

## Asociaciones polínicas de sedimentos superficiales del norte de la región chaqueña argentina

Elizabeth de los Ángeles Pereira<sup>1, 2</sup>, Gonzalo Román Torres<sup>1, 2, 4</sup>, Liliana Concepción Lupo<sup>1, 2, 3</sup>  
& Julio José Kulemeyer<sup>1, 4, 5</sup>

1. Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA)-CONICET/UNJu. Jujuy. CP 4600. Argentina.
2. Laboratorio de Palinología. Facultad de Ciencias Agrarias (FCA). Universidad Nacional de Jujuy (UNJu);  
angie\_lour2@hotmail.com
3. Cátedra de Ecología General. FCA. UNJu. Alberdi N° 47. Jujuy. CP 4600. Argentina; lupolc@yahoo.com.ar
4. Cátedra de Ciencias de la Tierra. FCA. UNJu. Alberdi N° 47. Jujuy. CP 4600. Argentina; gztorres@gmail.com
5. Cátedra de Suelos. Facultad de Ingeniería. UNJu. Italo Palanca N° 10. Jujuy. CP 4600. Argentina;  
juliojk2000@yahoo.com.ar

Recibido 01-XII-2017. Corregido 22-VI-2018. Aceptado 22-X-2018.

**Abstract: Pollen assemblages of surface sediments from the North of the Argentine Chaco region.** Chaco vegetation is conditioned by several environmental pressures affecting the physiognomy of the landscape. With the aim to recognize the spatial changes of vegetation and distinguish indicators of natural (floods, droughts) and/or anthropogenic disturbances (fires, weeds of crops and grazing), we analyzed the composition and distribution of pollen assemblages of surface sediments along an environmental gradient in the north of Argentine Chaco region (23°-27° S, 59°-63° W). Thirty-five samples were taken into an environmental gradient comprising 600 km length in SE-NW direction. The analyses were performed by multivariate methods and the importance value index (IVI). Zonation showed a gradual replacement of biotypes and taxa. In the Eastern zone, the pollen of palms (*Copernicia alba*), herbs (Poaceae) and high trees (*Schinopsis balansae*) were dominant. Towards the middle zone, the pollen of low trees (*Schinus*, *Prosopis ruscifolia*, *Pisonia zapallo*), shrubs (*Celtis*, *Castela*) and herbs (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Poaceae) were dominant. The western zone recorded the highest content of pollen of high trees (*Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Astronium*). Pollen types were detected that allowed to discern environmental contingencies, such as floods (*Copernicia alba*, Juncaginaceae, Cyperaceae) and anthropic activities, such as fires (*Trithrinax*, *Shinus*, *Aspidosperma quebracho-blanco*), weeds of crops (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, Urticaceae, *Ambrosia*) and grazing (*Prosopis ruscifolia*, *Prosopis kuntzei*, *Cappariacordis*, *Cercidium praecox*). The most important pollen types were: *Schinopsis balansae* (9 %), *Celtis* (8.4 %), Poaceae (7.5 %), *Schinus* (6.9 %), *Copernicia alba* (3.7 %), among others. Three pollen assemblages were differentiated which represent the following communities: 1) palms and savannas, 2) low forests and scrublands and 3) high forests, that are distributed in precipitation thresholds corresponding to, 1 100 - 1 000, 1 000 - 850 and 850 - 700 mm respectively. Results expand the knowledge about the pollen assemblages of the Argentine Chaco region, offering a good perspective to interpret the dynamic of the landscape during the Holocene in the region.

**Key words:** surface pollen; Argentinean Chaco; indicators; environmental disturbances; precipitation gradient.

Pereira, E. de los Á., Torres, G. R., Lupo, L. C., & Kulemeyer, J. J. (2018). Asociaciones polínicas de sedimentos superficiales del norte de la región chaqueña argentina. *Revista de Biología Tropical*, 66(4), 1754-1768.

El territorio del Gran Chaco Sudamericano es un escenario donde los factores ambientales como el contraste de las precipitaciones, los rangos extremos de temperaturas, las

condiciones edáficas, la actividad geomorfológica y las acciones antrópicas (quemadas, agricultura, ganadería, explotación forestal, entre otras), condicionan fuertemente la fisionomía

del paisaje. Estas presiones ambientales causan disturbios capaces de inducir pérdidas de la riqueza florística o favorecer la diversidad de especies (Scheffer, Carpenter, Foley, Folke, & Walker, 2001; Gorleri, 2005). Entre los disturbios naturales que afectan la región chaqueña de argentina, se destacan las inundaciones. Estos fenómenos ocurren generalmente en el sector oriental de la región, cuando la intensidad de las precipitaciones excede los 120 mm en periodos breves de tiempo, en ocasiones inducidas por eventos como El Niño Oscilación Sur (ENOS) y causan el desborde de los ríos (Caputo, Hardoy, Herzer, & Vargas, 2014; SMN, 2016). El crecimiento urbano, el mal manejo de desagüe fluvial, las ocupaciones costeras y las deforestaciones, también se vinculan como causas de las inundaciones (Popolizio, 1983; Moral, 2009; Caputo et al., 2014). En contraste, las sequías constituyen un factor relevante que impacta al oeste y suroeste de la región, donde se observa una notable disminución del aporte pluviométrico y además prevalecen las altas temperaturas. Aquí, la fase fría de los eventos ENOS profundiza los efectos de la aridez ambiental (Karlín, 2012). Otro disturbio importante son los incendios, entre los cuales, aquellos provocados por la manipulación intencional del fuego por el hombre, son considerados el principal agente de ignición y difusión (Kunst, Bravo, Moscovich, Herrera, Godoy & Vélez, 2003). En general, el fuego se utiliza para favorecer rebrotes de pastos palatables para el ganado doméstico, facilitar la caza y/o eliminar áreas boscosas con fines agrícolas (Morello, 1970; Ginzburg & Adámoli, 2005). Sin embargo, en ambientes xéricos suele producirse naturalmente debido a la combinación de condiciones áridas del clima y la presencia de especies con follaje inflamable (Carretero, 1995). Por otra parte, las deforestaciones vinculadas a la expansión de la frontera agrícola también son consideradas como otro de los principales agravantes de los problemas ambientales de la región chaqueña argentina (Naumann, 2006). En los últimos años, la ampliación de los campos de cultivos, especialmente de soja y algodón, provocó grandes

pérdidas de la biodiversidad, dejando vulnerables millones de hectáreas de los bosques secos neotropicales (Grau, Gasparri, & Aide, 2005). Asimismo, la actividad pecuaria mediante el pastoreo intensivo con ganado bovino, incrementó la erosión de los suelos y el riesgo por desbordes de los ríos principales (Morello & Adámoli, 1968, 1974; Izquierdo & Grau, 2008; Gasparri & Grau, 2009; Mónaco, 2016).

Debido a que la región está sometida a diversos disturbios que poseen una marcada injerencia en la dinámica del paisaje, se han realizado estudios paleoambientales con la finalidad de determinar la recurrencia de eventos catastróficos y su origen causal, desde el Holoceno tardío hasta la actualidad (Speranza, 2011, Fierro, Pereira, Kulemeyer, & Lupo, 2016). Para ese tipo de estudios se plantea la necesidad de contar con información detallada sobre bioindicadores que permitan precisar los impactos sobre el ecosistema actual y que ayuden a inferir los cambios ambientales en el pasado. Por lo tanto, resulta imprescindible identificar las especies que caracterizan las principales comunidades vegetales y los disturbios naturales y antrópicos en el Chaco. Al respecto, existe información de estudios ecológicos que demuestran que algunas plantas se comportan como indicadoras de los disturbios mencionados. Por ejemplo, los palmares de *Copernicia alba* Morong crecen en zonas de suelo anegado, donde las lluvias son abundantes (Mereles, 2000). Las especies *Acacia caven* (Molina) Molina, *Bromelia hieronymi* Mez, *Eryngium horridum* Malme, *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb y el género *Schinus* sp., regeneran en los bosques que han sufrido la acción del fuego, mientras que *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlttdl coloniza y resiste los ambientes quemados (Del Castillo, Saravia, Gil, & Zapater, 1998; Barchuk & Díaz, 2000; Torrella & Adámoli, 2005; Kunst, 2011). Las actividades agropecuarias provocan un desequilibrio entre las especies herbáceas y leñosas, implicando un aumento en la abundancia de arbustos, como los vinales de *Prosopis ruscifolia* Griseb, que indican degradación del ambiente. También *Prosopis kuntzei* Harms

forma masas puras en sectores pastoreados con ganado bovino (Antezana, Atahuachi, Arrázola, Fernández, & Navarro, 2000), al igual que algunas especies de arbustos de Capparidaceae (Tálamo, Trucco, & Caziani, 2009).

En la reconstrucción del paisaje del pasado mediante los registros fósiles, el polen aporta información sobre la presencia de las plantas, pero se requiere conocer cómo está representada la vegetación en el depósito polínico actual, para luego calibrar el registro fósil. El análisis polínico de sedimentos superficiales es un método fiable para estudiar la representatividad de la vegetación dominante (composición y estructura) de una región geográfica y su relación con el clima. Sin embargo, su interpretación depende de factores como la productividad, el ambiente del depósito, abundancia de la planta parental, transporte, entre otros (Prentice, 1985). En este contexto, el análisis de la relación polen-vegetación-clima actual permite interpretar la historia de la vegetación y las condiciones climáticas en el pasado. A partir de esta información, se pueden inferir diferentes aspectos, como las condiciones de estrés ambiental a distintas escalas espacio-temporales. En el sector sur de Sudamérica, existen antecedentes sobre estudios que han utilizado el análisis del polen superficial para evaluar la representatividad de comunidades vegetales y detectar especies indicadoras (Behling & Negrelle, 2006; Ortuño, Ledru, Cheddadi, Kuentz, Favier, & Beck, 2011; Murrelle & Prieto, 2012; Collao-Alvarado et al., 2015). En Argentina, los estudios de depósito polínico superficial demostraron su importancia para ajustar las interpretaciones de registros fósiles en diferentes regiones como Patagonia (Markgraf, D'Antoni, & Ager 1981; Moore, Webb & Collinson, 1991; Mancini, 1993; Páez, 1994; Burry, D'Antoni, & Frangi, 2005, entre otros), La Pampa (Tonello & Prieto, 2009) y Noroeste (Lupo, 1998, Lupo, Braun, Guzmán, Villafañe, & Kulemeyer, 2008; Cruz, 2012; Torres, Lupo, Kulemeyer, & Pérez, 2016). La región chaqueña ha sido escasamente estudiada hasta el momento, por lo que poco se sabe sobre la representación de la vegetación en el

espectro polínico superficial y sus asociaciones indicadoras. La información disponible está restringida a un estudio de escala local al este de la provincia de Chaco (Pire, 1985). Por ello, se considera necesario ampliar los estudios regionales que permitan reconocer adecuadamente los ambientes y el impacto generado por disturbios naturales y actividades humanas.

Considerando que la fitocenosis de región está condicionada principalmente por el aporte de precipitaciones y que además está afectada por diversos disturbios, surgen los siguientes interrogantes: ¿Las asociaciones polínicas reflejan los cambios espaciales de la vegetación como influencia del gradiente pluviométrico? ¿Los disturbios ambientales se pueden discernir en el espectro polínico? En este contexto, el objetivo del trabajo fue analizar la composición y distribución de las asociaciones polínicas de sedimentos superficiales en el sector norte de la región chaqueña argentina, para reconocer los cambios espaciales de vegetación vinculados al gradiente ambiental y distinguir indicadores de disturbios naturales (inundaciones, sequías) y/o antrópicos (incendios, malezas de cultivos y pastoreo). Con esta información se espera aportar a la interpretación de la dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la región.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** El estudio se llevó a cabo en el norte de la región chaqueña argentina (23° - 27° S & 59°-63° W). Sobre el área se extendió un eje de 600 km con dirección SE-NO, que incluye el noreste de la provincia del Chaco, el sector central y oeste de la provincia de Formosa y el noreste de la provincia de Salta (Fig. 1). Además, abarca parte de dos áreas protegidas, el Parque Nacional Chaco (27°50'35" S - 59°39'57" W) y la Reserva Natural Formosa (24°14'58" S - 61°47'55" W).

La región chaqueña se caracteriza como una gran llanura suavemente ondulada que se extiende entre 40 y 600 m.s.n.m., cuya topografía determina distintas fajas fisiográficas. Al Noreste y Sureste se observa un moderado declive del relieve, donde se encuentran “los

bajos”, un sector de terreno deprimido sobre el cual se forman esteros y cañadas. Aquí, el suelo es arcillo-humífero alcalino y salobre, inadecuado para la agricultura (Lewis, Barberis, Pire, & Carnevale, 2005; Kunst, Monti, Pérez, & Godoy, 2006). Hacia el centro se conforman las medias lomadas y en el sector Noroeste se ubica la parte más alta, donde se localizan las lomadas o albardones cuyos suelos son humíferos areno-arcillosos, salitrosos, con drenaje insuficiente (Ginzburg & Adámoli, 2005; Torrella & Adámoli, 2005).

El clima del área de estudio se caracteriza como subtropical cálido con estación seca (Burkart, Barbaro, Sánchez & Gómez, 1999). Existe un gradiente decreciente de precipitación media anual, desde el sector oriental húmedo (1 200 mm/año) al sector occidental seco (500-700 mm/año). El régimen pluviométrico es monzónico y el 80 % de las precipitaciones se produce en la época estival (diciembre-marzo) (Gorleri, 2005; Ginzburg & Adámoli, 2005; Torrella & Adámoli, 2005; Maldonado, Hohne, & Maldonado, 2006). El origen de las precipitaciones se asocia al sistema ciclónico que se desarrolla en la región (Baja del Chaco) durante el verano austral, el cual canaliza vientos provenientes del anticiclón subtropical del Atlántico Sur que transporta aire húmedo desde la cuenca del Amazonas. Este contraste de presión promueve una circulación de la corriente en chorro en las capas bajas de la atmósfera conocida como Chaco Jet, que modula el ingreso de humedad al continente (Nicolini, Saulo, Torres, & Salio, 2002; Salio, Nicolini & Saulo, 2002). Durante la estación cálida se registra una alta actividad convectiva de mesoescala, que origina las precipitaciones en la región.

La temperatura es del tipo mesotérmica. Los veranos son cálidos con temperaturas medias que varían entre 21.9 y 22.2 °C al este y entre 18 y 23 °C al oeste. Las temperaturas máximas absolutas superan los 43 °C. Los inviernos son templados y secos, alcanzándose temperaturas mínimas absolutas de hasta -10 °C (Moglia & Giménez, 1998; Torrella & Adámoli, 2005).

Desde el punto de vista fitogeográfico, en la región chaqueña argentina se distinguen cuatro distritos (Cabrera, 1971), de los cuales el área de estudio abraza dos: Chaco Oriental o Húmedo y Chaco Occidental o Seco (Arana, Martínez, Oggero, Natale, & Morrone, 2017). Hacia el este se encuentran las comunidades clímax de “quebracho colorado” (*Schinopsis balansae* Engl.) y “quebracho blanco” (*Aspidosperma quebracho-blanco*), comunidades edáficas integradas por bosques de “algarrobo negro” (*Prosopis nigra* (Griseb.)) y “churqui” (*Acacia caven*), palmares de “caranday” (*Copernicia alba*) acompañados por “algarrobo blanco” (*Prosopis alba* Griseb), “aspatillares” de *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze, “pirisales” dominados por *Cyperus giganteus* Vahl., que cubren esteros inundados. Hacia el oeste dominan especies xerófilas que forman bosques de “quebracho colorado santiagueño” (*Shinopsis lorentzii* (Griseb.)), “quebracho blanco” y “palo santo” (*Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb.). En los arenales de ríos se encuentran los bosques de “pájaro bobo” (*Tessaria integrifolia* Ruiz & Pav) y “sauce” (*Salix humboldtiana* Willd). Las barrancas están ocupadas por los bosques de “tusca” (*Acacia aroma* Gillies ex Hook. & Arn.) y sabanas de “simbol” (*Cenchrus pilcomayensis* (Mez) Morrone). En las abras se extienden los palmares de “caranday” y en los salitrales las estepas de “jume” (*Heterostachys ritteriana* (Moq.) Ung.-Sternb.) y *Allenrolfea patagonica* (Moq.) Kuntze.

**Relevamiento florístico y muestreo de polen superficial:** Se distribuyeron 35 estaciones de muestreo a lo largo del área de estudio (Fig. 1, Cuadro 1), las cuales fueron emplazadas en diferentes contextos ambientales, como áreas disturbadas y conservadas. En cada estación se efectuaron colecciones botánicas mediante técnicas estándar de herborización (Gilberti, 1998). Para la identificación sistemática, se utilizaron guías especializadas en campo y bibliografía taxonómica en gabinete (Cabrera, 1971, 1994; Hauman, 1984; Demaio, Karlin, & Medina 2002; Salgado,

2006). Se adoptó la nomenclatura del catálogo de la flora vascular del Cono Sur (Zuloaga, Morrone, & Belgrano, 2008). Con los ejemplares en flor, se elaboró una colección polínica de referencia para el área de estudio. Los preparados fueron depositados en la Palinoteca del Laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Jujuy (PAL-JUA).

En cada estación se tomaron muestras de suelo superficial con la técnica de sub-muestras múltiples (Adam & Mehringer, 1975). Su procesamiento físico-químico se llevó a cabo con las técnicas estándares para sedimentos cuaternarios (Faegri & Iversen, 1989), consistente en medición de 1 cm<sup>3</sup> de sedimento, eliminación de carbonatos con HCl al 10 %, eliminación de materia orgánica con KOH al 10 %, eliminación de sílice con HF, acetólisis, lavados con ácido acético y agua destilada, montaje en agua con glicerina y sellado con parafina. El conteo se realizó con microscopio óptico Leica DM 500 con aumento de 400X. Se contaron un mínimo de 300 granos de polen por preparado y se tomaron microfotografías con cámara digital Leica ICC50, incorporada al microscopio. La identificación de los tipos polínicos se efectuó mediante comparación con la colección de referencia y atlas polínicos (Markgraf & D'Antoni, 1978; Wingenroth & Heusser, 1984; Pire, Anzótegui & Cuadrado, 1998; Pire et al., 2002; Salgado, 2006). Los tipos polínicos se mencionan de acuerdo a los criterios de Joosten y De Klerk, (2002) y De Klerk y Joosten, (2007).

**Análisis de datos:** A partir del conteo de los tipos polínicos identificados, se elaboró una matriz de datos con valores de abundancia absoluta y luego se los clasificó por biotipo de acuerdo a los criterios de Giménez y Hernández (2008): Palmeras, Árboles, Hierbas y Arbustos. Además, se consideraron las características ecológicas de las plantas parentales, establecidas por antecedentes bibliográficos (Mereles, 2000; Del Castillo, et al., 1998 Antezana, et al., 2000; Torrella & Adámoli, 2005; Tálamo, et al., 2009; Kunst, 2011), para asignar los

conjuntos de indicadores de disturbios: inundación, incendios, maleza de cultivos y pastoreo.

Los datos del conteo polínico se presentan en un diagrama de porcentajes. Para interpretar el diagrama, se utilizó el criterio de clasificación por biotipos. También se elaboró un diagrama de curvas de disturbios, utilizando el conjunto de tipos polínicos que indica el respectivo disturbio (Cuadro 2) y se calculó el valor porcentual mediano como dato representativo de cada muestra. Los diagramas se confeccionaron con el programa Tilia 2.0.4 (Grimm, 2004).

Para establecer la zonación del área muestreada, se aplicó un análisis agrupamiento mediante el método divisivo jerárquico de máxima verosimilitud, empleando el Coeficiente de Disimilitud de Edwards & Cavalli-Sforza con datos estandarizados. Los cálculos se realizaron con el paquete estadístico CONISS (Grimm, 1987) y se presentan en un dendrograma. Se excluyeron del análisis los tipos polínicos con porcentajes menores a 3 %, ya que por debajo de este umbral se consideran datos estadísticamente irrelevantes.

Luego se aplicó el índice de valor de importancia (IVI) utilizado en ecología vegetal (Mostacedo & Fredericksen, 2000), adaptado para palinología, a los efectos de determinar el orden de los tipos polínicos más importantes. Se calcularon los parámetros de abundancia relativa (AR) y frecuencia de ocurrencia (FO) y se empleó la siguiente ecuación:  $IVI = AR + FO$ . El IVI se expresa en porcentaje calculado para el 100 % y se presenta en un gráfico de barras.

Para evaluar si las asociaciones polínicas reflejan la distribución espacial de la vegetación en función del gradiente de precipitación de la región, se aplicó el método de Escalamiento Multidimensional No Métrico (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS), utilizando la medida de distancia de Bray-Curtis para ordenar los datos. Se incluyeron los tipos polínicos con IVI mayor a 2 % y se aplicó la doble estandarización de Wisconsin, para minimizar el efecto de los taxones raros y muy abundantes y así reducir el efecto del

tamaño de la muestra. El NMDS se considera una técnica de ordenación apropiada para datos no paramétricos y ha sido ampliamente utilizado para analizar asociaciones de polen fósil y actual. Además, se representaron las superficies de ajustes a variables ambientales sobre las dos primeras dimensiones, utilizando como variable explicativa la precipitación media anual (Cuadro 1). Para ello, se realizó la interpolación de valores ajustados sobre el diagrama de ordenación del NMDS. Los cálculos y el diagrama se elaboraron con el software R (R Development Core Team, 2011) y el paquete estadístico *vegan* (Oksanen et al., 2015).

**Figuras y cuadros:** las figuras y cuadros se encuentran en el Apéndice Digital 1.

## RESULTADOS

De las 35 muestras analizadas, dos resultaron estériles (Ss28 y Ss31). El espectro polínico superficial presentó una riqueza integrada por 74 tipos polínicos distribuidos en 11 familias, 24 géneros, 36 especies y 3 indeterminados. Del total de tipos polínicos identificados, 2 correspondieron a palmeras, 33 a árboles, 14 a arbustos y 22 a hierbas (Cuadro 2). Los conjuntos de indicadores estuvieron conformados por: Inundaciones (*Copernicia alba*, Cyperaceae y Juncaginaceae), Incendios (*Acacia aroma*, *Acacia caven*, *Acacia praecox*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bromelia*, *Prosopis ruscifolia*, *Schinus* y *Trithrinax*), Pastoreo (*Abutilon*, *Acacia aroma*, *Acacia caven*, *Acacia praecox*, *Cappariacordis*, *Cercidium praecox*, *Chamissoa*, *Gomphrena*, *Nicotiana glauca*, *Prosopis kuntzei*, *Prosopis ruscifolia* y *Solanum*, *Urticaceae*) y Malezas de cultivo (*Abutilon*, *Amaranthaceae/Chenopodiaceae*, *Ambrosia*, *Nicotiana glauca*, *Solidago chilensis* y *Urticaceae*).

**Zonación del área:** el análisis de agrupamiento distinguió 2 zonas: A y B (Fig. 2), las cuales abarcaron distintos sectores del gradiente ambiental. La zona A se divide en 5 subzonas. Las subzonas A1 y A2 corresponden

al sector oriental, las subzonas A3 y A4 al sector central y la subzona A5 y la zona B al sector occidental.

**Subzona A1:** reúne muestras con predominio de *Schinopsis balansae* (21.5 - 43.6 %), *Copernicia alba* (16.6 - 39.4 %) y *Celtis* que osciló entre 5 y 33 %. Poaceae varió entre 2.5 y 32.3 %. Entre los elementos que presentaron porcentajes bajos están: Cyperaceae (14 %), Juncaginaceae (10 %), *Schinus* (10 %), *Schinopsis lorentzii* (8.6 %) y *Alternanthera aquatica* (5 %).

**Subzona A2:** reúne muestras que contenían elevados porcentajes de *Schinus* (48.5 %), *Celtis* (42.2 %), Poaceae (40 %) y *Copernicia alba* (38 %). Se registraron disminuciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* (8 %), *Schinopsis balansae* (10 %), Cyperaceae (10 %), Juncaginaceae (10 %), *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* (8 %) y *Schinopsis lorentzii* (2.4 %).

**Subzona A3:** contiene muestras donde se observaron incrementos de *Schinopsis balansae* (51.3 %), *Schinus* (37 %) y *Celtis* (34.5 %). Se destaca la disminución de *Copernicia alba* (13 %), *Pisonia zapallo* (entre 10 y 15 %), *Caesalpinia paraguariensis* (9.5 %), *Schinopsis lorentzii* (8 %) y Poaceae hasta 7 %.

**Subzona A4:** agrupa muestras que presentaron grandes cantidades de polen de Poaceae (55.3 %). *Castela* presenta un máximo de 17.6 % (solo en la muestra Ss18) y *Celtis* disminuyó hasta 11.3 %. También se registraron reducciones del aporte de polen de *Schinopsis balansae* (21.2 %), *Schinus* (16.3 %) y *Copernicia alba* (10 %). *Alternanthera aquatica* mostró un máximo de 12.7 %.

**Subzona A5:** agrupa muestras que registraron el predominio de *Prosopis ruscifolia* (23 %), acompañado de *Celtis* (26.2 %), *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* (22.4 %), *Schinus* (23.5 %) y *Aspidosperma quebracho-blanco* (11.6 %). Además, se observaron reducciones del aporte de *Schinopsis balansae* hasta 9.4 %,

Poaceae, Juncaginaceae y *Copernicia alba* a 10 % y *Schinopsis lorentzii* a 1.7 %.

**Zona B:** reúne muestras que contienen los porcentajes máximos de polen de *Schinopsis balansae* (61 %), *Schinus* (34.5 %), *Schinopsis lorentzii* (18.5 %), *Astronium* (17.5 %, solo en la muestra Ss32) y *Sideroxylon obtusifolium* (13 %). *Celtis* disminuye hasta 19 % y Poaceae se mantuvo escasamente representada (10 %).

Se observó en todas las muestras aportes de un conjunto de polen alóctono proveniente de especies de las Yungas (*Alnus acuminata* y *Juglans australis*) que aparecen en porcentajes menores a 5 %.

El gráfico de curvas de disturbios (Fig. 3) mostró que en cada sector del gradiente ambiental predomina una contingencia ambiental. En el sector oriental se concentraron las mayores proporciones de indicadores de inundaciones (subzonas A1 y A2), mientras que en los sectores central y occidental se registraron las mayores proporciones de indicadores de actividades antrópicas. Se observó que el pastoreo tiene mayor incidencia en el sector central (subzona A3 y A4), en tanto que hacia el sector occidental hubo influencia de pastoreo, malezas de cultivos e incendios (subzona A5 y zona B).

Los resultados del IVI (Fig. 4) determinaron que los 16 tipos polínicos más importantes fueron: *Schinopsis balansae* (9 %), *Celtis* (8.4 %), Poaceae (7.5 %), *Schinus* (6.9 %), *Copernicia alba* (3.7 %), Amaranthaceae/Chenopodiaceae (3.6 %), *Schinopsis lorentzii* (3 %), Juncaginaceae (2.9 %), *Ambrosia* (2.8 %), *Prosopis ruscifolia* (2.8 %), Cyperaceae (2.7 %), *Castela* (2.5 %), *Sideroxylon obtusifolium* (2.5 %), *Pisonia zapallo* (2.5 %), *Alternanthera aquatica* (2.1 %). Los restantes tipos polínicos obtuvieron un IVI menor a 2 %. En la figura 5, se ilustran los tipos polínicos de mayor importancia.

**Análisis de ordenamiento:** El valor de bondad de ajuste (Stress= 0.23) del método NMDS indica que es aceptable para explicar

la distribución de las asociaciones polínicas como respuesta a la variable ambiental estudiada (precipitación media anual). La ordenación de las muestras y tipos polínicos indica que las dos primeras dimensiones discriminan 3 asociaciones (Fig. 6). El eje NMDS1 separa en el cuadrante negativo, la asociación integrada por los tipos polínicos *Ambrosia* (Amb), Juncaginaceae (Jun), *Castela* (Cas), *Copernicia alba* (Cop), Cyperaceae (Cyp), *Alternanthera aquatica* (Alt) y *Pisonia zapallo* (Pis) junto a las muestras Ss1, Ss2, Ss4, Ss5, Ss6, Ss7, Ss9, Ss15, Ss18, Ss21, Ss25, Ss29. Esta asociación se confina dentro del área de mayor precipitación (1 100-1 000 mm) y representa los palmares y sabanas. En el cuadrante positivo se ubica la asociación formada por *Sideroxylon obtusifolium* (Sid), *Astronium* (Atr), *Schinopsis balansae* (S.bal) y *Schinopsis lorentzii* (S.lor) e integra muestras Ss3, Ss13, Ss14, Ss16, Ss17, Ss20 Ss30, Ss33, Ss34. La asociación se concentra en los sectores de menor precipitación (800 -700 mm) y representa el bosque alto. El eje NMDS2 separa la asociación compuesta por *Schinus* (Sch), *Celtis* (Cel), *Prosopis ruscifolia* (P.rus), Poaceae (Poa) y Amaranthaceae/Chenopodiaceae (Am/Ch). Además, reúne las muestras Ss8, Ss10, Ss11, Ss12, Ss19, Ss22, Ss23, Ss24, Ss26, Ss27, las cuales están circunscriptas al área de precipitación entre 1 000 - 900 mm. Esta última asociación representa los matorrales y bosques bajos.

## DISCUSIÓN

El contenido cualitativo y los aportes de polen en cada zona del diagrama de superficie, evidenciaron un reemplazo gradual de biotipos y taxones. Hacia el sector oriental (Fig. 2, subzona A1 y A2) se observaron los mayores contenidos de polen de palmeras de *Copernicia alba*, acompañado por polen de árboles altos de *Schinopsis balansae* y de herbáceas tipo Poaceae. Estos resultados son similares a los de Pire (1985), quien también registró en la lluvia polínica al este de la provincia de Chaco la dominancia de *Schinopsis balansae*, aunque en menor proporción el polen de *Copernicia*

*alba*. Hacia el sector central del gradiente (Fig. 2, subzonas A3 y A4) se registró un cambio de biotipos, donde predominaron los tipos polínicos de árboles de porte bajo (*Schinus*, *Pisonia zapallo* y *Caesalpinia paraguayensis*), de arbustos (*Celtis* y *Castela*) y de hierbas (Amaranthaceae/ Chenopodiaceae, Poaceae). En el sector oeste (Fig. 2, subzona A5 y zona B), nuevamente cambia la composición de los tipos polínicos en la que prevalecieron granos de polen con mayores aportes de árboles altos (*Schinopsis balansae* y *Schinopsis lorentzii*). De acuerdo a la fisiografía regional, las comunidades higrófilas como los palmares y algarrobales se asientan sobre el bajo, es decir hacia este (Barberis, Moggi, Oakley, Alzugaray, Vesprini, & Prado, 2012; Contreras, Contreras, Lutz, & Zucol, 2015). A medida que nos desplazamos hacia el oeste, aparecen los bosques, los matorrales, los vinalares y los palmares de palma blanca que se asientan en las zonas de media lomada, mientras que las zonas más elevadas (albardones) están ocupadas por los bosques mixtos (Lewis, et al. 2005; Kunst, et al, 2006). Por lo tanto, el espectro polínico superficial, concuerda en líneas generales con la distribución de las formaciones vegetales de los distritos fitogeográficos de la región chaqueña (Cabrera, 1994). Sin embargo, teniendo en cuenta que la riqueza y AR de los tipos polínicos depende de factores como la productividad, el ambiente del depósito, abundancia de la planta parental, transporte, entre otros (Prentice, 1985), es importante destacar cómo algunos de estos factores pueden afectar el contenido del polen superficial. Tal es el caso del tipo polínico que caracteriza el bosque de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*). El mismo se encuentra representado en el espectro polínico en bajos porcentajes, lo que podría deberse a que se trata de una especie con estrategia de polinización entomófila (Xifreda, López, & Novara, 2007) y, por lo tanto, posee baja productividad. Una situación similar se observó con la representación de los tipos *Prosopis*, *Acacia*, *Caesalpinia paraguayensis*, *Ziziphus mistol* y *Schinopsis lorentzii*. Por ello, es probable que hayan presentado

un bajo IVI (Fig. 4). Por el contrario, el tipo polínico que define los bosques de quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) fue hallado en altas proporciones en el sector occidental. Si bien el patrón de distribución geográfica determina que es una especie endémica del distrito oriental o húmedo, donde forma bosques densos (Cabrera, 1994; Burkart, et al., 1999), los bosques de esta especie también se encuentran en las lomadas altas, donde la pendiente es más pronunciada y las condiciones edáficas (arcillosas, salinas y drenaje insuficiente) son aptas para su crecimiento (Barberis et al., 2012; Kunst, Ledesma, Bravo, Defossé, Godoy, & Navarrete, 2014). Esto indica que posee una distribución discontinua hacia el distrito occidental, extendiéndose inclusive hasta el SE de Bolivia (Barberis, et al., 2012; Navarro, Molina, & Pérez, 2006). Pero, teniendo en cuenta que su polinización es anemófila (Barberis, et al., 2012), es probable que los altos porcentajes que se encontraron en el sector oeste, respondan a aportes de diferentes escalas espaciales, aunque es necesario precisar los sistemas de circulación atmosférica responsables de su transporte para determinar las potenciales áreas fuentes. Por este motivo, este taxón se destacó como uno de los más importantes por su IVI (Fig. 4). Asimismo, la presencia de polen alóctono proveniente de las Yungas, puede vincularse al transporte de larga distancia a través de las capas bajas de la atmósfera, favorecido por la instalación de un sistema de vaguada que se desarrolla en el centro del país (Pérez, Latorre, Ulke & Alonso, 2012).

Las condiciones edáficas (pH, conductividad, temperatura, entre otros) también juegan un rol importante en la preservación de los granos polen y entre los principales procesos post-deposicionales se destacan la actividad microbiana y oxidación, que tienden a corroer, degradar o romper la exina (Campbell, 1991; Jardine, Fraser, Lomax, & Gosling, 2015). El suelo del distrito chaqueño occidental presenta sectores con elevadas concentraciones de sales (Lewis, 1991; Alzugaray, Barberis, Carnevale, Di Leo, Lewis, & López, 2005), lo cual constituye condiciones desfavorables



para la preservación de la exina. Por ello, posiblemente las muestras estériles que se obtuvieron (Ss 28 y Ss31) sean producto de las condiciones adversas del ambiente de depósito. Todas las causas mencionadas anteriormente, son evidencias de variaciones causadas por factores intrínsecos y extrínsecos que permiten adscribir la ausencia, mayor o menor representación de ciertos taxones en el espectro polínico superficial y que deben considerarse al momento de interpretarlo.

Por otra parte, el estudio del espectro polínico superficial permitió detectar tipos polínicos pertenecientes a plantas indicadoras de disturbios ambientales (Cuadro 2, Fig. 3). Por ejemplo, las mayores frecuencias de *Copernicia alba*, Cyperaceae y Juncaginaceae se hallaron en el sector oriental. Los estudios ecológicos de los palmares y comunidades palustres señalan que se desarrollan en zonas de suelos interfluviales, arcillosos y con baja pendiente. Estas condiciones favorecen el estancamiento de las aguas proveniente de las precipitaciones estivales y el consecuente desborde de los ríos (Mereles, 2000; Mereles, De Egea Elsam, Céspedes, Peña-Chocarro, & Degen De Arrúa, 2015). Entonces, es factible estimar que los tipos polínicos mencionados indican terrenos inundables. *Alternanthera aquatica* es una planta hidrófila adaptada a sistemas lénticos (Bogner, 1996), cuya FO del tipo polínico estuvo concentrada al este del área de estudio. Sin embargo, el hecho que se haya observado aumentos en las proporciones del este tipo polínico en zonas del sector oeste, estaría en relación a un contexto local de lagunas. Hacia el sector central aparece polen de *Trithrinax* y *Schinus*. El follaje de las plantas parentales de los dos primeros taxones, tiende a acelerar la propagación del fuego en el bosque y los renovales reemplazan parcial o totalmente las comunidades leñosas (Torrella & Adámoli, 2005; Kunst, 2011). También se observó que en los bosques secos del sector semiárido, *Aspidosperma quebracho-blanco* actúa como oportunista teniendo la capacidad de rebrotar e instalarse luego de un incendio sin ser perjudicado cuando éstos son periódicos (Del Castillo

et al., 1998; Barchuk & Díaz, 2000; Alzugaray et al., 2005). Por lo tanto, la presencia de estos tipos polínicos evidenciarían los disturbios causados por incendios.

Por otra parte, los conjuntos polínicos integrados por: *Prosopis ruscifolia*, *Prosopis kuntzei*, *Cappari cordis*, Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, *Ambrosia*, *Nicotiana glauca* y Urticaceae, adquieren mayor FO y AR en el sector occidental. Durante los últimos 20 años, el paisaje chaqueño occidental ha estado amenazado por el constante aumento de las actividades agrícola-ganaderas (Gasparri & Grau, 2009). Los estudios de conservación del ecosistema chaqueño han demostrado que existen áreas degradadas por pastoreo, las cuales están invadidas por vinalares de *Prosopis ruscifolia* (Morello, Crudeli, & Saraceno, 1971). Sin embargo, Giménez, Hernández, Figueroa & Barrionuevo (2011) mencionan que dicha especie también puede formar montes compactos y densos en zonas de suelos salinos, mientras que Antezana et al. (2000) sostiene que suele encontrarse junto a los palmares resistiendo en suelos anegados. Otros estudios indican que la sobreabundancia de *Prosopis kuntzei* y el aumento del área basal de Cappariaceae, constituyen parte de etapas seriales de la sucesión secundaria de un bosque en recuperación que ha sido alterado por el impacto del pastoreo (Antezana et al., 2000; Tálamo et al., 2009). Otras especies como *Cercidium praecox* también actúan como pioneras, instalándose en ambientes altamente degradados, en bordes de asentamientos humanos y sectores silvopastoriles (Alesso, Publio, & Tapias, 2003). Por otra parte, investigaciones recientes sobre el control de malezas en cultivos de soja, señalan una problemática para el manejo integrado de poblaciones de *Chenopodium album*, *Amaranthus quitensis*, *Gomphrena perennis*, *Parietaria debilis*, entre otras, debido a que son tolerantes y/o resistentes a los herbicidas (Papa & Tuesca, 2013). Además, se ha comprobado que las malezas tienen la capacidad de dispersarse a partir de un campo de cultivo, tal como *Ambrosia*, que se comporta como planta ruderal e invade orillas de caminos (Cabrera, 1978).

Considerando este marco ecológico, la ocurrencia del polen de *Prosopis ruscifolia*, *Prosopis kuntzei*, *Caparicordis* y *Cercidium praecox* en el sector oeste, confirmarían la intervención humana sobre ambiente por actividades pecuarias o bien condiciones de estrés hídrico en el caso de *Prosopis kuntzei*. La asociación de Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, Urticaceae y *Ambrosia* comprueba la presencia malezas de los campos cultivos.

En cuanto a Poaceae, las limitaciones en el grado de resolución sistemática hacen que sea un taxón al cual resulta complejo asignarle un rol indicador específico, puesto que se asocian a diferentes contextos ambientales; puede formar parte de las sabanas y pastizales naturales, como también vincularse a incendios provocados por el hombre, a campos de forrajeo e incluso comportarse como malezas (Torrella & Adámoli, 2005; Cardozo, Tálamo, & Mohr, 2011).

La ordenación por el método NMDS permitió distinguir 3 asociaciones polínicas que representan variaciones en la distribución espacial de la vegetación en función del gradiente precipitación (Fig. 6). La asociación de palmares y sabanas que se observa en el diagrama de NMDS corresponde a la subzona A1 y A2 de análisis de agrupamiento, mientras que la asociación polínica que representa los matorrales y el bosque bajo se compone de tipos polínicos que predominan en las subzonas A3 y A4. Los bosques altos se encuentran reflejados en la subzona A5 y zona B. De acuerdo a las características ambientales del Chaco, el sector oriental está sometido a pulsos de inundaciones anuales que favorece la ocurrencia de taxones palustres y acuáticos como: *Copernicia alba*, Cyperaceae, Juncaginaceae y *Alternanthera aquatica* (Montenegro, 1995; Gorleri, 2005; Maldonado, et al., 2006; Biani, Vesprini, & Prado, 2006). En este mismo sector, los bosques se caracterizan por ser semixerófilos, caducifolios, de gran porte y hojas grandes. En cambio, para el sector occidental, las especies están adaptadas a la menor disponibilidad de agua, suelos salinos y altas temperaturas, particularmente en los sitios más elevados (Lewis,

1991; Cabrera, 1994; Burkart et al., 1999). Por ello, los bosques se componen de especies decíduas que poseen hojas pequeñas y/o espinas. En este sentido, la distribución de las asociaciones polínicas explica coherentemente los cambios espaciales de la fitocenosis regional, respecto del gradiente de disminución de precipitación y los disturbios afines en cada zona diferenciada en este estudio. En la figura 7 se puede observar una representación esquemática de la integración de los resultados.

El estudio de las asociaciones polínicas de sedimentos superficiales permitió reconocer las principales comunidades vegetales y contextos ambientales del área de estudio a escala regional (macro-escala). En general, hacia el este, se registraron altas frecuencias de tipos polínicos adaptados a inundaciones (*Copernicia alba*, Cyperaceae, Juncaginaceae), mientras que hacia el centro se evidenció el cambio por especies xerofíticas, especialmente de árboles bajos, arbustos y herbáceas. El sector oeste presentó predominio exclusivo de tipos polínicos arbóreos (*Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Astronium*, *Aspidosperma quebracho-blanco*). Se destaca que en el espectro polínico superficial se lograron identificar conjuntos polínicos indicadores de disturbios ambientales que permitieron discernir las contingencias que afectan la región. Están aquellos indicadores de disturbios de naturaleza climática, particularmente de inundaciones, cuyos tipos polínicos incluyen a taxones higrófilos (*Copernicia alba*, Cyperaceae y Juncaginaceae). Por otra parte, están los indicadores de disturbio de origen antropogénico, fundamentalmente los que pertenecen a plantas que se comportan como malezas de cultivos (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, Urticaceae y *Ambrosia*), aquellos que invaden sitios pastoreados (*Prosopis ruscifolia*, *Prosopis kuntzei*, *Capparicordis* y *Cercidium praecox*) y los que colonizan y/o resisten ambientes incendiados (*Trithrinax*, *Schinus* y *Aspidosperma quebracho-blanco*).

El ordenamiento por NMDS reveló que las distribuciones de las asociaciones polínicas reflejan los cambios espaciales en la composición de la vegetación como producto de la

disminución de las precipitaciones desde el sector húmedo del SE y el sector semiárido del NO. Se distinguieron 4 unidades vegetales: palmares y sabanas, bosques bajos, matorrales y bosques altos, las cuales se encuentran en umbrales de precipitación específicos: 1100-1000, 1000-850 y 850-700 mm, respectivamente.

Los resultados amplían el conocimiento sobre la distribución y composición de las asociaciones polínicas de la región chaqueña argentina, ofreciendo una buena perspectiva para interpretar la dinámica del paisaje durante el Holoceno en la región.

**Declaración de ética:** los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de cualquier tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. El documento firmado se encuentra en los archivos de la revista.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Proyecto PICTO-UNJu N° 147/2008 por el financiamiento otorgado a Julio José Kulemeyer. A Pamela Fierro, Gabriel Cortes y Flavio Speranza por el apoyo en los trabajos de campo. A Natalia Batallanos por el asesoramiento y colaboración en las técnicas de laboratorio. A la administración de Parques Nacionales por permitir el acceso a las áreas naturales protegidas para la toma de muestras.

#### RESUMEN

La vegetación chaqueña esta condicionada por diversas presiones ambientales que afectan la fisonomía del paisaje. Con el objetivo de reconocer cambios espaciales de la vegetación y distinguir indicadores de disturbios naturales (inundaciones, sequías) y/o antrópicos (incendios, malezas de cultivos y pastoreo), se analizó la composición y distribución de las asociaciones polínicas de sedimentos superficiales sobre un gradiente ambiental al norte de la región chaqueña argentina (23°-27° S & 59°-63° W). Se tomaron 35 muestras en un gradiente de 600 km en dirección SE-NO. El análisis se realizó con métodos multivariados y el índice de valor de importancia (IVI). La zonación mostró un reemplazo gradual de biotipos y

taxones. En la zona oriental dominó el polen de palmeras (*Copernicia alba*), hierbas (Poaceae) y árboles altos (*Schinopsis balansae*). Hacia la zona central predominó el polen de árboles bajos (*Schinus*, *Prosopis ruscifolia*, *Pisonia zapallo*), arbustos (*Celtis*, *Castela*) y hierbas (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Poaceae). La zona occidental presentó altos contenidos de polen de árboles altos (*Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Astronium*). Se detectaron conjuntos polínicos que permitieron discernir contingencias ambientales, como las inundaciones (*Copernicia alba*, Juncaginaceae, Cyperaceae) y actividades antrópicas, tales como incendios (*Trithrinax*, *Shinus*, *Aspidosperma quebracho-blanco*), malezas de cultivos (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, *Gomphrena*, Urticaceae, *Ambrosia*) y pastoreo (*Prosopis ruscifolia*, *Prosopis kuntzei*, *Capparricordis*, *Cercidium praecox*). Los tipos polínicos más importantes fueron: *Schinopsis balansae* (9%), *Celtis* (8.4%), Poaceae (7.5%), *Schinus* (6.9%), *Copernicia alba* (3.7%), entre otros. Se diferenciaron tres asociaciones polínicas que representaron las comunidades de: 1) palmares y sabanas, 2) bosques bajos y matorrales y 3) bosques altos, que se distribuyeron en umbrales de precipitación de 1100 - 1000, 1000 - 850 y 850 - 700 mm respectivamente. Los resultados amplían el conocimiento sobre las asociaciones polínicas de la región chaqueña argentina, ofreciendo una buena perspectiva para interpretar la dinámica del paisaje durante el Holoceno en la región.

**Palabras clave:** polen de superficie; chaco argentino; indicadores; disturbios ambientales; gradiente de precipitación.

#### REFERENCIAS

- Adam, D. P., & Mehringer, P. J. (1975). Modern pollen surface samples-an analysis of subsamples. *Journal of Research of the US Geological Survey*, 3(6), 733-736.
- Alesso, S. P., Publio, A., & Tapias, R. (2003). Aprovechamiento de la goma de brea (*Cercidium praecox*) en bosques secundarios del Parque Chaqueño Seco. Influencia del tamaño de las heridas sobre la producción. *Quebracho*, 10, 60-70.
- Alzugaray, C., Barberis, I., Carnevale, N., Di Leo, N., Lewis, J. P., & López, D. (2005) Estado actual de las comunidades vegetales de la cuña boscosa de Santa Fe. En A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, & J. Corcuera (Eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005* (pp. 113-115). Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. & Corcuera, J. (2005). *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Antezana, C., Atahuachi, M., Arrázola, S., Fernández, E., & Navarro, G. (2000). Ecología y biogeografía del género *Prosopis* (Mimosaceae) en Bolivia. *Revista*

- Arana, M. D., Martínez, G. A., Oggero, J. A., Natale, E. S., & Morrone, J. J. (2017). Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentine. *Zootaxa*, 4341(3), 420-422.
- Barberis, I. M., Mogni, V., Oakley, L., Alzugaray, C., Vesprini, J. L., & Prado, D. E. (2012). Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana*, 37(2), 59-86.
- Barchuk, A. H., & Díaz, M. P. (2000). Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco Árido. *Quebracho - Revista de Ciencias Forestales*, 8, 17-29.
- Behling, H., & Negrelle, R. R. (2006). Vegetation and pollen rain relationship from the tropical Atlantic rain forest in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(4), 631-642.
- Biani, N. B., Vesprini, J. L., & Prado, D. E. (2006). Conocimiento sobre el Gran Chaco Argentino en el siglo XX. En M. F. Arturi, J. L. Frangi, & J. F. Goya (Eds), *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina* (pp.1-19). Argentina: Editorial de la Universidad Nacional de la Plata.
- Bogner, J. (1996). *Alternanthera aquatica* (Parodi) Chodat (Amaranthaceae). *Aqua Planta*, 21(3), 127-129.
- Burkart, R., Barbaro, N. O., Sánchez, O. R., & Gómez, A. D. (1999). Eco-regiones de la Argentina. Programa de desarrollo de sustentabilidad ambiental. Buenos Aires. Argentina: Administración de Parques Nacionales y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable.
- Burry, L. S., D'Antoni, L. H., & Frangi, J. L. (2005). Polen y vegetación en la Patagonia extraandina Argentina a 45°S. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 62(2), 143-162.
- Cabrera, A. (1978). Flora de la Provincia de Jujuy. República Argentina. Parte X. Compositae, 13(10)324-326.
- Cabrera, A. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*, 1-2(14), 42.
- Cabrera, A. L. (1994). Regiones fitogeográficas Argentinas. En W. F. Kugler (Ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería tomo II* (pp. 1-85). Bs. As, Argentina: ACME.
- Campbell, I. D. (1991). Experimental mechanical degradation of pollen grains. *Palynology*, 15(1), 29-33.
- Caputo, M. G., Hardoy, J. E., Herzer, H. M., & Vargas, R. (2014). La inundación en el Gran Resistencia (Provincia del Chaco, Argentina) 1982-1983. *Mundo Urbano, Universidad Nacional de Quilmes* 44. Recuperado de <http://www.mundourbano.unq.edu.ar/index.php/publicaciones-por-ano>
- Cardozo, S., Tálamo, A., & Mohr, F. (2011). Composición, diversidad y estructura del ensamble de plantas leñosas en dos paleocausas con diferente intervención antrópica del Chaco semiárido, Argentina. *Bosque*, 32(3), 279-286.
- Carretero, E. M. (1995). Los incendios forestales en la Argentina. *Multequina*, 4, 105-114.
- Collao-Alvarado, K., Maldonado, A., González, L., Sandoval, A., De Porras, M. E., Zamora, A., & Arancio, G. (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(1), 125-136.
- Contreras, S. A., Contreras, F. I., Lutz, A. I., & Zucol, A. F. (2015). Contribución al conocimiento florístico del Chaco Oriental, sudeste de la provincia de Formosa, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 50(4), 531-574.
- Cruz, A. (2012). *Los cambios del paisaje a través de la vegetación en el Valle del Bolsón (Belén, Provincia de Catamarca). Estudio paleopalínológico*. Universidad Nacional de Jujuy, Argentina.
- De Klerk, P., & Joosten, H. (2007). The difference between pollen types and plant taxa: a plea for clarity and scientific freedom. *Quaternary Science Journal*, 56(3), 162-171.
- Del Castillo, E., Saravia Toledo, C., Gil, N., & Zapater, M. A. (1998, Noviembre). *Ecología y manejo del quebracho blanco (Aspidosperma quebracho-blanco)*. Presentado en Primer Congreso Latinoamericano IUFRO, Santiago de Chile.
- Demaio, P. H. M., Karlin, M., & Medina, M. (2002). Árboles nativos del centro de Argentina. Bs As, Argentina: LOLA.
- Faegri, K., & Iversen, J. (1989). *Textbook of pollen analysis*. Chichester: John Wilby & Sons.
- Fierro, P. T., Pereira, E. de los A., Kulemeyer, J. J., & Lupo, L. C. (2016, Septiembre). *Historia paleoambiental del Holoceno tardío en laguna Manantiales, Chaco Argentino*. Presentado en VI Reunión Binacional de Ecología - XXVII Reunión Argentina de Ecología - XXIII Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Puerto Iguazú, Provincial de Misiones, Argentina.
- Gasparri, N. I., & Grau, H. R. (2009). Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972-2007). *Forest Ecology and Management*, 258(6), 913-921.

- Gilberti, G. C. (1998). Herborización y herbarios como referencia en estudios técnico-científicos: herbarios en la Argentina. *Dominguezia*, 14(1), 19-39.
- Giménez, A. M., Hernández, P., Figueroa, M. E., & Barriónuevo, I. (2011). Diversidad del estrato arbóreo en los bosques del Chaco Semiárido. *Quebracho - Revista de Ciencias Forestales*, 19(1), 24-37.
- Giménez, A. M., & Hernández, P. (2008). *Biodiversidad de ambientes naturales del chaco argentino. Vegetación del Chaco Semiárido de Santiago del Estero*. Lucrecia, Argentina: FCF-UNSE.
- Ginzburg, R., & Adámoli, J. (2005). Ecorregión del Chaco Húmedo: Situación ambiental en el Chaco húmedo. En A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, & J. Corcuera (Eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005* (pp. 103-129). Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Gorleri, M. C. (2005). Caracterización climática del chaco húmedo. *Temas de Naturaleza y Conservación*, 2005(4), 13-25.
- Grimm, E. C. 1987. CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers Geosciences*, 13(1), 13-35.
- Grimm, E. (2004). TGView 2.0.2. Illinois State Museum. Springfield.
- Grau, H. R., Gasparri, N. I., & Aide, M. (2005). Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forest of north-west Argentina. *Environmental Conservation*, 32(2), 140-148.
- Hauman, L. (1984). Los géneros de fanerógamas de la Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*, 23(1-4), 1-284.
- Izquierdo, A. E., & Grau, H. R. (2008). Agriculture adjustment, land use transitions, and protected areas in northwestern Argentina. *Journal of Environmental Management*, 90(2), 858-865.
- Jardine, P. E., Fraser, W. T., Lomax, B. H., & Gosling, W. D. (2015). The impact of oxidation on spore and pollen chemistry. *Journal of Micropalaeontology*, 34(2), 139-149.
- Joosten, H., & De Klerk, P. (2002). What's in a name? Some thoughts on pollen classification, identification, and nomenclature in Quaternary palynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122, 29-45.
- Karlin, M. S. (2012). Cambios temporales del clima en la subregión del Chaco Árido. *Multequina*, 21(1), 3-16.
- Kunst, C., Bravo, S., Moscovich, F., Herrera, J., Godoy, J., & Vélez, S. (2003). Fecha de aplicación de fuego y diversidad de herbáceas en una Sabana de *Elionorus muticus* (Spreng) O. Kuntze. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76(1), 105-115.
- Kunst, C., Monti, E., Pérez, H., & Godoy, J. (2006). Assessment of the rangelands of southwestern Santiago del Estero, Argentina, for grazing management and research. *Journal of Environmental Management*, 80, 248-265.
- Kunst, C. (2011). Ecología y uso del fuego en la región chaqueña: una revisión. *Boletín del CIDEU* 10, 81-105.
- Kunst, C., Ledesma, R., Bravo, S., Defossé, G., Godoy, J., & Navarrete, V. (2014). Dinámica de la humedad de los combustibles y su relación con la ecología y manejo de fuego, region chaqueña occidental (Argentina) II: follaje y residuos de árboles y arbustos. *RIA. Revista Investigaciones Agropecuarias*, 40(2), 165-181.
- Lewis, J. P. (1991). Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 2(1), 125-130.
- Lewis, J. P., Barberis, I. M., Pire, E. F., & Carnevale, J. N. (2005). Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco Húmedo Santafesino: el Quebrachal de la Cuña Boscosa. En M. F. Arturi, J. L. Frangi, & J. F. Goya (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina* (pp.1-18). Santa Fe, Argentina: Universidad Nacional de Rosario.
- 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). Universität Bamberg, Alemania.
- Lupo, L. C., Braun, W., Guzmán, R., Villafañe, G., & Kulemeyer, J. J. (2008). Correlación entre vegetación, deterioro ambiental y registro paleoambiental en sectores de alta montaña. Provincia de Jujuy, Noroeste Argentino. *Revista Científica de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 3(10), 44-45.
- Maldonado, P., Hohne, E., & Maldonado, P. (2006). *Atlas del Gran Chaco Americano*. Bs. As., Argentina: Agencia Alemana de Cooperación Técnica.
- Mancini, M. V. (1993). Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Paleobotany and Palynology*, 77(1), 129-142.
- Markgraf, V., & D'Antoni, H. L. (1978). *Pollen Flora of Argentina*. Tucson, Arizona: University of Arizona Press.
- Markgraf, V., D'Antoni, H. L., & Ager, T. A. (1981). Modern pollen dispersal in Argentina. *Palynology*, 5(1), 43-63.

- Mereles, F. (2000). Estudios cuantitativos en las sabanas de "Karandá'y", *Copernicia alba* Morong, en el Chaco Boreal y la Sub-cuenca del lago Ypacaraí, Paraguay. *Rojasiana*, 5(2), 279-290.
- Mereles, F. M., De Egea Elsam, Céspedes, M., Peña-Chocarro, M. C., & Degen De Arrúa, R. (2015). Plantas Acuáticas y Palustres del Paraguay. *Rojasiana*, 2(1), 1-236.
- Mónaco, C. G. (2016). El avance de la frontera agrícola y su impacto: 9 de julio, chaco. 1990-2010. *Revista del Departamento de Ciencias Sociales*, 3(1), 117-138.
- Moglia, G., & Gimenez, A. M. (1998). Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueñas argentina. *Forest Systems*, 7(1), 53-71.
- Montenegro, R. A. (1995). *Introducción a la ecología y gestión ambiental*. Resistencia - Corrientes, Argentina: Universidad Nacional del Nordeste. Facultad de Arquitectura y Urbanismo y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura.
- Moral, A. E. (2009). *Precipitaciones en la provincia del Chaco, su relación con el fenómeno el Niño Oscilación Sur (ENOS) entre los años 1982 y 1998* (Tesis Doctoral). Universidad de Humanidades, UNaF, Formosa.
- Morello, J., & Adámoli, J. (1968). *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino*. Parte I. Serie fitogeográfica N°10. Bs. As., Argentina: INTA.
- Morello, J. (1970). Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco argentino. *IDIA*, 276, 31-52.
- Morello, J. H., Crudeli, N. E., & Saraceno, M. (1971). *Los vinalares de Formosa, República Argentina: la colonizadora leñosa Prosopis ruscifolia Gris. (N°581.9823)*. Bs. As, Argentina: INTA.
- Morello, J., & Adámoli, J. (1974). *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino*. Parte II. Serie fitogeográfica N°13. Bs. As., Argentina: INTA.
- Moore, P. D., Webb, J. A., & Collinson, M. E. (1991). *Pollen analysis*. Oxford: Blachwell Scientific Publications.
- Mourelle, D., & Prieto, A. R. (2012). Modern pollen assemblages of surface samples and their relationships to vegetation in the campus region of Uruguay. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 181, 22-33.
- Mostacedo, B., & Fredericksen, T. (2000). *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Santa Cruz, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS). Santa Cruz de la Sierra: BOLFOS.
- Naumann, M. (2006). *Atlas del Gran Chaco Sudamericano*. Bs. As, Argentina: Sociedad Alemana de Cooperación Técnica.
- Navarro, G., Molina, J., & Pérez de Molas, L. (2006). Classification of the forests of the northern Paraguayan Chaco. *Phytocoenologia* 36(4), 473-508.
- Nicolini, M., Saulo, A. C., Torres, J. C., & Salio, P. (2002). Enhanced precipitation over southeastern South American related to strong low-level jet events during austral warm season. *Meteorologica Special Issue for the South American Monsoon System*, 27(1), 59-69.
- Ortuño, T., Ledru, M. P., Cheddadi, R., Kuentz, A., Favier, Ch., & Beck, S. (2011). Modern pollen rain, vegetation and climate in Bolivian ecoregions. *Review of Paleobotany and Palynology*, 165(1), 61-74.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solyomos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2015). *Vegan: Community Ecology Package*. R Package version 2.2-1. [Internet]. Disponible on line en: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Páez, M. (1994). Modelo de dispersión polínica actual en la región templada chileno-argentina de Sudamérica y su relación con el clima y la vegetación. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67(4), 417-433.
- Panigatti, J. L. (2010). *Argentina: 200 años, 200 suelos*. Bs. As, Argentina: INTA.
- Papa, J. C., & Tiesca, D. (2013). *Los problemas actuales de la maleza en la región sojera núcleo argentina: origen y alternativa de manejo*. Centro Regional Santa Fe, Estación Experimental Agropecuaria INTA Oliveros: INTA.
- Pérez, C., Latorre, F., Ulke, G., & Alonso, C. (2012, Mayo). *Retro-trayectorias de masas de aire asociadas a la llegada de polen del bosque montano de Yungas a la ciudad de Diamante (Entre Ríos)*. Presentado en la XI reunión del Congreso Argentino de Meteorología, Mendoza, Argentina.
- Pire, S. M. (1985). Lluvia polínica en suelos de la región oriental del Chaco (Argentina). *Facena*, 6, 87-100.
- Pire, S. M., Anzótegui, L. M., & Cuadrado, G. A. (1998). *Flora polínica del Nordeste Argentino*. Vol 1. Corrientes, Argentina: EUDENE-UNNE.
- Pire, S. M., Anzótegui, L. M., & Cuadrado, G. A. (2002). *Flora polínica del Nordeste Argentino*. (Vol 2). Corrientes, Argentina: EUDENE-UNNE.
- Popolizio, E. (1983). Los bosques y las inundaciones. *Ciencia y Técnica Forestal*, 37, 96-107.
- Prentice, I. C. (1985). Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 23(1), 76-86.

- R Core Team. (2011). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>
- Salio, P., Nicolini, M., & Saulo, A. C. (2002). Chaco low level jet events characterization during the austral summer season. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D24), 1-17.
- Salgado, C. R. (2006). *Flora melífera en la provincia del Chaco. Proyecto de desarrollo comercial de producción no tradicionales*. Provincia del Chaco: PROSAP y Ministerio de Producción del Chaco.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- SMN. Servicio Meteorológico Nacional. (2016). *Aspectos más salientes del fenómeno El Niño su impacto actual y perspectiva para los próximos meses*. Ministerio de defensa. Secretaria de ciencia tecnología y producción. Recuperado de: [http://www.smn.gov.ar/serviciosclimaticos/clima/archivo/informe\\_nino\\_enero2016.pdf](http://www.smn.gov.ar/serviciosclimaticos/clima/archivo/informe_nino_enero2016.pdf)
- Speranza, F. (2011). *Reconstrucción paleoambiental del Chaco Seco Argentino mediante sedimentos lacustres* (Tesis de Maestría). Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals.
- Tálaro, A., Trucco, C. E., & Caziani, S. M. (2009). Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecología austral*, 19(2), 157-165.
- Tonello, M. S., & Prieto, A. R. (2009). *Pastizales pampeanos: unidades de vegetación natural potencial y su relación con el espectro polínico actual*. *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando conhecimentos*. Brasil: Sociedade Brasileira de Paleontologia.
- Torrella, S. A., & Adámoli, J. (2005). Situación ambiental del Chaco seco. En A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera. (Eds.). *La Situación Ambiental Argentina 2005* (pp. 73-75). Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina. (Arreglado)
- Torres, G. R., Lupo, L. C., Kulemeyer, J. J., & Pérez, C. F. (2016). Palynological evidence of the geological belts dynamics from Eastern Cordillera of the NW Argentina (23° S) during the Pre-Last Glacial Maximum. *Andean Geology*, 43(2), 151-165.
- Wingenroth, M., & Heusser, C. (1984). *Polen en la Alta Cordillera, Quebrada Benjamín Matienzo, Andes Centrales, Mendoza*. Mendoza, Argentina: IANIGLA.
- Xifreda, C. C., López, M. G., & Novara, L. (2007). Apocynaceae. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora*, 8(2), 1-25.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. J. (2008). *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri: Missouri Botanical Garden Press.

See Digital Appendix at: / Ver Apéndice digital en:  
[revistas.ucr.ac.cr](http://revistas.ucr.ac.cr)