

**DIATOMEAS ESTUÁRICAS DEL SUDESTE BONAERENSE:
DISTRIBUCIÓN, COMPOSICIÓN, DIVERSIDAD Y SU
APLICACIÓN EN PALEOECOLOGÍA**

GABRIELA S. HASSAN

Tesis Doctoral

Universidad Nacional de Mar del Plata
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Directora: Dra. Marcela Espinosa

Co-Director: Dr. Federico Isla

2007

INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción General.....	3
Área de Estudio.....	7

PRIMERA PARTE: DIATOMEAS ACTUALES

Introducción.....	14
--------------------------	-----------

Capítulo I. Fidelidad ambiental de las asociaciones diatómicas de muerte en sedimentos estuáricos del sudeste bonaerense.

Introducción.....	15
Materiales y métodos.....	16
Resultados.....	19
Discusión.....	21

Capítulo II. Distribución de las asociaciones de diatomeas y su relación con los parámetros ambientales.

Introducción.....	31
Materiales y métodos.....	32
Resultados.....	34
Discusión.....	39

Capítulo III. Funciones de transferencia de salinidad basadas en diatomeas.

Introducción.....	55
Materiales y métodos.....	58
Resultados.....	59
Discusión.....	61

SEGUNDA PARTE: DIATOMEAS FÓSILES

Introducción.....	69
Materiales y métodos.....	69
<i>Capítulo IV. Perfil Puente Taraborelli</i>	
Introducción.....	72
Descripción del Perfil.....	73
Resultados.....	73
Discusión.....	75
<i>Capítulo V. Testigo La Lagunita</i>	
Introducción.....	82
Descripción del Testigo.....	83
Resultados.....	84
Discusión.....	86
Discusión General.....	93
Conclusiones.....	97
Referencias.....	99
Apéndice I.....	112
Apéndice II.....	113
Apéndice Fotográfico.....	114

RESUMEN

El estudio de la distribución, composición y diversidad de las diatomeas en tres ambientes estuáricos del sudeste bonaerense permitió reunir la información necesaria para la elaboración de una función de transferencia de salinidad aplicable a la interpretación de la evolución de paleoestuarios cuaternarios. La investigación se dividió en dos etapas: 1) el análisis de la distribución actual y el potencial de preservación de las asociaciones de diatomeas en sedimentos superficiales de ambientes modernos y la determinación de los principales parámetros ambientales que condicionan dicha distribución, y 2) el análisis paleoecológico de secuencias holocenas y su contrastación con los datos modernos. Las asociaciones presentaron un buen grado de preservación y una alta fidelidad ambiental, brindando información ambiental precisa y confiable. A partir de esta información se desarrolló un modelo cuantitativo para inferir salinidades en secuencias fósiles. La aplicación de este modelo permitió reconocer patrones de variación en la distribución espacial y temporal de las asociaciones y calcular valores de paleosalinidades. El análisis cuantitativo de una secuencia aflorante en el río Quequén Grande permitió inferir la presencia de una laguna estuarina con valores de salinidad de aproximadamente 15 ‰ a 8 km de la costa actual. El análisis de un testigo extraído en la laguna Mar Chiquita permitió determinar valores de paleosalinidades relacionados con la evolución de la laguna durante el Holoceno. Para el lapso en el que la barrera medanosa que limita actualmente la laguna no estaba formada, se infirieron salinidades de entre 20 y 30 ‰. La formación de la barrera (*circa* 2.500 años A.P.) restringió la influencia marina, estableciéndose las salinidades de entre 5 y 7 ‰ que caracterizan el ambiente actual. Los resultados obtenidos permitieron realizar reconstrucciones de paleosalinidades precisas, y son alentadores para el desarrollo y aplicación de funciones de transferencia en Argentina.

Palabras clave: diatomeas, estuarios, función de transferencia, paleoecología, Holoceno, Argentina.

ABSTRACT

The analysis of the distribution, composition, and diversity of diatom assemblages in three estuarine environments from the southeastern Buenos Aires province allowed collecting the necessary data for the elaboration of a diatom-based salinity transfer function useful to interpret the evolution of quaternary paleoestuaries. The investigation was divided in two stages: 1) the analysis of the distribution and the potential of preservation of diatoms assemblages in modern superficial sediments and the determination of the main environmental parameters that condition this distribution, and 2) the paleoecological analysis of holocene sequences and their contrast with the modern data. Diatom assemblages showed a good preservation and a high environmental fidelity, offering precise and reliable environmental information. This information was used to develop a quantitative model to infer salinities in fossil sequences. The application of this model allowed to recognize spatial and temporal patterns of variation in the distribution of diatom assemblages and to calculate values of paleosalinities. The quantitative analysis of an outcropping sequence in the Quequén Grande river allowed to infer the presence of an estuarine lagoon with values of salinity of approximately 15 ‰ at 8 km of the present coast. The analysis of a core extracted in the Mar Chiquita coastal lagoon allowed to determine values of paleosalinities related to the evolution of the lagoon during the Holocene. For the period in which the sandy barrier that limits the modern lagoon was not formed, salinities of between 20 and 30 ‰ were inferred. The formation of the barrier (*circa* 2,500 years A.P.) restricted the marine influence, settling down the salinities of between 5 and 7 ‰ that characterize the present environment. The obtained results allowed to make precise paleosalinity reconstructions, and are encouraging for the development and application of transfer functions in Argentina.

Palabras clave: diatoms, estuaries, transfer function, paleoecology, Holocene, Argentina.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las diatomeas (Bacillariophyceae) son componentes importantes de las asociaciones bentónicas de microalgas en ambientes estuáricos y costeros de poca profundidad (Sullivan, 1999). Debido a su abundancia en los sedimentos y a su sensibilidad a los cambios ambientales, han sido muy utilizadas como bioindicadores en estudios paleoambientales (Cooper, 1999), particularmente en la reconstrucción de fluctuaciones en la salinidad, pH, profundidad y temperatura (Vos y De Wolf, 1993).

La metodología utilizada en la reconstrucción de ambientes del pasado parte del supuesto de que los requerimientos ecológicos de los fósiles utilizados como indicadores se han mantenido constantes a lo largo del tiempo y por lo tanto son similares a los de sus representantes vivos más cercanos. De esta manera, la información ambiental obtenida a partir de los organismos vivientes puede ser utilizada como análogo moderno y extrapolada al registro fósil. Esta aproximación se basa en una aplicación sustantiva del principio del uniformitarismo (*La ecología de los organismos del presente es la clave para interpretar la ecología de los organismos del pasado*; Dodd y Stanton, 1990). La información actual utilizada en las inferencias puede ser obtenida a partir del estudio de especies individuales (*autoecología*) o de asociaciones o comunidades de organismos (*sinecología*; Dodd y Stanton, 1990). Cualquiera sea la metodología aplicada, es necesario contar con un buena base de datos ecológicos del grupo a partir del cual se realizan las inferencias para generar reconstrucciones paleoambientales ajustadas.

En el caso de las reconstrucciones paleoambientales basadas en diatomeas, su utilización se ha basado tanto en técnicas autoecológicas como sinecológicas. En las aproximaciones autoecológicas se analiza la composición de las asociaciones diatómicas modernas y se consideran las características ecológicas relevantes de cada especie o grupo de especies (De Wolf, 1982; Vos y De Wolf, 1988, 1993; Denys y De Wolf, 1999). Con el objeto de sintetizar el gran volumen de datos autoecológicos disponibles para este grupo, en las últimas décadas se han confeccionado una serie de códigos tendientes a facilitar las reconstrucciones basadas en aproximaciones autoecológicas (De Wolf, 1982; Denys, 1991/1992). Las clasificaciones autoecológicas más comúnmente usadas en secuencias costeras han sido la salinidad y la forma de vida (Denys y De Wolf, 1999). Posteriormente, Vos y De Wolf (1988, 1993) combinaron las clasificaciones de salinidad y hábitat para definir grupos autoecológicos claves para la reconstrucción paleoambiental. Estos grupos reúnen especies según la salinidad (polihalobias, mesohalobias, oligohalobio halófilas, oligohalobio indiferentes y halófilas) y el modo de vida (euplanctónicas, ticoplanctónicas, epífitas, bentos epipelon, bentos episammon y aerófilas). Mediante el análisis de las frecuencias relativas de los 16 grupos ecológicos definidos resulta posible identificar depósitos originados en paleoambientes particulares.

Las técnicas sinecológicas, por otro lado, tienen en cuenta las relaciones actuales de las distintas asociaciones diatómicas y su ambiente en conjunto, a través de análisis estadísticos multivariados, permitiendo hacer inferencias cuantitativas de los parámetros ambientales más importantes. Para este tipo de

estudios es importante contar con una completa base de datos regional, dado que las principales características ecológicas e hidrográficas muestran gran variación entre áreas de estudio (Denys y De Wolf, 1999). La calibración de la relación entre las asociaciones diatómicas de muerte (tanatocenosis) y ciertas variables ambientales (*i.e.* funciones de transferencia) constituye el método más preciso para inferir condiciones ambientales en el pasado, dado que se basa en el estudio de las tanatocenosis diatómicas en lugar de especies individuales (Juggins, 1992; Ng y Sin, 2003). En las últimas décadas, en el Hemisferio Norte se ha desarrollado un considerable número de funciones de transferencia basadas en diatomeas, tanto en ambientes continentales (e.g. Gasse *et al.*, 1995; Rosén *et al.*, 2000; Sylvestre *et al.*, 2001; Bigler y Hall, 2002) como estuáricos y costero-marinos (Juggins, 1992; Campeau *et al.*, 1999; Sherrod, 1999; Zong y Horton, 1999; Gehrels *et al.*, 2001; Ng y Sin, 2003; Sawai *et al.*, 2004; Horton *et al.*, 2006).

El estudio de las diatomeas fósiles del sudeste bonaerense se inició con Joaquín Frenguelli, quien describió las asociaciones diatómicas presentes en secuencias holocenas aflorantes en arroyos de la costa atlántica bonaerense (Frenguelli, 1921, 1925, 1928, 1945). Sin embargo, sus trabajos fueron preliminares, limitándose a la descripción de una muestra por afloramiento, sin ningún tipo de control estratigráfico durante el muestreo (Espinosa, 1998). Recientemente, se reconstruyó la evolución paleoambiental del sudeste bonaerense en relación a las oscilaciones cuaternarias del nivel del mar a partir del contenido diatomológico de una serie de secuencias originadas por la colmatación de ambientes estuariales: Arroyo las Brusquitas (Espinosa *et al.*, 1984; Vilanova *et al.*, 2006), Arroyo La Ballenera (Espinosa *et al.*, 2003), Punta Hermengo (Espinosa, 2001), Vanoli (Espinosa, 1988) y Arroyo Las Gallinas (Espinosa, 1994). También se estudiaron las diatomeas de secuencias continentales en el río Quequén Grande (La Horqueta II, Zárate *et al.*, 1998, 2000) y el Arroyo Claromecó (Hassan *et al.*, 2004). Por otro lado, las asociaciones diatómicas presentes en sedimentos pleistocenos y holocenos de secuencias expuestas en las inmediaciones de Bahía Blanca fueron utilizadas para reconstruir la historia paleoambiental del sector costero ubicado entre Pehuén-Có y Monte Hermoso (Gutiérrez Téllez, 1996; Gutiérrez Téllez y Schillizzi, 2002; Aramayo *et al.*, 2005) y en el río Quequén Salado (Schillizzi *et al.*, 2006).

En contraste con los estudios sobre diatomeas fósiles, los trabajos con diatomeas actuales en la región han sido particularmente escasos y restringidos. Los primeros estudios de este tipo se deben también a Frenguelli, quien analizó la flora diatomológica viviente en muestras de fondo y de aguas superficiales de los arroyos del Durazno y Las Brusquitas (Frenguelli, 1925), la costa atlántica de Miramar (Frenguelli, 1930), la laguna Mar chiquita (Frenguelli, 1935), Bahía San Blas (Frenguelli, 1938) y el Río de la Plata (Frenguelli, 1941). En estos estudios se describieron las especies presentes en sitios puntuales y aislados y se hicieron algunas menciones sobre su forma de vida y preferencias ecológicas.

Los trabajos recientes que involucran datos sobre diatomeas actuales en estuarios del sudeste bonaerense se focalizan casi exclusivamente en los ensambles planctónicos. En la costa de Mar del Plata, se realizaron estudios taxonómicos de las especies de diatomeas presentes en el fitoplancton marino (Espinosa, 1982) y las epífitas del intermareal rocoso (Ferrario y Sar, 1984, 1985). Se analizó la distribución del fitoplancton a lo largo del Río de la Plata (Carreto *et al.*, 2003; Gómez *et al.*, 2004), donde las diatomeas

constituyeron uno de los grupos dominantes en la zonas estuárica y costero-marina del río, mencionándose alrededor de 15 especies. De Marco *et al.* (2005) estudiaron la dinámica temporal del fitoplancton en la laguna costera Mar Chiquita en relación con la concentración de nutrientes. Si bien las diatomeas constituyeron el grupo dominante, la composición específica del ensamble diatómico en esta laguna no fue mencionada. En el estuario de Bahía Blanca, Gayoso (1981, 1988) y Gayoso y Muglia (1991), estudiaron la variación temporal del fitoplancton, mientras que Parodi y Barría de Cao (2003) analizaron cualitativamente las comunidades de microalgas bentónicas. En este estudio se mencionaron los taxones hallados (en algunos casos sólo a nivel de género) en dos sitios bajo influencia de mareas.

Debido a la ausencia de estudios detallados sobre la distribución actual de las especies, no ha sido posible hasta el momento utilizar ensamblajes de diatomeas modernas como análogos en reconstrucciones paleoambientales cuantitativas en la región. En consecuencia, los trabajos paleoecológicos previamente citados tuvieron un enfoque autoecológico, basando sus interpretaciones en datos obtenidos a partir de los códigos diseñados por Vos y De Wolf (1982) y Denys (1991/1992).

En la presente Tesis Doctoral se describen por primera vez las asociaciones diatómicas actuales presentes en sedimentos superficiales de ambientes estuáricos bonaerenses y se analiza su potencial aplicación como análogos modernos en reconstrucciones paleoambientales cuantitativas de secuencias holocenas de la región. A tal fin, se estudiaron las asociaciones diatómicas de muerte distribuidas a lo largo del gradiente ambiental de tres estuarios de la provincia de Buenos Aires: la laguna costera Mar Chiquita (37°40'S, 57°20'O), el río Quequén Grande (38°30'S, 58°45'O) y el río Quequén Salado (38°50' S, 60°30' O). El grado de fidelidad con el cual estas asociaciones representan la biocenosis original se evaluó en sitios seleccionados. El modelo actual construido en base a los datos obtenidos se utiliza para interpretar la evolución ambiental de dos secuencias sedimentarias del sudeste bonaerense: Puente Taraborelli en el río Quequén Grande (38° 30'S, 58° 44' O) y La Lagunita en la laguna Mar Chiquita (37°43'S, 57°21'O).

OBJETIVO GENERAL:

Reconocer e identificar las asociaciones de diatomeas presentes en ambientes estuáricos de la provincia de Buenos Aires, a fin de reunir información acerca de la ecología de las diferentes especies aplicable a la interpretación de paleoestuarios cuaternarios.

OBJETIVOS PARTICULARES:

1) Analizar la distribución actual de las asociaciones de diatomeas en sedimentos superficiales de estos estuarios y determinar los principales parámetros ambientales que las condicionan.

2) Analizar la abundancia y composición de las asociaciones de diatomeas en secuencias holocenas del sudeste bonaerense y contrastarlas con los datos actuales obtenidos, a fin de evaluar su potencial utilidad como análogos modernos.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

- 1) Las asociaciones diatómicas preservadas en sedimentos estuáricos reflejan las condiciones ambientales del sitio de depositación.
- 2) Existe una relación cuantitativa detectable y significativa entre los cambios en determinados parámetros ambientales y la composición de las asociaciones diatómicas en ambientes estuáricos.
- 3) A partir de la aplicación de técnicas de inferencia cuantitativa es posible modelar la relación diatomeas-ambiente en estuarios y generar una función de transferencia.
- 4) Los paleoambientes holocenos de la costa bonaerense pueden ser inferidos de manera cuantitativa a partir de la aplicación de una función de transferencia construida en base al modelo actual de estuarios.

ÁREA DE ESTUDIO

INTRODUCCIÓN

Los análisis se realizaron en tres estuarios de la provincia de Buenos Aires (Figura 1): la laguna Mar Chiquita (37°40'S, 57°20'O; Figura 3), el río Quequén Grande (38°30'S, 58°45'O; Figura 4) y el río Quequén Salado (38°50' S, 60°30' O; Figura 5). Estos tres ambientes fueron seleccionados teniendo en cuenta sus diferentes características geomorfológicas y dinámica salina, siendo representativos de la máxima variabilidad de ambientes estuáricos a lo largo de la costa del sudeste de la provincia de Buenos Aires.

El clima en la región es templado subhúmedo-húmedo, mesotermal con escasa o nula deficiencia de agua (Reta *et al.*, 2001). La temperatura media anual es de 14 °C, con un máximo valor de temperatura media mensual en enero (20,3 °C) y mínimo en el mes de julio (8,1 °C; Figura 2A). Según las precipitaciones el área se ubica dentro del régimen de transición con inviernos lluviosos, donde el período de máximas precipitaciones corresponde a fines de primavera y verano (Figura 2B).

LAGUNA COSTERA MAR CHIQUITA

La laguna costera Mar Chiquita está ubicada a 35 km al norte de la ciudad de Mar del Plata (Figuras 1 y 3), sobre la costa micromareal argentina (rango de mareas: 0,6-1 m; Isla y Bértola, 2005). Es un cuerpo de agua salobre con una superficie de 46 km² y un perímetro de 73,06 km. La profundidad media es de 0,6 m (Isla y Gaido, 2001) aunque cerca de la desembocadura puede alcanzar hasta 2 m de profundidad (Fasano *et al.*, 1982). Desde un punto de vista hidrográfico, la laguna se divide en dos ambientes netamente diferenciados: un cuerpo lagunar interno, donde el efecto de las mareas es insignificante, y una zona de características estuariales, el canal de mareas, expuesta a la acción de las mareas (Reta *et al.*, 2001). Los cambios estacionales y diarios de salinidad son inducidos fundamentalmente por las precipitaciones y el viento (Reta *et al.*, 2001), que controlan los cambios del nivel del agua en la laguna interna (Fasano *et al.*, 1982; Schwindt *et al.*, 2004a). Esta dinámica particular impide el desarrollo de un gradiente salino estable en la laguna. La concentración de nutrientes y sedimentos en suspensión es mayor en la zona lagunar que en el canal de mareas, en tanto que la salinidad, la velocidad de las corrientes y la profundidad presentan el patrón opuesto (Schwindt *et al.*, 2004b).

La geomorfología de la laguna ha cambiado significativamente desde la construcción de un puente en el tramo final del canal de mareas en el año 1967 (puente de CELPA, Centro Experimental de Lanzamiento de proyectiles autopropulsados, Figura 3), que induce la formación de bancos de arena (Isla y Gaido, 2001). La baja profundidad del cuerpo principal de la laguna induce el retrabajo del sedimento. Los sedimentos de Mar Chiquita están principalmente compuestos por arenas y limos, con alto contenido de valvas de moluscos. Abundantes niveles de moluscos marinos y estuáricos son característicos en los

sedimentos que rodean la laguna. Estos sedimentos fueron depositados durante la última regresión marina que siguió al máximo transgresivo hace 6,0–6,5 ka y constituyen el sustrato de la marisma alta de la laguna (Fasano *et al.*, 1982). Estos moluscos y los sedimentos que los contienen son retrabajados por la acción de corrientes y mareas y redepositados en la zona litoral de la laguna costera, junto con las conchas modernas. Debido a este proceso, los ensambles de moluscos depositados en la laguna se encuentran en su mayor parte dominados por conchas holocenas, lo cual debe ser tenido en cuenta cuando se los utiliza como análogos modernos en reconstrucciones paleoambientales (De Francesco y Hassan, *en prensa*).

La dinámica sedimentaria de la laguna se ha visto modificada luego de la introducción del poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus*, el cual forma arrecifes de hasta 7 m de diámetro, que cubren el 86% de la zona lagunar. Los arrecifes de *F. enigmaticus* afectan la dinámica de transporte y depositación de los sedimentos que ingresan al sistema, favoreciendo su retención en la zona lagunar interna (Schwindt *et al.*, 2004a). Mientras que la máxima concentración de sedimentos en suspensión medida en la zona estuárica es de 140 mg/l, en la laguna interna pueden alcanzar concentraciones de hasta 390 mg/l (Isla *et al.*, 1996). La tasa media de depositación de sedimentos medida en el canal de mareas es de 141.2 g m⁻² d⁻¹, mientras que en la zona interna alcanza valores de 450 g m⁻² d⁻¹ (Palomo e Iribarne, 2000; Schwindt *et al.*, 2004a).

RÍO QUEQUÉN GRANDE

El río Quequén Grande está ubicado a unos 120 km al SO de la ciudad de Mar del Plata (Figuras 1 y 4), sobre la costa micromareal argentina (rango de mareas: 1-2 m, Isla y Bértola, 2005). Presenta una morfología significativamente meandrosa, característica de la baja pendiente que manifiesta el terreno sobre el que discurre, con el desarrollo de altas barrancas y terrazas fluviales. El flujo medio es de 11,3 m³ s⁻¹ y drena una cuenca de aproximadamente 7.800 km² (Sala, 1975). Posee una profundidad media de 2-3 m y un ancho medio de 150-200 m. La salinidad decrece significativamente a lo largo del gradiente estuárico, los valores más altos (20-25‰) son registrados en los primeros 2-3 km de la desembocadura, mientras que 15 km aguas arriba se registran salinidades de 1‰ (Wright, 1968; De Francesco e Isla, 2003).

Dada la baja disponibilidad de sedimentos en la cuenca, la concentración de sedimentos en suspensión es muy baja en el río Quequén Grande, del orden de 240 mg/l. No hay una acumulación significativa de sedimentos en el fondo del río, el cual se caracteriza por la presencia de rápidos compuestos por niveles consolidados de “caliche” (Teruggi *et al.*, 2005). Sin embargo, el río acarrea grandes cantidades de limo desde las cabeceras en épocas de inundación.

La morfología original del río se ha visto intensamente modificada por acción antrópica en los últimos 100 años (Perillo *et al.*, 2005). En los últimos 2 km de la desembocadura se encuentra el Puerto Quequén, que cubre ambos márgenes modificando completamente la geomorfología de la boca. La construcción de dos escolleras ha alterado la circulación litoral y los patrones de transporte de sedimento. La desembocadura se halla sometida además a actividades de dragado continuo, que mantienen la profundidad de esta zona en 10-12 m. Esta actividad genera una zona altamente estratificada, que no se corresponde con la dinámica parcialmente estratificada del resto del estuario. Si bien no se encuentran grandes instalaciones

industriales en las márgenes del río, la zona se encuentra impactada debido a que gran parte de los desagües cloacales de las ciudades de Necochea y Quequén son descargados directamente en su cauce (Perillo *et al.*, 2005).

RÍO QUEQUÉN SALADO

El río Quequén Salado está localizado 100 km al SO del río Quequén Grande (Figuras 1 y 5), en la costa mesomareal Argentina (rango de mareas: 2-3 m, Isla y Bértola, 2005). El río atraviesa la pampa húmeda en dirección NNO-SSE, cortando barrancas de 8-15 m de altura. Posee una descarga media de 10,76 m³/seg (min: 28,8 m³/seg, max: 4,6 m³/seg; Marini y Piccolo, 2000). Al igual que el Quequén Grande, el río se caracteriza por sus rápidos, causados por la presencia de niveles resistentes de “caliche” en el fondo. En sus últimos 5 km el río corre a través de una barrera arenosa formada por dunas vegetadas (Marini y Piccolo, 2000).

El estuario del río Quequén Salado no ha sido tan extensamente impactado por la actividad humana como el del río Quequén Grande, ya que no se encuentran asentamientos humanos importantes, puentes, escolleras o puertos en su curso. En este sentido, se ha sugerido que el Quequén Salado presenta actualmente condiciones similares a las que presentaba el Quequén Grande antes de la modificación antrópica (Perillo *et al.*, 2005).

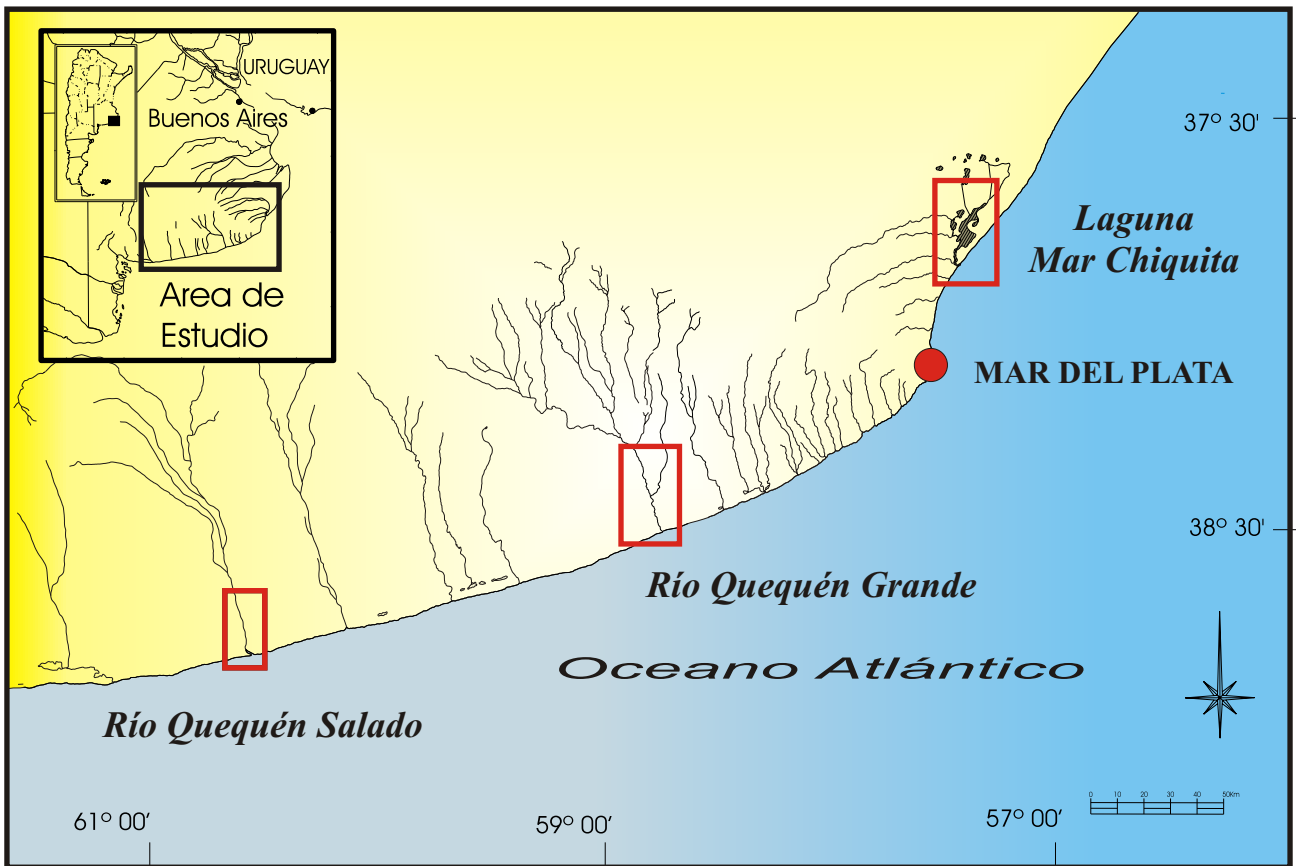


Figura 1 - Mapa del área de estudio, mostrando la localización de los tres estuarios seleccionados.

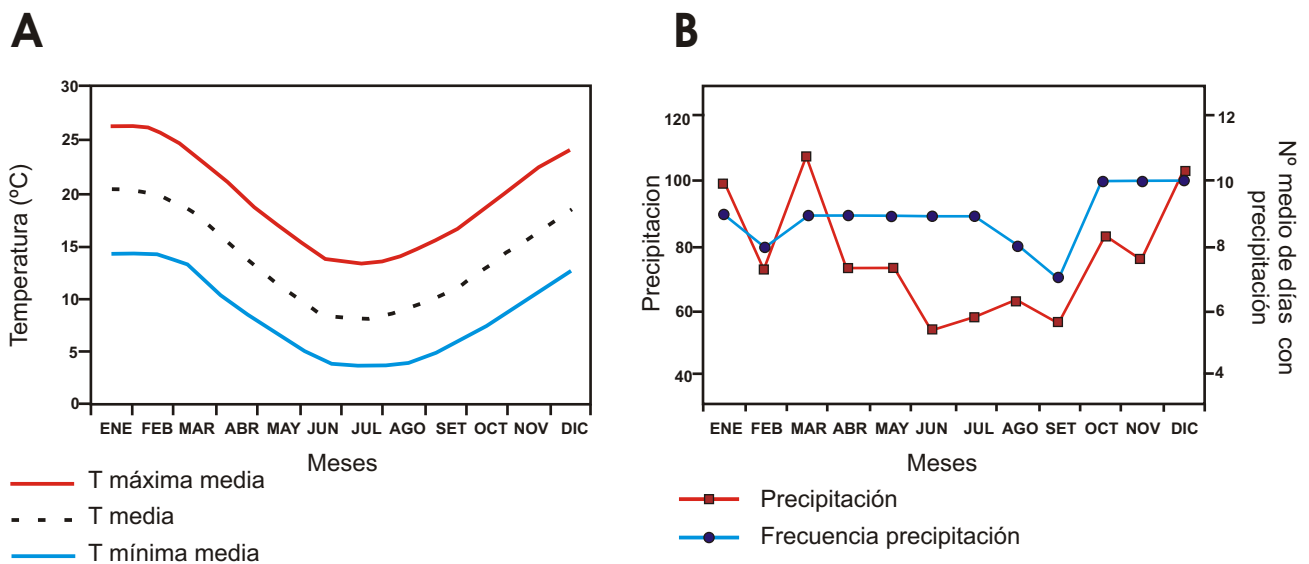


Figura 2 - (A) Valores normales de temperatura media mensual, máxima media mensual y mínima media mensual para el período 1961-1990; (B) Valores normales de precipitación mensual y frecuencia mensual de días con precipitación mayor o igual a 0,1 mm para el período 1961-1990. Datos provenientes del Servicio Meteorológico Nacional.



Figura 3 - Laguna costera Mar Chiquita.

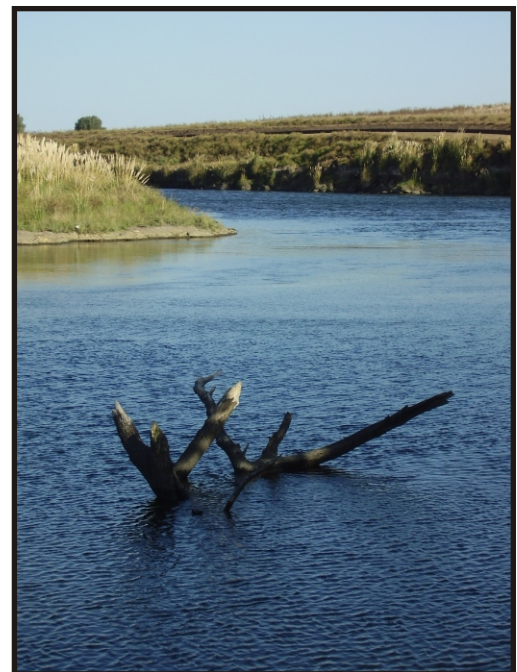


Figura 4 - Río Quequén Grande.



Figura 5 - Río Quequén Salado.

PRIMERA PARTE

DIATOMEAS ACTUALES

Esta primera etapa de la Tesis comprende el estudio de las asociaciones diatómicas actuales preservadas en sedimentos superficiales de tres estuarios del sudeste bonaerense. El objetivo principal de esta sección es evaluar la calidad de la información ecológica que se obtiene a partir de las asociaciones diatómicas de muerte y establecer con que precisión es posible aplicar esta información actual a la reconstrucción de parámetros ambientales en el registro fósil. Esta sección está organizada en tres capítulos, cada uno de los cuales aborda un objetivo específico:

Capítulo I: *Fidelidad ambiental de las asociaciones diatómicas de muerte en sedimentos estuáricos del sudeste bonaerense.* Se analiza el grado de preservación de las asociaciones diatómicas de muerte en sedimentos estuáricos y se evalúa la calidad de la información ambiental que brindan estas asociaciones.

Capítulo II: *Distribución de las asociaciones de diatomeas y su relación con los parámetros ambientales.* Se analiza la distribución de las asociaciones diatómicas de muerte a lo largo del gradiente ambiental de los tres estuarios y se explora cuantitativamente su relación con una serie de parámetros ambientales, a fin de establecer cuales son los principales factores que condicionan la distribución de estas asociaciones.

Capítulo III: *Funciones de transferencia de salinidad basadas en diatomeas.* Se construye de un modelo de inferencia estadística que relacione la composición de las asociaciones diatómicas con la salinidad. Se evalúa la precisión de este modelo y se discute su potencial aplicación a la reconstrucción de secuencias fósiles.

Los resultados de esta Primera Parte, tendientes a compilar y elaborar una base de datos diatomeas-ambiente, serán aplicados a la interpretación de secuencias sedimentarias holocenas en la Segunda Parte. El principal objetivo de esta sección es obtener un modelo cuantitativo que permita realizar reconstrucciones detalladas de paleosalinidades, las cuales complementarán las inferencias realizadas a partir de la aplicación de técnicas cualitativas y semi-cuantitativas.

CAPÍTULO I

FIDELIDAD AMBIENTAL DE LAS ASOCIACIONES DIATÓMICAS DE MUERTE EN SEDIMENTOS ESTUÁRICOS DEL SUDESTE BONAERENSE¹

INTRODUCCIÓN

La utilización de diatomeas como análogos actuales en reconstrucciones paleoambientales requiere de un completo conocimiento de los requerimientos ecológicos de las especies. A tal fin, se estudia la distribución de las especies depositadas en sedimentos superficiales y su relación con las variables ambientales de interés en ambientes actuales (Juggins, 1992). Las bases de datos construidas de este modo generalmente asumen que las asociaciones diatómicas de muerte (tanatocenosis) preservadas en estos sedimentos reflejan con alta fidelidad las condiciones ambientales características del sitio de depositación. Sin embargo, las asociaciones diatómicas preservadas en los sedimentos son resultado de procesos ecológicos que afectan la distribución de las comunidades vivientes a lo largo de gradientes ambientales y procesos tafonómicos que alteran la distribución y preservación de los frústulos durante su depositación. Por lo tanto, la distribución de estas asociaciones en una determinada localidad puede no ser representativa de las condiciones ambientales prevalecientes en el hábitat original (Vos y de Wolf, 1988; Juggins, 1992; Sherrod, 1999). En ambientes donde las alteraciones tafonómicas juegan un rol importante en la estructuración de las asociaciones diatómicas de muerte, el valor de éstas como análogos modernos en reconstrucciones paleoambientales puede verse seriamente afectado. En algunos casos, los procesos tafonómicos pueden alterar la composición específica de una asociación de manera tan drástica que las señales ecológicas reflejadas por la comunidad original son distorsionadas o desaparecen por completo (Sherrod, 1999). En este sentido, la evaluación del grado de preservación de la información ambiental original en las tanatocenosis diatómicas constituye un punto importante a evaluar a la hora de construir bases de datos actuales.

La aproximación más común al estudio de la fidelidad ecológica de las asociaciones fósiles consiste en testear la similitud entre las comunidades vivientes y las asociaciones de muerte en ambientes modernos. Este método ha provisto claves fundamentales para las reconstrucciones paleoambientales basadas en foraminíferos (e.g. Goldstein *et al.*, 1998, 1999; Horton, 1999; Murray y Pudsey, 2004), ostrácodos (Alin y Cohen, 2004), moluscos y braquiópodos (e.g. Zuschin *et al.*, 2000; Kidwell, 2001, 2002; Kowalewski *et al.*, 2003). En el caso de las diatomeas, la fidelidad ecológica en ambientes costeros modernos no ha sido evaluada hasta el momento.

La mayor parte de los estudios de diatomeas se basan en el análisis de material tratado químicamente, lo que facilita la identificación específica, eliminando el citoplasma y los restos no deseados (Battarbee, 1986). En consecuencia, el estudio de las comunidades vivientes de diatomeas ha consistido en el

¹ Los datos de este capítulo han sido aceptados para su publicación en *PALAIOS* (Hassan *et al.*, *en prensa*).

análisis de la asociación total presente en los primeros milímetros de sedimento, sin una distinción entre células vivas y muertas (e.g., Ampoker y McIntire, 1978; Cook y Whipple, 1982; Whiting y McIntire, 1985; Wilderman, 1987; Sylvestre *et al.*, 2001). Este método asume que la composición específica de una muestra de sedimento refleja con precisión la composición de la comunidad viviente en el sitio de muestreo. Sin embargo, dado que en ambientes estuáricos existe un alto potencial de transporte de valvas de diatomeas, es necesario evaluar si las asociaciones totales realmente representan las comunidades vivientes mediante la comparación de la distribución de las células vivas con las muertas antes de efectuar el tratamiento químico (Sawai, 2001).

En este capítulo se evalúa la fidelidad ambiental de las tanatocenosis diatómicas preservadas en sedimentos del estuario del Río Quequén Grande y la Laguna Mar Chiquita, a través de métodos cuantitativos y cualitativos. En este sentido, se aplicaron índices de fidelidad y análisis de gradiente para: 1) evaluar el grado de modificación de las tanatocenosis diatómicas con respecto a las comunidades vivientes a partir de la comparación de las distribuciones de frústulos muertos y células conteniendo organelas, y 2) evaluar el grado de preservación de las asociaciones diatómicas de muerte presentes en sedimentos sub-superficiales a partir de su comparación con las asociaciones totales presentes en sedimentos superficiales. Los resultados obtenidos permitirán determinar la potencial utilidad de estas asociaciones como análogos modernos en la construcción de una base de datos actuales para la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tareas de Campo y de laboratorio

En los estuarios, la mayor parte de las comunidades de diatomeas bentónicas se encuentra restringida a la zona litoral, donde la intensidad de la luz es mayor, en tanto que las porciones más profundas de los canales de marea son generalmente dominadas por taxones planctónicos y ticoplanctónicos (Vos y De Wolf, 1993). Dado que estos últimos son en su mayoría de origen alóctono (Simonsen, 1969; Vos y De Wolf 1993), su inclusión en la base de datos puede conducir a inferencias paleoambientales erróneas. En este sentido, los muestreos para la construcción de modelos actuales basados en diatomeas modernas de ambientes estuáricos se restringen mayoritariamente a la zona litoral (e.g. Juggins, 1992; Sherrod, 1999; Zong y Horton, 1999). Se definieron cinco estaciones de muestreo, representativas del gradiente estuárico desde la desembocadura hasta la zona interna de la laguna costera Mar Chiquita y el río Quequén Grande (Figura 1.1). En cada sitio se tomaron muestras de sedimento en el intermareal durante marea baja al tiempo que se midió salinidad, temperatura, pH y turbidez por triplicado con un equipo Horiba U-10. Se realizó un análisis granulométrico del sedimento por tamizado en seco (Folk, 1968). Se incluyeron las categorías de tamaño de grano arena gruesa (>500 μm), arena media (250-499 μm), arena fina (125-249 μm), arena muy fina (63-124 μm) y fango (limo y arcilla, <63 μm). El porcentaje de humedad del sedimento se determinó por secado en estufa a 105°C durante 24 hs, mientras que el contenido de materia orgánica de cada muestra se

estimó utilizando el método de pérdida por ignición, quemando 1 g de sedimento seco en una mufla a 550°C durante 4 horas (Heiri *et al.*, 2001). En cada sitio se determinó el grado de bioturbación y se construyó una variable nominal en la que 1= alto grado de bioturbación y 2= bajo grado de bioturbación (Tabla 1.1).

Para comparar las comunidades vivientes y las asociaciones de muerte, el análisis se basó en muestras de sedimento superficial (primeros 1-2 mm), que contienen la mayor parte de las diatomeas vivas (Admiraal *et al.*, 1982), y de sedimento subsuperficial (1-2 cm de profundidad), donde ya no se encuentran células vivas. Las asociaciones totales contenidas en ambos tipos de sedimento se consideraron como representativas de la biocenosis (superficial) y de la tanatocenosis (subsuperficial). Para evitar diferencias debidas a cuestiones metodológicas, ambos tipos de sedimento fueron sometidos al mismo tratamiento químico y los conteos se ejecutaron sobre las muestras tratadas. Sin embargo, para asegurar que el sedimento superficial efectivamente estaba compuesto en su mayoría por células vivas, se realizó un análisis preliminar de estos sedimentos sin tratar y se discriminó entre células vivas (conteniendo citoplasma) y valvas muertas. Para realizar estas comparaciones, los muestreos para análisis diatomológico se dividieron en dos partes, como se detalla a continuación:

1) *Muestras para el análisis de las comunidades diatómicas vivientes:* El muestreo de las biocenosis se realizó estacionalmente (una vez cada tres meses, entre abril de 2004 y enero de 2005). Las muestras de sedimento se colectaron por triplicado, raspando cuidadosamente los primeros 1-2 mm de sedimento con una espátula. El sedimento se fijó en el campo con formol 4%. En el laboratorio se mezclaron las réplicas para obtener una única muestra por sitio por estación del año. El porcentaje de diatomeas con organelas intactas se calculó a partir de conteos de estas muestras de sedimento fresco montadas en gelatina de glicerina. En cada preparado se contaron al menos 300 valvas utilizando objetivo de inmersión (1000X). Una alícuota de cada muestra de sedimento se trató con 30% H₂O₂ y 10% HCl y se montaron preparados definitivos con Naphrax® (índice de refracción: 1,73), a fin de facilitar la determinación taxonómica. Como se mencionó anteriormente, las asociaciones diatómicas totales (vivas + muertas) se infirieron a partir de conteos realizados sobre las muestras tratadas, a fin de facilitar su comparación con las muestras subsuperficiales.

2) *Muestras para el análisis de las tanatocenosis diatómicas:* Se colectaron testigos hincando en el sedimento tubos plásticos de 2 cm de diámetro x 10 cm de largo. Para evitar la contaminación con células vivas se descartó el primer centímetro de cada testigo y se tomó una submuestra de 1 cm de espesor de la superficie “limpia”. Se considera aceptable incorporar las células vivas que permanezcan a esta profundidad, dado que eventualmente pasarán a formar parte de la tanatocenosis (Juggins, 1992). Las muestras se trataron químicamente (con 30% H₂O₂ y 10% HCl) y se montaron preparados definitivos con Naphrax®, de los cuales se contaron al menos 300 valvas bajo inmersión (1000 X). En cada preparado definitivo, tanto de las muestras superficiales como subsuperficiales, se determinó el grado de fragmentación (porcentaje de valvas enteras en cada muestra) y el índice de disolución F (la proporción de valvas que no muestra signos de disolución, Ryves *et al.*, 2001). Las especies se identificaron en base a las floras provistas por Hustedt (1930,

1937-1938, 1959-1966), Germain (1981), Archibald (1983), Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988), Hartley (1996), Rumrich *et al.* (2000) y Lange-Bertalot (2001).

Análisis de datos

Índices de Fidelidad

Se calcularon índices de fidelidad y se realizaron análisis multivariados a fin de evaluar si se produce una pérdida significativa de información ecológica en la transición entre la comunidad viviente y la asociación de muerte. Se efectuaron comparaciones que permitieron evaluar el grado con que las asociaciones diatómicas totales depositadas en sedimentos superficiales representan la comunidad viviente y comparar las asociaciones diatómicas totales superficiales y subsuperficiales. Para evitar desviaciones de los datos producidas por la presencia de casos extremos, solo las especies más comunes (aquellas que alcanzaron frecuencias $\geq 1\%$ en al menos una muestra) fueron utilizadas en los análisis multivariados.

1) *Representación de las biocenosis diatómicas por las asociaciones superficiales totales:* Se calcularon los porcentajes de valvas vacías y células “vivas” (células con contenido citoplasmático) en sedimentos superficiales de cada estación de muestreo. Para testear si existen diferencias significativas en los porcentajes de valvas vacías entre sitios se utilizó un ANOVA de una vía y un test HSD de Tukey (Zar, 1984). Se calculó además el porcentaje de valvas vacías que procede de especies encontradas vivas en el mismo sitio (Kidwell y Bosence, 1991). Para testear si la asociación diatómica total (valvas vacías + células “vivas”) presente en sedimentos superficiales es representativa de la biocenosis, se compararon las frecuencias relativas de las especies en la biocenosis y en la asociación total utilizando el método de Bray-Curtis (1957).

2) *Comparación entre las asociaciones superficiales y subsuperficiales:* El grado de similitud entre las asociaciones diatómicas totales presentes en sedimentos superficiales y las tanatocenosis preservadas en sedimentos subsuperficiales se comparó mediante varios métodos. El grado de similitud entre ambas asociaciones se midió a través de los porcentajes de similitud de Bray y Curtis (1957), y se calcularon los porcentajes de fidelidad de (1) especies encontradas vivas que también se encontraron muertas, (2) especies encontradas muertas que también se encontraron vivas, y (3) individuos muertos procedentes de taxones hallados vivos (Kidwell y Bosence, 1991). Para evaluar si existen diferencias significativas en la composición específica entre ambas asociaciones se aplicó un Análisis de Similitud (ANOSIM) utilizando el programa PAST 1.34 (Hammer *et al.*, 2001).

Análisis de los Grupos Ecológicos

Las especies se clasificaron de acuerdo a sus tolerancias salinas y formas de vida siguiendo las clasificaciones ecológicas clásicas (De Wolf, 1982; Denys, 1991/1992; Vos y De Wolf, 1988, 1993; Van Dam *et al.*, 1994). Para cada estuario, se calcularon las frecuencias relativas de los distintos grupos diatómicos a lo largo del gradiente estuarino. Los diagramas de frecuencia se analizaron cualitativamente a fin de evaluar que especies forman una asociación ecológicamente realista y cuales se encuentran “fuera de lugar”. Para determinar que grupos podrían ser alóctonos, las tendencias en las frecuencias relativas de cada grupo ecológico y su relación con los valores de salinidad medidos en cada sitio fueron evaluadas y comparadas entre las asociaciones superficiales y subsuperficiales (Vos y de Wolf, 1993).

Análisis de Gradiente

Se analizó la relación estadística entre las asociaciones diatómicas y los parámetros ambientales a través de Análisis de Gradiente con el fin de evaluar que porcentaje de la varianza en la distribución de las asociaciones diatómicas es explicada por los parámetros físico-químicos medidos. Los porcentajes fueron previamente transformados aplicando raíz cuadrada, a fin de estabilizar las varianzas. Con el objeto de establecer si corresponde aplicar técnicas numéricas lineares o unimodales (ter Braak, 1986), los datos biológicos fueron analizados por *Detrended Correspondence Analisis* (DCA). Dado que los datos presentaron una longitud de gradiente de 2,31 unidades de desviación estándar se utilizó el método unimodal *Canonical Correspondence Analisis* (CCA) para modelar la respuesta especies-ambiente. Se efectuó además una serie de CCA's restringidos a cada variable ambiental para calcular el porcentaje de la varianza en las asociaciones diatómicas explicado por cada parámetro y se compararon entre las asociaciones superficiales y subsuperficiales. La significancia estadística de los resultados del CCA se determinó por medio de análisis de permutación de Montecarlo (999 permutaciones, $p \leq 0,001$). Todas las ordenaciones se llevaron a cabo utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (ter Braak y Smilauer, 2002).

RESULTADOS

Representación de las comunidades vivientes por las asociaciones totales preservadas en sedimentos superficiales

El porcentaje de frústulos vacíos en sedimentos superficiales mostró diferencias significativas en ambos estuarios ($F = 7,3$, $p < 0,001$; Figura 1.2). En las comparaciones posteriores de los datos de Mar Chiquita se observó que el porcentaje de frústulos vacíos fue significativamente mayor en los sitios del canal de mareas (sitios 1, 2 y 3) que en los de la laguna interna (sitios 4 y 5). Por otro lado, en el río Quequén Grande no se detectaron diferencias en los porcentajes entre sitios, y los porcentajes de frústulos vacíos

fueron semejantes a los hallados en la laguna interna de Mar Chiquita. El porcentaje de frústulos vacíos provenientes de especies halladas vivas estuvo entre 92 y 99 % en Mar Chiquita y entre 98 y 100 % en Quequén Grande (Figura 1.2).

Las asociaciones totales presentes en la superficie del sedimento presentaron una alta similitud con las comunidades ‘vivas’ (células con contenido citoplasmático) en ambos estuarios. La similitud entre ambos grupos fue mayor al 90% en Quequén Grande y en la zona interna de Mar Chiquita. Los sitios ubicados en el canal de mareas de Mar Chiquita presentaron porcentajes menores, pero de cualquier manera indicaron altas similitudes (85-86 %, Figura 1.2). Estos altos valores de similitud sugieren que la asociación diatómica total presente en sedimentos superficiales y la comunidad viviente son muy similares en ambos estuarios.

Comparación entre las asociaciones superficiales y subsuperficiales

Indices de Fidelidad: Se identificaron 87 taxones en el río Quequén Grande y 112 en la laguna Mar Chiquita, de los cuales solo 42 en Quequén Grande y 34 en Mar Chiquita alcanzaron frecuencias relativas mayores al 1% en al menos una muestra (constituyendo un 93,5 y 91,4 % del número total, respectivamente) y fueron utilizados en los análisis estadísticos. La preservación de las valvas fue muy buena en ambos estuarios: los valores de F fueron superiores a 0,8 y el porcentaje de valvas enteras estuvo entre 67 y 95%.

La asociaciones diatómicas superficiales del canal de mareas de Mar Chiquita estuvieron dominadas por *Opephora pacifica*, *Opephora* sp., *Catenula adhaerens* y *Achnanthes reversa*, mientras que *Amphora coffaeformis*, *Staurosira construens* var. *venter* y *Staurosirella pinnata* dominaron en la laguna interna (Figura 1.3A). Estas especies resultaron también abundantes en sedimentos subsuperficiales, aunque en diferentes proporciones. Mientras que *O. pacifica* y *Opephora* sp. estuvieron menos representadas en los sedimentos subsuperficiales, los porcentajes de *C. adhaerens*, *A. reversa* y *S. construens* var. *venter* fueron mayores. Por otro lado, *Dimeregramma minor* fue dominante en sedimentos subsuperficiales pero se encontró en muy bajas proporciones en la superficie (Figura 1.3A).

En el río Quequén Grande las asociaciones superficiales estuvieron dominadas por *Amphora helenensis* y *Nitzschia inconspicua*. Estas especies fueron abundantes también en las muestras subsuperficiales, aunque en menores porcentajes y acompañadas por las co-dominantes *Cocconeis placentula*, *Nitzschia denticula*, *Rhopalodia gibberula* y *Rhoicosphenia curvata* (Figura 1.3B).

El porcentaje promedio de similitud entre ambas asociaciones en el mismo sitio fue de 68 % en Mar Chiquita y de 60 % en Quequén Grande. No se observaron tendencias claras en la variación de estos porcentajes a lo largo de los gradientes estuáricos (Tabla 1.2). La fidelidad fue alta en ambos estuarios: los porcentajes de especies vivas encontradas muertas y de especies muertas encontradas vivas fueron mayores al 63% en Mar Chiquita y 78,5% en Quequén Grande. El porcentaje de individuos muertos provenientes de especies halladas vivas fue mayor al 89,9% en Mar Chiquita y al 88,8% en Quequén Grande. No se detectaron diferencias significativas en la composición específica entre ambas asociaciones (ANOSIM: MCH R= 0,031; p > 0,01; QG R= 0,39; p > 0,01).

Análisis de Gradiente

Los resultados del CCA representan la relación entre las especies, los sitios y las variables ambientales (Figura 1.4), e indicaron que cinco variables explicaron un porcentaje significativo de la variación en los datos diatómicos a un $p \leq 0,001$ (Figura 1.4). En orden de importancia, estas fueron: porcentaje de arena fina (50%), salinidad (18%), bioturbación (12%), porcentaje de fango (5,5%) y porcentaje de materia orgánica (5,5%). Los dos primeros ejes del CCA con estas cinco variables explicaron el 47,9 y el 55,5% de la variación en los datos específicos y el 56,7 y 78% de la relación especies-ambiente, respectivamente (Tabla 1.3). Las muestras superficiales y subsuperficiales correspondientes a cada estuario mostraron ordenaciones similares.

Distribución de los Grupos Ecológicos

En la laguna costera Mar Chiquita tanto las asociaciones diatómicas de superficie como las subsuperficiales fueron dominadas por grupos marino/salobres y salobre/dulceacuícolas (Figuras 1.5A y 1.5B). No se encontró ningún grupo de especies estrictamente dulceacuícolas. En consecuencia, el análisis de los grupos salinos no permitió detectar ningún grupo alóctono. Una mezcla de grupos provenientes de diferentes hábitats dominó tanto la biocenosis como la tanatocenosis. La comparación de la distribución de ambas asociaciones muestra un desplazamiento de algunos grupos ecológicos hacia la zona interna de la laguna en sedimentos subsuperficiales. Este desplazamiento es particularmente evidente en tres grupos: epipsammon marino/salobre, ticoplancton salobre/dulceacuícola y epipelon salobre/dulceacuícola (Figura 1.5B), los cuales estuvieron presentes en mayores proporciones en las muestras superficiales del sitio 3.

En el río Quequén Grande, los grupos ecológicos de diatomeas se distribuyeron de manera similar en ambas asociaciones (Figuras 1.5C y 1.5D). La mayor diferencia observada fue un incremento en los porcentajes de epífitas y epipelon salobre/dulceacuícolas en las muestras subsuperficiales. Si bien los grupos dulceacuícolas fueron más abundantes en las cabeceras, su presencia en sitios de la desembocadura podría evidenciar transporte fluvial hacia la boca, mientras que la presencia de grupos marino/salobres en las cabeceras podría relacionarse con transporte por mareas.

DISCUSIÓN

Se observó una alta coincidencia entre las comunidades diatómicas “vivientes” y las asociaciones totales preservadas en sedimentos superficiales de ambos estuarios. Los altos porcentajes de células con contenido citoplasmático encontrados en este estudio coinciden con los resultados obtenidos en marismas de Inglaterra, donde un 95% de los frústulos presentes en sedimentos superficiales contenían organelas (Juggins, 1992). Esta coincidencia entre las comunidades vivientes y las asociaciones totales no es exclusiva de las diatomeas, y se ha presentado también en análisis tafonómicos basados en foraminíferos y ostrácodos,

los que sugieren que las asociaciones totales integran las perturbaciones a pequeña escala sufridas por la comunidad viviente en unidades definidas y confiables (Albani y Johnson, 1975; Scott y Medioli, 1980; Alin y Cohen, 2004).

La comparación entre células vivas y frústulos vacíos no permitió reconocer un componente alóctono significativo en las asociaciones diatómicas estudiadas. Si bien se encontraron porcentajes relativamente altos de valvas vacías en el canal de mareas de Mar Chiquita, estas provenían principalmente de taxones hallados con vida en el mismo sitio. Resultados similares se obtuvieron estudiando planicies de marea en Japón, donde sólo el 3% de los frústulos vacíos presentes en sedimentos superficiales de la zona litoral fueron considerados alóctonos (Sawai, 2001). Los efectos del transporte en la composición de las comunidades han sido investigados en varios grupos (e.g. Behrensmeyer, 1982; Horton, 1999; Alin y Cohen, 2004), conduciendo a la conclusión general de que el transporte post-mortem fuera del hábitat original no constituye un problema tafonómico significativo en la mayoría de los ambientes depositacionales (Kidwell y Flessa, 1995; Behrensmeyer *et al.*, 2000). Los resultados obtenidos, sumados a la buena preservación de las valvas, sugieren que las asociaciones diatómicas no se encuentran sometidas a alteraciones tafonómicas significativas a lo largo de la costa estuarina.

La alta fidelidad ambiental que presentan las asociaciones de diatomeas totales tiene implicancias metodológicas para el estudio de las biocenosis en sedimentos estuáricos superficiales. Esto significa que no es necesario distinguir entre células con contenido citoplasmático y frústulos vacíos. De hecho, el conteo e identificación de diatomeas es sustancialmente mejorado al utilizarse preparados definitivos de muestras tratadas químicamente para representar las comunidades vivientes, evitando montar muestras sin tratar. La presencia de material no deseado puede oscurecer la observación, llevando a una sub-representación de algunas especies pequeñas formadoras de cadenas (tales como *Staurosirella* spp.), debido a su distribución agrupada en los preparados. Mediante la limpieza química de las muestras, aumenta la resolución de las observaciones y las cadenas se rompen, produciendo una dispersión al azar de las valvas.

Los resultados de la aplicación de diferentes medidas de fidelidad mostraron que las asociaciones diatómicas de muerte preservadas en sedimentos subsuperficiales reflejan la composición y distribución de las asociaciones superficiales con alta fidelidad. Los porcentajes de diferencia entre ambas (que rondaron entre 22 y 42%), son comparables con los obtenidos para moluscos, y pueden ser considerados como una estimación razonable de la proporción de componentes muertos de origen exótico o relictual (Kidwell y Bosence, 1991). Estos resultados fueron confirmados por el CCA, en el cual los patrones de distribución de las asociaciones de diatomeas en sedimentos de superficie y subsuperficie mostraron una respuesta similar en relación al gradiente estuárico.

Esta congruencia entre las asociaciones diatómicas preservadas en sedimentos superficiales y subsuperficiales es en parte derivada de la actividad de macroinvertebrados cavadores que habitan la zona intermareal de estos estuarios. El grado de bioturbación explicó un porcentaje significativo de la varianza en las asociaciones diatómicas de ambos estuarios. Las actividades de alimentación y excavación de los invertebrados bentónicos alteran las propiedades locales del sustrato (Palomo y Iribarne, 2000),

homogeneizando y redistribuyendo los sedimentos a lo largo de la columna estratigráfica (Stockner y Lund, 1970; Botto e Iribarne, 2000; Palomo y Iribarne, 2000). Por lo tanto, en sitios con altas densidades de organismos cavadores, como el canal de mareas de la laguna Mar Chiquita, las asociaciones diatómicas podrían estar sujetas a una mezcla continua en el primer metro desde la superficie.

Las mayores alteraciones en la composición de las asociaciones diatómicas se encontraron en los sitios del canal de mareas de la laguna Mar Chiquita. La similitud entre las asociaciones de muerte de los sitios ubicados en esta zona fue mayor en sedimentos subsuperficiales que en superficiales. Desde un punto de vista sedimentológico, esta zona es un ambiente muy inestable, caracterizado por sedimentos arenosos y altas densidades de organismos cavadores. La actividad de estos organismos alimentadores de depósito resuspende continuamente el sedimento, facilitando su transporte por las corrientes de marea hacia la laguna interna. Por lo tanto, las tanatocenosis de la zona mareal podrían estar siendo homogeneizadas antes de su depositación.

Las pequeñas diferencias registradas entre las asociaciones superficiales y subsuperficiales de ambos estuarios podrían ser un artefacto de la escala temporal de este estudio. En el caso de los moluscos, se ha propuesto que existe una relación directa entre la fidelidad medida y la duración del estudio (Kidwell y Bosence, 1991). En este sentido, muchas especies de diatomeas que fueron halladas solamente muertas podrían no ser alóctonas, sino más bien estar ausentes debido a que forman poblaciones fragmentadas o impersistentes. Esto puede ser particularmente cierto para el río Quequén Grande, donde las tasas de sedimentación son muy lentas y la distribución de organismos bioturbadores es más restringida que en la laguna Mar Chiquita. El río Quequén Grande constituye un ambiente más estable que la laguna Mar Chiquita por la naturaleza de sus sedimentos y la obstrucción de las corrientes de marea generadas por las modificaciones humanas en el estuario (Perillo *et al.*, 2005). Dado que las biocenosis y las tanatocenosis estudiadas podrían representar diferentes escalas temporales, un mayor período de muestreo de las comunidades vivientes podría llevar a un mejor ajuste entre ambas asociaciones.

En ambos estuarios, las muestras de sedimento presentaron altos porcentajes de grupos de diatomeas no bentónicas (particularmente especies epífitas y ticoplanctónicas). Estos grupos no son estrictamente autóctonos dado que solo las especies bentónicas pueden ser consideradas autóctonas cuando se estudian muestras de sedimento (Birks y Birks, 1980). Sin embargo, la distribución de la mayor parte de estos grupos a lo largo del gradiente estuárico fue consistente con sus tolerancias salinas (ej. epífitas marino/salobres en el canal de mareas de Mar Chiquita). Por lo tanto, estos grupos no se encuentran ecológicamente “fuera de lugar” (Vos y de Wolf, 1993), por lo que no puede inferirse un proceso de transporte a larga distancia. Las diatomeas débilmente adheridas que viven en subambientes de las marismas pueden ser fácilmente removidas del sustrato y depositadas en subambientes adyacentes por las mareas (De Jorge, 1985), y en este sentido podrían ser consideradas como “parautóctonas” (*i.e.* una asociación fósil comprendida por elementos derivados localmente pero no preservados *in situ*, Kidwell *et al.*, 1986), ya que podrían provenir de subambientes cercanos al punto de depositación (*e.g.* vegetación de la marisma alta).

Las tanatocenosis diatómicas registradas integraron los cambios estacionales sufridos por las comunidades vivientes en el período de estudio. El análisis de gradiente demostró que la distribución de estas asociaciones es controlada principalmente por las características del sedimento y la salinidad, más que por procesos tafonómicos. Estudios previos sugieren que los procesos tafonómicos que alteran las comunidades vivientes en ambientes costeros actúan en una forma predecible a lo largo de los principales gradientes ambientales, sin ocultar la información ambiental (Sherrod, 1999). Los resultados de este capítulo muestran que, si bien existe cierto grado de mezcla entre diatomeas autóctonas y alóctonas, las tanatocenosis reflejan el gradiente estuarino con alta fidelidad. Esta alta fidelidad exhibida por las tanatocenosis diatómicas permite su utilización como análogos modernos en reconstrucciones paleoambientales, lo cual brinda ventajas metodológicas sobre el uso de las comunidades vivientes. El estudio de la comunidad viviente en un momento dado brinda una observación puntual, y es necesario realizar muchas observaciones detalladas durante un largo período de tiempo para obtener una caracterización general (Buzas, 1968). Por otro lado, las tanatocenosis diatómicas constituyen un indicador mejor ajustado a condiciones ambientales generales, y su uso como análogo moderno puede evitar el gran consumo de tiempo y esfuerzo que implican los estudios estacionales. Aún más, como los paleontólogos sólo cuentan con asociaciones totales para examinar e interpretar (Scott y Medioli, 1980), la comprensión de los procesos tafonómicos que llevan a su formación permite una mayor precisión a la hora de realizar interpretaciones paleoambientales.

Dados los buenos resultados obtenidos, es posible utilizar las tanatocenosis diatómicas de estos estuarios como análogos modernos en reconstrucciones paleoambientales del sur bonaerense. Estas tanatocenosis y sus relaciones con las condiciones ambientales serán analizadas en capítulos posteriores, a fin de desarrollar un modelo cuantitativo que permita reconstrucciones de paleosalinidades en la región.

Tabla 1.1- Resumen de la información ambiental utilizada en el CCA. D: distancia desde la boca del estuario (km); T: temperatura (°C); S: salinidad (‰); DSS: desvío estándar salinidad (‰); Tu: turbidez; H: humedad (%); LOI: materia orgánica (%); AG: arena gruesa (%); AM: arena media (%); AF: arena fina (%); AMF: arena muy fina (%); F: fango (%) y B: bioturbación (1: mucha, 2: poca).

Sitio	D	T	S	DSS	pH	Tu	H	LOI	AG	AM	AF	AMF	F	B
Laguna costera Mar Chiquita														
1	2,3	19,02	24,32	7,34	8,07	304,45	22,56	3,55	14,88	7,88	38,11	33,55	5,58	1
2	3,3	19,61	21,27	9,65	8,19	364,14	23,83	6,01	26,27	12,60	30,74	20,81	9,57	1
3	5,2	19,72	20,23	11,29	8,18	60,59	23,30	5,43	30,45	33,14	32,01	2,85	1,54	2
4	12,0	20,86	2,66	4,19	8,54	192,35	24,40	5,13	19,69	30,63	40,05	8,04	1,58	2
5	17,4	20,66	2,92	3,10	8,65	203,77	26,70	3,10	9,85	67,76	22,39	0,00	0,00	2
Río Quequén Grande														
1	2,4	16,28	10,13	1,63	8,08	151,74	26,04	5,01	22,49	8,32	20,13	39,17	9,88	1
2	4,1	16,28	5,95	1,86	8,12	56,65	28,49	3,41	3,12	4,96	16,89	43,83	31,19	1
3	5,7	16,28	4,31	2,04	8,20	141,45	29,02	4,91	0,74	5,43	12,49	40,21	41,12	1
4	7,1	16,49	0,93	0,83	8,37	52,05	28,47	3,00	0,33	1,63	11,10	62,03	24,90	2
5	12,0	15,85	0,65	0,08	8,34	44,12	27,20	3,28	10,95	15,49	13,36	42,49	17,70	2

Tabla 1.2 – Índices de fidelidad calculados para cada estación de muestreo.

Estación de Muestreo	Similitud de Bray-Curtis	% especies vivas encontradas muertas	% especies muertas encontradas vivas	% individuos muertos de especies encontradas vivas
Laguna costera Mar Chiquita				
1	76,4	89,5	77,3	97,1
2	66,1	90,5	67,9	89,9
3	66,3	69,2	75,0	96,6
4	55,9	73,9	63,0	90,9
5	77,9	75,0	71,4	96,3
Río Quequén Grande				
1	57,8	85,3	78,5	88,8
2	63,3	88,6	81,6	97,4
3	61,4	91,2	79,5	96,6
4	59,5	86,1	83,8	94,6
5	62,9	86,8	89,2	93,5

Tabla 1.3- Resumen de los resultados del CCA para los primeros dos ejes de ordenación, basado en las cinco variables ambientales seleccionadas.

Eje	1	2
Autovalores (λ)	0,41	0,15
Porcentaje acumulado de la varianza		
- de los datos específicos	34,9	47,9
- de la relación especie-ambiente	56,7	78,0
Correlaciones especies-ambiente	0,97	0,97

Tabla 1.4 – Lista de especies y abreviaturas utilizadas en el CCA.

Especie	Abreviatura
<i>Achnanthes brevipes</i> Agardh	ABRE
<i>Achnantheidium minutissimum</i> Grunow	AMIN
<i>Achnanthes reversa</i> Lange Bertalot & Krammer	AREV
<i>Achnanthes</i> sp.	ACSP
<i>Amphora coffaeiformis</i> (Agardh) Kützing	ACOF
<i>Amphora copulate</i> (Kützing) Schoeman & Archibald	ACOP
<i>Amphora helenensis</i> Giffen	AHEL
<i>Amphora montana</i> Krasske	AMON
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	AMOV
<i>Amphora pediculus</i> (Kützing) Grunow	APED
<i>Amphora veneta</i> Kützing	AVEN
<i>Catenula adhaerens</i> (Mereschovsky) Mereschovsky	CADH
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenberg) Grunow	CPLA
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	CYME
<i>Cyclotella striata</i> (Kützing) Grunow	CYST
<i>Cymbella pusilla</i> Grunow	CYPU
<i>Dimmeregrama minor</i> (Gregory) Ralfs	DIME
<i>Diploneis puella</i> (Scum) Clève	DPUE
<i>Epithemia argus</i> (Ehrenberg) Kützing	EPAR
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing	GPAR
<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bert., Metzeltin & Witkowski	HUNG
<i>Mastogloia elliptica</i> (Agardh) Clève	MELI
<i>Navicula</i> cf. <i>arenaria</i> Donkin	NARE
<i>Navicula cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	NCIN
<i>Navicula cryptocephala</i> (Kützing) Rabenhorst	NCRY
<i>Navicula digitorradiata</i> (Gregory) Schmidt	NDIG
<i>Navicula gregaria</i> Donkin	NGRE
<i>Navicula perminuta</i> Grunow	NPER
<i>Navicula seminulum</i> Grunow	NSEM
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	NIAM
<i>Nitzschia aremonica</i> (Peragallo) Archibald	NIAR
<i>Nitzschia compressa</i> (Bailey) Boyer	NPUN
<i>Nitzschia denticula</i> Grunow	NIDE
<i>Nitzschia frustulum</i> (Kützing) Grunow	NFRU
<i>Nitzschia inconspicua</i> Grunow	NINC
<i>Nitzschia microcephala</i> Grunow	NMIC
<i>Nitzschia rautenbachiae</i> Cholnoky	NRAU
<i>Nitzschia vitrea</i> Norman	NVIT
<i>Opephora pacifica</i> (Grunow) Petit	OPAC
<i>Opephora</i> sp.	OPSP
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Clève	PSUL
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kützing) Bukht. & Round	PDEL
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams & Round	PBRE
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kützing) Grunow	RCUR
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) Müller	RGIB
<i>Rhopalodia musculus</i> (Kützing) Müller	RMUS
<i>Stauroneis producta</i> Grunow	SPRO
<i>Stauroneis tackei</i> (Hustedt) Krammer & Lange-Bertalot	STAC
<i>Staurosira construens</i> var. <i>construens</i> (Ehrenberg) Grunow	SCVC
<i>Staurosira construens</i> var. <i>venter</i> (Ehrenberg) Hamilton	SCVV
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenberg) Williams & Round	SPIN
<i>Stephanodiscus</i> sp.	STEP
<i>Surirella striatula</i> Turpin	SUST
<i>Synedra acus</i> Kützing	SYAC
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg	SYUL
<i>Triblionella constricta</i> Gregory	TCON

Figura 1.1- Localización de los sitios de muestreo en (A) la laguna costera Mar Chiquita y (B) el río Quequén Grande.

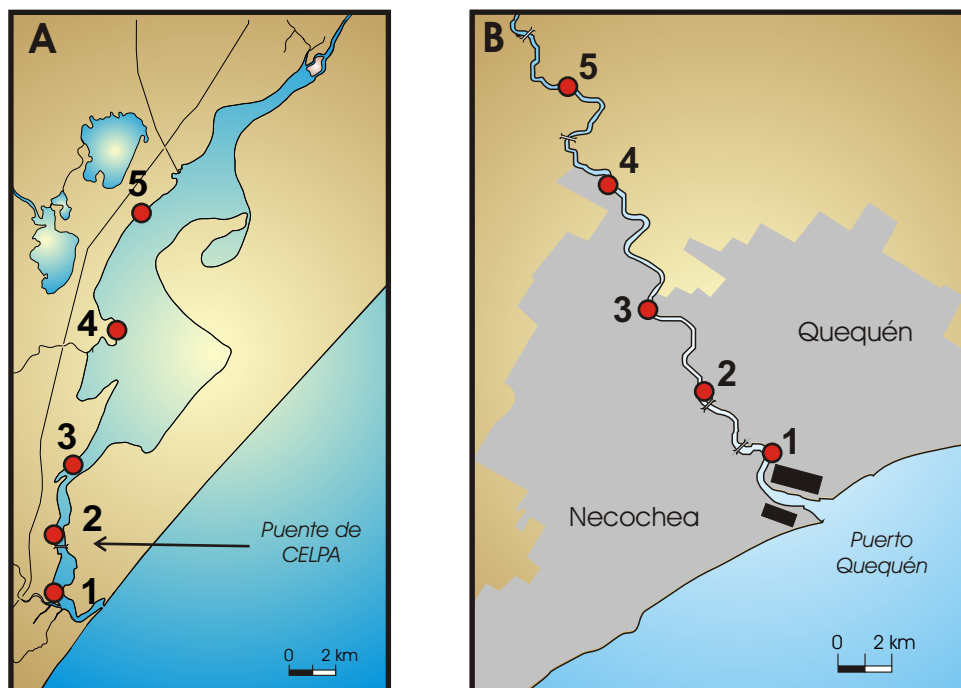


Figura 1.2 - Box-plots mostrando los porcentajes de valvas vacías en sedimentos superficiales, porcentajes de similitud de Bray-Curtis (% B-C) y porcentajes de valvas vacías provenientes de especies halladas con vida en el mismo sitio (% V-V) en (A) la laguna costera Mar Chiquita y (B) el río Quequén Grande. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas entre los porcentajes de valvas vacías.

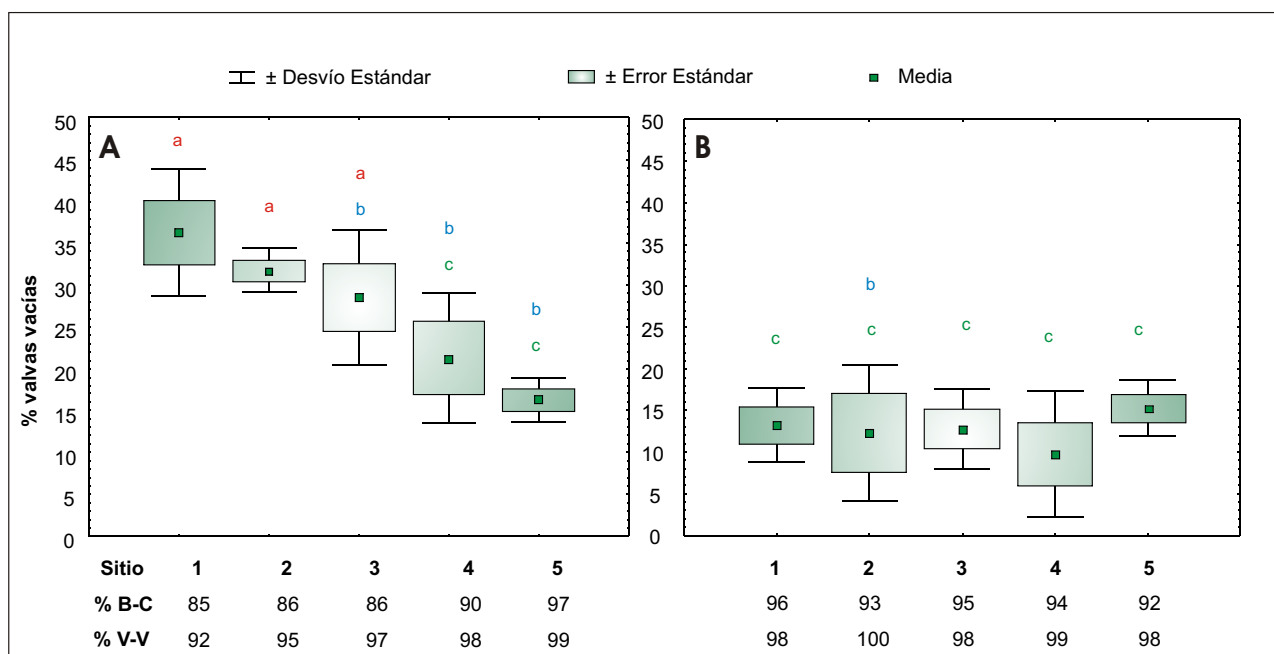


Figura 1.3- Diagramas de frecuencia relativa de las especies de diatomeas en sedimentos superficiales (barras rojas) y subsuperficiales (barras azules) en (A) laguna Mar Chiquita y (B) río Quequén Grande.

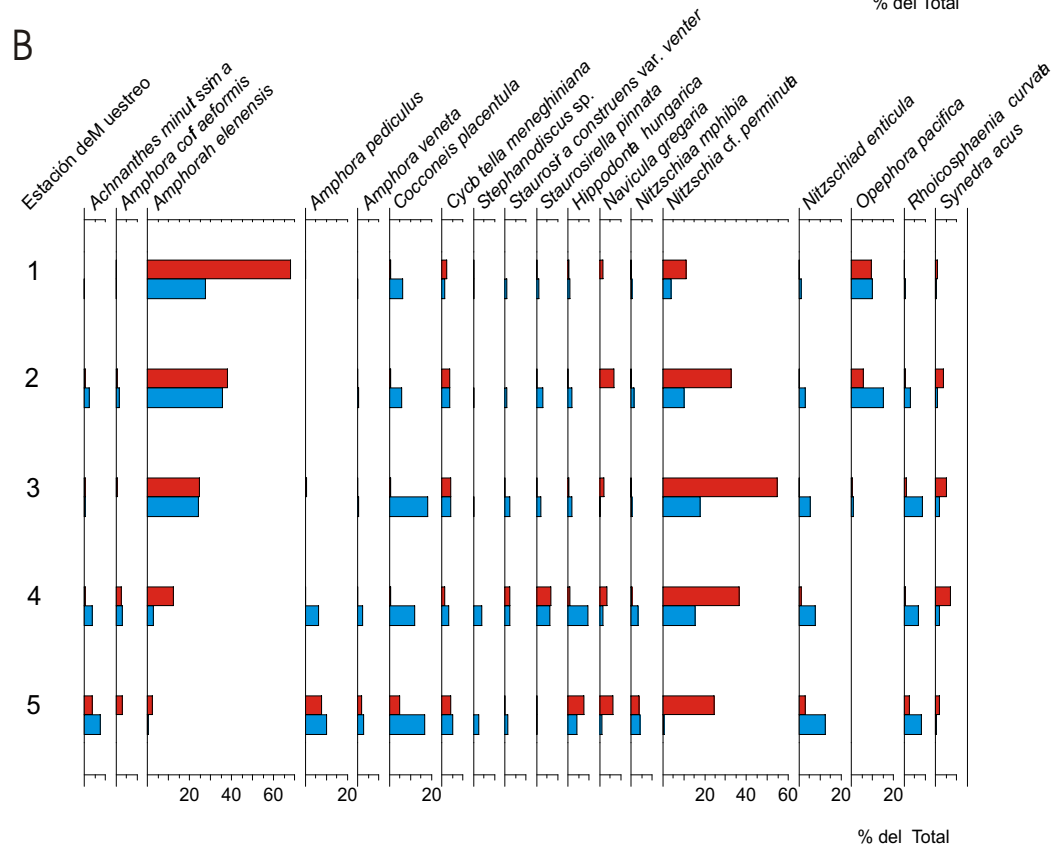
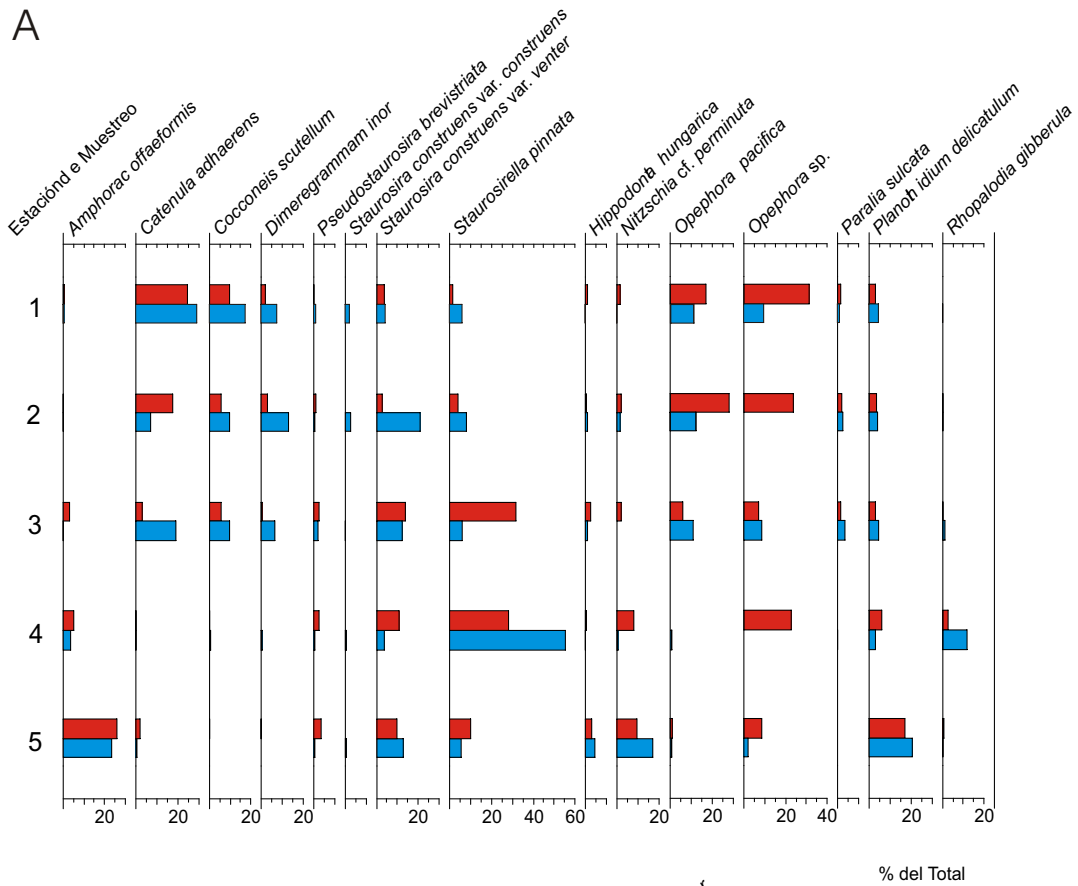


Figura 1.4- Resultados de la ordenación con CCA de las cinco variables ambientales seleccionadas. A) Ordenación de los las muestras de sedimentos superficiales (símbolos rojos) y subsuperficiales (símbolos azules) en Mar Chiquita (círculos) y Quequén Grande (cuadrados). B) Ordenación de las especies, con abreviaturas correspondientes a Tabla 1.4.

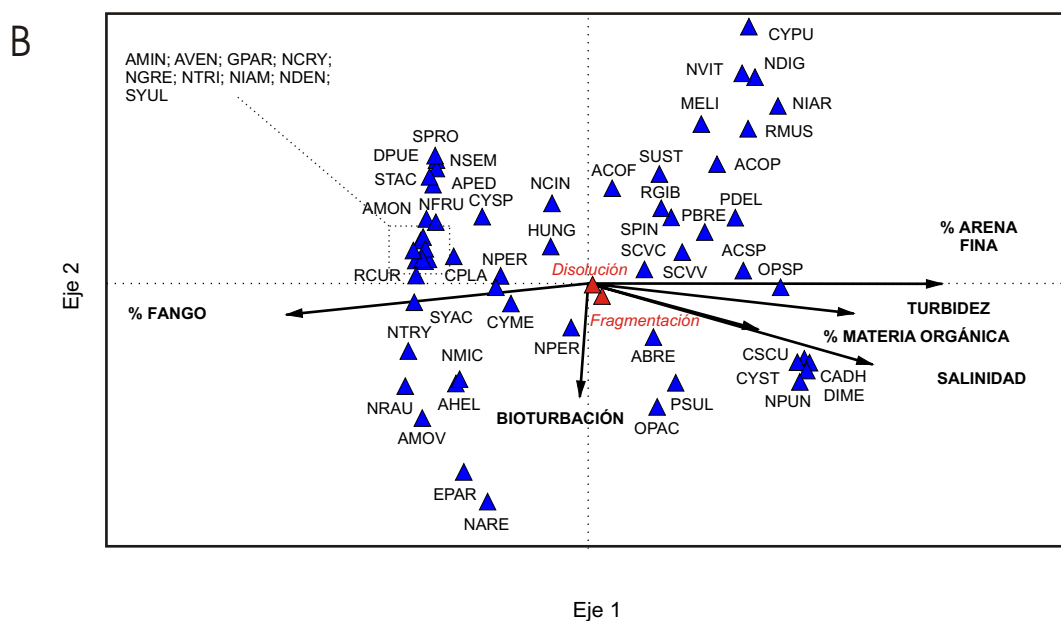
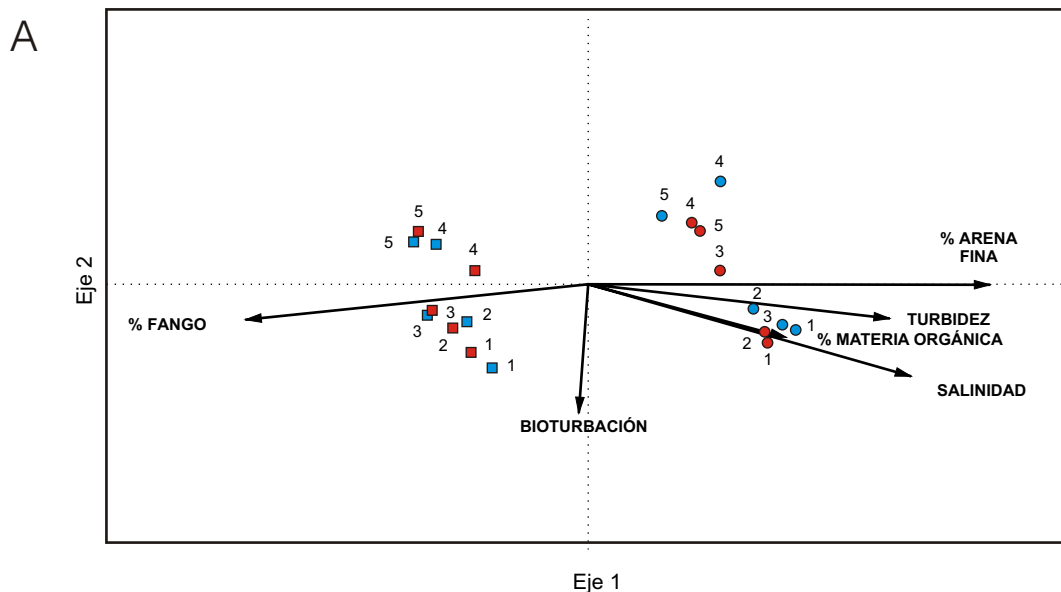
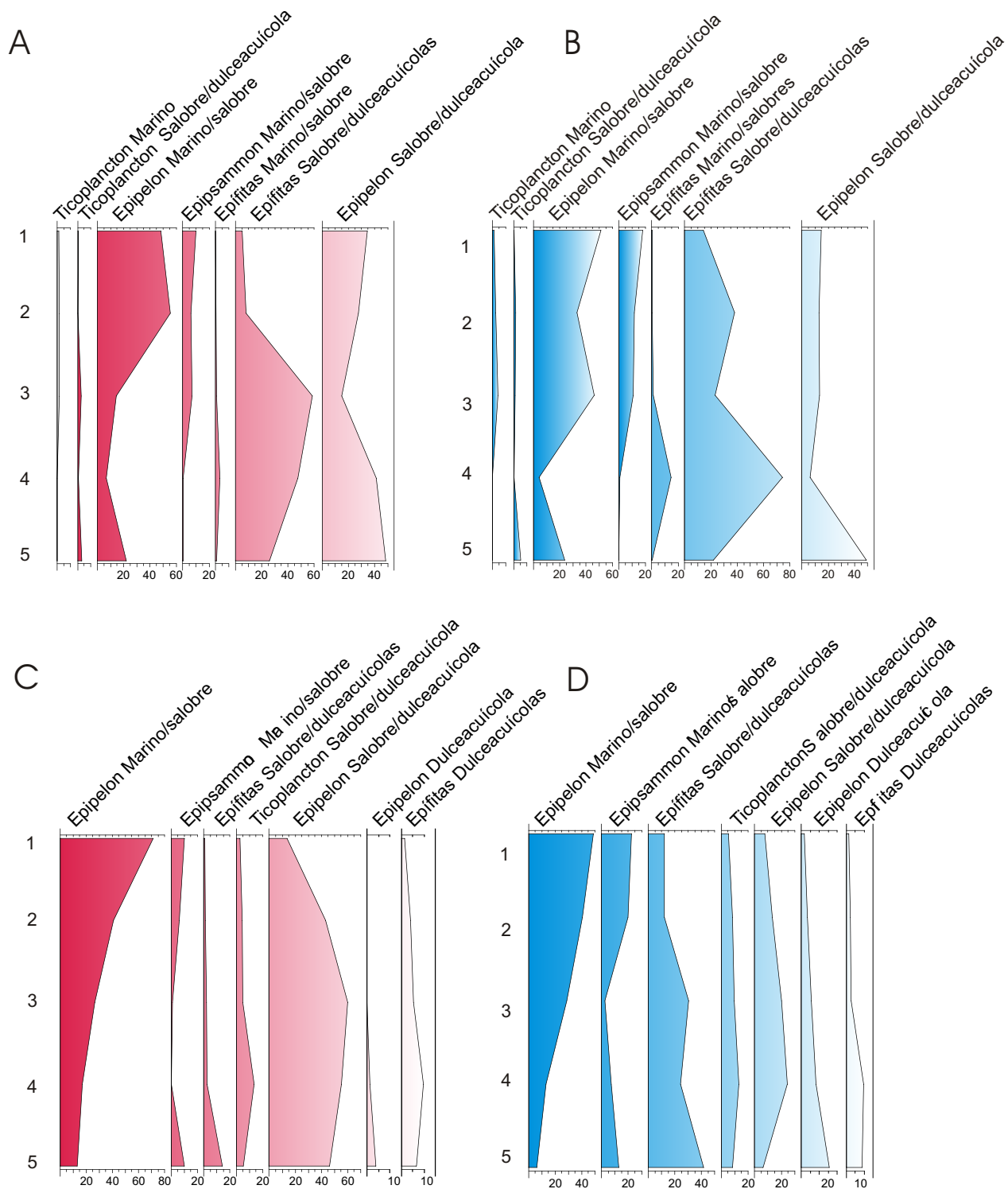


Figura 1.5- Distribución de los principales grupos ecológicos de diatomeas en sedimentos (A) superficiales de Mar Chiquita, (B) subsuperficiales de Mar Chiquita, (C) superficiales de Quequén Grande y (D) subsuperficiales de Quequén Grande.



CAPÍTULO II

DISTRIBUCIÓN DE LAS ASOCIACIONES DE DIATOMEAS Y SU RELACIÓN CON LOS PARÁMETROS AMBIENTALES¹

INTRODUCCIÓN

Los resultados del análisis tafonómico preliminar revelaron que las tanatocenosis diatómicas preservadas en sedimentos estuáricos del sudeste bonaerense constituyen buenos indicadores de las condiciones ambientales del sitio de depositación (ver Capítulo I). Además de poseer una alta fidelidad ecológica, estas asociaciones integran los cambios temporales y espaciales a pequeña escala sufridos por las comunidades vivientes (Albani y Johnson, 1975; Scott y Medioli, 1980; Alin y Cohen, 2004), por lo tanto aportan un conocimiento generalizado de la flora diatomológica y resultan más útiles que la biocenosis a la hora de ser utilizadas como análogos actuales. Además, las tanatocenosis son directamente comparables con las asociaciones fósiles, que no son más que tanatocenosis sepultadas (Scott y Medioli, 1980). Por todas estas razones, la construcción de bases de datos actuales basadas en la estructura y distribución de las tanatocenosis diatómicas son muy útiles y ventajosas a la hora de elaborar modelos de calibración (Juggins, 1992).

El punto de partida para la elaboración de un modelo actual reside en un completo conocimiento de la distribución de las especies a lo largo del gradiente de interés (Birks, 1995). En el caso de los estuarios (que son ambientes de transición entre el agua dulce y el mar) las condiciones hidrológicas, morfológicas y químicas son altamente variables y frecuentemente impredecibles (Day, 1981). Debido a esta dinámica particular, los organismos que habitan estos ambientes se encuentran con frecuencia restringidos a secciones particulares del gradiente estuárico, dando como resultado patrones de distribución característicos (e.g. Moore y McIntire, 1977; Ysebaert *et al.*, 2003; De Francesco e Isla, 2003).

Las diatomeas bentónicas constituyen la mayor fuente de producción primaria en sistemas estuáricos (Admiraal, 1984; Colijn *et al.*, 1987; Wolfstein *et al.*, 2000; Rybarczyk y Elkaïn, 2003), sirviendo como una fuente esencial de alimento para numerosos organismos (Bianchi y Rice, 1988; Bennett *et al.*, 2000; Rzeznik-Orignac *et al.*, 2003) e incrementando la resistencia de la superficie del sedimento a la erosión (Paterson, 1989; Underwood y Paterson, 1993; Underwood, 1997; Austen *et al.*, 1999; Bergamasco *et al.*, 2003). Las experiencias desarrolladas en laboratorio han demostrado que diferentes especies de diatomeas presentan rangos muy marcados de tolerancia a la salinidad, disponibilidad de nutrientes, temperatura e intensidad de la luz (Admiraal, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d; Admiraal y Peletier 1980; Admiraal *et al.*, 1982). Los patrones de distribución observados en el campo usualmente son el producto de una combinación de estas variables (Moore y McIntire, 1977; Amspoker y McIntire, 1978; Oppenheim, 1991; Underwood,

¹ Los datos de este capítulo han sido publicados en el *Journal of Paleolimnology* (Hassan *et al.*, 2006) y en *Hidrobiologia* (Hassan *et al.*, 2007).

1994; Gómez *et al.*, 2004). Además, la distribución de las distintas especies de diatomeas en ambientes estuáricos es el resultado de una compleja red de interacciones entre las variables ambientales e interacciones competitivas intraespecíficas (Underwood, 1994).

Si bien los patrones de distribución de las diatomeas estuáricas han sido extensamente estudiados en todo el mundo (e.g. Moore y McIntire, 1977; Oppenheim, 1991; Juggins, 1992), la información acerca de los requerimientos ecológicos de los taxones en ambientes estuáricos de Sudamérica es escasa. Como primer paso para la elaboración de un modelo actual aplicable a la reconstrucción de paleoambientes holocenos, se describe la estructura de las tanatocenosis diatómicas presentes en sedimentos superficiales a lo largo de un gradiente ambiental en los tres estuarios seleccionados (la laguna costera Mar Chiquita, el río Quequén Grande y el río Quequén Salado) y se analiza cuantitativamente el grado de influencia de las variables ambientales medidas sobre la estructura y composición de estas asociaciones. El papel de la salinidad es particularmente estudiado, a fin de evaluar la capacidad predictiva de las tanatocenosis diatómicas con respecto a este parámetro y su futura aplicación para la reconstrucción cuantitativa de paleosalinidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tareas de Campo

Se seleccionaron estaciones de muestreo representativas de todo el gradiente salino, desde la desembocadura hasta la zona más interna de cada estuario. Los muestreos se llevaron a cabo en un total de 40 sitios: 15 en la laguna Mar Chiquita, 15 en el río Quequén Grande y 10 en el río Quequén Salado (Figura 2.1).

Las muestras de sedimento superficial se colectaron por triplicado en la zona litoral de cada sitio, hincando tubos plásticos de 20 mm de diámetro y 100 mm de largo. En los sitios sujetos a la acción de las mareas, el muestreo abarcó la totalidad de la zona intermareal. A tal fin, se definieron transectas a lo largo de la marisma y se dividieron en tres secciones, en cada una de las cuales se tomaron muestras por triplicado. La porción superior de sedimento (1 cm) fue removida de la muestra, para evitar la contaminación con diatomeas vivas, que no forman parte de la tanatocenosis. Una submuestra de 1 cm de profundidad fue extraída de la superficie “limpia” de cada tubo (Juggins, 1992).

En cada sitio se midieron distintos parámetros ambientales (salinidad, temperatura, pH y turbidez) con un analizador de aguas HORIBA U-10. Se asume que las tanatocenosis diatómicas integran la composición de distintas comunidades vivientes que se sucedieron a lo largo del tiempo. En consecuencia, mientras que las muestras de sedimento para el análisis diatómico requieren usualmente una única visita al campo, las características físico-químicas del agua deben ser medidas varias veces para generar un valor medio anual (Battarbee, 1986). Estas mediciones se repitieron estacionalmente (una vez cada tres meses) entre enero y octubre de 2004 en la laguna Mar Chiquita y el río Quequén Grande y entre octubre de 2005 y julio de 2006 en el río Quequén Salado. Todas las medidas se tomaron por triplicado, tanto en marea alta como en marea baja, y se calcularon valores promedio que fueron utilizados en los análisis posteriores.

Con el objeto de caracterizar las propiedades del sustrato habitado por las diatomeas, se tomaron muestras en cada sitio para su posterior análisis sedimentológico. La granulometría se determinó por medio de tamizado en seco (Folk, 1968), y las categorías de tamaño de grano consideradas fueron arena gruesa ($>500 \mu\text{m}$), arena media (250-500 μm), arena fina (125-250 μm), arena muy fina (63-125 μm) y fango (limo y arcilla, $<63 \mu\text{m}$). El porcentaje de humedad del sedimento se determinó por secado en estufa a 105°C durante 24 hs, y el contenido de materia orgánica de cada muestra se estimó utilizando el método de pérdida por ignición, quemando 1 g de sedimento seco en una mufla a 550°C durante 4 horas (Heiri *et al.*, 2001).

Tareas de Laboratorio

Se oxidaron 5 g de sedimento seco de cada muestra con peróxido de hidrógeno 30% y ácido clorhídrico 10%, a fin de eliminar materia orgánica y carbonatos, respectivamente. Las muestras fueron posteriormente lavadas con agua destilada hasta alcanzar pH neutro y diluidas a un volumen total de 50 ml. Posteriormente, se colocaron alícuotas de 20 μl de homogenato sobre cubreobjetos, se dejaron secar y se montaron preparados definitivos utilizando Naphrax® (índice de refracción 1,73) como medio de montaje. Se contaron al menos 300 valvas por preparado a lo largo de transectas aleatorias con un aumento de 1000X. La identificación de especies se realizó utilizando las floras provistas por Hustedt (1930, 1937-1938, 1959-1966), Germain (1981), Archibald (1983), Krammer y Lange-Bertalot (1986, 1988), Hartley (1996), Rumrich *et al.* (2000) y Lange-Bertalot (2001).

Análisis de datos

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando los taxones que alcanzaron frecuencias relativas $\geq 2\%$ en al menos una muestra, a fin de evitar desviaciones de los resultados debidas a la presencia de taxones raros y casos extremos (*outliers*; Whiting y McIntire, 1985). Las frecuencias relativas de las especies fueron transformadas aplicando raíz cuadrada, a fin de estabilizar la varianza de los datos (Bigler *et al.*, 2006).

Para estudiar el patrón de distribución de los taxones se aplicó *Análisis de Agrupamiento*, una herramienta que permite agrupar las muestras de acuerdo a su similitud en la composición taxonómica (Crisci y López Armengol, 1983). El análisis se realizó respetando el orden de las muestras a lo largo del gradiente estuárico a fin de dividir los estuarios en zonas diatómicas, utilizando el programa TGVIEW versión 2.0.2 (Grimm, 2004). El análisis se llevó a cabo utilizando como medida de distancia entre las muestras la Distancia Euclidiana, sin transformación de los porcentajes.

Con el fin de complementar las distribuciones observadas con los datos autoecológicos previamente publicados, las especies dominantes fueron clasificadas de acuerdo a sus tolerancias salinas y modos de vida según De Wolf (1982), Denys (1991/1992) y Vos y De Wolf (1988, 1993).

Existen dos aproximaciones multivariadas que permiten relacionar los datos biológicos con los ambientales: las técnicas de regresión lineal, que asumen una relación lineal entre los parámetros ambientales y los biológicos, y las técnicas unimodales, que asumen que las especies se comportan de acuerdo con la

curva normal a lo largo del gradiente de interés (ter Braak y Prentice, 1988). Cuando los datos son colectados a lo largo de un rango de hábitats suficientemente amplio, las especies muestran relaciones no lineales con las variables ambientales, por lo cual el análisis debe basarse en técnicas unimodales (ter Braak, 1986). Con el fin de determinar cual de las dos aproximaciones era la apropiada para el análisis de los datos, la longitud del gradiente florístico cubierto por las asociaciones diatómicas en cada estuario fue cuantificada por medio de DCA. La longitud del gradiente está dada por el mayor valor obtenido para los sitios a lo largo del primer eje del DCA, medido en desviaciones estándar. Si la longitud del gradiente es ≥ 2 SD (*Desviaciones Estándar*), los datos se comportan en forma unimodal, si la longitud es en cambio menor a 2 SD, las técnicas de regresión lineal resultan más apropiadas (ter Braak, 1986).

Dado que los tres DCA resultaron en longitudes de gradientes cercanas o superiores a dos desviaciones estándar, la relación entre las abundancias relativas de las especies y los parámetros ambientales se exploró en base un método cuantitativo unimodal, el CCA (ter Braak, 1986). El CCA es una técnica de gradiente directa que permite representar simultáneamente las especies, sitios y variables ambientales en un espacio bidimensional. Los ejes del CCA son forzados a comportarse como combinaciones lineales de las variables ambientales. Los diagramas de ordenación resultantes expresan los patrones de variación en la composición específica en relación con las variables ambientales medidas (ter Braak, 1986).

Mediante la comparación de los eigenvalores obtenidos a partir del DCA con los obtenidos del CCA, es posible estimar si las variables ambientales incluidas en el análisis explican adecuadamente la variación en los datos biológicos: cuando los valores resultantes de ambos análisis son similares, se considera que los parámetros ambientales medidos explican la mayor parte de la variación en los datos específicos (ter Braak, 1986). Todas las ordenaciones se llevaron a cabo utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (ter Braak y Smilauer, 2002).

RESULTADOS

Distribución de las asociaciones diatómicas a lo largo del gradiente estuárico

Se colectaron un total de 144 muestras distribuidas en los 40 sitios. Las réplicas correspondientes a un mismo sitio fueron promediadas, de manera tal que la matriz final utilizada en los análisis posteriores reúne las frecuencias relativas medias para las especies en los 40 sitios (Apéndice 1). Se identificaron un total de 194 taxones, 48 de los cuales presentaron frecuencias relativas $\geq 2\%$ en al menos una muestra y fueron considerados en los análisis estadísticos (Apéndice 1). A continuación se describen las asociaciones dominantes en cada uno de los estuarios:

Laguna Mar Chiquita

El análisis de agrupamiento permitió dividir la transecta en cuatro zonas diatómicas (Distancia Euclidiana = 1). Las dos primeras zonas (I y II) agruparon los sitios ubicados en el canal de mareas, y las zonas III y IV a los correspondientes a la laguna interna (Figura 2.2).

Zona I: Sitios 1 a 3, cercanos a la desembocadura de la laguna (primeros 2 km). Las asociaciones estuvieron dominadas por especies marino/salobres *Opephora pacifica* (epipsamón) y *Paralia sulcata* (ticoplancton), y en menor proporción se hallaron ticoplanctónicas salobre/dulceacuícolas tales como *Staurosira construens* var. *venter* y *Staurosirella pinnata*.

Zona II: Sitios 4 a 8, ubicados al final del canal de mareas y en los arroyos que desembocan en él. Las asociaciones en esta zona del estuario estuvieron dominadas por especies epipsamíticas marino/salobres *Catenula adhaerens* y *Opephora pacifica*, y las salobre/dulceacuícolas *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (epífita) y *Nitzschia compressa* (bentónica).

Zona III: Sitios 9 a 12, ubicados en el cuerpo de la laguna y sitio 13, La Lagunita. Esta es una zona de características lagunares y poca profundidad fuera de la influencia de las mareas (Figura 2.1), dominada principalmente por diatomeas salobre/dulceacuícolas tales como las epífitas *Amphora coffaeiformis* y *Planothidium delicatulum*. También se encontraron en proporciones importantes *Opephora* sp., *Hippodonta hungarica* y *Rhopalodia gibberula*. Se observó un incremento en las frecuencias relativas de las diatomeas ticoplanctónicas *Staurosira construens* var. *venter* y *Staurosirella pinnata*.

Zona IV: Esta zona agrupó los dos sitios localizados en cuerpos de agua que desembocan en el norte de la laguna: el Arroyo las Gallinas (sitio 14), un ambiente dulceacuícola, y un pequeño canal artificial salobre (sitio 15). Ambos sitios se caracterizaron por la dominancia de *Staurosirella pinnata*, que alcanzó frecuencias relativas de entre 80 y 90%.

Río Quequén Grande

El análisis de agrupamiento permitió dividir la transecta en tres zonas diatómicas (Distancia Euclidiana= 0,5; Figura 2.3):

Zona I: Sitios 1 a 6, localizados en los primeros 4,5 km del estuario. Las asociaciones diatómicas estuvieron dominadas por taxones marino/salobres. La epífita *Amphora helenensis* alcanzó porcentajes del 50%, y estuvo acompañada por *Amphora* sp. 2, *Opephora pacifica*, *Fallacia pygmaea* y *Plagiogramma staurophorum*.

Zona II: Sitios 7 a 11, localizados entre 5 y 7 km de la boca del estuario. En esta zona continuó dominando *Amphora helenensis*, aunque en porcentajes menores (30%) a los registrados en la zona I. Aparecieron aquí mayores proporciones de especies oligohalobias, tales como *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Nitzschia denticula* y *Nitzschia inconspicua*, mientras que *Staurosirella pinnata* presentó su pico de mayor abundancia (30 %).

Zona III: Agrupó los sitios 12 a 15, localizados en las cabeceras del estuario (entre 7 y 20 km desde la desembocadura). En esta zona no aparece *Amphora helenensis*, que fue la especie dominante en el resto del estuario. Las especies dulceacuícolas *Amphora pediculus*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Cyclotella meneghiniana*, *Hippodonta hungarica*, *Nitzschia inconspicua* y *Rhoicosphenia curvata* dominaron en este sector.

Río Quequén Salado

El análisis de agrupamiento permitió dividir la transecta en 3 zonas diatómicas (Distancia Euclidiana = 0,6; Figura 2.4):

Zona I: Sitios 1 a 3, ubicados en los primeros 1,6 kilómetros del estuario. Esta zona estuvo dominada por una mezcla de taxones marinos, salobres y dulceacuícolas, tales como *Nitzschia inconspicua*, *Navicula gregaria*, *Amphora acutiuscula*, *Navicula cincta* y *Paralia sulcata*.

Zona II: Sitios 3 a 6, localizados entre 3 y 7 km de la desembocadura. En este sector las asociaciones diatómicas estuvieron dominadas por especies planctónicas, ticoplanctónicas y epipsamíticas de ambientes marino/salobres, como *Paralia sulcata*, *Cymatosira belgica*, *Raphoneis amphiceros*, *Thalassiosira eccentrica* y *T. decipiens*.

Zona III: Sitios 7 a 10, localizados entre 7 y 20 Km de la boca. En esta zona dominaron taxones epipelíticos y epífitos salobre/dulceacuícolas y dulceacuícolas, principalmente *Nitzschia inconspicua*, *Hippodonta hungarica*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia denticula* y *Amphora veneta*.

Parámetros ambientales

Los parámetros ambientales medidos en la laguna Mar Chiquita se caracterizaron por su gran variabilidad (Figura 2.5). En la zona del canal de mareas se registraron los valores de salinidad más altos (8-20 ‰; Figura 2.5), los cuales presentaron desviaciones estándar de hasta $\pm 15\%$. En la laguna interna los valores de salinidad fueron menores (1-8 ‰), con desviaciones estándar de hasta $\pm 4\%$. No se observaron

tendencias claras en el resto de las variables ambientales a lo largo del gradiente estuárico. El pH presentó mayores variaciones en la zona interna, pero el pH medio a lo largo de toda la laguna fue similar (e/ 8 y 8,6). En cuanto a la composición del sedimento, los sitios de la zona interna de la laguna mostraron mayores porcentajes de arena gruesa y media, mientras que el mayor porcentaje de fango se encontró en el sitio 13 (La Lagunita) caracterizado además por altos porcentajes de humedad y materia orgánica (Figura 2.5).

En el río Quequén Grande se registraron importantes diferencias entre el sitio 1, ubicado en la boca, y el resto del estuario. El sedimento en este sitio presentó la granulometría más gruesa, así como también los menores porcentajes de materia orgánica y humedad. La salinidad fue significativamente más alta que en el resto del estuario, mientras que el pH mostró los valores más bajos. Ambos parámetros presentaron un marcado gradiente de variación a lo largo del gradiente estuárico. La salinidad disminuyó gradualmente desde 22 ‰ en el sitio 1 hasta 0,6 ‰ en el sitio 15. El pH aumentó desde 7,9 en la boca hasta 8,5 en las cabeceras del estuario. La granulometría se redujo hacia la zona interna, que presentó los mayores porcentajes de fango, mientras que la materia orgánica y la humedad mostraron el patrón inverso (Figura 2.6).

El río Quequén Salado presentó gradientes marcados en la salinidad, pH y granulometría (Figura 2.7). Los mayores valores de salinidad, que variaron entre 30 y 20 ‰, se registraron en los primeros 3 km del estuario, donde el pH mostró los valores más bajos (~ 7,6). Esta zona se caracterizó además por las mayores proporciones de arena media y fina, que disminuyeron hacia la parte interna. Entre los 4,5 y los 20 km de la desembocadura se observó una disminución gradual en la salinidad, que bajó desde 9 hasta 1 ‰, mientras que el pH aumentó desde 8 hasta 8,3. En esta zona los sedimentos fueron más finos, y se caracterizaron por su mayor contenido de arena muy fina y fango.

Relación de las asociaciones diatómicas con los parámetros ambientales

El análisis DCA de los taxones presentes en los tres estuarios reveló gradientes composicionales cercanos a 2 SD. La mayor longitud del gradiente florístico se observó en el río Quequén Salado (2,4 SD), seguido por el río Quequén Grande (2,3 SD) y la laguna costera Mar Chiquita (2,015 SD; Fig. 2.8). Como se mencionó anteriormente, estos valores de longitud de gradiente permiten la aplicación de métodos unimodales de ordenación, por lo cual los datos fueron sometidos a un análisis de correspondencia canónica.

El primer paso en la interpretación de los resultados del CCA consiste en evaluar si cada variable ambiental posee una influencia única e independiente de las demás sobre la distribución de las especies. Para estimar esta independencia, es necesario tener en cuenta el valor del Factor de Inflación de la Varianza (VIF; ter Braak, 1988) para cada variable ambiental. Si el VIF de una variable es mayor a 20, se asume que dicha variable está 100% correlacionada con otras variables, y por lo tanto explica una porción muy reducida de la varianza en los datos y debe ser descartada del análisis. Los resultados del CCA incluyendo la matriz completa con 12 variables ambientales (Apéndice 2) mostraron que existe una alta correlación entre algunos de los parámetros ambientales considerados. Por lo tanto, las variables que mostraron un VIF mayor a 20 fueron excluidas del análisis.

En la laguna Mar Chiquita, los parámetros incluidos fueron la salinidad, la temperatura, la turbidez, los porcentajes de materia orgánica, arena gruesa, arena fina y fango. Los dos primeros ejes del CCA explicaron en conjunto el 65,7 % de la varianza en la relación diatomeas-ambiente (Tabla 2.1). Los valores de correlación de las especies con el ambiente para el eje 1 y el eje 2 fueron altos (0,95 y 0,94), indicando que existe una relación significativa entre la distribución de las especies y las variables ambientales. Los eigenvalores de los primeros dos ejes del CCA ($\lambda_1= 0,263$; $\lambda_2= 0,211$) fueron comparables con los obtenidos a partir del DCA ($\lambda_1= 0,299$, $\lambda_2= 0,159$), indicando que las variables ambientales incluidas en el análisis explican en gran parte los gradientes biológicos observados. Corriendo el CCA con una sola variable ambiental a la vez, es posible calcular el porcentaje de la varianza explicado por esa variable en particular. En este sentido, la salinidad, la turbidez y la temperatura fueron las variables que explicaron un mayor porcentaje de la varianza en Mar Chiquita, seguidos por las propiedades del sedimento (Tabla 2.2). La variable más correlacionada con los datos diatómicos fue el porcentaje de materia orgánica, seguido por la salinidad, la turbidez, la temperatura y las variables granulométricas fango, arena fina y arena gruesa (Tabla 2.2).

En Quequén Grande el análisis incluyó salinidad, temperatura, turbidez, porcentajes de humedad, materia orgánica y arena gruesa. El porcentaje de la varianza en la relación diatomeas-ambiente explicado por los dos primeros ejes del CCA fue 79,7%, y ambos ejes mostraron altos valores de correlación especies-ambiente (eje 1= 0,99, eje 2= 0,87; Tabla 2.1). La salinidad estuvo significativamente correlacionada con los datos diatómicos y explicó el mayor porcentaje de la varianza, seguida por el contenido de materia orgánica, el porcentaje de humedad, arena gruesa, turbidez y temperatura (Tabla 2.2). En este caso, los eigenvalores de los primeros dos ejes del CCA ($\lambda_1= 0,373$; $\lambda_2= 0,131$) también mostraron valores cercanos a los obtenidos a partir del DCA ($\lambda_1= 0,383$, $\lambda_2= 0,041$).

El CCA efectuado sobre los datos del río Quequén Salado incluyó cinco variables ambientales: temperatura, salinidad, turbidez, porcentajes materia orgánica y de arena gruesa. Estas variables explicaron un 71,7% de la varianza en la relación diatomeas-ambiente a lo largo de los dos primeros ejes del CCA (Tabla 2.1), los cuales arrojaron también altas correlaciones (eje 1= 0,95; eje 2= 0,94). La mayor proporción de la varianza en los datos fue explicada por la salinidad, que presentó una alta correlación con los datos biológicos, seguida por el porcentaje de arena gruesa, la turbidez, la temperatura y el porcentaje de materia orgánica (Tabla 2.2). La comparación de los eigenvalores de los dos primeros ejes del CCA ($\lambda_1= 0,351$; $\lambda_2= 0,108$) y del DCA ($\lambda_1= 0,4$, $\lambda_2= 0,07$) arrojó valores cercanos, confirmando que estos ejes explican un alto porcentaje de la varianza en los datos.

Los resultados de los CCA pueden ser visualizados en forma de diagramas de ordenación, donde las variables ambientales son simbolizadas por flechas y los sitios y especies por puntos (Figuras 2.9-2.11). Cada flecha en el diagrama representa un gradiente ambiental y apunta hacia el valor máximo de dicho gradiente. La posición de una flecha depende de los eigenvalores y las correlaciones especies-ambiente de cada variable, mientras que su longitud está dada por el grado de variación en la distribución de las especies explicada por ese parámetro. Así, las variables representadas por flechas más largas son las que explican la mayor proporción de la varianza en los datos (ter Braak, 1986). Los diagramas de ordenación de los tres

estuarios confirman que la salinidad es la variable más importante para explicar la varianza de los datos (Figuras 2.9-2.11). En los tres estuarios los sitios mostraron ordenaciones relacionadas con su posición a lo largo del gradiente salino.

En Mar Chiquita (Figura 2.9) los sitios ubicados en el canal de mareas (1 a 9) se ordenaron en la parte central e inferior derecha del diagrama, donde la salinidad y el porcentaje de arena gruesa tuvieron su mayor influencia. Los sitios 4 y 5 se desviaron hacia el cuadrante inferior izquierdo, debido a que se relacionaron con un mayor contenido de fango. Por otro lado, los sitios situados fuera de la zona sujeta a acción de las mareas (10-15), se agruparon en la porción superior izquierda del diagrama de ordenación. Estos sitios se caracterizaron por los menores valores de salinidad, menor granulometría y mayores porcentajes de materia orgánica. Si bien la salinidad resultó ser el factor que explicó la mayor parte de la varianza, su dominancia en el diagrama de ordenación no fue tan marcada y, como lo sugieren las flechas, la distribución de las asociaciones diatómicas en Mar Chiquita estuvo relacionada al conjunto de las variables seleccionadas en proporciones similares, y es el resultado de todas ellas interactuando más que de un gradiente ambiental definido por una sola variable.

En el caso del río Quequén Grande (Figura 2.10), se observó una clara diferenciación del sitio 1, ubicado en la boca del estuario, con respecto al resto de las muestras, que mostraron escasa variación. La salinidad fue la variable más importante en explicar esta variación. Los sitios de las cabeceras mostraron escasa diferenciación a lo largo del gradiente salino, y su variación estuvo más relacionada con las propiedades del sedimento (materia orgánica, humedad y arena gruesa).

En cuanto al río Quequén Salado (Figura 2.11), los sitios sujetos a la acción de las mareas (1-6) se ubicaron a la derecha del diagrama, en tanto que los demás sitios (7-10) se ubicaron a la izquierda. Este patrón de distribución estuvo estrechamente relacionado con el vector de salinidad, que fue el principal factor en explicar la varianza a lo largo del eje 1, en tanto que la turbidez, temperatura y materia orgánica contribuyeron en su mayor parte al eje 2.

DISCUSIÓN

El análisis de las tanatocenosis diatómicas preservadas en sedimentos superficiales de tres estuarios del sudeste bonaerense permitió identificar asociaciones características en distintas zonas del gradiente estuárico. El análisis de los datos actuales mediante técnicas de ordenación permitió identificar variables ambientales de influencia significativa en la estructura de estas asociaciones. El conocimiento de las variables ambientales que controlan la distribución de las especies en ambientes actuales constituye una herramienta fundamental para la utilización de microfósiles en la reconstrucción de paleoambientes (Horton *et al.*, 2006). En este sentido, la información brindada por estos análisis constituye un primer paso en la construcción de bases de datos actuales que permitan realizar reconstrucciones cuantitativas de parámetros ambientales en el Holoceno de la región.

La laguna Mar Chiquita presentó una gran variabilidad, tanto en las condiciones ambientales como en la composición de las asociaciones diatómicas. De acuerdo con los resultados del análisis de agrupamiento,

la distancia euclidiana entre los sitios fue mayor en Mar Chiquita que en Quequén Grande y Quequén Salado, indicando una mayor diferenciación de las asociaciones diatómicas a lo largo del estuario. Las zonas diatómicas definidas permitieron diferenciar los sitios de la zona del canal de mareas (zonas I y II) de los de la zona lagunar (zonas III y IV). Aunque no representaron un gradiente estable, los valores de salinidad registrados en la zona del canal de mareas fueron mayores y más fluctuantes que los de la laguna interna, lo cual constituyó un factor importante en la distribución de las asociaciones diatómicas.

De acuerdo con los resultados del CCA, la salinidad explicó el mayor porcentaje de la varianza de los datos diatómicos en Mar Chiquita. Sin embargo, otros parámetros ambientales, tales como la turbidez, la temperatura y las propiedades del sedimento fueron casi tan importantes como la salinidad a la hora de explicar la distribución de las asociaciones diatómicas. Esto podría deberse a las amplias fluctuaciones en las condiciones ambientales que caracterizan la laguna, y que se relacionan con su régimen hidrológico particular (mayormente regulado por las lluvias y los vientos) y a su escasa profundidad (De Francesco, 2002). Se ha sugerido que la salinidad no constituye el factor dominante en la estructuración de la composición de las asociaciones diatómicas a lo largo del gradiente longitudinal en ambientes caracterizados por condiciones ambientales cambiantes. Esto se debe a que en estos ambientes la distribución de los taxones está en gran medida influenciada por otras variables tales como la temperatura, la disponibilidad de luz, la concentración de nutrientes, la energía de las corrientes y mareas, las características del sustrato y las interacciones bióticas (Carpelan, 1978; Snoeijs, 1999; Sylvestre *et al.*, 2001). En este sentido, el hecho de que en Mar Chiquita la distribución de las asociaciones de diatomeas esté condicionada por la combinación de varios parámetros más que por una variable ambiental dominante puede ser explicado por las características ambientales fluctuantes de este ambiente estuárico.

Estos resultados contrastan con los obtenidos para los ríos Quequén Grande y Quequén Salado, donde se observó un gradiente salino estable. El CCA sugiere que las asociaciones de diatomeas se sucedieron principalmente en respuesta a este gradiente, dado que la salinidad fue el factor principal para explicar la varianza en la composición específica de ambos estuarios. Se han registrado relaciones similares de las asociaciones diatómicas con la salinidad en otros estuarios del mundo, caracterizados por gradientes salinos estables (Moore y McIntire, 1977; Amsoker y McIntire, 1978; Juggins, 1992; Debenay *et al.*, 2003; Resende *et al.*, 2005), lo cual condiciona la distribución de las distintas asociaciones diatómicas de acuerdo a sus óptimos y tolerancias salinas.

Los resultados del análisis de agrupamiento mostraron que el mayor cambio en la composición de las asociaciones a lo largo de los ríos Quequén Grande y Quequén Salado se produjo en la zona media (4-5 km de la desembocadura), donde los valores de salinidad estuvieron entre 5 y 7 ‰. Esta discontinuidad en la distribución de las asociaciones diatómicas ha sido descrita en trabajos previos, y relacionada con las diferencias en la capacidad de regulación osmótica entre diatomeas dulceacuícolas y salobres (Amsoker y McIntire 1978; Snoeijs, 1999). La zona de transición entre 5 y 7 ‰ representa el límite de menor tolerancia salina de muchos taxones marinos, resultando así en su ausencia o muy baja abundancia a salinidades menores a 5 ‰ (Snoeijs, 1999). De esta manera, las zonas diatómicas definidas en ambos estuarios pueden

relacionarse claramente con este límite fisiológico impuesto sobre las diatomeas. En Mar Chiquita esta transición no estuvo representada debido a las grandes fluctuaciones de salinidad que la caracterizan.

Si bien los resultados del análisis de los estuarios de ambos ríos (Quequén Grande y Quequén Salado) mostraron una gran similitud en cuanto a sus características ambientales y zonación diatómica, se registraron diferencias en el grado de influencia salina a lo largo del eje estuárico. Mientras que en el Quequén Salado las condiciones polihalinas llegaron hasta 3 km de la desembocadura, en el Quequén Grande estas condiciones se restringieron a la boca del estuario. Estas diferencias en los rangos de salinidad pueden explicarse en función de sus diferencias en la amplitud de las mareas (diferencia máxima de 1 m) y el grado de impacto humano sufrido por cada uno de estos estuarios. Mientras que el río Quequén Grande ha sido sujeto a muchas modificaciones que han alterado significativamente su geomorfología y su régimen hidrológico durante los últimos 100 años, el río Quequén Salado ha permanecido prácticamente inalterado (Perillo *et al.*, 2005). La presencia en el Quequén Grande de obstáculos a la marea entrante, tales como el puerto, las escolleras y varios puentes, redundan en una marcada disminución de la salinidad en los primeros kilómetros de la desembocadura, limitando la distribución de las especies marinas y marino/salobres en el estuario. Para que la información ecológica actual resulte aplicable al registro fósil es necesario que las muestras fósiles tengan análogos en la base de datos modernos. Por lo tanto, el grado de influencia de estas modificaciones antrópicas sobre la distribución de las asociaciones constituye un factor clave que puede obstaculizar las inferencias. En este sentido, la información obtenida en el río Quequén Salado resulta de especial interés, dado que permitió estudiar la distribución de las especies de diatomeas y su relación con los parámetros físico-químicos en un ambiente escasamente impactado.

Las propiedades del sedimento cumplieron un rol muy importante en la estructuración de las tanatocenosis diatómicas, dado que explicaron un porcentaje significativo de la varianza en los tres estuarios. En general, las zonas sujetas a la acción de mareas estuvieron dominadas por sedimentos más gruesos, como es el caso del canal de mareas de Mar Chiquita, el sitio 1 de Quequén Grande y la zona I en Quequén Salado. Estas zonas presentaron la mayor incidencia de especies ticooplanctónicas, planctónicas y epipsammíticas. Por otro lado, las zonas internas de los estuarios presentaron una mayor proporción de sedimentos fangosos, en estrecha relación con especies de diatomeas epipelíticas. Es bien sabido que las propiedades físicas del sedimento juegan un rol fundamental en la naturaleza de las comunidades microfítobentónicas que lo colonizan (Trites *et al.*, 2005). El asentamiento de las especies bentónicas se ve desfavorecido en sedimentos arenosos, en general inestables, donde el desarrollo de las colonias sobre la superficie de los granos de arena es inhibido como consecuencia de la agitación y resuspensión (McIntire y Ampsoker, 1986). Así, la composición específica de las asociaciones de diatomeas estuáricas suele resultar en un continuo de especies epipsamíticas y epipelíticas, que está cercanamente relacionado con los tamaños de las partículas en el sedimento (Ampsoker, 1977; Ampsoker y McIntire, 1978; Whiting y McIntire, 1985).

La asociación dominante en la boca del río Quequén Salado (sitio QS1) estuvo compuesta por diatomeas marinas, salobres y dulceacuícolas, que fueron encontradas en proporciones importantes en otras zonas del estuario. Esta mezcla de taxones con diferentes tolerancias salinas ha sido propuesta como un criterio para la detección de componentes alóctonos en las asociaciones de diatomeas: si el hábitat de dos

especies no se superpone (por ejemplo, el de una especie dulceacuícola y una marina), al menos una de ellas debe ser transportada (Vos y De Wolf, 1993). Por otro lado, la ordenación de los sitios en el CCA mostró claramente que las asociaciones diatómicas del sitio QS1 se asemejan más a las de la zona interna del estuario (sitios 5 y 6) que a las de la zona estuárica. Estas evidencias sugieren que esta asociación (o parte de ella) está compuesta por valvas alóctonas, probablemente transportadas desde las cabeceras del estuario. Por lo tanto, esta muestra debe ser considerada como un *outlier* y eliminada de los análisis cuantitativos subsiguientes, a fin de evitar desviaciones de los resultados.

En resumen, resulta claro que la salinidad constituye un factor clave en la estructuración de las tanatocenosis diatómicas a lo largo del gradiente estuárico. Aún en el caso de ambientes muy variables como Mar Chiquita, es posible explicar una porción significativa de la varianza en la composición específica de las muestras a partir del análisis de este parámetro. Dado que esta relación resultó estadísticamente robusta, es posible avanzar hacia el desarrollo de una función de transferencia para este parámetro en particular. Dicha ecuación constituirá una potencial herramienta para la reconstrucción cuantitativa de paleosalinidades a partir del contenido de diatomeas en sedimentos estuáricos holocenos.

Tabla 2.1. Estadísticos del CCA con la matriz de variables ambientales reducida para cada estuario.

Estuario	MCH		QG		QS	
	1	2	1	2	1	2
Eje CCA						
Autovalores (λ)	0,26	0,21	0,37	0,13	0,35	0,11
% Acumulado de la varianza:	23,5	18,9	42,6	14,9	38,4	11,8
- en los datos de especies	23,5	42,5	42,6	57,6	38,4	50,2
- en la relación especies - variables ambientales	36,4	65,7	58,9	79,6	54,8	71,7
Correlación especies - variables ambientales	0,95	0,94	0,99	0,87	0,95	0,95

Tabla 2.2. Varianza explicada (%) y correlación diatomeas-ambiente (r^2) en los CCA individuales para cada variable ambiental seleccionada en el CCA conjunto.

Estuario	MCH		QG		QS	
	%	r^2	%	r^2	%	r^2
Salinidad	13,3	0,843	32,4	0,988	28,5	0,895
Temperatura	10,5	0,759	4,40	0,677	9,70	0,625
Turbidez	13,0	0,809	6,60	0,787	12,7	0,773
Humedad	-	-	13,8	0,670	-	-
Materia orgánica	6,85	0,859	14,0	0,759	7,90	0,930
Arena gruesa	5,65	0,675	8,50	0,809	13,0	0,714
Arena media	-	-	-	-	-	-
Arena fina	8,41	0,697	-	-	-	-
Arena muy fina	-	-	-	-	-	-
Fango	7,90	0,752	-	-	-	-

Figura 2.1- Mapa de ubicación de las estaciones de muestreo en (A) Mar Chiquita, (B) Quequén Grande, y (C) Quequén Salado.

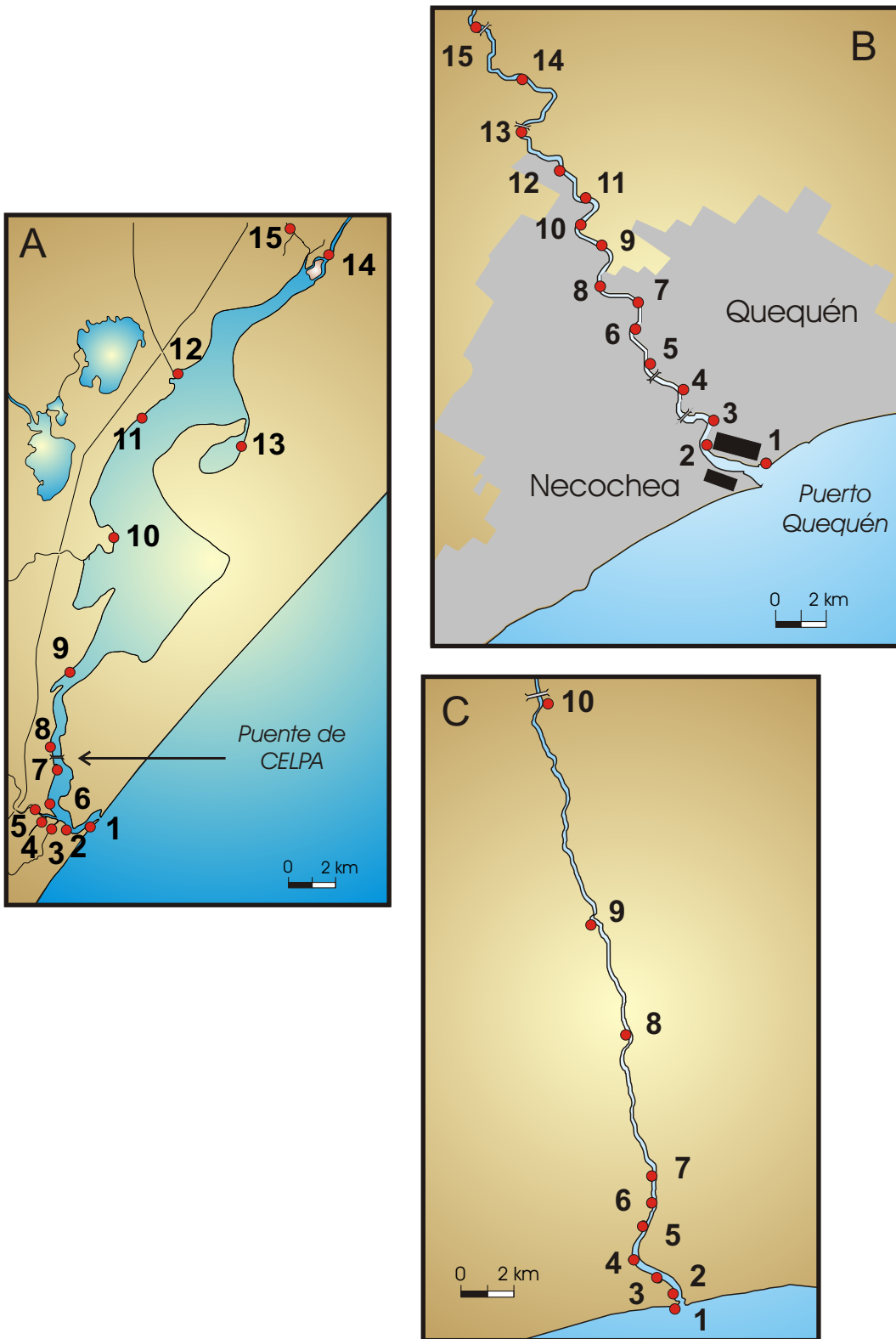


Figura 2.2- Diagrama de frecuencias relativas de las especies en sedimentos de la laguna Mar Chiquita.

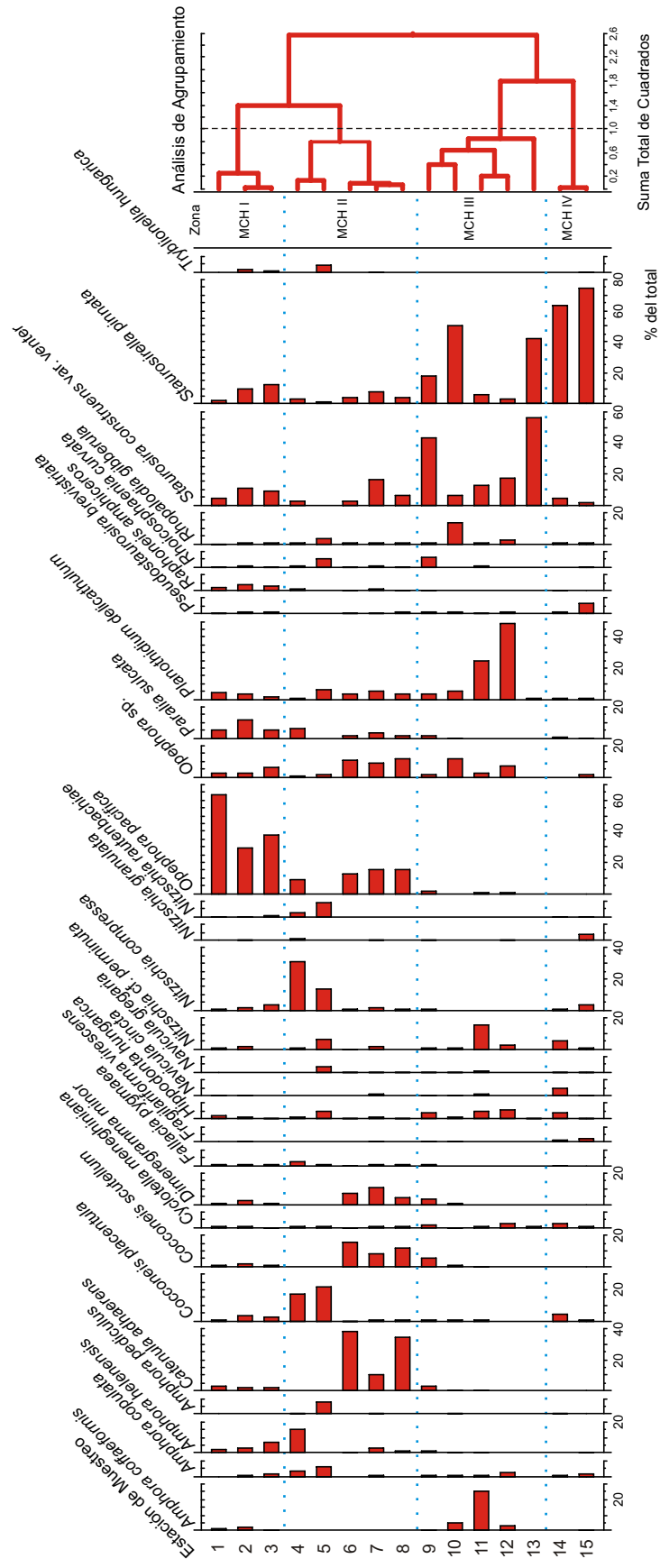


Figura 2.3- Diagrama de frecuencias relativas de las especies en sedimentos del río Quequen Grande.

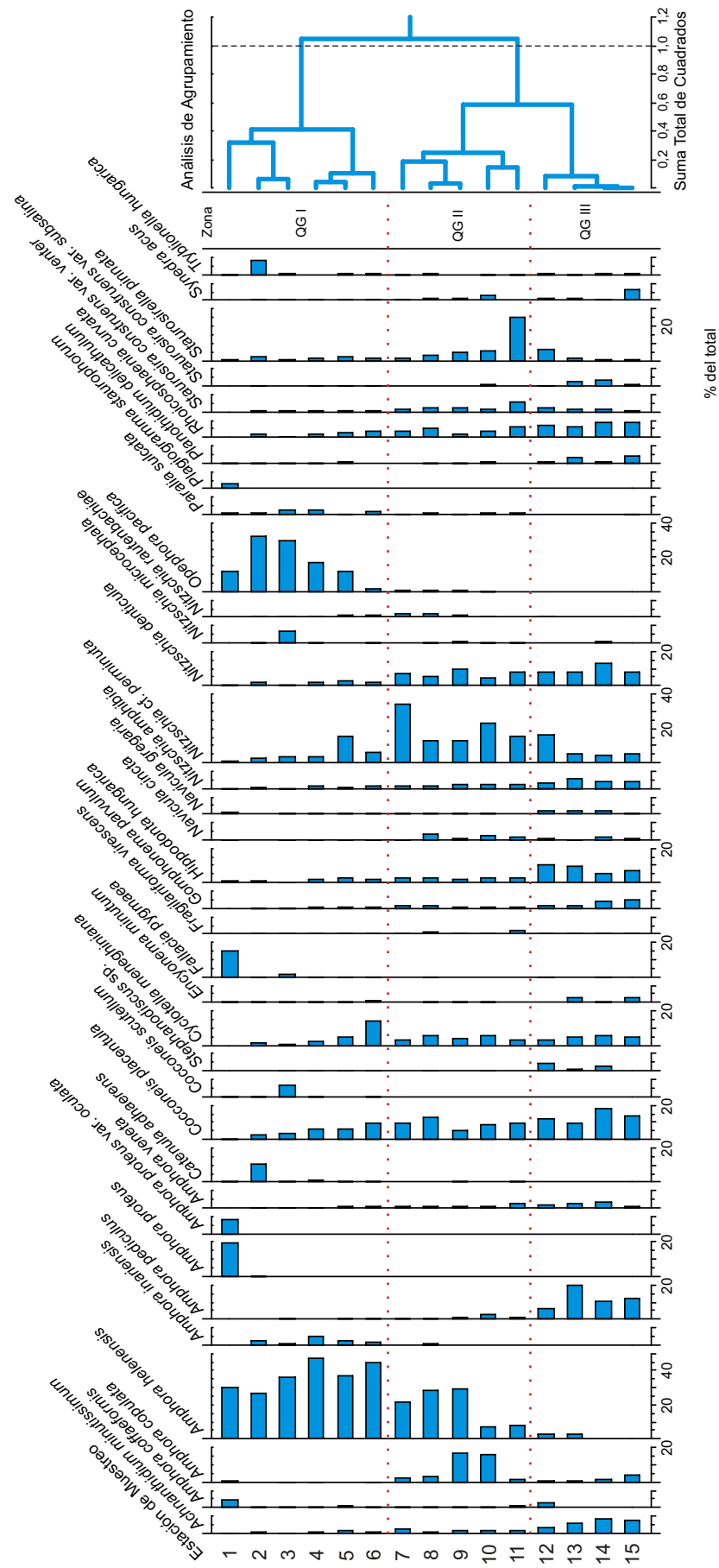


Figura 2.4- Diagrama de frecuencias relativas de las especies en sedimentos del río Quequén Salado.

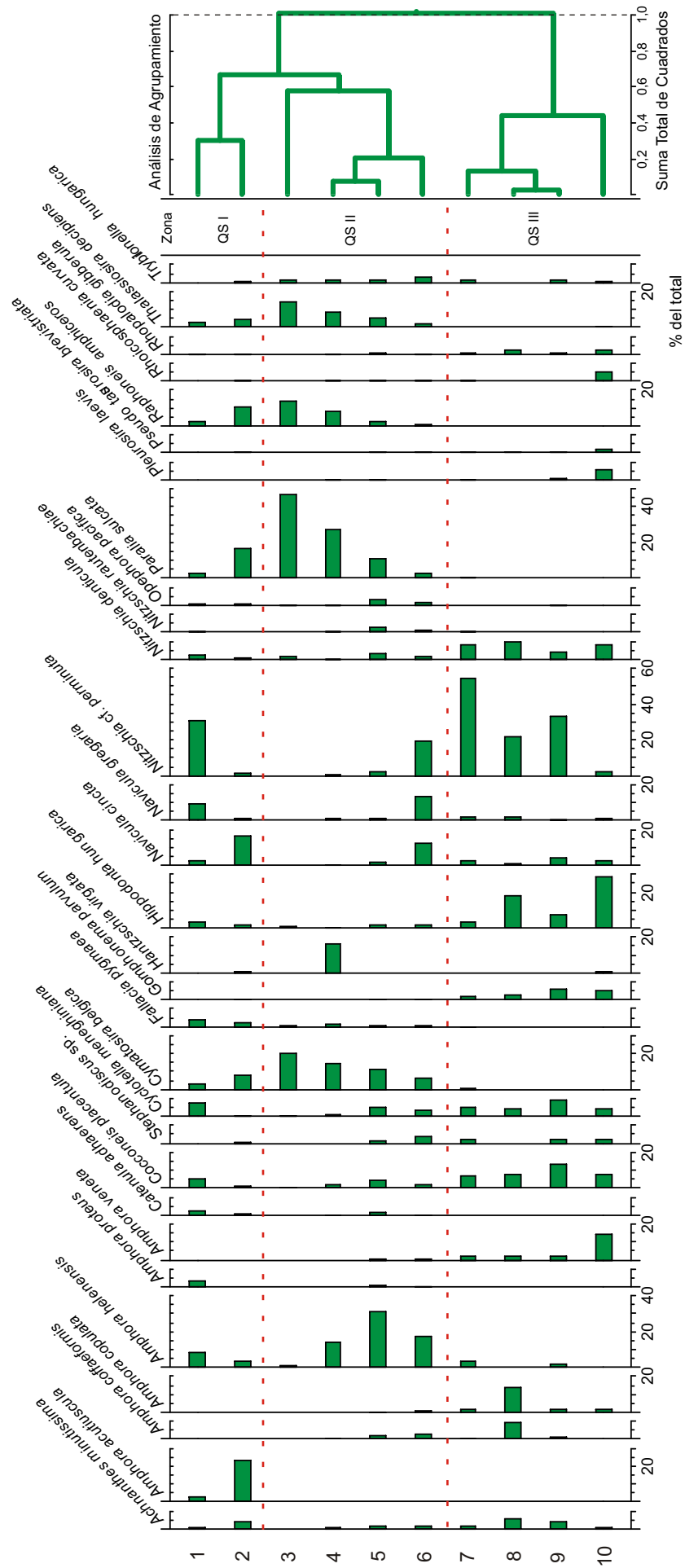


Figura 2.5- Valores de los parámetros ambientales medidos en la laguna costera Mar Chiquita.

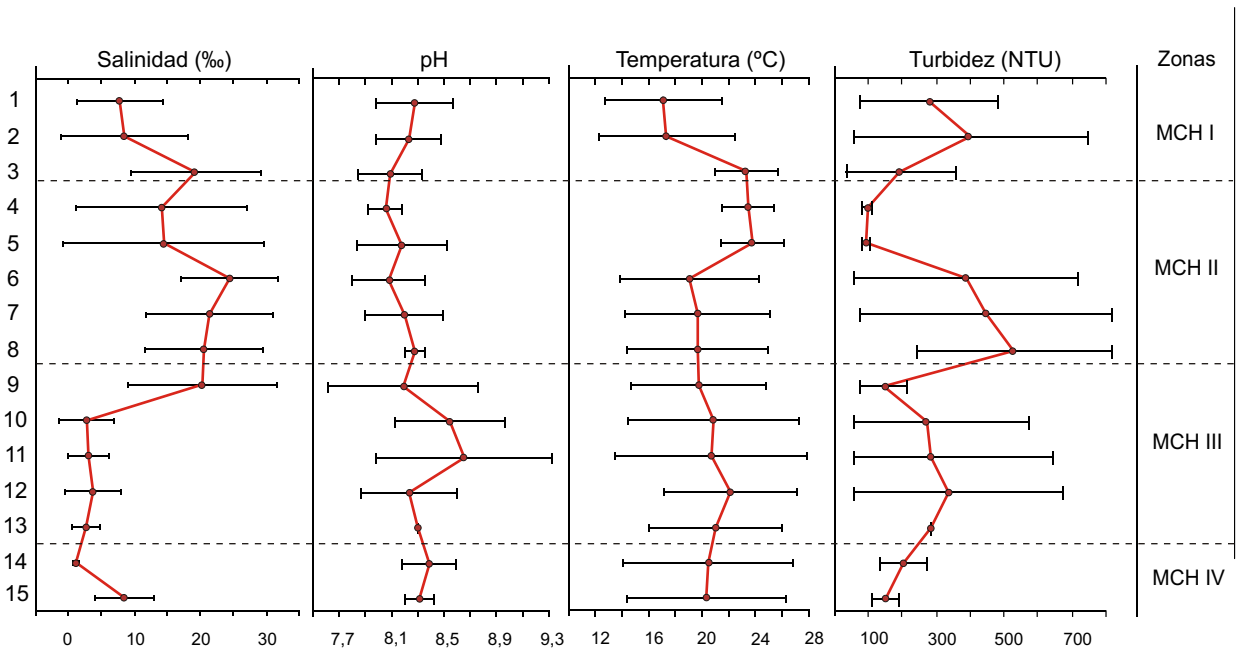
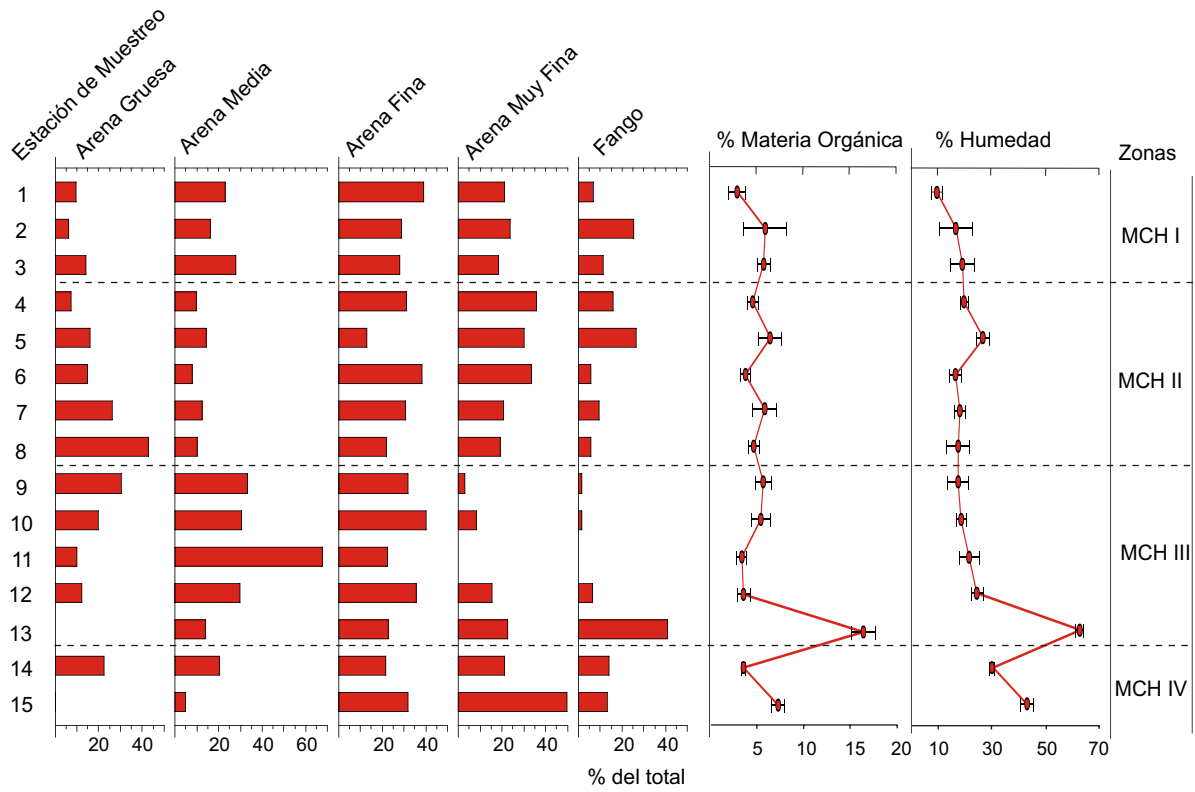


Figura 2.6- Valores de los parámetros ambientales medidos en el río Quequén Grande.

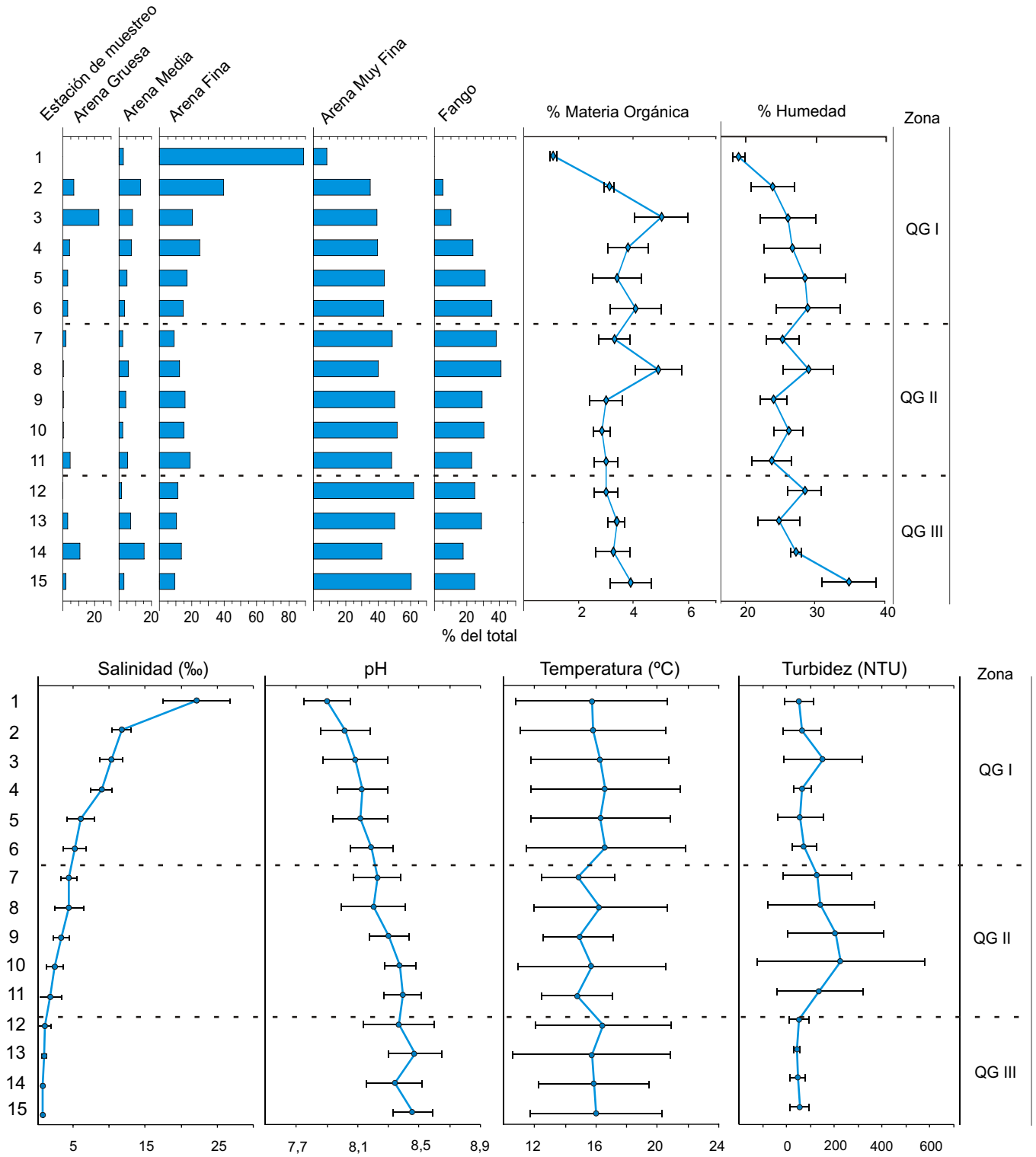


Figura 2.7- Valores de los parámetros ambientales medidos en el río Quequén Salado.

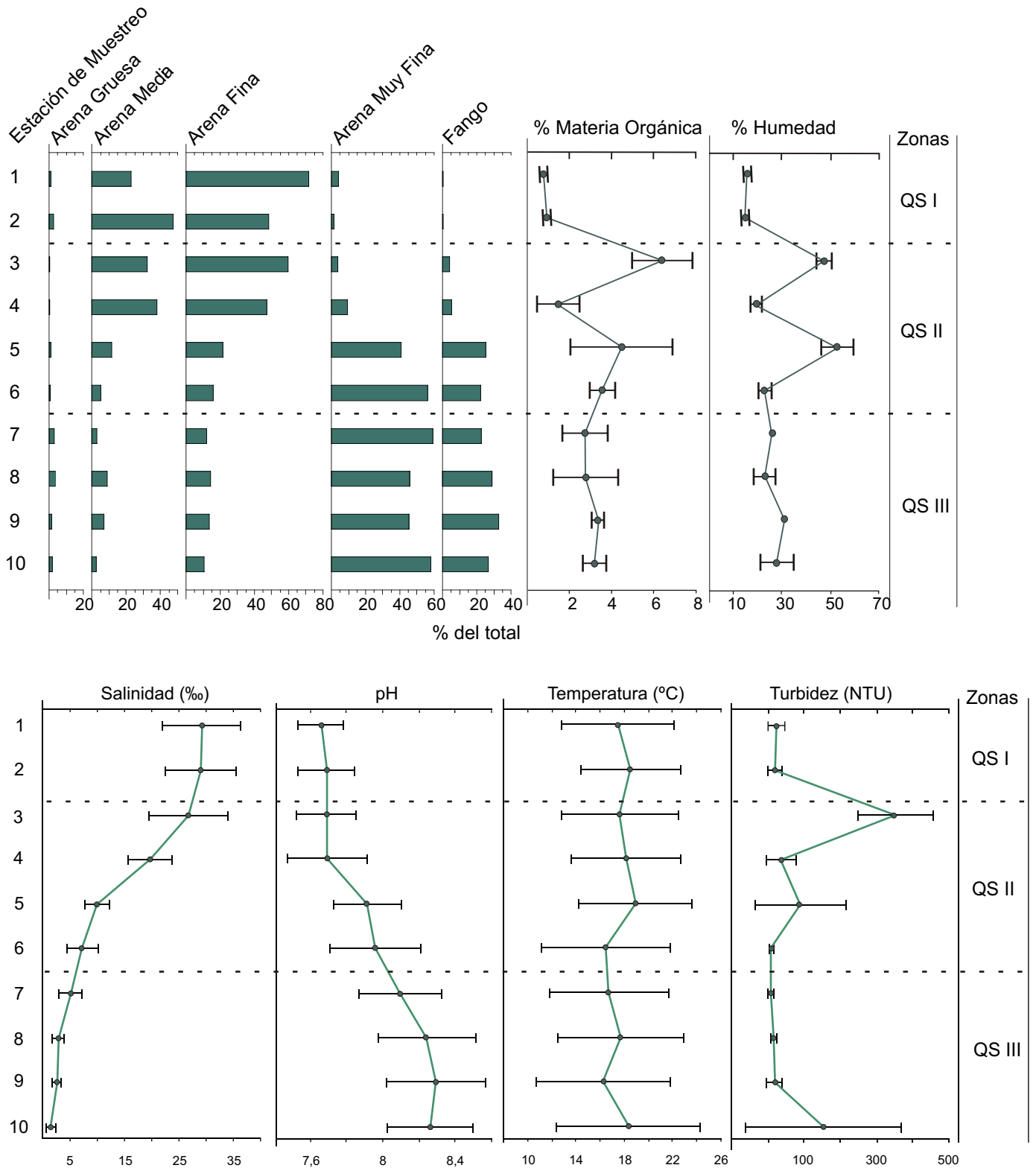


Figura 2.8- Resultados de la ordenación de DCA sobre los datos de (A) Mar Chiquita, (B) Quequén Grande, y (C) Quequén Salado.

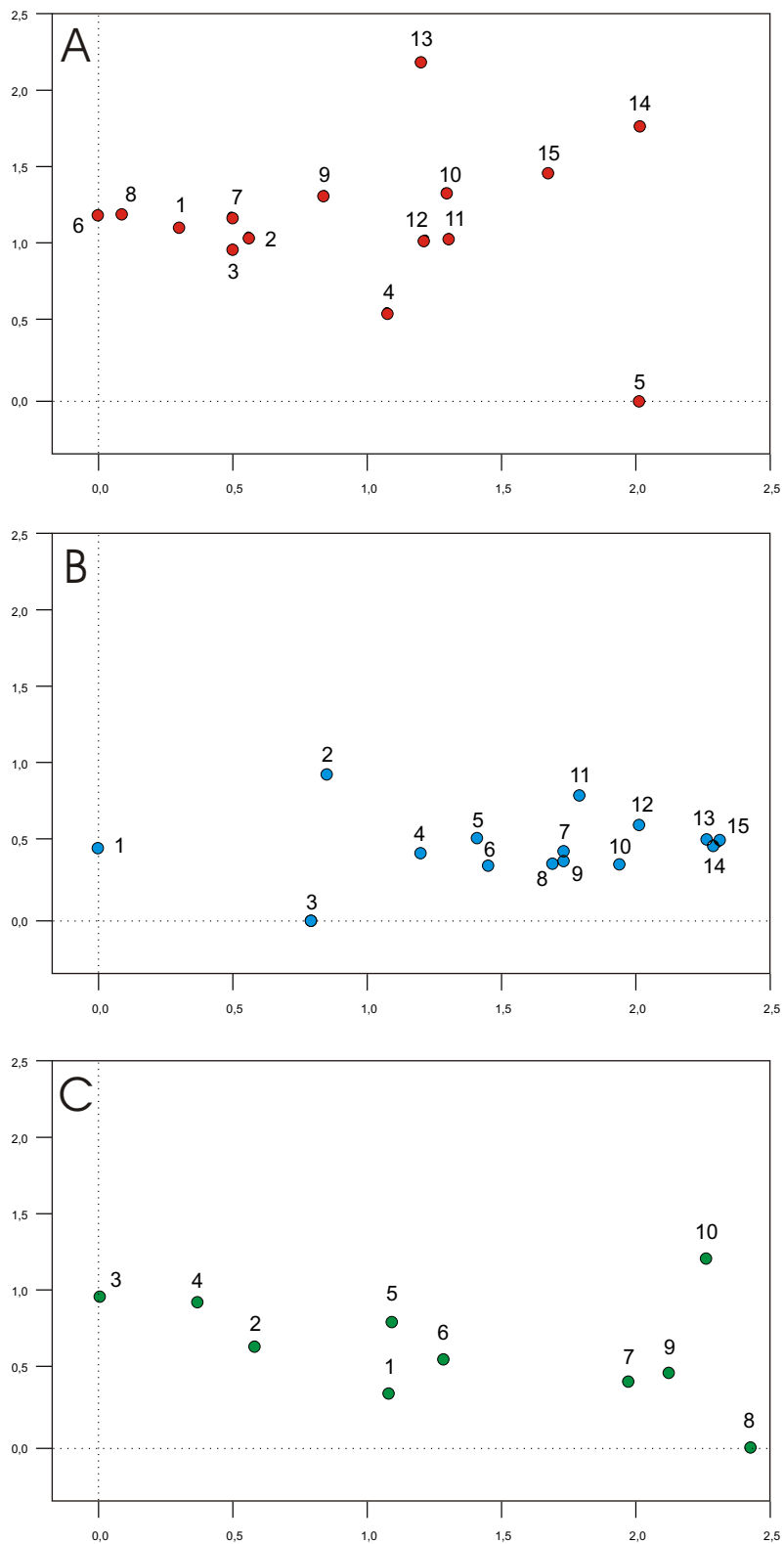


Figura 2.9- Resultados de la ordenación de CCA de los datos de (A) los sitios y (B) las especies de la laguna Mar Chiquita.

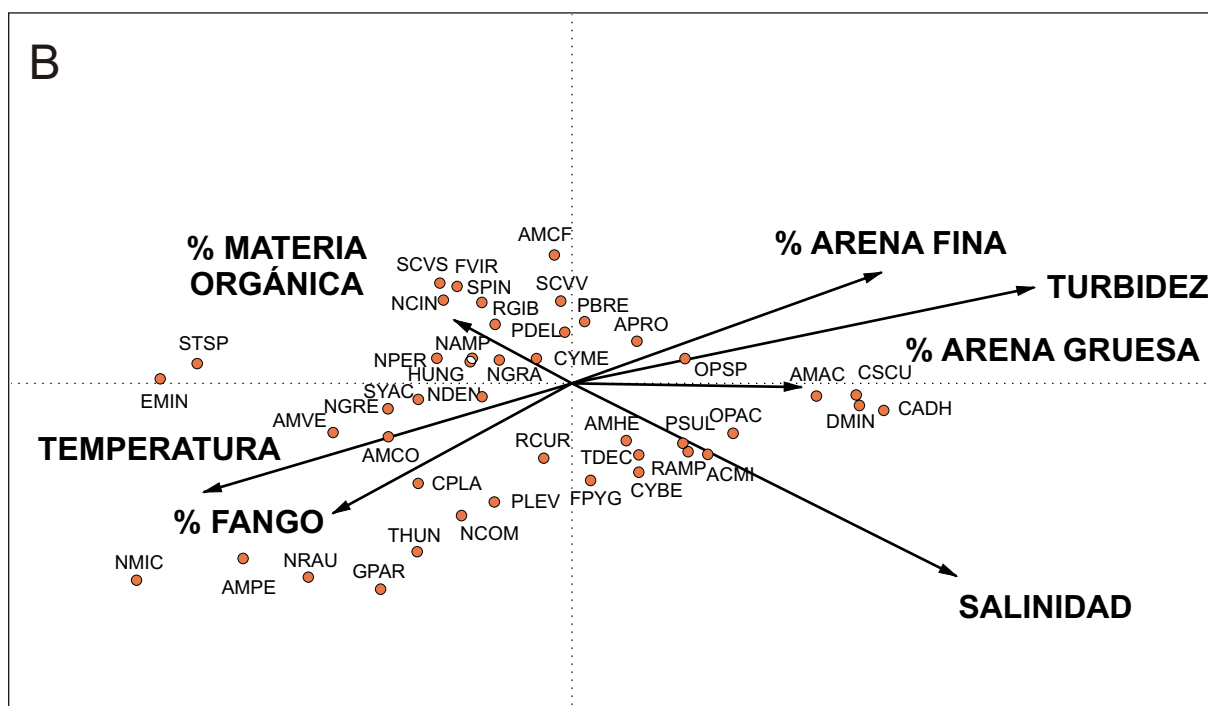
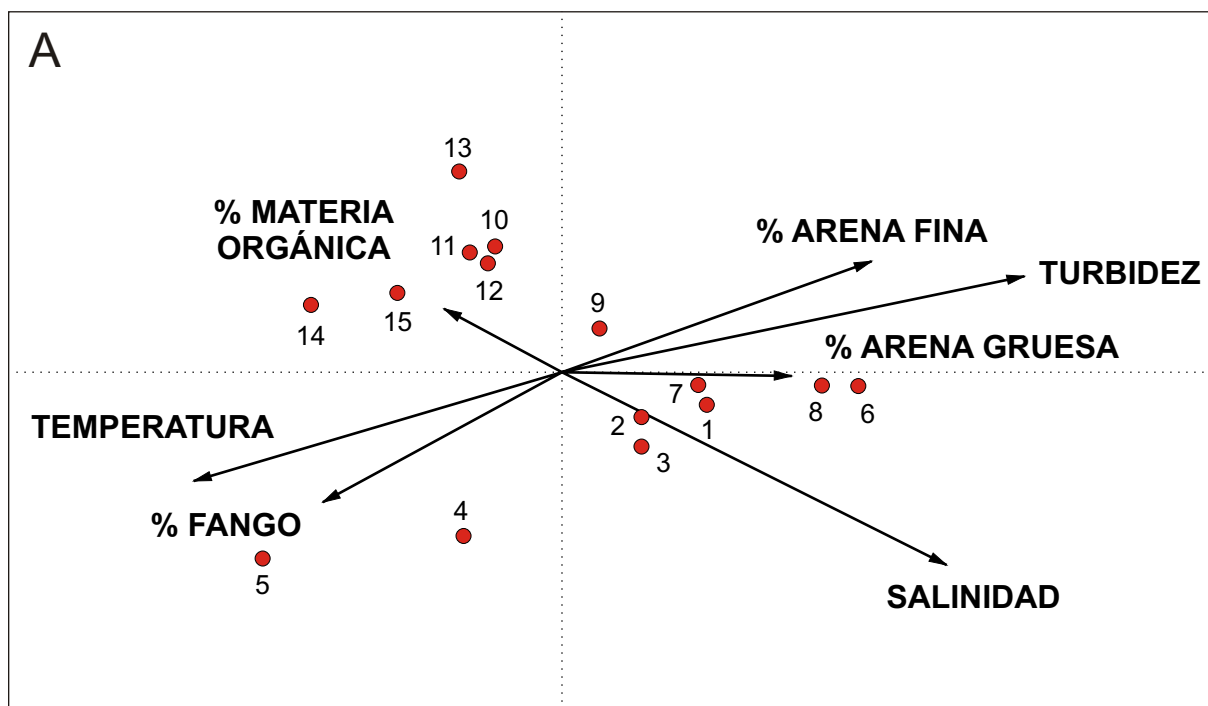


Figura 2.10- Resultados de la ordenación de CCA de los datos de (A) los sitios y (B) las especies del río Quequén Grande.

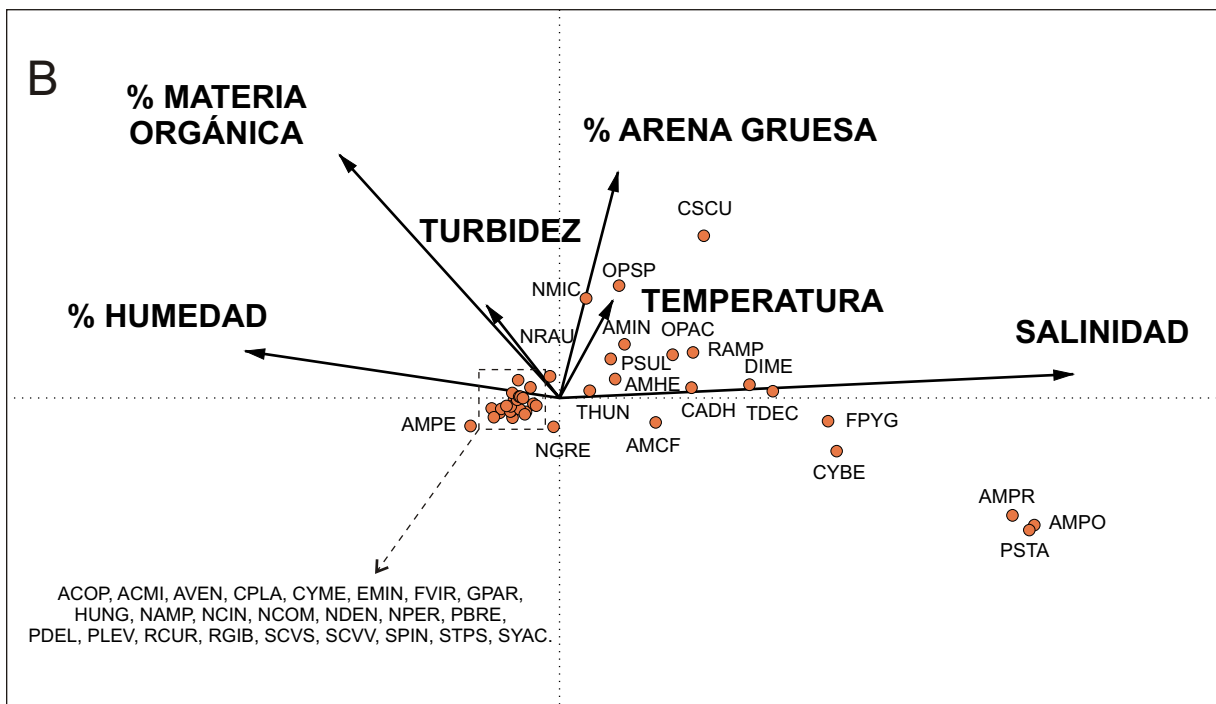
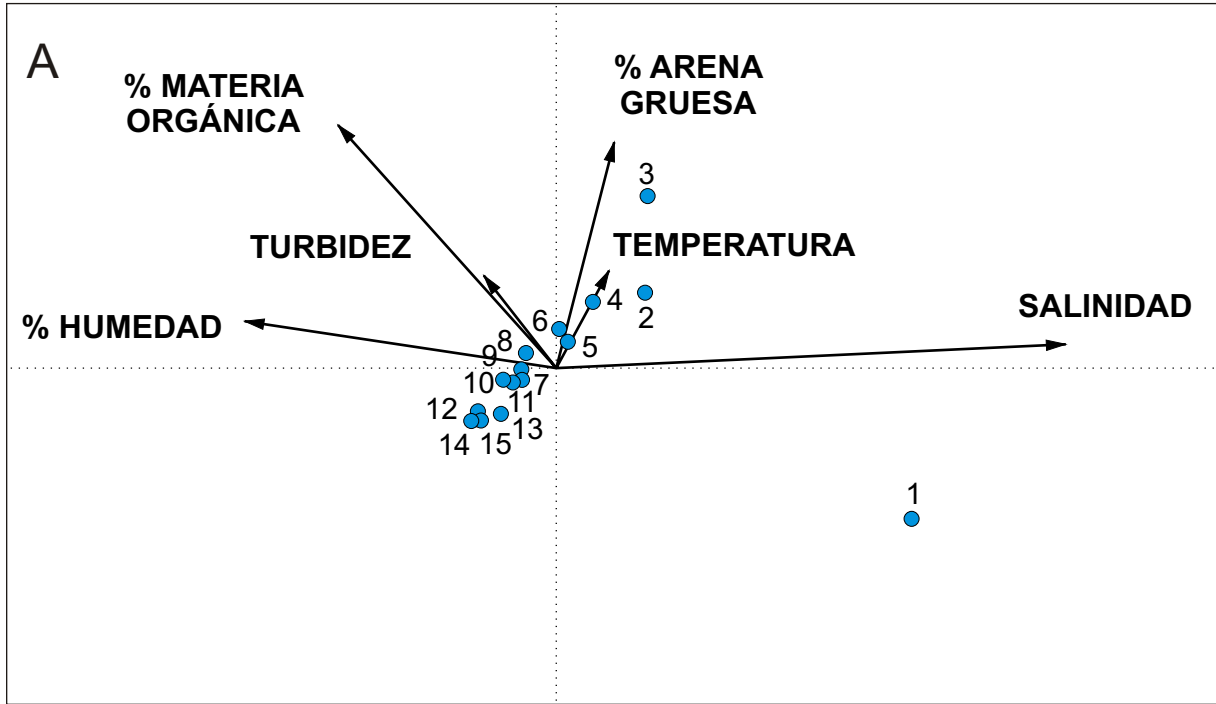
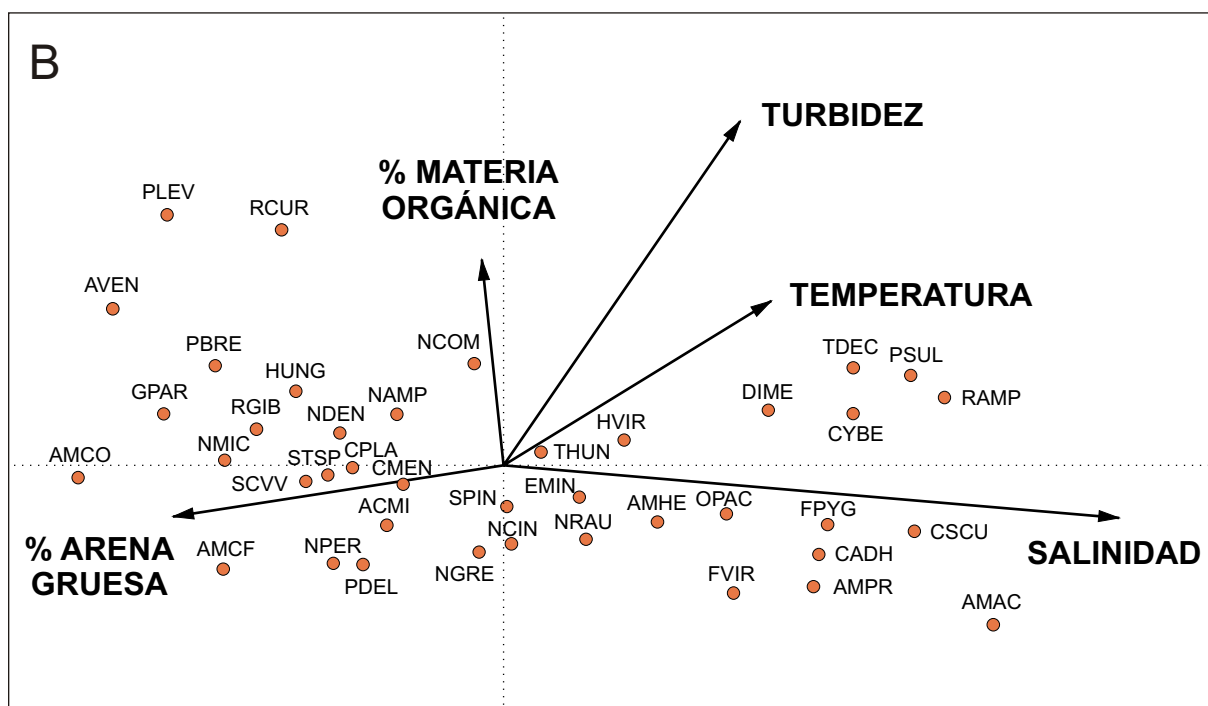
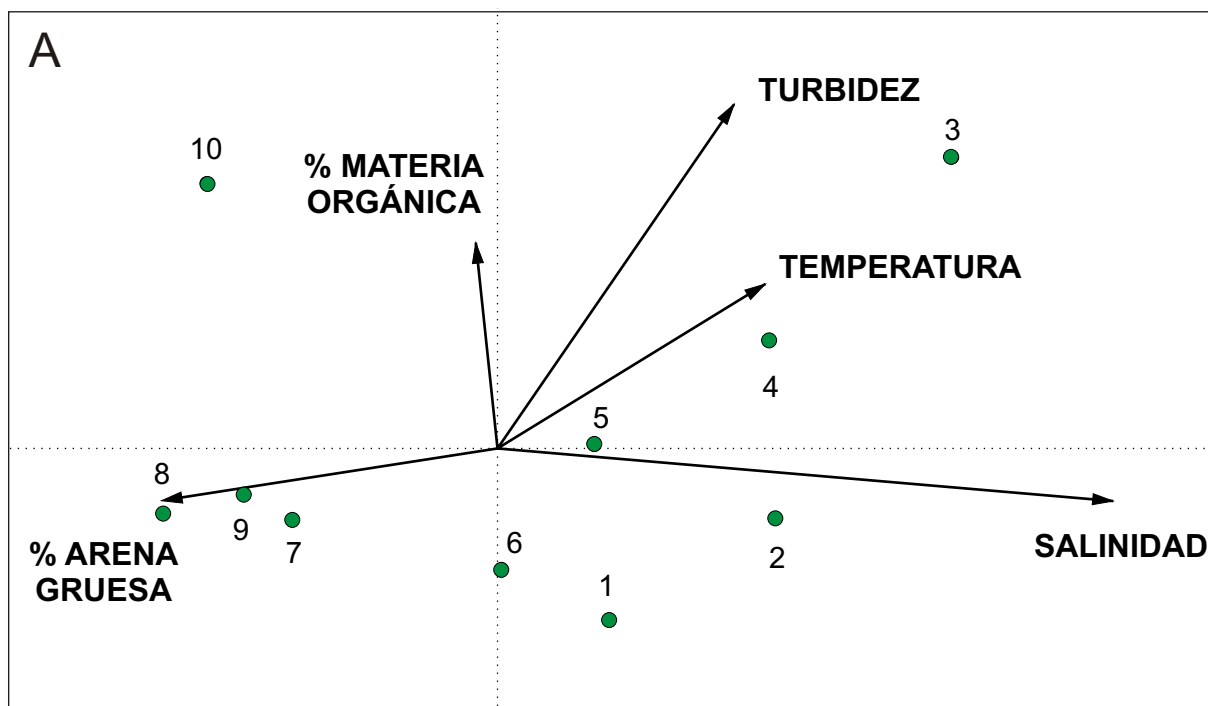


Figura 2.11- Resultados de la ordenación de CCA de los datos de (A) los sitios y (B) las especies del río Quequén Salado.



CAPÍTULO III

FUNCIONES DE TRANSFERENCIA DE SALINIDAD BASADAS EN DIATOMEAS

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, los estudios paleoecológicos han pasado de ser predominantemente cualitativos y descriptivos a convertirse en una ciencia analítica y cuantitativa mediante la cual es posible testear estadísticamente hipótesis críticas relativas al impacto de los cambios ambientales sobre los sistemas acuáticos (Birks, 2003). En este sentido, el avance más significativo en paleoecología cuantitativa ha consistido en la creación de una serie de bases de datos que reúnen información sobre la distribución de organismos bioindicadores y su relación con parámetros ambientales selectos (Birks, 2003). El análisis de estas bases de datos mediante métodos estadísticos específicos permitió transformar la información bioestratigráfica proveniente de secuencias fósiles en estimaciones cuantitativas de parámetros ambientales del pasado. Desde que Imbrie y Kipp (1971) presentaron el primer procedimiento numérico para la reconstrucción cuantitativa de paleoambientes a partir de los fósiles, se han desarrollado numerosas de estas técnicas, conocidas en la actualidad como *funciones de transferencia* (Birks, 1995).

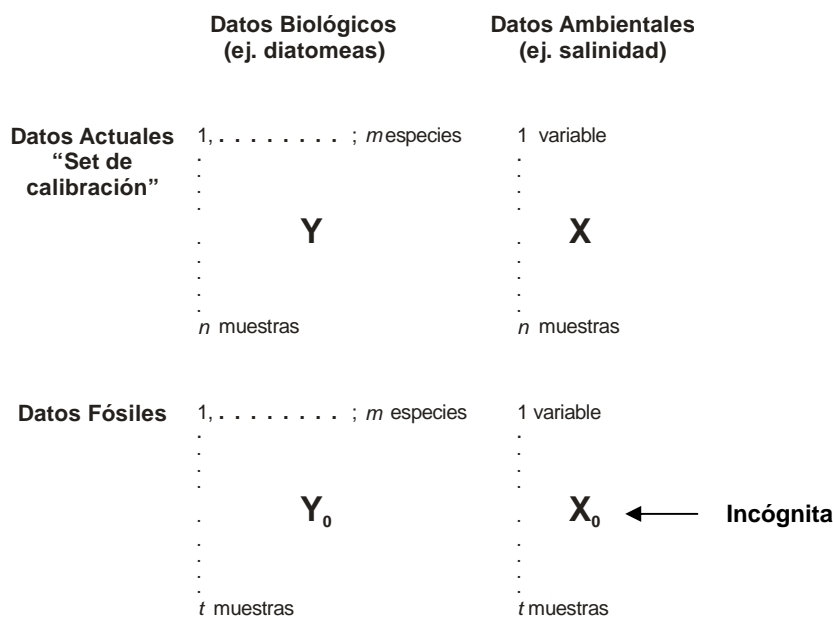
En ambientes costeros, se han diseñado una serie de funciones de transferencia basadas en diatomeas destinadas a la reconstrucción de variaciones en la salinidad (Juggins, 1992; Sherrod, 1999), profundidad (Campeau *et al.*, 1999; Ng y Sin, 2003) y rangos de mareas (Zong y Horton, 1999; Gehrels *et al.*, 2001; Sawai *et al.*, 2004). La aplicación de estas funciones de transferencia al registro fósil ha permitido reconstruir procesos ambientales costeros con alta resolución (*e. g.* Zong y Horton, 1998, 1999; Sawai *et al.*, 2004; Horton *et al.*, 2006).

Para desarrollar una función de transferencia es necesario que el parámetro a reconstruir presente una relación estadística robusta con las variables biológicas a utilizar (Birks, 2003). En este sentido, dado que un porcentaje significativo de la varianza en la distribución de las tanatocenosis diatómicas en estuarios del sudeste bonaerense estuvo condicionado por la salinidad, es posible utilizar la base de datos obtenida en el capítulo anterior para desarrollar una función de transferencia para este parámetro. En este capítulo se procederá al desarrollo de dicha función de transferencia. En una primera etapa se presentan los fundamentos, supuestos y requisitos básicos para su aplicación. En una segunda etapa, se aplican las técnicas estadísticas para la obtención y selección de un modelo de inferencia de paleosalinidades para el sudeste bonaerense y se evalúa la calidad de los resultados obtenidos. Con el fin de proveer información autoecológica de las especies, se calculan además los óptimos y tolerancias salinas para cada taxón en particular.

FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

Definición y fundamentos estadísticos

El razonamiento básico de las reconstrucciones cuantitativas basadas en funciones de transferencia puede resumirse de la siguiente manera (Birks, 1995): hay una o más variables ambientales X_0 a ser reconstruidas a partir de una asociación fósil Y_0 conformada por m especies distribuidas en t muestras. Para estimar los valores de X_0 , se modela la respuesta de las mismas m especies en relación con la o las variables ambientales (X) en ambientes actuales. Esto involucra la elaboración de una base de datos (conocida como *training set* o *set de calibración*) que reúne los datos de distribución de las m especies en sedimentos superficiales de ambientes actuales asociados a los valores medidos de los parámetros ambientales X en los mismos n sitios. La relación entre X e Y en el ambiente actual es modelada numéricamente, y la función de transferencia resultante es utilizada para transformar los datos fósiles Y_0 en estimaciones cuantitativas de las variables ambientales en el pasado X_0 . Este razonamiento puede sintetizarse en el siguiente esquema (modificado de Birks, 1995):



En síntesis, el método engloba dos etapas: la primera es la **regresión**, que consiste en estimar el óptimo ambiental de las especies a partir de las variables ambientales medidas en los sitios actuales, y la segunda la **calibración**, en la cual los óptimos y tolerancias de las especies calculados en la etapa de regresión son utilizados para estimar parámetros ambientales a partir de las asociaciones presentes en el registro fósil (Juggins, 1992).

Se han desarrollado numerosos métodos numéricos que permiten desarrollar funciones de transferencia, algunos de los cuales poseen una base teórica más fuerte que otros (Birks, 1995). La distinción mayor puede hacerse entre los modelos que asumen respuestas lineares y los que asumen respuestas

unimodales entre los organismos y su ambiente (Juggins, 1992). Los métodos lineales, que generalmente son los adecuados para el modelado de datos que cubren un rango de variación ambiental muy estrecho (ter Braak y Prentice, 1988), reúnen técnicas tales como Regresión Múltiple en base a especies individuales o grupos de especies, Análisis de Correlación Canónica y PLS (*Partial Least Squares*; Abdi, 2003). Los métodos para el análisis de especies que presentan curvas de respuesta unimodal pueden dividirse en dos tipos de modelos: ML (*Maximum Likelihood*) y WA (*Weighted Averaging*; ter Braak y Prentice, 1988). En la actualidad, las técnicas de WA-PLS (*Weighted Averaging Partial Least Squares*; ter Braak y Juggins, 1993), y su versión más simple, WA (*Weighted Averaging*; ter Braak y Looman, 1986), constituyen los modelos de regresión más robustos y simples disponibles para efectuar reconstrucciones cuantitativas (Birks, 1995; ter Braak *et al.*, 1993).

Supuestos Básicos

Existen cinco supuestos básicos a tener en cuenta a la hora de elaborar una función de transferencia (Imbrie y Webb, 1981; Birks *et al.*, 1990):

1. La distribución de los taxones modernos debe estar sistemáticamente relacionada con el ambiente en que viven.
2. La variable ambiental que se desea reconstruir debe ser un parámetro ecológico importante para el sistema de interés.
3. Las otras variables ambientales deben tener un efecto insignificante, o su relación con la variable de interés en el pasado debe haber sido equivalente a la actual.
4. Las especies en el registro fósil deben estar representadas en el modelo actual, y sus respuestas ecológicas a las variables ambientales de interés no deben haber cambiado en el tiempo representado por la asociación fósil.
5. La selección de los modelos matemáticos debe ser la adecuada para modelar la variable de interés, y las funciones de transferencia generadas deben poseer un poder predictivo lo suficientemente grande como para permitir reconstrucciones ajustadas del parámetro.

Requisitos de Aplicación

Para poder aplicar una función de transferencia al registro fósil es necesario cumplir con una serie de requisitos básicos (Birks, 1995):

1. Contar con un sistema biológico que produzca abundantes fósiles, que sean fácilmente identificables y que respondan a la variable de interés.

2. Poseer una base de datos actuales completa y representativa del rango probable de variación de los parámetros ambientales en el pasado. Esta deberá ser consistente en cuanto a la composición taxonómica, la nomenclatura específica y las metodologías aplicadas y provenir de un ambiente sedimentario homogéneo.
3. La matriz de datos fósiles a partir de la cual se realiza la reconstrucción paleoambiental debe ser comparable con la actual en cuanto a su taxonomía, calidad y ambiente sedimentario de origen.
4. Es fundamental contar con un buen control temporal de la secuencia fósil a estudiar.
5. Es necesario contar con modelos estadísticos robustos que permitan modelar relaciones unimodales entre las especies y su ambiente y que tengan en cuenta las propiedades estadísticas particulares de los datos biológicos.
6. Es necesario contar con estimaciones confiables del error de la predicción a realizar.
7. Los métodos numéricos aplicados deben ser teóricamente robustos, tanto estadística como ecológicamente. Deben ser además simples de entender, de aplicación sencilla y deben funcionar bien tanto con bases de datos pequeñas como grandes.
8. Los programas de computación necesarios para la aplicación de la técnica deben estar disponibles para la comunidad científica.

MATERIALES Y MÉTODOS

El set de calibración fue construido combinando las matrices de datos diatómicos y ambientales de los tres estuarios. Los datos combinados de los tres estuarios se analizaron por medio de técnicas de ordenación a fin de evaluar la relación de la matriz de datos diatómicos con los parámetros ambientales medidos en el set de calibración. La longitud del gradiente florístico se midió por medio de DCA. Los datos diatómicos fueron ordenados con respecto a los parámetros ambientales por medio de CCA (para detalles acerca de estas técnicas de ordenación ver Capítulo II). Por medio de DCCA (*Detrended Canonical Correspondence Analysis*) restringido a la salinidad se evaluó la relación entre el gradiente diatómico y el gradiente salino, a fin de decidir que método de regresión era el apropiado para modelar la relación diatomeas-salinidad. La significancia estadística de las ordenaciones se determinó por medio de análisis de permutación de Montecarlo (999 permutaciones, $p \leq 0,001$). Todas las ordenaciones se llevaron a cabo utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (ter Braak y Smilauer, 2002).

Dado que la longitud del gradiente en el DCCA fue cercana a 2 SD (2,13 SD; Figura 3.1A), tanto los métodos lineales como los unimodales resultan apropiados para el set de calibración. Por lo tanto, se aplicaron tanto modelos lineales (PLS) como unimodales (WA y WA-PLS) de regresión, y los resultados se compararon de manera tal de evaluar cual de estos modelos provee resultados más confiables. En este sentido, los análisis proveen varios estadísticos de regresión, incluyendo el coeficiente de determinación (r^2), el RMSEP (*root mean square error of prediction*) y un valor de desviación máxima (*maximum bias*). El r^2 representa la proporción de la varianza explicada por el modelo de regresión y constituye un buen estimador

del error aproximado de predicción cuando el modelo se aplica al registro fósil. El RMSEP se basa en la diferencia entre los valores de salinidad observados e inferidos, y es calculado eliminando las muestras del set de calibración una a una y prediciendo el valor de salinidad correspondiente en base al resto de las muestras. Este procedimiento es también conocido como “jack-knifing” (ter Braak y Juggins, 1993). La desviación máxima, por otro lado, es calculada como la diferencia entre las medias de los valores de salinidad observados y los inferidos (Birks, 1998). Mediante la comparación de los valores de estos estadísticos dados por los distintos modelos, es posible decidir cual de ellos se ajusta mejor a los datos y proveerá inferencias más ajustadas de la salinidad al ser aplicado al registro fósil. Los análisis de regresión se llevaron a cabo por medio del programa C² versión 1.4.3 (Juggins, 2003).

Se aplicó un modelo de regresión WA a fin de calcular los óptimos y tolerancias salinos de cada uno de los taxones presentes en el set de calibración. Para cada taxón se calculó además el número de muestras en la que fue registrado (N) y el índice N₂ de Hill (número de apariciones efectivas; Hill, 1973). Este índice provee una estimación del número de muestras que efectivamente contribuyó al cálculo del óptimo y tolerancia de cada especie. Los datos estimados a partir de una especie con un bajo valor de N o N₂ deben ser interpretados con cautela debido a su baja representatividad. Los resultados obtenidos permitirán realizar interpretaciones autoecológicas basadas en los requerimientos salinos de las especies en ambientes locales.

RESULTADOS

Ordenación

Dado que los resultados del DCA mostraron un gradiente florístico de 2,38 SD (Figura 3.1 B), el set de calibración combinando los sitios de los tres estuarios se analizó mediante CCA. Para evitar la multicolinealidad, los parámetros ambientales que presentaron altas correlaciones entre sí fueron eliminados del set de calibración. El análisis se llevó a cabo sobre una matriz reducida, utilizando sólo las variables que presentaron una correlación significativa con los datos biológicos ($p \leq 0,05$; *forward selection*). En orden de importancia estas fueron: salinidad (24%), arena gruesa (14%), temperatura (10%), arena fina (8%), materia orgánica (8%), turbidez (6%) y arena media (5%). Los autovalores de los dos primeros ejes del CCA ($\lambda_1 = 0,299$, $\lambda_2 = 0,198$) fueron comparables con los del DCA ($\lambda_1 = 0,351$, $\lambda_2 = 0,259$), indicando que las variables ambientales seleccionadas explican los principales gradientes biológicos en el set de calibración. Los primeros dos ejes del CCA explicaron el 32,3% de la varianza acumulada en los datos diatómicos y el 61,6 % en la relación diatomeas-ambiente (Tabla 3.1). La correlación especies-ambiente de los ejes 1 (0,94) y 2 (0,86) fue alta, lo que indica una fuerte relación entre las especies y las variables ambientales.

El diagrama de ordenación (Figura 3.2) permitió comparar la distribución de los sitios de los tres estuarios en relación a las variables ambientales. En el caso de Quequén Grande y Quequén Salado, los sitios dulceacuícolas se ordenaron a la izquierda del diagrama, y mostraron una mayor similitud entre sí que los de

la zona mareal. Los sitios correspondientes a la laguna costera Mar Chiquita se ordenaron aparte, en la esquina inferior derecha del diagrama, y mostraron una gran variabilidad en su distribución.

Regresión

Dado que la salinidad fue el factor que contribuyó en mayor parte a la explicación de la varianza en las asociaciones diatómicas, la posibilidad de utilizar esta variable en el desarrollo de una función de transferencia resultó confirmada. La relación entre los autovalores de los ejes 1 ($\lambda_1 = 0.250$) y 2 ($\lambda_2 = 0.301$) del CCA restringido a la salinidad presentó un valor alto (0,83), sugiriendo que la relación entre este parámetro y las variables biológicas es lo suficientemente robusta (Ng y Sin, 2003).

Los resultados de la aplicación de los distintos análisis de regresión a la matriz conjunta indicaron que el modelo que posibilitará una reconstrucción más ajustada de la salinidad es un WA-PLS de dos componentes (Tabla 3.2). Este modelo presentó el mayor valor de $r^2_{\text{jack-knifed}}$ (0,75), así como también el menor valor de $\text{RMSEP}_{\text{jack-knifed}}$ (4,42 ‰) y la menor desviación máxima (3,89 ‰). Sin embargo, los estadísticos indican que el modelo no es del todo satisfactorio, el valor de RMSEP obtenido representa un 15,7 % del gradiente salino total, mientras que la desviación máxima alcanzó un 13,5 %, lo que constituye un error muy alto a la hora de calcular paleosalinidades.

El análisis de los diagramas de salinidad inferida versus observada (Figura 3.3) reveló la existencia de varios *outliers* en el set de calibración, que podrían ser responsables del limitado desempeño del modelo. Por lo tanto, se corrió el modelo por segunda vez excluyendo varios sitios hasta obtener un modelo más ajustado. El mejor resultado se obtuvo al excluir 6 sitios (QS1, QG1, MCH 1, 2, 5 y 9). En este caso, se obtuvo un WA-PLS de cuatro componentes muy ajustado, con un alto valor de $r^2_{\text{jack-knifed}}$ (0,93), y un $\text{RMSEP}_{\text{jack-knifed}}$ mucho menor (2,16 ‰), que involucró un 7,5 % del gradiente salino total. El diagrama de salinidad observada versus inferida mostró además un mejor ajuste de los datos obtenidos, mientras que la salinidad residual (valores inferidos menos observados) estuvo entre ± 2 ‰ del valor observado en todos los casos (Figura 3.3).

Óptimos y Tolerancias Salinas de las Especies

El análisis de WA permitió estimar cuantitativamente la relación entre las especies y la salinidad. Sólo tres especies presentaron bajos valores de N y N₂: *Amphora* sp. 3, *Plagiogramma staurophorum* y *Hantzschia virgata* (Apéndice I). Debido a su escasa representatividad en el set de calibración, las preferencias salinas calculadas para estas especies deben ser tomadas con precaución.

De acuerdo a sus óptimos salinos, fue posible dividir a las especies tres grupos (Figura 3.4): un grupo dulceacuícola, con óptimos en aguas oligohalinas (hasta 5 ‰; Day, 1981), un grupo salobre, distribuido en aguas mesohalinas (5-18 ‰; Day, 1981), y un tercer grupo de especies polihalinas (18-30 ‰; Day, 1981). Además de por sus óptimos salinos, las especies pueden ser clasificadas por sus tolerancias a los cambios de

salinidad. En este sentido, la mayor parte de las especies presentó amplias tolerancias salinas, con rangos de entre 2,3 y 11,6 ‰, por lo cual pueden ser clasificadas como marcadamente eurihalinas (Denys, 1991/1992). Los menores rangos de tolerancia se encontraron en las especies de los extremos del diagrama, es decir, las especies dulceacuícolas y las polihalinas, en tanto que las especies con óptimos en aguas mesohalinas mostraron el mayor grado de eurihalinidad (Figura 3.4).

DISCUSIÓN

Los datos autoecológicos obtenidos en el presente capítulo revelaron la presencia de grupos de taxones estrechamente relacionados con la salinidad. Además de permitir el desarrollo de una función de transferencia, estos datos podrían resultar de gran utilidad para la reconstrucción cualitativa (autoecológica) de paleoambientes costeros en la región. Las clasificaciones autoecológicas de las especies provistas por autores europeos han sido extensamente utilizadas en Sudamérica (e.g. Espinosa *et al.*, 2003; García-Rodríguez *et al.*, 2004a, b). Sin embargo, estas clasificaciones fueron desarrolladas a partir de la recopilación de datos ecológicos de las especies en ambientes europeos (Kolbe, 1927; Hustedt, 1957; Simonsen, 1962). La existencia de diferencias en la ecología entre cepas morfológicamente idénticas de la misma especie con diferente origen geográfico plantea un problema para la aplicación de estos códigos fuera de Europa. Estas diferencias han sido también observadas entre especies simpátricas, sexualmente incompatibles, que morfológicamente parecen ser la misma especie (Williams, 1964; Cox, 1994; Clavero *et al.*, 2000). Los resultados experimentales sugieren que no todas las especies se comportan como grupos fisiológicamente homogéneos con respecto al gradiente salino (Clavero *et al.*, 2000). Dado que la paleoecología de diatomeas depende completamente de la morfología frustular, estos problemas pueden llevar a la pérdida de la información provista por algunos taxones y a interpretaciones sesgadas (Denys, 1991/1992). En este sentido, resulta fundamental contar con datos autoecológicos de los taxones diatómicos obtenidos en la región de estudio a fin de realizar interpretaciones paleoambientales más ajustadas.

Sin embargo, la aplicación de criterios autoecológicos a la interpretación paleoambiental tiene sus limitaciones y debe ser tomada con cautela. Para emplear esta metodología resulta fundamental clasificar a las especies en categorías autoecológicas, lo cual permite explorar las tendencias generales en la distribución de las especies con requerimientos ecológicos similares a lo largo del espectro estratigráfico (Vos y De Wolf, 1993). Sin embargo, si bien en cierta medida estos límites ecológicos pueden ser delineados, en la naturaleza se observan reemplazos graduales de especies a lo largo del gradiente salino, y muchas especies presentan una gran adaptabilidad a condiciones de salinidad variables, lo que hace difícil encuadrarlas en un grupo en particular (Denys y De Wolf, 1999). Los resultados del presente capítulo son un ejemplo de dicho continuo ambiental, si bien los óptimos calculados para las especies permiten definir grupos característicos indicadores de ambientes con distinta salinidad dentro de los estuarios, la mayor parte de las especies mostraron amplias tolerancias salinas, lo que dificulta su ubicación en un grupo en particular. Esta dificultad

para asignar sin ambigüedades una especie a una categoría individual constituye uno de los principales problemas en la clasificación autoecológica (Battarbee *et al.*, 1999).

Los resultados de los análisis de CCA efectuados para cada estuario en particular (Capítulo II), así como también sobre la matriz que integra los datos de los tres ambientes, demuestran que la distribución de las asociaciones diatómicas está controlada principalmente por la salinidad. Dado que el requisito más importante a tener en cuenta a la hora de emplear microfósiles para determinar cuantitativamente parámetros ambientales en el pasado consiste en un ajustado conocimiento de su relación en ambientes modernos (Horton *et al.*, 2006), es posible utilizar las tanatocenosis diatómicas presentes en sedimentos estuáricos bonaerenses como análogos actuales en el desarrollo de funciones de transferencia de salinidad. El desarrollo de técnicas de función de transferencia provee una metodología cuantitativa robusta para reconstruir paleosalinidades a partir de diatomeas estuáricas (Juggins, 1992). La precisión de los valores reconstruidos depende de la composición del set de calibración y la selección del modelo de regresión apropiado. En este estudio, los mejores parámetros estadísticos fueron producidos por un modelo de WA-PLS de cuatro componentes, la cual mostró un alto coeficiente de determinación ($r^2 = 0,93$) y salinidades residuales de ± 2 %, lo que sugiere un buen ajuste del modelo para inferir paleosalinidades. La precisión del modelo es comparable con la de otras funciones de transferencia desarrolladas para inferir salinidades en marismas de Norteamérica (Sherrod, 1999) y en el Reino Unido (Juggins, 1992), lo que sustenta los resultados obtenidos en este estudio.

Más allá de los buenos resultados obtenidos, el modelo debe ser interpretado con precaución, dado que muchos factores pueden afectar la precisión de las reconstrucciones de salinidades y sus interpretaciones paleoecológicas (Horton *et al.*, 2006). Primero, la base de datos es relativamente pequeña. En este sentido, los resultados podrían ser mejorados mediante la incorporación de nuevos ambientes estuáricos al modelo. Por otro lado, alteraciones tafonómicas relacionadas con la acción de corrientes y mareas suelen jugar un rol importante en el control de la distribución de los ensamblajes diatómicos en estuarios (Juggins, 1992). Las valvas pueden ser erosionadas, transportadas, mezcladas con individuos autóctonos y depositadas en la superficie del depósito (Juggins, 1992). Sin embargo Sherrod (1999) demostró que esta mezcla de diatomeas autóctonas y alóctonas se produce de manera predecible a lo largo de las marismas, y no enmascara totalmente la información ambiental contenida en los ensamblajes. Los resultados obtenidos en el Capítulo I sugieren que los ensamblajes diatómicos preservados en sedimentos superficiales de estuarios bonaerenses reflejan estrechamente el gradiente salino, siendo muy poco el porcentaje de información que se pierde como resultado de la acción de procesos tafonómicos. Por lo tanto, estos ensamblajes pueden ser utilizados de manera confiable en la elaboración de funciones de transferencia, sin afectar significativamente la precisión de las reconstrucciones.

Tanto la función de transferencia como los datos autoecológicos obtenidos serán utilizados para reconstruir paleosalinidades en secuencias sedimentarias costeras de la región. Los datos autoecológicos obtenidos permitirán ajustar las interpretaciones cualitativas mediante la incorporación de información ecológica de los taxones en ambientes locales. Por otro lado, la aplicación de la función de transferencia de

salinidad derivada en este capítulo proveerá estimaciones cuantitativas ajustadas que permitirán reconstruir cambios en las paleosalinidades ocurridos durante el Holoceno en la costa argentina.

Tabla 3.1- Estadísticos del CCA con la matriz de variables ambientales reducida para la matriz conjunta de los tres estuarios.

Eje CCA	1	2
Autovalores (λ)	0,299	0,198
% Acumulado de la varianza:	17,25	12,39
- en los datos de especies	19,4	32,2
- en la relación especies - variables ambientales	37,0	61,6
Correlación especies - variables ambientales	0,940	0,863

Tabla 3.2- Estadísticos de los distintos modelos de regresión para A) el set de calibración completo y B) el set de calibración excluyendo 6 sitios (MCH 1, 2, 5, 9; QS 1 y QG 1)

Modelo	Sin Jack-Knifing			Con Jack-Knifing		
	RMSE	r^2	Desviación Máxima	r^2	Desviación Máxima	RMSEP
A						
WA-INV	4,17	0,76	6,0	0,68	8,70	4,90
WA-CLA	4,76	0,76	5,4	0,69	6,23	5,13
WAT-INV	4,15	0,77	6,1	0,60	10,9	5,50
WAT-CLA	4,73	0,77	5,8	0,61	8,21	5,60
WAPLS-1	4,17	0,76	5,8	0,67	8,57	4,94
WAPLS-2	3,12	0,87	4,1	0,75	3,89	4,42
WAPLS-3	2,78	0,89	4,5	0,75	4,71	4,44
PLS-1	5,19	0,64	10,4	0,50	13,54	6,13
PLS-2	4,18	0,76	4,54	0,58	8,09	5,57
PLS-3	3,39	0,84	3,43	0,60	7,41	5,45
B						
WAPLS-1	2,14	0,93	2,17	0,88	5,03	2,83
WAPLS-2	1,35	0,97	1,80	0,91	3,13	2,41
WAPLS-3	1,14	0,98	1,55	0,92	4,04	2,29
WAPLS-4	0,98	0,98	1,82	0,93	3,47	2,16
WAPLS-5	0,79	0,99	1,54	0,92	3,79	2,28

Figura 3.1- Resultados de las ordenaciones de (A) DCCA y (B) DCA de los sitios de Mar Chiquita (triángulos rojos), Quequén Grande (cuadrados azules) y Quequén Salado (círculos verdes).

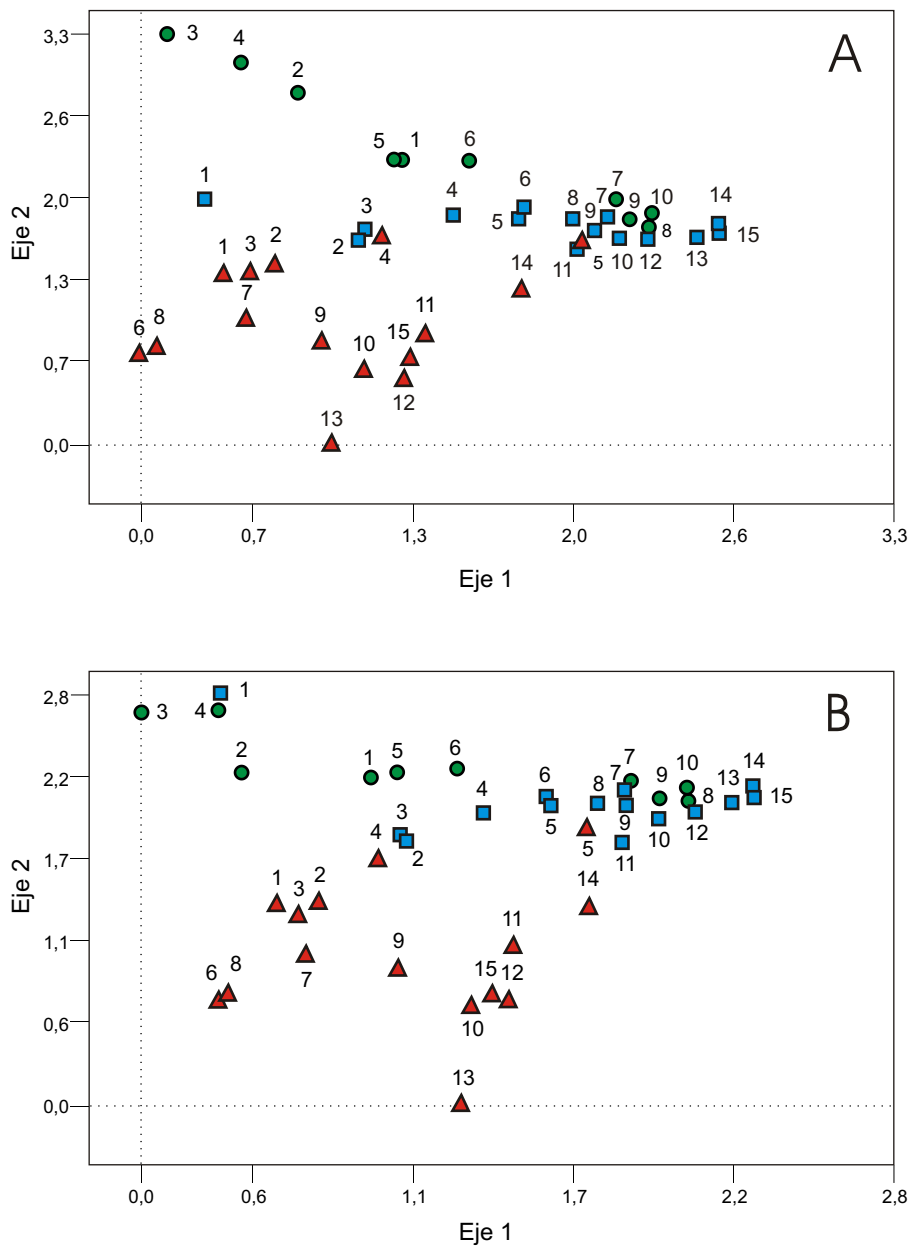


Figura 3.3- Gráficos de salinidad inferida versus observada para (A) la matriz de datos completa, y (B) la matriz de datos con sitios selectos excluidos. Los sitios eliminados en el segundo gráfico se resaltan en el primero.

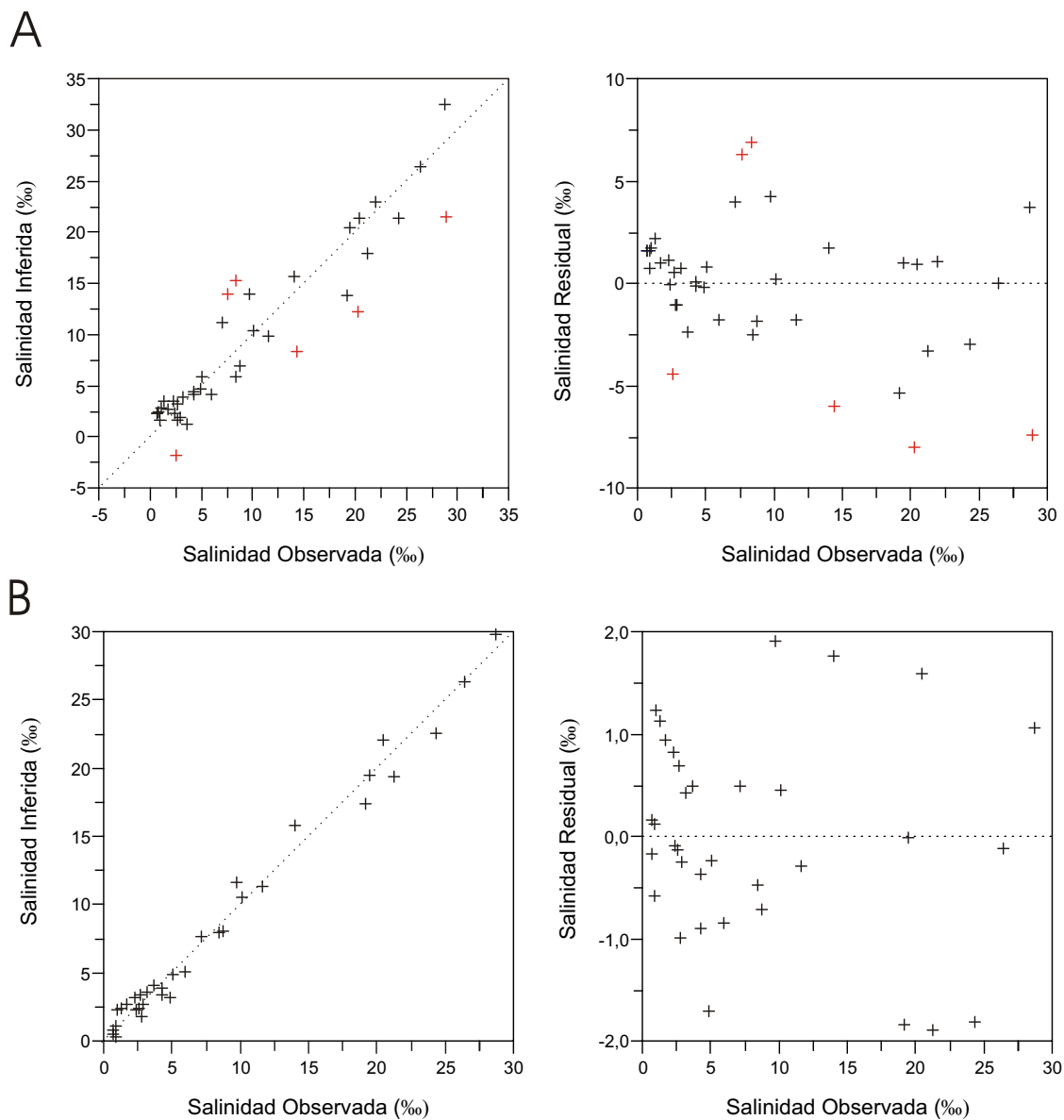
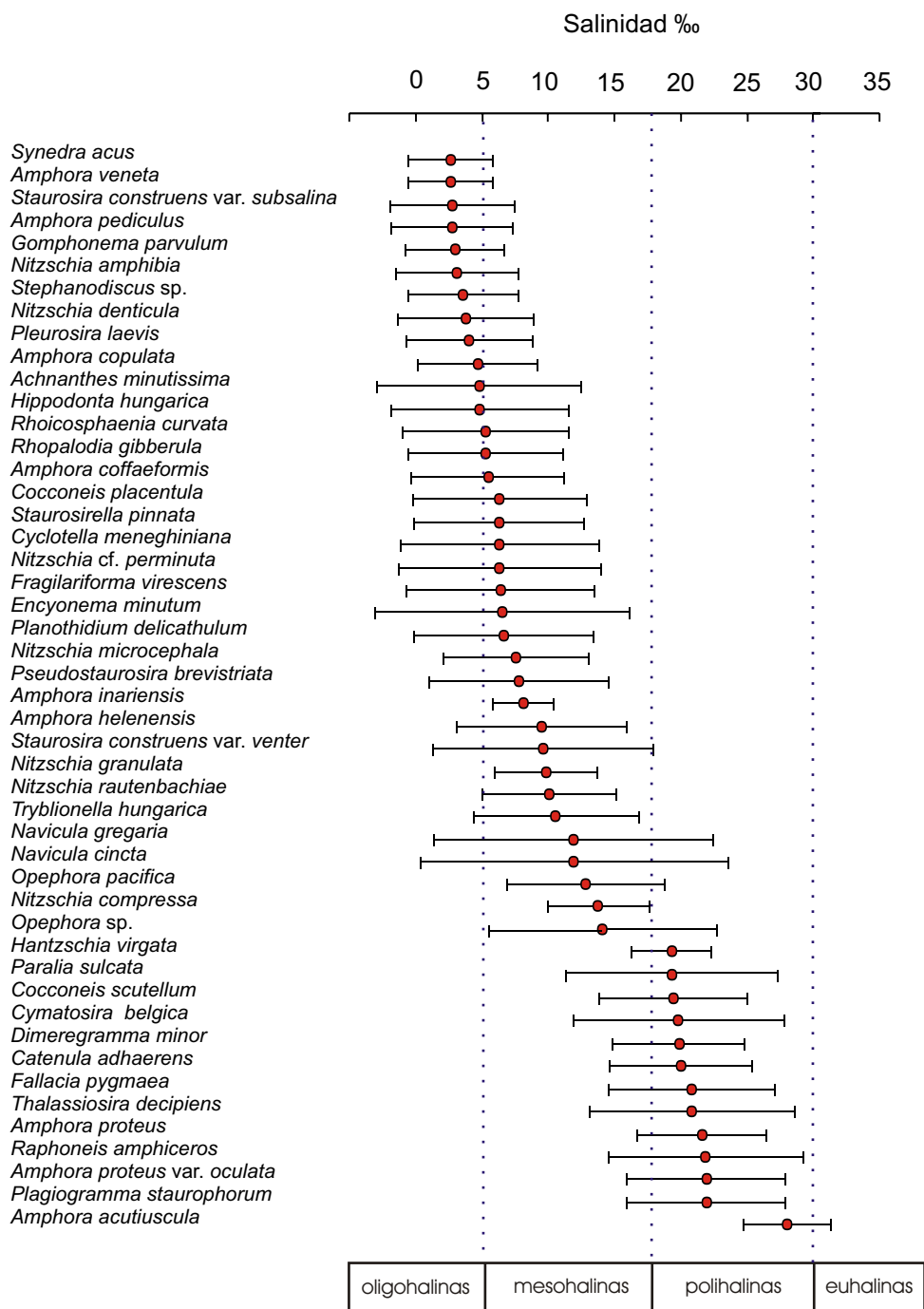


Figura 3.4- Lista de especies incluidas en la función de transferencia y sus correspondientes óptimos y tolerancias calculados por WA. Clasificación salina de acuerdo a Day (1981).



SEGUNDA PARTE

DIATOMEAS FÓSILES

INTRODUCCIÓN

En esta segunda etapa se estudiaron las asociaciones de diatomeas fósiles presentes en dos secuencias holocenas del sudeste de la provincia de Buenos Aires. El análisis se realizó a través de métodos cualitativos, semi-cuantitativos y cuantitativos. El objetivo principal fue comprender el significado paleoecológico de las asociaciones de diatomeas holocenas y comparar los resultados obtenidos con los procedentes del análisis de los estuarios actuales llevado a cabo en la primera etapa. Para ello, se aplicó la función de transferencia formulada en el Capítulo III y se utilizó la información referente a los óptimos y tolerancias salinas de las especies previamente calculados. Las interpretaciones paleoambientales derivadas de las aproximaciones autoecológicas y sinecológicas aplicadas fueron discutidas y comparadas.

Esta Segunda Parte consta de dos capítulos, cada uno de los cuales consiste en el análisis e interpretación de una secuencia holocena de la provincia de Buenos Aires ubicadas en el río Quequén Grande y la laguna Mar Chiquita. En el **Capítulo IV** se analizó un perfil aflorante en la cuenca media del río Quequén Grande y en el **Capítulo V** un testigo sedimentario extraído en la zona norte de la laguna costera Mar Chiquita. La información obtenida a partir de las secuencias analizadas se integró luego con datos provenientes de otras secuencias y otros indicadores a fin de interpretar los cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno en un contexto regional.

METODOLOGÍA DE TRABAJO

Tareas de Campo y Laboratorio

En el río Quequén Grande se muestreó un perfil expuesto, según los cambios litológicos observados en el campo (Figura 1). En la laguna costera Mar Chiquita se extrajo un testigo sedimentario hincando un tubo de aluminio de 7 cm de diámetro con un equipo Vibracoring (Figura 2). La secuencia fue sub-muestreada en el laboratorio cada 1 cm y se seleccionaron 44 muestras (distanciadas 2-5 cm entre sí) para el análisis diatómico. En el laboratorio, las muestras de ambas secuencias se sometieron al mismo procesamiento descrito para los ensambles actuales (ver página 18), a fin de obtener preparados definitivos para el posterior análisis microscópico. En cada preparado

se contaron un mínimo de 300 valvas con un aumento de 1000X. En el caso del testigo obtenido en la laguna Mar Chiquita, algunos niveles resultaron escasos en frústulos diatómicos, por lo que se contó un mínimo de 200 valvas por preparado. Para la determinación específica se utilizó la misma bibliografía citada en las páginas 18-19 (Capítulo I).

Análisis de Datos

Sólo las especies que alcanzaron frecuencias relativas $\geq 2\%$ en al menos una muestra fueron incluidas en los análisis estadísticos. Con el fin de estabilizar la varianza de los datos biológicos, las frecuencias relativas de las especies fueron transformadas a su raíz cuadrada (Bigler *et al.*, 2006). A fin de dividir las secuencias en zonas diatómicas se aplicó un Análisis de Agrupamiento respetando el orden estratigráfico de las muestras, utilizando el programa TGVIEW versión 2.0.2 (Grimm, 2004). El análisis se llevó a cabo utilizando como medida de distancia entre las muestras la Distancia Euclidiana, sin transformación de los porcentajes, y estableciendo como criterio para la demarcación de las zonas una suma total de cuadrados igual a 5.

La función de transferencia se aplicó a las asociaciones de diatomeas fósiles utilizando el programa C² versión 1.4.3 (Juggins, 2003). La composición de los ensamblajes modernos fue comparada con la de las asociaciones fósiles por medio de DCA, utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (ter Braak y Smilauer, 2002)

El análisis sinecológico de las secuencias se complementó con una aproximación autoecológica. A tal fin, las especies dominantes fueron clasificadas de acuerdo a sus tolerancias salinas y modos de vida utilizando la información obtenida en los capítulos anteriores complementada con la provista por De Wolf (1982), Vos y De Wolf (1988, 1993), Denys (1991/1992) y Van Dam *et al.* (1994). La distribución de los distintos grupos ecológicos a lo largo de cada una de las secuencias se graficó por medio del programa TGVIEW versión 2.0.2 (Grimm, 2004).

Figura 1 - Perfil Puente Taraborelli, río Quequén Grande.



Figura 2 - Extracción del testigo La Lagunita, laguna Mar Chiquita.



CAPITULO IV

PERFIL RÍO QUEQUÉN GRANDE

INTRODUCCIÓN

En el río Quequén Grande se han llevado a cabo estudios paleoecológicos que han permitido reconstruir los cambios ambientales relacionados con las fluctuaciones del nivel del mar ocurridas durante el Holoceno. Estos estudios involucraron análisis sedimentológicos y de distintos indicadores biológicos (diatomeas, moluscos y ostrácodos) en dos secuencias estratigráficas aflorantes a 2 y 32 km de la desembocadura. La primera secuencia, denominada *Astillero Vanoli*, se encuentra emplazada en la zona estuárica del río, en las proximidades del sitio de muestreo N° 3 (Figura 4.1). La secuencia tiene 2 m de potencia y la naturaleza estuárica de sus sedimentos se determinó en base a estudios geológicos y micropaleontológicos (Isla *et al.*, 1986; Fasano *et al.*, 1987). La secuencia fue datada entre 7.640 ± 90 años ^{14}C A.P. y 5.340 ± 80 años ^{14}C A.P. Los estudios paleoecológicos llevados a cabo sobre diatomeas (Espinosa, 1988, 1998), ostrácodos (Ferrero, 1996, 2006) y moluscos (Golfieri *et al.*, 1998; De Francesco y Zárate, 1999, 2001) han permitido reconocer diferentes etapas en la evolución del estuario durante el Holoceno. Éste se inició con posterioridad a los 7.130 ± 90 años ^{14}C A.P. Desde ese momento y hasta los 5.340 ± 80 años ^{14}C A.P. se produjo un cambio hacia condiciones de mayor influencia marina y mayor energía (laguna estuarina), que remata en un ambiente de playa hacia el tope de la secuencia.

El segundo perfil estudiado, denominado *La Horqueta II*, consiste en una secuencia aluvial de 2,5 m de potencia que aflora en el segmento medio de la cuenca del río Quequén Grande, a 32 km de la desembocadura (Figura 4.1). El análisis sedimentario, de diatomeas, ostrácodos y moluscos permitió reconstruir el ambiente desde un momento anterior a los 9.000 años ^{14}C A.P., cuando prevalecían condiciones fluviales (Zárate *et al.*, 1998, 2000). Con posterioridad a esa edad se infirió el desarrollo de ambientes lagunares someros. Entre los *circa* 5.000 y los 4.000 años ^{14}C A.P. se observó un período de desecación y exposición subaérea de los depósitos que dio lugar a la formación de suelos (Zárate *et al.*, 1998, 2000).

En el presente capítulo se analizó un perfil expuesto denominado *Puente Taraborelli*, ubicado a 8 km de la desembocadura del río Quequén Grande, en una posición intermedia entre las dos secuencias previamente estudiadas (Figura 4.1). La aplicación de la función de transferencia a los resultados obtenidos permitió inferir con precisión valores de paleosalinidad vinculados a fluctuaciones del nivel del mar. Mediante la integración de los resultados con los previamente obtenidos para las otras secuencias estudiadas en la zona se realizó una reconstrucción cuantitativa,

más precisa y de carácter regional de las condiciones ambientales imperantes en la cuenca del río Quequén Grande durante el Holoceno.

DESCRIPCIÓN DEL PERFIL

El perfil aflora en la margen izquierda del río Quequén Grande y tiene una potencia de 1,71 m. De acuerdo a los cambios litológicos observados, se definieron 12 niveles estratigráficos (Figura 4.2). La secuencia consiste principalmente en limos arenosos, con algunos niveles con alta concentración de valvas de moluscos y otros con mayor contenido de arcillas. Se inicia con un nivel de arena limosa (entre 1,21 y 1,71 m de profundidad) que se apoya sobre limos marrón-rojizos “pampeanos”. Entre 0,79 y 1,21 m de profundidad se encuentran limos arenosos con abundante *Heleobia* spp. y bioturbaciones de *T. plebeius*. La abundancia de *Heleobia* spp. se incrementa hacia el tope del nivel, donde se encuentra en niveles de limo arenoso y limo arcilloso junto con algunas conchas de *Chilina* sp. Hasta los 0,54 m de profundidad dominan limos arenosos con abundante *T. plebeius*, el cual forma un nivel definido de valvas en posición trófica a una profundidad de entre 0,79 y 0,68 m. Estas valvas arrojaron una edad radiocarbónica de 7.500 ± 90 años A.P. (LP 1792, Tabla 4.1). Por encima se encuentra un nivel arena limosa conteniendo valvas rotas de *T. plebeius* y conchas de *Heleobia* spp. de 0,11 m de espesor, seguido por un nivel de 0,12 m de limo arenoso con abundante *Heleobia* spp. La secuencia finaliza con un nivel de arena fina con clastos de tosca y niveles intercalados de materia orgánica hacia el tope. Este nivel tiene una potencia de 0,31 m, y posee algunas valvas de *Tagelus plebeius* en posición de vida, que dieron una edad de 6.040 ± 90 años A.P. (LP 1855, Tabla 4.1).e imbricadas.

RESULTADOS

Análisis cualitativo y semi-cuantitativo

El análisis diatomológico de las muestras obtenidas permitió identificar un total de 43 especies, de las cuales sólo 20 alcanzaron frecuencias relativas $\geq 2\%$ en al menos una muestra y fueron incluidas en los análisis estadísticos (Figura 4.3). El análisis de agrupamiento permitió dividir la secuencia en dos zonas diatómicas:

Zona I: Agrupó las muestras 13 a 32 (entre 0,8 y 1,71 m de profundidad, Figura 4.3), y se caracterizó por la dominancia de *Fragilariforma virescens*, *Staurosira construens* var. *venter*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Nitzschia denticula*, *N. microcephala* y *Planothidium delicathulum*. En cuanto a la clasificación autoecológica, esta zona estuvo dominada por grupos

salobre/dulceacuícolas (principalmente ticoplancton y epífitas), acompañadas por menores proporciones de epífitas y epipelon dulceacuícolas (Figura 4.4). También se registraron, en bajas proporciones, grupos marino/salobres (epipelon, epipsammon y epífitas) hacia la parte superior. Esta asociación indica la presencia de un ambiente salobre/dulceacuícola sin influencia directa de mareas y de características lagunares (Vos y De Wolf, 1993). El análisis de los óptimos y tolerancias para estas especies obtenidos del muestreo actual sustenta la presencia de un ambiente salobre, con dominio de condiciones oligo-mesohalinas (salinidades entre 0 y 10 ‰).

Zona II: Esta zona agrupó las 12 muestras superiores del perfil (entre 0 y 0,79 m de profundidad, Figura 4.3). Las muestras estuvieron dominadas por *Staurosirella pinnata*, acompañada por *Staurosira construens* var. *venter*, *Catenula adhaerens* y *Paralia sulcata*. De acuerdo con los grupos autoecológicos (De Wolf, 1982; Denys, 1991/1992; Vos y De Wolf, 1993), esta zona estuvo dominada por ticoplancton salobre/dulceacuícola, acompañado por ticoplancton marino y, en menor proporción, epipelon, epipsammon y epífitas marino/salobres (Figura 4.4). Esta asociación indica un ambiente marino/salobre, de características lagunares y sometido a la acción de mareas de baja amplitud (Vos y De Wolf, 1993). De acuerdo con las tolerancias salinas de estos grupos, los valores de salinidad para esta zona podrían encontrarse entre 5 y 30 ‰ (Vos y De Wolf, 1993). Los óptimos y tolerancias para estas especies calculados en el capítulo anterior permiten suponer la existencia de un ambiente estuárico altamente variable, con dominio de condiciones mesohalinas. En base a esta información, es posible acotar el rango de salinidades para esta zona entre 5 y 15 ‰.

Análisis cuantitativo

La aplicación del análisis de DCA permitió ordenar conjuntamente las muestras actuales y fósiles en un espacio bidimensional (Figura 4.5). Los resultados muestran que las asociaciones diatómicas holocenas se asemejan más a los ensambles actuales de la zona interna de la laguna Mar Chiquita que a los del río Quequén Grande.

La aplicación de la función de transferencia desarrollada en el capítulo anterior permitió reconstruir cuantitativamente cambios en la salinidad a lo largo del perfil Puente Taraborelli. Dado que un alto porcentaje de las especies de diatomeas fósiles estuvo representada en el modelo actual (Figura 4.6), los resultados obtenidos pueden ser interpretados con confiabilidad. La curva de paleosalinidades inferidas por WA-PLS muestra una tendencia creciente de los valores de salinidad hacia el tope de la secuencia (Figura 4.3). El análisis de esta curva permite inferir la presencia de un ambiente salobre-dulceacuícola en la base del perfil, con valores de salinidad fluctuando entre 0 y 5 ‰. El ambiente evolucionó hacia condiciones estuáricas desde la parte media de la secuencia, donde los valores de salinidad inferida alcanzan máximos de 7-8‰. La máxima influencia marina se detectó

hacia el tope de la secuencia, entre 0,2 y 0,4 m de profundidad, donde las salinidades inferidas fluctuaron entre 10 y 15 ‰. La presencia de *P. sulcata* y *C. adhaerens* (halladas en la zona mareal actual de los tres estuarios, véase Figuras 2.2 a 2.4) sugiere un ambiente estuárico para este nivel (Figura 4.3). Esta asociación habría coexistido con las poblaciones datadas de *T. plebeius*, una especie eurihalina que habita planicies de marea y se entierra hasta 75 cm de profundidad (Holland y Dean, 1977). Por lo tanto, la máxima influencia marina en la secuencia habría ocurrido entre los *circa* 6.000 y 7.500 años A.P., momento en que los moluscos datados habrían vivido enterrados hasta el nivel en que fueron colectados. Finalmente, hacia el tope de la secuencia (últimos 20 cm) las condiciones estuáricas se modifican y la salinidad disminuye.

DISCUSIÓN

La aplicación de la función de transferencia a la secuencia sedimentaria del río Quequén Grande permitió reconstruir las fluctuaciones de salinidad ocurridas en la zona durante el Holoceno. Los valores máximos de salinidad estimados fueron de 15 ‰ a los 7.500 años ^{14}C A.P. Estos valores estuvieron relacionados con la presencia de las diatomeas estuáricas *P. sulcata* y *C. adhaerens*, que fueron halladas también en sedimentos de 7.300-7.400 años A.P. en lagunas costeras de Uruguay, en relación con la ingresión marina holocena (García Rodríguez *et al.*, 2004a, 2004b). *P. sulcata* es una diatomea ticoplanctónica marino-salobre común en regiones costeras. Se ha estimado que el límite mínimo de salinidad para el desarrollo óptimo de esta especie es de 10 ‰ (Zong, 1997), lo cual coincide con los valores de salinidad inferidos para los niveles conteniendo *P. sulcata* en el Holoceno del río Quequén Grande.

Los resultados de estudios paleoecológicos previos basados en diatomeas en la cuenca del río Quequén Grande indicaron que, en las proximidades de la actual desembocadura, la máxima influencia marina ocurrió entre 7.130 ± 90 y 5.340 ± 80 años ^{14}C A.P., en coincidencia con la presencia de niveles bien definidos de *T. plebeius* en posición trófica. En estos niveles se registraron diatomeas polihalobias y mesohalobias, tales como *Dimeregramma minor*, *Paralia sulcata* y *Opephora marina*, y fueron interpretados como una fase estuárica relacionada con la transgresión marina holocena, en la cual se habría desarrollado una laguna estuarina (Espinosa, 1988,1998). Por otro lado, las asociaciones de diatomeas presentes en la secuencia La Horqueta, datada entre 9.000 ± 70 y 5.720 ± 60 años ^{14}C A.P., no muestran evidencia de influencia marina (Zárate *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos en el presente trabajo sugieren que la mayor influencia marina en Quequén Grande ocurrió a partir de 7.500 años ^{14}C A.P. y se extendió unos 8 km desde la costa actual, donde la salinidad alcanzó valores de alrededor de 15 ‰.

Las asociaciones diatómicas presentes en Puente Taraborelli resultaron ser más similares a los ensamblajes actuales de la laguna Mar Chiquita que a los del río Quequén Grande, sugiriendo la

presencia de un estuario de baja escorrentía (laguna estuarina). Las especies de diatomeas estuáricas registradas en la secuencia, conjuntamente con los niveles bien definidos de *T. plebeius*, que se extienden 8 km desde la actual línea de costa, sugieren la presencia de una laguna estuarina de grandes dimensiones. Los paleoambientes inferidos en Puente Taraborelli coinciden con las interpretaciones previas realizadas en otros puntos del sudeste de la provincia de Buenos Aires, en donde se ha inferido la presencia de lagunas estuarinas durante el Holoceno (ver Espinosa *et al.*, 2003). En base a los resultados obtenidos en el presente capítulo, se estima que estos cuerpos de agua alcanzaron condiciones mesohalinas hacia el máximo transgresivo, con salinidades de hasta 15‰. La aplicación de la función de transferencia implica un incremento en la precisión de las reconstrucciones paleoambientales realizadas a partir de diatomeas, permitiendo ajustar la información salina a través de la inferencia cuantitativa de paleosalinidades.

Tabla 4.1 Dataciones radiocarbónicas y calibradas para el perfil Puente Taraborelli, Quequén Grande.

Lab N°	Profundidad (cm)	¹⁴ C Años AP	¹⁴ C Años calibrados AP (± 2σ)	Años Calendario AP (± 2σ)	Material Datado
LP-1792	80	7500 ± 90	7100 ± 90	7761-8148	Conchas de <i>Tagelus plebeius</i>

Figura 4.1 Mapa de ubicación del perfil Puente Taraborelli y otros perfiles previamente estudiados en la cuenca del río Quequén Grande.

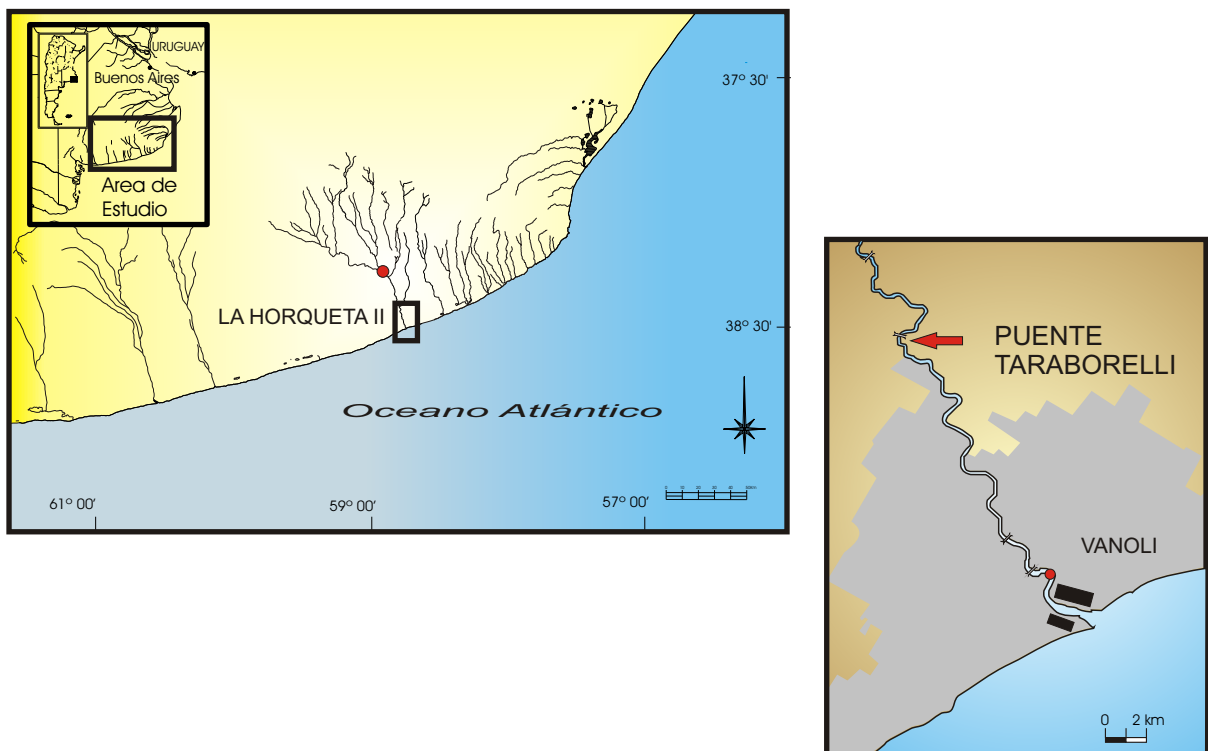


Figura 4.2 Descripción litológica del perfil Puente Taraborelli, Quequén Grande.

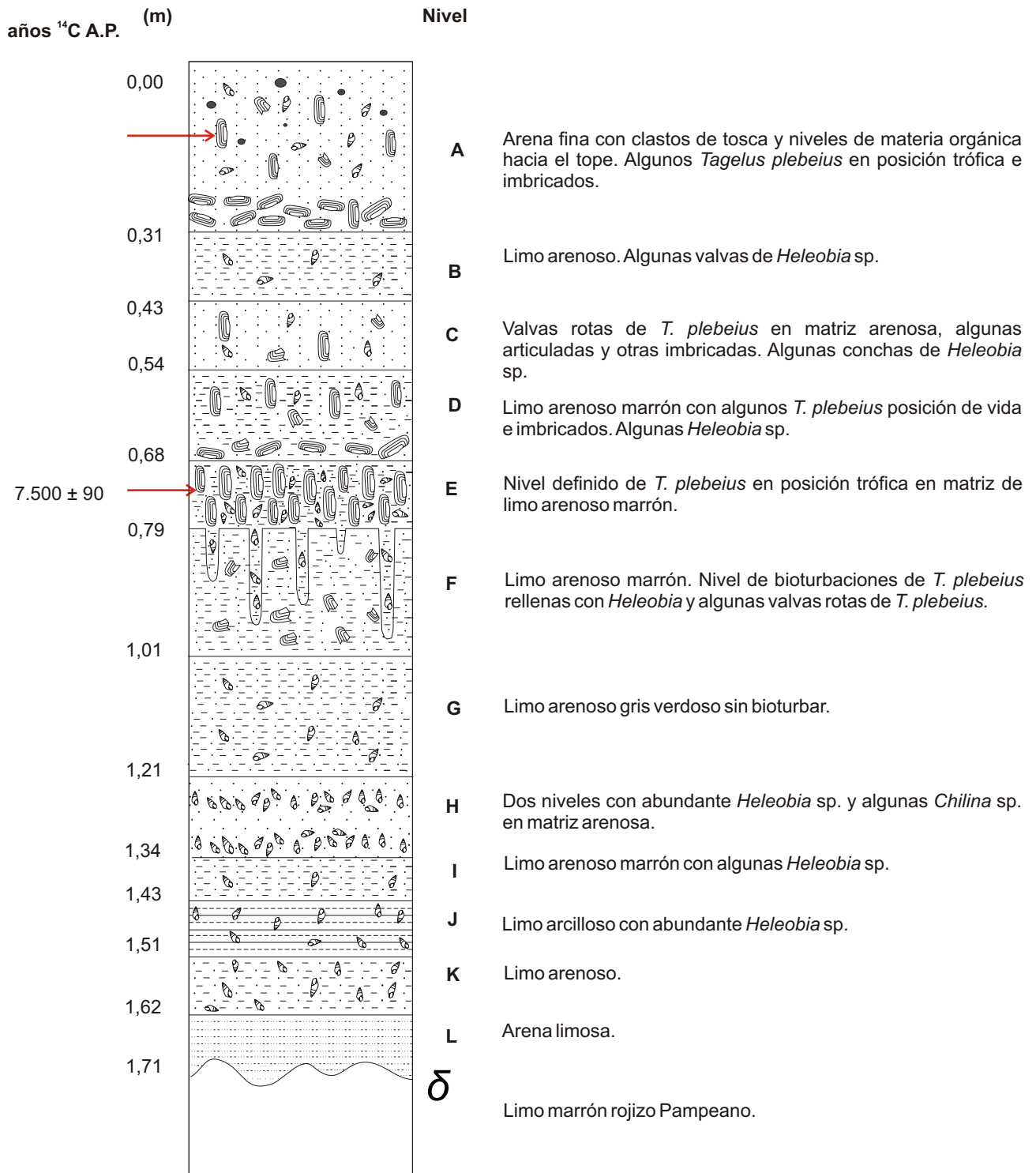


Figura 4.3 Frecuencia relativa de las especies a lo largo del perfil Puente Taraborelli, Quequén Grande.

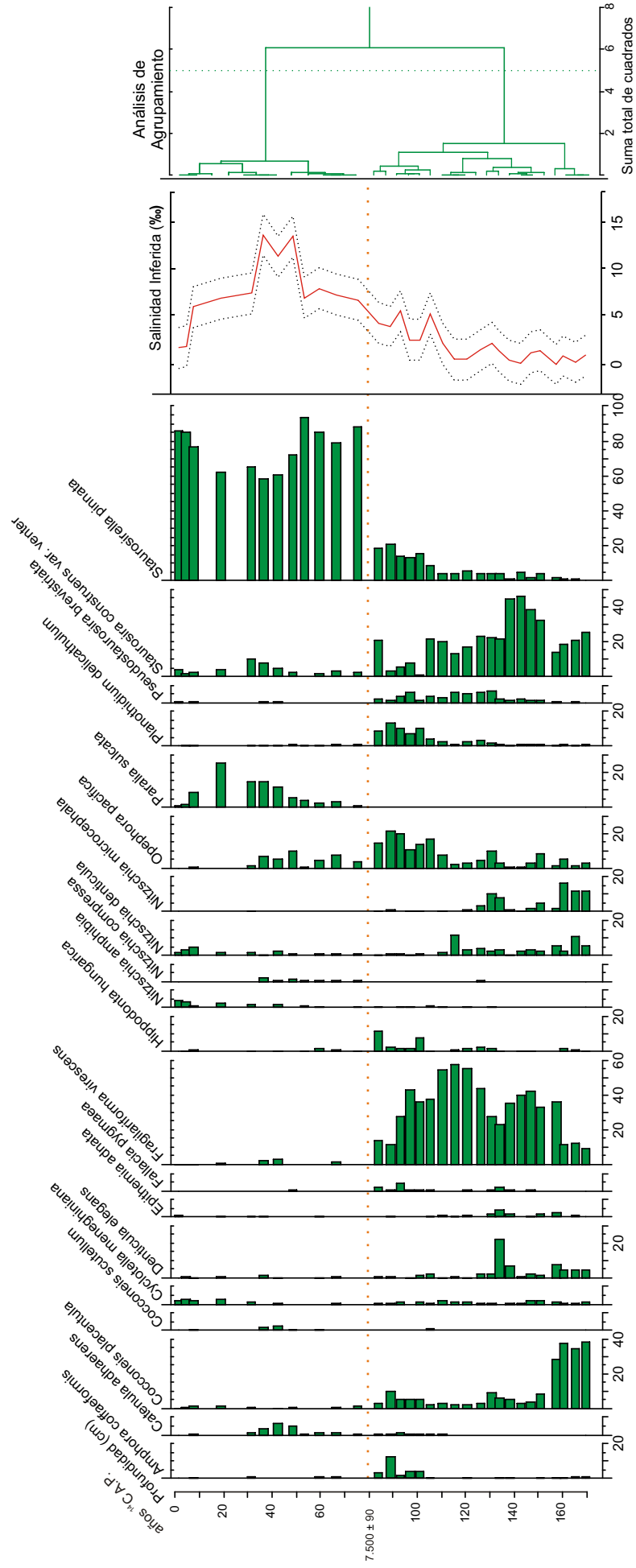


Figura 4.4 Frecuencia relativa de los grupos ecológicos de diatomeas (*sensu* Vos y DeWolf, 1993) a lo largo del perfil Puente Taraborelli, Quequén Grande.

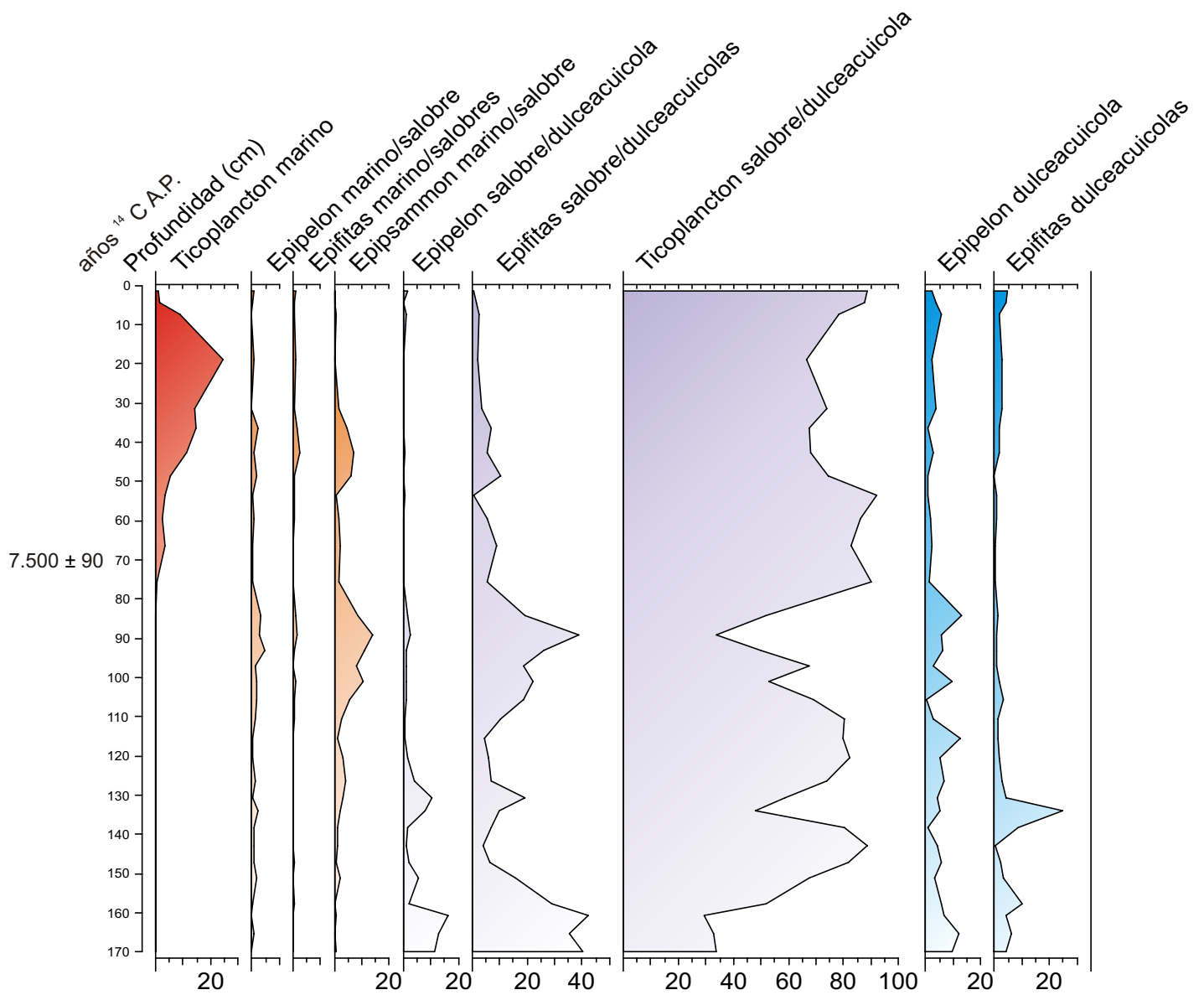


Figura 4.5 Resultados de la ordenación por DCA de las muestras actuales y fósiles.

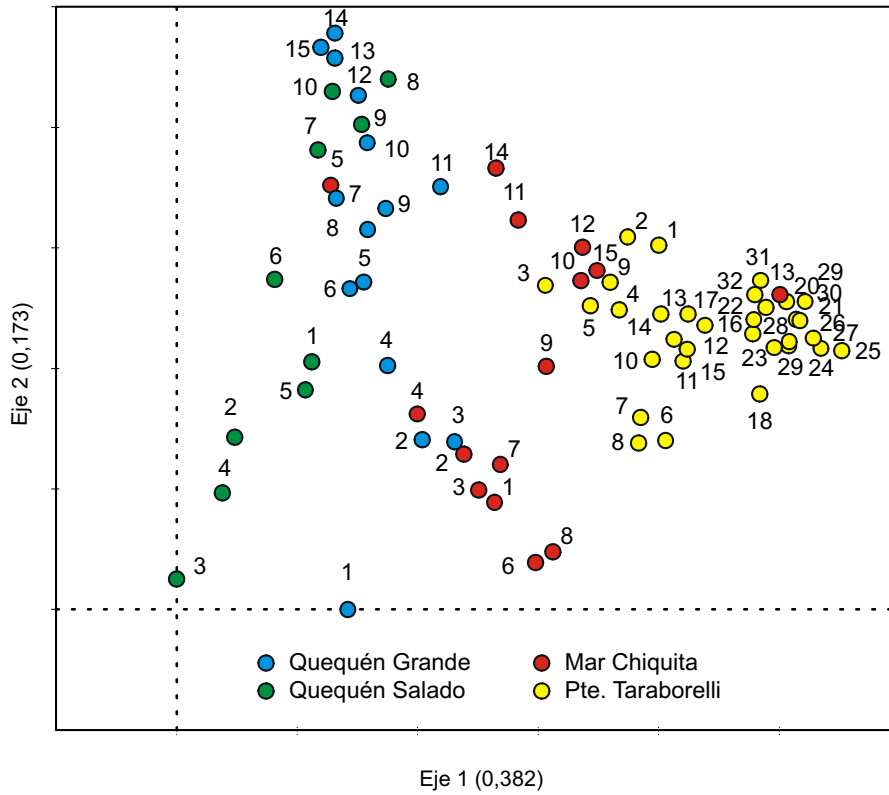
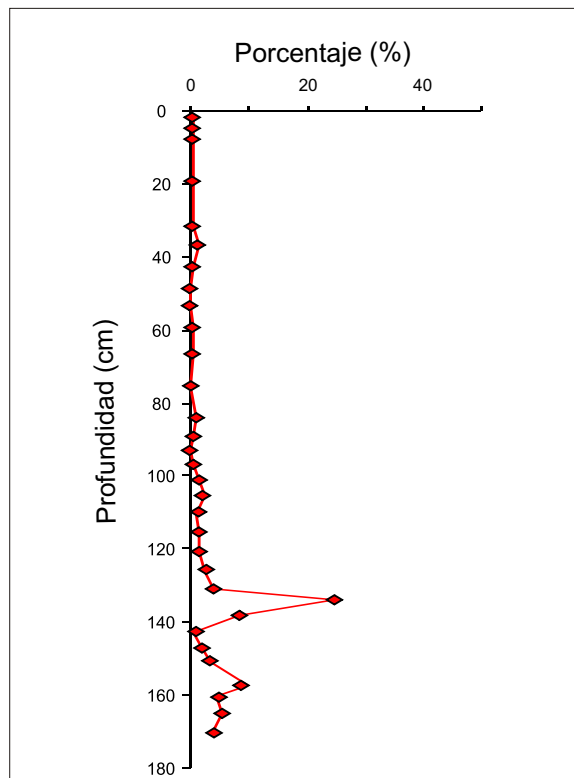


Figura 4.6 Porcentaje de valvas correspondientes a taxones no representados en el modelo actual en función de la profundidad para el perfil Puente Taraborelli.



CAPITULO V

TESTIGO LAGUNA MAR CHIQUITA

INTRODUCCIÓN

En base a estudios paleoecológicos y estratigráficos realizados en la laguna costera Mar Chiquita se estableció que el nivel del mar alcanzó en este área una altura máxima de 2,0-2,5 m sobre el nivel actual entre *circa* 6.000 y 5.500 años ^{14}C A.P. (Schnack *et al.*, 1982; Fasano, 1991; Violante y Parker, 1992; Violante *et al.*, 2001). El límite de los terrenos holocenos está representado por un paleoacantilado, que constituye un relicto de una transgresión anterior ocurrida en el Pleistoceno tardío (Fasano, 1991). Sin embargo, durante el máximo transgresivo holoceno el mar habría sobrepasado esta barrera en algunas zonas, alcanzando los lagos someros de agua dulce y las zonas deprimidas ubicadas tierra adentro (Violante y Parker, 1992; Prieto *et al.*, 1998; Stutz, 2000).

Durante la fase regresiva se desarrolló una barrera medanosa al este del paleoacantilado pleistoceno. Esta barrera medanosa se habría originado como consecuencia de la acción de la deriva litoral en sentido norte-sur, lo que restringió el ambiente dando lugar a la formación de la laguna costera Mar Chiquita (Schnack *et al.*, 1982). Recientemente, Stutz *et al.* (2006) propusieron que el crecimiento de la barrera no habría sido lineal y continuo, sino que se habría tratado de un sistema de islas barreras múltiples y canales de mareas. Esta hipótesis fue postulada sobre la base de la similitud hallada en el contenido polínico de dos secuencias sincrónicas ubicadas al norte y al sur de la laguna.

Los estudios paleoecológicos basados en diatomeas en el área de Mar Chiquita se han restringido a una única secuencia aflorante en la margen derecha del arroyo Las Gallinas, ubicada 5 km al norte del sitio de muestreo actual número 14 (Figura 5.1). La secuencia, datada en 3.110 ± 80 años ^{14}C A.P. (Espinosa, 1994), registra la evolución de un ambiente salobre somero, con rangos de salinidad que habrían fluctuado entre 1 y 9 ‰, de características similares a la zona interna actual de la laguna Mar Chiquita (Hassan *et al.*, 2006). Si bien la secuencia no representa un ambiente estuárico, la presencia de un nivel dominado por la diatomea planctónica marina *Actinoptychus splendens* evidencia un ingreso episódico de agua de mar (Espinosa, 1994).

En este capítulo se llevó a cabo el análisis paleoecológico de las asociaciones de diatomeas fósiles presentes en un testigo sedimentario obtenido en el sector norte de la laguna costera Mar Chiquita, en el sitio denominado *La Lagunita* (Figura 5.1). El registro diatómico se interpretó en base a la función de transferencia previamente desarrollada, lo cual permitió reconstruir cuantitativamente los cambios en salinidad en el sector norte de la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno.

DESCRIPCIÓN DEL TESTIGO

El testigo se obtuvo en las proximidades del sitio de muestreo actual número 13 (Figura 5.1) y tiene una potencia de 1,82 m. De acuerdo a los cambios litológicos observados, se identificaron 3 niveles estratigráficos (Figura 5.2). En este mismo sitio, Stutz (2000) estudió un testigo de 1,15 m de largo, y realizó dos dataciones radiocarbónicas sobre valvas de moluscos que permitieron acotar temporalmente la secuencia. En base al contenido malacológico de las muestras, se correlacionaron estas dataciones con el testigo estudiado en el presente capítulo.

La primera datación dio una edad radiocarbónica de 2.570 ± 70 años ^{14}C A.P. (LP 583) y fue realizada sobre los bivalvos infaunales *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana*, cuyas valvas se presentaron articuladas y en posición trófica. Estas valvas fueron identificadas en las muestras extraídas del testigo a una profundidad de entre 25 y 30 cm (Figura 5.2). La segunda datación, más profunda, se realizó sobre una mezcla de conchas enteras y fragmentadas de moluscos estuáricos y marinos (*Brachidontes rodriguezii*, *Nucula nuclens*, *N. obliqua*, *Corbula patagonica*, *Mactra isabelleana*, *Crepidula* sp., *Heleobia* spp., *Olivella puelcheana*, *Acteocina candei* y *Natica isabelleana*), briozoos y cirripedios, y dio una edad radiocarbónica de 5.130 ± 50 años ^{14}C A.P. (Stutz, 2000; LP 681). Esta asociación se encontró en la secuencia a 50-55 cm de profundidad (Figura 5.2). Dado que esta datación fue realizada sobre un nivel que representa una mezcla tafonómica de varias especies de moluscos, que no se encontraban en posición trófica y habían sufrido fragmentación, su valor resulta dudoso. Se ha demostrado recientemente que el retrabajo de conchas de los moluscos fósiles preservados en los depósitos regresivos y su redepositación junto a conchas modernas constituye un fenómeno común en la laguna Mar Chiquita (De Francesco y Hassan, *en prensa*). Este proceso genera una sobre-representación de valvas antiguas en sedimentos más modernos, lo cual puede originar errores en el fechado al obtenerse edades radiocarbónicas superiores a las de formación real del depósito.

La secuencia estudiada se inicia con un nivel de arcilla gris, masiva, de 0,62 m de espesor. En los primeros 0,30 m, se encuentran abundantes conchas de moluscos estuáricos articulados y en posición de vida, principalmente *Tagelus plebeius* y *Mactra isabelleana*. Hacia la base de este nivel arcilloso se encuentran conchas fragmentadas y abradidas de moluscos marinos, tales como *Brachidontes rodriguezii*, *Nucula puelcha*, *Corbula patagonica* y *Ostrea* sp. (C.G. De Francesco com. pers., 2007). Entre 0,62 y 1,80 m se desarrolla un nivel de arena fina masiva, con clastos intraformacionales de arcilla gris, y escasas conchas de moluscos marinos. La secuencia finaliza con un nivel de 2 cm de arcilla gris, conteniendo abundantes conchas de *Heleobia* spp. (Figura 5.2).

RESULTADOS

Análisis cualitativo y semi-cuantitativo

Mediante el análisis diatomológico de las 44 muestras obtenidas del testigo La Lagunita se identificaron 74 especies, de las cuales 31 alcanzaron frecuencias relativas $\geq 2\%$ en al menos una muestra y fueron incluidas en los análisis estadísticos (Figura 5.3). Las muestras 8 (0,10 m), 14 y 16 (0,17 y 0,19 m) resultaron estériles. El análisis de agrupamiento permitió dividir la secuencia en tres zonas diatómicas:

Zona I: Agrupó las 13 muestras de la base del perfil (entre 1,25 y 1,80 m). Esta zona estuvo dominada por *Paralia sulcata* y *Cymatosira belgica*, acompañadas por *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Denticula elegans*, *Navicula peregrina* y *Rhopalodia gibberula*. Este sector estuvo dominado por grupos ecológicos marinos y marino/salobres (Figura 5.4), principalmente ticoplanctónicos. Estos grupos ecológicos indican el dominio de condiciones costero-marinas y salinidades de entre 10 y 28 ‰ en la parte media de la secuencia.

Zona II: Agrupó las 20 muestras de la zona media del testigo (entre 0,35 y 1,25 m). Su composición específica fue similar a la de la anterior, con predominio de *Paralia sulcata*, *Cymatosira belgica*, *Actinoptychus splendens* y *Grammatophora oceanica*. En esta zona se registró además la presencia de un pico con mayor abundancia de valvas fragmentadas y disueltas de *Caloneis* cf. *westii*, acompañadas por *Planothidium delicatulum*, presentes en un único nivel a 0,88 m de profundidad. Esta zona estuvo dominada por grupos ecológicos marinos y marino/salobres (Figura 5.4), ticoplanctónicos. Se registró un nivel dominado por epipelon salobre/dulceacuícola intercalado entre los niveles dominados por grupos marinos, que indica un episodio de mayor influjo de agua dulce/salobre. En general, las asociaciones indican un ambiente costero-marino, probablemente un canal de mareas (*sensu* Vos y De Wolf, 1993). En base a los óptimos y tolerancias salinos calculados para las dos especies dominantes (*P. sulcata* y *C. belgica*), el rango de salinidad podría acotarse entre 10 y 28 ‰.

Zona III: Esta zona agrupó las primeras 12 muestras más superficiales del testigo (entre 0 y 0,35 m de profundidad). Las muestras estuvieron dominadas por *Staurosira construens* var. *venter*, *Staurosirella pinnata* y *Pseudostaurosira brevistriata*, acompañadas por muy bajas proporciones de *Actinoptychus splendens*, *Diploneis interrupta* y *Diploneis smithii*. La clasificación autoecológica de las asociaciones dominantes en esta zona indicó el dominio de ticoplancton salobre/dulceacuícola, acompañado por muy bajos porcentajes de epipelon y aerófilas marino/salobres (Figura 5.4). Estas

asociaciones indicaron un ambiente salobre de tipo lagunar, no sometido a la acción de las mareas (*sensu* Vos y De Wolf, 1993). Por otro lado, la dominancia de ticoplancton salobre/dulceacuícola indicaría salinidades entre 0 y 5 ‰, aunque en base a los óptimos y tolerancias calculados en este trabajo, se estima que la salinidad podría alcanzar valores de hasta 10 ‰.

Análisis cuantitativo

La ordenación por medio de DCA de las muestras fósiles de La Lagunita y la base de datos actual permitió comparar ambos grupos de datos en un espacio bidimensional (Figura 5.5). Los resultados muestran que las asociaciones dominantes en las muestras del tope del testigo (Zona III) se asemejan a las que actualmente dominan en La Lagunita (sitio de muestreo actual N° 13, Figura 5.1), indicando que las condiciones ambientales en el período representado por esta zona (últimos 2570 años) eran similares a las actuales. Las asociaciones del resto del testigo (Zonas I y II) no se superpusieron con las del modelo actual, pero fueron similares a las de las zonas estuáricas del río Quequén Salado y la laguna Mar Chiquita (Figura 5.5).

Se reconstruyeron cuantitativamente los cambios en salinidad a lo largo del testigo La Lagunita mediante la aplicación de la función de transferencia desarrollada en el Capítulo III. Se obtuvo una curva de paleosalinidades inferidas por WA-PLS, la cual registró un abrupto cambio en la salinidad a una profundidad de aproximadamente 0,5 m, coincidente con la transición entre las zonas diatómicas II y III (Figura 5.3). Mientras que en la zona III la salinidad inferida no superó 7 ‰, en la zona II estos valores fluctuaron entre 15 y 35 ‰. Un pico de menor salinidad (~ 9 ‰) se registró a 0,88 m de profundidad, en relación con la presencia de abundantes valvas de *Caloneis* cf. *westii*. Este abrupto descenso de la salinidad y el bajo grado de preservación de las valvas de *C. cf. westii* indicarían un episodio de mayor afluencia de agua continental (*i.e.* inundación) que habría transportado asociaciones diatómicas salobres/dulceacuícolas.

El porcentaje de taxones fósiles que no estuvo representado en el modelo actual fue menor al 20% en 35 de las 38 muestras (Figura 5.6). En la muestra 8, ubicada a 0,42 m de profundidad, este valor alcanzó un 38%, en relación con la presencia de altos porcentajes de los taxones *Actinoptychus splendens* y *Diploneis smithii*, ausentes en la flora actual. Esto se repitió en la muestra 38, donde un nuevo incremento de la frecuencia relativa de *A. splendens* originó un 40% de valvas no representadas. Por otro lado, a 1,02 m de profundidad, la muestra 22 presentó una abundancia relativa del 56% de valvas de *Caloneis* cf. *westii*, taxón que tampoco estuvo representado en el modelo actual. Dado que uno de los principales requisitos para la aplicación de funciones de transferencia es que la mayor parte de los taxones fósiles estén representados en el modelo actual (Birks, 1995), los valores de salinidad inferidos para estos tres niveles en particular deben ser interpretados con precaución.

DISCUSIÓN

El análisis paleoecológico de la secuencia La Lagunita permitió inferir la presencia de dos etapas principales en la evolución de la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno. En una primera etapa, antes de *circa* 2.500 años A.P., dominaron diatomeas planctónicas y ticoplanctónicas polihalinas. Estos grupos con frecuencia dominan en sedimentos de canales de mareas, donde las condiciones ambientales (altas velocidades de corrientes y baja disponibilidad de luz en la superficie del sedimento) resultan desfavorables para el desarrollo de comunidades bentónicas y epifitas (Vos y De Wolf, 1993). Por lo tanto, la clara dominancia de estos grupos en la base y zona media de la secuencia indica la presencia de un ambiente sujeto a la influencia de mareas. Las salinidades inferidas para esta zona, que en su mayor parte fluctuaron entre 20 y 30‰, sustentan la presencia de un ambiente estuárico con condiciones polihalinas a euhalinas. Esta interpretación coincide con la realizada a partir del análisis palinológico, a partir del cual se infirió para este período la presencia de una laguna costera (Stutz, 2000).

De acuerdo con los resultados del DCA, las asociaciones diatómicas dominantes con anterioridad a los 2.500 años A.P. no presentaron análogos en el ambiente actual. Esta zona estuvo dominada casi exclusivamente por *Paralia sulcata*, una diatomea comúnmente hallada tanto en el plancton como en el bentos de ambientes marinos marginales (McQuoid y Norberg, 2003). Esta especie fue encontrada viviendo en la zona expuesta a acción de mareas en Mar Chiquita y Quequén Salado, aunque en menores proporciones que en las muestras fósiles, lo que explica la ausencia de analogías en el DCA. *P. sulcata* se restringe a ambientes marinos y marino/salobres, y se ha estimado el límite mínimo de salinidad para su crecimiento óptimo en 10‰ (Zong, 1997). La presencia en el Holoceno medio del Hemisferio Norte de niveles con abundante *P. sulcata* ha sido relacionada con el aumento del nivel del mar, que habría generado la formación de marismas y áreas litorales propicias para el desarrollo de esta especie (McQuoid y Hobson, 1998).

Hacia los *circa* 2.500 años A.P. se produjo un cambio abrupto en el ambiente. La influencia marina disminuyó significativamente, estableciéndose las condiciones actuales. Se observó una disminución en la abundancia de *P. sulcata*, y las asociaciones diatómicas pasaron a estar dominadas por las mismas especies ticoplanctónicas mesohalinas que actualmente habitan en La Lagunita. En ambientes costeros del Hemisferio Norte, la disminución en la abundancia de *P. sulcata* ha sido asociada con incrementos en el influjo de agua dulce y disminución de la salinidad (Cooper, 1995; Weiss *et al.*, 1978). Los resultados del DCA indican que el ambiente en esta zona era similar al actual, en tanto que la aplicación de la función de transferencia señala salinidades menores a 7‰. La ausencia de diatomeas en algunos niveles de esta zona podría deberse a momentos de disminución del tamaño del cuerpo de agua relacionados con el balance evaporación-precipitación, durante los cuales parte del ambiente habría sufrido exposición aérea, como sucede actualmente. De acuerdo con los estudios

geológicos y geomorfológicos realizados en el área, hacia *circa* 2.900-2.700 años A.P. el ambiente estuárico en La Lagunita ya se encontraba totalmente delimitado por la barrera medanosa, la cual restringió la influencia marina propiciando el desarrollo de las condiciones salobres actuales (Schnack *et al.*, 1982; Fasano, 1991). A partir de este momento habría comenzado además el establecimiento de la vegetación halófila actual (Stutz, 2000).

Los resultados obtenidos 10 km al norte de La Lagunita, en el arroyo Las Gallinas, indican para el mismo momento un dominio de condiciones salobre/dulceacuícolas. Las asociaciones diatómicas a lo largo de esta secuencia (en su mayor parte ticoplancton salobre/dulceacuícola; Espinosa, 1994) son similares a las encontradas en el tope de La Lagunita. Esto indica que en esta zona de la laguna la influencia marina habría estado restringida hacia 3.110 ± 80 años ^{14}C A.P., aunque con ingresos episódicos de agua de mar como el evidenciado por la presencia de un nivel dominado por *A. splendens*. De acuerdo con los modelos evolutivos propuestos, esta zona habría quedado separada del mar por la barrera medanosa hacia *circa* 3.900 años A.P., mientras que en La Lagunita la influencia habría continuado hasta 2.900-2.700 años A.P. (Schnack *et al.*, 1982; Fasano, 1991). La correlación de las secuencias Arroyo Las Gallinas y La Lagunita evidencia una disminución progresiva de la influencia marina en la laguna en dirección norte-sur, que podría relacionarse con la evolución de la barrera medanosa propuesta en base a evidencias geomorfológicas.

Figura 5.1 Mapa de ubicación del sitio de extracción del testigo La Lagunita y del perfil estudiado en el arroyo Las Gallinas por Espinosa (1994).



Figura 5.2 Descripción litológica del testigo La Lagunita, Mar Chiquita.

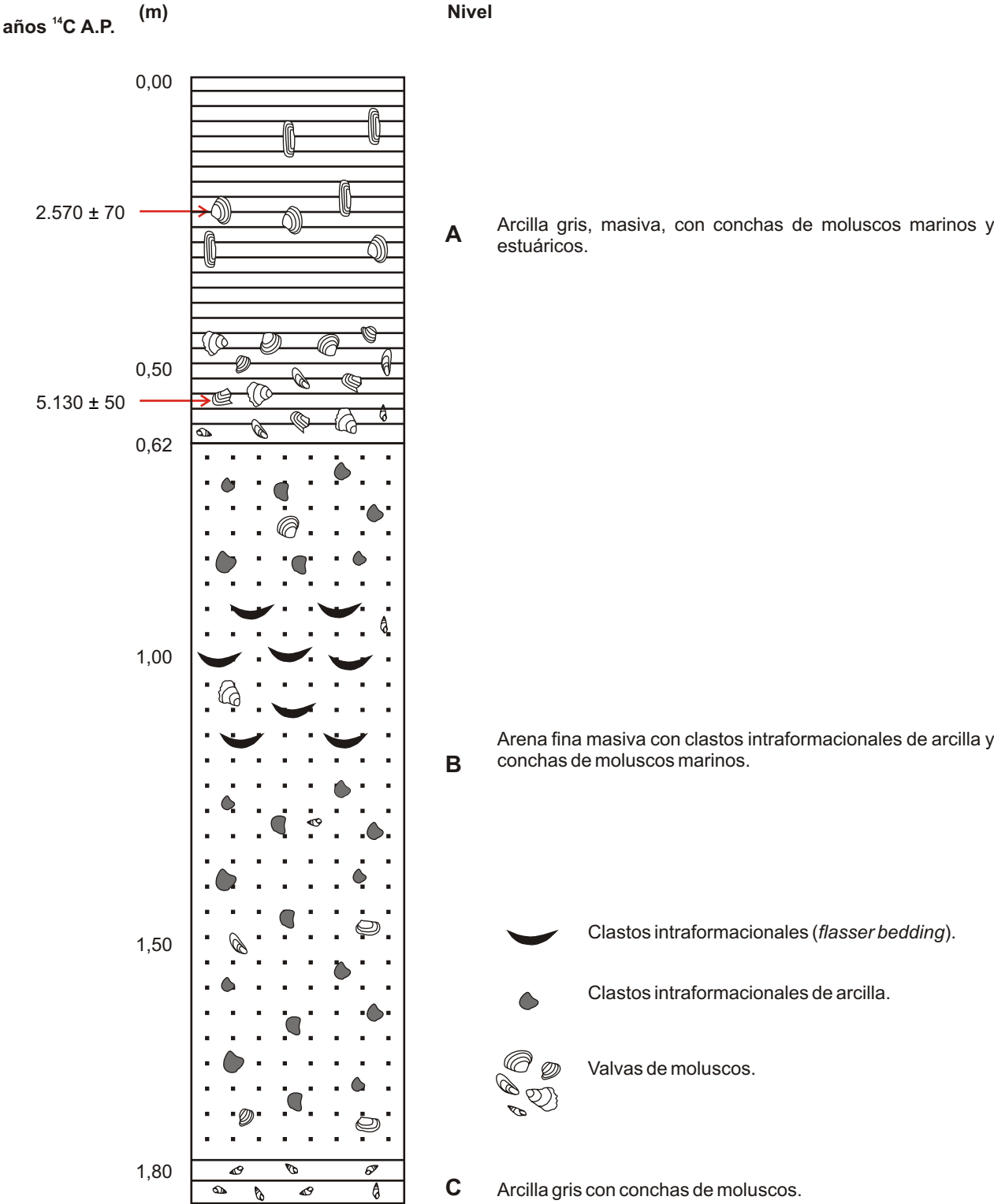


Figura 5.3 Frecuencia relativa de las especies a lo largo del testigo La Lagunita, Mar Chiquita.

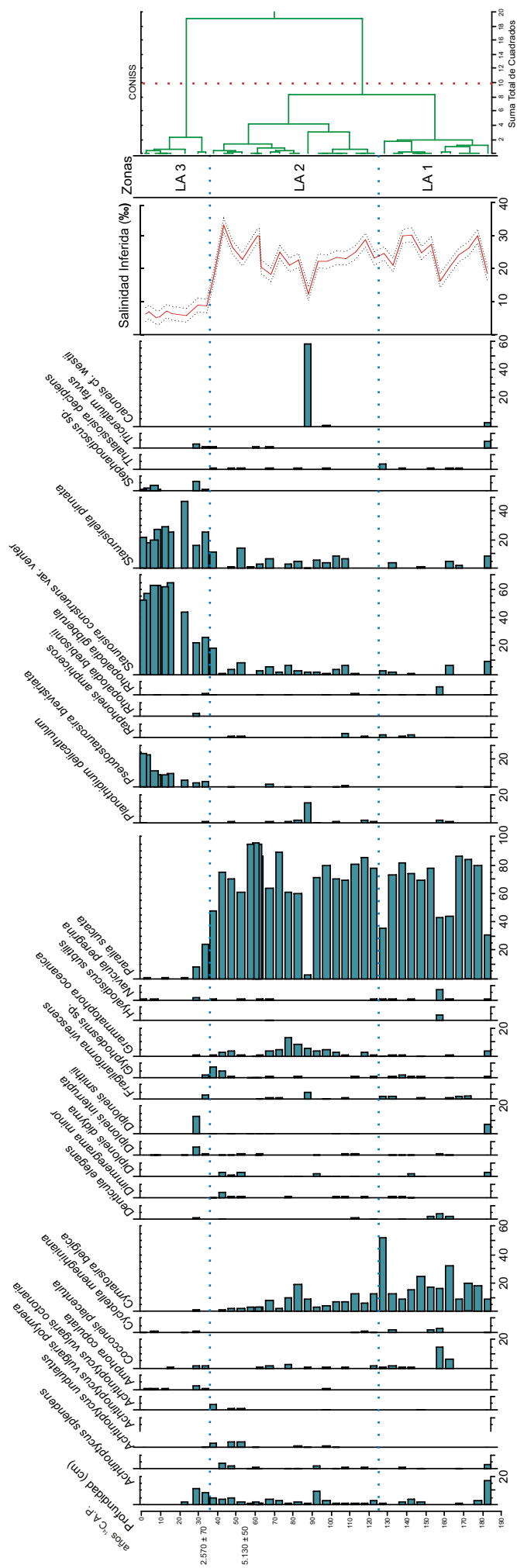


Figura 5.4 Frecuencia relativa de los grupos ecológicos de diatomeas (Vos y DeWolf, 1993) a lo largo del testigo La Lagunita, Mar Chiquita.

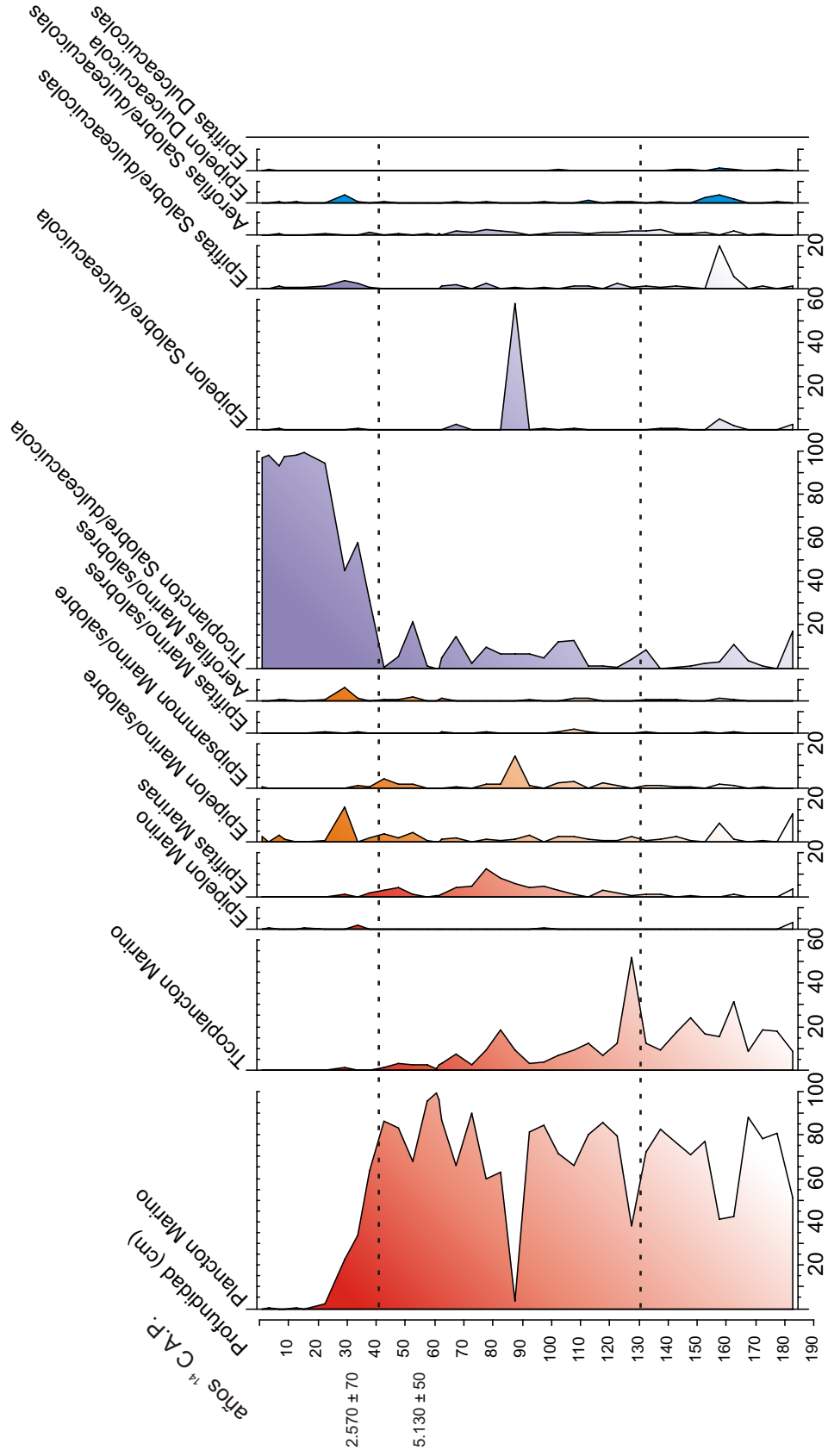


Figura 5.5 Diagrama de ordenación de DCA de las muestras actuales y las fósiles del testigo La Lagunita.

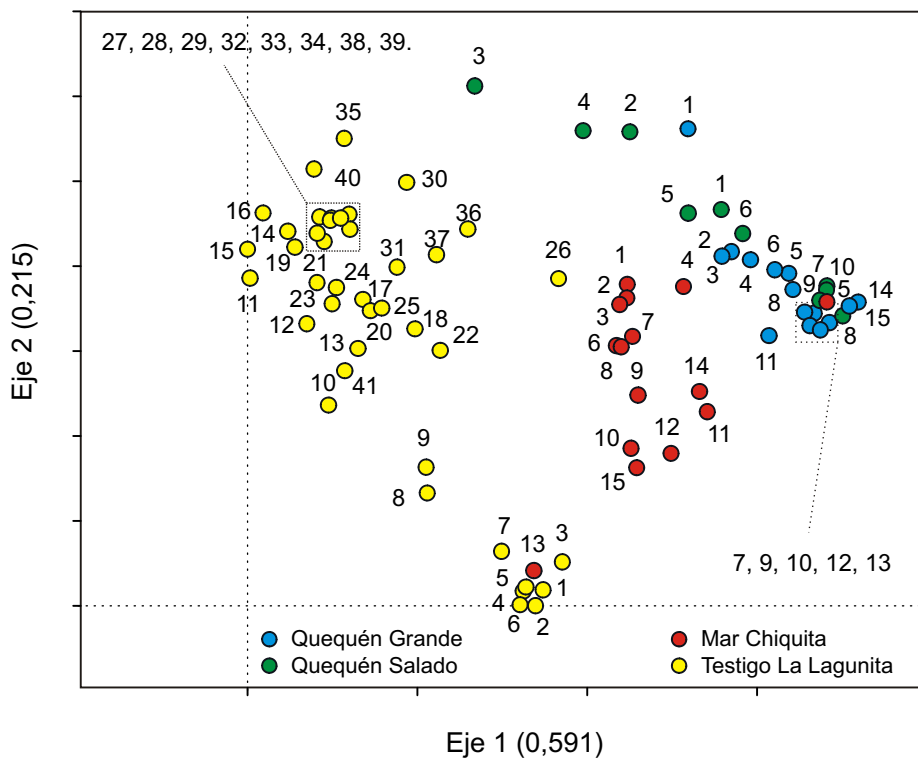
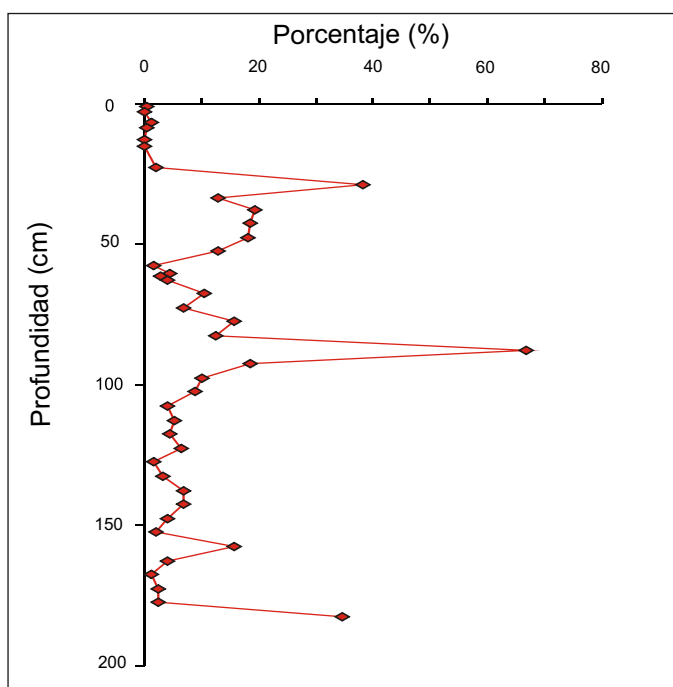


Figura 5.6 Porcentaje de valvas correspondientes a taxones no representados por el modelo actual en función de la profundidad para el testigo La Lagunita.



DISCUSIÓN GENERAL

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo de Tesis se pudieron reconocer patrones de variación en la distribución espacial y temporal de las asociaciones de diatomeas en estuarios modernos e interpretar paleoambientes según los cambios de paleosalinidad durante el Holoceno. Al contar con datos cuantitativos provenientes de ambientes modernos fue posible construir una función de transferencia para paleosalinidades, cuya aplicación al registro fósil brindó información fundamental para el ajuste de las técnicas paleoambientales basadas en diatomeas.

La evaluación de la fidelidad cuantitativa de las tanatocenosis respecto de las biocenosis permitió demostrar que la composición de las tanatocenosis diatómicas en sedimentos superficiales representa con alta fidelidad la información ambiental del sitio de depositación. Este resultado es muy importante para los estudios paleoecológicos ya que indica que las alteraciones tafonómicas relacionadas con los procesos bioestratinómicos y diagenéticos no oscurecen la información ambiental original contenida en las comunidades. Esto contrasta con resultados recientes obtenidos para moluscos en estos mismos ambientes, que demostraron la existencia de un constante retrabajamiento de conchas fósiles, las cuales se incorporan al registro superficial generando un sesgo temporal que altera significativamente la información ambiental (De Francesco y Hassan, *en prensa*). Este efecto no fue detectado en el estudio de la fidelidad de las asociaciones diatómicas, probablemente debido a que los procesos tafonómicos actúan a distintas escalas afectando diferencialmente a los distintos indicadores. En este sentido, el tamaño afecta directamente las propiedades hidrodinámicas y de preservación de los indicadores y, por lo tanto, constituye un parámetro clave desde un punto de vista sedimentológico y tafonómico (Martin, 1999). Por esta razón, muchos de los patrones observados en el registro fósil covarían con el tamaño, generando falsas diferencias en las interpretaciones basadas en fósiles de distinto tamaño (Kowalewski y Hoffmeister, 2003). Alteraciones en la fidelidad en función del tamaño han sido detectadas tanto en foraminíferos (Peeters *et al.*, 1999) como en moluscos (Kidwell, 2001). Por lo tanto, surge la necesidad de estudiar de manera más detallada los procesos de transporte y depositación que sufren las valvas diatómicas en ambientes actuales. La comparación de estos resultados con los obtenidos a partir de otros indicadores permitiría determinar el alcance y la calidad de la información provista por cada uno de ellos a la hora de interpretar el registro fósil del Holoceno.

La alta fidelidad observada se relacionó en parte con el grado de bioturbación de los sedimentos. La actividad biológica de los organismos bioturbadores que habitan la zona litoral de los estuarios homogeneiza la columna sedimentaria, alterando la estratigrafía original (Botto e Iribarne, 2000; Palomo e Iribarne, 2000). Este proceso tiene un gran impacto en el potencial de preservación, y

constituye uno de los problemas principales para relacionar los procesos ecológicos con los geológicos o evolutivos (Martin, 1999). Por lo tanto resulta fundamental evaluar y cuantificar las desviaciones en los datos producidas por acción de organismos bioturbadores para realizar reconstrucciones de alta resolución del registro fósil (Martin, 1999). En este sentido, resultaría de gran utilidad contar con estudios relacionados con la magnitud de la alteración producida por la actividad de los bioturbadores que habitan la zona intermareal de los estuarios bonaerenses para ajustar las interpretaciones tafonómicas realizadas a partir de los ensamblajes diatómicos preservados en sedimentos.

El análisis de la distribución de las diatomeas a lo largo del gradiente estuárico permitió confirmar que la salinidad es el factor ambiental más importante en la estructuración de las asociaciones (incluso en la laguna costera Mar Chiquita, donde no existe un gradiente salino marcado y estable). La alta correlación que se obtuvo entre la composición de las asociaciones diatómicas y la salinidad permitió definir asociaciones características de distintos subambientes (mareales y no mareales) dentro del estuario. Esta correlación fue lo suficientemente alta como para permitir el desarrollo de una función de transferencia de salinidades estadísticamente confiable. En base a la comparación de los patrones de distribución obtenidos para los distintos estuarios se reconocieron cambios en las asociaciones relacionados con el grado de impacto antrópico en cada uno de ellos. Dado que los organismos responden a los cambios que las actividades humanas provocan en el ambiente, la composición de las comunidades y sus variaciones en el tiempo pueden ser utilizadas como indicadores de la dirección y tasa de cambio causada por estas actividades (Snoeijs, 1999). Por lo tanto, los resultados obtenidos en estuarios del sudeste bonaerense aportan información sobre los niveles de base en la composición de las comunidades diatómicas sobre los cuales evaluar posibles influencias antrópicas tanto en el pasado como en el futuro.

Los valores de paleosalinidades calculados constituyen un salto cualitativo en las interpretaciones realizadas a partir del registro diatómico del Holoceno. Si bien la aplicación de las clasificaciones autoecológicas ha permitido reconocer cambios ambientales relacionados con variaciones en la salinidad, estas aproximaciones proveen reconstrucciones relativas y dentro de compartimentos salinos muy amplios (Denys y De Wolf, 1999). En el caso particular de los niveles dominados por grupos de diatomeas mesohalobias (que incluyen especies de ambientes salobre/dulceacuícolas, salobres y marino/salobres) el rango inferido resulta extremadamente extenso (entre 0,2 y 30 ‰; Vos y De Wolf, 1993) y no permite inferencias ajustadas de paleosalinidades. En el sudeste bonaerense, ha sido posible relacionar estos niveles con ambientes marino/salobres a salobres pertenecientes a lagunas estuarinas que se habrían desarrollado hacia el máximo transgresivo, pero sin la posibilidad de estimar rangos de salinidad acotados (Espinosa 1998 y referencias allí). El análisis cuantitativo de la secuencia Puente Taraborelli (río Quequén Grande), permitió inferir también la presencia de una laguna estuarina de grandes dimensiones, en coincidencia con lo interpretado a partir de una secuencia aflorante en la desembocadura del río (Espinosa, 1988, 1998). En base al análisis

realizado, se aportó información acotada acerca de las paleosalinidades que habrían dominado estos ambientes, arrojando valores de aproximadamente 15 ‰ a 8 km de la costa actual en Quequén Grande. Por otro lado, a partir del análisis de la secuencia La Lagunita se pudieron determinar los valores de paleosalinidades relacionados con la evolución de la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno. Para una primera etapa, en la cual la barrera medanosa que limita actualmente la laguna no estaba formada, se infirieron salinidades de entre 20 y 30 ‰. Hacia *circa* 2.500 años A.P. la formación de la barrera restringió la influencia marina y se establecieron las salinidades de entre 5 y 7 ‰ que caracterizan el ambiente actual. Al proveer rangos de paleosalinidades mucho más acotados que los inferidos a partir de técnicas autoecológicas, estas inferencias conducen a interpretaciones más ajustadas de las condiciones ambientales del pasado. Esta ventaja resulta particularmente útil en los casos en que dominan especies cuyas clasificaciones en el sistema salino abarcan rangos demasiado amplios como para permitir inferencias precisas.

En las secuencias estudiadas se detectaron niveles que no tuvieron análogos en el modelo actual. Algunos de estos niveles estuvieron dominados por diatomeas de agua dulce y salobre, que indicarían momentos de mayor aporte continental dentro del estuario. De manera similar, otras secuencias holocenas de la región (Las Brusquitas, Punta Hermengo, desembocadura del río Quequén Grande, Arroyo Claromecó) que fueron previamente estudiadas (Espinosa, 1988, 2001, 2003; Hassan *et al.*, 2004) también presentaron algunos niveles sin análogos modernos. La mayor parte de estos niveles estuvo dominado por la diatomea epífita y oligohalobia indiferente *Cocconeis placentula*, una especie característica de ambientes continentales salobres y dulces muy vegetados, que ha sido mencionada en numerosos ríos, arroyos y lagunas de Argentina (ver referencias en Vouilloud, 2003). Estos niveles fueron interpretados como ambientes someros, de aguas tranquilas, vegetados con condiciones salobre/dulceacuícolas que habrían recibido influencia marina solamente hacia el máximo transgresivo del Holoceno (Espinosa, 1998). La ausencia de analogía podría deberse a la falta de representatividad en el modelo actual de ambientes dulce/salobres de tipo continental (*i.e.* arroyos, lagunas). En este sentido, resulta necesario estudiar la distribución de las diatomeas a lo largo de gradientes continentales e incorporar esta información al modelo, de manera de ampliar el alcance y exactitud de las reconstrucciones realizadas a partir de la función de transferencia. Esto permitirá reconstruir cuantitativamente tanto los paleoambientes holocenos relacionados directamente con la transgresión marina como aquellos desarrollados bajo condiciones de mayor aporte de agua dulce.

Algunos de los niveles de las secuencias fósiles estudiadas (principalmente en La Lagunita) presentaron altos porcentajes de especies no representadas en el modelo actual, particularmente *Actinoptychus splendens*, lo que derivó en una disminución en la confiabilidad de los valores de paleosalinidad inferidos. Esta especie es muy común en ambientes costero-marinos de Argentina (ver citas en Vouilloud, 2003), y es indicadora de ambientes sujetos a acción de las mareas (De Wolf y Denys, 1993). En la costa de Mar del Plata, esta especie ha sido hallada a salinidades de 33 ‰

(Espinosa, 1982), lo que es compatible con los valores inferidos para los niveles fósiles que contienen a esta especie, lo que demuestra que el error en las inferencias debido a su ausencia en el modelo actual es despreciable. Esta especie estuvo acompañada en gran parte por *P. sulcata*, para la cual se obtuvo un rango de salinidad de $19,4 \pm 7,8$ ‰. Esta diatomea ha sido hallada en abundancia en sedimentos de la bahía San Julián, donde las salinidades son de aproximadamente 36 ‰ (Espinosa com. pers. 2007). También ha sido citada para el Mar Argentino y para la desembocadura de Bahía Blanca, Río de La Plata, Río Chubut y Golfo San Jorge, a salinidades mayores a 30 ‰ (ver citas en Vouilloud, 2003). Estos valores coinciden con los calculados para los niveles conteniendo *P. sulcata* en las secuencias estudiadas, sustentando el valor de la función de transferencia desarrollada. De todos modos, la incorporación de nuevos sitios estuáricos y costeros a la base de datos permitiría disminuir el porcentaje de especies no representadas y de muestras sin análogos, aumentando la exactitud de las interpretaciones.

Un resultado importante a resaltar es la gran plasticidad y adaptatividad a amplios rangos de salinidad que presentan las especies dominantes en estos estuarios. Esta alta eurihalinidad característica de las diatomeas en ambientes de mezcla limita significativamente el alcance de las inferencias de paleosalinidades realizadas a partir de ellas. Esta limitante resulta particularmente importante al intentar utilizar los datos autoecológicos de cada especie para inferir posibles valores de paleosalinidad, dado que la amplitud de los rangos de tolerancia calculados impide realizar aproximaciones ajustadas. En este sentido, la utilización de técnicas sinecológicas reduce el grado de incertidumbre dado que las inferencias cuantitativas se basan en la integración de los óptimos y tolerancias del conjunto de especies dominantes y no de especies individuales.

Los resultados obtenidos son alentadores para el desarrollo y aplicación de funciones de transferencia en Argentina. La continuidad de este tipo de estudios en el futuro y la ampliación de la base de datos iniciada en este trabajo constituyen un primer paso el desarrollo un modelo cuantitativo más amplio a partir del cual realizar reconstrucciones paleoambientales de carácter regional. Aún más, en base al análisis de la distribución de las asociaciones a lo largo de gradientes climáticos regionales es posible modelar otras variables ambientales relacionadas directa o indirectamente con el clima (*e.g.* temperatura, pH, profundidad, etc.), permitiendo reconstrucciones paleoclimáticas cuantitativas. Mediante la aplicación de estos modelos al registro fósil y la integración de los resultados con datos provenientes de otros indicadores podrían desarrollarse reconstrucciones precisas y de alta resolución de las condiciones ambientales dominantes durante el Cuaternario tardío en Argentina.

CONCLUSIONES

- 1) El factor de control más importante en la distribución de las diatomeas es el gradiente ambiental. Por lo tanto, la mezcla de diatomeas autóctonas y alóctonas no influye significativamente sobre los patrones ambientales registrados por las asociaciones totales.
- 2) La buena preservación de las tanatocenosis diatómicas en estuarios y su alta fidelidad ambiental las hacen indicadores ambientales muy útiles y confiables que pueden ser utilizados para construir un modelo actual aplicable a la reconstrucción de paleoambientes similares en la región.
- 3) Dada la importancia de la salinidad como factor determinante en la composición y distribución de las asociaciones diatómicas en ambientes estuáricos, es posible identificar subambientes (mareales y no mareales) en base a la composición de las asociaciones preservadas en sedimentos litorales.
- 4) Las especies de diatomeas presentes en los estuarios estudiados fueron agrupadas de acuerdo a sus óptimos salinos. Sin embargo, debido a sus amplios rangos de tolerancia, estos grupos resultan un tanto artificiales y deben ser interpretados con precaución.
- 5) El estudio de las asociaciones diatómicas actuales permitió diferenciar ambientes poco impactados de aquellos sometidos a modificaciones antrópicas, contribuyendo a fortalecer el modelo actual de referencia.
- 6) La distribución de las especies diatómicas en estuarios del sudeste bonaerense presenta una relación estadísticamente robusta con la salinidad y permite desarrollar funciones de transferencia confiables para este parámetro.
- 7) El modelo WA-PLS de cuatro componentes es el que más se ajusta a los datos obtenidos y el que permite realizar reconstrucciones de paleosalinidades con un menor error de predicción.
- 8) El análisis paleoecológico de los taxones de diatomeas presentes en sedimentos holocenos del río Quequén Grande permitió inferir la mayor influencia marina durante el lapso comprendido entre 7500 ± 90 y 6.040 ± 90 años ^{14}C A.P.

9) La aplicación de la función de transferencia a los resultados obtenidos en el perfil Puente Taraborelli permitió definir los valores de paleosalinidad para cada lapso representado en la secuencia. Durante el momento de máxima influencia marina, los valores de salinidad a 8 km de la actual línea de costa en Quequén Grande alcanzaron valores máximos de aproximadamente 15 ‰.

10) El estudio autoecológico y sinecológico (función de transferencia) realizado en el testigo La Lagunita (al norte de la laguna Mar Chiquita) permitió reconocer dos etapas en la evolución del área, relacionadas con la formación de una barrera medanosa. Antes de 2.570 ± 70 años ^{14}C A.P. dominaron en la zona condiciones costero-marinas, con salinidades de entre 15 y 30 ‰. Como consecuencia de la restricción de la influencia marina por parte de la barrera medanosa, hacia los *circa* 2.500 años A.P. se establecieron condiciones salobres similares a las actuales, con salinidades de entre 0 y 7 ‰.

11) La aplicación de técnicas de inferencia cuantitativa a la interpretación de paleoambientes del Holoceno aporta datos ajustados de paleosalinidades en ambientes estuáricos, donde la eurihalinidad de las diatomeas podría dificultar las interpretaciones.

12) Es necesario incrementar el número de estudios que incorporen datos sobre distribución actual tanto en ambientes costeros como continentales. La incorporación de estos datos al modelo en construcción aumentará la exactitud de las inferencias y permitirá reconstruir cuantitativamente distintos parámetros ambientales (nutrientes, temperatura, pH) relacionados directa o indirectamente con el clima.

Apéndice I. Óptimos y tolerancias salinas para las especies utilizadas en la función de transferencia, número de apariciones (N) y número de apariciones efectivas (N_2).

Abreviatura	Especie	Opt. (%)	Tol. (%)	N	N_2
SYAC	<i>Synedra acus</i> Kütz.	2,66	3,21	20	5,75
AMVE	<i>Amphora veneta</i> Kütz.	2,66	3,17	27	6,57
SCVS	<i>Staurosira construens</i> fo. <i>subsalina</i> (Hust.) Bukht.	2,73	4,68	15	5,91
AMPE	<i>Amphora pediculus</i> (Kütz.) Grunow	2,79	4,60	17	5,40
GPAP	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Kütz.	2,98	3,72	25	10,26
NAMP	<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	3,16	4,61	30	12,97
STSP	<i>Stephanodiscus</i> sp.	3,62	4,21	17	8,35
NDEN	<i>Nitzschia denticula</i> Grunow	3,85	5,14	28	16,39
PLEV	<i>Pleurosira laevis</i> (Ehr.) Compère	4,08	4,73	22	5,52
AMCO	<i>Amphora copulata</i> (Kütz.) Schoeman & Archibald	4,66	4,55	30	8,32
ACMI	<i>Achnanthes minutissima</i> Grunow	4,78	7,70	25	12,75
HUNG	<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bert, Metz. & Witk.	4,88	6,73	40	13,77
RCUR	<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grunow	5,25	6,29	31	15,32
RGIB	<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehr.) Müller	5,31	5,84	36	5,74
AMCF	<i>Amphora coffaeiformis</i> (Agardh) Kütz.	5,49	5,75	29	5,28
CPLA	<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Grunow	6,33	6,56	38	20,43
SPIN	<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehr.) Williams et Round	6,34	6,42	38	8,48
CYME	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	6,36	7,51	39	19,93
NPER	<i>Nitzschia inconspicua</i> Grunow	6,37	7,61	36	14,52
FVIR	<i>Fragilariforma virescens</i> (Ralfs) Williams & Round	6,41	7,06	23	11,37
EMIN	<i>Cymbella pusilla</i> Grunow	6,52	9,56	19	6,42
PDEL	<i>Planothidium delicatulum</i> (Kütz.) Bukht. & Round	6,67	6,74	33	4,97
NMIC	<i>Nitzschia microcephala</i> Grunow	7,58	5,51	17	3,89
PBRE	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams & Round	7,80	6,75	28	8,54
ASP1	<i>Amphora</i> sp. 1	8,17	2,31	6	4,24
AMHE	<i>Amphora helenensis</i> Giffen	9,51	6,44	32	15,12
SCVV	<i>Staurosira construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Hamilton	9,64	8,36	33	7,78
NGRA	<i>Nitzschia granulata</i> Grunow	9,86	3,89	6	1,84
NRAU	<i>Nitzschia rautenbachiae</i> Cholnoky	10,05	5,01	22	6,37
TCON	<i>Triblionella constricta</i> Gregory	10,60	6,19	26	7,94
NGRE	<i>Navicula gregaria</i> Donkin	11,90	10,54	31	7,20
NCIN	<i>Navicula cincta</i> (Ehr.) Ralfs	11,97	11,60	31	7,66
OPAC	<i>Opephora pacifica</i> (Grunow) Petit	12,82	5,94	27	9,33
NCOM	<i>Nitzschia compressa</i> (Bailey) Boyer	13,76	3,82	22	2,99
OPSP	<i>Opephora</i> sp.	14,12	8,61	19	8,45
HVIR	<i>Hantzschia virgata</i> var. <i>capitellata</i> (Roper) Grunow	19,30	3,02	3	1,10
PSUL	<i>Paralia sulcata</i> (Ehr.) Cleve	19,37	7,98	30	6,95
AREV	<i>Achnanthes reversa</i> Lange-Bertaloy & Krammer	19,43	5,62	16	5,18
CYBE	<i>Cymatosira belgica</i> Grunow	19,84	7,92	17	5,41
DIME	<i>Dimeregramma minor</i> (Greuz.) Ralfs	19,89	4,97	15	4,68
CADH	<i>Catenula adhaerens</i> (Meresch.) Meresch.	20,06	5,37	22	4,29
FPYG	<i>Fallacia pygmaea</i> (Kütz.) Stickle et Mann	20,84	6,28	26	3,95
TDEC	<i>Thalassiosira decipiens</i> (Grun.) Jorgensen	20,88	7,73	17	5,16
ASP2	<i>Amphora</i> sp. 2	21,58	4,85	11	1,72
RAMP	<i>Raphoneis amphiceros</i> (Ehr.) Ehrenberg	21,86	7,37	21	5,95
ASP3	<i>Amphora</i> sp. 3	21,96	6,00	1	1,00
PSTA	<i>Plagiogramma staurophorum</i> (Greg.) Heiberg	21,96	6,00	1	1,00
AMAC	<i>Amphora acutiuscula</i> Kütz.	28,05	3,30	6	1,36

Apéndice II. Valores medios de los parámetros ambientales utilizados en la función de transferencia para los sitios de la laguna Mar Chiquita (MCH), río Quequén Grande (QG) y río Quequén Salado (QS).

Sitio	D (km)	T (°C)	Salinidad (‰)	DSS (‰)	pH	Turbidez (NTU)	% Humedad	% Materia Orgánica	% Arena Gruesa	% Arena Media	% Arena Fina	% Arena Muy Fina	% Fango
MCH1	1,5	17,05	7,63	6,49	8,28	196,47	16,58	2,61	9,79	22,95	39,16	21,07	7,02
MCH2	1,9	17,30	8,38	9,60	8,23	317,94	22,56	5,64	6,33	16,07	28,71	23,63	25,25
MCH3	2,0	23,25	19,20	9,92	8,08	109,16	24,58	5,51	14,27	27,94	28,02	18,35	11,42
MCH4	2,0	23,42	14,01	12,98	8,05	14,33	25,18	4,34	7,26	9,91	31,24	35,78	15,82
MCH5	2,1	23,75	14,36	15,18	8,17	11,16	30,93	6,18	16,02	14,25	13,05	30,31	26,37
MCH6	2,3	19,02	24,32	7,34	8,07	304,45	22,56	3,55	14,88	7,88	38,11	33,55	5,58
MCH7	3,3	19,61	21,27	9,65	8,19	364,14	23,83	6,01	26,27	12,60	30,74	20,81	9,57
MCH8	3,5	19,65	20,43	8,97	8,27	447,47	23,41	4,39	42,83	10,11	22,22	19,05	5,78
MCH9	5,2	19,72	20,23	11,29	8,18	60,59	23,30	5,43	30,45	33,14	32,01	2,85	1,54
MCH10	12,0	20,86	2,66	4,19	8,54	192,35	24,40	5,13	19,69	30,63	40,05	8,04	1,58
MCH11	17,4	20,66	2,92	3,10	8,65	203,77	26,70	3,10	9,85	67,76	22,39	0,00	0,00
MCH12	20,0	22,10	3,63	4,27	8,23	254,75	29,03	3,33	12,32	29,85	35,68	15,49	6,65
MCH13	18,0	21,00	2,56	2,13	8,30	200,00	61,23	16,17	0,00	14,04	22,75	22,47	40,73
MCH14	27,8	20,41	1,04	0,42	8,38	119,91	29,00	3,30	22,54	20,50	21,73	21,17	14,06
MCH15	30,0	20,30	8,42	4,41	8,31	69,20	29,00	7,03	0,20	4,89	31,97	49,67	13,25
QS1	0,2	17,47	28,88	7,12	7,64	19,67	14,00	0,80	0,93	25,55	68,82	4,53	0,17
QS2	0,5	18,50	28,74	6,55	7,67	14,78	15,86	0,92	1,39	39,67	56,55	2,34	0,05
QS3	1,6	17,61	26,39	7,27	7,67	339,11	45,20	6,40	0,34	29,16	55,92	8,57	5,99
QS4	3,0	18,12	19,45	3,97	7,67	32,17	16,95	1,48	1,67	30,62	51,58	12,78	3,33
QS5	4,5	18,87	9,70	2,32	7,89	84,78	35,49	4,48	0,51	5,62	13,11	55,94	24,81
QS6	5,5	16,41	7,11	2,84	7,94	5,83	22,52	3,57	0,44	4,25	17,64	50,32	27,34
QS7	7,0	16,69	4,88	2,06	8,07	5,17	23,75	2,73	1,55	4,10	16,21	54,03	24,09
QS8	12,6	17,68	2,73	1,13	8,22	12,83	22,85	2,77	18,65	8,75	14,35	35,85	22,38
QS9	17,5	16,23	2,38	0,85	8,27	14,83	30,90	3,37	1,40	6,92	13,72	45,27	32,68
QS10	20,0	18,30	1,30	0,90	8,24	146,17	27,90	3,20	1,66	2,63	10,67	58,33	26,69
QG1	0,0	15,72	21,96	4,67	7,90	51,21	19,02	1,10	0,00	2,57	89,12	8,31	0,00
QG2	1,7	15,81	11,58	1,32	8,03	64,28	23,92	3,12	7,15	13,08	39,41	35,34	5,01
QG3	2,4	16,28	10,13	1,63	8,08	151,74	26,04	5,01	22,49	8,32	20,13	39,17	9,88
QG4	3,5	16,62	8,79	1,53	8,13	64,50	26,68	3,80	4,33	7,37	24,86	39,60	23,84
QG5	4,1	16,28	5,95	1,86	8,12	56,65	28,49	3,41	3,12	4,96	16,89	43,83	31,19
QG6	4,5	16,62	5,07	1,53	8,19	70,78	28,96	4,08	3,21	3,35	14,57	43,67	35,19
QG7	5,0	14,82	4,28	1,14	8,23	127,11	25,35	3,31	2,18	2,06	8,97	48,61	38,18
QG8	5,7	16,28	4,31	2,04	8,20	141,45	29,02	4,91	0,74	5,43	12,49	40,21	41,12
QG9	6,0	14,85	3,19	1,16	8,31	204,75	24,02	3,00	0,50	4,07	15,71	50,25	29,47
QG10	6,4	15,73	2,33	1,20	8,38	226,07	26,15	2,85	0,52	2,30	15,07	51,65	30,46
QG11	6,8	14,76	1,71	1,46	8,39	136,82	23,80	3,00	4,81	5,16	18,58	48,42	23,02
QG12	7,1	16,49	0,93	0,83	8,37	52,05	28,47	3,00	0,33	1,63	11,10	62,03	24,90
QG13	9,0	15,72	0,85	0,28	8,48	40,50	24,83	3,40	3,36	6,93	10,54	50,25	28,91
QG14	12,0	15,85	0,65	0,08	8,34	44,12	27,20	3,28	10,95	15,49	13,36	42,49	17,70
QG15	20,0	17,05	7,63	6,49	8,27	196,47	16,58	2,61	9,79	22,95	39,16	21,07	7,02

REFERENCIAS

- ABDI, H., 2003**, Partial Least Squares (PLS) regression, En: Lewis-Beck, M., Bryman, A., y Futing, T. (eds.), *Encyclopedia of Social Sciences Research Methods*, Thousand Oaks (CA), pp. 1-7.
- ADMIRAAL, W., 1977A**, Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture, *Marine Biology*, 39: 1-9.
- ADMIRAAL, W., 1977B**, Salinity tolerance of benthic estuarine diatoms as tested with a rapid polarographic measurement of photosynthesis, *Marine Biology*, 39: 11-19.
- ADMIRAAL, W., 1977C**, Influence of various concentrations of orthophosphate on the division rate of an estuarine benthic diatom, *Navicula arenaria*, in culture, *Marine Biology*, 42: 1-8.
- ADMIRAAL, W., 1977D**, Tolerance of benthic diatoms to high concentrations of ammonia, nitrite ion, nitrate ion and orthophosphate, *Marine Biology*, 43: 307-315.
- ADMIRAAL, W., 1984**, The ecology of estuarine sediment inhabiting diatoms, En: Round, F.E., y Capman, D.J. (eds.), *Progress in Phycological Research* 3, Biopress Limited Bristol, pp. 269-322.
- ADMIRAAL, W., Y PELETIER, H., 1980**, Distribution of diatom species on an estuarine mud flat and experimental analysis of the selective effect of stress, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 46: 157-175.
- ADMIRAAL, W., PELETIER, H. Y ZOMER, H., 1982**, Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat, *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 14: 471-487.
- ALBANI, A.D. Y JOHNSON, K.R., 1975**, Resolution of foraminiferal biotopes in Broken Bay, N.S.W., *Journal of the Geological Society of Australia*, 22: 435-466.
- ALIN, S.R. Y COHEN, A.S., 2004**, The live, the dead, and the very dead: taphonomic calibration of the recent record of paleoecological change in Lake Tanganyika, East Africa, *Paleobiology*, 30: 44-81.
- AMPSOKER, M.C., 1977**, The distribution of intertidal epipsammic diatoms on Scripps Beach, La Jolla, California, U.S.A., *Botanica Marina*, 20: 227-232.
- AMPSOKER, M.C. Y MCINTIRE, C.D., 1978**, Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yanguina Estuary, Oregon, *Journal of Phycology*, 14: 387-395.
- ARAMAYO, S.A., GUTIERREZ-TELLEZ, B. Y SCHILLIZZI, R.A., 2005**, Sedimentologic and paleontologic study of the southeast coast of Buenos Aires province, Argentina: a late Pleistocene-Holocene paleoenvironmental reconstruction, *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 65-71.
- ARCHIBALD, R.E.M., 1983**, The diatoms of the Sundays and Great Fish Rivers in the eastern Cape Province of South Africa, En: Cramer, J. (ed.), *Bibliotheca Diatomologica* vol. 1, A.R. Gantner Verlag, Vaduz, 673 p.
- AUSTEN, I., ANDERSEN, T.J. Y EDELVANG, K., 1999**, The influence of benthic diatoms and invertebrates on the erodibility of an intertidal mudflat, the Danish Wadden Sea, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49: 99-111.
- BATTARBEE, R.W., 1986**, Diatom analysis, En: Berglund, B.E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, Wiley, J. y Sons, New York, pp. 527-570.
- BATTARBEE, R.W., CHARLES, D.F., DIXIT, S.S. Y RENBERG, I., 1999**, Diatoms as indicators of surface water acidity. En: Stoermer, E.F. y Smol, J.P. (eds.), *The diatoms: applications for the environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, London, pp. 85-129.

- BEHRENSMEYER, A. K., 1982**, Time resolution in fluvial vertebrate assemblages, *Paleobiology*, 8: 211-227.
- BEHRENSMEYER, A.K., KIDWELL, S.M. Y GASTALDO, R.A., 2000**, Taphonomy and paleobiology, En: Erwin, E.D. y Wing, S.W., (eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*, Lawrence, Kansas: Allen Press, Paleontological Society, *Paleobiology* (suplemento), 26: 103-147.
- BENNETT, J.R., BIANCHI, T.S., Y MEANS, J.C., 2000**, The effects of PAH contamination and grazing on the abundance and composition of microphytobenthos in salt marsh sediments (Pass Fourchon, LA, USA): II: The use of plant pigments as biomarkers, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50: 425-439.
- BERGAMASCO, A., DE NAT, L., FLINDT, M.R. Y AMOS, C.L., 2003**, Interactions and feedbacks among phytobenthos, hydrodynamics, nutrient cycling and sediment transport in estuarine ecosystems, *Continental Shelf Research*, 23: 1715-1741.
- BIANCHI, T.S. Y RICE, D.L., 1988**, Feeding ecology of *Leitoscoloplos fragilis*. II. Effects of worm density on benthic diatom production, *Marine Biology*, 99: 123-131.
- BIGLER, C. Y HALL, R., 2002**, Diatoms as indicators of climatic and limnological change in Swedish Lapland: a 100-lake calibration set and its validation for paleoecological reconstructions, *Journal of Paleolimnology*, 27: 97-115.
- BIGLER, C., HEIRI, O., KRŠKOVA, R., LOTTER, A.F. Y STURM, M., 2006**, Distribution of diatoms, chironomids and cladocera in surface sediments of thirty mountain lakes in south-eastern Switzerland, *Aquatic Sciences*, 68: 154-171.
- BIRKS, H.J.B., 1995**, Quantitative palaeoenvironmental reconstructions, En: Maddy, D. y Brew, J.S. (eds.), *Statistical modelling of Quaternary science data*, Quaternary Science Association, Cambridge, pp. 161-254.
- BIRKS, H.J.B., 1998**, Numerical tools in paleolimnology – progress, potentialities, and problems, *Journal of Paleolimnology*, 20: 307-332.
- BIRKS, H.J.B., 2003**, Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data, En: Mackay, A.W., Battarbee, R.W., Birks, H.J.B. y Odfield, Y. (eds.), *Global Change in the Holocene*, Arnold, pp. 107-123.
- BIRKS, H.J.B. Y BIRKS, H.H., 1980**, *Quaternary palaeoecology*, University Park Press, Baltimore, 285 p.
- BIRKS, H.J.B., LINE, J.M., JUGGINS, S., STEVENSON, A.C. Y TER BRAAK, C.J.F., 1990**, Diatoms and pH reconstruction, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 327: 263-278.
- BOSCHI, E. E., 1964**, *Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense (R. Argentina)*, Boletín del Instituto de Biología Marina, 6: 99 pp.
- BOTTO, F. E IRIBARNE, O., 2000**, Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 141-151.
- BRAY, J.R. Y CURTIS, J.T., 1957**, An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin, *Ecological Monographs*, 27: 325- 349.
- BUZAS, M.A., 1968**, On the spatial distribution of foraminifera, *Contributions from Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, 19: 1-11.
- CAMPEAU, S., PIENITZ, R. Y HÉQUETTE, A., 1999**, Diatoms as quantitative paleodepth indicators in coastal areas of the southeastern Beaufort Sea, Arctic Ocean, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 146: 67-97.

- CARPELAN, L.H., 1978, Evolutionary euryhalinity of diatoms in changing environments, *Nova Hedwigia*, 29: 489-526.
- CARRETO, J.I., MONTOYA, N.G., BENAVIDES, H.R., GUERRERO, R. Y CARIGNAN, M.O., 2003, Characterization of spring phytoplankton communities in the Rio de La Plata maritime front using pigment signatures and cell microscopy, *Marine Biology*, 143: 1013-1027.
- CLAVERO, E., HERNÁNDEZ-MARINÉ, M., GRIMALT, J. O. Y GARCIA-PICHEL, F., 2000, Salinity tolerance of diatoms from thalassic hypersaline environments, *Journal of Phycology*, 36: 1021-1034.
- COLIJN, F., ADMIRAAL, W., BARETTA, J.W., Y RUARDIJ, P., 1987, Primary production in a turbid estuary, the Ems-Dollard: field and model studies, *Continental Shelf Research*, 7: 1405-1409
- COOK, L.L. Y WHIPPLE, S.A., 1982, The distribution of edaphic diatoms along environmental gradients of a Louisiana salt marsh, *Journal of Phycology*, 18: 64-71.
- COOPER, S.R., 1995, Diatoms in sediment cores from the mesohaline Chesapeake Bay, USA, *Diatom Research*, 10: 39-89.
- COOPER, S.R., 1999, Estuarine paleoenvironmental reconstructions using diatoms, En: Stoermer, E.F. y Smol, J.P. (eds.), *The diatoms: Applications for the environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, London, p. 352-373.
- COX, E.J., 1994, Ecological tolerances and optima – real or imaginary?, *Verh International Verein Limnology*, 25: 2238-2241.
- CRISCI, J.V. Y LÓPEZ DE ARMENGOL, M.F., 1983, *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*, OEA (Biología) 26, 132 pp.
- DAY, J.H., 1981, *Estuarine ecology, with particular reference to southern Africa*, A.A. Balkema, Rotterdam.
- DE FRANCESCO, C.G., 2002, Significado paleobiológico y paleoambiental de las concentraciones holocenas de *Heleobia* (Gastropoda) presentes en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata*, 109 pp.
- DE FRANCESCO, C.G. E ISLA, F.I., 2003, Distribution and abundance of hydrobiid snails in a mixed estuary and a coastal lagoon, Argentina, *Estuaries*, 26: 790-797.
- DE FRANCESCO, C.G. Y HASSAN, G.S., 2008, Dominance of reworked fossil shells in modern estuarine environments: implications for paleoenvironmental reconstructions based on biological remains, *PALAIOS*, 23: 14-23.
- DE FRANCESCO, C.G. Y ZÁRATE, M.A., 1999, Análisis tafonómico de *Littoridina* Souleyet, 1852 (Gastropoda: Hydrobiidae) en perfiles holocenos del río Quequén Grande (provincia de Buenos Aires): significado paleobiológico y paleoambiental, *Ameghiniana*, 36: 297-310.
- DE FRANCESCO, C.G. Y ZÁRATE, M.A., 2001, Bioturbaciones de *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786) (Mollusca: Bivalvia) en un ambiente estuárico holoceno (río Quequén Grande, Buenos Aires, Argentina), *Ameghiniana*, 38: 467-470.
- DE JONGE, V.N., 1985, The occurrence of “epipsammic” diatom populations: a result of interaction between physical sorting of sediment and certain properties of diatom species, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 21: 607-622.

- DE MARCO, S.G., BELTRAME, M.O., FREIJE, R.H. Y MARCCOVECCHIO, J.E., 2005**, Phytoplankton dynamic in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina), and its relationship with potential nutrient sources, *Journal of Coastal Research*, 21: 818-825.
- DE WOLF, H., 1982**, Method of coding of ecological data from diatoms for computer utilization, *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, 36: 95-99.
- DEBENAY, J.P., CARBONEL, P., MORZADEC-KERFOURN, M.-T., CAZABOUN, A., DENÈFLE, M. Y LÉZINE, A. – M., 2003**, Multi-bioindicator study of a small estuary in Vendée (France), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 843-860.
- DENYS, L., 1991/1992**, *A check-list of the diatoms in the Holocene deposits of the Western Belgian coastal plain with the survey of their apparent ecological requirements, I. Introduction, ecological code and complete list*, Service Geological of Belgium Professional Paper 246, 41 pp.
- DENYS, L. Y DE WOLF, H., 1999**, Diatoms as indicators of coastal paleo-environments and relative sea-level change. En: Stoermer, E.F. y Smol, J.P. (eds.), *The diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, London, pp. 277-297.
- DODD, J.R. Y STANTON, E.J. JR., 1990**, *Palaeoecology, Concepts and Applications*, Segunda Edición, Wiley-Interscience Publication, 553 pp.
- ESPINOSA, M.A., 1982**, Diatomeas de la costa de Mar del Plata, *Tesis de Grado, Universidad Nacional de Mar del Plata*, 85 pp.
- ESPINOSA, M.A., 1988**, Paleocología de diatomeas del estuario del Río Quequén (Prov. de Buenos Aires, Argentina), *Thalassas*, 6: 33-44.
- ESPINOSA, M.A., 1994**, Diatom paleoecology of the Mar Chiquita lagoon delta, Argentina, *Journal of Paleolimnology*, 10: 17-23.
- ESPINOSA, M.A., 1998**, Paleocología de diatomeas en sedimentos cuaternarios del sudeste bonaerense, *Tesis Doctoral*, Universidad Nacional de Mar del Plata, 101 pp.
- ESPINOSA, M.A., 2001**, Reconstrucción de paleoambientes holocenos de la costa de Miramar (provincia de Buenos Aires, Argentina) basada en diatomeas, *Ameghiniana*, 38: 27-34.
- ESPINOSA, M.A., FASANO, J.L., FERRERO, L., ISLA, F.I., MUJICA, A. Y SCHNACK, E.J., 1984**, Micropaleontología y microestratigrafía de los sedimentos holocenos aflorantes en la desembocadura del arroyo Las Brusquitas (Partido de General Pueyrredón) y en Punta Hermengo (Partido de General Alvarado), Provincia de Buenos Aires, *IX Congreso Geológico Argentino*, Bariloche, Actas 3: 520-537.
- ESPINOSA, M.A., DE FRANCESCO, C.G. E ISLA, F.I., 2003**, Paleoenvironmental reconstruction of Holocene coastal deposits from the southeastern Buenos Aires province, Argentina, *Journal of Paleolimnology*, 29: 49-60.
- FASANO, J.L., 1991**, *Geología y geomorfología. Región III, Faro Querandí-Mar de Cobo, Provincia de Buenos Aires*, Informe Final CFI-UNMDP, Mar del Plata, 118 pp.
- FASANO, J.L., HERNÁNDEZ, M.A., ISLA, F.I. Y SCHNACK, E.J., 1982**, Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires, Argentina), En: Lasserre, P. y Postma, H. (eds.), *Coastal lagoons: Proceedings of the International Symposium of Coastal Lagoons*, Bordeaux, Francia: Oceanologica Acta, 4: 285-292.

- FASANO, J.L., ISLA, F.I., MOOK, W.G. Y VAN DE PLAASCHE, O., 1982**, Máximo transgresivo postglacial de 7.000 años en Quequén, Provincia de Buenos Aires, *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 42 (Suplemento): 475-477.
- FERRARIO, M.E. Y SAR, E., 1984**, Consideraciones taxonómicas sobre diatomeas epífitas del intermareal rocoso marplatense I, *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 13, Botánica, 79: 197-211.
- FERRARIO, M.E. Y SAR, E., 1985**, Consideraciones taxonómicas sobre diatomeas epífitas del intermareal rocoso marplatense II, *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 13, Botánica, 88: 11-27.
- FERRERO, L., 1996**, Paleocología de ostrácodos holocenos del estuario del río Quequén Grande (Pcia. de Buenos Aires), *Ameghiniana*, 33: 209-222.
- FERRERO, L., 2006**, Micropaleontología y paleocología del Cuaternario del sudeste de la provincia de Buenos Aires, *Tesis Doctoral*, Universidad Nacional de Mar del Plata, 373 pp.
- FOLK, R.L., 1968**, *Petrology of sedimentary rocks*, University of Texas at Hemphills, Austin, 182 p.
- FRENGUELLI, J., 1921**, Los terrenos de la costa atlántica en los alrededores de Miramar (provincia de Buenos Aires) y sus correlaciones, *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba*, 24: 325-485.
- FRENGUELLI, J., 1925**, Diatomeas de los arroyos del Durazno y Las Brusquitas en los alrededores de Miramar (provincia de Buenos Aires), *Physis*, 8: 129-185.
- FRENGUELLI, J., 1928**, Diatomeas del Océano Atlántico frente a Mar del Plata (República Argentina), *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia*, 34: 487-575.
- FRENGUELLI, J., 1930**, Diatomeas marinas de la costa atlántica de Miramar (provincia de Buenos Aires), *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia*, 36: 243-311.
- FRENGUELLI, J., 1935**, Diatomeas de la Mar Chiquita al norte de Mar del Plata, *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 1, Botánica, 5: 121-141.
- FRENGUELLI, J., 1938**, Diatomeas de la Bahía San Blas (provincia de Buenos Aires), *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 1, Botánica, 5: 251-337.
- FRENGUELLI, J., 1939**, Diatomeas del Golfo San Matías (Río Negro), *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 2, Botánica, 10: 201-226.
- FRENGUELLI, J., 1941**, Diatomeas del Río de la Plata, *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 3, Paleontología, 16: 77-251.
- FRENGUELLI, J., 1945**, Las diatomeas del Platense, *Revista del Museo de La Plata*, Nueva serie 3, Botánica, 15: 213-334.
- FRTZ, S.C., JUGGINS, S. Y BATTARBEE, R.W., 1991**, Reconstruction of past changes in salinity and climate using a diatom-based transfer function, *Nature*, 352: 706-708.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, F., SPRECHMANN, P., METZELTIN, D., SCAFATI, L., MELENDI, D.L., VOLKHEIMER, W., MAZZEO, N., HILLER, A., VON TÜMLING JR., W. Y SCASSO, F., 2004A**, Holocene trophic state changes in relation to sea level variation in Lake Blanca, SE Uruguay, *Journal of Paleolimnology*, 31: 99-115.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, F., METZELTIN, D., SPRECHMANN, P., TRETTIN, R., STAMS, G. Y BELTRÁN-MORALES, L.F., 2004B**, Upper Pleistocene and Holocene paleosalinity and trophic state changes in relation to sea level variation in Rocha Lagoon, southern Uruguay, *Journal of Paleolimnology*, 32: 117-135.

- GASSE, F., JUGGINS, S. Y BEN KHELIFA, L., 1995**, Diatom-based transfer functions for inferring past hydrochemical characteristics of African lakes, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 117: 31-54.
- GAYOSO, A.M., 1981**, *Estudio del fitoplancton del estuario de Bahía Blanca*, Instituto Argentino de Oceanografía, Contribución Científica N°60, 29 pp.
- GAYOSO, A.M., 1988**, Variación estacional del fitoplancton de la zona más interna del estuario de Bahía Blanca (prov. Buenos Aires, Argentina), *Gayana Botanica*, 45: 241-247.
- GAYOSO, A.M. Y MUGLIA, V.H., 1991**, Blooms of the surf-zone diatom *Gonioceros armatus* (Bacillariophyceae) on the South Atlantic coast (Argentina), *Diatom Research*, 6: 247-253.
- GEHRELS, W.R., ROE, H.M. Y CHARMAN, D.J., 2001**, Foraminifera, testate amoebae and diatoms as sea-level indicators in UK saltmarshes: a quantitative multiproxy approach, *Journal of Quaternary Science*, 16: 201-220.
- GERMAIN, H., 1981**, *Flore des Diatomées. Eaux douces et saumâtres du massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe Occidentale*, Société nouvelle des Editions Boubée, Paris, 446 pp.
- GOLDSTEIN, S.T., WATKINS, G.T. Y KUHN, R.M., 1998**, Microhabitats of salt marsh foraminifera: St. Catherines Island, Georgia, USA, *Marine Micropaleontology*, 26: 17-29.
- GOLDSTEIN, S.T. Y WATKINS, G.T., 1999**, Taphonomy of salt marsh foraminifera: an example of coastal Georgia, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 103-114.
- GOLFIERI, G.A., FERRERO, L. Y ZÁRATE, M.A., 1998**, Tafonomía y paleoecología de *Tagelus plebeius* (Lightfoot, 1786) (Mollusca, Bivalvia) en sedimentos holocenos del río Quequén Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina, *Ameghiniana*, 35: 255-264.
- GÓMEZ, N., HUALDE, P.R., LICURSI, M. Y BAUER, D.E., 2004**, Spring phytoplankton of Río de la Plata: a temperate estuary of South America, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61: 301-309.
- GRIMM, E.C., 2004**, TILIA Software, Illinois State Museum, Research and Collection Center, Springfield, IL, USA.
- GUTIÉRREZ TELLEZ, B.M., 1996**, Diatomeas del Pleistoceno de Pehuén-Có (provincia de Buenos Aires): inferencias paleoambientales, *Ameghiniana*, 33: 201-208.
- GUTIÉRREZ TELLEZ, B.M. Y SCHILLIZZI, R.A., 2002**, Asociaciones de diatomeas en paleoambientes cuaternarios de la costa sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina, *Pesquisas en Geociências*, 29: 59-70.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. Y RYAN, P. D., 2001**, PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis, *Palaeontologia Electronica*, 4 (1), 184 Kb.
- HARTLEY, B., 1996**, *An atlas of British diatoms*, Biopress Ltd., Bristol, 601 pp.
- HASSAN, G.S., ESPINOSA, M.A. E ISLA, F.I., 2004**, Análisis paleoambiental de una secuencia del Holoceno Tardío del Arroyo Claromecó (provincia de Buenos Aires, Argentina) basado en diatomeas, *Ameghiniana*, 41: 161-170.
- HASSAN, G.S., ESPINOSA, M.A. E ISLA, F.I., 2006**, Modern diatom assemblages in surface sediments from estuarine systems in the southeastern Buenos Aires Province, Argentina, *Journal of Paleolimnology*, 35: 39-53.

- HASSAN, G.S., ESPINOSA, M.A. E ISLA, F.I., 2007**, Dead diatom assemblages in surface sediments from a low impacted estuary: the Quequén Salado river, Argentina, *Hydrobiologia*, 579: 257-270.
- HASSAN, G.S., ESPINOSA, M.A. E ISLA, F.I., 2008**, Fidelity of dead diatom assemblages in estuarine sediments: how much environmental information is preserved?, *PALAIOS*, 23: 112-120.
- HEIRI, O., LOTTER, A.F. Y LEMCKE, G., 2001**, Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproductibility and comparability of results, *Journal of Paleolimnology*, 25: 101-110.
- HILL, M.O., 1973**, Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences, *Ecology*, 54: 427-432.
- HOLLAND, A.F. Y DEAN, J.M., 1977**, The biology of the stout razor clam *Tagelus plebeius*: II. Some aspects of the population dynamics, *Chesapeake Science*, 18: 188-196.
- HORTON, B.P., 1999**, The distribution of contemporary intertidal foraminifera at Cowpen Marsh, Tees Estuary, UK: implications for studies of Holocene sea-level changes, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 127-149.
- HORTON, B.P., CORBETT, R., CULVER, S.J., EDWARDS, R.J. Y HILLIER, C., 2006**, Modern saltmarsh diatom distributions of the Outer Banks, North Carolina, and the development of a transfer function for high resolution reconstructions of sea level, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69: 381-394.
- HUSTEDT, F., 1930**, *Bacillariophyta (Diatomae)*, En: Pascher, A. (ed.), *Die Süßwasserflora Mitteleuropas*, G. Fisher Verlag, Jena. 466 pp.
- HUSTEDT, F., 1937-1938**, *Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen. "Flora von Java, Bali und Sumatra nach dem Material der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition"*, *Archiv für Hydrobiologie supplement*, Band 15: 131-506.
- HUSTEDT, F., 1953**, Die Systematik der diatomeen in ihren beziehungen zur geologie und ökologie nebst einer revision des halobien-systems, *Svensk Botaniska Tidskr*, 47: 274-344.
- HUSTEDT, F., 1959-1966**, *Die Kieselalgen*. En: Rabenhorst, L. (ed.), *Kryptogamen flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz* 7(2)6: 737-845 (1959); 7(3)2: 161-348 (1962); 7(3)4: 557-816 (1966).
- IMBRIE, J. Y KIPP, N.G., 1971**, A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a late Pleistocene Caribbean core, En: Turekian, K.K. (ed.), *The Late Cenozoic Glacial Ages*, Yale University Press, New Haven, pp. 71-181.
- IMBRIE, J. Y WEBB, T., 1981**, Transfer functions: calibrating micropaleontological data in climatic terms, En: Berger, A. (ed.), *Climate Variations and Variability: Facts and Theories*, D. Reidel, Dordrecht, pp. 125-134.
- ISLA, F.I. Y BÉRTOLA, G.R., 2005**, Litoral Bonaerense, *Actas XVI Congreso Geológico Argentino*, La Plata, pp. 265-276.
- ISLA, F.I. Y GAIDO, E.S., 2001**, Evolución geológica de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (ed.), *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin, Mar del Plata, Argentina. pp. 19-30.
- ISLA, F.I., FOLABELLA, A. Y ZAMORA, A., 1996**, Seasonal bacteria content in sediments of Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina, *Proceedings of the Bahía Blanca International Coastal Symposium*: 233-240.
- JUGGINS, S., 1992**, *Diatoms in the Thames estuary, England: ecology, paleoecology, and salinity transfer function*. En: Lange-Bertalot (ed.), *Bibliotheca Diatomologica*, J.Cramer, Berlin 25, 216 pp.

- JUGGINS, S., 2003**, C2 version 1.3 User Guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle, Newcastle upon Tyne, UK, 69 pp.
- KIDWELL, S.M., 2001**, Preservation of species abundance in marine death assemblages, *Science*, 294: 1091-1094.
- KIDWELL, S.M., 2002**, Mesh-size effects on the ecological fidelity of death assemblages: a meta-analysis of molluscan live-dead studies, *Geobios*, 24: 107-119.
- KIDWELL, S.M. Y BOSENCE, D.W.J., 1991**, Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. En: Allison, P.A. y Briggs, D.E.G., (eds.), *Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record*, Topics in Geobiology 9: 115-209.
- KIDWELL, S.M., Y FLESSA, K.W., 1995**, The quality of the fossil record: populations, species, and communities, *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 26: 269-299.
- KIDWELL, S.M., FÜRSICH, F. T. Y AIGNER, T., 1986**, Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations, *Palaios*, 1: 228-238.
- KOLBE, R.W., 1927**, Zur Ökologie, morphologie und systematic der brackwasser-diatomeen, *Pflanzenforschung*, 7:1-146.
- KOWALEWSKI, M. Y HOFFMEISTER, 2003**, Sieves and Fossils: Effects of Mesh Size on Paleontological Patterns, *Palaios*, 18: 460-469.
- KOWALEWSKI, M., LAZO, D.G., CARROLL, M., MESSINA, C., CASAZZA, L., PUCHALSKI, S., GUPTA, N.S., ROTHFUS, T.A., HANNISDAL, B., SÄLGEBAK, J., HENDY, A., STEMPIEN, J., KRAUSE JR., R., TERRY, R.C., LABARBERA, M. Y TOMAŠOVÝCH, A., 2003**, Quantitative fidelity of brachiopod-mollusk assemblages from modern subtidal environments of San Juan Islands, USA, *Journal of Taphonomy*, 1: 43-65.
- KRAMMER, K. Y LANGE-BERTALOT, H., 1986**, Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. En: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. y Mollenhauer, D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 2/1*. VEB Gustav Fisher Verlag. Jena, 876 pp.
- KRAMMER, K. Y LANGE-BERTALOT, H., 1988**, Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariophyceae, Epithemiaceae, Surirellaceae, En: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. y Mollenhauer, D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 2/2*. VEB Gustav Fisher Verlag. Jena, 596 pp.
- LANGE-BERTALOT, H., 2001**, *Navicula sensu stricto*, 10 genera separated from *Navicula sensu lato Frustulia*. En: Lange-Bertalot, H. (ed), *Diatoms of Europe Vol. 2*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, 526 pp.
- LÓPEZ GAPPA, J., TABLADO, A., FONALLERAS, M.C. Y ADAMI, M.L., 2001**, Temporal and spatial patterns of annelid populations in intertidal sediments of the Quequén Grande estuary (Argentina), *Hydrobiologia*, 455: 61-69.
- MARINI, M.F. Y PICCOLO, M.C., 2000**, El balance hídrico en la cuenca del río Quequén Salado, Argentina, *Papeles de Geografía*, 31: 39-53.
- MARTIN, R.E., 1999**, *Taphonomy: a process approach*, Cambridge Paleobiology Series 4, Cambridge University Press, 508 pp.
- MCINTIRE, C.D. Y AMPSOKER, M.C., 1986**, Effects of sediment properties on benthic primary production in the Columbia River Estuary, *Aquatic Botany*, 24: 249-267.

- MCQUOID, M.R., Y HOBSON, L.A., 1998**, Assessment of palaeoenvironmental conditions on southern Vancouver Island, British Columbia, Canada using the marine tycho plankter *Paralia sulcata*, *Diatom Research*, 13: 311-321.
- MCQUOID, M.R. Y NORDBERG, K., 2003**, The diatom *Paralia sulcata* as an environmental indicator species in coastal sediments, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 339-354.
- MOORE, W.W. Y MCINTIRE, C.D., 1977**, Spatial and seasonal distribution of littoral diatoms in Yanquina estuary, Oregon (USA), *Botanica Marina*, 20: 99-109.
- MURRAY, J.W. Y PUDSEY, C.J., 2004**, Living (stained) and dead foraminifera from the newly ice-free Larsen Ice Shelf, Weddell Sea, Antarctica: ecology and taphonomy, *Marine Micropaleontology*, 53: 67-81.
- NG, S.L. Y SIN, F.S., 2003**, A diatom model for inferring sea level change in the coastal waters of Hong Kong, *Journal of Paleolimnology*, 30: 427-440.
- OPPENHEIM, D.R., 1991**, Seasonal changes in epipellic diatoms along an intertidal shore, Berrow Flats, Somerset, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71: 579-596.
- PALOMO, G. E IRIBARNE, O., 2000**, Sediment bioturbation by polychaete feeding may promote sediment stability, *Bulletin of Marine Science*, 67: 249-257.
- PARODI, E.R., Y BARRÍA DE CAO, S., 2003**, Benthic microalgal communities in the inner part of the Bahía Blanca estuary (Argentina): a preliminary qualitative study, *Oceanologica Acta*, 25: 279-284.
- PATERSON, D.M., 1989**, Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behavior of epipellic diatoms, *Limnology and Oceanography*, 34: 223-324.
- PEETERS, F., IVANOVA, E., CONAN, S., BRUMMER, G.-J., GANSSSEN, G., TROELSTRA, S. Y VAN HINTE, J., 1999**, A size analysis of planktic foraminifera from the Arabian Sea, *Marine Micropaleontology*, 36: 31-63.
- PERILLO, G.M.E., PÉREZ, D.E., PICCOLO, M.C., PALMA, E.D. Y CUADRADO, D.G., 2005**, Geomorphologic and physical characteristics of a human impacted estuary: Quequén Grande River Estuary, Argentina, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62: 301-312.
- PRIETO, A.R., STUTZ, S.M., FERRERO, L., ESPINOSA, M.A., DE FRANCESCO, C.G. E ISLA, F.I., 1998**, Evidencias de la transgresión marina holocénica en la laguna Hinojales (37°34'S, 57°27'O), *V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, Actas: 257. Mar del Plata.
- RESENDE, P., AZEITEIRO, U. Y PEREIRA, M.J., 2005**, Diatom ecological preferences in a shallow temperate estuary (Ria de Aveiro, Western Portugal), *Hydrobiologia*, 544: 77-88.
- RETA, R., MARTOS, P., PERILLO, G.M.E., PICCOLO, M.C. Y FERRANTE, A., 2001**, Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed.), *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 31-52.
- ROSÉN, P., HALL, R., KORSMAN, T. Y RENBERG, I., 2000**, Diatom transfer-functions for quantifying past air temperature, pH and total organic carbon concentration from lakes in northern Sweden, *Journal of Paleolimnology*, 24: 109-123.
- RUMRICH, U., LANGE-BERTALOT, H. Y RUMRICH, M., 2000**, *Diatoms of the Andes. From Venezuela to Patagonia/Tierra del Fuego*. En: Lange-Bertalot, H. (ed.). *Iconographia Diatomologica* vol. 9, A.R.G. Gantner Verlag, Koeltz Scientific Books, Königstein, 673 pp.
- RYBARCYK, H. Y ELKAÏM, B., 2003**, An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 775-791.

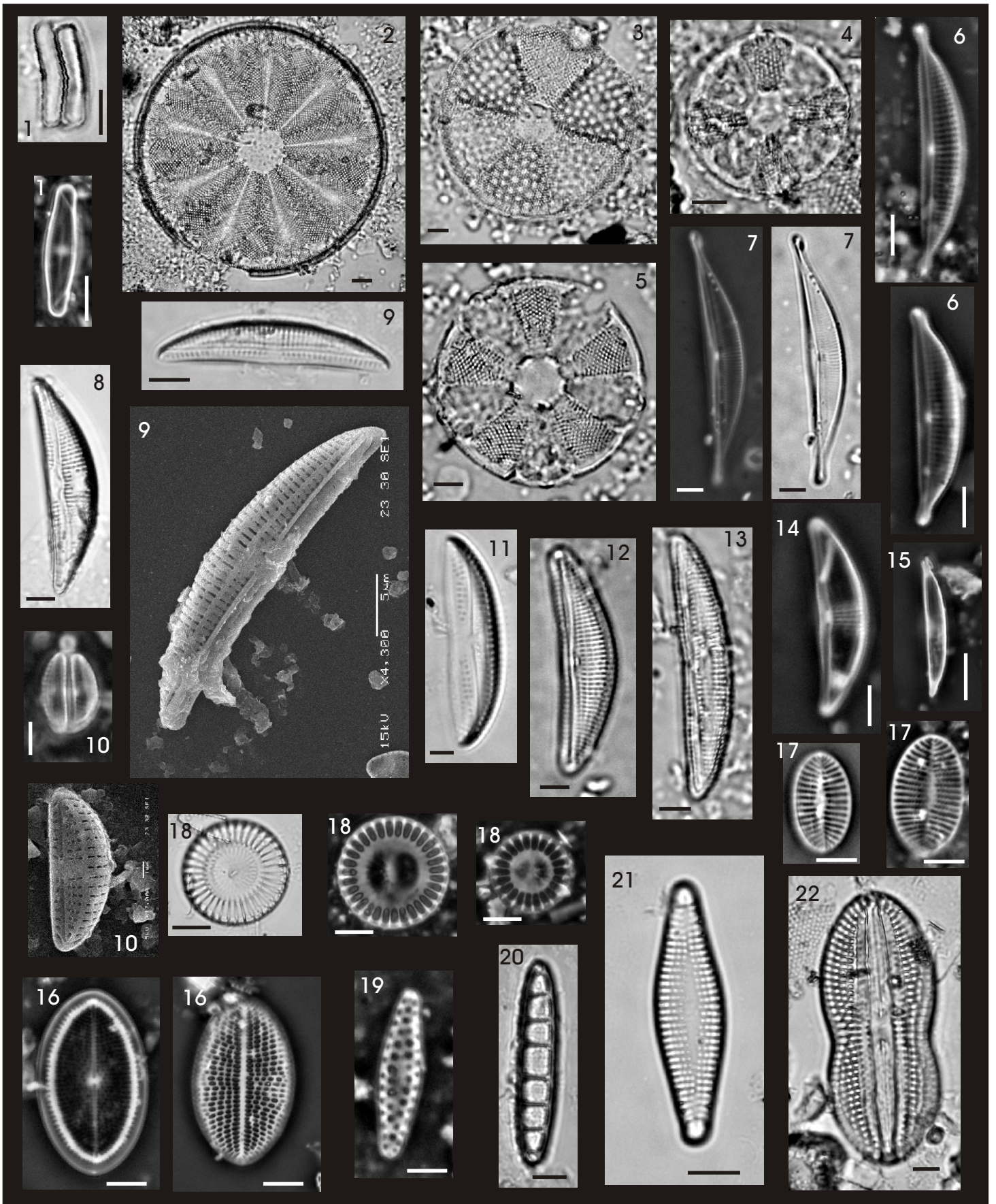
- RYVES, D.B., JUGGINS, S., FRITZ, S.C. Y BATTARBEE, R.W., 2001**, Experimental dissolution and the quantification of microfossil preservation in sediments, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172: 99-113.
- RZEZNIK-ORIGNAC, J., FICHET, D. Y BOUCHER, G., 2003**, Spatio-temporal structure of the nematode assemblages of the Brouage mudflat (Marennes Oléron, France), *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 77-88.
- SALA, J.M., 1975**, Recursos hídricos (Especial mención de las aguas subterráneas), *Relatorio VI Congreso Geológico Argentino*, Bahía Blanca, p. 169-193.
- SAWAI, Y., 2001**, Distribution of living and dead diatoms in tidal wetlands of northern Japan: relations to taphonomy, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 173: 125-141.
- SAWAI, Y., HORTON, B.P. Y NAGUMO, T., 2004**, The development of a diatom-based transfer function along the Pacific coast of eastern Hokkaido, northern Japan – an aid in paleoseismic studies of the Kuril subduction zone, *Quaternary Science Reviews*, 23: 2467-2483.
- SCHILLIZZI, R., GUTIÉRREZ TELLEZ, B. Y ARAMAYO, S., 2006**, Reconstrucción paleoambiental del Cuaternario en las barrancas del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina, *III Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología*, Córdoba 10-13 Octubre, Actas: 649-658.
- SCHNACK, E.J., FASANO, J.L. E ISLA, F.I., 1982**, The evolution of Mar Chiquita lagoon, Province of Buenos Aires, Argentina. En: Colquhoun, D.J. (ed.), *Holocene sea-level fluctuations: magnitudes and causes*, IGCP 61, University of South Carolina, Columbia, SC, 143-155.
- SCHWINDT, E., IRIBARNE, O. E ISLA, F.I., 2004A**, Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59: 109-120.
- SCHWINDT, E., DE FRANCESCO, C. E IRIBARNE, O., 2004B**, Individual and reef growth of the introduced reef-building polychaete *Ficopomatus enigmaticus* in a south-western Atlantic coastal lagoon, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 987-993.
- SCOTT, D.B. Y MEDIOLI, F.S., 1980**, Living vs. total foraminiferal populations: their relative usefulness in paleoecology, *Journal of Paleontology*, 54: 814-831.
- SHERROD, B.L., 1999**, Gradient analysis of diatom assemblages in a Puget Sound salt marsh: can such assemblages be used for quantitative paleoecological reconstructions?, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 213-226.
- SIMONSEN, R., 1962**, Untersuchungen zur systematic und ökologie der bodendiatomeen der Westlichen Ostsee, *Int. Rev. Hydrobiol. Syst. Beih.*, 1: 1-144.
- SIMONSEN, R., 1969**, Diatoms as indicators in estuarine environments, *Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 11: 287-291.
- SNOELJS, P., 1994**, Distribution of epiphytic diatom species composition, diversity and biomass on different macroalgal hosts along seasonal and salinity gradients in the Baltic Sea, *Diatom Research*, 9: 189-211.
- SNOELJS, P., 1999**, Diatoms and environmental change in brackish waters. En: Stoermer, E.F. y Smol, J.P. (eds.). *The diatoms: Applications for the environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, London, pp. 298-333.
- STATSOFT, 1998**, STATISTICA for Windows. Rel. 5.1. Statsoft Inc., Tulsa, OK.

- STOCKNER, J.G. Y LUND, J.W.G., 1970**, Live algae in postglacial lake deposits, *Limnology and Oceanography*, 15: 41-58.
- STUTZ, S.M., 2000**, Historia de la vegetación del litoral bonaerense durante el último ciclo transgresivo-regresivo del Holoceno, *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata*, 128 pp.
- STUTZ, S.M., PRIETO, A.R. E ISLA, F.I., 2006**, Holocene evolution of the Mar Chiquita coastal lagoon area (Argentina) indicated by pollen analysis, *Journal of Quaternary Science*, 21: 17-28.
- SULLIVAN, M.J., 1982**, Distribution of edaphic diatoms in a Mississippi salt marsh: a canonical correlation analysis, *Journal of Phycology*, 18: 130-133.
- SULLIVAN, M.J., 1999**, Applied diatom studies in estuaries and shallow coastal environments. En: Stoermer, E.F. y Smol, J.P. (eds.), *The diatoms: Applications for the environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, London, pp. 334-351.
- SYLVESTRE, F., BECK-EICHER, B., DULEBA, W. Y DEBENAY, J., 2001**, Modern benthic diatom distribution in a hypersaline coastal lagoon: the Lagoa de Arauama (R.J.), Brazil, *Hydrobiologia*, 443: 213-231.
- TER BRAAK, C.J.F., 1986**, Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis, *Ecology*, 67: 1167-1179.
- TER BRAAK, C.J.F., 1988**, Partial canonical correspondence analysis, En: Bock, H.H. (ed.), *Classification and related methods of data analysis*, North-Holland, Amsterdam, pp. 551-558.
- TER BRAAK, C.J.F. Y JUGGINS, S., 1993**, Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages, *Hydrobiologia*, 269/270: 485-502.
- TER BRAAK, C.J.F. Y LOOMAN, C.W.N., 1986**, Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model, *Vegetatio*, 65: 3-11.
- TER BRAAK, C.J.F. Y PRENTICE, I.C., 1988**, A theory of gradient analysis, *Advances in Ecological Research*, 18: 271-317.
- TER BRAAK, C.J.F. Y ŠMILAUER, P., 2002**, CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows – Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- TER BRAAK, C.J.F., JUGGINS, S., BIRKS, H.J.B. Y VAN DER VOET, H., 1993**, Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): definition and comparison with other methods for species-environment calibration, En: Patil, G.P., y Rao, C.R. (eds.), *Multivariate Environmental Statistics*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 525-560.
- TERUGGI, L.B., MARTÍNEZ, G.A., BILLI, P. Y PRECISO, E., 2005**, Geomorphologic units and sediment transport in a very low relief basin: Rio Quequén Grande, Argentina, *International Association of Hydrological Sciences Publication*, 299: 154-160.
- TRITES, M., KACZMARSKA, I., EHRMAN, J.M., HICKLIN, P.W. Y OLLERHEAD, J., 2005**, Diatoms from two macro-tidal mudflats in Chignecto Bay, Upper Bay of Fundy, New Brunswick, Canada, *Hydrobiologia*, 544: 299-319.
- UNDERWOOD, G.J.C., 1994**, Seasonal and spatial variation in epipellic diatom assemblages in the Severn Estuary, *Diatom Research*, 9: 451-472.

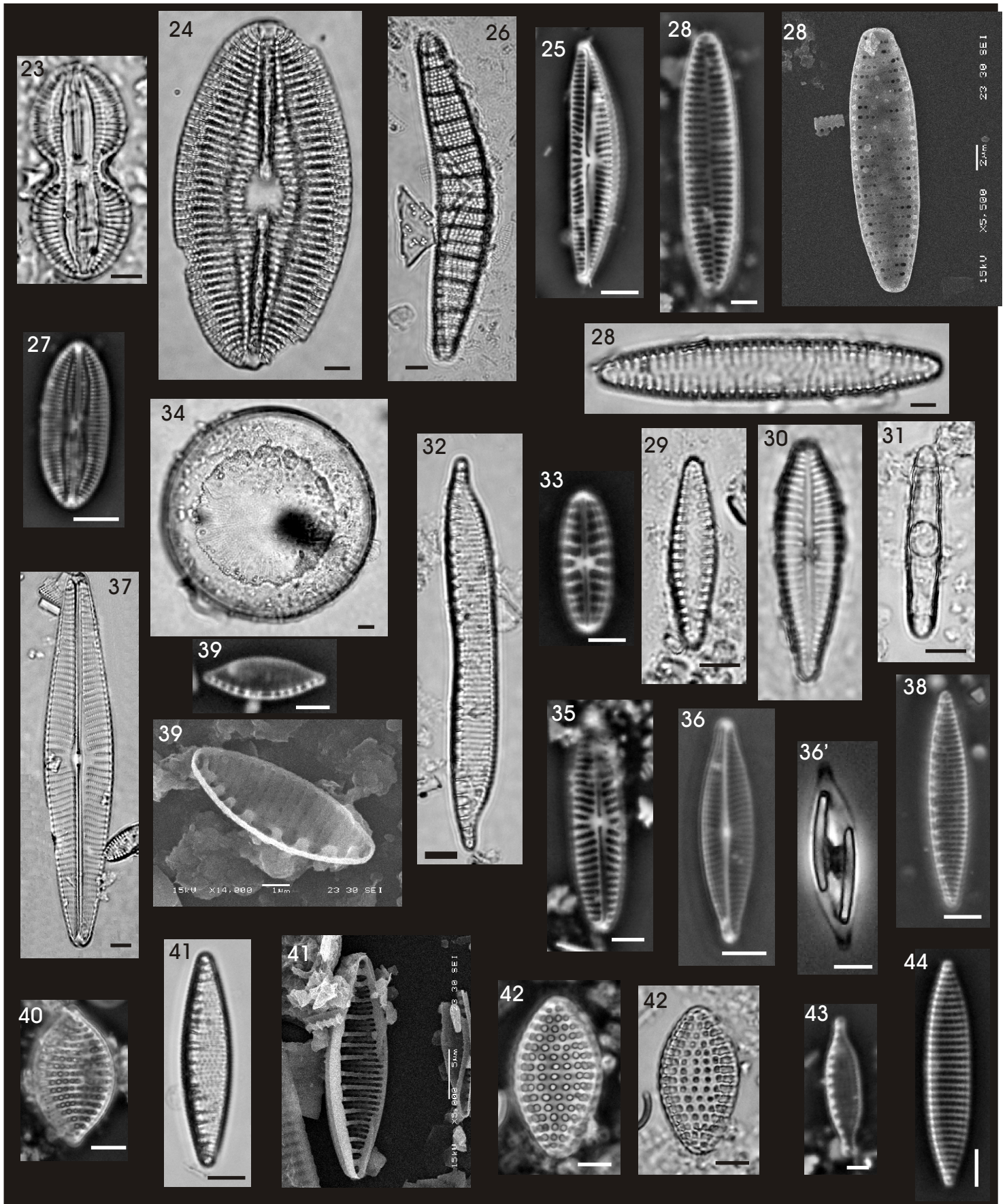
- UNDERWOOD, G.J.C., 1997**, Microalgal colonization in a saltmarsh restoration scheme, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 471-481.
- UNDERWOOD, G.J.C. Y PATERSON, D.M., 1993**, Seasonal changes in diatom biomass, sediment stability and biogenic stabilization in the Severn Estuary, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73: 871-887.
- VAN DAM, H., MERTENS, A. Y SINKELDAM, J., 1994**, A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands, *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28: 117-133.
- VILANOVA, I., PRIETO, A.R. Y ESPINOSA, M.A., 2006**, Palaeoenvironmental evolution and sea-level fluctuations along the southeastern pampa grasslands coast of Argentina during the Holocene, *Journal of Quaternary Science*, 21: 227-242.
- VIOLANTE, R.A. Y PARKER, G., 1992**, Estratigrafía y rasgos evolutivos del Pleistoceno Medio a Superior – Holoceno de la llanura costera de la región de Faro Querandí (provincia de Buenos Aires), *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47: 215-227.
- VIOLANTE, R.A., PARKER, G. Y CAVALLOTTO, J.L., 2001**, Evolución de las llanuras costeras del este bonaerense entre la bahía Samborombón y la laguna Mar Chiquita durante el Holoceno, *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 56: 51-66.
- VOUILLOUD, A. A., 2003**, Catálogo de diatomeas continentales y marinas de Argentina. La Plata: Asociación Argentina de Ficología. 308 pp.
- VOS, P.C. Y DE WOLF, H., 1988**, Methodological aspects of paleo-ecological diatom research in coastal areas of the Netherlands, *Geologie en Mijnbouw*, 67: 31-40.
- VOS, P.C. Y DE WOLF, H., 1993**, Diatoms as a tool for reconstructing sedimentary environments in coastal wetlands; metodological aspects, *Hydrobiologia*, 269: 285-296.
- WEISS, D., GEITZENAUER, K. Y SHAW, F.C., 1978**, Foraminifera, diatom and bivalve distribution in recent sediments of the Hudson estuary, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 7: 393-400.
- WHITING, M.C. Y MCINTIRE, C.D., 1985**, An investigation of distributional patterns in the diatom flora of Netarts Bay, Oregon, by means of correspondence analysis, *Journal of Phycology*, 21: 655-661.
- WILDERMAN, C.C., 1987**, Patterns of distribution of diatom assemblages along environmental gradients in the Severn River Estuary, Chesapeake Bay, Maryland, *Journal of Phycology*, 23: 209-217.
- WILLIAMS, R.B., 1964**, Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size, *Ecology*, 45: 877-880.
- WRIGHT, R., 1968**, Miliolidae (Foraminíferos) recientes del estuario del Río Quequen Grande (Provincia de Buenos Aires), *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Hidrobiología*, 2: 225-256.
- WOLFSTEIN, K., COLIJN, F. Y DOERFFER, R., 2000**, Seasonal dynamics of microphytobenthos biomass and photosynthetic characteristics in the Northern German Wadden Sea, obtained by the photosynthetic light dispensation system, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 651-662.
- YSEBAERT, T., HERMAN, P.M.J., MEIRE, P., CRAEYMEERSCH, J., VERBEEK, H. Y HEIP, C.H.R., 2003**, Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 335-355.
- ZAR, J.H., 1984**, *Biostatistical Analysis*, Segunda Edición, Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

- ZÁRATE, M.A., ESPINOSA, M.A. Y FERRERO, L., 1998**, Palaeoenvironmental implications of a Holocene diatomite, Pampa Interserrana, Argentina, *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 5: 135-152.
- ZÁRATE, M.A., KEMP, R.A., ESPINOSA, M.A. Y FERRERO, L., 2000**, Pedosedimentary and palaeoenvironmental significance of a Holocene aluvial sequence in the southern Pampas, Argentina, *The Holocene*, 10: 481-488.
- ZONG, Y., 1997**, Implications of *Paralia sulcata* abundance in Scottish isolation basins, *Diatom Research*, 12: 125-150.
- ZONG, Y. Y HORTON, B.P., 1998**, Diatom zones across intertidal flats and coastal saltmarshes in Britain, *Diatom Research*, 13: 375-394.
- ZONG, Y. Y HORTON, B.P., 1999**, Diatom-based tidal-level transfer functions as an aid in reconstructing Quaternary history of sea-level movements in the UK, *Journal of Quaternary Science*, 14: 153-167.
- ZUSCHIN, M., HOHENEGGER, J. Y STEININGER, F.F., 2000**, A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea – implications for the fossil record, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 159: 167-190.

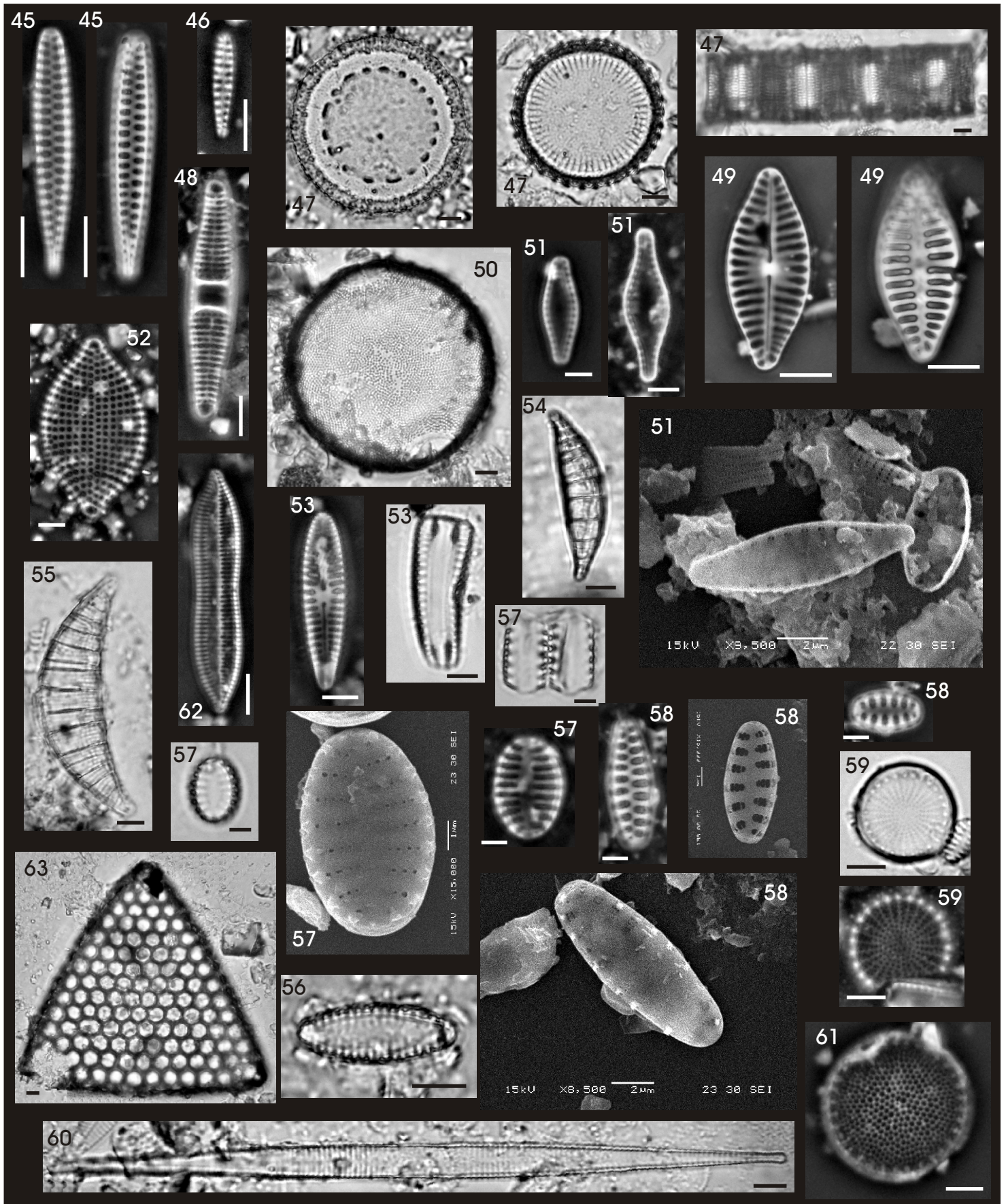
APENDICE FOTOGRAFICO



1) *Achnanthidium minutissimum*, 2) *Actinoptycus splendens*, 3) *Actinoptycus senarius*, 4) *Actinoptycus vulgaris* fo. *octonaria*, 5) *Actinoptycus vulgaris* fo. *polymera*, 6) *Amphora acutiuscula*, 7) *Amphora coffaeiformis*, 8) *Amphora copulata*, 9) *Amphora helenensis*, 10) *Amphora pediculus*, 11) *Amphora* sp. 1, 12) *Amphora* sp. 2, 13) *Amphora* sp. 3, 14) *Amphora veneta*, 15) *Catenula adhaerens*, 16) *Cocconeis placentula*, 17) *Cocconeis* sp., 18) *Cyclotella meneghiniana*, 19) *Cymatosira belgica*, 20) *Denticula elegans*, 21) *Dimeregramma minor*, 22) *Diploneis didyma*. Escala: 5 µm.



23) *Diploneis interrupta*, 24) *Diploneis smithii*, 25) *Encyonema minutum*, 26) *Epithemia turgida*, 27) *Fallacia pygmaea*, 28) *Fragilariforma virescens*, 29) *Glyphodesmis* sp., 30) *Gomphonema parvulum*, 31) *Grammatophora oceanica*, 32) *Hantzschia virgata*, 33) *Hippodonta hungarica*, 34) *Hyalodiscus subtilis*, 35) *Navicula cincta*, 36) *Navicula gregaria*, 36') *N. gregaria* disposición de los cloroplastos en la célula viva, 37) *Navicula peregrina*, 38) *Nitzschia amphibia*, 39) *Nitzschia* cf. *perminuta*, 40) *Nitzschia compressa*, 41) *Nitzschia denticula*, 42) *Nitzschia granulata*, 43) *Nitzschia microcephala*, 44) *Nitzschia rautenbachiae*. Escala: 5 µm, Fotos 39 y 43: 2 µm.



45) *Opephora pacifica*, 46) *Opephora* sp., 47) *Paralia sulcata*, 48) *Plagiogramma staurophorum*, 49) *Planothidium delicathulum*, 50) *Pleurosira laevis*, 51) *Pseudostaurosira brevistriata*, 52) *Raphoneis amphicerus*, 53) *Rhoicosphaenia curvata*, 54) *Rhopalodia brebisonii*, 55) *Rhopalodia gibberula*, 56) *Staurosira construens* var. *subsalina*, 57) *Staurosira construens* var. *venter*; 58) *Staurosirella pinnata*, 59) *Stephanodiscus* sp., 60) *Synedra acus*, 61) *Thalassiosira decipiens*, 62) *Tryblionella hungarica*, 63) *Triceratium favus*. Escala: 5 µm, Fotos 51, 57 y 58: 2 µm.