

CAMBIOS DE LA VEGETACIÓN EN LA CUENCA DE LA LAGUNA MERÍN, URUGUAY, DURANTE LOS ÚLTIMOS CA. 2000 CAL. AÑOS AP

DOMINIQUE MOURELLE

Centro Universitario Regional Este, CURE-Rocha, Ruta Nacional nº 9 intersección Ruta nº 15, 27000, Ciudad de Rocha, Uruguay. *domodica@gmail.com, dmourelle@mdp.edu.ar*

ALDO R. PRIETO

IIMyC, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Paleoeología y Palinología. Funes 3250, 7600, Mar del Plata, Argentina. *aprieto@mdp.edu.ar*

FELIPE GARCÍA-RODRÍGUEZ

Centro Universitario Regional Este, CURE-Rocha, Ruta Nacional nº 9 intersección Ruta nº 15, 27000, Ciudad de Rocha, Uruguay. *felipe.garciarodriguez@gmail.com*

ABSTRACT – VEGETATION CHANGES OF LAGUNA MERÍN BASIN, URUGUAY, DURING THE LAST CA. 2000 CAL. YR BP. The palynological analysis from a sedimentary sequence from the wetland Paso Barranca-India Muerta at Laguna Merín Basin (RB1 core, 33°40'36"S-53°49'15"W) of southeastern Uruguay, allowed to reconstruct the vegetation history during the last ca. 2000 cal. yr BP. The modern pollen-vegetation relationship from Laguna Merín Basin at regional scale was used for the interpretation of RB1 fossil record. Results revealed that during the late Holocene grassland vegetation dominated at Paso Barranca-India Muerta, together with the development of riparian forests, palm grooves and freshwater marshes. This suggests a diverse vegetation on the area under either humid climatic conditions or a positive water balance. However, the freshwater marsh showed fluctuations in depth and extent, probably as a response to local soil water content changes. Since ca. 2000 cal. yr BP the marsh water level changes displayed variability, with increased levels at ca. 700 cal. yr BP. Thereafter, conditions remained relatively steady until ca. 300 cal. yr BP, when the marsh water level progressively increased until reaching the current conditions. The local soil water content changes would have responded to the late Holocene climate variability suggested for southeastern Uruguay, even under humid conditions proposed for the *campos* region of the Río de la Plata grasslands. The vegetation changes inferred from the palynological analysis could not be related to the anthropogenic changes introduced by the prehispanic populations in the region. This work substantially improves our knowledge of the late Holocene vegetation and climate conditions in the Laguna Merín Basin.

Key words: pollen, non-pollen palynomorphs, paleoenvironmental reconstruction, Laguna Merín Basin, Río de la Plata grasslands, late Holocene.

RESUMO – A análise palinológica de uma sequência extraída de um banhado de água doce na localidade Paso Barranca-India Muerta da bacia da Lagoa Mirim (sequência RB1, 33°40'36"S-53°49'15"O), sudeste do Uruguai, permitiu reconstruir a história da vegetação durante os últimos ca. 2000 cal. anos AP. A relação entre o pólen e a vegetação atual na escala regional na bacia da Lagoa Mirim foi usada para interpretar a sequência fóssil RB1. Os resultados revelaram que durante o Holoceno tardio, os campos dominavam o Paso Barranca-India Muerta, acompanhados de matas ciliares, palmeiras e banhados de água doce, sugerindo uma vegetação diversa na área em condições úmidas ou em balanço hídrico positivo. No entanto, o banhado apresentou variações na profundidade e na extensão, provavelmente em resposta às mudanças locais no conteúdo de água no solo. A partir de ca. 2000 cal. anos AP, a disponibilidade de água foi variável, aumentando para ca. 700 cal. anos AP. Posteriormente, as condições mantiveram-se relativamente estáveis, até ca. 300 cal. anos AP, quando a quantidade de água do banhado aumentou progressivamente até atingir as condições atuais. Estas alterações locais na disponibilidade de água no solo poderiam responder à variabilidade climática do sudeste uruguaio no Holoceno tardio, mesmo sob condições climáticas úmidas, inferidas para toda a região dos campos das formações campestres da região do Río de la Plata. As mudanças na vegetação inferidas pelo registro palinológico não foram relacionadas com as alterações antrópicas realizadas pelas populações pré-hispânicas da região. Este trabalho melhora substancialmente o nosso conhecimento da vegetação e as condições climáticas do Holoceno tardio na bacia da Lagoa Mirim.

Palavras-chave: grãos de pólen, palinomorfos não-polinicos, reconstrução paleoambiental, bacia da Lagoa Mirim, formações campestres da região do Río de la Plata, Holoceno final.

INTRODUCCIÓN

La paleoecología es el estudio y entendimiento de las relaciones entre los organismos del pasado y el ambiente en el cual vivieron (Birks & Birks, 1980). Los datos paleoecológicos más útiles para realizar reconstrucciones de la vegetación a largo plazo (10^2 - 10^5 años) son los que se obtienen a partir del análisis polínico (Seppä, 2007). Aun cuando los estudios palinológicos contribuyen significativamente a la comprensión de la dinámica de la vegetación y los cambios climáticos del pasado, y pueden ofrecer información útil para el desarrollo de estrategias de conservación y de gestión de la vegetación de los campos, éstos son escasos en Uruguay. Solo se han realizado en conjunto con otros registros *proxies* (diatomeas y fitolitos) en dos sitios del sudeste de Uruguay (Los Ajos: Iriarte, 2006; Laguna Negra: García-Rodríguez *et al.*, 2010). A escala regional, los análisis polínico y fitolítico sugieren que durante el Holoceno tardío los pastizales fueron la fisionomía predominante en los campos de Uruguay (Iriarte, 2006; García-Rodríguez *et al.*, 2010) y del sur de Río Grande del Sur (RS), Brasil. Para esta última área también se registra una expansión de los bosques ribereños a partir de *ca.* 1550 cal. años AP (Behling *et al.*, 2005). A escala local, en la cuenca de la Laguna Merín (CLM), el análisis polínico sugiere que la vegetación en el área costera estaba representada por comunidades hidrófilas (Neves & Lorscheitter, 1997; del Puerto, 2009; García-Rodríguez *et al.*, 2010), mientras que en la zona central por bañados de agua dulce y árboles y arbustos aislados (Iriarte, 2006). Esta vegetación se habría desarrollado durante condiciones climáticas templadas-cálidas y húmedas fluctuantes (Bracco *et al.*, 2005a,b; Iriarte, 2006; del Puerto, 2009; del Puerto *et al.*, 2013, 2014).

El área de la CLM fue habitada entre *ca.* 5100 y 200 cal. años AP por grupos cazadores-recolectores-pescadores que construyeron centenares de estructuras monticulares denominadas “cerritos de indios” y ocasionaron una de las modificaciones antrópicas más notable que experimentaron las llanuras de las latitudes medias sudamericanas (Bracco, 2006). Estos cerritos se extienden desde el sur de RS (Brasil) hasta la cuenca de la Laguna de Castillos (Uruguay). La construcción de los cerritos comenzó a *ca.* 5100 cal. años AP, y éstos se incrementaron en número y elevación hasta *ca.* 1900 cal. años AP, cuando el número de cerritos disminuyó abruptamente (Bracco, 2006). Esta disminución ocurrió durante condiciones climáticas más cálidas y húmedas (Bracco *et al.*, 2011). Con posterioridad habrían continuado funcionando como lugares de inhumación hasta *ca.* 200 cal. años AP (Bracco, 2006).

Estos grupos prehispánicos habrían utilizado una amplia gama de recursos, entre los que se encuentran los frutos de las palmas *Butia odorata* y *Syagrus romanzoffiana* típicas de la región (Bracco, 2006). De acuerdo con el registro de fitolitos habrían practicado la horticultura de dos cultígenos domésticos, el maíz y el zapallo, con posterioridad a *ca.* 4400 cal. años AP (*ca.* 4000 ^{14}C años AP) (Iriarte *et al.*, 2004).

El estudio de Iriarte (2006) mostró la factibilidad de obtener registros palinológicos para el Holoceno en la CLM, en la localidad de Paso Barranca-India Muerta (PB-IM).

Dada la importancia arqueológica del área, en este trabajo se realizó el análisis palinológico de una secuencia con mayor resolución y detalle que la estudiada por Iriarte (2006) para el Holoceno tardío con el objetivo de reconstruir la historia de la vegetación de la localidad PB-IM para los últimos *ca.* 2000 cal. años AP y evaluar su posible modificación por las actividades realizadas por los constructores de “cerritos de indios”. Asimismo, la información climática obtenida de este análisis fue correlacionada con otros registros paleoclimáticos de la región de los campos para evaluar la respuesta de la vegetación a la variabilidad climática regional.

CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

La CLM se ubica en la región de los campos de los pastizales del Río de la Plata (Figura 1). Esta cuenca binacional posee una extensión de 62.250 km² (Serrentino, 2013). El interfluvio principal de la cuenca es el Sistema de la Cuchilla Grande, que delimita la cuenca formando un arco con dirección nordeste-sureste con un promedio altimétrico de 350 m (Achkar *et al.*, 2012). Los principales ríos desembocan en la Laguna Merín, laguna litoral e interior, pero que a través del canal natural de San Gonzalo se comunica con la Lagoa dos Patos en Brasil y que desagua en el Océano Atlántico por la Barra de Río Grande (Praderi & Vivo, 1969) (Figura 1).

En el sector de la CLM ubicado en Uruguay se reconocen tres unidades paisajísticas: (i) sierras; (ii) colinas y lomadas; y (iii) llanuras y planicies fluviales (Achkar *et al.*, 2012).

La unidad de las sierras corresponde al Sistema de la Cuchilla Grande, con alturas entre 150 y 450 m. Los pastizales son dominantes, acompañados por parches de bosques y matorrales serranos, y por bosques ribereños en los valles (Tabla 1). La actividad económica principal es la ganadería extensiva y la forestación, principalmente con *Eucalyptus globulus* (Petraglia & Dell'Acqua, 2006; Achkar *et al.*, 2012).

Las colinas y lomadas están localizadas en el centro y norte, con altitudes promedio de 50-150 m. Los pastizales son dominantes, con bosques y matorrales serranos asociados y bosques ribereños en los valles (Tabla 1). La actividad económica principal es la ganadería extensiva (Achkar *et al.*, 2012).

Las llanuras y planicies fluviales se extienden al este de la cuenca, en el litoral lagunar y en las riberas fluviales. Comprende planicies que se encuentran en altitudes menores de 50 m. Los pastizales son el tipo de vegetación dominante (Tabla 1), entre los cuales se desarrolla un conjunto de extensos humedales en las depresiones del terreno que determinan que el nivel freático esté cercano a la superficie durante varios meses al año o de forma permanente (Montaña & Bossi, 1995; Achkar *et al.*, 2012). En estos humedales se desarrollan diferentes comunidades herbáceas relacionadas con las diferencias topográficas, edáficas y microclimáticas, siendo la disponibilidad de agua uno de los factores que adquiere mayor relevancia debido a las limitaciones en el escurrimiento superficial que genera inundaciones temporales o permanentes (PROBIDES, 1999). Las actividades

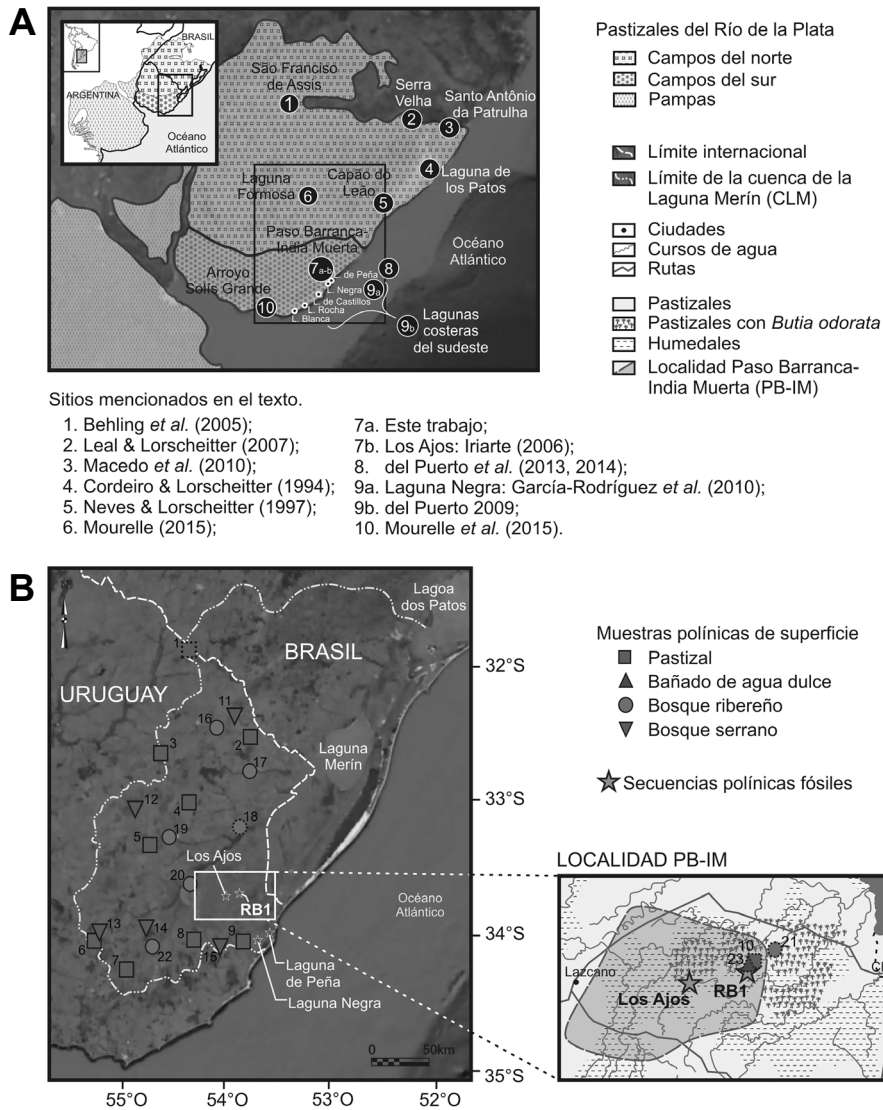


Figura 1. A, Mapa de ubicación de los pastizales del Río de la Plata (León, 1991) y de los sitios mencionados en el texto. **B**, Cuenca de la Laguna Merín (CLM) y ubicación de las muestras polínicas de superficie y de las secuencias fósiles. Las muestras de superficie con recuadro punteado corresponden a las estudiadas en este trabajo. Zona ampliada: mapa de la vegetación de la localidad Paso Barranca-India Muerta (PB-IM) con la ubicación de la secuencia RB1 (este trabajo) y de la secuencia Los Ajos (Iriarte, 2006). Figuras modificadas de Bracco (2006) e Iriarte & Alonso-Paz (2009). Google Earth, mayo 2014.

Figure 1. A, Rio de la Plata grasslands (León, 1991) location map and the sites mentioned in text. **B**, Laguna Merín basin (CLM) and location of surface pollen samples and fossil sequences. Samples with dotted border correspond to the ones studied in this work. Inset map: Paso Barranca-India Muerta (PB-IM) vegetation map with the RB1 (this work) and Los Ajos (Iriarte, 2006) core location. Figures modified from Bracco (2006) and Iriarte & Alonso-Paz (2009). Google Earth, May 2014.

económicas predominantes son la ganadería extensiva y los cultivos de arroz (Achkar *et al.*, 2012).

En estas llanuras se ubica la localidad de PB-IM (Figura 1). Los pastizales están dominados por gramíneas (*e.g.* *Axonopus* sp. y *Paspalum* sp.), pero también son frecuentes otras hierbas (*e.g.* *Lobelia hederacea*, *Nierembergia rivularis*, *Oxalis* cf. *O. conorrhiza*, *Eclipta* cf. *E. elliptica*). Acompañan a los pastizales los bañados de agua dulce y pajonales (Tabla 1). La vegetación palustre de los bañados está caracterizada por la presencia de especies flotantes (*e.g.* *Pontederia cordata*, *Eichhornia azurea*, *Nymphoides indica*, *Ludwigia*

peplodes), sumergidas (*e.g.* *Myriophyllum aquaticum*) y emergentes (*e.g.* *Thalia multiflora*, *Echinodorus grandiflorus*, *Scirpus giganteus*, *Typha domingensis*). Los pajonales más frecuentes son los de *Panicum prionitis*. Asociado al pastizal se encuentran también formaciones más o menos densas de *Eryngium pandanifolium*, denominadas localmente como “caraguatales”. Asimismo se destacan poblaciones de *Butia odorata* (palmares) que cubren aproximadamente 70.000 ha en la CLM, en las zonas bajas o anegadizas, pudiendo alcanzar densidades de hasta 450 individuos/ha, y se extienden hacia la Lagoa dos Patos (RS) en Brasil (Chebataroff, 1960;

Tabla 1. Descripción de los principales tipos de vegetación presentes en la cuenca de la Laguna Merín (Chebataroff, 1960; del Puerto, 1969, 1987; León, 1991; Brussa & Grella, 2007; Geymonat & Rocha, 2009; Lezama *et al.*, 2011; Mourelle & Prieto, 2012; Rodríguez-Gallego *et al.*, 2012) y de sus asociaciones polínicas en las muestras polínicas de superficie.

Table 1. Description of the main vegetation types present in Laguna Merín basin (Chebataroff, 1960; del Puerto, 1969, 1987; León, 1991; Brussa & Grella, 2007; Geymonat & Rocha, 2009; Lezama *et al.*, 2011; Mourelle & Prieto, 2012; Rodríguez-Gallego *et al.*, 2012) and their surface pollen samples assemblages.

Tipos de vegetación	Hábitat y condiciones para el desarrollo	Taxones frecuentes en la vegetación	Tipos polínicos característicos en las muestras de superficie
Pastizales	Relieves llanos o levemente ondulados, colinas, lomadas o cerros. Capacidad de retención de agua de suelos, sequías cortas, heladas.	<i>Stipa</i> spp., <i>Aristida</i> spp., <i>Andropogon</i> spp., <i>Briza</i> spp., <i>Erianthus</i> spp., <i>Piptochaetium</i> spp., <i>Paspalum</i> spp., <i>Axonopus</i> spp., <i>Panicum</i> spp. (Poaceae), <i>Carex</i> spp., <i>Cyperus</i> spp., <i>Eleocharis</i> spp., <i>Kyllinga</i> spp., <i>Bulbostylis</i> spp. (Cyperaceae), <i>Baccharis</i> spp., <i>Eupatorium</i> spp. (Asteraceae), <i>Eryngium</i> spp. (Apiaceae), <i>Trifolium polymorphum</i> , <i>Adesmia bicolor</i> (Fabaceae), <i>Dichondra sericea</i> (Convolvulaceae), <i>Oxalis</i> spp. (Oxalidaceae), <i>Glandularia</i> spp. (Verbenaceae). <i>Butia odorata</i> (Arecaceae) en algunas zonas.	Dominan hierbas, principalmente Poaceae (70%) acompañada por Cyperaceae y Asteraceae subf. Asteroideae (<15%), Apiaceae (<10%) y Monocotyledoneae (<5%). Árboles y arbustos presentes en trazas, principalmente representados por <i>Celtis</i> . Los pastizales con <i>Butia odorata</i> presentaron además polen de <i>Butia</i> .
Bañados de agua dulce	Depresiones de terreno con drenaje insuficiente.	Emergentes: <i>Echinodorus grandiflorus</i> , <i>Sagittaria montevidensis</i> (Alismataceae), <i>Canna glauca</i> (Cannaceae), <i>Schoeneoplectus californicus</i> , <i>Scirpus giganteus</i> (Cyperaceae), <i>Thalia geniculata</i> , <i>T. multiflora</i> (Marantaceae), <i>Thypha dominguensis</i> , <i>Zizaniopsis bonariensis</i> (Poaceae). Flotantes: <i>Pistia striatoides</i> , <i>Lemna</i> (Araceae), <i>Azolla</i> (Azollaceae), <i>Ludwigia peploides</i> (Onagraceae), <i>Salvinia</i> (Salviniaceae). Sumergidas: <i>Myriophyllum</i> (Haloragaceae), <i>Potamogeton</i> (Potamogetonaceae).	Co-dominio de Poaceae (50-75%) y Cyperaceae (10-45%). Polen de la vegetación palustre presente.
Bosques serranos	Serranías con suelos poco profundos, alto grado de rocosidad y déficit hídrico.	Árboles: <i>Lithraea molleoides</i> , <i>Schinus lentiscifolius</i> , <i>S. longifolius</i> , <i>S. molle</i> (Anacardiaceae), <i>Celtis ehrenbergiana</i> (Celtidaceae), <i>Myrsine coriacea</i> , <i>M. laetevirens</i> (Myrsinaceae), <i>Blepharocalyx salicifolius</i> , <i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Myrtaceae), <i>Scutia buxifolia</i> (Rhamnaceae). Arbustos: <i>Baccharis</i> spp., <i>Heterothalamus alienus</i> (Asteraceae), <i>Croton</i> spp. (Euphorbiaceae), <i>Mimosa</i> spp. (Fabaceae), <i>Colletia paradoxa</i> (Rhamnaceae), <i>Dodonaea viscosa</i> (Sapindaceae), <i>Daphnopsis racemosa</i> (Thymelaeaceae).	Co-dominio de hierbas (hasta 70%), Asteraceae subf. Asteroideae (<45%) y árboles y arbustos (hasta 50%). Las hierbas están principalmente representadas por Poaceae (25-55%) y los árboles y arbustos por Myrtaceae, <i>Myrsine</i> , <i>Celtis</i> y <i>Lithraea/Schinus</i> .
Bosques ribereños	Margen de los cursos de agua. Elevada disponibilidad hídrica del sustrato.	Árboles y arbustos hidrófilos: <i>Sebastiania commersoniana</i> (Euphorbiaceae), <i>Erythrina crista-galli</i> (Fabaceae), <i>Phyllanthus sellowianus</i> (Phyllanthaceae), <i>Cephalanthus glabratus</i> (Rubiaceae), <i>Salix humboldtiana</i> (Salicaceae), <i>Acanthosyris spinicens</i> (Santalaceae), <i>Pouteria salicifolia</i> (Sapotaceae). Árboles mesófilos: <i>Lithraea molleoides</i> , <i>Schinus longifolius</i> (Anacardiaceae), <i>Syagrus romazoffiana</i> (Arecaceae), <i>Celtis ehrenbergiana</i> (Celtidaceae), <i>Ocotea acutifolia</i> , <i>O. pulchella</i> (Lauraceae), <i>Myrsine laetevirens</i> (Myrsinaceae), <i>Blepharocalyx salicifolius</i> , <i>Myrceugenia glaucescens</i> , <i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Myrtaceae), <i>Scutia buxifolia</i> (Rhamnaceae), <i>Acanthosyris spinicens</i> (Santalaceae), <i>Allophylus edulis</i> (Sapindaceae).	Dominio de árboles y arbustos, principalmente Myrtaceae (hasta 65%) y <i>Sebastiania/Acanthosyris</i> (hasta 50%), acompañados por <i>Salix humboldtiana</i> , <i>Cephalanthus glabratus</i> , <i>Phyllanthus sellowianus</i> , <i>Myrsine</i> , <i>Lithraea/Schinus</i> y <i>Celtis</i> . Las hierbas, principalmente Poaceae, oscilan entre el 10-40%. Cyperaceae y Asteraceae subf. Asteroideae no superan el 20%.

Geymonat & Rocha, 2009). En los márgenes de los principales ríos y arroyos se desarrollan bosques ribereños, compuestos por especies hidrófilas (*e.g.* *Phyllanthus sellowianus*, *Cephalanthus glabratus* y *Salix humboldtiana*) y mesófilas (*e.g.* *Celtis ehrenbergiana* y *Blepharocalyx salicifolius*) (Tabla 1).

El clima del área es subtropical húmedo. La circulación atmosférica está influenciada por los centros de alta presión semipermanentes del Atlántico Sur y del Pacífico, el centro de baja presión estacional del Chaco y los vientos del oeste de las latitudes medias (Garreaud *et al.*, 2009). La temperatura media anual es de 17°C, y la precipitación media anual es de 1.300 mm (Serrentino, 2013). El 80% de las precipitaciones se originan en frentes que resultan de la

interacción de masas de aire húmedo y cálido que ingresan desde el Océano Atlántico y pierden humedad al entrar en contacto con las masas más secas y frías que provienen del sudoeste. Sin embargo, este patrón de circulación atmosférica presenta variaciones estacionales, de los cuales uno de los más influyentes es el Sistema Monzónico de América del Sur que controla fuertemente los cambios estacionales de las precipitaciones y determina el balance hídrico de la región de los campos (Vera *et al.*, 2006; Garreaud *et al.*, 2009). Existen además varios eventos también a gran escala, como El Niño (ENSO: *El Niño Southern Oscillation*), que determinan la variabilidad climática interanual (Garreaud *et al.*, 2009): sobre el sureste de América del Sur, condiciones anómalas de mayor humedad ocurren durante eventos El Niño que

generan mayores precipitaciones sobre la región de los campos (Uruguay y Brasil), además del sur de Paraguay y el nordeste argentino (Garreaud & Aceituno, 2007).

MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo

Un testigo sedimentario de 62 cm fue extraído en enero de 2011 de un bañado de agua dulce con vegetación palustre, en la localidad PB-IM de la CLM (secuencia RB1, 33°40'36"S-53°49'15"O; 11 m snm) (Figura 1), utilizando un muestreador tipo *piston corer* de 63 mm de diámetro interno. El testigo fue abierto en el laboratorio, descrito detalladamente y sub-muestreado cada 1 cm. Se tomaron sub-muestras para realizar análisis de polen y esporas, palinomorfos no polínicos (PNPs) y contenido de materia orgánica.

Análisis palinológico

Para la extracción de los palinomorfos fueron tomadas sub-muestras volumétricas de 1,5-3 cm³ a intervalos regulares de 2 cm desde el tope hasta los 40 cm, y cada 1 cm desde los 41 cm hasta la base de la secuencia. Este cambio en la resolución del análisis palinológico se relaciona con el cambio en la resolución temporal de la secuencia (Tabla 2). Previamente a los tratamientos físico-químicos se agregó a cada sub-muestra tres tabletas de *Lycopodium clavatum* para calcular la concentración polínica total (Stockmarr, 1971). El contenido de palinomorfos se obtuvo a partir de técnicas de extracción de rutina que incluyen KOH, HCl, ZnCl₂, HF y acetólisis (Fægri & Iversen, 1989). Los PNPs incluyen cianobacterias y algas clorofíceas, y para su identificación se utilizaron las descripciones publicadas por van Geel (2001), Borel *et al.* (2003), Borel (2007) y Rayó (2011).

En cada muestra se estableció una suma polínica mínima de 300 granos de polen. Los porcentajes de cada uno de los tipos polínicos se calcularon sobre la suma de polen, de la cual fueron excluidos los tipos polínicos introducidos y de larga distancia, las esporas y los PNPs. Los porcentajes de los tipos polínicos introducidos y de larga distancia se calcularon sobre la suma total de polen. Los porcentajes de las esporas se calcularon sobre la suma total de polen + esporas. Los porcentajes de los PNPs se calcularon sobre la suma total de polen + PNPs. Para la nomenclatura se 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>).

Adicionalmente se estudiaron cinco muestras de superficie en el área (Figura 1), procesadas de igual manera que las fósiles. Los datos de las muestras de superficie se incorporaron a la base de datos de polen de los campos de Uruguay (Mourelle & Prieto, 2012). Las muestras ubicadas dentro de la CLM (incluyendo la muestra superficial de la secuencia fósil 0_RB1) fueron seleccionadas para construir un modelo de la relación polen-vegetación actual para interpretar las asociaciones polínicas fósiles de la secuencia RB1. Las muestras actuales corresponden a pastizales, bañados de agua dulce, bosques ribereños y bosques serranos (Figura 1).

Análisis de materia orgánica

El contenido de materia orgánica en los sedimentos, expresado en porcentajes, fue medido cada 2 cm mediante la técnica de pérdida por ignición (Heiri *et al.*, 2001).

Análisis numérico

Los resultados de los recuentos de los palinomorfos se presentan en diagramas en porcentaje y concentración polínica total. Previamente al análisis numérico las variables utilizadas fueron transformadas (*square-root transformation*) para estabilizar sus varianzas. Las zonas polínicas de la secuencia y las unidades polínicas de las muestras de superficie fueron definidas mediante un análisis de agrupamiento CONISS restringido y no restringido, respectivamente, y utilizando como coeficiente de disimilitud la distancia Euclidiana (Overpeck *et al.*, 1985). Las variables polínicas para el análisis de agrupamiento fueron seleccionadas de acuerdo con los resultados del modelo polen-vegetación actual regional de la región de los campos (Mourelle & Prieto, 2012), a las que se incluyeron las variables representativas de la vegetación palustre. Los diagramas polínicos y los análisis de agrupamiento CONISS se realizaron con el programa Tilia 2.0.4 (Grimm, 2004).

La comparación entre las muestras polínicas actuales y fósiles fue realizada mediante Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (ter Braak & Šmilauer, 2003). Las variables polínicas incluidas fueron seleccionadas de acuerdo con los resultados del modelo polen-vegetación actual regional de la región de

Tabla 2. Edades radiocarbónicas y calibradas de la secuencia RB1.

Table 2. Radiocarbon and calibrated dates from RB1 sequence.

Código	Profundidad (cm)	Material	¹⁴ C años AP	cal. años AP (2 sigma)
AA100226 ^a	21-22	Materia orgánica sedimentaria	<i>Post-bomb</i>	-47 (-50 – -8)
AA96777 ^b	38-39	Materia orgánica sedimentaria	554 ± 36	531 (498 – 621)
AA96778 ^b	61-62	Materia orgánica sedimentaria	3386 ± 39	3580 (3462 – 3690)

Laboratorio NSF Arizona AMS Facility.

^a Calibración con el programa CALIBomb (<http://calib.qub.ac.uk/CALIBomb/>), la curva de calibración SHCal13 y la extensión SHZ1_2.

^b Calibración con el programa Calib Rev. 7.0.2 (Stuiver *et al.*, 2005) y la curva de calibración SHCal13 (Hogg *et al.*, 2013).

los campos (Mourelle & Prieto, 2012) excluyendo Cyperaceae porque esta sobrerrepresentada localmente.

Cronología

El control cronológico de la secuencia RB1 se obtuvo mediante tres dataciones radiocarbónicas AMS (Tabla 2). Se construyó un modelo de edad-profundidad lineal con el programa Tilia 2.0.4 (Grimm, 2004).

RESULTADOS

Relación polen-vegetación actual

El análisis de agrupamiento CONISS permitió dividir el espectro polínico y agrupar las muestras de superficie en tres unidades que se corresponden con los distintos tipos de vegetación (Figura 2; Tabla 1). La muestra superficial de la secuencia RB1 (0_RB1) se agrupó con las muestras de pastizales y bañados de agua dulce (Figura 2).

Secuencia RB1

Estratigrafía y cronología. La secuencia RB1 se dividió en cinco unidades litológicas (Tabla 3; Figura 3). El modelo de edad-profundidad lineal indica una edad basal de *ca.* 3600 cal. años AP (Figura 3). Se seleccionó un modelo de edad-profundidad lineal porque, a pesar de ser el más simple, es poco frecuente que genere resultados erróneos en comparación con otros modelos más complejos (*e.g.* Bennet & Fuller, 2002; Blaauw & Heegaard, 2012). El progresivo aumento del contenido de materia orgánica hacia la base de la secuencia (Tabla 3; Figura 3) podría sugerir la posible percolación de ácidos húmicos desde los niveles superiores, como ha sido observado en otras secuencias del área (*e.g.* Los Ajos: Iriarte, 2006; Laguna Blanca: García-Rodríguez *et al.*, 2004) (Figura 1). En consecuencia, la datación de la base debería considerarse como edad mínima.

Análisis palinológico. Los resultados del análisis palinológico de la secuencia RB1 se muestran en la figura 4, y representan

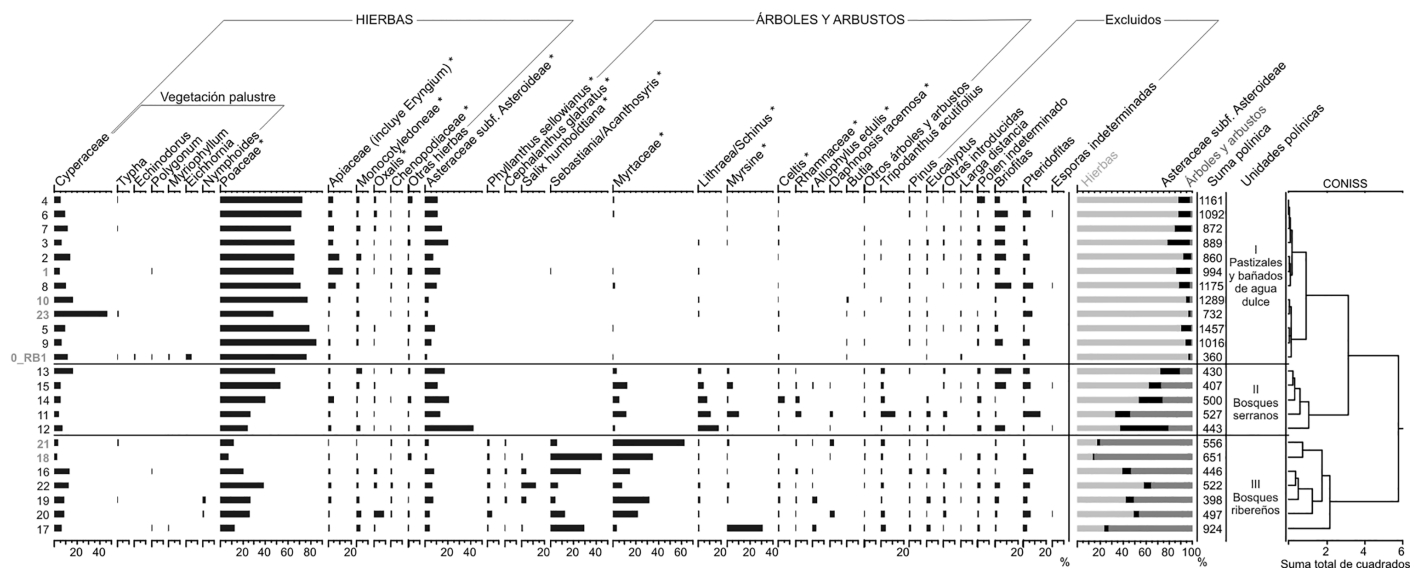


Figura 2. Diagrama polínico en porcentaje para las 23 muestras de superficie y la muestra superficial de la secuencia RB1 (0_RB1). Sumas polínicas. Unidades polínicas según el análisis de agrupamiento CONISS no restringido (*variables incluidas en el análisis). Los números en gris corresponden a las muestras estudiadas en este trabajo.

Figure 2. Pollen diagram of the 23 surface samples and the surficial sample of core RB1 (0_RB1), in percentages. Pollen sums. Pollen units according to the cluster analysis CONISS unconstrained results (*variables included in the analysis). Gray numbers corresponds to the samples studied in this work.

Tabla 3. Descripción litológica de la secuencia RB1.

Table 3. Sedimentary description of RB1 sequence.

Profundidad (cm)	Litología
19-0	Limo gris muy oscuro con bajo contenido de arena fina y algunos restos vegetales. Materia orgánica entre 5,5 y 8%.
23-19	Limo arcilloso gris oscuro. Materia orgánica entre 3 y 6%.
30-23	Limo gris con arena fina. Bajo contenido de materia orgánica (<3%).
38-30	Limo arcilloso gris oscuro. Materia orgánica 2-3%.
62-38	Arcilla gris-verdosa. Materia orgánica aumenta progresivamente con el aumento de la profundidad, desde 2% hasta 6%.

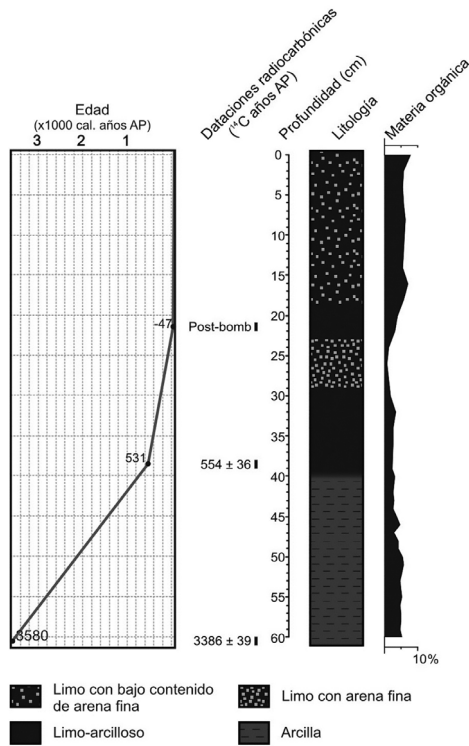


Figura 3. Curva del modelo de edad-profundidad lineal, dataciones radiocarbónicas, litología y contenido de materia orgánica de los sedimentos de la secuencia RB1, de acuerdo con la profundidad.

Figure 3. Lineal age-depth model curve, radiocarbon dates, sediment description and organic matter content on sediments from RB1 sequence, plotted against depth.

los últimos ca. 2000 cal. años AP ya que los últimos 10 cm de la base fueron estériles. La secuencia RB1 está dominada por hierbas, principalmente Poaceae y Cyperaceae, acompañadas por Asteraceae subf. Asteroideae, *Eryngium* y taxones de plantas emergentes, sumergidas y flotantes. Las proporciones de las cianobacterias y algas clorofíceas se mantienen relativamente constantes a lo largo de la secuencia (<15%). El polen de árboles y arbustos no supera el 2% (excepto a los 39 cm) y está representado por taxones mesófilos como *Myrsine*, Myrtaceae y *Lithraea/Schinus*, y taxones hidrófilos como *Salix humboldtiana*, *Phyllanthus sellowianus* y *Cephalanthus glabratus* (Figura 4).

La secuencia se dividió en tres zonas polínicas de acuerdo con el análisis de agrupamiento CONISS (Figura 4). Zona 1 (50-39,5 cm; 2000-730 cal. años AP): está caracterizada por el dominio de Poaceae (50-60%) y Cyperaceae (20-30%), acompañadas por Asteraceae subf. Asteroideae (5-10%), *Eichhornia* (<10%), *Eryngium* (<5%), *Echinodorus* y *Typha* (<3%). *Butia* (<1%) está presente en algunas muestras. La concentración polínica total es ca. 35.000 gr/cm³, con dos picos de 175.000 y 135.000 gr/cm³ a los 40 y 48 cm de profundidad, respectivamente.

Zona 2 (39,5-19 cm; 730 cal. años AP- ca. 1999 AD): se registra una tendencia al aumento de Poaceae hasta alcanzar valores estables <70%, acompañada por Cyperaceae (<20%), Asteraceae subf. Asteroideae (<10%) y *Eichhornia* y *Eryngium* (<5%). A ca. 730 cal. años AP (39 cm) co-dominan Poaceae (35%) y *Eichhornia* (30%), y los árboles y arbustos alcanzan el 4,5%. A ca. 300 cal. años AP se registra una disminución del polen de plantas emergentes y un aumento del

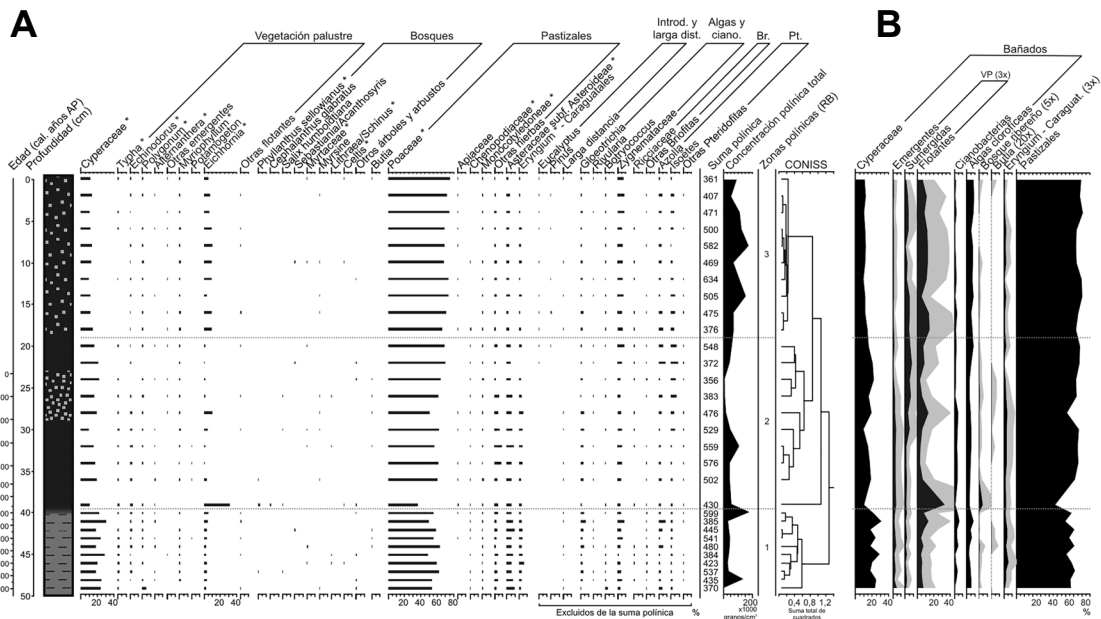


Figura 4. A, Diagrama palinológico (polen, esporas y PNP) de la secuencia RB1. Litología. Cronología de acuerdo al modelo de edad-profundidad. Sumas polínicas. Concentración polínica total (gr/cm³). Zonas polínicas de acuerdo con los resultados del análisis de agrupamiento CONISS (*variables incluidas en el análisis). B, Diagrama palinológico resumido en porcentaje de la secuencia RB1. Abreviaturas: Br., briofitas; Pt., pteridofitas; VP, vegetación palustre.

Figure 4. A, Palynological (pollen, spores and NPPs) percentage diagram of RB1 sequence. Lithology. Chronology according to the age-depth model. Pollen sums. Total pollen concentration (gr/cm³). Pollen zones according to the cluster analysis CONISS results (*variables included in the analysis). B, Summary palynological percentage diagram of the RB1 sequence. Abbreviations: Br., bryophytes; Pt., pteridophytes; VP, marsh vegetation.

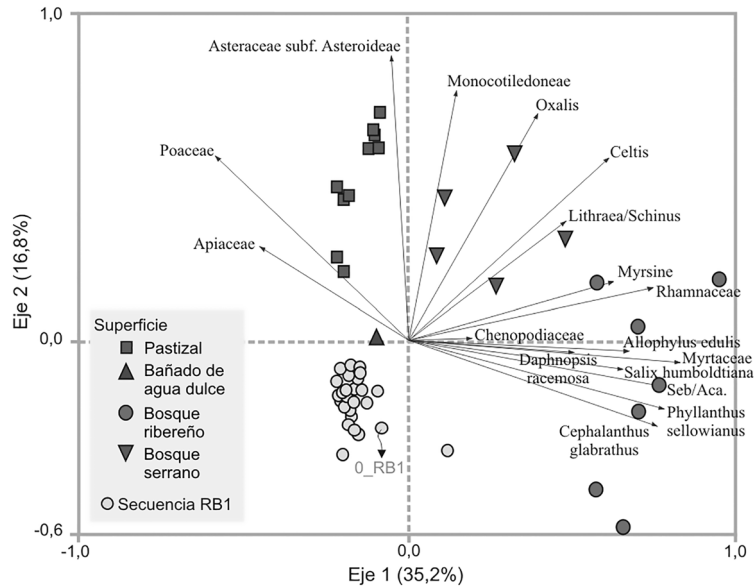


Figura 5. Primeros dos ejes del ACP para la secuencia RB1 y las muestras de superficie.

Figure 5. PCA first and second ordination axis of RB1 sequence and surface samples.

de las sumergidas (principalmente *Isoëtes*). *Butia* (<1%) está presente en algunas muestras. *Pinus* y *Eucalyptus* aparecen hacia el final de la zona. La concentración polínica total es variable, con valores entre 15.000 y 110.000 gr/cm³.

Zona 3 (19-0 cm; ca. 1999 AD-presente): se registran las mayores proporciones de Poaceae (<75%), acompañados por Cyperaceae (<15%) y un aumento de *Eichhornia* (<10%). Asteraceae subfam. Asteroideae (<5%) disminuye al igual que *Echinodorus* (1%). No hay registro de *Butia*, a excepción de la muestra superficial de la secuencia. Los valores de concentración polínica total son en promedio los mayores de toda la secuencia y oscilan entre 50.000 y 175.000 gr/cm³. **Relación entre las muestras polínicas actuales y fósiles.** El modelo de la relación polen-vegetación actual a escala regional para la CLM se muestra en la Figura 2. La relación de los tipos de vegetación con los principales tipos polínicos se resume en la Tabla 1.

Los primeros dos ejes del ACP explican el 52% de la variabilidad del conjunto de datos (Figura 5). El eje 1 separa las muestras fósiles y las actuales de los pastizales y bañados de agua dulce, que tienen una correlación positiva con tipos polínicos herbáceos (principalmente Poaceae, Apiaceae y Asteraceae subfam. Asteroideae), de las muestras de los bosques ribereños y serranos, que tienen una correlación positiva con tipos polínicos arbóreo-arbustivos. El eje 2 separa las muestras que poseen tipos polínicos arbóreos hidrófilos (secuencia RB1, bañados de agua dulce y bosque ribereños) de aquellas que no los poseen (pastizales y bosque serranos).

DISCUSIÓN

Relación polen-vegetación actual

Los muestras polínicas de superficie de los pastizales y los bañados de agua dulce presentan una dominancia de

hierbas (>75%; Unidad I, Figura 2) mientras que en los bosques ribereños el polen de taxones arbóreo-arbustivo es dominante (ca. 65%; Unidad III, Figura 2). Debido a que los bosques ribereños son muy densos, el polen dispersado desde los pastizales tiene dificultad para ingresar al interior de estos bosques. En consecuencia, la señal polínica de los pastizales, regionalmente dominantes, está subrepresentada en los espectros polínicos del interior de los bosques ribereños, aun cuando éstos están compuestos mayormente por árboles y arbustos con polinización zoófila. En cambio, como los bosques serranos son menos densos y más abiertos, la señal polínica de los pastizales está mejor representada y los espectros polínicos están co-dominados por hierbas, árboles y arbustos (Unidad II, Figura 2). *Eucalyptus* y *Pinus* (<5%) representan a la vegetación introducida en el departamento de Rocha desde finales del siglo XIX (Rodríguez-Gallego *et al.*, 2012).

Pastizales y bañados de agua dulce. Regionalmente el espectro polínico de las muestras de bañados de agua dulce se agrupa con los pastizales, dominados por Poaceae acompañada por Cyperaceae. Sin embargo, las elevadas proporciones de Cyperaceae (<45%) y/o la presencia de polen de la vegetación palustre (<10%) (Figura 2; Tabla 1) son las que permiten diferenciar, a escala local, los bañados de los pastizales. Los tipos polínicos de las plantas acuáticas, debido a que tienen dispersión local, están representados solamente en la muestra del interior del bañado.

Los pastizales con *Butia odorata* se diferencian por presentar polen de *Butia*, que además está presente en las muestras de la localidad de PB-IM. El polen arbóreo-arbustivo está presente en trazas y representa el aporte de los taxones mesófilos desde los bosques ribereños próximos a los sitios de muestreo.

Bosques ribereños. Los espectros polínicos de los bosques ribereños están dominados por taxones arbóreo-arbustivo,

compuestos por taxones hidrófilos (e.g. *Sebastiania/Acanthosyrus*, *Salix humboldtiana*, *Phyllanthus sellowianus* y *Cephalanthus glabratus*) y mesófilos (e.g. Myrtaceae, *Lithraea/Schinus*, *Myrsine* y *Celtis*) (Figura 2; Tabla 1). Los taxones hidrófilos son exclusivos de estos bosques ribereños ya que crecen en contacto directo con el agua, mientras que los mesófilos lo hacen también en zonas más alejadas. Esta ubicación diferente explicaría por qué el polen de los taxones mesófilos tiene posibilidades de dispersarse a mayores distancias y alcanzar ambientes abiertos, como los pastizales y los bañados, aunque por la naturaleza zoófila de estas plantas se registran en trazas en los espectros polínicos.

Bosques serranos. Los espectros polínicos de los bosques serranos están co-dominados por hierbas, Asteraceae subf. Asteroideae, y árboles y arbustos, estos últimos compuestos por las mismas especies mesófilas que los bosques ribereños (Figura 2; Tabla 1).

Reconstrucción paleoambiental

La relación entre las asociaciones polínicas actuales y fósiles (Figura 5) sugiere que los pastizales fueron la vegetación dominante desde ca. 2000 cal. años AP en la CLM a escala regional. Por otra parte, a escala local, las relativamente altas proporciones de Cyperaceae y de palinomorfos acuáticos, las variaciones de la concentración polínica total (Figura 4) y la alternancia de niveles con arena en la secuencia sedimentaria (Figura 3) reflejan un bañado de agua dulce que ha fluctuado en profundidad y extensión como respuesta a cambios locales en la disponibilidad de agua.

Los bañados se habrían establecido en el área a partir del Holoceno medio cuando las condiciones climáticas más húmedas habrían favorecido su expansión (Iriarte, 2006; del Puerto *et al.*, 2008). Nuestros resultados confirman que los bañados estaban desarrollados en la localidad PB-IM al menos desde ca. 2000 cal. años AP, con características similares a los actuales, constituidos por especies flotantes (e.g. *Eichhornia*, *Ludwigia*, *Azolla*), sumergidas (e.g. *Myriophyllum*, *Potamogeton*) y emergentes (e.g. *Typha*, *Echinodorus*, *Polygonum*) (Figura 4). Las cianobacterias y algas clorofíceas señalan que habrían sido de agua dulce y con profundidades algo mayores de 30 cm indicado por los bajos valores de *Rivularia* (Figura 4). De acuerdo con estas interpretaciones el clima habría sido húmedo, o al menos el balance hídrico positivo, durante el período.

Las bajas proporciones de tipos polínicos arbóreos y arbustivos, representados por taxones hidrófilos y mesófilos (Figura 4) sugieren que los bosques ribereños se ubicaban relativamente lejos de los bañados, y el polen habría sido transportado principalmente por escorrentía debido a la polinización zoófila de estos taxones (Mourelle & Prieto, 2012). Esto representa una situación análoga a la actual, que permite sugerir que los bosques se desarrollaban en el área desde ca. 2000 cal. años AP. *Butia* se registra de manera discontinua desde ca. 1300 cal. años AP, aunque algunos representantes de la familia Arecaceae ya estaban presentes desde el Holoceno temprano (Iriarte, 2006). Esta diversidad de la vegetación en el área de la CLM y la constante fuente de agua dulce

habrían favorecido el establecimiento de los grupos indígenas constructores de los “cerritos de indios” en la región.

Entre ca. 2000 y 730 cal. años AP la vegetación palustre se desarrolló como un subambiente dentro de los pastizales dominados por Poaceae y Asteraceae subf. Asteroideae, probablemente con “caraguatales” (*Eryngium*) dispersos. Los valores fluctuantes de Cyperaceae así como de los indicadores de la vegetación palustre sugieren que la disponibilidad de agua fue variable (Figura 4). A ca. 730 cal. años AP el incremento del área inundada del bañado está indicado por el aumento de los “camalotales” (*Eichhornia*) y la presencia de los arbustos hidrófilos *Phyllanthus sellowianus*, *Cephalanthus glabratus* y *Salix humboldtiana* en las proximidades. Esto podría relacionarse con un pulso climático más húmedo en ese tiempo. A partir de ca. 730 cal. años AP, los valores de Cyperaceae y de los tipos polínicos de la vegetación palustre tienden a estabilizarse, sugiriendo condiciones hídricas relativamente estables. El aumento de las plantas sumergidas y la disminución de las emergentes (Figura 4) desde ca. 300 cal. años AP indicarían que la cantidad de agua del bañado aumentó progresivamente.

La variabilidad en las condiciones hídricas del bañado podría ser una respuesta a las fluctuaciones de la temperatura y humedad registradas desde ca. 2500 cal. años AP para el sudeste de Uruguay (del Puerto *et al.*, 2013). Este período se caracterizó por condiciones climáticas templadas y húmedas, seguidas por un deterioro climático. A partir de ca. 650 cal. años AP se establecieron condiciones templadas a frías y sub-húmedas interrumpidas por tres pulsos fríos y secos principales a 1300, 1600 y 1900 AD en el área (del Puerto *et al.*, 2013). Esa variabilidad climática habría sido responsable del cambio en la dinámica interna del cuerpo de agua de la Laguna de Peña (del Puerto *et al.*, 2013) (Figura 1), una situación similar a los cambios registrados en la secuencia RB1. Sin embargo, el registro polínico de Los Ajos de la localidad PB-IM (sitio 7b, Figura 1) no muestra esta variabilidad, posiblemente por la baja resolución que presenta esta secuencia para el Holoceno tardío.

Tanto en los espectros polínicos de Los Ajos (sitio 7b, Figura 1) como en los de RB1 no se registró polen de los cultígenos domésticos de maíz (*Zea mays*) y zapallo (*Cucurbita* spp.) los cuales fueron indicados por el análisis fitolítico con posterioridad a ca. 4400 cal. años AP en la secuencia Los Ajos (Iriarte *et al.*, 2004) y a ca. 700 cal. años AP en el área de Laguna Negra (del Puerto, 2009). El registro polínico de RB1 tampoco sugiere cambios relacionados con las modificaciones producidas por el asentamiento y las actividades hortícolas en el área para los últimos ca. 2000 cal. años AP. Probablemente el impacto sobre la vegetación haya sido muy bajo y no quedó registrado en el espectro polínico, ya sea porque a partir de ese momento cesó el crecimiento de los montículos en la localidad PB-IM (Bracco, 2006), o porque el sitio de muestreo se ubicaba relativamente alejado de los sectores que habrían sido utilizados para la horticultura por los grupos indígenas. Los complejos de montículos precerámicos más grandes están situados a lo largo de las llanuras de inundación de los humedales fértiles, lo que sugiere que los

grupos indígenas dedicaban los márgenes de los humedales a la horticultura a finales de primavera y principios del otoño, cuando el nivel freático se encuentra en su nivel más bajo y por lo tanto el suelo estaba expuesto para la labranza (Iriarte, 2006). El registro polínico de Los Ajos tampoco muestra estas modificaciones para el lapso de la construcción de los “cerritos de indios”.

Las quemadas esporádicas de la vegetación de los pastizales para utilizarlos como pasturas (del Puerto, 1969) podrían explicar la disminución de *Eryngium* (“caraguatales”), de los arbustos de *Eupatorium* spp. y *Baccharis* spp. (Asteraceae subf. Asteroideae) y de *Butia* durante el siglo XX. Esto también podría deberse a la creciente actividad ganadera en el área, ya que el ganado compacta y modifica el suelo, e ingiere las plántulas e individuos maduros de los palmares de *B. odorata* (Geymonat & Rocha, 2009). El cambio en las condiciones hídricas del bañado también podría estar relacionado con las modificaciones antrópicas realizadas en la CLM, donde la desecación y canalización de los humedales para ampliar la frontera agrícola arrocerá, y el uso y liberación de biocidas y fertilizantes han modificado la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas (Clara & Maneiro, 1999; PROBIDES, 1999). El nivel de agua actual (ca. 1 m) del bañado se habría alcanzado hace ca. 15 años, favoreciendo el desarrollo de camalotales (*Eichhornia*), que son actualmente dominantes en la vegetación. Sin embargo, el bajo contenido de materia orgánica (Figura 3) y la relativamente constante abundancia de cianobacterias (Figura 4) no reflejan una eutrofización del mismo. *Eucalyptus* y *Pinus* representan las plantaciones de estos géneros que se iniciaron hacia finales del siglo XIX en el departamento de Rocha (Rodríguez-Gallego *et al.*, 2012).

Respuesta de las comunidades vegetales a la variabilidad climática regional en la región de los campos

Los resultados del análisis palinológico de la secuencia RB1, comparados e integrados con otros registros polínicos y fitolíticos de la región de los campos, permiten evaluar la respuesta de las comunidades vegetales a la variabilidad climática regional para los últimos ca. 2000 cal. años AP.

Durante el Holoceno tardío los pastizales dominaban en la localidad de PB-IM, acompañados por bosques ribereños, palmares y bañados de agua dulce, sugiriendo una vegetación diversa bajo condiciones climáticas húmedas o con balance hídrico positivo. Hacia el norte de los campos, los pastizales y pajonales eran dominantes, y los bosques ribereños se desarrollaban en los márgenes de ríos y arroyos, compuestos por taxones hidrófilos (*Cephalanthus glabrathus*, *Phyllanthus sellowianus* y *Salix humboldtiana*) y mesófilos (Myrtaceae, *Sebastiania*, *Myrsine*, *Lithraea*, *Schinus* y *Celtis*) (sitios 1 y 6, Figura 1; Behling *et al.*, 2005; Mourelle, 2015). Para ese momento, bosques compuestos por elementos del “bosque atlántico lluvioso” y del “bosque semideciduo estacional” se encontraban en expansión en la planicie costera de RS (sitios 2-5, Figura 1; Cordeiro & Lorscheitter, 1994; Neves & Lorscheitter, 1997; Leal & Lorscheitter, 2007; Macedo *et al.*, 2010), mientras que en la región costera se desarrollaron comunidades hidrófilas en cuerpos de agua protegidos de

la acción directa del mar por las barras de arena (sitios 4, 5, 8 y 9, Figura 1; Cordeiro & Lorscheitter, 1994; Neves & Lorscheitter, 1997; García-Rodríguez *et al.*, 2010; del Puerto *et al.*, 2013, 2014). La presencia de los bosques ribereños en el norte de los campos y la expansión de los bosques en la planicie costera de RS sugieren condiciones climáticas húmedas. El gradual aumento en la abundancia de los taxones arbóreo-arbustivos de los bosques ribereños del norte durante el Holoceno tardío reflejó condiciones climáticas progresivamente más húmedas (sitio 6, Figura 1; Mourelle, 2015).

En esta área de PB-IM la disponibilidad hídrica del sustrato fue variable desde ca. 2000 cal. años AP, probablemente en respuesta a las fluctuaciones de la temperatura y humedad inferidas para los últimos ca. 2500 cal. años AP para el sudeste de Uruguay (del Puerto *et al.*, 2013). Esa variabilidad climática podría relacionarse con las inundaciones más frecuentes e intensas inferidas entre ca. 1800 y 1200 cal. años AP en la Laguna Formosa, zona del alto Río Negro (sitio 6, Figura 1; Mourelle, 2015); y con los ciclos de inundación y sequedad para los últimos ca. 1000 cal. años AP en los bañados del Arroyo Solís Grande, en la región costera sur de los campos (sitio 10, Figura 1; Mourelle *et al.*, 2015).

Este incremento en las condiciones climáticas húmedas de la región de los campos se relacionaría con el aumento en la amplitud de los eventos ENSO a partir de ca. 2000 cal. años AP (Woodroffe *et al.*, 2003), que habría generado precipitaciones aún mayores sobre la cuenca del Plata (Gyllencreutz *et al.*, 2010). En particular, las condiciones húmedas similares a las actuales se habrían establecido a ca. 300 cal. años AP en la localidad PB-IM, cuando comenzó el incremento en la cantidad de agua del bañado.

CONCLUSIONES

Los pastizales fueron la vegetación dominante en la localidad PB-IM desde ca. 2000 cal. años AP, donde se desarrollaban bañados de agua dulce que habrían favorecido el desarrollo de la vegetación palustre bajo condiciones climáticas húmedas o con un balance hídrico positivo. La presencia de los bosques ribereños así como de los palmares de *Butia odorata* en las proximidades de la localidad sugieren que la vegetación del área de la CLM era diversa. La disponibilidad de diferentes tipos de vegetación unida a la constante fuente de agua dulce habrían favorecido el establecimiento de los grupos indígenas en la región.

El bañado presentó fluctuaciones en la profundidad y extensión, como respuesta a cambios locales en el contenido hídrico del suelo. Desde ca. 2000 cal. años AP la disponibilidad de agua fue variable, aumentando a ca. 730 cal. años AP. Posteriormente las condiciones se mantuvieron relativamente estables hasta ca. 300 cal. años AP, cuando la cantidad de agua del bañado aumentó progresivamente hasta alcanzar las condiciones actuales. Estos cambios locales en la disponibilidad hídrica del suelo podrían responder a la variabilidad climática sugerida para el sudeste de Uruguay para el Holoceno tardío, aunque bajo condiciones climáticas húmedas.

Los cambios de la vegetación en el registro polínico de RB1 no pudieron relacionarse con las modificaciones antrópicas realizadas por los constructores de “cerritos de indios” en PB-IM.

Durante el siglo XX no se registra una eutrofización del bañado como consecuencia de las actividades agrarias, pero sí una disminución de los palmares, probablemente relacionada con las quemadas esporádicas de la vegetación y con la creciente actividad ganadera, en concordancia con los primeros registros de *Eucalyptus* y *Pinus*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de la tesis doctoral de D.M. realizada con una Beca de Postgrado con Países Latinoamericanos (CONICET) y con el financiamiento de los proyectos PIP 1265/09 y PIP 543/12 (CONICET), Exa 150/10 y Exa 602/12 (UNMdP). Además aportaron financiación el PEDECIBA, la ANII, y del PDU-Geociencias del CURE-Rocha (Uruguay). A D. Panario, R. Bracco y L. del Puerto por su apoyo en las salidas de campo; a T. Jull por el financiamiento parcial de las dataciones realizadas en el NSF Arizona AMS Facility; y a A. Guido por la traducción del resumen al portugués. A S. Stutz y a dos revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Achkar, M.; Domínguez, A. & Pesce, F. 2012. *Cuenca de la Laguna Merin - Uruguay. Aportes para la discusión ciudadana*. Montevideo, Integrantes del Programa Uruguay Sustentable, 31 p.
- 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 analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Paleobotany and Palynology*, **133**:235-248. doi: 10.1016/j.revpalbo.2004.10.004
- Bennett, K.D. & Fuller, J.L. 2002. Determining the age of the mid-Holocene *Tsuga canadensis* (hemlock) decline, eastern North America. *The Holocene*, **12**:421-429. doi: 10.1191/0959683602h1556p
- Birks, H.J.B. & Birks, H.H. 1980. *Quaternary palaeoecology*. London, Edward Arnold, 289 p.
- Blaauw, M. & Heegaard, E. 2012. Estimation of age-depth relationships. In: J.B.H. Birks; A.F. Lotter; S. Juggins & J.P. Smol (eds.) *Tracking environmental change using lake sediments*, Springer Science & Business Media, p. 379-413. doi: 10.1007/978-94-007-2745-8
- Borel, C.M. 2007. Algas no silíceas y acritarcos de depósitos costeros holocenos en el arroyo La Ballenera, Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, **44**:359-366.
- Borel, C.M.; Guerin, G.R. & Prieto, A.R. 2003. Palinomorfos acuáticos (algas y acritarcos) del Holoceno de la laguna Hinojales (Buenos Aires, Argentina): interpretación paleoecológica. *Ameghiniana*, **40**:531-544.
- Bracco, R. 2006. Montículos de la cuenca de la Laguna Merín: tiempo, espacio y sociedad. *Latin American Antiquity*, **17**:511-540. doi: 10.2307/25063070
- Bracco, R.; del Puerto, L.; Inda, H. & Castiñeira, C. 2005a. Mid-late Holocene cultural and environmental dynamics in Eastern Uruguay. *Quaternary International*, **132**:37-45. doi: 10.1016/j.quaint.2004.07.017
- Bracco, R.; del Puerto, L.; Inda, H.; Panario, D.; Castiñeira, C. & García-Rodríguez, F. 2011. The relationship between emergence of mound builders in SE Uruguay and climate change inferred from opal phytolith records. *Quaternary International*, **245**:62-73. doi: 10.1016/j.quaint.2010.05.025
- Bracco, R.; Inda, H.; del Puerto, L.; Castiñeira, C.; Sprechmann, P. & García-Rodríguez, F. 2005b. The relationship between Holocene sea-level variations, trophic development, and climatic change in Negra Lagoon, Southern Uruguay. *Journal of Paleolimnology*, **33**:253-263. doi: 10.1016/j.quaint.2010.05.025
- Brussa, C.A. & Grela, I. 2007. *Flora arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. Montevideo, COFUSA, 544 p.
- Chebataroff, J. 1960. *Tierra Uruguaya*. Montevideo, Talleres Don Bosco, 449 p.
- Clara, M. & Maneyro, R. 1999. Humedales del Uruguay: el ejemplo de los Humedales del Este. In: A.I. Malvárez (ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*, UNESCO, p. 71-83.
- Cordeiro, S.H. & Lorscheitter, M.L. 1994. Palynology of Lagoa dos Patos sediments, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of Paleolimnology*, **10**:35-42. doi: 10.1007/BF00683144
- del Puerto, L. 2009. *Reconstrucción paleoclimática y paleoambiental para el Pleistoceno Tardío/Holoceno en el Sudeste del Uruguay: aporte del análisis de silicofitolitos*. PEDECIBA, Universidad de la República, Tesis de Maestría, 206 p.
- del Puerto, L.; Bracco, R.; García-Rodríguez, F.; Inda, H. & Capdepon, I. 2014. Biomineralizaciones silíceas e isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) como indicadores de cambios climáticos y ambientales durante el Holoceno Tardío en el este del Uruguay. In: CONGRESO GEOLÓGICO ARGENTINO, 19, 2014. *Actas*, Córdoba, AGA, p. 17.
- del Puerto, L.; Bracco, R.; Inda, H.; Gutiérrez, O.; Panario, D. & García-Rodríguez, F. 2013. Assessing links between late Holocene climate change and paleolimnological development of Peña Lagoon using opal phytoliths, physical, and geochemical proxies. *Quaternary International*, **287**:89-100. doi: 10.1016/j.quaint.2011.11.026
- del Puerto, L.; Inda, H. & García-Rodríguez, F. 2008. Reconstrucción paleoambiental para el Holoceno medio y tardío en la cuenca de la Laguna Negra: el aporte de los indicadores biosilíceos. In: A. Korstanje & P. Babot (eds.) *Matices interdisciplinarios en estudios fitolíticos y de otros microfósiles*, BAR International Series, p. 119-129.
- del Puerto, O. 1969. *Hierbas de Uruguay*. Montevideo, Nuestra Tierra, 68 p.
- del Puerto, O. 1987. *Vegetación del Uruguay*. Montevideo, Facultad de Agronomía, 16 p.
- Fægri, K. & Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis*. New York, John Wiley & Sons, 328 p.
- García-Rodríguez, F.; Sprechmann, P.; Metzeltin, D.; Scafati, L.; Melendi, D.L.; Volkheimer, W.; Mazzeo, N.; Hiller, A.; Tümpling, W. & Scasso, F. 2004. Holocene trophic state changes in relation to sea level variation in Lake Blanca, SE Uruguay. *Journal of Paleolimnology*, **31**:99-155. doi: 10.1023/B:JOPL.0000013281.31891.8e
- 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. doi: 10.1007/s10750-010-0184-0
- Garreaud, R.D. & Aceituno, P. 2007. Atmospheric circulation and climatic variability. In: T.T. Veblen; K.R. Young & A.R. Orme (eds.) *The physical geography of South America*, Oxford University Press, p. 45-59.
- Garreaud, R.D.; Vuille, M.; Compagnucci, R. & Marengo, J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **281**:180-195. doi: 10.1016/j.palaeo.2007.10.032
- Geymonat, G. & Rocha, N. 2009. *M'botiá. Ecosistema único en el mundo*. Rocha, Casa Ambiental, 406 p.
- Grimm, E.C. 2004. *Tilia Software 2.0.4*. Springfield, Research and Collection Center, Illinois State Museum.
- Gyllencreutz, R.; Mahiques, M.M.; Alves, D.V.P. & Wainer, I.K.C. 2010. Mid- to late Holocene paleoceanographic changes on the southeastern Brazilian shelf based on grain size records. *The Holocene*, **20**:863-875. doi: 10.1177/0959683610365936
- Heiri, O.; Lotter, A.F. & Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, **25**:101-110. doi: 10.1023/A:1008119611481
- Hogg, A.G. et al. 2013. SHCal13 Southern Hemisphere calibration, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, **55**:1889-1903. doi: 10.2458/azu_js_rc.55.16783
- Iriarte, J. 2006. Vegetation and climate change since 14,810 ¹⁴C yr. B.P. in southeastern Uruguay and implications for the rise of early Formative societies. *Quaternary Research*, **65**:20-32. doi: 10.1016/j.yqres.2005.05.005
- Iriarte, J. & Alonso-Paz, E. 2009. Phytolith analysis of selected native plants and modern soils from southeastern Uruguay and its implications for paleoenvironmental and archeological reconstruction. *Quaternary International*, **193**:99-123. doi: 10.1016/j.quaint.2007.10.008
- Iriarte, J.; Holst, I.; Marozzi, O.; Listopad, C.; Alonso-Paz, E.; Rinderknecht, A. & Montaña, J. 2004. Evidence for cultivar adoption and emerging complexity during the mid-Holocene in the La Plata basin. *Nature*, **432**:614-617. doi: 10.1038/nature02983
- Leal, M.G. & Lorscheitter, M.L. 2007. Plant succession in a forest on the Lower Northeast Slope of Serra Geral, Rio Grande do Sul, and Holocene palaeoenvironments, Southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, **21**:1-10. doi: 10.1590/S0102-33062007000100001
- León, R.J.C. 1991. Río de la Plata grasslands. In: R.T. Coupland (ed.) *Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Ecosystems of the World*, Elsevier, p. 369-387.
- Lezama, F.; Altesor, A.; Pereira, M. & Paruelo, J.M. 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de los pastizales naturales de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. In: A. Altesor; W. Ayala & J.M. Paruelo (eds.) *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales*, Serie FPTA- INIA, p. 15-32.
- Macedo, R.B.; Souza, P.A.; Bauermann, S.G. & Bordignon, S.A.L. 2010. Palynological analysis of a late Holocene core from Santo Antônio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **82**:731-745. doi: 10.1590/S0001-37652010000300020
- Montaña, J. & Bossi, J. 1995. *Geomorfología de los humedales de la cuenca de la Laguna Merin*. Montevideo, PROBIDES, 64 p.
- Mourelle, D. 2015. *Cambios de la vegetación de la región de los campos de Uruguay en respuesta a diferentes forzantes durante el Holoceno*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Tesis de Doctorado, 110 p.
- Mourelle, D. & Prieto, A.R. 2012. Modern pollen assemblages of surface samples and their relationships to vegetation in the campos region of Uruguay. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **181**:22-33. doi: 10.1016/j.revpalbo.2012.05.003
- Mourelle, D.; Prieto, A.R.; Pérez, L.; García-Rodríguez, F. & Borel, C.M. 2015. Mid and late Holocene multiproxy analysis of environmental changes linked to sea-level fluctuation and climate variability of the Río de la Plata estuary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **421**:75-88. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.01.006
- Neves, P.C.P. & Lorscheitter, M.L. 1997. Palinología de sedimentos de una mata tropical paludosa na planície costeira sul do Rio Grande de Sul, Brasil. In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDIO DO QUATERNÁRIO, 6, 1997. *Resumos expandidos*, Curitiba, ABEQUA, p. 341-344.
- Overpeck, J.T.; Webb, T.I. & Prentice, I.C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research*, **23**:87-108. doi: 10.1016/0033-5894(85)90074-2
- Petraglia, C. & Dell'Acqua, M. 2006. *Actualización de la carta forestal del Uruguay con imágenes del año 2004*. Montevideo, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, 27 p.
- Praderi, R. & Vivo, J. 1969. *Ríos y lagunas*. Montevideo, Nuestra Tierra, 68 p.
- PROBIDES. 1999. *Plan Director. Reserva de Biosfera Bañados del Este/Uruguay*. Rocha, PROBIDES, 159 p.
- Rayó, M.C. 2011. *Distribución de palinómorfs no polínicos (PNPs): cianobacterias y algas clorofíceas en muestras de sedimento superficial de la Laguna Nahuel Rucá, SE de los pastizales pampeanos*. Universidad Nacional de Mar del Plata, Tesis de Licenciatura, 66 p.
- Rodríguez-Gallego, L.; Masciadri, S. & Nin, M. 2012. Modern vegetation and pollen relationships in four southwestern Atlantic coastal lagoons. *Estuaries and Coasts*, **35**:785-798. doi: 10.1007/s12237-012-9476-0
- Seppä, H. 2007. Pollen analysis, principles. In: S. Elias (ed.) *Encyclopedia of Quaternary science*, Elsevier, p. 2486-2497. doi: 10.1016/B0-44-452747-8/00175-7
- Serrentino, C.M. 2013. *Cuenca Binacional de la Laguna Merin*. México, Centro del agua para América Latina y el Caribe, 51 p.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores*, **13**:615-621
- Stuiver, M.; Reimer, P.J. & Reimer, R.W. 2005. *CALIB 5.0: Program and documentation*.
- ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2003. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*.
- van Geel, B. 2001. Non-pollen palynomorphs. In: J.P. Smol; H.J.B. Birks & W.M. Last (eds.) *Tracking environmental change using lake sediments*, Kluwer Academic Publishers, p. 99-119.
- Vera, C. et al. 2006. Toward a unified view of the American monsoon systems. *Journal of Climate*, **19**:4977-5000. doi: 10.1175/JCLI3896.1
- Woodroffe, C.D. & Beech, M.R. 2003. Mid-late Holocene El Niño variability in the equatorial Pacific from coral microatolls. *Geophysical Research Letters*, **30**:1358. doi: 10.1029/2002GL015868