

# Relación polen-vegetación actual en Uruguay

Dominique Mourelle

Tesis de Maestría en Biología, opción Botánica  
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas  
(PEDECIBA)

Orientador: Dr. Aldo R. Prieto  
Co-orientadora: Dra. Ángeles Beri

Facultad de Ciencias  
Universidad de la República  
Montevideo, Uruguay

2011

# Relación polen-vegetación actual en Uruguay

Lic. Dominique Mourelle

Tesis de Maestría en Biología, opción Botánica  
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas  
(PEDECIBA)

Orientador: Dr. Aldo R. Prieto  
Co-orientadora: Dra. Ángeles Beri

Tribunal:  
Dr. Mauricio Bonifacino  
Dra. Lina Bettucci  
Dra. Silvina Stutz

Facultad de Ciencias  
Universidad de la República  
Montevideo, Uruguay

2011

*Cada especie posee un polen original, que permite identificarla. Porque en las ligeras variaciones de la estructura que presentan los pólenes, la naturaleza ha gozado plenamente de dejar galopar su imaginación hasta el infinito.*

*Jean - Marie Pelt*

## AGRADECIMIENTOS

A Aldo y Ángeles, por haberme dado la posibilidad de iniciarme en la investigación.

Al Dr. Mauricio Bonifacino, la Dra. Lina Bettucci y la Dra. Silvina Stutz, por aceptar formar parte del tribunal de esta tesis.

A la Dra. Alice Altesor, por responder mis múltiples preguntas y por la lectura de la sección de vegetación. A la Ing. Liliana Delfino, por enseñarme a trabajar en el campo y por su constante buena disposición y por permitirme tomar muestras del Herbario del Museo y Jardín Botánico “Prof. Atilio Lombardo” de Uruguay.

A mi Madre, mi Padre y a Ema, por su amor y apoyo constante, y por entender mis prolongadas ausencias. A mis fantásticas hermanas de la vida Winkel, Maru, Sofo, Valita. A Fede, a Fran, a mi familia y mis amigos. A Pecky, siempre en mi corazón. A Carola, por recordarme que hay que vivir con alegría.

A Xime, por esas charlas interminables. A mis amigos de Caubá, con quienes aprendo lo lindo y bueno del trabajo en equipo.

A Emmy, Jorge, Euge, Flor, Ale, Gonza, Marce y Sil, por hacerme sentir como en casa cuando estoy en Mardel.

Esta tesis se desarrolló en el Laboratorio de Palinología del Departamento de Geología, UDELAR - Uruguay, y en el Laboratorio de Paleoecología y Palinología del Departamento de Biología, UNMdP – Argentina. Fue financiada parcialmente por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) mediante una Beca de Iniciación a la Investigación (BE\_INI\_2008\_196) y por un subsidio de CONICET PIP 1265/08. Es una contribución al Proyecto PROSUL: "Estudo integrado do Quaternário da Região Oeste do Rio Grande do Sul, Região Mesopotâmica e Pampeana da Argentina e Noroeste do Uruguai": 490299/2008-3.

## ÍNDICE TEMÁTICO

<b>ÍNDICE TEMÁTICO</b> .....	i
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	iii
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	v
<b>RESUMEN</b> .....	- 1 -
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	- 2 -
<b>II. OBJETIVOS</b> .....	- 5 -
II.1. <i>Objetivo general</i> .....	- 5 -
II.2. <i>Objetivos específicos</i> .....	- 5 -
<b>III. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	- 6 -
III.1. <i>Vegetación</i> .....	- 6 -
III.2. <i>Modificaciones antrópicas de la vegetación</i> .....	- 21 -
III.3. <i>Clima</i> .....	- 23 -
<b>IV. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	- 24 -
IV.1. <i>Trabajos de campo</i> .....	- 24 -
IV.2. <i>Trabajo de laboratorio</i> .....	- 27 -
IV.3. <i>Recuentos polínicos</i> .....	- 27 -
IV.4. <i>Procesamiento de la información</i> .....	- 32 -
<b>V. RESULTADOS</b> .....	- 34 -
V.1. <i>Análisis de agrupamiento (CA)</i> .....	- 35 -
V.2. <i>Análisis de ordenación (DCA)</i> .....	- 39 -
V.3. <i>Briofitas y pteridofitas</i> .....	- 41 -
V.4. <i>Polen de larga distancia y de especies introducidas</i> .....	- 41 -
<b>VI. DISCUSION</b> .....	- 42 -
VI.1. <i>Pastizales</i> .....	- 43 -
VI.2. <i>Palmares de pastizal</i> .....	- 45 -
VI.3. <i>Bosques ribereños</i> .....	- 46 -
VI.4. <i>Bosques serranos</i> .....	- 47 -
VI.5. <i>Bosques psamófilos</i> .....	- 48 -
VI.6. <i>Matorrales costeros de “Candela”</i> .....	- 49 -

<b>VII. CONCLUSIONES</b> .....	- 50 -
<b>VIII. PERSPECTIVAS</b> .....	- 52 -
<b>IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	- 53 -

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1. a)</b> Provincias fitogeográficas, modificado de Cabrera & Willink (1973); <b>b)</b> Pastizales del Río de la Plata, modificado de León (1991) y Tonello & Prieto (2008). Ubicación del área de estudio.....	7 -
<b>Figura 2.</b> Mapa de vegetación, modificado de Chebataroff (1974), León (1991), Grela (2004), Fagúndez & Lezama (2005) y Gautreau & Lezama (2009). .....	9 -
<b>Figura 3.</b> Sectores geomorfológicos del Uruguay y su continuidad con Río Grande del Sur (modificado de Chebataroff, 1960).....	10 -
<b>Figura 4.</b> Regiones geomorfológicas de Uruguay (Panario, 1988) donde se identificaron unidades de pastizal (Lezama <i>et al.</i> , 2011).....	11 -
<b>Figura 5.</b> Tipos de vegetación de Uruguay. <b>a)</b> Pastizal, Lavalleja; <b>b)</b> Palmar de pastizal de <i>Butia capitata</i> , Rocha; <b>c)</b> Bosque serrano, Lavalleja; <b>d)</b> Bosque ribereño, Río Santa Lucía, Canelones; <b>e)</b> Matorral costero de “Candela”, Punta Espinillo, Montevideo; <b>f)</b> Bosque psamófilo, Perla de Rocha, Rocha; <b>g)</b> Plantación de <i>Eucalyptus</i> sp. y <i>Pinus</i> sp., Rivera. ....	20 -
<b>Figura 6. a)</b> Temperatura media anual (°C); <b>b)</b> Precipitación media anual (mm) para Uruguay, intervalo 1961-1990 (modificado de la Dirección Nacional de Meteorología, 2009).....	23 -
<b>Figura 7.</b> Ubicación de las 46 muestras polínicas de superficie. ....	26 -
<b>Figura 8.</b> Diagrama polínico en porcentaje de los 90 palinomorfos (polen y esporas) para las 46 muestras superficiales. Las muestras están ordenadas de acuerdo con el tipo de vegetación del cual proceden. Códigos de las muestras en Tabla 2.....	34 -
<b>Figura 9.</b> Diagrama polínico en porcentaje de los 23 tipos polínicos seleccionados para los análisis estadísticos para las 46 muestras superficiales. Unidades polínicas según el CA no restringido. Tipos de vegetación. (*) Pastizales ubicados en los campos del sur.....	35 -
<b>Figura 10.</b> Diagrama polínico en porcentaje de los distintos grupos de taxones de acuerdo con el tipo fisonómico dominante y tipo de polinización (en porcentaje) para las 46 muestras de superficie. Concentración polínica total (granos/g). Unidades polínicas definidas por el CA no restringido (Fig. 9). (*) Pastizales ubicados en los campos del sur. ....	36 -

**Figura 11. a)** Primeros dos ejes del *DCA* para las 46 muestras de superficie; **b)**  
Primeros dos ejes del *DCA* para los 23 tipos polínicos.....- 40 -

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Tipos de vegetación de los campos de Uruguay y las condiciones en las que se desarrollan.....	- 12 -
<b>Tabla 2.</b> Ubicación de las 46 muestras polínicas de superficie.....	- 25 -
<b>Tabla 3.</b> Clasificación de los diferentes tipos polínicos en función del tipo de polinización de sus plantas productoras (A, anemófilos; Z, zoófilos).....	- 31 -

**RESUMEN**

Con el objetivo de analizar la relación polen-vegetación de los *campos* de Uruguay (30-35°S y 53,5-58,5°O) se estudiaron 46 muestras superficiales provenientes de diferentes tipos de vegetación: pastizales, palmares de pastizal, bosques ribereños, serranos y psamófilos, y matorrales costeros de “Candela” (*Dodonaea viscosa*), principalmente de la región oriental. Los datos polínicos en porcentajes fueron analizados utilizando *Cluster Analysis* y *Detrended Correspondence Analysis*. Los análisis estadísticos permitieron establecer cinco unidades polínicas que reflejan los diferentes tipos de vegetación. Los pastizales y los palmares de pastizal están caracterizados por Poaceae (50-85%) acompañada por Asteraceae subf. Asteroideae (<30%), Cyperaceae (<20%) y Apiaceae (<10%). Cyperaceae tiene importancia local junto a otras hierbas (Urticaceae y Monocotyledoneae). Los árboles y arbustos están presentes en trazas. Los palmares de pastizal se diferenciaron de los pastizales únicamente por presentar polen de *Butia* (<8%). Los bosques ribereños están caracterizados por taxones exclusivos como *Sebastiania*, *Salix humboldtiana*, *Phyllanthus sellowianus* y hierbas acuáticas (*Myriophyllum*, *Polygonum* y *Nymphoides indica*), junto con Myrtaceae (<65%) y acompañados por Rhamnaceae y *Myrsine*. Los bosques serranos están dominados por hierbas (30-75%), Asteraceae subf. Asteroideae (<45%) y árboles (<45%), estos últimos representados por *Lithraea/Schinus*, Myrtaceae, *Myrsine*, Rhamnaceae y *Allophylus edulis*. Los bosques psamófilos están representados por las mismas variables polínicas que los bosques serranos pero con mayores proporciones de *Ephedra tweediana*, Rhamnaceae, *Myrsine*, *Celtis* y *Lithraea/Schinus*, y menores de Asteraceae subf. Asteroideae. Los matorrales costeros de “Candela” están caracterizados por *Dodonaea viscosa* (35-55%). Las divisiones de los espectros polínicos en diferentes tipos de vegetación se relacionaron principalmente con la disponibilidad de agua, el macrorelieve y el sustrato, y son un reflejo de la heterogeneidad de la vegetación a nivel de paisaje. Este trabajo es el primer estudio de la relación polen-vegetación de los campos de Uruguay a escala regional a partir de muestras superficiales. Constituye un buen modelo para ser utilizado como análogo moderno en la interpretación de los registros polínicos fósiles del Holoceno.

## I. INTRODUCCIÓN

El análisis polínico, el estudio de los granos de polen y esporas, es la principal técnica para las reconstrucciones de la vegetación a largo plazo ( $10^2$ - $10^5$  años) (Seppä, 2007). Esto es debido a la existencia de una relación causal entre los conjuntos polínicos actuales en un ambiente particular y la vegetación que los genera (Prentice, 1988; Jackson, 1994). Por lo tanto, una muestra polínica actual será un reflejo de la vegetación, tanto local como regional, en un área y un tiempo particulares. Sin embargo, la relación polen-vegetación está influenciada por sesgos en la producción, dispersión y preservación, por lo cual la abundancia polínica no debería ser interpretada directamente en términos de abundancia de vegetación (Prentice, 1985).

En las angiospermas y gimnospermas, la pared de los granos de polen cumple una importante función que es la de proteger al gametofito masculino durante la polinización (Moore *et al.*, 1991). En las pteridofitas y briofitas, la pared de las esporas cumple una función similar, protegiendo al futuro gametofito durante su dispersión en busca de un ambiente húmedo y adecuado para su germinación (Moore *et al.*, 1991). En vista de estas funciones, los granos de polen y esporas son de pequeño tamaño (entre 10 y 100 $\mu$ m) y generalmente son producidos en grandes cantidades, lo que aumenta la probabilidad de llevar a cabo exitosamente su función biológica (Fægri & Iversen, 1989). Asimismo, la pared de estos granos de polen y esporas está compuesta por esporopolenina, una sustancia que los hace resistentes y tolerantes a la desecación, y posee aberturas de diverso tipo que le confieren flexibilidad y evitan su ruptura (Moore *et al.*, 1991). La variación de la forma de los granos de polen y esporas, los tipos de aberturas y las diversas ornamentaciones que poseen en la pared proveen los elementos necesarios para determinarlos taxonómicamente (Fægri & Iversen, 1989).

La producción polínica varía ampliamente entre las especies vegetales (Jackson & Williams, 2004). Generalmente, aquellas con polinización anemófila generan cantidades mucho mayores de granos de polen en comparación con las especies cuyos granos son dispersados por animales (Seppä, 2007). En consecuencia, las plantas con gran producción polínica y cuyos granos son dispersados por el viento frecuentemente están sobre-representados en los conjuntos polínicos, mientras que aquellos con polinización zoófila están sub-representados. Asimismo, algunos taxones se encuentran sub-representados pero debido a la baja preservación de sus granos (Jackson & Williams, 2004).

La dispersión polínica depende de varios factores, entre ellos, del mecanismo de polinización (por ejemplo, anemófilo/zoófilo), de la morfología del grano de polen, de la estructura de las anteras de la flor, del modo mediante el cual el grano es liberado a la atmósfera, y de la estructura física de la vegetación y del paisaje (Jackson & Lyford, 1999). En consecuencia se han desarrollado varios modelos teóricos sobre los mecanismos de dispersión polínica que involucran todas estas variables (Tauber, 1965; Jacobson & Bradshaw, 1981; Fægri & Iversen, 1989).

Las asociaciones polínicas actuales preservadas en muestras superficiales de suelos son el resultado final de la interacción de los procesos de producción, dispersión y preservación. Por lo tanto, analizar muestras de sedimento superficial a partir de diferentes tipos de vegetación es una de las metodologías más sencillas y ampliamente utilizadas para estudiar las relaciones actuales polen-vegetación. El análisis de estas asociaciones como indicadores de la vegetación y su posterior comparación con las asociaciones polínicas fósiles brinda una de las aproximaciones más ajustadas para reconstruir las comunidades vegetales y ambientes del pasado.

Si bien existen algunas dificultades en el análisis de la relación polen-vegetación actual de los pastizales, relacionadas con el impacto humano y la limitada resolución taxonómica de algunos tipos polínicos (Tonello & Prieto, 2008), esto no ha impedido la realización de varios trabajos donde se han estudiado las relaciones entre el polen y la vegetación actual, tanto cuantitativa como cualitativamente, en los Pastizales del Río de la Plata. Para las *pampas* se han realizado numerosos trabajos a escala regional (Prieto, 1992, 1996; Tonello & Prieto, 2008, 2009) y local (Stutz & Prieto, 2003; Fontana, 2005), y algunos a microescala para los *campos* del sur de Brasil (Behling *et al.*, 2001; Jeske-Pieruschka *et al.*, 2010). En cambio, para Uruguay existe un único estudio de muestras superficiales del interior de la laguna Chaparral del Departamento de Rocha en relación con las comunidades locales (Masciadri, 2008).

Los pastizales son uno de los biomas naturales más extensos del planeta, con un área global estimada de 39 millones de km<sup>2</sup>, lo que equivale a una cuarta parte de la superficie terrestre (Costanza *et al.*, 1997). Entre los pastizales templados más extensos del planeta se encuentran el sistema de *prairies* de los Grandes Planicies de América del Norte, los *puszta*s del Este de Europa y Mongolia, los *grassvelds* de Sudáfrica, las planicies de Nueva Zelanda y los Pastizales del Río de la Plata en América del Sur (Bilenca & Miñarro, 2004).

Los Pastizales del Río de la Plata se extienden entre los 28° y 38°S y cubren una superficie de aproximadamente 700.000km<sup>2</sup> en las planicies del centro-este de Argentina, Uruguay y las tierras bajas del sur de Brasil (Soriano, 1991). La biodiversidad de estos pastizales es notable, con miles de especies de plantas vasculares, de las cuales aproximadamente 550 corresponden a gramíneas (Poaceae), entre las que se destacan los géneros *Stipa*, *Piptochaetium* y *Paspalum* (Bilenca & Miñarro, 2004). Además, los pastizales se caracterizan por la baja ocurrencia de árboles, los cuales se desarrollan localmente en sitios con mayor contenido de humedad como las riberas de cursos de agua (Paruelo *et al.*, 2007) o en sierras al reparo del viento (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002a).

El estudio de la dispersión polínica y la vegetación de los *campos* de Uruguay a partir del análisis de muestras de sedimento superficial aportará información sobre la relación polen-vegetación actual de una de las regiones de los Pastizales del Río de la Plata que no ha sido estudiada hasta la actualidad, aún cuando representa una importante área de pastizales de Sudamérica. Por otro parte, permitirá interpretar más ajustadamente los registros polínicos del Holoceno en términos de paleovegetación. De acuerdo con las evidencias polínicas, los pastizales han sido la fisonomía predominante en las *pampas* de Argentina y los *campos* de Uruguay desde el Pleistoceno tardío (Prieto, 1996, 2000; Iriarte, 2006; García Rodríguez *et al.*, 2010). En cambio, si bien los pastizales también fueron la vegetación dominante en los *campos* del sur de Brasil, a partir de aproximadamente 1.500 <sup>14</sup>C años AP se registró para esa región un incremento de árboles y arbustos (Ledru *et al.*, 1998; Behling, 2002; Behling *et al.*, 2005, 2007). La presencia local de diferentes tipos de bosques en los pastizales no ha sido registrada en las secuencias fósiles estudiadas en el sureste de Uruguay (Iriarte, 2006; García-Rodríguez *et al.*, 2010). El estudio del registro polínico de nuevas secuencias fósiles en otros sectores de los *campos* de Uruguay permitirá reconstruir la historia de la vegetación del Holoceno y posiblemente registrar el momento en que los tipos de vegetación arbóreo-arbustivos se establecieron en la región, utilizando el modelo polen-vegetación actual, desarrollado en esta tesis, como análogo moderno.

## II. OBJETIVOS

### II.1. *Objetivo general*

Estudiar la relación polen-vegetación actual en los *campos* de Uruguay.

### II.2. *Objetivos específicos*

1. Analizar los espectros polínicos actuales de diferentes tipos de vegetación, principalmente de la zona oriental del Uruguay: pastizales; palmares de pastizal; bosques ribereños, serranos y psamófilos; y matorrales costeros de “Candela”.
2. Poner a prueba la correspondencia entre los conjuntos polínicos y los tipos de vegetación.
3. Construir un modelo analógico para utilizar en la futura interpretación de registros polínicos fósiles del Holoceno.

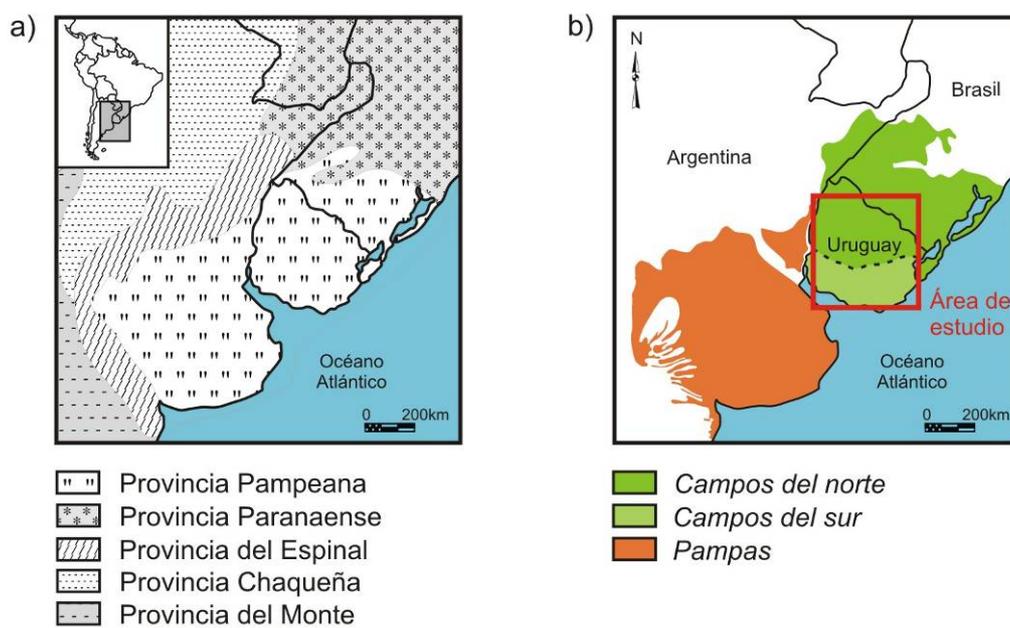
### III. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO

#### III.1. Vegetación

El área de estudio comprende el territorio de Uruguay, aproximadamente entre 30° y 35° de latitud sur y entre 53,5° y 58,5° de longitud oeste. Desde el punto de vista fitogeográfico corresponde a la Provincia Pampeana, Distrito Uruguayense (Cabrera & Willink, 1973) (Fig. 1). La Provincia Pampeana fue definida sobre la base de las características fisonómicas de la vegetación dominante, una estepa o pseudoestepa dominada por gramíneas, entre las que crecen numerosas especies herbáceas y algunos sufrútices y arbustos (Cabrera & Willink, 1973). La comunidad climax potencial del Distrito Uruguayense es la pradera de flechillas o “flechillar” en la cual predominan especies del género *Stipa* asociadas con otras gramíneas pertenecientes a los géneros *Poa*, *Eragrostis* y *Piptochaetium*, entre otros de origen tropical (Cabrera & Willink, 1973). Estos autores mencionan dentro de este distrito numerosas comunidades edáficas, como selvas ribereñas en los márgenes de los ríos, semejantes a las de la Provincia Paranaense aunque empobrecidas de norte a sur; bosques edáficos xerófilos sobre las barrancas de los ríos con elementos del Espinal; bosques o matorrales en las serranías; y numerosas comunidades hidrófilas, como pajonales y juncuales, y psamófilas, en dunas y suelos arenosos.

Chebataroff (1960) sostuvo que el territorio uruguayo no debería vincularse completamente con la Provincia Pampeana, y propuso que se integrara con el sur de Río Grande del Sur y la Mesopotamia argentina en una Provincia fitogeográfica que denominó Uruguayense. El área se correspondería a grandes rasgos con la del Distrito Uruguayense (Cabrera & Willink, 1973). Teniendo en cuenta la penetración de vegetación tropical a través de los ríos Paraná y Uruguay, Chebataroff (1960) propuso subdividir la Provincia Uruguayense en un sector Occidental, que incluye el margen del río Uruguay y la Mesopotamia argentina, mientras que el resto del Uruguay y el sur de Río Grande del Sur constituirían el sector Oriental. En este mismo sentido, Grela (2004) propuso, sobre la base de la composición dendroflorística, que Uruguay no debería incluirse completamente en la Provincia Pampeana. Según este autor la franja relativamente estrecha que ocupa el este del río Uruguay, incluyendo su margen, debería considerarse transicional entre las provincias fitogeográficas Chaqueña y Paranaense, mientras que algunos sectores del noreste y este de Uruguay deberían incluirse en la Provincia Paranaense (Figs. 1a y 2). Además, la presencia de

*Agarista eucalyptoides* y *Butia paraguayensis* que se desarrollan únicamente en las laderas y cimas de algunos cerros chatos del noreste permitirían suponer vínculos con la Provincia fitogeográfica del Cerrado del centro de Brasil (Grela, 2004) (Fig. 2).



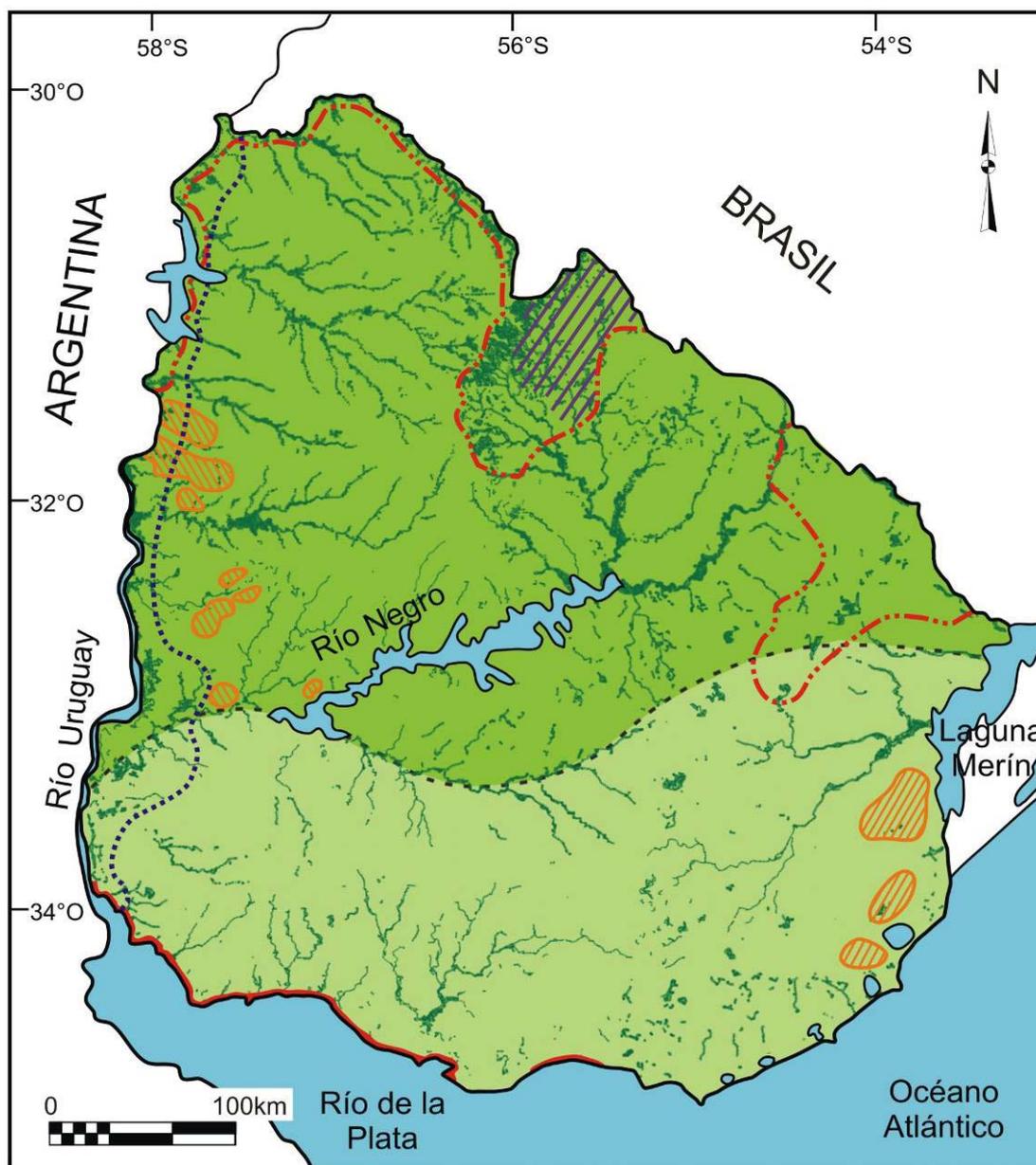
**Figura 1. a)** Provincias fitogeográficas, modificado de Cabrera & Willink (1973); **b)** Pastizales del Río de la Plata, modificado de León (1991) y Tonello & Prieto (2008). Ubicación del área de estudio.

Soriano (1991) propuso denominar a los pastizales subhúmedos templados del este de Sudamérica como Pastizales del Río de la Plata, equivalente a una provincia fitogeográfica, y los dividió en dos regiones: (1) las *pampas*, que ocupan el territorio de la provincia de Buenos Aires y partes de las provincias de Entre Ríos, Santa Fe, Córdoba, La Pampa y San Luis en Argentina; y (2) los *campos* de Uruguay y el sur de Río Grande del Sur (Brasil) (Fig. 1b). Los Pastizales del Río de la Plata son una de las zonas de pastizales determinados climáticamente más extensas del mundo (ca. 700.000km<sup>2</sup>), y constituye una de las áreas de mayor riqueza de especies de gramíneas a nivel mundial (Bilenca & Miñarro, 2004).

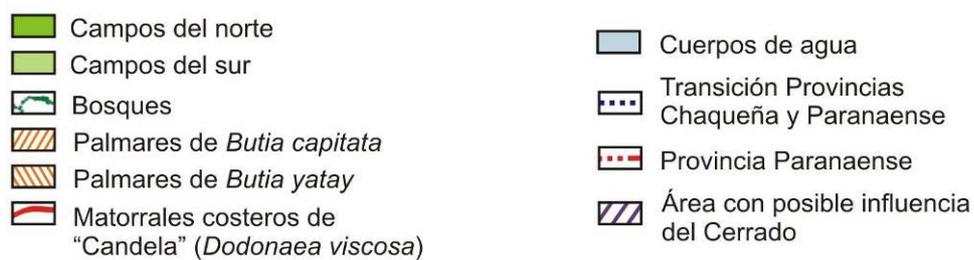
Aunque la región de los Pastizales del Río de la Plata es considerada generalmente como fisonómica y topográficamente uniforme, se pueden reconocer varias sub-regiones sobre la base de las características geomorfológicas, hidrológicas, geológicas, fisiográficas y

edáficas, y del desarrollo de la vegetación natural y el uso antrópico de la tierra (León, 1991). Según esta subdivisión, Uruguay estaría comprendido en las sub-regiones *campos del norte* y *del sur* (Fig. 1b), caracterizadas por la elevada importancia relativa de gramíneas C<sub>4</sub> y especies leñosas (León, 1991). En general, la región de los *campos* tiene una notable continuidad geológica con el sur de Río Grande del Sur, que se manifiesta en las características geomorfológicas, fisiográficas y edáficas (Chebataroff, 1960) (Fig. 3). El basamento cristalino que aflora en las serranías uruguayas se continúa hacia el Brasil por el *Planalto sul-riograndense*, al igual que otros tres sectores geomorfológicos compartidos: los mantos de basalto de la *Serra Geral*, la penillanura sedimentaria de la *Depressão central gaucha*, y las *Planicies costeras* (Roesch *et al.*, 2009) (Fig. 3). Cada sector opera como una vía de conexión florística que condiciona la distribución de muchas especies vegetales, principalmente las arbóreas y arbustivas, y permite que algunas alcancen en Uruguay el límite sur de su distribución natural y por lo tanto no se registran en las *pampas* (Grela, 2004; Brussa & Grela, 2007). Así, la región de los *campos* está caracterizada por una elevada importancia relativa de especies leñosas que gradualmente van disminuyendo de norte a sur, una de las características que permitió su subdivisión en *campos del norte* y *del sur* (León, 1991), delimitados por los ríos Negro y Yí y hasta el extremo norte de la laguna Merín (Figs. 1b y 2). Los *campos del norte* presentan un predominio de gramíneas de las tribus Andropogoneae y Paniceae (*e.g.*: *Andropogon*, *Schizachyrium*, *Axonopus* y *Paspalum*), mientras que especies de flechillas (*e.g.*: *Stipa*, *Piptochaetum* y *Aristida*) son frecuentes en los *campos del sur* (León, 1991).

En contraposición, la región de las *pampas* no es tan diversa desde el punto de vista geológico. Presenta una espesa cubierta sedimentaria loésica y arcillosa que sepulta el basamento, que se encuentra entre 300 y 5.000m de profundidad, el cual solamente aflora en algunas sierras del sudeste y sudoeste de la región (León, 1991). La riqueza de especies de plantas vasculares en las *pampas* es menor que en los *campos* (*ca.* 1.600 y 2.500-3.000, respectivamente) (Bilenca & Miñarro, 2004).



Pastizales del Río de la Plata - Provincia Pampeana

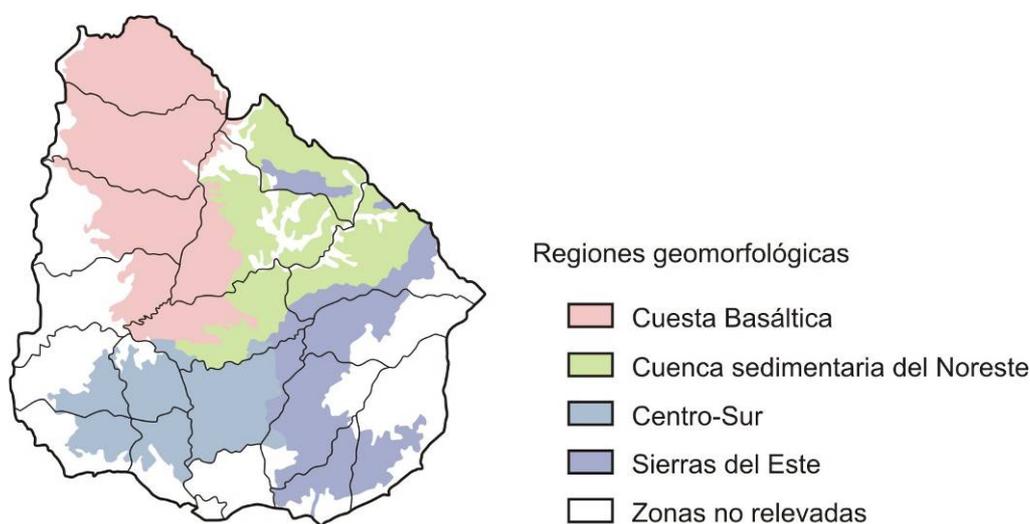


**Figura 2.** Mapa de vegetación, modificado de Chebataroff (1974), León (1991), Grela (2004), Fagúndez & Lezama (2005) y Gautreau & Lezama (2009).



patrones de distribución espacial de las grandes unidades geomorfológicas de Uruguay. Ambos trabajos mostraron que la heterogeneidad de la vegetación tiene una relación directa con el tipo de sustrato y no con las variables climáticas.

Aún cuando las condiciones climáticas y las características edáficas son similares a otras regiones del mundo en donde el bioma potencial es el bosque, los tipos de suelos y su capacidad de retención de agua, los períodos cortos de sequía, las heladas y los vientos son considerados determinantes para explicar el dominio de los pastizales en Uruguay (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002a). Los bosques nativos, junto con los palmares, cubren 752.000 ha, que corresponde al 4,3% de la superficie del país (Petraglia & Dell'Acqua, 2006) (Fig. 2). La vegetación leñosa (arbórea y arbustiva) está compuesta por aproximadamente 250 especies y no responde a los esquemas clásicos de “pertenencia” a determinados tipos de vegetación, sino que las especies aparecen indistintamente en varios tipos, algunas veces notoriamente contrastantes (Grela & Brussa, 2003; Brussa & Grela, 2004). La ocurrencia de una especie en un tipo vegetacional determinado depende más de su ubicación geográfica que de la fisonomía de la vegetación a la que pertenece (Grela & Brussa, 2003).



**Figura 4.** Regiones geomorfológicas de Uruguay (Panario, 1988) donde se identificaron unidades de pastizal (Lezama *et al.*, 2011).

En consecuencia para esta tesis se ha adoptado la clasificación propuesta por León (1991) de incluir a Uruguay dentro de la región de los *campos* de los Pastizales del Río de la Plata, y se han considerado grandes tipos de vegetación definidos a partir de la fisonomía dominante (pastizales, matorrales y bosques), de la ubicación topográfica (bosques ribereños, serranos, psamófilos) y de la presencia de ciertas especies dominantes (palmares) (Carrere, 1990; Sganga, 1994; Brussa & Grela, 2007).

Los pastizales ocupan el 76% de la superficie de Uruguay y constituyen el tipo de vegetación más extendido del país (MGAP-DIEA, 2000). Localmente y en forma fragmentada se desarrollan árboles y arbustos que ocasionalmente forman densas comunidades denominadas *bosques* (Grela, 2004). Así, en ambientes con mayor contenido de humedad, como en los márgenes de los cursos de agua que frecuentemente atraviesan los *campos*, se desarrollan *bosques ribereños*; en las serranías con suelos poco profundos, alto grado de rocosidad y déficit hídrico se desarrollan los *bosques serranos*; y en los arenales costeros, donde son frecuentes la alta salinidad y los fuertes vientos que provocan la abrasión por el impacto de las partículas de arena, se desarrollan *bosques psamófilos* (Tabla 1).

**Tabla 1.** Tipos de vegetación de los *campos* de Uruguay y las condiciones en las que se desarrollan.

Tipos de vegetación	Condiciones para el desarrollo
<b>REGIONAL</b>	
Pastizales	Capacidad de retención de agua de suelos (disponibilidad de agua y régimen de drenaje); períodos cortos de sequía; heladas
<b>LOCAL</b>	
Palmares de <i>Butia capitata</i>	Zonas bajas o anegadizas
Palmares de <i>Butia yatay</i>	Suelos arenosos
Bosques serranos	Suelos poco profundos; gran rocosidad; déficit hídrico
Bosques ribereños	Elevada disponibilidad hídrica del sustrato
Bosques psamófilos Matorrales costeros de “Candela” ( <i>Dodonaea viscosa</i> )	Suelo arenoso; salinidad elevada; abrasión

## Pastizales

Los pastizales se desarrollan en relieves llanos o levemente ondulados, en colinas, lomadas y cerros (Fig. 5a). Están compuestos por alrededor de 2.000 especies con una gran diversidad de caracteres y ciclos vegetativos (Brussa & Grela, 2007). Este número de especies es sensiblemente mayor si se lo compara con las *pampas* (Grela, 2004). Las familias más importantes, en cuanto a número de especies, son Poaceae (ca. 400 especies), Asteraceae, Cyperaceae, Fabaceae y Lamiaceae (del Puerto, 1987; Brussa & Grela, 2007). Los pastizales generalmente se presentan formando dos estratos relativamente bien definidos: el inferior, compuesto por gramíneas tiernas, estoloníferas y/o rizomatosas y otras herbáceas graminoides o no; y el superior, conformado por gramíneas de mayor porte, cespitosas y de rizomas cortos y otras hierbas altas o sub-arbustos, pertenecientes a géneros tales como *Baccharis* (Asteraceae) y *Eryngium* (Apiaceae) (Brussa & Grela, 2007). En ocasiones, los pastizales se encuentran acompañados por chircales de *Eupatorium buniifolium* (Asteraceae) (IMM-MVJB, 2008).

Lezama *et al.* (2011) describieron la heterogeneidad de los pastizales naturales en cuatro regiones geomorfológicas que representan la mayor parte del territorio (Fig. 4) dentro de las cuales identificaron grandes *unidades de pastizal* asociadas fundamentalmente a la variación macrotopográfica y edáfica que ocurre a escala de paisaje, relacionados fundamentalmente con la disponibilidad de agua y el régimen de drenaje. La importancia de las floras locales en la diferenciación de estas unidades no es muy relevante, siendo las especies exclusivas escasas y poco abundantes.

En la región de la Cuesta Basáltica los pastizales cubren el 80-95% de la superficie. Esta región presenta un relieve de colinas, lomadas, serranías y quebradas. La familia más numerosa es Poaceae, acompañada por Asteraceae. Los géneros más representados en número de especies son *Stipa*, *Paspalum*, *Aristida*, *Conyza* y *Piptochaetium*. Los taxones más frecuentes son *Dichondra sericea*, *Plantago myosuroides*, *Vulpia australis*, *Briza subaristata* y *Sisyrinchium* sp.. Las especies exclusivas, presentes en baja frecuencia y abundancia, son *Tridens hackelii*, *Stipa longicoronata*, *S. leptocoronata*, *Ditaxis acaulis*, *D. rhizantha*, *Lippia coarctata* y *Guilleminea elongata* (Lezama *et al.*, 2011).

En la región Centro-Sur la mayor extensión de pastizales se encuentra en el sector noreste (90%), mientras que las menores están en el suroeste (50%). La región presenta un relieve ondulado con predominio de lomas irregulares de formas redondeadas. La familia más

numerosa es Poaceae, acompañada por Asteraceae. Los géneros más importantes en número de especies son *Stipa*, *Aristida*, *Baccharis* y *Paspalum*. Las especies con mayor ocurrencia son *Paspalum notatum*, *Herbertia lahue*, *Bothriochloa laguroides*, *Dichondra sericea* y *Briza minor*. No se registra ninguna especie exclusiva en esta región (Lezama *et al.*, 2011).

En la región de Sierras del Este e Isla Cristalina de Rivera los pastizales y pastizales arbustivos son las formaciones vegetales dominantes (90%), aunque localmente algunos arbustales y bosques pueden adquirir importancia en términos de superficie. Esta región es la que presenta mayor energía de relieve del territorio uruguayo y es la más heterogénea. La familia más numerosa es Poaceae, acompañada por Asteraceae. Los géneros más representados son *Aristida*, *Stipa* y *Baccharis*. Las especies más frecuentes son *Piptochaetium montevidense*, *Richardia humistrata*, *Chevreulia sarmentosa*, *Dichondra sericea* y *Paspalum notatum*, y las exclusivas *Eupatorium serratum*, *Baccharis* af. *crispa*, *Plantago commersoniana*, *Aristida* af. *flaccida*, *Erianthecium bulbosum* y *Galium ostenianum*, todas raras (excepto *Eupatorium serratum*) (Lezama *et al.*, 2011).

Los pastizales ocupan aproximadamente el 85% de la superficie de la Cuenca Sedimentaria del Noreste, compuesta por lomadas fuertes y colinas. Los géneros más representados en número de especies son *Paspalum*, *Stipa* y *Aristida*. Las especies más frecuentes son *Paspalum notatum*, *Mnesithea selloana*, *Piptochaetium montevidense*, *Chevreulia sarmentosa* y *Dichondra sericea* (Lezama *et al.*, 2011).

### Palmares

Los palmares se caracterizan por la presencia de un estrato arbóreo de baja cobertura, formado por individuos de la familia Arecaceae que se encuentran lo suficientemente separados entre sí como para permitir el desarrollo de un estrato herbáceo de tipo pastizal (Escudero, 2004; Brussa & Grela, 2007) (Fig. 5b). Este “palmar de pastizal” se diferencia de aquellos que están asociados con especies arbóreas (como *Allophylus edulis*, *Scutia buxifolia* y *Blepharocalyx salicifolius*), arbustivas (como *Colletia paradoxa* y *Daphnopsis racemosa*) y helechos, que son denominados “bosque de palmar” y muy raros de encontrar en la actualidad (Geymonat & Rocha, 2009). El ecotono entre ambos palmares se denomina “palmar de parque” (Geymonat & Rocha, 2009).

Dos especies forman extensos palmares en Uruguay, cuyas áreas de distribución no se superponen (Fig. 2). Los palmares de *Butia capitata* cubren aproximadamente 70.000 ha en la

cuenca de la Laguna Merín, se desarrollan en zonas bajas o anegadizas, y se extienden hacia la laguna dos Patos en Brasil (Chebataroff, 1960; Geymonat & Rocha, 2009; Gaiero, 2010). Los palmares de *Butia yatay*, de menor extensión (ca. 2.500 ha) se localizan en suelos arenosos de las planicies del oeste (Chebataroff, 1960) y se continúan en la provincia de Entre Ríos de Argentina, donde su extensión es mucho mayor.

### Bosques serranos

Los bosques serranos se desarrollan en las sierras, constituidas normalmente por cerros alineados y soldados por sus bases (Chebataroff, 1969), y cuyas laderas tienen alto grado de rocosidad y suelos poco profundos (Escudero, 2004; Brussa & Grela, 2007) (Fig. 5c). Típicamente se presentan en pequeños parches, más o menos circulares, formados por unos pocos árboles y arbustos y separados por vegetación herbácea y sub-arbustiva (Brussa & Grela, 2007). Están caracterizados por especies xerófitas, adaptadas al déficit hídrico, y presentan un estrato arbóreo con una cobertura variable y dependiente principalmente de la posición topográfica y el contenido de humedad. En la ladera baja, los árboles alcanzan un mayor desarrollo debido a la protección del relieve y la mayor disponibilidad hídrica. A medida que el bosque se aproxima a la cima, se reduce el porte de los árboles y se hacen más achaparrados, mientras que la abundancia de arbustos aumenta. Algunos árboles característicos, aunque no exclusivos, son *Scutia buxifolia*, *Celtis ehrenbergiana*, *Lithraea molleoides*, *Schinus* spp. y *Myrsine* spp. (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002a; Brussa & Grela, 2007). Están presentes arbustos como *Heterothalamus alienus*, *Dodonaea viscosa*, *Daphnopsis racemosa*, *Baccharis* spp. y *Croton* spp., además de algunas trepadoras, parásitas (*Tripodanthus acutifolius*) y pteridofitas (e.g.: *Doryopteris concolor*, *Rumohra adiantiformis*, *Pleopeltis hirsutissima* y *Microgramma squamulosa*) (Brussa & Grela, 2007).

En los cerros chatos, restringidos al noreste del país, además de los taxones mencionados se desarrollan especies exclusivas, como *Butia paraguayensis* y *Agarista eucalyptoides*, componentes de la Provincia fitogeográfica del Cerrado de Brasil. En consecuencia, Brussa & Grela (2007) propusieron que los bosques y matorrales de los cerros chatos deberían ser considerados como un tipo de vegetación particular. Asimismo, si bien en las laderas del cerro Miriñaque (Rivera) se desarrollan bosquecillos serranos, en su cima existe una población de *Butia paraguayensis* conformada por 175 individuos (Gaiero, 2010) que Brussa & Grela (2007) consideran como un pequeño palmar.

### Bosques ribereños

Desde las zonas elevadas descienden numerosos cursos de agua que conforman una densa red hidrográfica que se extiende por todo el Uruguay y en cuyos márgenes se desarrollan bosques ribereños (Evia & Gudynas, 2000) (Fig. 5d). Fisonómicamente son franjas de vegetación arbórea cuyo ancho depende de las condiciones geológicas, topográficas y edáficas del lugar, que a su vez determinan las condiciones de humedad y en última instancia la distribución de las especies a lo ancho de la misma, ya que éstas lo hacen de acuerdo a sus requerimientos hídricos (Brussa & Grela, 2007). Así, la franja más próxima al curso de agua está compuesta por especies hidrófilas exclusivas de estos bosques, con sus raíces en contacto directo con el agua o que están afectadas por las inundaciones periódicas, como *Salix humboldtiana*, *Cephalanthus glabrathus*, *Phyllanthus sellowianus*, *Sebastiania commersoniana*, *Pouteria salicifolia* y *Erythrina crista-galli* (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002a; Brussa & Grela, 2007). En zonas más alejadas y menos húmedas suelen vivir taxones compartidos con otros tipos de vegetación, como *Lithraea molleoides*, *Schinus longifolia*, *Allophylus edulis*, *Celtis ehrenbergiana*, *Myrsine laetevirens*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Scutia buxifolia* y *Ocotea* spp. (Brussa & Grela, 2007). Los límites entre estas franjas no son netos sino que se trata de transiciones graduales. El estrato herbáceo está compuesto por helechos (e.g.: *Blechnum brasiliense*), hierbas (e.g.: Poaceae y Asteraceae), pequeños arbustos y plántulas de árboles mayores (Brussa & Grela, 2007). La flora de epífitas (e.g.: *Microgramma squamulosa* y *Pleopeltis pleopeltifolia*), trepadoras y parásitas (e.g.: *Tripodanthus acutifolius*) puede ser muy abundante. La palmera *Syagrus romanzoffiana* frecuentemente vive asociada a estos bosques (Brussa & Grela, 2007).

El límite de los bosques ribereños con los pastizales puede ser nítido o poco delimitado, con una zona intermedia de transición en la que crecen pajonales (comunidades de gramíneas de alto porte y que forman grandes maciegas) entre las que predominan *Paspalum quadrifarium* y *Coleataenia prionitis*, y arbustos de los géneros *Baccharidastrum* y *Baccharis* (del Puerto, 1987; Brussa & Grela, 2007).

Los bosques ribereños del curso medio del río Uruguay y sus afluentes constituyen un tipo de asociación particular debido a un enriquecimiento florístico a partir de las regiones subtropicales, ya que el río actúa como aporte diseminador (IMM-MVJB, 2008).

### Bosques y matorrales psamófilos

Los matorrales y bosques psamófilos costeros están asociados a los arenales que se extienden a lo largo de la costa del Río de la Plata, del Océano Atlántico y de algunas lagunas litorales (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999; Escudero, 2004; Brussa & Grela, 2007). Los matorrales se desarrollan en las dunas semifijas y fijas, mientras que los bosques se ubican a resguardo entre los médanos (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999). Los individuos que los componen son bajos y achaparrados, y poseen adaptaciones morfológicas en respuesta a distintos factores abióticos a los que están constantemente sometidos, como fuertes vientos, alta salinidad, y la abrasión por el impacto de las partículas de arena (Escudero, 2004). Los helechos no son característicos de estos ambientes y están representados por *Adiantopsis chlorophylla*, *Microgramma vacciniifolia*, *Pleopeltis hirsutissima* y *Rumohra adiantiformis* (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999).

Los matorrales psamófilos costeros están constituidos por plantas leñosas arbustivas y sub-arbustivas (Alonso-Paz & Bassagoda, 2002b), y se clasifican en matorrales espinosos y de “Candela” (*Dodonaea viscosa*). Los matorrales espinosos presentan una fisonomía achaparrada y especies en su mayoría espinosas, como *Colletia paradoxa*, *Schinus engleri* var. *uruguayensis*, *Celtis iguanaea* y *Scutia buxifolia*, y es común encontrar a la única gimnosperma nativa *Ephedra tweediana* y varias cactáceas (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999). Se desarrolla en forma muy fragmentada y en parches reducidos (Fagúndez & Lezama, 2005). Los matorrales costeros de “Candela” (Fig. 5e) presentan un estrato arbustivo de *Dodonaea viscosa* (“Candela”), de uno a dos metros de altura, y un estrato herbáceo dominado por gramíneas entre las que se destacan *Panicum racemosum*, *Aristida circinalis*, *Andropogon selloanus*, *Schizachyrium microstachyum*, *Axonopus suffultus* y *Eustachys retusa* (Chebataroff, 1960; Fagúndez & Lezama, 2005). Se distribuyen a lo largo del litoral del Río de la Plata (Fagúndez & Lezama, 2005) (Fig. 2).

Por otra parte, los bosques psamófilos están constituidos por especies como *Myrsine laetevirens*, *Lithraea brasiliensis*, *Schinus longifolia*, *Scutia buxifolia*, *Colletia paradoxa*, *Blepharocalyx salicifolius* y *Daphnopsis racemosa*, compartidas con los bosques serranos y ribereños del sur del Uruguay (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999; Delfino *et al.*, 2005) (Fig. 5f). Sin embargo, la presencia exclusiva de especies como *Rollinia maritima* y *Varronia curassavica* en el sector de la costa atlántica, básicamente en el departamento de Rocha, le confiere a estos bosques características florísticas que los vinculan con la vegetación de

*restinga* de Brasil (Seeliger, 1992; Alonso-Paz & Bassagoda, 2002b; Brussa & Grela, 2007). Si bien *Sideroxylon obtusifolium* no se desarrolla exclusivamente en los bosques costeros, ya que también está presente entorno al río Cuareim, esta especie también los vincula con la vegetación de *restinga*. Estos bosques son relativamente bajos y achaparrados, sobre todo en su frente oceánico, debido a la influencia de los vientos fuertes dominantes del suroeste en invierno (Delfino *et al.*, 2005). Frecuentemente el suelo tiene un tapiz herbáceo constituido por *Oplismenus hirtellus* y *Carex sellowiana* (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999). Estos bosques además presentan trepadoras y epífitas (Fagúndez & Lezama, 2005).

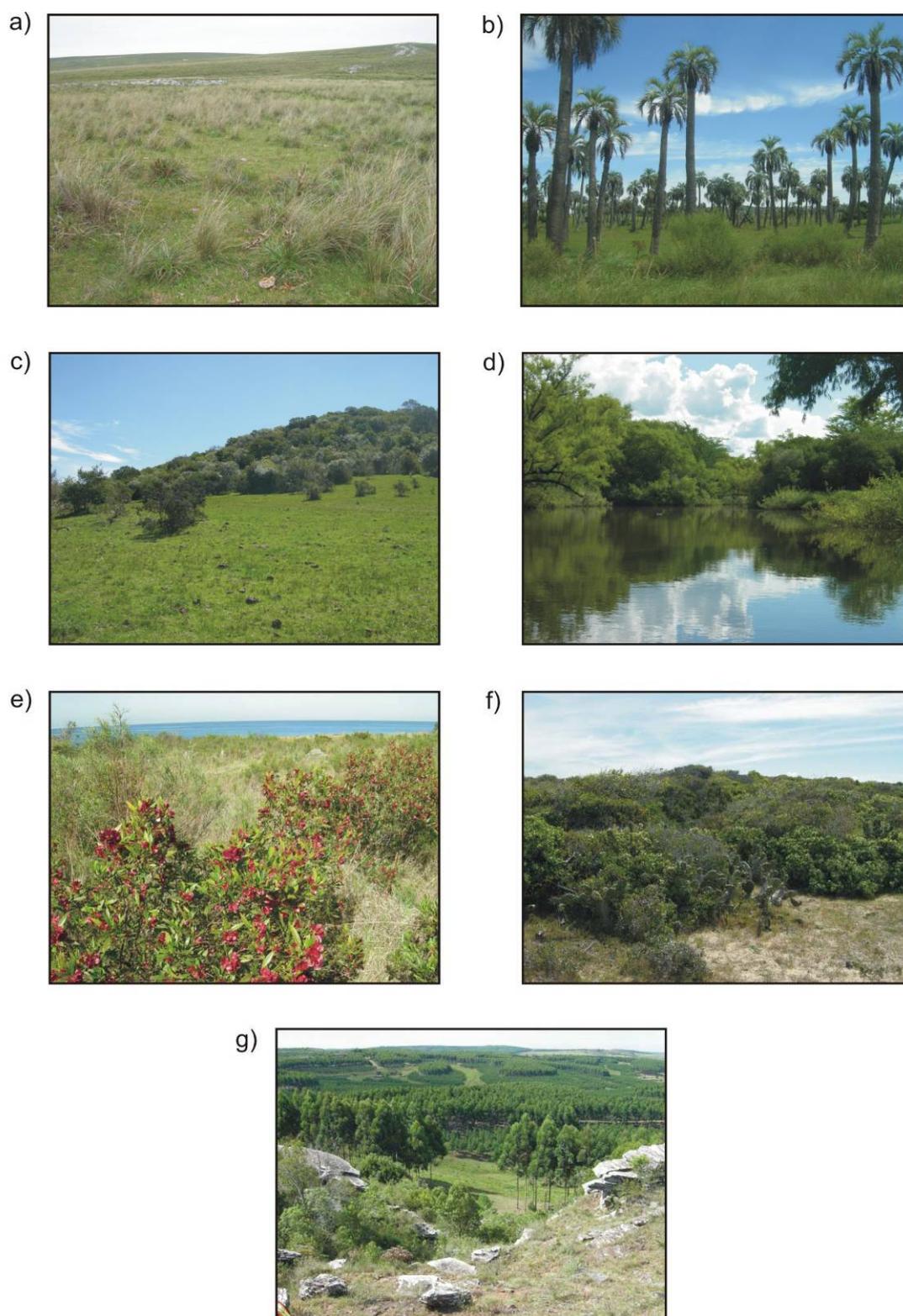
Sobre la base de todo el análisis presentado se confeccionó el mapa de vegetación (Fig. 2) que se utilizó para los muestreos polínicos.

#### Vínculos florísticos con Río Grande del Sur

La sub-región de los *campos del norte* de los Pastizales del Río de la Plata incluyen la porción sur de Río Grande del Sur que corresponde a uno de los seis biomas brasileños: el Bioma Pampa (Overbeck *et al.*, 2007). Asimismo, la vegetación característica de los *campos* también está presente al sur del Bioma Mata Atlántica, aunque allí no es dominante y se desarrolla en forma reducida y fragmentada (IBGE, 2003; Overbeck *et al.*, 2007).

Particularmente, las regiones de la *Serra Geral* y la *Depressão Central Gaucha* (Fig. 3) son denominadas *campos da campanha* y *campos da Depressão*, respectivamente (Crawshaw *et al.*, 2007), y están caracterizadas por pastizales donde dominan especies de gramíneas de los géneros *Paspalum*, *Axonopus*, *Mnesithea*, *Leersia* y *Luziola* (Oliveira, 2009). Por otra parte, los tipos de vegetación locales que se desarrollan en Uruguay también están presentes en Brasil, vinculados por los distintos sectores geomorfológicos que comparten (Fig. 3). Los pastizales y los bosques serranos que se desarrollan en la región de serranías del sureste de Uruguay se continúan por el *Planalto sul-riograndense* en lo que se denomina *Mosaico Campo-Floresta* (IBGE, 2003; PROBIO, 2007), y que según Cordeiro & Hasenack (2009) constituye el paisaje típico de la zona. Ocurre sobre suelos poco profundos con afloramientos rocosos. Asimismo, los bosques ribereños que acompañan los numerosos cursos de agua en los *campos* son muy abundantes en la *Depressão central gaucha* (IBGE, 2003) (Fig. 3). Por otra parte, las *Planicies costeras* y la vegetación asociada también se

continúan hacia la costa de Río Grande del Sur (IBGE, 2003; Roesch *et al.*, 2009) (Fig. 3). En estas planicies están presentes los palmares de *Butia capitata* que alcanzan la laguna dos Patos (Geymonat & Rocha, 2009; Oliveira, 2009).



**Figura 5.** Tipos de vegetación de Uruguay. **a)** Pastizal, Lavalleja; **b)** Palmar de pastizal de *Butia capitata*, Rocha; **c)** Bosque serrano, Lavalleja; **d)** Bosque ribereño, Río Santa Lucía, Canelones; **e)** Matorral costero de “Candela”, Punta Espinillo, Montevideo; **f)** Bosque psamófilo, Perla de Rocha, Rocha; **g)** Plantación de *Eucalyptus* sp. y *Pinus* sp., Rivera.

### III.2. Modificaciones antrópicas de la vegetación

El uso antrópico de la tierra ha cambiado la estructura de las comunidades a través de la introducción de especies exóticas y la conversión de áreas nativas en áreas de pastoreo, campos de cultivo y, más recientemente, por el establecimientos de forestaciones. El creciente desarrollo urbano y turístico también tiene un fuerte impacto en la vegetación.

La vegetación de los pastizales sufrió modificaciones en sus características florísticas y estructurales desde el arribo de los europeos en el siglo XVI (Paruelo *et al.*, 2004). Los disturbios han causado un cambio en la composición de especies, en parte debido a la introducción de especies exóticas que han colonizado y dominado diferentes comunidades vegetales. Por ejemplo, la gramilla brava *Cynodon dactylon* y el raigrás *Lolium multiflorum*, originarias de Europa y Asia, actualmente crecen en forma espontánea en los *campos* de Uruguay (del Puerto, 1969).

Desde mediados del siglo XVII, el ganado vacuno se dispersó y multiplicó (Geymonat & Rocha, 2009), y en la actualidad prácticamente no existen zonas donde la actividad ganadera no se manifieste, aunque sea de manera parcial (Pereira *et al.*, 1998). Por otra parte, la agricultura extensiva de secano, básicamente cerealera y de oleaginosas, tiene una fuerte localización en el litoral oeste del Uruguay (Pereira *et al.*, 1998). El cultivo de arroz se encuentra básicamente en la cuenca de la laguna Merín y en el norte del país. En el sur se desarrollan las plantaciones de árboles frutales, los viñedos y la horticultura (ésta también presente entorno a centros urbanos). La superficie citrícola se desarrolla en el norte y en el sur del país. Todas estas actividades antrópicas han alterado la vegetación del Uruguay.

La forestación con *Eucalyptus* spp. y *Pinus* spp. comenzó hacia fines del siglo XIX (Panario & Gutiérrez, 2007). Luego de una primera ley forestal en 1966 y de beneficios tributarios que impulsaron la actividad forestal, ésta se instaló y desde entonces el área plantada aumentó año tras año (Panario & Gutiérrez, 2007). Hasta el 2006, aproximadamente 560.000 ha presentaban plantaciones industriales (Petraglia & Dell'Acqua, 2006), basadas en la utilización de géneros y especies que manifiestan excelentes tasas de crecimiento en el país, fundamentalmente *Eucalyptus* (básicamente *E. globulus* y *E. grandis*, con aproximadamente un 45% y 24% del total forestado, respectivamente) y *Pinus* (*P. elliottii* y *P. taeda*, ambos suman el 31% del total) (Petraglia & Dell'Acqua, 2006) (Fig. 5g). Por otra parte, las plantaciones con géneros de la familia Salicaceae (*Populus* spp. y *Salix* spp.) no superan el 1% y se concentran en el departamento de San José (Petraglia & Dell'Acqua, 2006). Asimismo, en la costa son frecuentes las plantaciones con *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. y *Acacia longifolia*, que comenzaron a mediados del siglo XX para controlar la invasión de

campos de pastoreo por dunas transgresivas y luego se extendieron como condición previa a la urbanización (Panario & Gutiérrez, 2005).

Si bien no hay información de cómo era la vegetación con anterioridad a la introducción de la ganadería en el siglo XVII, que ha sido el factor de impacto más intenso, es presumible que los pastizales hayan sido el tipo de vegetación dominante y que la vegetación leñosa ocupara una superficie mayor que la actual (del Puerto, 1987).

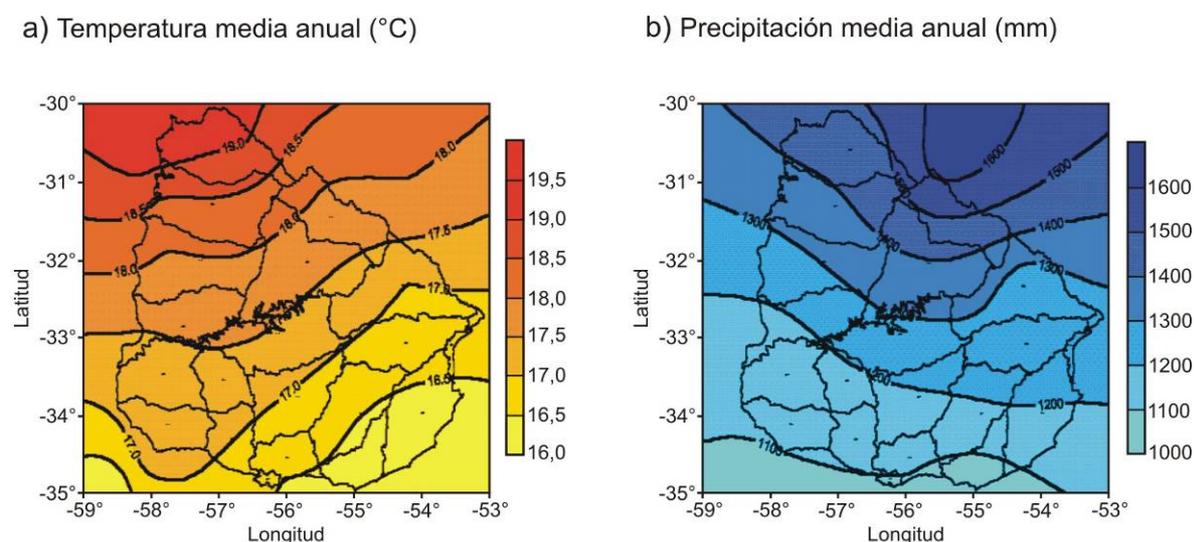
A pesar de que actualmente todos los tipos de vegetación nativos del Uruguay están en peligro de extinción, fundamentalmente por las actividades antrópicas, probablemente los que se encuentran más amenazados son los bosques y matorrales psamófilos y los palmares. El gran desarrollo urbano y turístico en las áreas costeras ha fragmentado las tierras y limitado la vegetación original a unas pocas áreas relictuales (Delfino & Masciadri, 2005; Fagúndez & Lezama, 2005). Respecto a los palmares, se ha estimado que los ejemplares más antiguos de *Butia capitata* en Rocha poseen entre 200 y 300 años, pero sus poblaciones están disminuyendo gradualmente (Geymonat & Rocha, 2009). Si bien las causas de este deterioro son múltiples y en muchos casos acumulativas, la más importante se ha atribuido a la acción del ganado, que compacta y modifica el suelo e ingiere las plántulas e individuos inmaduros, pero también a la quema de los campos y a la disminución y extinción de poblaciones de animales nativos que resultarían beneficiosas a la palma, escarificando y dispersando las semillas (Geymonat & Rocha, 2009).

Sin embargo, aún cuando la vegetación del Uruguay ha sido modificada desde el establecimiento de los europeos, actualmente existen sitios poco o no alterados donde se han identificado varias áreas valiosas de pastizales, definidas por su gran biodiversidad y su buen estado de conservación (Bilenca & Miñarro, 2004). Varias instituciones públicas y privadas (*e.g.*: Universidad de la República, UdelaR; Sistema Nacional de Áreas Protegidas, SNAP; Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este, PROBIDES; Programa EcoPlata) desarrollan proyectos para la restauración y conservación de estas áreas.

### III.3. Clima

La región de los Pastizales del Río de la Plata posee un clima templado, con condiciones menos extremas que otras regiones ubicadas en latitudes similares debido a la influencia moderadora del Océano Atlántico (Bilenca & Miñarro, 2004).

Uruguay es el único país sudamericano incluido íntegramente en la zona templada. Tiene un clima lluvioso, sin estación seca, pero con alta variabilidad interanual (Durán, 1991). La ausencia de sistemas orográficos importantes contribuye a que las variaciones espaciales de temperatura y precipitación sean pequeñas (Dirección Nacional de Meteorología, 2009). Las isotermas decrecen de noroeste a sureste (Fig. 6). La temperatura media anual es de 17,5°C, con una isoterma máxima de 19°C y una mínima de 16°C. La circulación atmosférica está controlada por el anticiclón semipermanente del Atlántico Sur y el centro de baja presión sobre el interior del continente Sudamericano. La circulación que origina el gradiente de presión entre el anticiclón y la baja continental establece que la dirección predominante del viento sea del este y noreste, y aporta masas de aire cálido y húmedo de origen tropical. De esta manera las isoyetas decrecen de noreste (1.600mm) a suroeste (1.100mm) (Fig. 6), con una precipitación media anual de 1.300mm (Dirección Nacional de Meteorología, 2009).



**Figura 6. a)** Temperatura media anual (°C); **b)** Precipitación media anual (mm) para Uruguay, intervalo 1961-1990 (modificado de la Dirección Nacional de Meteorología, 2009).

## **IV. MATERIALES Y MÉTODOS**

### *IV.1. Trabajos de campo*

Para construir el modelo polínico actual se tomaron 46 muestras superficiales de sedimento en los principales tipos de vegetación de los *campos* de Uruguay, a lo largo de los gradientes de temperatura y precipitación y con especial énfasis en la zona oriental, mediante la técnica de submuestras múltiples (Adam & Mehringer, 1975). Los seis tipos de vegetación donde se tomaron las muestras corresponden a pastizales, palmares de pastizal, bosques ribereños, psamófilos y serranos, y matorrales costeros de “Candela” (Tabla 2; Fig. 7).

Los trabajos de campo se realizaron desde noviembre de 2008 hasta octubre de 2009. La selección de los sitios a muestrear se realizó a partir del mapa de vegetación confeccionado (Fig. 2), de las cartas del Plan Cartográfico Nacional (escala 1:50.000 - PCN50) del Servicio Geográfico Militar y de imágenes satelitales obtenidas de Google Earth 5.1 (Google Inc., <http://earth.google.com/>). En cada sitio de muestreo se realizó un relevamiento cualitativo de la vegetación, con el objetivo de corroborar la correspondencia con el tipo de vegetación definido por los distintos autores y para facilitar la posterior identificación de los tipos polínicos presentes en las asociaciones. Se evitaron las zonas próximas a áreas urbanizadas, cultivadas, forestadas y altamente pastoreadas.

Tabla 2. Ubicación de las 46 muestras polínicas de superficie.

Código	Coordenadas GPS	Departamento	Observaciones
<b>Pastizales (Pas)</b>			
Pas-01	31°17'45"S - 56°52'41"O	Salto	Cuchilla Arerunguá
Pas-02	31°47'53"S - 55°41'11"O	Tacuarembó	Cuchilla del Ombú
Pas-03	32°16'49"S - 54°52'27"O	Tacuarembó	Paso de Aguiar
Pas-04	32°59'23"S - 54°20'48"O	Treinta y tres	Cuchilla de Olmos
Pas-05	32°29'14"S - 53°43'38"O	Cerro Largo	Cuchilla de Mangrullo
Pas-06	32°36'35"S - 54°35'30"O	Cerro Largo	Cuchilla de la Coronilla
Pas-07	33°17'7"S - 54°42'49"O	Treinta y tres	Cuchilla del Medio
Pas-08	34° 0'36"S - 54°18'48"O	Rocha	Cuchilla de las Averías
Pas-09	32°36'15"S - 56°14'41"O	Tacuarembó	Cerro de las Yeguas
Pas-10	32°50'14"S - 55°40'8"O	Durazno	Cuchilla de los Manantiales
Pas-11	33°24'43"S - 55°23'27"O	Florida	Cuchilla de los Molles
Pas-12	34° 0'0"S - 55°16'53"O	Lavalleja	Cuchilla Grande
Pas-13	34°13'40"S - 54°56'27"O	Lavalleja	Cuchilla del Aiguá
Pas-14	31° 0'42"S - 55°35'54"O	Rivera	Cerro Ferrapos
Pas-15	31°52'33"S - 56° 0'41"O	Tacuarembó	Cerro Batoví
<b>Palmares de pastizal (PI)</b>			
PI-01	31°54'29"S - 57°43'6"O	Paysandú	Palmar de <i>Butia yatay</i>
PI-02	34° 2'25"S - 53°49'38"O	Rocha	Palmar de <i>Butia capitata</i>
<b>Bosques ribereños (Rib)</b>			
Rib-01	32° 8'5"S - 57°56'25"O	Paysandú	Río Queguay
Rib-02	33°31'48"S - 58°20'39"O	Soriano	Río San Salvador
Rib-03	30°58'50"S - 55°34'34"O	Rivera	Arroyo Curticeiras
Rib-04	31°52'43"S - 55°28'18"O	Tacuarembó	Río Tacuarembó
Rib-05	32°26'48"S - 55°26'8"O	Durazno	Río Tacuarembó y Negro
Rib-06	32°50'11"S - 55°33'16"O	Durazno	Arroyo de las Cañas
Rib-07	32°17'15"S - 54°49'57"O	Cerro Largo	Río Negro
Rib-08	32°26'17"S - 54° 2'43"O	Cerro Largo	Arroyo Chuy
Rib-09	32°46'10"S - 53°44'3"O	Treinta y tres	Río Tacuarí
Rib-10	33°15'52"S - 54°31'59"O	Treinta y tres	Río Olimar Chico
Rib-11	33°36'58"S - 54°20'3"O	Rocha	Río Cebollatí
Rib-12	34° 4'8"S - 54°42'57"O	Maldonado	Arroyo del Aiguá
<b>Bosques psamófilos (Ps)</b>			
Ps-01	34°20'32"S - 53°48'19"O	Rocha	Valizas
Ps-02	34°25'34"S - 53°52'10"O	Rocha	Perla de Rocha
Ps-03	34°46'22"S - 54°32'41"O	Rocha	El Caracol
<b>Bosques serranos (Ser)</b>			
Ser-01	31°47'24"S - 56° 7'44"O	Tacuarembó	Sierra de Tambores
Ser-02	32°18'20"S - 53°52'31"O	Cerro Largo	Sierra de Ríos
Ser-03	32°59'35"S - 54°50'26"O	Treinta y tres	Cuchilla Olimar
Ser-04	33°55'10"S - 55°13'33"O	Lavalleja	Sierra de Cabral
Ser-05	33°53'50"S - 54°45'57"O	Lavalleja	Sierra de la Lorencita
Ser-06	34° 2'39"S - 54° 2'57"O	Rocha	Sierra de los Amarales
Ser-07	34°23'30"S - 54°25'6"O	Rocha	Sierra de Carapé
Ser-08	34°20'7"S - 54°36'4"O	Maldonado	Sierra de Carapé
Ser-09	34°40'47"S - 55°20'26"O	Maldonado	Cerro Tupambaé
Ser-10	32°12'44"S - 55°54'9"O	Tacuarembó	Cerro El Portón
Ser-11	31°32'1"S - 55°37'59"O	Rivera	Cerro Miriñaque
<b>Matorrales costeros de "Candela" (Mat)</b>			
Mat-01	34°26'42"S - 57°33'3"O	Colonia	Punta Artilleros
Mat-02	34°26'42"S - 57° 9'32"O	Colonia	Boca del Cufre
Mat-03	34°50'39"S - 56°23'29"O	Montevideo	Punta Espinillo



**Figura 7.** Ubicación de las 46 muestras polínicas de superficie.

#### *IV.2. Trabajo de laboratorio*

De cada una de las muestras se tomó una submuestra cuyo peso varió, de acuerdo con la granulometría, entre 5 y 60 gramos. Previamente a los tratamientos físico-químicos se agregó a cada muestra tres tabletas de *Lycopodium clavatum*, un taxón foráneo al área de estudio, para controlar el procesamiento, estimar el número mínimo de granos a contar para que la suma polínica fuera estadísticamente representativa, y calcular la concentración polínica en granos por gramo de sedimento seco (granos/g) (Stockmarr, 1971). El contenido de granos de polen y esporas se obtuvo a partir de técnicas de extracción físico-químicas de rutina (Fægri & Iversen, 1989), que comprendieron el filtrado del sedimento por malla de 120µm, defloculación y neutralización de los ácidos húmicos con KOH al 10%, eliminación de los carbonatos con HCl, separación por flotación de la fracción orgánica de la inorgánica mediante una solución de  $\text{Cl}_2\text{Zn}$  ( $\rho = 2,2\text{g/mL}$ ), y disolución de los silicatos con HF. El residuo obtenido fue acetolizado (Erdtman, 1960). El montaje se realizó colocando en un portaobjetos una alícuota del residuo polínico, previamente homogeneizado con vórtex, con glicerina fenicada pura. Cada preparado fue sellado con parafina.

#### *IV.3. Recuentos polínicos*

La determinación y el recuento de los granos de polen y esporas se realizaron en el Laboratorio de Palinología del Departamento de Geología de la Universidad de la República, Uruguay, y en el Laboratorio de Paleoecología y Palinología del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, mediante microscopía óptica y con un aumento final de 1000x. La determinación sistemática se realizó utilizando la palinoteca de referencia de cada uno de los laboratorios y de la elaborada durante esta tesis a partir de material herborizado del Herbario del Museo y Jardín Botánico “Prof. Atilio Lombardo” de Uruguay (MVJB) y de flores recolectadas durante los trabajos de campo. Las determinaciones se complementaron con atlas polínicos y descripciones publicadas para la región (Markgraf & D’Antoni, 1978; Prieto & Quattrocchio, 1993).

La nomenclatura polínica siguió los sistemas nomenclaturales del Missouri Botanical Garden, Estados Unidos de América (<http://www.tropicos.org/>) y del Instituto de Botánica Darwinion, Argentina (<http://www.darwin.edu.ar>).

En Uruguay existe una alta abundancia de especies nativas de Myrtaceae además de las plantaciones industriales de *Eucalyptus* que están extendidas por todo el territorio. Como era muy probable que los granos de polen de este último aparecieran en las muestras superficiales fue indispensable diferenciar palinológicamente *Eucalyptus* de las demás Myrtaceae. En consecuencia, se estudió la morfología polínica de las principales especies de *Eucalyptus* cultivadas (*E. grandis*, *E. globulus* y *E. camaldulensis*) para diferenciar este género de las demás Myrtaceae y de esta manera separarlas en los recuentos polínicos. No fue posible diferenciar los géneros entre las Myrtaceae nativas.

Debido a las dificultades morfológicas para distinguir los géneros *Schinus* y *Lithraea* desde el punto de vista polínico, éstos fueron agrupados como *Lithraea/Schinus*. Este tipo polínico incluye las especies *Lithraea molleoides*, *L. brasiliensis*, *Schinus longifolia*, *S. lentiscifolius*, *S. molle*, *S. engleri* y *S. feroz*, todas con hábito arbóreo (Brussa & Grela, 2007).

La familia Rhamnaceae en Uruguay está representada por dos especies arbóreas, *Scutia buxifolia* y *Condalia buxifolia*, tres arbustivas, *Colletia paradoxa*, *C. spinosissima* y *Discaria americana* (Brussa & Grela, 2007) y una trepadora *Gouania ulmifolia* (M. Bonifacino, com. pers., 2011), las cuales no pudieron ser diferenciadas palinológicamente y por lo cual se las reunió a nivel taxonómico de familia. Sin embargo, considerando la lista de especies de los relevamientos cualitativos de la vegetación de las zonas muestreadas y el área de distribución potencial de las mismas (Brussa & Grela, 2007), se definió *a priori* que los granos de polen de Rhamnaceae en las muestras de los bosques ribereños corresponderían exclusivamente de *Scutia buxifolia*, ya que *G. ulmifolia* es frecuente en los bosques ribereños del Río Uruguay que no fueron muestreados, mientras que los presentes en las muestras de los demás tipos de vegetación podrían provenir de cualquiera de las especies pertenecientes a esta familia.

El polen de *Butia capitata* y *B. yatay* no se puede separar morfológicamente (Bauermann *et al.*, 2010), por lo cual fueron agrupados como *Butia*.

*Acacia* representa a taxones nativos de la vegetación, como el arbusto *A. bonariensis*. Sin embargo, en los ambientes costeros este tipo polínico fue asignado a la especie introducida *A. longifolia*, ya que la especie nativa *A. caven* que se desarrolla en el litoral tiene una morfología polínica diferente y no se registró en los recuentos.

Con el objetivo de establecer una suma polínica estadísticamente representativa para cada muestra, los recuentos se realizaron aplicando la técnica del “área mínima” utilizada en los estudios de comunidades vegetales adaptada al recuento polínico (Bianchi & D’Antoni,

1986). Para las muestras provenientes de los pastizales y palmares de pastizal el recuento finalizó cuando la suma polínica superó los 300 granos excluyendo las Poaceae, para evitar el sesgo por la sobre-representación de este taxón.

Los recuentos polínicos se organizaron en una matriz de datos, donde los casos corresponden a las muestras y las variables a los tipos polínicos. Cada taxón se expresó como porcentaje de la suma de polen, de la cual fueron excluidos los tipos polínicos de larga distancia (*Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Alnus*), los introducidos (*Eucalyptus*, *Pinus*, Cupressaceae, *Casuarina cunninghamiana*, *Ligustrum*, Juglandaceae y *Lonicera japonica*), *Acacia* de las muestras costeras, las esporas y los indeterminados.

En Sudamérica, numerosas especies de *Nothofagus* se desarrollan exclusivamente en los bosques subantárticos en los flancos de la Cordillera de los Andes, al sur de los 37°S. El registro de *Nothofagus* tipo *dombeyi* refleja el transporte por vientos del oeste a través de grandes distancias (ca. 1.000km). *Alnus* no está presente en Uruguay, por lo tanto su registro también refleja transporte por viento, posiblemente de plantaciones exóticas en la provincia de Buenos Aires o de los bosques de la Yungas.

*Eucalyptus* y *Pinus* son géneros exóticos muy extendidos por todo el territorio, ya sea en plantaciones industriales, en establecimientos rurales (junto a *Ligustrum lucidum* y Juglandaceae) y en bordes de carreteras como cortinas rompeviento (junto con *Casuarina cunninghamiana* y Cupressaceae). *L. lucidum* y *Lonicera japonica* son especies que frecuentemente invaden los bosques nativos, principalmente los ribereños. En ambientes costeros, las plantaciones de *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. y *Acacia longifolia* son muy comunes para fijar las dunas móviles.

Las esporas de briofitas identificadas son *Anthoceros*, *Phaeoceros* y Ricciaceae, y las pteridofitas corresponden a *Isoetes*, *Ophioglossum*, Polypodiaceae, tipo *Blechnum*, *Lycopodiella*, *Anemia*, *Aspleniaceae/Dryopteridaceae* y *Pteris*. Aquellas pteridofitas de afinidad incierta fueron incluidas como otras pteridofitas.

Los granos de polen y esporas indeterminados son aquellos cuya afinidad botánica se desconoce o cuyas condiciones de preservación no hicieron posible una asignación taxonómica.

Por otra parte, las variables polínicas se agruparon de acuerdo con el tipo fisonómico dominante en la vegetación en hierbas, hierbas acuáticas, arbustos, árboles y trepadoras (Brussa & Grela, 2007). Asteraceae subf. Asteroideae y Rhamnaceae no fueron incluidas en

estas categorías porque representan tanto a hierbas y arbustos, y arbustos y árboles, respectivamente.

Los tipos polínicos también fueron agrupados en función del tipo de polinización de sus plantas productoras en anemófilos y zoófilos (Tabla 3). Respecto a la falta de información para algunos taxones, esta clasificación se basó en el tipo de polinización que presentan las especies del mismo género o en las características florales de la planta productora (Fægri & Pijl, 1979; Bazzurro, 1998; Navarro *et al.*, 2001; Kinoshita *et al.*, 2006; Martins & Batalha, 2006, 2007; Araújo *et al.*, 2009 y Zaldúa *et al.*, 2010).

**Tabla 3.** Clasificación de los diferentes tipos polínicos en función del tipo de polinización de sus plantas productoras (A, anemófilos; Z, zoófilos).

<i>Abutilon</i> (Malvaceae)	Z
<i>Acacia</i> (Fabaceae subf. Mimosoideae)	Z
<i>Allophylus edulis</i> (Sapindaceae)	Z
Apiaceae	Z
Asteraceae subf. Asteroideae	Z
Asteraceae subf. Cichorioideae	Z
Brassicaceae	Z
<i>Butia</i> (Arecaceae)	Z
Caryophyllaceae	Z
<i>Celtis</i> (Celtidaceae)	Z
Chenopodiaceae/Amaranthaceae	A-Z
<i>Cissus</i> (Vitaceae)	Z
Cyperaceae	A
<i>Daphnopsis racemosa</i> (Thymelaeaceae)	Z
<i>Dodonaea viscosa</i> (Sapindaceae)	Z
<i>Ephedra tweediana</i> (Ephedraceae)	A
Fabaceae subf. Faboideae	Z
<i>Ilex paraguayensis</i> (Aquifoliaceae)	Z
<i>Lithraea/Schinus</i> (Anacardiaceae)	Z
Lythraceae	Z
<i>Maytenus ilicifolia</i> (Celastraceae)	Z
Monocotyledoneae	A-Z
<i>Myriophyllum</i> (Haloragaceae)	A
<i>Myrsine</i> (Myrsinaceae)	Z
Myrtaceae	Z
<i>Nymphoides indica</i> (Menyanthaceae)	Z
<i>Ocotea</i> (Lauraceae)	Z
<i>Oxalis</i> (Oxalidaceae)	Z
<i>Pavonia</i> (Malvaceae)	Z
<i>Phyllanthus sellowianus</i> (Phyllanthaceae)	Z
<i>Plantago</i> (Plantaginaceae)	A
Poaceae	A
Polygalaceae	Z
<i>Polygonum</i> (Polygonaceae)	Z
<i>Pouteria salicifolia</i> (Sapotaceae)	Z
Ranunculaceae	Z
Rhamnaceae	Z
<i>Salix humboldtiana</i> (Salicaceae)	Z
<i>Sapium</i> (Euphorbiaceae)	Z
<i>Sebastiania</i> (Euphorbiaceae)	Z
Tipo <i>Echium</i> (Boraginaceae)	Z
Tipo <i>Galianthe</i> (Rubiaceae)	Z
Tipo <i>Sida</i> (Malvaceae)	Z
<i>Tripodanthus acutifolius</i> (Loranthaceae)	Z
Urticaceae	A
Verbenaceae	Z

#### IV.4. Procesamiento de la información

Los resultados de los recuentos polínicos se presentan en diagramas en porcentaje y concentración total, y han sido analizados mediante técnicas de análisis multivariado clasificatorias (*Cluster Analysis*) y ordenatorias (*Detrended Correspondence Analysis*).

Las variables polínicas incluidas en los análisis estadísticos fueron las que presentaron un valor medio en porcentaje mayor de 1,5%, a excepción de aquellas que en al menos una muestra su valor superó el 5%. Aún cuando *Tripodanthus acutifolius* reúne estos requisitos fue excluida de los análisis estadísticos porque es una especie hemiparásita en estado juvenil, que deviene en un arbusto que crece sobre otras plantas cuando es adulta (Brussa & Grela, 2007), y sus semillas son dispersadas por las aves, por lo cual es común encontrarla en todo el país, en los bosques serranos, ribereños y psamófilos, pero también en los árboles asociados a establecimientos rurales y en los que bordean las carreteras. De esta manera quedaron seleccionadas 23 variables para los análisis estadísticos: *Acacia*, *Allophylus edulis*, Apiaceae, Asteraceae subf. Asteroideae, *Butia*, *Celtis*, Chenopodiaceae/Amaranthaceae, Cyperaceae, *Daphnopsis racemosa*, *Dodonaea viscosa*, *Ephedra tweediana*, *Lithraea/Schinus*, Monocotyledoneae, *Myrsine*, Myrtaceae, *Oxalis*, *Phyllanthus sellowianus*, Poaceae, *Pouteria salicifolia*, Rhamnaceae, *Salix humboldtiana*, *Sebastiania* y Urticaceae. *Acacia* fue excluido de las muestras de los bosques psamófilos y matorrales costeros de “Candela” en los análisis estadísticos (sección IV.3).

A los porcentajes de estos 23 tipos polínicos seleccionados se les aplicó una transformación raíz cuadrada (*square-root transformation*) para estabilizar la varianza y enfatizar la variabilidad de los tipos polínicos con bajos valores.

Las muestras fueron clasificadas mediante *Cluster Analysis (CA)* no restringido (Birks & Gordon, 1985), utilizando como coeficiente de disimilitud la distancia Euclidiana (Overpeck *et al.*, 1985). Este análisis calcula la similitud entre las muestras en función de su composición polínica para luego agruparlas entre ellas, utilizando los desvíos de la suma de cuadrados como medida de la variabilidad total del conjunto de muestras.

Por otro lado, las muestras y las variables polínicas se ordenaron mediante *Detrended Correspondence Analysis (DCA)* (Hill & Gauch, 1980). Esta es una técnica de ordenación por autovectores basada en promedios recíprocos que reordena los datos en un espacio de pequeñas dimensiones, en el que las entidades con mayor similitud son agrupadas y las de menor similitud se separan (Gauch, 1982).

Se realizó un diagrama polínico en porcentaje de la proporción de hierbas, hierbas acuáticas, Asteraceae subf. Asteroideae, arbustos, Rhamnaceae, árboles y trepadoras para cada una de las muestras estudiadas. Debido a que la Rhamnaceae más frecuente que se desarrolla en los bosques ribereños muestreados es *Scutia buxifolia* (sección IV.3), las Rhamnaceae de estas muestras fueron incluidas dentro de la categoría árboles. Para cada muestra se analizó la proporción polínica en función del tipo de polinización que presentan las plantas productoras para estimar la sub o sobre-representación de algunos tipos polínicos.

Los análisis estadísticos y los diagramas polínicos se realizaron con los programas TGView 2.0.2 (Grimm, 2004) y MVSP 3.13b (*Multi-Variate Statistical Package, Kovach Computing Services*).

V. RESULTADOS

Se identificaron 90 palinomorfos a diferentes niveles taxonómicos (Fig. 8). Las sumas totales variaron entre 336 y 2.080 palinomorfos (granos de polen más esporas). La suma polínica varió entre 278 y 1.740 granos.

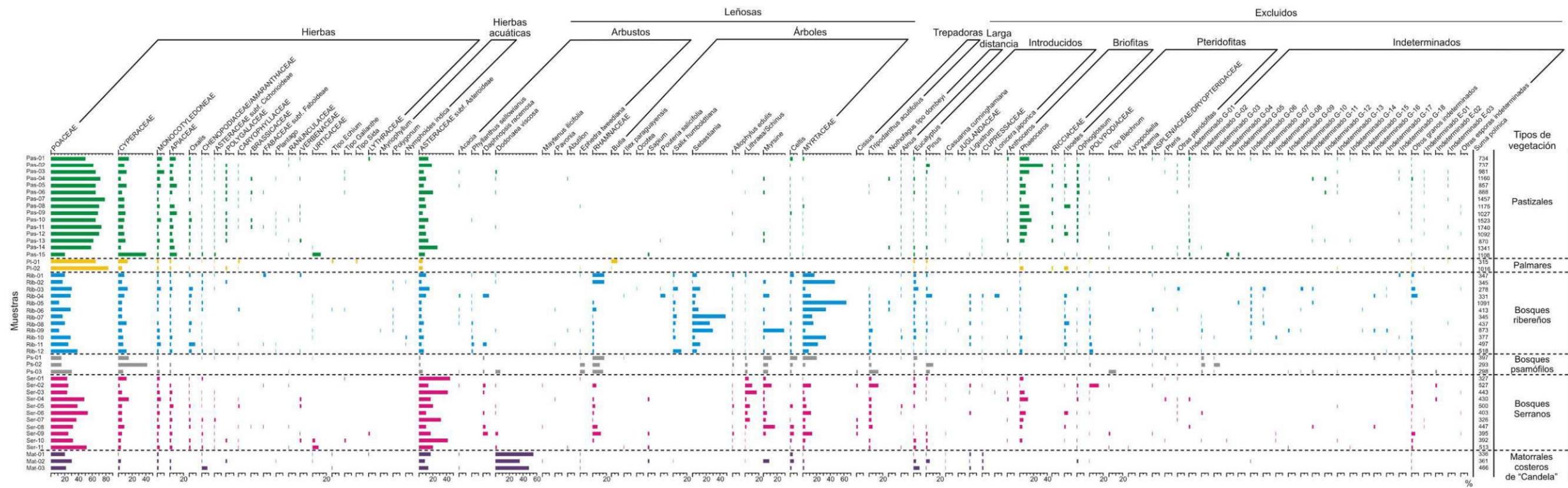
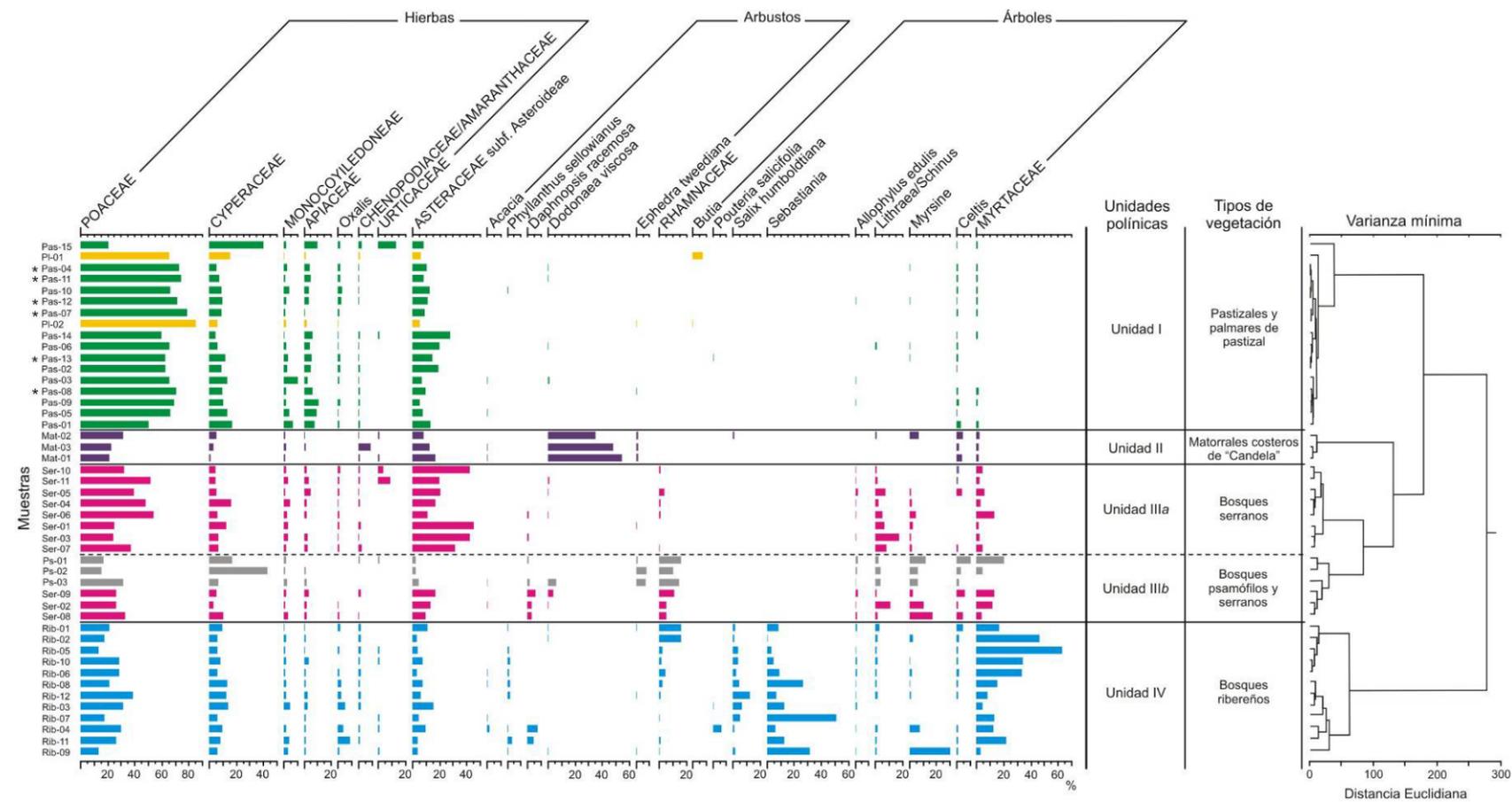


Figura 8. Diagrama polínico en porcentaje de los 90 palinomorfos (polen y esporas) para las 46 muestras superficiales. Las muestras están ordenadas de acuerdo con el tipo de vegetación del cual proceden. Códigos de las muestras en Tabla 2.

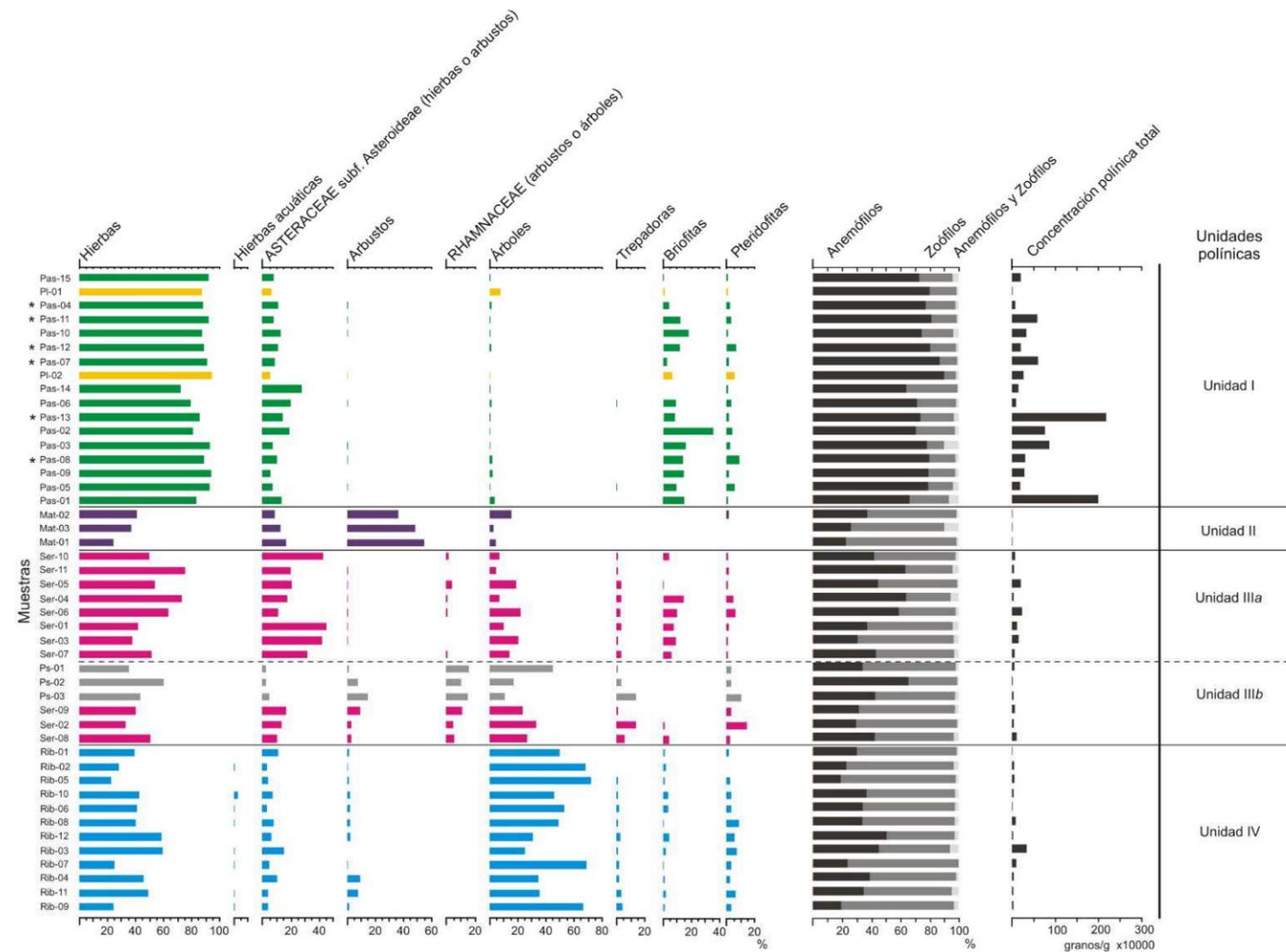
## V.1. Análisis de agrupamiento (CA)

El CA permitió dividir el espectro polínico y agrupar las muestras en cuatro unidades y dos sub-unidades (Fig. 9), las cuales en su mayoría conservan el ordenamiento realizado *a priori* en función de los tipos de vegetación (Fig. 8). *Unidad I*: incluye las muestras provenientes de los pastizales y los palmares de pastizal; *Unidad II*: reúne las muestras provenientes de los matorrales costeros de “Candela”; *Unidad III*: incluye las muestras de los bosques serranos y psamófilos; la sub-unidad *IIIa* reúne ocho muestras de bosques serranos y la sub-unidad *IIIb* las provenientes de los bosques psamófilos y tres de bosques serranos; *Unidad IV*: incluye a las muestras provenientes de los bosques ribereños.



**Figura 9.** Diagrama polínico en porcentaje de los 23 tipos polínicos seleccionados para los análisis estadísticos para las 46 muestras superficiales. Unidades polínicas según el CA no restringido. Tipos de vegetación. (\*) Pastizales ubicados en los *campos del sur*.

Las proporciones de hierbas, hierbas acuáticas, Asteraceae subf. Asteroideae, arbustos, Rhamnaceae, árboles, trepadoras, briofitas y pteridofitas; los tipos polínicos anemófilos, zoófilos, y aquellos que comparten ambas estrategias de polinización; y la concentración polínica total para cada muestra se representan en la figura 10. La concentración polínica total varió entre  $2,9 \times 10^3$  y  $2,2 \times 10^6$  granos/g (Fig. 10).



**Figura 10.** Diagrama polínico en porcentaje de los distintos grupos de taxones de acuerdo con el tipo fisonómico dominante y tipo de polinización (en porcentaje) para las 46 muestras de superficie. Concentración polínica total (granos/g). Unidades polínicas definidas por el CA no restringido (Fig. 9). (\*) Pastizales ubicados en los *campos del sur*.

Unidad I: Representa a la vegetación de los pastizales y los palmares de pastizal (Fig. 9). Presenta una amplia dominancia de hierbas (70-95%) y está caracterizada por Poaceae (50-85%) y Asteraceae subf. Asteroideae (5-30%) (Fig. 10) acompañadas por Cyperaceae (<20%). También se registran Apiaceae y Monocotyledoneae (<10%), *Oxalis* y Chenopodiaceae/Amaranthaceae, Asteraceae subf. Cichorioideae, Polygalaceae y Caryophyllaceae (<3%) (Fig. 8). Particularmente en la muestra Pas-15 Cyperaceae alcanza el 40%, Urticaceae 13% y Poaceae 20% (Fig. 9).

La unidad presenta una baja ocurrencia de polen de árboles y arbustos (<5%) (Fig. 10). En algunas muestras se registran Myrtaceae, *Celtis*, *Myrsine*, *Allophylus edulis* y *Lithraea/Schinus*, y trazas de *Acacia* y *Dodonaea viscosa* (Fig. 9). Solamente las muestras de los palmares de pastizal presentan *Butia* (<8%) (Fig. 9).

Los valores de concentración polínica total varían entre 90.000 y 885.000 granos/g, con excepción de las muestras Pas-01 y Pas-13 cuyas concentraciones son las mayores del espectro, superando los 2.000.000 granos/g. Por el contrario, Pl-01 registra 18.000 granos/g (Fig. 10). Predomina el polen de especies anemófilas (60-90%) (Fig. 10).

Por otra parte, no se observó ninguna subdivisión de los pastizales respecto al agrupamiento de las muestras en *campos del norte y del sur* (Fig. 9), ni en función de las diferentes unidades geomorfológicas (Fig. 4).

Unidad II: Representa a los matorrales costeros de “Candela” (Fig. 9). Dominan los arbustos (40-60%), acompañados por hierbas (25-40%) y Asteraceae subf. Asteroideae (<20%) (Fig. 10). Los arbustos están representados principalmente por *Dodonaea viscosa* (35-55%) acompañados por *Ephedra tweediana* (<1%), mientras que las hierbas corresponden principalmente a Poaceae (20-35%) acompañado por Cyperaceae (<5%), Monocotyledoneae y Chenopodiaceae/Amaranthaceae (<2%) (Fig. 10). El polen de árboles presenta valores menores de 15% y está representado principalmente por *Celtis* y Myrtaceae (Figs. 9 y 10).

Los valores de concentración polínica total varían entre 2.900 y 8.500 granos/g y son los más bajos de todas las muestras superficiales. Predominan los tipos zoófilos (60-80%) (Fig. 10).

Unidad III: Representa a los bosques psamófilos y serranos (Fig. 9). Se caracteriza por presentar una co-dominancia de hierbas (30-75%), Asteraceae subf. Asteroideae (<45%) y árboles (<30%) (Fig. 10). Los valores de concentración polínica total varían entre 20.000 y

250.000 granos/g. En la mayoría de las muestras predominan los granos de polen zoófilos ( $\geq 50\%$ ) (Fig. 10).

La sub-unidad IIIa (Fig. 9) está representada por ocho muestras de los bosques serranos. La proporción de hierbas varía entre 35 y 75%, dominadas por Poaceae (20-55%), acompañada por Cyperaceae ( $<20\%$ ) y en menores proporciones por Monocotyledoneae, Apiaceae, *Oxalis* y Chenopodiaceae/Amaranthaceae ( $<5\%$ ) (Figs. 9 y 10). Asteraceae subf. Asteroideae acompaña a las hierbas con proporciones entre 10 y 45% (Fig. 10). Los árboles no superan el 25%, y los tipos polínicos más representativos son *Lithraea/Schinus* ( $<20\%$ ) y Myrtaceae ( $<15\%$ ), acompañados por *Myrsine*, *Allophylus edulis* y *Celtis* ( $<5\%$ ) (Figs. 9 y 10). Rhamnaceae presenta porcentajes menores de 5%, al igual que los arbustos, representados por *Dodonaea viscosa* y *Daphnopsis racemosa* (Fig. 9).

La sub-unidad IIIb (Fig. 9) está conformada por las muestras provenientes de los bosques psamófilos y tres muestras de bosques serranos. Presenta una proporción mayor de árboles ( $<45\%$ ), Rhamnaceae y arbustos ( $<20\%$ ) respecto a la sub-unidad anterior (Fig. 10). Los árboles están representados por *Myrsine* y Myrtaceae, acompañados por *Celtis*, *Lithraea/Schinus* ( $<10\%$ ) y *Allophylus edulis* ( $<5\%$ ), y los arbustos por *Daphnopsis racemosa* y *Dodonaea viscosa* ( $<5\%$ ) (Fig. 9). Las tres muestras de bosques serranos presentan proporciones mayores de Asteraceae subf. Asteroideae que las de los bosques psamófilos ( $<20\%$  y  $<5\%$ , respectivamente) (Fig. 10). En esta sub-unidad, las hierbas (30-60%) están representadas principalmente por Poaceae ( $<35\%$ ) y Cyperaceae ( $<15\%$ ), excepto en Ps-02 donde Cyperaceae alcanza 43%, y están acompañadas por Monocotyledoneae y Apiaceae ( $<5\%$ ) (Figs. 9 y 10). Solamente en las muestras de los bosques psamófilos se registra *Ephedra tweediana* ( $<10\%$ ) (Fig. 8). Las trepadoras están representadas en todas las muestras (Fig. 10).

Unidad IV: Las muestras representan a los bosques ribereños (Fig. 9). Esta unidad es la única que tiene tipos polínicos exclusivos: *Sebastiania*, *Salix humboldtiana* y *Phyllanthus sellowianus*, junto con la presencia en algunas muestras de *Pouteria salicifolia*, *Ocotea* y taxones de hierbas acuáticas (Figs. 8 y 9). Registra una co-dominancia de árboles (25-75%) y hierbas (20-60%) (Fig. 10). Los árboles están representados por los mayores valores de Myrtaceae ( $<65\%$ ), *Sebastiania* ( $<50\%$ ) y *Salix humboldtiana* ( $<15\%$ ) (Fig. 9). Rhamnaceae (*Scutia buxifolia*) y *Myrsine* registran porcentajes menores de 10%, excepto en Rib-01 y Rib-02 en las que Rhamnaceae alcanza 16%, y en Rib-09 donde *Myrsine* alcanza 30% (Fig. 9).

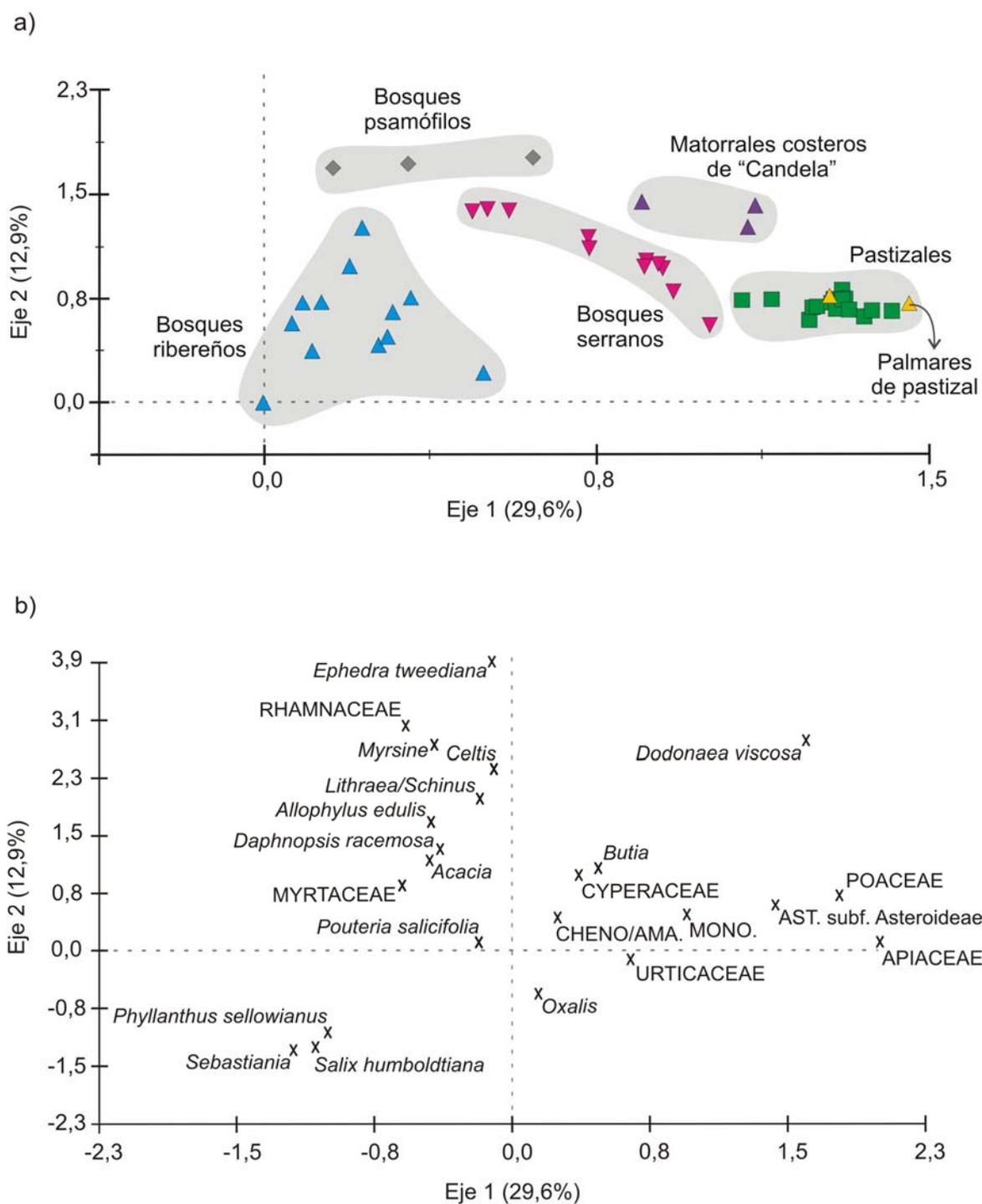
Los árboles que presentan menores proporciones son *Lithraea/Schinus*, *Allophylus edulis* y *Celtis* (<5%) (Fig. 9). Las hierbas están representadas por Poaceae (10-40%) y Cyperaceae (<15%), acompañadas por *Oxalis* (<10%), Monocotyledoneae, Apiaceae y Chenopodiaceae/Amaranthaceae (<5%). Por otra parte, Asteraceae subf. Asteroideae y los arbustos tienen proporciones menores de 15%, estos últimos representados por *Phyllanthus sellowianus* (<5%) y en algunas muestras por *Acacia* y *Daphnopsis racemosa* (Figs. 9 y 10).

Los valores de concentración polínica total varían entre 18.000 y 110.000 granos/g, excepto en Rib-03 (>350.000 granos/g) (Fig. 10). Dominan los tipos zoófilos (>50%) (Fig. 10).

## V.2. Análisis de ordenación (DCA)

Los dos primeros ejes del DCA reflejan la mayor variabilidad del conjunto de datos y representan el 42,5% de la varianza total (Fig. 11). La ordenación por DCA del conjunto de los datos polínicos generó cinco grupos que coinciden con los pastizales, los bosques ribereños, serranos y psamófilos, y los matorrales costeros de “Candela”, mientras que los palmares de pastizal se superponen con los pastizales (Fig. 11a).

El primer eje (29,6%) contrasta las especies hidrófilas (*Sebastiania*, *Salix humboldtiana* y *Phyllanthus sellowianus*) exclusivas de los bosques ribereños, con los taxones característicos de los pastizales (Poaceae, Apiaceae y Asteraceae subf. Asteroideae) (Fig. 11b). El segundo eje (12,9%) separa algunos arbustos y árboles (*Ephedra tweediana*, Rhamnaceae, *Myrsine* y *Celtis*) y *Dodonaea viscosa*, característicos de los bosques psamófilos y serranos, y de los matorrales costeros de “Candela”, respectivamente, de las otras variables que caracterizan a los otros tipos de vegetación. Las muestras de los bosques serranos ocupan una posición intermedia en los ejes y comparten hierbas (Poaceae, Apiaceae, Monocotyledoneae y Cyperaceae), Asteraceae subf. Asteroideae y árboles (*Myrsine*, *Celtis*, *Lithraea/Schinus*, *Allophylus edulis* y Myrtaceae) con los pastizales y los otros bosques.



**Figura 11.** a) Primeros dos ejes del DCA para las 46 muestras de superficie; b) Primeros dos ejes del DCA para los 23 tipos polínicos.

### V.3. Briofitas y pteridofitas

Las briofitas están presentes en todas las muestras excepto en los bosques psamófilos y los matorrales costeros de “Candela” (Fig. 10). Los mayores porcentajes se registran en las muestras de pastizales (<20%) y los bosques serranos (<15%), mientras que los bosques ribereños y los palmares de pastizal presentan menores proporciones (<5% y <7%, respectivamente) (Fig. 10). Están representadas principalmente por *Phaeoceros* (<20%) y *Anthoceros* (<3%) (Fig. 8). Ricciaceae se registra exclusivamente en los pastizales y palmares de pastizal (<0,5%) (Fig. 8).

Las esporas de pteridofitas se registran en todos los tipos de vegetación (Fig. 10). Los taxones que están presentes en numerosas muestras y en mayores proporciones son *Isoetes* (<8%), *Ophioglossum* (<3%) y Polypodiaceae (<4,5%) (Fig. 8). Sin embargo, *Ophioglossum* está ausente en las muestras de los bosques psamófilos, e *Isoetes* en los matorrales costeros de “Candela”. Solamente una muestra de los matorrales costeros de “Candela” registra pteridofitas (<1%) (Fig. 8). Tipo *Blechnum*, Aspleniaceae/Dryopteridaceae, *Pteris*, *Lycopodiella* y *Anemia* están presentes en pocas muestras y en bajas proporciones (Fig. 8).

### V.4. Polen de larga distancia y de especies introducidas

Los tipos polínicos de larga distancia están representados por trazas de *Alnus* y *Nothofagus* tipo *dombeyi* (<0,5%) (Fig. 8). No se registran en las muestras de los palmares de pastizal y de los matorrales costeros de “Candela” (Fig. 8).

El polen de especies introducidas se registra en todos los tipos de vegetación, alcanzando porcentajes de hasta 11% (Fig. 8). Los principales tipos polínicos son *Eucalyptus* (<9%) y *Pinus* (<11%). También están representados *Lonicera japonica* (<6%), *Ligustrum* (<2%), Juglandaceae (<1%), *Casuarina cunninghamiana* y Cupressaceae (<0,5%) (Fig. 8). En los bosques psamófilos y matorrales costeros de “Candela” se registró *Acacia*, que representa a *A. longifolia* (Fig. 8).

## VI. DISCUSION

El CA permitió establecer cuatro unidades polínicas que reflejan: (1) los pastizales y los palmares de pastizal; (2) los bosques ribereños; (3) los bosques serranos y psamófilos; y (4) los matorrales costeros de “Candela” (Fig. 9). Las muestras de los bosques psamófilos quedaron reunidas con algunas muestras de los bosques serranos (sub-unidad IIIb; Fig. 9). Sin embargo, ambos fueron claramente separados en el DCA (Fig. 11a), donde la diferencia está indicada por las mayores cargas de *Ephedra tweediana*, Rhamnaceae, *Myrsine* y *Celtis*, y las menores de Asteraceae subf. Asteroideae en los bosques psamófilos (Fig. 11b). Posiblemente la dificultad de separar claramente los bosques psamófilos de algunos serranos en el CA está relacionada con la falta de representación en los espectros polínicos de las especies *Rollinia marítima*, *Varronia curassavica* y *Sideroxylon obtusifolium*, las dos primeras exclusivas de los bosques psamófilos.

Los palmares de pastizal no se separaron de los pastizales en el CA y DCA. Sin embargo, los palmares de pastizal se pueden diferenciar en los espectros polínicos porque son los únicos con polen de *Butia* (hasta 8%). La dificultad de separarlos estadísticamente podría relacionarse con la alta carga que tiene Poaceae.

La ordenación de las muestras en el DCA sugiere que a lo largo del primer eje los tipos de vegetación cambian en función de la disponibilidad hídrica del sustrato, reflejando su incremento en los bosques ribereños (Fig. 11). La progresiva separación de los grupos a lo largo del segundo eje estaría relacionada con la topografía y el tipo de sustrato. El CA y DCA muestran que las divisiones de los espectros polínicos en diferentes tipos de vegetación se relacionan principalmente con la disponibilidad de agua, el macrorelieve y el sustrato, y son un reflejo de la heterogeneidad de la vegetación en relación con los cambios a nivel de paisaje.

Los tipos polínicos dominantes de las especies introducidas son *Eucalyptus* y *Pinus* debido a que esas plantas están extendidas por todo el territorio, principalmente en plantaciones industriales. En consecuencia, si bien en los muestreos se evitaron estas áreas, sus granos estén presentes en prácticamente todas las muestras aunque en bajas proporciones. Los otros granos de especies introducidas corresponden principalmente a otras especies que son plantadas en establecimientos rurales o que funcionan como cortinas rompeviento.

Por otra parte, la baja resolución taxonómica de algunos tipos polínicos impidió separar algunas especies nativas de las introducidas. Esto sucede con los principales tipos polínicos que constituyen los pastizales: Poaceae, Cyperaceae y Asteraceae subf. Asteroideae.

Por lo tanto, es necesario considerar que muchos tipos polínicos que constituyen este modelo polen-vegetación contienen taxones nativos e introducidos, y que estos últimos constituyen un componente del registro polínico actual, principalmente en las muestras de los pastizales (Prieto, 1992).

### VI.1. Pastizales

Los pastizales presentan las mayores proporciones de tipos polínicos anemófilos y algunas muestras tienen las mayores concentraciones polínicas totales (Fig. 10). Poaceae domina las asociaciones (50-85%) y representa a numerosas especies de los géneros *Paspalum*, *Stipa*, *Aristida*, *Conyza* y *Piptochaetium*, distribuidos ampliamente en los campos (Fig. 9). Este tipo polínico está acompañado por Cyperaceae (<20%), que representa a especies de los géneros *Carex*, *Cyperus*, *Eleocharis*, *Kyllinga* y *Bulbostylis*. Particularmente, en la muestra Pas-15 Cyperaceae alcanza el 40% y corresponde principalmente a *Kyllinga vaginata*, una de las especies dominantes en la cima del cerro Batoví. Representa una comunidad local, probablemente relacionada con una mayor disponibilidad hídrica del sustrato.

Asteraceae subf. Asteroideae también es una de las familias más importantes en la composición de los pastizales, indicada en las asociaciones polínicas por altas proporciones de este taxón (<30%), aún cuando tiene polinización entomófila. Un estudio de detalle sobre la producción polínica de esta familia podría aportar mayor información sobre su representación en las muestras superficiales de los pastizales. Por otra parte, la baja resolución taxonómica y su clasificación en jerarquías como Asteraceae subf. Asteroideae impiden separar a los arbustos (e.g.: *Baccharis* spp. y *Eupatorium buniifolium*) de las hierbas (e.g.: *Gamochoeta* spp., *Senecio* spp. y *Achyrocline* spp.) y las especies nativas de las introducidas, algunas pertenecientes a un mismo género (e.g.: *Senecio* spp.).

Si bien *Trifolium polymorphum*, *Adesmia bicolor* y *Vicia* spp. son algunas de las fabáceas frecuentes en los pastizales, estos taxones están sub-representados en los espectros polínicos (Fig. 8), probablemente relacionado con su polinización zoófila. Una situación semejante ocurre en las muestras polínicas de superficie en los campos del sur de Brasil (S. Bauermann, com. pers., 2011).

Otras hierbas que se asocian a las gramíneas en los pastizales también fueron registradas en los espectros polínicos, como Apiaceae, que representa principalmente a *Eryngium* spp., y Monocotyledoneae, que representa a numerosas familias como Juncaceae,

Amaryllidaceae (e.g.: *Nothoscordum* spp. e *Hippeastrum* spp.) e Iridaceae (e.g.: *Herbertia* spp., *Cypella* spp. y *Sisyrinchium* spp.). Varias especies de *Oxalis* son muy frecuentes en este tipo de vegetación y están presentes en las muestras. Chenopodiaceae/Amaranthaceae representa a especies de los géneros *Chenopodium*, *Pfaffia*, *Althernanthera* y *Gomphrena*. Ranunculaceae representa principalmente a *Anemone decapitala*, especie común en los pastizales.

El polen de árboles y arbustos, como Myrtaceae, *Celtis*, *Myrsine*, *Allophylus edulis*, *Lithraea/Schinus* y *Acacia*, fue registrado en los espectros polínicos de los pastizales con muy bajas proporciones, aún cuando las áreas fuente (bosques) están próximas a los sitios donde fueron tomadas las muestras (entre 250m (Pas-01) y 4.500m (Pas-02)). La baja proporción se relaciona con el tipo de polinización zoófilo que presentan estos taxones.

Las esporas de briofitas están dominadas por *Phaeoceros*, cuyas plantas se desarrollan en campos húmedos (Hässel de Menéndez, 1962). Las pteridofitas corresponden principalmente a *Ophioglossum* e *Isoetes*. El primero representa a *O. crotalophoroides*, *O. nudicaule* y *O. opacum*, y el segundo a *I. weberi*, las únicas especies de ambos géneros que se desarrollan en los *campos* de Uruguay (Brussa & Grela, 2005).

Los valores de las variables polínicas de las hierbas de los pastizales de los *campos* son semejantes a aquellos que Tonello & Prieto (2008) consideraron representativos del Bioma Pampa, caracterizado por Poaceae (40-70%) acompañada por representantes herbáceos como Asteraceae subf. Asteroideae, Cyperaceae y Apiaceae. Sin embargo, Asteraceae subf. Cichorioideae y Chenopodiaceae alcanzan valores de hasta 25%, mientras que en los *campos* no superan el 2,5%. Valores entre 10 y 20% de Asteraceae subf. Cichorioideae han sido asociados con malezas producto del disturbio antrópico relacionado con las actividades agrícolas en las *pampas* (Prieto *et al.*, 2004). A diferencia de las *pampas*, los espectros polínicos de los *campos* tienen hasta 5% de árboles y arbustos.

Los espectros polínicos superficiales de los pastizales en el límite norte de los *campos* de Río Grande del Sur están dominados por hierbas, principalmente por Poaceae acompañado por Cyperaceae y Asteraceae subf. Asteroideae (Behling *et al.*, 2001; Jeske-Pieruschka *et al.*, 2010), en proporciones similares a los *campos* de Uruguay. En cambio, Myrtaceae, *Myrsine* y *Schinus* están representados en proporciones mayores (12-20%) debido a la proximidad de los sitios de muestro con los bosques (<100m).

Los *campos del norte* no se pudieron diferenciar de los *del sur* mediante el análisis estadístico, probablemente debido a la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos que los caracterizan (Poaceae, Cyperaceae y Asteraceae) y que genera una importante pérdida de información ecofisiológica (Wooller & Beuning, 2002). Esta limitante así como la falta de especies exclusivas en la vegetación no permitió diferenciar grandes unidades de pastizal que están principalmente asociadas con variaciones a escala de paisaje (Lezama *et al.*, 2011).

Esto también fue observado para las *pampas*, donde no ha sido posible subdividir a los pastizales en diferentes unidades únicamente a partir del análisis polínico (Prieto, 1992; Tonello & Prieto, 2008, 2009). Sin embargo, las variables polínicas que representan a las familias acompañantes de las Poaceae en esa región, principalmente Chenopodiaceae, Asteraceae subf. Asteroideae, Cyperaceae, Apiaceae y en algunas zonas costeras especies como *Discaria americana*, han permitido diferenciar a escala local algunas comunidades vegetales (Stutz & Prieto, 2003; Fontana, 2005).

Schüler & Behling (2011) tampoco han podido separar las *pampas* de los *campos* a partir del estudio morfométrico de los granos de polen de Poaceae de muestras fósiles. No obstante, estos autores observaron que el polen de las gramíneas de los Pastizales del Río de la Plata es significativamente más pequeño que el de otros pastizales de Sudamérica. El estudio de otros *proxies* adicionales, como silicofitolitos e isótopos, en comparación con los datos polínicos, posiblemente permitiría superar esta limitante taxonómica para poder realizar subdivisiones dentro de las *pampas* y los *campos* (Wooller & Beuning, 2002).

## VI.2. *Palmares de pastizal*

Las asociaciones polínicas de los palmares de pastizal son semejantes a las de los pastizales, con la excepción de que en ellas está representado *Butia* (Fig. 9). Los menores porcentaje de *Butia* (<0,5%) representan una zona marginal del palmar de *Butia capitata* con una densidad de 6 individuos/ha, mientras que la muestra con valores de 8% representa la zona central del palmar de *Butia yatay*, con una densidad de 160 individuos/ha (Fig. 7), considerando que la polinización de las palmas es zoófila y que no florecen todos los años (Molina Espinosa, 2001). Sin embargo, es necesario investigar más en referencia a la polinización zoófila para *B. capitata* respecto a cuáles son los agentes de polinización (Molina Espinosa, 2001), así como la posibilidad de cierta anemofilia ya que se han registrado granos de Arecaceae en muestreos aerobiológicos (Gattuso *et al.*, 2003).

### VI.3. Bosques ribereños

Los bosques ribereños se diferencian en los espectros polínicos y en los análisis estadísticos, por estar representados por tipos polínicos exclusivos que corresponden a taxones hidrófilos que solamente se desarrollan en las zonas más próximas a los cursos de agua: *Sebastiania*, *Salix humboldtiana* y *Phyllanthus sellowianus* (Fig. 9). Otros taxones comunes en la vegetación no fueron registrados en las asociaciones, como *Cephalanthus glabrathus* y *Erythrina crista-galli*, o están sub-representados, como *Ocotea* y *Pouteria salicifolia*. Esta sub-representación puede deberse a diferencias inter-específicas en la producción y la dispersión polínica (Behling & Negrelle, 2006), o a procesos tafonómicos que ocasionaron una mala preservación. Por ejemplo, los granos de *Ocotea* son muy frágiles y por tal razón son difíciles de encontrar en las asociaciones polínicas (Behling & Negrelle, 2006). Además de *Phyllanthus sellowianus* se registraron otros arbustos como *Acacia*, que representa a *A. bonariensis* que se desarrolla en la periferia de estos bosques, y *Daphnopsis racemosa*, presente en la periferia pero también en el sotobosque. Asimismo, se registró en forma exclusiva polen de las hierbas acuáticas *Myriophyllum*, *Polygonum* y *Nymphoides indica*.

Myrtaceae alcanza los porcentajes más altos en algunas muestras de los bosques ribereños (hasta 65%). Representa principalmente a *Blepharocalyx salicifolius*, *Myrcianthes cisplatensis* y *Myrceugenia glaucescens*, pero también a *Eugenia uniflora*, *E. uruguayensis* y *Myrrhinium atropurpureum*. Estas especies son comunes en las zonas con menor humedad más alejadas de los cursos de agua (Brussa & Grela, 2007). Como no fue posible separar los distintos géneros de Myrtaceae, la diversidad de esta familia no se refleja en los espectros polínicos. Rhamnaceae, *Myrsine*, *Allophylus edulis*, *Lithraea/Schinus* y *Celtis* presentaron proporciones menores en las asociaciones polínicas, y sus plantas productoras también se desarrollan en condiciones de menor humedad. Rhamnaceae representa exclusivamente a *Scutia buxifolia*.

Los árboles y arbustos que constituyen los bosques presentan polinización predominantemente zoófila, mientras que la vegetación herbácea del sotobosque, principalmente Poaceae y Cyperaceae, es anemófila. Por tal motivo, es frecuente la sobre-representación de las hierbas en estas asociaciones polínicas (Fig. 10).

Asimismo, como los taxones característicos de los pastizales también presentan polinización predominantemente anemófila, los granos pueden dispersarse hacia el interior de los bosques. Lo mismo ocurre con los pajonales y arbustos que se desarrollan en el límite exterior de estos bosques, formados por taxones como *Paspalum quadrifarium*, *Coleataenia*

*prionitis*, *Baccharidastrum* spp. y *Baccharis* spp., representados en los espectros polínicos por Poaceae y Asteraceae subf. Asteroideae.

En consecuencia, el componente herbáceo de las muestras de bosques estaría sobre-representado, formado por el polen del sotobosque más el dispersado desde los pastizales y el límite exterior de los bosques.

Tanto las briofitas como las pteridofitas fueron registradas en los espectros polínicos. Las briofitas están representadas principalmente por *Phaeoceros* que también ocurre en los márgenes de ríos y arroyos (Hässel de Menéndez, 1962). Las pteridofitas están representadas por *Isoetes* y Polypodiaceae. *Isoetes* spp. se desarrolla en áreas húmedas y Polypodiaceae es una familia con amplia distribución en Uruguay que integra varias especies de géneros como *Campyloneurum*, *Pleopeltis* y *Microgramma*.

#### VI.4. Bosques serranos

La sobre-representación de los tipos polínicos herbáceos en los bosques se observa claramente en los bosques serranos debido a que su fisonomía, en forma de pequeños parches más o menos circulares rodeados por pastizales y sub-arbustos, facilita la depositación del polen proveniente de la vegetación herbácea y permite un mayor desarrollo del sotobosque. Esto resulta en una co-dominancia en los espectros polínicos de hierbas, Asteraceae subf. Asteroideae y árboles, y de los tipos polínicos zoófilos y anemófilos (Fig. 10). Al igual que en los pastizales, las esporas de briofitas y pteridofitas que dominan los espectros polínicos son *Phaeoceros* y *Ophioglossum* e *Isoetes*, respectivamente.

Algunos taxones de Asteraceae subf. Asteroideae característicos de los bosques serranos son *Heterothalamus alienus* y *Baccharis* spp., junto con arbustos como *Dodonaea viscosa* y *Daphnopsis racemosa*. Los árboles están representados principalmente por *Lithraea/Schinus* y Myrtaceae. *Lithraea brasiliensis* es una de las especies más abundantes en estos bosques (Brussa & Grela, 2007) y *Schinus* representa a las especies *S. longifolia*, *S. molle* y *S. lentiscifolius*. Myrtaceae representa a las especies *Blepharocalyx salicifolius*, *Myrrhinium atropurpureum*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Eugenia uruguayensis*, *E. uniflora* y *Myrceugenia glaucescens*. En las muestras de los bosques serranos del noreste del país, y en particular en los cerros chatos, no se registró polen de las especies leñosas exclusivas de esa región. Particularmente, en la cima del cerro Miriñaque se desarrolla una población de *Butia*

*paraguayensis* que no fue registrada (muestra Ser-11; Fig. 7) probablemente relacionada con algún proceso tafonómico.

#### VI.5. Bosques psamófilos

Los espectros polínicos de los bosques psamófilos comparten numerosos taxones con los bosques ribereños y serranos, tales como Myrtaceae, *Myrsine*, Rhamnaceae, *Celtis*, *Lithraea/Schinus*, *Allophylus edulis* y Asteraceae subf. Asteroideae. Esta similitud se observa en el CA, que agrupó a los bosques psamófilos con los serranos en una sola unidad (unidad III; Fig. 9). Sin embargo, las proporciones de esos tipos polínicos son lo suficientemente diferentes para que el DCA ordene a las muestras provenientes de esos dos tipos de vegetación en grupos independientes (Fig. 9). La alta frecuencia de *Myrsine laetevirens* en la vegetación es característica de los bosques psamófilos (Brussa & Grela, 2007). Myrtaceae representan principalmente a *Blepharocalyx salicifolius*, *Eugenia uruguayensis* y *Myrrhinium atropurpureum*, mientras que Rhamnaceae a *Scutia buxifolia* y *Colletia paradoxa* (Alonso-Paz & Bassagoda, 1999). Algunas especies características de estos bosques psamófilos costeros y que los vinculan con la vegetación de *restinga* del sureste brasileño, como *Rollinia maritima*, *Varronia curassavica* y *Sideroxylon obtusifolium* no fueron registradas: *R. maritima* es cleistógama, y su desarrollo se ve favorecido en parches relativamente alejados del mar, en zonas más húmedas y protegidas de la acción de los vientos costeros (Ríos, 2007); *V. curassavica* ocupa en forma irregular la primera línea de vegetación arbustiva (Delfino *et al.*, ms); y *S. obtusifolium* está representada por pocos ejemplares longevos y de gran tamaño en elevaciones arenosas fijas (Delfino *et al.*, ms).

*Ephedra tweediana* está representada por los mayores porcentajes de todo el espectro. Esta especie tiene un mayor desarrollo en la costa platense y atlántica con respecto al interior del país (Brussa & Grela, 2007) y esto claramente se registra en las muestras superficiales (Fig. 9).

Los elevados valores de Cyperaceae en Ps-02 (<40%) representan a los bajos entre dunas de la localidad Perla de Rocha, donde predomina una comunidad palustre de Cyperaceae y Juncaceae en un área de bosque rodeado de dunas y pastizales naturales (Ríos, 2007). Las altas proporciones de Cyperaceae en esta muestra y en Pas-15 representan comunidades locales, como ha sido interpretado para las *pampas* cuando las proporciones de este taxón superaron el 10% (Tonello & Prieto, 2008).

Las pteridofitas están representadas principalmente por Polypodiaceae que representa a *Microgramma vacciniifolia* y *Pleopeltis hirsutissima*.

#### VI.6. Matorrales costeros de “Candela”

Los matorrales costeros de “Candela” están representados por *Dodonaea viscosa*, acompañada por Asteraceae subf. Asteroideae que representa a arbustos pertenecientes al género *Baccharis* y arbustos y hierbas del género *Senecio*. Poaceae representa el estrato herbáceo de estos matorrales y correspondería a especies como *Panicum racemosum*, *Aristida circinalis*, *Andropogon selloanus*, *Schizachyrium microstachyum*, *Axonopus suffultus* y *Eustachys retusa*. Solamente en la muestra proveniente de la costa oeste de Montevideo (Mat-03) se registró 8% de Chenopodiaceae/Amaranthaceae que representa a *Chenopodium retusum* y *Gomphrena* sp..

El polen de árboles, principalmente *Celtis*, Myrtaceae y *Myrsine*, proviene de la vegetación que se desarrolla a menos de 650m de los sitios muestreados. Aún cuando *Myrsine* tiene polinización zoófila, este tipo polínico está sobre-representado en una muestra (Mat-02; Fig. 9), lo cual se relaciona con el alto poder de dispersión de sus granos (Behling & Negrelle, 2006). Existe una diferencia considerable entre el suelo de los matorrales y el de los pastizales y bosques, ya que en los matorrales los suelos están poco desarrollados y presentan arena gruesa, escasa humedad, baja disponibilidad de agua para las plantas, y menor contenido de materia orgánica y nitrógeno (Bartesaghi, 2007). Estas condiciones dificultan el desarrollo de muchos taxones, fundamentalmente árboles, helechos y briofitas. Particularmente, la granulometría del sedimento podría explicar que la concentración polínica total sea la más baja de todas las muestras superficiales.

## VII. CONCLUSIONES

El análisis polínico de las muestras superficiales de los *campos* de Uruguay mostró la correspondencia que existe con los diferentes tipos de vegetación.

Los análisis estadísticos permitieron establecer cinco unidades polínicas que reflejan a: (1) los pastizales y los palmares de pastizal; (2) los bosques ribereños; (3) los bosques serranos; (4) los bosques psamófilos; y (5) los matorrales costeros de “Candela”. Las divisiones de los espectros polínicos en diferentes tipos de vegetación reflejan la heterogeneidad de la vegetación a nivel de paisaje y se relacionaron principalmente con la disponibilidad de agua, el macrorelieve y el sustrato. Aún cuando los palmares de pastizal no se pudieron separar estadísticamente de los pastizales, fue posible identificarlos por la presencia de *Butia* (hasta 8%).

Los pastizales están caracterizados por el dominio de Poaceae, Asteraceae subf. Asteroideae, Cyperaceae y Apiaceae, en proporciones similares a los de las *pampas* y los *campos* del sur de Brasil. Los espectros polínicos de los *campos* se diferencian de los de las *pampas* por la presencia de polen de árboles y arbustos.

No fue posible diferenciar los *campos del norte* de los *del sur*, probablemente debido a la baja resolución taxonómica de los principales tipos polínicos que los caracterizan. Esta limitante y la falta de especies exclusivas en la vegetación no permitieron diferenciar las grandes unidades de pastizal, que están principalmente asociadas con variaciones a escala de paisaje (Lezama *et al.*, 2011).

Los bosques ribereños presentan una co-dominancia de hierbas y árboles, y están representados por tipos polínicos exclusivos como *Sebastiania*, *Salix humboldtiana* y *Phyllanthus sellowianus*, hierbas acuáticas como *Myriophyllum*, *Polygonum* y *Nymphoides indica*, y altas proporciones de Myrtaceae (<65%). Algunos árboles comunes de los bosques ribereños no fueron registrados, como *Cephalanthus glabratus* y *Erythrina crista-galli*, o estuvieron sub-representados, como *Ocotea* y *Pouteria salicifolia*.

La fisonomía de los bosques serranos, menos densos que los ribereños, explicaría la mayor co-dominancia entre hierbas (principalmente Poaceae y Cyperaceae), Asteraceae subf. Asteroideae y árboles (*Lithraea/Schinus* y Myrtaceae), y entre tipos anemófilos y zoófilos en los espectros polínicos.

Los tipos polínicos de los bosques psamófilos son compartidos con los de bosques ribereños y serranos. Las mayores cargas de polen de *Ephedra tweediana*, Rhamnaceae y algunos árboles (*Myrsine* y *Celtis*) y las menores de Asteraceae subf. Asteroideae en el DCA,

permitieron diferenciar los bosques psamófiles de los serranos. Las especies características de este tipo de vegetación como *Rollinia maritima*, *Varronia curassavica* y *Sideroxylon obtusifolium* no están representadas en las asociaciones polínicas.

Los matorrales costeros de “Candela” están caracterizados por *Dodonaea viscosa*. Registran las menores concentraciones polínicas de todo el espectro, que podría explicarse por la granulometría del sedimento.

Los espectros polínicos de los pastizales representan la vegetación regional de los campos, donde las hierbas dominan las asociaciones y el polen de árboles y arbustos representa a los diferentes bosques próximos a los pastizales. Al igual que para las *pampas* las altas proporciones de Cyperaceae representan comunidades locales.

Los espectros polínicos de los bosques y matorrales representan tipos de vegetación locales. El componente herbáceo de las muestras de bosques estaría sobre-representado debido a que no solo representa el polen del sotobosque, sino también el proveniente de los pastizales y el límite exterior de los bosques.

Proporciones mayores al 15% de briofitas en los espectros polínicos están asociadas a los pastizales y los bosques serranos, por lo cual estas esporas deberían tenerse en cuenta en la interpretación de las secuencias fósiles.

El modelo polen-vegetación de los *campos* de Uruguay tiene potencialidad para ser utilizado como análogo moderno en la interpretación de los registros polínicos fósiles del Holoceno.

## VIII. PERSPECTIVAS

Este trabajo se integrará a un estudio a escala regional del Bioma Pampa (Pastizales del Río de la Plata), para complementar los estudios que se están realizando en la región de los *campos*, al sur de Río Grande del Sur (S. Bauermann, proyecto PROSUL) y en la sub-región de las *pampas*, denominada Pampa mesopotámica (N. Muñoz, en elaboración) y a los realizados en las otras sub-regiones de las *pampas* (Tonello & Prieto, 2008, 2009). En este contexto es necesario estudiar la zona occidental del Uruguay y aquellas comunidades locales que no fueron consideradas en esta tesis, como los humedales del este y las comunidades halófitas costeras. Se requiere analizar un mayor número de muestras de los palmares de pastizal para comprender la dispersión y depositación polínica de *Butia* en relación con las características de la polinización. Esto permitirá establecer con mayor precisión la relación entre la cantidad de polen de *Butia* y la densidad de individuos en la vegetación. Por otra parte, es necesario considerar algún proceso tafonómico que podría explicar la ausencia de polen de *Butia paraguayensis* en la cima del cerro Miriñaque.

Para obtener una mejor representación de los espectros será necesario diferenciar algunos tipos polínicos claves dentro de las familias Asteraceae subf. Asteroideae (Cancelli, 2008) y Chenopodiaceae/Amaranthaceae, que permitirán aumentar la resolución del análisis.

Los resultados de este modelo se compararán con aquellos espectros polínicos fósiles del Holoceno que se estudiarán durante mi doctorado.

## IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adam, D.P. & Mehringer, P.J.Jr. 1975. Modern pollen surface samples. An analysis of subsamples. *Journal Research U.S. Geological Survey*. **3**: 733-736.
- Alonso-Paz, E. & Bassagoda, M.J. 1999. Los bosques y los matorrales psamófilos en el litoral platense y atlántico del Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. **6**: 1-8.
- Alonso-Paz, E. & Bassagoda, M.J. 2002a. Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência & Ambiente*. **24**: 35-50.
- Alonso-Paz, E. & Bassagoda, M.J. 2002b. La vegetación costera del SE uruguayo: ambientes y biodiversidad. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. **5**: 1-6.
- Araújo, J.L.O.; Quirino, Z.G.M.; Neto, P.C.G. & de Araújo, A.C. 2009. Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Biotemas*. **22**: 83-94.
- Baeza, S.; Paruelo, J. & Altesor, A. 2006. Caracterización funcional de la vegetación del Uruguay mediante el uso de sensores remotos. *INCI*. **31**: 382-388.
- Bartesaghi, M.L. 2007. Análisis espacial de las formaciones vegetales costeras Matorral y Bosque, de la zona El Caracol, Departamento de Rocha, Uruguay. *Tesis de Licenciatura*. Universidad de la República. Montevideo. 50 pp.
- Bauermann, S.G.; Evaldt, A.C.P.; Zanchin, J.R. & Bordignon, S.A. 2010. Diferenciação polínica de *Butia*, *Euterpe*, *Geonoma*, *Syagrus* e *Thrinax* e implicações paleoecológicas de Arecaceae para o Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Botânica*. **65**: 35-46.
- Bazzurro, D. 1998. Informe *Flora Apícola*. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Montevideo. 14 pp.
- Behling, H. 2002. South and Southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **177**: 19-27.
- Behling, H. & Negrelle, R.R.B. 2006. Vegetation and Pollen Rain Relationship from the Tropical Atlantic Rain Forest in Southern Brazil. *Brazilian archives of biology and technology*. **49**: 631-642.
- Behling, H.; Bauermann, S.G. & Pereira Neves, P.C. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. **14**: 631-639.

- Behling, H.; Pillar, V.D. & Bauermann, S.G. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, FIRE and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate análisis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Paleobotany and Palynology*. **133**: 235-248.
- Behling, H.; Pillar, V.D.; Müller, S.C. & Overbeck, G.E. 2007. Late-Holocene fire history in a forest-grassland mosaic in southern Brazil: implications for conservation. *Applied Vegetation Science*. **10**: 81-90.
- Bianchi, M.M. & D'Antoni, H.L. 1986. Depositación del polen en los alrededores de Sierra de los Padres (Pcia. de Buenos Aires). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Mendoza. 16-27.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. 2004. *Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires. 353 pp.
- Birks, H.J.B. & Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Academic Press Inc. London. 313 pp.
- Brussa, C.A. & Grela, I. 2004. *Xilosma pseudosalzmannii* (Flacourtiaceae) nueva especie para la flora arbórea del Uruguay. *Hickenia*. **3**: 217-220.
- Brussa, C.A. & Grela, I. 2005. Los helechos como integrantes del bosque indígena: revisión taxonómica de Pteridophyta de la flora uruguaya. En: Seminario Compartiendo conocimientos sobre el monte indígena. *Movimiento Mundial por los Bosques Tropicales*. Montevideo. 7.
- Brussa, C.A. & Grela, I. 2007. *Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA. Montevideo. 544 pp.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Editorial OEA, Washington DC. 120 pp.
- Cancelli, R.R. 2008. Palinología de Asteraceae: Morfología polínica e suas implicações nos registros do Quaternario de Rio Grande do Sul. *Tesis de Maestría*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências. Porto Alegre. 155 pp.
- Carrere, R. 1990. *El bosque natural uruguayo, caracterización y estudios de caso*. SIEDUR. Montevideo. 105 pp.
- Chebataroff, J. 1960. *Tierra Uruguaya*. Talleres Don Bosco. Montevideo. 449 pp.
- Chebataroff, J. 1969. *Relieve y Costas*. Montevideo. 68 pp.
- Chebataroff, J. 1974. *Palmeras del Uruguay*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. 31 pp.

- Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. 2009. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul. *En: Pillar, V.D.; Müller, S.C. ; Castilhos, Z.M.S. & Jacques, A.V.A. (eds.), Campos Sulinos conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 285-299 pp.
- Costanza, R.; d'Arge, R.; de Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; O'Neill, R.V.; Paruelo, J.; Raskin, R.G.; Sutton, P. & van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. **387**: 253-260.
- Crawshaw, D.; Dall'Agno, M.; Cordeiro, J.L.P. & Hasenack, H. 2007. Caracterização dos Campos Sul-Rio-Grandenses: uma perspectiva da ecologia da paisagem. *Boletim Gaúcho de Geografia*. **33**: 233-252.
- del Puerto, O. 1969. *Hierbas de Uruguay*. Nuestra Tierra. Montevideo. 68 pp.
- del Puerto, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía. Montevideo. 16 pp.
- Delfino, L. & Masciardi, S. 2005. Relevamiento florístico en el Cabo Polonio, Rocha, Uruguay. *Iheringia, Série Botânica*. **60**: 119-128.
- Delfino, L.; Masciadri, S. & Figueredo, E. 2005. Registro de *Sideroxylon obtusifolium* (Roem.& Schult.) T.D. Penn. (Sapotaceae) en bosques psamófilos de la costa atlántica de Rocha, Uruguay. *Iheringia, Série Botânica*. **2**: 115-286.
- Delfino, L.; Piñeiro, V.; Mai, P.; Mourelle, D.; Garay, A. & Guido, A. (enviado). Florística y fitosociología del bosque psamófilo en tres sectores de la costa de Uruguay, a lo largo del gradiente fluvio-marino. *Iheringia, Série Botânica*.
- Dirección Nacional de Meteorología, 2009. Uruguay.  
[http://www.meteorologia.com.uy/caract\\_climat.htm#](http://www.meteorologia.com.uy/caract_climat.htm#), consultada el 30 de Diciembre de 2009.
- Durán, A. 1991. *Los suelos del Uruguay*. Hemisferio Sur. Montevideo. 398 pp.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. *Svensk Botanisk Tidskrift*. **54**: 561-564.
- Escudero, R. 2004. Informe *Subcomponente Bosque nativo. Compilación, sistematización y análisis de la información disponible publicada o en proceso, descripción de la situación actual y propuestas de intervención*. GEF/IBRD "Manejo Integrado de Ecosistemas y Recursos Naturales en Uruguay". Montevideo. 46 pp.
- Evia, G. & Gudynas, E. 2000. *Ecología del Paisaje en Uruguay. Aportes para la conservación de la diversidad biológica*. Junta de Andalucía y AEI. Sevilla. 173 pp.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. 4. Wiley, Chichester. New York. 328 pp.

- Fægri, K. & Pijl, L. van der. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. London. 244 pp.
- Fagúndez, C. & Lezama, F. 2005. Informe *Distribución Espacial de la Vegetación Costera del Litoral Platense y Atlántico Uruguayo*. FREPLATA. Montevideo. 36 pp.
- Fontana, S.L. 2005. Coastal dune vegetation and pollen representation in south Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Biogeography*. **32**: 719-735.
- Gaiero, P. 2010. Diversidad en palmas nativas (ARECACEAE): citogenética, contenido de ADN y análisis moleculares poblacionales. *Tesis de Maestría*. Universidad de la República. Montevideo. 111 pp.
- García-Rodríguez, F.; Stutz, S.; Inda, H.; del Puerto, L.; Bracco, R. & Panario, D. 2010. A multiproxy approach to inferring Holocene paleobotanical changes linked to sea-level variation, paleosalinity levels, and shallow lake alternative states in Negra Lagoon, SE Uruguay. *Hydrobiologia*. **646**: 5-20.
- Gattuso, S.; Gattuso, M.; Lusardi, M.; McCargo, J.; Scandizzi, A.; Di Sapia, O; Arduoso, L.R.F. & Crisci, C.D. 2003. Polen aéreo, monitoreo diario volumétrico en la ciudad de Rosario. Parte 1: árboles y arbustos. *Archivos de Alergia e Inmunología Clínica*. **34**: 22-27.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pp.
- Gautreau, P. & Lezama, F. 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral*. **19**: 81-92.
- Geymonat, G. & Rocha, N. 2009. *M'botiá. Ecosistema único en el mundo*. Casa Ambiental. Rocha. 406 pp.
- Grela, I. 2004. Geografía florística de especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. *Tesis de Maestría*. PEDECIBA - Universidad de la República. Montevideo. 97 pp.
- Grela, I. & Brussa, C.A. 2003. Relevamiento florístico y análisis comparativo de comunidades arbóreas de Sierra de Ríos (Cerro Largo, Uruguay). *Agrociencia*. **7**: 11-26.
- Grimm, E. 2004. Tilia Software 2.0.2. Illinois State Museum. Research and Collection Center, Springfield, Illinois.
- Hässel de Menéndez, G.G. 1962. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana*. **7**: 1-297.

- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42**: 47-58.
- IBGE. 2003. Mapa *Ecosistemas Gaúchos*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Prometo RADAM BRASIL. Rio de Janeiro.
- IMM-MVJB. 2008. *Intendencia Municipal de Montevideo. Museo y Jardín Botánico "Prof. Atilio Lombardo". Flora Indígena. Libro del Curso de conocimiento y reconocimiento*. Montevideo. 127 pp.
- Iriarte, J. 2006. Vegetation and climate change since 14.810 <sup>14</sup>C yr. B.P. in southeastern Uruguay and implications for the rise of early Formative societies. *Quaternary Research*. **65**: 20-32.
- Jackson, S T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. *En: Traverse, A. (ed.), Sedimentation of Organic Particles*. Cambridge University Press, Cambridge. 253-286 pp.
- Jackson, S T. & Lyford, M.E. 1999. Pollen dispersal models in Quaternary plant ecology: assumptions, parameters, and prescriptions. *The Botanical Review*. **65**: 39-75.
- Jackson, S.T. & Williams, J.W. 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology: Here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. **32**: 495-537.
- Jacobson, G.L. & Bradshaw, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*. **16**: 80-96.
- Jeske-Pieruschka, V.; Fidelis, A.; Bergamin, R.S.; Vélez, E. & Behling, H. 2010. Araucaria forest dynamics in relation to fire frequency in southern Brazil based on fossil and modern pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*. **160**: 53-65.
- Kinoshita, L.S.; Torres, R.B.; Forni-Martins, E.R.; Spinelli, T.; Ahn, Y.J. & Constâncio, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. **20**: 313-327.
- Ledru, M.P.; Salgado-Labouriau, M.L. & Lorscheitter, M.L. 1998. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology*. **99**: 131-142.
- León, R.J.C. 1991. Río de la Plata grasslands. *En: Coupland, R. T. (ed.), Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam. 369-376, 380-387 pp.

- Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M. & Paruelo, J.M. 2011. Capítulo I. Descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. *En: Altesor, A.; Ayala, W. & Paruelo, J.M. (eds.), Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*. Serie FPTA- INIA, Montevideo. 15-32 pp.
- Markgraf, V. & D'Antoni, H.L. 1978. *Pollen Flora of Argentina*. The University of Arizona Press. Tucson. 208 pp.
- Martins, F.Q. & Batalha, M.A. 2006. Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the upper taquari region (central Brazil). *Brazilian Journal of Biology*. **66**: 543-552.
- Martins, F.Q. & Batalha, M.A. 2007. Vertical and Horizontal Distribution of Pollination Systems in Cerrado Fragments of Central Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. **50**: 503-514.
- Masciadri, S. 2008. Espectro polínico actual de las comunidades vegetales de la costa Atlántica en la Perla de Rocha. *Tesis de Maestría*. PEDECIBA - Universidad de la República. Montevideo. 62 pp.
- MGAP-DIEA. 2000. Censo General Agropecuario. Montevideo.  
<http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/CENSOVOL2/indice.htm>, consultada el 13 de Diciembre de 2010.
- Molina Espinosa, B. 2001. *Biología y conservación del palmar de butiá (Butia capitata) en la Reserva de Biosfera Bañados del Este*. PROBIDES - Avances de investigación. Rocha. 37 pp.
- Moore, P.D.; Webb, J.A. & Collinson, M.E. 1991. *Pollen Analysis*. Blackwell Scientific Publications. London. 216 pp.
- Navarro, C.; Carrión, J.S.; Munuera, M. & Prieto, A.R. 2001. Sedimentación y distribución superficial de palinomorfos en cuevas del Se Ibérico. Implicaciones en paleoecología. *Anales de Biología*. **23**: 103-132.
- Oliveira, M.L.A.A. 2009. A vegetação atual do Rio Grande do Sul, Brasil. *En: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S. & Scherer, C. (eds.), Quaternário do Rio Grande do Sul. Integrando conhecimentos*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre. 69-79 pp.
- Overbeck, G.E.; Müller, C.S.; Fidelis, A.; Pfadenhauer, J.; Pillar, V.D.; Blanco, C.C.; Boldrini, I.I.; Both, R. & Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **9**: 101-116.

- Overpeck, J.T.; Webb T, III. & Prentice, I.C. 1985. Quantitative Interpretation of Fossil Pollen Spectra: Dissimilarity Coefficients and the Method of Modern Analogs. *Quaternary Research*. **23**: 87-108.
- Panario, D. 1988. *Geomorfología del Uruguay*. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo. 32 pp.
- Panario, D. & Gutiérrez, O. 2005. La vegetación en la evolución de playas arenosas. El caso de la costa uruguaya. *Ecosistemas*. **14**: 150-161.
- Panario, D. & Gutiérrez, O. 2007. La política forestal industrial del estado uruguayo. *Política y Pasteras en el Río Uruguay: Medio Ambiente, Modelos Productivos y Movimiento Social*. UNSAM. Buenos Aires. 1-9.
- Paruelo, J.M.; Piñeiro, G.; Altesor, A.; Rodríguez, C. & Oesterheld, M. 2004. Cambios estructurales y funcionales asociados al pastoreo en los Pastizales del Río de la Plata. *XX Reunión del grupo Campos-Cono Sur*. Salto. 53-60.
- Paruelo, J.M.; Jobbágy, E.G.; Oesterheld, M.; Golluscio, R.A. & Aguiar, M.R. 2007. The Grasslands and Steppes of Patagonia and the Río de la Plata Plains. *En: Veblen, T.T.; Young, K.R. & Orme, A.R. (eds.), The Physical Geography of South America*. Oxford University Press, Oxford. 361 pp.
- Pereira, G.; Tommasino, H.; Hernández, A. & Labuonora, D. 1998. Regionalización del agro uruguayo. *Asociación Argentina de Economía Agraria*. Buenos Aires. 12 pp.
- Petraglia, C. & Dell'Acqua, M. 2006. *Actualización de la carta forestal del Uruguay con imágenes del año 2004*. Sistema de Información Geográfica de la Dirección General de Recursos Naturales Renovables (DGRNR) - Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP), Montevideo. 27 pp.
- Prentice, I.C. 1985. Pollen Representation, Source Area, and Basin Size: Toward a Unified Theory of Pollen Analysis. *Quaternary Research*. **23**: 76-86.
- Prentice, I.C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. *En: Huntley, B. & Webb T, III. (eds.), Vegetation History*. Kluwer Academic, Dordrecht. 17-42 pp.
- Prieto, A.R. 1992. Dispersión polínica actual en relación con la vegetación en la estepa pampeana: primeros resultados. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial*. **2**: 91-95.
- Prieto, A.R. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland

- of Argentina. *Quaternary Research*. **45**: 73-88.
- Prieto, A.R. 2000. Vegetational history of the Late glacial-Holocene transition in the grassland of the eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **157**: 167-188.
- Prieto, A.R. & Quattrocchio, M.E. 1993. Briofitas y Pteridofitas en sedimentos del Holoceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Anales de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española*. **6**: 17-37.
- Prieto, A.R.; Blasi, A.M.; De Francesco, C.G. & Fernández, C. 2004. Environmental history since 11,000 14C yr B.P. of the northeastern Pampas, Argentina, from alluvial sequences of the Luján River. *Quaternary Research*. **62**: 146-161.
- PROBIO. 2007. *Cobertura vegetal do Bioma Pampa. Remanescentes dos Ecosistemas e uso da terra*. Ministério do Meio Ambiente - Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Porto Alegre. 31 pp.
- Ríos, M.E. 2007. Incidencia de la forestación con especies exóticas sobre el bosque costero en la localidad Perla de Rocha, (Rocha) Uruguay. *Tesis de Licenciatura*. Universidad de la República. Montevideo. 44 pp.
- Roesch, L.F.W.; Vieira, F.C.B.; Pereira, V.A.; Schünemann, A.L.; Teixeira, I.F.; Senna, A.J.T. & Stefenon, V.M. 2009. The Brazilian Pampa: A Fragile Biome. *Diversity*. **1**: 182-198.
- Sala, O.E.; Austin, A.T. & Vivanco, L. 2001. Temperate grasslands and shrublands. *En: Levin, S.A. (ed.), Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego. 627-635 pp.
- Sayagués Laso, L.; Graf, E. & Delfino, L. 2000. Análisis de la información publicada sobre composición florística de montes naturales del Uruguay. *Agrociencia*. **4**: 96-110.
- Schüler, L. & Behling, H. 2011. Poaceae pollen grain size as a tool to distinguish past grasslands in South America: a new methodological approach. *Vegetation History and Archaeobotany*. **20**: 83-96.
- Seeliger, U. 1992. Coastal foredunes of south Brazil: Physiography, habitats and vegetation. *En: Seeliger, U. (ed.), Coastal plants communities of Latin America*. Academic Press, San Diego. 367-381 pp.
- Seppä, H. 2007. Pollen Analysis, Principles. *En: Elias, S. (eds.), Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam. 2486-2497 pp.
- Sganga, J.C. 1994. Caracterización de la vegetación de la R.O.U. *En: Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (ed.), Contribución de los estudios edafológicos al*

- conocimiento de la vegetación en la República Oriental del Uruguay. Boletín técnico N°13.* Dirección de Suelos y Aguas. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo. 5-12 pp.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. *En: Coupland, R. T. (ed.), Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World.* Elsevier, Amsterdam. 367-369 pp.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores.* **13:** 615-621.
- Stutz, S. & Prieto, A.R. 2003. Modern Pollen and vegetation relationships in Mar Chiquita coastal lagoon area, southeastern Pampa grasslands, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology.* **126:** 183-195.
- Tauber, H. 1965. *Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams.* Danmarks Geologiske Undersøgelse. Danmark. 69 pp.
- Tonello, M.S. & Prieto, A.R. 2008. Modern vegetation-pollen-climate relationships for the Pampa grasslands of Argentina. *Journal of Biogeography.* **35:** 926-938.
- Tonello, M.S. & Prieto, A.R. 2009. Pastizales pampeanos: unidades de vegetación natural potencial y su relación con el espectro polínico actual. *En: Ribeiro, A.M.; Bauermann, S. & Scherer, C. (eds.), Quaternário do Rio Grande do Sul. Integrando conhecimentos.* Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre. 95-105 pp.
- Wooller, M.J. & Beuning, K.R. 2002. Introduction to the reconstruction and modeling of grass-dominated ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* **177:** 1-3.
- Zaldúa, N.; Rosano, A.; Maidana, R.; Santos, E. & Ríos, M. 2010. Aportes de los bosques fluviales y bosques parque a la apicultura en el Parque Nacional Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay. *Seminario "Monte Nativo. Patrimonio Natural y Cultural del Litoral Norte".* CIEDUR, Intendencia Municipal de Paysandú, MGAP. Paysandú. 4.