

Polen y vegetación en la Patagonia extraandina argentina a 45° S

por

Lidia S. Burry¹, Héctor L. D'Antoni² & Jorge L. Frangi³

¹Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. lburry@mdp.edu.ar

²Ames Research Center, NASA, M.S. 239-20, Moffett Field, CA 94035, USA. hdantoni@mail.arc.nasa.gov

³Laboratorio Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales, Universidad Nacional de La Plata, Diagonal 113 n° 469, 1900 La Plata, Argentina. jfrangi@ceres.agro.unlp.edu.ar

Resumen

Se investigó la relación de la dispersión-deposición del polen actual con la vegetación y con variables ambientales en la Patagonia extraandina argentina a 45° S con el fin de construir un modelo polínico actual. Este modelo servirá para identificar los conjuntos polínicos actuales que sean análogos de conjuntos polínicos fósiles. En la región hay un gradiente decreciente de precipitación y creciente de temperatura de oeste a este, que determina la existencia de diferentes unidades de vegetación: (1) estepa gramínea; (2) estepa gramínea-arbustiva; (3) estepa arbustiva y (4) estepa arbustiva-matorral. Los datos de polen de muestras de suelo superficial se analizaron mediante métodos de clasificación y ordenación y se correlacionaron con variables ambientales. Se diferenciaron (a) las estepas con dominancia del tipo funcional pasto: (1) estepa gramínea y (2) estepa gramínea-arbustiva, ambas ubicadas en la porción oeste de la región, con condiciones más húmedas y frías, y (b) las estepas con dominancia del tipo funcional arbusto: (3) estepa arbustiva y (4) estepa arbustiva-matorral del centro y este de la región con condiciones más cálidas y secas que las condiciones imperantes en las estepas del oeste. También se determinaron comunidades azonales, estepas arbustivas halófilas, ubicadas en distintas unidades de vegetación dentro del gradiente oeste-este. Las variables ambientales que muestran relación con la distribución de la vegetación son la temperatura y la variabilidad interanual de las precipitaciones, que está asociada al gradiente de precipitaciones desde la cordillera hasta la costa, y la salinidad del suelo que soporta a las comunidades azonales.

Palabras clave: análogos modernos, comunidades, métodos numéricos, polen actual, tipos funcionales.

Introducción

Para reconstruir la historia de la vegetación por el método de los análogos modernos es necesario desarrollar un modelo actual de la "lluvia" polínica en

Abstract

Modern pollen dispersal and deposition in relation to vegetation and environmental variables at 45° S was studied in Argentinian Patagonia east of the Andes to build a modern pollen model. This model will serve to identify modern pollen assemblages that are analog of past pollen assemblages. A west-to-east gradient of decreasing precipitation and increasing temperature determines four vegetation units: (1) grass steppe, (2) grass-bush steppe, (3) bush steppe and (4) bush-brush steppe. Pollen samples were analyzed by classification and ordination methods, and correlated to environmental variables. The steppes (a) dominated by the functional type grass, (1) grass steppe, and (2) grass-bush steppe located in the more humid and cooler west end of the region were separated from the (b) bush-dominated steppes (3) bush steppe and (4) bush-brush steppe occurring in the central and eastern parts of the region, where conditions are drier and warmer. Azonal communities were identified as halophytic bush steppes within different vegetation units along the west-east gradient. Environmental variables related to vegetation distribution are temperature and interannual precipitation variability associated with the precipitation gradient from the cordillera to the coast, and soil salinity in the case of azonal communities.

Keywords: community, functional types, modern analog, modern pollen, numerical methods.

relación con la vegetación en que se origina el polen. Los análogos que produce el modelo son usados posteriormente para interpretar la dinámica de la vegetación y del ambiente a lo largo del tiempo. Por esta razón el estudio de la dispersión y deposición del polen

actual es un componente crítico de los trabajos paleoecológicos.

La dispersión del polen actual en distintas zonas de la Patagonia ha sido investigada por varios autores. D'Antoni & Markgraf (1980) y Markgraf & al. (1981) usaron métodos de análisis multivariado para estudiar la dispersión del polen actual en diferentes zonas de Argentina, entre ellas la Patagonia. D'Antoni (1991) analizó mediante análisis factorial datos de lluvia de polen provenientes de siete transectos de orientación oeste-este, desde los piedemontes andinos hasta la costa atlántica entre los 38° y 54° S, y logró diferenciar las condiciones ecológicas de las provincias fitogeográficas del Monte, Patagónica y Subantártica. Mancini (1993) construyó un modelo polínico actual desde bosque a estepa a 50° S, en tanto que Páez & al. (1994) realizaron un modelo de la dispersión polínica a 43° S desde el Océano Pacífico al Atlántico. Asimismo Páez & al. (2001) construyeron los primeros mapas isopoll de la región, mientras que Trivi & D'Antoni (2001) presentaron un modelo de calibración de datos de polen actual con el índice de la diferencia normalizada de vegetación (NDVI) para explicar la dinámica de la vegetación a 47° S.

El objetivo de este trabajo es construir un modelo de la dispersión y deposición del polen actual en correspondencia con las unidades de vegetación y con variables ambientales, desde la Cordillera de los Andes hasta la costa atlántica a 45° S. Con esto se intenta explicar la relación entre la deposición del polen en la superficie y la distribución de la vegetación, así como poner de relieve los factores ambientales que pueden estar estructurando las comunidades vegetales en esta región (D'Antoni & Schäbitz, 1990).

La vegetación de la región está representada por pastos y arbustos como tipos funcionales; la abundancia relativa de cada uno de ellos muestra una clara respuesta a factores climáticos (León & Facelli, 1981; Bertiller & al., 1995; Jobbágy & al., 1996; Paruelo & al., 1998). Los arbustos aumentan donde hay menos precipitación media anual y los pastos son más abundantes donde la precipitación media anual es mayor.

Área de estudio

La Patagonia extraandina es una región que comprende ambientes áridos y semiáridos. Se extiende al este de la Cordillera de los Andes desde 37° S hasta 55° S en el extremo sur de América del Sur. Se caracteriza

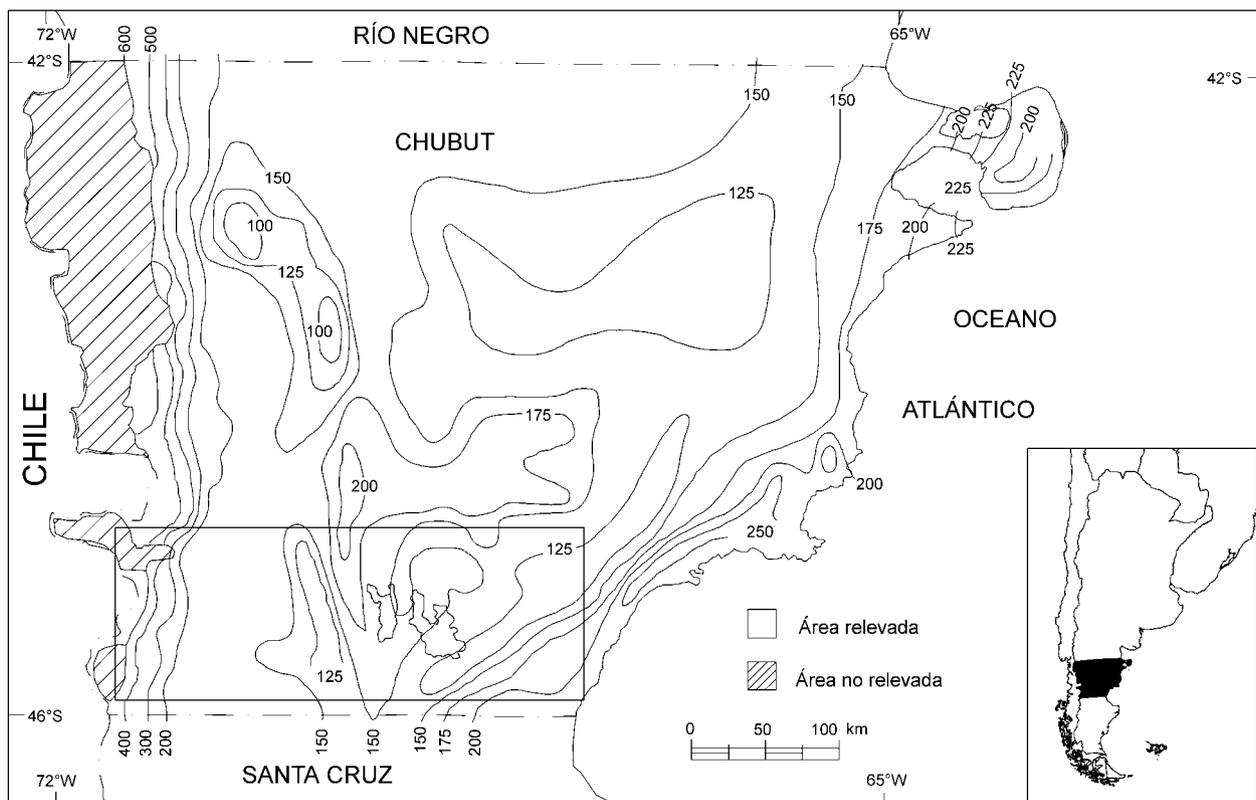


Fig. 1. Precipitación media anual (mm) en la provincia de Chubut para el periodo 1931-1960 (Beeskov & al., 1987). El rectángulo muestra el área de estudio.

por un paisaje de mesetas que descienden hacia los valles de los ríos principales, serranías bajas y depresiones cerradas. La altitud decrece gradualmente hacia la costa atlántica. En la región prevalecen los vientos del oeste o *westerlies*, que se desplazan en la faja de 30° a 60° S. Los Andes juegan un importante papel en la determinación del clima, debido a su orientación norte-sur que impone una barrera para las masas de aire húmedo provenientes del Pacífico, lo que provoca un fuerte gradiente de precipitación de oeste a este. Como resultado, en la zona oeste las precipitaciones disminuyen rápidamente de 600 a 200 mm anuales, manteniéndose por debajo de este nivel (100-200 mm) en el centro, que representa la zona más seca del área (Fig. 1). Esta rápida transición se refleja en un cambio abrupto de la vegetación con los bosques limitados al área cordillerana y estepa en la porción extraandina (Barros & al., 1979; Paruelo & al., 1998).

La variación anual de las precipitaciones crece a lo largo del gradiente oeste-este (Beeskow & al., 1987; Jobbágy & al., 1995), lo que coincide con la relación inversa observada entre el total de precipitaciones y su variabilidad en otras regiones áridas del mundo (Noy Meir, 1973; Bell, 1981). La precipitación de primavera en el centro-oeste de la Patagonia tiende a ser mayor que el promedio durante los eventos de El Niño y menor durante La Niña, mientras que en verano se observa el patrón opuesto, mayor precipitación que la normal durante La Niña y menor durante El Niño (Beltrán & al., 1998).

La distribución de la temperatura está fuertemente influenciada por el relieve y la distancia al mar (Beeskow & al., 1987), observándose un marcado aumento de la temperatura en sentido oeste-este. La temperatura media anual para el área varía entre 6,5 °C en el extremo oeste hasta 13 °C en el este.

El trabajo se desarrolló en el sur de la Provincia de Chubut en una franja que se extiende desde la cordillera hasta la costa (Fig. 1). La vegetación corresponde a la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Soriano, 1956, 1983; Cabrera, 1994). En dirección oeste-este se encuentran los distritos Subandino, Occidental, Central subdistrito Chubutense y Golfo San Jorge (Fig. 2).

El Distrito Subandino ubicado al este de los bosques subantárticos presenta clima más frío y húmedo que el resto de los distritos; con una temperatura media anual menor a 7 °C, tiene como límite este a la isohieta de 300 mm anuales y, hacia el oeste y ascendiendo, puede alcanzar precipitaciones que superan los 1000 mm (Roig, 1998). Está caracterizado por una estepa gramínea dominada por *Festuca pallelescens* (St. Yves) Parodi. Hacia el oriente, un ecotono de varias decenas de kilómetros lo relaciona con el Distrito Occidental (León & al., 1998). Este último, con una temperatura media anual entre 7 y 9 °C y una precipitación entre 150 y 200 mm anuales, es un semidesierto caracterizado por una estepa gramínea-arbustiva. La composición florística está dominada por la familia

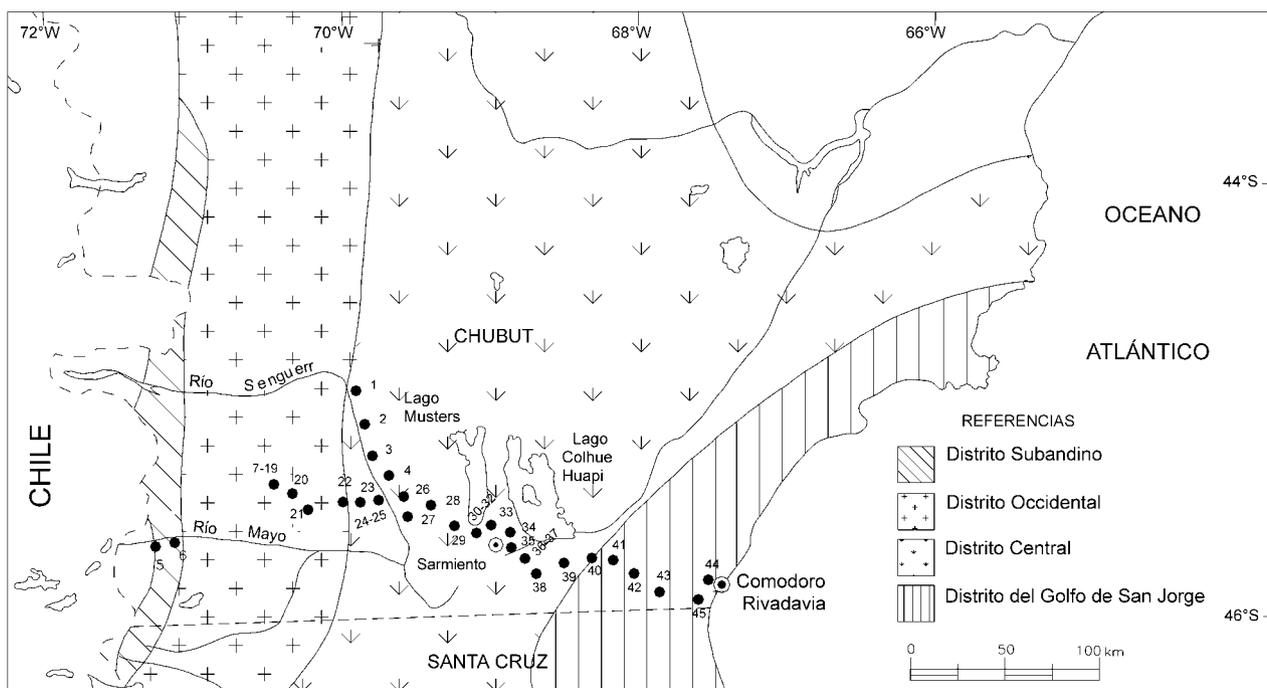


Fig. 2. Unidades fitogeográficas según Soriano (1956, 1983) y ubicación de las 45 localidades de muestreo de polen superficial.

Poaceae, principalmente por especies de *Poa* L. y *Stipa* L. Entre los arbustos destacan *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers., *Adesmia campestris* (Rendle) Rowlee, *Senecio filaginoides* DC. y *Schinus polygamus* (Cav.) Cabr. Ni los arbustos ni los pastos mencionados son exclusivos de este distrito, pero el conjunto lo caracteriza. En lugares húmedos, como el fondo de los valles, se encuentran mallines con abundancia de especies de *Juncus* L., *Carex* L., *Plantago* L., *Acaena* Mutis ex L. y *Azorella* Lam. En los valles es frecuente encontrar también suelos salinos temporalmente inundados donde abundan especies halófilas.

El Distrito Central subdistrito Chubutense es el más árido de la zona de estudio, con una temperatura media anual entre 8 y 11 °C y una precipitación anual entre 100 y 150 mm, con alternancia de largos períodos de sequía. Aquí se encuentran las subunidades "Erial" y "Estepa arbustiva serrana", con *Colliguaja integerrima* Gill & Hook. ex Hook. (León & al., 1998). En la subunidad "Erial" la fisonomía más conspicua es la estepa arbustiva de muy baja cobertura, con arbustos enanos en cojín y escasas gramíneas. La comunidad dominante es el erial de *Nassauvia glomerulosa* (Lag.) Don (Roig, 1998). Por otro lado la vegetación de las zonas bajas, como en la llanura de Sarmiento, presenta además de la composición ya descrita, comunidades halófitas determinadas por características edáficas, con *Chuquiraga aurea* Skottsb., *Atriplex lampa* Gill ex Moq., *A. sagittifolium* Speg. y *Frankenia patagonica* Speg. Además se encuentran extensos mallines que acompañan a los principales ríos contrastando con la aridez circundante. La subunidad "Estepa arbustiva serrana" con *Colliguaja integerrima* presenta una fisonomía de matorral de hasta 170 cm de altura, está ubicada en las estribaciones serranas y en los ambientes correspondientes a "escoriales" o derrumbes basálticos.

El Distrito del Golfo San Jorge está asociado a las altiplanicies que circundan el golfo. Presenta una temperatura media anual entre 8 y 13 °C y precipitación anual entre 150 y 200 mm. La vegetación cambia marcadamente de acuerdo con las características geomorfológicas: se encuentran estepas arbustivas altas en las laderas que descienden al mar y estepas graminoso-arbustivas en las áreas planas o pampas, por encima de los 700 m (León & al., 1998). Las especies dominantes son los arbustos *Retanilla patagonica* (Speg.) Tortosa y *Colliguaja integerrima*. Por debajo y entre los arbustos se encuentra un estrato herbáceo dominado por especies de *Stipa*. En los lugares bajos y salitrosos y en las cercanías del mar abundan especies halófilas como *Suaeda divaricata* Moq.

Materiales y métodos

La obtención de polen actual se realizó a través de un muestreo a lo largo de una transecta entre 45° y 45°53'S y entre 71°25' y 67°33'W. Se tomaron 45 muestras de sedimento superficial (Fig. 2).

A cada una de las muestras se le asignaron datos de las siguientes variables ambientales: temperatura media anual, de enero y de julio, precipitación media anual y variabilidad interanual de las precipitaciones (VIP). Los datos fueron obtenidos de estaciones meteorológicas y, dada la escasez de éstas en la Patagonia, de interpolaciones de mapas de isotermas anuales, de enero y de julio, de isohietas anuales y de mapas de variabilidad interanual de las precipitaciones (Prohaska, 1976; Barros & Rivero, 1982).

Técnicas de laboratorio

Se utilizaron 20 g de sedimento de cada muestra recolectada. Se agregaron cinco pastillas de *Lycopodium clavatum* L. (aprox. 60 000 esporas) a cada muestra como marcador foráneo y para el cálculo de la concentración polínica o frecuencia polínica absoluta (APF) (Benninghoff, 1962; Stockmarr, 1971; D'Antoni, 1979). Para extraer el polen se utilizaron tanto técnicas físicas (filtrado de sedimentos gruesos y tratamiento con Cl₂ Zn) como químicas (tratamientos con KOH al 10%, con HCl al 10% y con HF, y acetólisis), de acuerdo con Gray (1965) y Faegri & Iversen (1989). Los granos de polen se identificaron bajo microscopio óptico a 400x y 1000x. El recuento polínico se realizó siguiendo la técnica de área mínima utilizada en los censos de vegetación (Bianchi & D'Antoni, 1986; Madanes & Dadon, 1998). Además de utilizar esta técnica se contaron como mínimo 250 granos de polen por muestra con el propósito de que los intervalos de confianza de las proporciones de cada taxon tuviesen valores aceptables (D'Antoni, 1979).

Análisis de los datos

Se usó Análisis de Agrupamiento (programa CONISS) y Análisis de Correspondencia (programa CA) con el paquete Tilia versión 1.12 (Grimm, 1992). Para el tratamiento estadístico se incluyeron aquellos táxones que presentaron un valor mayor al 2% de la suma total de polen en al menos una muestra, con el fin de disminuir el ruido estadístico introducido por componentes menores de la suma e irrelevantes estadísticamente. Con el propósito de interpretar los ejes de correspondencia (CA) se realizó un análisis de correlación simple (STATSOFT, 1993) entre el valor de cada muestra (*sample score*) en cada uno de los ejes de correspondencia con las siguientes variables ambienta-

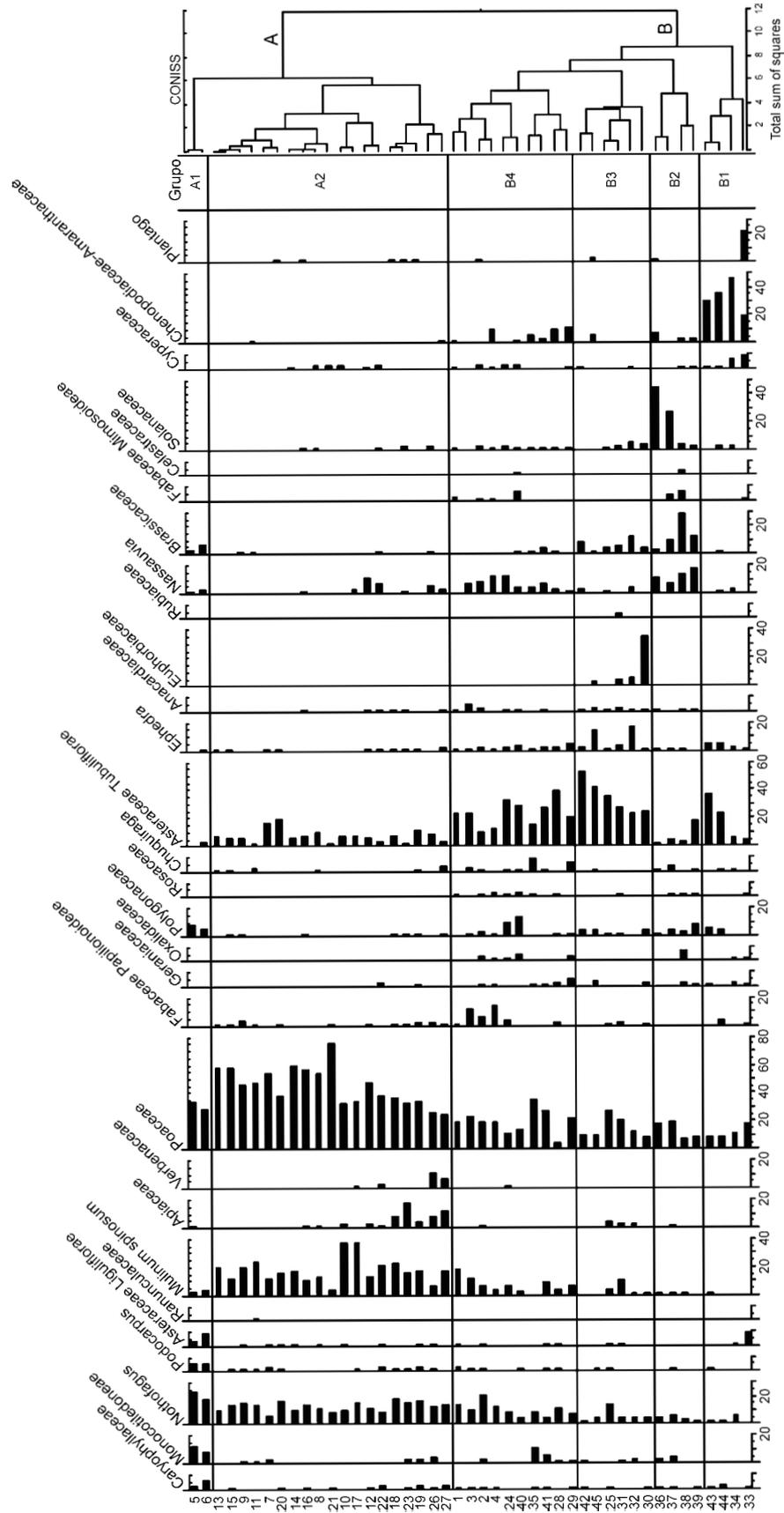


Fig. 3. Diagrama polínico y dendrograma. **A1**, estepa gramínea; **A2**, estepa gramíneo-arbustiva; **B1**, estepa arbustiva halófila; **B2**, estepa arbustiva ("Erial"); **B3**, estepa arbustiva-matorral; **B4**, estepa arbustiva-gramínea.

les: temperatura media anual, de enero y de julio, precipitación media anual y variabilidad interanual de las precipitaciones (VIP).

Resultados

Diagrama polínico

La suma total de polen para cada una de las muestras de superficie osciló entre 250 y 1200 granos dependiendo de la riqueza de cada muestra. Se observaron los porcentajes más altos para los táxones Poaceae, Asteraceae Tubuliflorae y Chenopodiaceae-Amaranthaceae. Se identificaron táxones arbóreos foráneos como *Nothofagus* Blume y *Podocarpus* L'Hér. ex Pers. (Fig. 3).

Análisis estadístico multivariante

El análisis de agrupamiento reunió las muestras en dos grandes grupos (Fig. 3). El grupo A incluyó las muestras ubicadas en la porción oeste de la transecta, en los distritos Subandino y Occidental, y dos muestras del Central. El grupo B reunió las muestras del centro y este de la transecta, pertenecientes a los distritos Central, del Golfo San Jorge y cuatro muestras provenientes de la transición entre los distritos Occidental y Central.

Dentro del grupo A se formaron dos subgrupos: el A₁, con las muestras del Distrito Subandino, y el A₂, con las muestras de los distritos Occidental y Central.

El grupo B reunió las muestras restantes. En este caso se diferenciaron cuatro subgrupos: el B₁, con muestras del Distrito del Golfo y del Central; el B₂, con muestras del Distrito Central; el B₃, con muestras del Distrito del Golfo San Jorge y del Central, y por último, el subgrupo B₄ reunió muestras del límite oriental del Distrito Occidental con muestras del Distrito Central y del Golfo San Jorge.

En el análisis de correspondencia los tres primeros ejes explicaron el 83% de la varianza y diferenciaron a los subgrupos A₁, A₂, B₁ y B₂ —ya delimitados en el análisis de agrupamiento— del grupo formado por los

subgrupos B₃-B₄ (Fig. 4a). El primer eje explicó el 34% de la varianza y separó los grupos A (subgrupos A₁ y A₂) y B, mientras que el segundo eje logró separar el subgrupo B₁, y el tercero, el B₂.

Los subgrupos fueron definidos por las siguientes variables (Fig. 4b):

Subgrupo A₁: *Nothofagus*, *Podocarpus* y en menor medida por los táxones Caryophyllaceae y Monocotiledoneae (excepto Poaceae y Cyperaceae).

Subgrupo A₂: Ranunculaceae, *Mulinum spinosum*, Apiaceae, Verbenaceae y Poaceae.

Subgrupo B₁: Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Cyperaceae y *Plantago*.

Subgrupo B₂: *Nassauvia* Comm. ex Juss., Brassicaceae, Celastraceae, Fabaceae Mimosoideae y Solanaceae.

Subgrupo B₃-B₄: Asteraceae Tubuliflorae, *Ephedra* L., *Chuquiraga* Juss., Geraniaceae, Oxalidaceae, Rubiaceae, Polygonaceae, Rosaceae, Anacardiaceae, Fabaceae Papilionoideae y Euphorbiaceae.

En el análisis de correlación simple entre el valor de cada muestra (*sample score*) en cada uno de los ejes de correspondencia y las variables ambientales, sólo el primer eje muestra correlaciones altamente significativas ($P < 0,001$) para las variables TMA (temperatura media anual), TME (temperatura media de enero), TMJ (temperatura media de julio) y VIP (variabilidad interanual de las precipitaciones), como se muestra en la Tabla 1.

Discusión

En muchas partes del globo los espectros polínicos de los ambientes áridos se caracterizan por tener una proporción considerable de Poaceae, Asteraceae y Chenopodiaceae (Horowitz, 1992). En este estudio se ha encontrado hasta un 75% de Poaceae, 55% de Asteraceae Tubuliflorae y 45% de Chenopodiaceae-Amaranthaceae.

Las muestras de polen de la transecta representan a la estepa patagónica, y tanto el análisis de agrupamiento como el análisis de correspondencia diferencian unidades de vegetación desde la cordillera hasta la costa atlántica. En primer término se diferenció la zona con predominio de pastos (estepa gramínea de *Festuca pallezensis*) en el extremo occidental de la transecta (Subgrupo A₁, Distrito Subandino) (Fig. 3, Fig. 4a,b). Esta estepa, asentada sobre suelos finos limosos, está ubicada en las estribaciones orientales de la cordillera donde la precipitación es de 400 mm anuales. La comunidad representada en la lluvia polínica incluye especies arbóreas cordilleranas, herbáceas, gramíneas y, en menor medida, al arbusto *Mulinum spinosum*. Los táxones arbóreos *Nothofagus* y *Podocarpus*, presentes con mayor abundancia en esta por-

Tabla 1. Coeficiente de correlación de Pearson entre los valores de las muestras (*sample scores*) de los ejes de correspondencia y las variables ambientales. TMA (temperatura media anual), TMJ (temperatura media de julio), TME (temperatura media de enero), PMA (precipitación media anual) y VIP (variabilidad interanual de las precipitaciones). ** $P < 0,001$.

Variable	TMA	TMJ	TME	PMA	VIP
Eje 1	0,7525**	0,7450**	0,6700**	-0,1146	0,5959**
Eje 2	-0,2514	-0,1195	-0,0881	-0,01	0,1662
Eje 3	0,0302	-0,0597	-0,0956	-0,2021	0,0177

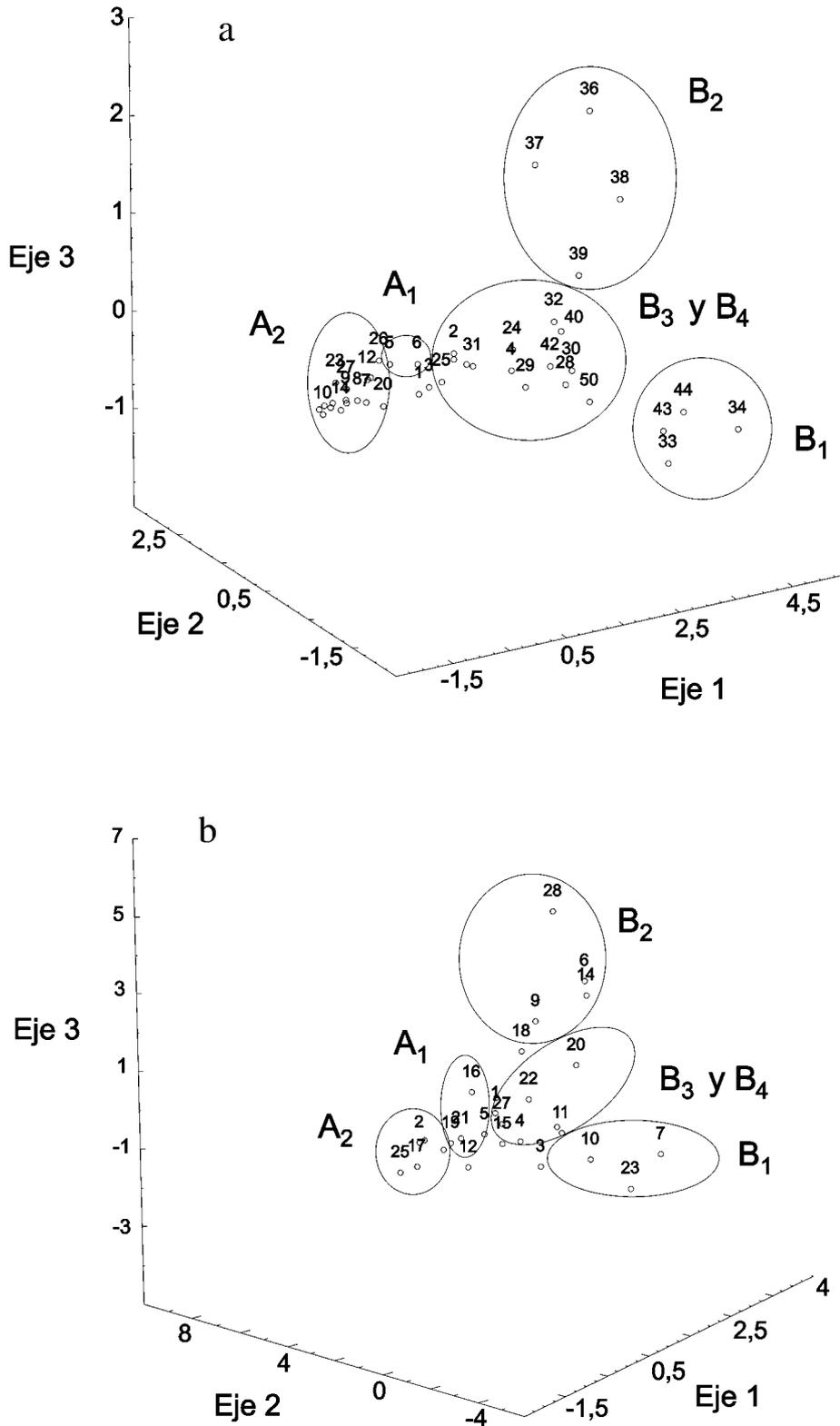


Fig. 4. Ordenación de datos polínicos en los tres primeros ejes de correspondencia: **a**, localidades de muestreo; **b**, táxones (1, Anacardiaceae; 2, Apiaceae; 3, Asteraceae Liguliflorae; 4, Asteraceae Tubuliflorae; 5, Caryophyllaceae; 6, Celastraceae; 7, Chenopodiaceae-Amaranthaceae; 8, *Chuquiraga*; 9, Brassicaceae; 10, Cyperaceae; 11, *Ephedra*; 12, Euphorbiaceae; 13, Geraniaceae; 14, Fabaceae Mimosoideae; 15, Fabaceae Papilionoideae; 16, Monocotiledoneae, excepto Poaceae y Cyperaceae; 17, *Mulinum spinosum*; 18, *Nassauvia*; 19, *Nothofagus*; 20, Oxalidaceae; 21, *Podocarpus*; 22, Polygonaceae; 23, *Plantago*; 24, Poaceae; 25, Ranunculaceae; 26, Rosaceae; 27, Rubiaceae; 28, Solanaceae; 29, Verbenaceae).

ción de la transecta (hasta 20% en el caso de *Nothofagus* y 5% en *Podocarpus*), son foráneos y provienen de los bosques subantárticos. También están presentes en el resto de las muestras, pero su abundancia disminuye de oeste a este. Estos táxones tienen dispersión anemófila y su polen llega a distintos sectores de la Patagonia extraandina transportado por los vientos predominantes del oeste.

En segundo lugar se pueden diferenciar las estepas con abundancia de arbustos, ubicadas hacia el este de la anterior, con precipitaciones menores a 200 mm anuales.

La estepa con codominancia de pastos y arbustos, estepa gramíneo-arbustiva (Subgrupo A₂, Distrito Occidental) está formada por *Mulinum spinosum* y Poaceae, y se encuentra polen de Asteraceae Tubuliflorae, probablemente perteneciente a *Senecio filaginoides*, y de Fabaceae Papilionoideae, posiblemente del género *Adesmia* DC. Según Roig (1998), cuando está asentada sobre suelo areno-arcilloso y pedregoso esta estepa está dominada por *Adesmia campestris*. Este taxon entomófilo sólo alcanza valores de hasta 5% del registro polínico (Burry & al., 2001). Dentro de este subgrupo se identificaron muestras ubicadas en el ecotono de los distritos Occidental-Central, con abundancia de *Nassauvia*, Verbenaceae y Apiaceae, siendo *Azorella* un género de esta última familia que es característico de zonas áridas (Boelcke & al., 1985). Entre las Verbenaceae encontramos *Acantholippia seriphoides* (A. Gray) Mold. y el género *Verbena* L., que son característicos del Distrito Central.

En las estepas gramíneas y gramíneo-arbustiva la vegetación presenta una alta proporción de Poaceae, y es en el Distrito Subandino la especie dominante *Festuca pallescens*, mientras que en el Occidental se encuentran *Acnatherum speciosum* (Trin. & Rupr.) Barkworth, *Stipa humilis* Vahl, *S. chrysophylla* Desv. y *Poa ligularis* Nees ex Steud. Debido a la imposibilidad de diferenciar los granos de polen pertenecientes a los distintos géneros de Poaceae, la separación entre las estepas gramínea y gramíneo-arbustiva se consigue a partir de la flora acompañante, que en este último caso está representada por Asteraceae Tubuliflorae y *Mulinum spinosum*.

En tercer lugar se individualizó otro grupo de muestras (subgrupo B₄), algunas de ellas también ubicadas en el ecotono Occidental-Central, donde además del grupo ecológico que describe a la estepa gramíneo-arbustiva, aparece otro compuesto por Fabaceae Papilionoideae, Geraniaceae, Oxalidaceae, Polygonaceae, Rosaceae y *Chuquiraga*. Asimismo se observa un aumento de polen de Asteraceae Tubuliflorae y una mayor presencia de *Ephedra* y *Nassauvia*. Este grupo representa a una estepa gramíneo-arbus-

tiva, similar al subgrupo A₂, pero con mayor abundancia de arbustos.

En las muestras que restan de la transecta hay dominancia de especies arbustivas. El subgrupo B₃ representa a una estepa arbustiva-matorral donde predominan *Colliguaja integerrima* (Euphorbiaceae), Anacardiaceae, Asteraceae Tubuliflorae y *Ephedra*, además aparecen *Verbena tridens* Lag., *Lycium chilense* Miers. ex Bert. (Solanaceae) y *Adesmia boronoides* Hook. f. (Fabaceae Papilionoideae).

El subgrupo B₂ representa el "Erial", estepa central seca con altos porcentajes de Solanaceae, *Nassauvia*, Fabaceae Mimosoideae y Brassicaceae, cuyas especies características son *Nassauvia glomerulosa* y *N. ulicina* (Hook. f.) Macl. y que en áreas medianosas están dominadas por *Prosopis denudans* Benth. (Fabaceae Mimosoideae) y *Lycium chilense*, acompañadas de hierbas anuales de la familia Brassicaceae. Esta estepa constituye la expresión de máxima aridez dentro de las estepas patagónicas.

Por último, el subgrupo B₁ representa una estepa arbustiva de halófitas. El grupo ecológico está compuesto por especies halófilas (Chenopodiaceae) e hidrófilas (Cyperaceae y *Plantago*). Las muestras de este grupo se encuentran en las depresiones y en cauces fluviales salinizados del Distrito Central y en la costa atlántica en el Distrito del Golfo San Jorge, representando comunidades azonales. La coexistencia de táxones halófilos e hidrófilos en la lluvia polínica se debe a que en algunos valles hay lugares húmedos con comunidades acuáticas y también suelos salinos inundados en forma temporal o permanente. En estos ambientes el grado de avenamiento, ya sea por escurrimiento o infiltración, determina la mayor o menor salinidad del suelo, modificándose así la composición florística (Soriano, 1983; Roig, 1998).

El análisis de correspondencia separó las muestras a lo largo del primer eje (Fig. 4a) según un gradiente con dirección oeste-este, desde mayor abundancia de pastos hacia mayor abundancia de arbustos, relacionado con el gradiente de precipitación presente en la región extraandina a 45° S, desde 400 mm anuales al oeste hasta menos de 200 mm en el centro y en el este. El segundo eje individualizó a las muestras con comunidades halófilas y el tercero a las muestras que representan a las comunidades más xéricas propias de la subunidad "Erial" dentro del Distrito Central.

A partir de los análisis realizados se postula que las variables ambientales que con mayor probabilidad están estructurando las comunidades vegetales en la zona de estudio son la temperatura y la variabilidad interanual de las precipitaciones. Según Soriano (1956), Movia & al. (1987) y León & al. (1998), el fac-

tor que determina el gradiente oeste-este de la vegetación a escala regional es la precipitación. Nosotros hemos incluido esta variable como precipitación media anual, y resultó no mostrar correlación significativa con los *sample scores*. Esto no invalida las observaciones publicadas anteriormente, ya que posiblemente la influencia de la precipitación haya que analizarla en periodos con mayor sentido biológico, como el trimestre más cálido, más húmedo o más seco.

Conclusiones

Los resultados de este estudio muestran que la distribución de la vegetación en el área estudiada de la Patagonia extraandina puede describirse por los grupos ecológicos de los registros polínicos actuales.

A partir de las muestras de polen actual representativas de la estepa patagónica se pudieron diferenciar:

A Estepas con abundancia del tipo funcional pasto, ubicadas en la porción oeste de la zona de estudio con condiciones más húmedas y frías.

A₁ Estepa gramínea del Distrito Subandino.

A₂ Estepa gramíneo-arbustiva del Distrito Occidental.

B Las estepas con abundancia del tipo funcional arbusto de los distritos Central y del Golfo San Jorge en el centro y este de la zona de estudio, que presentan condiciones más cálidas y secas el primero, y más cálidas el segundo, que las condiciones imperantes en las estepas del oeste.

B₁ Estepa arbustiva halófila.

B₂ Estepa arbustiva (erial).

B₃ Estepa arbustiva-matorral.

B₄ Estepa arbustiva-gramínea.

Las variables relacionadas con la distribución de la vegetación estudiada en este trabajo a partir de la lluvia polínica son, en primer lugar, la temperatura y la variabilidad interanual de las precipitaciones asociada al gradiente de precipitaciones observado desde la cordillera hasta la costa y, en segundo lugar, factores edáficos como la salinidad del suelo.

La importancia real de los estudios polínicos actuales radica en su utilización como modelos de referencia en los estudios paleoecológicos, debido a que la similitud entre el registro de polen fósil y los espectros de polen de la vegetación actual permiten reconstruir e interpretar por analogía la historia de la vegetación (Overpeck & al., 1985).

Agradecimientos

A P. Palacio, por la confección de las figuras y el apoyo brindado a lo largo de esta tarea; a M. Trivi, por la lectura crítica del ma-

nuscrito y por su colaboración en las tareas de campaña. Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional de Mar del Plata (EXA147/99) y por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 04-11759).

Referencias bibliográficas

- Barros, V.R., Scian, B.V. & Mattio, H.F. 1979. Campos de precipitación de la provincia de Chubut (1931-1960). *Geoacta* 10: 175-192.
- Barros, V.R. & Rivero, M. 1982. *Mapas de probabilidad de la precipitación en la Provincia de Chubut*. Centro Nacional Patagónico (CONICET). Puerto Madryn.
- Beeskow, A.M., Del Valle, H.E. & Rostagno, C.M. 1987. *Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia de Chubut*. Secretaría de Ciencia y Técnica. Delegación Regional Patagónica.
- Bell, H.D. 1981. Precipitation. In: Goodall, D.W. & Perry, R.A. (eds.), *Arid land ecosystems* 12: 373-393. Cambridge University Press. Cambridge.
- Beltran, A., Sala, O.E., Paruelo, J.M., Golluscio, R. & Messina, C. 1998. El Niño – Southern Oscillation (ENSO) controls on seasonal precipitation in Patagonia (Argentina). *The second International Climate and History Conference*: 35-36. University of East Anglia, Norwich. Norwich.
- Benninghoff, W.S. 1962. Calculation of pollen and spores density in sediments by addition of exotic pollen and spores density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen spores* 4: 332-333.
- Bertiller, M.B., Elissalde, N.O., Rostagno, C.M. & Defosse, G.E. 1995. Environmental patterns and plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 29: 85-97.
- Bianchi, M.M. & D'Antoni, H.L. 1986. Deposición del polen en los alrededores de Sierra de los Padres (Pcia. de Buenos Aires). *Contribución IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Apéndice de las Actas: 16-27. Mendoza.
- Boelcke, O., Moore, D.M. & Roig, F.A. 1985. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET (Argentina), Royal Society (U.K.) e Instituto de la Patagonia (Chile).
- Burry, L.S., Trivi de Mandri, M.E., Palacio, P.I. & Lombardo, M.C. 2001. Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 287-295.
- Cabrera, A.L. 1994. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Editorial ACME 2. Buenos Aires.
- 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.
- D'Antoni, H.L. 1991. Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 209-227.
- D'Antoni, H.L. & Markgraf, V. 1980. Dispersión del Polen Actual en Argentina en Relación con la Vegetación. *III Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología*. INAH Colección Científica 86: 53-74. México.
- D'Antoni, H.L. & Schäbitz, F. 1990. Pollen Analysis for the Generation of Environmental Hypothesis. *Grana* 29(4): 1-9.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis*. Wiley & Sons. New York.
- Gray, J. 1965. Palynological techniques. In: Kummel, B. & Raup, D. (eds.), *Handbook of paleontological Techniques* 3: 531-587. W. H. Freeman & Co. San Francisco.

- Grimm, E. 1992. *Tilia Software Package*. Illinois State Museum, Research and Collection Center. Springfield.
- Horowitz, A. 1992. *Palynology of arid lands*. Elsevier. The Netherlands.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. & León, R.J.C. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5: 47-53.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. & León, R.J.C. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599-608.
- León, R.J.C. & Facelli, J.M. 1981. Descripción de una coenoclina en el SW de Chubut. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires* 2: 163-171.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes M., Paruelo, J.M. & Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extrandina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- Madanes, N. & Dadon, J.R. 1998. Assessment of the minimum sample size required to characterize site-scale airborne pollen. *Grana* 37: 239-245.
- Mancini, M.V. 1993. Recent pollen spectra from forest and steppe of south Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Review of Paleobotany and Palynology* 77: 129-142.
- Markgraf, V., D'Antoni, H.L. & Ager, T.A. 1981. Modern pollen dispersal in Argentina. *Palynology* 5: 43-63.
- Movia, C.P., Soriano, A. & León, R.J.C. 1987. La vegetación de la cuenca del Río Santa Cruz. *Darwiniana* 28: 9-78.
- Noy Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-52.
- Overpeck, J.T., Webb III, T. & Prentice, I.C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra. Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* 23: 87-108.
- Páez, M.M., Villagrán, C. & Carrillo, R. 1994. Modelo de la dispersión polínica actual en la región templado chileno-argentina de Sudamérica y su relación con el clima y la vegetación. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 417-433.
- Páez, M.M., Schabitz, F. & Stutz, S. 2001. Modern pollen-vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28: 1-24.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E. & Golluscio, R.A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- Prohaska, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. In: Schwerdtfeger, W. (ed.), *Climates of Central and South America, World Survey of Climatology* 12: 13-73. Elsevier. Amsterdam.
- Roig, F.A. 1998. La vegetación de la Patagonia. In: Correa M. (coord.), *Flora Patagónica* 8(1): 48-174. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones agrícolas* 10(4): 321-357.
- Soriano, A. 1983. Deserts and Semi-deserts of Patagonia. In: West, N.E. (ed.), *Temperate Deserts and Semi-Deserts*: 423-460. Elsevier. Amsterdam.
- STATSOFT. 1993. *Statistica for Windows*, version 4.5. StatSoft Inc., Tulsa.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13(4): 615-621.
- Trivi, M.E. & D'Antoni H.L. 2001. Relación polen actual-información satelital para el norte de la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial* 8: 163-167.

Editor asociado: J. Muñoz
 Recibido: 5-XI-2004
 Aceptado: 7-X-2005