vegetal, los reservorios de fitodiversidad durante los estadales, la colonización forestal tardiglacial y holo-cena y el posible efecto de la acción antrópica sobre la dinámica forestal a partir del Holoceno medio.

"Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío" es una síntesis oportuna en idioma español de esta disciplina, que permite disminuir la brecha que existe entre la ciencia y la sociedad y establece una nueva base para estimular futuras investigaciones. Espero y deseo que los trabajos de este volumen se conviertan en valiosos documentos sobre los alcances y potencialidades del análisis palinológico del Cuaternario tardío en las regiones que representan. Confío que estos trabajos no solo atraigan la atención de los investigadores y estudiantes de posgrado de esta disciplina, sino que ellos también resulten de interés y utilidad para una audiencia de profesionales de la biología, geología, ecología, arqueología, así como para interesados y entusiastas de la ciencia en general.

Deseo agradecer a todos los autores por aceptar la invitación para contribuir con sus trabajos en este volumen temático de la PE-APA y por su excelente predisposición para incorporar las sugerencias propuestas por los revisores y por los miembros de los equipos editoriales de Producción y Gráfica de la PE-APA. Un especial agradecimiento a los 20 revisores que proporcionaron valiosos comentarios para mejorar estos manuscritos, y por sus esfuerzos para completar las revisiones de manera de conseguir la publicación de este volumen en los plazos previstos. Me gustaría expresar mi agradecimiento a los Directores de la PE-APA, Ignacio Escapa y Ana Carignano, por su permanente orientación y asistencia, a Michelle Arnal del Equipo Editorial de Producción y a Cecilia Alpaldetti del Equipo Editorial de Gráfica por su dedicación.

Aldo R. Prieto
Editor invitado

METHODOLOGIES AND STRATEGIES OF LATE QUATERNARY PALYNOLOGICAL ANALYSIS

The thematic issue *"Methodologies and strategies of late Quaternary palynological analysis"* of the Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina (PE-APA) brings together ten papers by 29 authors covering a variety of representative issues related to Quaternary palynological analysis. In the first paper I review the history of the development of Quaternary palynology in Argentina, taking the reader on a historical tour through four periods from 1929 to the present and pondering future challenges arising from the huge progress made over the ninety years since the beginnings of this discipline. The development of late Quaternary palynology research on the South American Arid Diagonal is reviewed by María Eugenia de Porras and Antonio Maldonado. These authors provide a critical analysis of the methodologies applied to obtain robust pollen records from a paleoenvironmental and paleoclimatic standpoint, and highlight the advances achieved and the challenges posed by palynological analysis in this arid semi-arid zone. The papers of Liliana Lupo *et al.* and Aldo R. Prieto *et al.* address aspects of archeopalynology in the context of the agro-pastoral and hunter-gatherer societies from the northwest and south-central of Argentina, respectively. The first paper provides an overview of current spatio-temporal knowledge on plant/pollen associations as indicators of anthropic activities, with special emphasis on the problems deriving from the appearance and development of agro-pastoral systems. The second reviews the pollen analyses of sedimentary sequences from archaeological sites located in caves, shelters and open contexts, mainly from the Pampa and Patagonia regions; the authors emphasize that despite their complexity, these studies offer unique opportunities to understand the environments and human activities of the past. María Virginia Mancini *et al.* discuss the different analyses and methodological aspects to be taken into account in paleoecological studies, based mainly on palynological analysis, for the reconstruction of forest and steppe communities in Argentine Patagonia since the Pleistocene/Holocene transition. Gonzalo D. Sottile *et al.* cite examples of the extent to which the methodology applied to the study of sedimentary charcoal in relation to pollen

records in lake basins and wetlands of temperate Patagonian ecosystems contributes to our understanding of the effect of natural and anthropic fires in the evolution of the landscape, their impact on forest communities and the response of ecosystems to fires on centuries to millennia scales in southern South America. For a sector of this same region, the paper by Marcos E. Echeverría and María Virginia Mancini highlights the usefulness as well as the limitations of plant macrofossil analysis and shows how these studies, in combination with the pollen analysis of fossil sequences, reinforce the interpretation of changes in the composition of peatland vegetation and the surrounding environment during the Holocene. Lorena L. Musotto *et al.* provide an overview of their studies on late Quaternary palynology in the Argentine sector of Tierra del Fuego. They discuss the use of biological indicators (pollen, spores, fungal microfossils and organic-walled microplankton) in paleoenvironmental reconstructions from sequences of peat bogs and littoral marine deposits of the Fuegian archipelago. The state of the art of modern and fossil palynological research in the *campos* region (Uruguay and the southern portion of Brazil) is reviewed and analyzed by Dominique Mourelle *et al.* These authors examine the potentialities of this region for palynological studies and the difficulties that arise in attempts to harmonize the data, pointing out important aspects to be taken into account in future research in order to facilitate more accurate interpretations of the available paleoecological material. Finally, after providing a critical review and synopsis of forest dynamics during the late Quaternary in the Iberian Peninsula, Santiago Fernández *et al.* go on to analyze, from a contingent historical perspective, aspects related to the astronomical-climatic cyclicity and its influence on vegetation cover, phytodiversity reservoirs during the glacial stadials, Tardiglacial and Holocene forest colonization and the possible effect of anthropogenic activities on forest dynamics from the mid-Holocene onwards.

"Methodologies and strategies of late Quaternary palynological analysis" is a timely synthesis of this discipline in the Spanish language, helping to bridge the gap between science and society and establishing a new groundwork to stimulate future research. It is my hope and indeed expectation that the papers in this issue will constitute a valuable testimony to the scope and potential of late Quaternary palynological analysis in the regions they represent. It is intended that the papers not only attract the attention of researchers and graduate students in the field but that they will also be of interest and practical use to professionals in the areas of biology, geology, ecology, archaeology and to enthusiasts of science in general.

I would like to thank all the authors for accepting the invitation to contribute papers to this thematic issue of the PE-APA and for their readiness to incorporate the suggestions proposed by both reviewers and members of the Production and Graphics editorial teams of the PE-APA. My special thanks to the twenty reviewers who provided valuable comments for the improvement of the manuscripts and for their efforts to complete the revisions in time for publication. I should also like to express my gratitude to PE-APA Directors Ignacio Escapa and Ana Carignano for their permanent guidance and assistance and to Michelle Arnal of the Production Editorial Team and Cecilia Alpaldetti of the Graphic Editorial Team for their dedication.

Aldo R. Prieto
Guest editor

METODOLOGÍAS Y ESTRATEGIAS DEL ANÁLISIS PALINOLÓGICO DEL CUATERNARIO TARDÍO

Aldo R. Prieto HISTORIA DE LA PALINOLOGÍA DEL CUATERNARIO EN LA ARGENTINA: UNA RESEÑA A 90 AÑOS DE SUS COMIENZOS	1
María Eugenia de Porras y Antonio Maldonado METODOLOGÍAS Y AVANCES DE LA PALINOLOGÍA DEL CUATERNARIO TARDÍO A LO LARGO DE LA DIAGONAL ÁRIDA SUDAMERICANA	18
Liliana Lupo, Gonzalo Torres, Pamela Fierro, Brenda Oxman, Ana Carina Sánchez, Elizabeth Pereira y Karsten Schitteck EL DISTURBIO ANTRÓPICO EN LOS REGISTROS POLÍNICOS DE MONTAÑA DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO EN EL NOROESTE ARGENTINO	39
Aldo R. Prieto, María Virginia Mancini, María Eugenia de Porras, Florencia Paula Bamonte y María Alejandra Marcos ARQUEOPALINOLOGÍA: UNA REVISIÓN DEL ANÁLISIS POLÍNICO EN EL CONTEXTO DE SITIOS ARQUEOLÓGICOS DE SOCIEDADES DE CAZADORES-RECOLECTORES DE LA ARGENTINA (32°–52° S)	54
María Virginia Mancini, Florencia P. Bamonte, María Alejandra Marcos, Gonzalo D. Sottile y Marcos E. Echeverría ANÁLISIS Y MÉTODOS PALEOECOLÓGICOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE COMUNIDADES DE BOSQUE Y ESTEPAS DE PATAGONIA, ARGENTINA	77
Gonzalo David Sottile, Yamila Soledad Giaché y María Martha Bianchi RECONSTRUCCIÓN DEL RÉGIMEN DE INCENDIOS EN ECOSISTEMAS TEMPLADOS PATAGÓNICOS SOBRE LA BASE DE REGISTROS DE CARBÓN VEGETAL SEDIMENTARIO (<i>CHARCOAL</i>) Y POLEN DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO. TENDENCIAS METODOLÓGICAS, RESULTADOS Y PERSPECTIVAS	102
Marcos E. Echeverría y María Virginia Mancini APORTES DEL ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES A LA RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA EN RELACIÓN CON LOS REGISTROS POLÍNICOS DE TURBALES DEL HOLOCENO, PATAGONIA ARGENTINA	120
Lorena Laura Musotto, María Soledad Candel, Ana María Borromei, Juan Federico Ponce y María Virginia Bianchinotti LA PALINOLOGÍA COMO UNA HERRAMIENTA PARA LA CARACTERIZACIÓN DE PALEOAMBIENTES CONTINENTALES Y MARINOS DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE TIERRA DEL FUEGO	131
Dominique Mourelle, Renato B. Macedo y Aldo R. Prieto ANÁLISIS PALINOLÓGICO ACTUAL Y DEL CUATERNARIO TARDÍO EN LA REGIÓN DE LOS <i>CAMPOS</i> (URUGUAY Y SUR DE BRASIL): ESTADO DE LAS INVESTIGACIONES, DIFICULTADES Y POTENCIALIDADES	156
Santiago Fernández, Juan Ochando, Manuel Munuera, Gabriela Amorós y José Carrión BOSQUES EN MOVIMIENTO. CASUÍSTICAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO	171

HISTORIA DE LA PALINOLOGÍA DEL CUATERNARIO EN LA ARGENTINA: UNA RESEÑA A 90 AÑOS DE SUS COMIENZOS

ALDO R. PRIETO

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. aprieto@mdp.edu.ar

Resumen. Este trabajo reseña la historia del desarrollo de la palinología del Cuaternario en la Argentina durante los últimos 90 años. Se focaliza en el desempeño y las publicaciones de los investigadores en dicha disciplina en el contexto del desarrollo de las políticas institucionales y su relación con los procesos económicos y políticos, más que en el aporte que estas contribuciones han hecho a la comprensión de la historia de la vegetación, el clima y los ecosistemas. Se han priorizado los momentos y las contribuciones más significativos que representan hitos de esta historia. La reseña se ha dividido en cuatro períodos: (1) los comienzos (1929–1966); (2) la continuación (1977–1989); (3) el desarrollo (1990–2001) y (4) la consolidación (2002 al presente). En los últimos 20 años ha habido un gran impulso del análisis polínico del Cuaternario en la Argentina y, por lo tanto, se consideran finalmente los progresos y desafíos futuros en esta disciplina.

Palabras clave. Análisis palinológico. Holoceno. Pleistoceno.

Abstract. QUATERNARY PALYNOLOGY HISTORY IN ARGENTINA: LOOKING BACK AT NINETY YEARS SINCE ITS BEGINNING. This paper reviews the history of the development of the Quaternary palynology in Argentina during the last ninety years. This work focuses on the performance and publications by researchers in this discipline in the political and economic context of the development of institutional policies, rather than on advances about the history of vegetation, climate and ecosystems. The most significant moments and contributions that represent specific milestones of this history have been prioritized. This revision has been divided into four periods: (1) the beginnings (1929–1966); (2) the following years (1977–1989); (3) the development (1990–2001); and (4) the consolidation (2002 to present). In the last twenty years there has been an enormous development in Quaternary pollen analysis in Argentina, and thus future developments and challenges in this area are finally considered.

Key words. Palynological analysis. Holocene. Pleistocene.

LA PALINOLOGÍA del Cuaternario en la Argentina precede en varias décadas a la denominada "paleopalínología pre-cuaternaria". Se inició como parte de los trabajos de exploración realizados por geólogos y geógrafos suecos y finlandeses en la Patagonia y Tierra del Fuego en las primeras décadas del siglo XX y por geólogos norteamericanos en la plataforma continental argentina en la década de 1960, pero paradójicamente no se retomó hasta la mitad de la década de 1970. Durante ese lapso se iniciaron a mediados de 1960 las investigaciones en "paleopalínología pre-cuaternaria" de manera sistemática y hasta finales de la década de 1980 la mayoría de las publicaciones sobre material argentino fueron "trabajos paleopalínológicos pre-cuaternarios" (Archangelsky, 2005, p. 44). Sin embargo, esta tendencia cambió en los inicios de la década de 1990, cuando comenzaron a

desarrollarse en la Argentina proyectos donde la palinología del Cuaternario se convertía en una disciplina que congregaba a numerosos investigadores y adquiría autonomía e independencia. Para 1997, el crecimiento en el número de investigadores en diferentes centros científicos y académicos, se había incrementado notablemente junto con el interés que ya habían manifestado varios palinólogos extranjeros para trabajar con material del Cuaternario de la Argentina. Esto fue consecuencia del interés general por conocer los cambios de la vegetación y del clima, y establecer la velocidad y magnitud de los mismos a escala de centurias a milenios, para el Cuaternario tardío del sur de América del Sur por su cercanía con el continente antártico y la problemática del cambio climático.

Este trabajo tiene como objetivo reseñar los 90 años de

las investigaciones palinológicas del Cuaternario en la Argentina, desde los inicios en 1929 hasta el presente, enmarcadas en cuatro períodos históricos. He tratado que el trabajo tenga una visión retrospectiva amplia y exhaustiva, pero también estuve obligado a ponderar los hechos y datos, aunque seguramente con una cierta dosis de subjetividad, propia de quien es uno de los protagonistas y tan difícil de evitar. Los criterios básicos utilizados en esta periodización han sido elaborados teniendo en cuenta el desempeño y las publicaciones de los protagonistas en el contexto del desarrollo de las políticas institucionales y los momentos políticos y económicos del país, confiriéndole al trabajo un cierto valor explicativo. Se han priorizado en la selección aquellos que, a mi entender, son los momentos y contribuciones más significativos, porque representan hitos de esta historia. Sin embargo, el trabajo no intenta realizar una revisión de los aportes que estas contribuciones han hecho a la comprensión de la historia de la vegetación, el clima y los ecosistemas. Aquellos interesados en futuras lecturas o profundización podrán consultar la totalidad de las publicaciones en las bases de datos del CONICET y/o bibliométricas, en las bibliotecas digitales de tesis y disertaciones de las universidades argentinas y extranjeras y en la *Latin American Pollen Database* (<http://www.latinamericanpollendb.com/>).

Los períodos en los que se ha dividido esta reseña histórica son: (1) los comienzos (1929–1966); (2) la continuación (1977–1989); (3) el desarrollo (1990–2001) y (4) la consolidación (2002 al presente).



Figura 1. 1, Ernst Jakob Lennart von Post (1884–1951). 2, Väino Auer (1895–1981).

LOS COMIENZOS

Entre 1925 y 1928 Carl Caldenius realizó una serie de expediciones a la Patagonia y Tierra del Fuego para estudiar los depósitos relacionados con las glaciaciones cuaternarias y contribuir “*especialmente para un mejor conocimiento de la formación cuaternaria*” de estas regiones (Caldenius, 1932, p. 2). Estos estudios fueron encargados por José M. Sobral, quién se desempeñaba como Director General de la Dirección de Minas, Geología e Hidrología de la Argentina. Caldenius realizó en 1927 “*hacia el fin del verano una pequeña excursión a la Tierra del Fuego, alcanzando el lago Fagnano (Cami), y [se dedicó] principalmente [...] al estudio de las turberas, practicando en ellas las primeras perforaciones para poder reconstruir su desarrollo y sacar conclusiones sobre el cambio del clima posterior a la época glacial*” (Caldenius, 1932, p. 2). De las turberas de *Sphagnum* que ocupaban las depresiones entre los depósitos glacioclimáticos en el extremo este del lago, Caldenius extrajo dos testigos, uno del centro y otro del margen (Caldenius, 1932), en un sitio que se hundió en el lago después del terremoto de 1949 (Markgraf, 1993a). Además muestreó otros dos en las turberas de Baño Nuevo y Cabo Domingo. El análisis polínico de estos testigos fue realizado por Ernst Jakob Lennart von Post (Fig. 1.1), un geólogo sueco del Instituto Geológico de la Universidad de Estocolmo (von Post, 1929, 1946).

En 1916 von Post había presentado el primer diagrama polínico de las turberas del sur de Suecia en la 16° Reunión de Naturalistas Escandinavos en Oslo, Noruega, dando origen al actual análisis polínico (Edwards *et al.*, 2017). Fue el primero en realizar los diagramas polínicos en los que se daba una representación visual de la composición de la flora fósil en diferentes niveles de una turbera e indicar cómo debería ser aplicado el análisis polínico para dar información sobre los problemas relacionados con la geología del Cuaternario y la paleoecología. Este trabajo fue la fuente y el estímulo para el inicio de una gran producción de contribuciones sobre el análisis polínico del Cuaternario en las primeras décadas del siglo XX en Europa y América del Norte. Para demostrar que el análisis polínico que proponía se podía aplicar más allá de Europa, incluyó los registros polínicos del Lago Fagnano (Fig. 2) en *Die Zeichenschrift der Pollenstatistik* (von Post, 1929, p. 561). El análisis polínico de esos dos testigos representa el primer registro de la his-

toria de la vegetación de América del Sur (Markgraf, 2016) y uno de los primeros del Hemisferio Sur, si tenemos en cuenta los análisis dispersos que Otto Gunnar Elias Erdtman había realizado en 1924 y 1925 de turberas del sur de Nueva Zelanda (Erdtman, 1943, p. 206). La reconstrucción, aunque ampliada desde entonces y con mayor detalle, permanece aplicable a la región para el Holoceno (Markgraf, 1993a; Heusser, 2003). Además de reconstruir la historia de la vegetación, von Post (1929) proveyó diagramas auxiliares que mostraban la variación del número de aperturas de las tres especies de *Nothofagus* (Fig. 2) que actualmente crecen en la región, con los que realizó una interpretación más detallada de la sucesión vegetal relacionada con los cambios climáticos. Recientemente Fernández *et al.* (2016) han demostrado que ese rasgo morfológico no permite hacer divisiones de estas especies de *Nothofagus*.

Entre diciembre de 1928 y mayo de 1929 Väinö Auer (Fig. 1.2), un geógrafo y geólogo finlandés, integró la Expedición Geográfica Finlandesa a la Isla Grande de Tierra del Fuego (Argentina y Chile) y a algunos sectores de Patagonia, que le permitió conocer los perfiles de las turberas que Caldenius había muestreado anteriormente. En esos perfiles distinguió una delgada capa de ceniza y se le "*ocurrió la idea de que una capa de esta índole podría, en alto grado, servir como punto de referencia para una cronología*" (Auer, 1949, p. 57). Este fue el punto de partida para establecer una cronología sobre la base de las cenizas volcánicas que encontró durante las cuatro décadas de expediciones a la región que él denominó Fuego-Patagonia (Auer, 1949). Informó unas 50 secciones estratigráficas en la Patagonia (39°–54° S) y 65 en Tierra del Fuego (53°–56° S) y publicó unos 110 diagramas polínicos, principalmente del Holoceno, obtenidos en las 14 expediciones científicas multidisciplinarias finlandesas que lideró, interrumpidas por la Segunda Guerra Mundial, siendo las más importantes la Expedición Finlandesa de 1937–1938 y las expediciones argentino-finlandesas de 1947–1953 y 1957 (Auer, 1956, 1958). Entre 1947 y 1949 fue contratado por el Instituto de Suelos y Agrotecnia de la Dirección General de Investigaciones Agrícolas del Ministerio de Agricultura de la Argentina para estudiar y prevenir la desertización en la Patagonia argentina, mientras continuaba sus estudios sobre historia de la vegetación de la Patagonia y Tierra del Fuego (Auer, 1949).

Los diagramas de polen de las turberas fueron comparados tomando como punto de referencia las capas de ceniza volcánica, ya que supuso que eran de la misma edad, y de esta forma estableció la historia de la flora utilizándolas como niveles guías (Auer, 1958). El análisis polínico de esas secciones le proveyeron de secuencias de cambios paleoambientales y con sus estudios estableció las bases paleoecológicas de Patagonia y Tierra del Fuego (Markgraf, 1993a).

Para mediados de la década de 1960 investigadores del Observatorio Geológico *Lamont* de la Universidad de Columbia (EUA) habían analizado numerosos perfiles polínicos de la plataforma continental argentina que ilustraban las fluctuaciones cíclicas entre períodos glaciales e interglaciales (Groot y Groot, 1964, 1966; Groot *et al.*, 1967). La interpretación de la vegetación y el cambio climático a partir de estos registros polínicos es especulativa, debido al escaso control cronológico. Sin embargo, estos trabajos fueron unos de los primeros en mostrar la importancia del análisis polínico en testigos marinos profundos a nivel mundial. Con excepción del trabajo posterior de Heusser y Wingeroth (1984) estos estudios en la plataforma no se han retomado.

Las investigaciones palinológicas del Cuaternario durante estos 30 años estuvieron directamente relacionadas con expediciones y científicos extranjeros, aunque en algunos casos contratados por el gobierno argentino, que efectuaron observaciones y extrajeron materiales para estudios posteriores en sus propios países. Parte de esos resultados fueron incluidos de manera resumida en los informes técnicos que presentaban a las instituciones que los habían contratado. Algunos de esos resultados recién fueron tenidos en cuenta a mediados de la década de 1980 (Markgraf, 1980a, 1993a).

El interés en la palinología de los científicos argentinos comenzó en la década de 1960, pero estuvo orientado hacia la "paleopalinoología pre-cuaternaria" y los trabajos fueron el producto de investigaciones realizadas por paleobotánicos, en su mayoría geólogos, que hasta ese entonces habían investigado solamente megafósiles y estuvieron en gran parte relacionados con la activa exploración petrolera que diversas empresas realizaban en la Argentina (Archangelsky, 2005). Por otra parte, con posterioridad a la

década de 1960 recién comenzaba a desarrollarse la metodología de las dataciones radiocarbónicas y aparecieron los microscopios ópticos de alta calidad, que han sido muy importantes para el desarrollo futuro de la palinología del Cuaternario. Probablemente estas fueron algunas de las causas que podrían explicar que en la Argentina el interés en la palinología del Cuaternario comenzara a finales de la década de 1970.

LA CONTINUACIÓN

A mediados de la década de 1970 Vera Markgraf (Fig. 3.1) desde la Universidad de Arizona (EUA) y Héctor L. D'Antoni (Fig. 3.2) desde la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) (Argentina) retomaron y continuaron con el análisis polínico del Cuaternario en la Argentina. Markgraf comenzó su "investigación palinológica en Argentina" (Markgraf, 1980b, p.75) en 1975 cuando viajó a Tierra del Fuego para mues-

trar la turbera de La Misión, el lugar donde Auer había realizado uno de sus primeros trabajos (Auer, 1958). Presentó estos resultados en la 4ª Conferencia Palinológica Internacional que se realizó en Lucknow (India) entre diciembre de 1976 y enero de 1977 (Markgraf, 1980a) y en el 3º Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología en México en 1977 (Markgraf, 1980b). Simultáneamente D'Antoni comenzaba a realizar análisis polínico en relación con la Arqueología (e.g., D'Antoni, 1973, 1978, 1979; D'Antoni y Togo, 1974 a,b). En 1976 finalizaba la Tesis Doctoral en la UNLP (D'Antoni, 1976) luego de una estadía de 18 meses (entre 1974 y 1975) con una beca *Guggenheim* en el Laboratorio de Estudios Ambientales de la Universidad de Arizona (EUA) dirigido por Paul S. Martin, donde también trabajaba Markgraf. Una parte de esos resultados fueron presentados en el 3º Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología en México en 1977 (D'Antoni, 1980).

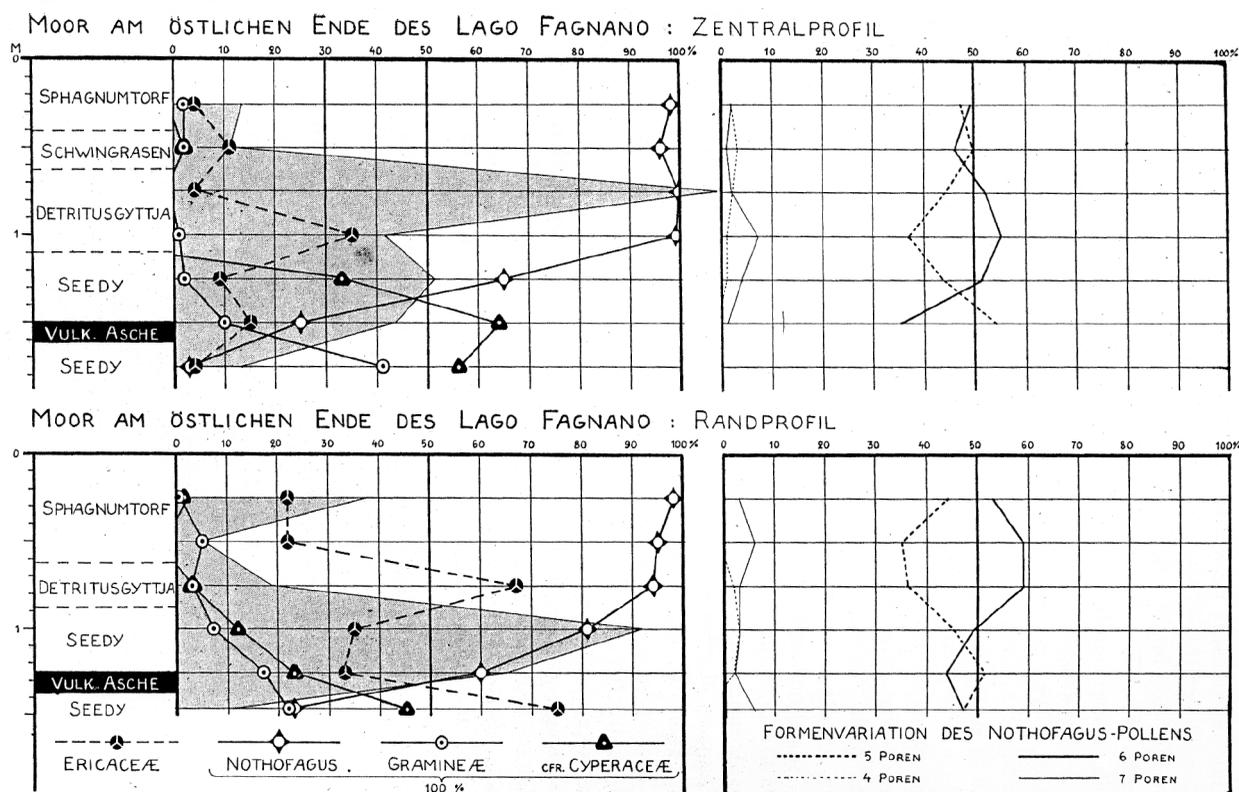


Figura 2. Diagrama polínico de Tierra del Fuego (von Post, 1929). Trama: frecuencia total absoluta del polen de *Nothofagus*, gramíneas y ciperáceas en la proporción 10%= 20 granos de polen por cm² del área del preparado. Títulos de los gráficos (de arriba hacia abajo): Turbera en el extremo oeste del Lago Fagnano: perfil central, turbera en el extremo oeste del Lago Fagnano: perfil del borde, variación de la forma del polen de *Nothofagus* (5 poros, 4 poros, 6 poros, 7 poros). Leyenda de ejes de ordenadas (de arriba hacia abajo): *Sphagnumtorf*= turba de *Sphagnum*, *schwingrasen*= *Carex*, *detritus gyttja*= fango detrítico, *seedy*= limo lacustre, *vulk asche*= capa de ceniza.

Paralelamente John H. Mercer (geólogo) y Thomas A. Ager (palinólogo) ambos de la Universidad del Estado de Ohio (EUA) y Walter Sander (geólogo) del Departamento de Geotécnica, Agua y Energía Eléctrica de la Argentina condujeron un estudio de campo en la Patagonia argentina, desde el Lago Buenos Aires hasta el Lago Argentino (48°–51° S), entre 1975 y 1976, donde muestrearon siete turberas y mallines para realizar el análisis polínico con el objetivo de interpretar la historia de la vegetación durante los últimos 14.000 años de esa región. Sin embargo, solo publicaron un trabajo preliminar de la turbera del glaciar Perito Moreno en el Lago Argentino (Mercer y Ager, 1983).

Markgraf y D'Antoni publicaron en colaboración los primeros trabajos sobre dispersión polínica actual en relación con la vegetación de la Argentina (D'Antoni y Markgraf, 1980; Markgraf *et al.*, 1981) y el *Pollen flora of Argentina* (Markgraf y D'Antoni, 1978). Este atlas con fotomicrografías y consistentes descripciones del polen y esporas ha sido la referencia obligada en los estudios polínicos de la Argentina en los últimos 40 años junto con el *Pollen and spores of Chile* (Heusser, 1971). Una morfología detallada del polen actual, como la publicada en estos atlas, permitió obtener identificaciones fiables para el análisis polínico del Cuaternario. Ambos atlas están precedidos por el trabajo *Pollen and spore types of Fuego-Patagonia* de Auer *et al.* (1955).

A partir de 1982 continuaron sus carreras científicas de manera independiente. D'Antoni se estableció en 1981 en la ciudad de Mar del Plata. Como Profesor Titular en la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMDP) e Investigador de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) creó la Cátedra-Servicio de Palinología, denominada posteriormente Laboratorio de Palinología, que dirigió hasta mediados de 1989 y desde donde impulsó el análisis polínico actual y del Cuaternario en la Argentina. Durante ese tiempo dirigió y ejecutó el Programa Argentino-Alemán de Palinología (PROPAL) entre la UNMDP y la Universidad de Bamberg (Alemania) financiado por el CONICET, la CIC y la Fundación *Volkswagen* (informe de avance de proyectos plurianuales CONICET 1989, Código n° 3/105100/88, documento original). El PROPAL tuvo como objetivos: (1) construir un modelo de la dispersión y depositación polínica actual en relación con la vegetación y con los patrones de circulación atmosférica entre los 35° y 54°S (D'Antoni, 1991) y (2) realizar el análisis continuo, volumétrico e isocinético del polen atmosférico en la ciudad de Mar del Plata. En el marco del primer objetivo dirigió las Tesis doctorales de María V. Mancini (Mancini, 1989), Aldo R. Prieto (Prieto, 1989) y Marta M. Paez (Paez, 1991). En estas se abordó el trabajo desde la perspectiva de los análogos modernos, desarrollando modelos polen-vegetación actual a partir de



Figura 3.1, Vera Markgraf. 2, Héctor Luis D'Antoni.

muestras superficiales a escala regional, como análogos para interpretar los cambios de la vegetación durante el Holoceno registrados en las secuencias polínicas fósiles en la Patagonia extrandina y la región pampeana. La contraparte alemana de este objetivo se cumplió con la realización de la Tesis doctoral de Frank Schäbitz (Schäbitz, 1989) dirigida por Karsten Garleff sobre palinología actual y del Holoceno en el noreste de Neuquén (Argentina). Parte de la misma fue realizada en el Laboratorio de Palinología de la UNMDP bajo la supervisión de D'Antoni (Schäbitz, 1989, prefacio, p. V). En relación con el segundo objetivo, D'Antoni dirigió la Tesis doctoral de María M. Bianchi (Bianchi, 1994). Durante ese período publicó trabajos relacionados con la arqueología (D'Antoni, 1983; Oller *et al.*, 1984-1985) y con la historia de la vegetación durante el Holoceno en el sudeste bonaerense (Nieto y D'Antoni, 1985; D'Antoni *et al.*, 1985). Del último trabajo fueron revisadas más recientemente la cronología, la estratigrafía y algunas determinaciones polínicas (Prieto *et al.*, 2003; Vilanova *et al.*, 2006). El trabajo de palinología de la Gruta del Indio (D'Antoni, 1983), que resume su tesis doctoral, ha sido la referencia para los cambios de la vegetación durante los últimos 30.000 años de la región árida-semiárida de Mendoza. Algunas de las conclusiones sobre estos cambios han sido reinterpretadas a partir de nuevos estudios (Paez *et al.*, 2010). Durante ese tiempo se publicaron además los primeros trabajos de quienes eran sus estudiantes de doctorado (*e.g.*, Nieto y Prieto, 1987; Prieto y Paez, 1989).

Durante el mismo período investigadores de las universidades de Buenos Aires (UBA) y Nacional del Sur (UNS, Bahía Blanca) comenzaban los primeros estudios palinológicos de algunas muestras provenientes de sucesiones cuaternarias expuestas en la Provincia de Buenos Aires (Romero y Fernández, 1981; Quattrocchio *et al.*, 1983; Fernández y Pozner, 1989) y de un testigo corto de la Laguna Chascomús (Fernández y Romero, 1984; Fernández, 1989). Estos estudios no tenían controles cronológicos y como señalan los autores tuvieron dificultades para realizar inferencias paleoambientales debido a que los conjuntos polínicos mostraban alteraciones por procesos tafonómicos.

Para finales de la década de 1980 Markgraf había establecido las bases, a partir del análisis polínico, de la historia de la vegetación y del clima durante el Cuaternario para el

sur de la Argentina en la región andina al este de los Andes (*e.g.*, Markgraf, 1983, 1987, 1989; Markgraf *et al.*, 1986) y Calvin J. Heusser principalmente para la Isla Grande de Tierra del Fuego y Chile (ver detalles en Heusser, 2003). Markgraf consolidó su posición académica como Investigadora Asociada en el *Institute of Arctic and Alpine Research* (INSTAAR), Universidad de Colorado, Boulder (EUA) a partir de 1982. Actualmente es investigadora emérita del INSTAAR y continúa activamente trabajando en el análisis polínico y otros indicadores paleoclimáticos de alta resolución de sedimentos de lagos y turberas del Cuaternario del sur de América del Sur en colaboración con colegas de la Argentina y otros países (<https://instaar.colorado.edu/people/vera-markgraf/>).

D'Antoni emigró en 1989 a los EUA, para desarrollar otros proyectos sin relación con la palinología del Cuaternario. Mantuvo contactos con algunos docentes-investigadores de la UNMDP durante la década de 2000 y dirigió y co-dirigió las tesis doctorales de L. Susana Burry (Burry, 2002) y Matilde E. Trivi (Trivi, 2002), respectivamente (Tab. 1).

Es posible señalar que la investigación en palinología del Cuaternario de la Argentina durante este período estuvo influenciada por la creación del Laboratorio de Palinología en la UNMP y la dirección de las primeras tesis doctorales en el tema por parte de D'Antoni y Edgardo J. Romero (Tab. 1) y los trabajos de Markgraf. La metodología utilizada para los análisis numéricos de la información polínica siguió la tendencia que se desarrollaba durante ese tiempo en el hemisferio norte (Birks y Gordon, 1985).

Este inicio coincide, desde el punto de vista político, con el final de la dictadura militar en 1982 y el retorno del régimen democrático y está marcado por los valores científicos de apertura, pluralismo y autonomía académica (Albornoz y Gordon, 2011). El otorgamiento de subsidios a proyectos de investigación del CONICET dinamizó las investigaciones de los grupos recientemente formados, aunque el período se desarrolló bajo fuertes limitaciones financieras y en ese contexto los recursos para ciencia y tecnología permanecieron congelados (Bekerman, 2016). La reducción presupuestaria al final de 1989, producto de la conmoción económica que se tradujo en un período de hiperinflación, afectó las investigaciones en palinología del Cuaternario.

TABLA 1 – Lista de los investigadores que han realizado y realizan Tesis de Doctorado en Palinología del Cuaternario en o con material de la Argentina

Año	Apellido y nombres	Lugar de trabajo actual	Directores de Tesis Doctorales
1976	D'Antoni, Héctor Luis	retirado	Dawson de Teruggi, Genoveva
1989	Mancini, María Virginia	IIMYC	D'Antoni, Héctor L.
1989	Prieto, Aldo Raúl	IIMYC	D'Antoni, Héctor L.
1989	Fernández, Celina A.	retirado	Romero, Edgardo J.
1989	Schäbitz, Frank ^a	Universidad de Colonia, Alemania	Garleff, Karsten
1990	Wingenroth, Mónica	retirada	Heusser, Calvin J.
1991	Paez, Marta Mercedes	IIMYC	D'Antoni, Héctor L.
1992	Borromei, Ana María	INGEOSUR	Rabassa, Jorge O./Quattrocchio, Mirta E.
1993	Grill, Silvia	INGEOSUR	Quattrocchio, Mirta E.
1998	Lupo, Liliana Concepción	INECOA	Garleff, Karsten / Schäbitz, Frank
1998	Anderson, Lysanna ^a	USGS	Markgraf, Vera
1999	Schäbitz, Frank ^{a,b}	Universidad de Colonia, Alemania	Garleff, Karsten
2000	Stutz, Silvina María	IIMYC	Prieto, Aldo R. / Isla, Federico I.
2002	Burry, L. Susana	UNMDP	D'Antoni, Héctor L. / Frangi, Jorge
2002	Trivi, Matilde Elena	retirado	Romero, Edgardo J. / D'Antoni, Héctor L.
2003	Garralla, Silvina Susana	CECOAL	Herbtz, Rafael/Quattrocchio, Mirta E.
2004	Borel, C. Marcela	INGEOSUR	Guerstein, G. Raquel / Prieto, Aldo R.
2005	Vilanova, Isabel	MACN	Prieto, Aldo R.
2005	Fontana, Sonia ^a	Universidad de Göttingen, Alemania	Bennett, Keith D.
2006	Tonello, Marcela S.	IIMYC	Prieto, Aldo R.
2008	Fernández Pacella, Lionel Edgar	CECOAL	Anzótegui, Luisa M.
2009	Rojo, Leandro David	MHNSR	Paez, Marta M. / Zárate, Marcelo A.
2009	Quintana, Flavia	CENAC-PNNH-APN	Paez, Marta M.
2009	Ponce, Juan Federico	CADIC	Borromei, Ana María / Rabassa, Jorge O.
2010	de Porras, María Eugenia	IANIGLA	Mancini, María V. / Prieto, Aldo R.
2010	Candel, María Soledad	INGEOSUR	Borromei, Ana María / Martínez, Marcelo A.
2011	Navarro, Diego	no se dedica a la palinología	Paez, Marta M. / Zárate, Marcelo A.
2012	Marcos, María Alejandra	IIMYC	Mancini, María V. / Favier Dubois, Cristian M.
2012	Bamonte, Florencia Paula	IIMYC	Mancini, María V.
2012	Fernández, Ana Laura	INGEOSUR	Grill, Silvia / Quattrocchio, Mirta E.
2013	Musotto, Lorena Laura	INGEOSUR	Borromei, Ana María / Bianchinotti, María V.
2013	Iglesias, Virginia ^a	Montana State University, EUA	Whitlock, Cathy
2014	Sottile, Gonzalo David	IIMYC	Mancini, María V. / Bianchi, María M.
2015	Mourelle, Dominique ^c	CURE, Uruguay	Prieto, Aldo R. / García-Rodríguez, Felipe
2015	Oxman, Brenda Irene	INECOA	Yacobaccio, Hugo / Lupo, Liliana C.
2016	Velázquez, Nadia	UNMDP	Burry, L. Susana
2016	Echeverría, Marcos E.	IIMYC	Mancini, María V. / Fontana, Sonia C.
2016	Guerci, Alejandra	UNCuyo	Polimeni, Marcela / Paez, Marta M.
2017	Torres, Gonzalo Román	INECOA	Lupo, Liliana C. / Pérez, Claudio F.
presentada	Franco Arias, Diana Aillen	INGEOSUR	Borel, C. Marcela / Gómez, Eduardo A.
en ejecución	Sánchez Vuichard, Guillermina	IIMYC	Stutz, Silvina / Tonello, Marcela S.
en ejecución	Frazer, Horacio	IIMYC	Prieto, Aldo R. / Borel, G. Marcela
en ejecución	Luengo, Mariel Samanta	MACN	Vilanova, Isabel / Fucks, Enrique
en ejecución	Giaché, Yamila Soledad	INALP	Bianchi, María M.
en ejecución	Pereira, Elizabeth de los Angeles	INECOA	Lupo, Liliana C. / Kulemeyer, Julio
en ejecución	Fierro, Pamela Tatiana	INECOA	Kulemeyer, Julio / Lupo, Liliana C.
en ejecución	Moreno Calderón, Jessica Lizeth	MHNSR	Fontana, Sonia / Rojo, Leandro D.

^acon material de Argentina; ^bTesis de Disertación; ^ccon material de Uruguay.

IIMyC: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-CCT-Mar del Plata; INGEOSUR: Instituto Geológico del Sur-CCT-Bahía Blanca; INECONA: Instituto de Ecorregiones Andinas-CCT-Salta; USGS: United State Geological Service; UNMDP: Universidad Nacional de Mar del Plata; CECOAL: Centro de Ecología Aplicada del Litoral-CCT-Nordeste; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"; MHNSR: Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza; CENAC-PNNH-APN: Programa del Departamento de Conservación y Educación Ambiental del Parque Nacional Nahuel Huapi de la Administración de Parque Nacionales; CADIC: Centro Austral de Investigaciones Científicas, Ushuaia; IANIGLA: Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales-CCT-Mendoza; CURE: Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Uruguay; UNCuyo: Universidad Nacional de Cuyo. INALP: Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano-Dirección Nacional de Cultura y Museos-Secretaría de Cultura de la Nación.

EL DESARROLLO

La década de 1990 fue el tiempo de desarrollo de las investigaciones en palinología del Cuaternario por parte de un grupo de jóvenes en diferentes instituciones académicas de la Argentina. Este período está enmarcado por dos de las crisis económicas y políticas más importantes de la Argentina desde 1983 (Albornoz y Gordon, 2011). A pesar de la situación política-económica que afectaba tanto a las universidades como a las instituciones que otorgaban subsidios a la investigación durante los primeros años de la década, estos jóvenes asumieron la responsabilidad de desarrollar esta disciplina y temática. Fueron apoyados en la iniciativa y/o dirigidos por palinólogos del "pre-cuaternario" como Romero, Mirta E. Quattrocchio y Rafael Herbst (Tab. 1). Unos pocos estaban doctorados cuando se inició la década de 1990 y otros alcanzaron ese grado académico en los primeros años (Tab. 1).

Durante este período Mancini, Paez y Prieto crearon en 1992 el Grupo de Investigación "Paleoecología y Palinología" (GIPP) en la UNMDP y condujeron los proyectos de palinología actual y del Cuaternario en las regiones áridas y semiáridas de Patagonia (*e.g.*, Mancini, 1998, 1999; Paez *et al.*, 1999) y Andes Centrales (García *et al.*, 1999), y en la región pampeana (*e.g.*, Paez y Prieto, 1993; Prieto, 1996, 2000). Con sus trabajos y la formación de recursos humanos promovieron el desarrollo y la consolidación de esta disciplina en la Argentina (Prieto, 2014).

En la UNS, a inicios de 1990 Quattrocchio había retomado como una de sus líneas de investigación, a la palinología del Cuaternario del sudoeste pampeano con la dirección de las tesis doctorales de Ana M. Borrromei (Borrromei, 1992) y Silvia Grill (Grill, 1993) y la publicación de algunos trabajos relacionados con estas tesis (*e.g.*, Quattrocchio *et al.*, 1995). Por su parte Borrromei comenzaba hacia mediados de la década de 1990, a desarrollar el análisis palinológico del Cuaternario en turberas de Tierra del Fuego en colaboración con investigadores del CADIC (Borrromei, 1995; Quattrocchio y Borrromei, 1998; Rabassa *et al.*, 2000) continuando la línea de investigación que había iniciado Heusser a fines de la década de 1980 (*e.g.*, Heusser, 1989a,b, 1993a,b, 1998) y que es la que continúa en la actualidad junto con sus discípulos.

Simultáneamente Mónica Wingenroth, quien dirigía el Laboratorio de Palinología actual y Cuaternaria del IANIGLA

(Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales), se doctoraba en 1990 dirigida por Heusser (Wingenroth, 1990). Posteriormente publicó este trabajo en donde interpretaba los cambios de la vegetación y el clima durante los últimos 6.400 ¹⁴C años AP en la Quebrada Benjamín Matienzo en Mendoza (Wingenroth, 2012).

En 1990 Liliana C. Lupo inició su trabajo en palinología del Cuaternario en la Universidad Nacional de Jujuy (UNJu). Finalizada la Tesis Doctoral en la Universidad de Bamberg (Lupo, 1998), regresó al país para establecerse definitivamente donde retomó la línea de investigación en arqueopalínología en el norte de la Argentina (Kulemeyer y Lupo, 1998; Kulemeyer *et al.*, 1999). La reinserción estuvo financiada con un proyecto binacional entre la Universidad de Bamberg y la UNJu, ante la Fundación *Volkswagen*.

Bianchi, quién formaba parte del Laboratorio de Palinología de la UNMDP, inició en el PROGEB (Programa en Gea Bariloche, CONICET) en 1992 la línea de palinología del Cuaternario junto con el análisis de partículas de carbón vegetal sedimentario (*charcoal*) en el noroeste de la Patagonia, en colaboración con varios investigadores argentinos y del exterior (Ariztegui *et al.*, 1997; Bianchi, 1999; Bianchi *et al.*, 1999) hasta 1999. Continuó su trabajo hasta 2011 en otras instituciones dependientes de la Universidad Nacional del Comahue y el CONICET y actualmente en el INALP (Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano).

Unos años después Silvina S. Garralla se establecía en Corrientes en 1996, luego de realizar una Maestría en Ciencias en Canadá (Garralla, 1991) para comenzar la línea de investigación en palinología del Cuaternario en el PRINGEPA (Programa de Investigaciones Geológicas y Paleontológicas) hasta 1999 cuando el programa finalizó y pasó a integrar el CECOAL (Tab. 1). Realizó la tesis doctoral en palinología del Holoceno en los Valles Calchaquíes (Garralla, 2003) pero posteriormente orientó su investigación principalmente hacia la taxonomía polínica y el análisis palinológico del "pre-cuaternario".

Por otra parte, Markgraf y Schäbitz continuaron con el análisis polínico del Cuaternario, en particular a partir de secuencias de turberas y mallines provenientes de la Patagonia argentina (*e.g.*, Markgraf, 1993 a,b; Schäbitz, 1991, 1999; Schäbitz y Liebricht, 1998) y Heusser en la Isla Grande de Tierra del Fuego (ver detalles en Heusser, 2003). Durante

este período comenzó la interacción de los dos primeros investigadores con colegas argentinos (e.g., Markgraf y Bianchi, 1999; Paez *et al.*, 2001; Schäbitz *et al.*, 2001) y la participación de palinólogos argentinos en diferentes proyectos que se concretarán durante el período siguiente como SALSA (*South Argentinian Lake Sediments Archives and modelling*) (e.g., Schäbitz *et al.*, 2003; Fey *et al.*, 2009) y PASADO (*Potrok Aike Maar Lake Sediment Archives and Drilling Project*) (e.g., Quintana, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013).

En 1994 Markgraf inició el primer inventario de datos polínicos de Latinoamérica (*Latin American Pollen Database, LAPDB*) (Markgraf *et al.*, 1996). La propuesta de participar en esta base de datos abierta no recibió el apoyo esperado por parte de la comunidad de palinólogos argentinos que publicaban trabajos relacionados con palinología actual y del Cuaternario. Recién durante el próximo período se iniciarán una serie de trabajos claves, donde participaron investigadores del GIPP. Estos consistieron en una síntesis de la distribución y ecología de los taxones de la LAPDB (Marchant *et al.*, 2002) y de reconstrucciones de los biomas de América Latina utilizando los datos polínicos del Cuaternario de la LAPD (Marchant *et al.*, 2009). Una actualización de la LAPDB ha sido publicada recientemente (Flantua *et al.*, 2015) con acceso abierto y un mapa interactivo (<http://www.latinamericapollendb.com>) en la que se han incluido la mayoría de los trabajos de palinología actual y del Cuaternario tardío publicados por los investigadores argentinos, entre otros.

Este período se caracterizó por el inicio en algunos casos y el desarrollo en otros, de las investigaciones en palinología del Cuaternario en diferentes centros científicos de la Argentina. La continuidad en el sistema científico de algunos graduados y becarios estuvo apoyada por Quattrocchio, Romero y Herbst, quienes avalaron sus presentaciones a becas o a la carrera del investigador científico del CONICET. Estos investigadores confiaron en la capacidad y reconocieron el esfuerzo que estaban realizando los jóvenes recientemente doctorados acompañándolos en aquellos momentos difíciles relacionados con diferentes situaciones políticas, económicas e incluso personales. De manera directa o indirecta contribuyeron en muchos casos con la continuidad y/o el crecimiento de los grupos de investigación en palinología del Cuaternario recientemente formados.

Estas investigaciones ya no tuvieron solo a la Patagonia, Tierra del Fuego y la Pampa como principales áreas de estudio, sino que se extendieron a otras regiones del país. En algunos casos los investigadores que habían iniciado esta línea de investigación derivaron sus trabajos hacia otras ramas de la palinología. La formación de recursos humanos (Tab. 1) generó el núcleo básico de algunos grupos de investigación en palinología del Cuaternario, que se convertirán en referentes en la década siguiente. Muchos de los proyectos relacionados con esta disciplina comenzaron a gestarse durante esta etapa y algunos se consolidarán posteriormente. Comenzó durante este período la cooperación entre investigadores argentinos y extranjeros que favoreció la integración de resultados y la publicación de trabajos de síntesis en el siguiente período.

La situación política y económica durante este período tuvo consecuencias diferentes en el desarrollo de esta disciplina. En lo económico estuvo determinada por la "convertibilidad" (Ley de Convertibilidad del Austral, que fijó el valor de la moneda argentina a 1 peso por dólar estadounidense). En cambio, en ciencia y tecnología la política llevada a cabo se puede dividir en dos etapas (Albornoz y Gordon, 2011). En la primera (1989–1996) hubo un fortalecimiento de los programas, centros e institutos propios del CONICET, lo que marcó un claro cambio de dirección en lo que había sido una política de apertura hacia las universidades en el período anterior (Bekerman, 2016). Esta etapa ocurrió en un contexto de restricciones presupuestarias, que afectaron el desarrollo de la investigación para aquellos que no tenían relación con el CONICET. Como contraparte, en algunas universidades se comenzó a financiar la investigación en relación con el Programa de Incentivos Docentes, que ayudó a atenuar el impacto de esas reducciones presupuestarias. Durante la segunda etapa (1996–1999) y como consecuencia de la creación en 1997 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), se financiaron varios proyectos de investigación a través del Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT). Esto facilitó el desarrollo de la investigación en palinología del Cuaternario en diferentes instituciones de la Argentina. Se reflejó en la posibilidad de adquirir equipamientos para modernizar los laboratorios, contratar servicios técnicos en el exterior como las dataciones radiocarbónicas AMS, indis-

pensables en este tipo de investigaciones y realizar estas en el exterior de algunos de los investigadores.

LA CONSOLIDACIÓN

Este período se inicia con el llamado “momento de desconcerto político y crisis” entre 1999 y 2002, que trajo aparejado una fuerte restricción en la inversión en Investigación y Desarrollo (I+D), la que cayó a los niveles más bajo de la época reciente (Albornoz y Gordon, 2011). Los presupuestos universitarios y de los institutos públicos de investigación se vieron afectados por estos recortes. Superada esta etapa inicial durante la primera década del siglo XXI se realizaron 14 tesis doctorales en palinología del Cuaternario, tendencia que se ha incrementado notablemente en los últimos años (Tab. 1). En la mayoría de los casos estos investigadores dirigen actualmente varios de los proyectos sobre palinología del Cuaternario en diferentes instituciones de la Argentina, en general relacionadas con institutos de doble dependencia CONICET-universidades. El incremento se relacionó en parte con una progresiva recuperación presupuestaria para el sector de ciencia y tecnología a partir de 2003 y el interés que la disciplina ha provocado en un grupo de jóvenes graduados. En el primer caso se manifestó, entre otras cosas, con la ampliación del número de becas (doctorales y postdoctorales) del CONICET y la ANPCyT, la reapertura del ingreso a la carrera del investigador científico del CONICET que estaba congelado desde mediados de la década de 1990 (Bekerman, 2016) y el mayor financiamiento de los proyectos de investigación en palinología del Cuaternario principalmente por la ANPCyT y parcialmente por el CONICET. Por otra parte, las universidades nacionales, así como otras instituciones provinciales que también promueven y financian la investigación científica, solo han representado una parte muy pequeña de los presupuestos para el desarrollo de la investigación en palinología del Cuaternario.

Durante este período se consolidaron como grupos de investigación el GIPP en la UNMDP y el Laboratorio de Palinología del INECHO (Instituto de Ecorregiones Andinas) en la UNJu. Además, otros investigadores continuaron trabajando activamente y formando recursos humanos en palinología del Cuaternario, integrados principalmente a institutos de doble dependencia CONICET-universidades (Tab. 1). Ha habido una diversificación de temas, áreas de

trabajo y publicaciones científicas (ver trabajos en este volumen). La incorporación de jóvenes investigadores ha permitido mejorar la proporción de recursos humanos entre las distintas categorías etarias y promete una renovación y diversificación de líneas de investigación dentro de esta disciplina. El GIPP ha sido el centro de investigación donde el desarrollo de la palinología del Cuaternario se ha concretado con la formación de recursos humanos, representados por la finalización de numerosas Tesis Doctorales (Tab. 1) y sostenido por la continua publicación de resultados significativos. Algunos de los estudiantes de postgrado que realizaron sus tesis doctorales en el GIPP (Isabel Vilanova, María E. de Porras, Flavia Quintana, Leandro Rojo, Dominique Mourelle) se establecieron en otros centros de investigación de la Argentina o en instituciones del extranjero, desde donde transmiten su conocimiento y experiencia en sus laboratorios y grupos de trabajos y desarrollan sus propios proyectos.

Otra de las características de este período es la producción de trabajos en colaboración con investigadores de otras áreas de la paleoecología del Cuaternario. Estas ofrecen datos “proxies”, que son independientes de los datos polínicos, lo que permite probar hipótesis sobre los forzantes que pueden haber influido en los cambios de la vegetación interpretados a partir de los registros polínicos estratificados. En este contexto varios investigadores han desarrollado nuevos proyectos donde el análisis palinológico constituye una parte importante de los estudios paleolimnológicos para los últimos milenios (Stutz *et al.*, 2010, 2012). Se ha iniciado el análisis conjunto de polen y microfósiles vegetales y animales para entender cuáles son las áreas de producción y depositación del polen y los macrorrestos provenientes de las comunidades vegetales locales representadas por los bosques de *Nothofagus* del sur de Patagonia (Echevarría y Mancini, 2018) y el funcionamiento de los lagos someros de la región pampeana (Stutz *et al.*, 2014). Los análisis conjuntos de polen-isótopos (Prieto *et al.*, 2014; Mancini *et al.*, 2018) y polen-carbón vegetal sedimentario (*e.g.*, Sottile *et al.*, 2015, 2018) son líneas que han comenzado a desarrollarse en los últimos años. La aplicación de modelos cuantitativos (Bunting y Middleton, 2009), para reconstruir la cobertura de las comunidades de la línea de árboles para diferentes ventanas temporales del Holoceno tardío, es un tema de estudio reciente en el ecotono bos-

que-estepa de Santa Cruz (Sottile *et al.*, 2016) y se presenta como uno de los potenciales desafíos futuros. En esta línea de investigación, los modelos aeropalínológicos sobre trayectorias de determinados tipos polínicos y su relación con las condiciones meteorológicas (Gassann y Pérez, 2006; Pérez *et al.*, 2009) han comenzado a tener implicancias en la interpretación de los registros polínicos del Holoceno (*e.g.*, Torres *et al.*, 2016) y abren un nuevo campo en la interpretación de los registros polínicos del Cuaternario.

La disponibilidad de bases de datos polínicos actuales y fósiles ha permitido realizar reconstrucciones cuantitativas de variables climáticas para la región patagónica (Markgraf *et al.*, 2002; Schäbitz, 2003; Tonello *et al.*, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013) y pampeana (Tonello y Prieto, 2010) y síntesis de la historia de la vegetación durante el Cuaternario para varias regiones de la Argentina (*e.g.*, Mancini *et al.*, 2005, 2008; Borromei y Quattrocchio, 2008; Prieto *et al.*, 2009; Paez *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2014).

Los estudios de dinoflagelados se han iniciado en la última década a partir de secuencias del Holoceno (*e.g.*, Borel *et al.*, 2006 a,b; Borel y Gómez, 2006; Musotto *et al.*, 2018) y de testigos de la plataforma argentina (*e.g.*, Gómez *et al.*, 2005; Vilanova *et al.*, 2008).

POSIBLES DESARROLLOS FUTUROS

Los principales desarrollos metodológicos y conceptuales que han ocurrido en la palinología del Cuaternario en los últimos 30 años en el mundo (Birks, 2016) han influido y se han aplicado en los estudios palinológicos en la Argentina. Sin embargo, aún muchos de ellos están en las etapas iniciales o serán los desafíos futuros.

Una de las características de esta disciplina ha sido la tendencia de que muchos de sus investigadores han sido entrenados como biólogos, botánicos o ecólogos a diferencia de lo que ocurría en la "paleopalínología pre-cuaterna-ria". Todos ellos han contribuido a la transformación del análisis palinológico desde una herramienta primariamente bioestratigráfica a una técnica paleoecológica que está contribuyendo con la comunidad ecológica, arqueológica y limnológica.

Sin dudas un importante potencial de desarrollo será la contribución que hará la palinología del Cuaternario, como paleoecología, a la ecología actual, cuyo impacto es actual-

mente muy limitado. Será un desafío para las nuevas generaciones pasar de las interpretaciones cualitativas o semi-cuantitativas de la vegetación y el clima, vagamente definidas como "reconstrucciones ambientales", hacia la investigación de problemas ecológicos más precisos y alineados con las teorías ecológicas actuales y la problemática del cambio climático. Este enfoque podrá ser aplicado para incorporar una perspectiva temporal a las cuestiones de la restauración de los ecosistemas, la conservación de la naturaleza y el manejo forestal (*e.g.*, Seppä y Bennett, 2003; Birks *et al.*, 2016). Las investigaciones palinológicas usan datos cuantitativos, pero las conclusiones son a menudo cualitativas, por lo tanto los trabajos más cuantitativos deberían ser uno de los principales abordajes a desarrollar en el futuro.

Los estudios integrados y cuidadosamente diseñados de polen (porcentajes relativos y tasas de acumulación de polen) y microfósiles de plantas en los mismos sitios junto con experimentos de simulación construidos críticamente sobre el área fuente del polen y macrorestos, con diferentes patrones de vegetación y de distribución de plantas ayudarán a establecer un puente entre el análisis polínico y la ecología de las plantas (Birks *et al.*, 2016).

La construcción de modelos que simulen la heterogeneidad de la vegetación a partir de conjuntos polínicos fósiles particulares tendrá un considerable potencial de investigación al proporcionar información sobre el rango posible de los taxones y las densidades poblacionales en el área fuente de polen relevante a diferentes escalas (Bunting y Middleton, 2009).

El análisis palinológico (polen y palinomorfos no polínicos) probablemente será cada vez más importante en los estudios paleolimnológicos, especialmente en las escalas de tiempo de unos pocos miles de años, para comprender los cambios bióticos y sedimentarios de los lagos.

Concluyendo con la lista de deseos de desarrollos futuros, es esperable que en un tiempo cercano el gran número de datos polínicos detallados y de alta calidad que se han acumulado en los últimos 20 años a partir de las investigaciones realizadas por todos los palinólogos del Cuaternario que trabajan en la Argentina, puedan ser compilados y sintetizados en bases de datos disponibles para la comunidad científica.

CONCLUSIONES

El análisis histórico de la investigación en palinología del Cuaternario en la Argentina ha permitido establecer cuatro períodos, de los cuales el que se extiende entre 1929 y 1967 puede separarse claramente de los siguientes, porque está relacionado principalmente con expediciones e investigaciones a cargo de geólogos extranjeros y no dependió estrictamente del financiamiento de instituciones argentinas, e impactó en la disciplina en décadas posteriores. Es posible señalar que el inicio de esta disciplina en la Argentina estuvo directamente relacionado con la creación del Laboratorio de Palinología de la UNMDP en los primeros años de la década de 1980, que actuó como ámbito formador de recursos humanos y generador de líneas de trabajo que se extendieron al resto del país y coincidió con el reinicio de la democracia. El desarrollo de la disciplina tuvo características diferenciales pero en muchos casos relacionadas con los vaivenes gubernamentales y las políticas de ciencia y técnica, principalmente del CONICET y las universidades, las dos instituciones que concentran la investigación en la Argentina.

Por otra parte, nuestra comprensión de la historia de la vegetación y la biogeografía de las principales comunidades vegetales de la Argentina es todavía incompleta y ambigua. Sin dudas, los palinólogos seguirán buscando sucesiones sedimentarias que les permitirán obtener análisis polínicos de alta resolución para estudiar las dinámicas de eventos particulares en el pasado y obtener historias más ajustadas de la vegetación que son cada vez más esenciales en la comprensión de muchos patrones y procesos ecológicos y biogeográficos.

La palinología del Cuaternario en la Argentina ha sido siempre un tema desarrollado por pequeños grupos de investigadores en alguna universidad o instituto del CONICET y por investigadores extranjeros, relacionados a través de proyectos de investigación con los locales. Uno puede preguntarse cuál será el futuro de las investigaciones en esta disciplina en la Argentina con la reciente fusión de los grupos/investigadores individuales dentro de grandes institutos, en aquellos casos en que no se contemplase esta especialidad dentro de los mismos o con aquellos que investigan en las universidades sin vinculación con estos institutos. No se debería eludir que las políticas científicas

durante la última década han profundizado la distancia entre la universidad y el CONICET (Bekerman, 2016).

Confiemos que los administradores de la ciencia, los directores y consejos directivos de los institutos y las instituciones que subvencionan las investigaciones en la Argentina estén de acuerdo en sus futuras prioridades con la visión de Deevey (1969, p. 65) de que *"von Post's simple idea, that a series of changes in pollen proportions in accumulating peat was a four-dimensional look at vegetation, must rank with the double helix as one of the most productive suggestions of modern times"* (la simple idea de von Post de que una serie de cambios en las proporciones de polen en una turbera era una mirada de la vegetación en cuatro dimensiones, debe clasificarse junto con la doble hélice como una de las sugerencias más productivas de los tiempos modernos).

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento a todos los colegas argentinos y extranjeros que contribuyeron con datos y bibliografía para reseñar la historia de esta disciplina. A todos aquellos palinólogos del "pre-cuaternario" que me apoyaron en algunas de las iniciativas o me brindaron su ayuda y consejos en diferentes momentos de mi carrera científica. A H.L. D'Antoni y V. Markgraf por facilitarme sus fotografías para incluir en este trabajo a pesar de la reticencia del primero a ser fotografiado. Este trabajo se financió parcialmente con subsidios de la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA807/16) y el FONCYT (PICT 950/14). A M.V. Mancini y S. Stutz por la lectura del manuscrito y sus oportunos comentarios sobre la palinología del Cuaternario en las últimas décadas y recordarme aquellos momentos que el tiempo había condenado al olvido. A M. E. Sabatini por ayudarme a reflexionar sobre la historia, los procesos y los contextos que deberían considerarse en un trabajo de esta naturaleza. Sin dudas sus sugerencias y buen juicio mejoraron notablemente la primera versión de este manuscrito. A los revisores por sus sugerencias en la edición del texto.

REFERENCIAS

- Albornoz, M. y Gordon, A. 2011. La política de ciencia y tecnología en Argentina desde la recuperación de la democracia (1983–2009). En: M. Albornoz y J. Sebastián (Eds.), *La política de ciencia y tecnología en Argentina desde la recuperación de la democracia (1983–2009)*. Trayectorias de las políticas científicas y universitarias de Argentina y España, CSIC, Madrid, p. 1–46.
- Ariztegui, D., Bianchi, M.M., Masaferró, J., Lafargue, E. y Niessen, F. 1997. Interhemispheric synchrony of Late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 12: 333–338.
- Archangelsky, S. 2005. La Paleobotánica en Argentina y su desarrollo durante los últimos 50 años. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 10: 37–49.
- Auer, V. 1949. Las capas volcánicas como base de la cronología postglacial de FuegoPATAGONIA. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 3: 1–208.
- Auer, V. 1956. The Pleistocene of FuegoPATAGONIA, part I: The ice and

- interglacial ages. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, AIII, 45: 1–226.
- Auer, V. 1958. The Pleistocene of Fuegiopatagonia, part II: The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, AIII, 50: 1–239.
- Auer, V., Salmi, M. y Salminen, K. 1955. Pollen and spore types of FuegoPatagonia. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, AIII, Geologica-Geographica 43: 1–14.
- Bekerman, F. 2016. El desarrollo de la investigación científica en Argentina desde 1950: entre las universidades nacionales y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. *Revista Iberoamericana de Educación Superior* 18: 3–23.
- Bianchi, M.M. 1994. *El muestreo aerobiológico en Mar del Plata. Aportes de una nueva metodología al análisis de polen, su aplicación en el diagnóstico de la polinosis*. Academia de Ciencias Exactas y Naturales Monografía N° 10, Buenos Aires, 60 p.
- Bianchi, M.M. 1999. Registros polínicos de la transición Glacial-Post-glacial en el Parque Nacional Nahuel Huapi, noroeste de Patagonia, Argentina. *Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina* 6: 43–48.
- Bianchi, M.M., Massafiero, J., Roman Ross, G., Amos, A.J. y Lami, A. 1999. Late Pleistocene and early Holocene ecological response of Lake El Trebol (Patagonia, Argentina) to environmental changes. *Journal of Paleolimnology* 22: 137–148.
- Birks, J.J.B. 2016. Lennart von Post and Quaternary palynology since the 1960s. Powerpoint presentation lecture at the symposium for the centenary of pollen analysis at the Royal Swedish Academy of Sciences. <http://www.uib.no/en/rg/EECRG/103290/100-years-pollen-analysis-celebrated>.
- Birks, J.J.B. y Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Academic Press, Londres, 317 p.
- Birks, H.J., Birks, H.H. y Ammann, B. 2016. The fourth dimension of vegetation. *Science* 354: 412–413. doi: 10.1126/science.aai8737.
- Borel, C.M. y Gómez, E.A. 2006. Palinología del Holoceno del Canal del Medio, estuario de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 43: 399–412.
- Borel, C.M., Cervellini, P. y Guerstein, G.R. 2006a. Quistes de dinoflagelados de sedimentos holocenos y dinoflagelados modernos del estuario de Bahía Blanca, Argentina. *Geoacta* 31: 23–31.
- Borel, C.M., Boltovskoy, A., Guerstein, G.R. y Stutz, M.S. 2006b. Quistes de dinoflagelados no marinos del Holoceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina: relación con especies actuales de *Peridinium*. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 119–125.
- Borromei, A.M. 1992. [*Geología y palinología de los depósitos cuaternarios en el valle del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina*]. Tesis Doctoral, Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 200 p. Inédita.]
- Borromei, A.M. 1995. Análisis polínico de una turbera holocénica en el Valle de Andorra, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 311–319.
- Borromei, A.M. y Quattrocchio, M.E. 2008. Late and Postglacial Palaeoenvironments of Tierra del Fuego: terrestrial and marine palynological evidence. En: J. Rabassa (Ed.), *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier, Amsterdam, p. 369–381.
- Bunting, M.J. y Middleton, R. 2009. Equifinality and uncertainty in the interpretation of pollen data: the Multiple Scenario Approach to reconstruction of past vegetation mosaics. *The Holocene* 19: 799–803.
- Burry, L.S. 2002. [*Dispersión del polen actual en el sur de Chubut*]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 155 p. Inédita.]
- Caldenius, C. 1932. Las glaciaciones cuaternarias en la Patagonia y Tierra del Fuego. *Geografiska Annaler*, 14: 1–164. doi.org/10.2307/519583.
- D'Antoni, H.L. 1973. Extracción de muestras de sedimentos para análisis de polen (nota técnica). *Actualidad Antropológica* 12: 9–11.
- D'Antoni, H.L. 1976. [*Paleoecología de la Gruta del Indio (San Rafael, Mendoza) y sus correlaciones*]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 111 p. Inédita.]
- D'Antoni, H.L. 1978. Palinología del perfil del alero del Cañadón de las Manos Pintadas (Las Pulgas, Provincia del Chubut). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 12: 249–262.
- D'Antoni, H.L. 1979. *Arqueoecología. El hombre en los ecosistemas del pasado a través de la Palinología*. Colección Científica 72, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, 134 p.
- D'Antoni, H.L. 1980. Los últimos 30,000 años en el sur de Mendoza (Argentina). *3° Coloquio Paleobotánica y Palinología (México)*, *Memorias* 86: 83–108.
- D'Antoni, H.L. 1983. Pollen analysis of Gruta del Indio. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1: 83–104.
- D'Antoni, H.L. 1991. Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Bamberg Geographische Schriften* 11: 209–227.
- D'Antoni, H.L. y Markgraf, V. 1980. Dispersión del polen actual en Argentina en relación con la vegetación. *3° Coloquio Paleobotánica y Palinología (México)*, *Memorias* 86: 53–74.
- D'Antoni, H.L. y Togo, J. 1974a. Análisis polínico de coprolitos animales: su aplicación en Arqueología. *3° Congreso Argentino de Arqueología (Salta)*, *Actas*: 1–16.
- D'Antoni, H.L. y Togo, J. 1974b. Análisis polínico de coprolitos humanos de Pampa Grande (Salta, R.A.). *3° Congreso Nacional de Arqueología (Montevideo)*, *Actas*: 1–8.
- D'Antoni, H.L., Nieto, M.A. y Mancini, M.V. 1985. Pollen analytic stratigraphy of Arroyo Las Brusquitas profile (Buenos Aires Province, Argentina). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 1: 1721–1729.
- Deevey, E. S. 1969. Introduction. En: P.S. Martin y H.E. Wright (Eds.), *Pleistocene extinctions*, Yale University Press, New Haven, p. 63–72.
- Echeverría, M.E. y Mancini, M.V. 2018. Aportes del análisis de macrofósiles vegetales a la reconstrucción paleoecológica en relación con los registros polínicos de turbales del Holoceno, Patagonia argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 120–130.
- Erdtman, G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. Waltham, Massachusetts, 239 p.
- Edwards, K.J., Fyfe, R.M. y Jackson, S.T. 2017. The first 100 years of pollen analysis. *Nature Plants* 3: 1–4. doi.org/10.1038/nplants.2017.1.
- Fernández, C.A. 1989. [*Palinología de sedimentos de fondo de la laguna de Chascomús. Provincia de Buenos Aires, República Argentina*]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 250 p. Inédita.]
- Fernández, C.A. y Pozner, R.E. 1989. Pollen and spores from the type locality of Puesto Berrondo soil at the Río Salado, Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic*

- Peninsula* 7: 81–92.
- Fernández, C.A. y Romero, E.J. 1984. Palynology of Quaternary sediments of Lake Chascomús, Northeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 201–221.
- Fernández, D.A., Santamarina, P.E., Tellería, M.C., Palazzesi, L. y Barreda, V.D. 2016. Pollen morphology of *Nothofagus* (Nothofagaceae, Fagales) and its phylogenetic significance. *Acta Palaeobotanica* 56: 223–245. doi: 10.1515/acpa-2016-0017.
- Fey, M., Korr, C., Maidana, N.I. et al. 2009. Palaeoenvironmental changes during the last 1600 years inferred from the sediment record of a cirque lake in southern Patagonia (Laguna Las Vizcachas, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 363–375. doi:org/10.1016/j.palaeo.2009.01.012.
- Flantua, S.G.A., Hooghiemstra, H., Grimm, E.C. et al. 2015. Updated site compilation of the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology* 223: 104–115.
- García, A., Zárata, M. y Paez, M.M. 1999. The Pleistocene/Holocene transition and human occupation in the Central Andes of Argentina: Agua de la Cueva locality. *Quaternary International* 53/54: 43–52.
- Garralla, S.S. 1991. [L'analyse pollinique des sédiments d'un lac de la région de Chibougamau, central Québec. Tesis de Maestría, Université Laval, Canadá. 55 p. Inédita.].
- Garralla, S.S. 2003. [Estudio palinológico en secuencias sedimentarias turbosas del Holoceno en los Valles Calchaquíes, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, 219 p. Inédita.].
- Gassmann, M.I. y Pérez, C.F. 2006. Trajectories associated to regional and extra-regional pollen transport in the southeast of Buenos Aires province, Mar del Plata (Argentina). *International Journal of Biometeorology* 50: 280–291.
- Gómez, E.A., Martínez, D.E., Borel, C.M., Guerstein, G.R. y Cusminsky, G. C. 2005. Submarine evidence of Holocene sea-level fluctuations in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 139–155.
- Grill, S.C. 1993. [Estratigrafía y paleoambientes del Cuaternario en base a palinomorfos en la cuenca del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 145 p. Inédita.].
- Groot, J.J. y Groot, C.R. 1964. Quaternary stratigraphy of sediments of the Argentine Basin. *Transactions of the New York Academy of Sciences* 26: 881–886.
- Groot, J.J. y Groot, C.R. 1966. Pollen spectra from deep-sea sediments as indicators of climatic changes in southern South America. *Marine Geology* 4: 525–537.
- Groot, J.J., Groot, C.R., Ewing, M., Burckle, L. y Conolly, J.R. 1967. Spores, pollen, diatoms and provenance of the Argentine basin sediments. *Progress in Oceanography* 4: 179–217.
- Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile. Modern Types of the Pteridophyta, Gymnospermae, and Angiospermae*. The University of Arizona Press, Tucson, 167 p.
- Heusser, C.J. 1989a. Late Quaternary vegetation and climate of southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396–406.
- Heusser, C.J. 1989b. Climate and chronology of Antarctica and adjacent South America over the past 30,000 yr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 76: 31–37.
- Heusser, C.J. 1993a. Late Quaternary forest-steppe contact zone, Isla Grande de Tierra del Fuego, subantarctic South America. *Quaternary Science Reviews* 12: 169–177.
- Heusser, C.J. 1993b. Late-glacial of southern South America. *Quaternary Science Reviews* 12: 345–350.
- Heusser, C.J. 1998. Deglacial paleoclimate of the American sector of the Southern Ocean: Late Glacial-Holocene records from the latitude of Beagle Channel (55° S). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141: 277–301.
- Heusser, C.J. 2003. *Ice Age Southern Andes - A Chronicle of Paleoclimatological Events. Developments in Quaternary Science*, 3, Elsevier, Amsterdam, 240 p.
- Heusser, C.J. y Wingenroth, M. 1984. Late Quaternary continental environments of Argentina: evidence from pollen analysis of the upper 2 meters of deep-sea core RC 12–241 in the Argentine Basin. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 79–91.
- Iglesias, V., Whitlock, C., Markgraf, V. y Bianchi, M.M. 2014. Post-glacial history of the Patagonian forest/steppe ecotone (41–43° S). *Quaternary Science Reviews* 94: 120–135.
- Kulemeyer, J.J. y Lupo, L.C. 1998. Evolución del paisaje bajo influencia antrópica durante el Holoceno Superior. Borde oriental de la Puna, Jujuy, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 263–276.
- Kulemeyer, J.A., Lupo, L.C., Kulemeyer, J.J. y Laguna, L. 1999. Desarrollo paleoecológico durante las ocupaciones humanas del prece-rámico del norte de la Puna, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 233–255.
- Lupo, L.C. 1998. [Estudio sobre la lluvia polínica actual y la evolución del paisaje a través de la vegetación durante el Holoceno en la cuenca del río Yavi. Borde Oriental de la Puna, Noroeste argentino. Tesis Doctoral, Universidad de Bamberg, Alemania, 87 p. Inédita.].
- Mancini, M.V. 1989. [Deposición del polen actual en el sur de Santa Cruz. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 124 p. Inédita.].
- Mancini, M.V. 1998. Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 138: 207–219.
- Mancini, M.V. 1999. Cambios de la vegetación y del clima durante los últimos 5.000 años en el área del lago Argentino, Santa Cruz. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 6: 49–53.
- Mancini, M.V., Bamonte, F.P., Marcos, M.A., Sottile, G.D. y Echeverría, M.C. 2018. Análisis y métodos paleoecológicos para la reconstrucción de comunidades de bosque y estepas de la Patagonia, Argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 77–101.
- Mancini, M.V., Paez, M.M., Prieto, A.R., Stutz, S., Tonello, M., Vilanova, I. 2005. Mid Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32–52° S, Argentina). *Quaternary International* 132: 47–59.
- Mancini, M.V., Prieto, A.R., Paez, M.M. y Schäbitz, F. 2008. Quaternary vegetation and climate of Patagonia. En: J. Rabassa (Ed.), *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier, Amsterdam, p. 351–368.
- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H. et al. 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology* 121: 1–75.
- Marchant, R., Harrison, S.P., Hooghiemstra, H. et al. 2009. Pollen-based biome reconstructions for Latin America at 0, 6000 and 18000 radiocarbon years. *Climate of the Past* 5: 725–767.

- Markgraf, V. 1980a. New data on the late and postglacial vegetational history of La Misión, Tierra del Fuego, Argentina. *4^o International Palynological Conference*, (Lucknow), *Proceedings* 3: 68–74.
- Markgraf, V. 1980b. Nuevos datos para la historia vegetacional del Tardiglacial y Postglacial de "La Misión", Tierra del Fuego, Argentina. *3^o Coloquio Paleobotánica y Palinología* (México), *Memoorias* 86: 75–81.
- Markgraf, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43–70.
- Markgraf, V. 1987. Paleoenvironmental changes at the northern limit of the subantarctic Nothofagus forest, lat 37 deg. S, Argentina. *Quaternary Research* 28: 119–129. doi: 10.1016/0033-5894(87)90037-8.
- Markgraf, V. 1989. Palaeoclimates in Central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews* 8: 1–24. doi: 10.1016/0277-3791(89)90018-8.
- Markgraf, V. 1993a. Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and Southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 53–68.
- Markgraf, V. 1993b. Climatic history of Central and South America since 18,000 yr B.P.: Comparison of pollen records and model simulations. En: H.E. Wright Jr., J.E. Kutzbach., T. WebbIII, W.F. Ruddiman, F.A. Street-Perrott, y P.J. Bartlein, (Eds.), *Global Climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minnesota Press, Minneapolis, p. 357–387.
- Markgraf, V. 2016. First pollen record in South America. Commentary: Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Frontiers in Earth Science* 4: 1–3. doi.org/10.3389/feart.2016.00100.
- Markgraf, V. y Bianchi, M.M. 1999. Paleoenvironmental changes during the last 17,000 years in western Patagonia: Mallín Aguado, Province of Neuquén, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 175–193.
- Markgraf, V. y D'Antoni, H.L. 1978. *Pollen flora of Argentina*. The University of Arizona Press, Tucson, 208 p.
- Markgraf, V., D'Antoni, H.L. y Ager, T.A. 1981 Present pollen dispersal in Argentina. *Palynology* 5: 43–63.
- Markgraf, V., Bradbury, J.P. y Fernández, J. 1986. Bajada De Rahue, Province of Neuquén, Argentina: An interstadial deposit in northern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 56: 251–258.
- Markgraf, V., Anderson, L., Keltner, J. y Grimm, E. 1996. *Inventario de la base Latinoamericana de datos polínicos*. Basado en el Paleoclimatology Publication Series Report no. 4. Boulder, Colorado: World Data Center-A for Paleoclimatology Program.
- Markgraf, V., Webb, R.S., Anderson, K.H. y Anderson, L. 2002. Modern pollen/climate calibration for southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 181: 375–397.
- Mercer, J.H. y Ager, T.A. 1983. Glacial and flora changes in Southern Argentina since 14,000 years ago. *National Geographic Society Research Reports* 15: 457–477.
- Musotto, L.L., Candel, M.S., Borrromei, A.M., Ponce, J.F. y Bianchinotti, M.V. 2018. La palinología como una herramienta para la caracterización de paleoambientes continentales y marinos del Cuaternario tardío en el archipiélago de Tierra del Fuego. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 131–155.
- Nieto, M.A. y D'Antoni, H.L. 1985. Pollen analysis of sediments of the Atlantic shore at Mar Chiquita (Buenos Aires Province, Argentina). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 1: 1731–1738.
- Nieto, M.A. y Prieto, A.R. 1987. Análisis palinológico del Holoceno tardío del sitio "Fortín Necochea" (Partido de General La Madrid, Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 24: 271–276.
- Oller, M.R., D'Antoni, H.L. y Nieto, M.A. 1984–85. Contribuciones a la arqueología de Pampa Grande, provincia de Salta. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 16: 153–163.
- Paez, M.M. 1991. [*Palinología de Campo Moncada 2 (Chubut): interpretación paleoecológica para el Holoceno*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 275 p. Inédita.].
- Paez, M.M. y Prieto, A.R. 1993. Paleoenvironmental reconstruction by pollen analysis from loess sequences of Southeast of Buenos Aires (Argentina). *Quaternary International* 17: 21–26.
- Paez, M.M., Prieto, A.R. y Mancini, M.V. 1999. Fossil pollen from Los Toldos locality: a record of the Late-Glacial transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53/54: 69–75.
- Paez, M.M., Schäbitz, F. y Stutz, S. 2001. Modern pollen - vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28: 997–1021.
- Paez, M.M., Navarro, D., Rojo, L.D. y Guerci, A. 2010. Vegetación y paleoambientes durante el Holoceno en Mendoza. En: M. Zárate, A. Gil y G. Neme (Eds.), *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, p. 175–211.
- Pérez, C.F., Castañeda, M.E., Gassmann, M.I. y Bianchi, M.M. 2009. A statistical study of *Weinmannia* pollen trajectories across the Andes. *Advances in Geosciences* 22: 79–84.
- Prieto, A.R. 1989. [*Palinología de Empalme Querandés (Provincia de Buenos Aires). Un modelo paleoambiental para el Pleistoceno tardío-Holoceno*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 207 p. Inédita.].
- Prieto, A.R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73–88.
- Prieto, A.R. 2000. Vegetational history of the Late glacial - Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157: 167–188.
- Prieto, A.R. 2014. Palinoteca de referencia del Laboratorio de Paleología y Palinología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 14: 49–53.
- Prieto, A.R. (Ed.) 2018. *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 18: 197 p.
- Prieto, A.R. y Paez, M.M. 1989. Pollen analysis of discontinuous stratigraphical sequences: Holocene at Cerro La China locality (Buenos Aires, Argentina). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 221–238.
- Prieto, A.R., Vilanova, I. y De Francesco, C.G. 2003. Estratigrafía y paleoecología del Pleistoceno tardío-Holoceno del área del arroyo Las Brusquitas, Buenos Aires, Argentina: una revisión. En: M. Collantes, J.M. Sayago y L. del V. Neder. (Eds.), *Cuaternario y Geomorfología, 2^o Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología*. Ediciones Magma publicaciones, Tucumán, p. 147–156.

- Prieto, A.R., Vilanova, I., Tonello, M.S. y Stutz, S. 2009. Reconstrucción de la vegetación y del clima de los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío-Holoceno a través del análisis palinológico. En: *Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, p. 107-120.
- Prieto, A.R., Romero M.V., Vilanova, I. et al. 2014. A multi-proxy study of Holocene environmental change from alluvial deposits, in the southern coast of the Pampa region, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 29: 329-342.
- Quattrocchio, M.E. y Borromei, A.M. 1998. Paleovegetational and paleoclimatic changes during the late Quaternary in southwestern Buenos Aires province and southern Tierra del Fuego (Argentina). *Palynology* 22: 67-82.
- Quattrocchio, M., Borromei, A.M. y Grill, S. 1995. Cambios vegetacionales y fluctuaciones paleoclimáticas en el Pleistoceno tardío-Holoceno del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew), *Actas*: 221-229.
- Quattrocchio, M., Schillizzi, R. y Prieto, A.R. 1983. Quaternary sediments in the Estación Berraondo Area (Buenos Aires Province, Argentina). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1: 105-112.
- Quintana, F.A. 2009. [*Paleoambientes del extremo sur de Santa Cruz: análisis polínico de sedimentos lacustres del Cuaternario tardío*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, p. 146. Inédita.]
- Rabassa J., Coronato, A., Bujalesky, G. et al. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review. *Quaternary International* 68: 217-240.
- Romero, E.J. y Fernández, C.A. 1981. Palinología de paleosuelos del Cuaternario de los alrededores de Lobería (Provincia de Buenos Aires, República Argentina). *Ameghiniana* 3-4: 273-285.
- Schäbitz, F. 1989. Untersuchungen zum aktuellen Pollenniederschlag und zur holozänen Klima- und Vegetationsentwicklung in den Andean Nord-Neuquéns, Argentinien. *Bamberger Geographische Schriften* 8: 1-131.
- Schäbitz, F. 1991. Holocene vegetation and climate in southern Santa Cruz, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 235-244.
- Schäbitz, F. 1999. Paläoökologische Untersuchungen an geschlossenen Hohlformen in den Trockengebieten Patagoniens. *Bamberger Geographische Schriften* 17: 1-239.
- Schäbitz, F. 2003. Estudios polínicos del Cuaternario en las regiones áridas del sur de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 5: 291-299.
- Schäbitz, F. y Liebricht, H. 1998. Landscape and climate development in the south-eastern part of the "Arid Diagonal" during the last 13,000 years. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 371-388.
- Schäbitz, F., Lupo, L., Kulemeyer, J.A. y Kulemeyer, J.J. 2001. Variaciones de la vegetación, el clima y la presencia humana en los últimos 15.000 años en el Borde Oriental de la Puna, provincias de Jujuy y Salta, Noroeste Argentino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 8: 155-162.
- Schäbitz, F., Paez, M.M., Mancini, M.V. et al. 2003. Estudios paleoambientales en lagos volcánicos en la Región Volcánica de Pali Aike, sur de Patagonia (Argentina): palinología. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 5: 301-316.
- Schäbitz, F., Wille, M., Francois, J-P. et al. 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions-the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 71: 175-190.
- Seppä, H. y Bennett, K.D. 2003. Quaternary pollen analysis: recent progress in palaeoecology and palaeoclimatology. *Progress in Physical Geography* 27: 548-579.
- Sottile, G.D., Echeverría, M., Mancini, M.V., Bianchi, M.M., Marcos, A. y Bamonte, F. 2015. Eastern Andean environmental and climate synthesis for the last 2000 years BP from terrestrial pollen and charcoal records of Patagonia. *Climate of the Past* 11: 2121-2157.
- Sottile G.D., Giaché, Y.S y Bianchi, M.M. 2018. Reconstrucción del régimen de incendios en ecosistemas templados patagónicos sobre la base de registros de carbón vegetal sedimentario (*charcoal*) y polen. Tendencias metodológicas, resultados y perspectivas. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 102-119.
- Sottile, G.D., Tonello, M.S. y Mancini, M.V. 2016. Potentiality of past vegetation land cover reconstruction in forest-high Andean steppe ecotone of Southern Patagonia, Argentina. First results. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 16: 149-150.
- Stutz, S., Borel, C.M., Fontana, S.L. et al. 2010. Late Holocene climate and environment of the Pampa grasslands, Argentina, inferred from biological indicators. *Journal of Paleolimnology* 44: 761-775.
- Stutz, S., Borel, C.M., Fontana, S.L. y Tonello, M.S. 2012. Holocene changes in trophic states of shallow lakes from the Pampa plain of Argentina. *The Holocene* 22: 1263-1270.
- Stutz, S., Tonello, M.S, González Sagrario, M.A., Navarro, D. y Fontana, S.L. 2014. Historia ambiental de los lagos someros de la llanura Pampeana (Argentina) desde el Holoceno medio: Inferencias paleoclimáticas. *Latin American journal of sedimentology and basin analysis* 21: 119-138.
- Tonello, M.S y Prieto, A.R. 2010. Tendencias climáticas para los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: estimaciones cuantitativas basadas en secuencias polínicas fósiles. *Ameghiniana* 47: 501-514.
- Tonello, M.S, Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in Southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410-420.
- Torres, G.R., Lupo, L.C., Kulemeyer, J.J. y Pérez, C.F. 2016. Palynological evidence of the geoecological belts dynamics from Eastern Cordillera of NW Argentina (23° S) during the Pre-Last Glacial Maximum. *Andean Geology* 43: 151-165.
- Trivi, M. E. 2002. [*Paleoecología del Noroeste de la Provincia de Santa Cruz*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, p. 149. Inédita.]. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3539_Trivi.pdf.
- Vilanova, I., Prieto, A.R. y Espinosa, M.E. 2006. Paleoenvironmental evolution and sea-level fluctuations along the southeastern Pampa grasslands coast of Argentina during the Holocene. *Journal of Quaternary Science* 21: 227-242.
- Vilanova, I., Guerstein, G.R., Akselman, R. y Prieto, A.R. 2008. Mid- to Late Holocene organic-walled dinoflagellate cysts from the northern Argentine shelf. *Review of Paleobotany and Palynology* 152: 11-20.
- von Post, L. 1929. Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Geologische Föreningen Förhandlingar* 51: 543-565. doi:10.1080/11035892909449566.
- von Post, L. 1946. The prospect for pollen analysis in the study of the earth's climatic history. *New Phytologist* 45: 193-217.

- Wingenroth, M. 1990. [*Historia de la vegetación y del clima en la Quebrada Benjamín Matienzo, Cordillera de Los Andes, Mendoza, Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 322 p. Inédita.].
- Wingenroth, M. 2012. Ecosistemas presentes y pasados en la Quebrada Benjamín Matienzo (32° 35' -32° 50' L. S. y 70° 06' L. O.), Cordillera de Los Andes, Mendoza, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 69: 436–456.

Doi: 10.5710/PEAPA.26.03.2018.252

Recibido: 10 de noviembre de 2017

Aceptado: 26 de marzo de 2018

METODOLOGÍAS Y AVANCES DE LA PALINOLOGÍA DEL CUATERNARIO TARDÍO A LO LARGO DE LA DIAGONAL ÁRIDA SUDAMERICANA

MARIA EUGENIA de PORRAS^{1,2} Y ANTONIO MALDONADO^{2,3}

¹Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CONICET-CCT Mendoza, Av. Ruiz Leal s/n, Parque General San Martín, 5500 Mendoza, Argentina. medeporras@mendoza-conicet.gob.ar; meugenia.deporras@ceaza.cl.

²Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas, Raúl Bitrán 1305, La Serena, Chile.

³Instituto de Investigación Multidisciplinario en Ciencia y Tecnología, Universidad de La Serena, Raúl Bitrán 1305, Chile. amaldonado@ceaza.cl

Resumen. La Diagonal Árida Sudamericana (DAS) es un rasgo biogeográfico y climático que ha experimentado cambios importantes en los ambientes, en las plantas, en los animales e incluso en las poblaciones humanas como consecuencia de la dinámica climática durante el Cuaternario tardío. El objetivo de este trabajo es revisar el desarrollo de las investigaciones en palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la DAS, analizar sus desafíos, destacar las metodologías aplicadas para obtener registros polínicos robustos en términos paleoambientales y paleoclimáticos y resaltar los avances logrados. La mayoría de las zonas de la DAS presentan una concentración importante de registros polínicos fósiles, pero resulta difícil todavía en algunas áreas generar marcos paleoclimáticos y paleoambientales desde el Pleistoceno Tardío o bien que comprendan todo el Holoceno a escala regional. Esto es consecuencia de que (1) la mayoría de los ambientes depositacionales son "no convencionales" y, por lo tanto, presentan discontinuidades, preservación diferencial del polen y representatividad diferencial de la vegetación local *versus* la regional lo que complejiza más el análisis de un registro polínico fósil, y (2) la dispersión polínica en las zonas áridas y semiáridas dominadas por vegetación arbustiva y herbácea (en su mayoría entomófila) ha sido escasamente estudiada. Sin embargo, a partir de casos de estudio en tres áreas de la DAS –el desierto de Atacama y los Andes mediterráneos de Chile y la meseta patagónica en Argentina– se demuestra el potencial que los registros polínicos de estas áreas tienen para reconstruir la dinámica paleoclimática desde el Pleistoceno Tardío de manera robusta y confiable, aplicando las metodologías apropiadas.

Palabras clave. Polen. Ambientes depositacionales. Pleistoceno. Holoceno. Zonas áridas y semiáridas. América del Sur.

Abstract. LATE QUATERNARY PALYNOLOGY METHODOLOGIES AND ADVANCES ON THE SOUTH AMERICAN ARID DIAGONAL. The South American Arid Diagonal (SAAD) constitutes a major biogeographic and climatic feature which has experimented significant changes in its environments, plants, animals and human societies due to the late Quaternary climatic dynamics. The aim of this paper is to review the development of Quaternary palynology studies on the SAAD, analyze the challenges, highlight the applied methodologies in order to obtain robust pollen records in palaeoenvironmental and palaeoclimatical terms and therefore, stress the achieved advances. Although most of the areas of the SAAD present a vast number of pollen records, it is still difficult to achieve regional palaeoenvironmental and paleoclimatic framework for some areas since the Late Pleistocene or even the Holocene. This is based on the fact that (1) most of the depositional environments are not "standard" so they present discontinuities, differential pollen preservation and differential pollen representation of local *versus* regional vegetation which complicates the pollen analysis, and (2) the pollen dispersion processes in arid and semiarid zones dominated by shrubs and herbs (with many entomophilous species) are scarcely studied. However, taking study cases from three areas of the South American Arid Diagonal –Atacama Desert and Mediterranean Andes of Chile, and Patagonian plateau in Argentina– the potential of the pollen records from these areas to reconstruct the paleoclimatic dynamics since the Late Pleistocene can be demonstrated firmly and convincingly if appropriate methodologies are applied.

Key words. Pollen. Depositional environments. Pleistocene. Holocene. Arid and semi-arid zones. South America.

LA DIAGONAL ÁRIDA SUDAMERICANA (DAS) es una banda de ancho variable y gran extensión latitudinal que atraviesa el continente sudamericano en dirección noroeste-sudeste, desde el norte del Perú hasta las costas de la Patagonia argentina

(Bruniard, 1982; Moreira-Muñoz, 2011; Fig. 1.1) que, como su nombre lo indica, se caracteriza por la aridez del clima y sus ambientes. Su delimitación geográfica ha sido difícil de establecer dependiendo del/los criterio/s (e.g., climáticos,

florísticos, geomorfológicos) considerado/s (Bruniard, 1982; Garleff *et al.*, 1991; Veit y Garleff, 1995; Garleff y Stingl, 1998; Abraham *et al.*, 2000). En este trabajo hemos delimitado la DAS a partir de un criterio climático (Houston y Hartley, 2003) considerando aquellas áreas con valores de precipitación menores de 200 mm/año, con excepción de algunas zonas de los Andes Centrales de la Argentina y Chile (30°–34° S) donde los valores son mayores, pero el agua precipita en forma de nieve y por lo tanto, no está disponible para las plantas.

La DAS es un rasgo biogeográfico y climático que habría tenido origen en el Mioceno, desarrollándose paulatinamente hasta el Plioceno como consecuencia de la aridización de los subtrópicos, y el establecimiento de la corriente fría de Humboldt asociado a la glaciación de la Antártida y al levantamiento de la cordillera de los Andes (Villagrán e Hinojosa, 1997). Así, desde el Plioceno/Pleistoceno la DAS ha sido un rasgo característico de América del Sur si bien ha experimentado cambios significativos en los ambientes, en las plantas, en los animales e incluso en las poblaciones humanas debido a la dinámica del clima a escala global y regional durante el Cuaternario tardío (*e.g.*, Garleff *et al.*, 1991; Veit y Garleff, 1995; Schäbitz y Liebricht, 1998; Abraham *et al.*, 2000; Betancourt *et al.*, 2000; Nuñez *et al.*, 2002; Grosjean *et al.*, 2003; Mancini *et al.*, 2005; Marquet *et al.*, 2012; Latorre *et al.*, 2013; Nuñez *et al.*, 2013; Méndez *et al.*, 2015; de Porras *et al.*, 2017).

Este trabajo tiene como objetivo revisar el desarrollo de las investigaciones en palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la DAS, analizar los desafíos que esta disciplina, a través de sus investigadores, tuvo que experimentar en estas zonas áridas y semiáridas, destacar las metodologías aplicadas para obtener registros polínicos interpretables en términos paleoambientales y paleoclimáticos y resaltar, finalmente, los avances logrados. Por otro lado, se presentan tres casos de reconstrucciones de la vegetación y el ambiente a partir de registros polínicos utilizando diferentes archivos y en tres zonas diferentes de la DAS con el objetivo de ejemplificar los principales puntos abordados en este trabajo.

Clima, ambiente y vegetación actual

Actualmente el máximo de aridez de la DAS ocurre en el

desierto de Atacama, el más árido del mundo, condiciones que se moderan a lo largo de la costa del Perú mientras que los ecosistemas semiáridos como el Monte o la Estepa Patagónica caracterizan la DAS en la Argentina. Estas condiciones son consecuencia de la interacción de las dos principales fuentes de precipitación en el centro-sur de América del Sur, la de lluvias de origen tropical (de verano) y las de origen extra-tropical (de invierno y/o verano dependiendo de la latitud), y el efecto de sombra de lluvias generado por la cordillera de los Andes (Fig. 1.1). Así, entre *ca.* 11° S y 34° S, se genera un gradiente decreciente de precipitación este-oeste que da origen a las zonas áridas y semiáridas subtropicales de la DAS. Durante el verano, la humedad generada en la Amazonía como producto del aumento de la temperatura, que incrementa a su vez la convección en esta área, es transportada por una corriente en chorro hacia el oeste la cual es desviada hacia el sur al ser interceptada con la cordillera de los Andes. La humedad es depositada así al este de los Andes hasta *ca.* 26° S y transportada hacia el oeste por los vientos superficiales del este (Fig. 1.1) (Garreaud *et al.*, 2003; Garreaud, 2009; Minvielle y Garreaud, 2011). Por otro lado, la poca humedad proveniente del Océano Pacífico, dada la escasa evaporación a nivel superficial por la presencia de la corriente fría de Humboldt y la subsidencia forzada del aire por la presencia del Anticiclón del Pacífico Subtropical, no es capaz de ingresar al continente por la altura del acantilado costero (1.000 m s.n.m.) que es superior a la de la capa de inversión térmica (800 m s.n.m.) (Rutland y Ulriksen, 1979; Garreaud *et al.*, 2002).

A los 34° S, el efecto de sombra de lluvia se invierte como consecuencia del cambio en el régimen y el origen de las lluvias (tropical a extra-tropical) y es a esta latitud donde la DAS “cruza” la cordillera de los Andes y se desarrolla al este de la misma, en las mesetas patagónicas (Fig. 1.1).

Al sur de los 34° S, el clima se caracteriza por un gradiente decreciente y mucho más abrupto de precipitación que hacia el norte y de dirección contraria, es decir, oeste-este (Fig. 1.1). Los frentes de tormenta asociados al sistema de los vientos del oeste (lluvias de origen extra-tropical) al ser interceptados por los Andes son forzados a subir en altura precipitando principalmente al oeste y sobre la cordillera. Así, al llegar a la vertiente este los frentes han perdido casi toda su humedad resultando en masas de aire

secas que recorren las estepas patagónicas (Garreaud, 2009; Garreaud *et al.*, 2013; Viale y Garreaud, 2013).

Este dipolo este-oeste y oeste-este de sombra de lluvia al norte y al sur de los 34° S es uno de los principales responsables de la distribución y composición de la vegetación, con excepción de las zonas altoandinas donde adicionalmente la temperatura se vuelve el factor limitante para el desarrollo de las plantas. En términos muy generales, la mayoría de las unidades de vegetación desarrolladas en la DAS presentan baja cobertura y son estepas arbustivas a excepción de las comunidades altoandinas y las estepas de arbustos enanos que caracterizan a las mesetas altas (*ca.* 1.000 m s.n.m.) de la Patagonia (Fig. 1.2). Las provincias biogeográficas que forman parte de la DAS son la Altoandina, la del Desierto, la Puneña, la Prepuneña, la Chilena, la del Monte y la Patagónica (Cabrera y Willink, 1973) (Fig. 1.2). La provincia Altoandina se desarrolla sobre la cordillera de los

Andes (> 4.200–3.000 m s.n.m.) y presenta gran extensión latitudinal. La vegetación se caracteriza por su escasa cobertura y predominan las gramíneas xerófilas (*e.g.*, *Aciachne*, *Anthocloa*) y dicotiledóneas rastreras o en cojín (*e.g.*, *Pycnopyllum*, *Laccopetalum*, *Nototriche*, *Werneria*) (Fig. 2.1, 2). La provincia del Desierto comprende a los desiertos del Perú y el de Atacama (5°–30° S) y presenta (1) vegetación de Lomas que son comunidades costeras dominadas en muchos casos por *Tillandsia* spp. o por comunidades dominadas por especies del género *Nolana*, que sobreviven debido a la neblina costera (Rundell *et al.*, 1991) (Fig. 2.3); (2) comunidades azonales dominadas por freatófitas como *Prosopis* spp., *Salix humboldtiana* Willdenow, *Schinus areira* L. asociadas a valles de ríos que atraviesan el desierto; (3) diferentes tipos de comunidades arbustivas que se desarrollan en la vertiente oeste de los Andes entre el límite superior del desierto absoluto (Fig. 2.4) y la Provincia Alto-

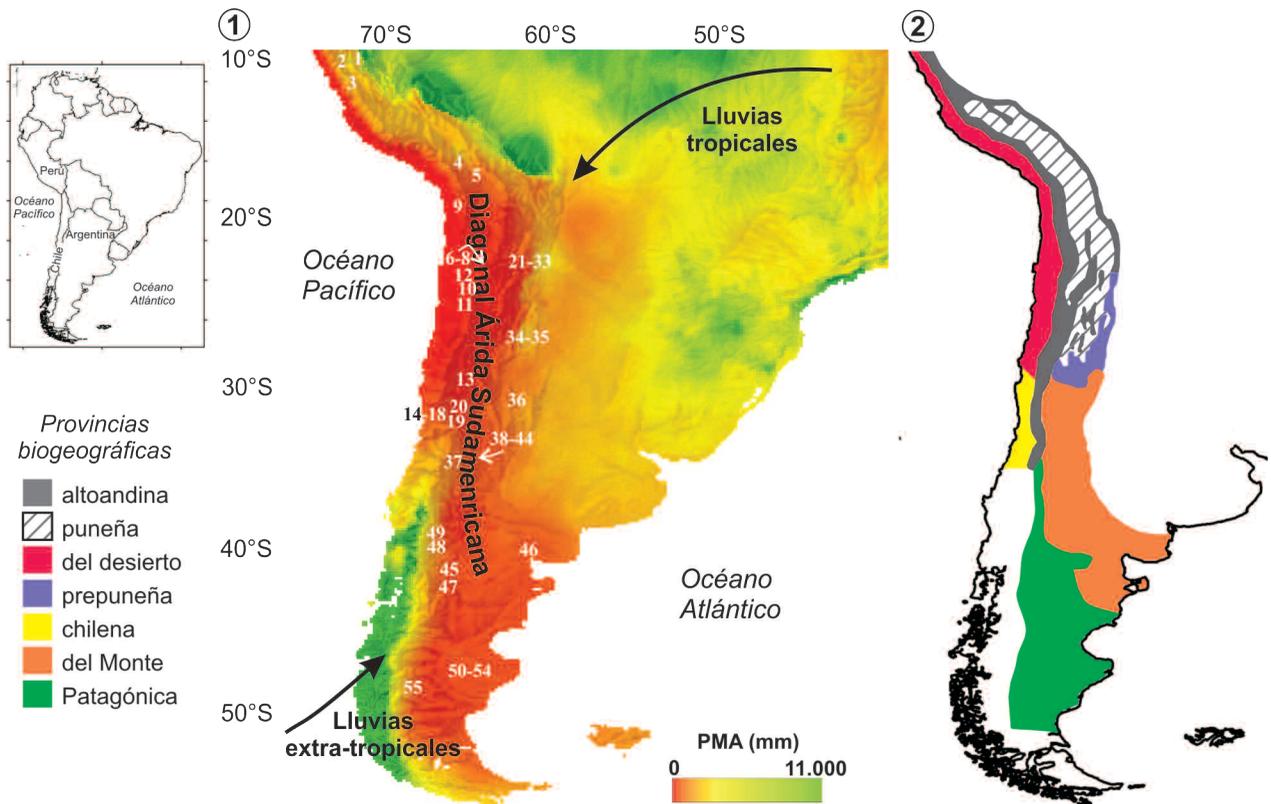


Figura 1. Mapa de América del Sur. 1, Precipitación media anual (PMA) mostrando la Diagonal Árida Sudamericana (DAS), las fuentes de precipitación tropical y extra-tropical y los sitios incluidos en la Tabla 1. 2, Unidades biogeográficas a lo largo de la DAS (modificado de Cabrera y Willink, 1973).

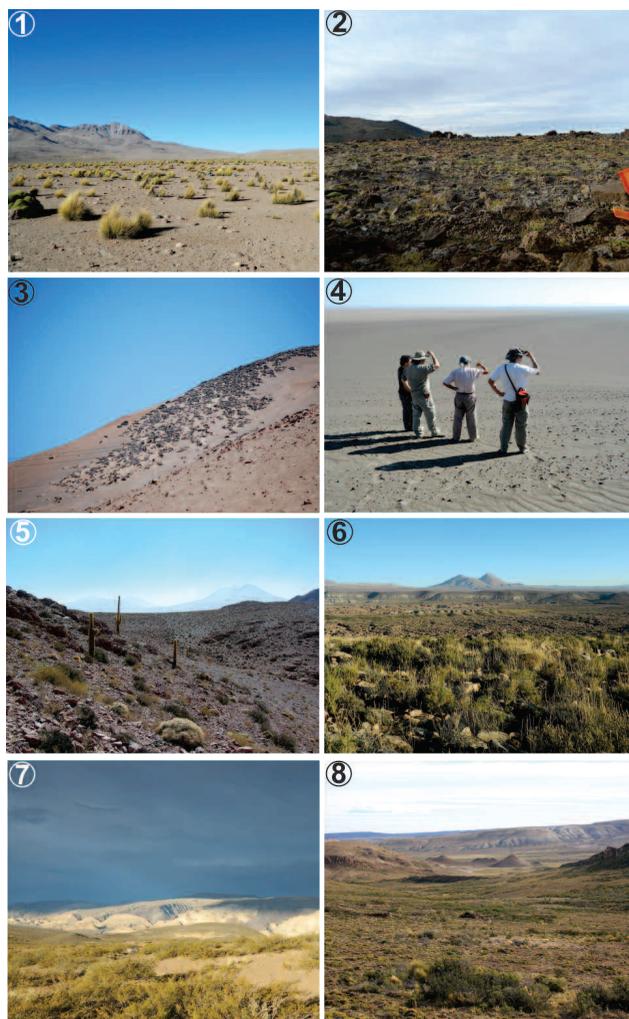


Figura 2. Diferentes unidades fisonómico-florísticas de la Diagonal Árida Sudamericana. 1, Estepa altoandina (19° S); 2, Estepa altoandina (33° S); 3, Tilandsiales del desierto; 4, Desierto absoluto; 5, Prepuna; 6, Puna; 7, Monte; 8, Estepa Patagónica.

andina (Villagrán *et al.*, 1983; Arroyo *et al.*, 1988; Fig. 1.1). Estas comunidades reciben el nombre de Puna y Prepuna en Chile y son estepas arbustivas dominadas por *Atriplex* spp. y diferentes géneros de la familia Cactaceae, en el primer caso, y *Baccharis* spp., *Senecio* spp. y *Parastrephia* spp. en el segundo (Villagrán *et al.*, 1983; Arroyo *et al.*, 1988; Figs. 2, 5, 6). Sobre el Altiplano y la vertiente este de los Andes, entre los 21° S y 30° S, se desarrollan las provincias Puneña (4.500-3.400 m s.n.m.) y Prepuneña (3.400-1.000 m s.n.m.) (Cabrera, 1971; Fig. 1.2). La Provincia Puneña se caracteriza por la presencia arbustos entre 0,40 y 1,50 m de altura (*e.g.*, *Fabiana densa* Remy, *Adesmia* spp., *Junellia seriphioides* Gi-

llies & Hook. ex Hook., *Ephedra breana* Philippi, *Acantholippia hastulata* Griseb y geófitas asociadas a ellos durante la estación lluviosa (verano). La provincia Prepuneña es una comunidad arbustiva baja (*e.g.*, *Cassia crassiramea* Bentham, *Gochnatia glutinosa* D. Don, *Aphyllocladus spartioides* Wedd, *Caesalpinia trichocarpa* Griseb) y de escasa cobertura mezclada con cactáceas columnares (*Echinopsis* spp.) (Cabrera, 1971). Sobre la vertiente oeste de los Andes entre los 30° S y 34° S y por debajo de los 2.000 m s.n.m., la provincia Chilena se compone de diferentes tipos de matorrales esclerófilos distribuidos en bandas altitudinales desde la costa hasta los Andes (Cavieres *et al.*, 2000; Muñoz *et al.*, 2000; Luebert y Gajardo, 2004). Por debajo de los 1.500 m s.n.m., los matorrales se encuentran dominados por arbustos de *Haplopappus foliosus* DC., *Porlieria chilensis* I.M. Johnst., *Flourensia thurifera* Molina, *Colliguaja odorifera* Molina y *Heliotropium stenophyllum* Hook. & Arn. acompañados por diferentes especies de cactáceas. El piso Pre-Andino (1.500-2.000 m s.n.m.) se caracteriza por la presencia de arbustos y árboles como *Schinus polygamus* Cavanilles, *Colliguaja odorifera* Molina, *C. integerrima* Gillies & Hook, *Trevoa quinquinervia* Gillies & Hook y *Adesmia confusa* Ulibarri y presenta en su límite superior especies arbóreas como *Quillaja saponaria* Molina, *Schinus montanus* Philippi y *Kageneckia angustifolia* D. Don. Sobre los 2.000 m s.n.m., la vegetación pertenece a la provincia Altoandina y se distribuye también en pisos altitudinales denominados sub-Andino, Andino inferior y Andino superior (Cavieres *et al.*, 2000; Muñoz *et al.*, 2000; Luebert y Gajardo, 2004). Las estepas arbustivas que se distribuyen sobre los campos volcánicos y las mesetas al este de los Andes comprenden comunidades vegetales pertenecientes a las provincias del Monte y Patagónica, así como vegetación transicional entre ambas, presentando una gran diversidad en fisonomía y composición (León *et al.*, 1998; Roig, 1998; Fig. 1.2). El Monte (Provincia de Monte) es una comunidad arbustiva entre 0,5 y 1,5 m de altura dominada por *Larrea* spp. asociada a otros arbustos (*e.g.*, *Lycium*, *Chuquiraga*, *Prosopis*, *Ephedra*, *Gutierrezia*, *Verbena*, *Baccharis*, *Prosopidastrum*) y subarbustos (*e.g.*, *Accantholippia seriphioides* A. Gray, *Perezia recurvata* Vahl), hierbas y pastos (León *et al.*, 1998; Fig. 2.7). La estepa Patagónica presenta dos fisonomías principales que se corresponden con las estepas arbustivas de altura media y subarbustivas o eriales. Las

comunidades arbustivas se encuentran circunscriptas a áreas serranas y están dominadas por *Chuquiraga avellanae* Lorentz, en el norte y por *Mulguraea tridens* Lag. en el sur (León *et al.*, 1998; Fig. 2.8). Las comunidades subarborescentes (Erial Patagónico) son un poco más homogéneas en toda la Patagonia y están dominadas por *Nassauvia axillaris* Lag. ex Lindl., *N. glomerulosa* Lag. ex Lindl. acompañadas de *Stillingia patagonica* Speg., *Haplopappus pectinatus* Philippi y *Schinus roigii* Ruiz Leal & Cabrera.

Una característica común de todas las plantas de las unidades de vegetación que forman parte de la DAS, y de las áreas áridas y semiáridas en general es la gran proporción de especies con síndrome de polinización entomófila (Horowitz, 1992). Esto es particularmente relevante para la palinología de estas zonas debido a que la producción de polen de las plantas con este síndrome es muy baja y, por lo tanto, se encontrarán sub-representadas en el registro polínico respecto de aquellas que tienen polinización anemófila (dispersan el polen por el viento).

Antecedentes de la palinología del Cuaternario tardío en la DAS

El desarrollo de la palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la DAS tiene más de 30 años, pero es relativamente discreto, aun cuando las zonas áridas y semiáridas fueron catalogadas como altamente sensibles a los cambios climáticos (Horowitz, 1992). La escasez de sitios adecuados para la preservación del polen en el tiempo, ha retardado el desarrollo de esta disciplina. Así, su historia climática y ambiental no se ha estudiado con la misma intensidad que en otras áreas de América del Sur, como los bosques templados del extremo sur, los pastizales pampeanos o los bosques tropicales (selvas). En principio, puede que esto se debiera a que las metodologías desarrolladas para el análisis polínico entre fines del siglo XIX y principios del XX en el norte de Europa fueron diseñadas para secuencias sedimentarias de lagos y turberas debido a la abundancia de estas cuencas en esa zona, y a las excelentes condiciones de preservación del polen en ellas (Erdtman, 1921, 1943; Mantén, 1967; Fægri e Iversen, 1989). Sin embargo, estas metodologías no se adaptan a los sitios de muestreo más abundantes y disponibles en los ambientes áridos y semiáridos. En segundo lugar, las zonas áridas y semiáridas de la

DAS generalmente son las menos pobladas o más distantes de las grandes ciudades, por lo que el acceso ya sea por distancia o bien por la falta de caminos ha sido probablemente más difícil y, por lo tanto, más tardío que para otras áreas. Así, desde 1980 comenzaron a desarrollarse diferentes estudios palinológicos (actuales y fósiles) a lo largo de la DAS, la mayoría de ellos concentrados en el Pleistoceno Tardío/Holoceno más que en todo el Cuaternario tardío (Fig. 1.1; Tab. 1).

En el extremo norte de la DAS (7°-18° S), el desarrollo de registros polínicos en zonas áridas y semiáridas del Perú es muy disperso, a tal punto que solamente existen unos pocos registros: (1) Laguna Baja (7,7° S; 3.575 m s.n.m.) que presenta los cambios climáticos y de vegetación de los Andes orientales del Perú durante los últimos 13.000 cal. años AP (Hansen y Rodbell, 1995); (2) Laguna Milloc (11,6° S; 4.325 m s.n.m.; Graf, 1992) que comprende desde el Pleistoceno Tardío hasta tiempos recientes; (3) Laguna Junín (11° S; 4.100 m s.n.m.), el más antiguo de todos, que representa 39.000 cal. años AP mostrando cambios de mayor magnitud durante el Último Máximo Glacial y la subsiguiente deglaciación, así como durante los últimos 1.200 cal. años AP relacionado al impacto humano (Hansen *et al.*, 1984); y (4) Cerro Llamoca (14° S; 4.450 m s.n.m.) que comprende todo el Holoceno (Schitteck *et al.*, 2015). Sin embargo, en función del tiempo transcurrido desde sus análisis y publicación, algunos de estos registros (*e.g.*, Laguna Milloc) no cumplen con los estándares actualmente requeridos, debido al escaso control cronológico y/o a la baja resolución temporal del análisis polínico.

Hacia el sur, en el Altiplano chileno (18°-23° S), los primeros registros analizados fueron aquellos provenientes de grandes lagos salinos y no salinos como la Laguna Seca (18,2° S; Baied y Wheeler, 1993), las Lagunas Aguas Calientes I (23,1° S) y II (23,5° S; Graf, 1992), la Laguna Lejía (23,5° S; Grosjean, 1994) y la Laguna Miscanti (23,7° S; Grosjean *et al.*, 2001) (Fig. 1.1; Tab.1). Al igual que para el Perú, muchos de estos registros no presentan actualmente los estándares mínimos como para ser considerados en una discusión general de la dinámica climática de la DAS. De todos estos, los registros de polen de las lagunas Lejía y Miscanti son los que están actualmente vigentes, aunque ninguno muestra grandes cambios y son los indicadores

TABLA 1 – Registros polínicos de la Diagonal Árida Sudamericana (DAS)

Área	Sitio	Tipo de ambiente depositacional	Referencia	
Perú	1. Laguna Baja	Laguna	Hansen y Rodbell, 1995	
	2. Laguna Milloc	Laguna	Graf, 1992	
	3. Laguna Junín	Laguna	Hansen et al., 1984	
	4. Vega Cerro Llamoca	Vega altoandina	Schittek et al., 2015	
Altiplano (Chile)	5. Laguna Seca	Laguna altoandina	Baied y Wheeler, 1993	
	6. Laguna Aguas Calientes I y II	Lagunas altoandinas	Graf, 1992	
	7. Laguna Miscanti	Laguna altoandina	Grosjean et al., 2001	
	8. Laguna Lejía	Laguna altoandina	Grosjean, 1994	
Desierto de Atacama (Chile)	9. Quebrada La Higuera	Paleomadrigueras	Mujica et al., 2015	
	10. Quebrada del Chaco	Paleomadrigueras	Maldonado et al., 2005	
	11. Quebrada Juncal/Sierra del Buitre	Paleomadrigueras	Díaz et al., 2012	
	12. CDA/LdT/QZO/BB	Paleomadrigueras	de Porras et al., 2017	
Norte Chico (Chile)	13. Río Potrerillos	Paleomadrigueras	Rozas, 2012	
	14. Quereo/Quintero	Bosque pantanoso	Villagrán y Varela, 1990	
	15. Palo Colorado	Bosque pantanoso	Maldonado y Villagrán, 2006	
	16. Puente Santa Julia/Quintero	Bosque pantanoso	Villa-Martínez y Villagrán, 1997	
	17. Ñagué	Bosque pantanoso	Maldonado y Villagrán, 2002	
	18. Santa Julia	Perfil expuesto/sitio arqueológico	Maldonado et al., 2010	
	19. Laguna Chepical	Laguna altoandina	Martel-Cea et al., 2016	
	22. Lagunas Grande y Chica	Lagunas altoandinas	Maldonado et al., 2015	
	Puna (Argentina)	21. Lagunas de Yala	Lagunas altoandinas	Lupo et al., 2006
		22. Tres Lagunas	Laguna altoandina	Schäbitz, 2000; Schäbitz et al., 2001
23. Abra de la Cruz		Laguna altoandina	Schäbitz, 2000; Schäbitz et al., 2001	
24. Laguna Pululos		Laguna altoandina	Lupo et al., 2007	
25. Laguna Blanca		Laguna altoandina	Torres et al., 2016	
26. Lapao 2 y 5		Perfil expuesto/Vega	Oxman et al., 2013; Tchilinguirian et al., 2014; Oxman, 2015; Oxman et al., 2016	
27. Pastos Chicos		Perfiles expuestos	Tchilinguirian et al., 2014	
28. Vega Tuzgle		Vega	Schittek et al., 2016	
29. El Aguilar		Vega	Markgraf, 1985	
30. Coranzuli		Vega	Stinnesbeck, 2014	
31. Barrancas		Perfil expuesto/Vega	Oxman, 2015	
32. Barro Negro		Perfil expuesto/Vega	Fernández et al., 1991	
33. Yavi 7/ Palca 9		Perfiles expuestos/Vega	Kulemeyer y Lupo, 1998; Lupo, 1998; Schäbitz et al., 2001; Kulemeyer, 2005	
34. Laguna Cotagua	Laguna altoandina	Kulemeyer et al., 2013		
35. El Infiernillo	Perfil expuesto/Vega	Garralla, 2003		

TABLA 1 – Continuación

Área	Sitio	Tipo de ambiente depositacional	Referencia
Cuyo (Argentina)	36. Salinas del Bebedero	Salina	Rojo, 2003; Rojo et al., 2012b
	37. Salado/Salina 2	Vega altoandina	Markgraf, 1983
	38. Gruta del Indio	Sitio Arqueológico (cueva)	D'Antoni, 1983; Paez et al., 2010
	39. Arroyo La Estacada	Secuencias aluviales	Rojo, 2009; Rojo et al., 2012a; Paez et al., 2010; Navarro et al., 2012
	40. Vega de las Herraduras	Vega	Srur, 2002; Navarro et al., 2012
	41. Agua de la Cueva	Sitio Arqueológico (cueva)	Paez et al., 2010; Navarro et al., 2012
	42. La Guevarina/ Villa Atuel	Secuencia aluvial	Paez et al., 2010; Guerci, 2016
	43. Agua Buena	Secuencia aluvial	Navarro et al., 2010, 2012; Paez et al., 2010
	44. Laguna El Sosneado	Laguna	Navarro et al., 2010, 2012
Patagonia Norte	45. Laguna Cari Laufquén Chica	Laguna	Schäbitz, 1999; Schäbitz y Liebricht, 1998
	46. Salinas del Gualicho I y II	Salinas	Schäbitz, 1999
	47. Campo Moncada 2	Sitio Arqueológico (alero)	Paez, 1991
	48. Cueva Epullán Grande	Sitio Arqueológico (cueva)	Prieto y Stutz, 1996
	49. Valle Encantado/La Primavera	Paleomadrigueras	Markgraf et al., 1997
Patagonia Sur	50. Los Toldos C3/C13/C1	Sitio arqueológico (cuevas)	Paez et al., 1999; de Porras et al., 2008, 2009; Prieto et al., 2018
	51. La María CCM/ CT	Sitio arqueológico (cuevas)	de Porras, 2010
	52. Alero Cárdenas	Sitio arqueológico (alero)	Mancini, 1998
	53. Cueva La Martita	Sitio arqueológico (cuevas)	Mancini, 1998
	54. Piedra Museo	Sitio arqueológico (alero)	Borromei, 2003
	55. Lago Cardiel	Lago	Markgraf et al., 2003

sedimentológicos los de mayor relevancia paleoambiental y paleoclimática. Aun cuando estos lagos fueron considerados sitios ideales para la reconstrucción del clima en esta área, el gran tamaño de estas cuencas con grandes áreas de captación de polen no permitió reflejar claramente cambios en las comunidades vegetales a escala local y regional. Por otro lado, las cronologías de estos registros polínicos resultaron ser poco precisas debido al fuerte efecto reservorio sobre las fechas radiocarbónicas que existe generalmente en estas cuencas altoandinas.

Sobre la ladera oeste de los Andes (18°-30° S), en las últimas décadas, la historia paleoambiental y paleoclimática del desierto de Atacama ha sido estudiada a partir del registro de macrorrestos vegetales preservado en paleomadrigueras de roedores (e.g., Betancourt *et al.*, 2000; Latorre

et al., 2002, 2003) mientras que el análisis polínico en estos mismos archivos es relativamente reciente (Maldonado *et al.*, 2005; Díaz *et al.*, 2012; Mujica *et al.*, 2015; de Porras *et al.*, 2017; Fig. 1.1; Tab. 1). Esto se debe a que el análisis de paleomadrigueras en el desierto de Atacama fue aplicado de la misma manera que sobre los *packrat middens* (paleomadrigueras construidas por roedores del género *Neotoma*) de América del Norte, en los cuales el registro polínico no reflejaba efectivamente el ambiente donde la madriguera había sido construida (King y Van Devender, 1977; Thompson, 1985; Davis y Anderson, 1987; Anderson y Van Devender, 1991). Sin embargo, el registro polínico de madrigueras de roedores en la Quebrada del Chaco (25,5° S), en el desierto de Atacama (Maldonado *et al.*, 2005) fue el primero que permitió reconstruir la dinámica climática y am-

biental del sur del desierto desde 50.000 cal. años AP y su relación con los sistemas de precipitación tanto tropical como extra-tropical. A partir de este estudio, el registro polínico de paleomadrigueras se ha convertido en un indicador fundamental y complementario de otros *proxies* analizados en las madrigueras (e.g., macrorrestos vegetales, cutículas, ADN fósil) para las reconstrucciones de los ambientes y el clima del Cuaternario tardío entre los 18° S y 30° S (Díaz *et al.*, 2012; Mujica *et al.*, 2015; de Porras *et al.*, 2017) (Fig. 1.1; Tab. 1). Recientemente de Porras *et al.* (2015) demostraron, a través de un análisis de polen de madrigueras actuales del desierto de Atacama, que las asociaciones polínicas preservadas en ellas reflejan la vegetación de manera mucho más balanceada que los espectros polínicos de muestras superficiales.

Sobre la ladera este de los Andes (22-27° S), en el noroeste argentino, la dinámica paleoambiental desde el Pleistoceno Tardío ha sido estudiada sobre la base de registros polínicos de lagunas, perfiles expuestos de sucesiones aluviales e inclusive testigos sedimentarios del fondo de valles desde la década de 1980 (Fig. 1.1; Tab. 1). Estos estudios han demostrado el potencial de las sucesiones aluviales para la reconstrucción del paisaje y el clima del Cuaternario tardío a diferentes escalas espaciales y temporales (Lupo *et al.*, 2018 y bibliografía allí citada). Los registros polínicos de las vegas altoandinas también constituyen un archivo paleoclimático ampliamente distribuido y utilizado en esta región (e.g., Markgraf, 1985; Stinnesbeck, 2014; Oxman, 2015) y ha sido complementado con el análisis de indicadores sedimentológicos e isotópicos (Schitteck, 2014; Schitteck *et al.*, 2016).

En la región centro-oeste de la Argentina (32°-35° S), la primera síntesis paleoambiental regional para los últimos 12.000 cal. años, fue realizada por Markgraf (1983) a partir del registro polínico del sitio arqueológico Gruta del Indio (35° S, 670 m s.n.m.; D'Antoni, 1983) y de dos registros de vegas andinas: Salado (35° S; 3.100 m s.n.m.) y Salina 2 (32° S; 2.000 m s.n.m.) (Fig. 1.1; Tab. 1). Aun cuando el análisis polínico de estos registros era de baja resolución y carecían de un control cronológico exhaustivo, este esquema permaneció vigente hasta que, recién 20 años después, se retomaron intensivamente las investigaciones en esta área. Así, se comenzaron a analizar en la cordillera y

pre-cordillera (< 3.000 m s.n.m.), sucesiones aluviales (terrazas, abanicos aluviales; Rojo *et al.*, 2012a; Navarro *et al.*, 2010) y secuencias arqueológicas (Paez *et al.*, 2010) junto con testigos sedimentarios de lagos salinos (Rojo *et al.*, 2012b), lagunas (Navarro *et al.*, 2010) y vegas (Srur, 2002), cuyos resultados principales fueron compilados en Paez *et al.* (2010) y Navarro *et al.* (2012) (Fig. 1.1; Tab. 1). De acuerdo con estos autores, aún con los nuevos registros analizados, no es posible proponer un nuevo esquema paleoambiental dado que son muy escasos y diversos, en particular entre 10.000 y 6.000 cal. años AP.

En la ladera oeste de los Andes (29°-32° S), los registros polínicos sobre los cuales se basa el conocimiento actual de la dinámica ambiental del Cuaternario tardío han sido aquellos de los bosques pantanosos (Villagrán y Varela, 1990; Villa-Martínez y Villagrán, 1997; Maldonado y Villagrán, 2002, 2006) (Fig. 1.1; Tab. 1). Solamente existe en esta área un registro polínico de madrigueras de roedores que abarca el Holoceno (Río Potrerillos, 29° S; Rozas, 2012) y, recientemente, se están analizando los primeros registros polínicos de lagos altoandinos con excelentes resultados en términos de paleoambientales y paleoclimáticos desde el Pleistoceno Tardío (15.000 cal. años AP) con un excelente control cronológico (Maldonado *et al.*, 2015; Martel-Cea *et al.*, 2016) (Fig. 1.1; Tab. 1).

En la Patagonia argentina, extremo sureste de la DAS, se cuenta con numerosos registros polínicos provenientes en su mayoría de sitios arqueológicos y en menor medida de lagunas saladas, grandes lagos y paleomadrigueras de roedores (Fig. 1.1; Tab. 1). En la Patagonia norte (39-46° S), los registros polínicos de la Laguna Cari Laufquén Chica (Schäbitz y Liebricht, 1998; Schäbitz, 1999) junto con las salinas del Gualicho I y II (Schäbitz, 1999) y los sitios arqueológicos Cueva Epullán Grande (Prieto y Stutz, 1996) y Campo Moncada (Paez, 1991) permitieron establecer la historia paleoambiental de las comunidades semiáridas de las mesetas extra-andinas durante todo el Holoceno (Fig. 1.1; Tab. 1). Además, el registro polínico de dos series de paleomadrigueras del Holoceno Medio-Tardío (La Primavera y Valle Encantado; Markgraf *et al.*, 1997), el primero de paleomadrigueras de roedores en América del Sur, reveló detalles sobre la dinámica del ecotono bosque Subantártico-estepa Patagónica, con un cambio principal a ca. 1.800

cal. años AP cuando el bosque fue reemplazado por una estepa arbustiva abierta.

La mayoría de los registros polínicos disponibles en la Patagonia sur (47-49° S) proviene de sitios arqueológicos con excepción del registro lacustre del Lago Cardiel (Fig. 1a; Tab. 1). Todos los sitios arqueológicos estudiados se encuentran en la Meseta Central de Santa Cruz (e.g., Los Toldos, La María, La Martita, Alero Cárdenas, Tab. 1) dado que esta área presenta secuencias sedimentarias con evidencias de la presencia de ocupaciones humana tempranas para América del Sur y que datan del Pleistoceno Tardío (ca. 13.000 cal. años AP). Así, los registros fósiles de esta área permitieron no solo reconstruir la dinámica paleoambiental de las estepas semiáridas del sur de Patagonia desde el Pleistoceno Tardío sino dar el contexto ambiental a las ocupaciones humanas desde entonces (e.g., Prieto *et al.*, 2018 y bibliografía allí citada). Por otro lado, el registro *multiproxy* del Lago Cardiel ha sido un referente para el área, aunque la secuencia polínica no muestra cambios significativos durante el Holoceno y han sido los indicadores sedimentológicos los más importantes en términos paleoambientales y paleoclimáticos (Markgraf *et al.*, 2003). Al igual que para los lagos del Altiplano, el gran tamaño del Lago Cardiel implica un área de captación de polen muy grande que sumado a que gran parte de las plantas de las estepas arbustivas que lo rodean presentan polinización entomófila, resulta en un sitio poco sensible para registrar los cambios de la vegetación a escala local y regional.

AMBIENTES DE DEPOSITACIÓN Y METODOLOGÍAS DEL ANÁLISIS POLÍNICO EN LA DAS

Tal como se ha mencionado en la sección de antecedentes, las zonas áridas y semiáridas de la DAS presentan pocos registros convencionales, como lagos y turberas, analizados en palinología del Cuaternario tardío y para los cuales fueron desarrolladas originalmente las metodologías de esta disciplina. En estas zonas, sin embargo, existen múltiples archivos “no convencionales” con un alto potencial para estudiar la dinámica ambiental y climática del pasado. Estos han presentado un desafío al momento de interpretar su señal polínica en términos paleoambientales y paleoclimáticos, para lo cual se han desarrollado nuevas metodologías

o bien adaptado las metodologías tradicionales.

Las teorías de dispersión polínica planteadas para ecosistemas con vegetación dominada por árboles y cuencas de depositación como lagos (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993; Sugita *et al.*, 1999) no puede aplicarse a ninguna de las zonas de la DAS porque (1) la vegetación está principalmente dominada por comunidades arbustivas, subarbustivas (arbustos en cojín) y herbáceas (incluidas las gramíneas); (2) muchas de las especies de estas comunidades vegetales presentan síndrome de polinización entomófila y; (3) la mayoría de los ambientes depositacionales disponibles a lo largo de la DAS son cuevas, paleomadrigueras, vegas u otro tipo de humedales. La dispersión polínica actual en relación con la vegetación a lo largo de la DAS solo ha sido estudiada en la Patagonia norte de Argentina, a partir de muestras de sedimento superficial y el análisis de curvas isopolínicas (Paez *et al.*, 2001). Sin embargo, varios estudios han explorado la relación polen-vegetación regional a lo largo de gradientes climáticos para entender cómo se encuentran representadas actualmente estas comunidades vegetales a través de su señal polínica (e.g., Schäbitz, 1989, 1999; Mancini, 1993, 1998; Burry *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2010; Collao-Alvarado *et al.*, 2015; Maldonado *et al.*, 2016; de Porras *et al.*, 2017). Además de estos estudios, otros han desarrollado *sets* de calibración polen/clima actual en el sur de América del Sur con el objetivo final de reconstruir cuantitativamente determinadas variables climáticas (e.g., temperatura de verano/invierno, precipitación media anual y de verano) a partir de registros polínicos fósiles (Markgraf *et al.*, 2002; Tonello *et al.*, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013). Si bien estos trabajos incorporaron muestras polínicas de sedimento superficial de las zonas áridas y semiáridas, los registros polínicos fósiles sobre los cuales se realizaron las reconstrucciones cuantitativas se encuentran ubicados fuera de la DAS (e.g., ecotono bosque Subantártico-estepa graminosa, bosque Valdiviano) y por lo tanto no fueron considerados en este trabajo.

Aunque los análogos actuales deberían provenir del mismo ambiente depositacional que el registro polínico fósil (Birks y Gordon, 1985), las muestras de superficie (o suelo superficial) han sido las más utilizadas con este propósito en diferentes zonas de la DAS sin importar el tipo de regis-

tro fósil a interpretar (*e.g.*, Mancini, 1998; Schäbitz, 1999; González-Silvestre *et al.*, 2013). Solamente en el norte de Chile, la relación polen/vegetación a escala regional se ha establecido, además, a partir de muestras de madrigueras actuales de roedores (sin consolidar o en formación) a lo largo de gradientes ambientales (de Porras *et al.*, 2017) dado que actualmente el registro polínico fósil más utilizado en el desierto de Atacama son las paleomadrigueras. De hecho, un análisis conjunto de la vegetación y su señal polínica en muestras de superficie y de madrigueras actuales en diferentes comunidades vegetales del norte de Chile demostró que la señal polínica de las madrigueras proveen un reflejo mucho más balanceado (polen de plantas con polinización anemófila *versus* entomófila) de la vegetación

respecto de las muestras de superficie dado el gran número de plantas con polinización entomófila en la flora del desierto y las combinación de las vías de depositación (viento, roedores) y escala espacial (local/regional) del polen en las madrigueras respecto de las muestras de superficie (viento/regional). A escala local, diferentes autores han investigado la relación polen-vegetación de ambientes fluviales (Rojo, 2009; Navarro *et al.*, 2010), cañadones (de Porras, 2010), en valles montanos (Torres *et al.*, 2011) y la dispersión de polen en el interior de cuevas (de Porras *et al.*, 2011), las cuales han sido fundamentales para realizar una correcta interpretación de los registros polínicos fósiles (Rojo *et al.*, 2012a; Torres *et al.*, 2016) ya que pudieron diferenciar la señal polínica de la vegetación zonal/azonal o local/regional.

TABLA 2 – Ventajas y desventajas de los diferentes ambientes depositacionales utilizados para el análisis polínico fósil en diferentes zonas de la Diagonal Árida Sudamericana

<i>Ambiente depositacional</i>	<i>Ventajas</i>	<i>Desventajas</i>
<i>Lagos/Lagunas Altoandinas</i>	<i>Secuencias continuas</i>	<i>Escases de material para dataciones radiocarbónicas</i> <i>Efecto reservorio en dataciones radiocarbónicas</i> <i>Baja concentración polínica</i> <i>Gran tamaño de cuencas (a veces)</i>
<i>Vegas altoandinas</i>	<i>Secuencias continuas (a veces)</i> <i>Mucho material para dataciones radiocarbónicas</i>	<i>Disturbio por actividad de microorganismos y raíces</i> <i>Hiatos depositacionales por desecación</i> <i>Sesgos polínicos por crecimiento de plantas in situ</i>
<i>Bosques pantanosos</i>	<i>Secuencias continuas</i> <i>Mucho material para dataciones radiocarbónicas</i>	<i>Disturbio por actividad de microorganismos y raíces</i> <i>Sesgos polínicos por crecimiento de plantas in situ</i>
<i>Paleomadrigueras</i>	<i>Excelentes condiciones de preservación</i> <i>Alta concentración polínica</i> <i>Mucho material para dataciones radiocarbónicas</i>	<i>Registros discontinuos</i> <i>Tiempo de formación desconocido (años, décadas?)</i> <i>Probables sesgos polínicos por conducta del roedor</i>
<i>Sitios Arqueológicos (cuevas/aleros)</i>	<i>Excelentes condiciones de preservación</i>	<i>Secuencias discontinuas</i> <i>Disturbio/sesgos polínicos por actividad humana y animal</i> <i>Hiatos depositacionales</i>
<i>Sucesiones/abanicos aluviales</i>	<i>Muy abundantes y potentes</i>	<i>Secuencias discontinuas</i> <i>Tasa de depositación variable</i> <i>Presencia intermitente y/o escasa de material para datar</i>
<i>Lagunas salinas y/o someras</i>	<i>Secuencias continuas (a veces)</i>	<i>Hiatos depositacionales por desecación o erosión</i> <i>Baja concentración polínica</i> <i>Gran tamaño de cuencas (a veces)</i>

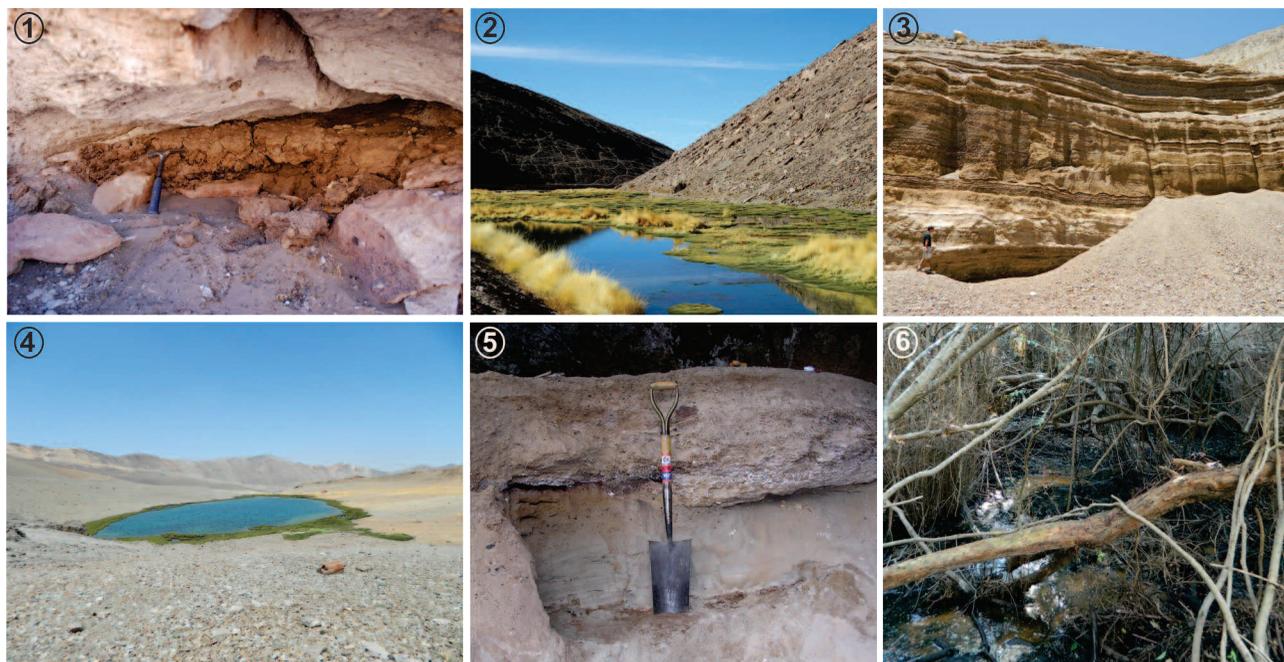


Figura 3. Ambientes depositacionales a lo largo de la Diagonal Árida Sudamericana 1, Paleomadriguera; 2, Vega altoandina; 3, Perfil expuesto; 4, Laguna altoandina; 5, Secuencia sedimentaria de sitio arqueológico; 6, Bosque pantanoso.

Los archivos ambientales más abundantes en la DAS son registros discontinuos (exceptuando lagos y lagunas), con tasas de depositación variables (depósitos aluviales, vegas y cuevas) y/o desconocidas (paleomadrigueras de roedores) y condiciones diferenciales de preservación (depósitos aluviales y cuevas) (Tab. 2; Fig. 3). Esto ha generado la necesidad de estudiar la tafonomía polínica en estos registros para detectar probables sesgos y así realizar reconstrucciones robustas y confiables. Así, junto con el estudio de la relación polen-vegetación a escala local se han estudiado las vías de depositación polínica (viento, agua, humanos, animales, gravedad por plantas creciendo sobre o cerca) y la preservación del polen a lo largo de las secuencias (e.g., de Porras, 2010; Rojo *et al.*, 2012a; Prieto *et al.*, 2018). Además, dado el carácter discontinuo de la mayoría de estos registros, en muchos de los casos se requiere de un control cronológico exhaustivo de las secuencias lo que resulta difícil en algunos casos por la escasez de material orgánico sobre el cual realizar dataciones radiocarbónicas (e.g., sucesiones aluviales, cuevas; Tab. 2) y/o en otros por una limitante económica. Por ejemplo, las sucesiones aluviales presentan grandes cambios en la tasa de sedimentación representados por niveles de clastos o arena gruesa con es-

caso material orgánico para datar, intercalados con niveles de limos y arcillas donde el contenido de materia orgánica aumenta sustancialmente (Paez *et al.*, 2010; Navarro *et al.*, 2012; Rojo *et al.*, 2012a). Por el contrario, en el caso de las paleomadrigueras, el material orgánico (fecas, restos de plantas e insectos) es abundante, pero se debe fechar cada una de ellas para obtener una serie temporal completa (> 20 madrigueras) lo que implica una inversión económica importante (Betancourt y Saavedra, 2002; Maldonado *et al.*, 2005). El carácter discontinuo de muchas de las secuencias disponibles permite en muchos casos obtener solo registros para algunas ventanas temporales, por lo que en la mayoría de las zonas de la DAS, es necesario obtener varios registros para poder extrapolar las inferencias a escala local y aún más a escala regional. Aun así, a veces es difícil que estos sean considerados confiables, aunque la dirección y sincronía de los cambios ambientales y climáticos sean concordantes.

Por otro lado, las muestras de las secuencias polínicas “continuas” de lagos o lagunas altoandinas frecuentemente presentan un efecto reservorio (Tab. 2), es decir, contaminación con carbono más antiguo por exposición subaérea de los sedimentos (por desecación parcial) o por lavado/

erosión de rocas antiguas presentes en la cuenca y ricas en carbonatos que se incorporan al lago/laguna (Geyh *et al.*, 1998, 1999). Dado que el material orgánico es escaso en este tipo de cuencas por tratarse de ambientes poco productivos, las cronologías radiocarbónicas se realizan sobre muestras de sedimento (material límnic) y por lo tanto las edades obtenidas suelen resultar mucho más antiguas (Geyh *et al.*, 1998, 1999). Diferentes estudios han tratado de controlar el efecto reservorio en las cronologías datando la interface agua-sedimento de los lagos y las lagunas altoandinas y substrayendo este lapso a las demás fechas, aunque esto solo es válido si asumimos que el efecto reservorio fue constante en el tiempo. Otros han desarrollado, además, cronologías independientes a las radiocarbónicas, basadas en ^{210}Pb (Martel-Cea *et al.*, 2016) o bien en paleomagnetismo (Tinner *et al.*, 2018), lo que ha permitido tener un mejor control cronológico de las secuencias. Por otro lado, algunos registros de lagos y lagunas altoandinas, sobre todo aquellos del Norte Chico (Chile) y Cuyo (Argentina), presentan una limitante temporal ya que no son más antiguas que el Pleistoceno Tardío (15.000-18.000 cal. años AP) dado que las áreas más elevadas de los Andes estuvieron cubiertas por glaciares durante el Último Máximo Glacial.

CASOS DE ESTUDIO

A continuación, se presentan tres ejemplos de reconstrucción de la dinámica paleoambiental y paleoclimática desarrollados en tres zonas diferentes de la DAS y sobre la base de registros polínicos de diferentes archivos naturales: el desierto de Atacama y los Andes mediterráneos de Chile y la meseta patagónica en la Argentina. Los registros del primer y segundo caso se encuentran publicados (Martel-Cea *et al.*, 2016; de Porras *et al.*, 2017), mientras que el tercero, solamente ha sido publicado parcialmente por Paez *et al.* (1999), de Porras *et al.* (2008, 2009) y Prieto *et al.* (2018).

Paleoambientes del desierto de Atacama

En el desierto de Atacama, los cambios en la vegetación se reflejan principalmente como desplazamientos altitudinales de las unidades de vegetación (de menor a mayor altura: Prepuna, Puna, Estepa Altoandina; ver sección Clima, ambiente y vegetación actual) principalmente en relación con las lluvias de origen tropical (verano). Si aumenta (dis-

minuye) la precipitación, los pisos de vegetación (o algunos elementos de ellos) descienden (ascienden) en altitud por la ladera oeste de los Andes y estos movimientos son posibles de explorar a través del registro polínico. A partir de esto y con el objetivo de estudiar la dinámica paleoambiental y paleoclimática de la zona centro del desierto de Atacama (23°-25° S) desde el Pleistoceno Tardío, de Porras *et al.* (2017) analizaron los registros polínicos de cuatro series de madrigueras fósiles (Cerros de Aiquina, CDA; Lomas de Tilocalar, LdT; Quebrada Zorras, QZO y Barrancas Blancas; BB) ubicadas a diferente latitud y altitud, en la Prepuna (Fig. 4). Estos registros polínicos fueron interpretados en términos de vegetación (y a partir de esta, el clima) utilizando las relaciones polen de madrigueras-vegetación actual establecidas a lo largo de dos transectas (22° S y 24° S) del área de estudio (de Porras *et al.*, 2017). Los registros polínicos mostraron condiciones mucho más húmedas que las actuales entre 16.000 y 11.000 cal. años AP en la zona centro del desierto de Atacama evidenciadas por desplazamientos descendientes de la vegetación de ca. 300-400 m en altura asociadas a la ocurrencia de las fases pluviales de los Andes Centrales (*Central Andean Pluvial Phase*) CAPE I (17.500-14.200 cal. años AP) y CAPE II (13.800-9.700 cal. años AP), previamente descritas para la región a partir de otros registros e indicadores como macrorrestos vegetales de las mismas series de madrigueras, niveles freáticos de paleohumedales y paleovertientes y niveles de lagos del Altiplano (Betancourt *et al.*, 2000; Latorre *et al.*, 2002, 2003, 2006; Rech *et al.*, 2002; Maldonado *et al.*, 2005; Quade *et al.*, 2008; Gayó *et al.*, 2012a,b; Sáez *et al.*, 2016). Estas condiciones prevalecieron durante el Holoceno Temprano (11.000-8.500 cal. años AP) pero fueron cambiando gradualmente hacia escenarios cada vez más secos hasta establecerse condiciones hiperáridas (más áridas que el presente) durante el Holoceno Medio, evidenciado a su vez en el registro arqueológico a través del evento de discontinuidad ocupacional denominado "silencio arqueológico" (Nuñez *et al.*, 2002, 2013). Alrededor de 4.000 cal. años AP, todas las series de paleomadrigreras muestran el establecimiento de condiciones similares a las actuales en esta zona del desierto de Atacama. Las evidencias ambientales e inferencias climáticas del registro polínico de paleomadrigreras de la zona centro del desierto de Atacama son con-

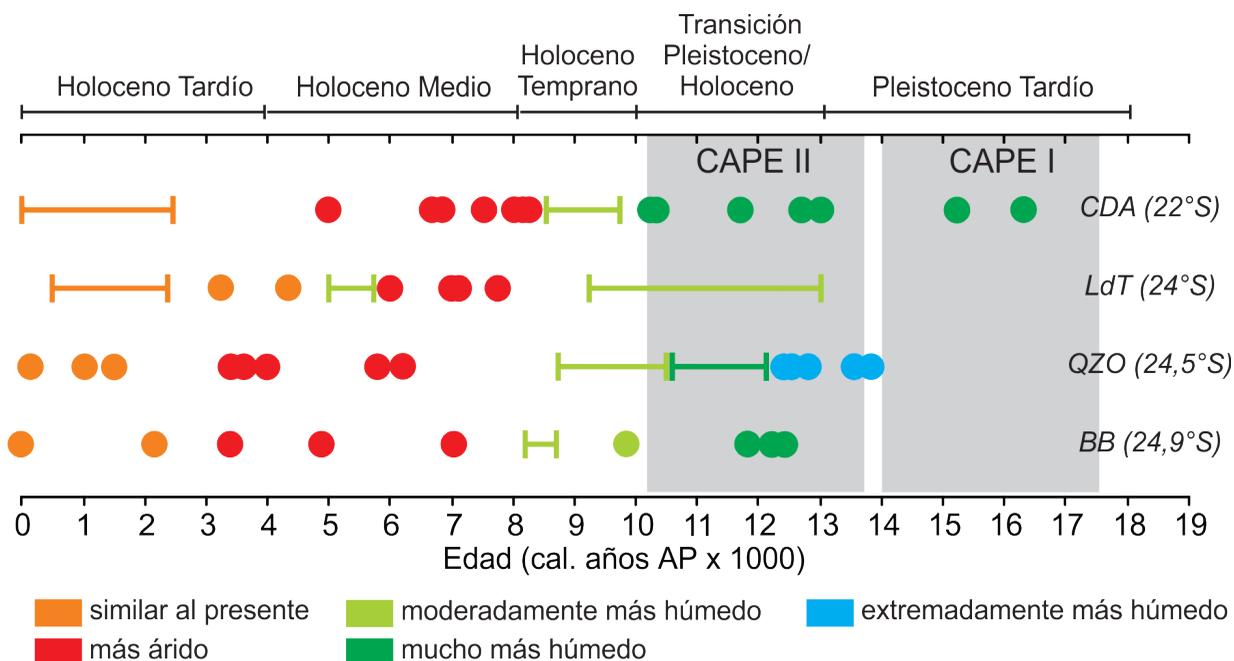


Figura 4. Cambios de las condiciones ambientales en el centro del desierto de Atacama inferidos a partir del análisis polínico de cuatro series de madrigueras de roedores fósiles del desierto de Atacama: Cerros de Aiquina (CDA), Lomas de Tilocalar (LdT), Quebrada Zorras (QZO) y Barrancas Blancas (BB) (modificado de de Porras *et al.*, 2017).

cordantes con aquellas previamente obtenidas a escala regional demostrando el potencial de este tipo de registros en términos paleoambientales y paleoclimáticos.

Paleoclima en ambientes altoandinos de los Andes mediterráneos (Chile)

A diferencia de los lagos del Altiplano, los de los Andes mediterráneos (Chile) son la principal fuente de información paleoclimática en esta zona. No solo son numerosos, sino que además presentan excelentes condiciones de preservación y registros sedimentarios finamente laminados que, en algunos casos, datan del Pleistoceno Tardío (15.000 cal. años AP) (Maldonado *et al.*, 2015). Sin embargo, su estudio es relativamente reciente dado probablemente a las difíciles vías de acceso (a veces varias horas a caballo), a la posibilidad de acceder solo estacionalmente (primavera-verano) en ausencia de nieve y a las difíciles condiciones de muestreo que ofrece el clima en la alta cordillera. Esta área de la DAS resulta particularmente importante en términos paleoclimáticos ya que se encuentra bajo la influencia de las tormentas de invierno asociadas al borde norte del sistema

de vientos del oeste. Por otro lado, el agua de la cual dependen las sociedades de una de las áreas más densamente pobladas de Chile para el consumo y el desarrollo de las actividades económicas (*e.g.*, agricultura, ganadería) proviene de esta parte de los Andes, por lo que entender la dinámica natural de la precipitación a diferentes escalas temporales resulta fundamental en términos del presente escenario de cambio climático.

El análisis palinológico de la Laguna Chepical (Fig. 5), una laguna altoandina del norte de Chile (33° S; 3.000 m s.n.m.), se realizó a partir del análisis de testigos cortos de sedimento extraídos con un muestreador UWITEC desde un bote tipo Zodiac. La cronología de los testigos se estableció a partir de un modelo de edad/profundidad desarrollado con el paquete Bacon de R (Blaauw y Christen, 2011) basado en cinco dataciones radiocarbónicas calibradas utilizando la curva del Hemisferio Sur (SHCal13; Hogg *et al.*, 2013) con el programa Calib 7.0.2 (Stuiver *et al.*, 2005), combinado con perfiles de actividad de ²²⁶Ra, ²¹⁰Pb y ¹³⁷Cs para la parte superior del testigo (de Jong *et al.*, 2013). Conjuntamente con el desarrollo de la cronología, de Jong *et al.* (2013) recons-

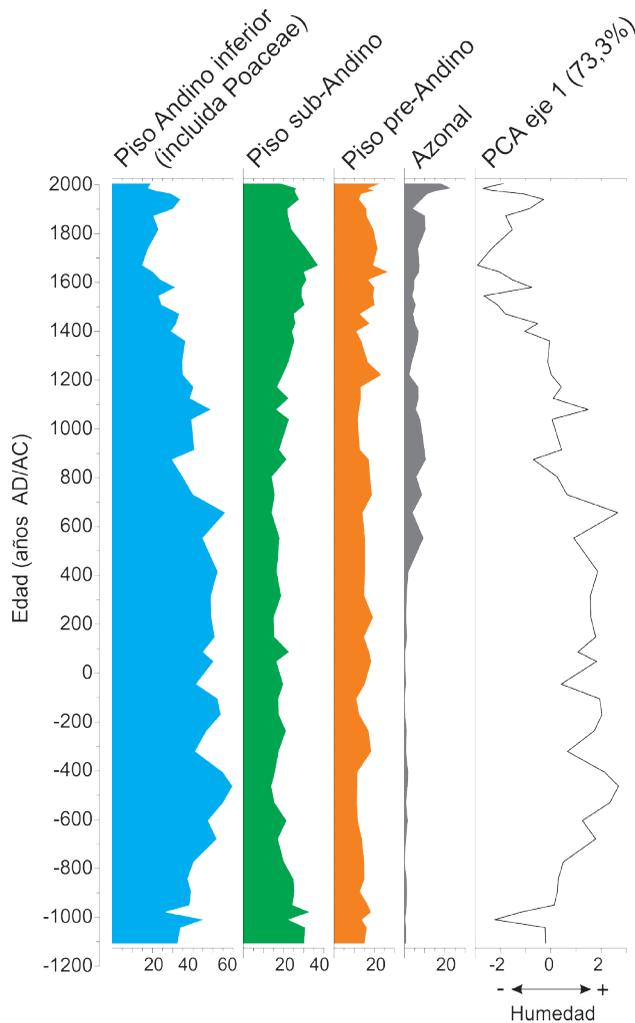


Figura 5. Diagrama polínico resumido de la Laguna Chepical (33° S) en el cual se han agrupado los tipos polínicos por pisos de vegetación (modificado de Martel-Cea *et al.*, 2016). El PCA eje 1 corresponde a los valores de las muestras sobre el primer eje del Análisis de Componentes Principales que acumula el 73,3% de la varianza y se ha interpretado como indicador de humedad.

truyeron, a partir del mismo testigo, la temperatura de verano a partir del análisis de la reflectancia en el rango de la luz visible (índice espectral R570/R630), la cual refleja el contenido de arcilla mineral en sedimentos lacustres. Martel-Cea *et al.* (2016) sumaron el análisis polínico, de partículas de carbón microscópico y de diatomeas y realizaron una reconstrucción multi-*proxy* de las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas de esta zona de la DAS a escala de décadas y milenios. Dado que la laguna se encuentra ubicada biogeográficamente en la provincia Altoandina

(Cabrera y Willink, 1973) y específicamente entre el piso de vegetación Andino inferior y el piso sub-Andino (Luebert y Pliscoff, 2006), un aumento en el porcentaje de tipos polínicos correspondientes al piso Andino inferior (piso sub-Andino) se relacionan con un aumento (disminución) en la precipitación.

El registro polínico de la Laguna Chepical muestra la dominancia de taxones del piso Andino inferior entre 1100 AC y 1 AD que sugiere un desplazamiento hacia menores alturas de los pisos de vegetación asociado a condiciones más húmedas que las actuales (Fig. 5). Entre 1 AD y 800 AD, el registro muestra el momento más húmedo del Holoceno Tardío con incremento en la frecuencia de incendios que estaría reflejando una alta estacionalidad o variabilidad interanual. Durante los siguientes 1.000 años, disminuye la proporción de elementos del piso Andino inferior con el concomitante aumento de aquellos de los pisos Sub y pre-Andinos reflejando un desplazamiento de los pisos hacia mayores alturas e indicando condiciones más secas aún que las actuales que llegan a su máximo entre 1545 y 1670 AD. Desde 1800 AD hasta 1960 AD (año en que se tomó el testigo) se registran nuevamente condiciones húmedas y frías que son reemplazadas alrededor de 1960 AD por condiciones más secas y similares al presente con mayor proporción de tipos polínicos de los pisos Sub y pre-Andinos.

Estos cambios paleoambientales concuerdan completamente con otros registros polínicos de Los Andes como el de la Laguna Grande y la Laguna Chica (32° S; 3.600 m s.n.m.; Maldonado *et al.*, 2005) y con aquellos de los bosques pantanosos costeros ubicados sobre la costa Pacífica (32° S; Maldonado y Villagrán, 2006), sugiriendo que estos cambios en humedad son de carácter regional y están relacionados con lluvias de invierno asociadas al sistema de lluvias de los vientos del oeste.

Dinámica paleoambiental de la meseta patagónica

La Meseta Central de Santa Cruz (46°-49° S) es un área de particular importancia arqueológica por presentar varios sitios con ocupaciones humanas tempranas desde 12.700 cal. años AP (Cardich *et al.*, 1973; Cardich y Paunero, 1994; Miotti, 1998; Miotti y Salemme, 2004). Dado el potencial de las secuencias sedimentarias de los sitios arqueológicos de la Meseta Central, las cuevas y aleros se convirtieron en

los registros polínicos más analizados de esta zona de la DAS (Tab. 1) con el propósito de realizar reconstrucciones del ambiente y la vegetación desde el Pleistoceno Tardío (Prieto *et al.*, 2018 y bibliografía allí citada). Una de las localidades arqueológicas más exhaustivamente estudiadas fue Los Toldos (47° 29' 57" S; 68° 45' 24" O; 427 m s.n.m.), que se encuentra en un cañadón con orientación oeste-este por el fondo del cual fluye un curso de agua intermitente y que cuenta con varias cuevas en ambas laderas de ignimbrita, y de las cuales las más importantes en términos palinológicos fueron las cuevas 3 y 13 (Paez *et al.*, 1999; de Porras *et al.*, 2008, 2009; de Porras, 2010; Prieto *et al.*, 2018). En ambas cuevas se realizaron muestreos de múltiples perfiles en lugares donde la actividad humana no había sido intensiva de acuerdo con el registro arqueológico. Se realizó un análisis exhaustivo de la estratigrafía de cada

perfil con el fin de correlacionarlos y obtener una cronología robusta a partir de dataciones radiocarbónicas. Complementariamente, se realizó el estudio de la tafonomía polínica en cada caso para determinar no solo las condiciones diferenciales de preservación y dispersión polínica por factores abióticos (agua, plantas en la entrada de las cuevas) sino además el potencial sesgo del registro polínico por causas antrópicas como la introducción de restos vegetales a las cuevas (leña o camadas), la destrucción del polen por el fuego (fogones) o la utilización de las cuevas como refugio para las ovejas en el siglo XX (de Porras *et al.*, 2008; de Porras, 2010). Sobre la base de esta metodología, se reconstruyeron la vegetación y las condiciones ambientales de la Meseta Central de Santa Cruz desde el Pleistoceno Tardío a partir de un perfil polínico integrado para la localidad, compuesto por los perfiles de las cuevas 3 y 13 (Fig. 6; de Porras,

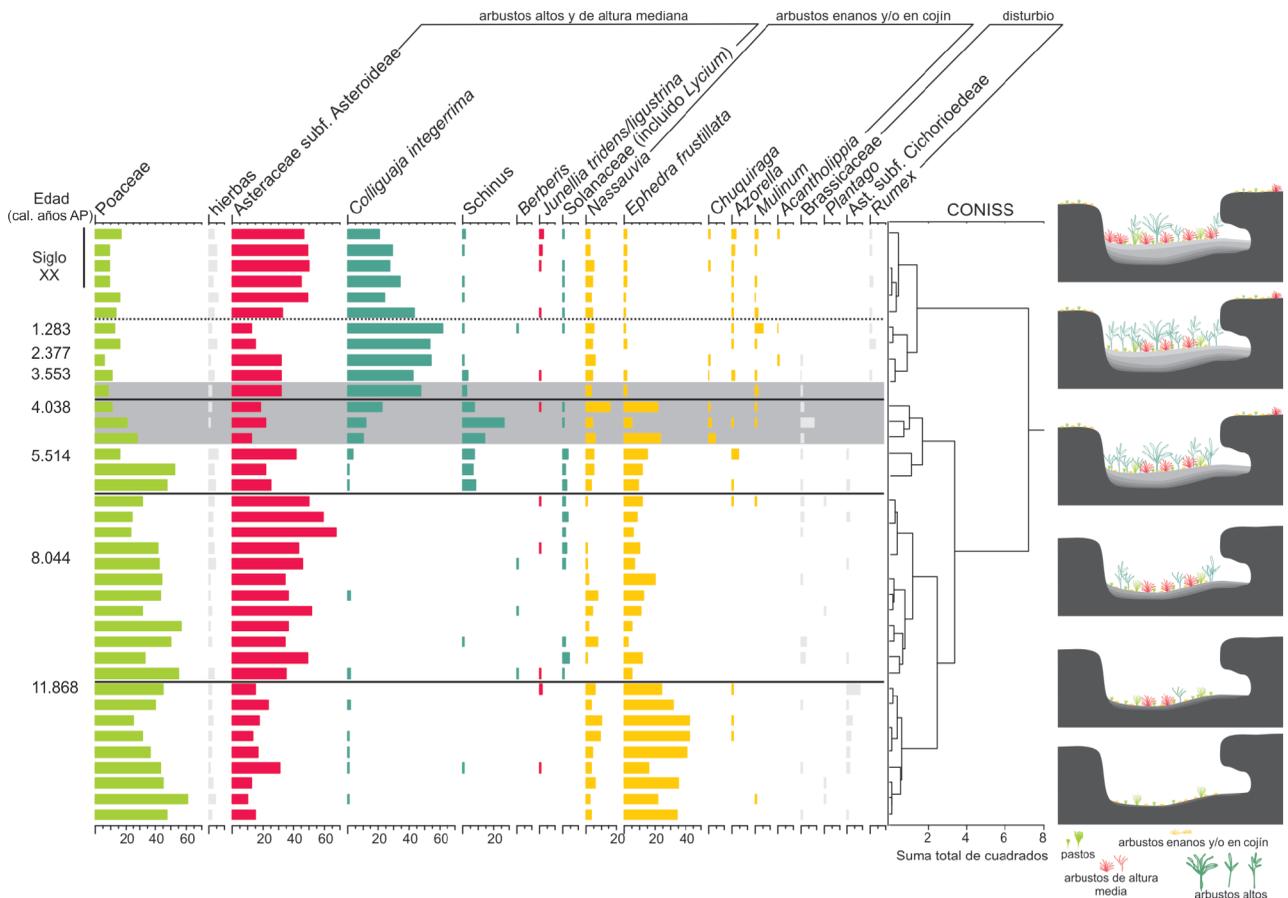


Figura 6. Diagrama polínico integrado en porcentajes de la localidad arqueológica Los Toldos y su interpretación gráfica en términos de cambios de la vegetación. La franja gris corresponde a una capa de ceniza volcánica de la erupción H₂ del volcán Hudson (Naranjo y Stern, 1998) (modificado de de Porras, 2010).

2010). De esta forma se estableció que a *ca.* 11.800 cal. años AP, una comunidad subarbusativa-graminosa relacionada con condiciones más frías que las actuales, pero bajo los mismos valores de precipitación, fue reemplazada por una comunidad arbustiva-graminosa que sugiere un aumento gradual de la temperatura hasta 5.500 cal. años AP, cuando la vegetación y las condiciones ambientales habrían sido similares a las actuales. A partir de *ca.* 4.000 cal. años AP, las comunidades arbustivas experimentaron un cambio como consecuencia de la caída de ceniza volcánica de la erupción H₂ del volcán Hudson, que afectó principalmente a las especies dominantes (*Asteraceae* subf. *Asteroideae* y *Colliguaja integerrima*). A comienzos del siglo XX, el registro polínico muestra un cambio asociado a las explotaciones ovinas que no habría ocurrido como efecto directo del pastoreo sino como consecuencia de la utilización de las cuevas para refugiar a las ovejas (de Porras *et al.*, 2008; de Porras, 2010).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Los trabajos sobre palinología del Cuaternario tardío realizados a lo largo de la DAS han experimentado importantes avances desde la década de 1980, particularmente intensificados en los últimos 30 años. Si bien las diferentes zonas de la DAS presentan una concentración importante de registros polínicos fósiles, con excepción del Perú, aún resulta difícil en algunas áreas (*e.g.*, Cuyo, Patagonia norte) generar marcos paleoclimáticos y paleoambientales desde el Pleistoceno Tardío o bien faltan secuencias que abarquen todo el Holoceno a escala regional. Esto es consecuencia de que muchos de los ambientes depositacionales analizados en estas zonas áridas y semiáridas de América del Sur presentan discontinuidades, que existe una preservación diferencial del polen, una baja representatividad de la vegetación local *versus* regional, entre otros. Sin embargo, existen otras áreas (*e.g.*, desierto de Atacama, Altiplano, noroeste de la Argentina) donde no solo se ha podido establecer un marco paleoclimático, sino que además se ha discutido la dinámica climática pasada a una escala suprarregional (*e.g.*, Andes Centrales) relacionada con forzantes climáticos comunes (*e.g.*, precipitaciones de origen tropical). Así, y a partir de los tres casos de estudio presentados en este trabajo, los registros polínicos de la DAS han demos-

trado ser sensibles a la variabilidad ambiental y climática desde el Pleistoceno Tardío y han puesto de manifiesto la potencialidad de las zonas áridas y semiáridas para reconstruir la dinámica de los diferentes sistemas que determinan el clima de América del Sur.

Las metodologías utilizadas en los estudios polínicos a lo largo de la DAS no son muy diferentes a las aplicadas en otras áreas, pero requirieron ciertas modificaciones o adaptaciones para conseguir reconstrucciones más confiables y sólidas. En primer lugar, dadas las características de las comunidades vegetales, como es la dominancia de arbustos, arbustos en cojín y hierbas (incluidos los pastos) y especies principalmente entomófilas resultó necesario establecer las relaciones polen-vegetación actual y los patrones de dispersión polínica para comprender mejor las asociaciones polínicas fósiles. En segundo lugar, dadas las características de los ambientes depositacionales, como ambientes aluviales o vegas sobre los que crece la vegetación, los depósitos biogénicos como las madrigueras de rodeos, o bien sitios arqueológicos con disturbio antrópico fue fundamental estudiar la tafonomía polínica, así como establecer un buen control cronológico de las secuencias. Además, el análisis complementario de otros indicadores independientes (litológicos, biológicos y/o geoquímicos) en las mismas secuencias fósiles (cuando fue posible) hicieron aún más confiables y sólidas las reconstrucciones.

La palinología del Cuaternario tardío a lo largo de la DAS ha experimentado un importante desarrollo en los últimos 30 años presentando una serie de desafíos por las características particulares de sus comunidades vegetales, de sus ambientes depositacionales y por las adaptaciones que los investigadores han tenido que aplicar a los diseños y técnicas de muestreo, al procesamiento y análisis de los registros polínicos para obtener reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas en la DAS. En el futuro consideramos que sería importante investigar cuali y cuantitativamente las dinámicas paleoclimáticas de las áreas de la DAS que aún no se han establecido y discutir las a una escala suprarregional con el objetivo de entender integralmente el comportamiento de este rasgo geográfico y climático de América del Sur durante el Cuaternario tardío.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dra. Liliana Lupo por proveer valiosa información sobre los registros polínicos del noroeste de la Argentina y a los Dres. Leandro Rojo y Frank Schäbitz por sus valiosos y constructivos comentarios como revisores. Por último, agradecemos a los proyectos FONDECYT#11150089 (MEdP), FONDECYT# 1140837 (AM) y CONICYT-PIA SOC1405 (MEdP y AM) por el apoyo financiero.

REFERENCIAS

- Abraham, E.M., Garleff, K., Liebricht, H., *et al.* 2000. Geomorphology and paleoecology of the arid diagonal in Southern South America. *Zeitschrift für Angewandte Geologie: Sonderheft SH 1*: 55–61.
- Anderson R.S. y Van Devender, T.R. 1991. Comparison of pollen and macrofossils in packrat (*Neotoma*) middens: a chronological sequence from the Waterman Mountains of southern Arizona, U.S.A. *Review of Palaeobotany and Palynology* 68: 1–28.
- Arroyo, M.T.K., Squeo, F.A., Armesto, J.J. y Villagrán, C. 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean andes: results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 55–78.
- Baied, C.A. y Wheeler, J.C. 1993. Evolution of high Andean Puna ecosystems; environment, climate, and culture change over the last 12,000 years in the Central Andes. *Mountain Research and Development* 13: 145–156.
- Betancourt, J.L., Latorre, C., Rech, J.A., Quade, J. y Rylander, K.A. 2000. A 22,000-year record of monsoonal precipitation from Northern Chile's Atacama Desert. *Science* 289: 1542–1546.
- Betancourt, J.L. y Saavedra, B. 2002. Paleomadrigueras de roedores, un nuevo método para el estudio del Cuaternario de zonas áridas de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 527–546.
- Birks, H.J.B. y Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Academic Press, Londres, 317 p.
- Blaauw, M. y Christen, J.A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457–474.
- Borromei, A. 2003. Palynology at Piedra Museo locality, Santa Cruz Province, Argentina. En: L. Miotti, M. Salemme, y N. Flegenheimer (Eds.), *Where the south winds blow. Ancient evidence of Paleo South Americans*. Center for the study of the First Americans (CSFA), Texas A & M University Press, p. 113–120.
- Bruniard, E.D. 1982. La diagonal árida argentina: un límite climático real. *Revista Geográfica. Instituto Panamericano de Geografía e Historia de México* 95: 5–19.
- Burry, L.S., D'Antoni, L.D. y Frangi, J.L. 2005. Polen y vegetación en la Patagonia extraandina argentina a 45° S. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62: 143–152.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1–50.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington D.C., 117 p.
- Cardich, A., Cardich, L. y Hadjuk, A. 1973. Secuencia arqueológica y cronología radiocarbónica de la cueva 3 de Los Toldos (Santa Cruz, Argentina). *Relaciones Sociedad Argentina de Antropología* 7: 87–122.
- Cardich, A. y Paunero, R. 1994. Mid-Holocene herding in Central Patagonia. *Research & Exploration* 10: 368–369.
- Cavieres, L.A., Peñaloza, A. y Arroyo, M.T.K. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high Andes of central Chile (33°S). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 331–344.
- Collao-Alvarado, K., Maldonado, A., González, L. *et al.* 2015. Estudio de la relación polen-vegetación actual en el Norte de Chile, en el transecto Pozo Almonte-Salar de Huasco (20° 15' S; 69° 06' O). *Gayana Botánica* 72: 125–136.
- D'Antoni, H.L. 1983. Pollen analysis of Gruta del Indio. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1: 83–104.
- Davis, O.K. y Anderson, R.S. 1987. Pollen in packrat (*Neotoma*) middens: pollen transport and the relationship of pollen to vegetation. *Palynology* 11: 185–198.
- de Porras, M.E. 2010. [*Dinámica de la vegetación de la Meseta Central de Santa Cruz durante los últimos 11.000 años a partir del análisis polínico: forzantes bióticos y abióticos*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, p. 137. Inédita.].
- de Porras, M.E., Maldonado, A., De Pol-Holz, R., *et al.* 2017. Late Quaternary environmental dynamics in the Atacama Desert reconstructed from rodent midden pollen records. *Journal of Quaternary Science* 32: 665–684.
- de Porras, M.E., Maldonado, A., Zamora-Allendes, A. y Latorre, C. 2015. Calibrating the pollen signal in modern rodent middens from northern Chile to improve the interpretation of the late Quaternary midden record. *Quaternary Research* 84: 301–311.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2008. Cambios de la vegetación del cañadón de Los Toldos (Santa Cruz) durante el Holoceno medio-tardío en relación con las variaciones climáticas y las ocupaciones humanas. En: F. Morello, M. Martinic, A. Prieto, y G. Bahamonde (Eds.), *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos... y develando arcanos*. Ediciones CEQUA, Punta Arenas, p. 53–60.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2009. Vegetation changes and human occupation in the Patagonian steppe, Argentina, during the late Holocene. *Vegetation History and Archaeobotany* 18: 235–244.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2011. Modern pollen analysis in caves at the Patagonian steppe, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166: 335–343.
- Díaz, F.P., Latorre, C., Maldonado, A., Quade, J. y Betancourt, J.L. 2012. Rodent middens reveal episodic, long-distance plant colonizations across the hyperarid Atacama Desert over the last 34,000 years. *Journal of Biogeography* 39: 510–525.
- de Jong, R., von Gunten, L., Maldonado, A. y Grosjean, M. 2013. Late Holocene summer temperatures in the central Andes reconstructed from the sediments of high elevation Laguna Chepical, Chile (32° S). *Climate of the Past* 9: 1921–1932.
- Erdtman, O.G.E. 1921. Pollenanalytische Untersuchungen von Torfmooren und marinen Sedimenten in Südwest-Schweden. *Arkiv für Botanik* 17:1–173.
- Erdtman, O.G.E. 1943. An Introduction to Pollen Analysis. En: F. Verdoorn (Ed.), *A new series of plant science books* 12. Chronica Botanica Company, Waltham, 239 p.
- Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis. 4th. Edn*. John Wiley & Sons, Chichester, 314 p.
- Fernández, J., Markgraf, V., Paranello, H., *et al.* 1991. Late Pleistocene/Early Holocene Environments and Climates, Fauna, and Human Occupation in the Argentine Altiplano. *Geoarchaeology: An International Journal* 6: 251–272.
- Garleff, K. y Stingl, H. 1998. *Landschaftsentwicklung, Paläoökologie und Klimageschichte der Ariden Diagonaler Südamerikas im Jungquartär*. Bamberger Geographische Schriften Heft 15 Bamberg, 401 p.
- Garleff, K., Schäbitz, F., Stingl, H. y Veit, H. 1991. Jungquartäre Land-

- schaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 359–394.
- Garralla, S. 2003. Análisis polínico de una secuencia sedimentaria del Holoceno Tardío en el Abra del Infiernillo, Tucumán, Argentina. *Polen* 12: 53–63.
- Garreaud, R. 2009. The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences* 7: 1–9.
- Garreaud, R., Lopez, P., Minvielle, M. y Rojas, M. 2013. Large Scale Control on the Patagonia Climate. *Journal of Climate* 26: 215–230.
- Garreaud, R.D., Rutllant, J.A. y Fuenzalida, H. 2002. Coastal lows along the Subtropical West coast of South America: Mean structure and evolution. *Monthly Weather Review* 130: 75–88.
- Garreaud, R.D., Vuille, M. y Clement, A. 2003. The climate of the Altiplano: observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304: 1–18.
- Gayo, E.M., Latorre, C., Jordan, T.E., et al. 2012a. Late Quaternary hydrological and ecological change in the hyperarid core of the northern Atacama Desert (21° S). *Earth-Sciences Review* 113: 120–140.
- Gayo, E., Latorre, C., Santoro, C., Maldonado, A. y De Pol-Holz, R. 2012b. Hydroclimate variability in the low-elevation Atacama Desert over the last 2500 years. *Climate of the Past* 8: 287–306.
- Geyh, M.A., Grosjean, M., Núñez, L. y Schotterer, U. 1999. Radiocarbon reservoir effect and the timing of the Late-Glacial/Early Holocene humid phase in the Atacama Desert (northern Chile). *Quaternary Research* 52: 143–153.
- Geyh, M., Schotterer, U. y Grosjean, M. 1998. Temporal changes of the ¹⁴C reservoir effect in lakes. *Radiocarbon* 40: 921–931.
- González-Silvestre, L., Maldonado, A., Núñez, L., Cartajena, I., Carrasco, C. y de Souza, P. 2013. Condiciones paleovegetacionales y asentamientos humanos durante el formativo temprano: análisis de polen del sitio Tulán-85 (1.530/1.260–460/420 años cal. A.C.), cuenca del Salar de Atacama. *Chungará* 45: 387–410.
- Graf, K. 1992. Pollendiagramme aus den Anden. Eine Synthese zur Klimageschichte und Vegetationsentwicklung seit der letzten Eiszeit. *Physische Geographie* 34: 1–135.
- Grosjean, M. 1994. Paleohydrology of the Laguna Lejía (north Chilean Altiplano) and climatic implications for late-glacial times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 89–100.
- Grosjean, M., Cartajena, I., Geyh, M.A. y Nuñez, L. 2003. From proxy data to paleoclimate interpretation: the mid-Holocene paradox of the Atacama Desert, northern Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 247–258.
- Grosjean, M., van Leeuwen, J.F.N., van der Knaap, W.O., et al. 2001. A 22,000 14C year BP sediment and pollen record of climate change from Laguna Miscanti (23°S), northern Chile. *Global and Planetary Change* 28: 35–51.
- Guerci, A. 2016. [Reconstrucción del clima y la vegetación durante el Holoceno en el río Atuel, sur de Mendoza. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, 89 p. Inédita.]
- Hansen, B.C.S. y Rodbell, D.T. 1995. A Late-Glacial/Holocene pollen record from the eastern Andes of the northern Peru. *Quaternary Research* 44: 216–227.
- Hansen, B.C.S., Wright, J.R. y Bradbury, J.P. 1984. Pollen studies in the Junín area, central Peruvian Andes. *Geological Society of America Bulletin* 95: 1454–1465.
- Hogg, A.G., Hua, Q., Blackwell, P.G., et al. 2013. SHCal13 Southern Hemisphere Calibration, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55: 1889–1903. Doi: 10.2458/azu_js_rc.55.16783.
- Horowitz, A. 1992. *Palynology of arid lands*. Elsevier, Amsterdam, 546 p.
- Houston, J. y Hartley, A. 2003. The central Andean west-slope rain-shadow and its potential contribution to the origin of hyperaridity in the Atacama Desert. *International Journal of Climatology* 23: 1453–1464.
- King, J.E. y Van Devender, T.R. 1977. Pollen analysis of fossil pack-rat middens from the Sonoran Desert. *Quaternary Research* 8: 191–204.
- Kulemeyer, J. 2005. [Holoaná Landschaftsentwicklung im Einzugsgebiet des Río Yavi (Jujuy/Argentina). Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Química y Ciencias de la Tierra, Universidad de Bayreuth, Bayreuth, Alemania, 155 p. Inédita.]
- Kulemeyer, J. y Lupo, L. 1998. Evolución del paisaje bajo influencia antrópica durante el Holoceno Superior. Borde oriental de la Puna, Jujuy, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 263–276.
- Kulemeyer, J., Lupo, L., Madozzo Jaén, M., et al. 2013. Desarrollo del paisaje Holoceno en la cuenca de El Bolsón: gente y ambiente en procesos de cambio y estabilidad. *Revista Diálogo Andino* 41: 25–45.
- Latorre, C., Betancourt, J.L. y Arroyo, M.T.K. 2006. Late Quaternary vegetation and climate history of a perennial river canyon in the Río Salado basin (22°S) of Northern Chile. *Quaternary Research* 65: 450–466.
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A. y Quade, J. 2002. Vegetation invasions into absolute desert: A 45,000 yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat 22°–24°S). *Geological Society of America Bulletin* 114: 349–366.
- Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Quade, J. y Matthei, O. 2003. A vegetation history from the arid prepuna of northern Chile (22–23° S) over the last 13,500 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194: 223–246.
- Latorre, C., Santoro, C.M., Ugalde, P.C., et al. 2013. Late Pleistocene human occupation of the hyperarid core in the Atacama Desert, northern Chile. *Quaternary Science Reviews* 77: 19–30.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. y Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125–144.
- Luebert, F. y Gajardo, R. 2004. Antecedentes sobre la vegetación de la Cordillera de los Patos, Andes de Chile central (Región de Valparaíso, V). *Chloris Chilensis* 7. URL: <http://www.chlorischile.cl-344>.
- Luebert, F. y Plischoff, P. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, 384 p.
- Lupo, L.C. 1998. [Estudio sobre la lluvia polínica actual y la evolución del paisaje a través de la vegetación durante el Holoceno en la cuenca del río Yavi. Borde Oriental de la Puna, Noroeste argentino. Tesis Doctoral, Universidad de Bamberg, Bamberg, 87 p. Inédita.]
- Lupo, L., Bianchi, M., Aráoz, E. et al. 2006. Climate and human impact during the past 2000 years as recorded in the Lagunas de Yala, Jujuy, northwestern Argentina. *Quaternary International* 158: 30–43.
- Lupo, L., Morales, M., Yacobaccio, H., Maldonado, A. y Grosjean, M. 2007. Cambios Ambientales en la Puna Jujeña durante los últimos 1200 años: Explorando su impacto en la economía pastoril. *16° Congreso Nacional de Arqueología Argentina* (Jujuy), *Actas* 3: 151–156.
- Lupo, L., Torres, G. Fierro, P. et al. 2018. El disturbio antrópico en los registros polínicos de montaña durante el Cuaternario tardío en

- el noroeste argentino. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 39–53.
- Maldonado, A., Betancourt, J.L., Latorre, C. y Villagrán, C. 2005. Pollen analyses from a 50,000-yr rodent midden series in the Southern Atacama Desert (25° 30' S). *Journal of Quaternary Science* 20: 493–507.
- Maldonado, A., Cardenas, D., Martel-Cea, J.A., Schittek, K., de Porras, M.E. y Moreiras, S.M. 2015. High altitude vegetation and climate change of the Subtropical Andes of Chile (32°S) during the last 15ka. *19° INQUA Congress, Quaternary Perspectives on Climate Change, Natural Hazards and Civilization*. (Nagoya), T23–05.
- Maldonado, A., de Porras, M.E. y Collao, K. 2016. Modern pollen rainfall from the Chilean Andes (18–33° S) and its application in palaeoclimatic reconstructions. *14° International Palynological Congress, 10° International Organisation of Palaeobotany Conference* (Salvador), Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología 16: 314.
- Maldonado, A., Méndez, C., Ugalde, P., Jackson, D., Seguel, R. y Latorre, C. 2010. Early Holocene climate change and the first peopling of the semiarid coast of northern Chile. *Journal of Quaternary Science* 25: 985–988.
- Maldonado, A. y Villagrán, C. 2002. Paleoenvironmental changes in the semiarid coast of Chile (~32° S) during the last 6200 cal years inferred from a swamp-forest pollen record. *Quaternary Research* 58: 130–138.
- Maldonado, A. y Villagrán, C. 2006. Climate variability over the last 9900 cal yr BP from a swamp forest pollen record along the semiarid coast of Chile. *Quaternary Research* 66: 246–258.
- Mancini, M.V. 1993. Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 77: 129–142.
- Mancini, M.V. 1998. Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 138: 207–219.
- Mancini, M.V., Paez, M.M., Prieto, A.R., Stutz, S., Tonello, M.S. y Vilanova, I. 2005. Mid-Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32°–52° S, Argentina). *Quaternary International* 132: 47–59.
- Mantén, A.A. 1967. Lennart Von Post and the foundation of modern palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 1: 11–22.
- Markgraf, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43–63.
- Markgraf, V. 1985. Paleoenvironmental history of the last 10,000 years in Northwestern Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 1: 1739–1748.
- Markgraf, V., Betancourt, J. y Rylander, K.A. 1997. Late-Holocene rodent middens from Rio Limay, Neuquen Province, Argentina. *The Holocene* 7: 325–329.
- Markgraf, V., Bradbury, P., Schwalb, A., et al. 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene* 13: 581–591.
- Markgraf, V., Webb, R.S., Anderson, K.H. y Anderson, L. 2002. Modern pollen/climate calibration for southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 181: 375–397.
- Marquet, P.A., Santoro, C.M., Latorre, C., et al. 2012. Emergence of social complexity among coastal hunter-gatherers in the Atacama Desert of northern Chile. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 14754–14760.
- Martel-Cea, J.A., Maldonado, A., Grosjean M., et al. 2016. Late Holocene environmental changes as recorded in the sediments of high Andean Laguna Chepical, Central Chile (32° S; 3050 m a.s.l.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 461: 44–54.
- Méndez, C., Gil, A. Neme, G., et al. 2015. Mid Holocene radiocarbon ages in the Subtropical Andes (~29° to 35° S), climatic change and implications on human space organization. *Quaternary International* 356: 15–26.
- Minvielle, M. y Garreaud, R. 2011. Projecting rainfall changes over the South American Altiplano. *Journal of Climate* 24: 4577–4583.
- Miotti, L. 1998. *Zoarqueología de la meseta central y costa de Santa Cruz: un enfoque de las estrategias adaptativas aborígenes y los paleoambientes*. Museo Municipal de Historia Natural, San Rafael, 306 p.
- Miotti, L. y Salemme, M. 2004. Poblamiento, movilidad y territorios entre las sociedades cazadoras-recolectoras de Patagonia. *Complutum* 15: 177–206.
- Moreira-Muñoz, A. 2011. *Plant Geography of Chile. Springer Series: Plant and Vegetation* 5. Springer, New York, 320 p.
- Mujica, I., Latorre, C., Maldonado, A., et al. 2015. Late Quaternary climate change, relict populations and present-day refugia in the northern Atacama Desert: a case study from Quebrada La Higuera (18° S). *Journal of Biogeography* 42: 76–88.
- Muñoz, M., Moreira, A., Villagrán, C. y Luebert, F. 2000. Caracterización florística y pisos de vegetación en los Andes de Santiago, Chile central. *Boletín del Museo Nacional de Historia* 49: 9–50.
- Naranjo, J.A. y Stern, C.R. 1998. Holocene explosive activity of the Hudson volcano, southern Andes. *Bulletin of Volcanology* 59: 291–306.
- Navarro, D., Mehl, A., Zárata, M.A. y Paez, M.M. 2010. Mid-late Holocene environments of Agua Buena locality (34° 50' S; 69° 56' W), Mendoza, Argentina. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 9: 12–14.
- Navarro, D., Rojo, L., De Francesco, C.G. y Hassan, G.S. 2012. Paleoeología y reconstrucciones paleoambientales en Mendoza durante el Holoceno. En: G. Neme y A. Gil (Eds.), *Paleoecología humana en el sur de Mendoza: perspectivas arqueológicas*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, p. 17–56.
- Núñez, L., Cartajena, I. y Grosjean, M. 2013. Archaeological silence and ecorefuges: arid events in the Puna de Atacama during the Middle Holocene. *Quaternary International* 307: 5–13.
- Núñez, L., Grosjean, M. y Cartajena, I. 2002. Human occupations and climate change in the Puna de Atacama, Chile. *Science* 298: 821–824.
- Oxman, B. 2015 [*Paleoambiente y sociedad durante el Holoceno en la Puna Seca Argentina: un abordaje arqueopalinológico*. Tesis doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 258 p. Inédita.].
- Oxman, B., Tchilinguirian, P., Yacobaccio, H. y Lupo, L. 2013. Primeros estudios paleoambientales en Lapao 2 (Puna Seca) y la señal de la Pequeña Edad de Hielo. *Anuario de Arqueología. Departamento de Arqueología, UNR* 5: 375–390.
- Oxman B., Tchilinguirian, P., Yacobaccio, H. y Lupo, L. 2016. Nuevos análisis paleoambientales y sus implicancias arqueológicas durante la Pequeña Edad de Hielo en la Puna. *Dossier Estudios sociales del NOA* 16: 13–37.
- Paez, M.M. 1991. [*Palinología de Campo Moncada 2 (Chubut): interpretación paleoecológica para el Holoceno*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 275 p. Inédita.].
- Paez, M.M., Navarro, D., Rojo, L. y Guerci, A. 2010. Vegetación y pa-

- leoambientes durante el Holoceno en Mendoza. En: M.A. Zárate, A. Gil, y G. Neme (Eds.), *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, p. 175–211.
- Paez, M.M., Prieto, A.R. y Mancini, M.V. 1999. Fossil pollen from Los Toldos locality: A record of the Late-glacial transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53–54: 69–75.
- Paez, M.M., Schäbitz, F. y Stutz, S. 2001. Modern pollen-vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28: 997–1021.
- Prentice, I.C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23: 76–86.
- Prentice, I.C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. En: B. Huntley y T. Webb III (Eds.), *Vegetation History*. Kluwer, La Haya, p. 17–42.
- Prieto, A.R., Mancini, M.V., de Porras, M.E., Bamonte F.P. y Marcos, M.A. 2018. Arqueopalinoología: una revisión del análisis polínico en el contexto de sitios arqueológicos de sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (32°–52° S). En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 54–76.
- Prieto, A.R. y Stutz, S. 1996. Vegetación del Holoceno de la estepa Patagónica: palinología de la cueva Epullán Grande (Neuquén). *Præhistoria* 2: 267–277.
- Quade, J., Rech, J.A., Betancourt, J.L., et al. 2008. Paleowetlands and regional climate change in the central Atacama Desert, northern Chile. *Quaternary Research* 69: 343–360.
- Rech, J.A., Quade, J. y Betancourt, J.L. 2002. Late Quaternary paleohydrology of the central Atacama Desert. *Geological Society of America Bulletin* 114: 334–348.
- Roig, F.A. 1998. La vegetación de la Patagonia. En: M.N. Correa (Ed.), *Flora Patagónica*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 8: 48–166.
- Rojo, L.D. 2003. Análisis palinológico-sedimentológico del Holoceno Superior de Salinas del Bebedero (San Luis, Argentina): primeros resultados. *Revista del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Nueva Serie* 5: 285–289.
- Rojo, L.D. 2009. [*Condiciones paleoambientales durante el Holoceno entre los 33°–34° S (Mendoza y San Luis)*]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, p. 132. Inédita.
- Rojo, L.D., Mehl, A.E., Paez, M.M. y Zárate, M.A. 2012a. Mid- to Late Holocene pollen and alluvial record of the arid Andean piedmont between 33° and 34° S, Mendoza, Argentina: Inferences about floodplain evolution. *Journal of Arid Environments* 77: 110–122.
- Rojo, L., Paez, M.M., Chiesa, J.O., Strasser, E.N. y Schäbitz, F. 2012b. Palinología y condiciones paleoambientales durante los últimos 12.600 cal. años en Salinas del Bebedero (San Luis, Argentina). *Ameghiniana* 49: 427–441.
- Rozas, E. 2012. [*Cambios vegetacionales y paleoclima del Valle del Río Huasco (29°S) durante el Holoceno inferidos a partir del análisis de polen preservado en paleomadrigueras de roedores*]. Tesis de Maestría, Universidad de La Serena, La Serena, 63 p. Inédita.
- Rundel, P.W., Dillon, M.O., Palma, B., Mooney, H.A., Gulmon, S.L. y Ehleringer, J.R. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13: 1–49.
- Rutland, J. y Ulriksen, P. 1979. Boundary layer dynamics of the extremely arid northern Chile: the Antofagasta field experiment. *Boundary Layer Meteorology* 17: 13–33.
- Sáez, A., Godfrey, L.V., Herrera, C., Chong, G. y Pueyo, J.J. 2016. Timing of wet episodes in Atacama Desert over the last 15 ka. The Ground Water Discharge Deposits (GWD) from Domeyko Range at 25° S. *Quaternary Science Reviews* 145: 82–93.
- Schäbitz, F. 1989. Untersuchungen zum aktuellen Pollenniederschlag und zur holozänen Klima- und Vegetationsentwicklung in den Andean Nord-Neuquéns, Argentinien. *Bamberger Geographische Schriften* 8: 1–131.
- Schäbitz, F. 1999. Paläoökologische Untersuchungen an geschlossenen Hohlformen in den Trockengebieten Patagoniens. *Bamberger Geographische Schriften* 17: 1–239.
- Schäbitz, F. 2000. Vegetation and climate history of the eastern flank of the Sierra de Santa Victoria, Jujuy Province, NW-Argentina (first results). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 7–8: 969–984.
- Schäbitz, F. y Liebricht, H. 1998. Landscape and climate development in the south-eastern part of the “Arid Diagonal” during the last 13,000 years. En: K. Garleff y H. Stingl (Eds.), *Landschaftsentwicklung, Paläoökologie und Klimageschichte der Ariden Diagonale Südamerikas im Jungquartär*. Bamberger Geographische Schriften Heft 15, Bamberg, p. 371–388.
- Schäbitz F., Lupo, L., Kulemeyer, J.J. y Kulemeyer J.A. 2001. Variaciones de la vegetación, el clima y la presencia humana en los últimos 15.000 años en el Bordo Oriental de la Puna, provincias de Jujuy y Salta, Noroeste Argentino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 8: 125–130.
- Schäbitz, F., Wille, M., Francois, J.P., et al. 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions – the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 71: 175–190. Doi: 10.1016/j.quascirev.2012.12.006.
- Schitteck, K. 2014. Cushion peatlands in the high Andes of northwest Argentina as archives for palaeoenvironmental research. *Disertationes Botanicae* 412: 1–176.
- Schitteck, K., Forbriger, M., Mächtle, B., et al. 2015. Holocene environmental changes in the highlands of the southern Peruvian Andes (14° S) and their impact on pre-Columbian cultures, 2015. *Climate of the Past* 11: 27–44. Doi: 10.5194/cp-11-27-2015.
- Schitteck, K., Kock, S., Lücke, A., et al. 2016. A high-altitude peatland record of environmental changes in the NW Argentine Andes (24° S) over the last 2100 years. *Climate of the Past* 12: 1165–1180.
- Srur, A. 2002. [*Condiciones paleoambientales durante el Holoceno tardío en la Precordillera (Mendoza)*]. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 67 p. Inédita.
- Stinnesbeck, S. 2014. [*Holozäner Klimawandel und Mensch-Umwelt-Interaktionen in den Hochanden von Nordwest-Argentinien*]. Tesis de Maestría, Universidad de Colonia, Alemania, 103 p. Inédita.
- Stuiver, M., Reimer, P.J. y Reimer, R.W. 2005. CALIB 7.0.2 program.
- Sugita, S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research* 39: 239–244.
- Sugita, S., Gaillard, M.-J. y Broström, A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene* 9: 409–421.
- Tchilinguirian, P., Morales, M.R., Oxman, B., Lupo, L.C., Olivera, D.E. y Yacobaccio, H.D. 2014. Early to Middle Holocene transition in the Pastos Chicos record, dry Puna of Argentina. *Quaternary International* 330: 171–182.
- Tiner, R.J., Negrini, R.M., Antinao, J.L., McDonald, E. y Maldonado, A.

2018. Geophysical and geochemical constraints on the age and paleoclimate implications of Holocene lacustrine cores from the Andes of central Chile. *Journal of Quaternary Science* 33: 150–165.
- Thompson, R.S. 1985. Palynology and *Neotoma* middens. *American Association of Stratigraphic Palynology Contribution Series* 16: 89–112.
- Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410–420.
- Torres, G., Lupo, L., Kulemeyer, J. y Pérez, C. 2016. Palynological evidence of the geoecological belts dynamics from Eastern Cordillera of NW Argentina (23° S) during the Pre-Last Glacial Maximum. *Andean Geology* 43: 151–165.
- Torres, G., Lupo, L. y Pérez, C. 2011. Transporte y depósito polínico arbóreo entre las Sierras Subandinas y la Cordillera Oriental de Jujuy. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46 (Suplemento): 265.
- Veit, H. y Garleff, K. 1995. Evolución del paisaje Cuaternario y los suelos en Chile centro-sur. En: J.J. Armesto, C. Villagrán, y M.K. Arroyo (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, p. 363–387.
- Viale, M. y Garreaud, R. 2014: Summer precipitation events over the western slope of the subtropical Andes. *Monthly Weather Review* 142: 1074–109.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: análisis biogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241–267.
- Villagrán, C., Kalin-Arroyo, M.T. y Marticorena, C. 1983. Efectos de la desertización en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 137–157.
- Villagrán, C. y Varela, J. 1990. Palynological evidence for increased aridity on the Central Chilean coast during the Holocene. *Quaternary Research* 34: 198–207.
- Villa-Martínez, R. y Villagrán, C. 1997. Historia de la vegetación de bosques pantanosos de la costa de Chile central durante el Holoceno medio y tardío. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 391–401.

Doi: 10.5710/PEPAPA.08.07.2018.255

Recibido: 15 de octubre de 2017

Aceptado: 8 de julio de 2018

EL DISTURBIO ANTRÓPICO EN LOS REGISTROS POLÍNICOS DE MONTAÑA DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO EN EL NOROESTE ARGENTINO

LILIANA LUPO¹, GONZALO TORRES¹, PAMELA FIERRO¹, BRENDA OXMAN², ANA CARINA SÁNCHEZ¹, ELIZABETH PEREIRA¹ Y KARSTEN SCHITTEK³

¹Laboratorio de Palinología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA-CONICET). Alberdi 47, San Salvador de Jujuy, 4600, Argentina. lupolc@yahoo.com.ar; gztorres@gmail.com; pamelatatianafierro@gmail.com; anacarina_s@yahoo.com; angie_lour2@hotmail.com

²Instituto de Arqueología, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Filosofía y Letras. CONICET. 25 de Mayo 217/221 3er piso, 1002 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. brendaoxman@gmail.com

³Geographisches Institut, Universität Heidelberg. Im Neuenheimer Feld 348, 69120 Heidelberg, Alemania. schittek@uni-heidelberg.de

Resumen. Para comprender el origen causal de las variaciones del paisaje y particularmente de las comunidades vegetales en los diferentes escenarios ambientales con larga historia de ocupación humana, como los ecosistemas de montaña del noroeste argentino, es importante integrar metodologías que permitan ajustar la interpretación de los diferentes contextos ambientales durante el Cuaternario tardío. En este marco, es fundamental el conocimiento espacio-temporal de las asociaciones vegetales/polínicas indicadoras de actividades antrópicas, con especial énfasis en la problemática de la aparición y el desarrollo de los sistemas agropastoriles. Se analizaron datos de 10 sitios (fluviales, lacustres, vegas, arqueológicos) actuales y fósiles datados por ¹⁴C. Se calculó la abundancia relativa, las frecuencias de ocurrencia y los índices de valor de importancia de los tipos polínicos de la asociación indicadora de disturbio antrópico, como variaciones y tendencias espacio-temporales. Se observó la presencia de disturbio por pastoreo/cultivos/malezas, destacándose los tipos polínicos de pastoreo y las *Amaranthaceae*/*Chenopodiaceae* en todos los sitios. Los rangos de disturbio en los archivos paleoambientales muestran una tendencia al incremento de oeste a este, concentrándose los mayores valores en el Borde Oriental de los Andes. Temporalmente, el Holoceno Temprano presenta los rangos promedios de disturbio más bajos, que aumentan desde el Holoceno Medio al Tardío. Estos resultados son coherentes con los cambios regionales en el manejo y uso del espacio por los habitantes durante el Holoceno en el noroeste argentino y en los Andes Centrales.

Palabras clave. Paleopalínología. Paleoambientes. Sistemas agropastoriles. Arqueopalínología. Andes Centrales. Argentina.

Abstract. ANTHROPIC DISTURBANCE IN MOUNTAIN POLLEN RECORDS DURING LATE QUATERNARY IN NORTHWEST ARGENTINA. To understand the causal origin of landscape variations and particularly plant communities in different environmental settings with a long history of human occupation, such as the mountain ecosystems of northwest Argentina, it is important to integrate working methodologies that allow for the adjustment of the interpretation of the different environmental contexts during the late Quaternary. In this framework, the space-temporal knowledge of the plant and pollen associations that are indicators of anthropic activities is fundamental, with special emphasis on the problem of the appearance and development of agro-pastoral systems. Data from 10 modern and fossil ¹⁴C-dated sites (fluvial, lacustrine, peatlands, archaeological) were analyzed. Relative abundance, frequencies of occurrence and importance value indexes of the pollen types of the association indicating anthropic disturbance were calculated, such as space-temporal variations and trends. Grazing/crops/weeds represent disturbance, with the types of grazing and the presence of *Amaranthaceae*/*Chenopodiaceae* standing out in all the sites. Disturbance ranges increase in the paleoenvironmental archives from west-east, with the Eastern Cordillera of the Andes showing the highest values. Temporally, the Early Holocene presents the lowest average ranges of disturbance, whereas ranges increase from the Middle to the Late Holocene. These results are consistent with regional changes in resource management and land use during the Holocene in the northwest Argentina and the Central Andes.

Key words. Paleopalínology. Paleoenvironments. Agro-pastoral systems. Archaeopalínology. Central Andes. Argentina.

Los ESTUDIOS sobre la vegetación y su representación en el espectro polínico de sitios con disturbio por agricultura/pastoreo y otras actividades humanas están documentados en diversos lugares del mundo a través de sus asociaciones

evidenciadas por el polen de *Poaceae*, *Asteraceae*, *Amaranthaceae*/*Chenopodiaceae*, *Rumex*, *Malvaceae*, *Plantago*, *Artemisia*, entre otros, en los registros europeos (Turner, 1964; Faegri e Iversen, 1989).

En lugares con una importante historia de ocupación humana, como la documentada para los Andes Centrales de América del Sur, el impacto antrópico sobre los ecosistemas naturales como las alteraciones físico-químicas de los suelos, los procesos erosivos y el deterioro de la cubierta vegetal actual, permiten advertir la magnitud y extensión del disturbio existente, especialmente el producido por los sistemas agropastoriles (Ruthsatz, 1983; Lupo *et al.*, 2006a, b; Schitteck *et al.*, 2015; Flantua *et al.*, 2016). Este disturbio puede inferirse, con diverso grado de intensidad, desde la presencia de grupos cazadores-recolectores nómades (ca. 12.000 cal. años AP), hasta las primeras evidencias de agricultura y ganadería incipiente (ca. 4.000 cal. años AP) y particularmente, en los últimos 2.000 años, con la expansión de importantes civilizaciones como la Wari, Tiwanaku e Inca (Pearsall, 1989; Silverman e Isbell, 2008). Se discuten desde los centros de origen de los cultivos andinos como el maíz (*Zea mays* L.) y la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.), hasta las diferentes pautas de uso del espacio andino (Ledru *et al.*, 2013; Lemas, 2014).

Marco paleoambiental y cultural

Para el noroeste argentino (NOA) la historia de ocupación se ha documentado desde la transición Pleistoceno/Holoceno (12.500–10.200 cal. años AP) con la presencia de grupos cazadores-recolectores. Desde 8.000 hasta 6.800 cal. años AP la representación de restos arqueológicos en los yacimientos es baja, coincide con un período de sequía extrema en la Puna (Yacobaccio y Morales, 2005; Yacobaccio, 2006). Se han encontrado evidencias arqueológicas de cambios en las estrategias económicas a ca. 4.000/3.000 cal. años AP, que indican la existencia temprana de manejo de camélidos (Yacobaccio y Madero, 1992; Aschero y Yacobaccio, 1998; Morales *et al.*, 2010). Posteriormente, para el periodo tradicionalmente denominado “Formativo” (3.000–1.100 cal. años AP; Olivera, 1988, 2001), los antecedentes arqueológicos permiten inferir la presencia de prácticas agropastoriles y/o pastoriles, complementadas con estrategias de caza desde 2.000 cal. años AP (Albeck, 1994; Escola, 2002; Muscio, 2004; Albeck y Zaburlin, 2008; López, 2008).

En los registros polínicos del Cuaternario tardío del NOA (Fig. 1), donde además se analizaron diferentes *proxies* para

realizar reconstrucciones paleoambientales, son numerosos los archivos que mencionan la presencia del disturbio antrópico desde el Holoceno Medio, en relación a probables cambios en el uso del espacio (Tab. 1). Las interpretaciones están en relación con los diferentes ambientes de sedimentación (lacustres, fluviales, vegas). En este contexto es destacable la información aportada por el registro palinológico regional, especialmente sobre el cambio en la dinámica de las comunidades vegetales, la presencia de asociaciones de plantas que representan ambientes perturbados, así como la introducción de especies, entre el periodo prehispánico e hispánico (Ruthsatz, 1974, 1977, 1983; Werner, 1976; Graf, 1992; Hansen *et al.*, 1994; Kulemeyer y Lupo, 1998), con cambios drásticos en la composición de taxones (tipos polínicos).

Esto también implica un desafío futuro para los trabajos palinológicos regionales, que necesitan profundizar la interpretación de la asociación polínica indicadora de disturbio, tanto en los archivos paleoambientales, como en los sitios arqueológicos. Atendiendo a este planteo, el objetivo de este trabajo es presentar las metodologías utilizadas y discutir las tendencias espaciales y temporales en las asociaciones polínicas que representan a la vegetación vinculada a disturbios antrópicos en diferentes contextos ambientales del NOA durante el Cuaternario tardío.

METODOLOGÍA

Se presentan una selección de 10 sitios (Fig. 2) con datos polínicos para el análisis de la asociación de disturbio. Estos poseen información sobre la dispersión polínica en muestras de superficie, como de los archivos paleoambientales naturales de diferentes ambientes de sedimentación (lacustres, fluviales, vegas) y arqueopalinológicos. Estos registros (Tab. 2) cuentan con cronologías basadas en fechados radiocarbónicos, calibrados con el programa CALPAL online (www.calpal.de) y la curva de calibración CalPal2007_HULU (Weninger *et al.*, 2013). Se encuentran ubicados en un gradiente ambiental en diferentes ecorregiones del NOA (Jujuy y Salta), según Brown *et al.* (2006), desde el Bordo Oriental de la Cordillera de los Andes (Yavi, Antumpa, Lagunas de Yala (Rodeo), Vega Bauza, sitio arqueológico Los Amarillos) hacia el este de la Puna (Lagunilla de Pozuelos, Cruces II, Tocomar y sitio arqueológico de Pueblo Viejo de

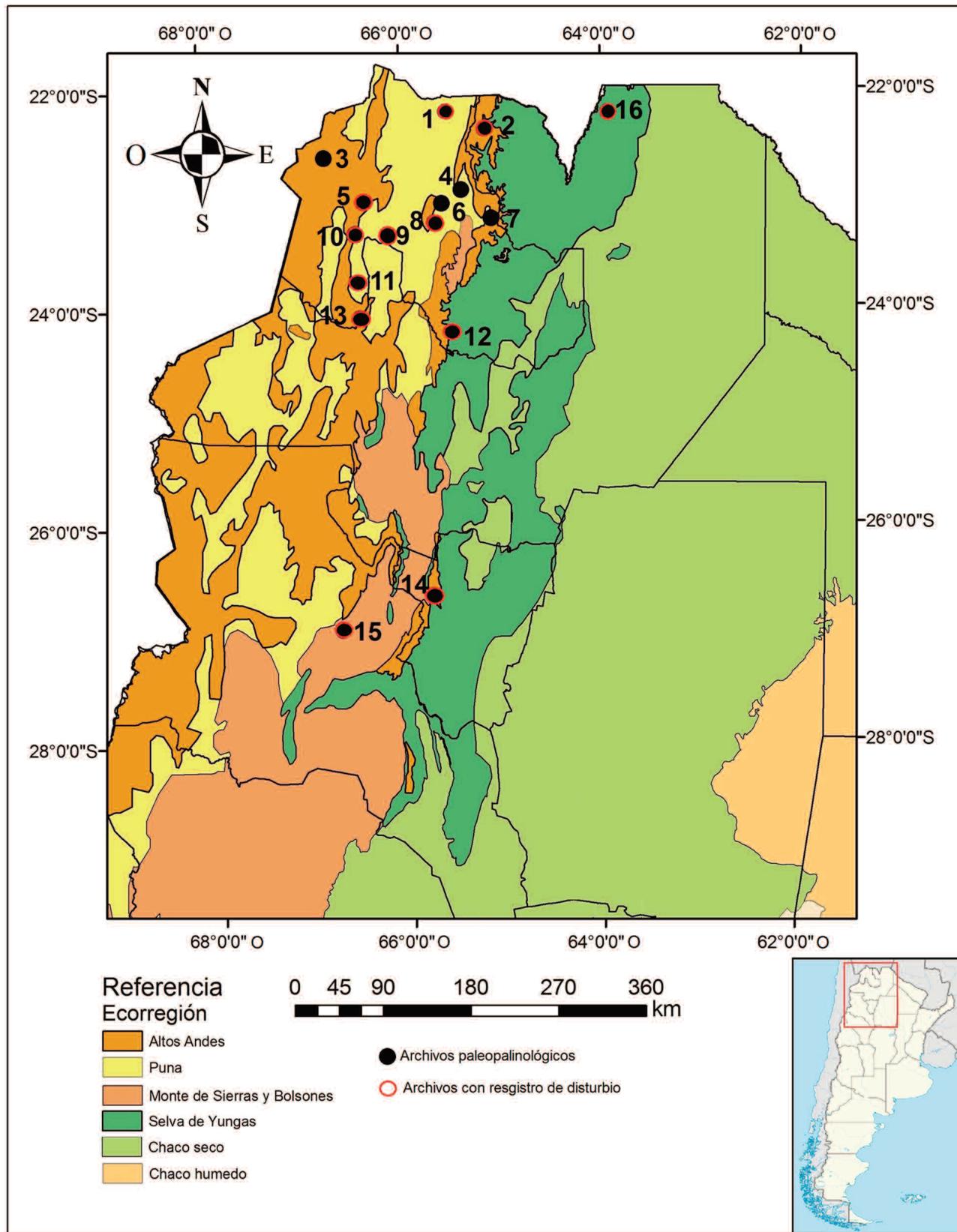


Figura 1. Mapa con los registros polínicos con presencia de disturbio antrópico en el noroeste argentino. Fuente: Brown *et al.* (2006).

TABLA 1 – Archivos paleopalinológicos para el Cuaternario tardío del NOA

Sitio	Localización Altura (m s.n.m.)	Paleoambiente	Edad cal. años AP	Proxies	Fuentes
1- Yavi	22°07'S; 65°28'O 3.300	Fluvial y vega	9.500–2.500 y 500–0	P, S, M, A	Kulemeyer y Lupo, 1996; Lupo 1998; Schäbitz et al., 2001; Kulemeyer, 2005
2- Tres Lagunas	22°12'S; 65°07'O 4.400	Laguna	15.000–1.000	P, S	Schäbitz 2000; Schäbitz et al., 2001
3- Laguna Pululos	22°34'S; 66°47'O 4.500	Laguna	1.400–0	P, S, D	Lupo et al., 2007; Morales et al., 2015
4- Abra de la Cruz	22°40'S; 65°20'O 4.430	Laguna	1.400–1.000	P, S	Schäbitz 2000; Schäbitz et al., 2001
5- Coranzuli	22°58'S; 66°21'O 4.000	Vega	2.500–0	P, S, Z	Stinnesbeck et al., 2014
6- Barro Negro	23°S; 65°37'O 3.820	Fluvial y vega	12.000–10.000	P, S, I, T, A	Fernández et al., 1991
7- Laguna Blanca	23°09'S; 65°12'O 4.260	Laguna	29.000–2.500	P, S	Torres et al., 2016
8- El Aguilar	23°10'S; 65°40'O 4.000	Vega	10.000–0	P, S	Markgraf, 1985
9- Barrancas	23°18'S; 66°05'O 3.660	Fluvial, vega	6.500–4.000	P, S, D	Oxman, 2015
10- Lapao 2 y 5	23°23'S; 66°21'O 3.670	Fluvial, vega	9.400–7.300 500–0	P, S, D	Oxman et al., 2013; Tchilinguirian et al., 2014; Oxman, 2015; Oxman et al., 2016
11- Pastos Chicos	23°40'S; 66°25'O 3.780	Fluvial, vega	9.500–700	P, S, D	Oxman y Yacobaccio, 2014; Oxman, 2015
12- Yala	24°06'S; 65°30'O 2.100	Laguna	1.800–0	P, S, G, C, M	Lupo et al., 2006
13- Vega Tuzgle	24°09'S; 66°24'O 4.350	Vega	2.100–0	P, S, C, V, Z, I, G	Schittek et al., 2016
14- Tafi de Valle	26°45'S; 65°45'O 3.000	Fluvial, Vega	2.100–600	P, S	Lupo, 1991, Garralla, 2003
15- Laguna Cotagua	27°03'S; 66°48'O 2.350	Laguna	6.300–0	P, S	Kulemeyer et al., 2013
16- Laguna Seca	22°21'S, 63°52'O 780	Laguna	50	P, S, G, M	Fierro et al., 2016

P=Reconstrucciones polínicas, C=Carbón vegetal, D=Diatomeas, V= Macrorrestos vegetales, Z= Macrorrestos animales, T=Paleovertebrados, S=Sedimento, I=Isótopos estables, M=Mineralogía, G=Geoquímica, A=Arqueología).

Tucute), a la transición Yungas Chaco (sitio arqueológico Moralito) (Fig. 2).

Para los estudios actualistas de las principales unidades de vegetación en ecosistemas del NOA se cuenta con datos de comunidades vegetales y análogos polínicos modernos, que constituyen la base para interpretar el pasado (Lupo, 1998; Torres *et al.*, 2011; Cruz, 2012; Oxman, 2015). Para este trabajo se seleccionaron muestras polínicas de superficie para cada sitio donde se ubican los registros polínicos fósiles.

Los muestreos de campo y métodos de laboratorio variaron según el ambiente de sedimentación y el tipo de se-

dimento. Por otro lado, los sitios arqueológicos presentan una problemática de sedimentación y conservación diferente a los depósitos naturales, en consecuencia los diseños de muestreo se realizaron en estrecha vinculación con las excavaciones arqueológicas (Renault-Miskovsky, 1988; Bryant, 1989; Renault-Miskovsky y Lebreton, 2006). Las excavaciones se organizaron por niveles artificiales, detalles de las capas arqueológicas fértiles, con fechados radiocarbónicos y muestreos polínicos (Kulemeyer, 1995).

La recuperación polínica de los sedimentos se realizó mediante técnicas estándares (Gray, 1965) con modificaciones según las características del material de estudio.

Para la identificación de los tipos polínicos se utilizó la palinoteca de referencia del Laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Jujuy/Instituto de Ecorregiones Andinas (PAL-JUA) y literatura específica (Heusser, 1971; Markgraf y D'Antoni, 1978; Moore y Webb, 1983). Para la nomenclatura de los tipos polínicos se siguió a Joosten y De Klerk (2002) y De Klerk y Joosten (2007).

La asociación de disturbio en los análisis polínicos se estableció siguiendo un criterio ecológico sobre la base de los datos de los trabajos de campo y la literatura (Braun Wilke, 1991; Lupo, 1998; Lupo *et al.*, 2008; Braun Wilke *et al.*, 2013; Oxman, 2015; Torres, 2017). La misma está documentada particularmente en los sistemas agropastoriles de alta montaña del NOA y de los Andes Centrales (Ruthsatz, 1983; Tapia-Nuñez y Flores-Ochoa, 1984; Hansen *et al.*, 1994).

Para definir y categorizar las asociaciones polínicas de disturbio (Tab. 3), además de los antecedentes mencionados sobre estudios de comunidades vegetales se consideraron los estudios actualistas (comunidades vegetales y

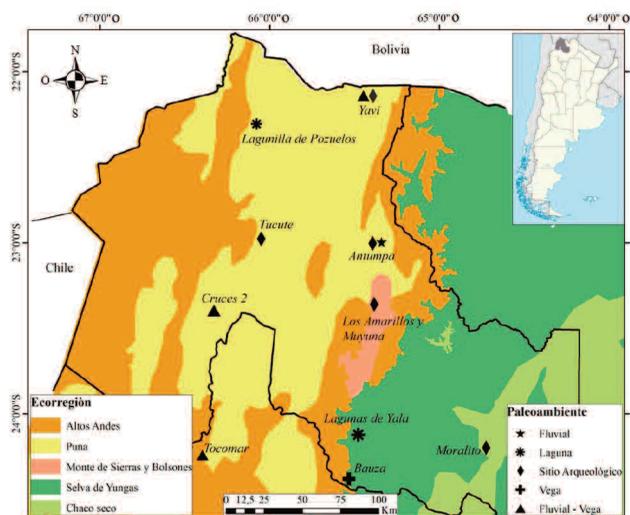


Figura 2. Mapa de ubicación de los sitios de estudio en las Ecorregiones del noroeste argentino (Brown *et al.*, 2006) y contextos ambientales a los que pertenecen.

análogos polínicos modernos), que constituyen la base para interpretar las agrupaciones de disturbio por pastoreo, cultivos y malezas (Lupo, 1998; Cruz, 2012; Oxman, 2015; Torres, 2017).

TABLA 2 – Registros polínicos con análisis de la asociación de disturbio antrópico

Sitio	Localización Altura m s.n.m.	Contexto Ambiental	Edad cal. años AP	Proxies	Fuentes
Tocomar	24°14'S; 66°24'O 4.120	Vega	9.500–6.000	P, D, S	Morales y Schitteck, 2008
Lagomilla de Pozuelos	22°17'S; 66°5'O 3.760	Laguna	2.000–0	P, S, G, M	Albeck <i>et al.</i> , 2017; Lupo <i>et al.</i> , 2017
Cruces 2	23°40'S; 66°25'O 3.660	Fluvial y vega	5.100–2.200	P, S, D	Oxman, 2015
Yavi, La Palca	22°07'S; 65°28'O 3.300	Fluvial y vega	5.700–2.500	P, S, M, A	Kulemeyer y Lupo, 1998; Lupo, 1998; Schabitz <i>et al.</i> , 2001; Kulemeyer, 2005
Antumpa	22°59'S; 65°20'O 3.350	Fluvial	1.100–5.500	P, S	Kulemeyer <i>et al.</i> , 2015; Lupo <i>et al.</i> , 2017
Yala, Laguna Rodeo	24°06'S; 65°30'O 2.105	Laguna	1.600–0	P, S, G, C, M	Lupo <i>et al.</i> , 2005
Vega Bauza	24°22'S; 65°32'O 3.130	Vega	2.200–0	P, S	Torres, 2017
Tucute	22°58'S; 66°3'O 3.780	Recinto habitacional, andenes de cultivos	800–600	P, A	Lupo <i>et al.</i> , 2010
Los Amarillos y Muyuna	23°11'S; 65°13'O 2.850	Recinto habitacional	800–500	P, A	Nielsen y Lupo, 2002
Moralito	24°11'S; 64°43'O 550	Recinto habitacional	2.000–1.700	P, A	Lupo y Echenique, 2001

Contextos ambientales y proxies (P=Polen, S=Sedimento, M=Mineralogía, G=Geoquímica, C=Carbón vegetal, D=Diatomeas, A=Arqueología).

TABLA 3 – Asociaciones polínicas de disturbio antrópico

	Pastoreo	Cultivos	Malezas
<i>Amaranthaceae/Chenopodiaceae</i>	X	X	X
Gomphrena	X		
<i>Malvaceae</i>	X		
Plantago			
<i>Asteraceae Liguliflorae</i>			X
<i>Urticaceae</i>	X		
<i>Brassicaceae</i>	X		
Astragalus garbancillo	X		
Nototriche	X		
Viguiera			X
Oxibaphus			X
Lachemilla pinnata	X		
Geranium	X		
<i>Tipo Cereal</i>		X	
Rumex	X		
<i>Poaceae > 40 mm</i>			X
Zea mays		X	
Erythroxyllum		X	

En contextos arqueológicos las Poaceae >40µm (granos de gramíneas grandes, tipo Cereal), Fabaceae Papilionoideae (leguminosas entre las que se ubican *Astragalus* spp., *Lupinus* spp., entre otras indicadoras de sobrepastoreo) y Malvaceae, se consideran indicadores de diversas formas y grado de actividad humana. La sobre-representación de Amaranthaceae/Chenopodiaceae y el aumento de los porcentajes de Poaceae > 40 µm, se relacionaron con un cambio en la actividad del sitio. Las Amaranthaceae/Chenopodiaceae en estos niveles estarían en relación con el abandono del sitio y la proliferación del grupo en forma de malezas de cultivos abandonados (Nielsen y Lupo, 2002; Lupo *et al.*, 2006a).

Para evaluar la tendencia espacial del disturbio, se calculó un valor medio para expresar el rango de disturbio para cada archivo sedimentario seleccionado. Para ello, se promediaron los valores porcentuales de la asociación de tipos

polínicos fósiles que componen cada archivo. Los resultados se presentan en un gráfico tipo *box plot* elaborado con el programa Past v3.16 (Hammer *et al.*, 2001).

Para ilustrar el cambio en la intensidad de disturbio en relación con la escala temporal (escala de milenios), se compararon los fechados radiocarbónicos de cada secuencia y se tomó como criterio, dividir la escala en tres intervalos temporales: Holoceno Temprano (11.000–6.000 cal. años AP), Holoceno Medio (6.000–3.000 cal. años AP) y Holoceno Tardío (3.000 cal. años AP–0). Luego se promediaron los valores porcentuales de la asociación polínica teniendo en cuenta el número de muestras que integran cada intervalo temporal. Los datos se graficaron con el programa *Surfer* v8.0.

Con la finalidad de establecer un orden objetivo de importancia de los tipos polínicos, se aplicó el índice de valor de importancia (IVI) utilizado en ecología vegetal (Mostacero y Fredericksen, 2000), adaptado para palinología. Para ello se calcularon los parámetros de abundancia relativa (AR) y frecuencia de ocurrencia (FO) a partir de una matriz construida con los datos de todas las secuencias fósiles (se empleó la ecuación: $IVI = AR + FO$). El IVI se expresa en porcentaje calculado para el 100% y se presenta en un gráfico de torta, en el que se muestra el orden decreciente de importancia de los tipos polínicos.

RESULTADOS

Muestras polínicas superficiales, archivos paleoambientales y sitios arqueológicos

Los tipos polínicos de la asociación de disturbio en los sedimentos se agruparon en indicadores de pastoreo (p), cultivos (c) y malezas (m). Los tipos polínicos de la asociación de disturbio antrópico fueron ordenados de acuerdo con los valores de AR, FO y el IVI para los sedimentos de las muestras superficiales y de los archivos paleoambientales y arqueológicos (Tab. 4a,b,c). Se destaca Amaranthaceae/Chenopodiaceae con IVI entre 14 y 22, como una de las principales familias en la Puna, en todos los ambientes de montaña, pero especialmente concentrada en contextos salobres e integrando también la asociación de disturbio por pastoreo, cultivos y malezas, tanto actuales como fósiles. En las muestras polínicas superficiales (Tab. 4a) le siguen en valores de importancia con valores de IVI entre 13 y 5,8:

TABLA 4 – Valores de Abundancia Relativa (AR), Frecuencia de Ocurrencia (FO) e Índice de Valor de Importancia (IVI)

(a) Sedimentos superficiales	AR (%)	FO (%)	IVI
<i>Amaranthaceae/Chenopodiaceae (p,c,m)</i>	6,9	9,7	14,0
<i>Gomphrena (p)</i>	2,4	12,9	13,0
<i>Malvaceae (p)</i>	2,0	12,9	12,6
<i>Plantago (p)</i>	0,4	12,9	11,3
<i>Asteraceae Liguliflorae (m)</i>	1,6	6,5	6,8
<i>Urticaceae (p)</i>	1,5	6,5	6,7
<i>Brassicaceae (p)</i>	0,7	6,5	6,0
<i>Astragalus garbancillo (p)</i>	0,5	6,5	5,8
<i>Nototriche (p)</i>	0,7	3,2	3,3
<i>Viguiera (m)</i>	0,5	3,2	3,2
<i>Oxibaphus (m)</i>	0,3	3,2	3,0
<i>Lachemilla pinnata (p)</i>	0,3	3,2	3,0
<i>Geranium (m)</i>	0,2	3,2	2,9
<i>Tipo Cereal (c)</i>	0,03	3,2	2,8
<i>Rumex (p)</i>	0,02	3,2	2,7
<i>Melilotus (p)</i>	0,02	3,2	2,7
(b) Sedimentos fósiles	AR (%)	FO (%)	IVI
<i>Amaranthaceae/Chenopodiaceae (p,c,m)</i>	5,92	19,4	22,5
<i>Malvaceae (p)</i>	0,71	16,7	15,4
<i>Brassicaceae (p)</i>	0,15	16,7	14,9
<i>Gomphrena (p)</i>	2,03	11,1	11,7
<i>Plantago (p)</i>	0,38	11,1	10,2
<i>Urticaceae (p)</i>	0,52	8,3	7,9
<i>Astragalus garbancillo (p)</i>	0,06	5,6	5,0
<i>Asteraceae Liguliflorae (m)</i>	1,78	2,8	4,0
<i>Nototriche (p)</i>	0,70	2,8	3,1
<i>Lachemilla pinnata (p)</i>	0,30	2,8	2,7
<i>Oxibaphus (m)</i>	0,21	2,8	2,6
(c) Sitios arqueológicos	AR (%)	FO (%)	IVI
<i>Amaranthaceae/Chenopodiaceae (p,c,m)</i>	26,95	16,67	21,58
<i>Poaceae > 40 mm (p,c,m)</i>	32,08	8,33	20,00
<i>Zea mays (c)</i>	19,77	4,17	11,84
<i>Brassicaceae (p)</i>	8,72	12,50	10,50
<i>Gomphrena (p)</i>	4,09	16,67	10,27
<i>Urticaceae (p)</i>	2,18	12,50	7,26
<i>Malvaceae (p)</i>	4,79	4,17	4,43
<i>Asteraceae Liguliflorae (m)</i>	1,48	12,50	6,92
<i>Erythroxyllum (c)</i>	0,94	4,17	2,53
<i>Plantago (p)</i>	0,63	4,17	2,37
<i>Viguiera (m)</i>	0,48	4,17	2,30

p= pastoreo, c= cultivo, m= maleza.

Gomphrena, Malvaceae, *Plantago*, Asteraceae Liguliflorae, Urticaceae, Brassicaceae, *Astragalus garbancillo*, *Nototriche*. En las muestras de los archivos paleoambientales (Tab. 4b) con IVI entre 15,4 y 5, se encuentran Malvaceae, Brassicaceae, *Gomphrena*, *Plantago*, Urticaceae, *A. garbancillo*, todos vinculados al pastoreo en microambientes con presencia de agua en zonas áridas y semiáridas principalmente.

En los sitios arqueológicos (Tab. 4c) según el IVI (20 a 4,4), a las Amaranthaceae-Chenopodiaceae, le siguen las

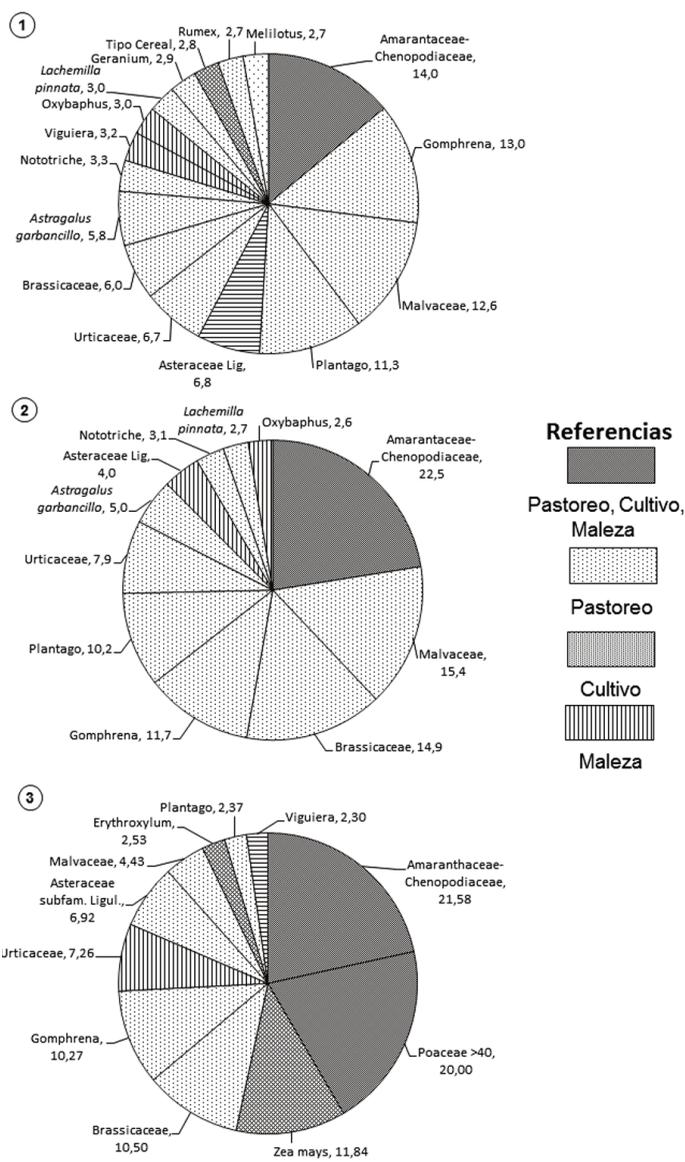


Figura 3. Tipos polínicos vinculados al pastoreo, cultivos y malezas según IVI (Tab. 4) en los registros actuales (1), fósiles (2) y sitios arqueológicos (3).

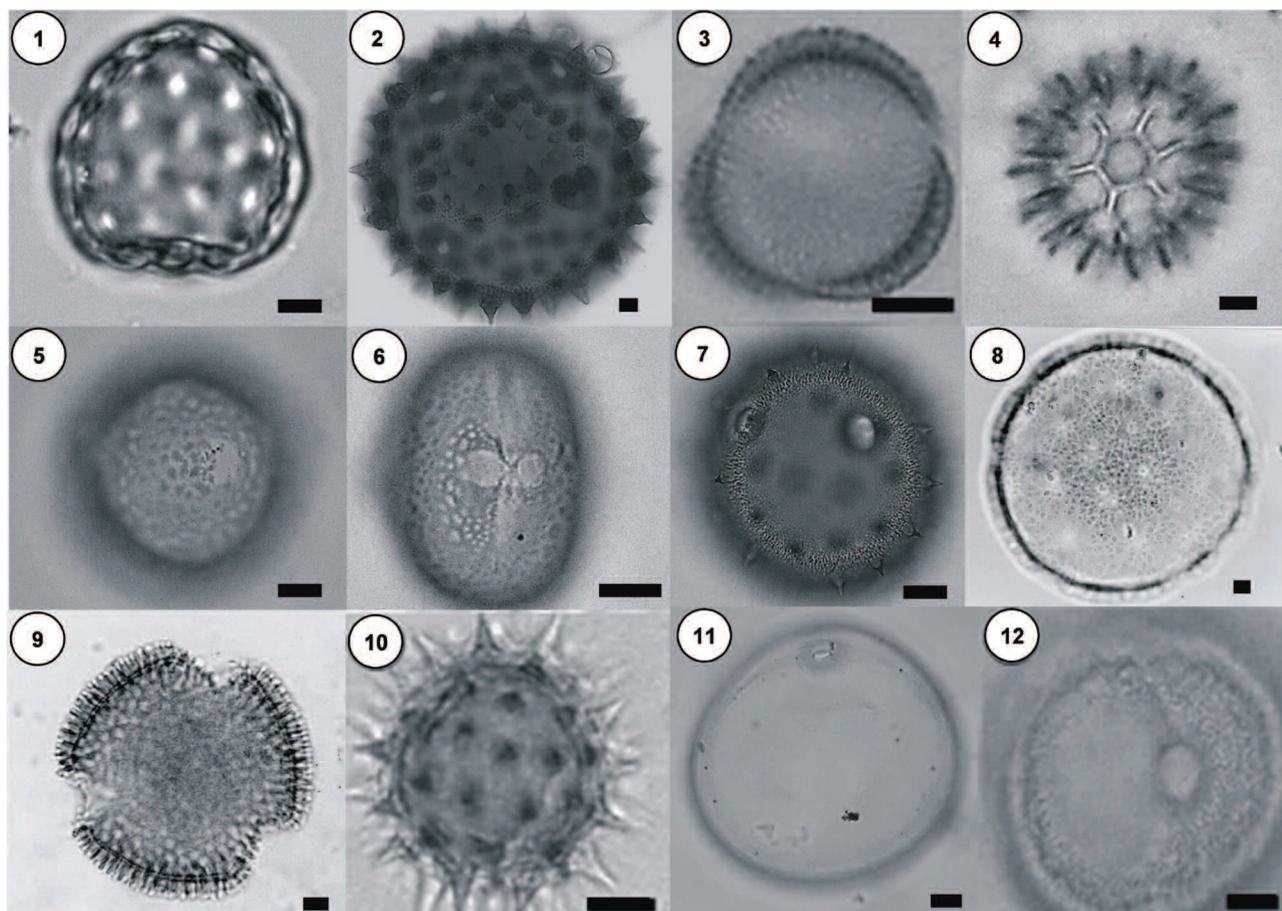


Figura 4. Tipos polínicos de la Asociación de Disturbio Antrópico: actual (a), fósil (f) y sitios arqueológicos: 1, Amaranthaceae/Chenopodiaceae (a,b,c); 2, Malvaceae (a,b,c); 3, Brassicaceae (a,c); 4, *Gomphrena* (a,b,c); 5, *Plantago tubiflora* (a,b); 6, *Astragalus garbancillo* (a,b); 7, *Nototriche* (a,b); 8, *Oxibaphus* (b); 9, *Geranium* (a); 10, *Viguiera* (a,c); 11, *Zea mays* (c); 12, *Rumex* (a). La escala de cada fotomicrografía corresponde a 10 µm.

Poaceae (> 40 mm) *Zea mays*, Brassicaceae, *Gomphrena*, Urticaceae, Asteraceae Liguliflorae, Malvaceae. Se destacan los altos valores de Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Poaceae, como la presencia de *Z. mays* y *Erythroxylum* vinculadas a cultivos y malezas de cultivo.

La asociación de los tipos polínicos (Figs. 3, 4) vinculados al pastoreo predomina en la mayoría de las muestras polínicas actuales (Fig. 3.1) y de sitios paleoambientales (Fig. 3.2). En cambio, en los sedimentos de sitios arqueológicos (Fig. 3.3), predominan los tipos de disturbio (Amaranthaceae/Chenopodiaceae y Poaceae > 40 mm) vinculados a cultivos, pastoreo y malezas.

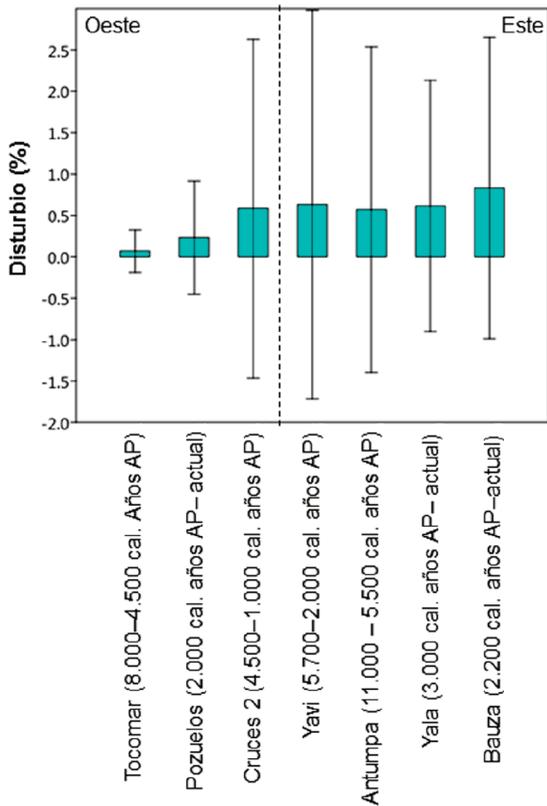
Tendencias espaciales y temporales de las asociaciones de disturbio antrópico

Los sitios estudiados permitieron analizar en el área la

asociación de disturbio antrópico en un marco espacial y temporal, el que posee un importante gradiente ambiental este-oeste. El disturbio se incrementa hacia el Borde Oriental de la Cordillera de los Andes (Fig. 5).

Según el orden de IVI y la escala de los porcentajes relativos promedios (0,01–12 %), los tipos polínicos predominantes por archivo sedimentario son en todos los casos Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Malvaceae y Brassicaceae (Fig. 6.1). La diversidad polínica aumenta desde el oeste (Tocomar, Cruces, Pozuelos) al este (Yavi, Yala, Bauza).

Los registros arqueológicos (Fig. 6.2) muestran la asociación de disturbio relacionada con diferentes pautas de ocupación del espacio, como actividades agrícolas y ganaderas así como otras actividades, ya que se presentan datos de recintos habitacionales con diferente uso de los recursos



Archivo sedimentario (Cronología)

Figura 5. Rangos y tendencia espacial del disturbio antrópico en los archivos paleoambientales. Se observan los valores promedio del rango de frecuencias relativas promedio para cada archivo sedimentario, de oeste a este y la cronología que abarcan los archivos. Las barras indican la desviación estándar a un sigma.

vegetales, desde culinarios, rituales hasta ceremoniales, entre otros (Lupo y Echenique, 1995; Lupo, 1998). Estos pertenecen al Holoceno Tardío donde *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* alcanza hasta 39,1% y *Gomphrena* está presente en los registros polínicos. Estos valores indican según el contexto arqueológico la presencia de cultivos, o proliferación como malezas por abandono de los sitios.

Los valores promedio de la asociación de disturbio para cada archivo sedimentario en la escala temporal (Fig. 7) son bajos durante el Holoceno Temprano (11.000–6.000 cal. años AP) en Antumpa y Tocomar, donde se presentan los menores valores porcentuales. Estos se incrementan hacia el Holoceno Medio (6.000–3.000 cal. años AP) en Cruces y Yavi (hasta un 49%) y particularmente durante Holoceno Tardío (3.000 cal. años AP-0).

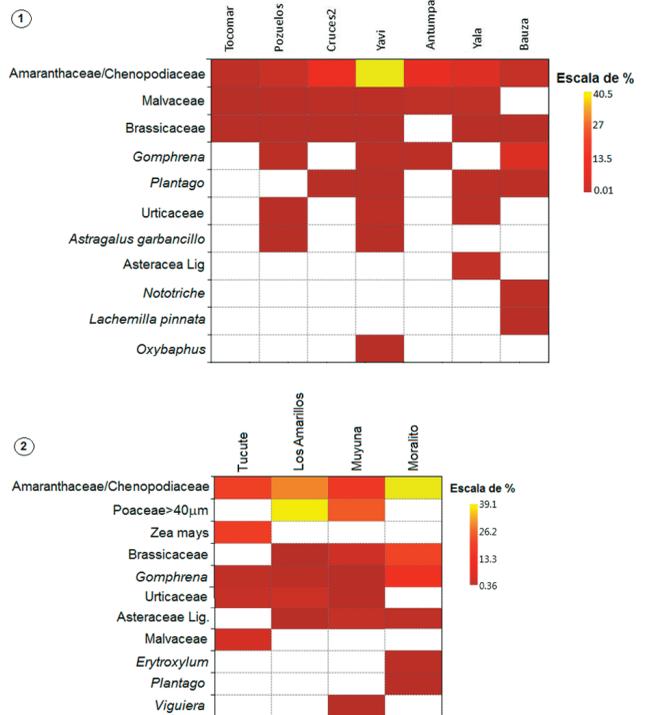


Figura 6. Tipos polínicos de la Asociación de Disturbio según IVI, por archivo fósil (1) y sitios arqueológicos (2), en escala de porcentajes relativos promedios (mínimo: 0,01 y máximo: 12%).

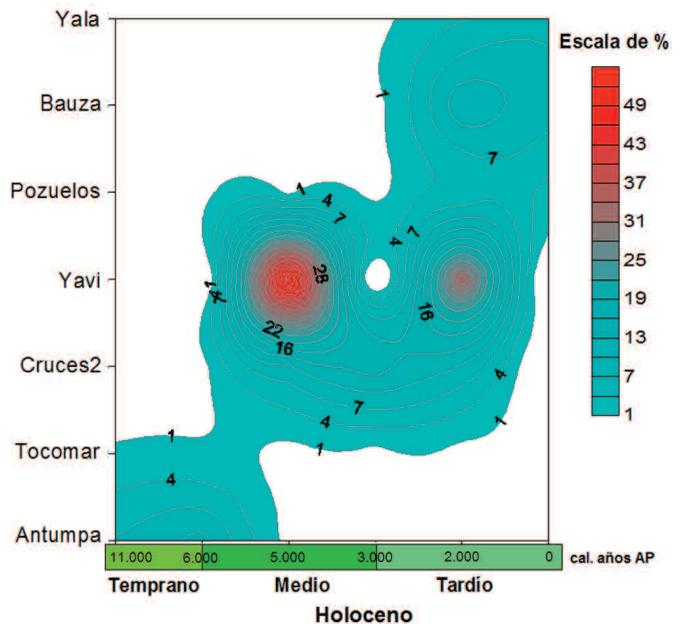


Figura 7. Promedio de disturbio en relación a la escala temporal (escala milenaria). Se compararon los fechados radiocarbónicos de cada secuencia para el Holoceno Temprano, Medio y Tardío. Sumatoria de los valores porcentuales de la asociación polínica de cada muestra y promedio del conjunto de muestras que integran cada intervalo de tiempo.

DISCUSIÓN

Muestras polínicas superficiales, archivos paleoambientales y sitios arqueológicos

Los datos disponibles permitieron realizar consideraciones y señalar tendencias sobre el disturbio antrópico regional, atendiendo a que los archivos paleoambientales pertenecen a diferentes ambientes de sedimentación, lo que implica a futuro un análisis diferencial, dadas las particularidades del disturbio en lagunas, vegas y contextos fluviales, así como ajustes metodológicos y de modelos cronológicos. Si bien estos ambientes son considerados reservorios hídricos de montaña con larga historia de aprovechamiento, los depósitos de vegas tienen un proceso de deterioro por pastoreo local distinto al de los sistemas lacustres y fluviales. La vegetación y el polen demuestran ser sensibles a los cambios ambientales en la Puna del NOA y Andes tropicales (Flantua *et al.*, 2016). En estos ambientes de sedimentación el polen presenta condiciones de preservación diferencial.

Las plantas actuales indicadoras de impacto o de la presencia humana con sus diversas actividades y grados de impacto (Ruthsatz, 1974, 1983; Braun Wilke, 1991; Graf, 1992; Lupo y Echenique, 1995, 1997), están representadas en los espectros polínicos por *Gomphrena*, Malvaceae, Brassicaceae, *Plantago*, Asteraceae Liguliflorae, Urticaceae, *A. garbancillo*, *Nototriche*, *Viguiera*, *Oxybaphus*, *Lachemilla pinnata*, *Geranium*, *Rumex*, *Melilotus*, Poaceae tipo Cereal, *Z. mays* y especialmente Amaranthaceae/Chenopodiaceae. En los archivos paleoambientales naturales y sitios arqueológicos, las asociaciones tienen menos diversidad de tipos polínicos que en los sedimentos superficiales y se destacan los indicadores de pastoreo, donde las Malvaceae son comunes en todos los ambientes (Tab. 4).

Estos resultados conciben con los antecedentes sobre el intenso pastoreo en toda el área del NOA sobre la estructura y composición de las comunidades vegetales. La amplia altiplanicie de la Puna es utilizada como campo de pastoreo para ovinos, caprinos y camélidos, además de burros, vacas, mulas y caballos. Los mejores campos a orillas de los ríos, en vegas y ciénagas, se reservan para los vacunos; las llamas pastorean en grupos en los pastizales y ciénagas puneñas y altoandinas. Los problemas de alimentación del ganado se incrementan en invierno cuando los

pastos y las herbáceas palatables por el ganado se secan. Durante estos meses se producen migraciones hacia los pastizales altoandinos (trashumancia) y los arbustos de la estepa, reemplazan a los pastos como forrajeras (Ruthsatz, 1983; Braun Wilke, 1991; Lupo *et al.*, 2008).

El pastoreo en la región de los Andes centrales reporta información desde la prehistoria sobre la relación mutualista hombre-planta-animales de *Chenopodium*, que tiene hasta la actualidad un rol importante como forrajera (Kuznar, 1991, 1993).

El patrón de ocupación del espacio de pastoreo por las llamas, cabras y ovejas en la Puna seca argentina es disperso, cercano a las fuentes de agua. Los asentamientos están en los lugares de pastos tiernos, cabeceras o tramos medios de las quebradas. Hay sitios temporarios, ubicados a mayores alturas, asociados a pasturas en abrigos o cuevas (Yacobaccio, 2006, 2013).

Es posible observar que el proceso de desertificación en el sector árido y semiárido del NOA por la erosión de los suelos, está agravado por el sobrepastoreo. Este proceso es regional, con graves consecuencias ecológicas, económicas y sociales (Kulemeyer y Lupo, 1998). Como ejemplo, se puede citar el deterioro de numerosos sitios arqueológicos desde su abandono (Alfarcito, en Tilcara; la Quebrada de Inca Cueva, entre otros); en la localidad de Tilcara se tienen evidencias de una progresiva profundización y migración del cauce del río Grande hacia el oeste desde 2.000 cal. años AP (Kulemeyer, 2005). Estos procesos de desertización fueron observados en las inmediaciones de la localidad de Abdón Castro Tolay (Barrancas) y en la cuenca de Tarija al sur de Bolivia por Gerold (1985).

En sedimentos de sitios arqueológicos (Figs. 2, 3; Tab. 4c), las asociaciones de cultivos, malezas y pastoreo, tienen mayores AR, FO y IVI, destacándose las Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Poaceae y *Z. mays*. El polen de las Amaranthaceae/Chenopodiaceae puede interpretarse en relación a la presencia de especies cultivadas, a diferentes ambientes, actualmente vinculados a suelos salobres como los salares de la Puna, o en contextos de pastoreo y arqueológicos con ocupación humana, donde aumentan las especies de ruderales y la acumulación de materia orgánica (Horowitz *et al.*, 1981; Lupo, 1998; Lupo *et al.*, 2017).

Al oeste del Borde Oriental de la Cordillera de los Andes

(Fig. 5), los archivos polínicos del Holoceno Temprano de la Puna, como Tocomar (9.500 a 6.000 cal. años AP) muestran baja representación de elementos de impacto antrópico como se registra en las secuencias sedimentarias Lapao I y II y Pastos Chicos I y II (Fig. 1; Tab. 1) que abarcan el lapso entre 12.000 y 200 cal. años AP (Oxman *et al.*, 2014, 2016; Oxman, 2015). En la localidad de Barrancas, en el testigo de Cruces I (6.700 a 4.000 cal. años AP), se hallaron también *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* y *Malvaceae* y los porcentajes de estos taxones en Cruces II se interpretaron como probable respuesta al pastoreo. Una de las hipótesis sostiene que este cambio es producto de la intensificación del uso del espacio por los grupos humanos, mientras que otra le atribuye a la actividad humana un impacto incrementado por las condiciones de mayor aridez (Oxman, 2015).

El pastoreo ha sido inferido en todas las secuencias de los sitios ubicados en el sector oriental de la Puna. La presencia de la ganadería incipiente en el registro de Coranzuli fue sugerida por la presencia de palinomorfos no polínicos (*e.g.*, *Sporormiella*) a 2.500 cal. años AP (Stinnesbeck, 2014). Para el Holoceno Tardío en Lagunilla de Pozuelos (entre 2.050 y 900 cal. años AP, Figs. 6.1, 7) existen evidencias de la presencia de pastoreo, si bien moderado con relación a la actualidad, al igual que en el Aguilar (Fig. 1; Tab. 1). Este último es el primer registro palinológico con evidencias de intervención humana en el paisaje del NOA, donde la reducción de la cobertura herbácea fue atribuida al pastoreo durante los últimos 2.000 años (Markgraf, 1985). Para ese lapso se infiere el pastoreo en el archivo polínico de la Vega Tuzgle (Schitteck *et al.*, 2016), en el cual se señala que el impacto fue significativo en ecosistemas altoandinos a partir de 1.050 cal. años AP, con pérdida de biomasa y fragmentación de la vegetación.

En contraste, hacia el Borde Oriental de la Cordillera de los Andes (Fig. 5), aumentaron los rangos de disturbio y diversidad polínica. Las asociaciones indicadoras de disturbio están bien documentadas desde 4.500 cal. años AP en la localidad de Yavi, con ganadería y agricultura incipiente en la Puna (Lupo, 1998). Se consideró que el pastoreo de la altiplanicie puneña condujo a una reducción de la densidad del pastizal y provocó, como consecuencia, un proceso de erosión generalizada y la profundización de los cauces en los valles a partir de *ca.* 2.000–1.500 cal. años AP (Kulemeyer y

Lupo, 1998; Kulemeyer, 2005). Por otra parte, la secuencia polínica de Antumpa en Quebrada de Humahuaca (Tab. 2; Figs. 6.1, 7), mostró baja representación de los elementos de disturbio vinculados al pastoreo (*Gomphrena*, *Malvaceae* y *Amaranthaceae/Chenopodiaceae*) durante el Holoceno Temprano, que aumentaron hacia el Holoceno Medio (Lupo *et al.*, 2016).

Hacia el sur (Fig. 1; Tab. 1), en la localidad de Tafi del Valle (Tucumán), Lupo (1990) y Garralla (2003), en ecotonos de pastizales altoandinos y estepas arbustivas, mencionaron aumentos de *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* en relación con la presencia humana durante el Holoceno Tardío. En la transición Prepuna-Monte, en Laguna Cotagua (Cataramarca), la asociación de disturbio está indicada por *Gomphrena* y *Plantago*, cuyo incremento se vinculó con el pastoreo (Cruz, 2012; Kulemeyer *et al.*, 2013; Meléndez *et al.*, 2018).

En el límite del Bosques Montano Superior de las Yungas, se encuentran los registros en Lagunas de Yala y Vega Bauza (Fig. 2; Tab. 2). En Lagunas de Yala, los datos polínicos corresponden a diferentes resoluciones cronológicas que se complementaron con el análisis de carbono orgánico, carbonatos y fosfatos, los que permitieron ampliar la información sobre la erosión de los suelos vinculada a la agricultura y la ganadería desde épocas prehispánicas (Lupo *et al.*, 2006b).

El registro polínico de la secuencia sedimentaria de la vega Bauza (Fig. 2; Tab. 2) abarca los últimos 2.200 años cal. AP y muestra evidencias del desarrollo de la vega entre *ca.* 2.150 y *ca.* 1.800 cal. años AP como un sistema de agua fluvente semipermanente. Esto permitió inferir mayor disponibilidad de agua, lo que pudo haber ofrecido ventajas para el aprovechamiento humano de las primeras sociedades aldeanas del "Formativo" para el pastoreo de camélidos (llamas) en el lugar. *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* y *Gomphrena* evidenciaron una respuesta al uso del suelo por actividades ganaderas, con fauna autóctona (Torres, 2017). Durante el siglo XX se registraron aumentos de los indicadores de disturbio como *Nototriche*, *Amaranthaceae/Chenopodiaceae*, *L. pinnata* y *Plantago tubulosa*. Este último taxón es aquí considerado indicador de la degradación de las vegas (Meneses *et al.*, 2015). Esta asociación indicaría la introducción de carga ganadera exótica. De acuerdo con datos históricos, durante el siglo XX la cuenca alta del río Perico

fue altamente impactada por actividades humanas, las que incluyen la ganadería extensiva con ganado ovino y caprino (Rixen *et al.*, 2015).

Recientemente, en el registro polínico de Laguna Seca en la Selva Pedemontana de las Yungas (Fig. 1; Tab. 1), con edades de alta resolución por ^{210}Pb (para el lapso 1959–2012 AD), la presencia de indicadores de disturbio relacionados con la ganadería, representados por *Senecio*, *Gomphrena*, Urticaceae, Amaranthaceae/Chenopodiaceae y Brassicaceae sugirió la presión de transformación y degradación que soporta el área (Fierro *et al.*, 2016).

Los registros polínicos de los sitios arqueológicos estudiados (Fig. 2; Tab. 2) muestran preservación diferencial entre andenes de cultivo, recintos habitacionales y perfiles arqueopalínológicos (Lupo *et al.*, 2010). Los andenes de cultivo, probablemente por problemas de lixiviación tienen mala preservación, por el contrario los recintos de ocupación muestran mayores evidencias y permiten reconstruir pautas de uso del espacio. Las muestras recuperadas proporcionaron tipos polínicos de especies cultivadas y cultígenos (*Z. mays*, Amaranthaceae/Chenopodiaceae), tanto en áreas domésticas como en los terrenos cultivados. Estos resultados aportan información a los estudios de sitios, la presencia de cultivos y cultígenos a través del polen, tanto en recintos habitacionales como en andenes de cultivos, vinculados a restos cerámicos y en secuencias sedimentarias del Holoceno Tardío.

En los sitios Los Amarillos y Muyuna (recinto) de la Quebrada de Humahuaca, se encontraron tipos polínicos como Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, Asteraceae Liguliflorae, Poaceae > 40 μm relacionados con distintos momentos de ocupación y abandono (Nielsen y Lupo, 2002; Lupo *et al.*, 2006a).

En el sitio Moralito, ubicado en el Bosque Montano, no se han registrado evidencias directas de terrenos cultivados y la información palinológica que proporciona el polen de Poaceae > 40 μm , Amaranthaceae/Chenopodiaceae y *Erythroxylum*, junto a la presencia de grandes morteros, aportan datos indirectos que podrían relacionarse con estos cultivos. Las evidencias de cambios producidos en la manipulación de los vegetales se separan en cuatro momentos palinológicos, que podrían indicar variaciones en las pautas de aprovechamiento de los recursos vegetales, y/o aban-

donos parciales, así como reocupaciones del recinto (Lupo y Echenique, 2001).

En el NOA, para el período Arcaico (12.000–3.500 cal. años AP) o de agricultura y ganadería incipiente, la información arqueopalínológica sobre la aparición de cultivos como la quinoa es discutida (Sánchez *et al.*, 2015; Lupo *et al.*, 2017) y la evidencia proviene de fuentes arqueobotánicas para Antofagasta de la Sierra (Oliszewski y Olivera, 2009; Babot, 2009; Babot *et al.*, 2012). Actualmente en los archivos paleoambientales como La Palca de Yavi y en sitios arqueológicos, como Tucute (Fig. 2; Tab. 2), se están profundizando los estudios morfológicos para determinar los tipos polínicos que corresponderían a *Chenopodium quinoa* (Sánchez *et al.*, 2015). Estos datos ya están respaldados palinológicamente para el Holoceno Medio de los Andes Centrales del Perú (Hansen *et al.*, 1994) y en Bolivia (Ledru *et al.*, 2013).

CONCLUSIONES

Este trabajo muestra que el impacto antrópico sobre la vegetación en las ecorregiones del NOA se documentó para diferentes contextos ambientales naturales (lacustres, fluviales, vegas y sitios arqueológicos). Se destaca, según los valores de abundancia relativa, la frecuencia de ocurrencia y el índice de importancia que: (1) la asociación polínica vinculada al pastoreo en los sedimentos actuales y archivos paleoambientales está representada por *Gomphrena*, Malvaceae, Brassicaceae, *Plantago* y Urticaceae y (2) la asociación polínica vinculada a cultivos, maleza de cultivo y pastoreo en los sitios arqueológicos está representada por Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Poaceae y *Zea mays*.

Las tendencias temporales y espaciales de los elementos de disturbio, en los archivos del oeste del Borde Oriental de la Cordillera de los Andes muestran la presencia de bajos rangos de pastoreo desde el Holoceno Temprano hasta el Holoceno Medio y que esta aumenta hacia el Holoceno Tardío. En otro contexto ambiental, hacia el este, en la transición de las ecorregiones de Puna-Prepuna-Bosque, aumenta la diversidad e importancia de tipos polínicos de pastoreo-cultivos y de malezas de cultivos que están presentes desde el Holoceno Medio y con mayor importancia en el Holoceno Tardío.

Se destaca la buena preservación polínica en los humedales, los cuales constituyen excelentes archivos paleoam-

bientales naturales y fuentes de agua para las sociedades andinas, que amerita la implementación de políticas de conservación (Schitteck *et al.*, 2015, 2016).

Estos estudios arqueopalínológicos para el NOA, especialmente en sitios con ocupación sedentaria y actividad agrícola, aportaron a la discusión arqueológica sobre el paisaje agrario o aldeano del primer milenio y a los tipos de domesticidad (Haber, 2006), sobre todo a partir de ca. 4.500–3.500 cal. años AP, donde hay menciones de asociaciones vegetales antropogénicas para distintas sociedades de cazadores-recolectores. Estos resultados implicaran nuevos conceptos metodológicos sobre los desarrollos iniciales del cultivo de especies vegetales en el NOA (Lemas, 2014).

AGRADECIMIENTOS

A los organismos que financiaron estas investigaciones (PIP-CONICET 6364, SECTER-UNJU.A0022, PIO-CONICET 14020140100094CO, German Federal Ministry for Education and Research (ARG 06/009). Al Dr. Julio José Kulemeyer (PICTO 2008-00174); Dra. María Ester Albeck (PIP-CONICET 1122100100362); Dr. Hugo Yacobaccio (UBACYT F230, PIP-CONICET 569 y PICT-ANPCyT2013-0479); Dr. Frank Schäbitz (*Funding by the German Science Foundation-SCHA 14-1/2*). A los estudiantes y becarios integrantes de los diferentes equipos que colaboraron en el campo y gabinete, a Natalia Batallanos por las tareas de laboratorio y a los evaluadores por las sugerencias y aportes a este trabajo.

REFERENCIAS

- Albeck, M.E. 1994. Áreas agrícolas y densidad de ocupación prehispánica en la Quebrada de Humahuaca. *Avances en Arqueología* 2: 56–77.
- Albeck, M.E. y Zaburlín, M. 2008. Nuevos aportes a la cronología de sitios agroalfareros en la Puna Jujeña. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 33: 155–180.
- Albeck, M., Lupo, L., Zaburlín, M., Fierro, P. y Kulemeyer, J. 2017. Cambios Paleoclimáticos y Flujos de Circulación de Alfarería entre los Siglos V y XVI Puna Central de Jujuy. Noroeste Argentino. 3° Conferencia Intercontinental de la Society for American Archeology (Oaxaca), *Proceedings*: 17.
- Aschero, C.A. y Yacobaccio, H.D. 1998. 20 años después: Inca Cueva 7 reinterpretado. *Cuadernos FHycS-UNJu* 18: 7–18.
- Babot, M. del P. 2009. Procesamiento de tubérculos y raíces por grupos agropastoriles del noroeste argentino prehispánico: análisis de indicadores en residuos de molienda. *Treballs D'Etnoarqueologia* 7: 67–82.
- Babot, M. del P., Hocsmán, S., Piccón Figueroa, R. y Haros, C. 2012. Recetarios prehispánicos y tradiciones culinarias. Casos de la puna argentina, en las manos en la masa. En: M del P. Babot, M. Marschoff y F. Pazzarelli (Eds.), *Arqueologías, antropologías e historias de la alimentación en Suramérica*. Museo de Antropología, Instituto Superior de Estudios Sociales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, p. 235–270.
- Braun Wilke, R.H. 1991. *Plantas de interés ganadero de Jujuy y Salta. Noroeste argentino*. Junta Nacional de Carnes, Buenos Aires, 309 p.
- Braun Wilke, R.H., Santos, E., Picchetti, L. *et al.* 2013. *Carta de aptitud ambiental de la provincia de Jujuy*. Editorial de la Universidad Nacional de Jujuy, San Salvador de Jujuy, 245 p.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. y Corcuera, J. 2006. *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 587 p.
- Bryant, V. M. Jr. 1989. [Botanical remains in archeological sites. *Interdisciplinary workshop on the physical-chemical-biological process affecting archeological sites*. Department of the Army, US Army, Texas, Corps of Engineers, 85–115 p. Informe Final. Inédito.].
- Cruz, A. 2012. [Los cambios del paisaje a través de la vegetación en el Valle del Bolsón (Belén, Provincia de Catamarca). *Estudio paleopalínológico*. Tesina de grado, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, Jujuy, 60 p. Inédita.].
- De Klerk, P. y Joosten, H. 2007. The difference between pollen types and plant taxa: a plea for clarity and scientific freedom. *Eiszeitalter und Gegenwart/Quaternary Science Journal* 56: 162–171.
- Escola, P. 2002. Caza y pastoralismo: un reaseguro para la subsistencia. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 27: 233–245.
- Faegri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. 4ta. Edición. Blackburn Press, Caldwell, 328 p.
- Fernández, J., Markgraf, V., Panarello, H.O. *et al.* 1991. Late Pleistocene/Early Holocene environments and climates, fauna, and human occupation in the Argentine Altiplano. *Geoarchaeology* 6: 251–272.
- Fierro, P.T., Kulemeyer, J.J., Lupo, L.C. y Giral, S. 2016. Historia ambiental de la Laguna Seca, Tartagal, Salta, Noroeste Argentino. *Revista brasilera de paleontología* 19: 325–340.
- Flantua, S.G.A., Hooghiemstra, H., Vuille, M. *et al.* 2016. Climate variability and human impact in South America during the last 2000 years: synthesis and perspectives from pollen records. *Climate of the Past* 12: 483–523.
- Garralla, S. 2003. Análisis polínico de una secuencia sedimentaria del Holoceno tardío en el Abra del Infiernillo, Tucumán, Argentina. *Polen* 12: 53–63.
- Gerold, G. 1985. Jüngere Relief- und Bodenentwicklung im Becken von Tarija/ Südbolivien. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil. H*. 11/12: 1479–1496.
- Graf, K. 1992. *Pollendiagramme aus den Anden: Eine Synthese zur Klimaschicht und Vegetationsentwicklung seit der letzten Eiszeit*. Physische Geographie 34, Universität Zürich, Suiza, 138 p.
- Gray, J. 1965. Palynological techniques. En: B. Kummel y D. Raup (Eds.), *Handbook of Paleontological techniques*. W.H. Freeman, San Francisco, p. 471–587.
- Haber, A. 2006. *Una arqueología de los oasis puneños. Domesticidad, interacción e identidad en Antofalla, primer y segundo milenios d.C.* Jorge Sarmiento Editor. Universitas libros, Córdoba, 442 p.
- Hammer, Ø., Harper, D.A. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hansen, B.C.S., Seltzer, G.O. y Wright, H.E. 1994. Late Quaternary vegetational change in the central Peruvian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 263–286.
- Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. The University of Arizona Press, Tucson, 167 p.
- Horowitz, A., Gerald, R.E. y Chaiffetz, S. 1981. Preliminary paleoenvironmental implications of pollen analyzed from Archaic, Formative and historic sites Near El Paso, Texas. *The Texas Journal of Science* 33: 61–72.
- Joosten, H. y De Klerk, P. 2002. What's in a name? Some thoughts on pollen classification, identification, and nomenclature in Qua-

- ternary palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 122: 29–45.
- Kulemeyer, J.A. 1995. *Arqueología. Algunas cuestiones relativas a la recolección y presentación de hallazgos*. Editorial Universidad Nacional de Jujuy, Jujuy, 97 p.
- Kulemeyer, J.J. 2005. [*Holozane Landschafts entwicklung im Einzugsgebiet des Rio Yavi 795 (Jujuy/Argentina)*]. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Química y Geociencias, Universidad de Bayreuth, Alemania, 157p. Inédita.]
- Kulemeyer, J. y Lupo, L.C. 1998. Evolución del paisaje bajo influencia antrópica durante el Holoceno Superior en la cuenca del río Yavi, Borde oriental de la Puna. Jujuy, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 256–268.
- Kulemeyer, J., Lupo, L., Madozo Jaén, M.C. et al. 2013. Desarrollo del paisaje Holoceno en la cuenca de El Bolsón: gente y ambiente en procesos de cambio y estabilidad. *Diálogo Andino* 41: 25–44.
- Kuznar, L.A. 1991. Transhumant goat pastoralism in the High Sierra of the South Central Andes: human responses to environmental and social uncertainty. *Nomadic Peoples* 28: 93–104.
- Kuznar, L.A. 1993. Mutualism between *Chenopodium*, herd animals and herders in the South Central Andes. *Mountain Research and Development* 13: 257–265.
- Ledru, M.-P., Jomelli, V., Bremond, L. et al. 2013. Evidence of moist niches in the Bolivian Andes during the mid-Holocene arid period. *The Holocene* 23: 1547–1559.
- Lemas, V. 2014. Boceto para un esquema: domesticación y agricultura temprana en el Noroeste argentino. *Revista Española de Antropología Americana* 44: 465–494.
- López, G. 2008. Arqueología de Cazadores y Pastores en Tierras Altas: Ocupaciones humanas a lo largo del Holoceno en Pastos Grandes, Puna de Salta, Argentina. En: A.D. Izeta (Ed.), *South American Archaeology. Series 4*, Oxford, BAR S1854.
- Lupo, L. 1990. Palinología de una secuencia del Holoceno en el Valle de Tafí, provincia de Tucumán, Argentina. *Facena* 8: 87–98.
- Lupo, L.C. 1998. [*Estudio sobre la lluvia polínica actual y la evolución del paisaje a través de la vegetación durante el Holoceno en la cuenca del río Yavi. Borde Oriental de la Puna, Noroeste argentino*]. Tesis Doctoral, Universidad de Bamberg, Alemania, 87 p. Inédita.]
- Lupo, L.C. y Echenique, M.R. 1995. Avances de un estudio etnobotánico en la comunidad puneña de Yavi. Jujuy, Argentina. *Cuadernos FHCS-UNJu* 5: 127–150.
- Lupo, L.C. y Echenique, M.C. 1997. Etnobotánica en la comunidad puneña de Yavi. Jujuy, Argentina. Parte I. *Parodiana* 10: 19–34.
- Lupo, L.C. y Echenique, M.R. 2001. Reconstrucción arqueopalinológica de los diversos momentos de ocupación del yacimiento Formativo Moralito. Jujuy, Noroeste Argentino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 8: 125–130.
- Lupo, L.C., Bianchi, M., Araoz, E. et al. 2006b. Climate and human impact of the last 2000 years as recorded in Lagunas de Yala, Province of Jujuy, northwestern Argentina. *Quaternary International* 158: 30–43.
- Lupo, L.C., Kulemeyer, J., Aschero C. y Nielsen, J. A. 2006a. Evidencias palinológicas de intervención humana en el paisaje desde el precerámico al formativo de Puna y Quebrada de Humahuaca. *13º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (Bahía Blanca), *Libro de Resúmenes*: 85.
- Lupo, L.C., Morales, M., Yacobaccio, H., Maldonado, A. y Grosjean, M. 2007. Cambios Ambientales en la Puna Jujeña durante los últimos 1200 años: Explorando su impacto en la economía pastoril. *16º Congreso Nacional de Arqueología Argentina* (Jujuy), 3: 151–156.
- Lupo, L.C., Braun Wilke, R., Guzmán, G., Villafañe, B.S. y Kulemeyer, J. 2008. Correlación entre vegetación, deterioro ambiental y registro paleoambiental en Sectores de Alta Montaña. Provincia de Jujuy. Noroeste Argentino. *Revista Agraria* 10: 42–55.
- Lupo, L.C., Sánchez, A.C., Rivera, N. y Albeck, M.E. 2010. Evidencias palinológicas en Pueblo Viejo de Tucute. Período tardío de la Puna de Jujuy. En: A. Korstanje y M. Quesada (Eds.), *Arqueología de la Agricultura: Casos de Estudio en la Región Andina Argentina*. Ediciones Magna, San Miguel de Tucumán, p. 120–131.
- Lupo, L.C., Kulemeyer, J., Sánchez, A., Pereira, E. y Cortés, R. 2016. Los archivos paleoambientales en el Borde Oriental de la Puna y sus respuestas a los cambios naturales y antrópicos durante el Holoceno. Noroeste argentino. *Dossier Estudios Sociales del Noa* 16: 39–68.
- Lupo, L.C., Torres G.R., Oxman B.I., Fierro, P.T., Sánchez, A.C. y Schittek, K. 2017. Disturbio antrópico en la vegetación de la puna durante el Holoceno. Noroeste argentino. Anthropogenic disturb in vegetation of the Puna during the Holocene. Northwestern Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 352–353.
- Markgraf, V. 1985. Paleoenvironmental history of the last 10.000 years in Northwestern Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* T.1 (11/12): 1739–1748.
- Markgraf, V. y D'Antoni, H.L. 1978. *Pollen Flora of Argentina*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 208 p.
- Meléndez, A.S., Kulemeyer, J.J., Lupo, L.C., Quesada, M.N. y Korstanje, M.A. 2018. Paleoenvironments and human occupation in the El Bolsón Valley of northwest Argentina (province of Catamarca, dept. of Belén). *Journal of Archaeological Science: Reports* 18: 758–768.
- Meneses, R.I., Ortuño, T., Herrera, S.L., Domic, A., Palabral-Aguilera, A.N. y Zeballos, G. 2015. Bofedales andinos. En M.I. Moya, R.I. Meneses y J. Sarmiento (Eds.), *Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz*. Segunda Edición, Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia, 801 p.
- Moore, P. y Webb, J. 1983. *An illustrated guide to pollen analysis*. Hodder and Stoughton, Londres, 133 p.
- Morales, M., Barberena, R., Belardi, J., et al. 2010. Reviewing human-environment interactions in arid regions of southern South America during the past 3000 years more. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 283–295.
- Mostacedo, B. y Fredericksen, T. 2000. *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal*. El País, Santa Cruz, 92 p.
- Muscio, H. 2004. [*Dinámica poblacional y evolución durante el período agroalfarero temprano en el Valle de San Antonio de los Cobres, puna de Salta, Argentina*]. Tesis Doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. 527p. Inédita.]
- Nielsen, A. y Lupo, L. 2002. Primeros Resultados Arqueopalinológicos para Quebrada de Humahuaca y sus implicancias para la Comprensión de los Procesos Socioculturales Prehispánicos (ca. 900–1500 d.C.). *7º Jornadas Regionales de Investigación en Humanidades y Ciencias Sociales* (Jujuy), *Libro de resúmenes*: 9–11.
- Olizewski, N. y Olivera, D. 2009. Variabilidad racial de macrorrestos arqueológicos de *Zea mays* (Poaceae) y sus relaciones con el proceso agropastoril en la puna meridional argentina (Antofagasta de la sierra, Catamarca). *Darwiniana* 47: 76–91.
- Olivera, D. 1988. La opción productiva: apuntes para el análisis de sistemas adaptativos del período Formativo del noroeste argentino. *9º Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, (Buenos Aires), *Actas*: 87–110.
- Olivera, D. 2001. *Sociedades agropastoriles tempranas: el formativo inferior del noroeste argentino*. *Historia Argentina Prehispánica*, Tomo I. Ed. Brujas, Córdoba, 83–125 p.

- Oxman, B. 2015. [*Paleoambiente y sociedad durante el Holoceno en la Puna Seca de Jujuy: un abordaje arqueopalinológico*. Tesis Doctoral, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 258 p. Inédita.]
- Oxman B., Tchilinguirian, P., Yacobaccio, H. y Lupo, L. 2016. Nuevos análisis paleoambientales y sus implicancias arqueológicas durante la Pequeña Edad de Hielo en la Puna. *Dossier Estudios Sociales del NOA* 16: 13–37.
- Oxman, B., Yacobaccio, H., Lupo, L. y Tchilinguirian, P. 2014. Primeros estudios paleoambientales de Lapao 2 (Puna Seca) y la señal de la Pequeña Edad de Hielo. *Anuario de Arqueología* 5: 375–390.
- Pearsall, D.M. 1989. Adaptation of prehistoric hunter-gatherers to the high Andes: The changing role of plant resources. En: D.R. Harris y G.C. Hillman (Eds.), *Foraging and Farming: The Evolution of Plant Exploitations*. Unwin Hyman, Londres, p. 318–332.
- Renault-Miskovsky, J. 1988. Palynologie archéologique. A la recherche des climats, des paysages et des coutumes de la Préhistoire. *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria* 1: 471–489.
- Renault-Miskovsky, J. y Lebreton, V. 2006. Paléontologie humaine et Préhistoire Place de la palynologie archéologique, au regard des longues séquences polliniques de référence. *Comptes Rendus Palevol* 5: 73–83.
- Rixen, A., Le Coq, J.F., Fallot, A., Ruiz, C. y Schilinger, R. 2015. Análisis participativo de las dinámicas socio-ecológicas de la cuenca Perico-Manantiales. World Wide Web: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01119332v1>
- Ruthsatz, B. 1974. Los arbustos de las estepas andinas del noroeste argentino y su uso actual. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16: 27–45.
- Ruthsatz, B. 1977. Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Nordwest - Argentinien. *Dissertationes Botanicae* 38: 1–168.
- Ruthsatz, B. 1983. Der Einfluß des Menschengesellschaft auf die Vegetationsemiarider bis arider tropischer Hochgebirge am Beispiel der Hochanden. *Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft* 96: 535–576.
- Sánchez A.C., Lupo, L.C., Pereira, E. y Méndez, M. 2015. El tipo Chenopodiaceae presente en contextos arqueológicos. Puna y Prepuna del Noroeste argentino. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50: 248.
- Schäbitz, F. 2000. Vegetation and climate history of the eastern flank of the Sierra de Santa Victoria, Jujuy Province, NW-Argentina (first results). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie* 7–8: 969–984.
- Schäbitz, F., Lupo, L.C., Kulemeyer, J.J. y Kulemeyer, J.A. 2001. Variaciones de la vegetación, el clima y la presencia humana en los últimos 15.000 años en el Borde Oriental de la Puna, provincias de Jujuy y Salta, Noroeste Argentino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 8: 125–130.
- Schitteck, K., Forbriger, M., Mächtle, B. et al. 2015. Holocene environmental changes in the highlands of the southern Peruvian Andes (14° S) and their impact on pre-Columbian cultures. *Climate of the Past* 11: 27–44.
- Schitteck, K., Kock, S., Lücke, A. et al. 2016. A high-altitude peatland record of environmental changes in the NW Argentine Andes (24° S) over the last 2100 years. *Climate of the Past* 12: 1165–1180.
- Silverman, H. e Isbell, W.H. 2008. *Handbook of South American Archaeology*. Springer, New York, 1157 p.
- Stinnesbeck, S. 2014. [*Holozäner Klimawandel und Mensch-Umwelt-Interaktionen in den Hochanden von Nordwest-Argentinien*. Tesis de Maestría, Universidad de Colonia, Alemania, 103 p. Inédita.]
- Tapia-Núñez, M. y Flores-Ochoa, J. 1984. [Pastoreo y Pastizales de los Andes del Sur del Perú. Instituto Nacional de Investigación y Promoción Agropecuaria. Programa colaborativo de apoyo a la investigación en rumiantes menores, Lima, Perú, 312 p. Informe Inédito.]
- Tchilinguirian, P., Morales, M., Oxman, B., Lupo, L., Olivera, D. y Yacobaccio, H. 2014. Early to Middle Holocene transition in the Pastos Chicos record, dry Puna of Argentina. *Quaternary International* 330: 171–182.
- Torres, G.R. 2017. [*Patrones de transporte y depósito polínico de especies trazadoras del bosque montano de Yungas: Implicancias paleoambientales durante el Cuaternario del Noroeste Argentino*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Salta, 210 p. Inédita.]
- Torres, G., Lupo, L. y Pérez, C. 2011. Transporte y depósito polínico arbóreo entre las Sierras Subandinas y la Cordillera Oriental de Jujuy. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46: 265.
- Torres, G.R., Lupo, L.C., Kulemeyer, J.J. y Pérez, C.F. 2016. Palynological evidence of the geoeological belts dynamics from Eastern Cordillera of NW Argentina (23° S) during the Pre-Last Glacial Maximum. *Andean Geology* 43: 151–165.
- Turner, J. 1964. The anthropogenic factor in vegetational history. *The New Phytologist* 63: 73–90.
- Weninger, B., Danzeglocke, U. y Jöris, O. 2013. Comparison of Dating Results achieved using Different Radiocarbon-Age Calibration Curves and Data. World Wide Web: <http://www.calpal.de> (últimavisita 03-11-2017)
- Werner, D.J. 1976. [*Die Vegetation der argentinischen Puna und des Puna-Ostrandee*, Habilitationsschrift. Tesis doctoral, Universidad de Kiel, Alemania, 496 p. Inédita.]
- Yacobaccio, H.D. 2006. Intensificación económica y complejidad social en cazadores-recolectores surandinos. *Boletín de Arqueología PUCP* 10: 305–320.
- Yacobaccio, H.D. 2013. Towards a human ecology for the Middle Holocene in the Southern Puna. *Quaternary International* 307: 24–30.
- Yacobaccio, H.D. y Madero, C. 1992. Zooarqueología de Huachichocana III (Jujuy, Argentina). *Arqueología* 2: 149–188.
- Yacobaccio, H.D. y Morales, M. 2005. Mid-Holocene environment and human occupation of the Puna (Susques, Argentina). *Quaternary International* 132: 5–14.

Doi: 10.5710/PEAPA.29.05.2018.257

Recibido: 22 de noviembre de 2017

Aceptado: 29 de mayo de 2018

ARQUEOPALINOLOGÍA: UNA REVISIÓN DEL ANÁLISIS POLÍNICO EN EL CONTEXTO DE SITIOS ARQUEOLÓGICOS DE SOCIEDADES DE CAZADORES-RECOLECTORES DE LA ARGENTINA (32°–52° S)

ALDO R. PRIETO¹, MARIA VIRGINIA MANCINI¹, MARIA EUGENIA DE PORRAS², FLORENCIA PAULA BAMONTE¹ Y MARIA ALEJANDRA MARCOS¹

¹Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. aprieto@mdp.edu.ar; mvmancin@mdp.edu.ar; florbamonte@hotmail.com; marcosalejandra@gmail.com

²Instituto Argentino de Nivelología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CONICET-CCT Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n Parque General San Martín, 5500 Mendoza, Argentina. medeporras@gmail.com

Resumen. La palinología de sitios arqueológicos o arqueopalinología ha sido frecuentemente utilizada en la Argentina tanto para reconstruir la vegetación y los ambientes desde el final del Pleistoceno Tardío hasta tiempos recientes, como para inferir ciertas actividades culturales desarrolladas dentro de los sitios arqueológicos. En el presente trabajo se realizó una revisión de los análisis polínicos realizados a partir de depósitos sedimentarios en sitios arqueológicos en cuevas, aleros y en contextos abiertos correspondientes a sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (32°–52° S), independientemente del periodo cronológico o cultural. Se explican las metodologías aplicadas y los resultados obtenidos y se discuten (1) las limitaciones del análisis polínico; (2) las diferentes formas en que los datos de polen son útiles en este tipo de sitios arqueológicos, y (3) los procesos tafonómicos tales como dispersión, depositación y preservación polínica en estos ambientes depositacionales. La potencialidad y aplicación del análisis polínico en arqueología de sitios cazadores-recolectores se ejemplificó con trabajos representativos en la región pampeana y patagónica, donde se han realizado la mayoría de los estudios arqueopalinológicos. Estos estudios, aunque complejos, ofrecen oportunidades únicas para comprender los entornos y las actividades humanas del pasado.

Palabras clave. Palinología. Arqueología. Tafonomía polínica.

Abstract. ARCHEOPALYNOLOGY: A REVIEW OF POLLEN ANALYSIS IN CAVES, SHELTERS AND OPEN CONTEXTS OCCUPIED BY HUNTER-GATHERER SOCIETIES OF ARGENTINA (32°–52° S). Archeopalynology has been frequently used in Argentina to reconstruct vegetation and environments since the end of Late Pleistocene to the present, and to infer different cultural activities developed into the archaeological sites. The present paper presents a review of pollen analysis of sedimentary sequences from archaeological sites located in caves, shelters and open contexts occupied by hunter-gatherer societies of Argentina (32°–52° S), regardless the chronological or cultural period. The methodologies applied and results obtained are explained and the following topics are discussed (1) the limitations of the pollen analysis; (2) the different ways in which pollen data are useful in this type of archaeological sites; and (3) the taphonomic processes such as pollen dispersal, deposition and preservation in these depositational environments. The potentiality and application of pollen analysis in archaeology of hunter-gatherer sites were exemplified by representative works in the Pampa and Patagonia regions, where most of the archeopalynology studies have been carried out. These studies, often complex, offer unique opportunities to understand the environments and human activities of the past.

Key words. Palynology. Archaeology. Pollen taphonomy.

LOS ARQUEÓLOGOS, primero en Europa a principios del siglo XX y más tarde en América del Norte, reconocieron rápidamente el potencial de la palinología, especialmente el estudio de los granos de polen fósil, como una herramienta para examinar las relaciones entre los humanos y el ambiente. De esta forma, el análisis polínico de sitios arqueológicos se fue desarrollando independientemente en varios países y el

papel que la palinología ha tenido en los estudios arqueológicos ha sido publicado en numerosos artículos y libros (e.g., Bryant y Holloway, 1983; Dimpleby, 1985; Renault-Mikosvsky *et al.*, 1985; Fægri e Iversen, 1989; Davis, 1994; Prieto, 1994; Carrión *et al.*, 2000; Pearsall, 2000; López Sáez *et al.*, 2003; Bui-Thi y Girard, 2010). Así, en las jornadas de palinología arqueológica realizadas en el parque tecnológico

Sophie Antipolis (Francia) en 1984 se creó el término *archéopalynologie* (arqueopalinología), para definir el aporte que la palinología hace al conocimiento del clima y los ambientes de secuencias paleolíticas y neolíticas (últimos 2.6 Ma) (Renault-Miksovsky *et al.*, 1985). Este término se utiliza en este trabajo porque resume claramente la idea que se desea expresar en referencia al análisis polínico en contextos arqueológicos.

La arqueopalinología en la Argentina se inició a finales de la década de 1970 (Prieto, 2018) y alcanzó un desarrollo más continuo a partir de finales de la década de 1980 (Fig. 1). Al menos en las latitudes medias y altas (32°–52° S), la palinología de sitios en cuevas, aleros y contextos abiertos correspondientes a sociedades de cazadores-recolectores, durante los tiempos prehistóricos (Tab. 1; Figs. 2, 3), se ha utilizado para inferir cambios en la vegetación y el clima, mayoritariamente durante el Holoceno, y representa el enfoque más frecuentemente adoptado del análisis polínico de sitios arqueológicos. En algunos de estos sitios ubicados en la Patagonia, se ha realizado el estudio del polen y los macrorrestos vegetales en coprolitos de mamíferos herbívoros y humanos y de estructuras carbonizadas preservados en las secuencias arqueológicas para reconocer la disponibilidad y uso de los recursos vegetales (*e.g.*, D'Antoni, 1978; de Porras *et al.*, 2011; Velázquez *et al.*, 2014; Caruso Fermé *et al.*, 2017). En las últimas décadas la arqueopalinología se ha desarrollado en el noroeste argentino en sitios con ocupación sedentaria y sociedades agro-alfareras (Lupo

et al., 2018 y bibliografía allí citada). Todos estos trabajos resaltan la importancia que este tipo de estudios tiene dentro del conjunto de las investigaciones paleoambientales en la Argentina. Uno de los desafíos de la arqueología moderna es la concreción de contextos ambientales que permitan explicar, al menos parcialmente, los procesos estrictamente arqueológicos. De ahí se comprende que la palinología haya requerido su espacio en esta proliferación de “ciencias auxiliares” (Carrión *et al.*, 2000). Aunque los sitios arqueológicos a menudo presentan numerosos problemas que dificultan las interpretaciones de los registros polínicos, también ofrecen oportunidades para entender los ambientes y las actividades humanas del pasado (*e.g.*, Edwards *et al.*, 2015).

A pesar de su desarrollo y potencial, la arqueopalinología ha recibido críticas basadas principalmente en cuatro aspectos: (1) la posible existencia de discontinuidades sedimentarias y hiatos en el registro polínico; (2) la influencia supuestamente determinante de los procesos de preservación y destrucción diferencial del polen que podrían distorsionar el registro polínico; (3) el sesgo tafonómico introducido por la actividad humana y animal; y (4) el movimiento vertical o retrabajo del polen dentro de las secuencias que conduzca a la contaminación (Carrión *et al.*, 2000). La causa directa en que se fundamentan tales críticas está relacionada con una carencia experimental que permita equiparar las secuencias de cuevas, aleros y sitios en contextos abiertos con aquellas otras que derivan de depósitos convencionales como turberas, mallines y lagos (Carrión *et al.*, 2000). En este sentido, en la última década se han iniciado en la Argentina trabajos para proporcionar ese modelo empírico, a partir de estudios polínicos de sedimento superficial en cuevas de Patagonia (de Porras *et al.*, 2011). Cuando esta base empírica ha sido correctamente expuesta, la arqueopalinología, sea cual fuere su contexto, se ha mostrado como una disciplina científica eficaz y necesaria en la comprensión de las pautas paleoambientales (López Sáez *et al.*, 2003). Sin embargo, hay que recordar que las sospechas de invalidez también deberían aplicarse a las secuencias de mallines y turberas porque presentan discontinuidades, hiatos y problemas de preservación polínica (*e.g.*, turberas y mallines de Patagonia, Auer, 1949; McCulloch y Davies, 2001; McCulloch *et al.*, 2016), así como con los registros de sistemas lacustres con neotectónica, donde

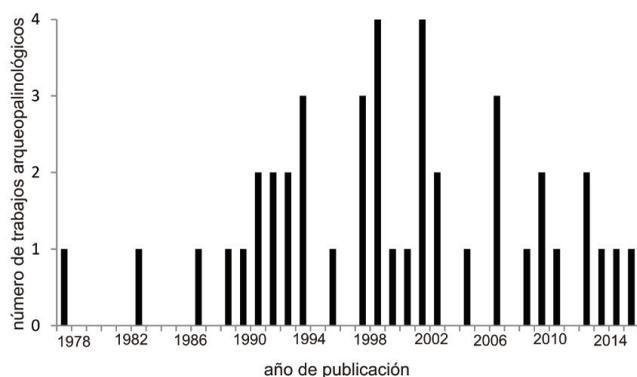


Figura 1. Datos relacionados con el número de publicaciones arqueopalinológicas en sitios de sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (n= 43) entre 1978 y 2016.

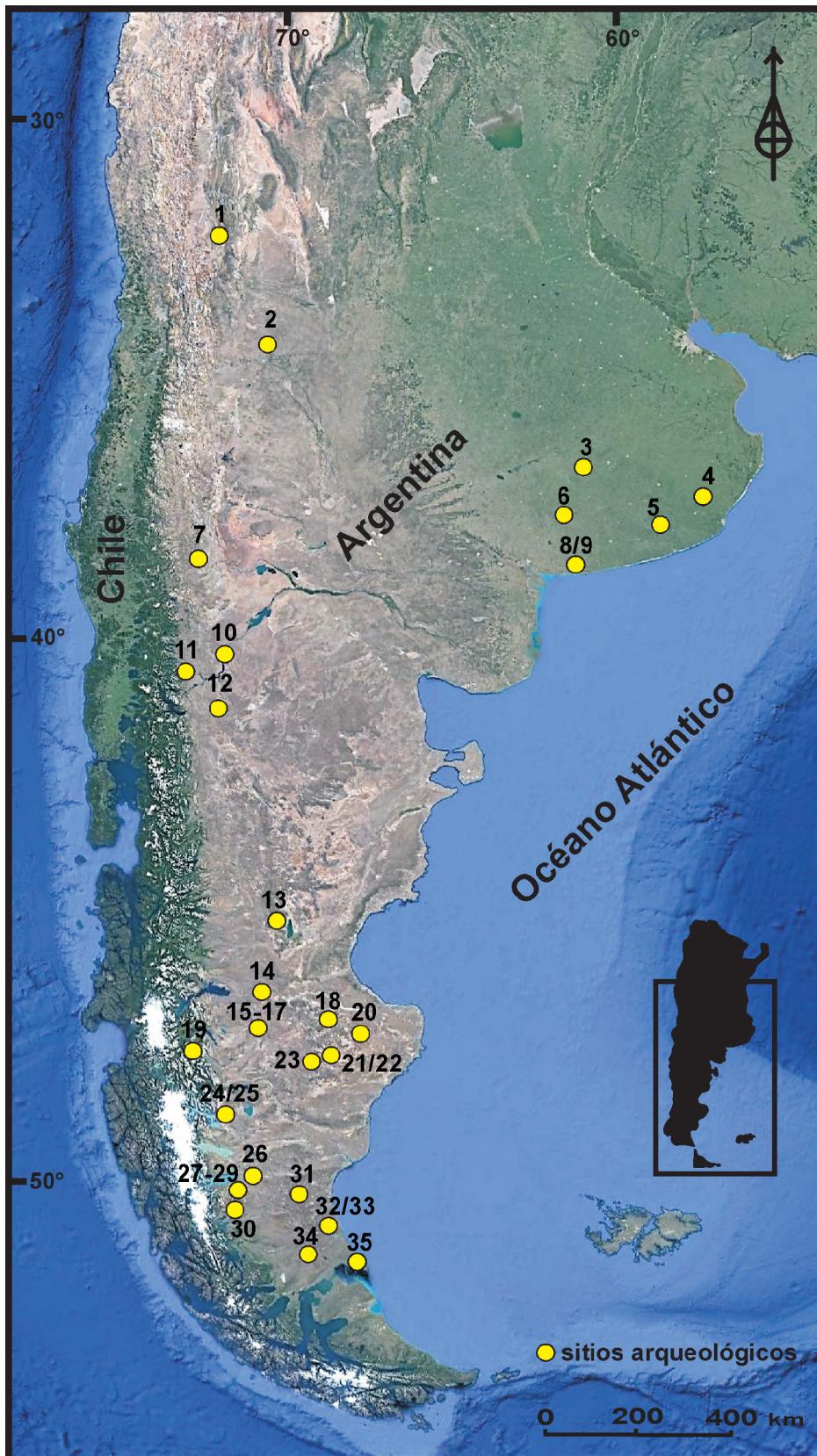


Figura 2. Mapa de ubicación de los sitios arqueológicos revisados en este trabajo (ver Tab. 1). Captura de imagen de *Google Earth*, 2017.

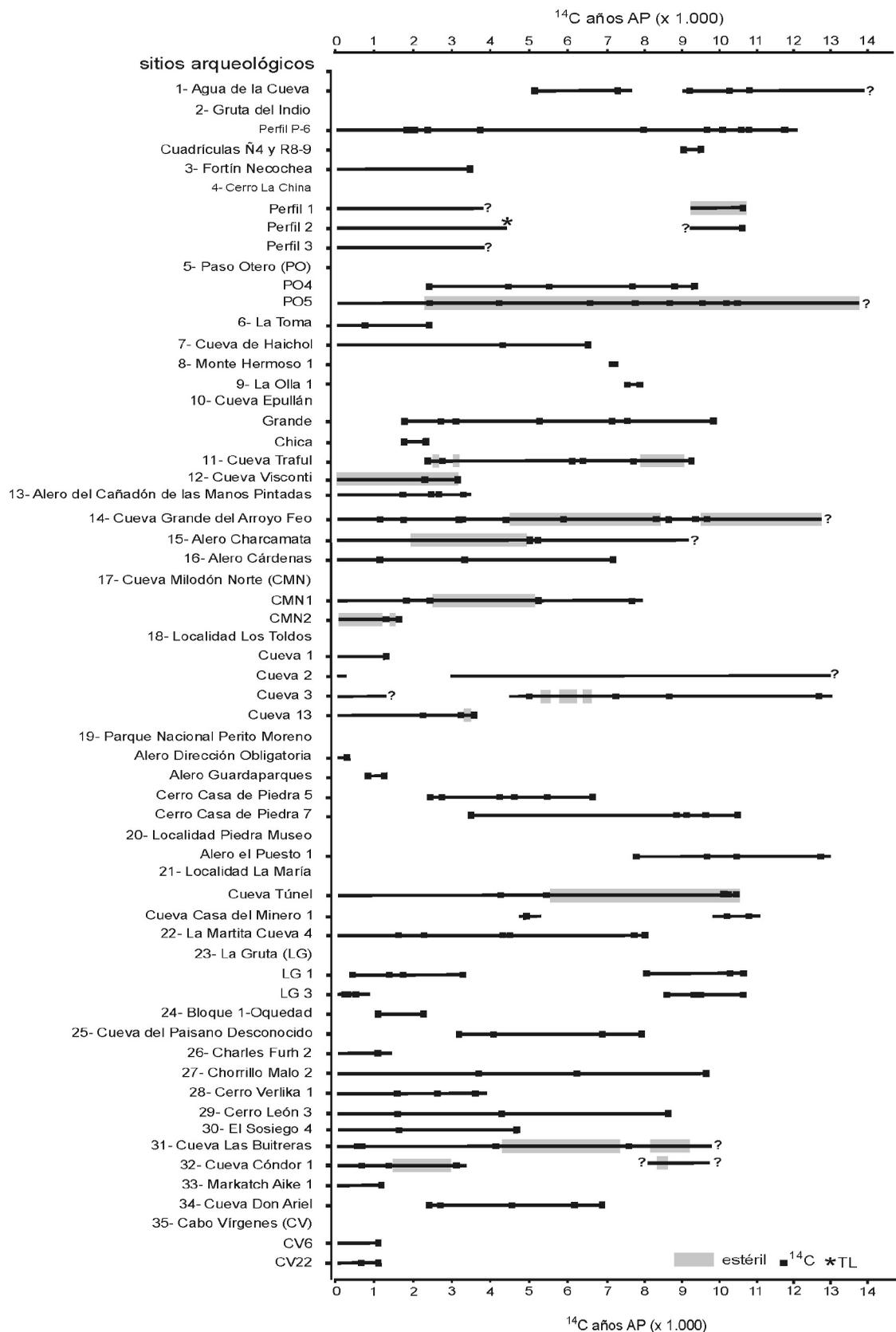


Figura 3. Sitios arqueológicos de sociedades de cazadores-recolectores (32°–52° S) donde se han realizado estudios polínicos, rango temporal e indicación de las muestras estériles.

los problemas tafonómicos son desconocidos (Carrión *et al.*, 2000) y, sin embargo, apenas han despertado reticencias. Por lo tanto la comparación entre secuencias arqueológicas y no arqueológicas (*e.g.*, turberas y mallines) no asegura que sea posible identificar alteraciones en las primeras sin la consideración de aspectos tafonómicos de los depósitos.

Este trabajo se centrará en una revisión de los análisis polínicos realizados a partir de depósitos sedimentarios en sitios arqueológicos en cuevas, aleros y en contextos abiertos correspondientes a sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (32°–52° S) independientemente del periodo cronológico o cultural y con los siguientes objetivos: (1) explicar y discutir las metodologías empleadas y los resultados obtenidos; (2) comprender las limitaciones del análisis polínico en sitios arqueológicos; y (3) esbozar la potencialidad y aplicación del análisis polínico en arqueología de sitios de cazadores-recolectores a través de ejemplos representativos de las regiones pampeana y patagónica, donde se han realizado la mayoría de los estudios arqueopalinológicos entre los 32° y 52° S.

EL MUESTREO ARQUEOPALINOLÓGICO

Los muestreos polínicos en sitios arqueológicos de cazadores-recolectores de la Argentina fueron realizados en un principio y en la mayoría de los casos por arqueólogos. En general, los muestreos consistieron en la toma de una muestra por nivel/capa arqueológico, cuando la excavación estaba en progreso o había finalizado. Esto es particularmente importante porque una vez que un sitio fue excavado puede quedar perturbado y/o removido y en consecuencia se pierde información valiosa para entender los cambios temporales del registro fósil. Esta situación cambió cuando los palinólogos y arqueólogos comenzaron una interacción más estrecha y participaron conjuntamente en los trabajos de campo. En este sentido, esta colaboración se encauzó en una dinámica donde el palinólogo era el responsable del muestreo de una manera coordinada con el arqueólogo. En escasas oportunidades se han revisitado los sitios arqueológicos para realizar nuevos muestreos polínicos, pero existen algunos casos como el de la localidad arqueológica Los Toldos (sitio 20, Tab. 1; Fig. 2), Gruta del Indio (sitio 2, Tab. 1; Fig. 2) y Chorrillo Malo 2 (sitio 29, Tab. 1; Fig. 2).

Las técnicas de muestreo polínico utilizadas en sitios

arqueológicos son variadas y los protocolos de muestreo están descritos en varias publicaciones (*e.g.*, Bryant y Holloway, 1983; Dimpleby, 1985; Burjachs *et al.*, 2000), por tal razón no se explicitan en este trabajo. En cambio, se discutirá si los muestreos realizados fueron adecuados o no para la interpretación arqueopalinológica, ya que dependen en parte del tipo y tamaño del sitio arqueológico y la localización geográfica, y el grado de preservación del polen dentro del sitio arqueológico. En su mayoría, los registros polínicos provienen de un único perfil obtenido del sitio arqueológico, producto de la depositación abiótica (geogénica) y biótica (biogénica y antropogénica), de cuevas y aleros y de sucesiones sedimentarias de sitios en contextos abiertos donde la depositación es mayormente geogénica. Sobre el total de 42 perfiles estudiados (Tab. 1), el número de muestras con polen varió entre 6 y 10 ($n=15$) y 11 y 25 ($n=21$) (Fig. 4). En los casos donde solo se analizó una muestra por nivel/capa arqueológico y varias resultaron polínicamente estériles (ver sección tafonomía polínica) se originaron hiatos polínicos, que sumados a las discontinuidades propias de la secuencia arqueológica imposibilitaron realizar interpretaciones paleoambientales para amplios rangos temporales (sitios 14, 15 y 17, Fig. 3).

Una única muestra de polen no es por sí misma característica de un horizonte temporal dado o una pista válida para condiciones paleoambientales naturales. Las claves para una adecuada interpretación de los datos polínicos de sitios arqueológicos son la replicación y el control estratigráfico y cronológico. ¿Cuál es el número de muestras aceptable que se deberían recoger para que la interpretación sea factible? La respuesta es que se recomienda: (1) conocer la secuencia arqueológica tanto espacial como temporalmente, para recolectar el mayor número de muestras posible de manera estratificada y de varios perfiles dentro de una misma cuadrícula o área de excavación para contemplar los posibles sesgos tafonómicos inherentes a cada sitio; (2) seleccionar de cada nivel/capa el de máximo espesor y que represente el mayor rango temporal, evitando los de menor espesor cuando se observan cambios estratigráficos laterales, que son frecuentes en los sitios arqueológicos; y (3) evitar las áreas con la mayor densidad de actividades biológicas (animales y/o humanas). Los espectros polínicos de estas muestras se representarán de manera estratigráfica y cro-

TABLA 1 – Registros polínicos de los sitios arqueológicos de sociedades cazadoras-recolectoras de Argentina (32°–52° S)

Sitios	Latitud	Longitud	Cueva/ alero (c/a)	Contextos abierto	Perfiles polínicos	Total de muestras analizadas	Muestras estériles	Rango temporal ¹⁴ C años AP; ^b TL	Referencias
1 Agua de la Cueva	32.37	69.09	a		1	19	-	5.080 ± 70–> 10.950 ± 90 (ca. 14.000)	García et al. (1999)
2 Gruta del Indio	34.45	68.22							
-Perfil P-6			a		1	23	-	0–> 11.830 ± 180	D'Antoni (1983)
-Cuadrículas Ñ4 y R 8-9			a		2	10	-	9.510 ± 100/ 8.990 ± 90	Paez et al. (2010)
3 Fortín Necochea	37.23	61.08		e	1	24	11	0–3.630 ± 60	Nieto y Prieto (1987)
4 Localidad Cerro La China	37.57	58.37							
-Perfil 1			a		1	23	16	Holoceno Tardío	Paez y Prieto (1993)*
-Perfil 2				e	1	16	-	0–4.550 ± 550 ^b /ca. 9.000–10.610 ± 80	Prieto y Paez (1989); Paez y Prieto (1993)
-Perfil 3			a		1	5	-	Holoceno Tardío	Prieto y Paez (1989); Paez y Prieto (1993)*
5 Paso Otero (PO)	38.12	59.06							
-PO 4				al	1	26	5	2.281 ± 38– 9.283 ± 83	Gutierrez et al. (2011)
-PO 5				al	1	32	30	0–> 10.440 ± 100	Grill et al. (2007)
6 La Toma	38.17	61.41		al/e	1	10	-	0–2.075 ± 70	Madrid y Politis (1991)
7 Cueva de Haichol	38.35	70.40	c		1	18	9?	0–6.675 ± 75	Markgraf (1991)
8 Monte Hermoso 1	38.57	61.22		pm	1	6	2	7.030 ± 100– 7.125 ± 75	Zavala et al. (1992)
9 La Olla 1	38.60	61.21		pm	1	19	-	7.580 ± 60– 7.920 ± 90	Fontana (2005)
10 Cueva Epullán	40.23	70.12							
-Grande			c		1	10	-	1.720 ± 50– 9.970 ± 100	Prieto y Stutz (1996)
-Chica			c		1	20	-	1.740 ± 60– 2.220 ± 50	este trabajo
11 Cueva Traful	40.43	71.07	a		1	15	5	2.230 ± 40– 9.285 ± 313	Heusser (1993)
12 Cueva Visconti	41.04	70.52	a		1	13	13	0–3.120 ± 50	este trabajo
13 Alero del Cañadón de las Manos Pintadas	45.28	69.42	a		1	14	-	0–> 3.120 ± 50	D'Antoni (1978)
14 Cueva Grande del Arroyo Feo o Cueva de Altamirano	46.56	70.30	c		1	26	14	0–4.480 ± 60 / 8.610 ± 60–> 9.410 ± 70	Trivi (2002)
15 Alero Charcamata	47.03	70.24	a		1	8	2	0–ca. 2.000 / > 5.290 ± 60	Trivi de Mandri et al. (1994)
16 Alero Cárdenas	47.18	70.26	a		1	20	3	0–7.300 ± 200	Mancini y Trivi de Mandri (1992, 1994); Mancini (1998b)

TABLA 1 – Continuación

Sitios	Latitud	Longitud	Cueva/ alero (c/a)	Contextos abierto	Perfiles polínicos	Total de muestras analizadas	Muestras estériles	Rango temporal ¹⁴ C años AP; ^b TL	Referencias
17 Cueva Milodón Norte (CMN)	47.18	71.53							
-CMN 1			c		1	11	1	0–2.530 ± 170/ 5.160 ± 50– 7.790 ± 30	Horta et al. (2016)
-CMN 2			c		1	8	4	1.170 ± 40– 1.600 ± 20	Horta et al. (2016)
18 Localidad Los Toldos	47.29	68.45							
-Cueva 1			c		1	8	-	0–1.410 ± 40	de Porras et al. (2007, 2009)
-Cueva 2			c		1	13	-	últimas 100 años– ca. 3.000– 12.000 ± 600	Paez et al. (1999)*
-Cueva 3			c		3	58	20	4.850 ± 90– 12.000 ± 600	Paez et al. (1999); de Porras (2010)
-Cueva 13			c		3	36	7	0–3.750 ± 80	de Porras et al. (2007, 2009); de Porras (2010)
19 Parque Nacional Perito Moreno	47.53	72.51							
-Alero Dirección Obligatoria			a		1	7	-	0–240 ± 125	Mancini et al. (2002)
-Alero Guardaparques			a		1	6	-	< 890 ± 70– 1.200 ± 70	Mancini et al. (2002)
-Cerro Casa de Piedra 5			c		1	13	-	2.550 ± 50– 6.780 ± 110	Mancini et al. (2002)
-Cerro Casa de Piedra 7			c		1	17	-	3.480 ± 70– 10.530 ± 620	Mancini (2007a)
20 Localidad Piedra Museo	47.53	67.52							
-Alero El Puesto 1			a		1	8	-	últimos 100 años / 7.670 ± 110– 12.890 ± 90	Borromei (2003)
21 Localidad La María	48.24	68.51							
-Cueva Túnel			c		2	39	26	0–5.577 ± 44	de Porras (2010)
-Cueva del Minero 1			c		1	12	2	5.190 ± 80 –10.999 ± 55	de Porras (2010)
-Cueva La Última ^a			c						de Porras et al. (2011)
-Cueva La Cocina ^a			c						de Porras et al. (2011)
22 La Martita Cueva 4	48.24	69.15	c		1	24	-	0– > 8.050 ± 90	Mancini (1998a)
23 La Gruta	48.28	69.15							
-La Gruta 1			a		1	13	-	400 ± 20– 3.487 ± 38 / 8.090 ± 30– 10.790 ± 30	Mancini et al. (2013); Brook et al. (2015)
-La Gruta 3			a		1	8	-	290 ± 20–530 ± 20 / 8.540 ± 30– 10.720 ± 30	Brook et al. (2015)
24 Bloque 1-Oquedad	49	72		e	1	15	-	1.040 ± 50– > 2.270 ± 50	Mancini et al. (2011); Bamonte et al. (2013)

TABLA 1 – Continuación

Sitios	Latitud	Longitud	Cueva/ alero (c/a)	Contextos abierto	Perfiles polínicos	Total de muestras analizadas	Muestras estériles	Rango temporal ¹⁴ C años AP; ^b TL	Referencias
25 Cueva del Paisano Desconocido	49	72	c		1	10	-	3.030 ± 30– 8.000 ± 40	Bamonte et al. (2013)
26 Charles Fuhr 2	50.16	71.52		e	1	10	-	ca. 500– > 1.120 ± 110	Mancini (1998a, 2002)
27 Chorrillo Malo 2	50.30	72.4	a		2	20	-	0–9.740 ± 50	Mancini (2002)
28 Cerro Verlika 1	50.36	72.17	a		1	26	-	0–3.860 ± 80	Mancini (2001, 2002)
29 Cerro León 3	50.51	72.14	a		1	24	2	0–8.856 ± 84	Mancini et al. (2011)
30 El Sosiego 4	50.9	72.33		e	1	8	-	0–4.870 ± 90	Mancini (1998a, 2002)
31 Cueva Las Buitreras	51.07	70.16	c		3	49	26	0–ca. 10.000	Prieto et al. (1998, 1999)
32 Cueva Cóndor 1	51.52	69.23	c		1	22	5	0–3.100 ± 70 / Holoceno Temprano	Mancini y Graham (2014)
33 Markatch Aike 1	51.53	39.37		p	1	5	-	0–1.280 ± 80	Borromei y Nami (2000)
34 Cueva Don Ariel	52.00	70.09	c		1	13	-	2.590 ± 50– 6.930 ± 190	Borromei y Nami (2000)
35 Cabo Vírgenes (CV)	52.19	68.22							
-CV6				e/co	1	21	-	0–1.190 ± 60	Mancini (2007b)
-CV22				e/co	1	14	-	finales s. XIX– 1.190 ± 60	Mancini y Graham (2014)

al: aluvial; e: eólico; p: planicie de inundación; co: coluvial; pm: planicie de marea. Muestras estériles: sin polen o el polen está mal preservado y la suma polínica es insuficiente para el tratamiento estadístico y la interpretación paleoambiental.

^amodelo polínico actual en cueva; * edad por correlación con la estratigrafía y contexto arqueológico.

nológica, lo que permitirá obtener una visión de la historia de la vegetación. En los casos que se requiera una visión más precisa de un determinado momento, asociado a una actividad o acontecimiento registrado en el sitio, es aconsejable realizar otros tipos de muestreos denominados "puntuales" además del muestreo "vertical" (Burjachs *et al.*, 2000). Los muestreos "puntuales" son aquellos que se realizan en determinados restos o depósitos encontrados en los sitios arqueológicos como camadas y depósitos de almacenamiento de vegetales, capas de guano o coprolitos, ceniza volcánica, etc. La única excepción serían las muestras de o cercanas a fogones porque el fuego habitualmente oxida el polen (*e.g.*, Bryant y Hall, 1993; de Porras *et al.*, 2009; Horta *et al.*, 2016), aunque no debe tomarse como una norma porque existen excepciones, como en la Cueva Casa del Minero 1 (sitio 21, Tab. 1) (de Porras, 2010). Toda

esta información, aunque puntual, puede aportar datos que complementarán la información proveniente de una o varias secuencias polínicas del sitio.

La elección de las zonas o perfiles a muestrear debería ser responsabilidad del palinólogo respecto a aquellos sedimentos que sean potencialmente fértiles en su contenido polínico. Si el muestreo no fuera erróneo en su concepción, se evitaría la pérdida de tiempo por parte de muchos palinólogos, y del aporte económico del arqueólogo y el palinólogo. Finalmente, hemos de recordar que no todos los depósitos de interés arqueológico son susceptibles de análisis polínico y en los casos que se obtengan espectros polínicos no es conveniente forzar un cuadro ambiental a partir de ellos.

Asimismo, también es útil tomar muestras polínicas de muestras superficiales ubicadas en y cerca de donde se

muestrearán los sitios arqueológicos con el objetivo de reflejar la vegetación en las asociaciones polínicas actuales en el área. Cuando esta información se inserta en un estudio de vegetación actual, permite al palinólogo determinar qué tipos polínicos podrían estar más o menos representados en el registro fósil de esa región. De esta manera se puede construir un modelo analógico de la relación polen-vegetación a escala local (e.g., Mancini *et al.*, 2002; de Porras *et al.*, 2009; Mancini y Graham, 2014), mesoescala (e.g., Bamonte *et al.*, 2013; Horta *et al.*, 2016) o regional (e.g., Prieto y Stutz, 1996; Mancini, 1998a; de Porras, 2010) para interpretar el registro fósil. El número de muestras a coleccionar dependerá de la heterogeneidad de la vegetación y la escala espacial y temporal de la investigación.

En el caso de las cuevas es importante tomar muestras en aquellas que aún no han sido excavadas para construir modelos de la dispersión y depositación del polen en el interior de las mismas y analizar los procesos tafonómicos actuales para reconocer los potenciales sesgos post-depositacionales (e.g., Burjachs, 1986/88; Coles *et al.*, 1989; Prieto y Carrión, 1999; Navarro *et al.*, 2000, 2001; de Porras *et al.*, 2011; Fiacconi y Hunt, 2015, 2017) que permitirán ajustar las interpretaciones de las secuencias fósiles. Los únicos análisis de asociaciones polínicas de muestras de sedimento superficial del interior de cuevas en la Argentina fueron realizados por de Porras *et al.* (2011) en dos cuevas de la localidad La María (Tab. 1; Fig. 3) en la estepa patagónica. Las asociaciones polínicas reflejaron las comunidades arbustivas locales de los cañadones donde se ubican las cuevas, mientras que la vegetación subarbustiva de la meseta circundante estaba subrepresentada. Se encontró que los gradientes entrada-fondo de los taxones anemófilos como los entomófilos eran poco pronunciados, contrariamente a lo registrado en otras cuevas del hemisferio norte (e.g., Burnes y Pigott Burney, 1993; Coles y Gilbertson, 1994; Navarro *et al.*, 2001; Fiacconi y Hunt, 2017). Las diferencias de los patrones de depositación del polen dentro de ambas cuevas se asociaron a gradientes entrada-fondo que están fuertemente condicionados por diferentes vectores bióticos (particularmente ovejas y roedores) y abióticos (viento) y su relación con el transporte del polen de plantas con polinización entomófila y anemófila, respectivamente (de Porras *et al.*, 2011). Por otra parte, las mues-

tras polínicas de superficie de cuevas han estado sometidas a las primeras etapas de los procesos tafonómicos (dispersión, depositación, preservación diferencial) y en consecuencia resultan más adecuadas para comparar con los fósiles. Sin embargo, como se observa en otras cuevas con abundantes restos biológicos (fecas o alta actividad humana), la búsqueda de tendencias generales sobre los procesos tafonómicos del polen es difícil de lograr ya que están fuertemente asociados al comportamiento de los animales y/o humanos. Las diferencias entre las asociaciones de polen de las cuevas de la localidad La María se relacionaron con pequeñas diferencias de la vegetación local de los cañadones donde se ubican (de Porras *et al.*, 2011). Sin embargo, otros factores como la topografía interna y la morfología de las cuevas, junto con la circulación microclimática (Coles *et al.*, 1989), deberían ser evaluados en el futuro para obtener un conocimiento más completo de la tafonomía polínica en las cuevas de la Argentina.

TAFONOMÍA POLÍNICA: PRESERVACIÓN Y PROCESOS POST-DEPOSITACIONALES

Aunque la preservación del polen y los procesos post-depositacionales son factores importantes que afectan la correcta interpretación de los espectros polínicos de sitios arqueológicos (e.g., Hall, 1981; Bryant y Holloway, 1983; Sánchez Goñi, 1994; Bunting y Tipping, 2000; Tipping, 2000), estos no han sido discutidos frecuentemente en las publicaciones de la Argentina revisadas en este trabajo,

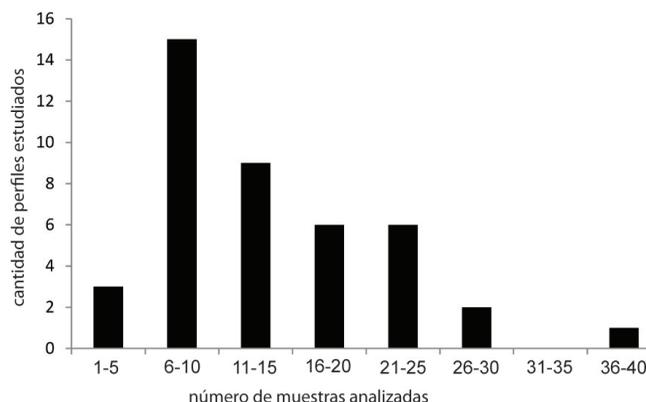


Figura 4. Número de muestras analizadas en función de la cantidad de perfiles estudiados.

aunque se reconoce que las secuencias polínicas de “*muchos sitios arqueológicos presentan problemas de interpretación por procesos tafonómicos*” (Mancini *et al.*, 2011, p. 55). La preservación polínica depende de muchos factores complejos que podrían agruparse en tres categorías (*e.g.*, Bryant y Holloway, 1983; Bryant y Hall, 1993; Lebreton *et al.*, 2010): (1) las características intrínsecas del polen, tales como la composición química de la pared, el tamaño del grano y la estructura y escultura de la exina; (2) los factores ambientales como la oxidación (Eh y pH), las fluctuaciones de la temperatura y humedad, la acción de hongos y bacterias y la (bio) química; y (3) la degradación mecánica (abrasión), aunque en un experimento de laboratorio Campbell (1991) demostró que en este caso el deterioro de los granos de polen era escaso.

Los diversos procesos post-depositacionales que actúan sobre las asociaciones polínicas están relacionados con las actividades culturales de los humanos, la influencia biótica (principalmente de animales) y abiótica (principalmente el viento). Estos procesos ocasionan movimiento y redistribución del polen alterando, en gran medida, los depósitos originales.

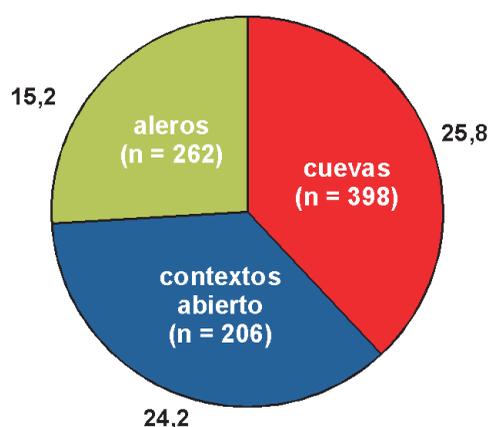
El polen recuperado de numerosos depósitos de sitios arqueológicos del centro-sur de la Argentina se encuentra bien preservado. Sin embargo, en varios sitios se han encontrado muestras que no tenían polen, o el polen era escaso o una alta proporción estaba mal preservado. En los dos últimos casos las sumas polínicas eran insuficientes para tratar estadísticamente los datos y realizar una interpretación paleoambiental. A todo el conjunto de muestras con esas características se las ha denominado “estériles”. El número de muestras estériles es relativamente alto en varios sitios arqueológicos (Tab. 1; Fig. 3) y la proporción de muestras estériles del total de muestras analizadas varió entre 15,2% y 25,8% para cada tipo de sitio (Fig. 5). No obstante los estudios realizados, las causas de la preservación o de la destrucción del polen en esos sitios arqueológicos no están comprendidas totalmente y falta trabajo experimental que permita explicarlas.

Factores tafonómicos

Los trabajos donde se explican los posibles factores tafonómicos que han causado la eliminación y/o la mala pre-

servación del polen en los sitios arqueológicos considerados en esta revisión son escasos. Un pH alcalino relacionado con la acumulación de carbonatos en la localidad Cerro La China (sitio 4, Fig. 3) explicaría las muestras estériles o con escasos granos de polen, aunque bien preservados y con concentraciones polínicas menores de 1.000 granos/g (Paez y Prieto, 1993). En cambio, valores de concentración polínica bajos (< 2.000 granos/g), pero con preservación excelente, se han relacionado con altas tasas de sedimentación en los perfiles ubicados hacia la entrada de la Cueva 13 en la localidad de Los Toldos (sitio 18, Fig. 3), en lugar de con procesos de preservación post-depositacionales (de Porras *et al.*, 2009).

Otro factor identificado como causante de niveles estériles son los altos valores de óxido-reducción (Eh) en relación con situaciones de saturación y desecación bajo condiciones de drenaje insuficiente, indicadas por los análisis sedimentológicos en la Cueva Las Buitreras (sitio 31, Fig. 3). Esta interpretación está reforzada por la alteración y el alto deterioro que presenta el tejido óseo compacto del material paleontológico, el que desapareció casi completamente en los mismos niveles polínicamente estériles (Prieto *et al.*, 1999). Como en esta cueva se estudiaron varias secuencias polínicas, fue posible atribuirle un efecto de preservación diferencial a los cambios entre espectros po-



15,2: porcentaje de muestras estériles

Figura 5. Gráfico circular mostrando la proporción de muestras polínicas estudiadas para cuevas, aleros y contextos abiertos. Los números externos corresponden al porcentaje de muestras estériles para cada uno de los grupos.

línicos de un mismo nivel (Prieto *et al.*, 1999), al igual que en la Cueva Casa del Minero 1 (sitio 21, Fig. 3) (de Porras, 2010) y en la Cueva 3 de Los Toldos (ver sección ejemplos de arqueopalinología de aleros y cuevas). Por otra parte, los distintos valores de concentración polínica para un mismo nivel fueron explicados por diferencias en la distribución espacial del polen dentro de la Cueva Las Buitreras (Prieto *et al.*, 1999) aunque sin atribuirle una causa natural o antrópica. En cambio, en la Cueva 3 de Los Toldos (sitio 18, Fig. 3) estas diferencias fueron relacionadas con los efectos de la actividad antrópica como consecuencia de la ocupación de la cueva y/o con la ubicación de los perfiles en relación con la entrada (de Porras, 2010), donde está mejor representado el polen de plantas anemófilas, como muestran los modelos actuales de dispersión en cuevas de ambientes semejantes (de Porras *et al.*, 2011).

Otros factores abióticos (naturales) como el depósito de ceniza volcánica, los flujos de detritos hacia la entrada y la infiltración de agua tuvieron efectos directos sobre la concentración y preservación del polen dentro de las cuevas de las localidades Los Toldos y La María (sitios 18, 21, Fig. 3). Los dos primeros ocasionaron una rápida depositación y en consecuencia una baja concentración polínica y el tercero una mala preservación y una disminución gradual de la concentración (de Porras *et al.*, 2009; de Porras, 2010).

Las fluctuaciones en el nivel freático en la Cueva Visconti (sitio 12, Fig. 3) podrían explicar la muy mala preservación del escaso polen recuperado, ya que ciclos repetidos de hidratación-desección causarían una rápida degradación del polen (Holloway, 1989; Campbell y Campbell, 1994). Esta misma causa se ha argumentado para explicar la ausencia de polen en los perfiles ubicados a la entrada y muy cerca de la línea de goteo en la Cueva Túnel (sitio 21, Fig. 3) (de Porras, 2010) y en la secuencia aluvial de Paso Otero 5 (sitio 5, Fig. 3) (Prieto, 2016). En este último sitio la mala preservación y/o la ausencia de polen fueron además relacionadas con la degradación microbiana y un posible control de facies (Prieto, 2016).

En los casos donde se utilizan muestras con proporciones de polen relativamente mal preservado en las interpretaciones de la vegetación del pasado (sitios 5, 14 y una de las cuevas del sitio 17, Fig. 3), estas deben considerarse con precaución porque los porcentajes de polen pueden no re-

flejar adecuadamente a aquellos que originalmente se depositaron. De esta forma, con el aumento del deterioro se introduce un sesgo a favor de aquellos tipos polínicos más resistentes como Brassicaceae, Caryophyllaceae, Astera-ceae, Chenopodiaceae y Euphorbiaceae. Para establecer el grado de deterioro bioquímico (granos degradados) y mecánico (granos rotos o arrugados) de las muestras polínicas de los sitios 17, 24 y 25 (Tab. 1) en Patagonia sur, se estimaron índices de preservación polínica con el objetivo de establecer la confiabilidad de los espectros polínicos para realizar interpretaciones de la vegetación (Mancini *et al.*, 2018). Los resultados mostraron que aunque los granos presentaban deterioro en la cueva CMN1 (sitio 17, Fig. 3) y en los sitios 24 y 25 (Fig. 3), este no era significativo como para que los registros polínicos no sean aptos para realizar reconstrucciones paleoambientales confiables en las áreas estudiadas. En cambio, en la secuencia polínica de la cueva CMN2 (sitio 17), los granos presentaron un deterioro mecánico y bioquímico remarcable, imposibilitando la reconstrucción de la vegetación.

Transporte biótico y bioturbación

Otra de las causas de la modificación de los conjuntos polínicos se relaciona con el transporte y la actividad de los humanos y animales en los sitios de ocupación. En general, las actividades humanas dentro de las cuevas de las localidades de Los Toldos y La María (sitios 18 y 21, Fig. 3) produjeron: (1) modificaciones de las asociaciones polínicas debido a la introducción de macrorrestos vegetales; (2) destrucción del polen por aumento de la temperatura en las zonas de fogones; y (3) fluctuaciones de los valores de concentración polínica producto del disturbio ocasionado por una alta densidad de ocupación de las cuevas, indicada por el registro zooarqueológico (de Porras *et al.*, 2009; de Porras, 2010). En cambio, en otras secuencias polínicas de cuevas de la región extra-andina de Patagonia (sitio 10, Prieto y Stutz, 1996; sitio 19, Mancini *et al.*, 2002), el disturbio humano más significativo está representado por camadas de gramíneas, sin embargo la familia Poaceae no está sobre-representada en el registro polínico. Por el contrario, en otras secuencias polínicas hay sobre-representación o aparición de diferentes taxones que estarían señalando la influencia humana sobre los conjuntos polínicos relacionada

principalmente con la utilización de los sitios. Mancini *et al.* (2002) han sugerido que la sobre-representación de *Embothrium coccineum* (hasta 20%) en el Holoceno Tardío de la secuencia polínica del Alero Dirección Obligatoria (sitio 19, Fig. 2), podría representar la introducción de flores como parte de alguna actividad cultural de los grupos cazadores-recolectores. *E. coccineum* J.R. Forst & G. Forst es un árbol que tiene polinización zoófila (insectos y aves) (Rovere y Chalcoff, 2010) y en las muestras polínicas superficiales del sudoeste de Patagonia este taxón no supera el 5%, por lo tanto es improbable que la proporción de polen hallada en el sitio sea exclusivamente por la acción del viento. Según los datos etnobotánicos, las flores eran usadas por los mapuches para adornar los cabellos de las niñas indígenas y los brujos y machis las maceraban como cicatrizante (Erize, 1989). Otro ejemplo relacionado con la actividad humana lo constituye la presencia de polen de plantas con polinización entomófila como las cactáceas en la Cueva Epullán Grande (sitio 10, Fig. 3), en proporciones < 2%, entre ca. 7.000 y 2.700 ¹⁴C años AP. Este lapso coincide con la introducción y almacenamiento de la cactácea endémica *Austrocactus aff. bertinii* (Cels ex Héring) Britton & Rose por los ocupantes de la cueva (Prieto y Stutz, 1996).

Markgraf (1991) interpretó que la mayoría del polen recuperado de los sedimentos del interior de la Cueva de Haichol (sitio 7, Fig. 3) provendría del contenido estomacal y de las fecas de herbívoros (principalmente *Ctenomys*) introducidos por el hombre a la cueva. Esta interpretación fue sugerida sobre la base de la abundancia de agregados de polen (masas cohesivas de dos o más granos de polen del mismo taxón) no solo de plantas entomófilas sino también de gramíneas.

La existencia de capas de guano de guanaco (*Lama guanicoe* Müller) y de oveja (*Ovis* sp.) en numerosos sitios arqueológicos constituye otra vía probable de sesgo en los contenidos de polen de las muestras de sedimento, debido a la desintegración de las fecas. Esto está sugerido en la Cueva 4 de La Martita (sitio 22, Fig. 3) y en el Alero Cárdenas (sitio 15, Fig. 3) por una sobre-representación de Verbenaceae (hasta 20%) como resultado del aporte biótico del polen en las fecas, para algunos momentos durante los últimos ca. 1.000 ¹⁴C años AP (Mancini, 1998b). Por el contrario, en las muestras de sedimento de las capas con guano de oveja que representan el siglo XX en las cuevas 1 y 13 de Los Tol-

dos, *Mulguraea (Junellia) tridens* / *M. ligustrina* (Verbenaceae) no superan el 10%, mientras que en las muestras de fecas alcanza hasta 40%, indicando que el contenido polínico de las muestras de sedimento no fue sesgado por la desintegración de las fecas (de Porras *et al.*, 2009). Los conjuntos polínicos de coprolitos de guanaco y de los sedimentos contemporáneos en el Cañadón de las Manos Pintadas (sitio 13, Fig. 3) y Casa de Piedra 7 (sitio 19, Fig. 3) presentan similitudes en algunos casos y diferencias en las proporciones o en la composición en otros. Estas diferencias fueron explicadas por las preferencias alimentarias del guanaco (D'Antoni, 1978; Velázquez *et al.*, 2010), pero no han introducido sesgos en la secuencia sedimentaria. En cambio, en los modelos de depositación del polen actual en cuevas de Patagonia se observó un sesgo en el contenido polínico del sedimento debido a la desintegración de las fecas de ovejas por el pisoteo de los animales y de los humanos (de Porras *et al.*, 2011).

Los análisis tafonómicos realizados en algunos de los trabajos revisados permitieron identificar diferentes procesos post-depositacionales y sinsedimentarios que actuaron sobre las asociaciones polínicas. Estos procesos provocaron sesgos del registro polínico de origen antrópico, biótico y abiótico. De esta forma fue posible determinar en varias de las secuencias analizadas su coherencia para reconstruir los cambios de las comunidades vegetales e inferir las condiciones paleoambientales a partir de las secuencias polínicas de sitios arqueológicos. No siempre es posible interpretar la baja concentración polínica, la ausencia de polen y la mala preservación como causa de alguno de los procesos post-depositacionales mencionados, debido a que la información estratigráfica y arqueológica disponible no es suficiente para inferirlos (de Porras, 2010).

CRONOLOGÍA

El rango cronológico de los registros polínicos revisados abarca los últimos ca. 14.000 ¹⁴C años AP. El 35% de los registros representan al Holoceno Temprano, el 48% al Holoceno Medio y el 85% al Holoceno Tardío (Fig. 3). La cronología de algunos está basada en una única datación (Tab. 1; Fig. 3), mientras que otros no tienen dataciones y la edad se estimó por correlación con las capas/niveles arqueológicas y/o con las unidades estratigráficas (Tab. 1).

ANÁLISIS POLÍNICO: LA PERSPECTIVA ARQUEOPALINOLÓGICA

Con el objetivo de ejemplificar los estudios polínicos en sitios arqueológicos, se seleccionaron registros en las dos áreas donde la información arqueológica es muy abundante y sus secuencias han sido una importante fuente de información paleoambiental: la región pampeana y la Patagonia (Fig. 2).

Ejemplos de arqueopalinología de sitios en contextos abiertos

Los muestreos polínicos en este tipo de sitios provienen de diferentes depósitos geogénicos como arenas eólicas, loess, sedimentos aluviales, de planicies de marea o de inundación (Tab. 1) y algunos están modificados por pedogénesis. En general, el material arqueológico se encuentra distribuido de manera dispersa o bien está concentrado en algún nivel de paleosuelo (Fig. 6). Los estudios geoarqueológicos de detalle de este tipo de sitios (*e.g.*, Zárate y Flegenheimer, 1991; Flegenheimer y Zárate, 1993; Fabier Dubois, 2003; Blasi *et al.*, 2013) como de aleros y cuevas (Zárate y Flegenheimer, 1991; Brook *et al.*, 2015) han favorecido la estrategia de muestreo polínico, han permitido una mejor correlación entre las unidades estratigráficas, las capas/niveles arqueológicos y las asociaciones polínicas y han demostrado la importancia de la relación entre geoarqueología y arqueopalinología.

Como ejemplos de estudios polínicos de sitios arqueológicos en contextos abiertos se han seleccionado a los realizados en las localidades Cerro La China (sitio 4, Tab. 1) en la región pampeana y Cabo Vírgenes (sitio 35, Tab. 1) en el sur de Patagonia.

Cerro La China. En este sitio se muestrearon para el análisis polínico tres sucesiones sedimentarias en función de la estratigrafía (Prieto y Paez, 1989; Paez y Prieto, 1993). Estas presentaban discontinuidades debido a procesos erosivos y al desarrollo de suelos, las que fueron tenidas en cuenta para realizar la interpretación de los datos polínicos. Se analizaron tres secuencias cuya integración permitió proponer un modelo de la dinámica de la dispersión y depositación del polen en relación con la depositación de loess y la pedogénesis y reconstruir los ambientes donde vivieron los grupos de cazadores-recolectores para tres ventanas temporales

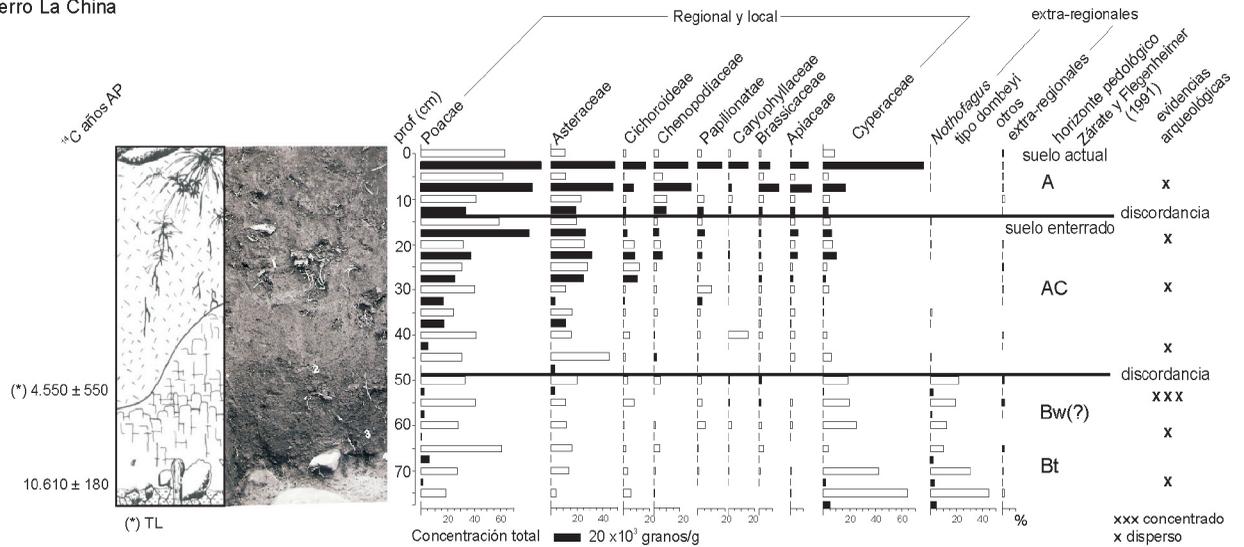
desde el límite Pleistoceno Tardío/Holoceno. Se utilizó la comparación entre porcentajes y concentración polínica (Fig. 6) para estimar la depositación y acumulación del polen y de los sedimentos en términos de procedencia y transporte, así como para identificar las superficies de suelos enterrados. Esto permitió interpretar que la depositación del polen extra-regional, regional y local ocurrió de manera sinsedimentaria con los depósitos de loess durante el intervalo Pleistoceno Tardío/Holoceno Temprano en un ambiente con una humedad efectiva localmente alta (Paez y Prieto, 1993). La relación entre la dispersión del polen y las posibles fuentes de polen extra-regional indicaron direcciones del viento predominantemente del oeste-sudoeste. El proceso sucesional de la comunidad para el final del Holoceno Temprano no se pudo reconstruir debido a que el depósito está truncado por un episodio erosivo indicado en el perfil polínico por un límite brusco en las proporciones de los taxones (Fig. 6). Durante el Holoceno Medio la depositación del loess comenzó en un ambiente con comunidades predominantemente herbáceas. La superficie enterrada de un suelo está indicada por el aumento de la concentración polínica de todos los taxones hacia la parte superior de la zona (Fig. 6); sugiriendo un cambio hacia condiciones más estables y húmedas que las del inicio de la depositación. La concentración de polen extra-regional sugiere que la productividad de polen local y regional es comparativamente mayor en lugar de sugerir un cambio en la dirección del viento (Paez y Prieto, 1993). Un leve episodio erosivo constituye el límite superior de este depósito y está relacionado con condiciones más secas. Durante los tiempos históricos las comunidades vegetales están representadas por pastizales con sobre-representación de taxones locales.

Cabo Vírgenes. En este sitio la secuencia polínica analizada representa los últimos 1.000 ¹⁴C años AP (Mancini y Graham, 2014). Los depósitos sedimentarios consisten en una capa arenosa inferior sobre la que se ha desarrollado un molisol, que en zonas cercanas a puntos de erosión se encuentra enterrado por un depósito arenoso, que puede presentar un suelo pobremente desarrollado en su parte superior (Fig. 6). En la sección media (*ca.* 600 ¹⁴C años AP) los datos polínicos sugieren una estepa gramínea vinculada con condiciones de mayor disponibilidad hídrica. Este cambio en las condiciones ambientales habría favorecido el

aumento en la cobertura vegetal y en los procesos pedogénicos. El incremento de la concentración polínica hacia el tope de esta sección es coincidente con el desarrollo del horizonte A (C) del suelo, señalando la importancia de utilizar estos datos para identificar superficies de suelo enterradas (Fig. 6). Durante los últimos siglos los conjuntos polínicos

representan comunidades arbustivas y condiciones de menor disponibilidad de humedad. Estas condiciones y las actividades humanas desde el asentamiento europeo habrían aumentado los procesos de erosión que dieron lugar a un depósito eólico que sepultó el suelo.

1 Cerro La China



2 Cabo Vírgenes

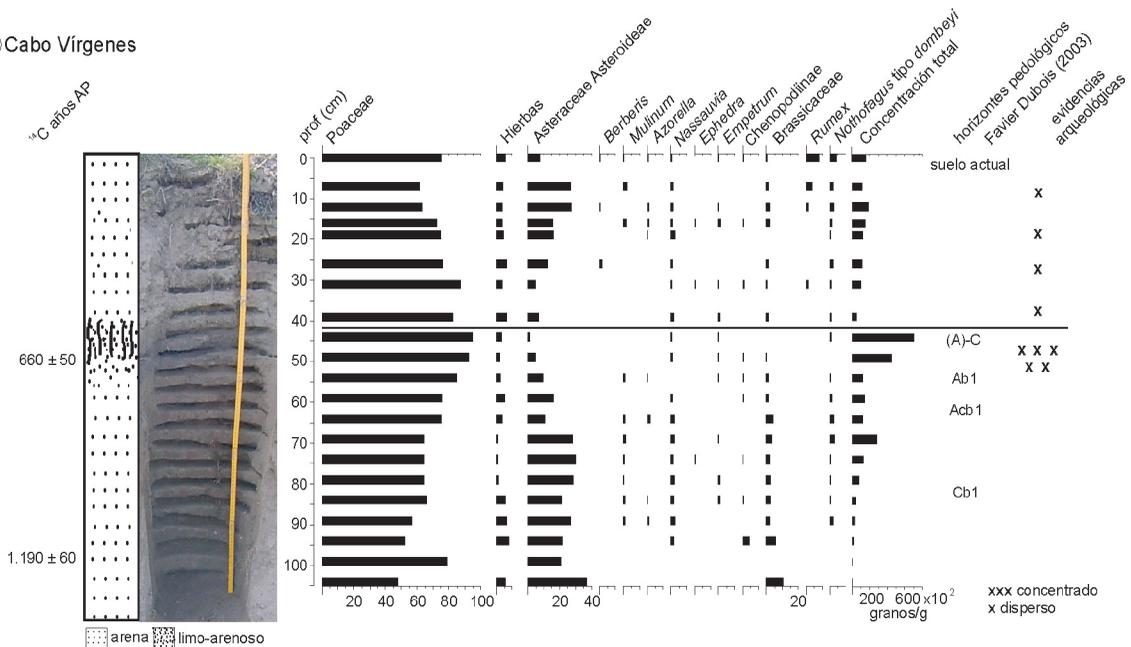


Figura 6. 1, Diagrama polínico simplificado de la localidad Cerro La China (modificado de Paez y Prieto, 1993), horizontes pedológicos y ubicación de las evidencias arqueológicas. Foto: N. Flegenheimer. 2, Diagrama polínico simplificado de la localidad Cabo Vírgenes (modificado de Mancini y Graham, 2014), horizontes pedológicos y ubicación de las evidencias arqueológicas.

Ejemplo de arqueopalinología de aleros y cuevas

Las secuencias polínicas estratificadas de aleros y cuevas se han utilizado en diferentes regiones del mundo como fuentes de información paleoambiental y han adquirido particular importancia en las regiones áridas y semi-áridas de la Argentina (Fig. 2) donde los ambientes depositacionales convencionales utilizados para estudios polínicos son escasos. Muchos de los procesos exógenos que actúan sobre los depósitos sedimentarios en contextos abiertos ocurren también en los aleros, por tratarse, en general, de sitios que están expuestos a estos procesos a diferencia de lo que ocurre en las cuevas. Estas son generalmente ambientes más protegidos, con baja exposición a la luz solar y con condiciones de humedad y temperatura relativamente constantes. La rápida depositación, secuencias estratigráficas en general potentes y la protección relativa de los depósitos a la erosión y la meteorización hacen de las cuevas una excelente trampa de captación y depositación de sedimentos, polen y otros restos bióticos. Se supone que mucho de estos materiales no son depositados naturalmente sino que son el resultado de actividades culturales y/o son introducidos por animales (actividad biótica). Sin embargo, se reconoce que una parte del polen puede ser depositado por el viento y el agua (procesos abióticos).

Como ejemplo de arqueopalinología en cuevas se han seleccionado los estudios polínicos realizados en la localidad arqueológica Los Toldos (sitio 18, Tab. 1). Esta localidad está integrada por 15 cuevas y aleros dispuestos en ambas laderas del cañadón de las Cuevas en la meseta patagónica (Fig. 7). Las cuevas presentan depósitos sedimentarios donde se han definido diferentes niveles de ocupación desde ca. 12.000 años ¹⁴C AP hasta el siglo XVI (Cardich *et al.*, 1973; Cardich y Paunero, 1994; Miotti, 1998). Estas cuevas tienen forma de "bolsa", algunas son poco profundas por lo que podrían considerarse como aleros. Los conjuntos arqueológicos (lítico y faunístico) para cada nivel de ocupación están vigentes, pero sus denominaciones están en desuso. Sin embargo, estas se han mantenido en este trabajo para que se comprenda la estratigrafía arqueológica en relación con los perfiles polínicos y las dataciones radiocarbónicas, ya que en algunos casos, las dataciones fueron extrapoladas entre perfiles polínicos sobre la base de la correlación estratigráfica y los conjuntos arqueológicos.

En esta localidad fueron seleccionadas cuatro cuevas para los análisis polínicos, en las cuales se muestrearon ocho perfiles a medida que avanzaban las excavaciones arqueológicas o cuando estas habían finalizado (Tab. 2).

Con el objetivo de ejemplificar los estudios polínicos se presentan los resultados de tres perfiles de la Cueva 3 (Figs. 8, 9) y un perfil de la Cueva 2 (Figs. 8, 10). La integración de las muestras polínicas de las cuevas 3 (1-9, C3-X; 1-12, C3-T), 2 (2, 6, 7, 10) y 13 (1-3, C13-1; 13-27, C13-2, de Porras *et al.*, 2009) permitió obtener un diagrama integrado en relación con la estratigrafía, los niveles arqueológicos y la cronología (Fig. 11). Las muestras fueron seleccionadas de tal manera de permitir la mayor representación de cada nivel/capa arqueológico. Aquellas que mostraron pérdida de información por procesos tafonómicos, valores de concentración < 100 granos/g y suma polínicas < 100 granos (Figs. 9, 10) no fueron incluidas. Las correlaciones de edades se realizaron siguiendo el criterio adoptado por de Porras (2010) en relación con otras secuencias del área (sitio 21, Tab. 1) cuyos espectros polínicos eran equiparables.

Los diferentes análisis polínicos de la Cueva 3 (Fig. 9) expresaron que es posible encontrar muestras estériles, mal preservadas y concentraciones polínicas variables para un mismo nivel arqueológico. Esto puede relacionarse con la actividad humana dentro de la cueva, ya que en particular ocurre para momentos de la ocupación Casapedrense, que fue la más densa registrada en Los Toldos. Otros niveles con las mismas características no son coincidentes con

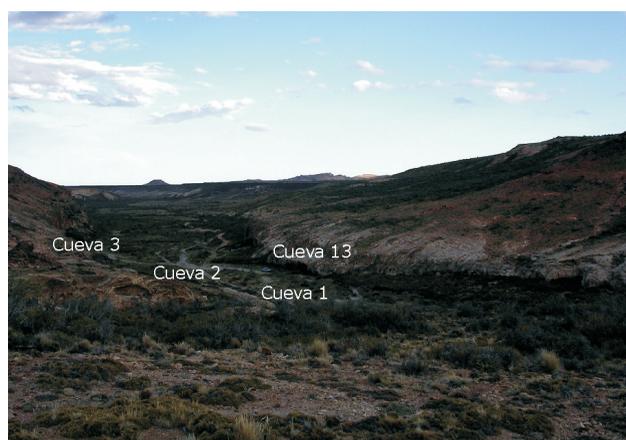


Figura 7. Cañadón de las Cuevas, Localidad arqueológica Los Toldos, Santa Cruz, Argentina. Ubicación de las cuevas mencionadas en el texto.

momentos de alta ocupación, los que podrían relacionarse con otros procesos post-depositacionales que no se han podido inferir. Si solo se dispusiera de un único perfil polínico, es probable que parte de la información no se hubiera registrado y la reconstrucción de la vegetación tendría hiatos. La comparación con la Cueva 2 (Fig. 10) permitió establecer que hay una sobre-representación de Chenopodiaceae en la Cueva 3, que estaría relacionada con la ubicación de los perfiles en función de la entrada de las cuevas. Por otra parte, este taxón tiene una alta representación principalmente entre 10.250 y *ca.* 5.000 ¹⁴C años AP, señalando el desarrollo durante ese tiempo de comunidades halófilas como las que actualmente se encuentran dentro del cauce del curso temporario del cañadón (de Porras *et al.*, 2009).

La reconstrucción de los cambios de las comunidades vegetales desde *ca.* 12.000 años ¹⁴C AP en el cañadón de Los Toldos se realizó a partir del diagrama integrado y se muestra en detalle en la Figura 11.

Este ejemplo muestra la importancia de: (1) estudiar varias cuevas en una misma localidad y varios perfiles de una misma cueva; (2) realizar un análisis tafonómico para determinar la coherencia y confiabilidad de las asociaciones polínicas en términos de vegetación; y (3) utilizar modelos de la dispersión-depositación en ambientes y sitios semejantes (de Porras *et al.*, 2011) para explicar los posibles sesgos polínicos debidos al transporte (biótico y abiótico) y a la ubicación de los perfiles estudiados en relación con la

entrada de las cuevas. Este tipo de estudios integrados permitió ajustar y reinterpretar las primeras secuencias polínicas estudiadas en Los Toldos (Paez *et al.*, 1999) y mostrar la importancia que tiene el análisis polínico de depósitos de cuevas para reconstruir las comunidades vegetales e inferir las condiciones ambientales durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno en las áreas semiáridas de la meseta patagónica.

CONSIDERACIONES FINALES

La palinología de depósitos de cuevas, aleros y de contextos abiertos de sitios arqueológicos de sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina, entre los 32° y 52° S, ha mostrado que es un recurso importante para obtener información de la vegetación y los ambientes del Pleistoceno Tardío y Holoceno, principalmente en la región extrandina de Patagonia, donde los depósitos convencionales para estudios polínicos son escasos. Para que la información obtenida sea de valor debería estar acompañada de los indicadores adecuados de fiabilidad analítica, que en principio serían sumas y concentraciones polínicas confiables, estimación del grado de preservación del polen, el tipo de polinización de las plantas parentales, algunos de los supuestos actualísticos y la contextualización de los registros polínicos en el marco geoarqueológico.

Parece claro que el registro polínico de depósitos sedimentarios de sitios arqueológicos permite *a priori* concentraciones y niveles de preservación que se pueden

TABLA 2 – Cuevas muestreadas en la localidad de Los Toldos, número de muestras para el análisis polínico y responsables y año del muestreo

Cuevas	Perfiles	Muestras	Responsables del muestreo y año	Referencias
1	C1	8	de Porras, Mancini y Prieto, 2006	de Porras et al. (2008, 2009)
2	C2-D	13	Cardich y Paunero, 1991-1992	este trabajo
3	C3-I	17	Cardich y Paunero, 1971	de Porras (2010), este trabajo
3	C3-T	18	Cardich y Paunero, 1985	Paez et al. (1999)
3	C3-X	23	Prieto, Mancini y Cardich, 1995	este trabajo
13	C13-1	10	de Porras, Mancini y Prieto, 2006	de Porras et al. (2008, 2009)
13	C13-2	19	de Porras, Mancini y Prieto, 2006	de Porras et al. (2008, 2009)
13	C13-3	7	de Porras, Mancini y Prieto, 2006	de Porras et al. (2008, 2009)

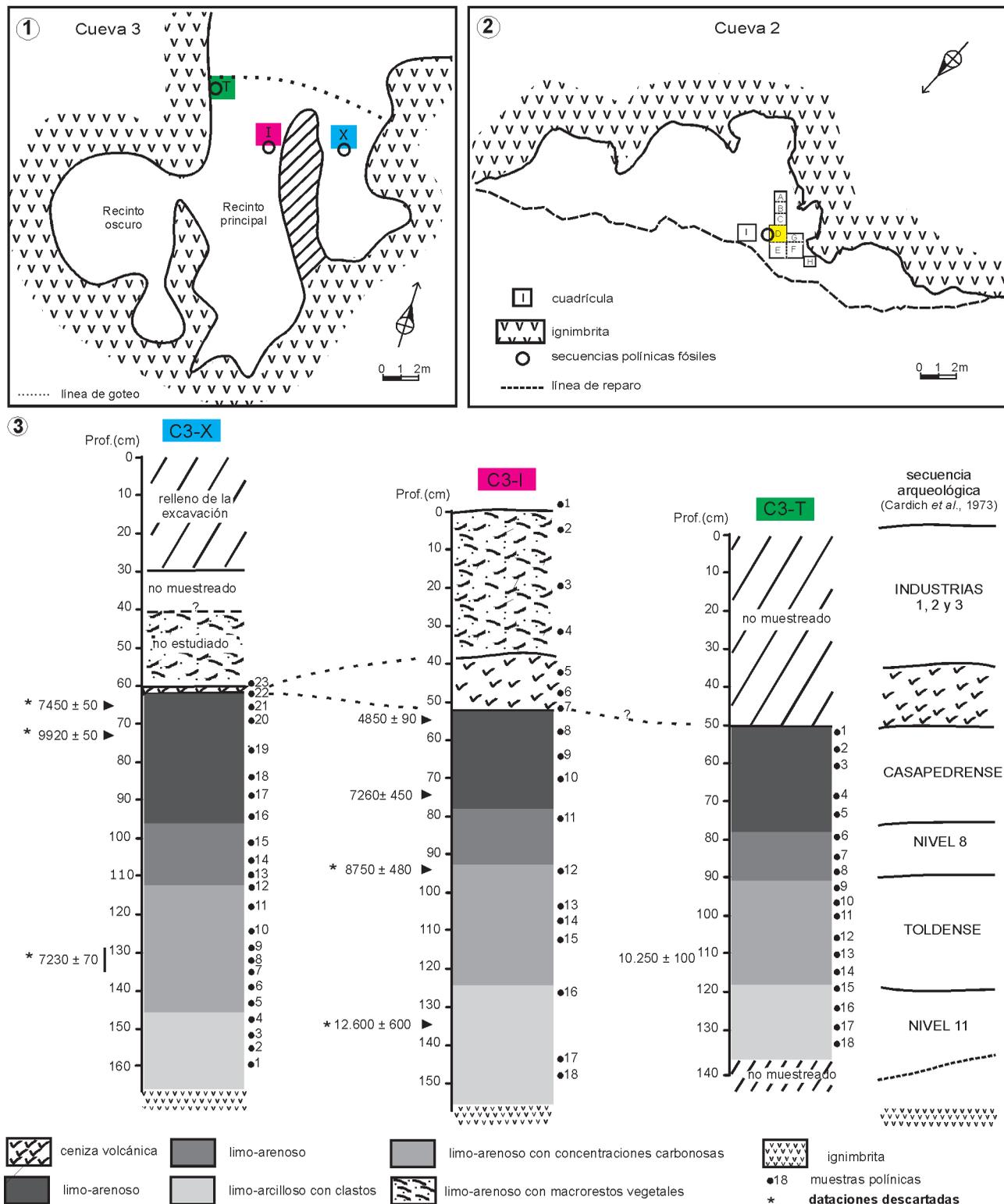
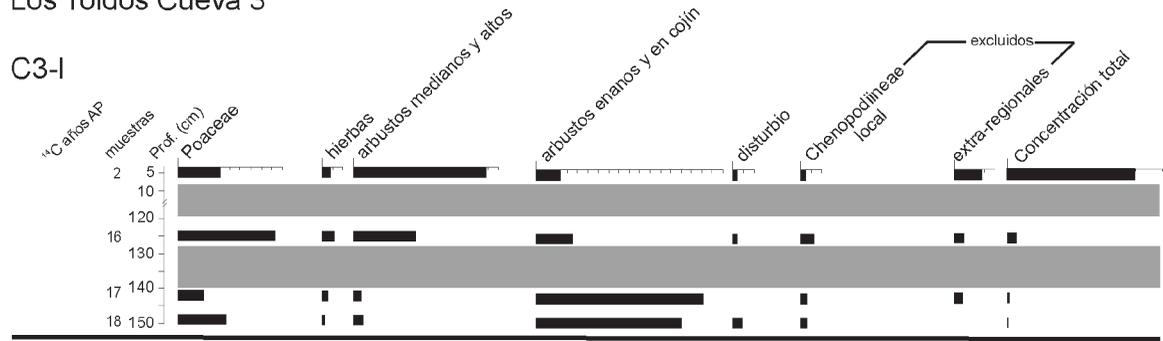


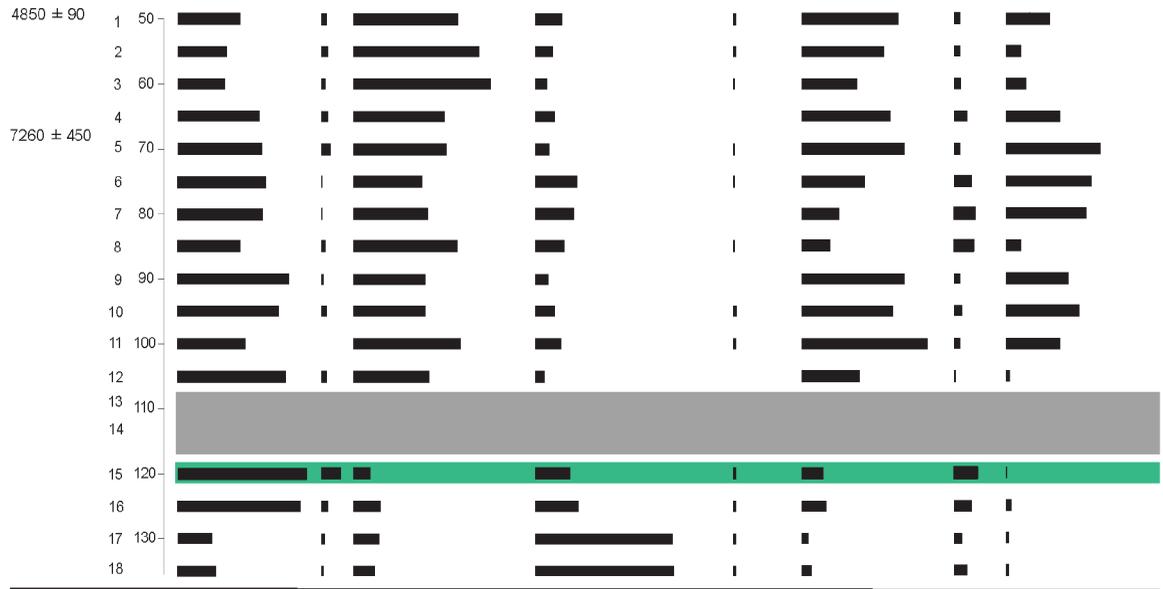
Figura 8. 1, Planta de las cuevas 3 y 2 de Los Toldos, ubicación de las cuadrículas y de los perfiles muestreados. 2, Perfiles estratigráficos de la Cueva 3 (modificado de de Porras, 2010).

Los Toldos Cueva 3

C3-I



C3-T



C3-X

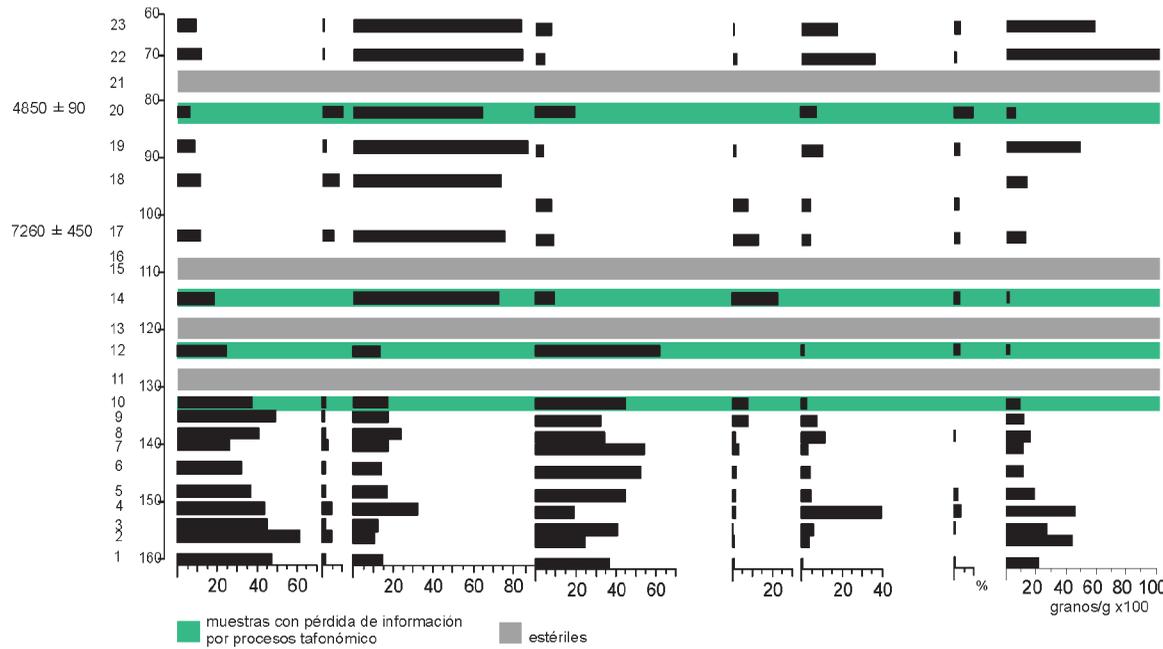


Figura 9. Diagrama polínico simplificado de los tres perfiles estudiados de la Cueva 3 de Los Toldos (modificado de de Porras, 2010). Taxones incluidos en arbustos medianos y altos, arbustos enanos y en cojín, disturbio y extra-regionales en Figura 11.

Los Toldos Cueva 2

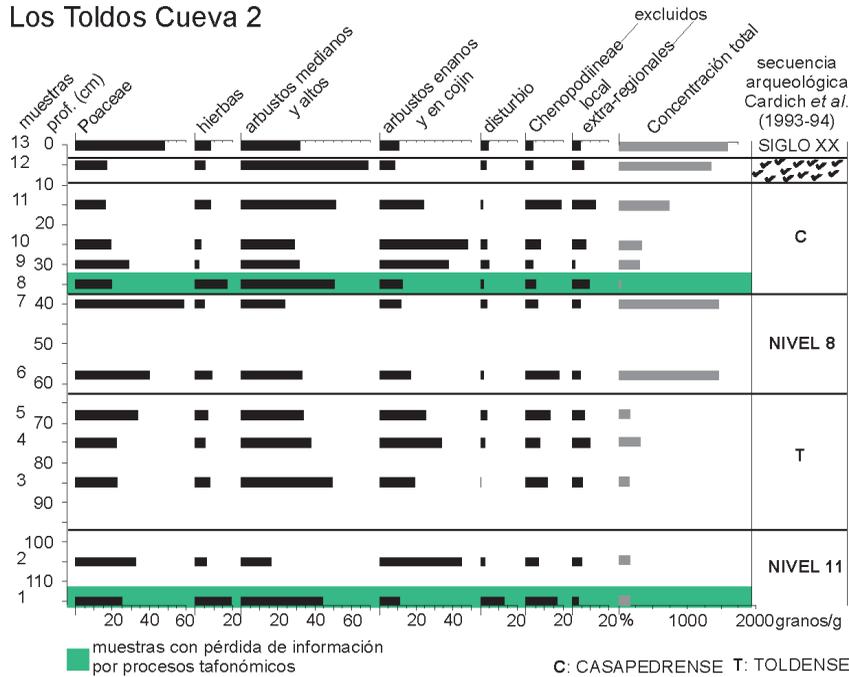


Figura 10. Diagrama polínico simplificado de la Cueva 2 de Los Toldos. Taxones incluidos en arbustos medianos y altos, arbustos enanos y en cojín, disturbio y extra-regionales en Figura 11.

Los Toldos

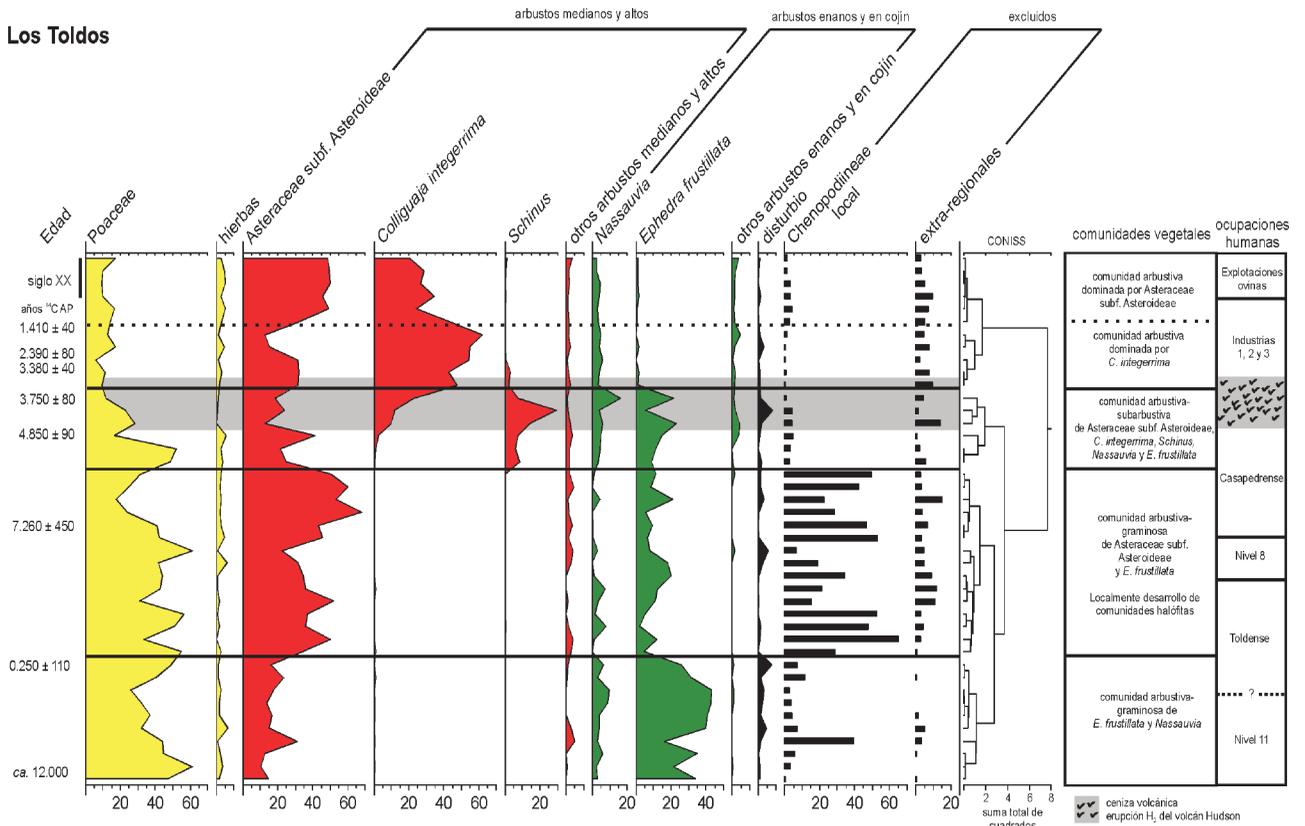


Figura 11. Perfil polínico integrado de la localidad arqueológica de Los Toldos, comunidades vegetales reconstruidas, niveles arqueológicos y cronología (modificado de de Porras, 2010). Otros arbustos medianos y altos incluye: *Berberis*, *Mulguraea* (*Junellia*) *tridens* / *M. ligustrina*, *Solanaceae*, *Lycium*; otros arbustos enanos y en cojín incluye: *Chuirea*, *Azorella*, *Mulinum*, *Acantholippia*; disturbio: *Brassicaceae*, *Plantago*, *Asteraceae* subf. *Cichorioideae*, *Rumex*; extra-regionales: *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Podocarpus* sp.

homologar con los de depósitos de ambiente abierto, como turberas, mallines y lagos. En este contexto, cuando se comparan las secuencias polínicas de sitios arqueológicos con los registros regionales de referencia de la región patagónica o pampeana, el modelo resultante es satisfactorio (e.g., Mancini *et al.*, 2005, 2008; Prieto *et al.*, 2009).

Diferenciar en el registro polínico fósil la acción antrópica de la climática no es sencillo porque algunas veces ambas interconectan sus causas y efectos. En referencia con esto, los registros arqueopalinoológicos han aportado información de la vegetación local, a partir principalmente de aquellas plantas con polinización entomófila, cuyo polen es raramente encontrado en los depósitos de ambientes abiertos, lo que ha permitido inferir cambios locales que no son registrados a escala regional. Es necesario señalar que se debería ser muy cauto en asignarle un significado paleoclimático a todos los cambios en las frecuencias polínicas, sin antes contextualizar los registros polínicos en el marco geoarqueológico y haber considerado los procesos tafonómicos en su conjunto.

Los estudios tafonómicos son de fundamental importancia en este tipo de depósitos y deberían incrementarse para comprender la complejidad de los procesos de formación del registro polínico y los procesos post y sinsedimentarios que podrían afectarlo. Respecto a los datos tafonómicos disponibles para cuevas (de Porras *et al.*, 2011), estos sugieren que el polen que se deposita por transporte aéreo refleja aceptablemente la vegetación del entorno y que está condicionado por vectores bióticos y abióticos en relación con el tipo de polinización de las plantas parentales. En el caso de los aleros rocosos y los de contextos abiertos, el problema principal suele ser la preservación relacionada principalmente con los procesos exógenos. La evaluación de los numerosos procesos culturales y naturales que intervienen en la formación de los depósitos arqueológicos, contribuirá a un mejor entendimiento de las condiciones que contribuyeron a la depositación del polen y de los procesos tafonómicos de los registros polínicos fósiles.

AGRADECIMIENTOS

Parte de este trabajo fue financiado con los subsidios del FONCYT (PICT 950/14, 763/15), CONICET (PIP 414/15) y UNMDP (Exa 807/16, Exa836/17). A los revisores por sus comentarios y sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- Auer, V. 1949. Las capas volcánicas como base de la cronología post-glacial de Fuego patagonia. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 3: 1–208.
- Bamonte, F.P., Mancini, M.V., Belardi, J.B. y Espinosa, S. 2013. Infe-rencias paleoambientales a partir del análisis polínico de sitios arqueológicos del área del lago San Martín (Santa Cruz, Argentina). *Magallania* 41: 155–169.
- Blasi, A., Politis, G. y Bayón, C. 2013. Palaeoenvironmental reconstruction of La Olla, a Holocene archaeological site in the Pam-pean coast (Argentina). *Journal of Archaeological Science* 40: 1554–1567.
- Borromei, A. 2003. Palynology at Piedra Museo locality, Santa Cruz Province, Argentina. En: L. Miotti, M. Salemme, y N. Flegen-heimer (Eds.), *Where the south winds blow. Ancient evidence of Paleo South Americans*. Center for the study of the First Americans (CSFA), Texas A & M University Press, p. 113–120.
- Borromei, A. y Nami, H. 2000. Contribución a la paleoecología de la Cuenca del Río Chico en el extremo sur de la Provincia de Santa Cruz: el aporte de la Palinología. *Arqueología Contemporánea* 6: 105–122.
- Brook, G.A., Franco, N.V., Ambrústolo, P., Mancini, M.V., Wang, L. y Fernández, P.M. 2015. Evidence of the earliest humans in the Southern Deseado Massif (Patagonia, Argentina), Mylodontidae, and changes in water availability. *Quaternary International* 363: 107–125.
- Bui-Thi, M. y Girard, M. 2010. Pollen et Archéologie: une alliance passionnante. *Anthropobotanica* 1.8-2010: 1–23.
- Bunting, M.J. y Tipping, R. 2000. Sorting dross from data: possible indicators of post depositional assemblage biasing in archaeo-logical palynology. En: G. Bailey, N. Winder, y R. Charles (Eds.), *Human Ecodynamics*. OxbowBooks, Oxford, p. 63–68.
- Burjachs, F. 1986/88. Análisis polínico de los niveles cerámicos de la "Cova 120" (alta Garrotxa, Catalunya). *Actas Salamanticensia* 65: 285–290.
- Burjachs, F., López Saéz, J.A. e Iriarte, M.J. 2000. Metodología ar-queopalinoológica. En: R. Buxó y R. Piqué (Eds.), *La recogida de muestras en arqueobotánica: objetivos y propuestas metodológi-cas. La gestión de los recursos vegetales y la transformación del paleopaisaje en el Mediterráneo occidental*. Encuentro del grupo de trabajo de arqueobotánica de la Península Ibérica, Barcelona/ Bellaterra, p. 9–16.
- Burnes, D.A. y Pigott Burney, L. 1993. Modern pollen deposition in cave sites: experimental results. *New Phytology* 124: 523–535.
- Bryant Jr., V.M. y Hall, S.A. 1993. Archaeological palynology in the United States: A Critique. *American Antiquity* 58: 277–286.
- Bryant Jr., V.M. y Holloway, R.G. 1983. The role of palynology in ar-chaecology. *Advances in archaeological method and theory* 6: 191–224.
- Campbell, I.D. 1991. Experimental mechanical destruction of pollen grains. *Palynology* 15: 29–33.
- Campbell, I.D. y Campbell, C. 1994. Pollen preservation: experimen-tal wet-dry cycles in saline and desalinated sediments. *Paly-nology* 18: 5–10.
- Cardich, A. y Paunero, R. 1994. Mid–Holocene herding in Central Patagonia. *Research and Exploration* 10: 368–369.
- Cardich, A., Cardich, L. y Hadjuk, A. 1973. Secuencia arqueológica de la Cueva 3 de Los Toldos (Santa Cruz). *Relaciones*, Nueva Serie 7: 85–123.
- Cardich, A., Paunero, R. y Castro, A. 1993–94. Análisis de los con-juntos líticos de la Cueva 2 de Los Toldos (Santa Cruz, Argen-tina). *Anales de Instituto de la Patagonia*, Serie Ciencias Humanas

- 22: 149–173.
- Carrión García, J.S., Munuera Giner, M., Navarro Camacho, C. y Sáez Soto, F. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 115–142.
- Caruso Fermé, L., Velázquez, N.J., Martínez Tosto, A.C., Yagueddú, C., Burry, L.S. y Civalero, M.T. 2017. Multiproxy study of plant remains from Cerro Casa de Piedra 7 (Patagonia, Argentina). *Quaternary International* 463, Part B: 327–336. Doi. org/10.1016/j.quaint.2016.11.005.
- Coles, G.M. y Gilbertson, D.D. 1994. The airfall-pollen budget of archaeologically important caves: Creswell Crags, England. *Journal of Archaeological Science* 21: 735–755.
- Coles, G.M., Gilbertson, D.D., Hunt, C.O. y Jenkinson, R.D.S. 1989. Taphonomy and the palynology of cave deposits. *Cave Science* 16: 83–89.
- D'Antoni, H.L. 1978. Palinología del perfil del alero del Cañadón de las Manos Pintadas (Las Pulgas, Provincia del Chubut). *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 12: 249–262.
- D'Antoni, H.L. 1983. Pollen analysis of Gruta del Indio. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1: 83–104.
- Davis, O. 1994. *Aspects of archaeological palynology: methodology and applications*. AASP Contribution Series 29. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Houston, 221 p.
- Dimbleby, G.W. 1985. *The palynology of archaeological sites*. Academic Press, Inc., London, 176 p.
- de Porras, M.E. 2010. [Dinámica de la vegetación de la Meseta Central de Santa Cruz durante los últimos 11.000 años: forzantes bióticos y abióticos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 137 p. Inédita.].
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2007. Cambios de la vegetación del cañadón de Los Toldos (Santa Cruz) durante el Holoceno medio-tardío en relación con las variaciones climáticas y las ocupaciones humanas. En: F. Morello, M. Martinic, A. Prieto y G. Bahamonde (Eds.), *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos... y develando arcanos*. Ediciones CECUA, Punta Arenas, p. 53–60.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2009. Vegetation changes and human occupations in the Patagonian steppe, Argentina during the late Holocene. *Vegetational history and Archaeobotany* 18: 235–244.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2011. Modern pollen analysis in caves at the Patagonian steppe, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166: 335–343.
- Edwards, K.J., Fyfe, R.M., Hunt, C.O. y Edward Schofield, J. 2015. Moving forwards? Palynology and the human dimension. *Journal of Archaeological Science* 56: 117–132.
- Erize, E. 1989. *Mapuche 5*. Editorial Yepun, Buenos Aires, 174 p.
- Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, New York, 328 p.
- Favier Dubois, C.M. 2003. Late Holocene climatic fluctuations and soil genesis in southern Patagonia: effects on the archaeological record. *Journal of Archaeological Science* 30: 1657–1664.
- Fiacconi, M. y Hunt, C.O. 2015. Pollen taphonomy at Shanidar Cave (Kurdish Iraq): An initial evaluation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 223: 87–93.
- Fiacconi, M. y Hunt, C.O. 2017. Palynology of surface sediments from caves in the Zagros Mountains (Kurdish Iraq): Patterns and processes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 239: 66–76.
- Flegenheimer, N. y Zárte, M.A. 1993. The archaeological record in pampean loess deposits. *Quaternary International* 17: 95–100.
- Fontana, S. 2005. Holocene vegetation history and palaeoenvironmental conditions on the temperate Atlantic coast of Argentina, as inferred from multi-proxy lacustrine records. *Journal of Paleolimnology* 34: 445–469.
- García, A., Zárte, M. y Paez, M.M. 1999. The Pleistocene/Holocene transition and human occupation in the Central Andes of Argentina: Agua de la Cueva locality. *Quaternary International* 53/54: 43–52.
- Grill, S., Borronei, A., Martínez, G., Gutiérrez, M.A., Cornou, M.E. y Olivera, D. 2007. Palynofacial analysis in alkaline soils and paleoenvironmental implications: The Paso Otero 5 archaeological site (Necochea district, Buenos Aires province, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 24: 34–47.
- Gutiérrez, M.A., Martínez, G., Luchsinger, H. et al. 2011. Paleoenvironments in the Paso Otero locality during Late Pleistocene–Holocene (Pampean region, Argentina): An interdisciplinary approach. *Quaternary International* 245: 37–47.
- Hall, S.A. 1981. Deteriorated pollen grains and the interpretation of Quaternary pollen diagrams. *Review of Palaeobotany and Palynology* 32: 193–206.
- Heusser, C.J. 1993. Palinología de la secuencia sedimentaria de la cueva Trafal I (Provincia del Neuquén, República Argentina). *Præhistoria* 1: 206–210.
- Holloway, R.G. 1989. Experimental mechanical pollen degradation and its application to Quaternary age deposits. *The Texas Journal of Science* 41: 131–145.
- Horta, L.R., Marcos, M.A., Bozzuto, D.L., Mancini, M.V. y Sacchi, M. 2016. Paleogeographic and paleoenvironmental variations in the area of the Pueyrredón, Posadas and Salitroso lakes, Santa Cruz Province, Argentina, during the Holocene and its relationship with occupational dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449: 541–552.
- Lebreton, V., Messenger, E., Marquer, L. y Renault-Miskovsky, J. 2010. A neotaphonomic experiment in pollen oxidation and its implications for archaeopalynology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 29–38.
- López Sáez, J.A., López García, P. y Burjachs, F. 2003. Arqueopalino-logía: síntesis crítica. *Polen* 12: 5–35.
- Lupo, L., Torres, G. Fierro, P. et al. 2018. El disturbio antrópico en los registros polínicos de montaña durante el Cuaternario tardío en el noroeste argentino. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 18: 39–53.
- Madrid, P. y Politis, G. 1991. Estudios paleoambientales en la región pampeana: un enfoque multidisciplinario: 9º Congreso Nacional de Arqueología Chilena (Santiago de Chile), *Actas* 1: 131–154.
- Mancini, M.V. 1998a. Vegetational changes during the Holocene in Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 138: 207–219.
- Mancini, M.V. 1998b. Análisis polínico de secuencias arqueológicas en el área de Lago Argentino. En: L. Borrero (Ed.), *Arqueología de la Patagonia Meridional (Proyecto Magallania)*. Ediciones Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay, p. 111–132.
- Mancini, M.V. 2001. Análisis polínico de un sitio de altura del Holoceno Tardío: Cerro Verlika 1, sudoeste de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 38: 455–462.
- Mancini, M.V. 2002. Vegetation and climate during the Holocene in Southwest Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 122: 101–115.
- Mancini, M.V. 2007a. Cambios paleoambientales en el ecotono bosque-estepa: análisis polínico del sitio Cerro Casa de Piedra 7,

- Santa Cruz (Argentina). En: F. Morello, M. Martinic, A. Prieto, y G. Bahamonde (Eds.), *Arqueología de Fuego-Patagonia. Levantando piedras, desenterrando huesos... y develando arcanos*. Ediciones CECUA, Punta Arenas, p. 89–93.
- Mancini, M.V. 2007b. Variabilidad climática durante los últimos 1000 años en el área de Cabo Vírgenes, Argentina. *Ameghiniana* 44: 173–182.
- Mancini, M.V. y Graham, M. 2014. Registros polínicos de depósitos del Holoceno en el sudeste de Patagonia, Argentina: su aplicación en la reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana* 51: 194–208.
- Mancini, M.V. y Trivi de Mandri, M. 1992. Búsqueda de análogos modernos en el sistema polen del alero Cárdenas (Provincia de Santa Cruz). *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 2: 81–84.
- Mancini, M.V. y Trivi de Mandri, M. 1994. Vegetación en el área del Río Pinturas. Análisis polínico del Alero Cárdenas. En: C.J. Gracían y A.M. Aguerre (Eds.), *Contribución a la arqueología del Río Pinturas. Provincia de Santa Cruz*. Ediciones Búsqueda de Ayllu, Concepción del Uruguay, p. 48–62.
- Mancini, M.V., Bamonte, F.P. y Sottile, G.D. 2011. Paleoeología y ocupaciones humanas durante el Holoceno en el área cordillerana y Patagonia extra-andina entre los 49° y 51° S, Santa Cruz (Argentina). En: L.A. Borrero y K. Borrazzo (Eds.), *Bosques, montañas y cazadores. Investigaciones arqueológicas en Patagonia meridional*. IMHICIHU, Buenos Aires, p. 37–60.
- Mancini, M.V., Franco, N.V. y Brook, G.A. 2013. Palaeoenvironment and early human occupation of southernmost South America (South Patagonia, Argentina). *Quaternary International* 299: 13–22.
- Mancini, M.V., Paez, M.M. y Prieto, A.R. 2002. Cambios paleoambientales durante los últimos 7.000 ¹⁴C años A.P. en el ecotono bosque-estepa, 47°–48° S, Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 39: 151–162.
- Mancini, M.V., Prieto, A.R., Paez, M.M. y Schäbitz, F. 2008. Quaternary vegetation and climate of Patagonia. En: J. Rabassa (Ed.), *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego, Developments in Quaternary Sciences* 17: 351–368.
- Mancini, M.V., Bamonte, F.P., Marcos, M.A., Sottile, G.D. y Echeverría, M.E. 2018. Análisis y métodos paleoecológicos para la reconstrucción de comunidades de bosque y estepas de Patagonia argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 77–101.
- Mancini, M.V., Paez, M.M., Prieto, A.R., Stutz, S., Tonello, M. y Vilanova, I. 2005. Mid Holocene climatic variability reconstruction from pollen records (32–52° S, Argentina). *Quaternary International* 132: 47–59.
- Markgraf, V. 1991. Análisis polínico de los sedimentos. En: J. Fernández (autor), *La Cueva de Haichol: arqueología de los Pinares Cordilleranos del Neuquén*. Anales de arqueología y etnología 43/45: 97–102.
- McCulloch, R.D. y Davies, 2001. Late-glacial and Holocene palaeoenvironmental change in the central Strait of Magellan, southern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 173: 143–173.
- McCulloch, R.D., Figuerero Torres, M.J., Mengoni Goñalons, G.L., Barclay, R. y Mansilla, C. 2016. A Holocene record of environmental change from Río Zeballos, central Patagonia. *The Holocene* 27: 941–950.
- Miotti, L. 1998. *Zoarqueología de la meseta central y costa de Santa Cruz: un enfoque de las estrategias adaptativas aborígenes y los paleoambientes*. Museo Municipal de Historia Natural, San Rafael, 306 p.
- Navarro, C., Carrión, J.S., Munuera, M. y Prieto, A.R. 2001. Cave surface pollen and the palynological potential of karstic cave sediments in palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 117: 245–265.
- Navarro Camacho, C., Carrión, J.S., Navarro, J., Munuera, M. y Prieto, A.R. 2000. An experimental approach to the palynology of cave deposits. *Journal of Quaternary Science* 15: 603–619.
- Nieto, M.A. y Prieto, A.R. 1987. Análisis palinológico del Holoceno tardío del sitio "Fortín Necochea" (Partido de General La Madrid, Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 24: 271–276.
- Paez, M.M. y Prieto, A.R. 1993. Paleoenvironmental reconstruction by pollen analysis from loess sequences of Southeast of Buenos Aires (Argentina). *Quaternary International* 17: 21–26.
- Paez, M.M., Prieto, A.R. y Mancini, M.V. 1999. Fossil pollen from Los Toldos locality: A record of the Late-glacial transition in the Extra-Andean Patagonia. *Quaternary International* 53/54: 69–75.
- Paez, M.M., Navarro, D., Rojo, L.D. y Guerci, A. 2010. Vegetación y paleoambientes durante el Holoceno en Mendoza. En: M. Zárate, A. Gil, y G. Neme (Eds.), *Condiciones paleoambientales y ocupaciones humanas durante la transición Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, p. 175–211.
- Pearsall, D. 2000. *Paleoethnobotany. A handbook of procedures*. Second Edition, Academic Press, 700 p.
- Prieto, A.R. 1994. Arqueopalinoología. En: *Jornadas de Arqueología e Interdisciplinas*. Programa de Estudios Prehistóricos -CONICET. Buenos Aires, p. 9–20.
- Prieto, A.R. 2016. Análisis e interpretación de los registros palinológico de secuencias aluviales de la región pampeana: revisión e implicancias para los estudios paleoambientales. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 16: 148–167.
- Prieto, A.R. 2018. Historia de la Palinología del Cuaternario en la Argentina: una reseña a 90 años de sus comienzos. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 1–17.
- Prieto, A.R. y Carrión, J.S. 1999. Tafonomía polínica: sesgos bióticos y abióticos del registro polínico en cuevas. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 6: 59–64.
- Prieto, A.R. y Paez, M.M. 1989. Pollen analysis of discontinuous stratigraphical sequences: Holocene at Cerro La China locality (Buenos Aires, Argentina). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 219–236.
- Prieto, A.R. y Stutz, S. 1996. Vegetación del Holoceno en el norte de la Estepa Patagónica: Palinología de la Cueva Epullán Grande (Neuquén). *Praehistoria* 2: 267–277.
- Prieto, A.R., Stutz, S. y Pastorino, S. 1998. Vegetación del Holoceno en la Cueva Las Buitreras, Santa Cruz, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 277–290.
- Prieto, A.R., Stutz, S. y Pastorino, S. 1999. Arqueopalinoología de la Cueva Las Buitreras, Santa Cruz. *Praehistoria* 3: 155–167.
- Prieto, A.R., Vilanova, I., Tonello, M.S. y Stutz, S. 2009. Reconstrucción de la vegetación y del clima de los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío–Holoceno a través del análisis palinológico. *Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*: 107–120.
- Rovere, A.E. y Chalcoff, V.R. 2010. *Embothrium coccineum* J. R. Forst, et G. Forst. *Kurtziana* 35: 23–33.
- Renault-Miskovsky, J., Bui-Thi, M. y Girard, M. 1985. Palynologie Archéologique: actes des Journées du 25–26–27 janvier 1984.

- Éditions du CNRS, 1st edition, Paris, 502 p.
- Sánchez-Goñi, M.F. 1994. The identification of European upper palaeolithic interstadials from cave sequences. En: O.K. Davis (Ed.), *Aspects of archaeological palynology: methodology and applications*. AASP Contribution Series 29. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Houston, p. 161–182.
- Tipping, R. 2000. Pollen preservation analysis as a necessity in Holocene palynology. En: J.P. Huntley y S. Stallibrass (Eds.), *Taphonomy and interpretation*. Symposia of the Association of Environmental Archaeologists 14. Oxbox Books, Oxford, p. 23–33.
- Trivi, M. E. 2002. [*Paleoecología del Noroeste de la Provincia de Santa Cruz*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, p. 149. Inédita.]. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3539_Trivi.pdf.
- Trivi de Mandri, M.E., Burry, S.L. y Lombardo, M.C. 1994. Estudio palinológico preliminar del Alero Charcamata. En: C.J. Gradín y A.M. Aguerre (Eds.), *Contribución a la arqueología del Río Pinturas. Provincia de Santa Cruz*. Búsqueda de Ayllú, Concepción del Uruguay, p. 48–62.
- Velázquez, N.J., Burry, L.S., Fugassa, M.H., Civalero, M.T. y Aschero, C.A. 2014. Palynological analysis of camelid coprolites: seasonality in the use of the site Cerro Casa de Piedra 7 (Santa Cruz, Argentina). *Quaternary Science Reviews* 83: 143–156.
- Velázquez, N.J., Burry, L.S., Mancini, M.V. y Fugassa, M.H. 2010. Coprolitos de camélidos del Holoceno como indicadores paleoambientales. *Magallania* 38: 213–229.
- Zárate, M.A. y Flegenheimer, N. 1991. Geoarchaeology of the Cerro La China Locality (Buenos Aires, Argentina): Site 2 and Site 3. *Geoarchaeology: An International Journal* 6: 273–294.
- Zavala, C.A., Grill, S.C., Martínez, D., Ortiz H.O. y González, R. 1992. Análisis paleoambiental de depósitos cuaternarios. Sitio paleoicnológico Monte Hermoso I, Provincia de Buenos Aires. 3º *Jornadas Geológicas Bonaerenses* (La Plata), *Actas*: 31–37.

Doi: 10.5710/PEAPA.04.06.2018.259

Recibido: 28 de noviembre de 2017

Aceptado: 4 de junio de 2018

ANÁLISIS Y MÉTODOS PALEOECOLÓGICOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE COMUNIDADES DE BOSQUE Y ESTEPAS DE PATAGONIA, ARGENTINA

MARÍA VIRGINIA MANCINI¹, FLORENCIA P. BAMONTE¹, MARÍA ALEJANDRA MARCOS¹, GONZALO D. SOTTILE¹ Y MARCOS E. ECHEVERRÍA¹

¹Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleocología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. mvmancin@mdp.edu.ar; bamonte@mdp.edu.ar; mamarcos@mdp.edu.ar; gonzalo_sottile@yahoo.com.ar; echeverriamarcos@hotmail.com

Resumen. En este trabajo se discuten los diferentes aspectos metodológicos a tener en cuenta en los estudios paleoecológicos. Las consideraciones teóricas y metodológicas discutidas incluyen los siguientes aspectos: tipos de depósitos, procesos tafonómicos, representación polínica actual a partir de muestras de sedimento y registro de la vegetación, suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal, productividad polínica diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial, precisión taxonómica y la comparación con la vegetación en cada área, y análisis de múltiples indicadores. Las investigaciones realizadas por los autores en distintas áreas y depósitos de Patagonia, basadas principalmente en el análisis polínico, se utilizaron para ejemplificar y sintetizar estos diferentes aspectos y su importancia en la reconstrucción de ambientes del pasado. La integración de datos provenientes de múltiples sitios permitió reducir las limitaciones impuestas por las incertidumbres contenidas en el conjunto de datos de un único sitio, por ejemplo, discontinuidades, sesgos, sobre o subrepresentaciones de taxones. Esta integración también permitió poner a prueba hipótesis sobre cambios en el clima a escala regional a partir de los cambios en la vegetación.

Palabras clave. Análisis polínico. Aspectos metodológicos. Tipos de depósitos. Tafonomía. Relación polen-vegetación. Múltiples indicadores.

Abstract. PALEOECOLOGICAL ANALYSES AND METHODS FOR FOREST AND STEPPE COMMUNITIES RECONSTRUCTION IN PATAGONIA, ARGENTINA. In this paper we discuss the different methodological aspects to be taken into account in paleoecological studies. The theoretical-methodological considerations discussed include the following aspects: deposit types, taphonomic processes, pollen representation from modern sediment samples and vegetation records, pollen sum representative of the plant community composition, differential productivity and dispersion of taxa and their spatial representation, taxonomic precision and comparison with vegetation in each area, and multiproxy analysis. The investigations carried out by the authors in different areas and deposits of Patagonia, based mainly on palynological analysis, were applied to exemplify and synthesize these different aspects and their importance in the environmental reconstruction of the past. The data set integration from multi-site allowed us to overcome limitations contained in a single site data set, such as discontinuities, biases, or taxa overrepresentations. This integration also allowed us to test climate change hypotheses at a regional scale based on vegetation changes.

Key words. Pollen analysis. Methodology. Deposit types. Taphonomy. Pollen-vegetation relationship. Multiproxies.

LA PALEOECOLOGÍA como ciencia involucra tanto principios biológicos como geológicos. Según Birks y Birks (1980) puede ser definida como “la ecología del pasado”, siendo la disciplina encargada de ofrecer un marco temporal a los cambios ambientales. En las últimas décadas se ha transformado de una disciplina dominada por estudios de la composición y estructura de los conjuntos fósiles preservados en los sedimentos (Birks y Birks, 1980) a una ciencia multidisciplinaria que incluye paleobotánica, paleozoología, arqueología,

geoquímica, análisis de isótopos, geocronología, dendrocronología, análisis de ADN y estadística aplicada (Seddon *et al.*, 2014). Los estudios de múltiples indicadores (*multiproxies*) son particularmente importantes para poner a prueba hipótesis paleoecológicas debido a que cada indicador (*proxy*) brinda evidencias acerca de las condiciones del pasado, las cuales pueden compararse entre sí dando un panorama más real de los efectos del cambio paleoambiental sobre el ecosistema a través del tiempo.

Una disciplina utilizada en Paleoecología es la Palinología, que depende básicamente tanto de la estructura y formación de los granos de polen y esporas como también de su dispersión y preservación bajo ciertas condiciones ambientales. Al ser producidos en grandes cantidades y transportados a largas distancias hasta ser depositados, los granos de polen y esporas constituyen uno de los grupos fósiles más abundantes preservados en sedimentos terrestres del Cuaternario. El análisis de este indicador permite la reconstrucción de la vegetación del pasado y de la distribución de los conjuntos de plantas o comunidades en el tiempo y en el espacio.

INVESTIGACIONES PALEOECOLÓGICAS EN PATAGONIA

El sur de América del Sur es un área de interés para las investigaciones de las variaciones actuales y pasadas del sistema climático en el hemisferio sur, ya que es la única masa continental que intercepta la zona de máximo flujo zonal (Moy *et al.*, 2009). Además, la Cordillera de los Andes funciona como una barrera orográfica para el paso de las masas de aire húmedo provenientes del Océano Pacífico y genera una disminución exponencial de la precipitación hacia el este (Flechter y Moreno, 2011; Garreaud *et al.*, 2013; Moreno *et al.*, 2014) que se ve reflejada en la distribución de la vegetación.

El primer registro polínico de Patagonia, fue presentado en 1929 por Lennart von Post, quien sobre la base de dos secuencias post glaciales del extremo este del lago Fagnano (Tierra del Fuego) reconstruyó la historia de la vegetación de la isla, representando el primer registro de la historia de la vegetación de América del Sur (Markgraf, 2016; Prieto, 2018). En 1928 la expedición finlandesa comenzó sus estudios en Tierra del Fuego y Patagonia; entre sus investigadores, Väinö Auer (1949) publicó el análisis polínico de muestras de turberas y de los estratos de ceniza volcánica presentes, que fueron la base de su tefrocronología. Auer y Cappannini (1957) describieron el grado de erosión y desertificación en el área del lago San Martín (Santa Cruz) a partir del análisis polínico de una secuencia de turbera, descripciones geomorfológicas y relatos históricos. Sin embargo, la secuencia analizada no presenta una cronología que permita interpretar las variaciones en el espectro

polínico integradas a un marco temporal o correlacionarlos con otros registros. A pesar de estos problemas de correlación, el trabajo de Auer demostró que los registros polínicos del sur de América del Sur muestran una secuencia de cambios durante un periodo de variaciones paleoambientales globales (Markgraf, 1983). En estos primeros estudios el interés estaba en los avances y retrocesos del bosque y de los pastizales en relación con los cambios climáticos post glaciales con poco hincapié en explicar los mecanismos ecológicos subyacentes responsables de tales cambios.

Los diversos estudios paleoambientales realizados en las últimas décadas, han permitido reconstruir los ambientes del pasado en relación con los principales forzantes climáticos desde el Glacial tardío (*e.g.*, Markgraf, 1991, 1993; Heusser, 2003). Particularmente, estos estudios paleoambientales están relacionados con gradientes de vegetación, temperatura y precipitación. Gran parte de los registros del sur de Patagonia provienen del sector andino donde están disponibles depósitos de lagos y turberas que han permitido obtener sucesiones sedimentarias desde la transición Pleistoceno/Holoceno (*e.g.*, Markgraf, 1980, 1983; Mercer y Ager, 1983; Heusser, 2003; Huber y Markgraf, 2003; Villa-Martínez y Moreno, 2007; Markgraf y Huber, 2010; Fontana y Bennett, 2012; Villa Martínez *et al.*, 2012; Moreno *et al.*, 2014). En cambio, las regiones áridas y semiáridas han sido menos estudiadas debido a la menor disponibilidad de esos archivos; muchas de las reconstrucciones paleoambientales disponibles provienen de secuencias de sitios arqueológicos (Prieto *et al.*, 2018 y bibliografía allí citada). Otros estudios provienen de lagos y lagunas tales como Lago Cardiel (Markgraf *et al.*, 2003; Gilli *et al.*, 2005; Ariztegui *et al.*, 2008), Laguna Azul (Mayr *et al.*, 2005), Laguna Cháltel (Ohlendorf *et al.*, 2014) y Potrok Aike (Haberzettl *et al.*, 2005; Wille *et al.*, 2007; Schäbitz *et al.*, 2013).

El objetivo de este trabajo es sintetizar los diferentes aspectos teóricos y metodológicos para la reconstrucción de los ambientes del pasado y ejemplificarlos con los estudios paleoecológicos que los autores han realizado en distintas áreas y depósitos de la Patagonia argentina, basados principalmente en el análisis polínico.

Consideraciones teóricas-metodológicas en estudios paleoecológicos en Patagonia

En los distintos análisis paleoecológicos realizados en las últimas décadas se han tenido en cuenta los siguientes aspectos: (1) Tipos de depósitos; (2) Procesos tafonómicos; (3) Estudio de la representación polínica actual a partir de muestras de sedimento superficial y relevamiento de la vegetación; (4) Suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal; (5) Productividad diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial; (6) Precisión taxonómica y la comparación con la vegetación en cada área; y (7) Análisis de múltiples indicadores.

1. Tipos de depósitos. En las investigaciones paleoambientales, la selección de los sitios de estudios determina el nivel de detalle que se alcanzará en la reconstrucción de los patrones paleoecológicos. Además, dependiendo del tipo de registros con los que se trabaje, la selección del tipo de cuenca sedimentaria y los procesos geológico-sedimentarios y sus características como trampa de polen variarán enormemente. Por ejemplo, las secuencias sedimentarias de aleros y cuevas presentan discordancias que no son frecuentes en registros sedimentarios de lagos y turberas. Por otro lado, el carácter local-regional de la señal polínica no es la misma en secuencias de grandes lagos como el Lago Cardiel (Markgraf *et al.*, 2003) o la Laguna Potrok Aike (Wille *et al.*, 2007) donde la componente regional está representada ampliamente, mientras que en secuencias de turberas y sobre todo aquellas rodeadas por una topografía compleja presentan una mayor representación de la componente local o a escala de paisaje (*e.g.*, Echeverría *et al.*, 2014).

Entre los depósitos típicos para la obtención de registros polínicos en la Patagonia argentina, se encuentran las turberas y los mallines. Los primeros se desarrollaron después de la última glaciación en fondos de valles y laderas de baja pendiente sobre depósitos glaciales o rocas metamórficas o ígneas. Se ubican desde la Cordillera de los Andes, en el oeste, con valores de precipitación anual de 2.000 mm y dominadas por *Sphagnum* hasta el este, con 300 mm de precipitación anual, dominadas por *Cyperaceae* y *Poaceae*. En este gradiente de precipitación se encuentran asociadas a una gran variedad de comunidades vegetales desde bosques lluviosos de *Nothofagus* hasta estepas gramíneas y arbustivas.

Los mallines son humedales con vegetación herbácea e higrofitica de gran riqueza florística cuya distribución espacial dispersa responde a factores topográficos, geomorfológicos e hidrológicos. Se desarrollan en áreas muy localizadas del paisaje, donde existe un aporte de agua permanente, generalmente proveniente del nivel freático (Mazzoni y Vázquez, 2004). Al igual que las turberas, los mallines son formaciones netamente diferenciadas de las áreas circundantes por su suelo, altamente orgánico, en cuencas con alto contenido hídrico (Raffaele, 1999).

Algunas de las variables a considerar en el análisis polínico de registros de turberas y mallines son: a) las características de la cuenca, b) los procesos de sedimentación, y c) las características del ambiente local (Jacobson y Bradshaw, 1981). Una de las características de la cuenca que debe considerarse en función de la pregunta de investigación que se desee responder es el área no cubierta por el canopeo, ya que influirá en el área fuente relevante de polen y por ende en el alcance espacial de la reconstrucción paleoambiental (Bunting, 2008; ver ejemplos en sección Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento actual). Respecto a los procesos de sedimentación, es muy común que los sedimentos de la parte inferior de la cuenca se encuentren más compactados que los más superficiales, por lo que los modelos de edad-profundidad suelen ajustarse a funciones logísticas; esto implica que la resolución temporal por centímetro tiende a disminuir en función de la profundidad. Por otra parte, al realizar el submuestreo de los sedimentos más superficiales para la extracción de palinomorfos o de macrorrestos vegetales se debe observar que no haya bioturbación por la presencia de raíces.

Otro tipo de depósitos que presentan un gran interés para estudios paleoecológicos en Patagonia son los sitios arqueológicos (cuevas, abrigos rocosos, aleros) dado que brindan información sobre los cambios ambientales y de la vegetación que pudieron haber ocurrido en el pasado en relación con las actividades antrópicas. En este sentido, la interacción entre la heterogeneidad del paisaje, las condiciones climáticas y el uso de los recursos por los grupos humanos potencia el interés para la integración de estudios palinológicos y arqueológicos. Sin embargo, debe considerarse que las secuencias de sitios arqueológicos pueden representar ventanas temporales de información paleoam-

biental, por lo cual su comparación con secuencias “continuas” para la misma área complementa el estudio paleoambiental. La representatividad temporal de cuatro secuencias polínicas del área del lago San Martín (Fig. 1) se muestra como ejemplo en la Figura 2. La secuencia correspondiente al sitio Cueva Paisano Desconocido (CPD) comprende el rango entre *ca.* 9.000 y 3.000 años cal. AP, mientras que la secuencia Bloque 1 Oquedad (B1Oq) abarca entre *ca.* 3.000 y 1.000 años cal. AP. La comparación entre ambas secuencias arqueológicas y con las continuas no arqueológicas del área (Mallín La Tercera y Mallín Paisano Desconocido) permitió integrar las escalas de análisis que cada una representa y evaluar los procesos tafonómicos que inciden en la preservación polínica.

En general, las secuencias de turberas, lagos y mallines

tienen una mayor resolución temporal y continuidad sedimentaria que las de los sitios arqueológicos y permiten una reconstrucción paleoambiental más detallada. Las secuencias obtenidas en sitios arqueológicos se consideran diagnósticas para la cronología post-glacial, y agregan información importante en ambientes donde los lagos y las turberas son menos frecuentes o no existen.

2. Procesos tafonómicos. Son fundamentales para explicar si el conjunto polínico refleja los cambios reales de la vegetación o es producto de un sesgo. Estos procesos son particularmente importantes en sitios arqueológicos para analizar los efectos de la ocupación humana, de animales o de factores abióticos (de Porras *et al.*, 2011; Prieto *et al.*, 2018). La esporopolenina, componente resistente de las paredes de los granos de polen, es destruida por el ataque oxidativo (Moore *et al.*, 1991), por lo que los granos se mantienen bien preservados en depósitos anóxicos. En muchos sitios arqueológicos la preservación de los granos de polen es diferencial. Sin embargo, en la mayoría de los sitios estudiados en Patagonia extra andina, debido a las condiciones secas predominantes, la preservación del polen es buena y, en general, no se han encontrado sesgos en los registros por las ocupaciones de cazadores-recolectores. Por ejemplo, Marcos *et al.* (2017) han analizado la preservación diferencial de los granos de polen a partir de secuencias de los sitios arqueológicos Cueva del Milodón Norte 1 y Cueva Paisano Desconocido del sudoeste de Patagonia (Fig. 1). Mediante la construcción de índices de preservación polínica se consideró tanto el deterioro bioquímico (granos degradados) como mecánico (granos rotos y doblados). Los resultados mostraron que algunas de las capas arqueológicas analizadas presentaban algún tipo de deterioro bioquímico y/o mecánico (Fig. 3) que podría estar asociado a factores ambientales, antrópicos y/o post-depositacionales que pueden afectar la preservación polínica. En este ejemplo, los problemas de preservación no fueron significativos estadísticamente y la información obtenida permitió realizar inferencias paleoambientales. Sin embargo, es importante considerar los datos palinológicos como el resultado de interacciones ambientales y culturales al momento de decidir cuidadosamente el alcance de los mismos antes de abordar la pregunta paleoambiental (Marcos *et al.* 2017; Prieto *et al.*, 2018).

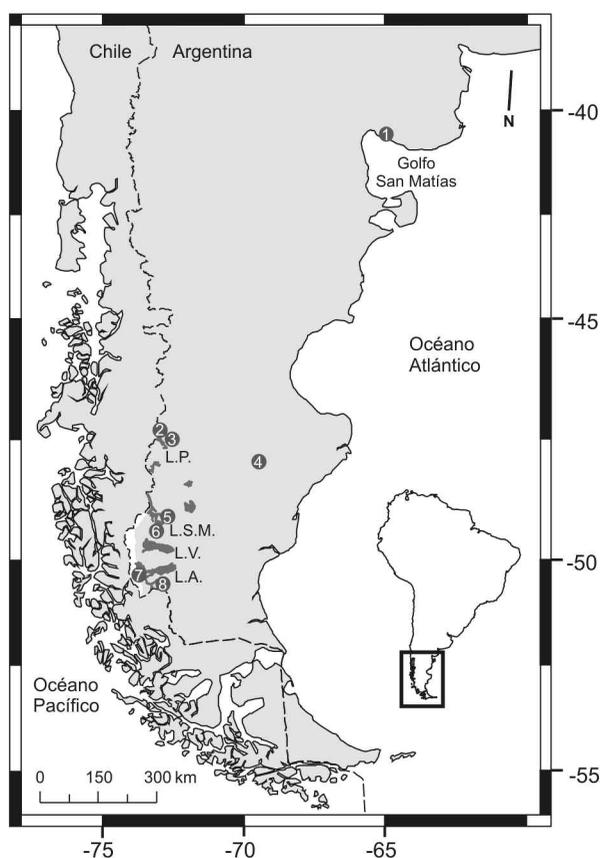


Figura 1. Localización de los sitios de estudio utilizados como ejemplos en este trabajo: (1) Bajo de la Quinta, (2) Cueva Milodón Norte 1, (3) Laguna Los Flamencos y Zorro Bayo, (4) La Primavera, (5) Mallín La Tercera, Mallín y Cueva Paisano Desconocido, (6) Bloque 1 Oquedad. L.P. Lago Pueyrredón. L.S.M. Lago San Martín. L.V. Lago Viedma. L.A. Lago Argentino.

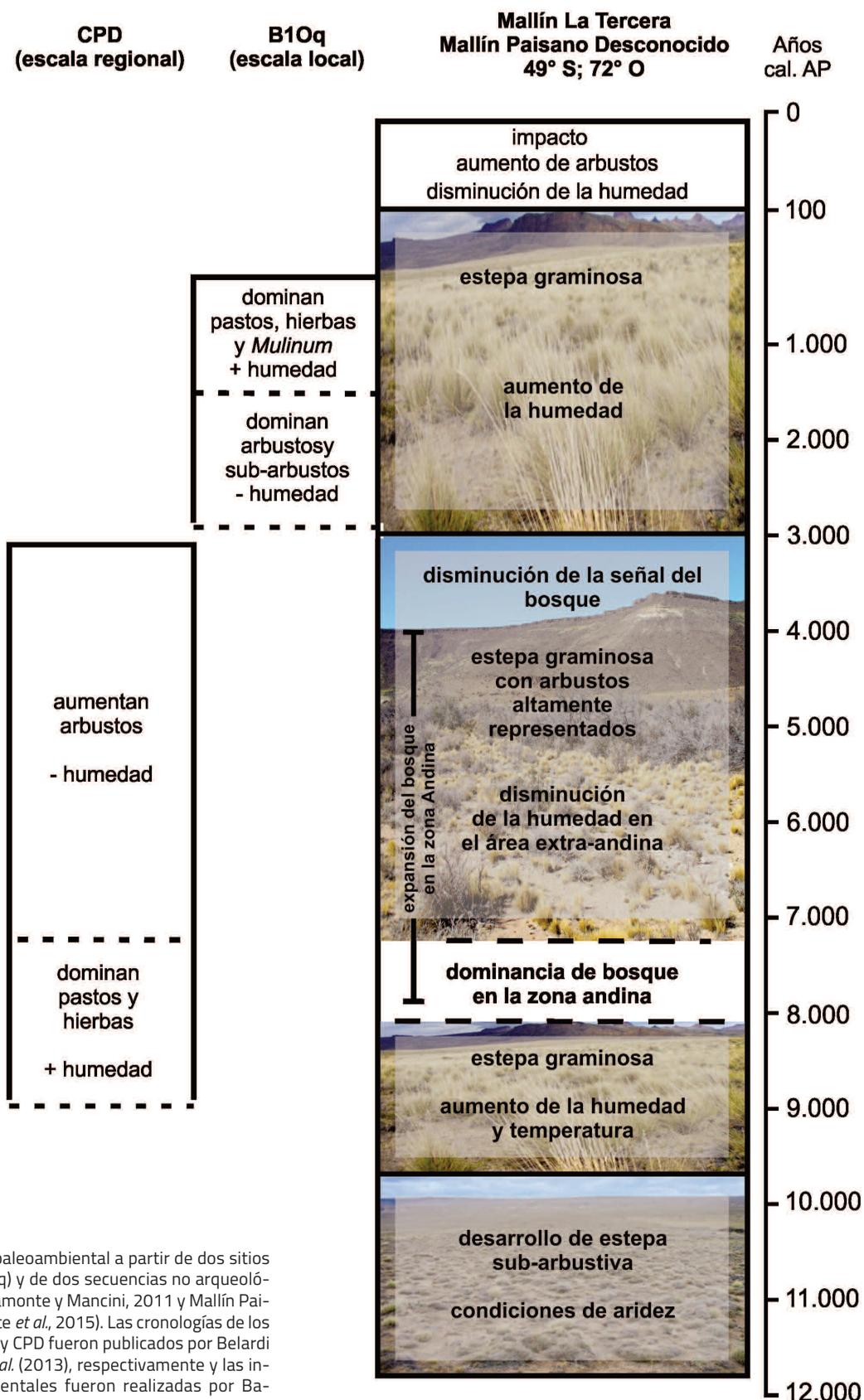
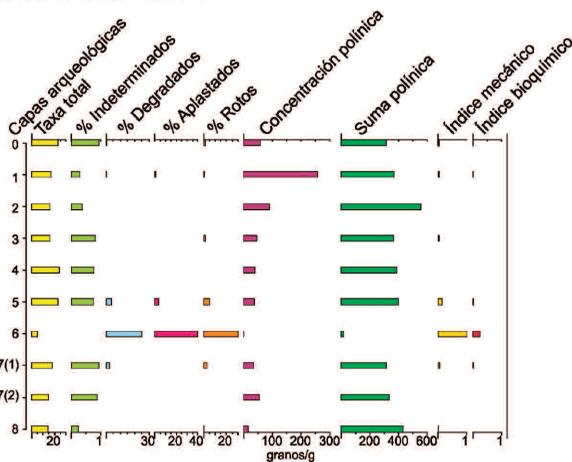


Figura 2. Reconstrucción paleoambiental a partir de dos sitios arqueológicos (CPD y B10q) y de dos secuencias no arqueológicas (Mallín La Tercera, Bamonte y Mancini, 2011 y Mallín Paisano Desconocido, Bamonte *et al.*, 2015). Las cronologías de los sitios arqueológicos B10q y CPD fueron publicadas por Belardi *et al.* (2010) y Espinosa *et al.* (2013), respectivamente y las interpretaciones paleoambientales fueron realizadas por Bamonte *et al.* (2013).

① Cueva Milodon Norte 1



② Cueva Paisano Desconocido

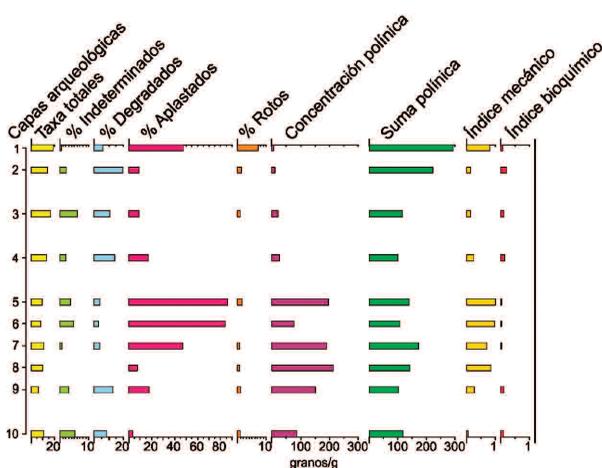


Figura 3. Resultados de los índices de preservación para dos secuencias de sitios arqueológicos del oeste de Santa Cruz (Cueva Milodón Norte 1 y Cueva Paisano Desconocido) y categorías de preservación polínica asociadas al riesgo de pérdida de la información paleoambiental.

3. Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento superficial.

La representación polínica, según Prentice (1985) es el grado de sub o sobre representación de la abundancia relativa de un taxón en los porcentajes polínicos como consecuencia de la combinación de sesgos de producción y dispersión polínica. La distribución de las muestras polínicas a escala espacial impacta en los análisis de patrones y tendencias paleoecológicas y afecta las conclusiones alcanzadas por el análisis de los datos. La composición de las comunidades vegetales en escalas espaciales de unos pocos metros fluctúa en respuesta a disturbios locales de unos pocos años. En contraste, las

observaciones a escalas de cientos de metros a miles de kilómetros revelan un patrón de parches de comunidades de diferente composición que resulta de la interacción de fluctuaciones ambientales y diferencias entre historias de vida, uso de recursos y vulnerabilidad de las plantas a los disturbios.

En relación con las dimensiones del depósito es importante el diseño de muestreo tanto en el contexto sedimentológico y tafonómico como en la naturaleza de las muestras, su distribución espacial y el número de réplicas. En lagos, y de acuerdo a su tamaño, puede depositarse polen de un área mayor por escorrentía o cursos de agua. Así, una muestra polínica de un lago representa un área de vegetación mayor que la de una muestra de turbera que, a menudo, presenta una fuerte representación de la vegetación de superficie (e.g., Cyperaceae) y de sus alrededores.

En la Patagonia argentina, se han realizado varios estudios sobre la relación polen-vegetación a diferentes escalas espaciales en las comunidades de los bosques subantárticos, el ecotono bosque-estepa y en la gran variedad de estepas del este patagónico (Mancini, 1993, 1998; Paez *et al.*, 2001; Heusser, 2003; Schäbitz, 2003; Burry *et al.*, 2007; Bamonte y Mancini, 2009, 2011; Mancini *et al.*, 2012; Marcos y Mancini, 2012; Echeverría *et al.*, 2014).

La comparación entre el contenido polínico de muestras de sedimento superficial con la cobertura de las especies de las diferentes comunidades permitió establecer semejanzas en la dominancia de ciertos taxones o tipos funcionales de hierbas y arbustos del ecotono bosque-estepa. Por otro lado se presentaron diferencias importantes entre el espectro polínico y algunos taxones de la vegetación que presentaron una muy baja o nula representatividad (e.g., *Viola* spp., *Ribes* spp., *Fuchsia magellanica* Lam.) (Sottile, 2014).

La toma de muestras de sedimento superficial para la extracción polínica, se debe realizar en áreas que presenten homogeneidad en la estructura y en la composición florística de la vegetación. Mediante la técnica de submuestras múltiples (Adam y Mehringer, 1975) en un área de aproximadamente 50 m² se recolecta sedimento superficial (el primer centímetro) de un sitio central y en cuatro o cinco puntos alrededor del mismo. Según el tipo de sedimento se toman entre 50 y 100 g de sedimento.

En cada paisaje terrestre, la vegetación está formada por un conjunto relativamente reducido de combinaciones de las especies de la flora local que se repiten en diferentes sitios dentro del paisaje formando un diseño característico. A escala local, la fisonomía y la composición florística de la comunidad vegetal resultan de procesos bióticos, abióticos, disturbios y restricciones del ambiente (Batista *et al.*, 2005). A mesoescala la heterogeneidad ha sido asociada principalmente a la variabilidad geomorfológica y edáfica. Mientras que a escala regional, el clima es el principal factor ecológico y su influencia se expresa principalmente en los cambios de la fisonomía de la vegetación y composición florística (Jobbàgy *et al.*, 1996). El contenido polínico de muestras de sedimento superficial no siempre presenta el mismo grado de representación de la vegetación en términos espaciales. Mientras que en áreas abiertas y relativamente planas, el aporte polínico regional puede ser el más importante, en ecosistemas boscosos o en aquellos de topografía compleja, la representación polínica puede reflejar la vegetación a mesoescala y/o a escala local.

Como ejemplo de las diferentes escalas de análisis polínico superficial se muestra en la Figura 4, la localización de las muestras de sedimento superficial para la provincia de Santa Cruz (Fig. 4.1), a escala regional, y el resultado del análisis polínico de las mismas (Fig. 4.2) (Mancini *et al.*, 2012); mientras que en las Figuras 5.1 y 5.2 se muestra la representación polínica a mesoescala para las unidades de vegetación de la cuenca del Lago San Martín (Bamonte y Mancini, 2011).

Sottile (2014) estudió la representación polínica a escala de parche en el ecotono bosque-estepa de Santa Cruz comparando el contenido polínico de muestras de sedimento superficial pertenecientes a diferentes comunidades. Este autor definió los parches de vegetación con un criterio fisonómico-florístico de acuerdo a la vegetación presente en un rango de 50 m de radio a la muestra de superficie. El análisis de correspondencia (Fig. 6) mostró que el contenido polínico de las muestras de superficie presentó limitaciones para diferenciar entre todos los tipos de parches que se muestran en este gradiente. Por ejemplo, las variables de las muestras correspondientes a Bosques maduros de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser pueden tener semejanzas (en términos del principal eje de variación –eje 1,

Fig. 6) tanto a muestras de estepa arbustiva como a Bosques siempreverde-decuidos maduros. Lo mismo ocurre con las variables de Bosques de desarrollo intermedio, que presentan distintos valores a lo largo del primer eje del análisis de correspondencia (ver detalles en Figura 6.4). Sin embargo, en términos generales es posible diferenciar entre parches de canopeo cerrado y de canopeo abierto. Por lo tanto, es evidente que a esta escala de análisis de la relación polen-vegetación, los factores determinantes de la composición polínica en las muestras de sedimento superficial son, entre otros, el tipo de polinización de los taxones dominantes en la vegetación (en este caso, anemófila para *Nothofagus*), la posición topográfica de las muestras de superficie y la dirección predominante del viento.

La revisión de estos tres ejemplos puntuales del estudio de la representación polínica de la vegetación a escalas diferentes (Figs. 4.2, 5.2 y 6.4) permite observar que la correlación entre el polen de sedimentos actuales y las unidades de vegetación tiende a disminuir a medida que la escala de análisis es menor, y el número de variables que tiende a explicar la variación del espectro polínico es mayor y más complejo, dado que nuevos factores cobran relevancia para explicar dichas relaciones.

El análisis de la relación polen-vegetación actual a diferentes escalas espaciales posibilitó la selección de muestras de sedimento superficial de las principales unidades de vegetación de Patagonia sur para la elaboración de modelos de calibración polen-clima empleados en la reconstrucción cuantitativa de la precipitación durante el Holoceno (Tonello *et al.*, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013). Esta relación permitió seleccionar a las variables representativas de cada unidad de vegetación y asociarlas con los valores de precipitación que controlan su distribución. Los resultados evidenciaron altos valores de correlación polen-precipitación anual en los modelos de calibración.

4. Suma polínica representativa de la composición de la comunidad vegetal. La suma polínica (o el tamaño del recuento) impacta en la riqueza de especies, en la composición de la comunidad así como también en la información ecológica y paleoecológica (Payne y Mitchell, 2009) que puede ser obtenida de la reconstrucción de la comunidad. En los estudios paleoecológicos, un recuento insuficiente para caracterizar la comunidad puede llevar a una situación de “no análogo”

cuando se compara con la vegetación actual.

Al aumentar la suma polínica, las inferencias realizadas sobre el conjunto polínico se hacen más confiables y aumenta así la precisión de las técnicas estadísticas que se apliquen. En varios estudios (e.g., Birks y Gordon, 1985;

Odgaard, 2007) se ha discutido la importancia de una suma polínica, determinándose en algunos casos un número fijo de granos por recuento. Sin embargo, no es conveniente usar la misma suma en muestras pertenecientes a distintos ambientes con diferentes comunidades vegetales.

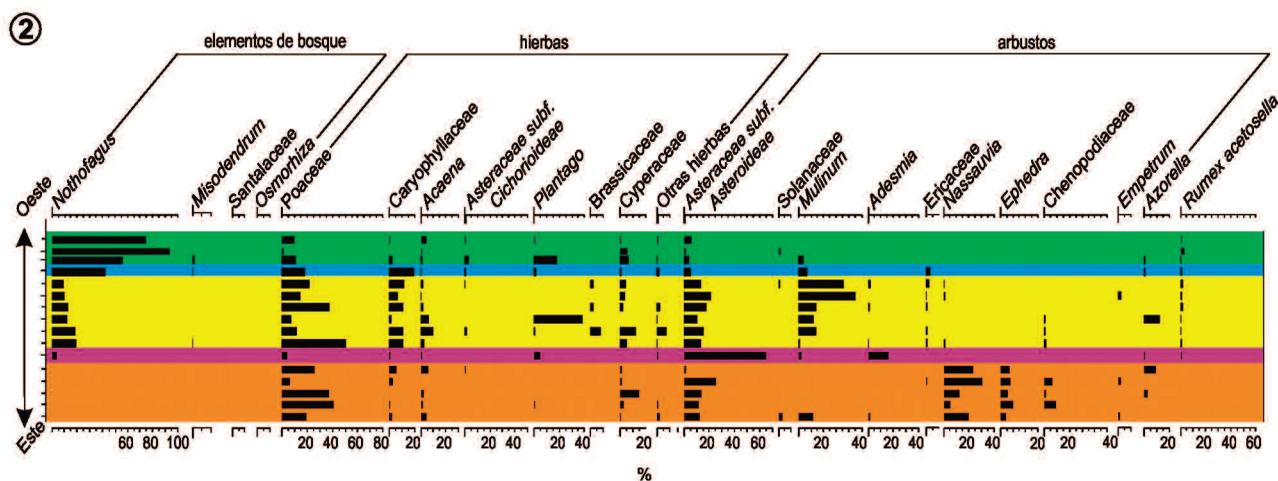
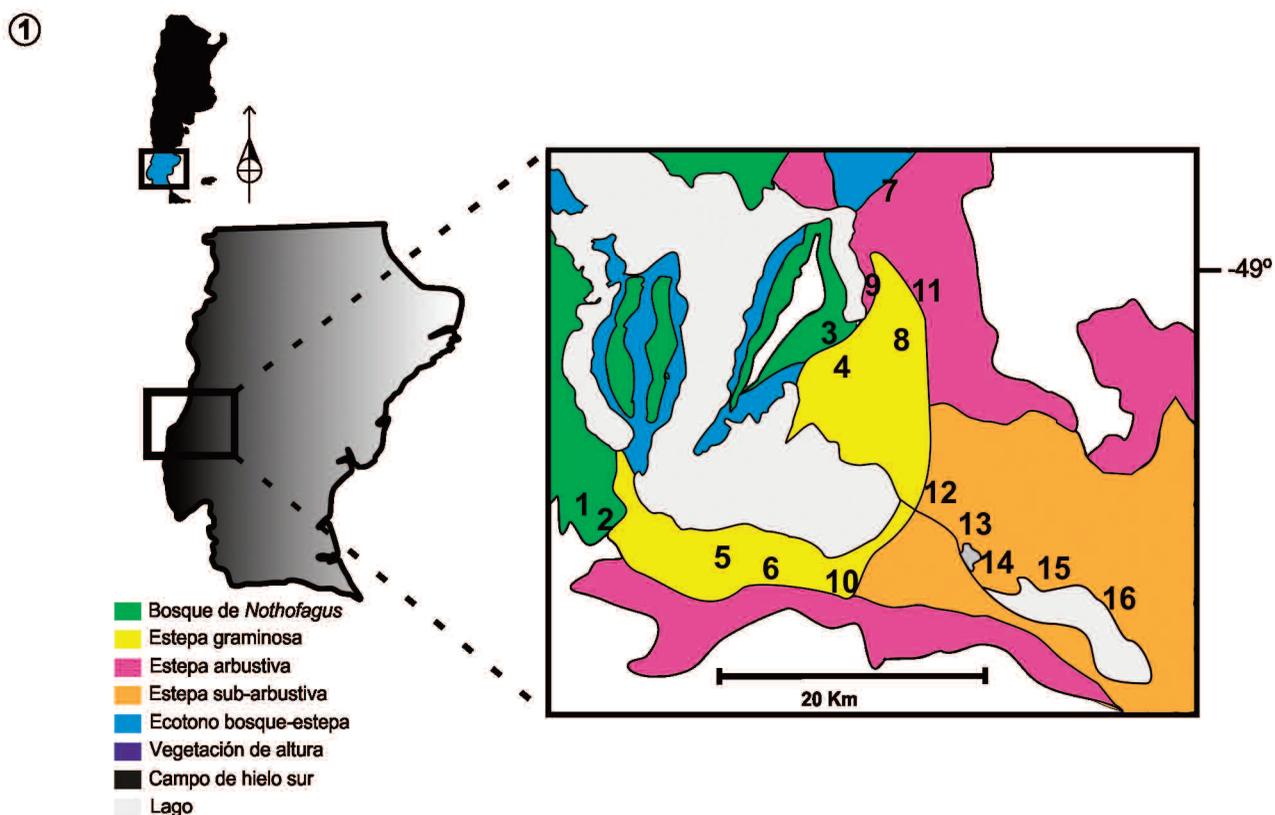
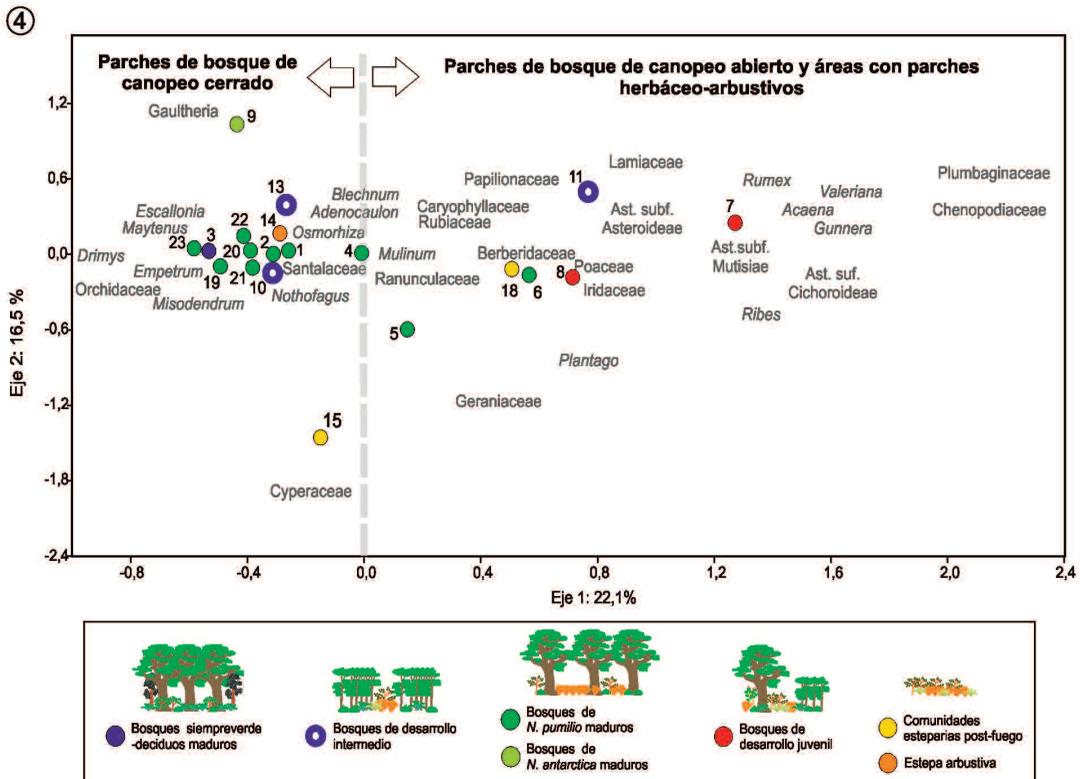
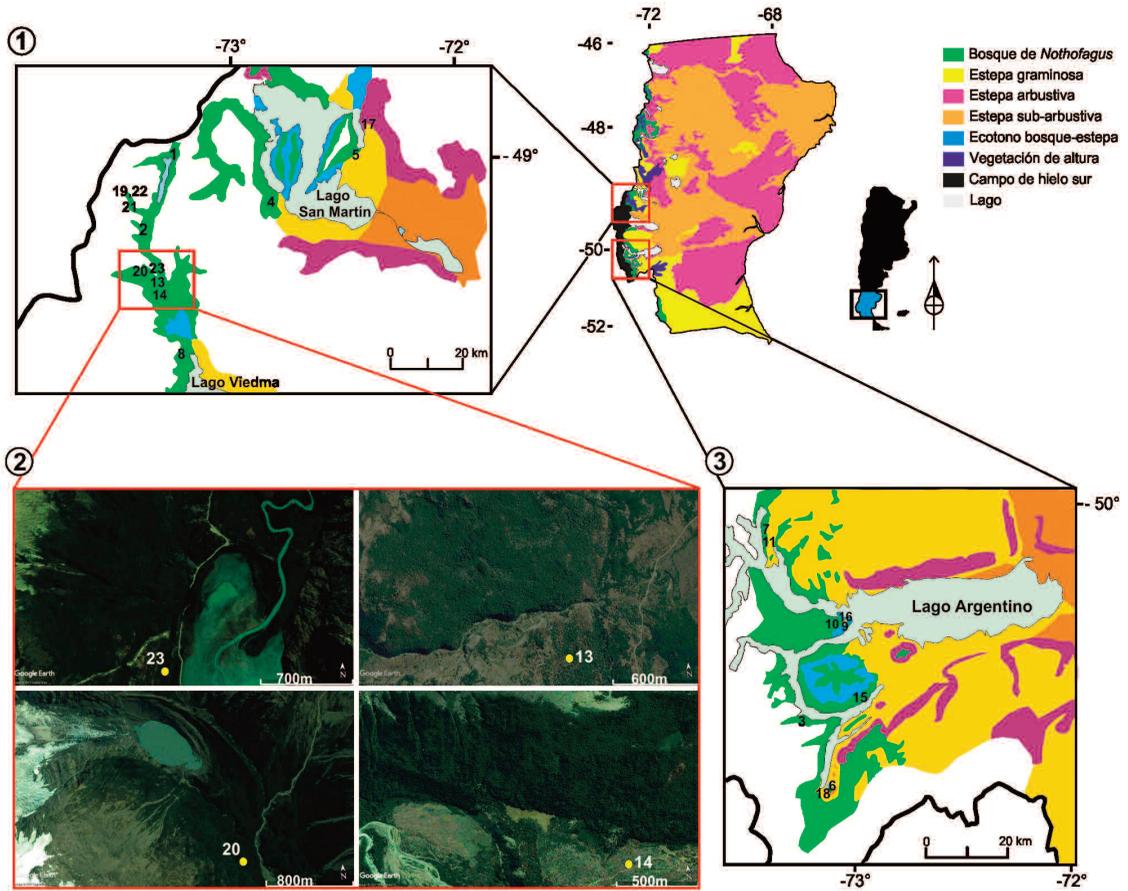


Figura 5. 1, Distribución de muestras de sedimento superficial en las distintas unidades de vegetación de la cuenca del Lago San Martín. 2, Diagrama polínico a mesoescala (Bamonte y Mancini, 2011).



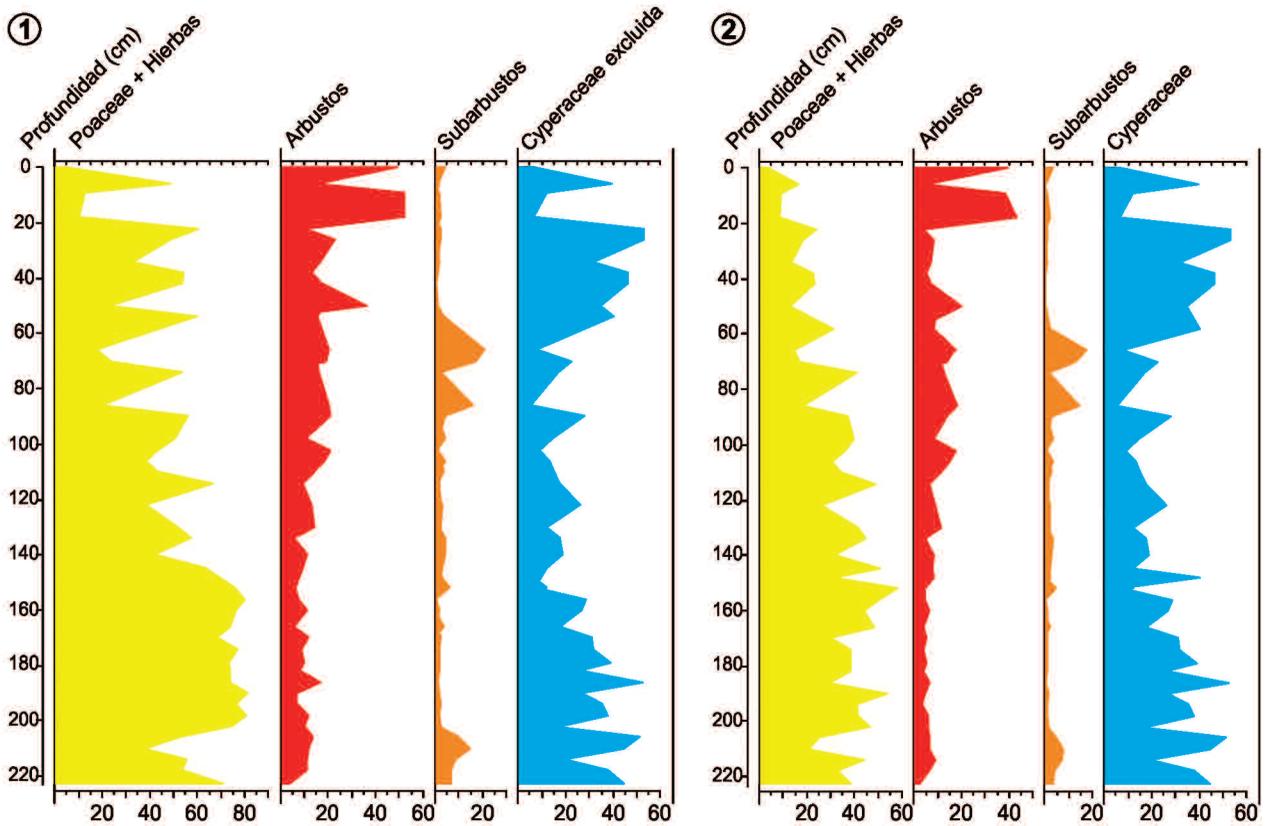


Figura 7. Diagrama representando los principales tipos polínicos de una secuencia del mallín La Primavera (Fig. 1). 1, Porcentajes calculados excluyendo Cyperaceae; 2, incluyendo todos los tipos polínicos en la misma suma. Se observan diferencias en los porcentajes, principalmente en Poaceae + Hierbas.

En las comunidades vegetales del área de estudio se debe tener en cuenta si predominan especies con polinización anemófila o entomófila. También es importante considerar a los taxones sub o sobre representados, e.g., en el caso de muestras de turberas o mallines es común encontrar altos valores de Cyperaceae. Así, si el objetivo es reconstruir la vegetación de los alrededores del depósito, este taxón debe eliminarse de la suma polínica total, dado que es un componente de la vegetación local del sitio de estudio y su consideración sesgará la presencia de los otros taxones (Fig. 7).

5. Productividad polínica diferencial y dispersión de taxones y su representación espacial. Entre los factores ambientales que influyen en la productividad polínica se encuentran variables climáticas, específicamente la temperatura que influye en el tiempo de floración (Huusko y Hicks, 2009); el patrón y la estructura de la vegetación que controla la disponibilidad de luz; y la ubicación en relación al rango de hábitat del taxón, ya que individuos estresados podrían ver afectada su producción polínica (Storme y Geelen, 2014). Además, como los granos de polen son morfológicamente distintos, el tamaño, la forma y los rasgos pueden ayudar o

Figura 6. Análisis de correspondencia de las muestras de polen superficial de áreas de bosque de canopeo cerrado y abierto. Las muestras correspondientes a comunidades esteparias se encuentran a un radio no mayor de 200 m de un parche de bosque. Los números del análisis de correspondencia corresponden al número de muestra y se muestran también en los mapas en la parte superior y los colores se corresponden con el tipo de parche. El aporte polínico a las muestras de sedimento superficial está vinculado a comunidades que se encuentran más allá de 500 m del punto de muestreo (ver muestras 23, 20, 14 y 13). En las imágenes satelitales, se observa que las muestras 13, 14, 20 y 23 se encuentran rodeadas por grandes masas boscosas y quedan asociadas a valores negativos del eje 1 del análisis de correspondencia (Sottile et al., 2016).

dificultar la dispersión. Para comprender mejor el rango de influencias sobre la producción y dispersión polínica y los sesgos que presenta en los registros polínicos es importante el conocimiento del sistema actual, tanto de las características de los taxones componentes de cada comunidad como el estudio de las muestras actuales de sedimento o musgos para analizar la relación entre la vegetación y su representación polínica.

Las distancias de dispersión también están influenciadas por parámetros del viento, turbulencia, velocidad y dirección. De acuerdo con la velocidad del viento, los granos de polen pueden ser llevados a grandes distancias, a veces a cientos o miles de kilómetros (e.g., *Nothofagus*). Sin embargo, es más frecuente que la concentración polínica sea mayor a pocas decenas de metros de la fuente emisora. Por estos motivos, tanto el modo de transporte y las propiedades aerodinámicas de los granos de polen, como el conocimiento previo de la vegetación a escala local (circundante al sitio de muestreo, ver sección Estudio de la representación polínica de la vegetación a partir de muestras de sedimento actual) y regional son relevantes para realizar reconstrucciones más precisas de las respuestas de la vegetación al cambio climático (Jackson y Lyford, 1999; Davis, 2000).

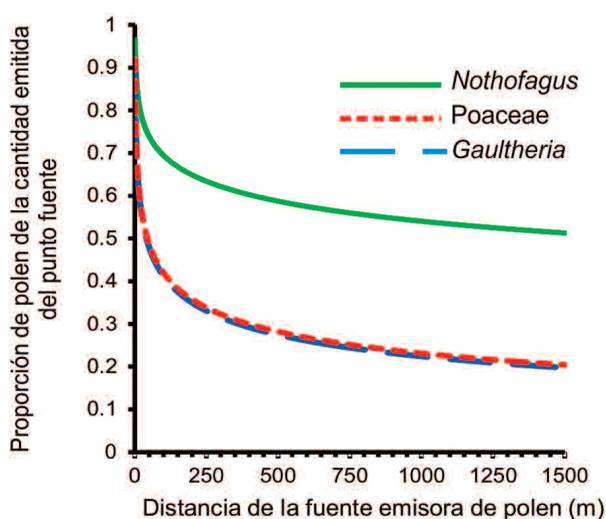


Figura 8. Patrones de depositación leptokúrticos de diferentes tipos polínicos simulados de acuerdo al modelo propuesto por Prentice (1985). Se consideraron constantes el parámetro de turbulencia (0,25) y el coeficiente de difusión vertical (0,12 m^{1/8}) en condiciones atmosféricas neutras (Gregory, 1945; Chamberlain, 1955). Datos correspondientes a muestras del sudoeste de Santa Cruz (Fig. 6).

El modelo de Prentice (1985), se basa principalmente en la ley de Stoke, donde la velocidad terminal de los granos de polen depende del tamaño y la densidad de los mismos. Este modelo permite evaluar de manera inicial el comportamiento de diferentes tipos polínicos basándonos en sus propiedades aerodinámicas. La Figura 8 muestra el modelo esperado de dispersión/depositación de tres tipos polínicos en Patagonia que presentan tamaños diferentes. En esta comparación puede notarse cómo el tipo polínico *Nothofagus* presenta un porcentaje de caída mucho menor que los tipos polínicos *Poaceae* y *Gaultheria*, que podría explicarse debido a las diferencias en el tamaño de los granos (Prentice, 1985). Sin embargo, la similitud en el comportamiento de las variables *Poaceae* y *Gaultheria* evidencia algunas limitaciones de estos modelos, en particular, la falta en las ecuaciones de parámetros de dispersión, del efecto del tipo de polinización que presenta un taxón sea este zoófilo (*Gaultheria*) o anemófilo (*Poaceae*) y otros aspectos inherentes a la organización de las estructuras reproductivas, e.g., el grado de exposición de las anteras por sobre la corola o la altura de las flores sobre el suelo, entre otras características. Por otro lado, la comparación entre *Poaceae* y *Nothofagus* permite reflexionar acerca de la sensibilidad de estos tipos polínicos respecto de los cambios en la vegetación que se dan a diferentes radios desde la fuente de emisión.

Aún no existen para el sur de América del Sur reconstrucciones cuantitativas de la vegetación a partir de registros polínicos de secuencias sedimentarias de lagunas o turberas. Una de las principales limitantes es que para ello, deben determinarse los coeficientes de productividad y dispersión polínica de los taxones más representativos de cada ecosistema y el área fuente relevante de polen de la cuenca sedimentaria que varía dependiendo del tamaño y del tipo de cuenca (lagos versus turberas) (Prentice y Parson, 1983; Jackson, 1994; Sugita, 1994; Broström *et al.*, 2004; Bunting *et al.*, 2004). Desde los aportes de Davis (1963) y Andersen (1970) se han realizado un gran número de estudios tendientes a explorar los coeficientes de producción polínica de diferentes taxones sobre todo en áreas del hemisferio norte (e.g., Sugita, 1994; Calcote, 1995; Bunting, 2003; Mazier *et al.*, 2008; von Stedingk *et al.*, 2008; Commerford *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2017).

Los primeros resultados cuantitativos de coeficientes de producción polínica y valores de base, producto de un aporte extralocal o regional fueron obtenidos en la estepa patagónica por Burry *et al.* (2001). Los autores presentaron modelos de regresión entre la cobertura vegetal y el porcentaje de polen para diferentes taxones de arbustos y hierbas, presentes en más del 50% en las muestras polínicas y en los censos de vegetación (*Mulinum*, tipo *Senecio*, Papilionoideae y Poaceae).

Más recientemente Sottile (2014) y Sottile *et al.* (2016) realizaron aproximaciones para modelar el coeficiente de producción polínica y los valores de base para el tipo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi*. Además, evaluaron el ajuste de estas regresiones considerando valores anidados de cobertura de *Nothofagus* spp. en anillos de diferentes radios alejándose de las muestras de sedimento superficial. La evaluación de la relación entre contenido polínico y la cobertura de *Nothofagus* mediante este tipo de regresiones presentó un mejor ajuste (r^2) para las mediciones realizadas a 1.500 m de radio de las muestras de polen de sedimento superficial. Esto sugiere, desde un punto de vista preliminar, que el área fuente relevante de polen para mallines y turberas se limitaría a 1.500 m alrededor de la cuenca sedimentaria (considerando solo al taxón *Nothofagus* tipo *dombeyi*). Este tipo de resultados permite enmarcar espacialmente los alcances de las reconstrucciones de los cambios de la vegetación del pasado a partir de registros polínicos de mallines y turberas. Además, el modelo de mayor ajuste, presenta valores de la ordenada al origen (valores de Y cuando X= 0) cercanos al 15% que representan un aporte extra-local a regional (*sensu* Jacobson y Bradshaw, 1981) de polen de *Nothofagus* que no responde a cambios en la cobertura de la vegetación dentro del área fuente relevante de polen (1.500 m). Este tipo de modelado junto con los modelos basados estrictamente en las características aerodinámicas del tipo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Fig. 9) presentan señales de alerta a la hora de reconstruir cambios en la vegetación utilizando esta variable por sí sola como indicadora de cobertura de bosque. Por lo tanto, es preciso tener en cuenta que las variaciones en el registro fósil de *Nothofagus* tipo *dombeyi* que oscilen en un rango del 15% deberían cotejarse con cambios en otros taxones indicadores de distintos grados de cobertura de bosque de

manera independiente (*e.g.*, mediante cambios en la concentración o en la tasa de acumulación polínica) para reconstruir con mayor grado de confianza cambios en la cobertura del bosque al menos dentro del área fuente relevante de polen.

Si bien los análisis empleados por Sottile (2014) y Sottile *et al.* (2016) son una aproximación útil para comenzar a discutir el alcance espacial de las reconstrucciones paleoecológicas a partir de diferentes secuencias sedimentarias, los desarrollos teóricos de Parson y Prentice (1981), Prentice y Parson (1983; Modelos ERV1 y ERV2, "extended R-value"), Prentice (1985), Sugita (1994, ERV3) y Bunting *et al.* (2013) permitieron modelar con mejor precisión la compleja relación entre la representación polínica y la vegetación.

En primer lugar, estos modelos discriminan el aporte de diferentes anillos concéntricos de vegetación utilizando funciones de ponderación de los valores de cobertura (*e.g.*, en función de la distancia al sitio fósil o la distancia al cuadrado). En segundo lugar, estos modelos evalúan el mejor ajuste de los valores de coeficientes de producción polínica y valores de base de múltiples tipos polínicos (los principales de cada ecosistema) de manera simultánea. A partir de técnicas estadísticas de máxima verosimilitud, puede distinguirse el área fuente relevante de polen para un tipo determinado de una secuencia fósil (turberas o lagos), y asociada a esta área, los coeficientes de producción polínica y valores de base para cada una de las principales variables polínicas que definen a ese ecosistema. Sin embargo, estos modelos han sido empleados mayoritariamente en ecosistemas europeos y algunos ecosistemas de América del Norte. La aplicación de los mismos para lograr reconstrucciones cuantitativas de la vegetación a partir del registro polínico de sedimentos de lagos y turberas es aún un camino por explorar y un desafío para América del Sur. Sin embargo, los antecedentes y el trabajo en desarrollo, se muestran auspiciosos para la adecuación de los modelos a la topografía y problemáticas de América del Sur al igual que lo hicieron Duffin y Bunting (2008) en las sabanas de África y Mariani *et al.* (2016) en Tasmania.

Combinando la relación polen/vegetación con un modelo de dispersión polínica (Jacobson y Bradshaw, 1981), un registro polínico fósil puede ser influenciado por aportes polínicos tanto local como extra-local. La secuencia fósil del

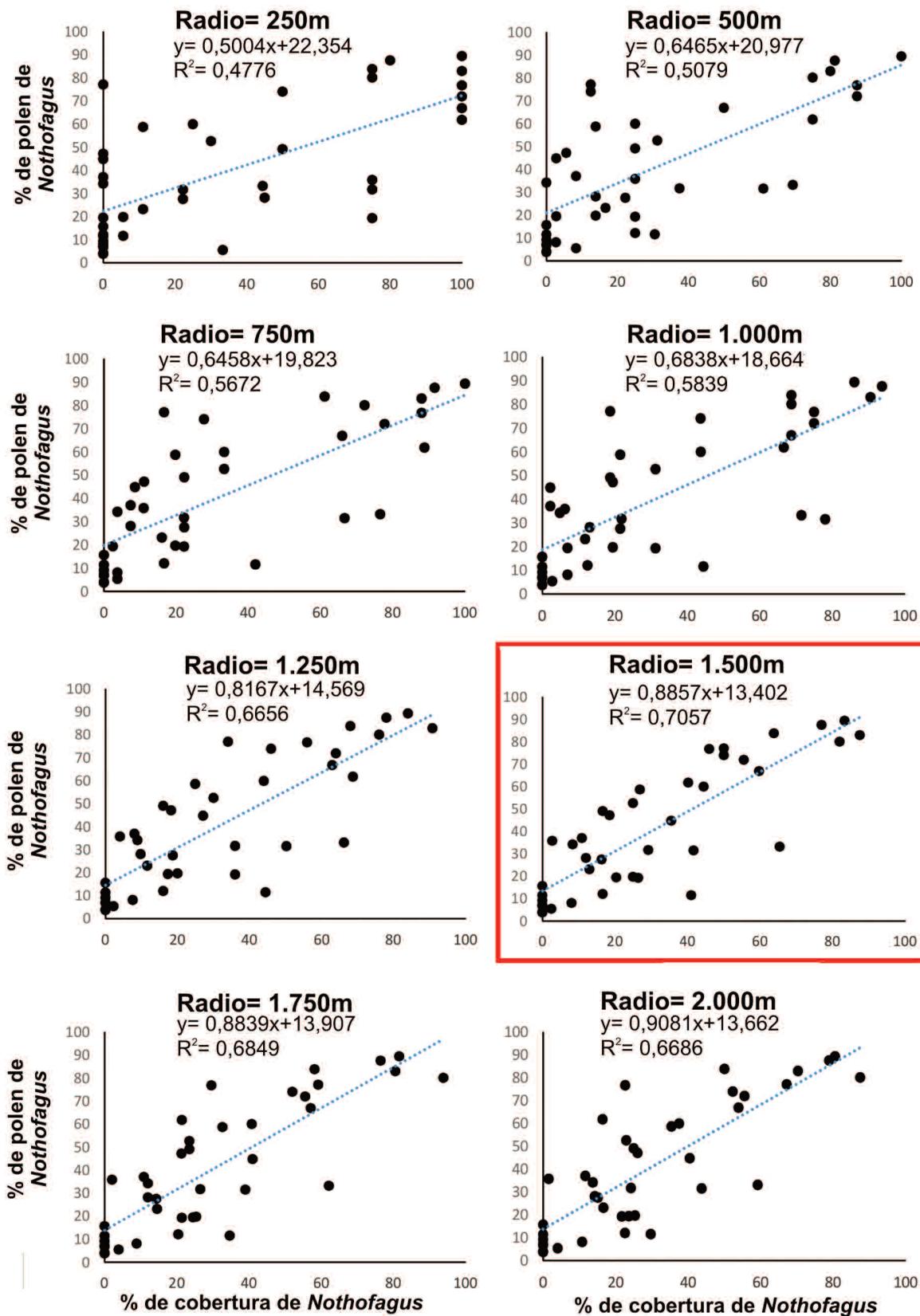


Figura 9. Correlación entre la cobertura de *Nothofagus* y el porcentaje en polen de *Nothofagus* de muestras de musgos (modificado de Sottile et al., 2016). El mejor ajuste (r^2) se alcanza a los 1.500 m de radio de las muestras de superficie (recuadro rojo).

Mallín Paisano Desconocido (Fig. 1) (Bamonte *et al.*, 2015) muestra la influencia de ambos tipos de aportes (Fig. 10). Los distintos porcentajes de polen de *Nothofagus* tipo *dombeyi* pueden estar relacionados a variaciones en el desarrollo del bosque que se extiende a *ca.* 3 km hacia el oeste del sitio de muestreo, o a los cambios en la intensidad de los vientos del oeste (polen extra-local). Por otra parte, los tipos polínicos de hierbas y/o arbustos (usualmente con menor dispersión) representan un aporte polínico local y permiten hipotetizar acerca de las variaciones locales de la vegetación extra-andina. La relación entre los aportes local y extra-local de la vegetación y la vegetación reconstruida permitió comparar la sincronización y la variabilidad de las fases y anti fases del régimen de humedad en Patagonia (Bamonte *et al.*, 2015; Echeverría *et al.*, 2017).

Otra de las características que afecta significativamente la representación de los diferentes taxones son los diferentes tipos de polinización. En los ambientes áridos de Patagonia, la mayor parte de la vegetación presenta características entomófilas y muy baja producción, por lo cual casi siempre se encuentra sub-representada en el espectro polínico. Marcos y Mancini (2012) utilizaron índices de representación y asociación para analizar las propiedades de producción y dispersión polínica y su relación con las comunidades vegetales del Monte en el área del Golfo San Matías, Patagonia Norte (Figs. 1, 11).

En este ejemplo, el cálculo de los índices mencionados permitió inferir que la relación polen-vegetación no solo está determinada por condiciones locales y regionales sino

también por las diferencias en la producción y la dispersión polínica. Se observa que la relación entre el polen y la vegetación de la comunidad psammófito y la comunidad de transición psammófito-estepa arbustiva están determinadas por condiciones edáficas locales. Mientras, los conjuntos polínicos y de la vegetación de la comunidad de transición psammófito-estepa arbustiva y la estepa arbustiva reflejan las comunidades arbustivas típicas del Monte a escala regional, con características entomófilas y subrepresentadas en el conjunto polínico.

6. Precisión taxonómica y la comparación con la vegetación de cada área. La taxonomía de los granos de polen no siempre se puede resolver a nivel de especie o género, de modo que cuando se tienen taxones de grupos palinológicamente indistinguibles y con requerimientos ecológicos diferentes, es complicada la interpretación del área donde crecieron las plantas. Poaceae es una de las familias problemáticas (Bunting, 2008; Schuler y Behling, 2011), ya que ocupa distintas comunidades que se extienden bajo diferentes condiciones ambientales desde la Cordillera de los Andes hasta la costa patagónica. Por ejemplo, las estepas representadas por *Festuca* spp. o por *Stipa* spp. dominan en situaciones más húmedas o más secas, respectivamente. Otro caso es el género *Nothofagus* tipo *dombeyi*, donde no se pueden distinguir las diferentes especies que dominan en los bosques subantárticos (Heusser, 1971; Fernández *et al.*, 2016). Así, el género y las categorías taxonómicas superiores presentan dificultades como indicadores de la biodiversidad. Desde el punto de vista de la paleoecología las especies son los indi-

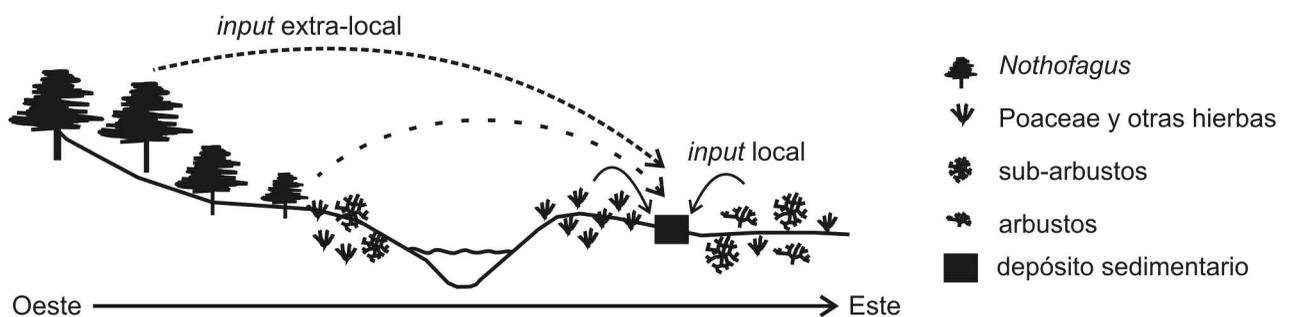


Figura 10. Modelo esquemático del *input* polínico local (flechas continuas) y extra-local (flechas punteadas) basado en Jacobson y Bradshaw (1981).

cadres efectivos en relación a rasgos ecológicos y ambientales, mientras que las categorías taxonómicas más altas comprometen la confiabilidad de las reconstrucciones paleoecológicas (Birks y Birks, 1980). Por lo tanto, en la selección de las variables que se utilizarán como indicadores de los cambios de la vegetación en el pasado, es preferible considerar conjuntos polínicos indicadores en lugar de variables indicadoras individuales. Aunque la diversidad polínica no es

un indicador directo para la diversidad de las plantas, las tendencias en ambos pueden mostrar paralelismos útiles para las reconstrucciones

Los análisis de rarefacción han sido muy utilizados para realizar cálculos de diversidad polínica y así interpretar los cambios en la diversidad polínica del registro fósil en términos de cambios en la diversidad vegetal del pasado (e.g., Birks y Line, 1992; Odgaard, 1999, 2001; Giesecke *et al.*,

1

Taxa	A	U	O
Tipos fuertemente asociados			
Poaceae	0,87	0	0,125
<i>Hyalis argentea</i>	0,83	0	0,16
Tipos asociados			
<i>Larrea divaricata</i>	0,61	0,2	0,27
<i>Condalia microphylla</i>	0,60	0	0,23
Tipos sobre-representados			
<i>Prosopis alpataco</i>	0,25	0	0,75
Asteraceae subf. Asteroideae	0,13	0	0,86
<i>Ephedra</i> sp.	0,125	0	0,87
<i>Lycium</i> sp.	0	0	1
Fabaceae	0,22	0	0,77
Chenopodiaceae	0	0	1
Tipos débilmente asociados			
Verbenaceae	0,14	0,75	0,75
Caesalpinoideae	0,16	0,66	0,75
Tipos no asociados			
<i>Calycera</i> sp.	0	1	1

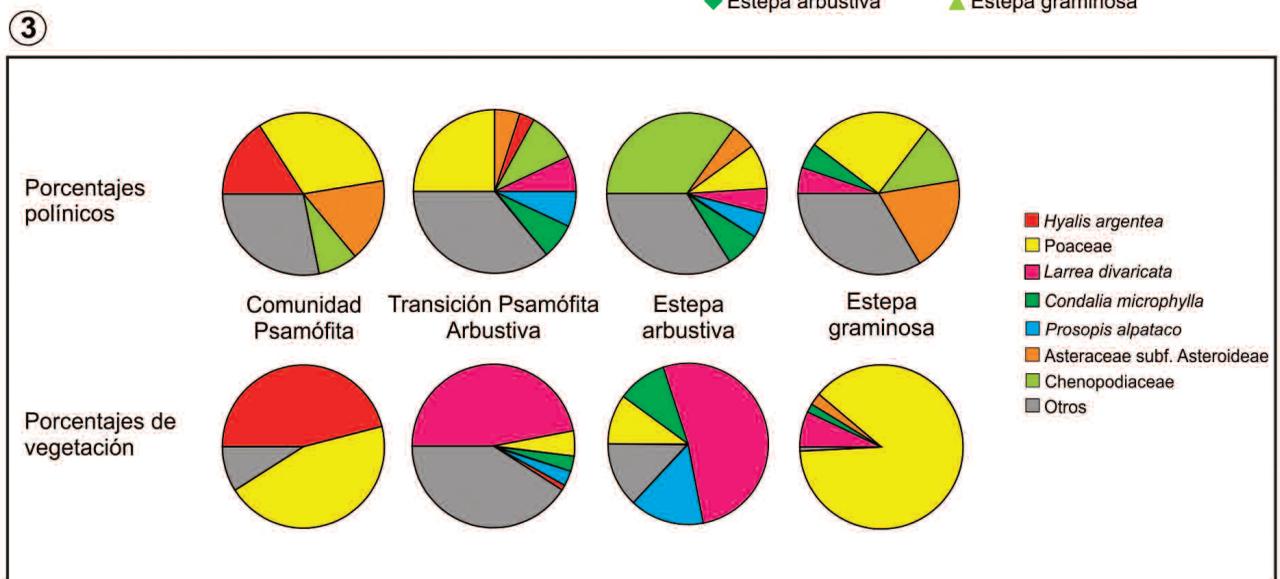
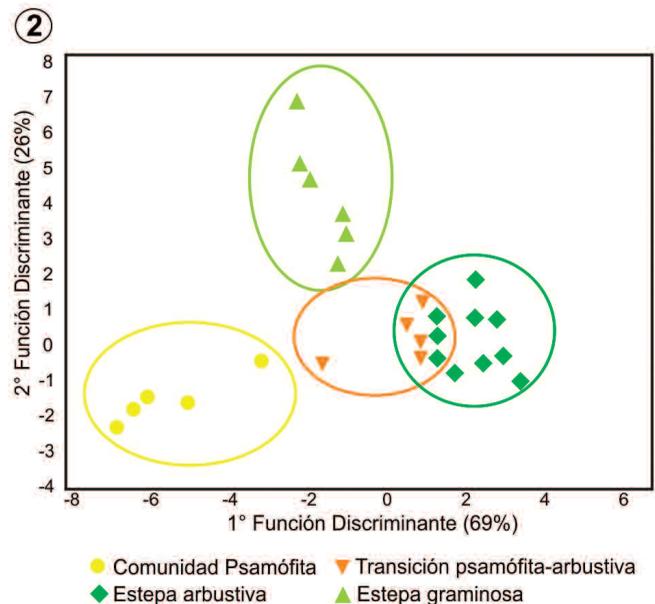


Figura 11. 1, Índices de asociación y representación del conjunto polínico actual; 2, Análisis discriminante de las muestras de superficie del Monte de las principales comunidades vegetales; 3, Comparación polen-vegetación de las comunidades vegetales. Los valores corresponden a porcentajes de cobertura de los censos de cada comunidad de vegetación y porcentajes polínicos de las muestras de superficie respectivas (Marcos y Mancini, 2012).

2012; Marcos *et al.*, 2012; Sottile *et al.*, 2012; Echeverría *et al.*, 2014). Sin embargo, es necesario analizar el grado de correspondencia entre la riqueza polínica en muestras de superficie y la riqueza polínica presente en la vegetación para cada ecosistema ya que esta relación no siempre es tan directa y porque el modelado de estos parámetros permite aumentar el grado de confianza y su alcance como indicador de paleobiodiversidad (*e.g.*, Goring *et al.*, 2013; Matthias *et al.*, 2015).

Respecto a la relación entre la riqueza polínica y la riqueza de la vegetación hay dos aspectos importantes a considerar: a) mientras la relación entre el número de tipos polínicos y el número de especies en la vegetación sea muy inferior a 1, entonces este estimador tendrá mayor sesgo, y b) en ecosistemas formados por gran número de especies que presenten limitaciones en cuanto a la producción o dispersión esta relación podría presentar importantes distorsiones. Un ejemplo de correlación positiva entre la riqueza de tipos polínicos y la riqueza específica de la vegetación con un alto grado de ajuste ($r^2 = 0,7611$) es el encontrado en las comunidades del ecotono bosque-estepa entre los 48° y 50° S (Fig. 12.1). Esto implica que la riqueza polínica es un

indicador que subestima la riqueza vegetal, sin embargo el alto grado de ajuste de la función de regresión entre estos parámetros para estos ecosistemas permite sostener a la riqueza polínica como un buen estimador de la variabilidad de la diversidad vegetal en el pasado. La Figura 12.2 también corrobora el uso de la riqueza polínica como indicador de la diversidad vegetal, pero desde el punto de vista de la dispersión-depositación dado que existe una correlación altamente positiva y con buen ajuste ($r^2 = 0,52$).

7. Análisis de múltiples indicadores. En las últimas décadas los estudios de múltiples indicadores han tomado gran desarrollo. Recasens *et al.* (2012) ilustran su importancia para responder preguntas en relación a la evolución del medio ambiente durante el Cuaternario tardío en América del Sur. La incorporación de ciertos indicadores al análisis polínico da una imagen más detallada de la composición de la vegetación, permitiendo una mejor comprensión de las tendencias paleoclimáticas del hemisferio sur y su relación en el sistema climático global y, por lo tanto, una reconstrucción ambiental y climática más precisa. El estudio de partículas de carbón sedimentario (Sottile *et al.*, 2012, 2018), restos leñosos carbonizados (Marcos y Ortega, 2014), microfósi-

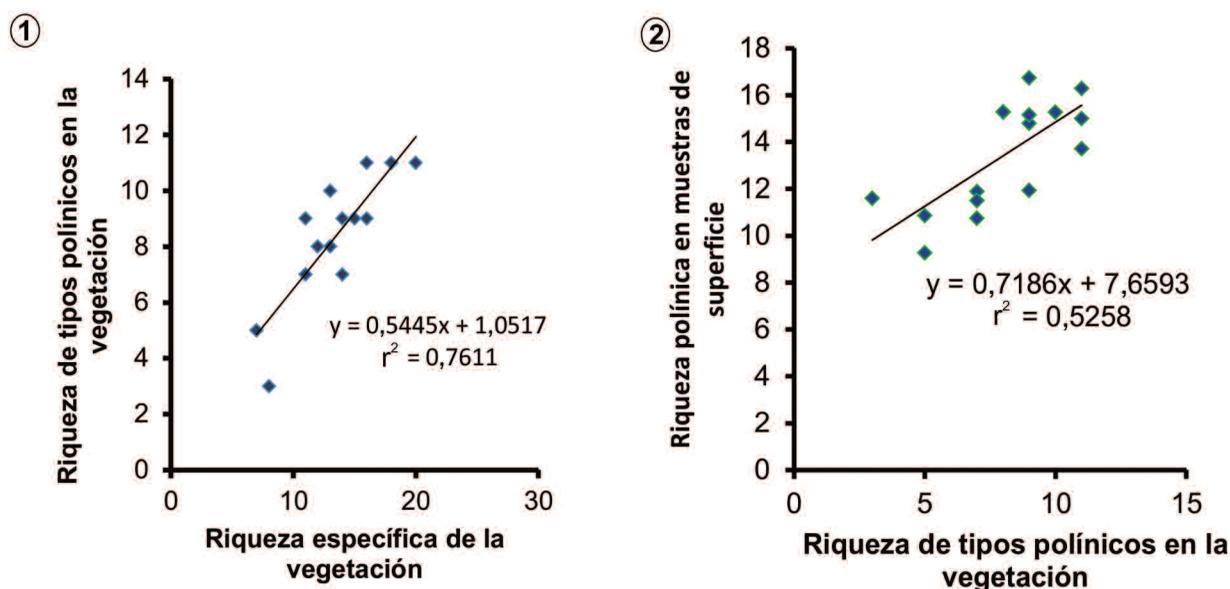


Figura 12. 1, Correlación entre la riqueza de tipos polínicos presentes en la vegetación y la riqueza específica presente en censos de vegetación de árboles y sotobosque ubicados en un radio de 20 m de la muestra de superficie; 2, Correlación entre la riqueza de tipos polínicos en muestras de superficie y la riqueza de tipos polínicos presentes en la vegetación del ecotono bosque-estepa de Santa Cruz entre los 48 y 50° S.

les vegetales (Echeverría, 2016; Echeverría y Mancini, 2018), diatomeas (Fernández, 2013; Marcos *et al.*, 2014) e isótopos, tanto en sitios no arqueológicos como arqueológicos, han aportado información complementaria al análisis polínico, fortaleciendo las interpretaciones cuando se estudiaron en conjunto.

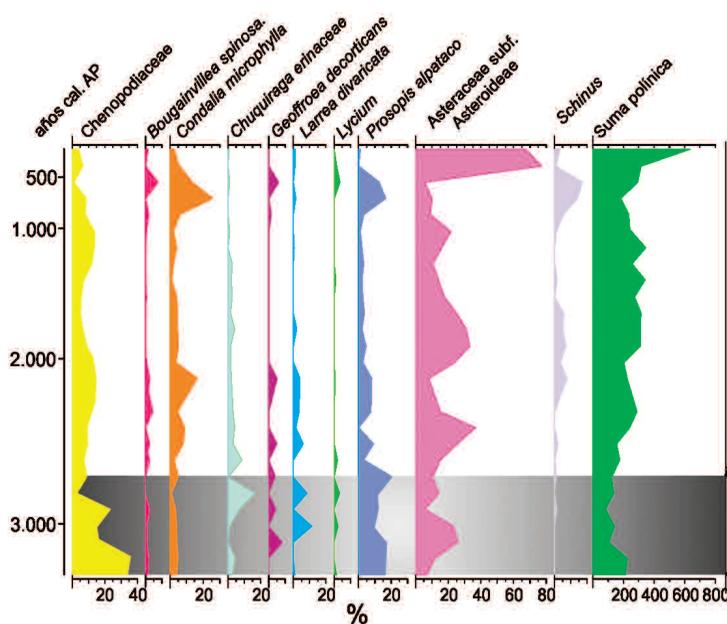
Las partículas de carbón vegetal sedimentario son producto de la combustión incompleta de la materia orgánica, por lo que proveen evidencia directa sobre la actividad de incendios en el pasado (Whitlock y Larsen, 2001). Desde los trabajos pioneros de Iversen (1941), el análisis de partículas de carbón fósiles ha sido ampliamente utilizado y se ha convertido en una herramienta importante para la reconstrucción de la historia de incendios a través de lapsos que no pueden ser estudiados a partir de cicatrices de fuego bajo la técnica dendrocronológica (Conedera *et al.*, 2009).

Durante las últimas décadas se han desarrollado grandes avances en el entendimiento de la producción, dispersión y depositación de micro y macro-partículas de carbón, así como en el desarrollo de métodos cuantitativos y técnicas para la calibración de los registros para la reconstruc-

ción de la historia de incendios (*e.g.*, Clark, 1988; Whitlock y Larsen, 2001; Higuera *et al.*, 2007, 2009). La mayor parte de los modelos está desarrollada para depósitos de lagos que presentan mayor sensibilidad que los registros de turberas (Conedera *et al.*, 2009). Sin embargo, existe gran cantidad de estudios de macro-partículas de carbón a partir de secuencias de turberas, en especial en el sur de América del Sur, que han sido de gran utilidad para la reconstrucción de la historia de incendios desde la transición Pleistoceno/Holoceno (*e.g.*, Heusser, 2003; Huber *et al.*, 2004; Sottile *et al.*, 2012, 2018; Echeverría *et al.*, 2014).

La antracología es una disciplina basada en el estudio de los restos leñosos carbonizados procedentes de contextos arqueológicos (Ford, 1979). Entre los contextos humanos en que puede aparecer carbón para analizar se encuentran fuegos para alumbrar, para cocinar, para hacer señales, etc. Por ejemplo, en la costa del Golfo San Matías (Fig. 1) y con el objetivo de estimar las condiciones paleoambientales en el área y el uso de los recursos leñosos por las poblaciones humanas, se realizaron estudios polínicos y antracológicos. En base a los carbones recuperados durante las excavaciones

① Registros palinológicos (taxones arbustivos)



② Registros antracológicos

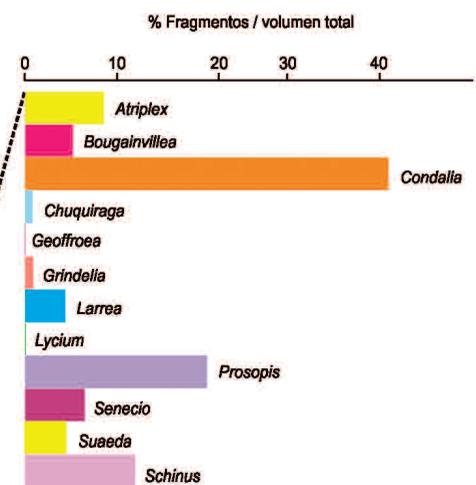


Figura 13. Comparación de registros polínicos y antracológicos asociados a la utilización de recursos leñosos como combustible y disponibilidad del mismo condicionado por los factores ambientales y/o culturales durante el Holoceno Tardío (3.000 años cal. AP) en Bajo de la Quinta (Fig. 1).

arqueológicas, se analizaron los recursos leñosos utilizados para el encendido de fuegos y se infirieron las estrategias de recolección de los mismos (Fig. 13). La forma de selección de leños por parte de los grupos cazadores-recolectores estuvo condicionada no solo por la oferta ambiental (*Prosopis*, *Schinus*), sino también por variables culturales (*Condalia*, *Chiquiraga*) como las capacidades técnicas de los grupos y aspectos socio-económicos y simbólicos (Marcos y Ortega, 2014).

Los microfósiles vegetales permiten superar las limitaciones taxonómicas de los datos polínicos. También, por la naturaleza local de los microfósiles, es posible identificar taxones pobremente representados en los conjuntos polínicos debido a la baja productividad, pobre dispersión (sobre

todo entomófilos), o baja preservación (Echeverría y Mancini, 2018).

La composición elemental e isotópica de carbono y nitrógeno, es otro indicador que se basa en la determinación del origen de la materia orgánica preservada en los sedimentos, la cual puede provenir de diferentes fuentes, tales como fitoplancton de agua dulce y/o plantas vasculares C3 o C4 (Pessenda y Camargo, 1991; Castro et al., 2010; Pessenda et al., 2010). En ecosistemas acuáticos continentales el CO₂ disuelto es incorporado a la materia orgánica de origen terrestre. En base a los valores de δ¹³C encontrados en los sedimentos se puede inferir el tipo de vegetación que se encontraba en el pasado. Así, la composición isotópica del carbono de la materia orgánica preservada en una se-

① Laguna Los Flamencos

② Mallín Zorro Bayo

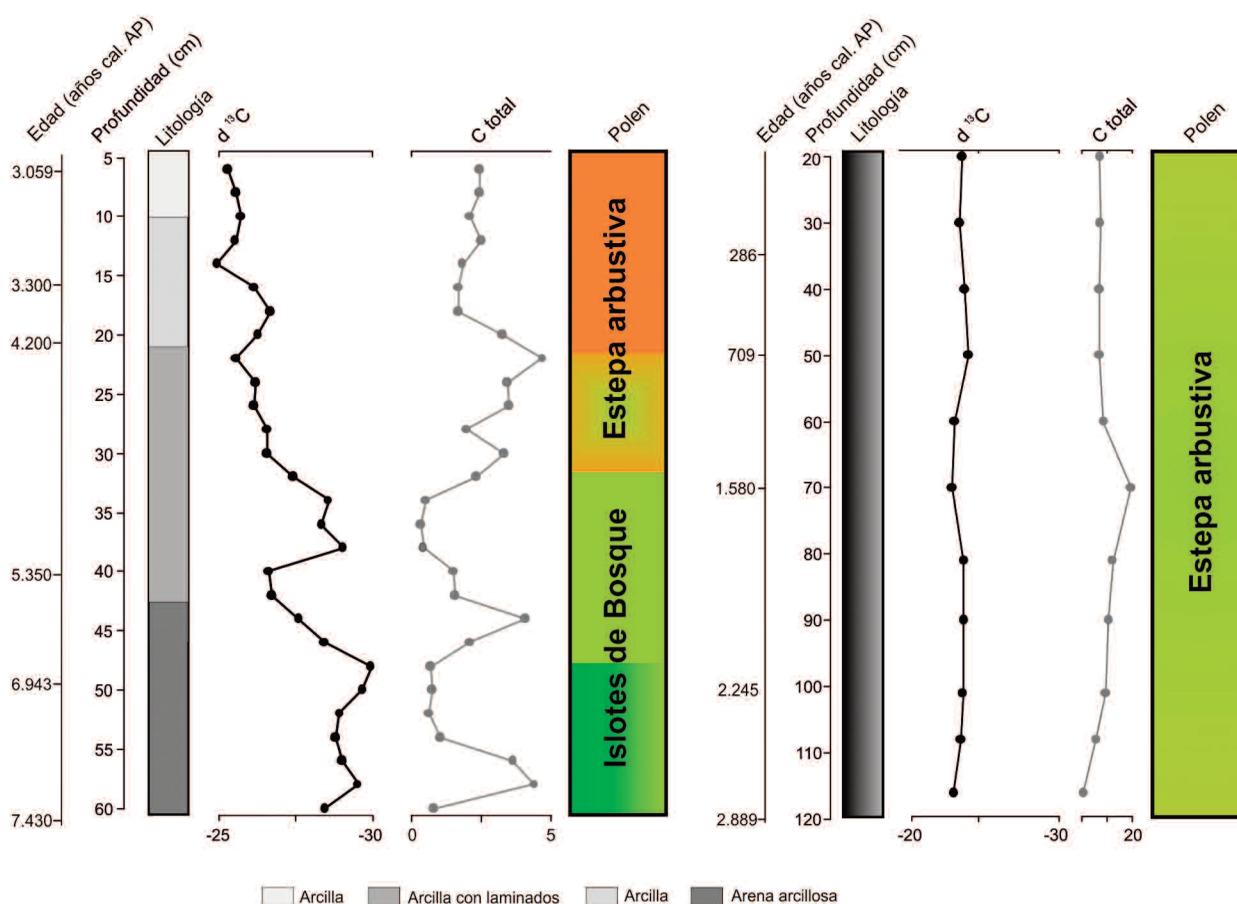


Figura 14. Datos de isótopos en las secuencias sedimentarias de Laguna Los Flamencos y Mallín Zorro Bayo, noroeste de Santa Cruz (Fig. 1), asociados a la reconstrucción de la vegetación por análisis polínico.

cuencia reflejará la presencia de plantas C3 o C4 de las comunidades vegetales del pasado. Esta información se usa como registro de los cambios ocurridos en la vegetación y como base de las inferencias paleoclimáticas.

En el ejemplo ilustrado en la Figura 14 se muestran los resultados preliminares del uso de isótopos asociado a la información polínica para reconstruir el paleoambiente en dos secuencias sedimentarias del noroeste de Santa Cruz (Laguna Los Flamencos y Mallín Zorro Bayo, Fig. 1). Entre ca. 7.430 y 6.943 años cal. AP los resultados polínicos indi-

can condiciones de mayor humedad. Estos resultados se correlacionan con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más enriquecidos y la relación C/N que indican la presencia de especies C3 (Fig. 14.1). Esto estaría indicando un ambiente estepario con la presencia de taxones de bosque relacionado con condiciones más húmedas. Entre ca. 6.943 y 5.350 años cal. AP los cambios de los valores de los tipos polínicos representan una estepa arbustiva que puede relacionarse con condiciones menos húmedas. Estos resultados se correlacionan con una disminución de $\delta^{13}\text{C}$ y C/N indicando especies C3 menos enriquecidas (vegetación arbustiva sin taxones de bosque) (Fig. 14.1). A partir de ca. 5.350 años cal. AP la reconstrucción de la vegetación indica condiciones menos húmedas. Esto se condice con los menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ que presenta la zona y bajos valores de C/N. En los últimos centímetros de la secuencia se observa la presencia de tipos polínicos acuáticos indicando una situación lacustre, lo cual se corresponde con los menores valores de C/N que dan información de la presencia de condiciones lacustres para este periodo. Condiciones similares son observadas a partir de ca. 2.889 años cal. AP en la secuencia Zorro Bayo (Fig. 14.2). La información de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de la secuencia indica origen terrestre de la materia orgánica, lo cual indicaría un cuerpo de agua de poca profundidad. Los resultados polínicos fueron analizados en conjunto con los datos isotópicos (Fig. 14) permitiendo inferir un cambio en la vegetación desde una transición bosque-estepa arbustiva a partir del Holoceno Medio ($\delta^{13}\text{C}$ más empobrecidos) hasta el desarrollo de una estepa arbustiva ($\delta^{13}\text{C}$ menos empobrecidos) durante el Holoceno Tardío en el noroeste de Santa Cruz.

Un complemento a la caracterización litológica y estratigráfica de las muestras de sedimento, es determinar la cantidad de materia orgánica y de carbonatos contenidos en los sedimentos mediante la técnica de pérdida por ignición (LOI; *loss-on-ignition*). Un ejemplo de su aplicación es la interpretación del contenido de materia orgánica y carbonatos en porcentajes junto con la descripción litoestratigráfica y la concentración polínica total en la secuencia del Mallín La Tercera en el sudoeste de Patagonia (Figs. 1, 15). Hasta ca. 10.000 años cal. AP, el depósito podría corresponder a un ambiente de baja energía tipo humedal, caracterizado por las arcillas y poca materia orgánica. Posteriormente, el incremento en la materia orgánica y los carbonatos junto con

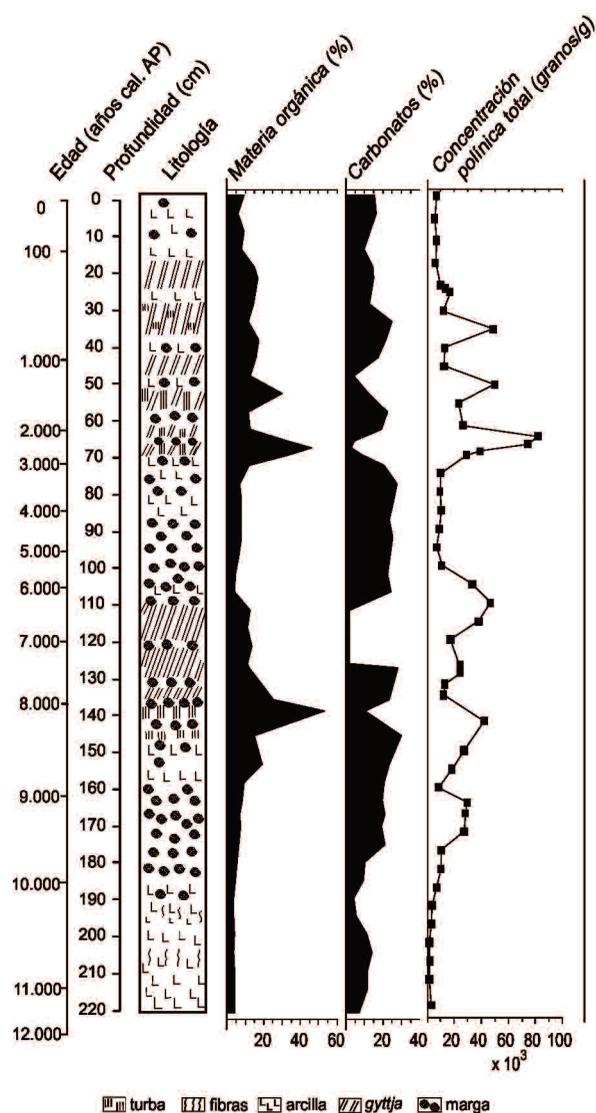


Figura 15. Columna estratigráfica y curvas mostrando los porcentajes de materia orgánica y carbonatos y concentración polínica total en función de la edad y profundidad para el Mallín La Tercera (Fig. 1).

el tipo de sedimento descrito (capas de marga, *gyttja* y turba) podrían relacionarse con el incremento de la temperatura desde comienzos del Holoceno (Bamonte y Mancini, 2011).

CONSIDERACIONES FINALES

En la interpretación de los registros polínicos fósiles para reconstrucciones paleoecológicas en Patagonia se han considerado los procesos que afectan la producción, dispersión, sedimentación, preservación, así como las técnicas de procesamiento de sedimentos y recuento de los conjuntos polínicos. Los patrones de dispersión y depositación polínica en relación a la vegetación han sido validados por los análisis polínicos de sedimento y de vegetación actual. Así, los trabajos realizados en Patagonia permiten realizar las siguientes consideraciones en cuanto a:

1. Estudio del sistema actual. La realización de censos de vegetación en los sitios donde se colectaron muestras de sedimento superficial permitió conocer la diversidad florística para compararla con la diversidad polínica en muestras del bosque, del ecotono bosque-estepa y de las estepas gramíneas, arbustivas y subarbustivas de Patagonia. Estas relaciones han mejorado la interpretación de la representación de la vegetación en los registros polínicos. El conjunto de datos de vegetación y de polen actual obtenidos en los últimos años permitió comenzar con la reconstrucción cuantitativa de la vegetación ampliando el marco de la disciplina. Estos estudios también permitieron conocer el requerimiento ecológico de los taxones involucrados para entender la relación entre el indicador a utilizar y la variable ambiental a reconstruir.

2. Selección de sitios. Una de las ventajas de los estudios paleoecológicos sobre la base de indicadores contenidos en sedimentos de lagos, lagunas o mallines es que tienen una resolución temporal mayor que los realizados en secuencias obtenidas de sitios arqueológicos. En algunas áreas fue posible comparar ambos tipos de registros y complementar las reconstrucciones a partir de muestras obtenidas en sitios arqueológicos. Si bien estos depósitos suelen ser discontinuos, considerar los sesgos bióticos y abióticos y los aspectos tafonómicos permitió utilizarlos para reconstrucciones paleoambientales en áreas donde lagos, lagunas o mallines no están presentes. Los casos analizados en la provincia de

Santa Cruz han brindado importante información sobre los cambios de la vegetación durante diferentes momentos del Holoceno y fue posible vincularlos con la dinámica de las ocupaciones humanas.

3. Uso de múltiples indicadores. La integración de la información proveniente de indicadores biológicos (polen, macrorestos vegetales, partículas de carbón sedimentarias) y físicos (susceptibilidad magnética, isótopos, LOI) redujo las incertidumbres en la reconstrucción de los cambios en la vegetación y de los cambios ambientales. Para reforzar las reconstrucciones se consideraron los aspectos tafonómicos que afectaron a cada uno de estos indicadores de acuerdo al ambiente de depositación, y en lo posible se obtuvieron los diferentes indicadores de la misma secuencia sedimentaria, para enmarcar los cambios observados en una cronología confiable.

4. Integración a escala regional. El análisis de sitios individuales aportó al conocimiento de la respuesta de la vegetación a escala local o a mesoescala y representó la base para la integración de información y la generación de síntesis espaciales de la dinámica de las comunidades. La integración de registros polínicos y de otros indicadores de distintos archivos sedimentarios obtenidos en diferentes comunidades vegetales desde el bosque en la zona cordillerana a las estepas en diferentes áreas de la meseta patagónica, permitió establecer cómo variaron estas comunidades en respuesta a diferentes forzantes en el pasado. La localización de sitios con baja actividad antrópica actual y aquellos que han sido impactados durante el último siglo permitió evaluar si la composición de las comunidades actuales es el resultado de la actividad humana o es simplemente parte de la variabilidad natural del ecosistema.

Este trabajo es una síntesis de los aspectos teóricos y metodológicos más importantes a tener en cuenta en los estudios paleoecológicos, ejemplificados con los trabajos realizados por los autores en la Patagonia argentina en las distintas comunidades vegetales, desde el bosque a las diferentes estepas extra-andinas, con sus características ambientales y las posibilidades de análisis que presentan. Sin embargo, la escasa disponibilidad de registros fósiles continuos a lo largo del gradiente de precipitación oeste-este aún desafía la comprensión de los cambios ambientales ocurridos en Patagonia sur en el pasado. Además, algunos

de los indicadores ejemplificados solo han sido recientemente aplicados en algunas de las secuencias fósiles estudiadas. Por lo tanto, en secuencias estudiadas y en las futuras se ampliarán y profundizarán algunos aspectos de la composición y dinámica de la vegetación, en especial para momentos con cambios ambientales importantes (e.g., transición Pleistoceno/Holoceno o momentos de establecimiento del bosque durante el Holoceno Medio y los últimos 2.000 años cal. AP) con el aporte de los diferentes indicadores analizados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos revisores anónimos por las sugerencias que permitieron mejorar este trabajo. A la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA 807/16 y EXA 836/17), a CONICET (PIP 414/15) y al FONCYT (PICT 763/15), por el apoyo financiero para esta investigación.

REFERENCIAS

- Adam, D.P. y Merhinger, P.J. 1975. Modern pollen surface sample: analysis of subsamples. *Journal of the Research of the US Geological Survey* 3: 733–736.
- Andersen, S. 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra. *Geological Survey of Denmark II* 96: 1–99.
- Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., Gilli, A. y Waldmann, N. 2008. Late Pleistocene environmental change in eastern Patagonia and Tierra del Fuego - A limnogeological approach. En: J. Rabassa (Ed.), *The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Developments in Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 241–253.
- Auer, V. 1949. Las capas volcánicas como base de la cronología postglacial en Fuego Patagonia. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 3: 49–208.
- Auer, V. y Cappannini, D. 1957. La erosión en la región de los lagos San Martín y Tar. *IDIA*, p. 7–27.
- Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2009. Características ambientales del ecotono bosque-estepa durante el Holoceno medio (Santa Cruz, Argentina). En: M. Salemmme, F. Santiago, M. Álvarez, E. Piana, M. Vázquez, y M.E. Mansur (Eds.), *Arqueología de Patagonia: una mirada desde el último confín*. Editorial Utopías, Ushuaia, p. 881–892.
- Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2011. Palaeoenvironmental changes in the forest-steppe ecotone since the Pleistocene–Holocene transition: pollen analysis from a wetland in Southwest of Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 103–110.
- Bamonte, F.P., Mancini, M.V., Belardi, J.B. y Espinosa, S. 2013. Inferencias paleoambientales a partir del análisis polínico de sitios arqueológicos del Área del Lago San Martín (Santa Cruz, Argentina). *Magallania* 41: 155–169.
- Bamonte, F.P., Mancini, M.V., Sottile, G.D., Marcos, M.A. y Gogorza, C. 2015. Vegetation dynamics from Lago San Martín area (Southwest Patagonia, Argentina) during the last 6500 cal B.P. *Vegetation History and Archaeobotany* 24: 267–277.
- Batista, W.B., Taboada, M.A., Lavado, R.S., Perelman, S.B. y León, R.J.C. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: M. Oesterheld, M.R. Aguiar, C.M. Ghersa, y J.M. Paruelo (Eds.), *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, p. 113–127.
- Belardi, J.B., Espinosa, S., Carvallo Marina, F. et al. 2010. Las cuencas de los Lagos Tar y San Martín (Santa Cruz, Argentina) y la dinámica del poblamiento humano del sur de Patagonia: integración de los primeros resultados. *Magallania* 38: 137–159.
- Birks, H.J.B. y Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. The Blackburn Press, New Jersey, 289 p.
- Birks, H.J.B. y Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Acad. Press, London/Orlando, 317 p.
- Birks, H.J.B. y Line, J.M. 1992. The use of Rarefaction Analysis for estimating palynological richness from Quaternary Pollen-Analytical Data. *The Holocene* 2: 1–10.
- Broström, A., Sugita, S. y Gaillard, M.J. 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *Holocene* 14: 368–381.
- Bunting, M.J. 2003. Pollen-vegetation relationships in nonarctic moorland taxa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 125: 285–298.
- Bunting, M.J. 2008. Pollen in wetlands: using simulations of pollen dispersal and deposition to better interpret the pollen signal. *Biodiversity and Conservation* 17: 2079–2096.
- Bunting, M.J., Farrel, M., Broström, A. et al. 2013. Palynological perspectives on vegetation survey: a critical step for model-based reconstruction of Quaternary land cover. *Quaternary Science Reviews* 82: 41–55.
- Bunting, J., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Middleton, R. y Broström, A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene* 15: 651–660.
- Burry, L.S., Trivi de Mandri, M.E. y D'Antoni, H.L. 2007. Modern analogues and past environments in central Tierra del Fuego, Argentina. *Anales Instituto Patagonia* (Chile) 35: 5–14.
- Burry, L.S., Trivi de Mandri, M.E., Palacio P.I. y Lombardo, M.C. 2001. Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 419–427.
- Calcote, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: Evidence from forest hollow. *Journal of Ecology* 83: 591–602.
- Castro, D.F., Rosseti, D.F. y Pessenda, L.C. 2010. Facies $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ and C/N analyses in a late Quaternary compound estuarine fill, northern Brazil and relation to sea level. *Marine Geology* 274: 135–150.
- Chamberlain, A.C. 1955. Aspects of Travel and Deposition of Aerosol and Vapour Clouds. *Atomic Energy Research Establishment Report HP/R 1261*: 1–35.
- Clark, J.S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research* 30: 67–80.
- Commerford, J.L., McLauchlan, K.K. y Sugita, S. 2013. Calibrating vegetation cover and grassland pollen assemblages in the Flint Hills of Kansas, USA. *American Journal of Plant Sciences* 4: 1–10.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A.F. y Krebs, P. 2009. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews* 28: 555–576.
- Davis, M.B. 1963. On the theory of pollen analysis. *American Journal*

- of Science 261: 897–912.
- Davis, M.B. 2000. Palynology after Y2K – understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 28: 1–18.
- de Porras, M.E., Mancini, M.V. y Prieto, A.R. 2011. Modern pollen analysis in caves at the Patagonian steppe, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166: 335–343.
- Duffin, K.I. y Bunting, M.J. 2008. Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. *Vegetation History and Archaeobotany* 5: 507–525.
- Echeverría, M.E. 2016. [Paleoecología de los bosques de *Nothofagus* del Sudoeste de Patagonia durante el Holoceno. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 104 p. Inédita.].
- Echeverría, M.E. y Mancini, M.V. 2018. Aportes del análisis de macrofósiles vegetales a la reconstrucción paleoecológica en relación con los registros polínicos de turbales del Holoceno, Patagonia argentina. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 120–130.
- Echeverría, M.E., Bamonte, F.P., Marcos M.A., Sottile, G.D. y Mancini, M.V. 2017. Palaeohydric balance variations in eastern Andean environments in southern Patagonia (48°–52.5°S): Major trends and forcings during the last ca. 8000 cal yrs BP. *Review of Palaeobotany and Palynology* 246: 242–250.
- Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. y Fontana, S.L. 2014. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969.
- Espinosa, S.L., Belardi, J.B., Barrientos, G. y Carballo, M. 2013. Poblamiento e intensidad de uso del espacio en la cuenca del Lago San Martín (Patagonia argentina): nuevos datos desde la margen norte. *Comechingonia* 17: 105–121.
- Fernández, M. 2013. [Los paleoambientes de Patagonia meridional, Tierra del Fuego e Isla de los Estados en los tiempos de las primeras ocupaciones humanas. Estudio basado en el análisis de diatomeas. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 218 p. Inédita.]. <http://se.ici.unlp.edu.ar/handle/10915/34395>
- Fernández, D.A., Santamarina, P.E., Tellería, M.C., Palazzesi, L. y Barreda, V.D. 2016. Pollen morphology of *Nothofagus* (Nothofagaceae, Fagales) and its phylogenetic significance. *Acta Palaeobotanica* 56: 223–245.
- Fletcher, M.S. y Moreno, P.I. 2011. Zonally symmetric changes in the strength and position of the Southern Westerlies drove atmospheric CO₂ variations over the past 14 ky. *Geology* 39: 419–422.
- Fontana, S.L. y Bennett, K.D. 2012. Postglacial vegetation dynamics of western Tierra del Fuego. *The Holocene* 22: 1337–1350.
- Ford, R.I. 1979. Paleoethnobotany in American Archaeology. En: M. Schiffer (Ed.), *Advances in Archaeological Method and Theory, Vol 2*. Academic Press, New York, p. 286–336.
- Garraud, R.D., López, P., Minvielle, M. y Rojas, M. 2013. Large Scale Control on the Patagonia Climate. *Journal of Climate* 26: 215–230.
- Giesecke, T., Wolters, S., Jahns, S. y Brande, A. 2012. Exploring Holocene changes in palynological richness in northern Europe – did postglacial immigration matters? *PLoS ONE* 7: e51624.
- Gilli, A., Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., et al. 2005. Mid-Holocene strengthening of the Southern Westerlies in South America – Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49° S). *Global and Planetary Change* 49: 75–93.
- Goring, S., Lacourse, T., Pellatt, M.G. y Mathewes, R.W. 2013. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology* 101: 1137–1145.
- Gregory, P.H. 1945. The dispersion of air-borne spores. *Transactions of the British Mycological Society* 28: 26–72.
- Haberzettl, T., Fey, M., Lücke, A. et al. 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflect in sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). *Journal of Paleolimnology* 33: 283–302.
- Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. Arizona Press, Tucson, 167 p.
- Heusser, C.J. 2003. *Iceage southern Andes: a chronicle of paleoecological events. Developments in Quaternary Science 3*. Elsevier, Amsterdam, 240 p.
- Higuera, P.E., Brubaker, L.B., Anderson, P.M., Hu, F.S. y Brown, T.A. 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climatic change on fire regimes in the south central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs* 9: 201–219.
- Higuera, P.E., Peters, M.E., Brubaker, L.B. y Gavin, D.G. 2007. Understanding the origin and analysis of sediment charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews* 26: 1790–1809.
- Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. Holocene fire frequency and climate change at Río Rubens Bog, southern Patagonia. En: T.T. Veblen, W.L. Baker, G. Montenegro, y T.W. Swetnam (Eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. Springer, New York, p. 357–380.
- Huber, U.M., Markgraf, V. y Schäbitz, F. 2004. Geographical and temporal trends in Late Quaternary fire histories of Fuego-Patagonia, South America. *Quaternary Science Reviews* 23: 1079–1097.
- Huusko, A. y Hicks, S. 2009. Conifer pollen abundance provides a proxy for summer temperature: evidence from the latitudinal forest limit in Finland. *Journal of Quaternary Science* 24: 522–528.
- Iversen, J. 1941. Land occupation in Denmark's Stone Age. *Danmarks Geologiske Undersogelse II* 66: 1–68.
- Jackson, S.T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. En: A. Traverse (Ed.), *Sedimentation of organic particles*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 253–286.
- Jackson, S.T. y Lyford, M.E. 1999. Pollen dispersal models in Quaternary plant ecology: assumptions, parameters, and prescriptions. *Botanical Review* 65: 39–75.
- Jacobson, G.L. y Bradshaw, R. 1981. The selection of sites for palaeoenvironmental studies. *Quaternary Research* 16: 80–96.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. y León, R.J.C. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599–608.
- Li, F., Gaillard, M.J., Sugita, S. et al. 2017. Relative pollen productivity estimates for major plant taxa of cultural landscapes in central eastern China. *Vegetation History and Archaeobotany* 26: 587–605.
- Mancini, M.V. 1993. Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 77: 129–142.
- Mancini, M.V. 1998. Vegetational changes during Holocene in the Extra-Andean Patagonia, Santa Cruz Province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 138: 207–219.
- Mancini, M.V., de Porras, M.E. y Bamonte, F.P. 2012. Southernmost

- South America Steppes: vegetation and its modern pollen assemblages representation. En: D.M. Germano (Ed.), *Steppe Ecosystems: Dynamics, Land Use and Conservation. Series: Environmental Science, Engineering and Technology*. Nova Science Publishers, Nueva York, p. 141-156.
- Marcos, M.A. y Mancini, M.V. 2012. Modern pollen and vegetation relationships in Northeastern Patagonia (Golfo San Matías, Río Negro). *Review of Palaeobotany and Palynology* 171: 19-26.
- Marcos, M.A. y Ortega, F.V. 2014. Paleoambientes y uso de los recursos leñosos por los grupos cazadores-recolectores del NE de Patagonia desde el Holoceno medio. *Magallania* 42: 147-163.
- Marcos, M.A., Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2017. Taxonomía polínica en sitios arqueológicos: relación con los efectos ambientales y con el uso de los sitios por los pobladores. *10° Jornadas de Arqueología de la Patagonia (Puerto Madryn), Libro de Resúmenes*: 109.
- Marcos, M.A., Espinosa, M.A., Mancini, M.V. y Favier Dubois, C.M. 2014. Múltiples indicadores de los cambios ambientales desde el Holoceno Medio en el Noreste de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 51: 344-360.
- Marcos, M.A., Mancini, M.V. y Favier Dubois, C.M. 2012. Middle-Late Holocene environmental changes in NE Patagonia inferred by palynological records and their relation to human occupation. *The Holocene* 22: 1271-1281.
- Mariani, M.M., Connor, S.E., Theuerkauf, M., Kuneš, P. y Fletcher, M.S. 2016. Testing quantitative pollen dispersal models in animal-pollinated vegetation mosaics: An example from temperate Tasmania, Australia. *Quaternary Science Reviews* 154: 214-225.
- Markgraf, V. 1980. New data on the late and postglacial vegetational history of La Misi6n, Tierra del Fuego. *4° International Palynological Conference, (Lucknow), Proceedings* 3: 68-74.
- Markgraf, V. 1983. Late and Postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43-63.
- Markgraf, V. 1991. Younger Dryas in southern South America?. *Boreas* 20: 63-69.
- Markgraf, V. 1993. Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 102: 53-68.
- Markgraf, V. 2016. First Pollen Record in South America. Commentary: Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Frontiers Earth Science* 4: 100.
- Markgraf, V. y Huber, U.M. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in Southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 351-366.
- Markgraf, V., Bradbury, P., Schwab, A. et al. 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene* 13: 581-591.
- Matthias, I., Swen Semmler, M.S. y Giesecke, T. 2015. Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology* 103: 880-890.
- Mayr, C., Fey, M., Haberzettl, T. et al. 2005. Paleoenvironmental changes in southern Patagonia during the last millennium recorded in lake sediments from Laguna Azul (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228: 203-227.
- Mazier, F., Brostr6m, A., Buttler, A., Gaillard, M.J., Sugita, S. y Vittoz, P. 2008. Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). *Vegetation History and Archaeobotany* 17: 479-495.
- Mazzoni, E. y Vázquez, M. 2004. *Ecosistemas de mallines y paisajes de la Patagonia Austral (Provincia de Santa Cruz)*. INTA-GTZ, Buenos Aires, 63 p.
- Mercer, J.H. y Ager, T. 1983. Glacial and floral changes in Southern Argentina since 14,000 years ago. *National Geographic Society, research reports* 15: 457-477.
- Moore, P.D., Webb, J.A. y Collinson, M.E. 1991. *Pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 205 p.
- Moreno, P.I., Vilanova, I., Villa-Martínez, R., Garreaud, R.D., Rojas, M. y De Pol-Holz, R. 2014. Southern Annular Mode-like changes in southwestern Patagonia at centennial time scale over the last three millennia. *Nature Communications* 5: 4375.
- Moy, C.M., Moreno, P.I. y Dunbar, R.B. 2009. Climate change in Southern South America during the last two millennia. En: F. Vimeux, F. Sylvestre, y M. Khodri (Eds.), *Past climate variability in South America and surrounding regions. Developments in Paleoenvironmental Research Series* 14. Springer Netherlands, p. 353-393.
- Odgaard, B.V. 1999. Fossil pollen as a record of past biodiversity. *Journal of Biogeography* 26: 7-17.
- Odgaard, B.V. 2001. Palaeoecological perspectives on pattern and progress in plant diversity and distribution adjustments: a comment on recent developments. *Diversity and Distributions* 7: 197-201.
- Odgaard, B.V. 2007. Reconstructing past biodiversity development. En: S.A. Elias (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 2508-2514.
- Ohlendorf, C., Fey, M., Massaferro, J. et al. 2014. Late Holocene hydrology inferred from lacustrine sediments of Laguna Chálitel (southeastern Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 411: 229-248.
- Paez, M.M., Schábitz, F. y Stutz, S. 2001. Modern pollen-vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28: 997-1021.
- Parsons, R.W. y Prentice, I.C. 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen vegetation relationship. *Review of Palaeobotany and Palynology* 32: 127-152.
- Payne, R. y Mitchell, E.A.D. 2009. How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae. *Journal of Paleolimnology* 42: 483-495.
- Pessenda, L.C.R. y Camargo, P.B. 1991. Datacao radiocarbonica de amostras de interesse arqueológico e geológico por espectrometría de cintilacao liquida de baxio nivel de radioacao de fundo. *Quimica nova* 14: 98-103.
- Pessenda, L.C.R., Saia, E.M.G., Gouveia, S.E.M. et al. 2010. Last millennium environmental changes and climate inferences in the Southeastern Atlantic forest, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 717-729.
- Prentice, I.C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23: 76-86.
- Prentice, I.C. y Parsons, R.W. 1983. Maximum likelihood linear calibration of pollen spectra in terms of forest composition. *Biometrics* 39: 1051-1057.
- Prieto, A.R. 2018. Historia de la palinología del Cuaternario en la Argentina: una reseña a 90 años de sus comienzos. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 1-17.

- Prieto, A.R., Mancini, M.V., de Porras, M.E., Bamonte F.P. y Marcos, M.A. 2018. Arqueopalinología: una revisión del análisis polínico en el contexto de sitios arqueológicos de sociedades de cazadores-recolectores de la Argentina (32°–52° S). En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 54–76.
- Raffaële, E. 1999. Mallines: aspectos generales y problemas particulares. En: A.I. Malvárez (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO Office Montevideo and Regional Bureau for Science in Latin America and the Caribbean, Montevideo, p. 25–31.
- Recasens, C., Ariztegui, D., Gebhardt, C. et al. 2012. New insights into paleoenvironmental changes in Laguna Potrok Aike, southern Patagonia, since the Late Pleistocene: the PASADO multiproxy record. *The Holocene* 22: 1323–1335.
- Schäbitz, F. 2003. Estudios polínicos del Cuaternario en las regiones áridas del sur de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5: 291–299.
- Schäbitz, F., Wille, M., Francois, J.P. et al. 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions - the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 71: 175–190.
- Schüler, L. y Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany* 20: 83–96.
- Seddon, A.W.R., Mackay, A.W., Baker, A.G. et al. 2014. Looking forward through the past: identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology* 102: 256–267.
- Sottile, G.D. 2014. [Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque- estepa de Santa Cruz, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Mar del Plata, 145 p. Inédita.]
- Sottile, G.D., Bamonte, F.P., Mancini, M.V. y Bianchi, M.M. 2012. Insights into Holocene vegetation and climate changes at the Southeastern side of the Andes: *Nothofagus* Forest and Patagonian steppe fire records. *The Holocene* 22: 1309–1322.
- Sottile, G.D., Giache, Y. y Bianchi, M.M. 2018. Reconstrucción del régimen de incendios en ecosistemas templados patagónicos sobre la base de registros de carbón sedimentario (*charcoal*) y polen durante el Cuaternario tardío. Tendencias metodológicas, resultados y perspectivas. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 102–119.
- Sottile, G.D., Tonello, M.S. y Mancini, M.V. 2016. Potentiality of past vegetation land cover reconstruction in forest- high Andean steppe ecotone of Southern Patagonia, Argentina- First results. *14° International Palynological Congress, 10° International Organisation of Palaeobotany Conference* (Salvador, Brasil), *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología* 16: 149–150.
- Storme, N. y Geelen, D. 2014. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. *Plant, Cell & Environment* 37: 1–18.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881–897.
- Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in Southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410–420.
- Villa-Martínez, R. y Moreno, P.I. 2007. Pollen evidence for variations in the southern margin of the west early winds in SW Patagonia over the last 12,600 years. *Quaternary Research* 68: 400–409.
- Villa-Martínez, R., Moreno, P.I. y Valenzuela, M.A. 2012. Deglacial and postglacial vegetation changes on the eastern slopes of the central Patagonian Andes (47°S). *Quaternary Science Reviews* 32: 86–99.
- von Post, L. 1929. Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Geologiska Föreningen Förhandlingar* 51: 543–565. Doi:10.1080/11035892909449566.
- von Stedingk, H., Fyfe, R. y Allard, A. 2008. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation at the forest tundra ecotone. *Holocene* 18: 323–332.
- Whitlock, C. y Larsen, C. 2001. Charcoal as a fire proxy. En: J.P. Smol, H.J.B., Birks, y W.M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 75–97.
- Wille, M., Maidana, N.I., Schäbitz, F. et al. 2007. Vegetation and climate dynamics in southern South America: The microfossil record of Laguna Potrok Aike, Santa Cruz, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146: 234–246.

Doi: 10.5710/PEAPA.11.07.2018.256

Recibido: 30 de octubre de 2017

Aceptado: 11 de julio de 2018

RECONSTRUCCIÓN DEL RÉGIMEN DE INCENDIOS EN ECOSISTEMAS TEMPLADOS PATAGÓNICOS SOBRE LA BASE DE REGISTROS DE CARBÓN VEGETAL SEDIMENTARIO (*CHARCOAL*) Y POLEN DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO. TENDENCIAS METODOLÓGICAS, RESULTADOS Y PERSPECTIVAS

GONZALO DAVID SOTTILE¹, YAMILA SOLEDAD GIACHÉ² y MARÍA MARTHA BIANCHI²

¹Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. gonzalo_sottile@yahoo.com.ar

²Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano-CONICET. 3 de Febrero 1378, Capital Federal, Argentina. yamilagiache@gmail.com; mariamarthabianchi@gmail.com

Resumen. La ecología de incendios es una actividad interdisciplinaria concerniente al estudio de los procesos naturales que involucran fuego en los ecosistemas y su interacción con los componentes bióticos y abióticos. Numerosos estudios orientados al conocimiento de la evolución de los ecosistemas naturales y humanos bajo la influencia recurrente del fuego atraviesan el trabajo interdisciplinario en el marco de la Ecología y de las Ciencias de la Tierra. El efecto de los incendios naturales y antrópicos en la evolución del paisaje, su impacto en las comunidades de bosque y la respuesta de los ecosistemas a los incendios son temas de debate y deben ser evaluados en diferentes escalas, tanto temporales como espaciales. En este trabajo se presentan algunos ejemplos que ponen en evidencia en qué medida la metodología aplicada al estudio de la producción, dispersión y depositación del carbón vegetal sedimentario o *charcoal* en cuencas lacustres y humedales contribuye a dar respuestas a estos interrogantes, se realiza una actualización bibliográfica y se describen algunos ejemplos de los estudios a escala de siglos a milenios, realizados hasta el momento en el sur de América del Sur.

Palabras clave. Paleoecología. Palinología. Métodos de reconstrucción de la historia de incendios. Ecología del fuego. Holoceno. Pleistoceno Tardío.

Abstract. FIRE REGIME RECONSTRUCTION IN PATAGONIAN TEMPERATE ECOSYSTEMS BASED ON CHARCOAL AND POLEN RECORDS DURING THE LATE QUATERNARY. METHODOLOGICAL TRENDS, RESULTS AND PERSPECTIVES. Fire ecology is an interdisciplinary activity concerning the study of natural processes that involve fire interactions with biotic and abiotic components of the ecosystems. Numerous studies focused on the knowledge of the evolution of natural and human ecosystems under the recurrent influence of fire need the interdisciplinary work between Ecology and Earth Sciences. The effect of natural and anthropogenic fires on the evolution of the landscape, its impact on forest communities and the response of ecosystems to fires are topics for debate and should be evaluated at both temporal and spatial scales. In this paper we present some examples that show the extent to which the methodology applied to the study of the production, dispersion and deposition of sedimentary charcoal in lake basins and wetlands contributes to give answers to these debates. We also present some updated references and describe examples of these paleoecological studies focused at centuries to millennia scales in southern South America.

Key words. Paleoecology. Palynology. Fire history reconstruction methods. Fire ecology. Holocene. Late Pleistocene.

LOS INCENDIOS naturales son disturbios críticos que impactan en los procesos atmosféricos y biogeoquímicos a escala global al mismo tiempo que regulan la composición y la dinámica de los ecosistemas terrestres (Bowman *et al.*, 2009). Son producto de complejas interacciones entre el clima y la vegetación. Los mecanismos que regulan los patrones de incendio varían de manera específica en distintas escalas

temporales. En escalas de milenios y siglos los cambios en el clima alteran las propiedades principales de los incendios regionales y la composición de la vegetación. En escalas más cortas, las características del clima, el tiempo atmosférico y el tipo de vegetación determinan las condiciones en las que se producen los incendios de años particulares y la dinámica de la sucesión post-incendios (*e.g.*, Paristis *et al.*,

2014; Sottile *et al.*, 2015a; Tepley *et al.*, 2016). Por ejemplo, las variaciones climáticas interanuales asociadas a interacciones clima-atmósfera favorecen la ocurrencia de incendios, a la vez que las variaciones climáticas más lentas, producidas durante miles de años, determinan el reemplazo de las comunidades y sus respectivos regímenes de incendio. Las actividades humanas pasadas y presentes también afectan las interrelaciones mencionadas. Por lo tanto, los incendios antropogénicos también deben ser evaluados tanto en escalas temporales como espaciales. Numerosos interrogantes sobre la evolución de los ecosistemas naturales y humanos atraviesan el trabajo interdisciplinario en el marco de las Ciencias de la Tierra. ¿Cómo afectan los incendios la evolución del paisaje regional? ¿Cómo afectan los incendios a las comunidades de bosque? ¿Cómo responden los ecosistemas a los incendios generados por el efecto antrópico? El estudio de la ecología de incendios es una actividad interdisciplinaria (con importantes aportes desde la Botánica, la Ecología, la Geología y la Climatología) concierne a la comprensión de los procesos naturales que involucran al fuego en un ecosistema y su interacción con los componentes bióticos y abióticos (Whitlock *et al.*, 2010; Kitzberger, 2012; Flannigan *et al.*, 2013). Actualmente, los estudios de ecología de incendios abarcan múltiples escalas espaciales, desde la utilización de imágenes satelitales para detectar la ocurrencia de incendios y mapear áreas afectadas por los mismos hasta la existencia de grandes bases de datos de incendios presentes y pasados (en ocasiones de libre acceso o en formato de consorcio) que han facilitado dar respuestas al entendimiento de los patrones de fuego a nivel global (*e.g.*, <http://www.globalfiredata.org/>), continental (*e.g.*, Di Bella *et al.*, 2006) y regional (*e.g.*, Fischer *et al.*, 2015). La Paleocología mediante la reconstrucción del régimen de incendios a diferentes escalas temporales brinda un aporte fundamental para entender la evolución de los ecosistemas frente a este tipo de disturbios y en el contexto del cambio global (Whitlock *et al.*, 2010). Para ello también existen diferentes bases de datos de registros fósiles en general del Cuaternario tardío (*e.g.*, *Neotoma Paleocology Database and Community*: <http://www.neotomadb.org/>; *Global Charcoal Database- GCD*, <http://www.paleofire.org/>; Power *et al.*, 2010; Hantson *et al.*, 2016) que han facilitado el análisis de la importancia de los incendios en diferentes

regiones del planeta y las tendencias a escala global y continental desde la transición Pleistoceno/Holoceno (Marlon *et al.*, 2013; Hawthorne *et al.*, 2017).

Las metodologías en paleoecología del fuego utilizadas son muy diversas. Entre ellas pueden mencionarse: métodos experimentales a campo y de laboratorio que permiten calibrar y modelar los procesos tafonómicos involucrados en la depositación y representación del carbón vegetal sedimentario o *charcoal* (de ahora en más carbón) en diferentes cuencas sedimentarias (*e.g.*, Higuera *et al.*, 2007; Peters e Higuera, 2007; Bianchi y Quintana, 2010; Quintana y Bianchi, 2010; Vannièr *et al.*, 2015); microscopía óptica y electrónica de sedimentos y partículas de carbón que permiten la diferenciación de tipos morfológicos o morfotipos de partículas de carbón que brindan información acerca de la biomasa que se combustiona parcialmente y características del tipo de incendio que les dio origen (Conedera *et al.*, 2009; Courtney Mustaphi y Pisaric, 2014); métodos estadísticos desarrollados especialmente para el registro de carbón (*e.g.*, Higuera *et al.*, 2009); una serie de análisis estadísticos vinculados con modelos de edad-profundidad (*e.g.*, Blaauw y Christen, 2011) y otros análisis de series temporales que se comparten con el análisis del registro polínico para sedimentos del Cuaternario tardío.

Si bien existen algunas síntesis metodológicas que abordan exhaustivamente el análisis de partículas de carbón (*e.g.*, Whitlock y Millsaugh, 1996; Whitlock y Larsen, 2001; Conedera *et al.*, 2009) en este trabajo nos proponemos: (1) enumerar los métodos más recientemente utilizados para el análisis del registro paleoecológico del régimen de incendios con énfasis en ejemplos publicados para ecosistemas de la Patagonia; (2) presentar una actualización bibliográfica de los estudios realizados hasta el momento en el sur de América del Sur y una breve reseña acerca del aporte del estudio de carbón durante los últimos 30 años; y (3) presentar algunos ejemplos concretos que ponen en evidencia en qué medida el análisis de carbón, junto con el registro polínico, contribuyen a dar respuestas a algunos interrogantes planteados en esta introducción. En adelante tomaremos algunos registros de carbón y polen de sitios de la Patagonia (Fig. 1) previamente publicados para ilustrar y discutir los objetivos propuestos en este trabajo.

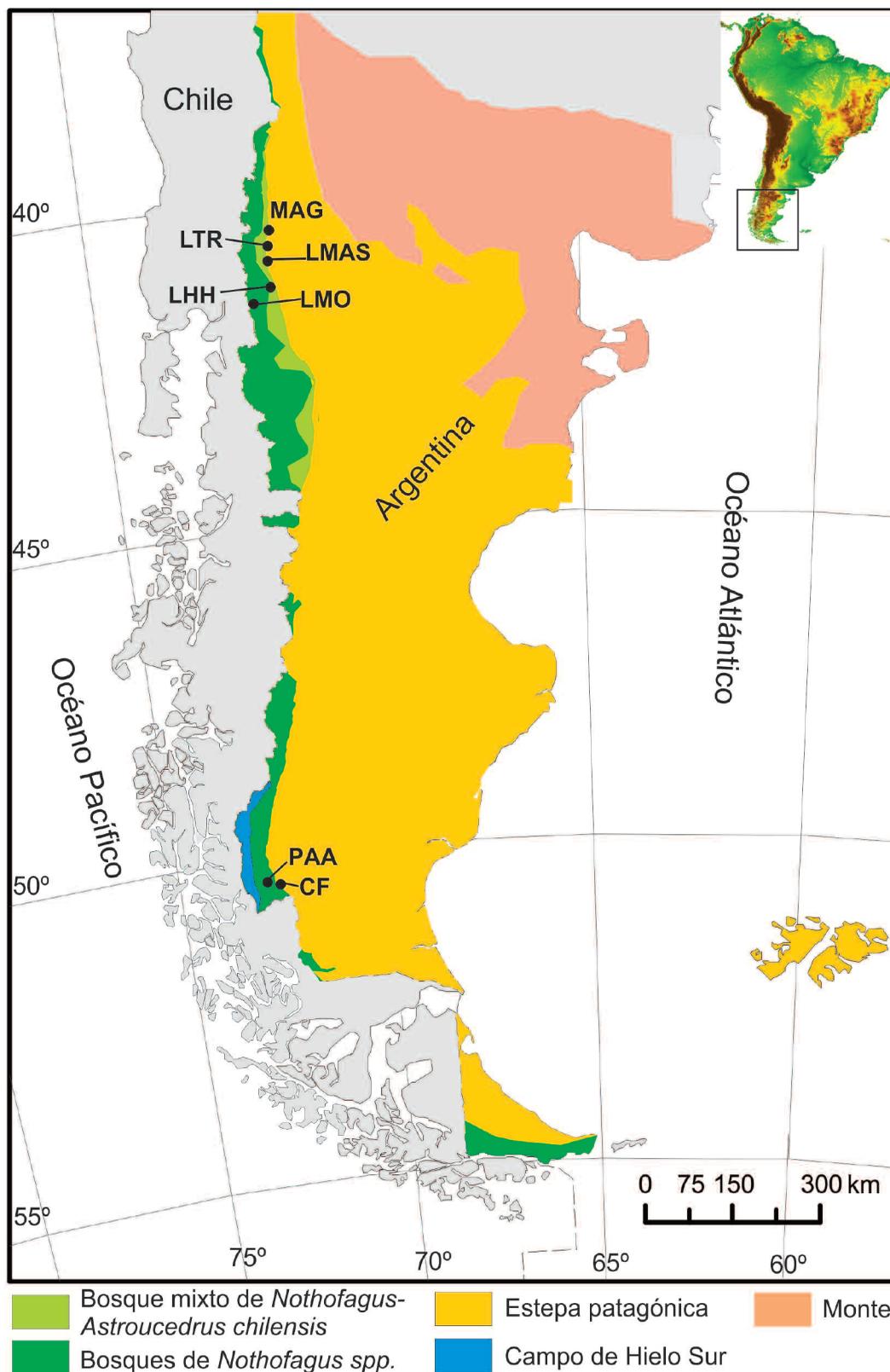


Figura 1. Localización de los registros de carbón y polen utilizados como ejemplos en este trabajo; MAG, Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999); LTR, Lago Trébol (Whitlock *et al.*, 2006); LMAS, Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012); LHH, Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a); LMO, Laguito del Morro (Giachè y Bianchi, 2018); PAA, Península Avellaneda (Sottile, 2014; Sottile *et al.*, 2015b); CF, Cerro Frías (Sottile *et al.*, 2012).

MÉTODOS UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS DE PARTÍCULAS DE CARBÓN EN PATAGONIA

El carbón es el producto de la combustión incompleta de la materia orgánica durante la ocurrencia de incendios (Fig. 2). Las fuentes de ignición incluyen la combustión espontánea (mallines y turberas), la actividad volcánica, las chispas producidas por rocas al caer y principalmente, la caída de rayos (Christensen, 1993; Garreaud *et al.*, 2014). Los primeros modelos teóricos de transporte y depósito de carbón aplicados a la ecología de incendios fueron publicados por Clark (1988) y Clark y Patterson (1997). Por otro lado los estudios de acumulación de carbón en lagos durante y después de un incendio fueron publicados por Whitlock y Millspaugh (1996) y Gardner y Whitlock (2000).

Los incendios pueden afectar áreas de distinto tamaño y las partículas de carbón pueden ser utilizadas como un registro preciso de los incendios ocurridos en el pasado porque se conservan bien en los depósitos de lagos, mallines y turberas. Según Whitlock y Millspaugh (1996) los supuestos que fundamentan el uso del carbón en lagos como indicador de incendios son: (1) la mayoría del carbón proviene de la caída durante o inmediatamente después de un episodio de incendio (carbón primario); el carbón redepositado (carbón secundario) es una componente menor; (2) las partículas grandes de carbón no son transportadas a larga distancia y por lo tanto son indicadoras de incendios locales (carbón local); (3) el depósito de carbón es similar en todo el fondo del lago; (4) los lagos pequeños tienen áreas de aporte de menor tamaño que los lagos grandes y por lo tanto proveen un mejor registro de los incendios locales; y (5) la componente regional y la componente extra-local representan una contribución menor al carbón depositado en un lago. Estos supuestos también se aplican para el depósito de carbón en mallines y turberas, a excepción del punto tres. Las características de la cuenca y del ambiente de depositación (lagos, mallines y turberas) se deben tener en cuenta durante la elección de los sitios de muestreo.

La extracción de testigos sedimentarios en turberas y mallines para la obtención de carbón es comúnmente realizada con barrenos de tipo Ruso (Barreno Rusa). Estos muestreadores consisten básicamente en un barreno de media caña que se inserta en el sedimento manualmente. La muestra queda alojada en un canalón, cerrado por una

placa, que pivota sobre el eje central del cilindro, atrapando así la muestra (Fig. 2). Este muestreador solo es adecuado para sedimentos blandos, siendo por lo tanto ideal para el muestreo de turberas o mallines con alto contenido de materia orgánica. En lagos, el muestreo de testigos sedimentarios se realiza mediante sondas a pistón (*Livingston* o similar) desde una embarcación o plataforma para lograr el hincado vertical del instrumento de muestreo.

A. Extracción, procesamiento de muestras y recuento de partículas

Las partículas de carbón microscópico (micro-carbón), con tamaño menor de 100 μm , presentes en las muestras palinológicas de secuencias sedimentarias, se computan bajo microscopio óptico en preparados polínicos. El carbón microscópico permite reconstruir la historia de los incendios a escala regional. En cambio, las partículas de carbón macroscópico (macro-carbón) que presentan un tamaño mayor de 100 μm , se cuentan bajo lupa. Este tamaño de partículas se utiliza para la reconstrucción de la historia de los incendios a escala local (Whitlock y Larsen, 2001).

El muestreo de partículas de macro-carbón se realiza a partir de muestras de 1-5 cm^3 tomadas en forma sistemática a intervalos contiguos de 1 cm, en testigos sedimentarios previamente fotografiados y descriptos litológicamente. Cada muestra es colocada en una solución defloculante (*e.g.*, solución al 2% de $(\text{NaPO}_3)_6$ ó al 10% de KOH) por un mínimo de 24 h, dependiendo del tipo de sedimento. Luego, las muestras son filtradas bajo agua con tamices de 250, 125 y 60 μm de apertura de malla. Esto último debe realizarse suavemente evitando la fricción para no romper las partículas de carbón. El material recuperado se coloca en cápsulas de Petri para realizar el conteo e identificación de partículas de carbón bajo aumentos 10-70X (Figs. 2, 3). Durante el conteo es común identificar dos morfotipos generales de partículas de carbón: leñosas y herbáceas (en especial cutículas de gramíneas; Fig. 3). Courtney Mustaphi y Pisaric (2014) clasificaron el carbón en 27 morfotipos para el registro de sedimentos de lagos en los bosques del sudoeste de la Columbia Británica (Canadá) y vincularon los cambios en los conjuntos de morfotipos con cambios en el clima-vegetación desde el Holoceno Medio. Estos resultados estimulan a continuar esta línea de investigación en di-

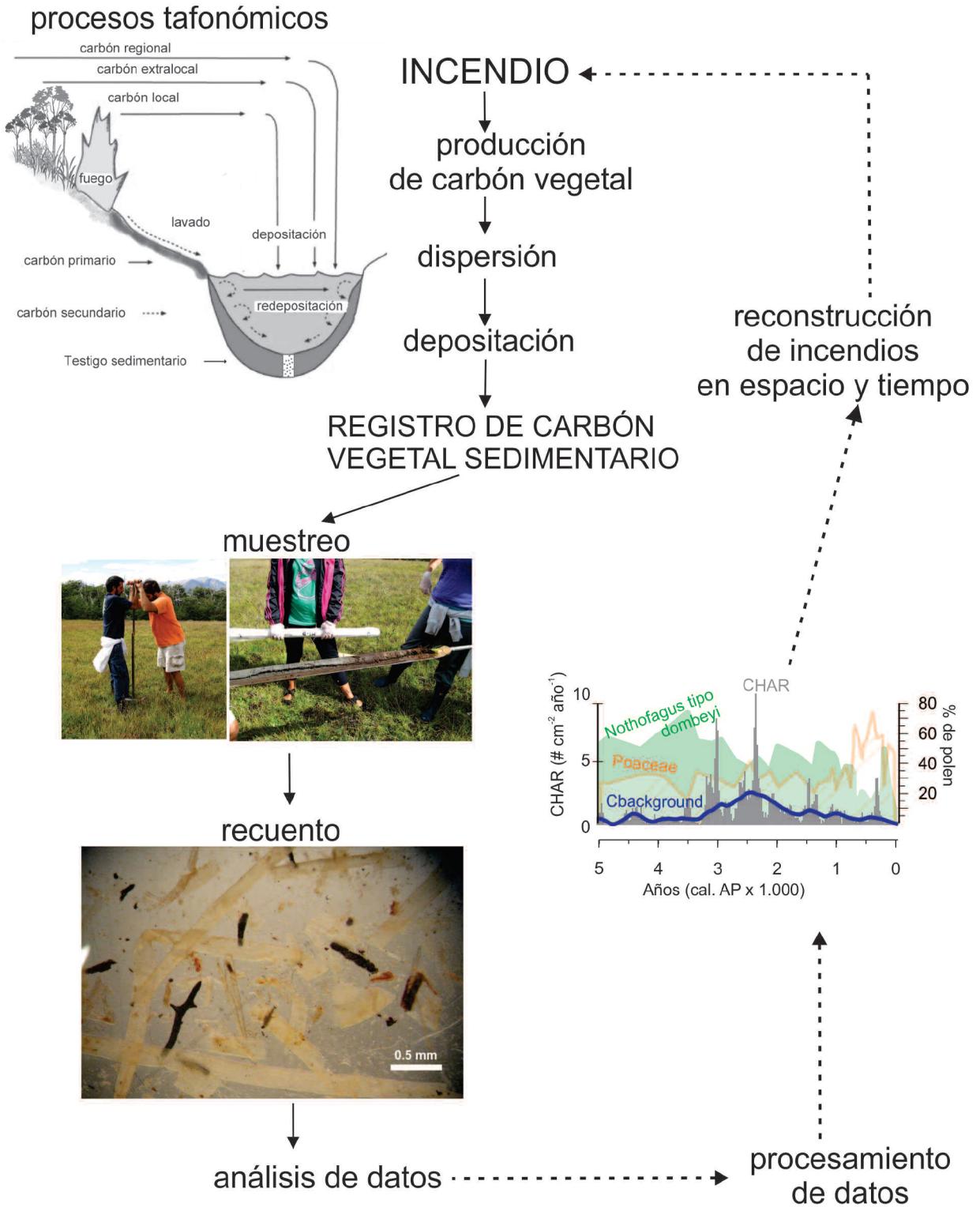


Figura 2. Modelo de dispersión y deposición de las distintas componentes del carbón vegetal sedimentario producido por un incendio (modificado de Whitlock y Larsen, 2001) y pasos metodológicos involucrados en el análisis de carbón vegetal sedimentario y la reconstrucción del régimen de fuego para un ecosistema.

ferentes ecosistemas de América del Sur. Los recuentos de partículas son convertidos a valores de concentración (número de partículas. cm^{-3}) y en tasas de depositación de carbón dividiendo la concentración por el tiempo de depositación (Whitlock y Larsen, 2001).

B. Análisis de datos

El régimen de incendios de un área se caracteriza por la frecuencia, intensidad, duración, tipo y estacionalidad de los incendios que prevalecen por largos períodos en esa área (Whelan, 1995). La aplicación de programas estadísticos específicos permite la identificación de eventos de incendio en el registro sedimentario y también el cálculo de la frecuencia, magnitud y la severidad de los mismos. Para el análisis de las partículas de macro-carbón es comúnmente utilizado el programa *CharAnalysis* (Higuera et al., 2009). Para obtener un registro de las tasas de acumulación de carbón es necesario contar con una cronología de alta resolución. Para eso es necesario disponer de un número adecuado de dataciones radiocarbónicas que permitan sostener con rigurosidad la cronología. Los modelos edad-profundidad se basan en la interpolación lineal o la regresión lineal, polinómica, cúbica o suavizada. Teniendo edades radiocar-

bónicas o calibradas, a determinadas profundidades, el siguiente paso es proporcionar estimaciones de edad para todas las profundidades en la secuencia sedimentaria. Las fechas radiocarbónicas deben ser calibradas con el fin de ubicarlas en una escala de años calendarios, utilizando programas de calibración estándar. Existen varios programas, que se utilizan para realizar modelos de edad-profundidad (e.g., *MCAge software*, Higuera et al., 2009; *Bacon*, Blaauw y Christen, 2011; *Psimpol*, Bennett, 2005; *Clam 2.2*, Blaauw, 2010). Este último utiliza como plataforma el programa R (*R Development CoreTeam*, 2013) permitiendo calibrar fechas radiocarbónicas y realizar modelos de edad-profundidad (Blaauw, 2010). Un perfil estratigráfico con varias fechas radiocarbónicas, puede ser procesado de forma semi-automática con el fin de obtener modelos temporales. *CharAnalysis* (Higuera et al., 2009) es un programa de herramientas diagnósticas y analíticas diseñadas para el análisis de los registros de carbón con el objetivo de reconstruir el historial de incendios de una cuenca lacustre o de un humedal. El programa realiza un análisis de series temporales descomponiendo el registro de carbón en componentes de baja y alta frecuencia, y utiliza un umbral definido que separa la variación en la abundancia de carbón del depósito

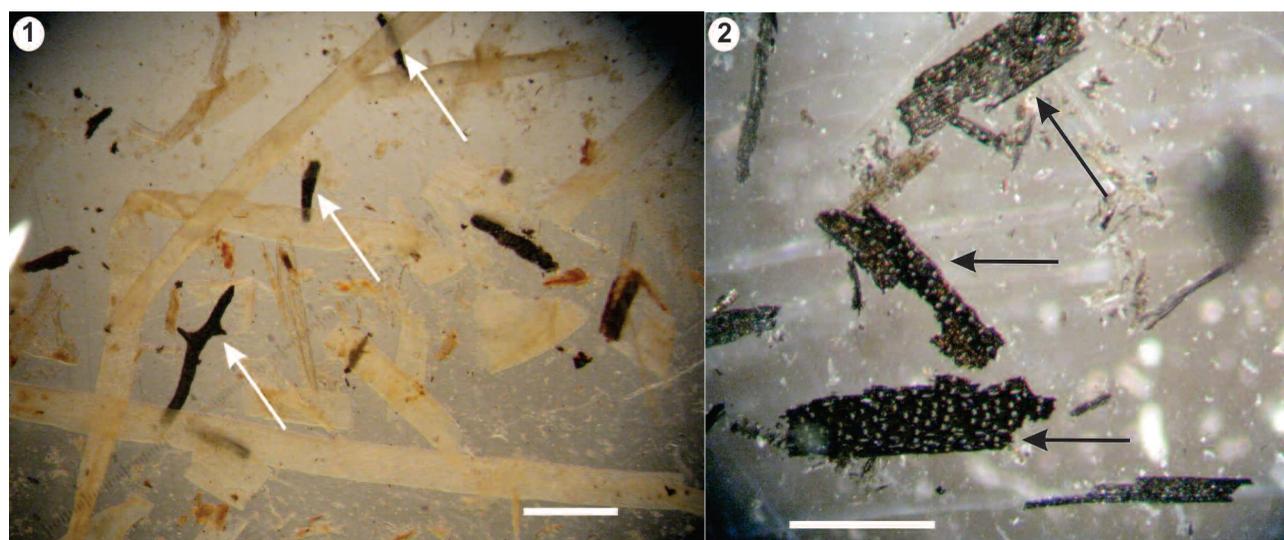


Figura 3. Diferentes morfotipos de carbón vegetal sedimentario. 1, partículas de carbón leñoso del registro Península Avellaneda Alto (Sottile, 2014). 2, cutículas carbonizadas actuales de gramíneas de los géneros *Hordeum*, *Bromus* y *Festuca*. Luego de la ignición controlada de tallos y hojas, los restos de gramíneas carbonizados fueron macerados para reproducir parcialmente la erosión mecánica que resisten las partículas al ser transportadas y depositadas. Nótese los múltiples poros dejados por la ausencia de las células guardianas de los estomas en las cutículas de gramíneas carbonizadas. Las flechas señalan los fragmentos de carbón vegetal. Escala= 0,5 mm.

asociado a la ocurrencia de incendios en áreas circundantes (carbón primario) respecto a la depositación de carbón aleatoria por resuspensión de partículas (carbón secundario o CHAR_{noise} sensu Higuera *et al.*, 2009). Para ello en primera instancia convierte los recuentos de partículas de carbón

por cm³ en una tasa de acumulación de carbón (de ahora en más CHAR). Esta última es el número de partículas de carbón.cm².año⁻¹. A partir de la serie de CHAR se calcula la componente de baja frecuencia denominada CHAR_{background} (Fig. 4.1) que puede calcularse mediante diferentes técnicas

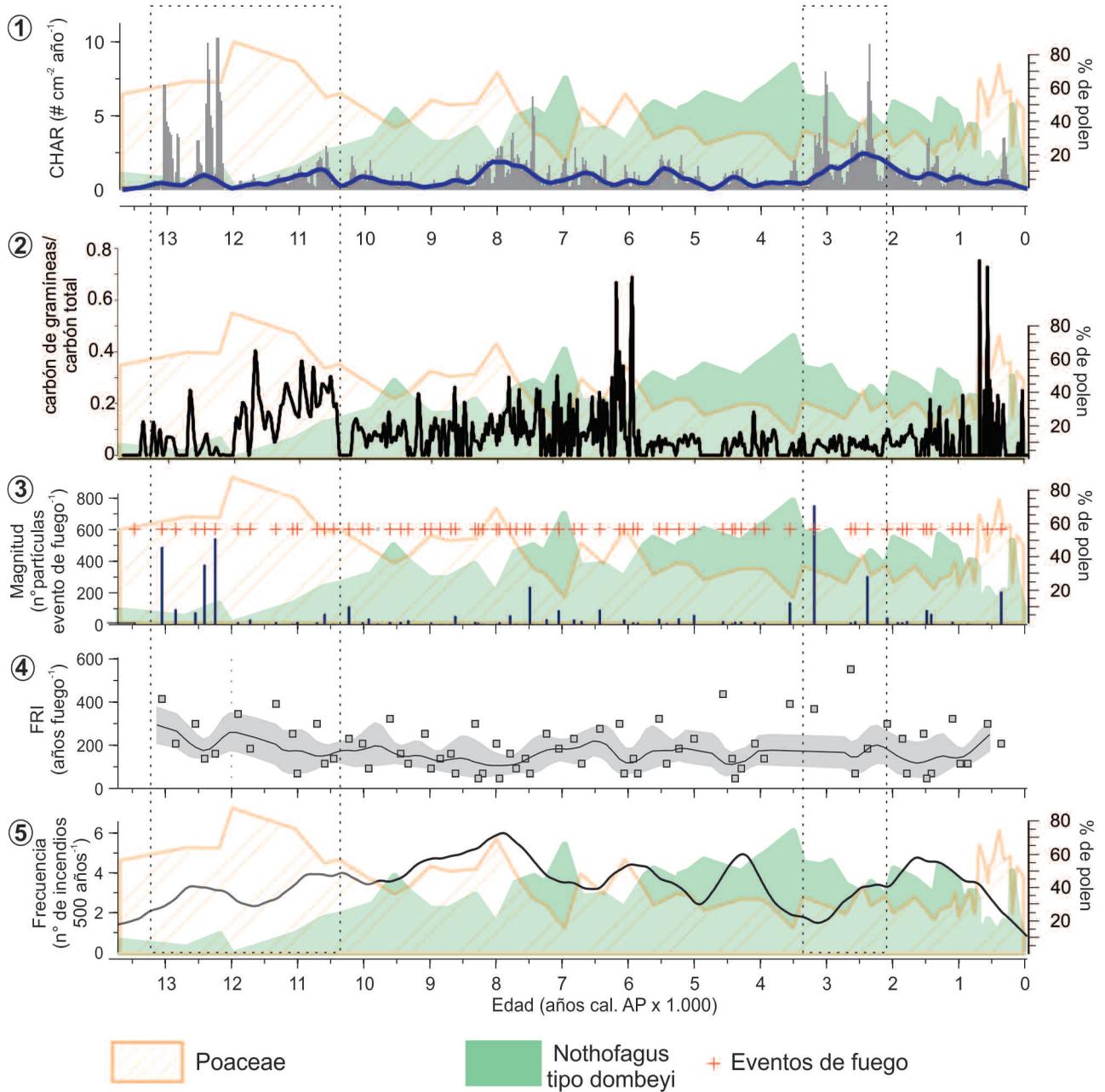


Figura 4. Reconstrucción del régimen de incendios a partir del registro de carbón de la secuencia Cerro Frías (ver Fig. 1) (modificado de Sottile *et al.*, 2012).

(e.g., media simple, media móvil). Como resultado de contrastar el registro de CHAR con el CHAR_{background} el software permite descomponer la serie temporal de carbón en tres subcomponentes principales: la frecuencia de los incendios, el intervalo libre de incendios y la magnitud de los incendios (Fig. 4.3–5). El término “incendios” en el registro de carbón debe ser interpretado en sentido amplio, también denominado “eventos de fuego” dado que no es posible determinar si el carbón depositado en una pequeña sección de un registro sedimentario corresponde a un único incendio o si fueron varios episodios de fuegos muy cercanos temporalmente (Whitlock y Larsen, 2001). Una de las formas de modelar el depósito de carbón en una cuenca sedimentaria es la de cotejar las series temporales de depositación de carbón con una cronología detallada de los incendios del área circundante a la cuenca sedimentaria, siendo la fuente de esa cronología la documentación histórica o el registro dendrocronológico (e.g., Higuera *et al.*, 2005). Teniendo en cuenta la salvedad sobre el término “incendios”, el parámetro de “frecuencia de incendios” se refiere al número de “eventos de fuego” que ocurren en un lapso sobre una determinada área (Romme, 1980; Morrisson y Swanson, 1990; Higuera *et al.*, 2009). El intervalo libre de incendios (*fire return interval-FRI* o *fire free interval*) es el número de años que transcurren entre dos eventos de fuego sucesivos en una determinada área (Romme, 1980; Higuera *et al.*, 2009). La magnitud de incendios es una medida de cuánto excede la depositación de carbón sobre los valores de carbón basales (CHAR_{background}) para un evento de fuego. Este parámetro podría correlacionarse con el área afectada por el/los incendios incluidos en un evento de fuego.

En una segunda instancia, al cotejar las series temporales que se generaron a partir del análisis del registro de carbón con la información polínica permite hipotetizar acerca de los cambios en el régimen de fuego en diferentes ventanas temporales. En la Figura 4 se muestra la comparación de dos momentos con regímenes de fuego contrastantes para los ecosistemas del ecotono bosque-estepa patagónica que rodean al mallín donde se ubica la secuencia Cerro Frías (Sottile *et al.*, 2012). Entre 13.500 y 10.500 años cal. AP, el régimen de incendios se caracterizó por incendios de gran magnitud, baja frecuencia y con una componente principalmente herbácea. Dado el bajo porcentaje de árboles

(*Nothofagus* tipo *dombeyi*) y alto porcentaje de gramíneas (Poaceae), se infirió un régimen de incendios vinculado a ambientes esteparios. Por el contrario, durante el Holoceno Tardío, entre 3.500 y 2.000 años cal. AP, si bien se presentan algunos eventos de fuego de gran magnitud (Fig. 4.3), que coinciden con una baja frecuencia de incendios, la comparación del registro con la información polínica, permitió inferir que durante este período la biomasa combustible acumulada fue de carácter leñoso. En el contexto de alta cobertura de bosques de *Nothofagus* durante largos períodos, la presencia de fuentes de ignición generaría incendios de copas o incendios de reemplazo (ver más adelante). Por último, puede inferirse que la mayor frecuencia de incendios (y por el contrario el FRI más bajo) ocurrió en presencia de ambientes abiertos con alta cobertura de gramíneas (70–50%) y valores intermedios de cobertura de *Nothofagus* (30–50%) durante el Holoceno Medio, a ca. 8.000–7.500 años cal. AP (Fig. 4.5).

Por otro lado, la discriminación entre partículas de carbón leñosas y de gramíneas o hierbas (Fig. 3), permite el cálculo de un índice de severidad de incendios (ISDI) a partir de la relación que existe entre la abundancia de partículas de carbón de gramíneas y leñosas. El ISDI es una medida (alta, moderada o baja) que indica los efectos inmediatos que provoca el fuego sobre el ecosistema. Se relaciona con el grado de supervivencia y mortalidad de la vida vegetal y animal tanto sobre la superficie como por debajo del suelo. Por ejemplo, los incendios de reemplazo (*stand-replacing-fires*) son aquellos que matan la mayoría de los árboles que habitan en un bosque e inicia la sucesión o el crecimiento de uno nuevo (Romme, 1980; Morrisson y Swanson, 1990; Agee, 1993). En este tipo de incendios, donde el material combustible son árboles y arbustos, se alcanzan temperaturas altas y en general la combustión de las hierbas y gramíneas es total, sin dejar rastros en el registro de carbón, por lo tanto las partículas de carbón de elementos leñosos dominan fuertemente el registro. En el caso contrario, los incendios superficiales alcanzan temperaturas significativamente menores y en estos casos el número de partículas de carbón de gramíneas alcanza un protagonismo mayor que las partículas leñosas.

El ISDI permitió brindar mayor robustez a la reconstrucción del régimen de incendios de la secuencia Cerro Frías

(Fig. 4.2). Los valores muy bajos (< 0,1) entre 6.000 y 2.000 años cal. AP indican que los incendios de reemplazo (aquellos que consumen casi por completo la biomasa arbórea) eran comunes durante ese período. Mientras que los valores mayores, previos a 6.000 años cal. AP y posteriores a

2.000 años cal. AP, sugieren la ocurrencia de incendios superficiales (es decir aquellos que solo consumen parcialmente la biomasa herbáceo-arbustiva del sotobosque) o de severidad intermedia (Sottile *et al.*, 2012).

Por otro lado, en la Patagonia norte, la relación entre la

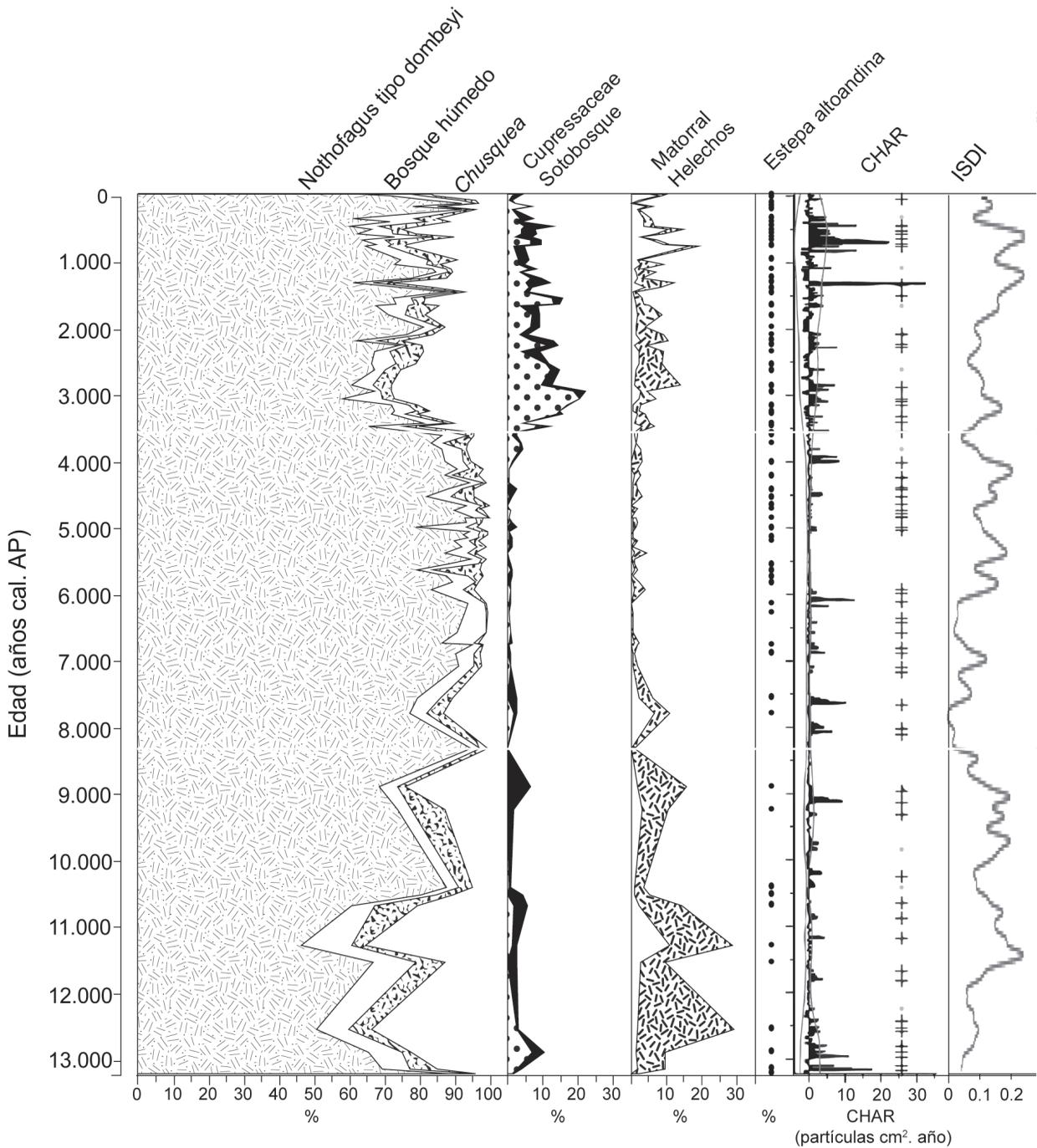


Figura 5. Diagrama polínico integrado y registro de carbón de El Laguito del Morro (ver Fig. 1) (modificado de Giaché y Bianchi, 2018). ISDI: índice de severidad de incendios.

abundancia del material combustible del sotobosque, la apertura del canopy, los eventos climáticos extremos y el régimen de incendios, han sido discutidos y estudiados ampliamente, principalmente teniendo en cuenta el efecto del régimen de disturbios sobre los ecosistemas boscosos (e.g., Kitzberger *et al.*, 1997, 2012, 2016; Veblen *et al.*, 1999; Kitzberger, 2003, 2012). Desde el registro paleoecológico, la secuencia del Laguito del Morro (Fig. 5) aportó información significativa acerca de los patrones fuego-vegetación a escalas temporales mayores (siglos a milenios) (Giaché y Bianchi, 2018). La comparación del registro de carbón, su ISDI y el registro polínico permitió inferir que con posterioridad a 10.600 años cal. AP el bosque per-húmedo de *Nothofagus* fue gradualmente reemplazado por un bosque puro de *Nothofagus* con un sotobosque de *Chusquea* sp. (caña) hacia 8.300 años cal. AP (Figs. 5, 6). Durante todo este período el valor del ISDI fluctúa entre valores altos y bajos. Después de ca. 6.000 años cal. AP, el ISDI varía indicando incendios de baja severidad que pueden haber sido provocados por la acumulación de caña seca y hojarasca en el suelo. Entre 3.500 y 746 años cal. AP, el ISDI sugiere un régimen de incendios más frecuentes pero menos severos. Esto podría deberse a que la expansión de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri (Cupressaceae) a ca. 3.500 años cal. AP produjo un cambio en la estructura del bosque, generando un bosque mixto de *Nothofagus-A. chilensis* y permitió el mayor desarrollo de la vegetación herbácea. A partir de 746 años cal. AP, la expansión del matorral reemplazó drásticamente al bosque bajo incendios frecuentes y severos (Figs. 5, 7).

EL APORTE DE LOS ESTUDIOS DE CARBÓN EN EL CONTEXTO DE LAS INVESTIGACIONES PALEOAMBIENTALES EN LA PATAGONIA DURANTE LOS ÚLTIMOS 30 AÑOS

La reconstrucción del régimen de incendios en Patagonia fue iniciada por Calvin J. Heusser durante la década de 1980 (e.g., Heusser, 1984, 1987, 1989; Información Suplementaria Online), quien estudió el contenido polínico y de partículas de carbón microscópico en preparados polínicos, proveniente de registros de lagunas, mallines y turberas situados en ambientes de los Bosques Subantárticos y la Estepa Patagónica. Simultáneamente, Vera Markgraf, estudió

los registros polínicos del Pleistoceno Tardío y Holoceno y publicó numerosos trabajos de reconstrucciones paleoambientales que luego incorporaron en las discusiones los registros de carbón (Información Suplementaria Online). Ambos publicaron trabajos en los cuales sintetizaron dos líneas de pensamiento acerca de las interpretaciones de las variaciones de carbón en los registros. Por un lado Heusser (1984, 1994) argumentó que el registro de carbón representaría un indicador indirecto de la presencia de ocupaciones humanas (sociedades de cazadores-recolectores), descartando la ocurrencia de incendios naturales bajo el supuesto de que los eventos volcánicos o de tormentas convectivas que ocasionaran fuentes de ignición naturales tenía baja probabilidad de ocurrencia. Por otro lado, Markgraf y Anderson (1994), si bien no negaron el posible efecto antrópico sobre la ocurrencia de incendios vinculados con momentos de ocupación humana, señalaron la importancia de la variabilidad climática durante diferentes momentos del Holoceno e incluso vincularon el cambio en el régimen de incendios con el Modo de Oscilación del Sur (ENSO)/El Niño como forzante de la ocurrencia de incendios en diferentes localidades de los Andes patagónicos entre los 36° y 55° S. Estos supuestos y argumentos constituirán una escuela de pensamiento que será continuada por diferentes paleoecólogos desde la década de 1990 hasta la actualidad. En los ecosistemas chilenos al sur de los 40° S, las investigaciones paleoambientales realizadas por Patricio I. Moreno y sus colaboradores (Moreno, 2000; Abarzúa y Moreno, 2008; Moreno *et al.*, 2010, 2014; Villa-Martínez *et al.*, 2012; Moreno y Videla, 2016; Henríquez *et al.*, 2017; Simi *et al.*, 2017; Información Suplementaria Online) han hecho énfasis en la reconstrucción de la variabilidad (en cuanto a localización e intensidad) de los vientos del oeste a partir de los cambios en los principales taxones polínicos complementando sus interpretaciones con el análisis acoplado del registro de carbón. Además, el contraste entre la reconstrucción de la vegetación y el régimen de incendios ha permitido hipotetizar/reconstruir cambios a mayor escala temporal (siglos a milenios) de modos de circulación atmosférica como son el Modo de Oscilación Antártica (SAM) (Moreno *et al.*, 2014) y el ENSO (Moreno *et al.*, 2010). En este contexto, Whitlock *et al.* (2007), publicaron la primera síntesis de registros de carbón disponibles hasta ese momento y discutieron los posi-

bles forzantes climáticos vinculados a los principales patrones de cambios en el régimen de incendios a escala subcontinental (sur de América del Sur).

Por otro lado, los estudios paleoecológicos llevados a cabo durante los últimos 15–20 años a cargo de Markgraf, María M. Bianchi y Cathy Whitlock (Markgraf y Bianchi, 1999; Bianchi, 2000, 2008; Huber y Markgraf, 2003; Huber *et al.*, 2004; Whitlock *et al.*, 2006, 2014; Markgraf *et al.*, 2007, 2009, 2013) en los Bosques entre los 40° y 52° S (Patagonia norte), no sólo permitieron discutir la evolución de los ecosistemas boscosos y del ecotono bosque-Estepa Patagónica, sino también enriquecer las interpretaciones paleoambientales mediante la aplicación de marcos conceptuales provenientes de estudios de la ecología del fuego del ecotono bosque-estepa desarrollados por Veblen *et al.* (1999) y Kitzberger *et al.* (1997), entre otros. Este tipo de interpretaciones paleoambientales incorporaron en la discusión de los forzantes de cambios, a los factores de retroalimentación positiva y negativa de los diferentes tipos de combustibles y condiciones microambientales presentes en diferentes comunidades vegetales. Los estudios de Iglesias *et al.* (2012a,b, 2014, 2016) continuaron la línea de investigación en Patagonia norte, mientras que los estudios de Sottile *et al.* (2012, 2015a,b), Sottile (2014) y Echeverría *et al.* (2015) se enfocaron en desarrollar esa línea para los ecosistemas de Patagonia sur, contemplando y analizando diferentes patrones de disturbios actuales sobre la diversidad vegetal y su correlación con los cambios observados en el registro paleoecológico. Recientemente, los trabajos de de Porras *et al.* (2012, 2014), Iglesias y Whitlock (2014), Holz *et al.* (2016), Méndez *et al.* (2016) y Giaché y Bianchi (2018) presentan nuevos registros y metodologías de modelado que permiten contrastar el registro de carbón con diferentes momentos de ocupación humana y de esa manera evaluar el interrogante del o los forzantes implicados en la variabilidad del régimen de incendios para diferentes regiones de los Andes patagónicos. Estas investigaciones han permitido complejizar el entendimiento de la dinámica del régimen de incendios incorporando en algunas regiones a la presión antrópica ejercida por los grupos de sociedades de cazadores-recolectores, y de los pobladores post-colonización europea, actuando de manera sinérgica con la variabilidad climática durante el Holoceno.

LA RECONSTRUCCIÓN DE LA DINÁMICA PALEOAMBIENTAL DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO MEDIANTE LA INTEGRACIÓN DE LOS REGISTROS DE CARBÓN Y POLÍNICOS. INTERROGANTES ECOLÓGICOS CON RESPUESTAS EN EL REGISTRO DE CARBÓN Y PALINOLÓGICO

A. ¿Cómo afectan los incendios la evolución del paisaje regional?

El estudio de múltiples secuencias fósiles en la Patagonia norte en las que se han analizado los registros de carbón y polínicos ha permitido reconstruir la secuencia de cambios en los ecosistemas de los Bosques patagónicos (Heusser, 1987; Markgraf y Bianchi, 1999; Bianchi, 2000; Markgraf *et al.*, 2009, 2013; Iglesias *et al.*, 2012 a,b, 2014; Iglesias y Whitlock, 2014) evaluando el rol de los incendios en la evolución del paisaje. Uno de los cambios más importantes registrados ha sido el reemplazo de bosques puros de *Nothofagus* por bosques mixtos de *Nothofagus-Austrocedrus chilensis* y el desarrollo de bosques abiertos de *A. chilensis* (Fig. 6). Uno de los patrones comunes que puede observarse es que en todos los sitios se produjo un cambio a expensas de *Nothofagus*, sin embargo, el tiempo en el que se produjo dicha expansión varió dentro de la región en ca. 2.000 años (Fig. 7). Esta expansión produjo un cambio en las especies arbóreas dominantes, a la vez que aumentó la frecuencia de los incendios en la región. El incremento sustancial de *A. chilensis* llevó a un cambio en la estructura del bosque de *Nothofagus* sugiriendo la presencia de un bosque mixto de *Nothofagus-A. chilensis*, en el Laguito del Morro (Giaché y Bianchi, 2018), Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999), Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012) y Lago Trébol (Whitlock *et al.*, 2006) desde ca. 4.000 hasta 6.000 años cal. AP. En Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a), la expansión de *Austrocedrus*, en cambio, llevó al desarrollo de un bosque abierto de *Austrocedrus* y un aumento en la actividad de fuego que se evidencia mediante el incremento de los valores de CHAR (Fig. 7) y una mayor frecuencia local de incendios (Iglesias *et al.*, 2012a). En la mayoría de los sitios este cambio sustancial en el paisaje se produjo junto con un cambio en la actividad de los incendios. Tanto en el Laguito del Morro, Lago Trébol y Laguna Huala Hué, los incendios se vuelven más frecuentes y menos severos (Whitlock *et al.*, 2006; Iglesias *et al.*, 2012a; Giaché y Bianchi, 2018). En

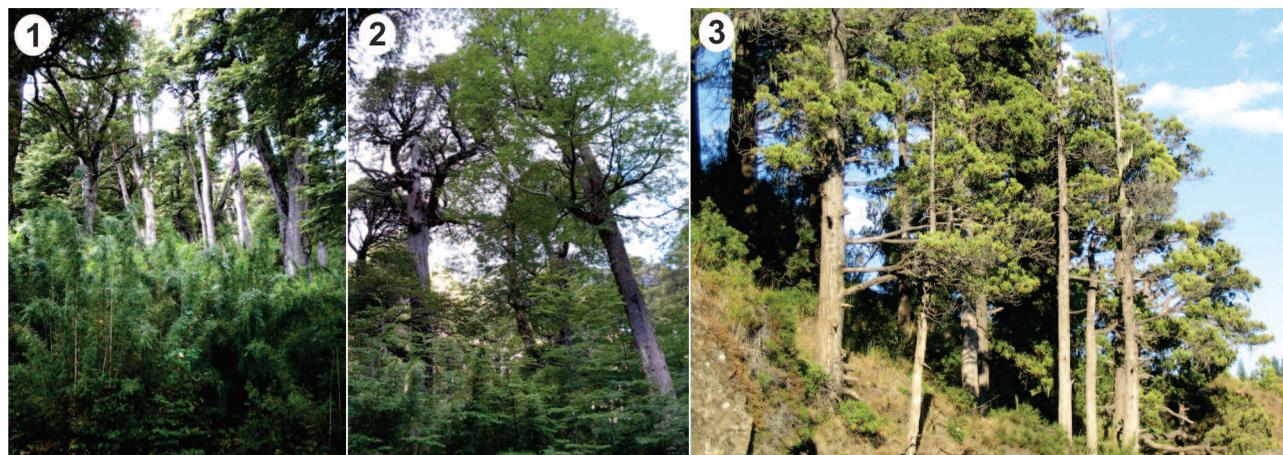


Figura 6. Tipos de bosques actuales en una transecta oeste-este. Los cambios regionales inferidos en múltiples registros de la Patagonia norte desde la transición Pleistoceno/ Holoceno, sugieren una evolución del paisaje que comienza con el dominio de bosques puros de *Nothofagus* que son luego reemplazados por Bosques mixtos de *Nothofagus-Austrocedrus chilensis* y en ocasiones por bosques abiertos de *A. chilensis*. 1, Bosque puro de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. con sotobosque de *Chusquea culeou* E. Desv. 2, Bosque puro de *N. dombeyi* post disturbio con sotobosque de renovales de *N. dombeyi*. 3, Bosque de *A. chilensis* en el ecotono bosque-estepa.

cambio, en Mallín Aguado los niveles de carbón fueron bajos indicando incendios poco frecuentes (Markgraf y Bianchi, 1999). Este último patrón puede deberse al incremento en las precipitaciones, especialmente en verano.

B. ¿Cómo afectan los incendios a las comunidades de bosque?

Además de la caracterización del régimen de fuego en diferentes ventanas temporales, el análisis de la variación entre el registro de carbón y diferentes taxones polínicos permiten discutir diferentes hipótesis ecológicas o dilucidar las causales de los eventos de fuego en el pasado. Los resultados obtenidos a partir del estudio de una secuencia de un mallín en la Península Avellaneda (Península Avellaneda Alto, PAA, sudoeste de Santa Cruz) permitieron rescatar información ambiental que abarca series temporales mayores a la escala interanual, pudiendo evidenciar patrones de cambios desde escalas decadales hasta centenales/mileniales. Los análisis de correlación cruzada (*Cross Correlation Analysis*) permitieron evaluar la sincronía entre la serie temporal de CHAR y diferentes taxones o conjunto de taxones agrupados en diferentes tipos funcionales (e.g., Tinner *et al.*, 1999; Colombaroli *et al.*, 2010; Echeverría *et al.*, 2015).

En la Figura 8 puede observarse la correlación cruzada de algunos taxones polínicos seleccionados con el registro de carbón (CHAR) de los últimos 3.000 años cal. AP de la se-

cuencia PAA estudiada por Sottile (2014) ubicada en ambientes de bosque de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser de la Península Avellaneda. Los análisis de correlación sugieren que un aumento en la cobertura de los arbustos y una disminución en el canopy de *Nothofagus* durante un lapso promedio de 15 años o más, favorecería la ocurrencia de incendios. Además, el análisis muestra que los efectos de la recuperación del bosque (*Nothofagus*) en términos de canopy dejarían huella durante ca. 75–100 años posteriores a la ocurrencia de los incendios. La arbustización del ecosistema post-incendio parecería reflejar el comportamiento inverso al del canopy. Los matorrales que abundan sobre la ladera de la Península Avellaneda producto de un gran incendio ocurrido entre 1946 y 1956 se visualizan en la Figura 8.

Es claro que los disturbios generan nichos vacantes para diferentes especies adaptadas a los cambios en las condiciones microambientales post-incendios (e.g., Ghermandi *et al.*, 2004; Sottile *et al.*, 2015a). Sin embargo, son escasos los estudios sucesionales post-disturbios en parcelas permanentes que superen un período de muestreo decadal. El registro paleoecológico nos permite observar patrones ecológicos que incluyen décadas. En el análisis de correlación cruzada entre CHAR y el tipo polínico *Acaena* (Fig. 8.3), puede observarse cómo las especies de este género tienden a colonizar los ambientes post-incendios durante un

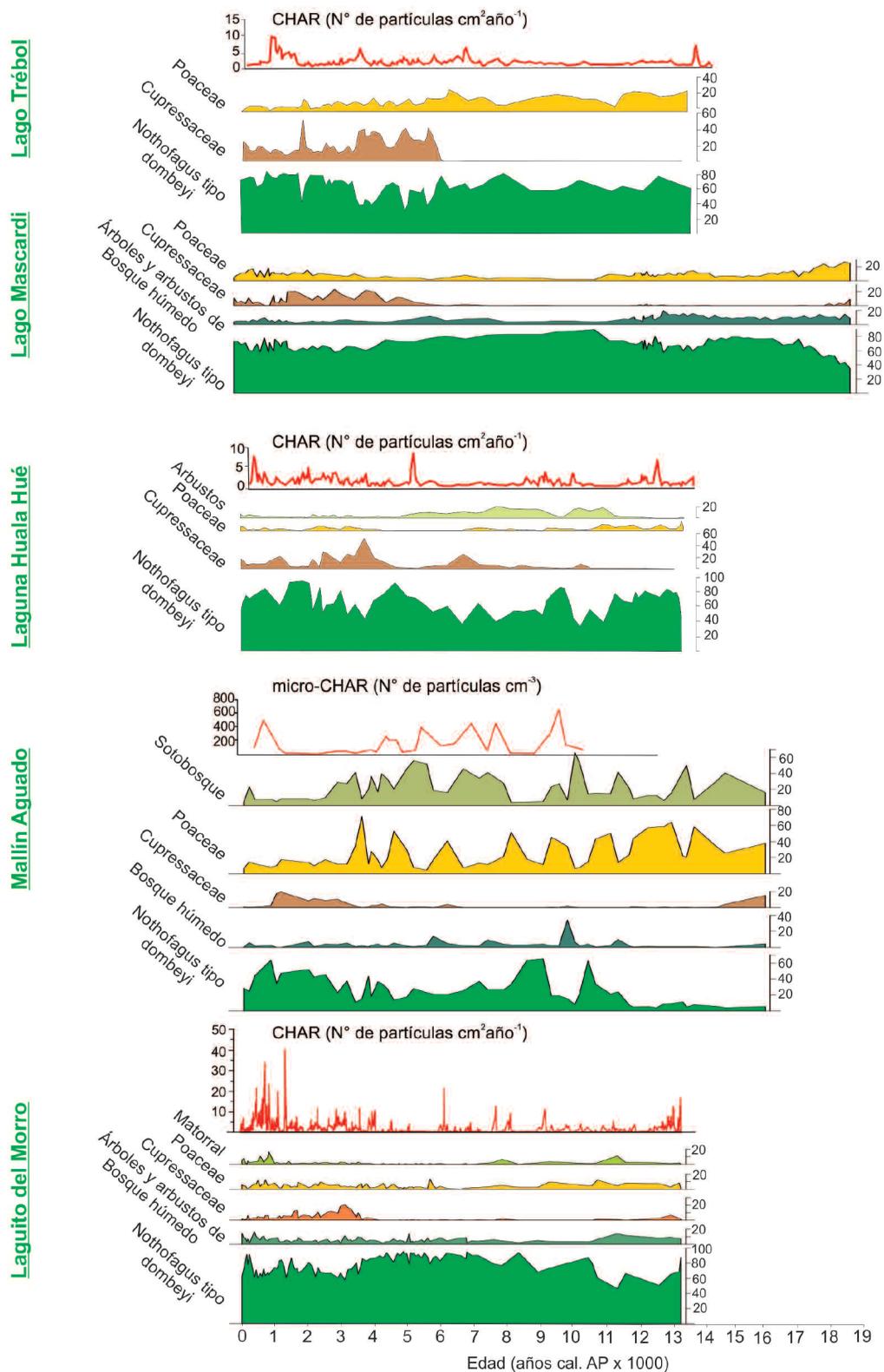


Figura 7. Diagramas de polen resumido y carbón de los sitios LagoTrébol (Whitlock *et al.*, 2006), Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012), Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a), Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999) y Laguito del Morro (Giaché y Bianchi, 2018). El tipo polínico Cupressaceae, de acuerdo con los autores de los trabajos citados, representa mayoritariamente a *Austrocedrus chilensis*, dado que las otras especies de Cupressaceae (*Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst. y *Pilgerodendrum uviferum* (D. Don) Florin) de los bosques patagónicos no se desarrollan en el área donde se ubican estas secuencias.

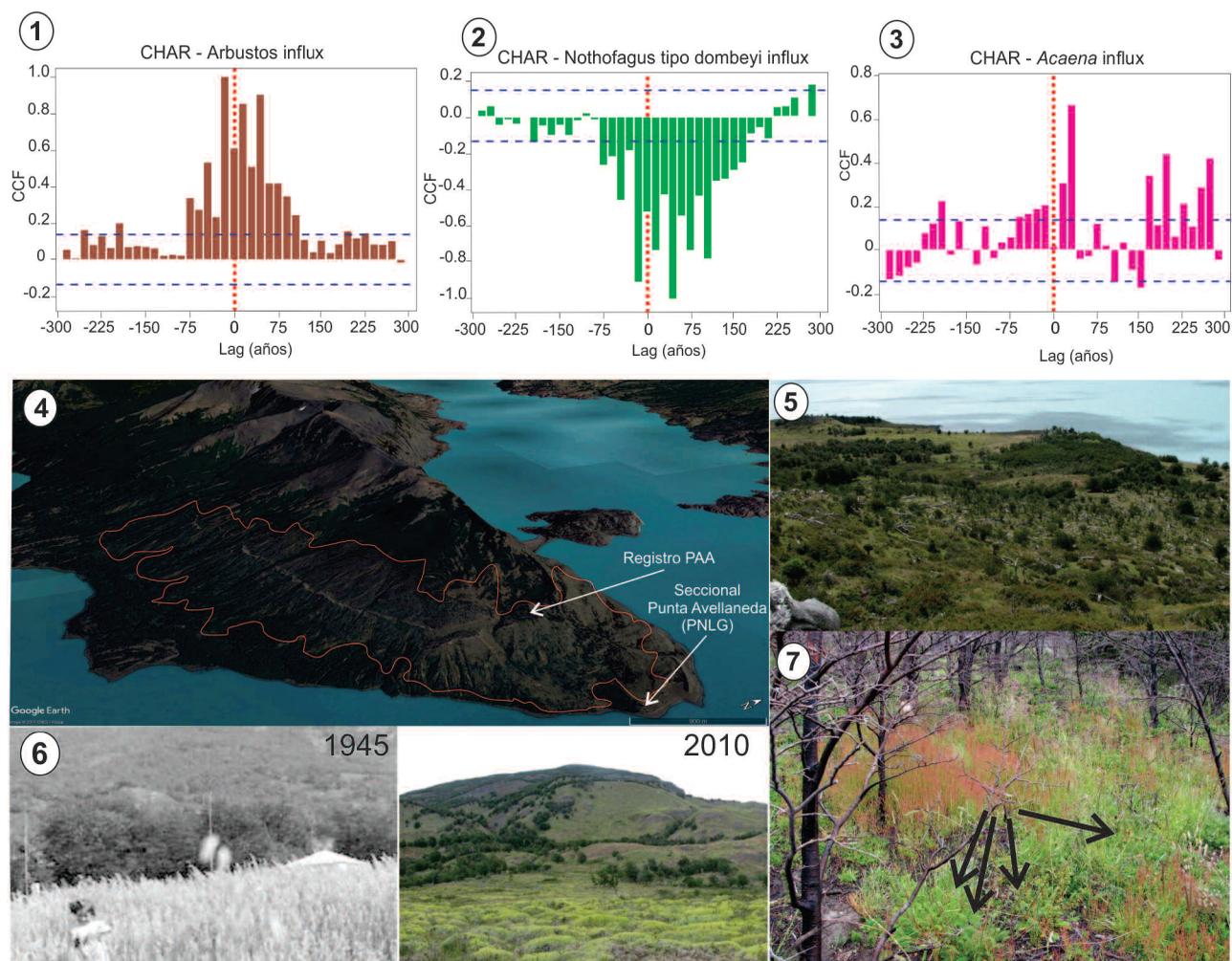


Figura 8. 1–3, Análisis de correlación cruzada para la ventana temporal 3.000 años cal. AP y el presente entre el registro de carbón (CHAR) y tipos polínicos (*influx*) seleccionados del registro Península Avellaneda Alto (PAA) (Sottile, 2014). Los análisis de correlación cruzada se realizaron con el Software de libre acceso R (*R Development Core Team 2011*) utilizando la librería *stats* que es parte del programa R disponible online (Wessa, 2013; <http://www.wessa.net/>). 4, ubicación del registro PAA, el área afectada por el incendio ocurrido entre 1946 y 1956 delimitado por una curva de color rojo. Se señala la ubicación de la seccional de guardaparques Punta Avellaneda, ex-casco de la estancia de la familia Stipic que abandonó la península en 1956 (Echeverría *et al.*, 2015). 5, fotografía tomada desde el sitio PAA hacia la seccional de guardaparques Punta Avellaneda. Nótese el desarrollo del matorral post-incendio. 6, contraste de la ladera este de la Península Avellaneda pre y post-incendio (imagen modificada de Echeverría *et al.*, 2015). 7, desarrollo de individuos de *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. dos años después de la ocurrencia de un incendio de reemplazo en la zona de Chorrillo del Salto (El Chaltén, Parque Nacional Los Glaciares (PNLG), Argentina) señalado por flechas.

período de hasta 30 años post-incendios. En la Figura 8.7, se puede observar cómo ejemplares de *A. pinnatifida* junto con otras hierbas dominan el suelo de un área afectada por un incendio de reemplazos dos años previos. Los patrones de colonización post-incendio de *Acaena*, ya habían sido informados por Ghermandi *et al.* (2004) en relevamientos realizados dos años post-incendio en la Patagonia norte, sin embargo, la información paleoecológica del tipo de análisis que se muestra en la Figura 8, complementa la información ecológica acerca de ésta y de otras especies.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El carbón vegetal sedimentario es un importante indicador paleoecológico extraído de registros “continuos” de testigos de sedimentos lacustres, mallines y turberas que permite la reconstrucción de las variaciones a largo plazo en la ocurrencia de los incendios (naturales o antrópicos). Sin embargo, más allá de su potencial para la reconstrucción de la historia de los incendios, el análisis de este *proxy* permite dilucidar algunos interrogantes difíciles de responder desde el registro palinológico *per se*.

En el sur de América del Sur, los trabajos pioneros de Heusser y Markgraf permitieron conocer la relevancia del carbón vegetal sedimentario como fuente importante en la reconstrucción de la historia de la vegetación y su respuesta a las variaciones climáticas. Whitlock aportó la metodología en los estudios de acumulación de carbón macroscópico en lagos. A partir de estos trabajos, las investigaciones posteriores basadas en el análisis de carbón y el registro polínico han permitido determinar que la interacción clima-vegetación-incendios tuvo un rol preponderante en la evolución del paisaje de la Patagonia durante el Cuaternario tardío (e.g., reemplazo de bosques puros de *Nothofagus* por bosques mixtos de *Nothofagus/Austrocedrus chilensis*), a la vez que la influencia humana durante este proceso ha sido mínima, tomando relevancia en algunos sitios de manera localizada.

Gran parte de los estudios realizados se localizan sobre ecosistemas boscosos o del ecotono bosque-estepa. Aún son escasas las reconstrucciones del régimen de incendios en otros ecosistemas importantes de la Patagonia como las estepas gramíneas y arbustivas. En especial, es necesario evaluar los cambios que se produjeron en estos ecosistemas extra-andinos durante los últimos dos siglos frente a las altas presiones de pastoreo. Los registros de carbón y palinológicos pueden aportar información ecológica significativa para mejorar pautas de manejo sustentable en dichas regiones.

De la misma manera la mayor parte de las reconstrucciones paleoecológicas en bosques y el ecotono bosque-estepa se han focalizado en escalas temporales de milenios a siglos desde la transición Pleistoceno/Holoceno. Los estudios basados en secuencias sedimentarias de alta resolución en los Andes patagónicos para resolver preguntas del pasado reciente, cuyos resultados puedan mejorar las prácticas de manejo (e.g., en la recuperación de áreas deforestadas afectadas por la invasión de especies exóticas) son un área del conocimiento que tiene mucho por desarrollar y muchas respuestas por brindar.

Si bien los estudios de reconstrucción del régimen de incendios durante los últimos siglos presentan un gran potencial, es necesario desarrollar y calibrar los modelos de producción, dispersión y depositación de carbón para los ecosistemas del sur de América del Sur. Las diferencias

entre la biota del hemisferio norte y del sur de América del Sur, sumado a las particularidades topográficas y de circulación hacen imperiosa la necesidad de calibrar estos modelos para obtener reconstrucciones más robustas del régimen de incendios en el pasado. La ocurrencia de incendios de diferente magnitud durante los últimos 20 años, que han afectado áreas naturales de la región permite caracterizar a los procesos de producción, dispersión y depositación del carbón en un amplio rango de situaciones y además evaluar posibles procesos tafonómicos implicados en la distorsión del registro bajo diferentes situaciones.

Aunque la principal aplicación de las técnicas de reconstrucción del régimen de incendios ha sido desarrollada para registros de depositación "continua" como lagos, mallines y turberas, sería interesante conocer e interpretar el registro de carbón proveniente de suelos o paleosuelos y en sedimentitas (e.g., del Cretácico, Paleógeno y Neógeno). Entender cómo interpretar el registro de carbón proveniente de este tipo de depósitos permitiría recuperar la historia de incendios en áreas de vacancia de registros continuos. Por otro lado, el conocimiento del registro de fuego proveniente de rocas sedimentarias del Paleógeno y Neógeno de la Patagonia sería un insumo potente a la hora de formular hipótesis a escala evolutiva que permitan comprender la radiación adaptativa de diversos taxones vegetales frente a presiones de selección asociadas a regímenes de fuego determinantes en diferentes ventanas temporales.

AGRADECIMIENTOS

PIP-CONICET, 2014-470, PICT1687-2015, PICT0763-2015. A C. Heusser (†) y V. Markgraf por reconocer tempranamente la importancia del carbón vegetal sedimentario como indicador paleoambiental e iniciarnos en el análisis de carbón microscópico. C. Whitlock nos capacitó en la aplicación de la metodología de análisis de carbón macroscópico en el campo, en el laboratorio y durante el desarrollo de numerosos trabajos financiados por sus proyectos. A. D. Navarro y F. Quintana por las discusiones metodológicas y el aprendizaje compartido, a los arqueólogos de la Patagonia norte por las valiosas discusiones sobre el rol de los cazadores-recolectores en la propagación de los incendios. A las sugerencias de dos revisores anónimos y del editor A. R. Prieto que permitieron mejorar la calidad y claridad de este manuscrito. Al personal de los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Los Glaciares, dueños de estancias y numerosos colegas por colaborar en las campañas de muestreo.

BIBLIOGRAFÍA

Abarzúa, A.M. y Moreno, P.I. 2008. Changing fire regimes in the temperate rainforest region of southern Chile over the last 16,000

- yr. *Quaternary Research* 69: 62–71.
- Agee, J.K. 1993. *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island Press, Washington D.C., 490 p.
- Bennett, K.D. 2005. Documentation for Psimpoll 4.25 and Pscomb 1.03: C programs for plotting pollen diagrams and analyzing pollen data. Department of Earth Sciences, University of Uppsala, Uppsala. Available: World Wide Web: <http://www.chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html>
- Bianchi, M.M. 2000. Historia de fuego en Patagonia: Registro de carbón vegetal sedimentario durante el Post-glacial y el Holoceno en Lago Escondido (41° S; 72° W). *Cuaternario y Ciencias del Ambiente, Asociación Geológica Argentina* 1: 23–29.
- Bianchi, M.M. 2008. El cambio climático durante los últimos 15.000 años en Patagonia Norte: reconstrucciones de la vegetación en base a polen y carbón vegetal sedimentario. *Boletín Geográfico* 29: 39–53.
- Bianchi, M.M. y Ariztegui, D. 2012. Vegetation history of the Río Manso Superior catchment area, Northern Patagonia (Argentina), since the last deglaciation. *The Holocene* 22: 1283–1295.
- Bianchi, M.M. y Quintana, F.A. 2010. Charcoal Analysis: a methodology to reconstruct fires in natural landscapes at sub-millennial to decadal scales. Preliminary results in the framework of PIPA (MINCYT)-PASADO (ICDP). En: H. Corbella y N.I. Maidana (Eds.), *Primera Reunión Internodal del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral y Primer Workshop Argentino del Proyecto PotrokAikeMaar Lake Sediment Archive Drilling Project*. Proyecto Editorial PIPA, Buenos Aires, p. 8–9.
- Blaauw, M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5: 512–518.
- Blaauw, M. y Christen, J.A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457–474.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P. et al. 2009. Fire in the Earth System. *Science* 324: 481–484.
- Clark, J.S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis, source area, transport, deposition and sampling. *Quaternary Research* 30: 81–91.
- Clark, J.S. y Patterson, A. 1997. Background and local charcoal in sediments: scales of fire evidence in the paleorecord. En: J.S. Clark, H. Cachier, J.G. Goldammer, y B. Stocks (Eds.), *Sediment Records of Biomass Burning and Global Change*. NATO ASI 1: *Global Environmental Change* 51, Springer Verlag, Berlin, p. 23–48.
- Christensen, N.L. 1993. Fire regimes and ecosystem dynamics. En: P.J. Crutzen y J.G. Goldammer (Eds.), *Fire in the Environment: The Ecological, Atmospheric, and Climatic Importance of Vegetation Fires*. Wiley, Chichester, p. 233–244.
- Colombaroli, D., Vanniere, B., Emmanuel, C. et al. 2008. Fire-vegetation interactions during the Mesolithic-Neolithic transition at Lagodell' Accesa, Tuscany, Italy. *The Holocene* 18: 679–692.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., et al. 2009. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews* 28: 555–576.
- Courtney Mustaphi, C.J. y Pisaric, M.F.J. 2014. A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography* 38: 734–754. DOI: 10.1177/0309133314548886
- De Porras, M.E., Maldonado, A., Abarzúa, A.M. et al. 2012. Postglacial vegetation, fire and climate dynamics at Central Chilean Patagonia (Lake Shaman, 44° S). *Quaternary Science Reviews* 50: 71–85.
- de Porras, M.E., Maldonado, A., Quintana, F.A. et al. 2014. Environmental and climatic changes in central Chilean Patagonia. *Climate of the Past* 10: 1063–1078.
- Di Bella, C.M., Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. et al. 2006. Continental fire density patterns in South America. *Global Ecology and Biogeography* 15: 192–199.
- Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. et al. 2015. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969. DOI: 10.1177/0959683614534742
- Fischer, M.A., Di Bella, C.M. y Jobbágy, E. 2015. Influence of fuel conditions on the occurrence, propagation and duration of wildland fires: A regional approach. *Journal of Arid environments* 120: 637–71. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2015.04.007
- Flannigan, M., Cantin, A.S., de Groot, W.J. et al. 2013. Global wildland fire season severity in the 21st century. *Fires Ecology and Management* 294: 54–61.
- Gardner, J.J. y Whitlock, C. 2000. Charcoal accumulation following a recent fire in the Cascade Range, Northwestern USA, and its relevance for fire-history studies. *The Holocene* 11: 541–549.
- Garreaud, R., Nicora, M.G., Bürgesser, R.E., et al. 2014. Lightning in Western Patagonia. *Journal of geophysical Research: Atmosphere* 9: 4471–4485.
- Ghermandi, L., Ghutmann, N. y Bran, D. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* 15: 67–76.
- Giaché, Y.S. y Bianchi, M.M. 2018. 13,000 years of forest history in the Río Manso Inferior Valley, Northern Patagonia. Fire-vegetation-humans links. *Journal of Archaeological Science Reports* 18: 769–774.
- Hantson, S., Kloster, S., Coughlan, M. et al. 2016. Fire in the Earth System – bridging data and modelling research. *Bulletin of the American Meteorological Society* 97: 1069–1072.
- Hawthorne, D., Courtney Mustaphi, C.J., Aleman, J.C. et al. 2017. Global Modern Charcoal Dataset (GMCD): A tool for exploring proxy-fire linkages and spatial patterns of biomass burning'. *Quaternary International*. Doi: <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.03.046>
- Henríquez, W.I., Villa-Martínez, R., Villanova, I. et al. 2017. The last glacial termination on the Eastern flank of the central Patagonian Andes (47° S). *Climate of the Past* 13: 879–895.
- Heusser, C.J. 1984. Late-glacial- Holocene climate of the lake district of Chile. *Quaternary Research* 22: 77–90.
- Heusser, C.J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary South America and Antarctic Peninsula* 5: 93–109.
- Heusser, C.J. 1989. Late Quaternary Vegetation and Climate of Southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396–406.
- Heusser, C.J. 1994. Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 435–443.
- Higuera, P.E., Brubaker L.B., Anderson, P.M. et al. 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climatic change on fire regimes in the southcentral Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs* 9: 201–219.
- Higuera, P.E., Brubaker, L.B. y Sprugel, D.G. 2005. Reconstructing fire regimes with charcoal from small hollows: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene* 15: 238–251.
- Higuera, P.E., Peter, M.E., Brubaker, L.B. et al. 2007. Understanding the origin and analysis of sediment-charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews* 26: 1790–1809.
- Holz, A., Méndez, C., Borrero, L., et al. 2016. Fires: the main human

- impact on past environments in Patagonia? *Past Global Changes Magazine* 24: 72–73. Doi:10.22498/pages.24.2.72
- Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. European impact on fire regimes and vegetation dynamics at the steppe-forest ecotone of southern Patagonia. *The Holocene* 13: 567–579.
- Huber, U.M., Markgraf, V. y Schäbitz, F. 2004. Geographical and temporal trends in Late Quaternary fire histories of Fuego-Patagonia, South America. *Quaternary Science Reviews* 23: 1079–1097.
- Iglesias, V. y Whitlock, C. 2014. Fire responses to postglacial climate change and human impact in northern Patagonia (41–43° S). *Proceedings Natural Academy of Science* 111: E5545–E5554. Doi: 10.1073/pnas.1410443111
- Iglesias, V., Markgraf, V. y Whitlock, C. 2016. 17,000 years of vegetation, fire and climate change in the eastern foothills of the Andes (lat. 44° S). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457: 195–208.
- Iglesias, V., Whitlock, C., Bianchi, M.M. et al. 2012a. Climate and local controls of long-term vegetation dynamics in northern Patagonia (Lat 41° S). *Quaternary Research* 78: 502–512.
- Iglesias, V., Whitlock, C., Bianchi, M.M. et al. 2012b. Holocene climate variability and environmental history at the Patagonian forest/steppe ecotone: Lago Mosquito (42.50° S; 71.40° W) and Laguna del Cóndor (42.20° S; 71.17° W). *The Holocene* 22: 1297–1307.
- Iglesias, V., Whitlock, C., Markgraf, V. et al. 2014. Postglacial history of the Patagonian forest/steppe ecotone (41–43° S). *Quaternary Science Reviews* 94: 120–135.
- Kitzberger, T. 2003. Regímenes de fuego en el gradiente bosque-estepa del noroeste de Patagonia: variación espacial y tendencias temporales. En: C. Kunst, S. Bravo, y J. Panigatti (Eds.), *Fuego en los ecosistemas argentinos*. INTA, p.79–92.
- Kitzberger, T. 2012. Ecotones as complex arenas of disturbance, climate and human impacts: the trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. En: R. Myster (Ed.), *Ecotones between forest and grassland*. Springer, Oklahoma State University, Stillwater, p. 59–88.
- Kitzberger, T., Aráoz, E., Gowda, J.H., Mermoz, M. y Morales, J.M. 2012. Decreases in fire spread probability with forest age promotes alternative community states, reduced resilience to climate variability and large fire regime shifts. *Ecosystems* 15: 97–112.
- Kitzberger, T., Perry, G.L.W., Paritsis, J. et al. 2016. Fire-vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 54: 247–272.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Villalba, R. 1997. Climatic influences on fire regimens along a rainforest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24: 35–47.
- Markgraf, V. y Anderson, L. 1994. Fire history of Patagonia: climate versus human cause. *Revista do Instituto Geográfico do Sao Pablo* 15: 33–47.
- Markgraf, V. y Bianchi, M.M. 1999. Paleoenvironmental changes during the last 17,000 years in western Patagonia: Mallín Aguado, Province of Neuquén, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 175–193.
- Markgraf, V., Iglesias, V. y Whitlock, C. 2013. Late and postglacial vegetation and fire history from Cordón Serrucho Norte, northern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 371: 109–118.
- Markgraf, V., Whitlock, C., Anderson, R.S. et al. 2009. Late Quaternary vegetation and fire history in the northernmost *Nothofagus* forest region: Mallín Vaca Lauquen, Neuquén Province, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 24: 248–258.
- Markgraf, V., Whitlock, C. y Haberle, S. 2007. Vegetation and fire history during the last 18,000 cal yr B.P. in Southern Patagonia: Mallín Pollux, Coyhaique, Province Aisén (45° 41' 30" S, 71° 50' 30" W, 640 m elevation). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254: 492–507.
- Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Daniau, A.-L. et al. 2013. Global biomass burning: A synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Review* 65: 5–25.
- Méndez, C., de Porras, M.E., Maldonado, A. et al. 2016. Human Effects in Holocene Fire Dynamics of Central Western Patagonia (~ 44° S, Chile). *Frontiers in Ecology and Evolution* 4: 1–19.
- Moreno, P.I. 2000. Climate, Fire and vegetation between about 13,000 and 9200 14C yr in the Chilean Lake district. *Quaternary Research* 54: 81–89.
- Moreno, P.I. y Videla, J. 2016. Centennial and millennial-scale hydroclimate changes in northwestern Patagonia since 16,000 yr BP. *Quaternary Science Reviews* 149: 326–337.
- Moreno, P.I., Kitzberger, T., Iglesias, V. et al. 2010. Paleofires in southern South America since the Last Glacial Maximum. *Past Global Changes Magazine* 18: 75–77.
- Moreno, P.I., Villanova, I., Villa-Martínez, R. et al. 2014. Southern Annular Mode-linkages changes in southwestern Patagonia at centennial timescales over the last three millennia. *Nature communications* DOI: 10.1038/ncomms5375.
- Morrison, P. y Swanson, F.J. 1990. *[Fire History and pattern in a Cascade Range landscape*. General Technical Report: PNW-GTR-254 of the U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Portland, 77 p. Inédito.]
- Paritsis, J., Veblen, T.T. y Holz, A. 2014. Positive feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 26: 89–101.
- Peters, M.E. e Higuera, P.E. 2007. Quantifying the source area of macroscopic charcoal with a particle dispersal model. *Quaternary Research* 67: 304–310.
- Power, M.J., Marlon, J.R., Bartlein, P.J. et al. 2010. Fire history and the global charcoal database: a new tool for hypothesis testing and data exploration. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291: 52–59.
- Quintana, F.A. y Bianchi, M.M. 2010. Macroscopic charcoal analysis from lacustrine sediments as a methodology to reconstruct fire history: First results from Santa Cruz (50°–52° S). Argentina. *Terra Nostra Schriften der GeoUnion Alfred Wegener-Stiftung* 1: 56–57.
- R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, World Wide Web: <http://www.rproject.org>
- Romme, W. 1980. *[Fire history terminology: report of the ad hoc committee*. General Technical Report RM-GTR-81 of the U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Arizona, 142 p. Inédito.]
- Simi, E., Moreno, P.I., Villa-Martínez, R. et al. 2017. Climate change and resilience of deciduous *Nothofagus* forests in central-east Chilean Patagonia over the last 3200 years. *Journal of Quaternary Science* 32: 845–856.
- Sottile, G.D. 2014. *[Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque-estepa de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, 145 p. Inédita.]

- Sottile, G.D., Bamonte, F.P., Mancini, M.V. *et al.* 2012. Insights into Holocene vegetation and climate changes at the southeast of the Andes: *Nothofagus* forest and Patagonian steppe fire records. *The Holocene* 22: 1309–1322.
- Sottile, G.D., Echeverría, M.E., Mancini, M.V. *et al.* 2015b. Eastern Andean environmental and climate synthesis for the last 2000 years BP from terrestrial pollen and charcoal records of Patagonia. *Climate of the Past discussions* 11:2121–2157. World Wide Web: <https://doi.org/10.5194/cpd-11-2121-2015>
- Sottile, G.D., Meretta, P.E., Tonello, M.S. *et al.* 2015a. Disturbance induced changes in species and functional diversity in southern Patagonian forest-steppe ecotone. *Forest Ecology and Management* 353: 7–86.
- Tepley, A.J., Veblen, T.T., Perry, G.L.W. *et al.* 2016. Positive feedbacks to fire-driven deforestation following human colonization of the South Island of New Zealand. *Ecosystems* Doi: 10.1007/s10021-016-0008-9.
- Tinner, W., Hubschmid, P., Wehrli, M. *et al.* 1999. Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 87: 273–289.
- Vannièrè B., Blarquez O., Marlon J. *et al.* 2014. Multi-Scale Analyses of Fire-Climate-Vegetation Interactions on Millennial Scales. *Past Global Changes Magazine* 22: 40.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. *et al.* 1999. Fire History in Northern Patagonia: The Roles of Humans and Climatic Variation. *Ecological Monographs* 69: 47–67.
- Villa-Martínez, R., Moreno, P.I. y Valenzuela, M.A. 2012. Deglacial and postglacial vegetation changes on the eastern slopes of the central Patagonian Andes (47° S). *Quaternary Science Reviews* 32: 86–99.
- Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 346 p.
- Whitlock, C. y Millsaugh, S.H. 1996. Testing assumptions of fire history studies: an examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park. *The Holocene* 6: 7–15.
- Whitlock, C. y Larsen, C. 2001. Charcoal as a fire proxy. En: J. Smoll, J.B. Birks, y W. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change using Lake sediments, Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 85–97.
- Whitlock, C., Bianchi, M.M., Marlon, J. *et al.* 2006. Postglacial vegetation, climate, and fire history along the east side of the Andes (lat 41–42.5° S), Argentina. *Quaternary Research* 66: 187–201.
- Whitlock, C., Higuera, P.E., McWethy, D.M. *et al.* 2010. Paleoperspectives on fire ecology: revisiting the fire regime concept. *The Open Ecology Journal* 3: 6–23.
- Whitlock, C., McWethy, D.B., Tepley, A.J. *et al.* 2014. Past and present vulnerability of closed-canopy temperate forest to altered fire regimes: a comparison of the Pacific Northwest, New Zealand and Patagonia. *Bioscience* 65: 151–163.
- Whitlock, C., Moreno, P.I. y Bartlein, P. 2007. Climatic controls of Holocene fire patterns in southern South America. *Quaternary Research* 68: 28–36.

Doi: 10.5710/PEAPA.23.07.2018.262

Recibido: 28 de diciembre de 2017

Aceptado: 23 de julio de 2018

APORTES DEL ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES A LA RECONSTRUCCIÓN PALEOECOLÓGICA EN RELACIÓN CON LOS REGISTROS POLÍNICOS DE TURBALES DEL HOLOCENO, PATAGONIA ARGENTINA

MARCOS E. ECHEVERRÍA¹ Y MARÍA V. MANCINI¹

¹Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Paleoecología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

echeverriamarcos@hotmail.com; mvmancin@mdp.edu.ar

Resumen. Las reconstrucciones del pasado se tornan más objetivas si se considera el mayor número de indicadores posible. En especial, las reconstrucciones ambientales de los últimos 20.000 años son importantes para el entendimiento de la dinámica de los sistemas naturales. Los macrofósiles vegetales tienen características que complementan el análisis polínico, permitiendo una mejor reconstrucción de la vegetación cuando se estudian en conjunto. El registro de macrofósiles acredita la llegada y la colonización local de los taxones durante el Holoceno, mientras que el registro de polen proporciona información a nivel regional. Esta información es valiosa en la reconstrucción de la vegetación local y en la determinación de los cambios en el límite de los bosques. Con el interés de realizar comparaciones directas entre el contenido de macrofósiles vegetales y de polen provenientes del mismo testigo, se analizaron tres secuencias de turbales del área del Lago Argentino previamente estudiadas. Esta integración permitió realizar una reconstrucción local y regional de los cambios en la vegetación y condiciones paleoambientales para los últimos 13.000 años cal. AP. Estos resultados ilustran como el análisis de macrofósiles vegetales (análisis taxonómicos, tafonómicos y estadísticos) en combinación con el análisis polínico proporciona un mejor entendimiento de la historia de la vegetación del área del Lago Argentino, sudoeste de Patagonia.

Palabras clave. Polen. Macrorrestos vegetales. Mallín. Lago Argentino. Cuaternario tardío.

Abstract. CONTRIBUTION OF PLANT MACROFOSSILS ANALYSIS TO THE PALEOECOLOGY RECONSTRUCTION IN RELATION TO POLLEN RECORDS FROM HOLOCENE PEATLAND SEQUENCES OF PATAGONIA, ARGENTINA. Reconstructions of the past become more objective when the largest number of possible indicators is used. Environmental reconstructions of the last 20,000 years are important to understand the dynamics of natural systems. Plant macrofossils have features that complement pollen analysis, adding new dimensions when studied in conjunction. Plant macrofossils credit the arrival and local colonization of taxa during the Holocene, while pollen records provide information at a regional level. This information is valuable in the reconstruction of local vegetation and in the determination of changes in the tree line. In order to compare plant macrofossil and pollen from the same core, three peatland sequences from Lago Argentino area previously studied were analyzed. This integration allowed a local and regional reconstruction of vegetation and paleoenvironmental conditions for the last 13,000 cal. yr BP. These results provide an example of how plant macrofossil analysis (taxonomic, taphonomic, and statistical analysis) in combination with pollen analysis results in a better understanding of the vegetation history of Lago Argentino area, southwest Patagonia.

Key words. Pollen. Plant macroremains. Mire. Lago Argentino. Late Quaternary.

EN LA ACTUALIDAD el análisis polínico es la disciplina más utilizada para reconstruir la historia de la vegetación. Se ha demostrado su gran utilidad para inferir la historia paleobotánica, paleoecológica y paleoclimática de secuencias sedimentarias cuaternarias de todo el mundo (Van der Putten *et al.*, 2012). La importancia del estudio de los granos de polen comenzó hace *ca.* 100 años con los estudios de polen

arbóreo a partir de distintos niveles de turba del sur de Suecia, realizados por Ernst Jakob Lennart von Post (Fries, 1966), los cuales demostraron no solo la utilidad de los diagramas polínicos sino también que el trabajo conjunto entre varios sitios permitía una visión de los cambios a nivel espacial y temporal.

La realización de diagramas polínicos a nivel continen-

tal y global provee una importante herramienta para el estudio de la dinámica de la vegetación. Sobre la base de la información de la composición de la vegetación del pasado y las demandas ecológicas de las comunidades, es posible dar una explicación acerca de las condiciones climáticas y ecológicas que prevalecieron en ese momento (Fægri e Iversen, 1989). Además, la aplicación del análisis polínico puede variar desde investigaciones que involucren estudios de patrones y procesos de la vegetación a escala anual o sub-decadal hasta estudios sobre la dinámica de la vegetación a nivel continental durante los ciclos glaciales e interglaciales (Seppä, 2007).

Los estudios de macrofósiles vegetales comenzaron hace 150 años cuando el paleobotánico Alfréd Gabriel Nathorst investigó restos vegetales del Cuaternario en arcillas ubicadas debajo de una turbera del Holoceno del sur de Suecia (Nathorst, 1870). Continuó con sus investigaciones en diversas partes de Europa aportando información acerca de la vegetación post glacial (Tralau, 1963). Numerosos estudios de macrofósiles vegetales comenzaron a realizarse en Europa a partir de las investigaciones de Nathorst (Birks, 2014). Aun cuando estos estudios precedieron al análisis polínico, el desarrollo del diagrama polínico propuesto por von Post a principios del siglo XX y de las técnicas para el análisis polínico actual por Knut Fægri y Johannes Iversen en la década de 1950 provocaron el desinterés por el análisis de los macrofósiles vegetales (Birks y Seppä, 2010). Sin embargo, a mediados de la década de 1960, resurgió este interés promovido por William Arthur Watts y sus colegas del Centro de Investigaciones Limnológicas de la Universidad de Minnesota (USA) (Watts y Winter, 1966). Estos estudios abarcaron tanto técnicas de conteo como la presentación de los resultados en diagramas crono-estratigráficos sobre la base de estudios polínicos. Años más tarde, bajo la supervisión de Watts, comenzó sus estudios postdoctorales Hilary Helen Birks, quien investigó muestras actuales de 32 lagos de Minnesota (Birks, 1973), con una simple pregunta: ¿Qué nos dicen los macrofósiles sobre la vegetación? Ha sido pionera en los estudios de múltiples indicadores, involucrando polen, macrofósiles vegetales, moluscos y diatomeas, ha escrito sobre metodologías, resúmenes, atlas y libros acerca del estudio de los macrofósiles vegetales en el Cuaternario (Birks, 1980, 1994, 2001,

2007, 2008, 2013; Birks y Birks, 1980, 2003, 2006).

El término macrofósil se usa para identificar partes de las plantas que son suficientemente grandes para ser vistas sin gran magnificación, y pueden ser incorporadas a los depósitos de un lago o turbera (Birks y Birks, 1980). Los macrofósiles vegetales no solo incluyen semillas o frutos, sino también partes vegetativas como hojas, cutículas, escamas, pérulas, anteras, partes florales, tallos, rizomas y maderas.

El análisis de macrofósiles vegetales tiene ciertas características que lo convierten en una herramienta sumamente útil en la reconstrucción de los ambientes del pasado, debido a que: (1) brindan información de aquellos taxones con baja producción polínica (*e.g.*, *Embothrium coccineum* J.R. Forst & G. Forst), o de aquellos que producen granos de polen frágiles que no logran fosilizarse (*e.g.*, *Juncus* spp.), o que no producen microfósiles fácilmente distinguibles a nivel de género o familia (*e.g.*, Bryophyta, Pteridophyta, Charophyta); (2) son relativamente pesados y por lo tanto, en general, no se dispersan a grandes distancias de la planta parental, permitiendo una mejor representación de la composición de la vegetación local. Entonces, si se encuentran restos vegetales en la secuencia sedimentaria se puede suponer que esas plantas formaron parte de la vegetación local, o al menos estuvieron presentes no muy lejos del punto de extracción de la secuencia. Esta información es valiosa en la reconstrucción de la vegetación local y en la determinación de los cambios en el límite de los bosques, los cuales se encuentran bajo control climático (Birks y Birks, 2003); y (3) permiten, frecuentemente, la identificación de los restos con gran precisión taxonómica. Esto constituye una ventaja frente a las limitaciones en las determinaciones de los granos de polen, los cuales usualmente solo se pueden determinar a nivel de familia o género.

Por otro lado, los macrofósiles vegetales presentan ciertas características que representan una limitación al momento de realizar reconstrucciones paleoambientales a partir de una secuencia sedimentaria porque: (1) son producidos en pequeñas cantidades en comparación con el polen, generando problemas cuando se toma la muestra debido a que es necesario utilizar un muestreador de gran diámetro. No siempre es sencillo obtener testigos de gran diámetro, especialmente de los lagos (Birks y Birks, 1980); (2) el con-

tenido de macrofósiles en una muestra de una secuencia es diferente al de otra muestra contemporánea de otra secuencia muy cercana, debido a que los macrofósiles son transportados a corta distancia. Por lo tanto, no es correcta la utilización de este indicador por sí solo para las reconstrucciones regionales ni para la correlación estratigráfica; y (3) es necesario tener en cuenta ciertas variables como la tasa de producción del resto por parte de la planta, la transportabilidad, la tasa de germinación de las semillas, si estas son fuente de alimento de algún animal, entre otras (Birks y Birks, 1980).

Los datos de macrofósiles tienen ciertas características que ocasionan problemas para el análisis numérico y su interpretación. Estos datos, que frecuentemente presentan numerosos valores cero, dificultan la interpretación paleoecológica. En el caso de los macrofósiles vegetales, los valores no-cero siempre reflejan una presencia verdadera de la vegetación local (inferencia verdadera), en contraste con los datos polínicos donde los valores no-cero suelen reflejar la presencia de taxones locales o regionales (verdadera presencia y por lo tanto inferencia verdadera) o de taxones extra-regionales (falsa presencia y por lo tanto falsa inferencia) (Davis, 2000). De esta manera, es posible inferir que el espectro polínico proporciona información a nivel local, regional y extra-regional de los taxones, mientras que el registro de macrofósiles atestigua la llegada y la colonización local de ciertos taxones a través del tiempo. Por lo tanto, a partir de lo inferido del análisis de macrofósiles vegetales y polínico de las secuencias fósiles, es posible establecer cómo ha ido cambiando la composición de la vegetación de los turbales y el ambiente circundante durante el Holoceno.

Así, el estudio de macrofósiles vegetales aporta información complementaria al análisis polínico, añadiendo mayor precisión en la reconstrucción cuando se estudian en conjunto (Watts y Winter, 1966; Birks, 1980; Birks y Birks, 2003). En las últimas décadas los estudios de múltiples indicadores que involucran análisis de macrofósiles vegetales han mostrado un gran desarrollo, y por lo general se encuentran asociados con el análisis polínico. La incorporación del análisis de macrofósiles vegetales al análisis polínico aporta información más detallada de la composición de la vegetación local y, por lo tanto, una reconstrucción ambiental y climática más precisa. Las investigaciones

combinadas de polen con macrofósiles vegetales han sido particularmente fructíferas en el estudio de la migración y la sucesión de taxones de árboles durante el Holoceno (Birks, 2008).

El sur de Patagonia presenta una situación particular para reconstruir las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas del Cuaternario por su ubicación geográfica y sus características fisiográficas y climáticas. Los estudios paleoecológicos han brindado información de los cambios de la vegetación y del clima durante el Cuaternario tardío con diferente resolución espacial y temporal centrándose principalmente en áreas como el bosque, el ecotono bosque-estepa o la estepa gramínea (*e.g.*, Schäbitz, 1991; Huber y Markgraf, 2003; Mancini, 2007, 2009; Villa-Martínez y Moreno, 2007; Moreno *et al.*, 2009; Tonello *et al.*, 2009; Wille y Schäbitz, 2009; Bamonte y Mancini, 2011; Sottile *et al.*, 2015).

La Patagonia ha sido el foco de numerosos estudios importantes con interpretaciones a escala global. Sin embargo, aún se requiere de nuevos registros paleoecológicos y paleoclimáticos que involucren la mayor cantidad de indicadores posibles (*e.g.*, el estudio de macrofósiles vegetales), para comprender la dinámica de la vegetación, asociada a los cambios climáticos ocurridos en el continente sudamericano durante el Cuaternario tardío. Los estudios paleoecológicos del Cuaternario tardío abocados a la reconstrucción de la vegetación a partir de la identificación y determinación de restos vegetales aún son escasos en Patagonia.

Moore (1978) fue pionero en este tipo de trabajos, dando una información muy valiosa de los macrofósiles vegetales derivados de la cueva del Milodón (Última Esperanza, Chile). En secuencias sedimentarias continuas se destacan los estudios realizados por Van der Putten *et al.* (2004) en las Islas Georgias del Sur (Océano Atlántico) y los trabajos de Dmitri Mauquoy y colaboradores, quienes estudiaron indicadores múltiples en turberas de Tierra del Fuego para la reconstrucción del clima del Holoceno, con énfasis en el Periodo Cálido Medieval y la Pequeña Edad de Hielo (Mauquoy *et al.*, 2004; Chambers *et al.*, 2007). También, se destaca el trabajo de Markgraf y Huber (2010) quienes analizaron el contenido de musgos y de raíces de la secuencia Río Rubens (Chile).

Con el objetivo de destacar los aportes del análisis de

macrofósiles vegetales como herramienta en las reconstrucciones paleoecológicas del Holoceno de Patagonia, a partir de secuencias provenientes de turbales, se resumieron y compararon los resultados del contenido de macrofósiles y de polen proveniente de tres secuencias del área del Lago Argentino, previamente estudiadas (Fig. 1).

El primer registro utilizado en la comparación es la secuencia Cerro Frías (Mancini, 2009; Echeverría, 2016), la cual fue extraída de un mallín de gran extensión al este de la Península de Magallanes (Fig. 1). Este mallín está rodeado por una estepa gramínea de *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi, a 2 km al este del límite con el bosque de *Nothofagus*

pumilio (Poepp. & Endl.) Krasser, el que cubre la Península de Magallanes. Con el objetivo de comprender la dinámica de la vegetación postglacial, se consideró para este estudio el periodo comprendido entre 13.500 y 7.500 años cal. AP.

Las otras dos secuencias que fueron consideradas se encuentran ubicadas en la ladera este de la Península Avellaneda (Fig. 1). La secuencia Península Avellaneda Alto fue extraída de una turbera asociada a un lago, está ubicada a 460 m s.n.m., y fue estudiada previamente por Sotille (2014) y Echeverría (2016). La segunda tercer Península Avellaneda Bajo, la cual se obtuvo de un mallín localizado a 215 m s.n.m., fue estudiada por Echeverría *et al.* (2014) y Eche-

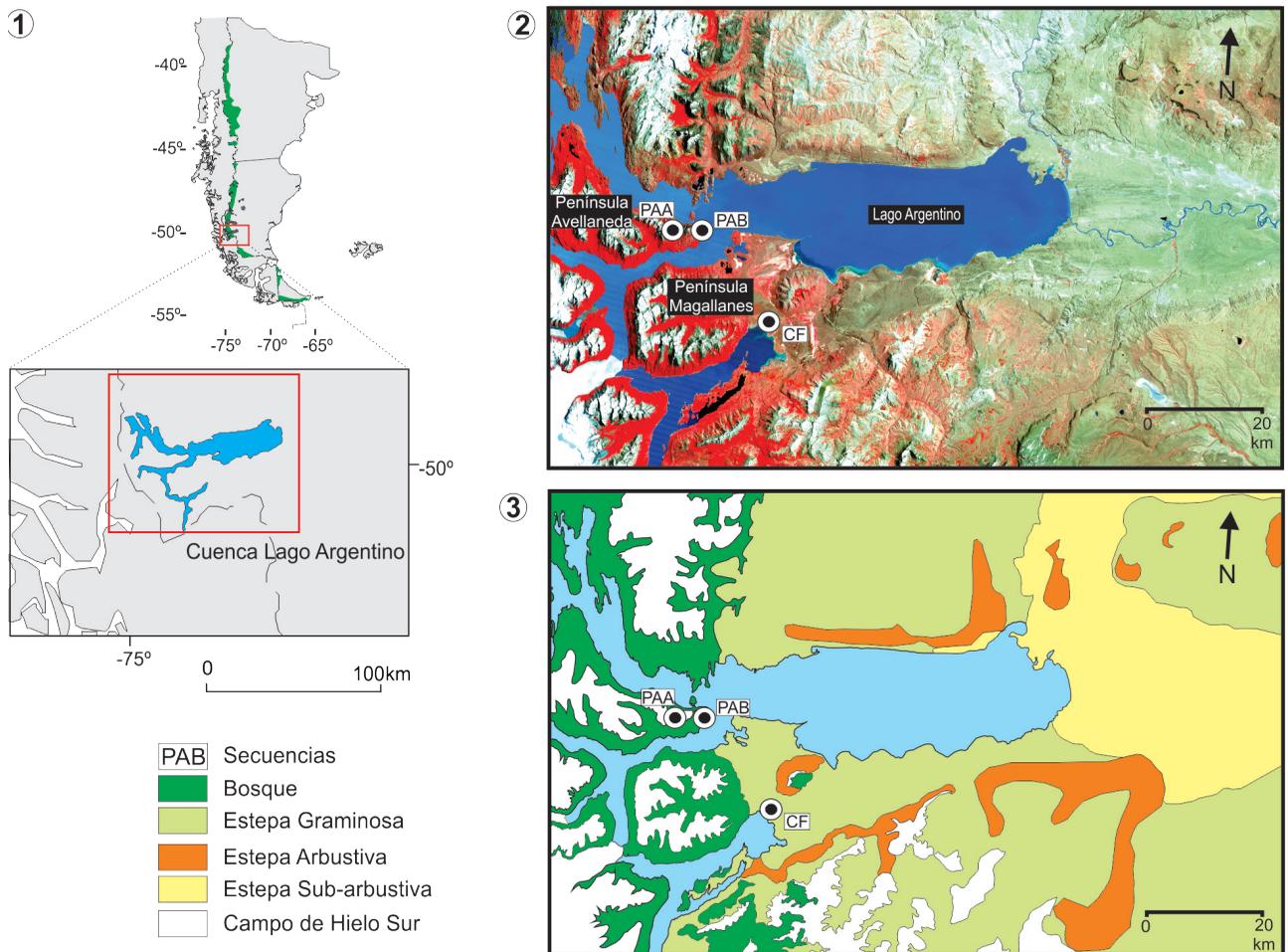


Figura 1. Localización del área de estudio: 1, Patagonia con el área de distribución de *Nothofagus* y la cuenca del Lago Argentino; 2, Imagen de satélite falso color (Plataforma Landsat 5, sensor TM) del área del Lago Argentino, se muestra la ubicación de los sitios estudiados; 3, unidades de vegetación del Lago Argentino (modificado de Echeverría *et al.*, 2014). Secuencias estudiadas; CF, Cerro Frías; PAA, Península Avellaneda Alto; PAB, Península Avellaneda Bajo.

verría (2016). El extremo este de la Península Avellaneda está cubierto actualmente por una estepa arbustiva de *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers, *Berberis* sp., *Escallonia* sp., *Gaultheria* sp. y *Embothrium coccineum*. Esta estepa arbustiva es producto de un proceso sucesional luego de la ocurrencia de un incendio que afectó gran parte del extremo oriental de la península en la década de 1950 (Pérez Moreau, 1959). Sin embargo, aún persisten parches de bosques de *Nothofagus pumilio*, *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. y *N. betuloides* (Mirb.) Oerst. en el margen sudeste de la península.

ANÁLISIS DE MACROFÓSILES VEGETALES

Con el objetivo de destacar la importancia de la técnica del estudio de los macrofósiles vegetales, se detalla a continuación la metodología para su análisis.

Los métodos estándares de procesamiento de macrofósiles vegetales han sido discutidos por varios autores (Walker y Walker, 1961; Janssens, 1983; Barber, 1993; Mauquoy *et al.*, 2010; Savoretti *et al.*, 2017). En general, no hay diferencia entre los métodos y solo varían en el volumen de la muestra a analizar, el tamaño de la malla de los tamices utilizados en la separación de los macrofósiles y en el método de conteo. Por lo tanto, es posible detallar para la recuperación de macrofósiles vegetales los siguientes pasos: (1) sub-muestrear la secuencia a diferentes niveles (generalmente los mismos que para el análisis polínico), tomando todo el material disponible en cada profundidad (*e.g.*, 1 cm de espesor). Para realizar los análisis cuantitativos, el volumen de muestra se mide mediante el desplazamiento de agua a partir de un volumen conocido; (2) degradar aquellas sub-muestras ricas en arcilla sumergiéndolas en pirofosfato de sodio ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), hidróxido de sodio (NaOH) o ácido clorhídrico (HCl) diluido durante 1 h; (3) lavar las sub-muestras suavemente a través de dos tamices de 125 y 250 μm de diámetro de malla, con agua destilada. Algunos investigadores utilizan un único tamiz de 250 μm , pero esto provoca la pérdida de ciertos restos. El residuo se coloca en un recipiente plástico y se lo mantiene en cámara fría hasta su análisis. El sobrenadante puede ser utilizado para el análisis polínico; (4) suspender pequeñas cantidades del residuo en 2-3 mm de agua en una placa de Petri para realizar la identificación de los restos vegetales examinándolos sistemáticamente bajo una lupa a 12x de aumento,

hasta completar toda la sub-muestra. Por último, los macrofósiles recuperados son recogidos y ordenados, identificados, contados y tabulados.

El material es identificado mediante la comparación con atlas de referencia global, y con colecciones de referencia con material recolectado durante los trabajos de campo. Es de gran importancia la construcción de una colección de referencia con restos provenientes del área de estudio. Además, el estudio de la vegetación actual permitirá una correcta comparación y determinación de los macrofósiles. Para una mejor identificación, se suele recurrir al uso del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). No siempre se puede contar la totalidad de los macrofósiles en una sub-muestra, por lo tanto, aquellos restos muy abundantes, como por ejemplo de briofitas y epidermis de gramíneas, son estimados mediante valores ordinales, asignándoles números enteros del 1 al 5 según su frecuencia de aparición: 1= raro, 2= ocasional, 3= frecuente, 4= común, 5= abundante (Mauquoy *et al.*, 2010). Recientemente, Savoretti *et al.* (2017) han desarrollado una metodología para el análisis cuantitativo de macrorrestos de briofitas, utilizando la digitalización de imágenes de las muestras y de esa manera lograr valores absolutos de conteo para este tipo de restos muy abundantes.

Durante la recuperación de los restos vegetales es común encontrar macrofósiles de animales acuáticos provenientes de lagos y turbales, los que también se analizan, ya que contribuyen a la reconstrucción del ecosistema del pasado (Birks, 2001). Los datos obtenidos son graficados estratigráficamente para su interpretación como diagrama de macrofósiles. Estos pueden estar representados como gráficos de presencia/ausencia, de abundancias relativas (valores ordinales), de abundancias absolutas (número de restos por unidad de volumen), e inclusive se puede calcular el número de macrofósiles depositados por unidad de área durante un lapso determinado (número de restos/ $\text{cm}^2/\text{año}$), esto se conoce como tasa de acumulación de macrofósiles (*macrofossil influx*) (Birks y Birks, 1980). Es común encontrar representados conjuntamente los datos de macrofósiles vegetales y los polínicos, lo que facilita su interpretación. Los resultados son graficados utilizando los programas TILIA.GRAPH (TGView 2.0.4; Grimm, 2004) o PSIMPOLL (Bennett, 2009).

RESULTADOS Y DISCUSION: ESTUDIOS COMBINADOS ENTRE MACROFÓSILES VEGETALES Y REGISTROS POLÍNICOS

Comparación de los registros de macrofósiles vegetales y polínicos de la secuencia Cerro Frías

La etapa posterior a la máxima extensión de los glaciares (ca. 13.500 a 11.500 años cal. AP), se caracterizó por presentar un paisaje dominado por una estepa gramínea con elementos herbáceos y arbustivos en el área del Cerro Frías, con presencia de *Ephedra* y *Gaultheria* (Fig. 2). En los análisis de macrofósiles vegetales y polínico se registran altos valores de Cyperaceae (Fig. 2), que sugieren que esta familia era predominante en la superficie del mallín.

Entre 11.000 y 7.500 años cal. AP, el análisis polínico registra una disminución en los valores de Poaceae y un incremento del polen de *Nothofagus*, sugiriendo la expansión de *Nothofagus* sobre las laderas bajas de la Península de Magallanes y del Cerro Frías. Esta inferencia está respaldada por la ausencia de este taxón en el conjunto de datos de macrofósiles vegetales, los que indicarían que la línea de

bosque no llegó a la zona del mallín. Por lo tanto, se infirió para este periodo el desarrollo de una estepa gramínea-arbustiva con parches de bosque. Tanto el registro polínico como el de macrofósiles vegetales presentan una disminución en los valores de Cyperaceae al comienzo de este periodo. La presencia de macrorrestos de Charophyta (alga macroscópica verde de agua dulce, sensible a cambios ambientales) sugiere la formación de cuerpos de agua quieta o pequeñas lagunas (García, 1994) a lo largo del mallín. Este aumento en la disponibilidad de agua podría estar asociado al derretimiento glacial por un aumento gradual de la temperatura hacia el final de este periodo (Strelin y Malagnino, 2000).

Hacia 7.500 años cal. AP, la concentración de Charophyta disminuye a valores mínimos, y aumenta la concentración de Bryophyta. Además, los resultados polínicos evidencian un aumento de los porcentajes de Cyperaceae, sugiriendo que la composición de la vegetación del mallín estaría dominada por Cyperaceae y Bryophyta.

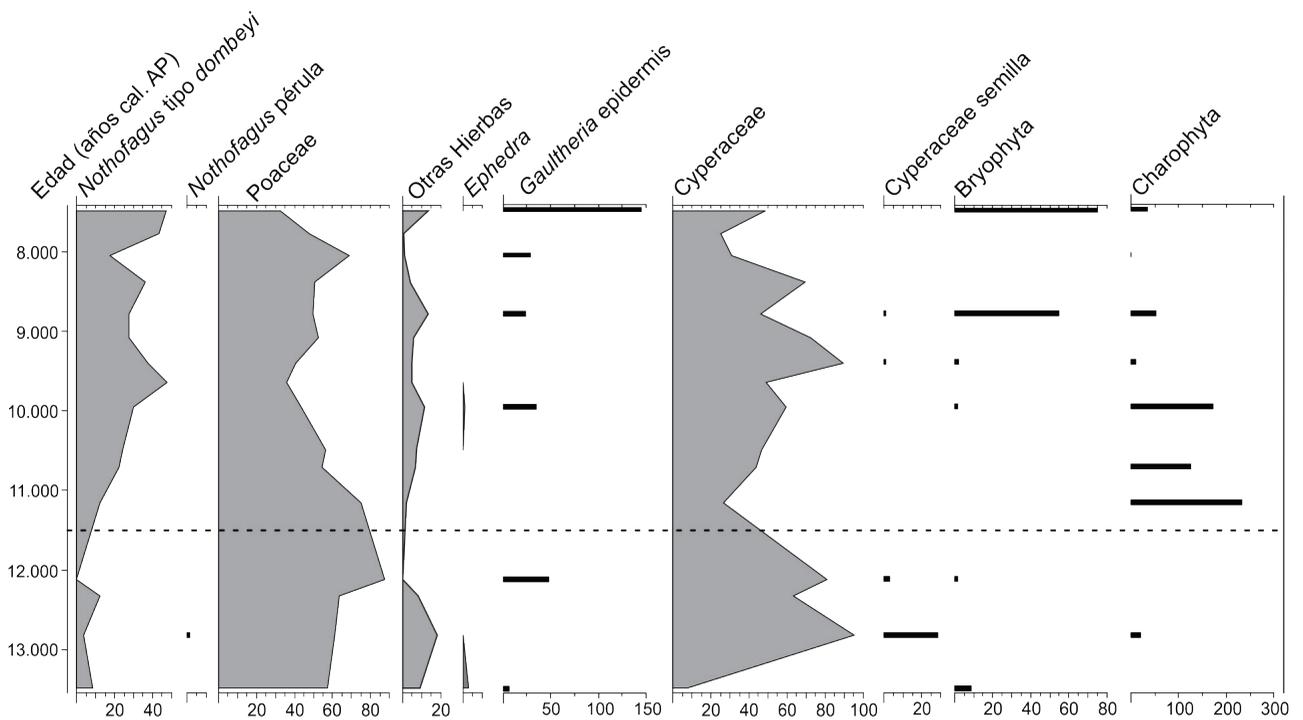


Figura 2. Diagrama polínico en porcentajes (%; silueta) y de macrofósiles en concentración (nº de restos/10 cm³; barras) de la secuencia Cerro Frías (modificado de Mancini, 2009; Echeverría, 2016).

Comparación de los registros de microfósiles vegetales y polínicos de la Península Avellaneda

Secuencia Península Avellaneda Alto (PAA). Esta secuencia sugiere para el periodo comprendido entre 11.600 y 9.600 años cal. AP el desarrollo de una estepa gramínea con arbustos y hierbas bajo condiciones frías (Fig. 3). Los altos valores polínicos de *Myriophyllum* y la alta concentración de microfósiles de Charophyta y semillas de *Juncus* sugieren un cuerpo de agua profundo, posiblemente en relación con el comienzo de la desglaciación para el área del Lago Argentino entre 12.220 y 7.730 años cal. AP (Strelin *et al.*, 2014).

Con el aumento de las precipitaciones y de la temperatura comenzaron los primeros estadios de la expansión de bosques a partir de parches relictuales. Entre 9.600 y ca. 7.000 años cal. AP, el análisis polínico muestra un aumento de *Nothofagus*, sin embargo este taxón no se registra en el análisis de microfósiles vegetales (Fig. 3), lo que sugiere que el comienzo de la expansión de *Nothofagus* ocurrió en las zonas altas de la Península Avellaneda. Además, la au-

sencia de *Myriophyllum* en el registro polínico, y de Charophyta (solo en una muestra y baja concentración) y *Juncus* en el conjunto de microfósiles entre ca. 9.600 y 7.000 años cal. AP (Fig. 3), sugieren una disminución importante en el nivel del cuerpo de agua y el comienzo de la formación de la turbera.

La presencia de microfósiles de *Nothofagus* se registra a partir de ca. 7.000 años cal. AP (Fig. 3), indicando la expansión local de las poblaciones de bosque del área del Lago Argentino. Conjuntamente, el conjunto polínico presenta altos valores de *Nothofagus*, indicando un bosque cerrado en la Península Avellaneda entre ca. 7.000 y 3.600 años cal. AP. Para este periodo los restos de *Sphagnum* sugieren la dominancia de este taxón en la vegetación de la turbera. Posteriormente, el registro de microfósiles vegetales y polínico presentan una disminución en los valores de *Nothofagus*, hasta los 1.000 y 750 años cal. AP respectivamente, lo que sugiere una apertura en la densidad del bosque.

Los últimos ca. 750 años cal. AP comienzan con una caída abrupta en los valores polínicos de *Nothofagus*, y un

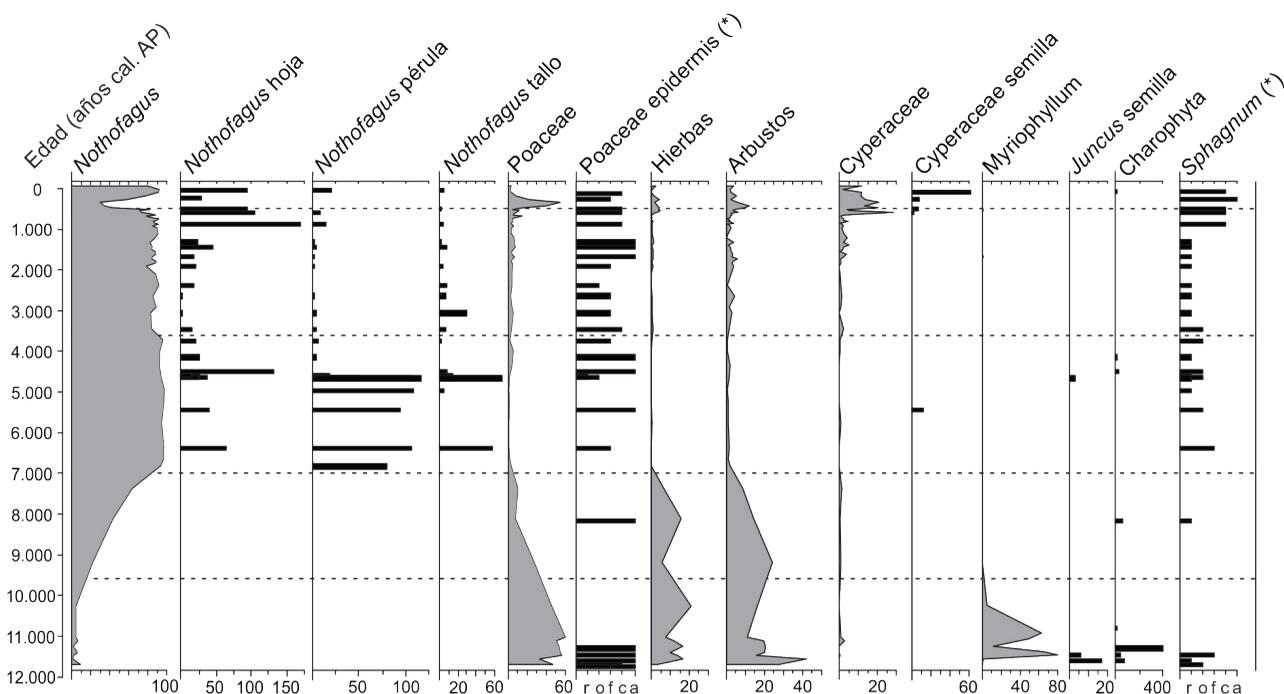


Figura 3. Diagrama polínico en porcentajes (% silueta) y de microfósiles en concentración (nº de restos/10 cm³, barras) de la secuencia Península Avellaneda Alto (modificado de Sottile, 2014; Echeverría, 2016). (*) Abundancias relativas: r= raro; o= ocasional; f= frecuente; c= común; a= abundante.

incremento de los valores de Poaceae hasta los 250 años cal. AP, cuando se restablece el bosque de *Nothofagus*. Además, se presentan altos valores de Cyperaceae (semillas y polen) y macrorrestos de *Sphagnum*, sugiriendo el dominio de estos taxones en la vegetación de la turbera.

Secuencia Península Avellaneda Bajo (PAB). El análisis de microfósiles vegetales registra, entre los 10.500 y 8.000 años cal. AP, la presencia de restos de Poaceae y tallos de *Gaultheria* y *Embothrium coccineum* (Fig. 4). Luego, hasta los 6.000 años cal. AP, el análisis polínico y de microfósiles vegetales sugieren una estepa gramínea con elementos arbustivos y herbáceos asociados (Fig. 4).

Posteriormente, los datos polínicos sugieren un bosque con parches de arbustos y hierbas entre 6.000 y 4.000 años cal. AP, sin embargo no se registran microfósiles de *Nothofagus*, aunque sí se evidencian restos de *Gaultheria* (Fig. 4), género típico del estrato arbustivo del bosque (Pisano Valdés y Dimitri, 1973). Por lo tanto, los valores de *Nothofagus* se corresponden con la expansión del bosque en las zonas altas de la Península Avellaneda, en cambio, las zonas alejadas al mallín PAB estarían caracterizadas por una estepa gramínea-arbustiva con elementos de bosque asociados, *Gaultheria* principalmente, y parches de *Nothofagus*. Esta

inferencia está respaldada por la presencia de microfósiles de *Nothofagus* en la secuencia PAA para este momento (Fig. 3).

Entre 4.000 y 2.000 años cal. AP, el espectro polínico y el de microfósiles vegetales sugieren una estepa arbustiva caracterizada por Asteraceae subf. Asteroideae, con presencia de hierbas, *Gaultheria* y otros arbustos (Fig. 4). Luego, hasta los 350 años cal. AP, se observa un aumento de los valores polínicos de *Nothofagus* y de microfósiles de *Gaultheria*, los que sugieren el desarrollo de una estepa gramínea-arbustiva con elementos de bosque asociados. El gran aumento en la concentración de semillas de Cyperaceae (tipo *Scirpus*) y de los valores polínicos de este taxón (Fig. 4), indican la abundancia de esta familia en el mallín PAB durante este periodo.

En los últimos ca. 350 años cal. AP los análisis polínicos y de microfósiles vegetales sugieren el desarrollo de una estepa gramínea a comienzo de este periodo, con presencia de hierbas y parches de bosque, los cuales se expanden hasta el presente. Al final de la secuencia, el mallín PAB se compone de Bryophyta, Juncaceae y Cyperaceae (tipo *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex*) (Fig. 4). Resulta interesante observar el reemplazo de *Scirpus* por *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex*

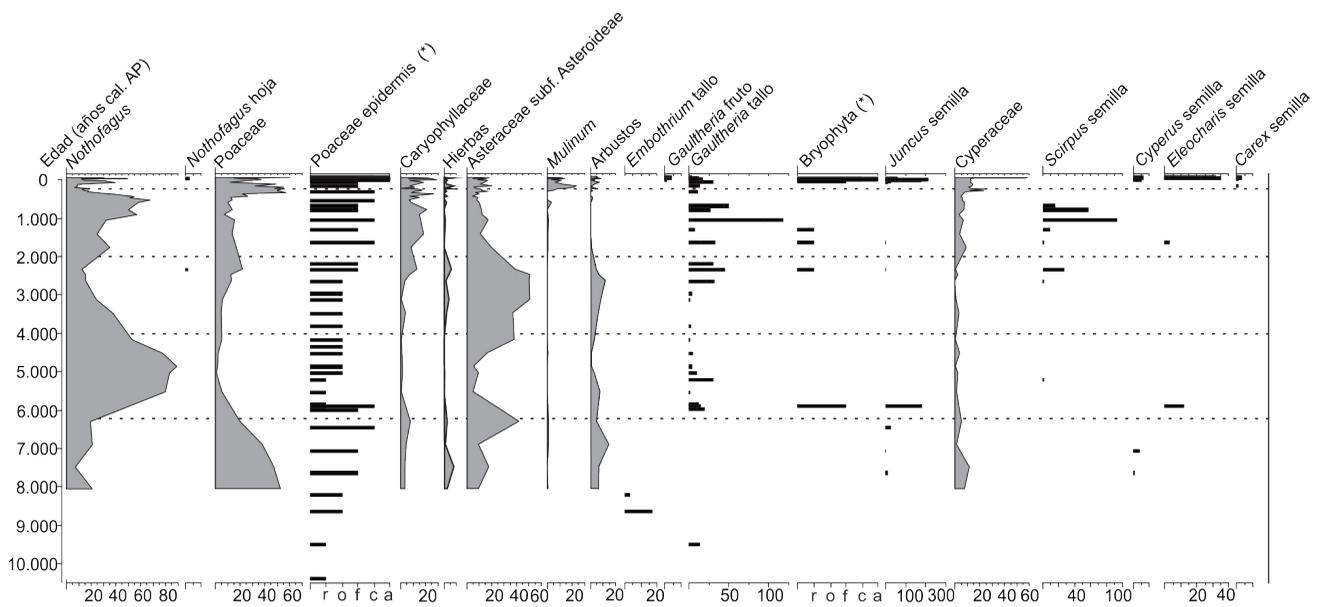


Figura 4. Diagrama polínico en porcentajes (%; silueta) y de microfósiles en concentración (nº de restos/10cm³, barras) de la secuencia Península Avellaneda Bajo (modificado de Echeverría *et al.*, 2014; Echeverría, 2016). (*) Abundancias relativas: r= raro, o= ocasional, f= frecuente, c= común, a= abundante.

con posterioridad a *ca.* 350 años cal. AP (Fig. 4). Esto podría deberse a un cambio en el contenido de agua del mallín, ya que las semillas de *Scirpus* son dispersadas por el viento, en cambio la dispersión de las de *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex* está asociada con el agua.

CONSIDERACIONES FINALES

Los turbales contienen un registro detallado de los cambios ambientales y de la biodiversidad del pasado. El análisis de macrofósiles vegetales preservados en estos depósitos ha demostrado ser de gran utilidad para la reconstrucción de las condiciones ambientales existentes a lo largo de su historia.

Particularmente, el estudio de macrofósiles vegetales proveniente de secuencias de turbales reveló una información más detallada de la composición de la vegetación local, permitiendo una reconstrucción ambiental más precisa. Posibilitó corroborar la información polínica e interpretar los cambios de la vegetación a diferentes escalas espaciales.

El análisis de macrofósiles vegetales brindó información de aquellos taxones con baja producción polínica, como *Juncus* (Fig. 3). Además, en la secuencias Cerro Frías y PAA se recuperaron restos de Charophyta, permitiendo una mejor reconstrucción de la vegetación de cada sitio (Figs. 2, 3).

Dado que los macrofósiles, en general, no se dispersan a grandes distancias de la planta parental, se ajustaron los tiempos de colonización y expansión de los bosques de *Nothofagus* luego de la desglaciación. La presencia de restos de hojas, tallos y pérulas de *Nothofagus* en la secuencia PAA a *ca.* 7.000 años cal. AP (Fig. 3) indicó la representación y expansión local de las poblaciones de bosque del área del Lago Argentino, ajustando así la información polínica y confirmando la dispersión de polen a partir de áreas fuentes en las zonas altas de la Península Avellaneda. Además, la identificación de los fragmentos de hojas en la secuencia PAA permitió reconocer que aquellas poblaciones estaban compuestas por *Nothofagus pumilio*.

Como el análisis de macrofósiles vegetales permite la identificación de los restos con gran precisión taxonómica y por lo tanto esto constituye una ventaja frente a las determinaciones polínicas, fue posible identificar los géneros *Scirpus*, *Eleocharis*, *Cyperus* y *Carex* de la familia Cyperaceae en los distintos periodos de la secuencia PAB (Fig. 4).

En la secuencia Cerro Frías se puso en evidencia la complementariedad del análisis polínico y de macrofósiles vegetales. En los conjuntos polínicos se identificó a *Ephedra*, taxón que no se registró en el análisis de macrofósiles; de forma inversa, los datos de macrofósiles vegetales registraron a *Gaultheria*, el cual no se reconoció en el análisis polínico. Así, se pudo reconstruir que, entre *ca.* 13.500 y 11.500 años cal. AP, el área de la secuencia Cerro Frías presentaba un paisaje dominado por una estepa gramínea con elementos herbáceos y arbustivos, con presencia de *Ephedra* y *Gaultheria* (Fig. 2).

El análisis de macrofósiles vegetales en la secuencia PAB brindó información de la vegetación del periodo comprendido entre 10.500 y 8.000 años cal. AP, porque los niveles fueron polínicamente estériles (Fig. 4); además permitió registrar la presencia de restos de Poaceae, de tallos de *Gaultheria* a 9.500 años cal. AP y de *Embothrium coccineum* a 8.500 años cal. AP.

Este trabajo demuestra la potencialidad del análisis de macrofósiles vegetales para reconstruir las comunidades vegetales y las condiciones paleoambientales en áreas del sur de Patagonia. Además, los resultados resaltan la importancia de la comparación con los conjuntos polínicos fósiles, permitiendo llevar a cabo interpretaciones paleoecológicas más robustas de los cambios de la vegetación durante el Cuaternario tardío.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Aldo R. Prieto, Laura Caruso Fermé y un revisor anónimo por las sugerencias realizadas al manuscrito. Este trabajo fue financiado por los subsidios: UNMDP EXA836/17; ANPCYT-PICT-2015-0763; CONICET-PIP 414.

BIBLIOGRAFÍA

- Bamonte, F.P. y Mancini, M.V. 2011. Palaeoenvironmental changes since Pleistocene–Holocene transition: Pollen analysis from a wetland in southwestern Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 103–110.
- Barber, K.E. 1993. Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 2: 474–489.
- Bennett, K.D. 2009. Psimpoll 4.27: C program for plotting pollen diagrams and analyzing pollen data. Available online from Queen's University of Belfast. World Wide Web: <http://www.chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html>
- Birks, H.H. 1973. Modern macrofossil assemblages in lake sediments in Minnesota. En: H.J.B. Birks y R.G. West (Eds.), *Quaternary plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 173–189.
- Birks, H.H. 1980. Plant macrofossils in Quaternary lake sediments.

- Archiv für Hydrobiologie* 15: 1–60.
- Birks, H.H. 1994. Plant macrofossils and the nunatak theory or periglacial survival. *Dissertationes botanicae* 234: 129–143.
- Birks, H.H. 2001. Plant Macrofossils. En: W.M. Last y J.P. Smol (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. Kluwer Academic Publishers, p. 49–74.
- Birks, H.H. 2007. Plant macrofossil introduction. En: S.A. Elias (Ed.), *Encyclopedia Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 2266–2288.
- Birks, H.H. 2008. The late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology Diversity* 1: 135–146.
- Birks, H.H. 2013. Plant macrofossils: introduction. En: S.A. Elias y C.J. Mock (Eds.), *Encyclopedia of Quaternary science. 2da Edn*. Elsevier, Amsterdam, p. 593–612.
- Birks, H.H. y Birks, H.J.B. 2003. Reconstructing Holocene climates from pollen and plant macrofossils. En: A.W. Mackay, R.W. Battarbee, H.J.B. Birks, y F. Oldfield (Eds.), *Global change in the Holocene*. Arnold, London, p. 342–357.
- Birks, H.H. y Birks, H.J.B. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* 15: 235–251.
- Birks, H.J.B. 2014. Challenges in the presentation and analysis of plant-macrofossil stratigraphical data. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 309–330.
- Birks, H.J.B. y Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Arnold, London, 289 p.
- Birks, H.J.B. y Seppä, H. 2010. Late-Quaternary palaeoclimatic research in Fennoscandia - a historical review. *Boreas* 39: 655–673.
- Chambers, F.M., Mauquoy, D., Brain, S.A., Blaauw, M. y Daniell, J.R.G. 2007. Globally synchronous climate change 2800 years ago: Proxy data from peat in South America. *Earth and Planetary Science Letters* 253: 439–444.
- Davis, M.B. 2000. Palynology after Y2K – understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planet Science* 28: 1–18.
- Echeverría, M.E. 2016. [*Paleoecología de los bosques de Nothofagus del Sudoeste de Patagonia durante el Holoceno*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 104 p. Inédita].
- Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. y Fontana, S.L. 2014. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969.
- Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis. 4ta Edn*. J. Wiley y Sons, 314 p.
- Fries, M. 1966. Lennart von Post's pollen diagram series of 1916. *Review of Palaeobotany and Palynology* 4: 9–13.
- García, A. 1994. Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology* 10: 43–52.
- Grimm, E. 2004. Tilia y TGView 2.0.2 Software. Illinois State Museum. Research and Collection Center. Springfield, USA.
- Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. Holocene re frequency and climate change at Rio Rubens Bog, southern Patagonia. En T.T. Veblen, W.L. Baker, G. Montenegro, y T.W. Swetnam (Eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. *Ecological Studies* 160. New York, Springer, p. 357–80.
- Janssens, J.A. 1983. A quantitative method for stratigraphic analysis of bryophytes in Holocene peat. *Journal of Ecology* 71: 189–196.
- Mancini, M.V. 2007. Variabilidad climática durante los últimos 1000 años en el área de Cabo Vírgenes, Argentina. *Ameghiniana* 44: 173–182.
- Mancini, M.V. 2009. Holocene vegetation and climate changes from a peat pollen record of the forest-steppe ecotone, Southwest of Patagonia (Argentina). *Quaternary Science Reviews* 28: 1490–1497.
- Markgraf, V. y Huber, U.M. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 351–366.
- Mauquoy, D., Blaauw, M., van Geel, B. et al. 2004. Late Holocene climatic changes in Tierra del Fuego based on multiproxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research* 61: 148–158.
- Mauquoy, D., Hughes, P. y Van Geel, B. 2010. A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. *Mires and Peat* 7: 1–5.
- Moore, D.M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Myodon*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77: 177–202.
- Moreno, P.I., Francois, J.P., Villa-Martínez, R.P. y Moy, C.M. 2009. Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28: 25–38.
- Nathorst, A.G. 1870. Om några arktiska växtlämningar I en sötvattenslera vid Alnarpi Skåne. *Lunds Universitet Årsskrift* 7–17. [Sueco].
- Pérez Moreau, R.A. 1959. *Reseña botánica sobre el Lago Argentino*. 1st Edn., Instituto Nacional del Hielo Continental Patagónico, Buenos Aires, 35 p.
- Pisano Valdés, E. y Dimitri, M.J. 1973. Estudio Ecológico de la Región Continental Sur del área Andino-Patagónica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 4: 207–271.
- Savoretti, A., Fernández, D.A., Iglesias, A. y Ponce, J.F. 2017. Aportes metodológicos para el análisis cuantitativo de macrorrestos de briofitas en turberas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 371–381.
- Schäbitz, F. 1991. Holocene vegetation and climate in Southern Santa Cruz, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 235–244.
- Seppä, H. 2007. Pollen analysis, Principles. En: S. Elias (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, p. 2486–2497.
- Sottile, G. 2014. [*Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque-estepa de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 145 p. Inédita].
- Sottile, G.D., Echeverría, M.E., Mancini, M.V., Bianchi, M.M., Marcos, M.A. y Bamonte, F.P. 2015. Eastern Andean environmental and climate synthesis for the last 2000 years BP from terrestrial pollen and charcoal records of Patagonia. *Climate of the Past, open discussion* 11: 2121–2157.
- Strelin, J.A. y Malagnino, E.C. 2000. Late-Glacial history of Lago Argentino, Argentina, and age of the Puerto Banderas moraines. *Quaternary Research* 54: 339–347.
- Strelin, J.A., Kaplan, M.R., Vandergoes, M.J., Denton, G.H. y Schaefer, J.M. 2014. Holocene glacier history of the Lago Argentino basin, Southern Patagonian Icefield. *Quaternary Science Review* 101: 124–145.
- Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research* 72: 410–420.
- Tralau, H. 1963. The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. *Arkiv für Botanik* 5: 533–582.
- Van der Putten, N., Stieperaere, H. y Verbruggen, C. 2004. Holocene

- palaeoecology and climate history of South Georgia (sub-Antarctic) based on a macrofossil record of bryophytes and seeds. *The Holocene* 14: 382–392.
- Van der Putten, N., Verbruggen, C., Björck, S., de Beaulieu, J.L., Barrow, C.J. y Frenot, Y. 2012. Is palynology a credible climate proxy in the Subantarctic?. *The Holocene* 22: 1113–1121.
- Villa-Martínez, R.P. y Moreno, P.I. 2007. Pollen evidence for variations in the southern margin of the westerly winds in SW Patagonia over the last 12,600 years. *Quaternary Research* 68: 400–409.
- Walker, D. y Walker, P.M. 1961. Stratigraphic Evidence of Regeneration in Some Irish Bogs. *Journal of Ecology* 49: 169–185.
- Watts, W.A. y Winter, T.C. 1966. Plant macrofossils from Kirchner Marsh, Minnesota – a paleoecological study. *Geological Society of America Bulletin* 77: 1339–1360.
- Wille, M. y Schäbitz, F. 2009. Late-Glacial and Holocene climate dynamics at the steppe-forest ecotone in southernmost Patagonia, Argentina: the pollen record from a fen near Brazo Sur, Lago Argentino. *Vegetation history and Archeobotany* 18: 225–234.

Doi: 10.5710/PEAPA.10.07.2018.250

Recibido: 5 de octubre de 2017

Aceptado: 10 de julio de 2018



ISSN 2469-0228

LA PALINOLOGÍA COMO UNA HERRAMIENTA PARA LA CARACTERIZACIÓN DE PALEOAMBIENTES CONTINENTALES Y MARINOS DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE TIERRA DEL FUEGO

LORENA LAURA MUSOTTO¹, MARÍA SOLEDAD CANDEL², ANA MARÍA BORROMEI¹, JUAN FEDERICO PONCE² Y MARÍA VIRGINIA BIANCHINOTTI³

¹Instituto Geológico del Sur (INGEOSUR), Universidad Nacional del Sur-CONICET. Alem 1253 – Cuerpo B', Piso 2°, B8000CPB Bahía Blanca, Argentina. loremusotto@criba.edu.ar, borromei@criba.edu.ar

²Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC, CONICET), Laboratorio de Geomorfología y Cuaternario. B. Houssay 200, 9410 Ushuaia, Argentina. soledadcandel@cadic-conicet.gob.ar, jfponce@cadic-conicet.gob.ar

³Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS), Universidad Nacional del Sur-CONICET. Camino La Carrindanga km 7 E1, B8000CPB Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. vbianchi@uns.edu.ar

Resumen. En esta contribución se exponen los materiales estudiados, las metodologías de muestreo y las técnicas de laboratorio utilizadas para el análisis palinológico de turberas y depósitos marinos del Archipiélago de Tierra del Fuego. Asimismo, se evalúan las limitaciones y fortalezas del análisis de indicadores biológicos (polen, esporas, microplancton de pared orgánica y hongos). Finalmente, se presentan tres casos de estudio donde se ilustra: i) el análisis de microfósiles fúngicos como complemento para el estudio de los registros polínicos, ii) las relaciones entre los cambios en las comunidades vegetales y eventos climáticos, y iii) el uso del análisis polínico y de palinomorfos acuáticos para la caracterización de los ambientes costeros a lo largo del Canal Beagle.

Palabras clave. Polen. Microfósiles fúngicos. Palinomorfos acuáticos. Paleoambientes. Argentina.

Abstract. PALINOLOGY AS A TOOL FOR THE CHARACTERIZATION OF CONTINENTAL AND MARINE ENVIRONMENTS OF LATE QUATERNARY IN THE TIERRA DEL FUEGO ARCHIPELAGO. In this contribution, we describe the studied materials, sampling methodologies and laboratory techniques used for the palynological analysis of peatbogs and marine deposits of the Tierra del Fuego Archipelago. Likewise, the limitations and strengths of the analysis of biological indicators (pollen, spores, organic-walled microplankton and fungi) are evaluated. Finally, we present three case studies which illustrate: i) fungal microfossil analysis as a complement to the study of pollen records; ii) relationships between plant community changes and climatic events; and iii) the use of pollen and aquatic palynomorph analyses for the characterization of the coastal environments along the Beagle Channel.

Key words. Pollen. Fungal microfossils. Aquatic palynomorphs. Palaeoenvironments. Argentina.

LA ISLA GRANDE DE TIERRA DEL FUEGO (IGTF) es la mayor de las islas del Archipiélago de Tierra del Fuego (Tierra del Fuego), ubicada entre los 53°–55° de latitud sur y 66°–74° de longitud oeste. Dado que constituye la masa terrestre continental más austral en América del Sur, situada solo a ca. 900 km al norte de la Península Antártica, ofrece el potencial para estudiar los cambios ambientales en las altas latitudes del Hemisferio Sur durante el Cuaternario tardío, brindando la oportunidad de establecer conexiones entre el englazamiento en América del Sur y la Antártida. Además, es una

región clave en la que los vientos del oeste son la fuente principal de precipitación, y por lo tanto es ideal para la reconstrucción de la dinámica de los patrones de viento en el pasado.

El análisis palinológico de los registros fósiles proporciona información de utilidad para interpretar la evolución de los paleoambientes continentales y marinos a distintas escalas espaciales y temporales. Este comprende el estudio del polen, las esporas y los palinomorfos no polínicos (microplancton de pared orgánica, cianobacterias, restos de

invertebrados y esporas fúngicas). A partir de la reconstrucción pueden inferirse cambios en los diferentes indicadores biológicos en respuesta principalmente a las variaciones ambientales y climáticas del pasado.

En la IGTF el primer registro polínico fue publicado por Lennart von Post (1929) y corresponde a dos testigos de 150 cm de profundidad provenientes de una turbera ubicada en el extremo este del Lago Fagnano, sitio que quedó sepultado luego del terremoto de 1949. Las asociaciones polínicas reconocidas por von Post constituyen el primer registro de la historia de la vegetación para el extremo sur de América del Sur (Markgraf, 2016). Posteriormente, Väinö Auer analizó el contenido de polen de testigos de turba de 33 sitios desde la región de los bosques subantárticos occidentales hasta la estepa oriental. La presencia de tres niveles de cenizas volcánicas en los testigos le permitió establecer correlaciones entre los registros polínicos (Auer, 1933). La tefrocronología implementada por Auer fue de utilidad en aquellos tiempos en que aún no se habían desarrollado las técnicas de fechados radiocarbónicos. De esta manera, Auer estableció cronológicamente las posiciones cambiantes del límite estepa-bosque durante el Holoceno, haciendo una contribución significativa al conocimiento actual de la fitogeografía y del clima del Cuaternario de la Patagonia Austral (Markgraf, 2016; Prieto, 2018).

Desde entonces, mucho se ha avanzado en el estudio de la evolución del paisaje, las comunidades vegetales y su relación con los cambios climáticos. Los trabajos de Calvin Heusser (ver detalles en Heusser, 2003) y de Vera Markgraf (Markgraf, 1980, 1983, 1991, 1993; Markgraf y Huber, 2010) representan valiosos aportes al conocimiento de la historia vegetacional postglacial y de la dinámica climática de Tierra del Fuego. Durante las últimas décadas, nuevos estudios palinológicos contribuyeron a ampliar la información existente sobre las fluctuaciones ambientales y climáticas que se sucedieron en los últimos 17.000 años. La mayoría de estos estudios han sido realizados principalmente en los valles tributarios interiores de los Andes Fueguinos en el sur de Tierra del Fuego (Borromei, 1995; Mauquoy *et al.*, 2004; Borromei *et al.*, 2007, 2010, 2016), y en los depósitos marinos aflorantes a lo largo de la costa norte del Canal Beagle (Borromei y Quattrocchio, 2001, 2007; Grill *et al.*, 2002; Candel *et al.*, 2009, 2011, 2013,

2017; Candel, 2010). En el extremo suroriental de la IGTF se llevaron a cabo estudios en la localidad de Punta Moat (Borromei *et al.*, 2014) y en la Isla de los Estados (Ponce, 2009; Ponce *et al.*, 2011, 2017; Björck *et al.*, 2012). También son varios los trabajos palinológicos realizados en el área central de la IGTF (Burry *et al.*, 2007; Musotto, 2013; Musotto *et al.*, 2013, 2016, 2017a,b; Waldmann *et al.*, 2014). Por otra parte, se han efectuado reconstrucciones paleoambientales en el sector occidental de Tierra del Fuego (Markgraf, 1983; McCulloch y Davies, 2001; Fontana y Bennett, 2012; Mansilla *et al.*, 2016).

La presente contribución incluye una síntesis de los estudios palinológicos del Cuaternario tardío llevados a cabo en el sector argentino de Tierra del Fuego, sobre la base de los datos publicados por los autores de este trabajo (Fig. 1; Tab. 1). Para ello, en primer lugar se hace una breve reseña del clima y la vegetación actual del área de estudio, los materiales estudiados (turberas y depósitos de sedimentos marinos), los métodos de muestreo y las técnicas de laboratorio palinológico. En segundo lugar, se exponen los indicadores biológicos (polen, microfósiles fúngicos y microplankton de pared orgánica) utilizados en las reconstrucciones paleoambientales. Finalmente, se presenta la evolución paleoambiental sobre la base de las asociaciones palinológicas identificadas en los testigos de turberas ubicadas en el centro de la IGTF y en Bahía Franklin, en el sector suroeste de la Isla de los Estados, así como las asociaciones de palinomorfos marinos de depósitos sedimentarios ubicados en la costa norte del Canal Beagle.

El clima del último milenio se ha caracterizado por episodios multi-centenarios con anomalías de temperatura y humedad, como el Período Cálido Medieval (PCM) o Anomalía Climática Medieval (ACM) (800–1.100 años cal. AP, 1350–750 AD) y la Pequeña Edad de Hielo (PEH) (100–600 años cal. AP, 1850–1350 AD) (Moreno *et al.*, 2014). Aunque existe cierta controversia sobre las características particulares de dichos episodios, es claro que las temperaturas en el PCM fueron más cálidas que durante la PEH, un período donde en general los glaciares se extendieron en las áreas montañosas del mundo. En este sentido, se discuten los cambios en las comunidades vegetales en relación con estos episodios climáticos, en particular, a partir del análisis de los registros polínicos ubicados en la Isla de los Estados.

CLIMA Y VEGETACIÓN ACTUAL

El clima templado frío de Tierra del Fuego está influenciado principalmente por los emplazamientos del Frente Polar del Pacífico Sur y la actividad del Anticiclón del Pacífico Sur. Los vientos dominantes proceden del oeste (*westerlies*), llegando con precipitaciones fuertes y frecuentes en la costa

pacífica, y al continuar su curso hacia el este, más allá de la Cordillera de los Andes, pierden la mayor parte de su humedad y se transforman en vientos secos en el lado atlántico (Tuhkanen, 1992). Las precipitaciones muestran un marcado gradiente en dirección oeste-este, desde 2.000 mm en el extremo suroeste de la IGTF, disminuyendo en dirección nor-

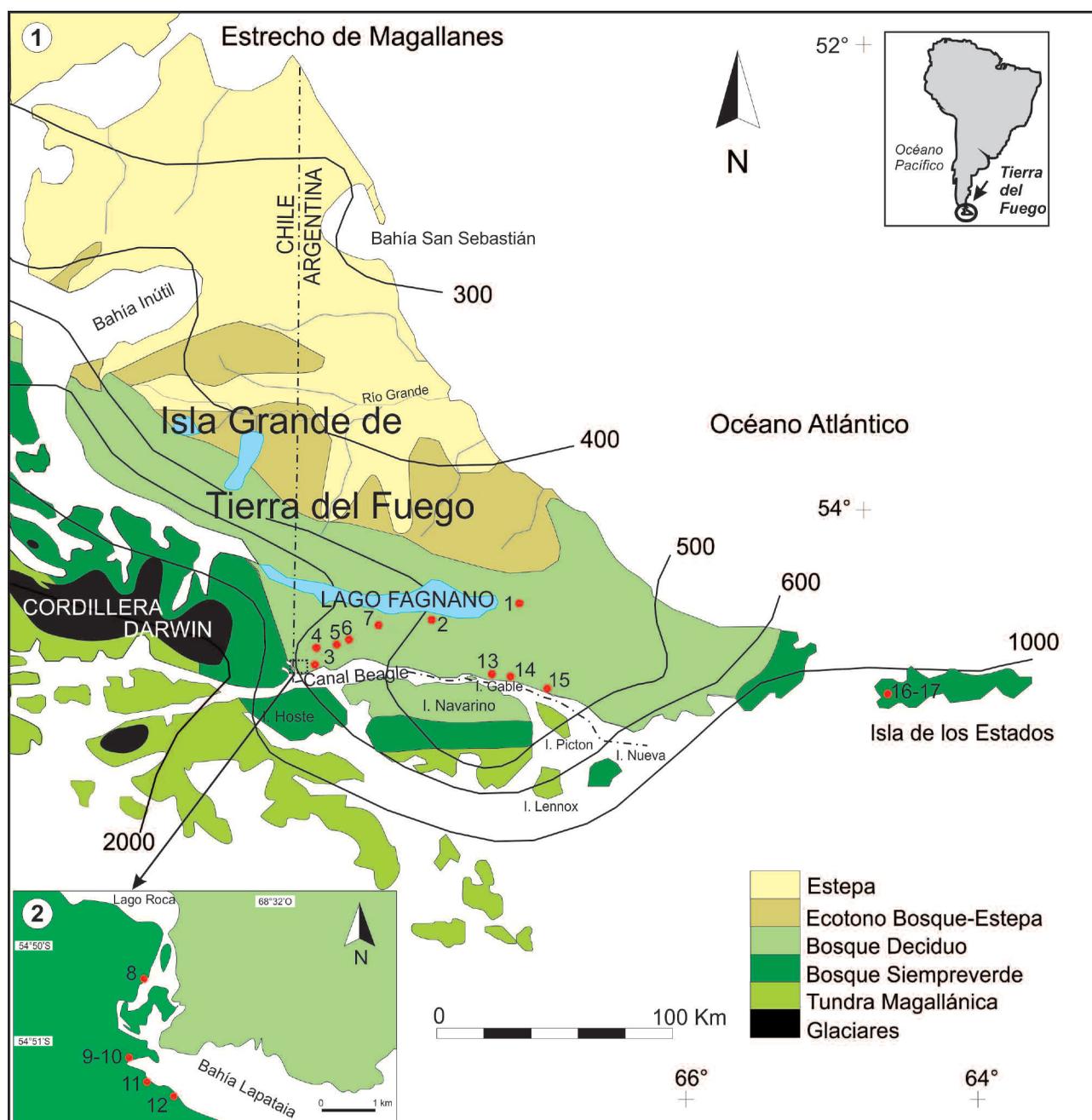


Figura 1. 1, Mapa de las principales unidades de vegetación actual de Tierra del Fuego, isohietas de precipitación media anual (mm) (modificado de Tuhkanen, 1992) y ubicación de los testigos de turberas y afloramientos mencionados en este trabajo (círculos rojos, ver Tabla 1). 2, Detalle del Archipiélago Cormoranes y valle Lago Roca-Bahía Lapataia.

TABLA 1 – Registros palinológicos del Cuaternario tardío provenientes de testigos de turberas y afloramientos de Tierra del Fuego discutidos en este trabajo

Ubicación	Sitios		Lat. sur	Long. oeste	Altitud (m s.n.m.)	Profundidad (cm)	Rango de edad (años cal. AP x 1.000)	Referencias
	N.º	Nombre						
Centro de Tierra del Fuego	1	La Correntina	54° 33'	66° 59'	206	466	0 – 15.4	Musotto et al. (2016)
	2	Terra Australis	54° 36'	67° 46'	120	737	0 – 14.3	Musotto et al. (2017b)
Valles andinos bajos	3	Cañadón del Toro	54° 49'	68° 27'	90	678	0 – 13.5	Borromei et al. (2016)
	4	Valle de Andorra	54° 45'	68° 18'	180	690	0 – 10.5	Borromei (1995) Mauquoy et al. (2004)
	5	Valle de Carbajal	54° 44'	68° 12'	140	580	0 – ?Tardiglacial	Borromei et al. (2007)
	6	Ruta Nacional 3	54° 43'	68° 90'	270	afloramiento	12.0	Borromei et al. (2007)
Valles andinos de altura	7	Las Cotorras	54° 41'	68° 02'	420	480	0 – 8.0	Borromei et al. (2010)
Canal Beagle	8	Río Ovando	54° 51'	68° 35'	2.50	80	3.8 – 3.9	Candel et al. (2009)
	9	Bahía Lapataia 1	54° 50'	68° 34'	1.65	104	5.9 – 8.5	Borromei y Quattrocchio (2001)
	10	Bahía Lapataia 2	54° 50'	68° 34'	1.95	102		Borromei y Quattrocchio (2007)
	11	Aserradero-Lapataia2	54° 51'	68° 34'	0.50	afloramiento	8.4	Rabassa et al. (2009) Candel y Louwye (2015)
	12	Arroyo Baliza	54° 51'	68° 33'	-1.50	70 – 20	2.6 – 3.5	Candel et al. (2017)
	13	Albufera Lanushuaia	54° 52'	67° 60'	¿?	0,95	post bomb – 6.0	Candel et al. (2011)
	14	Río Varela	54° 52'	67° 11'	3.0	afloramiento	6.2 – 6.4	Grill et al. (2002)
	15	Punta Moat	54° 58'	66° 44'	40	450-100	5.0 – 11.2	Borromei et al. (2014)
Isla de los Estados (Bahía Franklin)	16	IDE-1	54° 50'	64° 38'	27	330	0 – 12.6	Ponce et al. (2011)
	17	IDE-2	54° 50'	64° 38'	240	75	0 – 4.0	Ponce et al. (2017)

este hasta alcanzar valores menores de 300 mm a lo largo de la costa atlántica (Tuhkanen, 1992). Las mayores amplitudes térmicas estacionales se encuentran en el noreste de la IGTF, donde las temperaturas promedio oscilan entre 11 °C en enero y 0 °C en julio; en el sur, las temperaturas varían entre 8 °C y 4 °C, respectivamente (Heusser, 1989). El clima

de la Isla de los Estados es frío y húmedo. Las precipitaciones medias anuales se aproximan a los 2.000 mm (J.F. Ponce, inf. inédita, 2009), pero probablemente existen precipitaciones mayores en elevaciones más altas. La temperatura media estival es de 8,3 °C, mientras que la temperatura media de invierno es 3,3 °C (Ponce *et al.*, 2017). Los vientos

son constantes y fuertes, predominando del noroeste y suroeste (Kühnemann, 1976).

En Tierra del Fuego, la distribución de las comunidades vegetales coincide, en términos generales, con los gradientes climáticos y topográficos (Fig. 1). La estepa se extiende en la porción norte de la IGTF y se caracteriza por la presencia de pastizales y arbustos con precipitaciones inferiores a los 400 mm anuales (Tuhkanen, 1992). El contacto de la estepa con el bosque deciduo se produce a través de un ecotono, con un promedio anual de precipitaciones de 350–500 mm (Tuhkanen, 1992). El Bosque Deciduo está caracterizado por la asociación de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser y *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. Ambas especies crecen hasta un promedio altitudinal de 550–600 m s.n.m. y son dominantes cuando la precipitación supera los 450 mm anuales. El Bosque Siempreverde se desarrolla cuando la precipitación es superior a los 700 mm anuales, el cual está dominado por *N. betuloides* (Mirb.) Oerst., acompañado por *Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst., *Maytenus magellanica* (Lam.) Hook. f. y abundantes helechos y musgos (Moore, 1983; Heusser, 2003). La Tundra Magallánica (*magellanic moorland*) se extiende a lo largo de la costa oeste de Tierra del Fuego expuesta a los fuertes vientos, con precipitaciones anuales que superan los 1.500 mm. La Tundra Andina se desarrolla entre el límite altitudinal del bosque de *Nothofagus* y la línea de nieve (Moore, 1983; Heusser, 2003). Se observan cojines y matas de especies típicas de la zona alpina tales como *Bolax gummifera* (Lam.) Spreng., *Azorella lycopodioides* Gaudich., *Colobanthus subulatus* (d'Urv.) Hook. f. y *Drapetes muscosus* Lam. Los arbustos enanos como *Empetrum rubrum* Vahl ex Willd., *Gaultheria pumila* (L. f.) D.J. Middleton y *Myrteola nummularia* (Poir.) O. Berg también están presentes. En sectores abiertos con suelos minerales expuestos aparecen *Nassauvia latissima* Skotts. y *N. pygmaea* (Cass.) Hook. f. En áreas húmedas, particularmente a lo largo de los cursos de agua alimentados por el derretimiento de nieve o glaciares en retroceso, se pueden encontrar praderas alpinas.

En la Isla de los Estados, situada al este de la IGTF, han sido reconocidas siete formaciones o asociaciones de vegetación en relación a la altitud y la geomorfología, las cuales son similares a las descritas para la IGTF (Dudley y Crow, 1983). Las laderas bajas y valles están dominados por el

Bosque Siempreverde de *N. betuloides* y *D. winteri* (Ponce et al., 2011). En aquellos sitios expuestos a los fuertes y constantes vientos, la vegetación principal corresponde a la Formación del Páramo Magallánico, un mosaico de subunidades interdigitadas y superpuestas (asociación *E. rubrum*, asociación *Caltha* y asociación *Astelia pumila* (G. Forster) Gaudich. La Formación de las Praderas se extiende por los valles y sitios donde el crecimiento denso de los juncos da la apariencia de una pradera de pastos. La Formación del Monte se encuentra en las laderas expuestas a los fuertes vientos predominantes del oeste y suroeste, donde los árboles de *N. antarctica* y los arbustos crecen bajos y achaparrados. La Formación Alpina, ubicada generalmente alrededor de los 450 m s.n.m., presenta una cubierta vegetal escasa, y a menudo incluye formas tortuosas de *N. antarctica* y *E. rubrum*.

MATERIALES DE ESTUDIO

Turberas

Las turberas forman un grupo diverso de ecosistemas con capacidad de acumular materia orgánica muerta derivada de plantas adaptadas a vivir en condiciones de anegamiento constante, reducido contenido de oxígeno y escasa disponibilidad de nutrientes. Turba es la materia orgánica muerta en tales condiciones. Una turbera es un área donde la turba es producida y acumulada progresivamente, incrementando el espesor del depósito orgánico (Roig y Roig, 2004).

Más del 95% de la superficie ocupada por turberas en la Argentina se encuentra en la IGTF (Rabassa et al., 1996). El clima templado-frío y oceánico de la región ofrece las condiciones necesarias para la preservación de las turberas desarrolladas durante los últimos 17.000 años como así también para la formación actual de las mismas (Coronato et al., 2006). Estos ambientes son únicos por su naturaleza florística, hidrológica y ecológica y por ser ecosistemas razonablemente prístinos. Constituyen, desde el punto de vista paleoambiental, registros de información excepcionales para el extremo meridional de América del Sur (Rabassa, 2000).

Según las comunidades vegetales dominantes en superficie, se pueden distinguir tres tipos principales de turberas en Tierra del Fuego: las de ciperáceas del género *Carex*, las de musgos de *Sphagnum*, y las pulvinadas de *As-*

telia (Ponce *et al.*, 2014). Los turbales de ciperáceas se desarrollan en el área situada entre el Lago Fagnano y el Río Grande donde las precipitaciones son inferiores a 400 mm anuales (Iturraspe, 2010; Loisel y Yu, 2013). Son ambientes con vegetación herbácea de alta densidad dominada por especies del género *Carex*, gramíneas y Bryales. Son comunes los montículos o *tussocks*, producto del permafrost estacional, en los que se ubican plantas que exigen suelos de mayor escurrimiento, como *Nothofagus antarctica*, *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl y *Chilotrimum diffusum* (G. Forst.) Kuntze. Estos turbales acumulan espesores de turba variable, constituyendo en muchas oportunidades turberas de gran profundidad (Roig, 2004).

Las turberas de *Sphagnum* se presentan en las zonas del Bosque Deciduo de *N. pumilio* y *N. antarctica* (Fig. 2.1) y en menor medida en las del Bosque Siempreverde de *N. betuloides* (Collantes y Faggi, 1999). *Sphagnum magellanicum* Brid. domina conjuntamente con una rica flora de otros musgos, líquenes, hepáticas y plantas superiores (Roig, 2004). Las especies más frecuentemente asociadas son *Empetrum rubrum*, *Carex magellanica* Lam., *Oreobolus obtusangulus* Gaudich., *Tetroncium magellanicum* Willd., *Rostkovia magellanica* (Lam.) Hook. f. y *Marsippospermum grandiflorum* (L. f.) Hook. f. Actualmente, estas turberas ombrotroficas están situadas entre las isohietas de 450 y 600 mm de precipitación anual (Roig y Roig, 2004).

Las turberas duras de *Astelia* forman comunidades muy densas y compactas con alta retención del agua de lluvia (Roig, 1998). La especie dominante es *A. pumila*, con túmulos poco prominentes y amplios. La acompaña *Donatia fascicularis* J.R. Forst. y G. Forst., que se mezcla con la anterior en una proporción varias veces menor. También están presentes *E. rubrum* y *Caltha dioneifolia* Hook. f. Algunos árboles se instalan en ellas, *N. betuloides* y *Drimys winteri*, pero alcanzan un pobre desarrollo. La profundidad de la acumulación de turba es superior al metro. Este tipo de turbera se encuentra en el extremo oriental de Tierra del Fuego. No existen registros climáticos para esta región; sin embargo, el desarrollo de las comunidades del Bosque Siempreverde sugiere precipitaciones anuales superiores a 700 mm (Tuhkanen, 1992).

En la Isla de los Estados se desarrollan extensos turbales, pudiéndose distinguir tres tipos de turberas, a saber: 1-

Turberas de tipo gramíneo, con ciperáceas, juncáceas y otras especies asociadas como *A. pumila*, *Drosera uniflora* Willd., murtilla, líquenes y helechos (J.F. Ponce, inf. inédita, 2009); 2- Turberas dominadas por *Sphagnum*, que forma montículos acompañado por ciperáceas, juncáceas y droseráceas (*D. uniflora*). Presentan características similares a los depósitos de turba ombrotrofica que predominan en Tierra del Fuego (Kühnemann, 1976); 3- Turberas dominadas por *A. pumila*, con *Caltha appendiculata* Pers. y *C. dioneifolia*. *M. grandiflorum* y *E. rubrum* aparecen como elementos secundarios. Este tipo de turbal se observa en el sector sureste de Tierra del Fuego (Correa, 1998).

Depósitos de sedimentos marinos

La costa norte del Canal Beagle está caracterizada por depósitos marinos discontinuos, mayormente de arenas y gravas, originados durante la transgresión marina del Holoceno. Debido a las características topográficas de la región, estos depósitos no se extienden lateralmente y comprenden escasos metros, excepto en el sector occidental donde la presencia del Lago Roca y el Archipiélago Corno-ranes habría permitido la entrada del mar al menos 4 km hacia el interior del continente (Gordillo, 1993). Entre Bahía Lapataia e Isla Gable se han reconocido tres niveles de playas del Holoceno ubicados a 8–10, 4–6 y 1,5–3 m s.n.m, respectivamente (Gordillo *et al.*, 1992; Gordillo, 1993; Rabassa *et al.*, 2000, 2009). Hacia el este del canal, en la zona de Río Varela, los depósitos marinos se encuentran sumergidos bajo la línea de mareas o sepultados por secuencias fluviales en las cercanías de las desembocaduras de los ríos (Grill *et al.*, 2002; Rabassa *et al.*, 2004). Estos depósitos marinos están compuestos básicamente por arenas gruesas que alternan con estratos de rodados. Sedimentos finos, de tipo arcilloso, solo se encuentran en pequeñas áreas dentro del sector occidental del Canal Beagle (Gordillo, 1993). El control depositacional de este sistema marino fue atribuido en parte a factores glacioeustáticos y en parte a movimientos neotectónicos (Rabassa *et al.*, 1992; Bujalesky *et al.*, 2004).

Un punto importante a tener en cuenta cuando se trabaja con sedimentos marinos fósiles es el efecto reservorio, o envejecimiento aparente, el cual se refiere a un error sistemático originado cuando el reservorio de carbono en

los sedimentos o conchillas, en contacto con masas de aguas de diferentes edades, difiere del atmosférico. El reservorio puede tener una edad aparente de cientos o miles

de años más viejo respecto del carbono atmosférico contemporáneo (Figini, 1993). En consecuencia, las edades de estos depósitos fueron calibradas utilizando el programa



Figura 2. 1, Vista general de la turbera Terra Australis. 2, Muestreo de la turbera Cañadón del Toro con muestreador tipo ruso. 3, Detalle del tramo basal del testigo de turba con sedimento arcilloso, localidad Terra Australis. 4, Detalle de un tramo del testigo de turba de *Sphagnum*, localidad Terra Australis. 5, Vista general del sitio Aserradero-Lapataia 2, Archipiélago Cormoranes, Canal Beagle. 6, Muestreo realizado con cucharín en el sitio Aserradero-Lapataia 2. En las secuencias marinas el intervalo de muestreo es cada 2 cm.

Calib 7.1 (Stuiver *et al.*, 2015) y la curva Marine13 (Reimer *et al.*, 2013), teniendo en cuenta la corrección por el efecto reservorio en el área del Canal Beagle, el cual es de 221 ± 40 años (Gordillo *et al.*, 2015).

MUESTREO Y TÉCNICAS DE LABORATORIO

Previo a la obtención del testigo sedimentario de una turbera, se realizan perforaciones en la zona central de la misma con una distancia de ca. 30 a 40 m, para determinar el sector de máxima profundidad y así obtener el registro más antiguo. La sección fósil se extrae con una sonda tipo rusa, con sacatestigo de 5 cm de diámetro y tramos acoplables de 50 cm cada uno (Fig. 2.2–4). En una primera etapa, los tramos obtenidos son fotografiados y descriptos estratigráficamente de manera detallada. Luego, son colocados en medias cañas de tubos de PVC y envueltos en bolsas plásticas para su posterior traslado. Finalmente, los tramos son almacenados y conservados en heladera o en cámara fría hasta ser submuestreados en el laboratorio.

En cuanto a los sedimentos marinos, la existencia potencial de los mismos puede ser inferida a partir de la correlación entre los datos altimétricos de los depósitos sedimentarios y la cota máxima alcanzada por el nivel del mar durante la transgresión del Holoceno. La elección de los sitios de muestreo de dichos depósitos dependerá de las características sedimentológicas propias que sugieran una posible influencia marina, tales como presencia de moluscos y de sedimentos pelíticos oscuros, estos últimos indicadores de condiciones reductoras propias de ambientes acuáticos (Fig. 2.5–6).

Para la selección de las técnicas de procesamiento palinológico a emplear, se tienen en cuenta los siguientes aspectos: el grado de resolución del muestreo, el método elegido para calcular la concentración polínica, la aplicación de tratamientos químicos apropiados para la preservación de los palinomorfos, el tipo de minerales a eliminar y los indicadores biológicos a estudiar, entre otros (Chambers *et al.*, 2011). En la Figura 3 se ilustra un diagrama de flujo con los

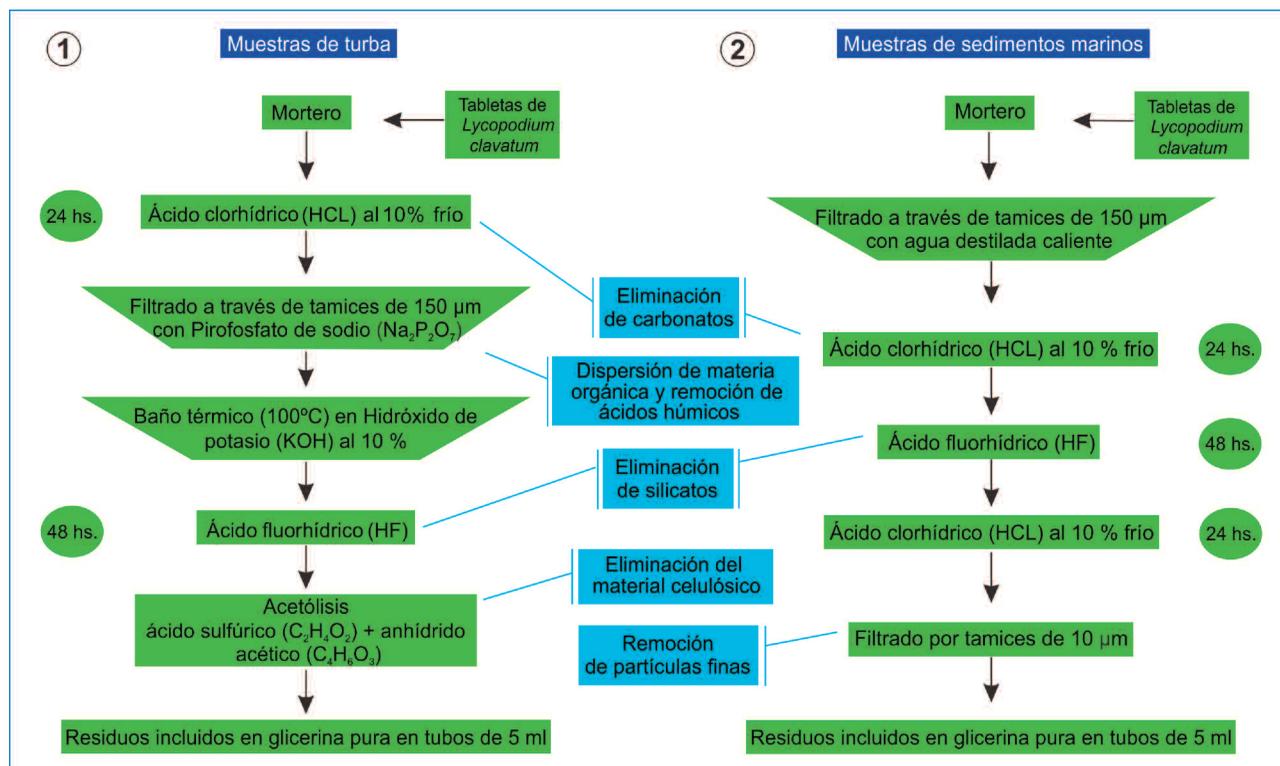


Figura 3. Diagrama de flujo con las técnicas de procesamiento palinológico empleadas en el Laboratorio de Palinología (INGEOSUR-CONICET, UNS): 1, para muestras fósiles de turba; 2, para muestras de sedimentos marinos.

pasos que se siguen habitualmente durante el procesamiento de las muestras fósiles de turba y de sedimentos marinos en el Laboratorio de Palinología del Instituto Geológico del Sur (INGEOSUR-CONICET, UNS).

PRINCIPALES INDICADORES BIOLÓGICOS UTILIZADOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL

Polen

Las turberas son consideradas depósitos óptimos para los estudios palinológicos, dado que el polen suele preservarse mejor en medio anaerobio y ácido. Los musgos formadores de turba del género *Sphagnum* liberan protones (H⁺), creando un ambiente ácido (pH<5) que inhibe los procesos de descomposición (Paredes, 2015). Por otro lado, la compactación de *Sphagnum* en los niveles inferiores restringe el movimiento descendente del polen, de manera que no se considera importante en la escala de tiempo involucrada en los estudios palinológicos (Birks y Birks, 1980).

Una de las dificultades para el análisis polínico radica en la imposibilidad de determinar ciertos taxones por debajo del nivel de género o familia. Por ejemplo, cuando se hace referencia al polen de *Nothofagus* tipo *dombeyi*, se están considerando tres especies, las cuales se desarrollan al sur de los 50° S y cuyos granos de polen comparten características morfológicas: *N. antarctica*, *N. pumilio* y *N. betuloides* (Heusser, 1971). Algunos autores han intentado diferenciar estas especies aplicando distintas técnicas. Auer *et al.* (1955) emplearon el engrosamiento anular, la distribución de espinas, y el tamaño de los granos; mientras que Markgraf y D'Antoni (1978) el número de espinas por unidad de área. Fontana y Bennett (2012) calcularon el número promedio de aperturas de acuerdo con von Post (1929). Recientemente, Fernández *et al.* (2016) han demostrado que los rasgos morfológicos no permiten diferenciar estas especies de *Nothofagus*. Esos y otros estudios (Auer, 1974; Markgraf, 1980, 1983) sugieren que los primeros árboles que habrían colonizado los terrenos deglaciados en Tierra del Fuego corresponderían a *N. antarctica*. Consideraciones similares fueron realizadas por Fesq-Martin *et al.* (2004) por analogía con los requerimientos ecológicos de *N. antarctica* en áreas recientemente deglazadas. Esta especie tiene un amplio rango de tolerancia a la variación de las condiciones

hídricas y térmicas, y es común observarla en aquellos sitios menos favorables para el desarrollo de las otras especies arbóreas (Pisano, 1977; Donoso, 1993). Por otra parte, ciertos taxones que se asocian directamente con *Nothofagus* son de utilidad para la interpretación de los registros polínicos, tal es el caso de *Misodendrum* y *D. winteri*. *Misodendrum* es una planta hemiparásita que infecta específicamente a las especies de *Nothofagus* (Tercero-Bucardo y Kitzberger, 2004). La intensidad de infección depende de la luz y de la disponibilidad de huéspedes, siendo mínima con bajas densidades de *Nothofagus*, máxima en niveles intermedios (parque, bosque discontinuo) y declinando en los bosques cerrados (Simi *et al.*, 2017). El registro de *Misodendrum* indica la presencia local de las comunidades boscosas (Markgraf, 1983; Musotto *et al.*, 2016). En Bahía Franklin (Isla de los Estados), el desarrollo del Bosque Siempreverde fue inferido a partir del incremento en la abundancia de polen de *Nothofagus* (posiblemente *N. betuloides*), y del registro de *D. winteri* (Ponce, 2009; Ponce *et al.*, 2011, 2017). Ambos taxones son típicos de las comunidades actuales de este bosque (Moore, 1983).

Una de las metodologías para la reconstrucción de las comunidades involucra la caracterización de los distintos tipos de vegetación por medio de los espectros polínicos contemporáneos (usualmente de muestras de superficie) y su comparación con los espectros fósiles (Birks y Birks, 1980). En Tierra del Fuego hay escasos estudios centrados en el contenido polínico de muestras de superficie (Heusser, 1989; Trivi de Mandri *et al.*, 2006; Ponce *et al.*, 2011; Musotto *et al.*, 2012). En este sentido, la relación existente entre la vegetación y el polen es compleja, y esto podría derivarse de los fenómenos de convergencia (*i.e.*, asociaciones polínicas similares derivadas de diferente vegetación) o divergencia (*i.e.*, diferentes asociaciones polínicas resultantes de una única comunidad vegetal) (Iglesias *et al.*, 2017). Un ejemplo de convergencia lo constituiría la vegetación desarrollada durante el Tardiglacial en las tierras bajas a lo largo del Canal Beagle. En general, los espectros polínicos muestran comunidades vegetales postglaciales caracterizadas por arbustos, brezales, hierbas y especies palustres con escasos árboles de *Nothofagus*, las cuales por analogía son afines tanto a la estepa como a la Tundra Andina. Por tal

motivo, Heusser (2003) interpretó dicha vegetación regional como una estepa-tundra indiferenciada.

Microfósiles fúngicos

Los microfósiles fúngicos brindan información útil sobre el contenido de humedad del suelo y las condiciones del sustrato –como plantas huéspedes específicas o tipo de materia orgánica en descomposición– de modo que su estudio constituye un complemento valioso para la interpretación de los ambientes depositacionales (Cugny *et al.*, 2010). El material fúngico comprende restos de micelio, esporas, hifopodios, cuerpos reproductivos o fragmentos de ellos. Sin embargo, dada la naturaleza de esas estructuras, solo algunos grupos taxonómicos son hallados en el registro fósil y el grado de preservación depende principalmente de las características de las paredes celulares. Por ejemplo, aquellas esporas que poseen pared gruesa y/o melanizada se conservan en buenas condiciones, mientras que la mayoría de las esporas pequeñas, de paredes delgadas y hialinas, documentadas en los análisis aeromicológicos, raramente se fosilizan (van Geel, 2001). Varios estudios sobre microfósiles fúngicos señalan que las esporas registradas en un ambiente son, en su mayoría, de ocurrencia estrictamente local, que se fosilizan cerca de su lugar de origen o bien se depositan a corta distancia del sitio de esporulación (van Geel y Aptroot, 2006). En el centro-sur de la IGTF, las contribuciones relativas a los registros fúngicos en turberas del Pleistoceno tardío–Holoceno se han incrementado en la última década (Mauquoy *et al.*, 2004; Borromei *et al.*, 2010; Musotto, 2013; Musotto *et al.*, 2013, 2017a,b). Además, Musotto *et al.* (2012) estudiaron los restos fúngicos en muestras de superficie con el fin de obtener análogos actuales. Los registros fúngicos mencionados en esos trabajos comprenden representantes de los Phyla Ascomycota, Basidiomycota y Glomeromycota. En la Tabla 2 se presenta la ubicación taxonómica de los restos fúngicos reconocidos en las secuencias fósiles de La Correntina, Terra Australis, Valle de Andorra y Las Cotorras (sitios 1, 2, 4, y 7, respectivamente, Fig. 1.1). En la Figura 4 se ilustran los principales microfósiles fúngicos identificados hasta el presente.

Microplancton de pared orgánica

El estudio del microplancton de pared orgánica, principalmente quistes de dinoflagelados, constituye una herramienta de gran utilidad para el análisis de los registros estratigráficos de alta resolución provenientes de áreas marinas. Numerosos trabajos han demostrado la existencia de una estrecha relación entre las asociaciones de quistes de dinoflagelados (o dinoquistes) y las condiciones del agua de mar como temperatura, salinidad, disponibilidad de nutrientes, productividad primaria y profundidad de las masas de agua, estacionalidad y extensión de la cubierta de hielo marino (de Vernal *et al.*, 2001, 2005; Radi y de Vernal, 2008). Por lo tanto, las variaciones en su registro son interpretadas en función de los cambios oceanográficos y atmosféricos.

En la IGTF, los sedimentos marinos del Holoceno aflorantes a lo largo de la costa norte del Canal Beagle se caracterizan por asociaciones de palinomorfos acuáticos dominadas por especies de dinoquistes del Orden Peridinales junto a otras algas, acritarcos, revestimientos de foraminíferos y huevos de copépodos, los cuales sugieren el desarrollo de ambientes estuarinos con salinidad baja a moderada probablemente debido a la descarga de agua de fusión glacial. Cabe mencionar que los dinoquistes identificados representan las primeras menciones para las altas latitudes de la Argentina. En la Tabla 3 se presenta la lista taxonómica de los palinomorfos acuáticos reconocidos en las secuencias fósiles de Bahía Lapataia, Aserradero-Lapataia 2, Río Varela, Albufera Lanushuaia, Río Ovando y Arroyo Baliza (sitios 9, 10, 11, 14, 13, 8 y 12, respectivamente, Fig. 1). En la Figura 5 se ilustran los principales taxones fósiles identificados. Asimismo, el estudio de sedimentos superficiales de fondo de canal permitió caracterizar los sectores oeste, central y este del Canal Beagle. El sector occidental se corresponde con un ambiente de transición salobre-marino con un gran aporte de agua dulce y de nutrientes a través de los ríos de acuerdo con los altos porcentajes de *Halodinium* sp., palinomorfo de agua salobre utilizado como trazador de descarga fluvial y directamente relacionado con precipitaciones dentro de la cuenca fluvial (Durantou *et al.*, 2012). Este sector tiene un gran número de arroyos de agua dulce provenientes de los glaciares de circo ubicados en los valles andinos altos (Isla *et al.*, 1999). El sector central pre-

TABLA 2 – Listado de microfósiles fúngicos identificados en las turberas de la IGTF estudiadas: La Correntina (Musotto *et al.*, 2013, 2017a); Terra Australis (Musotto *et al.*, 2017a,b); Valle de Andorra (Mauquoy *et al.*, 2004); Las Cotorras (Borromei *et al.*, 2010). Para los tipos fúngicos indicados como 'HdV-xxx' (HdV = Hugo de Vries- Laboratory, University of Amsterdam, The Netherlands) ver Miola (2012)

Localidades	La Correntina	Terra Australis	Valle de Andorra	Las Cotorras
Edad años cal. AP	15.400	14.300	10.500	8000
<i>Microfósiles fúngicos</i>				
<i>División ASCOMYCOTA Cavalier-Smith 1998</i>				
<i>Anthostomella cf. fuegiana</i> Spegazzini 1887 (Tipo HdV-4)	X			X
<i>Byssothecium circinans</i> Fuckel 1861 (Tipo HdV-16)		X		X
<i>Chaetomium sp.</i> (Tipo HdV-7A)				X
<i>Clasterosporium caricinum</i> (Tipo HdV-126)				X
<i>Gaeumannomyces sp.</i> (Tipo HdV-126)	X	X	X	
<i>Gelasinospora sp.</i> (Tipo HdV-1)	X	X		
<i>Ascoma indet. 2</i> (fide Musotto <i>et al.</i> , 2013)	X			
<i>Microthyrium sp.</i> (Tipo HdV-8B)				X
<i>cf. Microthyrium fagi</i> Ellis 1977		X		
<i>Pleospora sp.</i> (Tipo HdV-3B)				X
<i>Tipo-Sordaria</i> (fide van Geel <i>et al.</i> , 2003) (Tipo HdV-55A)	X	X		X
<i>Tipo-Sporormiella</i> (fide van Geel <i>et al.</i> , 2003) (Tipo HdV-113)	X	X		X
<i>cf. Ustulina deusta (=Kretzschmaria deusta)</i> (Tipo HdV-44)				X
<i>cf. Xylariaceae/Sordariaceae/Coniochaetaceae</i> (fide Gelorini <i>et al.</i> , 2011)	X			
<i>cf. Byssothecium alpestre</i> (Tóth) Boise 1989 (fide Mauquoy <i>et al.</i> , 2004) (Tipo HdV-810)	X	X	X	X
<i>División BASIDIOMYCOTA R.T. Moore 1980</i>				
<i>Tipo-Uredinales</i>	X	X		
<i>División GLOMEROMYCOTA C. Walker y A. Schüßler 2001</i>				
<i>Glomus sp.</i> (Tipo HdV-1103)	X	X		
<i>Glomus cf. fasciculatum</i> (Tipo HdV-207)				X
<i>Hongos mitospóricos</i>				
<i>Alternaria sp.</i>	X	X		
<i>Arthrinium puccinioides</i> Kunke y Schmidt 1823		X		
<i>cf. Dictyosporium sp.</i>		X		
<i>Spegazzinia tessarthra</i> Berkeley y M.A. Curtis 1886 (Tipo HdV-1018A-B)		X		
<i>cf. Sporidesmium sp.</i>	X			
<i>Fragmento de conidio helicospórico indet. 1</i> (fide Musotto <i>et al.</i> , 2017b)		X		
<i>Tipo 364</i> (fide Hooghiemstra, 1984)		X		
<i>Incertae sedis</i>				
<i>Tipo HdV-5</i>			X	X
<i>Tipo HdV-7B</i>			X	X
<i>Tipo HdV-123</i>				X
<i>Tipo HdV-263</i>	X			
<i>Tipo HdV-411</i>				X
<i>Tipos HdV-811-812-813-814</i>				X
<i>Tipo 370</i> (fide Hooghiemstra, 1984)	X	X		

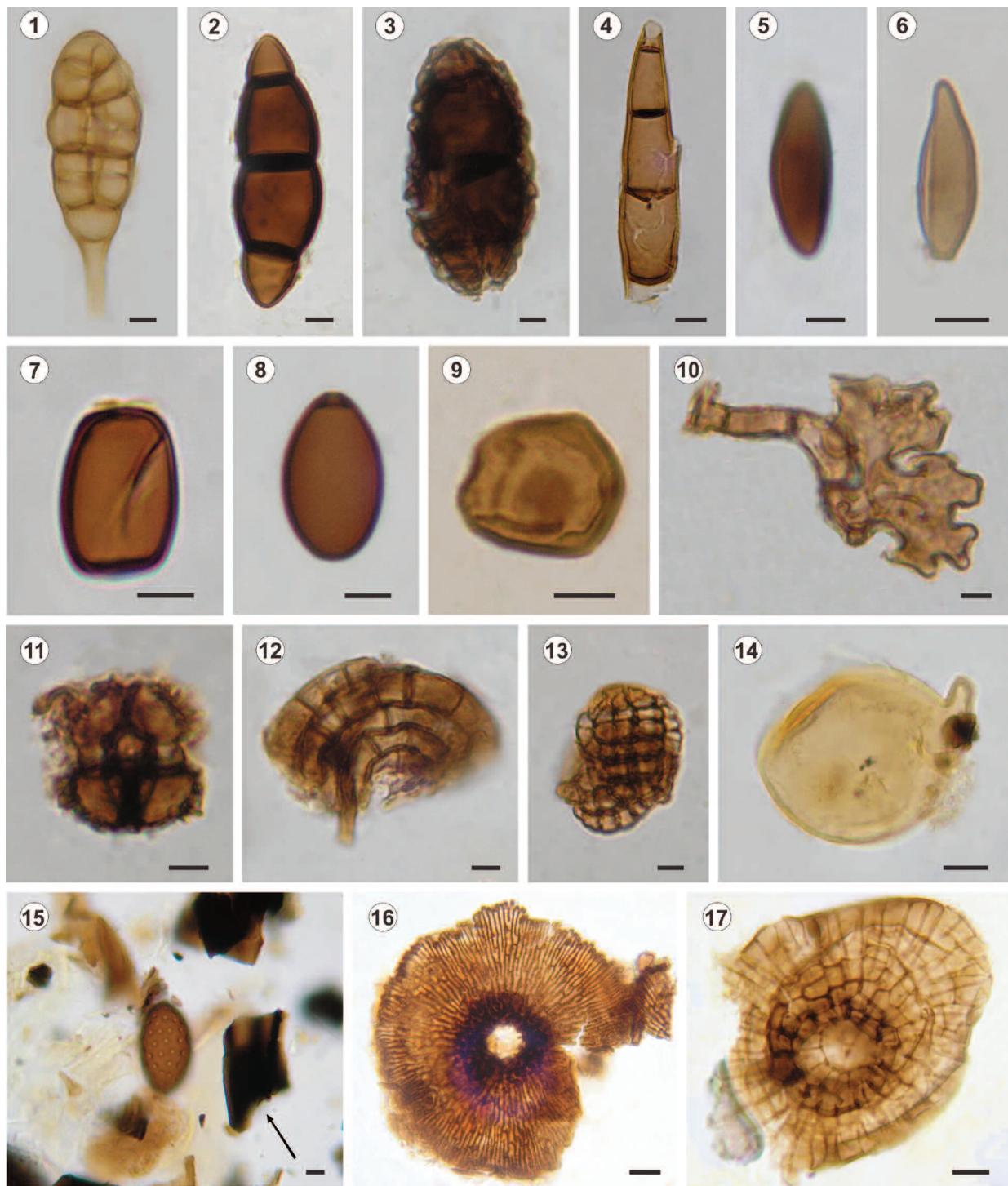


Figura 4. Principales microfósiles fúngicos registrados en las turberas La Correntina y Terra Australis. Escala= 5 µm, excepto en Figuras 4, 14, 16 y 17= 10 µm. Número de muestra seguido por coordenadas *England Finder*. 1, *Alternaria* sp., UNSP TLC 3547: S27 (Musotto *et al.*, 2013); 2, Tipo 810 cf. *Bysothecium alpestre* (fide Mauquoy *et al.*, 2004) UNSP TA 3795: Y27/1 (Musotto *et al.*, 2017b); 3, *Bysothecium circinans*, UNSP TA 4079: Y37 (Musotto *et al.*, 2017b); 4, cf. *Sporidesmium* sp., UNSP TLC 3371: M29/2 (Musotto *et al.*, 2013); 5, cf. Xylariaceae/Sordariaceae/Coniochaetaceae (fide Gelorini *et al.*, 2011), UNSP TLC 3547: J44 (Musotto *et al.*, 2013); 6, *Anthostomella* cf. *fuegiana*, UNSP TLC 3524: Y27/1 (Musotto *et al.*, 2013); 7, Tipo-*Sporormiella*, UNSP TLC 3238: X42 (Musotto *et al.*, 2013); 8, Tipo-*Sordaria*, UNSP TLC 3522: Y46/1 (Musotto *et al.*, 2013); 9, *Arthrinium puccinioides*, UNSP TA 4000: U38/4 (Musotto *et al.*, 2017b); 10, Hifopodio de *Gaeumannomyces* sp., UNSP TA 3737: O3 (Musotto *et al.*, 2017a); 11, *Spegazzinia tessartha*, UNSP TA 3698: B44/4 (Musotto *et al.*, 2017b); 12, Fragmento de conidio helicospórico indet. 1, UNSP TA 3826: U45 (fide Musotto *et al.*, 2017b); 13, cf. *Dictyosporium* sp., UNS TA 3700: G12; 14, *Glomus* sp., UNSP TLC 3300: L36 (Musotto *et al.*, 2013); 15, *Gelasinospora* sp., UNSP TLC 3301: X43/1, la flecha indica un fitoclasto oxidado (Musotto *et al.*, 2013); 16, cf. *Microthyrium fagi*, UNSP TA 3958: X46 (Musotto *et al.*, 2017b); 17, Ascoma indet. 2, UNSP TLC 3241: F29/2 (fide Musotto *et al.*, 2013).

TABLA 3 – Listado de dinoquistes y otros palinomorfos acuáticos identificados en las localidades marinas estudiadas (modificado de Candel y Borrromei, 2013). Abreviaturas: BL, Bahía Lapataia (Borrromei y Quattrocchio, 2007); AS, Aserradero-Lapataia 2 (Candel y Louwye, 2015); RV, Río Varela (Grill et al., 2002); AL, Albufera Lanushuaia (Candel et al., 2011); RO, Río Ovando (Candel et al., 2009); AB, Arroyo Baliza (Candel et al., 2017). Para los tipos indicados como 'HdV-xxx' (HdV = Hugo de Vries- Laboratory, University of Amsterdam, The Netherlands) ver Miola (2012)

Localidades	BL	AS	RV	AL	RO	AB
Edad años cal. AP	8.500– 5.900	8.400	6.400– 6.200	6.000– post bomb	3.900– 3.800	3.500– 2.600
<i>Dinoquistes</i>						
<i>Peridinales</i>						
<i>Brigantedinium cariacense</i> (Wall 1967) Lentin y Williams 1993		x				x
<i>Brigantedinium simplex</i> Wall 1965 ex Lentin y Williams 1993		x			x	x
<i>Brigantedinium</i> spp.	x	x	x	x	x	x
<i>Dubridinium caperatum</i> Reid 1977		x				x
<i>Dubridinium</i> cf. <i>D. sp.</i>		x		x		x
<i>Echinidinium delicatum</i> Zonneveld 1997		x				x
<i>Echinidinium</i> cf. <i>E. delicatum</i> Zonneveld 1997					x	
<i>Echinidinium granulatum</i> Zonneveld 1997		x		x	x	x
<i>Echinidinium</i> cf. <i>E. granulatum</i> Zonneveld 1997					x	x
<i>Echinidinium</i> spp.		x		x	x	x
<i>Islandinium cezare</i> (de Vernal et al., 1989 ex de Vernal en Rochon et al. 1999) Head et al. 2001						x
<i>Islandinium minutum</i> (Harland y Reid en Harland et al., 1980) Head et al., 2001		x		x	x	x
<i>Islandinium</i> cf. <i>I. minutum</i> (Harland y Reid en Harland et al., 1980) Head et al., 2001		x				
<i>Pentapharsodinium</i> cf. <i>P. dalei</i> Indelicato y Loeblich III 1986					x	x
<i>Quinquecupis concreta</i> (Reid 1977) Harland 1977		x				x
<i>Quinquecupis</i> sp.		x				x
<i>Selenopemphix nephroides</i> (Benedek 1972) Benedek y Sarjeant 1981	x	x	x	x	x	x
<i>Selenopemphix quanta</i> (Bradford 1975) Matsuoka 1985		x		x	x	x
<i>Selenopemphix</i> cf. <i>S. quanta</i> (Bradford 1975) Matsuoka 1985		x		x		x
<i>Selenopemphix</i> sp.		x			x	x
<i>Trinovantedinium applanatum</i> (Bradford 1977) Bujak y Davies 1983		x				x
<i>Votadinium calvum</i> Reid 1977		x				x
<i>Votadinium spinosum</i> Reid 1977		x		x		x
<i>Votadinium</i> sp.		x				x
<i>Gonyaulacales</i>						
<i>Operculodinium centrocarpum</i> Deflandre y Cookson 1955 sensu Wall 1967	x		x			x
<i>Operculodinium</i> cf. <i>O. centrocarpum</i> Deflandre y Cookson 1955 sensu Wall 1967					x	
<i>Spiniferites lazus</i> Reid 1974		x				
<i>Spiniferites ramosus</i> (Ehrenberg 1838) Mantell 1854 sensu lato						x
<i>Spiniferites</i> sp.	x		x			
<i>Spiniferites</i> spp.					x	x
<i>Gymnodinales</i>						
<i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton 1914		x		x	x	x
<i>Polykrikos schwartzii</i> Bütschli 1873		x		x	x	x

TABLA 3 - Continuación

Localidades	BL	AS	RV	AL	RO	AB
Edad años cal. AP	8.500– 5.900	8.400	6.400– 6.200	6.000– post bomb	3.900– 3.800	3.500– 2.600
<i>Acrítarcos</i>						
<i>Acrítarco sp. 1</i> (fide Candel et al., 2011)				x		
<i>Halodinium sp.</i>	x	x	x	x	x	x
<i>Michrystidium sp.</i>			x		x	x
<i>Palaeostomocystis fritilla</i> (Bujak 1984) Roncaglia 2004		x				x
<i>Palaeostomocystis subtilithecra</i> Roncaglia 2004		x				x
<i>Palaeostomocystis sp. 1</i>						x
<i>Sigmopollis sp.</i>					x	
<i>Radiosperma corbiferum</i> Meunier 1910		x				x
<i>Otras algas</i>						
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing 1849	x	x	x		x	x
<i>Cymatiosphaera sp.</i>		x			x	x
<i>Debarya sp.</i>		x				
<i>Spirogyra sp.</i>		x		x	x	x
<i>Tasmanites sp.</i>		x		x		x
<i>Tipo HdV-128</i>		x				
<i>Tipo HdV-150</i>		x				
<i>Tipo HdV-181</i>		x				
<i>Zygnema sp.</i>	x	x		x	x	x
<i>Zoomorfos</i>						
Huevos de copépodos	x	x	x	x	x	x
Foraminíferos	x	x	x	x	x	x

senta una alta participación de palinomorfos acuáticos, siendo los quistes de dinoflagelados los mejor representados con una alta abundancia y diversidad de especies, principalmente Peridinales, acompañados por *Halodinium sp.*, *Radiosperma corbiferum*, *Polyasterias sp.*, *Botryococcus braunii* y *Botryococcus sp.*, y por una mayor participación de foraminíferos, sugiriendo un ambiente marino-transicional con aguas ricas en nutrientes y salinidades variables debido a un alto aporte de agua dulce por los ríos aledaños (Candel, 2010; Candel *et al.*, 2012). El sector oriental del canal se corresponde con ambientes marinos con influencia de las aguas del Océano Atlántico. Allí se registraron altos porcentajes del género *Spiniferites* y abundantes revestimientos de foraminíferos, sugiriendo ambientes marinos o marino-salobres de plataforma (Tyson, 1995). En general, las aso-

ciaciones actuales de microplancton están dominadas por Protoperidinales, las cuales se vinculan con ambientes estuarinos afectados por la descarga de agua de escorrentía superficial resultando en una baja salinidad de las aguas superficiales del mar. Las asociaciones de palinomorfos acuáticos y condiciones ambientales actuales serían similares a las registradas durante el Holoceno Medio-Tardío (Candel, 2010; Candel *et al.*, 2012, 2013).

RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL PARA EL ARCHIPIÉLAGO DE TIERRA DEL FUEGO: TRES CASOS DE ESTUDIO

Turberas La Correntina y Terra Australis

Los análisis polínicos y de microfósiles fúngicos de las muestras provenientes de las turberas Terra Australis y La

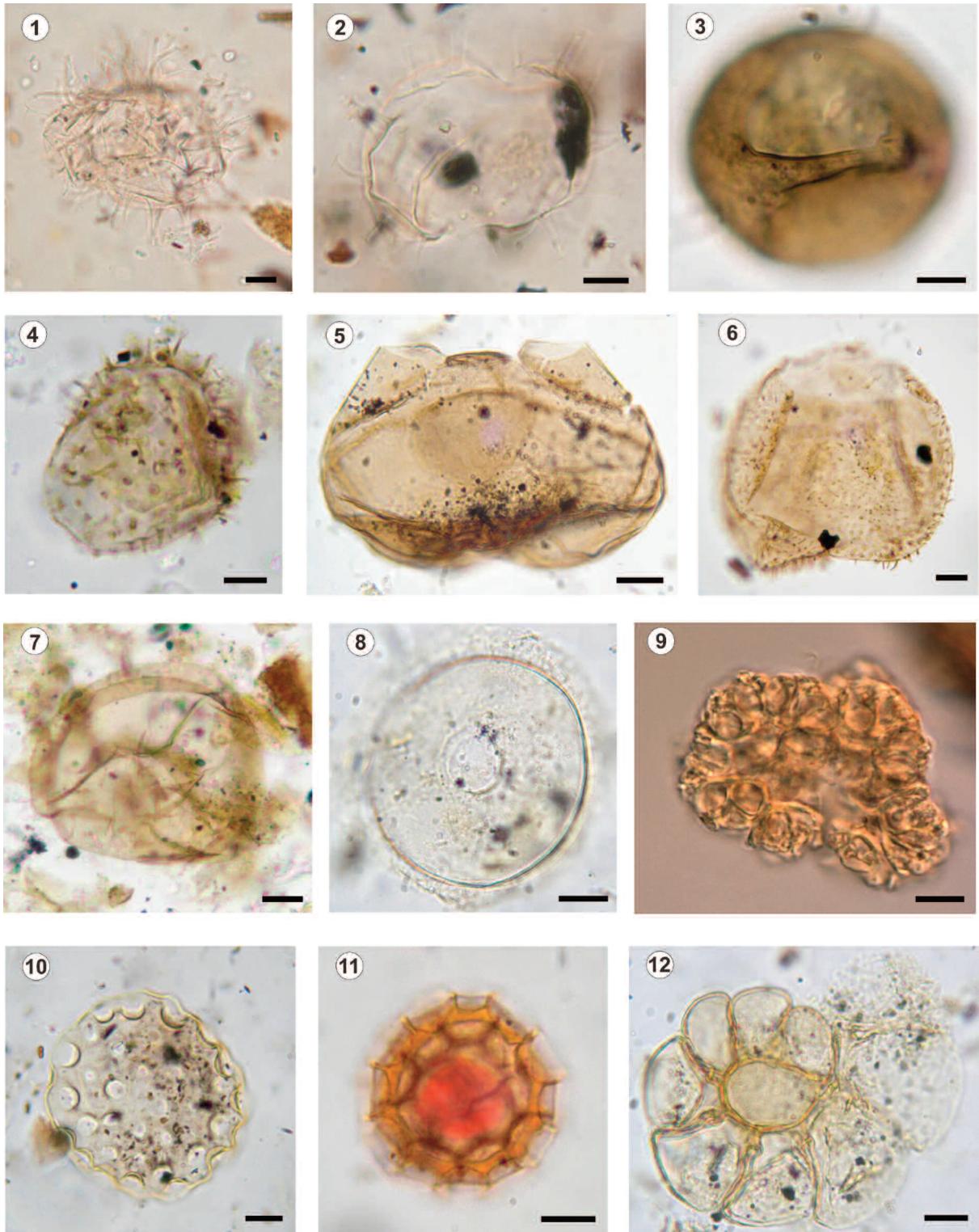


Figura 5. Principales palinomorfos acuáticos registrados en los sedimentos marinos fósiles localizados en la costa norte del Canal Beagle. Escala= 10 μ m. Número de muestra seguido por coordenadas *England Finder*. 1, *Spiniferites* sp., UNSP BL843a-K53 (Candel y Borrromei, 2013); 2, *Operculodinium centrocarpum*, UNSP RV1532a-F23/3 (Candel y Borrromei, 2013); 3, *Brigantedinium simplex*, UNSP AS3053-P46/2 (Rabassa *et al.*, 2009); 4, *Islandinium minutum*, UNSP AL2587-R44 (Candel y Borrromei, 2013); 5, *Votadinium calvum*, UNSP AB3055-G39/3 (Rabassa *et al.*, 2009); 6, *Votadinium spinosum*, UNSP AL2638-Q47/4 (Candel y Borrromei, 2013); 7, *Selenopemphix nephroides*, UNSP AL2588-N18 (Candel *et al.*, 2011); 8, *Halodinium* sp., UNSP AB3055-M38/4 (Rabassa *et al.*, 2009); 9, *Botryococcus braunii*, UNSP AB14-M36/1 (Candel *et al.*, 2017); 10, *Zygnuma* sp., UNSP RO2097-U57/1 (Candel y Borrromei, 2013); 11, *Cymatiosphaera* sp., UNSP RO2100-Y44/3 (Candel y Borrromei, 2013); 12, Revestimiento de foraminífero, UNSP AS3053-C18/4 (Rabassa *et al.*, 2009).

Correntina, ubicadas en las vertientes pacífica y atlántica de la Cordillera de los Andes, respectivamente (sitios 1 y 2, Fig. 1.1), permitieron la reconstrucción paleoambiental para el sector central de la IGTF (Figs. 6, 7). En términos generales, los dos sitios muestran durante el Tardiglacial una vegetación dominada por arbustos (Asteraceae subf. Asteroideae, *Empetrum rubrum*), gramíneas (Poaceae) y hierbas (*Acaena*, Caryophyllaceae), análoga a las comunidades de la estepa que se desarrollan actualmente en el norte de la IGTF, dada la ausencia de los taxones típicos de la Tundra Andina (e.g., *Bolax gummifera*, *Azorella lycopodioides*, *Drapetes muscosus* y *Myrteola nummularia*) (Musotto *et al.*, 2016). Las condiciones climáticas áridas y frías indican un desplazamiento del margen sur del cinturón de los vientos del oeste hacia el Ecuador, y/o debilitamiento como se ha sugerido a partir de estudios de modelado climático (Rojas *et al.*, 2009; Markgraf y Huber, 2010). La transición hacia el Holoceno se caracterizó por variaciones de temperatura y precipitaciones, probablemente bajo la influencia de cambios en la extensión del hielo marino y en la posición del Frente Subpolar Antártico (Markgraf y Huber, 2010). La estrecha relación entre algunos tipos polínicos y hongos permite inferir la presencia de las plantas que generaron el ambiente propicio para el desarrollo de los mismos. Por ejemplo, el registro de *Glomus* – hongo micorrízico– se asocia a condiciones ambientales más secas y al desarrollo de comunidades gramíneas. En la IGTF, *Glomus* ha sido registrado en el suelo rizosférico de algunas gramíneas frecuentes en los pastizales degradados por el sobrepastoreo (Mendoza *et al.*, 2002) y en muestras superficiales de la estepa fueguina (Musotto *et al.*, 2012). La vegetación arbórea postglacial está pobremente representada en ambos perfiles; sin embargo, en Terra Australis, el registro conjunto de *Misodendrum* y de restos de cuerpos reproductivos de cf. *Microthyrium fagi* permitió inferir la presencia de árboles en el entorno próximo de la turbera. *M. fagi* ha sido identificado sobre hojas muertas de *N. pumilio* (Arambarri y Gamundi, 1984), mientras que ejemplares de cf. *M. fagi* fueron reconocidos en muestras de superficie provenientes del Bosque Deciduo (Musotto *et al.*, 2012). Así también, el registro de esporas coprófilas (e.g., Tipo-*Sordaria* y Tipo-*Sporormiella*) a lo largo de los perfiles sugiere la presencia de animales herbívoros en el ámbito de ambas turberas.

En Terra Australis, a partir de ca. 11.200 años cal. AP, el paisaje muestra la fisonomía de un ecotono bosque-estepa, indicando el comienzo de la expansión de *Nothofagus* en el área. En La Correntina, con posterioridad a ca. 11.500 años cal. AP, se desarrolló una vegetación abierta de pastizales y arbustos con escasos árboles de *Nothofagus*, y a partir de 9.400 años cal. AP el ecotono bosque-estepa prevalece en el área. Los estudios realizados en el centro y sur de la IGTF señalaron una alta frecuencia de incendios de carácter regional que habrían sido favorecidos por las condiciones climáticas más secas que las actuales y por la actividad de las poblaciones humanas en la estepa (Heusser, 2003). Durante el Holoceno Temprano los vientos del oeste se habrían debilitado y migrado hacia latitudes más altas, en consonancia con un aumento en las temperaturas registradas a lo largo de la Península Antártica (Bentley *et al.*, 2009; Mansilla *et al.*, 2016). En las turberas La Correntina y Terra Australis, el registro de esporas pirófilo-carbonícolas de *Gelasinospora* en los niveles fósiles con abundancia de restos vegetales carbonizados sustenta también la existencia de incendios en el área estudiada. Por otro lado, la permanencia de *Glomus* indicaría condiciones relativamente secas en relación con las comunidades vegetales del ecotono.

Las condiciones paleoambientales más frías y húmedas, que prevalecieron durante el Holoceno Medio-Tardío, habrían favorecido el desarrollo del bosque cerrado de *Nothofagus*, en relación con una intensificación y/o migración de los vientos del oeste (Heusser, 2003; Markgraf y Huber, 2010). Sin embargo, la expansión del bosque no fue simultánea en estos sitios. Así, en Terra Australis el bosque cerrado se habría establecido ca. 6.500 años cal. AP, y en La Correntina con posterioridad a 5.300 años cal. AP. En el ámbito de las turberas, la disminución de las ciperáceas sugiere que las condiciones minerotróficas evidenciadas anteriormente, cambiaron hacia condiciones de ombrotrofia con desarrollo de turberas de *Sphagnum*. Asimismo, la abundancia de Microthyriaceae se relacionaría con la presencia de las comunidades del bosque bajo condiciones de mayor humedad efectiva. En La Correntina, el registro de *Alternaria* y cf. *Sporidesmium* también se asocia con dichas comunidades. La presencia de *Alternaria* se ha documentado en las muestras de superficie tanto de Bosque Deciduo como Siemprevive (Martínez *et al.*, 2001; Musotto *et al.*, 2012) y

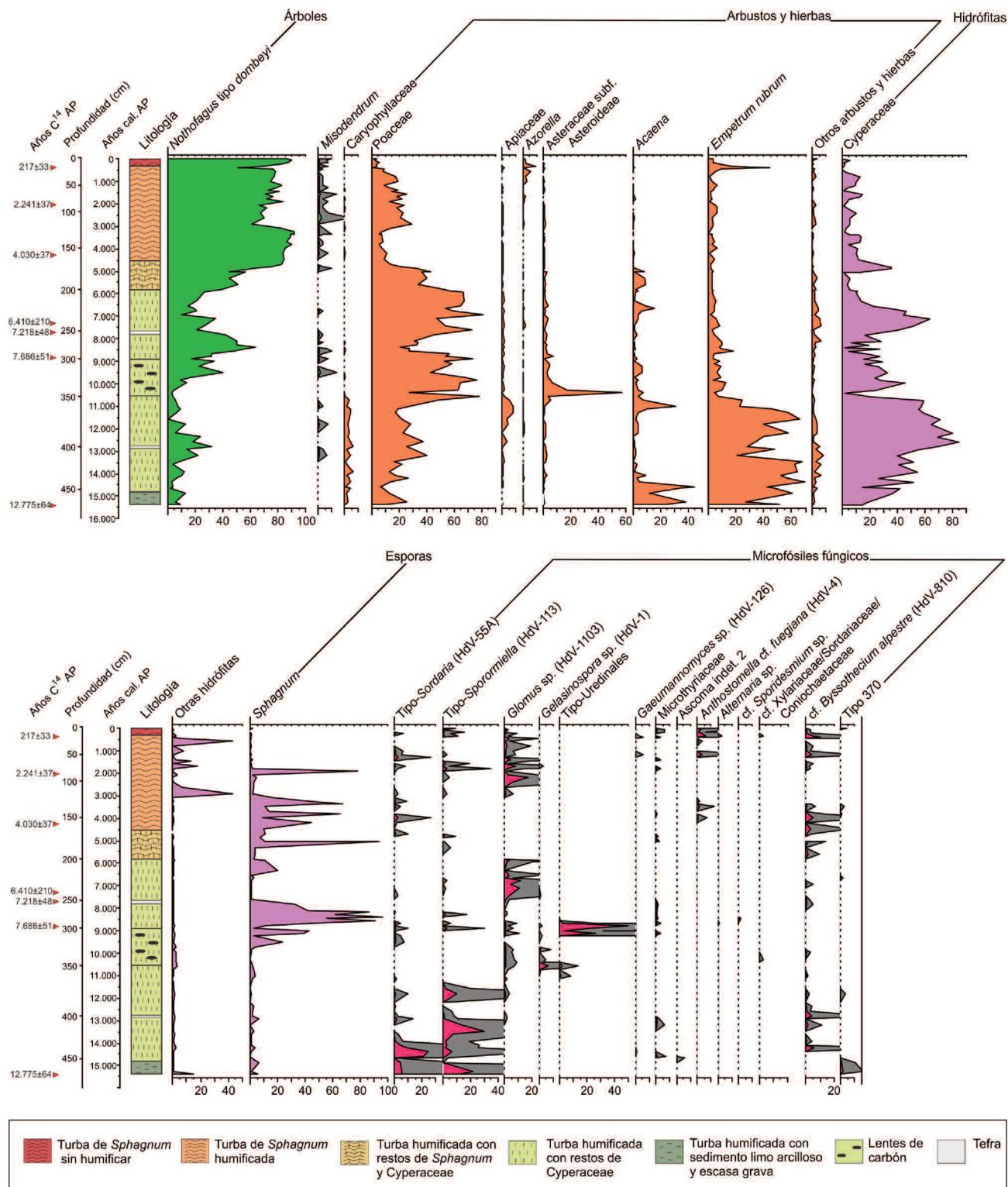


Figura 6. Diagrama de frecuencias relativas de los componentes polínicos y fúngicos del perfil La Correntina (modificado de Musotto *et al.*, 2017a).

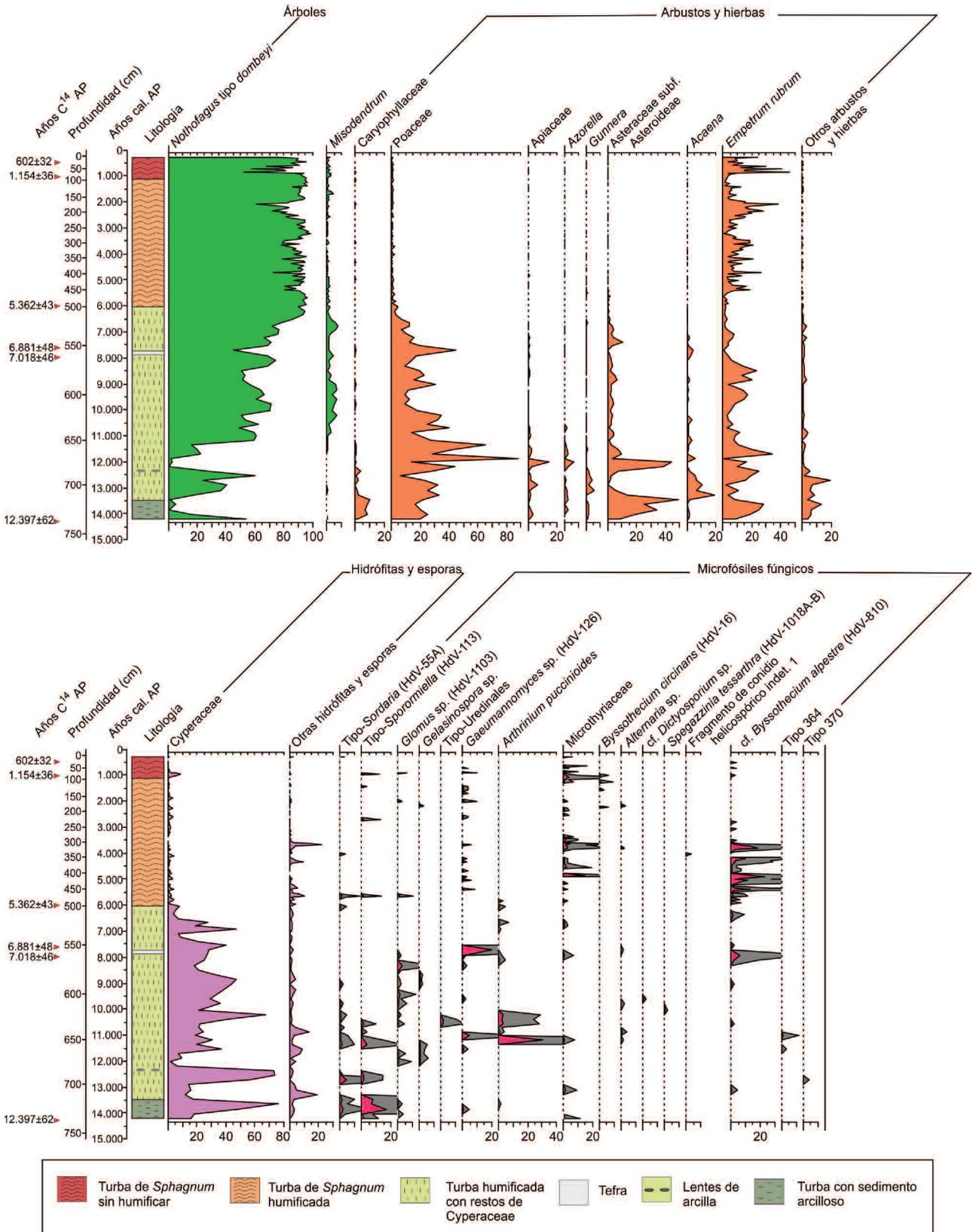


Figura 7. Diagrama de frecuencias relativas de los componentes polínicos y fúngicos del perfil Terra Australis (modificado de Musotto *et al.*, 2017a).

en turberas de *Astelia* (Paredes, 2015). En Terra Australis, el registro de *Spegazzinia tessartha* indicaría la presencia del Bosque Deciduo, ya que esta especie se ha reportado asociada con *N. pumilio* (Godeas y Arambarri, 2007). Por otro lado, los hifopodios de *Gaeumannomyces* se correlacionarían con la ocurrencia de ciperáceas y gramíneas.

El desarrollo asincrónico de las diferentes paleocomunidades vegetales en las localidades estudiadas podría deberse al distinto grado de sensibilidad de los ecosistemas a las fluctuaciones ambientales y climáticas en relación con las condiciones locales de emplazamiento y con su ubicación geográfica. Ambas turberas se encuentran situadas en vertientes opuestas de la Cordillera de los Andes, y en consecuencia, se ven afectadas de manera diferente por el gradiente de precipitación oeste-este.

Isla de los Estados

A partir del análisis polínico de una turbera ubicada en Bahía Franklin (sitio 17, Fig. 1) (Ponce et al., 2017), suroeste de la Isla de los Estados, se infirieron variaciones paleoambientales durante los últimos 1.000 años relacionadas con la PEH. Dicho evento ha sido reconocido también a partir del análisis de *multiproxies* en turberas de los valles andinos interiores de la IGTF, como la turbera del Valle de Andorra (sitio 4, Fig. 1) (Mauquoy et al., 2004), y en la turbera Las Cotorras ubicada en un valle interior de altura (sitio 7, Fig. 1) (Borromei et al., 2010). En el espectro polínico (turbera IDE-2) de Bahía Franklin se observó con anterioridad a ca. 500 años cal. AP, el desarrollo de las comunidades propias del Bosque Siempreverde (Dudley y Crow, 1983) evidenciado por el predominio de *Nothofagus* (97%) (posiblemente *N. betuloides*) en asociación con *Drimys winteri* (3%) (Fig. 8). En el perfil polínico del sitio IDE-1 (sitio 16, Fig. 1) se observó una reducción del Bosque Siempreverde entre 1.000 y 500 años cal. AP que fue relacionada con el PCM (Ponce et al., 2011). En IDE-2, a partir de ca. 500 años cal. AP se habrían registrado condiciones paleoambientales muy frías y ventosas. Los valores de frecuencia de *Nothofagus* (14%) y *D. winteri* (<1%) decrecieron abruptamente alcanzando valores mínimos a ca. 100 años cal. AP, al tiempo que se extendieron los brezales de *E. rubrum* (80%). Es interesante señalar la presencia de *Misodendrum* (3%) con posterioridad a ca. 700 años cal. AP, cuando las frecuencias de *Nothofagus* mostraron una

tendencia decreciente. Por analogía con su requerimiento ecológico, el registro de polen de *Misodendrum* estaría evidenciando disponibilidad de luz y de hospedantes en relación con comunidades más abiertas del bosque. Luego desaparece probablemente en coincidencia con el deterioro climático durante la PEH. Actualmente, la mortalidad de esta planta hemiparásita se vincula frecuentemente con la muerte de la especie hospedadora, o con eventos climáticos extremos o de disturbio tales como heladas, sequías o incendios, provocando la muerte diferencial del muérdago y la supervivencia del hospedador (Tercero-Bucardo y Kitzberger, 2004). Durante los últimos ca. 100 años cal. AP, se observó una recuperación de las comunidades del bosque al tiempo que se retrotraen los brezales de *E. rubrum*.

Canal Beagle

Las asociaciones palinológicas identificadas en los depósitos marinos localizados en la costa norte del Canal Beagle (sitios 8–14, Fig. 1; Tab. 3), permitieron reconstruir la historia depositacional de estos sedimentos e inferir las condiciones paleoambientales existentes durante la transgresión marina del Holoceno en el sur de Tierra del Fuego. En general, las asociaciones muestran la predominancia de palinomorfos terrestres (polen y esporas) sobre los acuáticos (dinoquistes, acritarcos, foraminíferos, entre otros). Durante la incursión marina en el Canal Beagle, la vegetación que predominaba a lo largo del canal y en el área litoral, corresponde a comunidades boscosas cerradas de *Nothofagus*, indicando una gran humedad efectiva por la acción moderadora del mar. Estas condiciones se habrían extendido hasta los últimos 1.000 años cuando se observó un cambio con el predominio de una vegetación litoral de pastizales y arbustos y el desarrollo de un bosque abierto. En cuanto a las asociaciones de palinomorfos acuáticos, las mismas muestran la evolución desde ambientes de agua dulce proglaciales hacia ambientes más salobres hasta alcanzar las condiciones actuales en el canal. Entre 8.500 y 6.200 años cal. AP, las asociaciones de palinomorfos acuáticos identificadas para las localidades de Bahía Lapataia, Aserradero-Lapataia 2 y Río Varela se caracterizan por una baja diversidad de especies de dinoquistes (e.g., *Brigantidium* spp. y *Selenopemphix* sp.) y de otros taxones marinos con una mayor participación de algas dulceacuícolas como *Spirogyra*

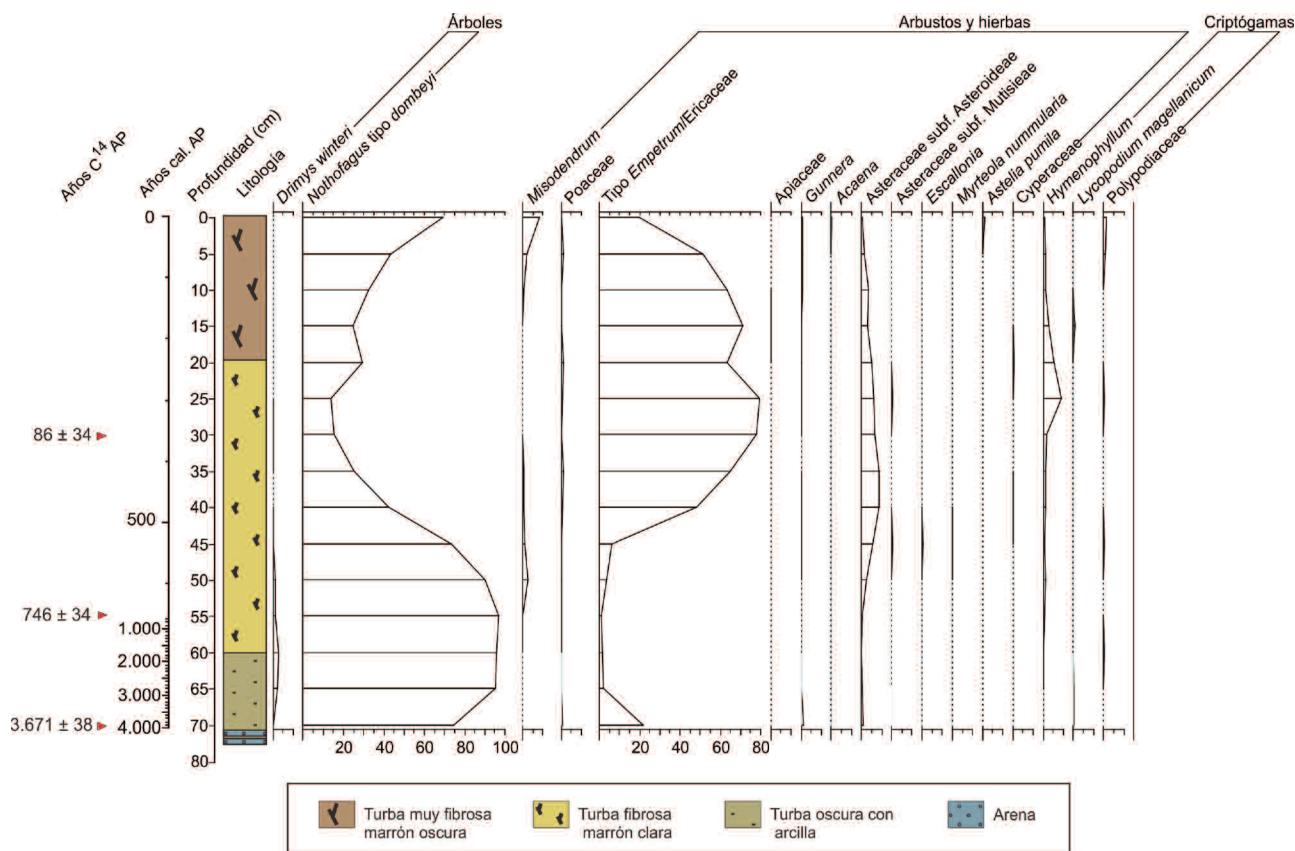


Figura 8. Diagrama polínico de frecuencias relativas de la sección IDE-2, Bahía Franklin (modificado de Ponce *et al.*, 2017).

y *Zygnema*, indicando un ambiente nerítico interno a externo, con salinidad baja y variable, temperatura del agua templado-fría y abundancia de nutrientes disueltos por aporte de agua dulce por derretimiento glacial. Con posterioridad a 6.000 años cal. AP, el paulatino ingreso de agua de mar en el canal es acompañado por un aumento en la diversidad de especies de dinoquistes junto con acritarcos, foraminíferos y huevos de copépodos como se observó en las localidades de Albufera Lanushuaia (sitio 13, Fig. 1) (Candel *et al.*, 2011), Arroyo Baliza (sitio 12, Fig. 1) (Candel *et al.*, 2017) y Río Ovando (sitio 8, Fig. 1). Ambientes estuarinos con aguas ricas en nutrientes por el aporte por escorrentía superficial y salinidades bajas a moderadas caracterizan este período, donde *Brigantedinium* spp. es el taxón dominante. Hacia 3.500 años cal. AP, se registraron asociaciones caracterizadas por los dinoquistes *Brigantedinium* spp., *Echinidinium granulatum*, *Selenopemphix nephroides*, *S. quanta* e *Islandinium cezare*, junto con acritarcos, foraminíferos y algas dulceacuícolas a marino salobres (*Zygnema* sp., *Spi-*

rogyra sp., *Cymatiosphaera* sp., *Tasmanites* sp.), propias de ambientes marinos marginales con salinidades moderadas y temperaturas templado-frías, comparables con aquellas observadas en los sedimentos modernos del fondo del Canal Beagle.

En particular, en la localidad de Río Ovando (Fig. 9) se observó un cambio notable en la composición de la asociación marina entre 3.900 y 3.800 años cal. AP. La asociación de dinoquistes dominada exclusivamente por el complejo *Islandinium-Echinidinium* sugiere la ocurrencia de "especies oportunistas" en relación con un incremento en el aporte de agua dulce proveniente de la fusión de los glaciares (Candel *et al.*, 2009) como consecuencia de cambios en la temperatura y la precipitación (Candel y Borromei, 2016) (Fig. 9). Por otra parte, la baja diversidad observada en la asociación podría ser el resultado de condiciones restringidas y estrés ambiental con salinidades, a menudo, inestables (Gorin y Steffen, 1991).

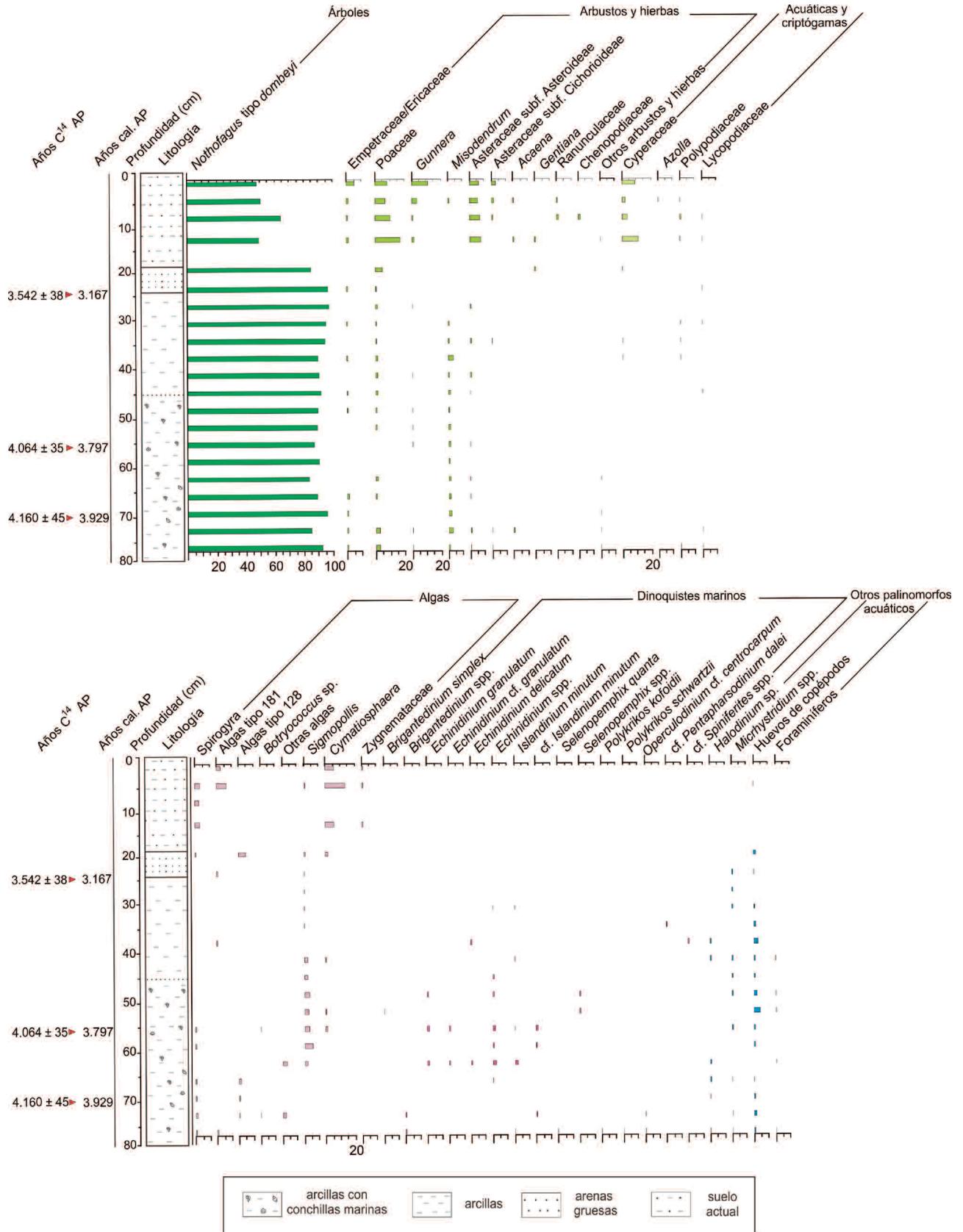


Figura 9. Diagrama de frecuencias relativas de los componentes polínicos y acuáticos de la sección Río Ovando (modificado de Candel, 2010).

PERSPECTIVAS ABIERTAS PARA EL ESTUDIO PALINOLÓGICO DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE TIERRA DEL FUEGO

La mayoría de los estudios palinológicos desarrollados en las últimas décadas han sido realizados en el sector centro-sur de la IGTF principalmente en secuencias de turberas y afloramientos de niveles de turba fósil, los cuales constituyen importantes reservorios de información paleoambiental del Cuaternario tardío. En el futuro se espera contribuir al conocimiento de los cambios ambientales ocurridos durante los últimos 1.000 años, con énfasis en los eventos climáticos del PCM y la PEH, a partir de los resultados palinológicos de testigos obtenidos de lagunas de altura de los Andes Fueguinos del sur de la IGTF. Por otro lado, los datos disponibles para el norte de la IGTF no permiten elaborar, hasta el momento, un escenario detallado de la vegetación y el clima postglacial en esa región. Un estudio palinológico reciente evidenció fluctuaciones entre períodos áridos y húmedos durante el Pleistoceno tardío–Holoceno, probablemente asociadas a variaciones en las precipitaciones en relación con cambios en la frecuencia de los vientos portadores de humedad (Borromei *et al.*, 2018). En este sentido, las lagunas semipermanentes son objeto de interés en cuanto a su rol tanto paleoambiental como arqueológico, bajo la suposición de que fueron sitios propicios para la concentración de fauna local y grupos humanos. Nuevos estudios de secuencias sedimentarias de paleosuelos y de depósitos eólicos y lacustres en la estepa de la IGTF aportarán datos respecto de las características de estas oscilaciones climáticas.

El análisis palinológico de los sedimentos marinos modernos así como de depósitos del Holoceno aflorantes a lo largo de la costa norte del Canal Beagle, proporcionó los elementos para comprender la historia de los ecosistemas actuales terrestres y marinos, su dinámica y su capacidad de reacción ante el cambio climático. Esto ha permitido identificar las fluctuaciones cuaternarias del nivel del mar en el ámbito de Tierra del Fuego. El desarrollo de nuevos estudios en testigos de fondo marino extraídos del Canal Beagle ampliará el conocimiento sobre la evolución paleoambiental de dicho canal y los cambios del nivel del mar ocurridos durante el Tardiglacial y el Holoceno. De igual manera, el aná-

lisis de los depósitos sedimentarios localizados en cercanías a la costa atlántica en el centro-norte de la IGTF permitirá obtener información acerca de la transgresión marina del Holoceno en este sector de la isla a fin de correlacionar con los datos disponibles del sector sur de Tierra del Fuego e Isla de los Estados.

La integración de la información palinológica con los resultados provenientes de otros indicadores (geomorfológicos, paleomagnéticos y micropaleontológicos) permitirá establecer un modelo paleoclimático más preciso para el extremo austral de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a Aldo R. Prieto por la invitación a participar en este volumen temático y por sus comentarios constructivos. También se agradecen los aportes realizados por V. Markgraf y un árbitro anónimo. Este trabajo se realizó con el apoyo económico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), PIP 112-201301-00323 y de la Secretaría General de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional del Sur (SGCyT), PGI 24/H126.

BIBLIOGRAFÍA

- Arambarri, A.M. y Gamundi, I.J. 1984. Micoflora de la hojarasca de *Nothofagus pumilio* y *N. obliqua* II. *Darwiniana* 25: 255–265.
- Auer, V. 1933. Verschiebungen der Wald- und Steppengebiete Feuerland's in postglazialer Zeit. *Acta Geographica* 5: 1–313.
- Auer, V. 1974. The isorhythmicity subsequent to the Fuego-Patagonian and Fennoscandian ocean levels transgressions and regressions of the latest glaciation. The significance of tephrochronology, C-14 dating and micropaleontology for Quaternary research. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. A, III, Geologica Geographica* 115: 1–88.
- Auer, V., Salmi, M. y Salminen, K. 1955. Pollen and spore types of Fuego Patagonia. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. A, III, Geologica Geographica* 43: 1–14.
- Bentley, M.J., Hodgson, D.A., Smith, J.A. *et al.* 2009. Mechanisms of Holocene palaeoenvironmental change in the Antarctic Peninsula region. *The Holocene* 19: 51–69.
- Birks, H.J. y Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Arnold (Publishers) Limited, London, 289 p.
- Björck, S., Rundgren, M., Ljung, K., Unkel, I. y Wallin, Å. 2012. Multi-proxy analyses of a peat bog on Isla de los Estados, easternmost Tierra del Fuego: a unique record of the variable Southern Hemisphere Westerlies since the last deglaciation. *Quaternary Science Reviews* 42: 1–14.
- Borromei, A.M. 1995. Análisis polínico de una turbera holocénica en el Valle de Andorra, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 311–319.
- Borromei, A.M. y Quattrocchio, M. 2001. Palynological study of Holocene marine sediments from Bahía Lapataia, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 33: 61–70.
- Borromei, A.M. y Quattrocchio, M. 2007. Palynology of Holocene marine deposits at Beagle Channel, southern Tierra del Fuego,

- Argentina. *Ameghiniana* 41: 161–171.
- Borromei, A.M., Coronato, A., Franzén, L.G. et al. 2010. Multiproxy record of Holocene paleoenvironmental change, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286: 1–16.
- Borromei, A.M., Coronato, A., Quattrocchio, M., Rabassa, J., Grill, S. y Roig, C. 2007. Late Pleistocene–Holocene environments in Valle Carbajal, Fuegian Andes valley, southern South America. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 321–335.
- Borromei, A.M., Musotto, L.L., Coronato, A., Ponce, J.F. y Pontevedra-Pombal, X. 2016. Postglacial vegetation and climate changes inferred from a peat pollen record in the Río Pipo valley, southern Tierra del Fuego. En: M. Martínez y D. Olivera (Eds.), *Palinología del Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 16, p. 168–183.
- Borromei, A.M., Ponce, J.F., Coronato, A., Candel, M.S., Olivera, D. y Okuda, M. 2014. Reconstrucción de la vegetación posglacial y su relación con el ascenso relativo del nivel del mar en el extremo este del canal Beagle, Tierra del Fuego. *Andean Geology* 41: 362–379.
- Borromei, A.M., Candel, M.S., Musotto, L.L. et al. 2018. Late Holocene wet/dry intervals from Fuegian steppe at Laguna Carmen, southern Argentina, based on a multiproxy record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 499: 56–71.
- Burby, L.S., Trivi de Mandri, M.E. y D'Antoni, H.L. 2007. Modern analogues and past environments in central Tierra del Fuego, Argentina. *Anales Instituto de la Patagonia* 35: 5–14.
- Bujalesky, G., Coronato, A., Roig, C. y Rabassa, J. 2004. Holocene differential tectonic movements along the Argentine sector of the Beagle Channel (Tierra del Fuego) inferred from marine palaeoenvironments. *Bollettino di Geofisica Teorica e Applicata* 45: 235–238.
- Candel, M.S. 2010. [*Cambios relativos del nivel del mar en el Canal Beagle, Tierra del Fuego (Cenozoico Tardío), en base al análisis palinológico*. Tesis doctoral, Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 194 p. Inédita.]
- Candel, M.S. y Borromei, A.M. 2013. Caracterización taxonómica y paleoecológica de la Ingresión del Holoceno en el Canal Beagle (Tierra del Fuego), en base a las asociaciones de dinoquistes y otros palinomorfos acuáticos. *Revista Brasileira de Paleontología* 16: 245–262.
- Candel, M.S. y Borromei, A.M. 2016. Palaeoenvironmental reconstruction of late Quaternary marine sequences, Tierra del Fuego (Argentina). En: M. Martínez y D. Olivera (Eds.), *Palinología del Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 16, p. 184–201.
- Candel, M.S., Borromei, A.M., Martínez, M.A. y Bujalesky, G. 2013. Palynofacies analysis of surface sediments from Beagle Channel and its application as modern analogues for Holocene records of Tierra del Fuego, Argentina. *Palynology* 37: 62–76.
- Candel, M.S., Borromei, A.M., Martínez, M.A., Gordillo, S., Quattrocchio, M. y Rabassa, J. 2009. Middle–Late Holocene palynology and marine mollusks from Archipiélago Cormoranes area, Beagle Channel, southern Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 273: 111–122.
- Candel, M.S. y Louwye, S. 2015. Palaeoenvironmental conditions during the Holocene transgressive–regressive event in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, southern Argentina. *6º Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología (Ushuaia), Actas*: 140.
- Candel, M.S., Louwye, S. y Borromei, A.M. 2017. Reconstruction of the late Holocene paleoenvironment of the western Beagle Channel (Argentina) based on a palynological analysis. *Quaternary International* 442: 2–12.
- Candel, M.S., Martínez, M.A. y Borromei, A.M. 2011. Palinología y palinofacies de una secuencia marina del Holoceno mediotardío: Albufera Lanushuaia, Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 14: 297–310.
- Candel, M.S., Radi, T., de Vernal, A. y Bujalesky, G. 2012. Distribution of dinoflagellate cysts and other aquatic palynomorphs in surface sediments from the Beagle Channel, southern Argentina. *Marine Micropaleontology* 96–97: 1–12.
- Chambers, F.M., van Geel, B. y van der Linden, M. 2011. Considerations for the preparation of peat samples for palynology, and for the counting of pollen and non-pollen palynomorphs. *Mires and Peat* 7: Artículo 11, 1–14.
- Collantes, M.B. y Faggi, A.M. 1999. Los humedales del sur de Sudamérica. En: A.I. Malvárez (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO, Montevideo, Uruguay, p. 15–25.
- Coronato, A., Roig, C., Collado, L. y Roig, F. 2006. Geomorphologic emplacement and vegetation characteristics of Fuegian peatlands, southernmost Argentina, South America. En: I.P. Martini, A. Martínez Cortizas y W. Chesworth (Eds.), *Peatlands: Evolution and Records of Environmental and Climate Changes. Developments in Earth Surface Processes Series* 9. Elsevier, Amsterdam, p. 111–128.
- Correa, M.N. 1998. *Flora Patagónica*, parte 1. Colección Científica del I.N.T.A. Tomo VIII. Buenos Aires, 391 p.
- Cugny, C., Mazier, F. y Galop, D. 2010. Modern and fossil non-pollen palynomorphs from the Basque mountains (western Pyrenees, France): the use of coprophilous fungi to reconstruct pastoral activity. *Vegetation History and Archaeobotany* 19: 391–408.
- de Vernal, A., Eynaud, F., Henry, M. et al. 2005. Reconstruction of sea-surface conditions at middle to high latitudes of the Northern Hemisphere during the Last Glacial Maximum (LGM) based on dinoflagellate cyst assemblages. *Quaternary Science Reviews* 24: 897–924.
- de Vernal, A., Henry, M., Matthiessen, J. et al. 2001. Dinoflagellate cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: the new 'n=677' data base and its application for quantitative palaeoceanographic reconstruction. *Journal of Quaternary Science* 16: 681–698.
- Donoso, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile, 483 p.
- Dudley, T.R. y Crow, G.E. 1983. A contribution to the Flora and Vegetation of Isla de los Estados (Staaten Island), Tierra del Fuego, Argentina. En: B. Parker (Ed.), *Terrestrial Biology II, Antarctic Research Series* 37. American Geophysical Union, Washington, D.C., p. 1–26.
- Durantou, L., Rochon, A., Ledu, D. y Massé, G. 2012. Quantitative reconstruction of sea-surface conditions over the last ~150 yr in the Beaufort Sea based on dinoflagellate cyst assemblages: the role of large-scale atmospheric circulation patterns. *Biogeosciences Discuss* 9: 7257–7289.
- Fernández, D.A., Santamarina, P.E., Tellería, M.C., Palazzesi, L. y Barrera, V.D. 2016. Pollen morphology of *Nothofagus* (Nothofagaceae, Fagales) and its phylogenetic significance. *Acta Palaeobotanica* 56: 223–245.
- Fesq-Martin, M., Friedmann, A., Peters, M., Behrmann, J. y Kilian, R. 2004. Late-glacial and Holocene vegetation history of the Magellanic rain forest in southwestern Patagonia, Chile. *Vege-*

- tation History and Archaeobotany* 13: 249–255.
- Figini, A.J. 1993. *Geocronología: métodos de datación en el Cuaternario*. LATYR Laboratorio de Tritio y Radiocarbono. Publicaciones, La Plata, 18 p.
- Fontana, S.L. y Bennett, K.D. 2012. Postglacial vegetation dynamics of western Tierra del Fuego. *Holocene* 22: 1337–1350.
- Gelorini, V., Verbeken, A., van Geel, B., Cocquyt, C. y Verschuren, D. 2011. Modern non-pollen palynomorphs from East African lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 164: 143–173.
- Godeas, A.M. y Arambarri, A.M. 2007. Hifomicetes lignícolas de Tierra del Fuego (Fungi, Fungi Imperfecti, Hyphomycetales). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 42: 59–69.
- Gordillo, S. 1993. Las terrazas marinas holocenas de la región del Beagle (Tierra del Fuego) y su fauna asociada. *12° Congreso Geológico Argentino* (Mendoza), *Actas* 6: 34–39.
- Gordillo, S., Bujalesky, G., Pirazzoli, P., Rabassa, J. y Saliége, J. 1992. Holocene raised beaches along the northern coast of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 99: 41–54.
- Gordillo, S., Brey, T., Beyer, K. y Lomovasky, B.J. 2015. Climatic and environmental changes during the middle to late Holocene in southern South America: A sclerochronological approach using the bivalve *Retrotapes exalbidus* (Dillwyn) from the Beagle Channel. *Quaternary International* 377: 83–90.
- Gorin, G.E. y Steffen D. 1991. Organic facies as a tool for recording eustatic variations in marine fine-grained carbonates – example of the Berriasian stratotype at Berrias (Ardèche, SE France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85: 303–320.
- Grill, S., Borromei, A.M., Quattrocchio, M., Coronato, A., Bujalesky, G. y Rabassa, J. 2002. Palynological and sedimentological analysis of recent sediments from Río Varela, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 34: 145–161.
- Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile*. Tucson AZ: The University of Arizona Press, 167 p.
- Heusser, C.J. 1989. Late Quaternary Vegetation and Climate of Southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396–406.
- Heusser, C.J. 2003. *Ice age southern Andes - A chronicle of paleoecological events*. *Developments in Quaternary Science* 3. Elsevier, Amsterdam, 240 p.
- Hooghiemstra, H. 1984. Vegetational and climatic history of the High Plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3.5 million years. *Dissertationes Botanicae* 79: 1–368.
- Iglesias, V., Quintana, F., Nanavati, W. y Whitlock, C. 2017. Interpreting modern and fossil pollen data along a steep environmental gradient in northern Patagonia. *Holocene* 27: 1008–1018.
- Isla, F., Bujalesky, G. y Coronato, A. 1999. Procesos estuarinos en el canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54: 307–318.
- Iturraspe, R. 2010. *Las turberas de Tierra del Fuego y el cambio climático global*. 1a ed. Fundación para la Conservación y el Uso Sustentable de los Humedales. Buenos Aires, 32 p.
- Kühnemann, O. 1976. Observaciones ecológicas sobre la vegetación marina y terrestre de la Isla de los Estados (Tierra del Fuego, Argentina). *Ecotur* 3: 121–248.
- Loisel, J. y Yu, Z. 2013. Holocene peatland carbon dynamics in Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 69: 125–141.
- Mansilla, C.A., McCulloch, R.D. y Morello, F. 2016. Palaeoenvironmental change in southern Patagonia during the Lateglacial and Holocene: implications for forest refugia and climate reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 447: 1–11.
- Markgraf, V. 1980. New data on the late- and postglacial vegetational history of La Misi6n, Tierra del Fuego, Argentina. *4th International Palynological Conference* (Lucknow, India), *Proceedings* 3: 68–74.
- Markgraf, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate and arid environments in Argentina. *Palynology* 7: 43–70.
- Markgraf, V. 1991. Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 271–281.
- Markgraf, V. 1993. Palaeoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 102: 53–68.
- Markgraf, V. 2016. First Pollen Record in South America. Commentary: Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Frontiers in Earth Sciences* 4: 100.
- Markgraf, V. y D'Antoni, H.L. 1978. *Pollen flora of Argentina*. University of Arizona Press, Tucson, 208 p.
- Markgraf, V. y Huber, U.M. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in Southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 351–366.
- Martínez, A.E., Chiocchio, V.M. y Godeas, A.M. 2001. Cellulolytic Hyphomycetes on soil of *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego. *Gayana Botánica* 58: 123–132.
- Mauquoy, D., Blaauw, M., van Geel, B. et al. 2004. Late–Holocene climatic changes in Tierra del Fuego based on multi-proxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research* 61: 148–158.
- McCulloch, R.D. y Davies, S.J. 2001. Late Glacial–Holocene palaeoenvironmental change in central Strait of Magellan, southern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 173: 143–173.
- Mendoza, R.E., Goldmann, V., Rivas, J. et al. 2002. Poblaciones de hongos micorrízicos arbusculares en relación con las propiedades del suelo y de la planta hospedante en pastizales de Tierra del Fuego. *Ecología Austral* 12: 105–116.
- Miola, A. 2012. Tools for Non-Pollen Palynomorphs (NPPs) analysis: A list of Quaternary NPP types and reference literature in English language (1972–2011). *Review of Palaeobotany and Palynology* 186: 142–161.
- Moore, D.M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Nelson, Oswestry, England, 396 p.
- Moreno, P.I., Vilanova, I., Villa-Martínez, R., Garreaud, R.D., Rojas, M. y De Pol-Holz, R. 2014. Southern annular mode-like changes in southwestern Patagonia at centennial timescales over the last three millennia. *Nature Communications* 5: 4375.
- Musotto, L.L. 2013. [*Paleoambientes y paleoclimas del Cuaternario tardío en turberas del centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego en base al análisis palinológico*]. Tesis doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 220 p. Inédita.]
- Musotto, L.L., Bianchinotti, M.V. y Borromei, A.M. 2012. Pollen and fungal remains as environmental indicators in surface sediments of Isla Grande de Tierra del Fuego, southernmost Patagonia. *Palynology* 36: 162–179.
- Musotto, L.L., Bianchinotti, M.V. y Borromei, A.M. 2013. Inferencias paleoecológicas a partir del análisis de microfósiles fúngicos en una turbera pleistoceno-holocena de Tierra del Fuego (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 15: 89–98.
- Musotto, L.L., Borromei, A.M., Bianchinotti, M.V. y Coronato, A. 2017a. Late Quaternary palaeoenvironmental reconstruction of central Tierra del Fuego (Argentina) based on main fossil pollen and fungi. *Quaternary International* 442: 13–25.

- Musotto, L.L., Borromei, A.M., Bianchinotti, M.V. et al. 2017b. Post-glacial environments in the southern coast of Lago Fagnano, central Tierra del Fuego, Argentina, based on pollen and fungal microfossils analyses. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 43–54.
- Musotto, L.L., Borromei, A.M., Coronato, A., Menounos, B., Osborn, G. y Marr, R. 2016. Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironmental changes in central Tierra del Fuego (~54°S) inferred from pollen analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 25: 117–130.
- Paredes, N.I. 2015. [Estudio de la diversidad fúngica en turberas compactas del sur de Tierra del Fuego. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 176 p. Inédita].
- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena. I.- Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales Instituto de la Patagonia* 8: 121–250.
- Ponce, J.F. 2009. [Palinología y geomorfología del Cenozoico tardío de la Isla de los Estados. Tesis Doctoral, Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 191 p. Inédita].
- Ponce, J.F., Borromei, A.M., Menounos, B. y Rabassa, J.O. 2017. Late-Holocene and Little Ice Age palaeoenvironmental change inferred from pollen analysis, Isla de los Estados, Argentina. *Quaternary International* 442: 26–34.
- Ponce, J.F., Borromei, A.M., Rabassa, J.O. y Martínez, O. 2011. Late Quaternary palaeoenvironmental change in western Staaten Island (54.5° S, 64° W), Fuegian Archipelago. *Quaternary International* 233: 89–100.
- Ponce, J.F., Coronato, A., Fernández, M., Roig, C. y Rabassa, J.O. 2014. Las turberas de Tierra del Fuego y el clima del pasado. *Ciencia hoy* 23: 10–17.
- Prieto, A.R. 2018. Historia de la palinología del Cuaternario en la Argentina: una reseña a 90 años de sus comienzos. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18: 1–17.
- Rabassa, J. 2000. Las turberas como fuente de información paleoambiental. En: A. Coronato y C. Roig (Eds.), *Memorias del Curso-taller Conservación de ecosistemas a nivel mundial, con énfasis en las turberas de Tierra del Fuego*. Ushuaia, Argentina, p. 69–79.
- Rabassa, J., Bujalesky, G., Meglioli, A. et al. 1992. The Quaternary of Tierra del Fuego, Argentina: the status of our knowledge. *Sveriges Geologiska Undersökning* 81: 249–256.
- Rabassa, J., Coronato, A., Bujalesky, G. et al. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: an updated review. *Quaternary International* 68–71: 217–240.
- Rabassa, J., Coronato, A., Gordillo, S., Candel, M.S. y Martínez, M.A. 2009. Paleoambientes litorales durante el inicio de la transgresión marina holocena en Bahía Lapataia, Canal Beagle, Parque Nacional Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65: 648–659.
- Rabassa, J., Coronato, A. y Roig, C. 1996. The Peat Bogs of Tierra del Fuego, Argentina. En: E. Lappalainen (Ed.), *Global Peat Resources*. International Peat Society Publisher, Jyväskylä, Finland, p. 261–266.
- Rabassa, J., Coronato, A., Roig, C., Martínez, O. y Serrat, D. 2004. Un bosque sumergido en Bahía Sloggett, Tierra del Fuego, Argentina: evidencias de comportamiento tectónico diferencial en el Holoceno tardío. Procesos geomorfológicos y evolución costera. En: *2° Reunión de Geomorfología Litoral* (Universidad de Santiago de Compostela), *Actas*: 333–346.
- Radi, T. y de Vernal, A. 2008. Cysts as proxy of primary productivity in mid-high latitudes of the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology* 68: 84–114.
- Reimer, P., Bard, E., Bayliss, A. et al. 2013. IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 55: 1869–1887.
- Roig, F. 1998. La Vegetación de la Patagonia. En: M. Correa (Ed.), *Flora Patagónica*, parte 1. Colección Científica del I.N.T.A. Buenos Aires, p. 48–167.
- Roig, C. 2004. Antecedentes sobre turberas en Tierra del Fuego. En: D. Blanco y V. de la Balze (Eds.), *Los turbales de la Patagonia. Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Wetlands International, Buenos Aires, p. 33–44.
- Roig, C. y Roig, F. 2004. Consideraciones generales. En: D. Blanco y V. de la Balze (Eds.), *Los Turbales de la Patagonia: Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Wetlands International, Buenos Aires, p. 5–21.
- Rojas, M., Moreno, P., Kageyama, M., Crucifix, M., Hewitt, C., Abe-Ouchi, A. et al. 2009. The Southern Westerlies during the last glacial maximum in PMIP2 simulations. *Climate Dynamics* 32: 525–548.
- Simi, E., Moreno, P., Villa-Martínez, R., Vilanova, I. y De Pol-Holz, R. 2017. Climate change and resilience of deciduous *Nothofagus* forests in central–east Chilean Patagonia over the last 3200 years. *Journal of Quaternary Science* 32: 845–856. doi:10.1002/jqs.2948
- Stuiver, M., Reimer, P.J. y Reimer, R.W. 2015. Calib 7.1: computer program for radiocarbon calibration. World Wide Web: <http://calib.qub.ac.uk/calib/>
- Tercero-Bucardo, N. y Kitzberger, T. 2004. Establishment and life history characteristics of the southern South American mistletoe *Misodendrum punctulatum* Misodendraceae). *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 509–521.
- Trivi de Mandri, M.E., Burry, L.S. y D'Antoni, H.L. 2006. Dispersión-depositación del polen actual en Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 89–95.
- Tuhkanen, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennica* 125: 4–17.
- Tyson, R. 1995. *Sedimentary organic matter*. Chapman & Hall Eds., Londres, 615 p.
- van Geel, B. 2001. Non-pollen palynomorphs. En: J.P. Smol, H.J.B. Birks y W.M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, algal and siliceous indicators*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, p. 99–119.
- van Geel, B. y Aptroot, A. 2006. Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia* 82: 313–329.
- van Geel, B., Buurman, J., Brinkkemper, O., Schelvis, J., Aptroot, A., Reenen, G. et al. 2003. Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science* 30: 873–883.
- von Post, L. 1929. Die Zeichenschrift der Pollenstatistik. *Geologiska Föreningens Förhandlingar* 51: 543–565.
- Waldmann, N., Borromei, A.M., Recasens, C. et al. 2014. Integrated reconstruction of Holocene millennial-scale environmental changes in Tierra del Fuego, southernmost South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 399: 294–309.

Doi: 10.5710/PEAPA.16.05.2018.248

Recibido: 23 de septiembre de 2017

Aceptado: 16 de mayo de 2018



ANÁLISIS PALINOLÓGICO ACTUAL Y DEL CUATERNARIO TARDÍO EN LA REGIÓN DE LOS CAMPOS (URUGUAY Y SUR DE BRASIL): ESTADO DE LAS INVESTIGACIONES, DIFICULTADES Y POTENCIALIDADES

DOMINIQUE MOURELLE¹, RENATO B. MACEDO² Y ALDO R. PRIETO³

¹Universidad de la República, Centro Universitario Regional Este. Ruta nacional n° 9 intersección con ruta n° 15, 27000 Rocha, Uruguay. domodica@gmail.com

²Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-graduação em Geociências, Departamento de paleontologia e estratigrafia, Laboratório de Palinologia Marleni Marques Toigo. Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970 Porto Alegre, Brasil. renato.backes.macedo@gmail.com

³Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleocología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. aprieto@mdp.edu.ar

Resumen. Los *campos* constituyen una de las regiones de los pastizales del Río de la Plata que se extiende en Uruguay y en la porción meridional de Rio Grande do Sul (Brasil), cuya potencialidad para realizar estudios palinológicos aún está escasamente explorada. En este trabajo se revisa y analiza el estado actual de las investigaciones palinológicas actuales y fósiles en la región de los *campos*. Se discuten los modelos de la relación polen-vegetación actual como análogo moderno y se sintetiza la información proveniente de los registros polínicos fósiles. La integración de estos resultados y la utilización de los modelos actuales para interpretar las secuencias fósiles permitieron realizar una reconstrucción preliminar de la historia de la vegetación de la región de los *campos* durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Los cambios de la vegetación fueron relacionados con forzantes abióticos (cambios en el nivel relativo del mar o en las condiciones climáticas) y bióticos (antrópicos), y se postulan posibles rutas de migración de distintos taxones y vinculaciones de los *campos* con otras regiones fitogeográficas. Finalmente se discuten las potencialidades de la región de los *campos* para los estudios palinológicos, las dificultades que frecuentemente se presentan para la integración de la información y se puntualizan aquellos aspectos que podrían considerarse en futuros trabajos para realizar interpretaciones más ajustadas de la información paleoecológica disponible.

Palabras clave. Análisis polínico. Pastizales del Río de la Plata. Bosques. Pleistoceno. Holoceno.

Abstract. MODERN AND LATE QUATERNARY PALYNOLOGICAL ANALYSIS IN THE *CAMPOS* REGION (URUGUAY AND SOUTHERN BRAZIL): STATUS OF INVESTIGATIONS, DIFFICULTIES AND POTENTIALITIES. The *campos* constitute one of the regions of the Río de la Plata grasslands which extends in Uruguay and southern Rio Grande do Sul (Brazil), whose potentiality for carrying out palynological studies is still scarcely explored. This paper reviews and analyzes the current state of modern and fossil palynological research in the *campos* region. The potential use of modern pollen-vegetation relationship models as modern analogues is discussed and the information obtained from fossil pollen records is synthesized. The integration of these results and the use of modern pollen-vegetation relationship models to interpret fossil sequences allowed the preliminarily reconstruction of the vegetation history of the *campos* region during the late Pleistocene and Holocene. Vegetation changes were related to abiotic (relative sea level changes or climatic conditions) and biotic (anthropogenic) forcing factors, and possible taxa migration routes and links between the *campos* and other phytogeographic regions were postulated. Finally, the potentialities of the *campos* region for palynological studies are discussed, as well as the difficulties that frequently arise for the integration of the information and also those aspects that could be considered in future works to make more accurate interpretations of the available paleoecological information.

Key words. Pollen analysis. Río de la Plata grasslands. Forests. Pleistocene. Holocene.

LOS PASTIZALES son uno de los biomas terrestres naturales que, a escala global, comprenden un área estimada de 39 millones de km², lo que equivale a una cuarta parte de la superficie terrestre (Costanza *et al.*, 1997). Los Pastizales del Río de la Plata (PRP) se extienden entre los 28° y 38°S

(Soriano, 1991); cubren una superficie de ca. 750.000 km² (Bilencia y Miñarro, 2004) en las planicies del centro-este de la Argentina, Uruguay y sur de Brasil (Fig. 1) y constituyen una de las áreas de mayor riqueza de especies de gramíneas a nivel mundial (Soriano, 1991; Bilencia y Miñarro, 2004).

Aunque esta región es considerada generalmente como fitosónomica y topográficamente uniforme, se la ha subdividido en dos regiones, denominadas *pampas* y *campos* (Burkart, 1975; Soriano, 1991) (Fig. 1). La región de los *campos* en Río

Grande do Sul (RS) suele ser denominada “bioma Pampa” (IBGE, 2004), pero este término es controvertido porque se confunde con la región de las *pampas* de los PRP (e.g., Ab’Sáber, 2005; Overbeck *et al.*, 2007). La precisión en la

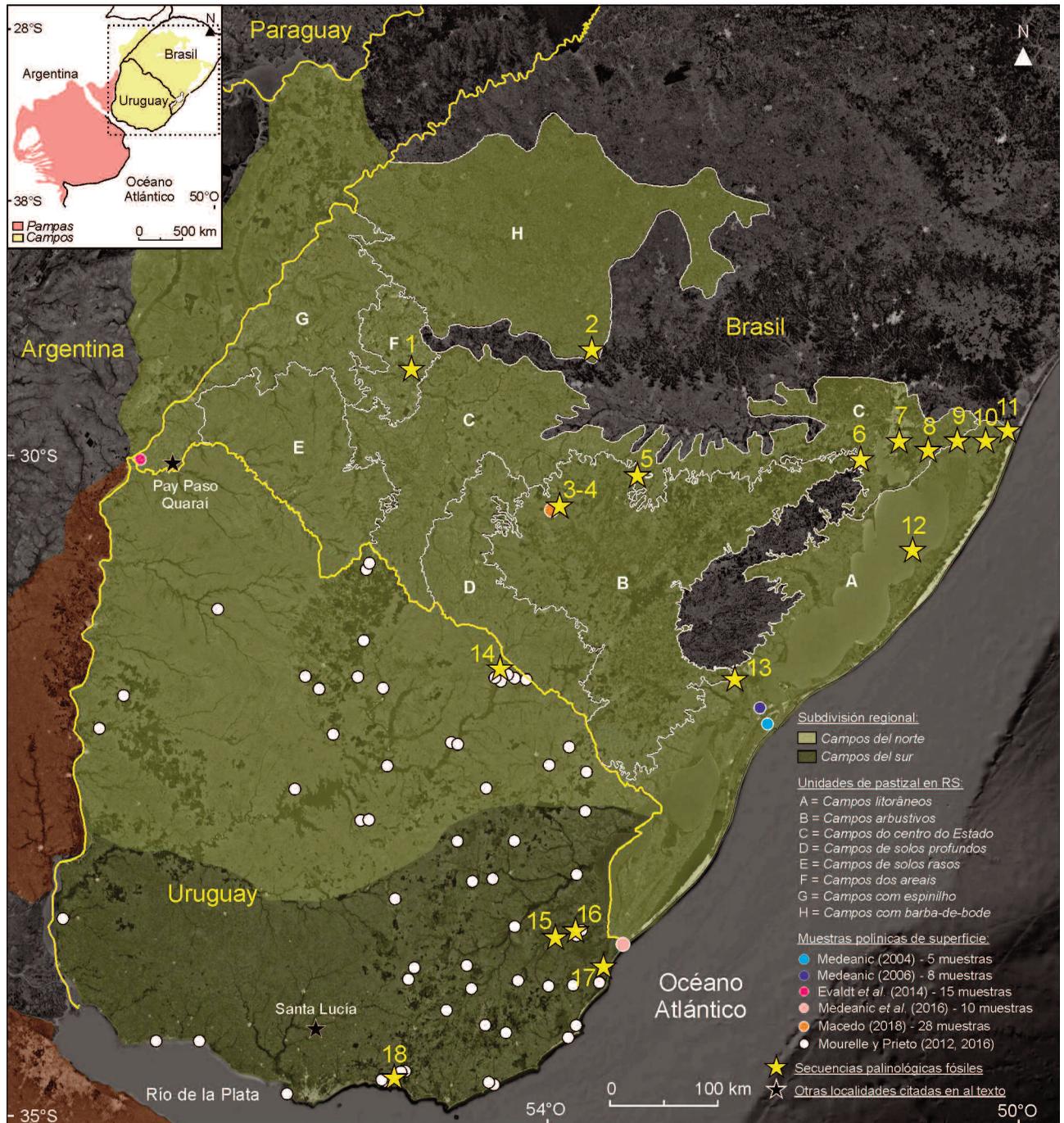


Figura 1. Pastizales del Río de la Plata (modificado de León, 1991 y Soriano, 1991), unidades de pastizal de los *campos* de RS (adaptado de Hasenack *et al.*, 2010), y ubicación de las muestras polínicas superficiales, de las secuencias palinológicas fósiles y de los sitios mencionados en el texto. Referencias de las secuencias palinológicas fósiles en la Tabla 1. Captura de imagen de Google Earth, 2017.

terminología utilizada en los trabajos es particularmente confusa para Brasil, donde es frecuente que se refieran a los "campos" no solo como a la vegetación de los PRP (*sensu* Soriano, 1991) sino también a la que se desarrolla en los biomas Mata Atlántica (campos de altitud *versus* bosques de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) y Cerrado. En consecuencia, en este trabajo nos referiremos estrictamente como *campos* a la vegetación dominada por pastizales que se desarrolla en Uruguay y en la porción meridional de RS, predominantemente (Fig. 1).

Esta región presenta una notable continuidad geológica entre Uruguay y el sur de RS, que se manifiesta en las características geomorfológicas y edáficas (Chebataroff, 1960) que operan como vías de conexión florística condicionando la distribución de muchas especies vegetales, principalmente las arbóreas y arbustivas, y permite que algunas alcancen el límite sur de su distribución natural en Uruguay (Brussa y Grela, 2007). En la región de los *campos* hay una elevada importancia relativa de especies leñosas que disminuyen gradualmente de norte a sur, una de las características que permitió su subdivisión regional en *campos del norte* y *campos del sur* (León, 1991) (Fig. 1).

Los pastizales ocupan el 65% de la superficie de Uruguay (MGAP-DIEA, 2011) y el 63% de RS (IBGE, 2004), y se desarrollan en relieves llanos o levemente ondulados, en colinas, lomadas y cerros (del Puerto, 1987; Boldrini, 2009; Hasenack *et al.*, 2010; Lezama *et al.*, 2011) (Fig. 2). Los *campos del norte* presentan un predominio de gramíneas de las tribus Andropogoneae y Paniceae (*e.g.*, *Andropogon*, *Axonopus*, *Paspalum* y *Schizachyrium*), mientras que las especies de "flechillas" (*e.g.*, *Piptochaetium* y *Stipa*) son más frecuentes en los *campos del sur* (León, 1991).

Diferenciación de los pastizales en la región de los campos

Lezama *et al.* (2011) identificaron diferentes unidades de pastizal en la vegetación de los pastizales naturales de los *campos* de Uruguay, asociadas principalmente con la variación macro topográfica y edáfica a escala de paisaje y no con las variables climáticas. Estas descripciones a escala regional están limitadas por incompatibilidades metodológicas, lo que dificultó la adopción de una clasificación para estudiar las relaciones polen-vegetación (Mourelle y Prieto, 2012). Por esa razón, en este trabajo se sigue la propuesta

de Mourelle y Prieto (2012) de clasificar la flora de los *campos* de Uruguay en tipos de vegetación o comunidades.

En cambio, los *campos* de RS fueron divididos por Boldrini (2009); Boldrini *et al.* (2010) y Hasenack *et al.* (2010) en distintas "unidades de pastizal" a escala regional: *campos litorâneos*, *campos arbustivos*, *campos do centro do Estado*, *campos de solos profundos*, *campos de solos rasos*, *campos dos areais*, *campos com espinilho* y *campos com barba-de-bode* (Fig. 1). Para ello consideraron las características de la composición y estructura florística en los remanentes de pastizales naturales, así como los aspectos geomorfológicos y pedológicos. A su vez, distintos tipos o comunidades de pastizales se diferenciaron en relación con la disponibilidad hídrica del sustrato. Bajo condiciones de déficit hídrico se desarrollan los *campos rupestres* y *secos*, mientras que en áreas con drenaje insuficiente lo hacen los *campos úmidos* y *pantanosos (brejosos)* (Fig. 2.1-4; Setubal y Boldrini, 2012; Silva-Filho *et al.*, 2017).

Las denominaciones de las diferentes "unidades de pastizal" de RS se mantienen en este trabajo con el solo objetivo de ubicar en cuáles de ellas se han realizado estudios polínicos actuales y fósiles (Fig. 1). Los trabajos sobre la relación polen-vegetación actual en este territorio son escasos, y aún no es posible demostrar si estas unidades de pastizal pueden diferenciarse por medio de los espectros polínicos de muestras superficiales.

En la región de los *campos*, además de los pastizales, regionalmente dominantes, se desarrollan diferentes tipos de vegetación o comunidades definidas a partir de la fisonomía dominante. Así, en ambientes con mayor contenido de humedad, como en los márgenes de los cursos de agua que frecuentemente atraviesan los *campos*, se desarrollan bosques ribereños o *matas de galería* (Fig. 2.5); en las serranías con suelos poco profundos, alto grado de rocosidad y déficit hídrico se desarrollan los bosques serranos o *matas de encosta* (Fig. 2.6), mientras que en pequeñas áreas favorecidas con humedad se desarrollan bosques pantanosos o *capões de mato* (Fig. 2.7); en zonas de suelos arenosos se desarrollan bosques psamófilos o *matas de restinga arenosas* (Fig. 2.8), matorrales costeros espinosos (Fig. 2.9) y de "Candela" (*Dodonaea viscosa* Jacq.) (Fig. 2.10); y en zonas costeras con suelos mal drenados lo hacen las *matas de restinga paludosas* (Fig. 2.11). En determinadas regiones se desarro-

lla un estrato arbóreo de baja cobertura, frecuentemente dominado por un único taxón cuyos individuos crecen lo suficientemente separados entre sí lo que permite la expansión de un estrato herbáceo de tipo pastizal. Estas formaciones se conocen como bosques de parque o *vegetação parque*. En particular, cuando el taxón dominante es *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger se denominan espinillares o *campos com espinilho* (Fig. 2.12), y palmares cuando dominan individuos de *Butia* sp. (Fig. 2.13). En terrenos con drenaje insuficiente y con mayor o menor acumulación de agua también se desarrollan bañados (Fig. 2.14), pajonales (Fig. 2.15) y turberas (Fig. 2.16).

La vegetación de los *campos* fue modificada en sus características florísticas y estructurales desde el arribo de los europeos en el siglo XVI. El impacto creciente de la actividad agro-ganadera como el desarrollo urbano y turístico ha perjudicado tanto la biodiversidad como los servicios ecosistémicos de los pastizales (Gautreau, 2014; Andrade, 2015; Modernel *et al.*, 2016). Sin embargo, aún existen varias áreas donde los pastizales no están alterados o están poco modificados. Estas han sido señaladas como áreas valiosas que deberían preservarse por su gran biodiversidad y su buen estado de conservación (Bilenca y Miñarro, 2004). Por lo tanto, estas áreas son ideales para realizar estudios

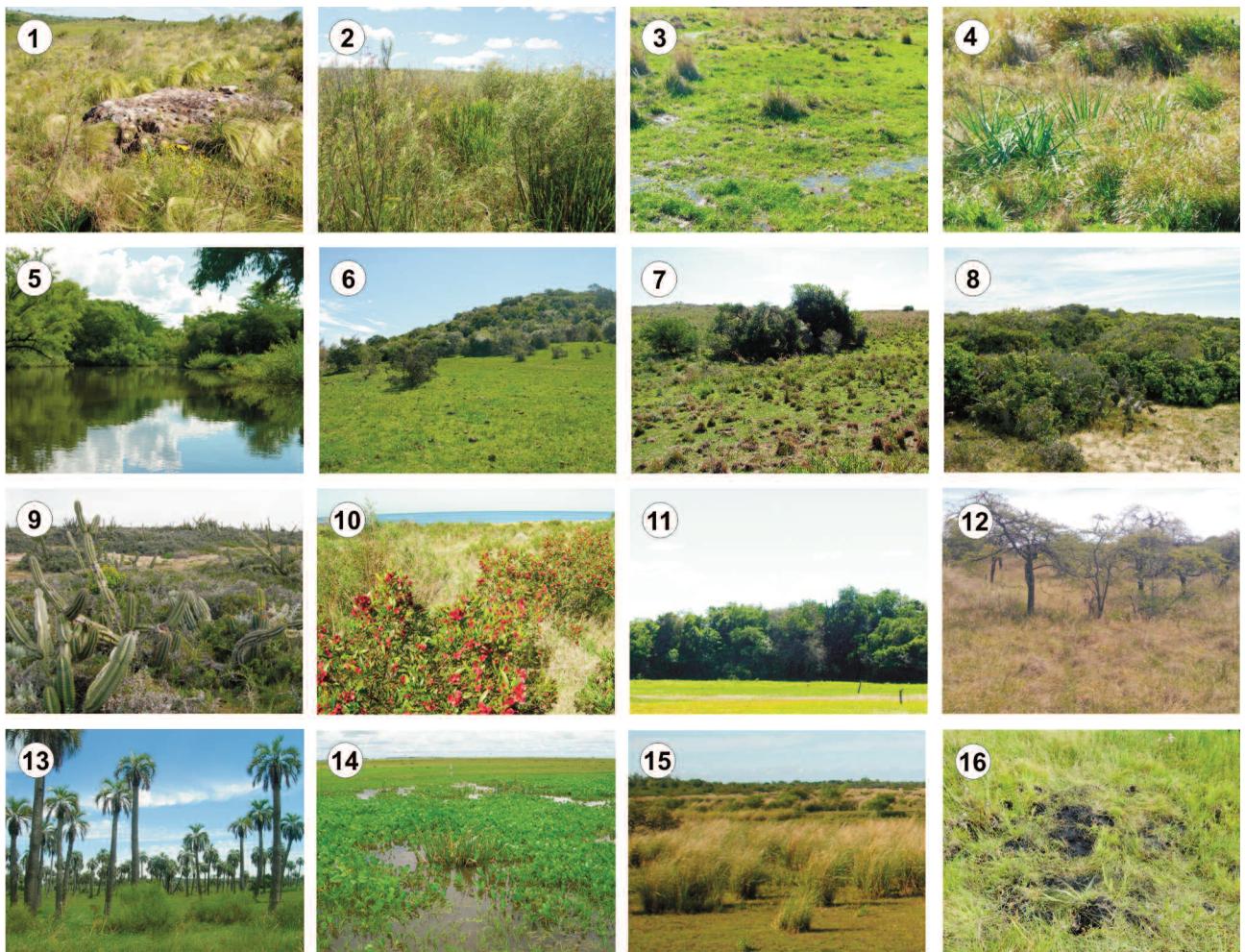


Figura 2. Diferentes tipos de vegetación de la región de los campos; 1, Pastizal *campos rupestres*; 2, Pastizal *campos secos*; 3, Pastizal *campos úmidos*; 4, Pastizal *campos pantanosos (brejosos)*; 5, Bosques ribereños o *matas de galería*; 6, Bosque serrano o *matas de encosta*; 7, Bosques pantanosos o *capões de mata*; 8, Bosque psamófilo o *matas de restinga arenosa*; 9, Matorral costero espinoso; 10, Matorral costero de "Candela"; 11, *Matas de restinga paludosa*; 12, Espinillares o *campos com espinilho*; 13, Palmares; 14, Bañado de agua dulce; 15, Pajonales; 16, Turberas. Foto 12: P.J.S. da Silva-Filho y Foto 16: V. Ribeiro.

de la relación polen-vegetación actual y obtener secuencias polínicas fósiles. La información temporal aportada por los estudios palinológicos provee una visión de largo tiempo de la dinámica de las comunidades y el desarrollo de los ecosistemas y tiene un importante rol en la ecología, el desarrollo de estrategias de conservación y de gestión de los *campos*.

El objetivo de este trabajo es revisar y analizar el estado actual de las investigaciones palinológicas en la región de los *campos* integrando los resultados obtenidos por diferentes autores. Para alcanzar este objetivo, en primer lugar se discuten los modelos de la relación polen-vegetación actual como análogos para interpretar las secuencias polínicas fósiles. En segundo lugar se sintetiza la historia de la vegetación durante el Cuaternario tardío obtenida a partir del análisis polínico. Finalmente se discuten las dificultades que frecuentemente se presentan para la integración de la información palinológica y las potencialidades de la región de los *campos* para los estudios polínicos.

Relación polen-vegetación actual en la región de los campos: un análogo para interpretar los registros fósiles

El análisis de la relación polen-vegetación a escala regional en la región de los *campos* de Uruguay permitió caracterizar los principales tipos de vegetación o comunidades a partir de las asociaciones polínicas (Mourelle y Prieto, 2012, 2016) (Figs. 1, 3). Los análisis estadísticos mostraron una buena correspondencia entre las asociaciones polínicas de muestras superficiales y los diferentes tipos de vegetación (Fig. 3.1). Esta diferenciación de las asociaciones polínicas respondió principalmente a la dominancia de algún tipo polínico en particular (Poaceae en los pastizales, *Dodonaea viscosa* en matorrales costeros de "Candela"), o a la presencia de tipos polínicos claves (tipos polínicos higrófilos en los bosques ribereños).

Los estudios de la relación polen-vegetación en los *campos* de RS están limitados a unas pocas unidades de pastizal (Fig. 1). Para la unidad de los *campos arbustivos*, Macedo (2018) realizó un estudio cuantitativo de la vegetación y del polen (Fig. 1). Esto permitió diferenciar tres tipos de pastizales por medio de las asociaciones polínicas (*campos rupestres*, *campos secos*, y *campos úmidos y pantanosos*), y separarlos de las *matas de galería y capões de mato* (Fig. 3.2).

La división de estos tipos de pastizales en los espectros polínicos respondió a la co-dominancia de Poaceae y Asteraceae subf. Asteroideae, asociados con Rubiaceae, en los ambientes con menor disponibilidad hídrica (Fig. 2.1–2), y menores proporciones de estos dos últimos en ambientes con drenaje insuficiente (Fig. 2.3–4). Menores frecuencias relativas de Asteraceae subf. Asteroideae y mayores de Asteraceae subf. Cichorioideae permitieron identificar a los *campos secos* y diferenciarlos de los *campos rupestres*. El predominio de taxones higrófilos (*Cephalanthus glabratus*), mesófilos (Myrtaceae, *Myrsine*, *Sebastiania*) y mesófilos-subxerófilos (*Lithraea/Schinus*) caracterizó a las *matas de galería y capões de mato*. En particular, en los *campos arbustivos* de São Gabriel, las altas proporciones de Cyperaceae en los *campos úmidos y brejosos* no influyeron en la caracterización regional de los *campos*, ya que reflejaron solamente condiciones locales de mayor o menor humedad.

Por otra parte, algunas muestras polínicas superficiales fueron analizadas para las unidades *campos litorâneos* (Medeanic, 2004, 2006; Medeanic *et al.*, 2016) y *campos com espinillo* (Evaldt *et al.*, 2014) (Fig. 1). En términos generales, estos análisis mostraron cierta correspondencia entre la composición florística y los conjuntos polínicos. En los *campos litorâneos* dominan Cyperaceae, Poaceae, *Amaranthus-Chenopodioideae*, Juncaceae y Asteraceae. Varias muestras tienen proporciones polínicas menores de 100 granos, y las proporciones de los granos de polen que caracterizan a estos pastizales están distorsionadas ya que fueron calculadas sobre una suma polínica total que incluyó a los palinomorfos no polínicos y/o a los tipos polínicos arbóreos, exóticos y extra-regionales. Los *campos com espinillo* fueron reconocibles a través de las asociaciones polínicas de *Vachellia caven*, *Prosopis*, *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Parkinsonia aculeata*, sin embargo, no fue posible distinguir estadísticamente los distintos tipos de vegetación locales por medio de los espectros polínicos. Para que el análisis entre el polen y la vegetación pueda emplearse para la interpretación de secuencias fósiles, deberían incluirse los mismos grupos ecológicos, tanto en las sumas polínicas como en los estudios fitosociológicos. De lo contrario, la información obtenida no resulta comparable.

La baja resolución taxonómica de algunos taxones polínicos (Asteraceae subf. Asteroideae, Poaceae, Cyperaceae,

Myrtaceae, Rhamnaceae) y/o la ausencia en el registro polínico de las especies exclusivas que caracterizan a algunos tipos de vegetación o comunidades de los campos (e.g., *Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn., *Annona maritima* (Záchia) H. Rainer y *Varronia curassavica* Jacq. en los bosques psamófilos; *Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez en los bosques ribereños y pantanosos y en las

matas de restinga paludosas; *Quillaja brasiliensis* (A. St.-Hil. & Tul.) Mart. en los bosques ribereños; y *Juncus acutus* L. en bañados salinos), considerados tipos polínicos “silenciosos”, generó una pérdida de información ecológica que imposibilitó diferenciar algunos tipos de vegetación o comunidades solamente por los conjuntos polínicos, como los bosques psamófilos de los serranos (Mourelle y Prieto, 2012, 2016),

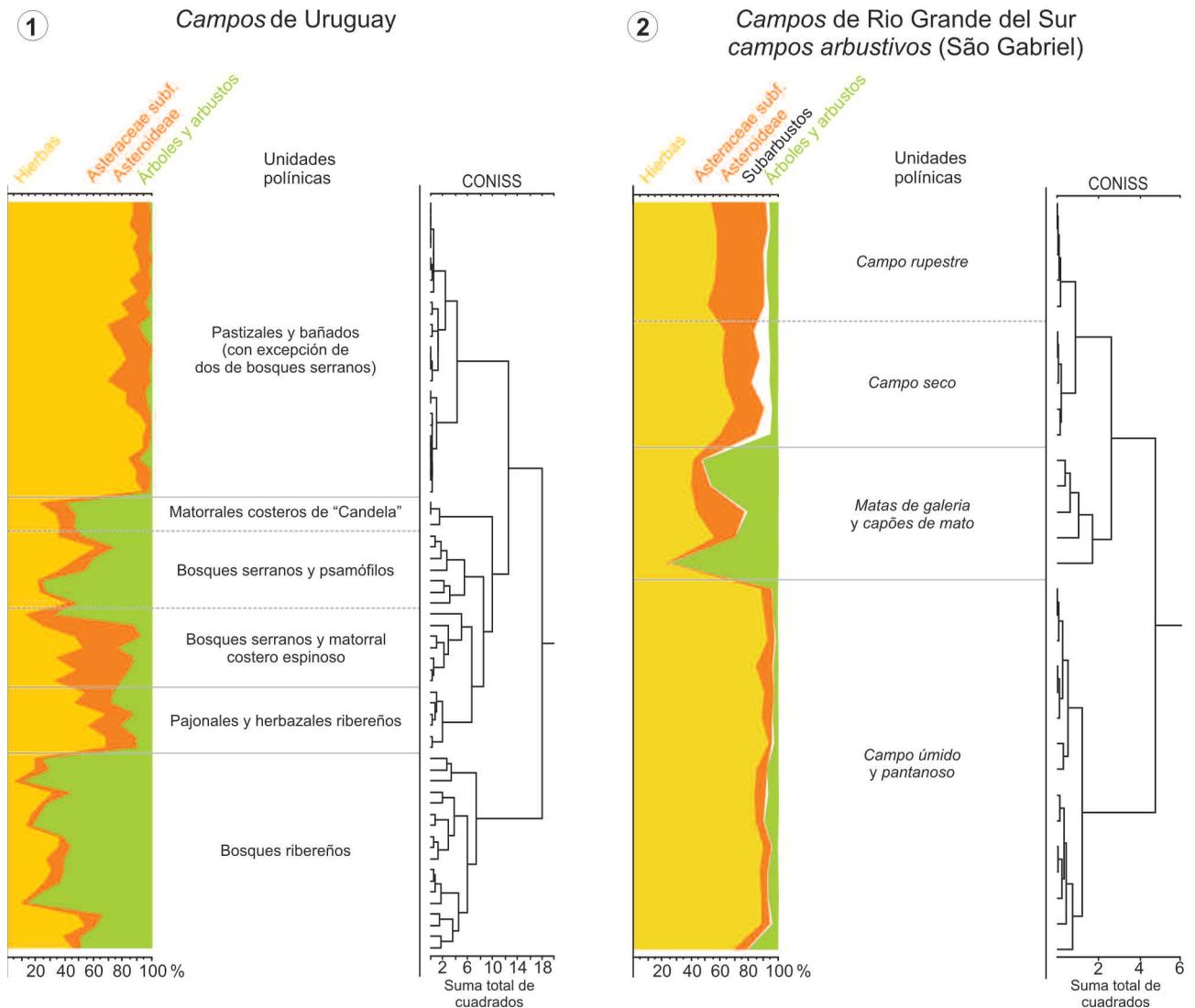


Figura 3. 1, Diagrama polínico resumido en porcentaje para las 68 muestras de superficie que constituyen el modelo de la relación polen-vegetación actual a escala regional para la región de los campos de Uruguay. **2,** Diagrama polínico resumido en porcentaje para las 28 muestras polínicas superficiales de los campos arbustivos de São Gabriel, RS. Unidades polínicas según análisis de agrupamiento CONISS no restringido. Hierbas incluye principalmente Poaceae, Cyperaceae, Monocotyledoneae, Apiaceae, Chenopodioidae y Rubiaceae; Subarbustos incluye principalmente Asteraceae subf. Cichorioideae; árboles y arbustos incluye principalmente Myrtaceae, *Myrsine*, *Lithraea*, *Schinus*, *Celtis*, *Dodonaea viscosa*, *Sebastiania/Acanthosyris*, *Phyllanthus sellowianus* y *Cephalanthus glabratus*. Información completa de las variables incluidas en cada grupo de vegetación y de los análisis estadísticos en Mourelle y Prieto (2012, 2016), Mourelle (2015) y Macedo (2018).

o el *campo úmido del pantanoso* y las *mata de galería* de los *capões de mato* (Macedo, 2018) (Fig. 3). Un caso semejante ha sido señalado por Medeanic *et al.* (2016) para los *campos litorâneos* donde los distintos ambientes que se desarrollan en el área no se pudieron diferenciar debido a la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos.

La limitante generada por la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos que caracterizan a los pastizales se extendió a la imposibilidad de separar los *campos del norte* de los *campos del sur* y de distinguir las unidades de pastizal en Uruguay (Mourelle y Prieto, 2012). Aunque se han intentado diferenciar las distintas unidades de pastizal de los *campos* de RS a partir del estudio morfométrico de los granos de polen de Poaceae exclusivamente (Radaeski *et al.*, 2016), esto no se ha logrado debido al solapamiento de tamaños que presentan estos granos entre las distintas especies de la familia. Por lo tanto, estos resultados no se

pueden utilizar para diferenciar los diferentes pastizales y en consecuencia tampoco para la interpretación de las secuencias polínicas fósiles. Tampoco se han podido separar los *campos* de las *pampas* a partir del estudio de los granos de polen de Poaceae de las muestras fósiles (Schüler y Behling, 2011).

Historia de la vegetación durante el Cuaternario tardío

El análisis palinológico de secuencias fósiles provenientes de la región de los *campos* de Uruguay son escasos y aislados, ubicados principalmente en ambientes costeros y de humedales del sur y sureste del país, mientras que en RS el número de sitios analizados es mayor y están ubicados tanto en áreas costeras (*campos litorâneos*) como hacia el interior del estado (*campos dos areais*, *campos com barba-de-bode*, *campos arbustivos* y *campos do centro do Estado*) (Fig. 1; Tab. 1). La mayoría de estas secuencias son "conti-

TABLA 1 – Secuencias palinológicas fósiles en la región de los *campos* de los Pastizales del Río de la Plata

Sitio	Nombre	Ubicación: lat (S); long (O)	Elevación (m s.n.m.)	Profundidad (cm)	Referencias
<i>Campos del norte</i>					
1	São Francisco de Assis	29° 35'; 55° 13'	100	380	Behling et al. (2005)
2	São Martinho da Serra	29° 27'; 53° 41'	450	100	Bauermann et al. (2008)
3	São Gabriel (CAS-1)	30° 34'; 54° 01'	215	125	Macedo (2018)
4	São Gabriel (CAS-2)	30° 34'; 53° 59'	253	115	Macedo (2018)
5	Caçapava do Sul	30° 20'; 53° 18'	430	150	Behling et al. (2016)
6	Guaíba	30° 11'; 51° 22'	45	312	Neves (1998)
7	Morro Santana	30° 04'; 51° 06'	280	50	Behling et al. (2007)
8	Águas Claras	30° 05'; 50° 51'	18	275	Bauermann (2003)
9	Barrocadas	30° 02'; 50° 36'	16	480	Bauermann (2003)
10	Passinhos	30° 02'; 50° 23'	15	270	Macedo et al. (2007)
11	Laguna de Tramandaí	29° 57'; 50° 10'	1	540	Lorscheitter y Dillenburger (1998)
12	Laguna dos Patos	30° 50'; 50° 59'	-7,70	200	Cordeiro y Lorscheitter (1994)
13	Capão do Leão	31° 48'; 52° 25'	5	412	Neves (1998)
14	Laguna Formosa	31° 48'; 54° 28'	123	163	Mourelle et al. (2017)
<i>Campos del sur</i>					
15	India Muerta	33° 42'; 53° 57'	25	170	Iriarte (2006)
16	Rincón Bravo	33° 40'; 53° 49'	15	62	Mourelle et al. (2015a)
17	Laguna Negra	33° 56'; 53° 33'	7	290	García-Rodríguez et al. (2010)
18	Arroyo Solís Grande	34° 45'; 55° 25'	2	736	Mourelle et al. (2015b)

nuas" y abarcan el Holoceno Medio y Tardío, mientras que otras presentan hiatos estratigráficos o niveles polínicamente estériles, en consecuencia los registros de la historia de la vegetación son discontinuos (Figs. 4, 5). La integración de estos resultados y la utilización de los modelos actuales han permitido realizar una reconstrucción preliminar de la historia de la vegetación de los *campos* durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno (Fig. 5).

En la zona costera de la región de los *campos* se analizaron bañados salinos (Arroyo Solís Grande; sitio 18, Fig. 4) y lagunas originadas luego del evento regresivo del Holoceno (Laguna Negra; sitio 17; Laguna dos Patos; sitio 12; Laguna de Tramandaí; sitio 11). Los cambios de la vegetación están relacionados con las fluctuaciones del nivel relativo del mar. En áreas más internas de la zona costera de RS se estudiaron *campos pantanosos* (Passinhos; sitio 10; Capão do Leão; sitio 13) y turberas (Águas Claras; sitio 8; Barrocas; sitio 9), que reflejan la gradual expansión de los bosques psamófilos y *matas de restinga paludosas* sobre los pastizales (Fig. 1; Tab. 1).

Por otra parte, en áreas continentales más internas las secuencias palinológicas reflejaron la respuesta de la vegetación en relación con cambios en la disponibilidad hídrica en el sustrato: *campos pantanosos* (Guaíba; sitio 6; Morro Santana; sitio 7; São Gabriel; sitios 3, 4, Fig. 4) y bañados de agua dulce (Rincón Bravo; sitio 16; India Muerta; sitio 15) (Fig. 1; Tab. 1). Las dos últimas, ubicadas en la cuenca de la Laguna Merín, no mostraron modificaciones de la vegetación relacionadas con la actividad antrópica realizada por los "constructores de cerritos", o bien los sitios de muestreo se ubican relativamente alejados de los sectores que habrían sido utilizados por los grupos indígenas para la horticultura.

Por último, los registros de lagunas internas (Laguna Formosa; sitio 14, Fig. 4) y *campos pantanosos* (São Francisco de Assis; sitio 1; São Martinho da Serra; sitio 2; Caçapava do Sul; sitio 5) han permitido analizar los cambios de la vegetación en función de las forzantes antrópicas y/o climáticas, y establecer posibles patrones de distribución de algunas especies leñosas y sus relaciones fitogeográficas con otras regiones (Fig. 1; Tab. 1).

En forma general, las secuencias estudiadas coinciden en que los pastizales fueron el tipo de vegetación dominante en la región de los *campos* desde el Pleistoceno Tardío (Fig.

5). Aún faltan estudios de la relación polen-vegetación actual para definir a qué tipos de pastizales corresponderían los registros de RS. El desarrollo de especies arbóreo-arbustivas (sitios 1, 6, 9, 14, 16), principalmente en los *campos del norte*, se ha inferido a partir de las secuencias polínicas, no solo como individuos aislados sino como comunidades boscosas en las proximidades los cuerpos de agua dulce (sitio 14). En particular, las asociaciones polínicas en Laguna Formosa (sitio 14) entre 14.570 y 13.500 cal. años AP sugieren vínculos con la Provincia fitogeográfica del Chaco durante ese período (Fig. 5; Tab. 1). Esto es consistente con el registro de macrorrestos para el mismo momento en el norte (localidad Pay Paso; Suárez, 2011) y sur (localidad Santa Lucía; Ubilla *et al.*, 2017) de Uruguay (Fig. 1) (Mourelle *et al.*, 2017).

Durante el Holoceno Temprano y Medio, las comunidades halófitas constituían la vegetación costera de los *campos* debido a una mayor influencia salina en la costa como consecuencia del aumento relativo del nivel del mar (sitios 11, 12, 13, 17, 18). Sin embargo, también se observó el desarrollo de comunidades halófitas en el interior que no tienen análogos modernos (sitio 15). Esta área no fue alcanzada por el mar durante la etapa transgresiva, en consecuencia esas comunidades han sido relacionadas con condiciones climáticas más secas entre ca. 7.450 y 4.400 cal. años AP (Iriarte, 2006). Esta interpretación es consistente con las condiciones secas que se habrían extendido hasta ca. 5.500 cal. años AP para áreas al norte de los *campos* (Neves, 1998; Behling *et al.*, 2005), así como en áreas adyacentes (Leal y Lorscheitter, 2007), y en los *campos de altitud* (Roth y Lorscheitter, 1993; Behling, 1995, 1997; Behling *et al.*, 2001; Leonhardt y Lorscheitter, 2010; Prado *et al.*, 2013; Scherer y Lorscheitter, 2014). En la región costera de los *campos del norte*, los bañados de agua dulce se fueron estableciendo progresivamente hacia el sur, a ca. 5.500 cal. años AP (sitio 11), a ca. 4.500 cal. años AP (sitio 12) y a ca. 4.100 cal. años AP (sitio 13), junto con la expansión progresiva de un bosque compuesto por elementos del "bosque atlántico lluvioso" y del "bosque estacional" hacia el sur (sitios 8, 12, 13) y hacia el oeste (sitio 6) (Figs. 1, 5). Asimismo, comenzaron a desarrollarse bañados salinos (sitio 18) y comunidades hidrófilas (sitio 17) en la zona costera de los *campos del sur*. Esto refleja la disminución de la

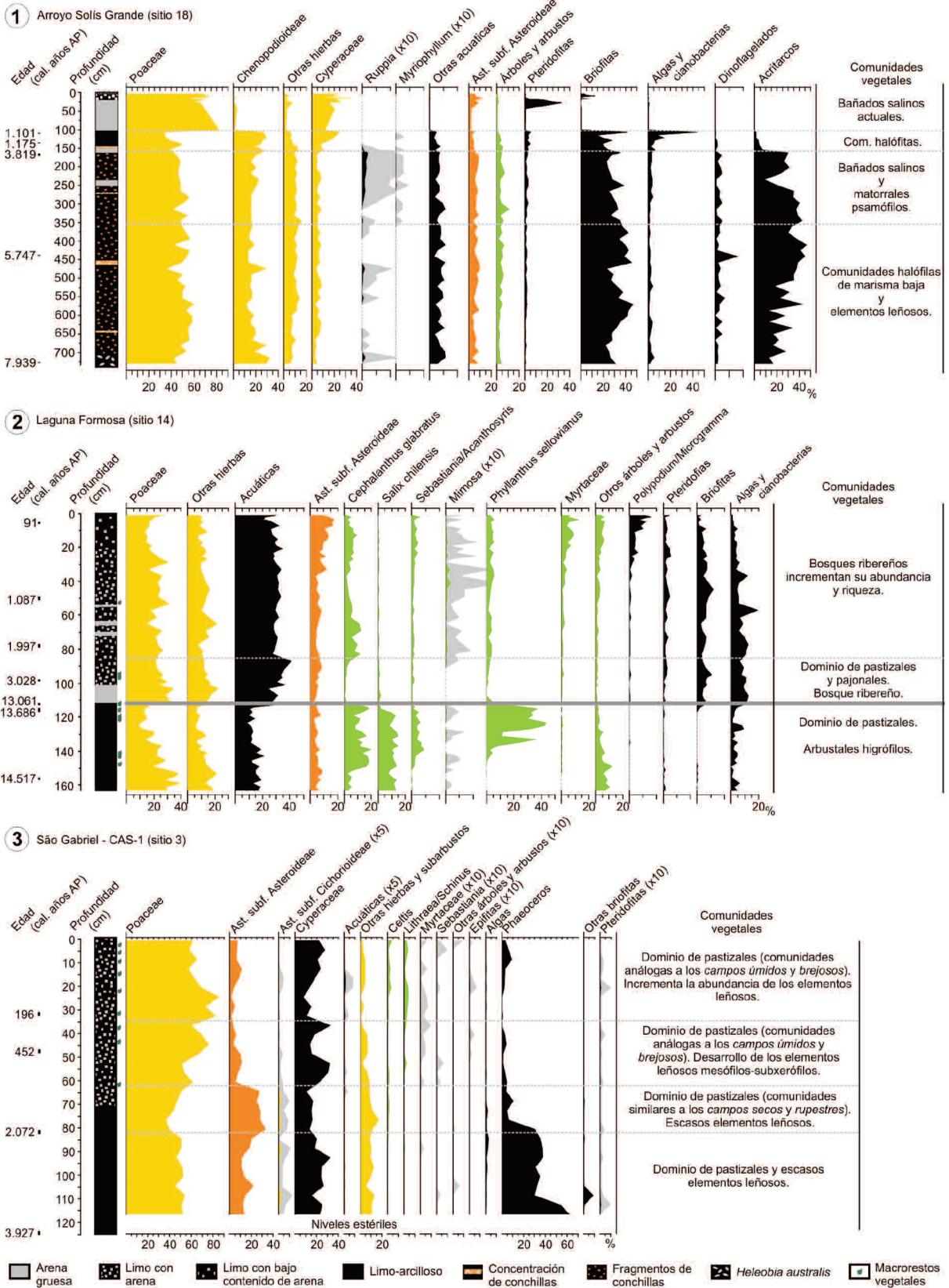


Figura 4. Diagramas palinológicos resumidos en porcentaje de las secuencias: 1, Arroyo Solís Grande; 2, Laguna Formosa; y 3, São Gabriel. Litología y dataciones radiocarbónicas. Modificado de Mourelle *et al.* (2015b, 2017) y Macedo (2018).

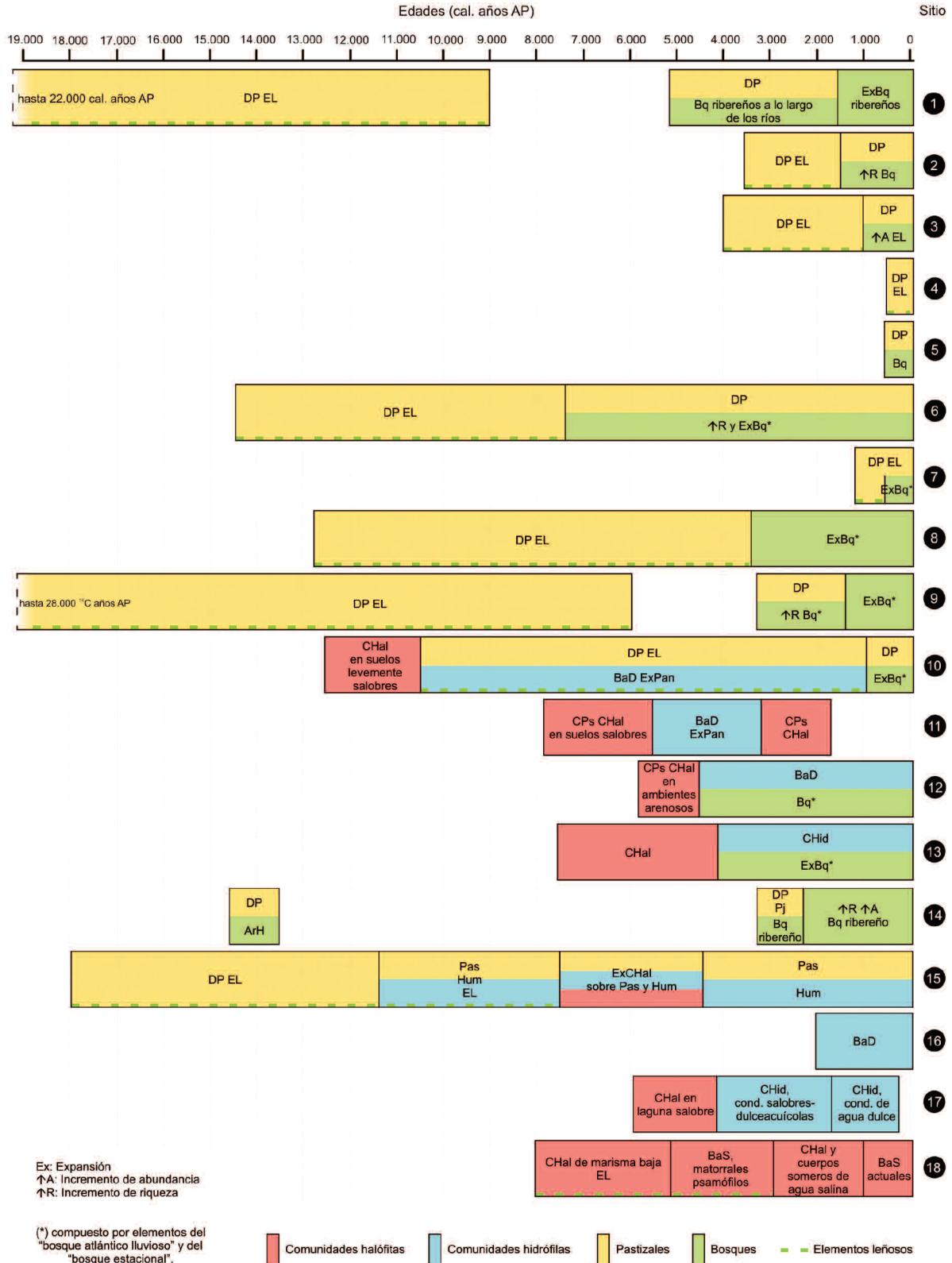


Figura 5. Cambios en la vegetación para la región de los campos desde el Pleistoceno Tardío hasta el presente. Los números de los sitios corresponden con los de la Figura 1 y Tabla 1; ArH, arbustales hidrófilos; BaD, bañados de agua dulce; BaS, bañados salinos; Bq, bosques; CHal, comunidades halófitas; CHid, comunidades hidrófilas; CPs, comunidades psamófilas; DP, dominio de pastizales; EL, elementos leñosos; Hum, humedales; Pan, pantanos; Pas, pastizales; Pj, pajonales.

influencia marina en relación con el descenso del nivel del mar a partir de ca. 5.500 cal. años AP (Cordeiro y Lorscheitter, 1994; Lorscheitter y Dillenburg, 1998; Neves, 1998; Mourelle *et al.*, 2015b). Por otra parte, habría aumentado la riqueza de los elementos leñosos en los *campos del norte* (sitios 2, 6, 8, 9, 14), así como la presencia de bosques ribereños bien desarrollados próximos a los cuerpos de agua (sitios 1, 14).

Posteriormente, para el Holoceno Tardío, el bosque compuesto por elementos del “bosque atlántico lluvioso” y del “bosque estacional” continuó su expansión sobre las planicies costeras de los *campos* de RS y áreas adyacentes (sitios 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13) y se establecieron comunidades hidrófilas en cuerpos de agua protegidos de la acción directa del mar por las barras de arena (sitios 12, 13). En los *campos del norte* se registraba un aumento en la riqueza y/o proporciones de taxones leñosos (sitios 3, 4, 14), en cambio, en los *campos del sur* se desarrollaban bañados de agua dulce (sitio 16) con una disponibilidad variable de agua. El desarrollo de vegetación palustre y elementos leñosos habrían favorecido el establecimiento de los grupos indígenas en la región (Mourelle *et al.*, 2015a). El registro de polen de *Araucaria* en los *campos del norte* desde ca. 500 cal. años AP (sitios 5, 14) podría reflejar la presencia de individuos o incluso pequeñas poblaciones de *A. angustifolia* en el área (Behling *et al.*, 2016; Mourelle *et al.*, 2017).

Potencialidades y consideraciones para realizar análisis palinológicos de la región de los campos

Varias características hacen de los *campos* un área apta para la realización de estudios palinológicos actuales y fósiles porque: (1) los pastizales naturales están determinados climáticamente (Bilenca y Miñarro, 2004); (2) presentan heterogeneidad geomorfológica y una densa red hídrica que facilitan el desarrollo de diferentes tipos de vegetación o comunidades para estudiar procesos de producción, dispersión y preservación del polen; (3) toda la riqueza florística se desarrolla en un área de ca. 390.000 km² y de acceso relativamente sencillo; y (4) existen ambientes como lagunas costeras e interiores, bañados salinos y de agua dulce, pantanos y turberas donde potencialmente se podrían obtener secuencias fósiles que registren los cambios de la vegetación y el ambiente durante del Cuaternario tardío.

Si bien existen algunas dificultades en el análisis de la

relación polen-vegetación actual de los *campos*, relacionadas con el impacto humano y la limitada resolución taxonómica de algunos tipos polínicos, esto no ha impedido estudiar las relaciones entre el polen y la vegetación actual, tanto cualitativa como cuantitativamente. La utilización de algunos de estos modelos actuales ha permitido realizar interpretaciones más ajustadas de las secuencias palinológicas fósiles para reconstruir la historia de la vegetación de la región de los *campos* desde el Pleistoceno Tardío. Los cambios de la vegetación fueron relacionados con forzantes abióticos (cambios en el nivel relativo del mar o en las condiciones climáticas) y bióticos (antrópicos), y se han postulado posibles rutas de migración de las distintas especies y vinculaciones de los *campos* con otras regiones fitogeográficas (*e.g.*, bosque atlántico lluvioso y bosque estacional, campos de altitud, provincias fitogeográficas Chaqueña y Paranaense).

Sin embargo, la comparación e integración de la información disponible obtenida a partir del análisis palinológico, tanto actual como fósil, se ha visto dificultada porque en los trabajos se han utilizado metodologías y criterios diferentes. En este sentido, se puntualizan a continuación aquellos aspectos que podrían considerarse en futuros trabajos, los que seguramente permitirán una interpretación más ajustada de la información paleoecológica disponible.

Una de las dificultades observada en el análisis de los espectros polínicos de los *campos* fue la de identificar si la dominancia de algún taxón reflejaba ajustadamente la cobertura de la planta parental dominante en la vegetación, o si por el contrario este taxón estaba sobre-representado y distorsionaba la proporción de los otros, en cuyo caso lo recomendable sería excluirlo de la suma polínica total. La presencia de tipos polínicos dominantes en las muestras de superficie se relacionó principalmente con el tipo de polinización anemófila que presentan sus plantas parentales (*e.g.*, Cyperaceae en los bañados de agua dulce), mientras que otros taxones frecuentes en la vegetación, con tipo de polinización zoófila, se encontraron sub-representados (*e.g.*, Fabaceae subf. Faboideae en pastizales; *Erythrina crista-galli* en los bosques ribereños) (Mourelle y Prieto, 2012).

Sin embargo, la sobre o sub-representación de los distintos tipos polínicos puede variar al analizar los espectros

polínicos fósiles, principalmente relacionado con las características del sitio de muestreo. Esto fue observado en los *campos del norte* (Fig. 1, sitios 3, 4, 14) donde la señal polínica de los pastizales dominantes está sub-representada en los registros fósiles en un grado más o menos significativo en función de la densidad del bosque ribereño que rodeó al cuerpo de agua muestreado (Mourelle *et al.*, 2017; Macedo, 2018). Como se ha demostrado en el modelo polínico actual, la representación de los taxones arbóreo-arbustivos no solo depende de la distancia al sitio de muestreo, sino también de la altura máxima de las plantas y su ubicación en el bosque (higrófilas o mesófilas), las que condicionan la dispersión polínica (Mourelle y Prieto, 2016; Mourelle *et al.*, 2017; Macedo, 2018). Por lo tanto, la exclusión de estos taxones dominantes de la suma polínica total en las secuencias fósiles deberá ser considerada para cada caso en particular luego de realizar un estudio de la relación entre el polen y la vegetación actual, idealmente cuantitativo.

En este contexto, es fundamental ampliar el conocimiento sobre la relación polen-vegetación actual para identificar cuáles taxones están bien, sobre o sub-representados en cada tipo de vegetación, aumentando la fidelidad de las interpretaciones paleoecológicas. Algunas veces en el espectro polínico el conjunto de acompañantes es tan o más significativo que las variaciones de las proporciones de los taxones dominantes.

Conocer cuáles son los taxones polínicos "silenciosos", que corresponden a plantas presentes en la vegetación pero cuyos granos no se encuentran en los espectros polínicos, es importante para poner el foco del análisis en otros tipos polínicos y evaluar así cuáles de ellos permiten identificar distintos tipos de vegetación o comunidades. No obstante, es indispensable tener siempre en cuenta que la ausencia de determinados tipos polínicos en los espectros (tanto actuales como fósiles) no refleja la ausencia de las plantas parentales en la vegetación (actual o pasada). Esto resalta la importancia de identificar esos tipos polínicos claves que, aunque en bajas proporciones, desde el punto de vista cualitativo puedan ser indicadores del desarrollo de distintos tipos de vegetación en el pasado.

Por otro lado, la utilización de sumas polínicas menores de 100 granos en los análisis cuantitativos de secuencias polínicas fósiles (*e.g.*, Suárez, 2011; Rodríguez-Gallego *et al.*,

2012; Behling *et al.*, 2016) no son recomendables para explicar cambios paleoambientales y deben considerarse con precaución. Los modelos polínicos actuales han demostrado que esas sumas no son suficientes para reflejar adecuadamente a la vegetación. Sobre la base de nuestros resultados se recomiendan sumas polínicas no menores de 300 granos por muestra.

De acuerdo con el modelo polínico actual regional para la región de los *campos* de Uruguay (Mourelle y Prieto 2012, 2016), algunos taxones polínicos con baja dispersión (*e.g.*, taxones palustres como *Polygonum* y *Myriophyllum*, o arbóreo-arbustivos como Rhamnaceae y *Daphnopsis racemosa*) y las esporas (*e.g.*, *Phaeoceros*, *Ricciaceae* e *Isoetes*) representan a la vegetación local y están relacionados con características edáficas locales. En consecuencia, las variaciones en sus proporciones en las secuencias fósiles no deberían ser empleadas por sí solas como indicadores de posibles cambios climáticos regionales, como fueron utilizadas por ejemplo por Medeanic *et al.* (2001).

En este sentido, cabe resaltar que las altas frecuencias relativas de *Phaeoceros* han sido utilizadas en secuencias polínicas fósiles de los *campos* y áreas adyacentes como indicadores de condiciones climáticas cálidas y secas (Behling *et al.*, 2005; Macedo *et al.*, 2010) o menos húmedas (Evaldt *et al.*, 2014). No obstante, estas altas proporciones de *Phaeoceros*, asociadas a una baja concentración polínica, podrían relacionarse con una preservación diferencial del polen como consecuencia de procesos tafonómicos sin- y post-depositacionales, como en São Gabriel (Fig. 4), ya que la proporción de estas esporas en las muestras polínicas superficiales es relativamente baja (Mourelle y Prieto, 2012, 2016; Macedo, 2018). Las esporas tienen una mayor capacidad de preservación en relación con el polen (*e.g.*, Fægri e Iversen, 1989; Traverse, 2007), por lo que la sobre-representación en los espectros fósiles no debería emplearse como indicadores paleoambientales.

PERSPECTIVAS Y CONSIDERACIONES FINALES

Durante los últimos 20 años, los análisis palinológicos fósiles en la región de los *campos* de los PRP han provisto información sobre los cambios de la vegetación desde el Pleistoceno Tardío, complementando así los estudios que se han realizado en las *pampas* y el sudeste de América del

Sur en general. Sin embargo, estos estudios aún son escasos en relación con la diversidad vegetal que existe en los *campos* y siguen siendo numerosos los interrogantes sin responder. Incluso hasta muy recientemente no existían estudios de la relación entre el polen y la vegetación actual que pudiesen ser empleados para interpretar los registros fósiles.

Aún quedan por estudiar varios tipos de vegetación que se desarrollan en los *campos*, principalmente en la zona occidental de Uruguay así como en varias unidades de pastizal de RS. Analizar en ellas los fenómenos de dispersión, deposición y preservación polínica permitirá ampliar el modelo polínico regional y obtener nueva información ecológica para ajustar la interpretación de las secuencias fósiles.

Diferenciar las distintas unidades de pastizal de RS a partir de los espectros polínicos actuales constituirá la base para comprender la evolución de los pastizales durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno. Hasta la actualidad estos pastizales se han agrupado en los registros fósiles bajo la denominación de “campos” sin ningún tipo de diferenciación. Sin embargo, los modelos polínicos actuales para RS (Macedo, 2018) muestran que es posible diferenciar distintos tipos de pastizales incluso dentro de una unidad de pastizal y abre una nueva perspectiva en la interpretación de los registros polínicos del Cuaternario de esta región.

Asimismo, existen numerosos ambientes que tienen gran potencial para obtener secuencias fósiles. Nuevos estudios palinológicos en los *campos del norte* para el Pleistoceno Tardío y Holoceno permitirán profundizar sobre el origen y la evolución de la flora leñosa del área, así como establecer posibles conexiones con otras provincias fitogeográficas como la Chaqueña y la Paranaense.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de la tesis doctoral de R.B. Macedo. Fue financiado parcialmente por subsidios de CNPq (141193/2010-7), FAPERGS (10121-19), FONCYT (PIP 950/14), UNMDP (Exa 807/16) y PD-NAC-2015-1-108260 (ANII, Uruguay). A los revisores por sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

Ab' Sáber, A. 2005. *Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas*. Ateliê, São Paulo, 160 p.

Andrade, B.O., Koch, C., Boldrini, I.I. et al. 2015. Grassland degradation and restoration: a conceptual framework of stages and thresholds illustrated by southern Brazilian grasslands. *Natu-*

reza & Conservação 13: 95–104.

- Bauermann, S.G. 2003. [Análises palinológicas e evolução paleovegetacional e paleoambiental das turfeiras de Barrocadas e Águas Claras, Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 137 p. Inédita.].
- Bauermann, S.G., Macedo, R.B., Behling, H., Pillar, V.D. y Neves, P.C.P. 2008. Dinâmicas vegetacionais, climáticas e do fogo com base em palinologia e análise multivariada no Quaternário tardio do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11: 87–96.
- Behling, H. 1995. Investigations into the Late Pleistocene and Holocene history of vegetation and climate in Santa Catarina (S Brazil). *Vegetation History and Archaeobotany* 4: 127–152.
- Behling, H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history in the Araucaria forest and Campos region from Sierra Campos Gerais (Paraná), S Brazil. *Review of Paleobotany and Palynology* 97: 109–121.
- Behling, H., Bauermann, S.G. y Neves, P.C.P. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 631–639.
- Behling, H., Pillar, V.D. y Bauermann, S.G. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* 133: 235–248.
- Behling, H., Pillar, V.D., Müller, S.C. y Overbeck, G.E. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: implications for conservation. *Applied Vegetation Science* 10: 81–90.
- Behling, H., Verissimo, N., Bauermann, S., Bordignon, S. y Evaldt, A. 2016. Late Holocene vegetation history and early evidence of *Araucaria angustifolia* in Caçapava do Sul in the lowland region of Rio Grande do Sul state, Southern Brazil. *Brazilian archives of biology and technology* 59. Doi: 10.1590/1678-4324-2016150264.
- Bilenca, D. y Miñarro, F. 2004. *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 353 p.
- Boldrini, I.I. 2009. A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. En: V. de P. Pillar, S.C. Müller, Z.M.de S. Castilhos, y A.V.A. Jacques (Eds.), *Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 63–77.
- Boldrini, I.I., Ferreira, P.M.A., Andrade, B.O. et al. 2010. *Bioma Pampa: diversidade florística e fisionômica*. Pallotti, Porto Alegre, 64 p.
- Brussa, C.A. y Grela, I. 2007. *Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA, Montevideo, 544 p.
- Burkart, A. 1975. Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon* 24: 53–66.
- Chebataroff, J. 1960. *Tierra Uruguaya*. Talleres Don Bosco, Montevideo, 449 p.
- Cordeiro, S.H. y Lorscheitter, M.L. 1994. Palynology of Lagoa dos Patos sediments, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of Paleolimnology* 10: 35–42.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R. et al. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- del Puerto, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía, Montevideo, 16 p.
- Evaldt, A.C.P., Bauermann, S.G. y Souza, P.A. 2014. Registros polínicos para o Holoceno tardio da Região da Campanha (Rio Grande do Sul, Brasil) e seu significado na história dos paleoambientes da Savana Estépica Parque. *Revista Brasileira de Paleontologia* 17: 183–194.

- Fægri, K. e Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, New York, 328 p.
- García-Rodríguez, F., Stutz, S., Inda, H. et al. 2010. A multiproxy approach to inferring Holocene paleobotanical changes linked to sea-level variation, paleosalinity levels, and shallow lake alternative states in Negra Lagoon, SE Uruguay. *Hydrobiologia* 646: 5–20.
- Gautreau, P. 2014. *Forestación, territorio y ambiente. 25 años de silvicultura transnacional en Uruguay, Brasil y Argentina*. Trilce, Montevideo, 296 p.
- Hasenack, H., Weber, E., Boldrini, I.I. y Trevisan, R. 2010. *Mapa de sistemas ecológicos da ecorregião das savanas uruguaias em escala 1:500.000 ou superior e relatório técnico descrevendo insumos utilizados e metodologia de elaboração do mapa de sistemas ecológicos*. World Wide Web: <http://www.ecologia.ufrgs.br>.
- IBGE 2004. *Mapa de Biomas do Brasil*. World Wide Web: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/vegetacao/mapas/brasil/biomas.pdf.
- Iriarte, J. 2006. Vegetation and climate change since 14.810 ¹⁴C yr. B.P. in southeastern Uruguay and implications for the rise of early Formative societies. *Quaternary Research* 65: 20–32.
- Leal, M.G. y Lorscheitter, M.L. 2007. Plant succession in a forest on the Lower Northeast Slope of Serra Geral, Rio Grande do Sul, and Holocene palaeoenvironments, Southern Brazil. *Acta Botanica Brasílica* 21: 1–10.
- León, R.J.C. 1991. Río de la Plata grasslands. En: R.T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, p. 369–376, 380–387.
- Leonhardt, A. y Lorscheitter, M.L. 2010. The last 25,000 years in the Eastern Plateau of Southern Brazil according to Alpes de São Francisco record. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 454–463.
- Lezama, F., Altesor, A., Pereira, M. y Paruelo, J.M. 2011. Capítulo I. Descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En: A. Altesor, W. Ayala y J.M. Paruelo (Eds.), *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA-INIA, Montevideo, p. 15–32.
- Lorscheitter, M.L. y Dillenburger, S.R. 1998. Holocene palaeoenvironments of the northern coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil, reconstructed from palynology of Tramandaí lagoon sediments. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 11: 73–97.
- Macedo, R.B. 2018. *[Reconstrução da vegetação nos campos arbustivos de São Gabriel, RS, durante o Holoceno Tardio: interpretações palinológicas calibradas por meio de análogos modernos]*. Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 111 p. Inédita.
- Macedo, R.B., Cancelli, R.R., Bauermann, S.G., Neves, P.C.P. y Bordignon, S.A.L. 2007. Palinología de niveles del Holoceno da Planície Costeira do Rio Grande do Sul (localidade de Passinhos), Brasil. *Gaea* 3: 68–74.
- Macedo, R.B., Souza, P.A., Bauermann, S.G. y Bordignon, S.A.L. 2010. Palynological analysis of a late Holocene core from Santo Antônio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 731–745.
- Medeanic, S. 2004. The distribution of palynomorphs in the superficial sediments on the margin of the Patos lagoon estuary, RS, Brazil, as compared with the actual vegetation. *Iheringia, Série Botânica* 59: 183–200.
- Medeanic, S. 2006. The palynomorphs from surface sediments of intertidal marshes in the estuarine part of the Patos lagoon. *Iheringia, Série Botânica* 61: 49–62.
- Medeanic, S., Costa, C.S.B. y Diniz, D. 2016. Modern pollen-vegetation relationships in saltmarsh habitats along a salinity gradient of a fluvial estuary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 233: 67–76.
- Medeanic, S., Dillenburger, S.R. y Toldo-Junior, E.E. 2001. Novos dados palinológicos da transgressão marinha pós-glacial em sedimentos da Laguna dos Patos, RS, Brasil. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências* 6: 64–76.
- MGAP-DIEA. 2011. Censo General Agropecuario 2011. Resultados definitivos. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo, 142 p.
- Modernel, P., Rossing, W.A.H., Coorbels, M., Dogliotti, S., Picasso, V. y Tiltonell, P. 2016. Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters* 11: 1–21.
- Mourelle, D. 2015. *[Cambios de la vegetación de la región de los campos de Uruguay en respuesta a diferentes forzantes durante el Holoceno]*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 111 p. Inédita.
- Mourelle, D. y Prieto, A.R. 2012. Modern pollen assemblages of surface samples and their relationships to vegetation in the campos region of Uruguay. *Review of Palaeobotany and Palynology* 181: 22–33.
- Mourelle, D. y Prieto, A.R. 2016. Pollen and spores from surface samples in the campos region of Uruguay and their paleoecological implications. *Acta Botanica Brasílica* 30: 351–370.
- Mourelle, D., Prieto, A.R. y García-Rodríguez, F. 2015a. Cambios de la vegetación en la cuenca de la Laguna Merín, Uruguay, durante los últimos ca. 2000 cal. años AP. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18: 509–520.
- Mourelle, D., Prieto, A.R. y García-Rodríguez, F. 2017. Riparian woody vegetation history in the campos region, Southeastern South America, during two time windows: late Pleistocene and late Holocene. *Quaternary Science Reviews* 167: 14–29.
- Mourelle, D., Prieto, A.R., Pérez, L., García-Rodríguez, F. y Borel, C.M. 2015b. Mid and late Holocene multiproxy analysis of environmental changes linked to sea-level fluctuation and climate variability of the Río de la Plata estuary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 421: 75–88.
- Neves, P.C.P. das. 1998. *[Palinología de sedimentos cuaternarios no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil: Guaíba e Capão do Leão]*. Tesis Doctoral, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 319 p. (volumen I) Inédita.
- Overbeck, G.E., Müller, C.S., Fidelis, A. et al. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Prado, L.F., Wainer, I., Chiessi, C.M., Ledru, M.P. y Turcq, B. 2013. A mid-Holocene climate reconstruction for eastern South America. *Climate of the Past* 9: 2117–2133.
- Radaeski, J.N., Bauermann, S.G. y Pereira, A.B. 2016. Poaceae pollen from Southern Brazil: distinguishing grasslands (campos) from forests by analyzing a diverse range of Poaceae species. *Frontiers in Plant Science* 7: 1–18.
- Rodríguez-Gallego, L., Masciadri, S. y Nin, M. 2012. Modern vegetation and pollen relationships in four southwestern atlantic coastal lagoons. *Estuaries and Coasts* 35: 785–798.
- Roth, L. y Lorscheitter, M.L. 1993. Palynology of a bog in Parque Nacional de Apartados da Serra, East Plateau of Rio Grande do Sul, Brazil. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 39–69.
- Scherer, C. y Lorscheitter, M.L. 2014. Vegetation dynamics in the

- southern Brazilian highlands during the last millennia and the role of bogs in *Araucaria* forest formation. *Quaternary International* 325: 3–12.
- Schüler, L. y Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany* 20: 83–96.
- Setubal, R.B. y Boldrini, I.I. 2012. Phytosociology and natural subtropical grassland communities in a granitic hill in southern Brazil. *Rodriguésia* 63: 513–524.
- Silva-Filho, P.J.S., Macedo, R.B., Vieira, M. S. y Neves, P.C.P. das. 2017. Florística e estrutura da vegetação campestre nos campos arbustivos de São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 72: 351–372.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: R.T. Coupland (Ed.), *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, p. 367–369.
- Suárez, R. 2011. Paleoambientes y cambio climático. La interface Pleistoceno-Holoceno en Uruguay. En: R. Suárez (Ed.), *Arqueología durante la Transición Pleistoceno Holoceno: Componentes Paleoindios, Organización de la Tecnología y Movilidad de los Primeros Americanos*. British Archaeological Reports 2220, Oxford, p. 59–78.
- Traverse, A. 2007. *Paleopalynology*. Springer, New York, 813 p.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A. y Perea, D. 2017. Mammals in Last 30 to 7 ka Interval (Late Pleistocene–Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): Last Occurrences, Climate, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*. Doi: 10.1007/s10914-017-9380-2.

Doi: 10.5710/PEAPA.28.05.2018.258

Recibido: 22 de noviembre de 2017

Aceptado: 28 de mayo de 2018

BOSQUES EN MOVIMIENTO. CASUÍSTICAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO

SANTIAGO FERNÁNDEZ¹, JUAN OCHANDO¹, MANUEL MUNUERA², GABRIELA AMORÓS¹ Y JOSÉ CARRIÓN¹

¹Departamento de Biología Vegetal (Botánica), Facultad de Biología, Universidad de Murcia, 30100, Murcia, España. santiago@um.es; juan.ochando@um.es; gabriela.amoros@um.es; carrion@um.es

²Departamento de Ciencia y Tecnología Agraria (Botánica), Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica, Universidad Politécnica de Cartagena, 30203, Cartagena, España. Manuel.Munuera@upct.es

Resumen. Este artículo pretende una revisión crítica de los datos palinológicos del Cuaternario ibérico con particular atención al Pleistoceno Tardío y Holoceno. Se analizan aspectos relacionados con la ciclicidad climática astronómica y su influencia sobre la cubierta vegetal, los reservorios de fitodiversidad durante los estadiales, la colonización tardiglacial y holocena y el posible efecto de la acción antrópica sobre la dinámica forestal a partir del Holoceno Medio. Se comparan las zonas de influencia atlántica con las áreas de clima continental y la vertiente mediterránea. La perspectiva no es, en cualquier caso, climaticista sino histórico contingente.

Palabras clave. Palinología. Paleoeología. Pleistoceno. Holoceno. España. Portugal. *Quercus*. *Pinus*.

Abstract. FORESTS IN MOVEMENT. CASUISTICS IN THE IBERIAN PENINSULA DURING THE LATE QUATERNARY. This paper brings a critical revision of the palynological data from the Iberian Quaternary with special attention to the Late Pleistocene and Holocene. The climatic, astronomically controlled cyclicity is analysed in the context of vegetational developments, and a discussion is provided on the phytodiversity reservoirs during glacial stadials, the Tardiglacial and Holocene forest colonisation, and the effects of anthropogenic activities on forest dynamics from Mid-Holocene onwards. Atlantic and Mediterranean regions are compared. The perspective here is not climaticist, but historical contingent.

Key words. Palynology. Palaeoecology. Pleistocene. Holocene. España. Portugal. *Quercus*. *Pinus*.

ESTE TRABAJO pretende proporcionar una visión crítica y sintética de las dinámicas forestales durante el Cuaternario tardío en la Península Ibérica (Fig. 1), con énfasis en las interacciones entre *Quercus* y *Pinus* bajo la influencia de perturbaciones, fundamentalmente climáticas y antropogénicas. No deseamos simplemente compilar los datos publicados hasta la fecha, aun cuando visitar con las últimas secuencias los trabajos monográficos de Carrión *et al.* (2013, 2015), se hace cada vez más necesario. Cabe señalar que la mayor parte de los datos paleobotánicos disponibles para el Cuaternario peninsular se enmarcan dentro del Pleistoceno Tardío y Holoceno y que, sobre todo en el contexto del Último Máximo Glacial, existen condicionantes previos que han modelado la propia historia de la vegetación, puntos de partida que podrían haber resultado contingentes desde una perspectiva de fitocomplejidad. Muy sucintamente, estos podrían ser:

(1) La denominada crisis de salinidad mesiniense, hace

ca. 6.5 Ma (Bertolani-Marchetti, 1985; Weijermars, 1988; Jiménez-Moreno *et al.*, 2010), durante la cual se produce una importante ampliación del bioma estepario en puntos del interior peninsular. Los escasos datos acerca de los efectos de la crisis mesiniense sobre las floras ibéricas parecen indicar que esta no tuvo un gran impacto sobre ellas, habiéndose documentado únicamente la desaparición de los géneros *Ricinus* y *Cephalanthus* y de la familia Melastomataceae (Carrión *et al.*, 2013). La distribución ibérica de un número importante de las especies de *Salsola*, *Suaeda*, *Gypsophila*, *Astragalus*, *Stipa*, *Onopordon*, *Artemisia* y *Thymelaea*, parece fuertemente relacionada con esta desecación de la cuenca mediterránea y la consiguiente apertura de vías migratorias desde territorios desérticos y subdesérticos norteafricanos e irano-turanianos (Feddi *et al.*, 2011). En cualquier caso, existe constancia de la existencia durante el Mioceno de laurisilvas, bosques pantanosos y formaciones costeras de tipo subtropical (Barrón *et al.*, 2010, 2016, 2017;

Barrón y Postigo-Mijarra, 2011).

(2) La “mediterraneización” climática pliocena, que comienza hace ca. 3.2 Ma, provoca en la cuenca una reducción de las precipitaciones estivales e importantes cambios en la distribución de los bosques neógenos, con reducción de las formaciones forestales densas de especies subtropicales y expansión de los bosques mediterráneos (Suc y Cravatte, 1982; Suc, 1984; Fauquette *et al.*, 1998; Barrón *et al.*, 2010; Casas-Gallego *et al.*, 2015). Este incremento de la aridez estival se continúa durante el Pleistoceno en consonancia con un descenso general de las temperaturas, las cuales, no obstante, no llegan a ser tan bajas como para evitar la supervivencia de algunas reliquias paléogenas y neógenas durante el Pleistoceno temprano (*Carya*, *Pterocarya*, *Eucommia*, *Zelkova*, *Parrotia*, *Juglans*, *Tsuga*) (Barrón *et al.*,

2010; Jiménez-Moreno *et al.*, 2010; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a) e incluso durante el Pleistoceno Medio (*Vitis*, *Celtis*, *Juglans*, *Ceratonia*, *Platanus*, *Carpinus*, *Tsuga*) (Elhaï, 1966; Florschütz *et al.*, 1971; Geurts, 1979; Julià y Suc, 1980; Suc, 1980; Suc y Cravatte, 1982; García-Antón, 1989; García-Antón y Sainz-Ollero, 1991; Ruiz-Zapata *et al.*, 2005; Desprat *et al.*, 2007, 2009; González-Sampériz *et al.*, 2010; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010a; Rodríguez *et al.*, 2011). A lo largo y ancho de la cuenca mediterránea, las pautas de desaparición y permanencia de las reliquias precuaternarias muestran tendencias inesperadas que no parecen conectadas con la latitud ni con la longitud geográficas y sugieren una respuesta dependiente de la propia vulnerabilidad poblacional (Magri *et al.*, 2017).

La historia de la vegetación del Cuaternario en Europa

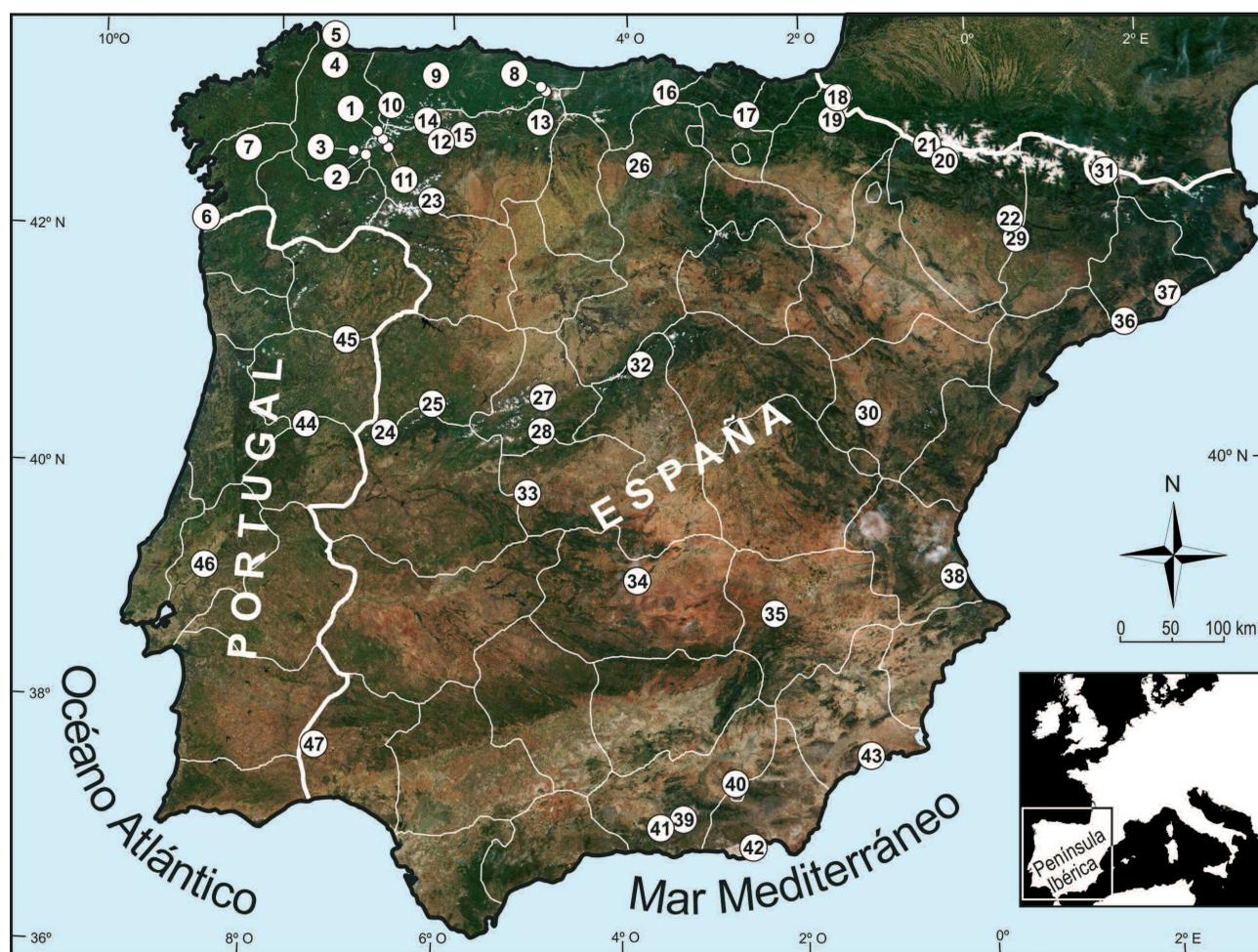


Figura 1. Área de estudio localizada en la Península Ibérica. Los números hacen referencia a secuencias polínicas en las que se han producido deforestaciones durante el Holoceno (Tab. 1).

estaría conformada por algunos fenómenos generales. En primer lugar, una contracción episódica de las áreas de distribución de los bosques mediterráneos (*Quercus*, *Pinus*, *Cedrus*, *Juniperus*, *Olea*, *Fraxinus*, *Pistacia*, *Alnus*, *Corylus*, Cistaceae, etc.). Estos elementos se refugiarían eventualmente en los valles intramontanos y zonas litorales del sur del continente europeo (Carrión y Leroy, 2010; González-Sampériz *et al.*, 2010). En segundo lugar, la expansión de la vegetación xeroheliófila (*Artemisia*, *Ephedra*, Poaceae, Chenopodiaceae, Asteraceae, Lamiaceae), en detrimento de las masas forestales dominadas por gimnospermas (*Pinus*, *Juniperus*) durante las pulsaciones climáticas más frías y áridas (Carrión, 2002; González-Sampériz *et al.*, 2010). En tercer lugar, una dinámica glacial-interglacial caracterizable por oscilaciones en el grado de cobertura arbórea y/o arbustiva y en la abundancia de especies termófilas, por procesos de agregación y desagregación de tanatocenosis y, en algunas regiones, por el desarrollo alternante de bosques de angiospermas y coníferas (Carrión *et al.*, 2013). En cuarto lugar, durante los interglaciales, es común el registro de procesos de sucesión como reflejo aparente de una migración específicamente diferencial. Por la interferencia de la señal antrópica, el Holoceno supone una etapa bastante particular en la que no siempre se observan las tendencias de los interglaciales (Carrión *et al.*, 2001, 2003).

La mayoría de los fenómenos descritos anteriormente son constatables en la Península Ibérica, a través de estudios palinológicos sobre testigos marinos y de estuarios, continentales (lagos, lagunas, turberas) y de yacimientos arqueológicos que aportan gran información sobre la reconstrucción de pautas de dinámica vegetal, con resolución de milenios, centurias o décadas, según los casos (Carrión, 2003). En cualquier caso, cabe tener en cuenta que la palinología tiene sus limitaciones en términos de reconstrucción paleobiogeográfica pues el análisis polínico no está precisamente diseñado para averiguar el área de distribución de las poblaciones o especies a partir de las cuales se configuran los espectros polínicos. Esta es una limitación bien conocida, (Carrión *et al.*, 2013) que no obstante, se compensa con los conocimientos de la ecología y biogeografía actual de las especies. Los registros paleoclimáticos marinos y terrestres y los archivos de hielo permiten la reconstrucción del paisaje y por tanto de los cambios climáti-

cos del pasado. Sin embargo, comprender los mecanismos que controlan la frecuencia, duración y amplitud de los cambios climáticos requiere la comparación de estos diferentes registros en una escala de tiempo común (Sánchez-Goñi *et al.*, 2018). Otro elemento digno de mención es que la base de datos es fragmentaria y contiene secuencias con deficiencias en el control cronológico de los registros. La rutina paleoecológica debe ser capaz de sobrellevar el estado inconcluso de cada conclusión y el lector debe saber que en esta disciplina, el progreso estriba en el juego entre la calidad de la información y el poder explicativo de las tesis elaboradas sobre ésta, la cual siempre estará pendiente de nuevos proyectos y resultados.

DIACRONÍAS PARA EL FINAL DEL PLEISTOCENO

Los bosques dominados por *Pinus* alcanzan en la Península Ibérica un papel singularmente relevante, exhibiendo tendencias opuestas a las formaciones dominadas por *Quercus*, tal y como ocurre en numerosas secuencias atlánticas y centroeuropeas (Allen *et al.*, 1996; López-Merino, 2009; Morales-Molino y García-Antón, 2014). Esto se refiere a una expansión de los bosques de *Quercus* durante los intervalos cálidos y húmedos correlacionados con los interestadios de Groenlandia como ya mostraron los datos obtenidos de las secuencias marinas MD99–2331/MD95–2042 (Fig. 2) (Sánchez-Goñi *et al.*, 2005, 2009; Desprat *et al.*, 2015) y MDO3–2697 (Desprat *et al.*, 2009). La turbera de Padul (Florschütz *et al.*, 1971; Pons y Reille, 1988; Valle-Hernández *et al.*, 2003) muestra también el predominio de *Quercus* tanto caducifolios como perennifolios durante las fases equivalentes al final del último interglacial y el aumento de *Artemisia*-Chenopodiaceae-*Ephedra* durante el pleniglacial wurmiense. Los niveles eemienses de Carihuela (Carrión, 1992a; Carrión *et al.*, 1998, 1999) evidencian una abundancia particular no solo de *Quercus* sino también de *Olea*, de forma similar a lo que ocurre en otros puntos del Mediterráneo, donde este taxón alcanza valores más altos que durante el Holoceno, y de hecho es considerado como un marcador del máximo de insolación interglacial (Van Andel y Tzedakis, 1996). La secuencia de Salines (Burjachs *et al.*, 2007, 2016; Burjachs, 2009), en Alicante, que cubre los últimos 115.000 años para el sureste peninsular, muestra en este período igualmente un aumento de las angiospermas

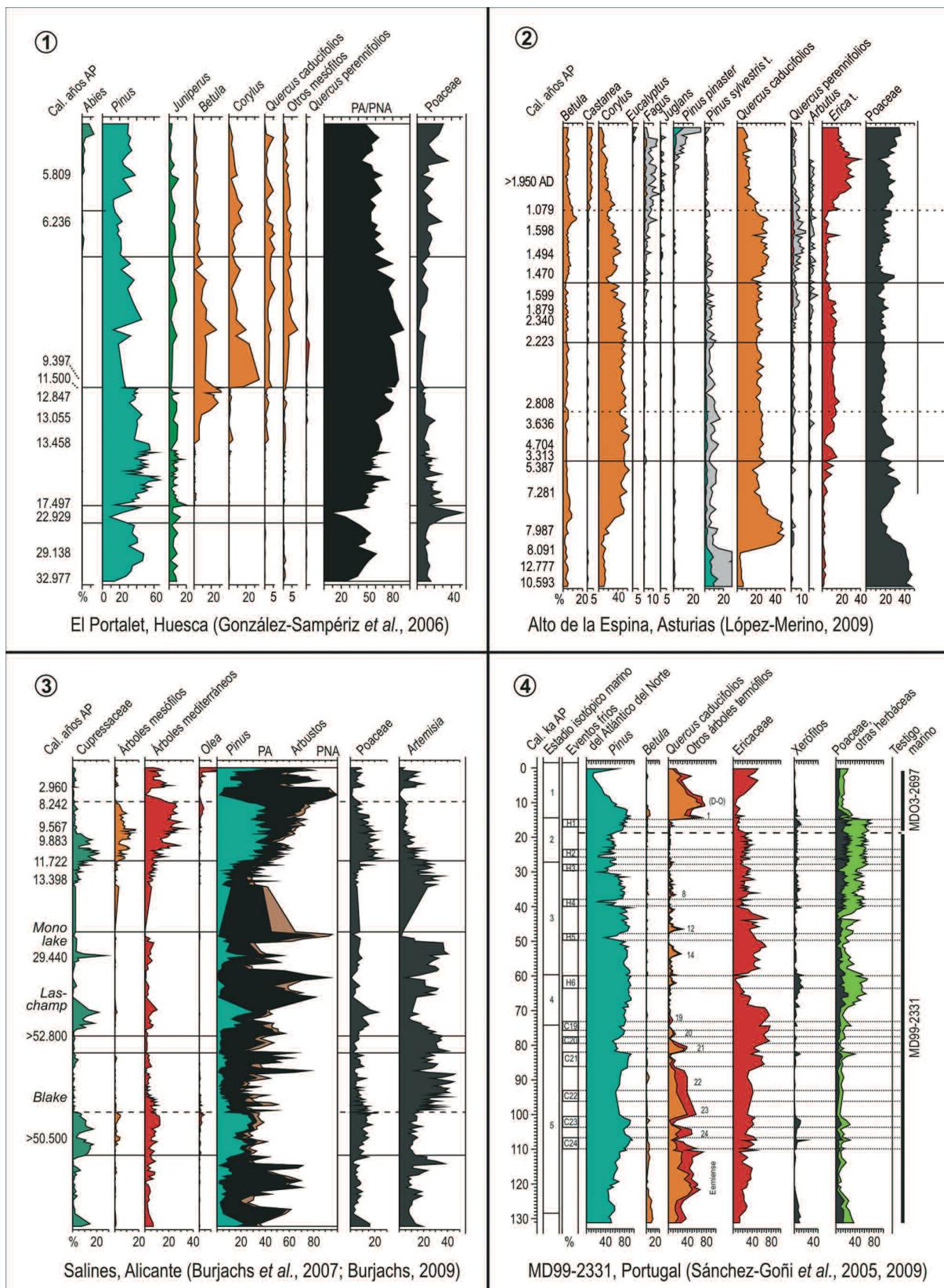


Figura 2. 1–4, Bosques dominados por *Pinus* al final del Pleistoceno con tendencia opuesta a las formaciones arbóreas de *Quercus*. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo; ka, miles de años. Extraído de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

forestales, más abundantes que las coníferas.

El Estadio Istópico del Oxígeno (EIO) 4 en la Península Ibérica sigue siendo evidente en las secuencias de Padul, Carihuela y Salines. En todas ellas domina un paisaje estepario con *Artemisia*, junto a un pinar no muy extenso, y en el que prácticamente desaparecen los elementos mesotermófilos. Sin embargo, los periodos interestadiales dan lugar a notables desarrollos de *Quercus* y otros taxa mesotermófilos (Carrión *et al.*, 1998; Burjachs, 2009; Burjachs *et al.*, 2016). Muchas otras secuencias en todo el territorio peninsular confirman esta pauta, Area Longa (Gómez-Orellana *et al.*, 2007), Abric Romaní (Burjachs *et al.*, 2012), MD95–2039 (Roucoux *et al.*, 2001, 2005), Alfaix (Schulte *et al.*, 2008), Doñana (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010b), Carrión *et al.* (2013, 2015).

En el EIO-3, los desarrollos de vegetación mediterránea y bosques mixtos resultan perceptibles en sitios como Abric Romaní en Barcelona (Burjachs y Julià, 1994), Cova Beneito en Alicante (Carrión, 1992b; Carrión y Munuera, 1997) y Cueva Pernerás en Murcia (Carrión *et al.*, 1995a,b). Expansiones algo menos notables son apreciables en Padul (Pons y Reille, 1988) y Banyoles (Pérez-Obiol y Julià, 1994). La mayor parte de estas oscilaciones han sido fechadas entre 50.000 y 35.000 años cal. AP, pero en algunos casos el fenómeno se prolonga en el tiempo como ocurre en la última secuencia de Navarrés, donde ha sido descrita una importante fase de expansión del bosque esclerófilo mediterráneo en torno a 30.000–27.000 cal. años AP (Carrión y van Geel, 1999) (Fig. 3). En el sureste peninsular la secuencia de Cueva Antón en Murcia, refleja una tendencia a condiciones más frías y más áridas a finales del EIO-3, que se manifiesta en la desaparición progresiva de árboles termófilos a favor de taxones criófilos y esteparios (Zilhão *et al.*, 2016).

La presencia de elementos termófilos durante algunos episodios del EIO-2 sugiere con fuerza que la Península Ibérica representa una importante reserva de fitodiversidad que podría haber funcionado como tal desde finales del Paleógeno. Hay numerosos registros que apoyan esta visión. Así en el norte de la Península Ibérica destacan el Yacimiento de Oia (Ramil-Rego y Gómez-Orellana, 2002; Iriarte-Chiapusso *et al.*, 2005) en Pontevedra, Pozo do Carballal (Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997) en Lugo, la Cueva de La Pila

(Uzquiano, 1992) en Cantabria, El Portalet (González-Sampériz *et al.*, 2006) en Huesca, Laguna de la Sanguijuela (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2004) en Zamora, Salada de Mediana (González-Sampériz *et al.*, 2008) en Zaragoza; en el noreste peninsular secuencias como la de Pla de l'Estany (Burjachs, 1994) y Banyoles (Pérez-Obiol y Julià, 1994) en Girona, Abric Romaní (Burjachs y Julià, 1994) y Canyars (Daura *et al.*, 2013) en Barcelona; en el centro peninsular El Carrizal (Franco-Múgica *et al.*, 2005) y Fuentillejo (Ruiz-Zapata *et al.*, 2008) en Ciudad Real; en el este-sureste peninsular Malledetes (Dupré, 1988) y Navarrés (Dupré *et al.*, 1998; Carrión y van Geel, 1999) en Valencia, Calaveres (Dupré, 1988) y Beneito (Carrión y Munuera, 1997) en Alicante, Pernerás (Carrión *et al.*, 1995a), Algarrobo (Munuera y Carrión, 1991), El Sabinar (Carrión *et al.*, 2004) en Murcia, Carihuela (Carrión *et al.*, 1998) y Padul (Pons y Reille 1988) en Granada, Siles (Carrión, 2002) en Jaén, Bajondillo (López-Sáez *et al.*, 2007; Cortés-Sánchez *et al.*, 2008) en el sur-suroeste peninsular Bajondillo (López-Sáez *et al.*, 2007) en Málaga, Gorham's cave en Gibraltar (Carrión *et al.*, 2008), Lucio de la Cancela de la Aulaga-Doñana (Manzano *et al.*, 2018) y El Asperillo (Stevenson, 1984; Morales-Molino *et al.*, 2011) en Huelva, y los testigos marinos SU-8103 (Parra, 1994), 11-P (Targarona, 1997) y MD95–2043 (Fletcher y Sánchez-Goñi, 2008) de las costas murciano-almerienses, OPD976 (Combourieu-Nebout *et al.*, 2002, 2009) en el mar de Alborán, 8057-B (Hooghiemstra *et al.*, 1992) y SU81–18 (Lézine y Denèfle, 1997; Turon *et al.*, 2003) del suroeste peninsular, y MD95–2039 (Roucoux *et al.*, 2001, 2005) en la costa oeste portuguesa (Figs. 4, 5).

Los refugios de fitodiversidad estarían localizados en áreas costeras y depresiones y valles intramontañosos, afectando a géneros leñosos como *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Juniperus*, *Taxus*, *Ephedra*, *Betula*, *Quercus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Salix*, *Pistacia*, *Olea*, *Ligustrum*, *Phillyrea*, *Buxus*, *Arbutus*, *Salix*, *Fagus*, *Tilia*, *Juglans*, *Castanea*, *Celtis*, *Myrtus*, *Ilex*, entre otros (Fig. 4). Según los datos disponibles, dentro de la vertiente mediterránea los caducifolios serían más abundantes hacia el norte y los arbustos xero-esclerófilos hacia el sur, con el caso extremo de la costa semiárida de Murcia, donde, junto con un matorral mediterráneo, se constata la supervivencia de especies ibero-norteafricanas hiper-termófilas como *Periploca* (*P. angustifolia* Labill.), *Wi-*

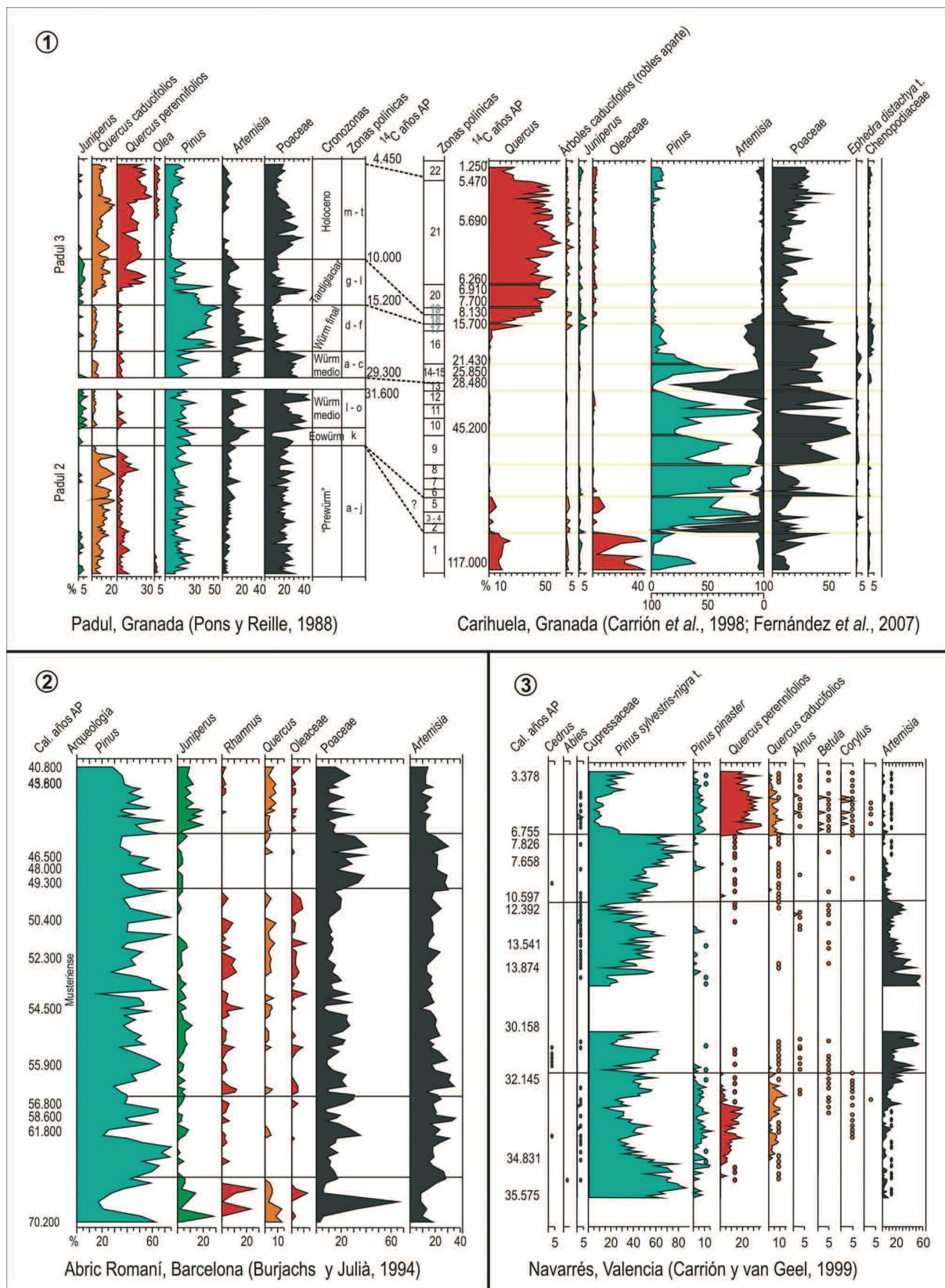


Figura 3. 1, Paisaje estepario durante los episodios EIO-4, con desarrollo de vegetación mediterránea y bosques en el sur de la Península Ibérica; 2–3, Expansión del bosque esclerófilo en la secuencia de Navarrés durante el EIO-3. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente. Secuencias extraídas de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

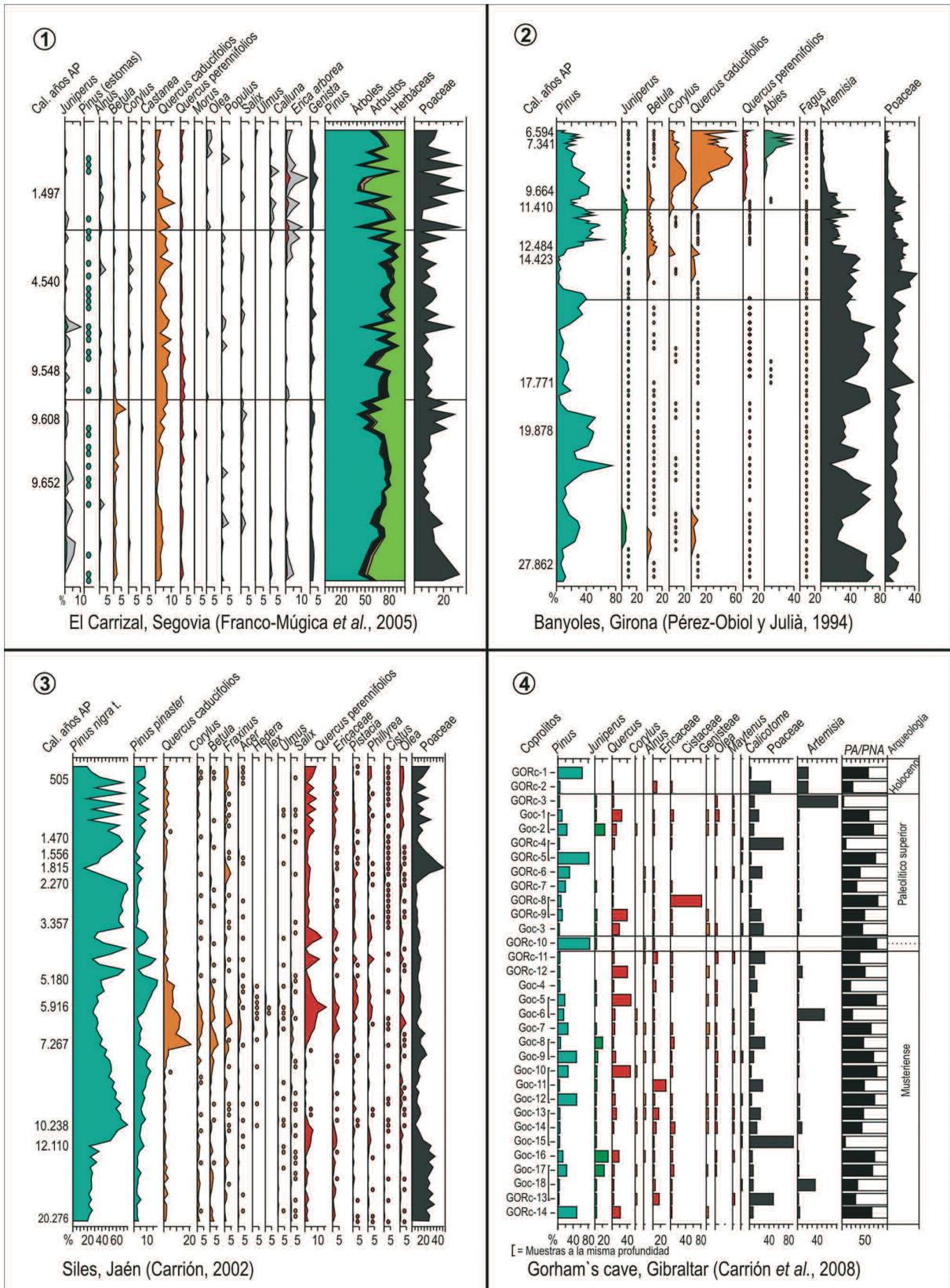


Figura 4. 1–4, Secuencias indicadoras de refugios glaciares durante el EIO-2 con importante número de taxones leñosos supervivientes en este estadio frío. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo; ka, miles de años. Secuencias extraídas de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

thania (*W. frutescens* (L.) Pauquy) y *Osyris* (*O. quadripartita* Hochst. & Steud.) bajo un contexto industrial Musteriense y Paleolítico superior (Carrión *et al.*, 1995a,b, 2008) (Fig. 5). De igual modo, a lo largo de la plataforma costera y montañas adyacentes presentes desde Gibraltar a las costas de Málaga e incluso hasta Murcia, se confirma que durante el Pleistoceno Tardío existió una reserva de biodiversidad tanto de animales como de taxones vegetales termo, meso y supramediterráneos, que permitió los suficientes recursos para la supervivencia de los últimos neandertales hasta los 24.000 cal. años AP, aproximadamente 10.000 años más tarde que la desaparición de los mismos en la Europa templada (Carrión *et al.*, 2008) (Fig. 5).

El denominado Interestadio tardiglacial (*Bölling-Alleröd*) se observa netamente en Padul (Pons y Reille, 1988) (Fig. 3) desde aproximadamente 13.000 cal. años AP a través de las curvas de *Quercus*, *Betula*, *Juniperus* y *Pistacia*, entre otros. Por comparación con una secuencia marina del Delta del Ebro, Yll y Pérez-Obiol (1992) demostraron el carácter latitudinalmente transgresivo de esta fase de colonización, que solo tiene lugar alrededor de 11.000 cal. años AP en el Delta del Ebro o incluso después de 10.000 cal. años AP en la Iberia septentrional. Da la impresión de que la dinámica vegetal de la región eurosiberiana peninsular y de algunos sectores septentrionales y occidentales de la región mediterránea concuerda a grandes rasgos con la descrita en otros países de la Europa atlántica (Carrión *et al.*, 2013).

Cabe resaltar el carácter prematuro del proceso de colonización de las angiospermas hasta el Tardiglacial, con una diacronía sur-norte y la peculiaridad de que *Quercus* adquiere más importancia a lo largo del vector noroeste-sureste y en consonancia con el incremento de la xericidad estival. Así, durante este periodo se observa una tendencia de expansión de *Pinus*, *Juniperus* y *Betula*, y más tarde de *Quercus* desde localidades costeras del sur y del cinturón termomediterráneo hacia el norte de Europa (Carrión *et al.*, 2010). En Padul o en el testigo 11-P (Targarona, 1997) la curva de *Quercus* se inicia en 13.000 cal. años AP (Fig. 3) mientras que en el noreste peninsular lo hace alrededor de 11.000–11.500 cal. años AP (Yll, 1992; Yll y Pérez-Obiol, 1992; Pérez-Obiol y Julià, 1994; Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997, 2001; López-Merino, 2009) (Fig. 6) y alrededor de 10.500 cal. años AP en el Pirineo central y oriental (Jalut *et al.*, 1982;

Montserrat-Martí, 1992; González-Sampériz *et al.*, 2006) (Fig. 2). Al mismo tiempo, los tipos de *Quercus* predominantes en el Tardiglacial de Padul son perennifolios (Fig. 3) mientras que en las secuencias gerundenses de Banyoles y Pla de l'Estany (Burjachs, 1994) son caducifolios (Fig. 4).

El *Dryas* reciente es evidente por una expansión de la vegetación xerofítica, mostrando aumentos de *Artemisia*, Poaceae, Chenopodiaceae, *Ephedra* y/o disminución de la cobertura arbórea en numerosas secuencias distribuidas por toda la península y con suficiente resolución estratigráfica como las secuencias del norte peninsular (Carrión *et al.*, 2010; Morellón *et al.*, 2018) (Fig. 6): Sierra de Geres (Ramil-Rego *et al.*, 1998a), Lagoa Lucenza (Santos *et al.*, 2000; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2001), turbera de Chan do Lamoso (Ramil-Rego *et al.*, 1994; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Pozo do Carballal (Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997), Sierra de Cabrera en La Roya, Lago de Sanabria (Allen *et al.*, 1996), Sanguijuelas y Lleguna (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2004), Alto de la Espina y Lago Enol (López-Merino, 2009), Quintanar de la Sierra (Peñalba *et al.*, 1997; Ruíz-Zapata *et al.*, 2002, 2003) y Hoyos de Iregua (Gil-García *et al.*, 2002); en Pirineos Ibón de Tramacastilla (Montserrat, 1992), Cataluña en Banyoles (Pérez-Obiol y Julià, 1994); en el centro peninsular Burgomillado (Díez *et al.*, 2002) y el testigo CC-17 en Tablas de Daimiel, en la llanura manchega (Dorado-Valiño *et al.*, 2002); en el este peninsular (Valdeolmillos, 2004), Navarrés (Carrión y Dupré, 1996; Carrión y van Geel, 1999), Villena (Yll *et al.*, 2003) y Tossal de la Roca (Cacho *et al.*, 1995); y finalmente Padul en el sur (Pons y Reille, 1988). Por tanto, se muestra una expansión de la vegetación herbácea, gramíneas sobre todo, en contexto oceánico, mientras que en el interior y el este peninsular domina *Artemisia* con pinares dispersos (Fig. 6). El *Dryas* reciente parece ser más evidente en contexto continental que oceánico, pero el recalentamiento postglacial resulta sincrónico y bien definido en ambos (Navarro *et al.*, 2002). Esta pulsación supuso un desplazamiento meridional del frente atlántico (Ruddiman y McIntyre, 1981) y sus efectos sobre la vegetación ibérica se evidencian con claridad (Lézine y Denèfle, 1997). La sección tardiglacial de Carihuela, establecida sobre una brecha estalagmítica muy bandeada (Carrión *et al.*, 1998) sugiere que hubo un número mayor de oscilaciones que las que aparecen en Padul (Fig. 3). En el mismo sentido, Navarrés (Carrión y van Geel, 1999)

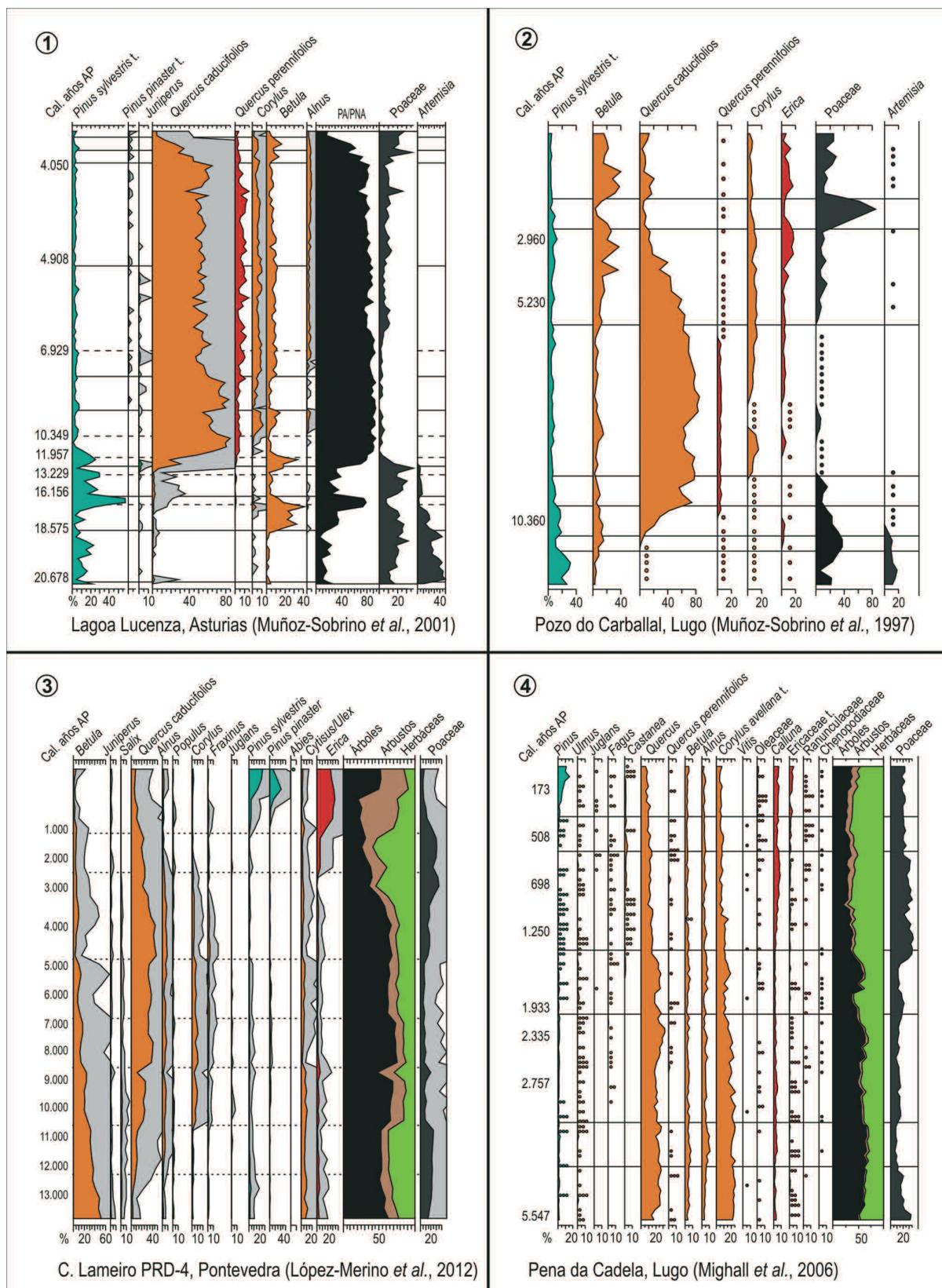


Figura 6. 1-4, Expansión de vegetación xerofítica durante el *Dryas* reciente, dando paso a formaciones arbóreas de pinar con abedul y finalmente sustitución hacia bosques de *Quercus cadudifolios* durante el Holoceno. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo. Secuencias extraídas de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

muestra alrededor de 12.010 cal. años AP una señal de *Artemisia* y *Ephedra* similar a la del *Dryas* reciente (Fig. 3), y el *Dryas* antiguo se manifiesta en algunas secuencias del norte peninsular (Ramil-Rego *et al.*, 1998a,b; Carrión *et al.*, 2010; Iriarte-Chiapusso *et al.*, 2016).

DINÁMICAS DURANTE EL HOLOCENO

El advenimiento del Holoceno suele provocar la aparición sucesiva de especies mesofíticas, implicando escalonadamente a *Betula*, *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Alnus*, *Fraxinus* y finalmente *Fagus* (Figs. 6, 7, 8). Con las lógicas modificaciones en el advenimiento de cada taxón y la presencia de *Abies* en el sector oriental peninsular, esta gradación es generalizable a la mayor parte de la Iberia septentrional y a otros registros como Padul, en los que, a pesar de su posición geográfica, es evidente la influencia atlántica tanto por las características climáticas actuales como por la correlación de dicho registro con las secuencias de Europa occidental.

Característicamente, el debut del Holoceno exhibe una expansión arbórea, primero de *Betula* y *Pinus* (10.000 a 9.500 cal. años AP) y después de *Quercus* caducifolios (9.500–8.600 cal. años AP) como en Lagoa Lucenza (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2001), Moudide (Gómez-Orellana *et al.*, 2001), El Portalet (González-Sampérez *et al.*, 2006), Campo Lameiro PRD-4 (López-Merino *et al.*, 2012) (Fig. 6). A continuación (8.600–8.000 cal. años AP) se registra la primera migración importante del avellano (*Corylus avellana* L.), pero este fenómeno solo tiene lugar en los territorios con fuerte influencia oceánica: Pozo do Carballal (Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997), en Lugo, Chan do Lamoso (Ramil-Rego *et al.*, 1994, Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Campo Lameiro PRD-4 (López-Merino *et al.*, 2012), Lagoa Lucenza (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2001), As Pontes (López-Sáez *et al.*, 2003a,b), Pena da Cadela (Mighall *et al.*, 2006), Penido Vello (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Comella (Ruiz-Zapata *et al.*, 2002). El bosque caducifolio parece haber alcanzado su máxima expansión al final de estos episodios (8.500–6.000 cal. años AP), robledales en la Turbera de Belate (Peñalba, 1994) en Navarra, Alto de la Espina (López-Merino, 2009) en Asturias, Cabañeros (Morales-Molino *et al.*, 2018) en Toledo y Lagoa Travesa (Mateus, 1985, 1989) en Portugal, desplazando progresivamente al pino y a los bosques mixtos. Los

enclaves más oceánicos contemplan un rápido desplazamiento mientras, en las laderas meridionales de la Cordillera Cantábrica los pinares y los bosques mixtos se mantienen (López-Merino *et al.*, 2012; Uzquiano *et al.*, 2016). Este fenómeno se agudizará en las depresiones continentales del Valle del Ebro y Sistema Ibérico, donde incluso los tipos esclerófilos de *Quercus* pueden desplazar a los caducifolios (Peñalba, 1989). La representación de *Quercus ilex* L. en el norte peninsular aumenta conforme nos alejamos de la costa y alcanza su máximo en las montañas próximas a la depresión del Sil, Sistema Ibérico y depresión del Ebro como Lago Grande de Estaña (Riera *et al.*, 2004, 2006; Morellón *et al.*, 2008, 2009; González-Sampérez *et al.*, 2010). Así, en la región Cantábrica *Q. ilex* llega a formar bosques mixtos con robledales por la influencia de las condiciones climáticas oceánicas, mientras que en las vertientes meridionales de la Cordillera Cantábrica y al noroeste de la Cordillera Ibérica los encinares tienen una posición más favorable debido a la sequía estival y la continentalidad que atenúan dicha influencia atlántica (Uzquiano *et al.*, 2016).

Es importante enfatizar que puede no constatarse la colonización por *Quercus* u otros mesófitos y esto es aplicable no solo al final del Pleistoceno sino también al Holoceno. La secuencia de Navarrés (Carrión y Dupré, 1996; Dupré *et al.*, 1998; Carrión y van Geel, 1999) es paradigmática en este sentido (Fig. 3). Aunque hay evidencias de sensibilidad climática a las fases Pleniglacial, Tardiglacial y *Dryas* reciente, la señal polínica viene solo marcada por oscilaciones en las curvas de *Pinus* y xerófitos herbáceos. Con el Tardiglacial y el comienzo del Holoceno, *Pinus* sigue siendo el taxon arbóreo dominante y solo es sustituido abruptamente por *Quercus* alrededor de 6.000 cal. años AP en un contexto sedimentario en el que concurren una serie sucesiva de incendios. Este hecho es demostrable por incrementos notables en las concentraciones de macro y microcarbones y por el propio cortejo vegetal acompañante que sugiere un dinamismo post-incendio (*Quercus* tipo *suber*, *Pinus pinaster*, *Erica arborea*, *Ulex*, *Phillyrea*, *Cistus* (*C. salvifolius* L.), *Pteridium*, *Ruta*, *Fumaria*, *Euphorbia*, *Anagallis* (*A. arvensis* L.)) tal y como ha sido mostrado en estudios experimentales (Pausas, 1997; Gil-Romera *et al.*, 2014, 2016).

El fenómeno de retraso en la instalación del modelo forestal de dominancia angiospérmica hasta el Holoceno

Medio no es exclusivo de Navarrés. Del mismo modo, los incrementos asociados en las concentraciones de carbonos –indicadores de incendios en algunas circunstancias– parecen un proceso bastante general, como ha sido puesto de manifiesto por Stevenson *et al.* (1991) y Aranbarri *et al.* (2016) en el Valle medio del Ebro, Cordillera Ibérica y en diversos puntos de la sub-meseta sur, por Carrión *et al.* (2001) en Ojos de Villaverde (Fig. 9) y Andalucía Occidental en Siles (Carrión, 2002) (Fig. 4), así como por Gil-Romera *et al.* (2014) en el Pirineo central en la secuencia del Portalet. Las secuencias portuguesas de Lagoa Travessa (Mateus, 1989) y Lagoa de Albufeira (Queiroz, 1989), muestran como un bosque original de pinos y robles es sustituido progresivamente por encinares con *Juniperus*, *Erica arborea*, *Phillyrea* y *Pistacia* entre 6.000 y 4.000 cal. años AP.

La importancia de los pinares durante el Pleistoceno Tardío en la Península Ibérica debe haber sido un factor de primer orden en la persistencia de los mismos durante la mayor parte del Holoceno sino hasta el presente. En cierto sentido, es como si el punto de partida, en contexto de complejidad ecológica, fuera casi tan importante o más que las condiciones físicas prevalentes. Muchas secuencias, pues, no muestran demasiados cambios ante la llegada del recalentamiento tardiglacial, el enfriamiento del *Dryas* reciente, el Holoceno Temprano o el máximo pluviométrico del Holoceno Medio. La evidencia paleoecológica indica que los pinos de tierras altas fueron dominantes en áreas extensas de las montañas central y norte peninsular durante la primera mitad del Holoceno (Rubiales *et al.*, 2011a; Rubiales y Génova, 2015). No en vano, existen secuencias palinológicas holocenas donde el pino es predominante durante toda o la mayor parte del registro (Fig. 7): Laguna Salada de Chiprana y Salada Pequeña en Zaragoza (Stevenson *et al.*, 1991), Laguna de la Playa, Cueva del Moro, Lago de Marboré y Lago Bas de la Mora (Stevenson *et al.*, 1991; López y López-Sáez, 1994; González-Sampériz *et al.*, 2008; Pérez-Sanz *et al.*, 2013; Leunda *et al.*, 2017) en Huesca, Laguna de Gallocanta en Teruel (Burjachs *et al.*, 1997), Espinosa de Cerrato en Palencia (Franco-Múgica *et al.*, 1996, 2001), Lillo en León (Franco-Múgica *et al.*, 1997), Tubilla del Lago en León (Morales-Molino *et al.*, 2017a), Quintana Redonda en Soria (García-Antón *et al.*, 1995, 1997), las secuencias del Puerto de la Morcuera, Puerto de Chía, Narrillos del Rebollar, Arroyo de

la Hoz, Navacerrada, Hoyocasero, Rascafría, Prado de las Zorras, Sandria, Macizo de Ayllón, Arroyos de Valdeconejos-Navalacarrera-Cárcavas y Serranillos en el Sistema Central (Andrade *et al.*, 1992; Gil-García, 1992; Vázquez y Ruiz-Zapata, 1992; Dorado-Valiño, 1993; Andrade, 1994; Andrade *et al.*, 1994; Franco-Múgica, 1995; Franco-Múgica *et al.*, 1998; López-Merino *et al.*, 2009; Génova *et al.*, 2016; Morales-Molino *et al.*, 2017b; Postigo-Mijarra *et al.*, 2017), Ojos del Tremedal (Stevenson, 2000), Hoyos de Iregua (Gil-García *et al.*, 2002) y laguna de Las Pardillas (Sánchez-Goñi y Hannon, 1999) en el Sistema Ibérico, Laguna de la Cruz y Verdelpino en Cuenca (López-García, 1977; Burjachs, 1996), Salines (Burjachs, 1996; Burjachs *et al.*, 2007, 2016) y Cendres y L'Or (Dupré y Renault-Miskovsky, 1990) en Alicante, Cañada de la Cruz y Siles en Jaén (Carrión *et al.*, 2001; Carrión, 2002), El Sabinar en Murcia (Carrión *et al.*, 2004), El Acebrón en Huelva (Stevenson y Moore, 1988; Stevenson y Harrison, 1992), Ribeira de Carcavai en el Algarbe (Schneider *et al.*, 2016) y numerosos registros polínicos sobre depósitos arqueológicos (López, 1978), Abric Agut, Balma del Gai, Cova de la Guineu, en Barcelona (Allué *et al.*, 2007, 2009; Burjachs, 2009), Calvero de la Higuera en Madrid (Ruiz-Zapata *et al.*, 2008).

Encontramos otras secuencias postglaciales donde *Pinus* y *Quercus* son codominantes (Fig. 8). Sería el caso de Elx y Salines en Alicante (Burjachs *et al.*, 1997, 2016), Cova Fosca (Olaria *et al.*, 1982) y Torreblanca en Castellón (Pérez-Obiol y Julià, 1994), Keb-25 en el Delta del Ebro (Yll y Pérez-Obiol, 1992), Banyoles y Sobrestany en Girona (Pérez-Obiol y Julià, 1994; Parra *et al.*, 2005) (Fig. 4), Drasanés en Barcelona (Riera, 1993), Laguna de las Sanguijuelas en Zamora (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2004), Pintia en Valladolid (Hernández *et al.*, 2011; Rubiales *et al.*, 2011b), Castillo de Calatrava en Ciudad Real (García-Antón *et al.*, 1986), La Serrota y Pico Zapatero en Ávila (Andrade, 1994), Antas (Pantaleón-Cano *et al.*, 2003) y Gádor (Carrión *et al.*, 2003) en Almería, Borreguiles de la Virgen en Granada (Jiménez-Moreno y Anderson, 2012), Laguna de las Madres en Huelva (Yll *et al.*, 2002), Ribérica de Quarteira y Alcantarilha en el Algarve (Schneider *et al.*, 2016) y CM5-Beliche en Faro (Fletcher *et al.*, 2007) ambas en Portugal.

Algunas secuencias siguen la pauta predecible de dominancia de *Quercus* caducifolios o perennifolios (Figs. 6, 9),

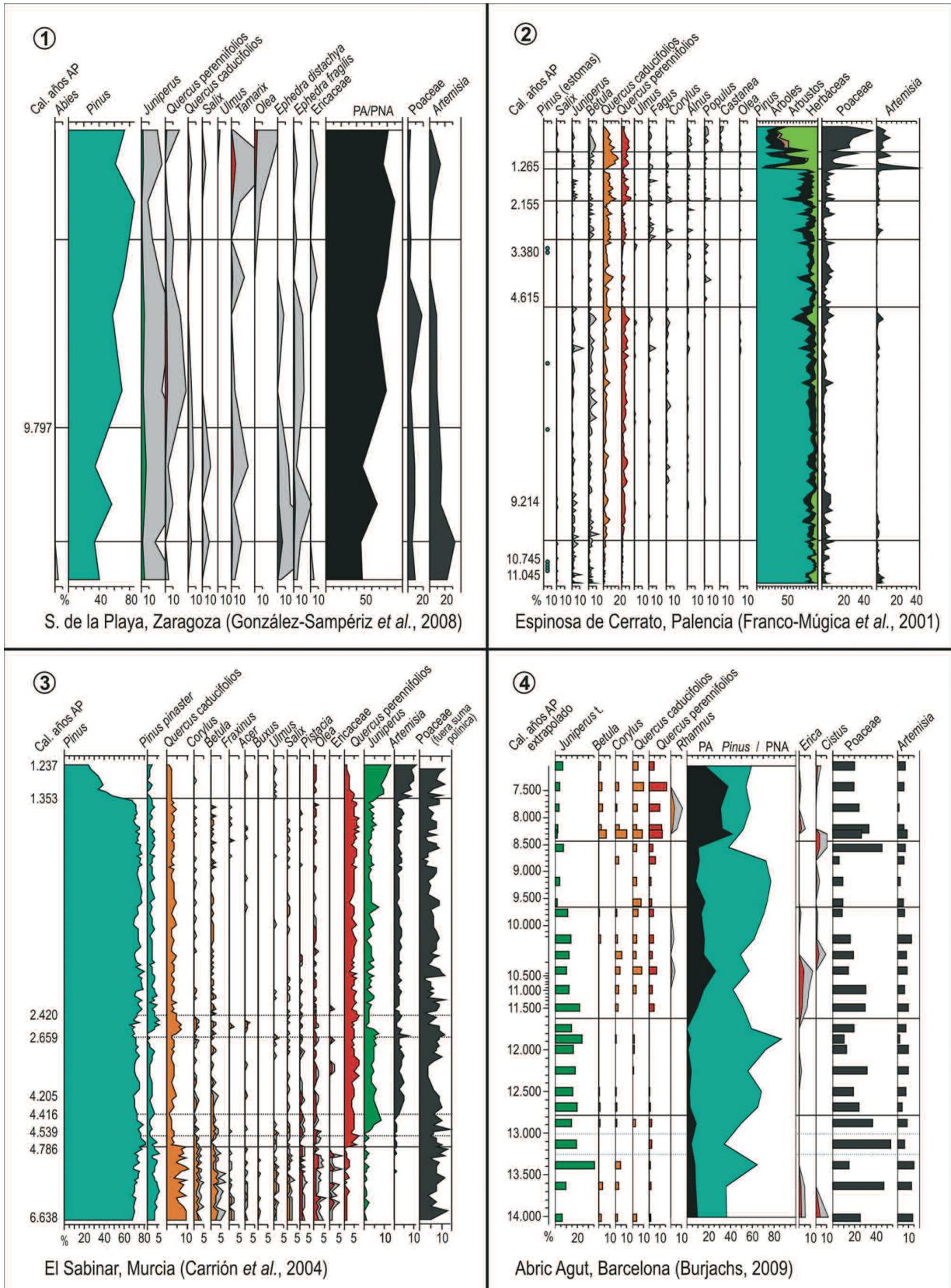


Figura 7. 1–4, Registros ibéricos en los que domina el bosque de pino durante la mayor parte del Holoceno. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo. Secuencias extraídas de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

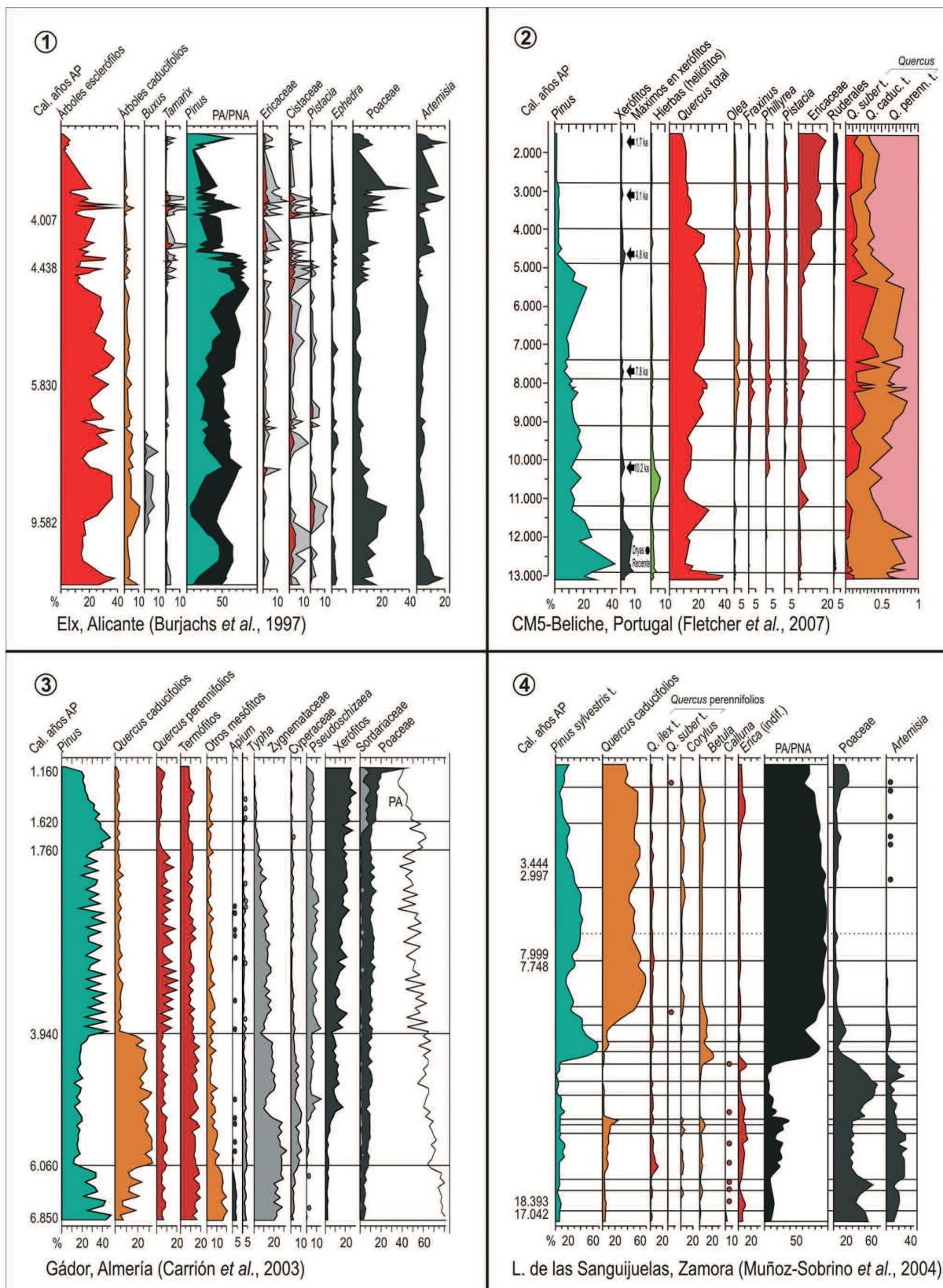


Figura 8. 1–4, Bosques mixtos del Holoceno dominados por *Pinus* y *Quercus* tanto perennifolios como caducifolios. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo. Secuencias extraídas de Carrión *et al.* (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

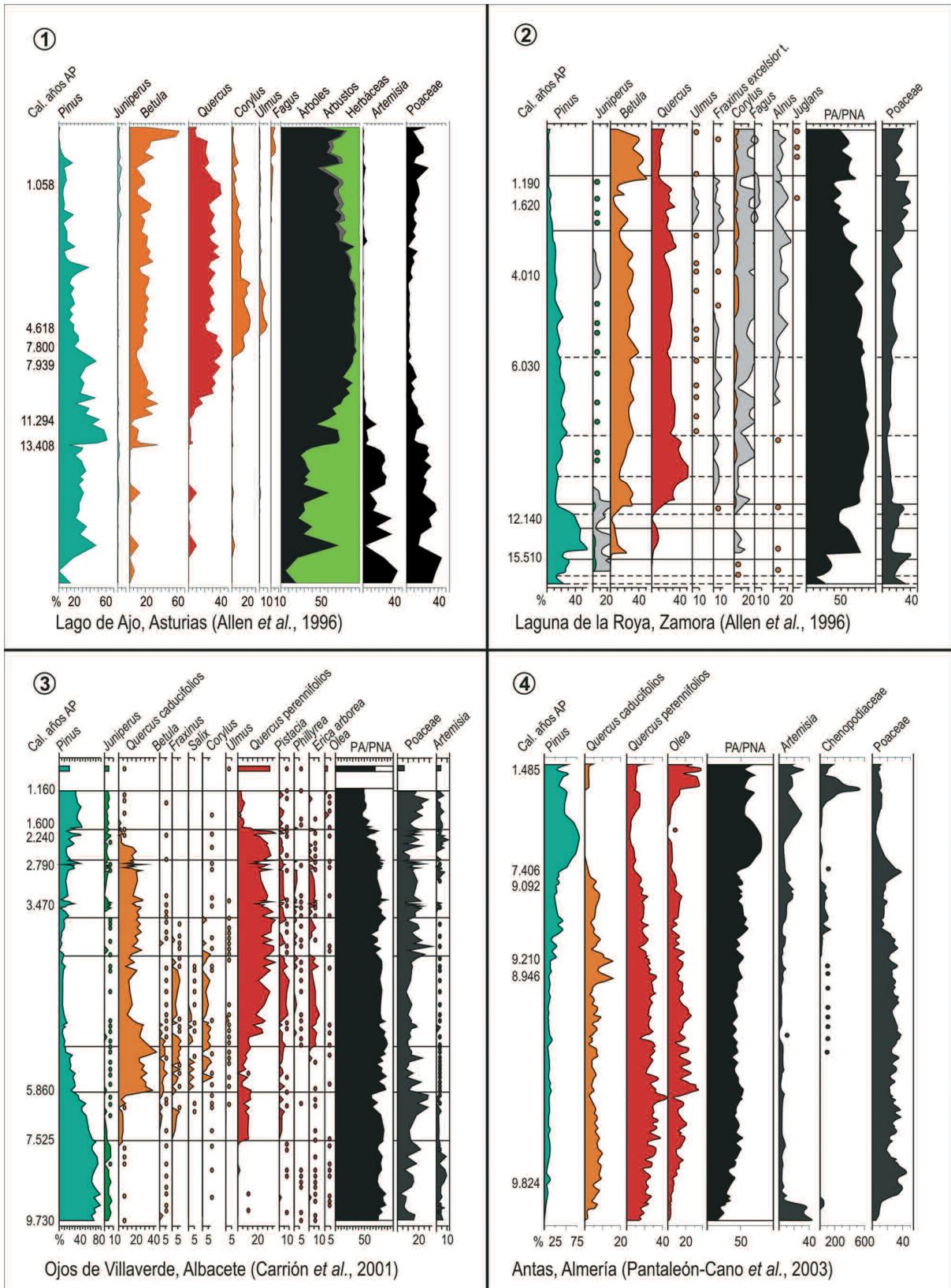


Figura 9. 1–2, Secuencias del Holoceno en las que se muestra la dominancia predecible de *Quercus*. 3–4, Las secuencias de Ojos de Villaverde y Antas muestran la prevalencia del pinar durante el Holoceno Tardío. Cal., calibrados; AP, Antes del Presente; PA, Polen Arbóreo; PNA, Polen No Arbóreo. Secuencias extraídas de Carrión et al. (2015) y redibujadas de las citas indicadas.

junto con elementos indicadores de matorralización como sucede en Pozo do Carballal (Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997) y Pena da Cadela (Mighall *et al.*, 2006) en Lugo, Campo Lameiro PRD-4 (López-Merino *et al.*, 2012) en Pontevedra, Lagoa Lucenza (Santos *et al.*, 2000; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2001) y Lago de Ajo en Asturias (Allen *et al.*, 1996), Laguna de la Roya en Zamora (Allen *et al.*, 1996), Ojos de Villaverde en Albacete (Carrión *et al.*, 2001), Puerto de la Morcuera (Gil-García, 1992), Guadarrama (Vázquez y Ruiz-Zapata, 1992), Espinosa de Cerrato (Franco-Múgica *et al.*, 1996), Gallocanta (Burjachs *et al.*, 1997), Laguna de Medina (Reed *et al.*, 2001), Baza (Carrión *et al.*, 2007), cuevas de En Pardo (González-Sampérez, 1998) o Bolumini (Sanchís, 1994) en Alicante, en Casablanca-Almenara (Planchais y Parra, 1984), en Sobrestany (Parra, 1994), Lagoa Comprida 1 y 2 (Janssen y Wol-drigh, 1981; van den Brink y Janssen, 1985; van der Knaap y van Leeuwen, 1994), Riberia do Farelo en el Algarve, Portugal (Schneider *et al.*, 2016) y en diversas localidades del norte de África (Reille *et al.*, 1996).

Finalmente, en la región mediterránea no es tampoco infrecuente la prevalencia del pino durante el Holoceno Tardío (Figs. 7, 9) como ocurre en las secuencias de San Rafael, Antas y Roquetas de Mar (Pantaleón-Cano, 1997; Pantaleón-Cano *et al.*, 2003) y Gádor (Carrión *et al.*, 2003), en Almería, Río Seco (Anderson *et al.*, 2011) en Granada, o Cendres (Dupré y Renault-Miskovsky, 1990), L'Or (Dupré, 1988) y Elx (Burjachs *et al.*, 1997, 2016) en Alicante, El Sabinar (Carrión *et al.*, 2004) y la secuencia de Mazarrón (Carrión *et al.*, en prensa) en Murcia que muestran una primera fase de *Pinus* en codominancia con *Quercus* y elementos mesófilos, y a medida que avanza el Holoceno el paisaje cambia hacia un pinar abierto con expansión de elementos xerófilos y esclerófilos, reflejando unas condiciones especialmente áridas.

Deforestación durante el Holoceno

La acción del hombre sobre los ecosistemas y algunos procesos no antropogénicos deben haber solapado con mucha frecuencia los efectos sobre la cobertura arbórea. Se puede admitir que la acción humana no haya sido primordial como agente de cambio ambiental durante la primera mitad del Holoceno, pero no debe haber ocurrido así durante los últimos milenios, donde el descenso de la cobertura arbórea parece algo común a toda la Península Ibérica, si bien

hay también gran variación regional en cuanto al inicio de este proceso y la intensidad del mismo (Fig. 1; Tab. 1). Desde una perspectiva palinológica, en la Iberia atlántica, los máximos arbóreos del postglacial, que se habían dado entre 6.000 y 3.000 cal. años AP (Ramil-Rego *et al.*, 1998b) disminuyen progresivamente a partir de ese momento. En las localidades litorales del Cantábrico, los bosques de caducifolios siguen siendo preponderantes (Peñalba, 1989; García-Antón *et al.*, 1989, 2006; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2001; Uzquiano *et al.*, 2016). Pero, sistemáticamente, el final del Holoceno muestra una reducción general de la cobertura arbórea mientras se incrementan los brezales y las formaciones de leguminosas supuestamente antropógenas. Aunque en las áreas de montaña no se ha determinado categóricamente el fenómeno de deforestación (García-Ruiz *et al.*, 2016), en los sectores montañosos del norte peninsular las primeras evidencias de antropización se muestran en torno a 6.800 cal. años AP, durante el Neolítico temprano (García-Ruiz *et al.* 2016; Pérez-Díaz *et al.*, 2018), siendo mayor el impacto sobre el paisaje a partir de 4.000 cal. años AP, con la desaparición de la cobertura arbórea y/o sustitución por bosques de *Fagus*, que si bien responden a un cambio climático que favorece su expansión (Magri *et al.*, 2006; López-Merino y López-Sáez, 2015), la acción antrópica es un factor más que conduce a la disminución de la cobertura arbórea en épocas más recientes, 2.000–1.000 cal. años AP, como muestran Campo Lameiro PRD-2 (Carrión-Marco *et al.*, 2010), Belate (Peñalba, 1994), Penido Vello (Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Lago Enol (López-Merino *et al.*, 2009), El Maíllo (Morales-Molino *et al.*, 2013) o incluso no se constata como en secuencias de la Cordillera Cantábrica A Golada (Muñoz-Sobrino *et al.*, 1997), Puerto de Leitariegos y Laguillín (García-Rovés, 2007), Comella (Ruiz-Zapata *et al.*, 2002), Chando Lamoso (Ramil-Rego *et al.*, 1994; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Los Tornos (Peñalba, 1989; Muñoz-Sobrino *et al.*, 2005), Puerto de San Isidro (Fombella-Blanco *et al.*, 2001), Vega de Viejos (Rubiales *et al.*, 2008), entre otros (Tab. 1).

Los datos de la antracología parecen señalar que el comienzo de la degradación antropogénica del paisaje puede haber tenido lugar alrededor de 4.000 cal. años AP en Andalucía y el País Valenciano (Bernabeu *et al.*, 1993; Badal *et al.*, 1994; García-Puchol *et al.*, 2010), e incluso a 2.400 cal. años AP en Punta de los Gavilanes (Murcia), en el sureste

TABLA 1 – Deforestaciones durante el Holoceno en secuencias de la Península Ibérica con posible control por las actividades humanas y/o el evento climático 8.2

<i>Secuencia Nº en Fig.1</i>	<i>Provincia</i>	<i>Coordenadas (Altura m s.n.m.)</i>	<i>Deforestación en cal. años AP</i>	<i>Bibliografía</i>
<i>Iberia atlántica</i>				
1- A Cespedosa I	Lugo	42° 52' N; 06° 51' O (1425)	2.000**	Muñoz-Sobrino et al. (1997)
2- A Golada	Lugo	42° 42' N; 07° 00' O (1100)	3.313 (sincrónica a Brañas de Lamela)	Muñoz-Sobrino et al. (1997)
3- Pozo do Carballal	Lugo	42° 42' N; 07° 06' O (1330)	2.960**	Muñoz-Sobrino et al. (1997)
4- Chan do Lamoso	Lugo	43° 29' N; 07° 33' O (1039)	Evento 8.2	Ramil-Rego et al. (1994), Muñoz-Sobrino et al. (2005)
5- Penido Vello	Lugo	43° 26' N; 07° 32' O (700)	1.000	Muñoz-Sobrino et al. (2005)
6- Mougás	Pontevedra	42° 03' N; 08° 53' O (1)	3.000**	Gómez-Orellana et al. (1998), Carrión-Marco (2005)
7- Campo Lameiro PRD-4	Pontevedra	42° 43' N; 08° 31' O (310)	Evento 8.2	López-Merino et al. (2012)
8- Comella	Asturias	43° 16' N; 04° 59' O (834)	3.418	Ruiz-Zapata et al. (2002)
9- Alto de la Espina	Asturias	43° 22' N; 06° 19' O (650)	Evento 8.2***	López-Merino (2009)
10- Suárbol	León	42° 51' N; 06° 51' O (1080)	> 1.219	Muñoz-Sobrino et al. (1997)
11- Brañas de Lamela	León	42° 46' N; 06° 51' O (1280)	> 3.313	Muñoz-Sobrino et al. (1997)
12- Vega Viejos	León	42° 52' N; 06° 14' O (1300)	> 1.188	Rubiales et al. (2008)
13- Lago Enol	Asturias	43° 16' N; 04° 59' O (1070)	2.590	López-Merino (2009)
14- Puerto de Leitariegos	León	42° 59' N; 06° 24' O (1700)	3.000**	García-Rovés (2007)
15- Laguillín	León	42° 52' N; 06° 02' O (1850)	4.194	García-Rovés (2007)
16- Los Tornos	Cantabria	43° 09' N; 03° 26' O (920)	2.777 Evento 8.2	Peñalba (1989), Muñoz-Sobrino et al. (2005)
17- Saldropo	Vizcaya	43° 03' N; 02° 43' O (625)	790	Peñalba (1994)
18- Turbera de Atxuri	Navarra	43° 15' N; 01° 33' O (500)	1.700	Peñalba (1994)
19- Belate	Navarra	43° 02' N; 36° 54' O (847)	3.000	Peñalba (1994)
20- Ibón de Tramacastilla	Huesca	42° 43' N; 00° 22' O (1668)	4.000-1.200	Montserrat-Martí (1992)
21- El Portalet	Huesca	42° 48' N; 00° 23' O (1802)	Evento 8.2	González-Sampérez et al. (2006), Gil-Romera et al. (2014)
<i>Iberia mediterránea continental</i>				
22- Lago Estanya	Huesca	42° 02' N; 00° 32' E (670)	1.000	González-Sampérez et al. (2017)
23- Xan de Llamas	León	42° 18' N; 06° 19' O (1500)	3.200	Morales-Molino et al. (2011)
24- El Payo	Salamanca	40° 15' N; 06° 46' O (1000)	2.900	Abel Schaad et al. (2009)
25- El Maíllo	Salamanca	40° 32' N; 06° 12' O (1100)	3.200	Morales-Molino et al. (2013)
26- Turbera de la Piedra	Burgos	42° 38' N; 03° 52' O (950)	8.182–8.370 Evento 8.2	Muñoz-Sobrino et al. (1996)
27- Narrillos del Rebollar	Ávila	40° 39' N; 04° 57' O (1560)	2.850**	Dorado-Valiño et al. (2001) y López-Sáez et al. (2009)
28- Serranillos	Ávila	40° 18' N; 04° 56' O (1700)	130	López-Merino et al. (2009)
29- Lago Grande de Estaña	Huesca	42° 01' N; 00° 31' E (670)	1.200**	Riera et al. (2004, 2006), González-Sampérez et al. (2010)
30- Villarquemado	Teruel	40° 30' N; 01° 18' O (987)	2.500	Arambarri et al. (2014)

TABLA 1 – Continuación

Secuencia Nº en Fig.1	Provincia	Coordenadas (Altura m s.n.m.)	Deforestación en cal. años AP	Bibliografía
31- Bosc del Estanyons	Andorra	42° 28' N; 01° 37' E (1500)	2.600	Mirás et al. (2007)
32- Rascafría	Madrid	40° 54' N; 03° 51' O (1113)	1.000	Franco-Múgica y García-Antón (1994)
33- Dolmen de Azután	Toledo	39° 46' N; 08° 55' O (345)	6.000	López-Sáez y López-García (2005)
34- Castillo de Calatrava	Ciudad Real	39° 04' N; 03° 51' O (600)	1.730	García-Antón et al. (1986)
35- Ojos de Villaverde	Albacete	38° 48' N; 02° 22' O (870)	1600	Carrión et al. (2001)
<i>Mediterráneo (este ibérico)</i>				
36- Cubelles	Barcelona	41° 13' N; 01° 39' E (1)	2.550	Riera y Esteban (1997)
37- Besòs	Barcelona	41° 24' N; 02° 15' E (7)	4.500–1.500	Riera y Palet (2005, 2008)
38- Avenc dels Dos Forats	Valencia	39° 06' N; 00° 24' O (186)	4.500**	García-Puchol et al. (2010)
39- Borreguiles de la Virgen	Granada	37° 03' N; 03° 22' O (2945)	1.200	Jiménez-Moreno y Anderson (2012)
40- Baza	Granada	37° 14' N; 02° 42' O (1900)	1.900	Carrión et al. (2007)
41- Padul	Granada	37° 00' N; 03° 36' O (700)	1.600	Ramos-Román et al. (2018)
42- Roquetas	Almería	36° 47' N; 02° 35' O (5)	5.000	Pantaleón-Cano et al. (2003)
43- Punta de los Gavilanes	Murcia	37° 33' N; 01° 16' O (5)	2.400	García-Martínez (2009)
<i>Mediterráneo oceánico</i>				
44- Charco da Candieira	Guarda*	40° 20' N; 07° 34' O (1400)	3.220	van der Knaap y van Leewen (1994)
45- Prazo	Guarda*	41° 04' N; 07° 14' O (550)	6.350	López-Sáez et al. (2008)
46- Valle de Muge	Santarém*	39° 06' N; 08° 40' O (16)	7.000**	van der Schriek et al. (2008)
47- La Junta	Huelva	37° 39' N; 07° 21' O (85)	200	Fuentes et al. (2006)

* Secuencias de Portugal. ** Fechas no calibradas (^{14}C años AP). *** Impacto humano coincidente con evento 8.2 Evento 8.2: Crisis de aridez global (8200 cal. años AP) con retroceso claro de las masas forestales, y rápida recuperación arbórea en todas las secuencias tras este evento de corta duración.

peninsular (García-Martínez, 2009) (Tab. 1). En el centro-sur peninsular la deforestación local se manifiesta a partir de 1.600–1.900 años cal. AP, como en Baza (Carrión *et al.*, 2007) y Padul (Ramos-Román *et al.*, 2018), en Granada, Castillo de Calatrava, en Ciudad Real (García-Antón *et al.*, 1986), Ojos de Villaverde, en Albacete (Carrión *et al.*, 2001). En Villarquemado (Arambari *et al.*, 2014), Teruel, se constata una gran deforestación del pinar en 2.500 cal. años AP y en Guadarrama, el paisaje parece empezar a deforestarse a partir de 2.000 cal. años AP, pero sobre todo durante el último milenio (Vázquez y Ruiz-Zapata, 1992; Franco-Múgica *et al.*, 1997, 1998). Algo similar parece suceder en el

oeste peninsular como ha señalado Janssen (1994) comparando los diagramas polínicos de Buayo, Braña Rubia, La Baña y Antela en Galicia; Estrela, Alpiarca, Estacada y Travessa en Portugal y El Acebrón en Huelva a efectos de evaluar el impacto antrópico desde época romana. Según Janssen (1994), la aparición de una vegetación tipo maquis-garriga, con *Cistus*, *Myrtus* y *Erica* en el sur, y con *Erica* y *Ulex* en el norte parece una exacerbación de la señal que se obtiene en muchas secuencias desde la Edad del Bronce, como en el yacimiento de La Junta, en Huelva (Fuentes *et al.*, 2007) (Tab. 1).

CONCLUSIONES

Con independencia del mayor o menor éxito argumental de las posturas climaticista o antropocista en un registro dado, lo cierto es que en la mayor parte de los casos, no existen evidencias incuestionables a favor de una u otra hipótesis. Cabe incrementar la resolución estratigráfico-temporal, incrementar el nivel de discriminación taxonómica en el recuento rutinario, ampliar el número de estudios de comparación inter-regional, llevar a cabo un control cronológico más preciso y exhaustivo así como estandarizar el método de presentación de las dataciones. Sería también importante un diseño más riguroso de proyectos de investigación que permita, por ejemplo, concentrar el muestreo en ecotonos y llevar a cabo una estrategia de sondeo múltiple en la misma cuenca sedimentaria.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la financiación de los proyectos CGL 2015-68604 del Ministerio de Economía y Competitividad y 19434/PI/14 de la Fundación Séneca (Agencia Regional de Ciencia y Tecnología, Murcia). A los revisores por los comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Abel Schaad, D., Hernández Carretero, A.M., López-Sáez, J.A., Pulido Díaz, F.J., López-Merino, L., Martínez-Cortizas, A. 2009. Evolución de la vegetación en la Sierra de Gata (Cáceres-Salamanca, España) durante el Holoceno Reciente. Implicaciones biogeográficas. *Revista Española de Micropaleontología* 41: 91–105.
- Allen, J.R.M., Huntley, B. y Watts, W.A. 1996. The vegetation and climate of northwest Iberia over the last 14,000 yr. *Journal of Quaternary Science* 11: 125–147.
- Allué, E., Nadal, J., Estrada, A. y García-Argüelles, P. 2007. Los datos antracológicos de la Balma del Gai (Bages, Barcelona): una aportación al conocimiento de la vegetación y la explotación de los recursos forestales durante el Tardiglacial en el NE peninsular. *Trabajos de Prehistoria* 64: 87–98.
- Allué, E., Vernet, J.L. y Cebrià, A. 2009. Holocene vegetational landscapes of NE Iberia: charcoal analysis from Cova de la Guineu, Barcelona, Spain. *The Holocene* 19: 765–773.
- Anderson, R.S., Jiménez-Moreno, G., Carrión, J.S., Pérez-Martínez, C. 2011. Postglacial history of alpine vegetation, fire, and climate from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews* 30: 1615–1629.
- Andrade, A. 1994. [Dinámica de la vegetación durante los últimos 3000 años en las Sierras de la Paramera, Serrota y Villafranca (Avila) a partir del análisis polínico]. Tesis Doctoral. Universidad de Alcalá, Madrid, 262 p. Inédita.]
- Andrade, A., Dorado, M. y Ruiz-Zapata, B. 1994. Estudio comparativo de la evolución de la vegetación a partir del tránsito Subboreal-Subatlántico en las sierras abulenses (Avila, Sistema Central, España). En: I. Mateu, M. Dupré, J. Güemes, y M.E. Burgaz (Eds.), *Trabajos de Palinología básica y aplicada. Actas del X Simposio de Palinología (APLE)*. Universitat de València, Valencia, p. 199–210.
- Andrade, A., Dorado, M., Ruiz-Zapata, B. y Acaso, E. 1992. Análisis polínico en una zona de alto interés botánico: el pinar de Hoyocasero. *Boletín Universitario* 12: 21–31.
- Aranbarri, J., Bartolomé, M., Alcolea, M. et al. 2016. Palaeobotanical insights from early–mid Holocene fluvial tufas in the Moncavo natural park (Iberian range, NE Spain): regional correlations and biogeographic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 234: 31–43.
- Aranbarri, J., González-Sampérez, P., Valero-Garcés, B. et al. 2014. Rapid climatic changes and resilient vegetation during the Lateglacial and Holocene in a continental region of south-western Europe. *Global and Planetary Change* 114: 50–65.
- Badal, E., Bernabeu, J. y Vernet, J.L. 1994. Vegetation changes and human action from the Neolithic to the Bronze Age (7000–4000 B.P.) in Alicante, Spain, based on charcoal analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 3: 155–166.
- Barrón, E., Averyanova, A., Kvaček, Z. et al. 2017. The Fossil History of *Quercus*. En: E. Gil-Pelegrín, J.J. Peguero-Pina y D. Sancho-Knapik (Eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L. Tree Physiology, volume 7*. Springer, Cham, p. 39–105.
- Barrón, E. y Postigo-Mijarra, J.M. 2011. Early Miocene fluvial-lacustrine and swamp vegetation of La Rinconada mine (Ribesalbes-Alcora basin, Eastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 11–26.
- Barrón, E., Postigo-Mijarra, J.M. y Casas-Gallego, M. 2016. Late Miocene vegetation and climate of the La Cerdanya Basin (eastern Pyrenees, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 215: 85–99.
- Barrón, E., Rivas-Carballo, R., Postigo-Mijarra, J.M. et al. 2010. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 382–402.
- Bernabeu, J., Aura, J.E. y Badal, E. 1993. *Al oeste del edén. Las primeras sociedades agrícolas en la Europa Mediterránea*. Síntesis, Madrid, 240 p.
- Bertolani-Marchetti, D. 1985. Pollen paleoclimatology in the Mediterranean since Messinian time. En: D.J. Stanley y F.C. Wezel (Eds.), *Geological evolution of the Mediterranean Basin*. Springer-Verlag, New York, p. 525–543.
- Burjachs, F. 1994. Palynology of the upper Pleistocene and Holocene of the north-east Iberian Peninsula: Pla de l'Estany (Catalonia). *Historical Biology* 9: 17–33.
- Burjachs, F. 1996. La secuencia palinológica de la Cruz (Cuenca, España). En: B. Ruiz-Zapata, T. Martín Arroyo, A. Valdeolmillos, M. Dorado-Valiño, M.J. Gil García, y A. Andrade Olalla (Eds.), *Estudios palinológicos*. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares, p. 31–36.
- Burjachs, F. 2009. Paleoambiente del Tardiglacial al sud dels Pirineus vist a través de la Palinologia. En: O. Mercadal (Ed.), *Els Pirineus i les àrees circumdants durant el Tardiglacial. Mutacions i filiacions tecnoculturals, evolució paleoambiental (16.000-10.000 BP)*. Museu Cerdà, Puigcerdà, p. 151–162.
- Burjachs, F., Expósito, I. y Yll, I.E. 2007. Tendencias, crisis y desfases de la vegetación y el clima en el litoral mediterráneo de La Península Ibérica durante el Holoceno. *1º Congreso Nacional sobre*

- Cambio Global. Universidad Carlos III de Madrid* (Getafe), Póster.
- Burjachs, F., Giralt, S., Roca, J.R., Seret, G. y Julià, R. 1997. Palinología holocénica y desertización en el Mediterráneo occidental. En: J.J. Ibáñez, B.L. Valero, y C. Machado (Eds.), *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo. Implicaciones en la desertificación*. Geoforma Editores, Logroño, p. 379–394.
- Burjachs, F., Jones, S.E., Giralt, S. y Fernández-López, J. 2016. Lateglacial to Early Holocene recursive aridity events in the SE Mediterranean Iberian Peninsula: The Salines playa lake case study. *Quaternary International* 403: 187–200.
- Burjachs, F. y Julià, R. 1994. Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42: 308–315.
- Burjachs, F., López-García, J.M., Allué, E. et al. 2012. Palaeoecology of Neanderthals during Dansgaard-Oeschger cycles in north-eastern Iberia (Abric Romaní): From regional to global scale. *Quaternary International* 247: 26–37.
- Cacho, C., Fumanal, M.P., López-García, P. et al. 1995. El Tossal de la Roca (Vall d' Alcalá, Alicante). Reconstrucción paleoambiental y cultural de la transición del Tardiglacial al Holoceno inicial. *Revistes del Museu d'Alcoi* 4: 11–101.
- Carrión, J.S. 1992a. Late Quaternary pollen sequence from Carihuela Cave, southeastern Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71: 37–77.
- Carrión, J.S. 1992b. A palaeoecological study in the western Mediterranean area. The Upper Pleistocene pollen record from Cova Beneito (Alicante). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 1–14.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047–2066.
- Carrión, J.S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: Incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas*. World Wide Web: <http://www.um.es/gtiweb/allmetadata/bosque%20mediterraneo.htm>
- Carrión, J.S. (Coord.) 2013. *Paleoflora Ibérica: Plioceno-Cuaternario*. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid. Universidad de Murcia y Fundación Séneca, Murcia, Vol 1: 562 p., Vol 2: 451 p.
- Carrión, J.S. (Coord.) 2015. *Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid, Universidad de Murcia y Fundación Séneca, Murcia, 1017 p.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennet, K.D., Navarro, C. y Munuera, M. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635–653.
- Carrión, J.S. y Dupré, M. 1996. Late Quaternary vegetational history at Navarrés, eastern Spain. A two-core approach. *New Phytologist* 134: 177–191.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. y Montes, R. 1995a. A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Pernerás Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science* 22: 355–367.
- Carrión, J.S., Fernández, S., González-Sampériz, P. et al. 2010. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 458–475.
- Carrión, J.S., Fierro, E., Ros, M. et al. En prensa. Ancient forests in European drylands: Holocene palaeoecological record of Mazarrón, south-eastern Spain. *Proceedings of the Geologists' Association*. Doi: 10.1016/j.pgeola.2018.05.007
- Carrión, J.S., Finlayson, C., Fernández, S. et al. 2008. A coastal reservoir of biodiversity for Upper Pleistocene human populations: Palaeoecological investigations in Gorham's Cave (Gibraltar) in the context of the Iberian Peninsula. *Quaternary Science Reviews* 27: 2118–2135.
- Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P. et al. 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455–1475.
- Carrión, J.S. y Leroy, S. 2010. Iberian floras through time: land of diversity and survival. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 227–230.
- Carrión, J.S. y Munuera, M. 1997. Upper Pleistocene palaeoenvironmental change in eastern Spain: new pollen analytical data from Cova Beneito (Alicante). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 287–299.
- Carrión, J.S., Munuera, M. y Dupré, M. 1995b. Estudios de palinología arqueológica en el sureste ibérico semiárido. *Cuaternario y Geomorfología* 9: 17–31.
- Carrión, J.S., Munuera, M. y Navarro, C. 1998. Paleoenvironmental reconstructions of cave sediments on the basis of palynology: an example from Carihuela Cave (Granada, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 317–340.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupré, M. y Walker, M.J. 1999. The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain. *Quaternary Science Reviews* 18: 1061–1073.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, E. y Chain, C. 2003. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, southern Spain. *The Holocene* 13: 839–849.
- Carrión, J.S. y van Geel, B. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany and Palynology* 106: 209–236.
- Carrión, J.S., Yll, E., Willis, K.J. y Sánchez-Gómez, P. 2004. Holocene forest history of the eastern plateaux in the Segura Mountains (Murcia, Southeastern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 132: 219–236.
- Carrión-Marco, Y. 2005. La vegetación mediterránea y atlántica de la península Ibérica. Nuevas secuencias antracológicas. *Trabajos Varios de S.I.P. (Servicio de Investigación Prehistórica)* 104, 314 p.
- Carrión-Marco, Y., Kaal, J., López-Sáez, J.A., López-Merino, L. y Martínez-Cortizas, A. 2010. Holocene vegetation change in NW Spain revealed by anthracological and palynological records from a colluvial soil. *The Holocene* 20: 53–66.
- Casas-Gallego, M., Lassaletta, L., Barrón, E., Bruch, A.A. y Montoya, P. 2015. Vegetation and climate in the eastern Iberian Peninsula during the pre-evaporitic Messinian (late Miocene), Palynological data from the Upper Turolian of Venta del Moro (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 215: 85–99.

- Combourieu Nebout, N., Peyron, O., Dormoy, I. et al. 2009. Rapid climatic variability in the west Mediterranean during the last 25000 years from high resolution pollen data. *Climate of the Past* 5: 503–521.
- Combourieu-Nebout, N., Turon, J.L., Zahn, R., Capotondi, L., Londeix, L. y Pahnke, K. 2002. Enhanced aridity and atmospheric high-pressure stability over the western Mediterranean during the North Atlantic cold events of the past 50 ky. *Geology* 30: 863–866.
- Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M.D. et al. 2008. Paleoenvironmental and cultural dynamics of the coast of Málaga (Andalusia, Spain) during the Upper Pleistocene and early Holocene. *Quaternary Science Reviews* 27: 2176–2193.
- Daura, J., Sanz, M., García, N., Allué, E. y Zilhão, J. 2013. Terrasses de la Riera dels Canyars (Gavà, Barcelona): the landscape of Heinrich Stadial 4 north of the “Ebro frontier” and implications for modern human dispersal into Iberia. *Quaternary Science Reviews* 60: 26–48.
- Desprat, S., Díaz-Fernández, P.M., Coulon, T. et al. 2015. *Pinus nigra* (European black pine) as the dominant species of the last glacial pinewoods in south-western to central Iberia: a morphological study of modern and fossil pollen. *Journal of Biogeography* 42: 1998–2009.
- Desprat, S., Sánchez-Goñi, M.F., McManus, J., Duprat, J. y Cortijo, E. 2009. Millennial-scale climatic variability between 340.000 and 270.000 years ago in SW Europe: evidence from a NW Iberian margin pollen sequence. *Climate of the Past* 5: 53–72.
- Desprat, S., Sánchez-Goñi, M.F., Naughton, F. et al. 2007. Climate variability of the last five isotopic interglacials: Direct land-sea ice correlation from the multiproxy analysis of North-Western Iberian margin deep-sea cores. En: F. Sirocko, M. Claussen, M.F. Sánchez-Goñi, y T. Litt (Eds.), *The Climate of Past Interglacials. Developments in Quaternary Science* 7. Elsevier, p. 375–386.
- Díez, A., Bateman, M.D., López-Sáez, J.A. y Vegas, J. 2002. Procesos eólicos tardiglaciares en la Submeseta septentrional: cronología del manto arenoso de la Tierra de Pinares. En: A. Pérez, J. Vegas, y M.J. Machado (Eds.), *Aportaciones a la geomorfología de España en el inicio del Tercer Milenio*. IGME-S.E.G., Madrid, p. 167–175.
- Dorado-Valiño, M. 1993. [*Evolución de la vegetación durante el Holoceno en el Valle de Amblés (Ávila)*]. Estudio palinológico. Tesis doctoral, Universidad de Alcalá, Madrid, 212 p. Inédita.]
- Dorado-Valiño, M., Valdeolmillos Rodríguez, A. y Ruiz Zapata, M.B. 2001. Actividad humana y dinámica de la vegetación en la Sierra de Ávila (Sistema Central Español) desde el Bronce Medio. *Polen* 11: 39–49.
- Dorado-Valiño, M., Valdeolmillos-Rodríguez, A., Ruiz-Zapata, M.B., Gil-García, M.J. y Bustamante, I. 2002. Climatic changes since the Lateglacial/Holoceno transition in the Mancha plain (South Central Iberian Peninsula, Spain) and their evidence in Las Tablas Daimiel marshlands. *Quaternary International* 93–94: 73–84.
- Dupré, M. 1988. *Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias. Servicio de Investigación Prehistórica, Serie de Trabajos Varios* 84: 190 p.
- Dupré, M., Carrión, M., Fumanal, M.P., La Roca, N., Martínez, J. y Usera, J. 1998. Evolution and palaeoenvironmental conditions of an interfan area in eastern Spain (Navarrés, Valencia). *II Cuaternario* 11: 95–105.
- Dupré, M. y Renault-Miskovsky, J. 1990. El hombre y su impacto en las zonas bajas mediterráneas. Datos palinológicos de sedimentos arqueológicos holocenos. *Archivo de Prehistoria Levantina* 20: 133–141.
- Elhàï, H. 1966. Deux gisements du Quaternaire Moyen. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire* 1: 69–78.
- Fauquette, S., Guiot, J. y Suc, J.P. 1998. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144: 183–201.
- Feddi, N., Fauquette, S. y Suc, J.P. 2011. Plio-pleistocene history of plant ecosystems in the southwestern Mediterranean region: Contribution of pollen analysis of two boreholes from the Alboran Sea. *Geobios* 44: 57–69.
- Fletcher, W.J. y Sánchez-Goñi, M.F. 2008. Orbital- and sub-orbital-scale climate impacts on vegetation of the western Mediterranean basin over the last 48,000 yr. *Quaternary Research* 70: 451–464.
- Fletcher, W.J., Boski, T. y Moura, D. 2007. Palynological evidence for environmental and climatic change in the lower Guadiana valley, Portugal, during the last 13000 years. *The Holocene* 17: 481–494.
- Florschütz, F., Menéndez-Amor, J. y Wijmstra, T. 1971. Palynology of a thick Quaternary succession in S. Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 10: 233–264.
- Fombella-Blanco, M.A., Andrade Olalla, A., Puente García, E. et al. 2001. Primeros resultados sobre la dinámica de la vegetación en la turbera del Puerto de San Isidro (León, España). En: M.A. Fombella Blanco, M.D. Fenández González, y R.M. Valencia Barrera (Coords.), *Palinología: Diversidad y Aplicaciones: trabajos del XII Simposio de Palinología (APLE)* (León). Universidad de León, Servicio de Publicaciones, León, p. 79–86.
- Franco-Múgica, F. 1995. [*Estudio palinológico de turberas holocenas en el Sistema Central: reconstrucción paisajística y acción antrópica*]. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 392 p. Inédita.]
- Franco-Múgica, F. y García-Antón, M. 1994. Análisis polínico de una turbera en Rascafría (Madrid). En: I. de la Serna (Ed.), *Polen y esporas: contribución a su conocimiento. Serie informes* 35: 361–369.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Génova-Fuster, M., Maldonado-Ruiz, J., Morla, C. y Sánchez-Hernando, L.J. 1996. El pinar de Lillo: una interpretación basada en datos paleobotánicos. *Medioambiente* 5: 4–9.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla, C. y Sainz-Ollero, H. 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish Northern Meseta. *The Holocene* 11: 343–358.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M., Maldonado Ruiz, J., Morla, C., Sainz-Ollero, H. 2005. Ancient pine forest on inland dunes in the Spanish northern meseta. *Quaternary Research* 63: 1–14.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M. y Sainz-Ollero, H. 1997. Impacto antrópico y dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años BP en la vertiente septentrional de la Sierra de Gre-dos: Navarredonda (Ávila, España). *Revue de Paléobiologie* 16: 29–45.
- Franco-Múgica, F., García-Antón, M. y Sainz-Ollero, H. 1998. Vegetation dynamics and human impact in the Sierra de Guadarrama,

- Central System, Spain. *The Holocene* 8: 69–82.
- Fuentes, N., Carrión, J.S., Fernández, S., Nocete, F., Lizcano, R. y Pérez Barea, C. 2007. Análisis polínico de los yacimientos arqueológicos Cerro del Alcázar de Baeza y Eras del Alcázar de Úbeda (Jaén). *Anales de Biología* 29: 85–93.
- García-Antón, M. 1989. [*Estudio palinológico de los yacimientos mesopleistocenos de Atapuerca (Burgos): reconstrucción paisajística y paleoclimática*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 212 p. Inédita.]
- García-Antón, M., Franco, F., Maldonado, J. y Morla, C. 1997. New data concerning the evolution of the vegetation in Lillo pinewood (León, Spain). *Journal of Biogeography* 24: 929–934.
- García-Antón, M., Franco, F., Maldonado, J., Morla, C. y Sainz-Ollero, H. 1995. Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico septentrional. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 52: 187–195.
- García-Antón, M., Gil-Romera, G., Pagés, J.L. y Alonso Millán, A. 2006. The Holocene pollen record in the Villaviciosa Estuary (Asturias, North Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 280–292.
- García-Antón, M., Morla, C., Ruiz-Zapata, B. y Sainz-Ollero, H. 1986. Contribución al conocimiento del paisaje vegetal holoceno en la Submeseta Sur Ibérica: análisis polínico de sedimentos higrorurbosos en el Campo de Calatrava (Ciudad Real, España). En: F. López-Vera (Ed.), *Quaternary climate in western Mediterranean*. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, p. 189–203.
- García-Antón, M., Ruiz-Zapata, M.B. y Ugarte, F.M. 1989. Análisis geomorfológico y palinológico de la turbera de Saldropo (Barazar, Zeanuri/Bizkaia). *Lurralde* 12: 25–44.
- García-Antón, M. y Sainz-Ollero, H. 1991. Pollen records from the Middle Pleistocene Atapuerca site (Burgos, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 85: 199–206.
- García-Martínez, M.S. 2009. [*Recursos forestales en un medio semiárido. Nuevos datos antracológicos para la Región de Murcia desde la Edad del Bronce hasta época medieval*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia, 678 p. Inédita.]
- García-Puchol, O., Cotino, F., Miret, C. et al. 2010. Cavidades de uso funerario durante el Neolítico final/Calcolítico en el territorio valenciano: trabajos arqueológicos en Avenc dels Dos Forats o Cova del Monedero (Carcaixent, Valencia). *Archivo de Prehistoria Levantina* 28: 139–206.
- García-Rovés, E. 2007. [*Dinámica de la Paleovegetación y cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en secuencias sedimentarias de la provincia de León*. Tesis Doctoral. Universidad de León, 247 p. Inédita.]
- García-Ruiz, J.M., Sanjuan, Y., Gil-Romera, G. et al. 2016. Mid and late Holocene forest fires and deforestation in the subalpine belt of the Iberian range, northern Spain. *Journal of Mountain Science* 13: 1760–1772.
- Génova, M., Gómez-Manzanaque, F., Martínez-García, F. y Postigo-Mijarra, J.M. 2016. Early Holocene vegetation in the Ayllón Massif (Central System Range, Spain) base on macroremains. A paleoecological approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 441: 811–822.
- Geurts, M.A. 1979. Approche palynostratigraphique des dépôts calcaires quaternaires dans la région de Banyoles-Besalú (Catalogne). En: R. Julià, M.A. Marqués, A. Mir, D. Serrat y F. Gallart (Eds.), *6ª Reunión del Grupo de trabajo del Cuaternario* (Barcelona), *Actas*: 106–116.
- Gil-García, M.J. 1992. [*Dinámica de la paleovegetación en el sector oriental del Sistema Central español durante el Holoceno, en base al análisis polínico. Implicaciones climáticas*. Tesis doctoral, Universidad de Alcalá de Henares, Madrid, 211 p. Inédita.]
- Gil-García, M.J., Dorado-Valiño, M., Valdeolillos-Rodríguez, A. y Ruiz-Zapata, M.B. 2002. Late-glacial and Holocene paleoclimatic record from Sierra de Cebollera (northern Iberian range, Spain). *Quaternary International* 93–94: 13–18.
- Gil-Romera, G., González-Sampérez, P., Lasheras-Álvarez, L. et al. 2014. Biomass-modulated fire dynamics during the Last Glacial-Interglacial Transition at the Central Pyrenees (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 402: 113–124.
- Gil-Romera, G., Quick, L.J., Meadows, M.E. et al. 2016. Towards a multidisciplinary approach to long-term ecology of climate-plant-fire interactions across the Mediterranean Biome. *Quaternary International* 404: 212.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P. y Muñoz-Sobrino, C. 1998. Una nueva secuencia polínica y cronológica para el depósito pleistoceno de Mougás (NW de la Península Ibérica). *Revue de Paléobiologie* 17: 35–47.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P. y Muñoz-Sobrino, C. 2007. The Würm in NW Iberia, a pollen record from Area Longa (Galicia). *Quaternary Research* 67: 438–452.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C. y Rodríguez-Gutián, M. 2001. Análisis polínico y cronológico de los depósitos pleistocenos de Moudide (Cangas de Foz, Lugo) y Río Boó (Muras, Lugo). En: M.A. Fombella-Blanco, D. Fernández González, y R.M. Valencia Barrera (Eds.), *Palinología: Diversidad y Aplicaciones*. Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, León, p. 153–160.
- González-Sampérez, P. 1998. Estudio palinológico de la Cueva de En Pardo (Planes, Alicante). Primeros resultados. *Cuaternario y Geomorfología* 12: 45–61.
- González-Sampérez, P., Aranbarri, J., Pérez-Sanz, A. et al. 2017. Environmental and climate change in the southern Central Pyrenees since the Last Glacial Maximum: A view from the lake records. *Catena* 149: 668–688.
- González-Sampérez, P., Leroy, S., Carrión, J.S., García-Antón, M., Gil-García, M.J. y Figueiral, I. 2010. Steppes, savannahs and botanic gardens during the Pleistocene. *Review of Palaeobotany and Palynology Special* 162: 427–457.
- González-Sampérez, P., Valero-Garcés, B.L., Moreno, A. et al. 2006. Climate variability in the Spanish Pyrenees during the last 30,000 yr revealed by the El Portalet sequence. *Quaternary Research* 66: 38–52.
- González-Sampérez, P., Valero-Garcés, B.L., Moreno, A. et al. 2008. Vegetation changes and hydrological fluctuations in the Central Ebro Basin (NE Spain) since the Late Glacial period: Saline lake records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 259: 157–181.
- Hernández, L., Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., Romero, F., Sanz, C. y Gómez-Manzanaque, F. 2011. Reconstructing forest history from archaeological data: a case study in the Duero basin assessing the origin of controversial forests and the loss of tree

- populations of great biogeographical interest. *Forest Ecology and Management* 261: 1178–1187.
- Hooghiemstra, H., Stalling, H., Agwu, C.O.C. y Dupont, L.M. 1992. Vegetational and climatic changes at the northern fringe of the Sahara 250,000–5,000 years BP: evidence from 4 marine pollen records located between Portugal and the Canary Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 74: 1–53.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., Gómez-Orellana, L., Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P. y Arrizabalaga, A. 2005. La dinámica de la vegetación en el NW peninsular durante la transición del Paleolítico Medio al Paleolítico Superior. *Monografías del Museo de Altamira* 20: 231–253.
- Iriarte-Chiapusso, M.J., Muñoz-Sobrino, C., Gómez-Orellana, L. et al. 2016. Reviewing the Lateglacial-Holocene transition in NW Iberia: A palaeoecological approach based on the comparison between dissimilar regions. *Quaternary International* 403: 211–236.
- Jalut, G., Delibrias, G., Dagnac, J., Mardones, M. y Bouhours, M. 1982. A palaeoecological approach to the last 21,000 years in the Pyrenees: the peat bog of Freychinede (Alt. 1350 m., Ariege, South France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 321–359.
- Janssen, C.R. 1994. Palynological indications for the extent of the impact of man during Roman times in the western part of the Iberian Peninsula. Evaluation of land surfaces cleared from forests in the Mediterranean region during the time of the Roman empire. En: B. Frenzel (Ed.), *Palaeoclimate Research* 10. Gustav Fischer, Stuttgart, p. 15–22.
- Janssen, C.R. y Woldringh, R.E. 1981. A preliminary radiocarbon dated pollen sequence from the Serra da Estrela, Portugal. *Finnisterra* 16: 299–309.
- Jiménez-Moreno, G. y Anderson, R.S. 2012. Holocene vegetation and climate change recorded in alpine bog sediments from the Borreguiles de la Virgen, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Research* 77: 44–53.
- Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S. y Suc, J.P. 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 403–415.
- Julià, R. y Suc, J.P. 1980. Analyse pollinique des dépôts lacustres du Pléistocène Inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bòbila Ordis- Espagne): un élément nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d'Europe Occidentale. *Géobios* 13: 5–19.
- Leunda, M., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G. et al. 2017. The Late-Glacial and Holocene Marboré Lake sequence (2612m a.s.l., Central Pyrenees, Spain): Testing high altitude sites sensitivity to millennial scale vegetation and climate variability. *Global and Planetary Change* 157: 214–231.
- Lézine, A.M. y Denèfle, M. 1997. Enhanced anticyclonic circulation in the eastern North Atlantic during cold intervals of the last deglaciation inferred from deep-sea pollen records. *Geology* 25: 119–122.
- López, P. 1978. Resultados polínicos del Holoceno en la Península Ibérica. *Trabajos de Prehistoria* 35: 29–38.
- López, P. y López-Sáez, J.A. 1994. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación de Huesca: análisis palinológico del yacimiento de la Cueva del Moro (Huesca). *Boletín Geológico y Minero* 105: 427–435.
- López-García, P. 1977. Análisis polínico de Verdelpino (Cuenca). *Trabajos de Pre-historia* 34: 82–84.
- López-Merino, L. 2009. [Paleoambiente y antropización en Asturias durante el Holoceno. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, p. 274. Inédita.]
- López-Merino, L. y López-Sáez, J.A. 2015. Dinámica glacial y post-glacial de *Fagus* en la Península Ibérica. En: J.S. Carrión (Coord.), *Cinco millones de años de cambio florístico y vegetal en la Península Ibérica e Islas Baleares*. Ministerio de Economía y Competitividad, Madrid. Universidad de Murcia y Fundación Séneca, Murcia, p. 538–540.
- López-Merino, L., López-Sáez, J.A., Alba Sánchez, F., Pérez Díaz, S., Abel Schaad, D. y Guerra Doce, E. 2009. Estudio polínico de una laguna endorreica en Almenara de Adaja (Valladolid, Meseta Norte): cambios ambientales y actividad humana durante los últimos 2800 años. *Revista Española de Micropaleontología* 41: 333–348.
- López-Merino, L., Silva Sánchez, N., Kaal, J., López-Sáez, J.A. y Martínez Cortizas, A. 2012. Post-disturbance vegetation dynamics during the Late Pleistocene and the Holocene: An example from NW Iberia. *Global and Planetary Change* 92–93: 58–70.
- López-Sáez, J.A., Blanco González, A., López-Merino, L. et al. 2009. Landscape and climatic changes during the end of the Late Prehistory in the Amblés Valley (Ávila, central Spain), from 1200 to 400 cal BC. *Quaternary International* 200: 90–101.
- López-Sáez, J.A. y López-García, P. 2005. Análisis palinológicos en el dolmen de Azután (Toledo): una aproximación a los inicios de la agricultura y la ganadería en la Meseta Sur. En: P. Bueno Ramírez, R. de Balbín Behrmann, y R. Barroso Bermejo (Eds.), *El dolmen de Azután (Toledo), Áreas de habitación y áreas funerarias en la cuenca interior del Tajo*. Universidad de Alcalá de Henares y Diputación de Toledo, Alcalá de Henares, p. 225–234.
- López-Sáez, J.A., López-García, P. y Cortés Sánchez, M. 2007. Paleo-vegetación del Cuaternario reciente: Estudio arqueopalinológico. En: M. Cortés Sánchez (Ed.), *Cueva Bajondillo (Torremolinos). Secuencia cronocultural y paleoambiental del Cuaternario reciente en la Bahía de Málaga*. Centro de Ediciones de la Diputación de Málaga, Junta de Andalucía, Universidad de Málaga, Fundación Cueva de Nerja y Fundación Obra Social de Unicaja, Málaga, p. 139–156.
- López-Sáez, J.A., López-Merino y L., Pérez-Díaz, S. 2008. Los vettones y sus paisajes: paleoambiente y paleoeconomía de los castros de Ávila. En: J. Álvarez-Sanchís (Ed.), *Arqueología Vettona. La Meseta Occidental en la Edad de Hierro. Zona Arqueológica* 12. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, Madrid, p. 140–152.
- López-Sáez, J.A., Macías Rosado, R. y López-García, P. 2003b. Apéndice 4. Informe palinológico. En: E. Lima Oliveira (Ed.), *La Arqueología en la Gasificación de Galicia 18: excavación arqueológica en el yacimiento de As Pontes (Abadín, Lugo)*. Laboratorio de Patrimonio, Paleoambiente e Paisaxe, Instituto de Investigaciones Tecnológicas. Trabajos de Arqueología e Patrimonio 32, Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, p. 55–59.
- López-Sáez, J.A., Parceros Oubiña, C., Lima Oliveira, E. et al. 2003a.

- Paleopaisajes concretos: polen, suelos y arqueología del yacimiento de As Pontes (Abadín, Lugo). *Trabajos de Prehistoria* 60: 139–151.
- Magri, D., di Rita, F., Aranbarri, J., Fletcher, W. y González-Sampériz, P. 2017. Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: timing and trends. *Quaternary Science Review* 163: 23–55.
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B. et al. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199–221.
- Manzano, S., Carrión, J.S., López-Merino, L. et al. 2018. Early to Mid-Holocene spatiotemporal vegetation change and tsunami impact in a paradigmatic coastal transitional system (Doñana National Park, Southwestern Europe). *Global and Planetary Change* 161: 66–81.
- Mateus, J.E. 1985. The coastal lagoon region near Carvalhal during the Holocene; some geomorphological aspects derived from a palaeoecological study at Lagoa Travessa. *Actas da Reunião do Quaternário Ibérico* 2: 237–249.
- Mateus, J.E. 1989. Lagoa Travessa: a Holocene pollen diagram from the south-west coast of Portugal. *Revista de Biologia* 14: 17–94.
- Mighall, T.M., Martínez Cortizas, A., Biester, H. y Turner, S.E. 2006. Proxy climate and vegetation changes during the last five millennia in NW Iberia: Pollen and non-pollen palynomorph data from two ombrotrophic peat bogs in the North Western Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology* 141: 203–223.
- Miras, Y., Ejarque, A., Riera, S., Palet, J.M., Orengo, H. y Euba, I. 2007. Dynamique holocène de la végétation et occupation des Pyrénées andorranes depuis le Néolithique ancien d'après l'analyse pollinique de la tourbière de Bosc dels Estanyons (2180 m, Vall del Madriu, Andorre). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Palévol* 6: 291–300.
- Montserrat-Martí, J.M. 1992. [Evolución glacial y postglacial del clima y la vegetación en la vertiente sur del Pirineo: estudio palinológico. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, Barcelona, 147 p. Inédita.].
- Morales-Molino, C., Colombaroli, D., Tinner, W. et al. 2018. Vegetation and fire dynamics during the last 4000 years in the Cabañeros National Park (central Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology* 253: 110–122.
- Morales-Molino, C., Colombaroli, D., Valbuena-Carabaña, M. et al. 2017b. Land-use history as a major driver for long-term forest dynamics in the Sierra de Guadarrama National Park (central Spain) during the last millennia: implications for forest conservation and management. *Global and Planetary Change* 152: 64–75.
- Morales-Molino, C. y García-Antón, M. 2014. Vegetation and fire history since the last glacial maximum in an inland area of the western Mediterranean Basin (Northern Iberian Plateau, NW Spain). *Quaternary Research* 81: 63–77.
- Morales-Molino, C., García-Antón, M. y Morla, C. 2011. Late Holocene vegetation dynamics on an Atlantic-Mediterranean mountain in NW Iberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 302: 323–337.
- Morales-Molino, C., García-Antón, M., Postigo-Mijarra, J.M. y Morla, C. 2013. Holocene vegetation, fire and climate interactions on the westernmost fringe of the Mediterranean Basin. *Quaternary Science Reviews* 59: 5–17.
- Morales-Molino, C., Tinner, W., García-Antón, M. y Colombaroli, D. 2017a. The historical demise of *Pinus nigra* forests in the Northern Iberian Plateau (south-western Europe). *Journal of Ecology* 105: 634–646.
- Morellón, M., Aranbarri, J., Moreno, A., González-Sampériz, P. y Valero-Garcés, B.L. 2018. Early Holocene humidity patterns in the Iberian Peninsula reconstructed from lake, pollen and speleothem records. *Quaternary Science Reviews* 181: 1–18.
- Morellón, M., Valero-Garcés, B.L., Moreno, A. et al. 2008. Holocene palaeohydrology and climate variability in Northeastern Spain: The sedimentary record of Lake Estanya (Pre-Pyrenean range). *Quaternary International* 181: 15–31.
- Morellón, M., Valero-Garcés, B.L., Vegas, T. et al. 2009. Late glacial and Holocene palaeohydrology in the western Mediterranean region: the Lake Estanya record (NE Spain). *Quaternary Science Reviews* 28: 2582–2599.
- Munuera, M. y Carrión, J.S. 1991. Palinología de un depósito arqueológico en el sureste ibérico semiárido: Cueva del Algarrobo (Mazarrón, Murcia). *Cuaternario y Geomorfología* 5: 107–118.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Delibes de Castro, G. y Rojo Guerra, M. 1996. Datos paleobotánicos sobre la turbera de La Piedra (Paramo de Tozo, Burgos). En: P. Ramil-Rego, C. Fernández Rodríguez, y M. Rodríguez-Gutián (Coords.), *Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica*. Consellería de Cultura de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, p. 149–163.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P. y Gómez-Orellana, L. 2004. Vegetation of the Lago de Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. *Vegetation History and Archaeobotany* 13: 1–22.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P., Gómez-Orellana, L. y Díaz Varela, R. 2005. Palynological data on major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas* 34: 381–400.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P. y Rodríguez-Gutián, M.A. 1997. Upland vegetation in the north-west Iberian Peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Vegetation History and Archaeobotany* 6: 215–233.
- Muñoz-Sobrino, C., Ramil-Rego, P. y Rodríguez-Gutián, M.A. 2001. Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial-interglacial transition. *Vegetation History and Archaeobotany* 10: 7–21.
- Navarro, C., Carrión, J.S., Prieto, A.R. y Munuera, M. 2002. Modern cave pollen and its application to describe the palaeorecords in an arid environment. *Complutum* 13: 7–18.
- Olaria, C., Estévez, J. e Yll, E.I. 1982. Domesticación y paleoambiente de la Cova Fosca (Castellón). Le Néolithique Ancien Méditerranéen. *Archéologie en Languedoc, n° especial, Montpellier*, p. 107–120.
- Pantaleón-Cano, J. 1997. [Estudi palinològic de sediments litorals de la província d'Almeria. Transformacions del paisatge vegetal dins un territori semiàrid. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, 188 p. Inédita.].
- Pantaleón-Cano, J., Yll, E.I., Pérez-Obiol, R. y Roure, J.M. 2003. Palynological evidence for vegetational history in semi-arid areas of

- the western Mediterranean (Almería, Spain). *The Holocene* 13: 109–119.
- Parra, I. 1994. [*Quantification des précipitations à partir des spectres polliniques actuels et fossiles: du Tardiglaciaire à l'Holocène Supérieur de la côte méditerranéenne espagnole*. Tesis doctoral, Universidad de Montpellier, Montpellier, 217 p. Inédita.].
- Parra, I., van Campo, E. y Otto, T. 2005. Análisis palinológico y radiométrico del sondeo sobrestany. Nueve milenios de historia natural e impactos humanos sobre la vegetación del Alt Empordà. *Empúries* 54: 33–44.
- Pausas, J.G. 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science* 8: 703–706.
- Peñalba, M.C. 1989. [*Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocène du Centre-Nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique*. Tesis doctoral, Universidad Aix-Marseille III, Marseille, 165 p. Inédita.].
- Peñalba, M.C. 1994. The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815–832.
- Peñalba, M.C., Arnold, M., Guiot, J., Duplessy, J.C. y de Beaulieu, J.L. 1997. Termination of the last glaciation in the Iberian Peninsula inferred from the pollen sequence of Quintanar de la Sierra. *Quaternary Research* 48: 205–214.
- Pérez-Díaz, S., López-Sáez, J.A., Núñez de la Fuente, S. y Ruiz-Alonso, M. 2018. Early farmers, megalithic builders and the shaping of the cultural landscapes during the Holocene in Northern Iberian mountains. A palaeoenvironmental perspective. *Journal of Archaeological Science* 18: 463–474.
- Pérez-Obiol, R. y Julià, R. 1994. Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30,000-yr pollen record from Lake Banyoles. *Quaternary Research* 41: 91–98.
- Pérez-Sanz, A., González-Sampériz, P., Moreno, A. et al. 2013. Holocene climate variability, vegetation dynamics and fire regime in the central Pyrenees: the Basa de la Mora sequence (NE Spain). *Quaternary Science Reviews* 73: 149–169.
- Planchais, N. y Parra, I. 1984. Analyses polliniques de sédiments lagunaires et côtiers en Languedoc, en Roussillon et dans la province de Castellon (Espagne); bioclimatologie. *Bulletin Société botanique française* 131: 97–105.
- Pons, A. y Reille, M. 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35: 145–214.
- Postigo-Mijarra, J.M., Génova, M., Gómez-Manzanaque, F., Martínez-García, F. y Perucha, M.A. 2017. Occurrence of continuous Holocene pinewoods (*Pinus sylvestris* L.) in the Eastern Central System (Spain) inferred from macroremains. New data from the Sandria site. *Review of Palaeobotany and Palynology* 246: 70–84.
- Postigo-Mijarra, J.M., Gómez Manzanque, F., Morla, C. y Zazo, C. 2010b. Palaeoecological significance of Late Pleistocene pine macrofossils in the Lower Guadalquivir Basin (Doñana natural park, southwestern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295: 332–343.
- Postigo-Mijarra, J.M., Morla, C., Barrón, E., Morales-Molino, C. y García, S. 2010a. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 416–426.
- Queiroz, P.F. 1989. A preliminary palaeoecological study at Estacada (Lagoa de Albufeira). *Revista de Biología* 14: 3–16.
- Ramil-Rego, P., Aira Rodríguez, M.J. y Taboada Castro, M.T. 1994. Análisis polínico y sedimentológico de dos turberas en las sierras septentrionales de Galicia (NO de España). *Revue de Paléobiologie* 13: 9–28.
- Ramil-Rego, P. y Gómez-Orellana, L. 2002. Nuevos planteamientos para la periodización climática de los territorios Cántabro-Atlánticos de la península Ibérica durante el Pleistoceno Superior. *15º Congreso de Estudios Vascos, Ciencia y Cultura vasca y redes telemáticas* (Donostia), *Actas*: 69–91.
- Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Gutián, M. y Gómez-Orellana, L. 1998a. Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology* 138: 41–62.
- Ramil-Rego, P., Rodríguez-Gutián, M. y Muñoz-Sobrino, C. 1998b. Sclerophyllous vegetation dynamics in the north of the Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 335–351.
- Ramos-Román, M.J., Jiménez-Moreno, G., Camuera, J. et al. 2018. Holocene climate aridification trend and human impact interrupted by millennial- and centennial-scale climate fluctuations from a new sedimentary record from Padul (Sierra Nevada, southern Iberian Peninsula). *Climate of the Past* 14: 117–137.
- Reed, J.M., Stevenson, A.C. y Juggins, S. 2001. A multiproxy record of Holocene climatic change in southwestern Spain: the Laguna de Medina, Cádiz. *The Holocene* 16: 707–719.
- Reille, M., Andrieu, V. y de Beaulieu, J.L. 1996. Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales. *Ecologie* 27: 153–169.
- Riera, S. 1993. Changements de la composition forestière dans la plaine de Barcelone pendant l'Holocène (littoral méditerranéen de la Péninsule Ibérique). *Palynosciences* 2: 133–146.
- Riera, S. y Esteban, A. 1997. Relations homme-milieu végétal pendant les cinq derniers millénaires dans la Plaine du Penedès (Nord-est de la Péninsule Ibérique). *Vie et Milieu* 47: 53–68.
- Riera, S., López-Sáez, J.A. y Julià, R. 2006. Lake responses to historical land use changes in northern Spain: The contribution of non-pollen palynomorphs in a multiproxy study. *Review of Palaeobotany and Palynology* 141: 127–137.
- Riera, S. y Palet, J.M. 2005. Aportaciones de la Palinología a la historia del paisaje mediterráneo: estudio de los sistemas de terrazas en las Sierras Litorales Catalanas desde la perspectiva de la Arqueología Ambiental y del Paisaje. En: S. Riera y R. Julià (Eds.), *Transdisciplinary approach to a 8,000 yr history of land uses. I Workshop of Catalan Network for the Study of Cultural Landscapes and Environmental History*. Serie Monografías del SERP 5, Barcelona, p. 55–74.
- Riera, S. y Palet, J.M. 2008. Una aproximación transdisciplinar a la historia del paisaje mediterráneo: la evolución de los sistemas de terrazas con muros de piedra seca en la sierra de Marina (Badalona, Llano de Barcelona). En: R. Garrabou y J.M. Naredo (Eds.), *El paisaje en perspectiva histórica. Formación y transformación del paisaje en el mundo mediterráneo*. Monografía de Historia rural 6, Sociedad Española de Historia Agraria, Prensas universitarias de Zaragoza, p. 47–90.
- Riera, S., Wansard, G. y Julià, R. 2004. 2000-year environmental history of a karstic lake in the Mediterranean Pre-Pyrenees: the Estanya Lakes (Spain). *Catena* 55: 293–324.

- Rodríguez, J., Allué, E., Burjachs, F. *et al.* 2011. One million years of environmental changes and cultural evolution at Atapuerca (Burgos, Spain). *Quaternary Science Reviews* 30: 1396-1412.
- Roucoux, K.H., de Abreu, L., Shackleton, N.J. y Tzedakis, P.C. 2005. The response of NW Iberian vegetation to North Atlantic climate oscillations during the last 65 kyr. *Quaternary Science Reviews* 24: 1637-1653.
- Roucoux, K.H., Shackleton, N.J., de Abreu, L., Schönfeld, J. y Tzedakis, P.C. 2001. Combined marine proxy and pollen analyses reveal rapid Iberian vegetation response to North Atlantic millennial-scale climate oscillations. *Quaternary Research* 56: 128-132.
- Rubiales, J.M., García-Amorena, I., García-Álvarez, S. y Gómez-Manzanque, F. 2008. The Late Holocene extinction of *Pinus sylvestris* in the western Cantabrian Range (Spain). *Journal of Biogeography* 35: 1840-1850.
- Rubiales, J.M. y Génova, M. 2015. Late Holocene pinewoods persistence in the Gredos Mountains (central Spain) inferred from extensive megafossil evidence. *Quaternary Research* 84: 12-20.
- Rubiales, J.M., Hernández, L., Romero, F. y Sanz, C. 2011b. The use of forest resources in central Iberia during the Late Iron Age. Insights from the wood charcoal analysis of Pintia, a Vaccaean oppidum. *Journal of Archaeological Science* 38: 1-10.
- Rubiales, J.M., Morales-Molino, C., García Álvarez, S. y García Antón, M. 2011a. Negative responses of highland pines to anthropogenic activities in inland Spain: a palaeoecological perspective. *Vegetation History and Archaeobotany* 21: 397-412.
- Ruddiman, W.F. y McIntyre, A. 1981. The North Atlantic during the last deglaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35: 145-214.
- Ruiz-Zapata, M.B., Gil-García, M.J., Dorado-Valiño, M. y Valdeolmillos Rodríguez, A. 2005. El paisaje vegetal durante el Pleistoceno medio en el interior de la península. Zona arqueológica: yacimientos paleolíticos de Ambrona y Torralba (Soria). *Un siglo de investigaciones arqueológicas* 5: 214-221.
- Ruiz-Zapata, M.B., Gómez González, C., Gil-García, M.J. *et al.* 2008. Comparación de las secuencias polínicas del Holoceno reciente del yacimiento arqueopaleontológico de El Calvero de la Higuera (Pinilla del Valle, Madrid) y de la turbera de Rascafría (Madrid). *Geotemas* 10: 1484-1486.
- Ruiz-Zapata, M.B., Pérez-González, A., Gil-García, M.J., Valdeolmillos Rodríguez, A. y Dorado-Valiño, M. 2002. La formación travertínica de Horna (Guadalajara). En: F. Carrasco, F. Durán, y B. Andreo (Eds.), *Análisis polínico e interpretación paleoclimática*. Karst and Environment, Nerja, p. 447-452.
- Ruiz-Zapata, M.B., Pérez-González, A., Santonja, M., Gil-García, M.J., Dorado-Valiño, M. y Valdeolmillos Rodríguez, A. 2003. Vegetación Mesopleistocena del polje de Conquezuela (Soria). *Polen* 13: 5-17.
- Sánchez-Goñi, M.F., Desprat, S., Fletcher, W.J. *et al.* 2018. Pollen from the Deep-Sea: A Breakthrough in the Mystery of the Ice Ages. *Frontiers in Plant Science* 9: 38. Doi: 10.3389/fpls.2018.00038
- Sánchez-Goñi, M.F. y Hannon, G. 1999. High-altitude vegetational pattern on the Iberian Mountain Chain (north-central Spain) during the Holocene. *The Holocene* 9: 39-57.
- Sánchez-Goñi, M.F., Landais, A., Cacho, I., Duprat, J. y Rossignol, L., 2009. Contrasting intrainterstadial climatic evolution between high and middle North Atlantic latitudes: a close up of Greenland Interstadials 8 and 12. *Geochemistry Geophysics Geosystems* 10. Doi:10.1029/2008GC002369
- Sánchez-Goñi, M.F., Loutre, M.F., Crucifix, M. *et al.* 2005. Increasing vegetation and climate gradient in Western Europe over the Last Glacial Inceltion (122-110 ka): data-model comparison. *Earth and Planetary Science Letters* 231: 111-130.
- Sanchís, K. 1994. Análisis polínico de la secuencia de Cova de Bolu-mini (Benimeli-Beniarbeig). *Cuaderno de Geografía* 56: 175-206.
- Santos, L., Vidal Romaní, J.R. y Jalut, J. 2000. History of vegetation during the Holocene in the Courel and Queixa Sierras, Galicia, northwest Iberian Peninsula. *Journal of Quaternary Science* 15: 621-632.
- Schneider, H., Höfer, D., Trog, C. y Mäusbacher, R. 2016. Holocene landscape development along the Portuguese Algarve coast-A high resolution palynological approach. *Quaternary International* 407: 47-63.
- Shulte, L., Julià, R., Burjachs, F. y Hilgers, A. 2008. Middle Pleistocene to Holocene geochronology of the River Aguas terrace sequence (Iberian Peninsula): fluvial response to Mediterranean environmental change. *Geomorphology* 98: 13-33.
- Stevenson, A.C. 1984. Studies on the vegetational history of S.W. Spain. III. Palynological investigations at El Asperillo, Huelva. *Journal of Biogeography* 11: 527-551.
- Stevenson, A.C. 2000. The Holocene forest history of the Montes Universales, Teruel, Spain. *The Holocene* 10: 603-610.
- Stevenson, A.C. y Harrison, R.J. 1992. Ancient forests in Spain: a model for land-use and dry forest management in south-west Spain from 4000 BC to 1900 AD. *Proceedings of the Prehistoric Society* 58: 227-247.
- Stevenson, A.C., Macklin, M.G., Benavente, J.A., Navarro, C., Passmore D. y Davis, B.A. 1991. Cambios ambientales durante el Holoceno en el valle medio del Ebro: sus implicaciones arqueológicas. *Cuaternario y Geomorfología* 5: 149-164.
- Stevenson, A.C. y Moore, P.D. 1988. Studies in the vegetational history of S.W. Spain. IV. Palynological investigations at El Acebrón, Huelva. *Journal of Biogeography* 15: 339-361.
- Suc, J.P. 1980. [Contribution a la connaissance du Pliocene et du Pleistocene Inferieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne). Tesis doctoral, Universidad de Montpellier, Montpellier, 198 p. Inédita.].
- Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.
- Suc, J.P. y Cravatte, J. 1982. Etude palynologique du Pliocène de la Catalogne (Nord-Est de l'Espagne). Apports à la connaissance de l'histoire climatique de la Méditerranée occidentale et implications chronostratigraphiques. *Paléobiologie Continentale* 13: 1-31.
- Targarona, J. 1997. *Climatic and oceanographic evolution of the Mediterranean Region over the last Glacial-Interglacial transition. A palynological approach*. LPP Contribution Series, No.7. LPP Foundation, Utrecht, 155 p.
- Turon, J.L., Lézine, A.M. y Denèfle, M. 2003. Land-sea correlations for the last glaciation inferred from a pollen and dinocyst record from the Portuguese margin. *Quaternary Research* 59: 88-96.

- Uzquiano, P. 1992. The Lateglacial-Postglacial transition in the Cantabrian Cordillera (Asturias and Cantabria, Spain) based on charcoal analysis. *Palaïos* 7: 540–547.
- Uzquiano, P., Ruiz-Zapata, M.B., Gil-García, M.J., Fernández, S. y Carrión, J.S. 2016. Late Quaternary developments of Mediterranean oaks in the Atlantic domain of the Iberian Peninsula: The case of the Cantabrian region (N Spain). *Quaternary Science Reviews* 153: 63–77.
- Valdeolillos, A. 2004. [*Registro paleoclimático y paleoambiental de los últimos 350,000 años en el Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (Ciudad Real)*]. Tesis doctoral, Universidad de Alcalá de Henares, Madrid, 281 p. Inédita.]
- Valle-Hernández, M.F., Rivas-Carballo, M.R., Lucini, M., Ortiz, J.E. y Torres, T. 2003. Interpretación paleoclimática y paleoecológica del tramo superior de la Turbera de Padul (Granada, España). *Polen* 13: 85–95.
- Van Andel, T.H. y Tzedakis, P.C. 1996. Palaeolithic landscapes of Europe and environs, 150,000–25,000 years ago: an overview. *Quaternary Science Reviews* 15: 481–500.
- van den Brink, L.M. y Janssen, C.R. 1985. The effect of human activities during cultural phases on the development of montane vegetation in the Serra da Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 44: 193–215.
- van der Knaap, W.O. y van Leeuwen, J.F.N. 1994. Holocene vegetation, human impact, and climatic change in the Serra da Estrela, Portugal. *Dissertationes Botanicae* 234: 497–535.
- van der Schriek, T., Passmore, D.G., Franco-Múgica, F., Stevenson, A.C., Boomer, I. y Rolão, J. 2008. Holocene palaeoecology and floodplain evolution of the Muge tributary, Lower Tagus Basin, Portugal. *Quaternary International* 189: 135–151.
- Vázquez, R. y Ruiz-Zapata, B. 1992. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación durante los últimos 2000 años en la zona oriental de la Sierra de Guadarrama (Sistema Central Español), a través del análisis polínico. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología* 88: 235–250.
- Weijermars, R. 1988. Neogene tectonics in the western Mediterranean may have caused the Messinian salinity crisis and an associated glacial event. *Tectonophysics* 148: 211–219.
- Yll, E.I. 1992. [*Estudi de l'evolució de la vegetació i el clima durant el Tardiglacial i el Postglacial a partir d'anàlisis pol·líniques del Delta de l'Ebre i de Menorca*]. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, 212 p. Inédita.]
- Yll, E.I. y Pérez-Obiol, R. 1992. Instalación de los bosques deducida a partir del análisis polínico de un sondeo marino del Delta del Ebro (Tarragona, España). *Orsis* 7: 21–30.
- Yll, E.I., Zazo, C., Goy, J.L. et al. 2002. Quaternary palaeoenvironmental changes in South Spain. En: M.B. Ruiz-Zapata, M. Dorado, A. Valdeolillos, M.J. Gil-García, T. Bardají, I. de Bustamante, y I. Martínez (Eds.), *Quaternary climatic changes and environmental crises in the Mediterranean Region*. International Union for Quaternary Research (INQUA), Madrid, p. 1–13.
- Yll, E.I., Carrión, J.S., Pantaleón-Cano, J. et al. 2003. Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante). *Anales de Biología* 25: 65–72.
- Zilhão, J., Ajas, A., Badal, E. et al. 2016. Cueva Antón: A multi-proxy MIS 3 to MIS 5a paleoenvironmental record for SE Iberia. *Quaternary Science Reviews* 146: 251–273.

Doi: 10.5710/PEAPA.26.04.2018.265

Recibido: 5 de marzo de 2018

Aceptado: 26 de abril de 2018