

Agraria

Revista
Científica
Facultad de Ciencias Agrarias



UNJu
Universidad
Nacional de Jujuy

Vol. IX N° 16 - Año 2015 - 2016

Autoridades
Universidad Nacional de Jujuy

Rector: **Lic. Rodolfo Alejandro Tecchi**
Vicerrector: **Lic. Jorge Eugenio Griot**

Secretaría de Extensión Universitaria:
Dra. Elena Belli

Facultad de Ciencias Agrarias:

Decano: **MSc. Ing. Agr. Mario César Bonillo**
Vicedecano: **Ing. Agr. Jorge Horacio Schimpf**
Sec. de Académica: **Esp. Ing. Agr. Jorge Martínez**
Sec. de Administración: **Ing. Agr. Rodolfo Aguado**
Sec. de Extensión y Difusión: **Ing. Agr. Valeria Hamity**
Sec. de Ciencia y Técnica: **MSc. Ing. Agr. Silvia del V. Abarza**

Comité Editor:

Dr. Osvaldo H. Ahumada
MSc. Ing. Agr. Noemí Bejarano
MSc. Ing. Agr. Claudia Gallardo

Edición y Diseño

D.G. Marina Schimpf



**Facultad
de Ciencias
Agrarias**
JUJUY - ARGENTINA

Agraria es producida por la
Facultad de Ciencias Agrarias
de la Universidad Nacional de Jujuy.
Alberdi 47 - CP: 4600 - San Salvador de Jujuy.

El presente volumen fue financiado
por la Facultad de Ciencias Agrarias.

*Queda hecho el depósito
que marce la ley*
ISSN 2362-4035
Año 2015 - 2016

Suscripciones y Canjes:

Asociación Cooperadora de la
Facultad de Ciencias Agrarias.
Universidad Nacional de Jujuy.
Alberdi 47 (4600) - S. S. de Jujuy.
scyt@fca.unju.edu.ar

REVISIÓN DE LAS ASOCIACIONES FITOLÍTICAS DE ESPECIES DE PANICOIDEAE (POACEAE) DEL CHACO ORIENTAL ARGENTINO

REVIEW OF PHYTOLITH ASSEMBLAGES OF PANICOIDEAE (POACEAE) SPECIES OF THE ORIENTAL CHACO, ARGENTINA

Contreras, S.¹; A. Zucol²; A. Lutz¹

RESUMEN

La vegetación de la Región del Chaco Oriental se caracteriza por un ambiente heterogéneo, donde se mezclan comunidades arbóreas con distintos, pastizales, palmares y humedales. Las especies de Poaceae, sobre todo las de la Subfamilia Panicoideae, son uno de los componentes más importantes de las comunidades vegetales tanto en número como en abundancia. En general, las Poaceae acumulan sílice con características morfológicas que los diferencian de otras plantas. Los estudios morfométricos de fitolitos han demostrado ser de gran utilidad para la identificación de ciertas especies de Poaceae. Por lo que la información brindada por sus asociaciones fitolíticas puede aportar información para futuros estudios sobre la caracterización fitolítica de las comunidades vegetales de la Región Chaqueña. En este trabajo, se seleccionaron cuatro especies de Panicoideae (*Echinochloa colona* (L.) Link, *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze, *Eriochloa montevidensis* Griseb. y *Setaria lachnea* (Nees) Kunth), que caracterizan a esta Región. En ellas, se observó un predominio de morfotipos con forma de halterios, halterios plurilobados y cruces que son diagnósticas de la Subfamilia Panicoideae y otros elementos aislados especialmente las formas elongadas, aguzadas, abanicos y poliédricos. También, un gran número de elementos articulados fueron hallados, siendo elementos de la epidermis foliar los más abundantes.

Palabras claves: Poaceae, Fitolitos, Región Chaqueña

SUMMARY

The vegetation of the Eastern Chaco Region is characterized by a heterogeneous environment, where trees communities are mixed with different grasslands, palm groves and wetlands. The Poaceae species, especially Subfamily Panicoideae species, are one of the most important components of the vegetal communities in both number and abundance. In general, grasses accumulate silica with morphological characteristics that differentiate them from other plants. Morphometric studies of phytoliths provide vital information for the identification of certain species of Poaceae. Therefore, the information obtained from their phytolith assemblages can provide information for future studies on

1-Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE). Ruta 5, km 2.5. W3400. Corrientes, Argentina.
sailcontreras11@gmail.com

2- Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Dr. Matteri y España SN, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina.

the phytolith characterization of chaquenian plant communities. In this paper, four species of Panicoideae (*Echinochloa colona* (L.) Link, *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze, *Eriochloa montevidensis* Griseb. and *Setaria lachnea* (Nees) Kunth), that characterize this region were selected. In them, a predominance of morphotypes with bilobates, polylobates and crosses forms, that are diagnostic of the Subfamily Panicoideae, were observed together with other isolated elements especially elongated, pointed, fan, and polyhedral forms. Also, a large number of articulated elements were found, being elements of the leaf epidermis the most abundant.

Key words: Poaceae, Phytoliths, Chaquenian Region

INTRODUCCIÓN

Los silicofitolitos son cuerpos minerales tridimensionales que pueden tener una morfología irregular o regular. Se depositan como sílice amorfo sólido ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) durante la vida de las plantas y precipitan dentro y entre sus células en los diferentes órganos (tallos, hojas e inflorescencias) (Zucol y Brea, 2005; Hodson y otros, 2008). Se encuentran en ciertas familias de Pteridófitas, Gimnospermas y Angiospermas, siendo algunas familias de Monocotiledóneas (como Poaceae, Cyperaceae y Arecaceae), las principales proveedoras (Zucol y Brea, 2005).

Los estudios morfométricos de los fitolitos han sido informativos para los estudios taxonómicos en plantas, ya que ciertas formas son diagnósticas de determinados grupos vegetales (Albert, 2006), habiéndose realizado numerosos trabajos para conocer las asociaciones fitolíticas de diferentes especies, distinguir caracteres morfológicos únicos y crear sistemas de clasificación (Twiss y otros, 1969; Bertoldi de Pomar, 1971, 1975; Pearsall y Dinan, 1992; ICPNWG, 2005; Zucol y Brea, 2005; Piperno, 2006). En particular, en las gramíneas el sílice se acumula en cantidades mayores que cualquier otro elemento inorgánico (Aguirre y otros, 2007), encontrándose mayoritariamente en los tejidos epidérmicos, subepidérmicos y esclerenquimáticos (Zucol, 1996). Los fitolitos de las gramíneas poseen características morfológicas que los diferencian de los hallados en las restantes especies del Reino Vegetal. Los estudios morfométricos de los

mismos han demostrado ser de gran utilidad para la identificación de ciertas especies de gramíneas (Albert, 2006).

Por otra parte, a partir del análisis de la relación entre la abundancia y los tipos morfológicos presentes en las plantas actuales, se conocieron las asociaciones fitolíticas de la flora diversas regiones de Sudamérica (De Campos y Labouriau, 1969; Iriarte y Paz, 2007); mientras que para Argentina, se han descripto las asociaciones fitolíticas para la región Pampeana, el Litoral y Tierra del Fuego (Zucol, 1998, 1999; Gallegos, 2003; Fernández Honaine y otros, 2006; Fernández Pepi, 2007; Fernández Honaine y otros, 2009; Patterer, 2014) entre otros. Asimismo, los análisis fitolíticos de las especies actuales y de los suelos donde se desarrollan las comunidades vegetales y la posterior comparación con las asociaciones fitolíticas de materiales sedimentarios, constituyen una importante herramienta para la reconstrucción de ecosistemas pasados ya que proporcionan un registro preciso de una parte de la vegetación, en áreas concretas y en un momento determinado (Albert, 2006). En este sentido, los análisis fitolíticos han permitido caracterizar ecosistemas dominados por gramíneas no solo en sedimentos cuaternarios (Di Paola y González, 1992; Zucol y otros, 2005), sino también del paleógeno del Terciario argentino (Brea y otros 2008; Zucol y otros, 2007; Zucol y otros, 2010).

El Chaco Oriental es una extensa región que abarca más de 12.000.000 ha (120.000 km²) en Argentina. Ocupa aproximadamente

la mitad este de las provincias de Chaco y Formosa, parte del norte de Santa Fe (Ginzburg y Adámoli, 2006) y el noroeste de Corrientes (Tortorelli, 2009). Desde un punto de vista geomorfológico, esta región se caracteriza por ser un bloque hundido, constituido por las regiones distales de los abanicos aluviales de los grandes ríos (Pilcomayo, Bermejo y Juramento) que la atraviesan (Iriondo, 1992), y rellenado con sus sedimentos (Ginzburg y Adámoli, 2006). Además, presenta áreas pantanosas atravesadas por las antiguas fajas fluviales de dichos ríos (Iriondo, 1992). La baja pendiente y la torrencialidad estacional de los ríos favorecen los procesos fluviomorfológicos, generando una topografía local irregular, con albardones elevados con respecto a los alrededores anegables (Ginzburg y Adámoli, 2006). Como consecuencia de la gran heterogeneidad ambiental, la vegetación del Chaco Oriental es compleja (Biani y otros, 2004). En pequeñas extensiones, coexisten desde bosques y selvas hidrófilas hasta sabanas y arbustales achaparrados espinosos con características morfológicas xerofíticas, pastizales, palmares y humedales (Prado, 1993; Placci y Holz, 2004; Maturo y otros, 2005; Ginzburg y Adámoli, 2006).

El patrón de la vegetación Chaqueña sería el resultado de la dinámica aluvial ocurrida en la llanura durante el Pleistoceno-Holoceno y de la migración intensiva de los cinturones fluviales de los principales ríos (Iriondo, 1995; Morello y Matteucci, 1999). Sin embargo, hasta el momento los datos paleobotánicos disponibles acerca de la vegetación de la llanura Chaqueña que pudo haber acompañado este fenómeno son aún escasos. En estudios recientes de una flora fósil hallada en sedimentos cuaternarios sobre las márgenes del río Bermejo, se describen restos fósiles de tallos de *Equisetum* sp., hojas y frutos de dicotiledóneas, así como tallos y espiguillas de Poaceae (Contreras, 2010; Contreras y Lutz, 2014). Teniendo en cuenta la marcada abundancia de gramíneas detectada en la secuencia sedimentaria expuesta en las barrancas del río Bermejo (Contreras y otros, 2015a) y que la vegetación del Chaco Oriental posee un notorio contraste entre componentes

palustres y xéricos, los que pueden ser caracterizados mediante sus asociaciones fitolíticas, el análisis fitolítico de las especies actuales podrían aportar información valiosa para describir las variaciones composicionales de las comunidades vegetales del Chaco Oriental en el pasado. Sin embargo, hasta el presente se conoce muy poco la composición y la variación fitolítica de las especies pertenecientes a las distintas unidades vegetales del Chaco Oriental.

MATERIALES Y MÉTODO

Área de Estudio

El área de estudio comprende el sureste de Formosa y el Noroeste de Corrientes (Fig. 1). Desde el punto de vista fitogeográfico, la región está incluida en el Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña. El Chaco Oriental formoseño ocupa el este de la provincia de Formosa y presenta como límites el río Paraguay, al este, y la isoyeta de 750 mm, al oeste (Maturo y Prado, 2006). El sector del distrito Chaqueño Oriental en la provincia de Corrientes, ocupa la mitad occidental de la misma, con una superficie de 4.694.200 ha. Confina por el Oeste y Norte con el río Paraná; al este con la gran planicie de erosión oriental y hacia el sureste con la provincia del Espinal (Carnevali, 2003).

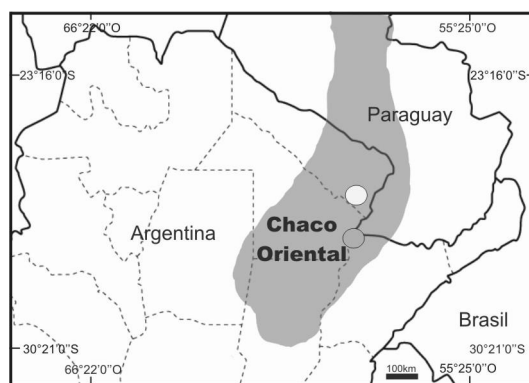


Figura 1. Mapa ubicando la Región del Chaco Oriental y los sitios de muestreo: Villa Escolar, Formosa (círculo blanco) y Corrientes Capital, Corrientes (círculo gris).

En general, en el Chaco Oriental existe una estrecha vinculación entre las distintas formas del paisaje y la vegetación que se desarrolla en ellas (Ginzburg y Adámoli, 2006). La heterogeneidad ambiental surge de la respuesta de la vegetación a las precipitaciones, la escasa energía de drenaje, el hidromorfismo de los suelos y a déficits hídricos no siempre predecibles (Biani y otros, 2004). Las comunidades vegetales presentes en el Chaco Oriental varían desde distintas comunidades arbóreas (Monte Fuerte, Algarrobales, Bosque de albardón o Selvas en Galería, Bosque Transicional Austro-Brasileño, Bosques Riparios de Inundación y palmares), comunidades herbáceo-arbustivas (Arbustales, Pastizales Altos, Pajonales/Bañados/Cañadas, Esteros y vegetación de lagunas); como así también comunidades mixtas como las sabanas (Morello y Adamoli, 1967, 1974; Prado, 1993; Maturo y otros, 2005; Ginzburg y Adámoli, 2006; Peña Chocarro y otros, 2006; Molina y Rúgolo, 2006).

Las sabanas y pastizales constituyen uno de los tipos de vegetación más importantes de la región. Las sabanas se hallan en zonas topográficamente un poco más bajas y en épocas de grandes lluvias se inundan parcialmente. La superficie está cubierta por un tapiz de especies herbáceas, con especies leñosas distanciadas entre sí, por lo que adquiere una fisonomía más bien abierta (Ginzburg y Adámoli, 2006). Las sabanas de *Pennisetum frutescens* Leeke forman comunidades en abras de bosques inundables durante la estación de lluvias, integradas también por *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze (Molina y Rúgolo, 2006). Las sabanas ecotonales son de fisonomías abiertas. Constituyen principalmente ecotonos entre grandes unidades e isletas de bosques con los bañados y en algunos casos, entre bosques y pastizales. No tienen una flora definida dado que sus especies están determinadas por la composición florística de las comunidades entre las cuales están ubicadas (Maturo y otros, 2005). Los pastizales altos ocupan la porción no inundable de los gradientes topográficos o inundables durante poco tiempo y sobre suelos arenosos a húmedos pero casi

nunca anegables. En ellos crecen numerosas especies herbáceas, entre las que predominan gramíneas como la paja colorada (*Andropogon lateralis* Nees), la cola de zorro (*Schizachyrium* Nees spp.) y el espartillo dulce (*Elionurus muticus*) (Morello y Adámoli, 1974; Ginzburg y Adámoli, 2006). Por otra parte, los pajonales se desarrollan en campos bajos, los cuales permanecen anegados durante varios meses del año (Maturo y otros, 2005). En el Chaco Oriental, son comunes los pajonales de *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc. (paja amarilla), *Paspalum intermedium* Munro ex Monrong & Britton (paja boba) y *Panicum prionitis* Ness. (paja brava) (Molina y Rúgolo, 2006).

Material examinado

De las principales Panicoideas del área en estudio: *Andropogon lateralis*, *Echinochloa colona* (L.) Link, *Elionurus muticus*, *Eriochloa montevidensis* Griseb., *Panicum prionitis*, *Paspalum intermedium*, *Paspalum notatum* Flüggé, *Paspalum plicatum* Michx., *Paspalum urvillei* Steud., *Pennisetum frutescens*, *Setaria lachnea* (Nees) Kunth y *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguelen se seleccionaron cuatro como complemento a los estudios previos en las otras especies (Parry y Smithson, 1964; Sendulsky y Labouriau, 1966; Zucol, 1998, 2000). Los ejemplares analizados fueron obtenidos a partir de colectas a campo en las Provincias de Formosa y Corrientes (Fig. 1). Los ejemplares testigo de los especímenes estudiados fueron depositados en el herbario CTES del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE-CONICET-UNNE).

Las especies estudiadas son las siguientes:

Subfamilia: Panicoideae

Tribu: Andropogoneae

Elionurus muticus (Spreng.) Kuntze

Argentina, Corrientes, Dpto. Capital, 27°29'S y 58°49' O Pastizal mesófilo, Solís Neffa *et al.* N 2320.

Tribu: Paniceae

Echinochloa colona (L.) Link

Argentina, Formosa, Dpto. Laishi, Selva, 26°36'S y 58°40' O, Contreras *et al.* N° 28.

Eriochloa montevidensis Griseb.

Argentina, Formosa, Dpto. Laishi, Selva, 26° 36'S y 58° 40' O, Contreras *et al.* N° 18.

Setaria lachnea (Nees) Kunth

Argentina, Formosa, Dpto. Laishi, Selva, 26° 36'S y 58° 40' O, Contreras *et al.* N° 15.

Análisis de los fitolitos

Se colectaron 10 individuos por especie y se utilizó la hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera. La extracción de fitolitos se realizó mediante la técnica de calcinación propuesta por Labouriau (1983). El material vegetal fue lavado con detergente no iónico, enjuagado con agua destilada, pesado, secado a 100° C y carbonizado en una mufla, a unos 200° C durante dos horas. Una vez frío, se realizó la digestión con ácido clorhídrico al 50% y se puso a hervir durante unos minutos. Una vez frío, el líquido fue filtrado con papel de filtro sin cenizas. Los restos del ácido fueron extraídos mediante lavados con agua destilada

hasta no detectarse cloratos. Finalmente, el material fue secado a 200° C por 20 minutos y subsecuentemente calcinado a 800° C por un lapso de dos horas. Las cenizas fueron montadas en portaobjetos en preparados líquidos (con aceite de cedro) y sólidos (con bálsamo de Canadá) para su observación microscópica.

Las cenizas obtenidas fueron pesadas. Se calculó el contenido relativo de sílice, mediante la fórmula: Cs= [(peso final/peso inicial) 100]. El peso inicial es el peso de la materia seca de la muestra al comenzar la técnica de calcinado y el peso final es el obtenido luego de la calcinación. Una vez calculado el índice, se contaron entre 300 y 400 fitolitos por ejemplar y se calculó el porcentaje de cada morfotipo presente, siguiendo una clasificación *ad-hoc* y las normativas y descriptores propuestos por Twiss, 1992; Zucol, 1998; ICPNWG, 2005 (Tabla1).

UNICELULARES	
1. Cruces	12. Elongado liso
2. Halterio bilobado de centro largo y final convexo	13. Elongado sinuoso
3. Halterio bilobado con centro corto y final convexo	14. Elongado espinoso
4. Halterio bilobado con centro largo y final recto o cóncavo	15. Elongado espinoso con piso
5. Halterio bilobado con centro corto y final recto o cóncavo	16. Forma de abanico
6. Halterio bilobado con forma cónica	17. Forma poliédrica
7. Halterio plurilobado con caras laterales asimétricas	18. Formas de ápices aguzados
8. Halterio plurilobado con dos itsmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados	19. Macropelos
9. Halterio plurilobado con más de dos itsmos dispuestos asimétricamente	20. Micropelos
10. Halterio polilobado con dos itsmos bien marcados y tres lóbulos triangulares	21. Aguijones
11. Halterio plurilobado con más de dos itsmos y cuatro o más lóbulos dispuestos en cadena	22. Ganchos
	23. Triangular
	24. Elementos de conducción
PLURICELULARES	
1. Elementos subepidérmicos	6. Macropelos
2. Elementos buliformes	7. Micropelos
3. Complejo estomático	8. Espinas
4. Células largas	9. Aguijones
5. Células cortas	

Tabla 1. Clasificación morfológica de los fitolitos (Twiss, 1992; Zucol, 1998; ICPNWG, 2005).

Resultados

Las cuatro especies de gramíneas diferían en el contenido de sílice, siendo *Echinochloa colona* la que presentó el mayor porcentaje de sílice (15,16%, 5,73–32,46),

mientras que *E. muticus* presentó el menor contenido (4.1%, 1,56–6,23) (Tabla 2). En general, los fitolitos se presentaron de manera aislada o articulada, predominando en elementos de la epidermis foliar.

ESPECIES	PESO SECO INICIAL (g)	PESO CENIZA (g)	% DE SI
<i>Echinochloa colona</i>			
1	0,05	0,01	9,42
2	0,05	0,01	17,69
3	0,04	0,01	32,46
4	0,07	0,01	7,84
5	0,06	0,01	21,82
6	0,06	0,01	13,13
7	0,05	0,01	20,36
8	0,08	0,01	11,33
9	0,07	0,01	11,84
10	0,05	0,01	5,73
<i>Elionurus muticus</i>			
1	0,28	0,01	1,68
2	0,29	0,02	5,47
3	0,36	0,02	4,70
4	0,35	0,01	3,68
5	0,29	0,01	3,63
6	0,22	0,01	3,23
7	0,35	0,02	5,85
8	0,38	0,01	1,56
9	0,37	0,02	6,23
10	0,37	0,02	5,00
<i>Eriochloa montevidensis</i>			
1	0,09	0,01	9,25
2	0,05	0,01	3,06
3	0,06	0,01	4,59
4	0,04	0,01	6,41
5	0,05	0,01	1,82
6	0,06	0,01	3,19
7	0,10	0,01	5,97
8	0,09	0,01	4,18
9	0,08	0,01	4,51
10	0,06	0,01	10,80
<i>Setaria lachnea</i>			
1	0,06	0,01	6,53
2	0,05	0,01	8,24
3	0,16	0,03	17,35
4	0,16	0,02	11,46
5	0,07	0,01	12,36
6	0,08	0,01	7,06
7	0,08	0,01	13,21
8	0,10	0,01	12,89
9	0,96	0,01	1,55
10	0,09	0,01	13,49

Tabla 2. Valores de peso inicial y contenido de sílice (Si) de las especies de gramíneas analizadas

Echinochloa colona

Hierba anual de 15–70 cm de altura, cespitosa (Molina y Rúgolo, 2006). La cara abaxial de las hojas del género *Echinochloa* se caracteriza por presentar zonas costales e intercostales conspicuas. Con presencia de papilas. La forma de las células largas puede ser similar a marcadamente diferente en

ambas zonas (costales más estrechos), con grosor de la pared similar. Células largas intercostales medias con paredes marcadamente sinuosas a lisas. Con micropelos. Estomas con células acompañantes en forma de triangular o de cúpula. Células cortas intercostales raras o ausentes, cuando están presentes, en forma de cruz. Células cortas costales de tipo

panicoidea (Watson y Dallwitz, 1992).

Asociación fitolítica: La hoja de esta especie presenta, por lo general, fitolitos de manera aislada, pero también se encontraron articulados (Fig. 2). Con un mayor número de halterios plurilobados, seguidas de halterios bilobados. Las formas de halterio plurilobado con caras laterales asimétricas y halterio plurilobado con dos istmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados, varían de 15–35 µm de largo. Con halterios de centros cortos y finales rectos/cóncavos, centros cortos y finales convexos, y en menor medida cuerpos de centros largos y finales convexos, que rondan entre los 10–25 µm de largo. También un gran número de cruces con centros gruesos fueron encontrados. Elementos elongados de 40–90 µm de largo y alrededor de 10 µm de ancho con bordes lisos, sinuosos suaves y fuertes. Con poca presencia de micropelos (40 µm de largo y 8 µm de ancho).

Entre los articulados, predominaron los elementos de las zonas costales, con células largas con bordes suavemente sinuosos, las cuales presentaron halterios bilobados y plurilobados aislados dispuestos de manera continua. En algunos casos, se observaron elementos que adoptaron una forma semejante a papilas globosas, dispuestas en hileras no tan ordenadas a ambos lados de los halterios plurilobados. Miden 30–40 µm de largo y ≤ 10 µm de ancho de manera aislada. Las células largas de las zonas intercostales, se encontraron en la mayoría de los casos asociados a estomas y células interestomáticas. Estas presentaron bordes sinuosos, suavemente sinuosos a lisos. Entre las células largas, a veces se encontraron células cortas en forma de cruces y las bases de micropelos. Los complejos estomáticos, variaron entre los 15–30 µm de largo, con 20 µm en su parte más ancha y 10 µm en las más delgadas; y las células acompañantes con forma triangular o de domo.

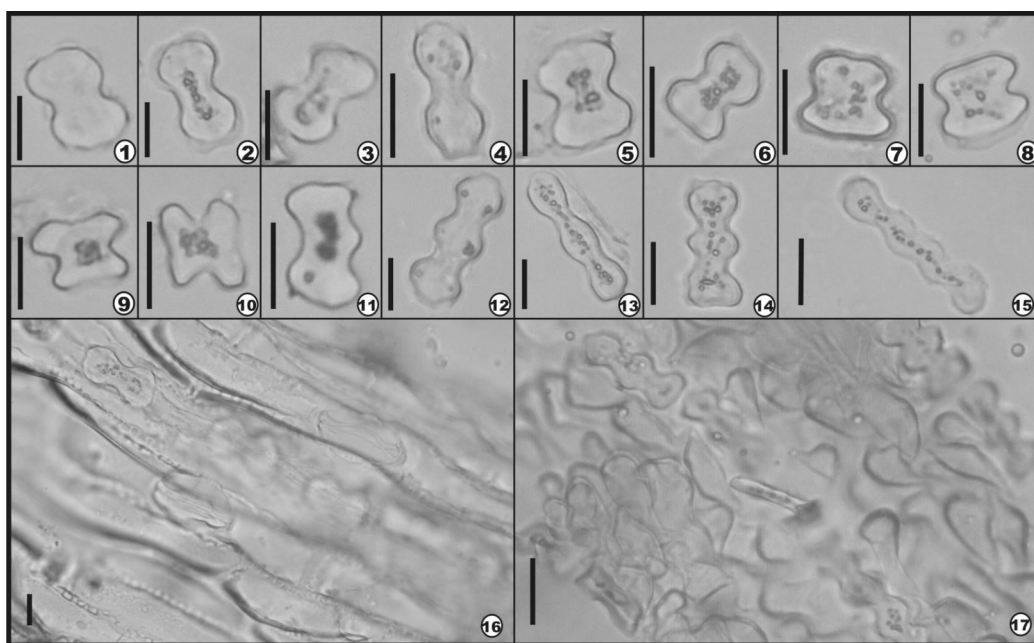


Figura 2. Asociación fitolítica de la hoja de *Echinochloa colona*. 1-4. Halterios bilobados con centros cortos y finales convexos. 5-8. Halterios bilobados con centros cortos y finales rectos o cóncavos. 9-10. Cruces. 11. Halterio plurilobado con caras laterales asimétricas. 12-14. Halterio plurilobado con dos istmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados 15. Halterio plurilobado con más de dos istmos y cuatro o más lóbulos dispuestos en cadena. 16. Zona intercostal con estomas y costal con halterios 17. Células costales con halterios plurilobados. Escala grafica: 10 µm.

Elionurus muticus

Planta perenne, en matas de 30–100 cm de alto, cañas glabras y huecas; nudos pajizos, glabros, vainas usualmente más largas que los entrenudos; lígulas con pelos de 2–4 mm de largo a los lados, laminas basales y caulinares, lineares, involutas o conduplicadas, superficie abaxial glabra, superficie adaxial y márgenes pubescentes (Molina y Rógolo, 2006). Las células epidémicas en la cara adaxial de la epidermis son homogéneas entre los haces primarios y secundarios, por debajo son de menor tamaño. Mientras que en la cara adaxial de la epidermis, son de mayor tamaño a menudo intercaladas con papilas. Clorénquima radiado alrededor de los haces. Vaina parenquimática interrumpida en la cara abaxial a la altura de los haces. En la nervadura media los haces se ubican más cerca de la cara abaxial, y el resto son centrales (Türpe, 1981). Epidermis abaxial con cutícula gruesa en cambio la adaxial más delgada. Estomas rómbicos u ovoideos intercostales, muy frecuentes en la epidermis adaxial y poco a escaso en la epidermis abaxial. Células silíceas angostamente cuadradas o en forma de halterio más o menos frecuente en las zonas costales (Türpe, 1981). Células suberosas costales e intercostales, solitarias o asociadas a células silíceas. Aguijones medianos y ganchos pequeños, costales y en la zona intercostal de la epidermis abaxial. La epidermis adaxial presenta células buliformes rectangulares, globosas o no. Pelos unicelulares en las zonas intercostales adaxiales (Türpe, 1981).

Asociación fitolítica: La asociación fitolítica de la hoja de esta especie, se caracteriza por presentar elementos aislados y articulados (Fig. 3). Entre los aislados, predominan los halterios, con un tamaño que varía entre los 10–35 µm. La forma más frecuente corresponde a halterios con cuerpo voluminoso de forma de cónica. También, se encontraron halterios con centros relativamente cortos y finales más o menos convexos, con centros cortos y finales rectos/cóncavos, y cuerpos de centros largos y finales convexos. Otros elementos encontrados en menor abundancia, fueron los

halterios plurilobados con caras laterales asimétricas, con dos itsmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados y plurilobado con dos itsmos bien marcados y tres lóbulos triangulares; elementos en forma de cruces, flabelos, aguijones o ganchos y elementos elongados. Presencia de macropelos con tamaños mayores a 90 µm.

Con respecto a los elementos articulados, se encuentran segmentos de la epidermis de las zonas intercostales asociados entre sí, con sólo células largas, las cuales fueron las menos frecuentes. En general, presentaban ondulaciones en las paredes anticlinales. En muy pocos casos, presentaban papilas redondeadas en sus superficies. Se encontraron asociados a pelos, células cortas elongadas y a aparatos estomáticos. Los estomas con células acompañantes en forma de domo bajo, domo alto o triangular. Las células oclusivas miden 15–35 µm de largo con un ancho menor a 5 µm. De las zonas costales, se encontraron fitolitos asociados de células largas con paredes anticlinales lisas o levemente sinuosas y células cortas, en su mayoría en forma de halterios, pero también se observaron halterios plurilobados y halterios de forma cónica. En muchos casos aparecieron elementos aguzados asociadas a las células largas de ambas zonas.

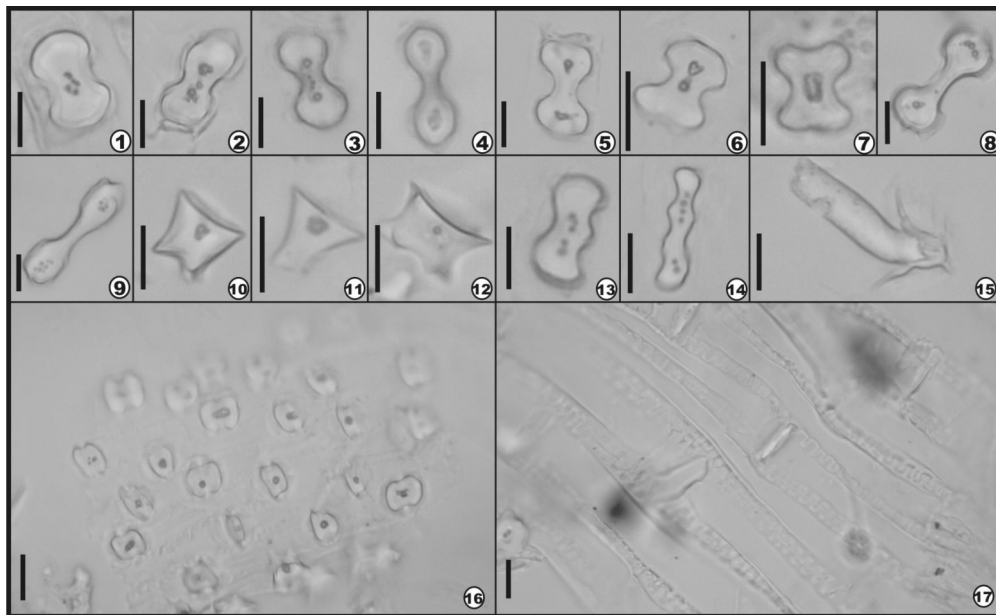


Figura 3. Asociación fitolítica de la hoja de *Elionurus muticus*. 1–4. Halterios con centros cortos y finales convexos. 5–7. Halterios con centros cortos y finales rectos o cóncavos. 8–9. Halterios con centros largos y finales convexos. 10–12. Halterios de forma cónica. 13. Halterio plurilobado con caras laterales asimétricas. 14. Halterio plurilobado con más de dos itmos dispuestos asimétricamente. 15. Macropelos. 16. Zona costal con halterios. 17. Zona intercostal con células largas de bordes sinuosos, con pelo y células cortas. Escala gráfica: 10 µm.

Eriochloa montevidensis

Planta perenne, cespitosa, pluricaule. Presenta cañas erectas o geniculadas, de 40–80 cm de altura (Molina y Rúgolo, 2006). Las células epidérmicas de la cara abaxial del género *Eriochloa* se caracteriza por no presentar papilas; zonas costales e intercostales conspicuas, células largas de ambas zonas presentan forma y grosor de las paredes similares. Las células rectangulares intercostales de posición media con paredes marcadamente sinuosas. Estomas con células subsidiarias en forma de domo o triangular. Células oclusivas están superpuestas con las células interestomáticas. Son comunes las células cortas intercostales, en pares de células síliceas o solitarias no silicificadas. Células cortas costales conspicuas en largas filas. Cuerpos síliceos costales en forma de cruz o en forma de pesa, o nodular. Con micropelos (Watson y Dallwitz, 1992).

Asociación fitolítica: La hoja está caracterizada por fitolitos aislados y articulados (Fig. 4). Respecto a los primeros, predominaron los halterios de centros cortos y finales convexos, centros cortos y finales rectos o cóncavos, y en menor medida cuerpos de centros largos y finales convexos. Con un tamaño que varía entre los 10–30 µm, siendo por lo general, los halterios de finales rectos y centros cortos, los más chicos y aquellos de centros largos, los más grandes. También presentó todos los morfotipos de halterios plurilobados y de manera numerosa, con predominio de los plurilobados con caras laterales asimétricas y plurilobado con dos itmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados, que rondaban las 20 µm. Abundante presencia de macropelos (70–80 µm de largo) y en menor medida micropelos (30 µm de largo). Otros elementos encontrados en menor medida, fueron elementos en forma de cruces con centros gruesos, que miden alrededor de 10 µm; cuerpos en forma de abanico, agujijones o

ganchos (50–65 μm de diámetro de área basal) y elementos elongados espinosos, lisos y sinuosos. Estos últimos, varían entre bordes lisos o sinuosos con cuerpo grueso y muchos más largos (60–110 μm de largo) y elementos con bordes sinuosos muchos más translúcidos y más cortos (40–80 μm de largo). En todas, el ancho ronda los valores entre 10–12 μm .

Los elementos articulados forman parte de la epidermis foliar, observando las zonas intercostales con células largas, en las que predominaron aquellas con bordes sinuosos. En menor número se hallaron elementos de bordes lisos. El grosor de las mismas, fue variable. En muchos casos, fue común observar papilas oblicuas de paredes

aparentemente finas (menores a 10 μm). También, en menor medida, presenta células del complejo estomático (aproximadamente 40 μm de largo y 20 μm en su parte más ancha), con las células subsidiarias en forma de domo bajo. Los macropelos, en muchos casos, se encontraron asociados con las células epidérmicas. Las células largas de la zona costal con bordes sinuosos a lisos, similares a las de la zona intercostal. Por lo general, translúcidos, acompañados de halterios, halterios plurilobados y elementos aguzados, que se encontraban solos formando una hilera o de a pares. Células buliformes fueron encontradas articuladas y variaban entre los 20–50 μm de tamaño.

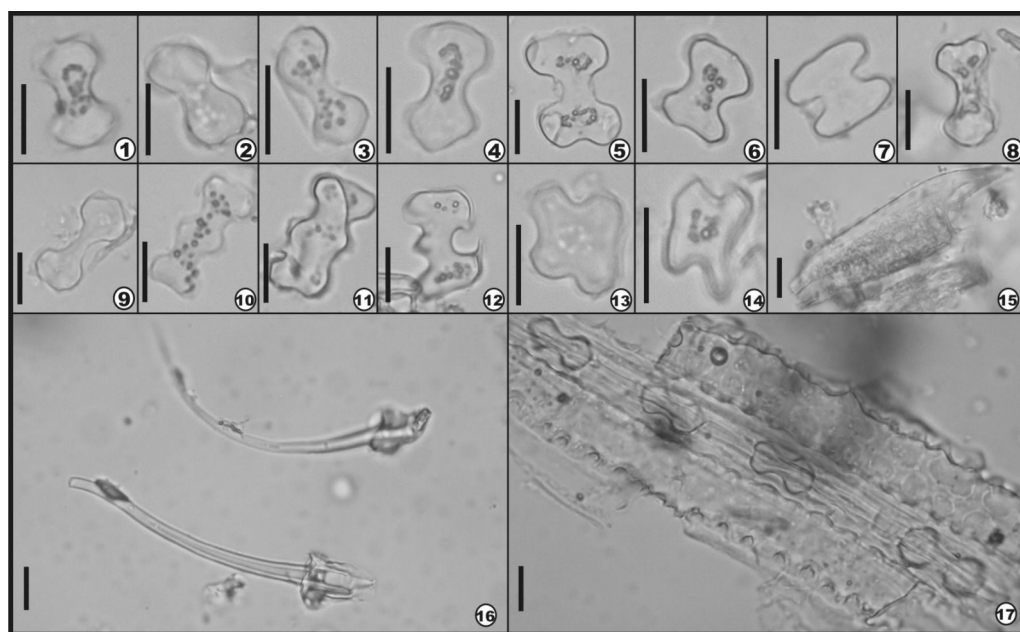


Figura 4. Asociación fitolítica de la hoja de *Eriochloa montevidensis*. 1–4. Halterios con centros cortos y finales convexos. 5–7. Halterios con centros cortos y finales rectos o cóncavos. 8–9. Halterios con centros largos y finales convexos. 10–11. Halterios plurilobados con dos istmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados. 12. Halterio plurilobado con caras laterales asimétricas. 13–14. Cruces. 15. Elemento aguzado. 16. Macropelos y bases. 17. Elementos articulados de la zona costal e intercostal con elongados y halterios. Escala gráfica: 10 μm .

Setaria lachnea

Planta perenne, cespitosa con innovaciones intravaginales. Cañas simples o ramificadas y enraizadas en los nudos inferiores. La lámina en sección transversal de la hoja presenta parénquima asociado al haz

vascular medio; esclerénquima en los márgenes y asociados a los haces; epidermis abaxial; no hay una clara diferenciación entre células buliformes y el resto de células epidérmicas en la cara adaxial; parénquima incoloro sin contacto con las células buliformes; células del clorénquima ordenadas

radialmente en los haces de primer orden, existiendo un clorénquima prácticamente continuo entre el resto de los haces. La vaina parenquimática Kranz está formada por una sola capa de células grandes (Gasser y otros, 2002).

Asociación fitolítica: La asociación fitolítica de la hoja presentó elementos aislados y articulados (Fig. 5). Entre los fitolitos aislados se caracterizó por un mayor número de halterios sobre todo los de centros cortos y finales convexos y centros cortos y finales rectos o cóncavos. Con un tamaño que varía entre los 10–15µm. Poca presencia de halterios plurilobados (con caras laterales asimétricas, con dos itsmos y tres lóbulos, con dos itsmos bien marcados y tres lóbulos triangulares), que varían entre 15–20 µm y de cruces con centros gruesos, que miden alrededor de 10 µm de largo. Presenta micropelos entre 20–40 µm de largo (≤ 3µm de ancho), presenta las células de la base, que miden 12 µm de largo y 8–12µm de ancho. Escasos elementos aguzados, que oscilan entre 10–50 µm y en abanicos. Mientras que los elementos elongados se presentaron abundantes sobre todo en forma articulada,

pudiendo tener bordes lisos a sinuosos, y variando en su largo, encontrando desde formas más cortas semejantes a un cuadrado (20–30µm de largo y 12–20µm de ancho) y otros muchos más largos y finos (30–90 µm de largo y ≤ 5–10 µm de ancho).

Los elementos articulados, mostraron parte de la epidermis y subepidermis foliar, donde se observan células largas intercostales con bordes lisos, leve a fuertemente sinuosos, que varían de largo y en muchos casos se encontraron asociados a micropelos y estomas. Con células oclusivas y células subsidiarias en forma de domo bajo, que en total miden 15 µm de largo por 10 µm de ancho. Las células subsidiarias en su parte más ancha miden aproximadamente 2 µm. en muchas de las células aparecieron protuberancias que asemejan a papilas, con formas de domo a oblicuas de distintos tamaños, que varían entre 1–10 µm. se distribuyen en posición central, pero cuando se presentan más de uno por célula, se arreglan en filas sobre los bordes de las células. Se encuentran también elementos aguzados más chicos. Las células largas costales, mucho más angostas asociadas a halterios de formas diferentes, cruces y en ocasiones a elementos aguzados.

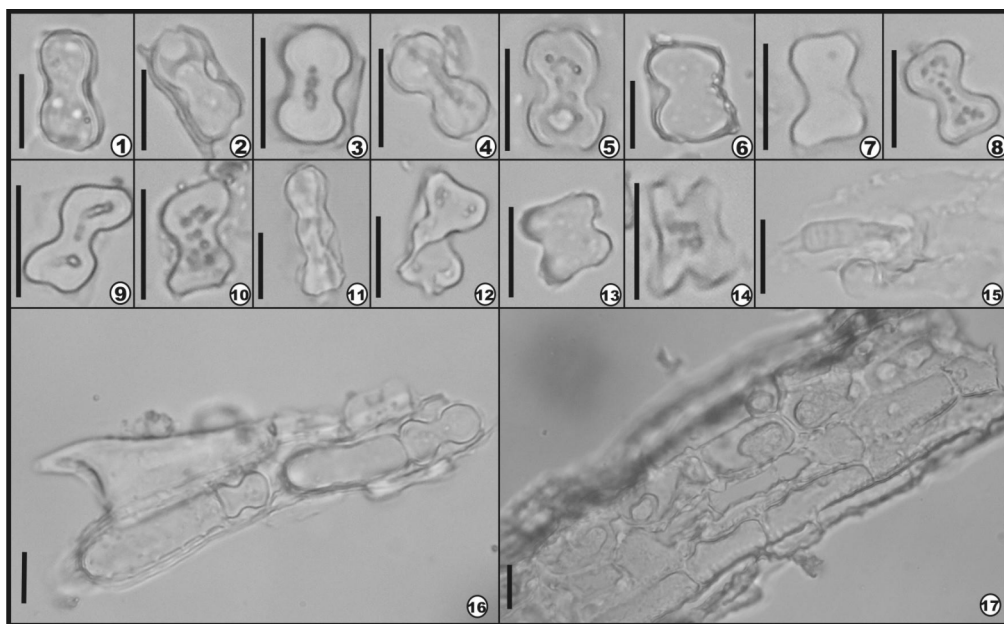


Figura 5. Asociación fitolítica de la hoja de *Setaria lachnea*. 1–4. Halterios con centros cortos y finales convexos. 5–10. Halterios con centros cortos y finales rectos o cóncavos. 11. Halterio plurilobado con dos itsmos y tres lóbulos desarrollados hacia ambos lados 12. Halterio plurilobado con caras laterales asimétricas. 13–14. Cruces. 15. Micropelo asociado a la epidermis. 16. Elemento aguzado asociado a elementos elongados y halterios de la zona costal. 17. Elementos articulados de células elongadas de la zona intercostal con papilas. Escala gráfica: 10 µm.

Respecto a los tipos morfológicos y sus frecuencias, se observó que tanto *Eriochloa montevidensis*, *Setaria lachnea* y *Echinochloa colona* presentaron una mayor similitud. *Elionurus muticus* se caracterizó por halterios con forma cónica, que fue casi exclusiva en esta especie. También presentó importantes diferencias en los fitolitos articulados como células cortas de las zonas costales de manera alterna, una gran mayoría de elementos largos de las zonas intercostales con los bordes sinuosos y las extremidades de las células interestomáticas con bordes no cóncavos, la ausencia de fitolitos de micropelos, una gran mayoría de elementos largos de las zonas intercostales con los bordes sinuosos y las extremidades de las células interestomáticas con bordes no cóncavos. Por otro lado, *Eriochloa montevidensis* y *Setaria lachnea*, se caracterizaron por una mayor frecuencia de los morfotipos halterios de centros cortos y finales rectos/cóncavos y centros cortos y finales convexos. No mostraron células cortas entre las células largas de la zona intercostal y sólo se observaron bases de pelos. Por último, *Echinochloa colona* fue la especie con el mayor número de halterios plurilobados y cruces entre los diferentes morfotipos de las células cortas. Además, presentaba cruces entre las células largas de las zonas intercostales.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las asociaciones fitolíticas de las cuatro especies de gramíneas analizadas son las primeras realizadas en especies del Chaco Oriental. En esta región, las Poaceae, junto con las Asteraceae, son las familias que presentan el mayor número de especies (Contreras y otros, 2015b). A su vez, las Panicoideae y Chloridoideae, son las subfamilias de Gramíneas mejor representadas (Molina y Rógolo, 2006). Las especies de gramíneas no sólo se encuentran formando pastizales o sabanas, sino que un gran número de especies también habitan otras comunidades vegetales como el sotobosque de las selvas y bosques (Contreras y otros, 2015b). Tres de las especies analizadas (*Echinochloa colona*, *Eriochloa montevidensis* y *Setaria lachnea*) fueron encontradas en bordes de las selvas en galería; mientras que *Elionurus muticus* formando pastizales. Ambas comunidades

vegetales presentan el mayor número de especies de gramíneas (Contreras y otros, 2015b).

En relación a las asociaciones fitolíticas, hasta el momento sólo se conocen las de 28 especies que fueron descritas para regiones vecinas y que también están presentes en el Chaco (Monsalve, 2000; Zucol, 2000; Wallis, 2003; Iriarte y Paz, 2007; Fernández Honaine y otros, 2009; Patterer, 2014; Benvenuto y otros, 2015). Entre ellas se conocen las asociaciones de nueve especies de Gramíneas: *Andropogon selloanus* (Hack.) Hack., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. var. *crus-galli*, *Echinodorus grandiflorus* (Cham. & Schltldl.) Micheli, *Lasiacis sorghoidea* (Desv. ex Ham.) Hitchc. & Chase, *Panicum prionitis*, *Paspalum notatum*, *P. plicatum*, *P. urvillei*, *Setaria parviflora*. Al tratarse de gramíneas, todas presentaron un alto porcentaje de sílice, y donde fueron detallados principalmente los elementos aislados, en especial los morfotipos típicos de Panicoideae (Parry y Smithson, 1964; Sendulsky y Labouriau, 1966; Bertoldi de Pomar, 1971; Monsalve, 2000; Zucol, 1998; Zucol, 2000; Iriarte y Paz, 2007).

Por otro lado, las Gramíneas analizadas contenían sílice en las hojas, predominando los elementos en forma aislada. Los elementos articulados provenían, casi en su totalidad, de la epidermis foliar. En general, en las Gramíneas los cuerpos de sílice se acumulan en las células epidérmicas de las hojas y tienen varias formas y se pueden observar dos tamaños, elongadas y cortas (Twiss y otros, 1969). Respecto a las primeras, a su vez, pueden variar según el largo, grosor de la pared y la ornamentación de los bordes. Por otro lado, las formas de las células cortas podrían no corresponder a la forma de las células que lo encierran y su forma, frecuencia, y distribución, varían dentro de las especies y géneros (Twiss y otros, 1969). Los fitolitos de células cortas son más significativos a la hora de hacer asignaciones taxonómicas, mientras que los otros cuerpos silíceos producidos en la epidermis de las gramíneas suelen ser menos específicos (ej. elementos elongados, células buliformes y elementos aguzados) (Neumann y otros, 2016).

En general, las células cortas con formas ovales y redondeadas, son comunes en la Subfamilia Pooideae. Una gran diversidad de halterio bilobados, halterio plurilobado y cruces caracterizan a la Subfamilia Panicoideae (Mercader y otros, 2010; Neumann y otros, 2016). Aunque también los bilobados fueron observados en otras subfamilias (Ghosh y otros, 2011). En Aristoidoideae y Arundinoideae las formas bilobadas poseen ejes largos y delgados que conectan lóbulos con forma de sillas de montar, redondeados o con bordes convexos, a diferencia de los bilobados de Panicoideae que son más cortos, con ejes anchos y lóbulos semiredondeados o alargados y rectos. Los fitolitos tipo *Stipa*, son asimétricos, usualmente de sección trapezoidal o hasta aquillados en sección transversal, a diferencia de las Panicoideae que son más planos y simétricos (Piperno, 2006). Las Chloridoideae a menudo exhiben formas bilobadas con bordes convexos, acampanados, semejantes a sillas de montar en todo su perfil (Piperno, 2006). Otros morfotipos derivan de pelos, agujones, células buliformes, células largas o complejos estomáticos, pero son menos usadas para identificar taxones dentro de esta familia (Piperno, 2006).

Las Gramíneas aquí analizadas presentaron las formas características de la Subfamilia Panicoideae a la cual pertenecen, predominando halterios bilobados, halterios plurilobados y cruces. Sin embargo, pese a que las cuatro especies analizadas pertenecen a la misma Subfamilia y que todas presentan el tipo de fotosíntesis C_4 , se pudieron observar diferencias en sus asociaciones fitolíticas. Mercader y otros (2010), observaron que los fitolitos bilobados cortos con finales cóncavos son mayormente producidos por la Tribu Paniceae y bilobados cortos con finales convexos son más comunes en la Tribu Andropogoneae. Mientras que los bilobados largos con márgenes convexos son comunes a ambas tribus. Sin embargo, Neumann y otros (2016) sugieren no

separar ambas tribus y considerarlas a nivel de subfamilia. De igual modo, se observó que *E. muticus* difiere de las otras tres especies aquí analizadas teniendo en cuenta los distintos morfotipos y sus frecuencias, y en la forma en que se encuentran cuando están articulados.

El análisis realizado en este trabajo, aporta conocimiento sobre las asociaciones fitolíticas de los vegetales de la región estudiada aquí. Pero todavía no son suficientes para caracterizar éstas asociaciones pertenecientes a las distintas comunidades del Chaco Oriental. Por lo que se necesitará un mayor conocimiento sobre los cuerpos silíceos de las distintas especies chaqueñas. Este estudio no sólo permitirá la comparación con las asociaciones fitolíticas de las distintas comunidades vegetales, sino también con el análisis fitolítico de las secuencias sedimentarias cuaternarias de la región, contribuyendo así al conocimiento de las variaciones de las comunidades vegetales y de los cambios paleoclimáticos y/o paleoambientales del Chaco Oriental ocurridos en el pasado reciente.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, C.; Chávez, T.; García, P. y Raya, J. 2007. EL Silicio en los Organismos Vivos. *Interciencia*. 32 (8): 504–509.
- Albert, R.M. 2006. Reconstrucción de la vegetación en África Oriental durante el Plio-Pleistoceno a través del estudio de fitolitos: La Garganta de Olduvai (Tanzania). *Ecosistemas*. 1–13. ([www.revistaecosistemas.net/articulo.asp? Id =398&IdCategoria =2&tipo=portada](http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=398&IdCategoria=2&tipo=portada))
- Benvenuto, M. L., Fernández Honaine, M., Osterrieth, M. L., y Morel, E. 2015. Differentiation of globular phytoliths in Arecaceae and other monocotyledons: morphological description for paleobotanical application. *Turkish Journal of Botany*. 39(2): 341–341.
- Bertoldi de Pomar, H. 1971. Ensayos de clasificación Morfológica de los Silicofitolitos. *Ameghiniana*. 8 (3, 4): 317-328.
- Bertoldi de Pomar, H. 1975. Los silicofitolitos:

- Sinopsis de su conocimiento. *Darwiniana*. 19 (2-4): 173–206.
- Biani, N; Vesprini, J y Prado, D. 2004. Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX. En: Arturi, M.F., J.L. Frangi y J.F. Goya (Eds.), *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales-Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
 - Brea, M., Zucol, A. F., Raigemborn M.S. y Matheos, S. 2008. Reconstrucción de paleocomunidades arbóreas mediante análisis fitolíticos en sedimentos del Paleoceno superior-Eoceno? (Formación Las Flores), Chubut, Argentina. En: *Matices Interdisciplinarios en Estudios Fitolíticos y de otros Microfósiles/ Interdisciplinary Nuances in Phytolith and other Microfossil Studies*. A. Korstanje & P. Babot (Editors), BAR (British Archaeological Reports) International Series S1870, Capítulo 9, pp. 91-108. 218 pp. (Oxford, Inglaterra).
 - Carnevali, R. 2003. El Iberá y su entorno fitogeográfico. EUDENE, Edit. Univ. de la Univ. Nac. del Nordeste. Corrientes. 112 p.
 - Contreras, S.A. 2010. Quaternary palaeoenvironmental reconstruction based on fossil imprints and palynological data from Villa Escolar, Eastern Chaco plain, Argentina. Meeting of the Americas. *Eos Trans. AGU*, 91(26), Jt. Assem. Suppl., Abstract 852866.
 - Contreras, S. y Lutz, A., 2014. Primer Registro de *Equisetites* Sp. Sternberg. (Equisetaceae) en Sedimentos Cuaternarios del Río Bermejo (Formosa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49 (3), 381–392.
 - Contreras, S.; Lutz, A. y Zucol, A. 2015. a. Holocene paleoagrostological impressions from the Eastern Chaco Region (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 223: 37–49.
 - Contreras, S.; Contreras, F.I.; Lutz, A. y Zucol, A. 2015. b. Contribución al conocimiento florístico del Chaco Oriental, Sudeste de la Provincia de Formosa, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50 (4), 531-574.
 - De Campos, A. y Labouriau, L. 1969. *Corpos Silicosos de Gramineas Dos Cerrados*. II. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 4:143–151.
 - Di Paola, E. y González, M. 1992. Silicofitolitos en secuencias continentales terciario-pleistocenas de la provincia de San Luis. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47 (1): 111-112.
 - Fernández Honaine, M.; Zucol A. y Osterrieth, M. 2006. Phytolith Assemblages and Systematic Associations in Grassland Species of the South-Eastern Pampean Plains, Argentina. *Annals of Botany*. 98: 1155–1165.
 - Fernández Honaine, M.; Zucol A. y Osterrieth, M. 2009. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina. *Australian Journal of Botany*. 57: 512–523.
 - Fernández Pepi, M. G. 2007. Estudios fitolíticos de las comunidades vegetales del ecotono fueguino como una herramienta para reconocer sus variaciones de composición en el pasado reciente. Tesis Doctoral presentada en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 252pp.
 - Gallegos, L. 2003. Análisis de Fitolitos como evidencia de reemplazos de especies en pastizales del sur del Caudal. Tesis Doctoral Universidad Nacional del Sur.
 - Gasser, M.; Ramos, J.; Tivano, J. y Vegetti, A. 2002. Anatomía foliar de *Bromus auleticus* y *Setaria lachnea* sometidas a digestión in situ. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 105(1): 68–76.
 - Ginzburg, R. y Adámoli, J. 2006. Situación ambiental en el Chaco húmedo. En: Brown, Alejandro; Martínez Ortiz, Ulises; Acerbi, Marcelo y Corcuera, Javier. (Eds.), *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre. Argentina.
 - Ghosh, R., Naskar M. y Bera, S. 2011. Phytolith assemblages of grasses from the Sunderbans, India and their implications for the reconstruction of deltaic environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311: 93–102.
 - Hodson, M. J., Parker, A. G., Leng, M. J. y Sloane, H. J. 2008. Silicon, oxygen and carbon isotope composition of wheat (*Triticum aestivum* L.) phytoliths: implications for palaeoecology and archaeology. *J. Quaternary Sci.*, Vol. 23 pp. 331–339. ISSN 0267-8179.
 - IPCNWG. 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany*, 96 (2): 253–260.

- Iriarte, J. y Paz, E. 2007. Phytoliths analysis of selected native plants and modern soils from southeastern Uruguay and its implications for paleoenvironmental and archaeological reconstruction. *Quaternary International*. 1–55.
- Iriondo, M.H., 1992. El Chaco. Holoceno. *Cadinqua*. I: 50–63.
- Iriondo, M.H. 1995. El Cuaternario del Chaco. En: Argollo, J. y Mourguia, P. (eds.), *Climas Cuaternarios en América del Sur*. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement et Coopération. 344 pp.
- Labouriau, L.G. 1983. A germinação das sementes. Washington: OEA, 174 p
- Maturo, H.; Oakley, L. y Prado, D. 2005. Vegetación y Posición Fitogeográfica de la Reserva El Bagual. En: Di Giacomo A.G. y S.F. (Eds.), *Temas de Naturaleza y Conservación*. 4: 59–73. Monografía de Aves Argentinas. Buenos Aires.
- Maturo, H. y Prado, D. 2006. Los Bosques del Chaco Húmedo Formoseño: Tres Estados Contrastantes de Conservación en Tierras Privadas. En: Brown, Alejandro; Martínez Ortiz, Ulises; Acerbi, Marcelo y Corcuera; Javier (Eds.), *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre. Argentina.
- Mercader, J.; Astudillo, F., Barkworth, T., Bennett, T., Esselmont, C., Kinyanjui, R.; Grossman, D. L., Simpson, S. y Walde, D. 2010. Poaceae phytoliths from the Niassa Rift, Mozambique. *Journal of Archaeological Science*. 37: 1953–1967.
- Molina, A. M. y Rúgolo, Z. 2006. Flora Chaqueña Argentina (Formosa, Chaco y Santiago del Estero), Familia Gramíneas. Colección Científica del INTA. Argentina.
- Monsalve, M. 2000. Catálogo Preliminar de Fitólitos Producidos por algunas plantas asociadas a las Actividades Humanas en el Suroeste de Antioquia, Colombia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. Universidad Nacional de Colombia. 15 (1).
- Morello, J. y Adámoli, J. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica N° 13. INTA, Buenos Aires. 130 pp.
- Morello J. y Matteucci, S.D. 1999. Biodiversidad y fragmentación de los bosques en la Argentina. En: Matteucci S.D., O.T. Solbrig; J. Morello y G. Halffter (Eds.), *Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA-UNESCO, Buenos Aires. 463–498.
- Neumann, K., Fahmy, A., Müller-Scheebel, N., Schmidt, M. 2016. Taxonomic, ecological and paleoecological significance of leaf phytoliths in West African grasses. *Quaternary International*. Elsevier. In press.
- Parry, D.W. y Smithson, F. 1964. Types of opaline silica deposition in the leaves of British grasses. *Annals of Botany*. 28 (109): 170–185.
- Patterer, N. 2014. Análisis fitolíticos de las principales especies de palmeras (Arecaceae) presentes en regiones subtropicales de América del sur. *Boletín de la Sociedad de Botánica*. 49 (4): 491–502.
- Pearsall, D. y Dinan, E. 1992. Developing a Phytolith Classification System. Capítulo 3. En: *Phytolith Systematics. Emerging Issues*. Rapp, G. y Mulholland, S. (Eds.), Plenum Press.
- Peña Chocarro, M.; De Egea, J., Vera, M. Maturo H. y Knapp, S. 2006. Guía de árboles y arbustos del Chaco Húmedo. En: De Egea, J. y - Peña Chocarro, M. (Eds.), *The Natural History Museum, Guyra Paraguay, Fundación Moises Bertoni y Fundación Habitat y Desarrollo*. Asunción, Paraguay.
- Piperno, D. 2006. *Phytoliths: A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. Rowman Altamira. 238 pp.
- Placci, L. y Holz, S. 2004. Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental. En: M. F. Arturi, J. Frangi y J. F. Goya (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Prado, D.E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco V. *Candollea*. 48: 145–172.
- Sendulsky, T. y Labouriau, L.G. 1966. Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. I. En: *Simpósio sobre o cerrado, 2º, Rio de Janeiro, 1965*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 38: 159–185.
- Tortorelli, L. 2009. *Maderas y Bosques Argentinos*. Tomo I. Segunda edición. Orientación Gráfica Editora. Buenos Aires, Argentina.
- Türpe, A. M. 1981. Anatomía foliar de las especies de *Elionurus* Wild. (Andropogoneae,

- Andropogonoideae, Gramineae). *Lilloa*. 35 (3): 5–35.
- Twiss, P. C.; Suess, E. y Smith, R. 1969. Morphological Classification of Grass Phytoliths. *Soil Science Society of America Proceedings*. 33: 109-115.
- Twiss, P.C. 1992. Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths. En: Rapp, G. Jry Mulholland, S.C. (Eds.), *Phytoliths Systematics. Emerging Issues: Advances in Archaeological and Museum Science*. 1: 113–128.
- Wallis, L. 2003. An Overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian Flora. *Review of Paleobotany and Palynology*. Elsevier. 125: 201–248.
- Watson, L. y Dallwitz, M.J. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 2nd October 2014.
- Zucol, A. F. 1996. Estudios morfológicos comparativos de especies de los géneros *Stipa*, *Panicum* y *Paspalum* (Poaceae), de la Provincia de Entre Ríos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 558 pp.
- Zucol, A. F. 1998. Microfitolitos de las Poaceae Argentinas: II. Microfitolitos Foliares de algunas Especies del Género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la Provincia de Entre Ríos. *Darwiniana*. 36 (1-4): 29–50.
- Zucol A. F. 1999. Fitolitos de las Poaceae argentinas. IV. Asociación fitolítica de *Cortaderia selloana* (Danthonieae: Arundinoideae), de la provincia de Entre Ríos (Argentina). *Natura Neotropicalis*. 30 (1-2): 25–33.
- Zucol, F. 2000. Fitolitos de Poaceae de Argentina. III. Fitolitos Foliares de especies del Género *Paspalum* (Paniceae) en la Provincia de Entre Ríos. *Darwiniana*. 38 (1-2): 11–32.
- Zucol, A. y Brea, M. 2005. Sistemática de Fitolitos, Pautas para un Sistema Clasificadorio. Un caso en estudio en la Formación Alvear (Pleistoceno inferior), Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*. 42 (4): 685–704.
- Zucol, A., Brea, M. y Scopel, A., 2005. First record of fósil wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in the El Palmar National Park (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 33–43.
- Zucol, A. F., Brea, M., Bellosi, E., Carlini, A. A. y Vucetich, G. 2007. Preliminary phytolith analysis of Sarmiento Formation in the Gran Barranca (Central Patagonia, Argentina). En *Plants, peoples and places. Recent studies in phytolith analysis*, Madella M. y D Zurro (eds.). Oxbow Books: 189-195.
- Zucol, A. F., Brea, M., y Bellosi, E. 2010. Phytolith studies in Gran Barranca (central Patagonia, Argentina) focused in the Middle-Late Eocene. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. R. Madden, A. Carlini, M. Vucetich y R. Kay (eds.) Cambridge University Press. Chapter 22: 313-336.