



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

**“Características ambientales holocénicas de la
cuenca del río Barrancas, Abdón Castro Tolay
(Dpto. Cochinoca, Jujuy) a partir del análisis de
diatomeas”**

Tesis presentada para optar al Título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Lic. Sabrina Bustos

Directora de tesis: Dra. Nora I. Maidana

Co-Director de tesis: Dr. Marcelo R. Morales

Consejera de Estudios: Dra. Nora I. Maidana

Lugar de trabajo: Laboratorio de Diatomeas Continentales, DBBE (FCEyN-UBA), IBBEA-
CONICET- UBA.

Buenos Aires, 08 de Julio, 2021

Características ambientales holocénicas de la cuenca del Rio Barrancas, Abdón Castro Tolay (Dpto. Cochinoca, Jujuy) a partir del análisis de diatomeas

Resumen

Las reconstrucciones paleoclimáticas efectuadas a través del análisis de evidencias indirectas de cambios en parámetros climáticos, han sido de vital importancia para la comprensión de procesos del sistema climático que operan a escalas de cientos o miles de años. Para estos estudio se han utilizado, entre otros indicadores, los ensambles de organismos acuáticos ya que se modifican en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes y al recuperarlos del registro sedimentológico contenido en los cuerpos de agua donde vivieron, su análisis permite reconstruir algunas condiciones ambientales del pasado. En particular, las diatomeas son consideradas como excelentes indicadores paleolimnológicos ya que sus valvas silíceas son generalmente abundantes y se preservan bien en los sedimentos.

El objetivo general de este trabajo fue conocer los cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno en la cuenca del Rio Barrancas (Jujuy, Argentina) y profundizar los conocimientos existentes sobre la biodiversidad y ecología de diatomeas mediante el análisis de muestras de tres perfiles y un testigo sedimentario. A lo largo de este estudio se identificaron más de 200 especies y se han descrito dos nuevas especies para la ciencia, *Luticola juliae* y *Luticola punae*.

Los ensambles de diatomeas dominantes en cada una de las secuencias analizadas permitieron caracterizar los ambientes en los cuales proliferaron y se pudo determinar que si bien Barrancas se encontraba en una zona que se fue tornando más árida a lo largo de todo el Holoceno, este sitio tuvo un comportamiento distinto permitiendo el desarrollo de pequeños humedales durante los momento regionales más secos.

Palabras clave: Reconstrucción paleoambiental, Diatomeas, Holoceno, Paleolimnología.

Holocene environmental characteristics of the Barrancas River basin, Abdón Castro Tolay (Cochinoca Department, Jujuy) from diatom analysis

Abstract

Paleoclimatic reconstructions carried out through the analysis of indirect evidence of changes in climatic parameters have been of vital importance for the understanding of processes in the climate systems that operate on scales of hundreds or thousands of years. For these studies, the assemblages of aquatic organisms have been used, among other indicators, since they are modified in response to changing environmental conditions and when they are recovered from the sedimentological record contained in the bodies of water where they lived, their analysis allows to reconstruct some environmental conditions of the past. In particular, diatoms are considered excellent paleolimnological indicators since their siliceous valves are generally abundant and can be often found well preserved in sedimentary records.

The aim of this work was to infer the environmental changes that occurred during the Holocene in the Barrancas River basin (Jujuy, Argentina) and to deepen the existing knowledge about the biodiversity and ecology of diatoms through the analysis of samples of three profiles and one sediment core. Throughout this study, more than 200 species were identified and two new species for the science, *Luticola juliae* and *Luticola punae*, have been described.

The assemblages of dominant diatoms in each of the sequences analyzed allowed characterizing the environments in which they proliferated and it was determined that although Barrancas was in an area that gradually aridized throughout the Holocene, this site had a behavior different allowing the generation of small wetlands during the driest regional moments.

Key words: Paleoenvironmental-reconstruction, Diatoms, Holocene, Paleolimnology.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis directores, la Dra. Nora I. Maidana, por apoyarme y formarme en mi carrera profesional y ayudarme a crecer tanto en lo académico como en lo personal. A mi co-director, el Dr. Marcelo R. Molares por ayudarme en todo momento tanto en mis problemas académicos como personales. Gracias a ambos por la paciencia y el apoyo.

Al Diatom Team, Lore, Vane y Natalia, que hicieron más fáciles mis días en el laboratorio, al equipo arqueológico del Dr. Hugo Yacobaccio, con quienes he compartido las campañas que hicieron posible la recolección de material para esta tesis, en especial a Celeste y Malena por estar siempre ofreciendo y dándome su ayuda cuando la necesite.

A las Dras. Ángela Juárez y Cecilia Laprida, por formar parte de mi Comité de Seguimiento de Tesis y haber dedicado su tiempo para brindarme sus opiniones a partir de las cuales pude mejorar mi trabajo.

Al Dr. Muschietti que hizo todo lo que pudo y más para solucionar todos los problemas administrativos que surgieron en este último año e hizo posible que pudiera defender mi tesis en tiempo y forma.

A la Dra. Daniela Echazú, Dani, por ayudarme en esos primeros momentos y enseñarme todos esos pequeños secretos del laboratorio. A Lujan, compañera y amiga del laboratorio, gracias. Por tantas horas compartidas de charlas, llantos, risas, enojos, angustias y muchísimas alegrías que nos hicieron llegar a este momento como grandes amigas.

A mi familia y amigos quienes todavía no saben que hago y me siguen preguntando por “esos bichitos”, pero que siempre me acompañaron y se alegraron por mis logros.

Gracias mamá, por estar siempre, acompañarme, bancarme, cuidarme y por sobre todo enseñarme a nunca darme por vencida y tratar de hacer siempre lo mejor, sin vos esto no sería posible.

A Fer, mi pareja, amigo, compañero, definitivamente mi media manzana. Gracias por aguantarme en todo momento, por abrazarme cuando estoy triste, sostenerme cuando me

caigo y hacerme reír cuando estoy angustiada. Gracias por acompañarme en el mayor desafío de mi vida que es ser mamá.

A mi pequeña Catalina, que hace mi vida más feliz y entretenida, para vos hija, es este manuscrito, para que si alguna vez lo leés, sepas que sos mi mayor inspiración.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN	8
2. DIATOMEAS	
Generalidades.....	12
Biogeografía.....	14
3. ÁREA DE ESTUDIO	
Descripción del área.....	16
Antecedentes paleoambientales.....	21
4. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	
Objetivo general.....	24
Objetivos específicos.....	24
Hipótesis.....	25
5. MATERIALES Y MÉTODOS	
Procedencia del material estudiado.....	26
Testigo TC1.....	28
Perfil PCC2.....	30
Perfil PBP.....	33
Perfil PLM.....	36
Procesamiento de muestras.....	39

6. RESULTADOS

Diversidad, taxonomía y biogeografía de diatomeas.....	41
Descripción de nuevas especies.....	42
Secuencias sedimentarias	
Testigo TC1.....	44
Perfil PCC2.....	48
Perfil PBP.....	51
Perfil PLM.....	56

7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Interpretación paleoambiental.....	59
Biodiversidad.....	64
Consideraciones finales.....	66

8. BIBLIOGRAFÍA.....	67
----------------------	----

9. ANEXOS

Anexo I: Tablas.....	85
Anexo II: Diatomeas identificadas en las muestras estudiadas.....	97

“No queremos llegar a un puerto sino realizar un viaje”

Anónimo, 2021

1- INTRODUCCIÓN

Este trabajo se realizó en el marco del proyecto arqueológico UBACyT 20020170100399BA en el que se estudia la relación entre los cambios sociales y los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno en la Puna Jujeña, en particular en la quebrada de Barrancas (Dpto. de Cochinoca, Provincia de Jujuy, Argentina; S 23° 18'08,7; W 66° 05'15,2; 3666 m snm). Este proyecto busca determinar cómo el impacto de los cambios ambientales y otras condiciones forzantes, naturales o artificiales, influyeron en la dispersión y colonización humana en esta región. Con la idea de ampliar el conocimiento sobre estos cambios climáticos, en esta tesis se estudia la variación de ensambles diatomológicos del área en el periodo mencionado.

El Holoceno comenzó hace unos 11.700 años antes del presente (AP) al final de la última glaciación y sus características paleoambientales pueden explicarse considerando tres momentos: el Holoceno Temprano (11.700-8.200 años calibrados AP (cal AP)), el Holoceno Medio (8.200-4.200 cal AP) y el Holoceno Tardío (4.200 cal AP-presente) (Walker *et al.*, 2012).

En el noroeste de Argentina, varios investigadores reconocieron condiciones más húmedas durante el Holoceno Temprano que durante el resto del Holoceno. En la porción argentina de los Andes Tropicales se realizaron distintos análisis, como por ejemplo estudios del polen en secuencias aluviales (Markgraf 1985; Fernández *et al.*, 1991) en los que se detectó una fase húmeda en El Aguilar, entre 10.000 y 7.000 AP y en Barro Negro, entre el 11.000 AP y el 7.500 AP. Kulemeyer *et al.*, (1999) también infirieron condiciones húmedas en Yavi entre 10.500 y 8.100 AP. En la zona de Susques (Puna Seca de Jujuy), también hay registros en la cuenca media del río de Pastos Chiscos y en Quebrada de Lapao (Tchilinguirian 2014 *et al.*, Morales 2011) que sugieren la existencia de humedales entre 9.300 y 7.500 AP. La existencia de estos humedales indicaría la disponibilidad de agua en estos ambientes.

Actualmente, existe un amplio consenso entre los especialistas respecto a que el Holoceno Medio en los Andes Tropicales fue, a escala regional, un momento más árido que el presente (Mayle & Power 2008, Sáez *et al.*, 2016, Tchilinguirian & Morales, 2013). Sin embargo, los forzantes climáticos específicos detrás de este cambio ambiental regional son difíciles de precisar y se han propuesto varios mecanismos como posibles responsables (Kull & Grosjean 1998, Mayewski *et al.*, 2004). De manera similar, la duración real de las condiciones áridas y los impactos desiguales en localidades particulares de los Andes Tropicales se han convertido en temas comunes en la literatura paleoambiental reciente (Grana, 2016, Morales *et al.*, 2018, etc.).

Para los últimos 3000 años del Holoceno se registraron condiciones más húmedas que las observadas para el árido Holoceno Medio (Grosjean, 2001). Recientemente, Kock *et al.*, (2020), a partir del análisis de los registros de isótopos de oxígeno en celulosa, obtenidos de materia orgánica proveniente de plantas de la zona, sugieren que durante los últimos 2000 años, en los Andes Sur-Centrales existieron condiciones más secas que en el Holoceno Medio, debido al Monzón de verano de América del Sur (SAMS) en contraposición con lo que se sabía por estudios anteriores. Sin embargo, las interpretaciones aún están sujetas a discusiones científicas e, incluso, se han publicado resultados contrarios (Conroy *et al.*, 2008, Lüning *et al.*, 2019; Moy *et al.*, 2002; Martel-Cea *et al.*, 2016, Rustic *et al.*, 2016, Tan *et al.*, 2019, Yan *et al.*, 2011). Es por que aún es tema de discusión el tipo de ambiente que predominaba en esta zona y cuáles fueron los forzantes que lo generaron, que es necesario continuar con los estudios paleoclimáticos.

El estudio de cambios ocurridos en épocas recientes, por ejemplo, los últimos miles de años en el Hemisferio Norte o los últimos cinco siglos en el Hemisferio Sur, pueden basarse en la información documental disponible pero para períodos más largos o cuando no se dispone de tal información, se deben buscar, necesariamente, otras fuentes de información. Para realizar estos estudios ambientales se utilizan las reconstrucciones paleoclimáticas, el análisis de datos obtenidos a partir de la recolección de evidencias indirectas de cambios en parámetros climáticos (Cubasch *et al.*, 2013). De estos estudios se encarga la Paleolimnología (del griego *paleon*=viejo, *limne*=lago, *logos*=estudio) que es la disciplina

que se ocupa del estudio de la información almacenada en los sedimentos acumulados en el fondo de lagos, lagunas y distintos tipos de humedales (Smol *et al.*, 2001). Es un área del conocimiento que está estrechamente relacionada tanto con la Limnología como con la Paleoecología, ya que el principal objetivo es reconstruir paleoambientes no-marinos y se enfoca en el análisis de eventos tales como los cambios climáticos, el impacto humano (eutroficación, acidificación, etc.) y los procesos ontogénicos internos (Maidana & Amenabar, 2014). La Paleolimnología combina la información biológica, geoquímica y física de los archivos ambientales para reconstruir su historia ecológica y evolutiva en el pasado. El término “archivo ambiental” refiere al depósito (contenedor) o lugar donde se encuentran contenidos los datos que van a ser analizados y puede aplicarse tanto a un registro histórico, un registro meteorológico como a los sedimentos donde está inmerso el material a estudiar. El contenido del archivo debe ser rico en información y el contenedor debe ser lo suficientemente perdurable para que los registros ricos en significado estén disponibles para su estudio e interpretación (Cohen, 2003). Como los registros de monitoreos ecológicos están disponibles solo a partir de las últimas décadas, las reconstrucciones ambientales son la clave para conocer cómo respondieron los ecosistemas a los disturbios del pasado (cientos-miles de años), proveyendo la información esencial para entender el presente y los posibles cambios futuros en el clima.

En los estudios paleoambientales, los datos directos son escasos, por lo cual se requiere obtener datos a partir de observaciones indirectas, llamados datos *proxy* (*proxies* en plural). Se define como *proxy* a aquel componente de un archivo ambiental que puede ser extraído, identificado y cuantificado de manera tal que las condiciones ambientales pasadas que se infieran a partir de su análisis sean confiables y consistentes (Oldfield, 2005). Los *proxies* pueden ser abióticos, ya sean físicos (sedimentología, mineralogía, parámetros magnéticos) o geoquímicos (composición de isótopos estables, geoquímica elemental inorgánica u orgánica) o bióticos (partes de restos de organismos, paleopigmentos, etc.).

Las diferentes vías de evidencia brindan a los estudios paleolimnológicos la posibilidad de realizar reconstrucciones integrales de cambios climáticos en los ambientes continentales constituyéndose en sistemas de referencia para el análisis de la variabilidad natural en diferentes escalas (Birks & Birks, 2006).

Para poder realizar estos estudios y, particularmente, cuando se basan en análisis de *bioproxies*, se tienen en cuenta dos supuestos fundamentales. El primero es la "Ley de superposición" (Steno, 1669) que postula que en una secuencia sedimentaria que no haya sufrido disturbios en su depositación, la parte más profunda es la parte más vieja ya que fue cubierta con material más joven, proporcionando una escala de tiempo para la reconstrucción de los procesos internos y externos de la cuenca. El segundo es la "Ley de uniformismo taxonómico" (desarrollada por Hutton & Lyell según Dodd Stanton, 1990) que asume que las relaciones organismo-ambiente no han variado con el tiempo, al menos en el Cuaternario tardío, y que según Birks (2005), pueden ser abordadas semicuantitativa o cuantitativamente. Las relaciones entre algunos grupos de organismos acuáticos usualmente presentes en los sedimentos lacustres y las características de su hábitat han sido cuantificadas y usadas para caracterizar ambientes acuáticos.

La estimación de variables ambientales a partir de las bases armadas con datos biológicos (polen, diatomeas, ostrácodos, foraminíferos, etc.) es un estudio que se aplica desde hace mucho tiempo y, en particular, las diatomeas se han transformado en una herramienta ampliamente utilizada. Estos organismos son excelentes indicadores paleolimnológicos ya que generalmente son abundantes y están bien preservadas en los sedimentos lacustres, porque su cubierta celular está compuesta principalmente por sílice, lo que las hace muy resistentes a los agentes químicos y biológicos. Además, poseen una gran variedad de estrategias adaptativas y un ciclo de vida corto que les permite responder rápidamente a los cambios ambientales (Lotter *et al.*, 1999). La composición específica de los ensambles de diatomeas está relacionada con variables ambientales directamente relacionadas con el clima, como la temperatura del agua, la duración de la cubierta de hielo, los patrones de estratificación, la longitud de la columna de agua, la salinidad y parámetros químicos, como el pH, la concentración y la composición iónica, la concentración de nutrientes, etc. (Smol & Cumming, 2000). Consecuentemente, las poblaciones de diatomeas en un determinado cuerpo de agua, se modifican en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes y los ensambles fósiles recuperados del registro sedimentológico contenido en los cuerpos de agua se convierten en un valioso recurso para reconstruir las condiciones ambientales pasadas de la región (Briner *et al.*, 2006).

2- DIATOMEAS

Generalidades

Las diatomeas son organismos eucariotas unicelulares que, de acuerdo con las clasificaciones más modernas, pertenecen al clado SAR (Stramenopiles, Alveolata y Rhizaria), dentro de la división Heterokontophyta/Ochrophyta, Clase Bacillariophyceae (Cox, 2015). La característica que distingue a las diatomeas es su cubierta celular denominada frústulo, compuesta fundamentalmente por sílice y su coloración amarilla-amarroada que se debe a la composición particular de pigmentos fotosintéticos (clorofilas a y c2 y c1 o c3, fucoxantina, β -caroteno, diatoxantina, diadinoxantina, violaxantina antheraxantina y zeaxantina) (Kuczynska *et al.*, 2015).

El frústulo de las diatomeas es multipartito, está compuesto por dos unidades grandes denominadas tecas. Cada teca, a su vez, está compuesta por una pieza mayor llamada valva y uno o más elementos conectantes denominados “bandas conectivales” de las cuales la primera y contigua a la valva se denomina valvocopula. Las valvas y los elementos del cingulo (cópulas o bandas conectivales) están perforados por numerosos y pequeños poros, ordenados en patrones especie-específicos. En la organización tipo “céntrica”, los poros están alineados radialmente a partir de un pequeño anillo o disco central denominado “*annulus*”. En estas diatomeas, las valvas no son necesariamente circulares, sino que también pueden ser elípticas, ovaladas, triangulares, cuadrangulares, pentagonales, etc. En las valvas de las diatomeas pennadas los poros se disponen en hileras (estrías) a ambos lados de una costilla longitudinal denominada esternón. Este grupo tiene, en general, forma elongada, iso o heteropolar, con simetría ya sea aproximadamente bilateral o dorsiventral. Algunas diatomeas pennadas tienen un sistema formado por una o dos fisuras longitudinales al que se denomina rafe y que se asocia con la capacidad de locomoción (Round *et al.*, 1990). El rafe puede estar ubicado o no en el centro de la valva, directamente sobre la superficie valvar o elevado en un repliegue (carina) conformando o no un conducto llamado canal rafidiano. Algunos géneros poseen estas fisuras en ambas valvas (birrafídeas) mientras que otros solo las tienen en una de ellas (monorrafídeas). Las diatomeas pennadas que carecen de rafe en ambas valvas se denominan arrafídeas. Hay unas pocas especies de diatomeas birrafídeas que se agregan en cadenas y que, excepcionalmente, pueden no tener

rafe por pérdida secundaria, p. ej. *Humidophila contenta* (Grunow) Lowe *et al.*, 2014. A pesar de que la forma general de la valva y la citología son características importantes para la identificación de las diatomeas (Barber & Haworth, 1981), la taxonomía a nivel de especies y variedades utiliza los intrincados detalles de la cubierta celular para su determinación (Battarbee *et al.*, 2001).

Las diatomeas viven en forma solitaria o formando agregados de distintos tipos, se desarrollan tanto en hábitats acuáticos (agua dulce, salobre y marina) como sobre rocas, tierra húmeda, arena, corteza de árboles, en el agua retenida en las axilas de hojas, pelos y plumas de animales acuáticos. Las especies acuáticas pueden ser planctónicas o bentónicas (libres o sésiles). La gran mayoría de las diatomeas son de vida libre y fotoautotróficas pero algunas viven como endosimbiontes de otros protistas y unas pocas especies han perdido la capacidad fotosintética y se han convertido en heterótrofos obligados (p. ej. *Nitzschia alba* Lewin & Lewin). El ciclo de vida de las diatomeas es monogenético diploide; en su fase vegetativa se dividen mitóticamente y solo producen células haploides como resultado de la gametogénesis. Una característica remarcable es que, debido a la peculiar forma de producir nuevas partes de la cubierta silíceas, a lo largo de las sucesivas divisiones mitóticas una parte de las poblaciones presenta menor tamaño celular. El tamaño máximo de esa especie debe ser restaurado, cosa que generalmente ocurre a través de la reproducción sexual que conduce a la formación de una cigota que puede crecer de tamaño (auxospora).

Los poros de las valvas y de los elementos del cingulo permiten el intercambio con el ambiente de agua, nutrientes, gases y productos celulares y tienen distintos nombres según el tipo (poros, areolas, alveolos, etc.). Las areolas y los alveolos, en particular, están parcialmente ocluidos por placas variadamente perforadas (velos). Según el tipo de perforaciones, los velos se clasifican como *cribbra* cuando solo tienen poros, *rotae* cuando tienen una o más ranuras curvadas y *volae* cuando las perforaciones son irregulares y conforman un retículo. La posición de las areolas y las características del velo son también características de importancia taxonómica. Existen otros tipos de aberturas, con funciones más o menos específicas, como las *rimoportulae* o procesos labiados, las *fuloportulae* o procesos reforzados, las *carinoportulae*, los ocelos, los pseudocelos, los campos de poros apicales y el rafe (Round *et al.*, 1990). Existen además otras características que permiten

separar especies o grupos de especies como pueden ser la presencia y tipo de espinas, placas, protuberancias o rasgos distintivos de los elementos cingulares.

Hasta el siglo pasado se distinguían dos grandes Órdenes: Centrales y Pennales (Schütt, 1896, Hustedt, 1930, Simonsen, 1979, Medlin 2009). Round *et al.*, (1990) reconocen tres Clases, diferenciadas principalmente por la morfología de las valvas: Coscinodiscophyceae Round & Crawford (las céntricas), Fragilariophyceae Round (las pennadas sin rafe) y Bacillariophyceae Haeckel (las pennadas con rafe). Autores como Medlin & Kaczmarska (2004) Medlin (2009), Medlin & Sato (2009) y Williams & Kociolek (2010), entre otros, señalan que las diatomeas con rafe son un grupo monofilético mientras que las céntricas y las pennadas sin rafe no lo son. Hasta el momento, para la clasificación de las diatomeas con rafe se sigue la adoptada por Round *et al.*, (1990) ya que las relaciones entre familias u órdenes todavía no ha sido profundamente analizada (Cox, 2015).

Desde 1960, el uso de la microscopía electrónica de barrido (MEB), ha revelado características muy delicadas de los frústulos, no visibles con el microscopio óptico (MO) y, consecuentemente, se ha incrementado notablemente la creación de nuevos términos descriptivos, como los incluidos en Ross & Sims (1972), Anonymous (1975), Ross *et al.*, (1979), Barber & Haworth (1981), Round *et al.*, (1990), Cox (2012), Gogorev (2018). Esto ha llevado que tanto las clasificaciones taxonomicas (especie, genero), como su clasificación filogenetica esten desde ese entonces en constante revisión y cambio.

Biogeografía

Aunque hay especies de las que se dice que tienen una distribución global, existen otras, como, por ejemplo *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki o *Pinnularia borealis* (Ehrenberg), que serían complejos de especies con distribuciones discretas, según Potapova & Hamilton (2007), Souffreau *et al.*, (2013), Novais *et al.*, (2015) y Pinseel *et al.*, (2019), entre otros. Como en muchos otros grupos de protistas, la taxonomía de las diatomeas es bastante complicada, en parte porque hay muy pocas revisiones críticas de géneros (Kociolek & Williams, 2015) y en parte debido a problemas para acceder a toda la literatura relevante. La delimitación de las especies se ha basado casi exclusivamente en la

delimitación de las valvas, sin comprender completamente las causas subyacentes de los patrones de sus variaciones morfológicas (Vanormelingen *et al.*, 2008). Por lo tanto muchas veces, lo que se encuentra en “todas partes” pueden no ser individuos de la misma especie. Las floras europeas como las de Hustedt (1927-1966) y Krammer & Lange- Bertalot (1986-1991), globalmente utilizadas, estuvieron fuertemente abocadas a la idea de que la variabilidad morfológica que se observaba en algunas especies era puramente fenotípica y, por esto, consideraron delimitaciones más amplias para ciertas especies, como en el caso de algunos grupos dentro de la familia Fragiliariaceae. Además, el uso de floras europeas o norteamericanas para identificar diatomeas de otras regiones de las cuales no había suficiente información a nivel local forzó a los investigadores a denominar a especies locales como si fueran las mismas que viven en Europa o en Norteamérica, práctica conocida como *force-fitting* (Tyler, 1996). Esto ha ocurrido particularmente en América del Sur, resultando en historias nomenclaturales confusas que requieren mucho tiempo y esfuerzo para ser esclarecidas (Morales *et al.*, 2015). Utilizar un concepto amplio para diferentes grupos de especies y/o forzar su identificación tiene consecuencias severas para el conocimiento de la ecología, diversidad y distribución de diatomeas, ya que no solo extiende los límites morfológicos de muchas especies sino que también refuerza el concepto erróneo de que la mayoría de las especies de diatomeas tienen una distribución cosmopolita y son ecológicamente generalistas (Kocioleck & Spaulding, 2000). El aumento en el número de trabajos en los cuales se estudia en detalle la taxonomía de las diatomeas apoya la prevalencia de patrones de distribución restringidos entre las especies (Vanormelingen *et al.*, 2008). Por esa razón, a medida que se estudian más ecosistemas en diferentes áreas geográficas, el número de nuevas especies de diatomeas que se describen es mayor (Metzeltin & Witkowski, 1996, Moser *et al.*, 1998). Es importante destacar que para describir nuevos taxones y compararlos con grupos afines, o para reexaminar taxones ya descritos, es casi indispensable estudiar el material tipo. Si éste está disponible, permite delimitar mejor los rangos de variabilidad morfológica de esos taxones y tener una mejor aproximación de la diversidad real de los diferentes generos de diatomeas (García, 2019).

3- ÁREA DE ESTUDIO

Descripción del área

La Puna Argentina está situada en los Andes Tropicales, entre los 19° y 29° S y en el rango altitudinal de 3000 y 4500 m snm. Se clasifica como un bioma de desierto de altura y constituye una gran cuenca endorreica que puede ser subdividida en cuencas menores interconectadas que drenan en distintos humedales: lagunas someras de agua dulce o salobre, salares, salinas y las vegas o ciénagas. Los salares y salinas aumentan su frecuencia y extensión hacia el sector sur-occidental siguiendo el gradiente general de abundancia de precipitaciones de la región. En términos climáticos, Garreaud *et al.*, (2003, 2009) han establecido que las precipitaciones en los Andes Tropicales (y consecuentemente en la Puna) están fuertemente relacionadas a la circulación atmosférica de alto nivel, controladas por el Sistema Monzónico Sudamericano (Zhou & Lau 1998), que produce alrededor del 80% de la precipitación anual entre diciembre y febrero (Vuille & Keimig 2004) . La precipitación en la región de la Puna también determina un gradiente latitudinal que define dos subregiones: 1) la Puna Seca, al norte de 24° S, con una precipitación media anual de 340 mm/año (alcanzando incluso 400-500 mm/año en algunas localidades del sector noroccidental) y 2) la Puna Salada, al sur de 24° S, donde la precipitación apenas alcanza un promedio de 100 mm/año, produciendo un paisaje aún más heterogéneo que la Puna Seca. La temperatura media es de 6 °C con una marcada amplitud térmica diaria. Estas condiciones establecen una distribución heterogénea de especies vegetales y animales, donde la mayor parte de la biomasa regional está distribuida en escasos parches dispersos.

El área de estudio, usualmente llamada Barrancas, se encuentra ubicada en las inmediaciones del pueblo de Abdón Castro Tolay que es la zona de transición entre la Puna Seca y la Salada, a ca. 3500 m snm y a 15 km al oeste de Salinas Grandes, en el departamento de Cochinoca, Provincia de Jujuy (23°18'08,7 S; 66°05'15,2 W). Las precipitaciones en esta localidad alcanzan los 180 mm/año, concentradas en los meses estivales, siguiendo el patrón regional dependientes del Sistema Monzónico Sudamericano (Garreaud *et al.*, 2008).

El sitio Barrancas se ubica en la margen derecha del río Barrancas, afluente del río Las Burras, que desemboca en la cuenca de Salinas Grandes-Guayatayoc (Figura 1). La cuenca del río está limitada al este por las sierras del Churcal (hasta 4200 m snm), compuesta por areniscas y pelitas de edad ordovícica (Grupo Santa Victoria) y al oeste por la sierra de Tusaquillas (hasta 4300 m snm) donde afloran granitos, granodioritas y dioritas jurásicas (Formación Aguilar) (Figura 2). Tiene 190 km² y el caudal depende en gran medida del régimen de precipitación estacional, con fuertes incrementos durante el verano y a excepción de su sección media, que tiene un caudal limitado pero permanente (100-500 l/seg.), permanece seco la mayor parte del año. Este flujo permanente se desarrolla en la porción más estrecha del cañón, donde se juntan otros dos afluentes con carga de agua subterránea y el aluvión es más delgado. Las riberas son muy inestables, mostrando una marcada verticalidad y una elevada tasa de migración lateral. Asimismo, se detectaron a lo largo del cauce un par de terrazas fluvio-palustres holocénicas de aproximadamente 11 km de extensión (Olivera *et al.*, 2006; Morales, 2011; Tchilinguirian *et al.*, 2014) (Figura 3).

En las figuras 2 y 3 también pueden observarse los sitios donde fueron tomadas las muestras que se analizarán en este trabajo y cuyas especificaciones pueden encontrarse en materiales y métodos.



Figura 1 A y B: Vistas del Valle del Rio Barrancas desde la localidad Abdon Castro Tolay. (23° 18' 08,7" S; 66° 05' 15,2" O; 3666 m snm)

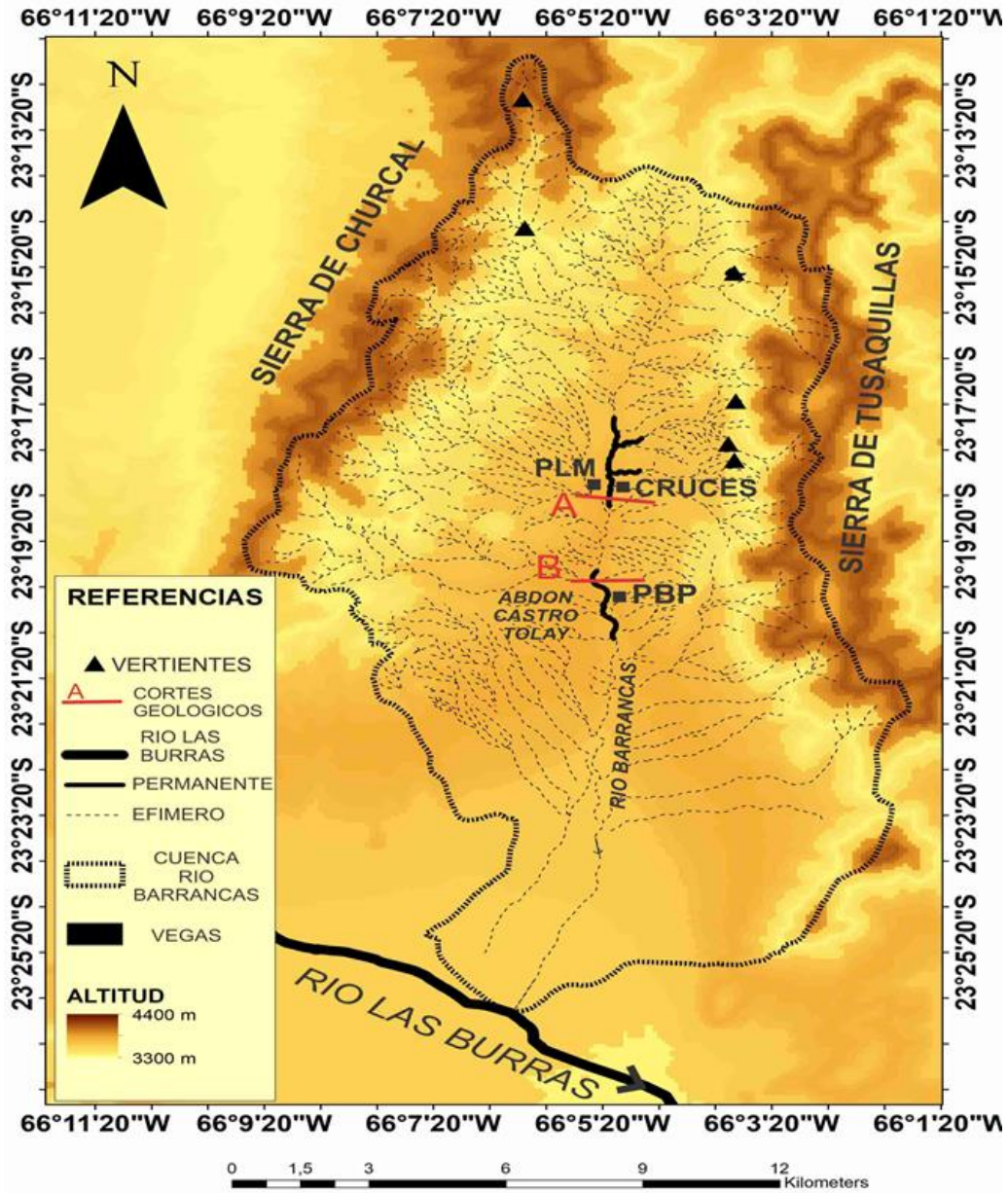


Figura 2: Hidrología de la cuenca de Barrancas y ubicación de las secuencias sedimentarias estudiadas: Testigo Cruces 1(TC1), Perfil Cruces 2(PCC2), Perfil Laguna Media (PLM) y Perfil Barrancas Pueblo (PBP).

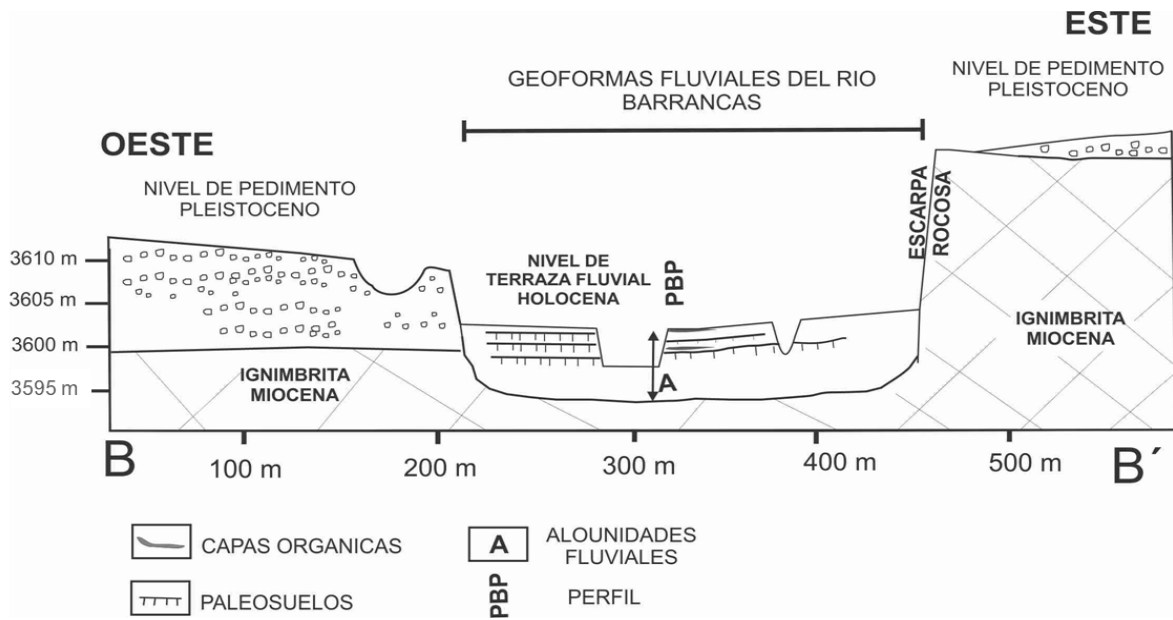
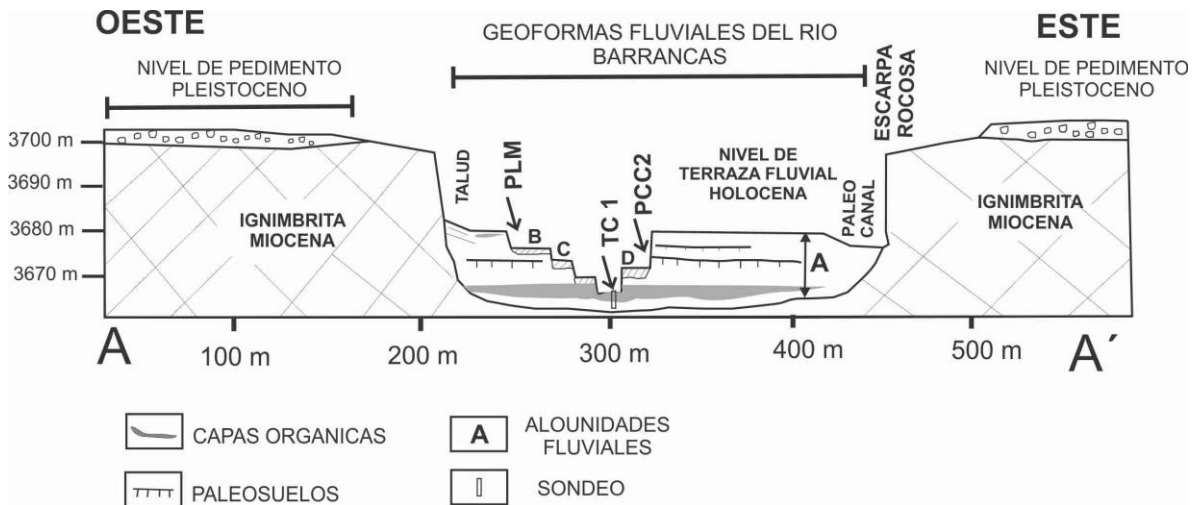


Figura 3: Cortes transversales de la cuenca del río Barrancas (ver ubicación de los cortes en Figura 2) en A) sección Cruces y B) sección Barrancas Pueblo (tomado de Pirola, 2020).

El área de Barrancas se describe como un bioma desértico de las tierras altas, atravesado por varias cadenas montañosas con una dirección NNE-SSO. Las comunidades vegetales presentan variaciones altitudinales. Mientras que el "tolar" (estepa arbustiva) se encuentra entre 3000 y 3900 m snm, las comunidades de "pajonales" (pastizales de las tierras altas) se

ubican entre 4100 y 4700 m snm (Cabrera, 1976, Arzamendia *et al.*, 2006, Borgnia *et al.*, 2006). Entre los 3900 y los 4100 m snm hay un ecotono con una mezcla de estepa herbácea y arbustiva. Las vegas tienen una distribución irregular y se encuentran en las estepas tanto arbustivas como herbáceas (Borgnia *et al.*, 2006). Los cinturones ecotonales entre los arbustos y las estepas herbáceas se ubican entre los 3900 y 4100 m snm.

Las vegas son sistemas palustres con una gran cobertura vegetal y una alta productividad primaria. Sus manantiales y cabeceras se encuentran en su mayoría entre los 4100 y los 4500 m snm y suelen estar alimentados por pequeños reservorios de agua subterránea. Las vegas juegan un papel esencial en el suministro y almacenamiento de agua en la Puna, debido a los procesos de desarrollo del suelo que ocurren dentro de sus límites y a la estabilidad de su vegetación (Schitteck *et al.*, 2012). Por lo tanto, representan una característica crítica en el paisaje de la Puna como focos de servicios ecosistémicos tanto para las poblaciones animales como para las humanas (Yacobaccio & Morales, 2017).

Antecedentes paleoambientales

Los paleoambientes de finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno Temprano (desde *ca.* 11.000 y 13.300 años cal AP) de los Andes Centro fueron caracterizados tradicionalmente a partir del análisis de las variaciones registradas en los niveles lacustres descritos por Sylvestre *et al.*, (1999). Más recientemente, Quade *et al.*, (2008) redefinieron estos eventos en fases correspondientes a grandes cambios pluviales (CAPE o Eventos Pluviales de los Andes Centrales) considerando la complejidad y heterogeneidad de las señales observadas localmente (ej. Geyh *et al.*, 1999; Baker *et al.*, 2001; Bradbury *et al.*, 2001; Abbott *et al.*, 2003, Placzek *et al.*, 2006, 2009). Estas fases no solo habrían incidido en la profundidad de los cuerpos de agua sino también en un aumento regional de los niveles freáticos y de los flujos fluviales (Rech *et al.*, 2002, Gayo *et al.*, 2012) y, además, en la composición y distribución de la vegetación (Lupo, 1998, Betancourt *et al.*, 2000, Latorre *et al.*, 2006, entre otros).

Para el Holoceno Medio (8200 a 4200 años cal AP) los registros paleoambientales indicarían un clima, en general, más cálido y seco, con una marcada estacionalidad en las

precipitaciones (Garreud, 2003). Distintos registros muestran que numerosos humedales desaparecieron debido a niveles decrecientes de agua subterránea (Rech *et al.*, 2002) y la estepa de pastizales se desplazó hacia altitudes mayores, por encima de la cota de los 4000 m snm (Markgraf, 1985, Fernández *et al.*, 1991). Sin embargo, las condiciones ambientales locales no mostraron un comportamiento homogéneo, ni en lo espacial, ni en lo cronológico (Rech *et al.*, 2002, 2003; Tchilinguirian & Morales, 2013). Dentro de este período y en términos regionales se podrían identificar al menos dos momentos diferentes: el Holoceno Medio I (HM I, entre 9.000 y 6.800 años cal AP), más húmedo, frío e inestable, durante el cual, los altos niveles de agua subterránea alcanzados durante el Holoceno Temprano permitieron la retención de las características de humedad de manera relativamente sostenida en varias localidades hasta, al menos, *ca.* 7800 cal AP (Servant & Servant-Vildary, 2003, Rech *et al.*, 2003, Grosjean, 2001) y el Holoceno Medio II (HM II, 6.800 –4200 años cal AP), más cálido, seco y estable, que se caracterizó por un extenso lapso de extrema aridez regional sostenida. (Tchilinguirian & Morales, 2013).

El Holoceno Tardío (4200 años AP hasta la actualidad) fue probablemente más frío y húmedo que el Holoceno Medio (Grosjean, 2001) y coincide con el inicio de las características actuales y la periodicidad de los eventos ENSO (de sus siglas en inglés El Niño southern oscillation). Dentro de los Andes Centrales, registros recientes de alta resolución permitieron incluir las señales de alta frecuencia (es decir, con variabilidad a corto plazo) dentro de la caracterización ambiental general previa que coinciden con las tendencias antes mencionadas para este período (núcleos de hielo de Quelcaya, Thompson *et al.*, 2006). Este estudio mostró dos fases, una entre 300-500 y 1100-1300 cal AP que corresponderían a la Anomalía Climática Medieval (ACM) y la otra entre 1400 y 1900 cal AP que representaría la Pequeña Edad de Hielo (PEH). Los registros de alta resolución como los núcleos de hielo obtenidos en Huascarán y Sajama también mostraron una clara evidencia de condiciones más húmedas y frías a partir de *ca.* 4000 años AP para el área (Thompson *et al.*, 2000). Sin embargo, según Morales *et al.*, (2015) en el registro estudiado de la Laguna de Pululos (Provincia de Jujuy, Argentina) durante los últimos 2000 años del Holoceno Tardío, el ambiente habría fluctuado de manera abrupta entre períodos húmedos y períodos áridos. Los estudios de polen y sedimentos lacustres de la Laguna de Pululos también mostraron tendencias muy similares (Lupo *et al.*, 2006). Estos estudios indicarían

que los Andes Tropicales no habrían seguido los patrones descritos para la ACM en el hemisferio norte. Por otro lado, la PEH parece tener una cronología más regular (con límites más uniformes entre los distintos registros) que la ACM en la mayor parte de los registros estudiados hasta el momento en los Andes Tropicales. Según los análisis polínicos realizados en los valles puneños en el Borde Oriental de la Puna jujeña (Lupo *et al.*, 2015) se puede observar que entre 3900 y 2000-1500 años cal AP, habría habido condiciones algo más húmedas que las actuales y con mayor cobertura y disponibilidad de agua. Mientras que entre 2000-1500 años cal AP y la actualidad, predomina la degradación del ambiente, con mayor erosión y un régimen torrencial en los valles.

4- OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Considerando que el tipo de ambiente que predominaba en la Puna jujeña durante el Holoceno todavía está en discusión, se hace necesario realizar más estudios paleoambientales que aporten mayor información, por lo que en este trabajo planteo los siguientes objetivos e hipótesis:

Objetivo general

Mejorar nuestra comprensión sobre las principales características ambientales de la cuenca del río Barrancas y su variación a través del tiempo durante los últimos 11.500 años AP, precisar los modelos paleoambientales existentes para el área de estudio a través del estudio de ensambles de diatomeas y contribuir al conocimiento de la biodiversidad de diatomeas en los Andes.

Objetivos específicos

- Analizar cuali y cuantitativamente los ensambles de diatomeas recuperados de un testigo (TC1) y tres perfiles sedimentarios (PCC2, PBP, PLM) que en conjunto cubren el Holoceno y que fueron obtenidos en el marco del proyecto que financia este plan de trabajo.
- Construir, en los casos en que sea posible, modelos edad-profundidad utilizando las dataciones radiocarbónicas disponibles para asignar cronologías a las muestras analizadas.
- Comparar las interpretaciones en el marco de las tendencias ambientales conocidas para el resto de la región y el área de los Andes Centro-Sur en general.
- Muestrear y analizar la biodiversidad actual de diatomeas de humedales de la localidad de Barrancas y áreas colindantes para identificar ensambles frecuentes y los posibles requerimientos ecológicos de las especies que conforman esos ensambles

Hipótesis

- H1 En Barrancas, durante el Holoceno Medio (período extremadamente árido en la región) se desarrollaron extensos humedales que sufrieron eventos de sequía menos intensos, frecuentes y duraderos que en el resto de la región, debido a sus particulares características hidrológicas locales y geomorfológicas.
- H2 En Barrancas, durante el Holoceno Tardío hubo condiciones más húmedas que en el Holoceno Medio, coincidente con lo inferido a nivel regional.

5- MATERIALES Y MÉTODOS

Procedencia del material estudiado

Los muestreos para los estudios paleoambientales se realizaron en la porción media del río Barrancas ($23^{\circ} 18' 08,7''$ S; $66^{\circ} 05' 15,2''$ O; 3666 m snm) (Figura 4).

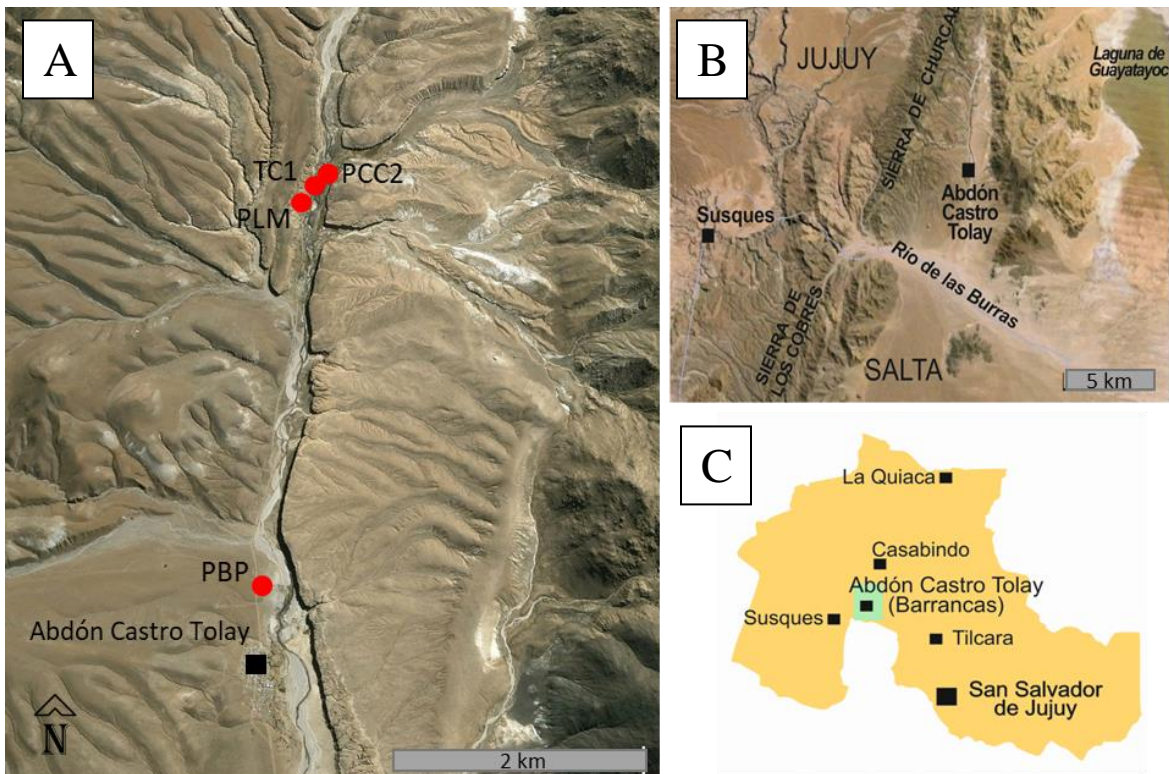


Figura 4: A) Ubicación de los archivos sedimentarios de la cuenca del río Barrancas: Testigo Cruces 1 (TC1); Perfil Cruces 2 (PCC2); Perfil Laguna Media (PLM); Perfil Barrancas Pueblo (PBP). B) Ubicación de la cuenca del río Barrancas y C) Ubicación de Barrancas dentro de la Provincia de Jujuy.

El material estudiado consiste en 186 muestras: 53 provenientes del testigo sedimentario Testigo Cruces 1 (TC1) de 2,30 m de profundidad perforado en la planicie de inundación del río y cuyos sedimentos corresponden al lapso comprendido entre los 13.500 y 5000 AP aproximadamente, 74 muestras obtenidas del perfil PCC2 de 7,40 m de longitud, extraído de una terraza fluvial ubicada a menos de 20 m de TC1 y que representa el lapso que va de

los 5100 a los 1500 años AP aproximadamente, 42 muestras que provienen del perfil PBP de 4,1 m de longitud correspondientes al lapso 2500–1000 AP aproximadamente y 17 muestras del perfil PLM de 1,5 m de longitud que abarcan los últimos 2000 años del Holoceno. Las fechas corresponden a las dataciones radiocarbónicas disponibles (Tabla 1).

En la tabla 1 también se incluyeron las dataciones de algunas muestras (en rojo) a las que, si bien no se estudiaron en esta tesis, las consideramos relevantes por su ubicación y porque son geomorfológicamente correlacionables con el testigo TC1 y los perfiles PCC2, PBP y PLM. En particular el perfil PCzS (Perfil Sitio Cruces) se encuentra en la terraza del Rio Barrancas frente a PCC2 y correspondería al techo de este perfil. El perfil PT1 se ubica entre el perfil PBP y el testigo TC1 y sus dataciones coinciden con PLM y PBP. PCC3 se ubica aguas arriba de PCC2.

Todas las dataciones se realizaron sobre materia orgánica en sedimentos provenientes de plantas del sitio de muestreo. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ sólo se presentan para muestras datadas por método de espectrometría de masas con aceleradores (AMS, por sus siglas en ingles) en el Arizona AMS Laboratory, University of Arizona (código AA). El resto de las dataciones fueron realizadas por método radiocarbónico convencional en el Laboratorio de Tritio y Radiocarbono de la Universidad Nacional de La Plata (código LP).

Tabla 1: Dataciones radiocarbónicas de la localidad de Barrancas.

Código de laboratorio	Proveniencia	Edad ¹⁴ C (años AP)	Error ¹⁴ C (años AP)	δ ¹³ (‰)	Edad calibrada 1σ (años cal AP)	Midpoint (años cal AP)	Área relativa
LP3615	PLM-cumbre	1040	60		870-805	838	0,50
LP2827	PCzS-base	1080	40		980-913	947	1,00
LP2919	PTI-M11	1110	60		996-942	960	0,67
LP3451	PBP-cumbre	1200	60		4094-975	1035	0,81
LP3614	PLM-M7	1300	50		1269-1204	1237	0,51
LP2910	PBP-M27	1570	60		1485-1354	1420	0,96
LP2795	PTI-M3	1580	60		1488-1365	1427	0,92
LP2925	PCC2-M32	2080	80		2096-1901	1999	0,98
LP2907	PBP-M20	2410	80		2497-2318	2408	0,70
LP3442	PCC2-base	4490	100		5083-4959	5021	0,41
LP3248	PCC3-D1	4510	90		5287-5156	5222	0,47
AA103191	TC1-M161	4865	37	-26,2	5531-5481	5506	0,63
AA103191	TC1-M85	5919	42	-26,1	6745-6650	6698	1,00
AA105235	TC1-M29	6374	75		7327-7167	7247	0,94
AA103187	TC1-M2	11650	62	-28,1	13489-13355	13422	0,95

Calibración realizada con software CALIB 7.0.4 (Stuiver & Reimer, 1993) y curva de calibración para el Hemisferio Sur (Hogg et al., 2013). PLM: Perfil Laguna Media; PCzS: Perfil Sitio Cruces; PTI: Perfil Trono del Inca; PBP: Perfil Barrancas Pueblo; PCC2: Perfil Cruces 2; PCC3: Perfil Cruces 3; TC1: Testigo Cruces 1. En rojo, muestras que no se estudiaron en esta tesis.

Testigo Cruces 1 (TC1)

TC1 se recuperó de la sección media del río Barrancas (23°18'7.10 "S, 66 °5'13.95" O, 3670 m sn m) que tiene una cuenca de captación de 54 km² en el lugar de muestreo (Figura 5). En esta sección, el río corta profundamente (20 m) formando un valle estrecho de 450 m de ancho. A ambos lados, se detectaron cuatro niveles de terrazas fluviales. El testigo de 2.4 metros fue obtenido con un saca testigo por percusión para sedimentos consolidados y luego el testigo se depositó en *liners* de un metro de largo y se submuestreó en el laboratorio de arqueología de la UBA. Para el análisis de los ensambles diatomológicos se utilizaron muestras cada 4 cm, obteniéndose 53 muestras para su análisis.

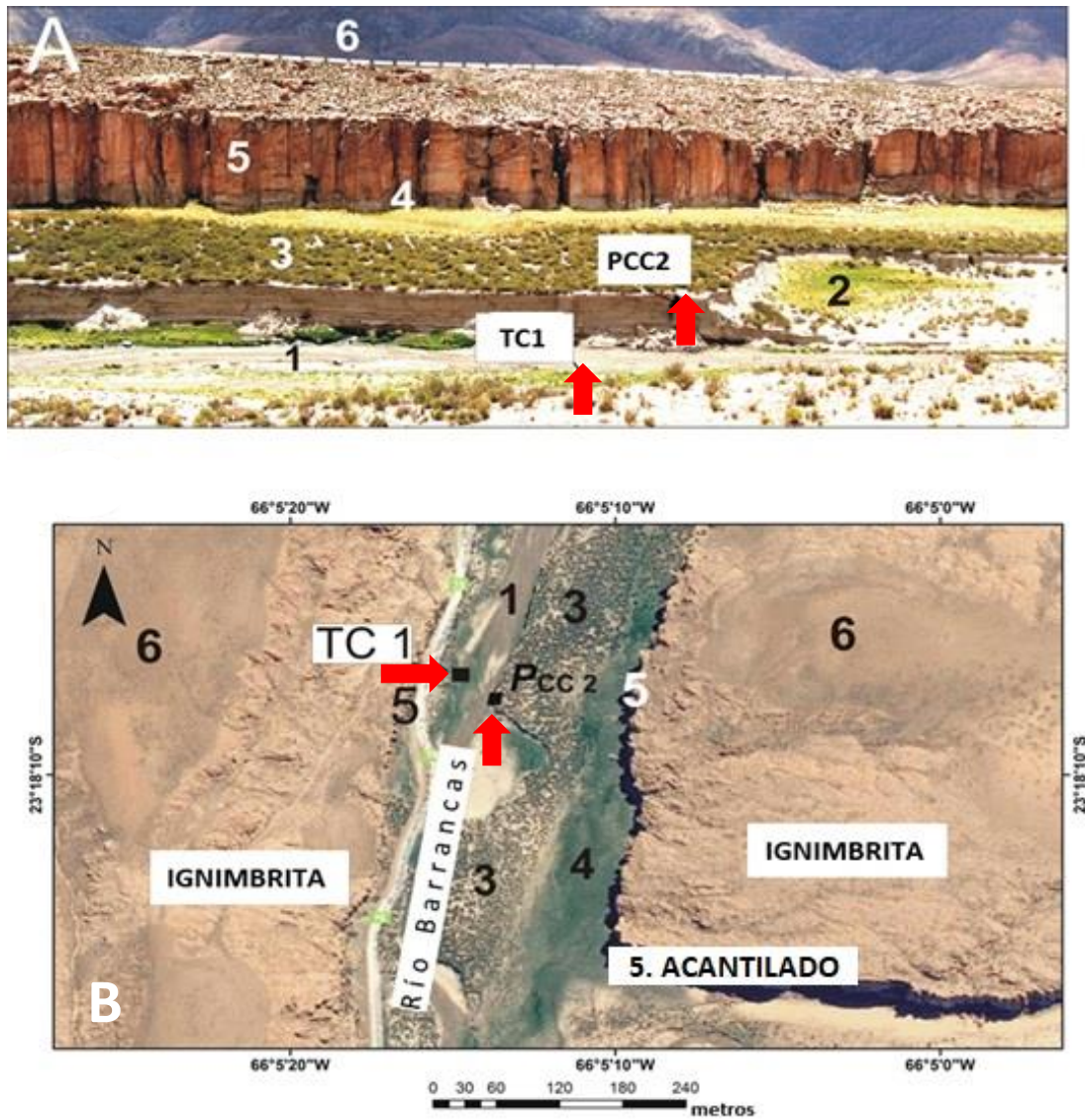


Figura 5: A) Vista frontal y B) vista superior del locus de extracción del testigo Cruces 1 y perfil Cruces 2 en la cuenca media del río Barrancas. 1. Cauce principal. 2. Terraza holocena sub-actual. 3. Terraza holocena A. 4. Ignimbrita degradada. 5 y 6. Farallón de ignimbrita.

TC1 está ubicado estratigráficamente debajo del nivel del lecho actual del río Barrancas y constituye la sección inferior no expuesta del perfil Cruces 2 (PCC2). El tamaño de grano

principal en el núcleo TC1 corresponde al de las arenas. La principal estructura de sedimentos presente en estas facies es una delgada laminación horizontal plana. La base del testigo fue datada en *ca.* 13.400 años cal AP (Figura 6). Los 10 cm inferiores del testigo están compuestos por una secuencia granocreciente de arenas que culmina en una discontinuidad erosiva. El resto del testigo no presenta discordancias visibles, por lo que se pudo realizar un modelo de edad-profundidad. Se obtuvieron 4 fechados que fueron utilizados para el modelo de edad profundidad (Tabla 1).

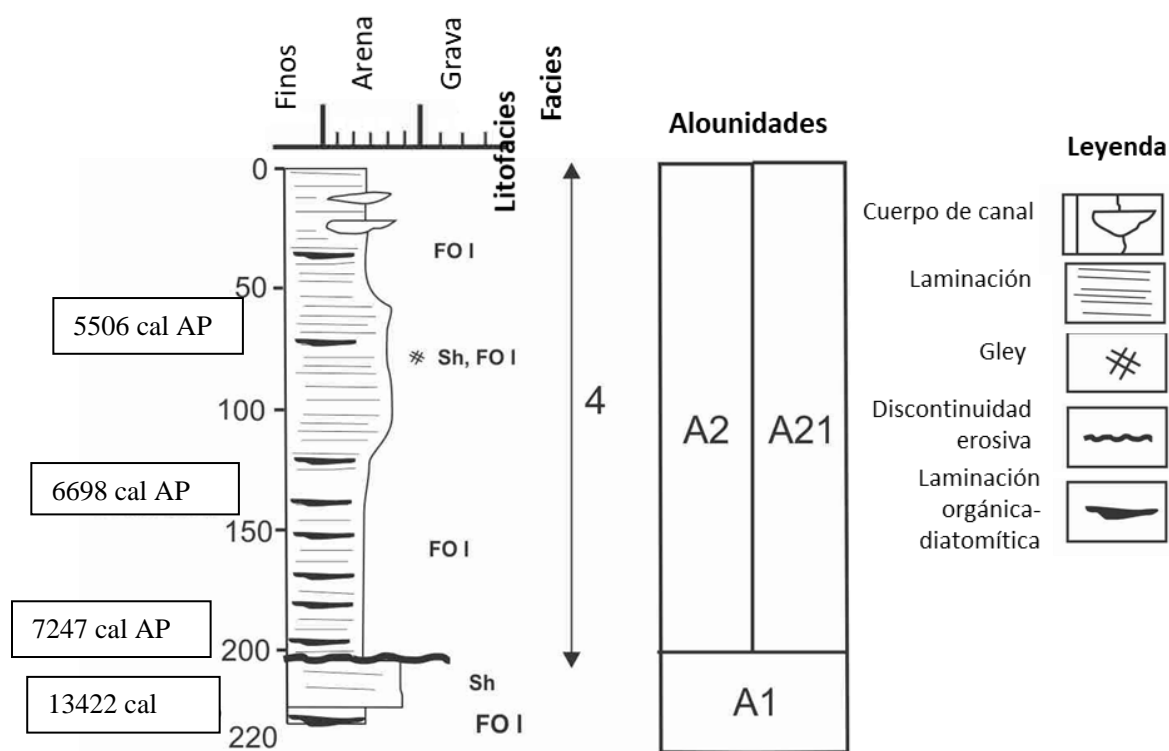


Figura 6: Esquema estratigráfico del testigo Cruces 1 (adaptado de Pirola, 2020). El detalle de las facies y litofacies sedimentarias puede consultarse en la Tabla 7 del Anexo I.

Perfil Cruces 2 (PCC2)

PCC2 se ubica en el curso medio del río Barrancas, con un área de captación aguas arriba de aproximadamente 54 km². En este sitio, el río fluye a lo largo de un valle de 450 m de

ancho y 20 m de profundidad. PCC2 es un perfil expuesto de 765 cm de altura de una terraza aluvial que se eleva a 12 m sobre el lecho del río y se ubica a pocos metros del testigo TC1 (Figuras 7 y 8). El perfil expuesto de la terraza aluvial fue muestreado cada 10 cm y se obtuvieron 74 muestras en las que se analizaron los ensambles de diatomeas. La posición relativa de PCC2 con respecto a TC1, la superposición cronológica entre ambos perfiles y su ubicación en la cuenca permiten asumir que TC1 constituye el segmento inferior, no expuesto, de PCC2.

PCC2 está segmentado por una serie de discordancias erosivas y contiene escasa materia orgánica, lo que ha impedido obtener más dataciones para la secuencia (Figura 6) por lo que no fue posible realizar un modelo de edad-profundidad confiable para asignar cronología absoluta a cada una de las muestras estudiadas.

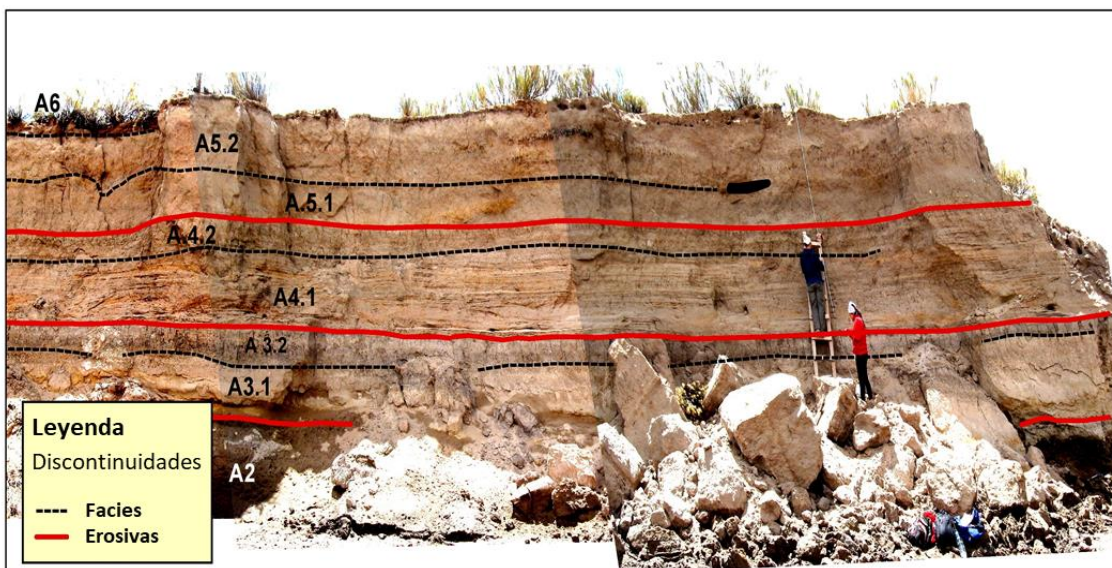


Figura 7: Vista frontal del Perfil Cruces 2, facies sedimentarias (línea negra punteada) y discordancias erosivas (línea roja) (A1- A6: alounidades, ver Fig. 8)

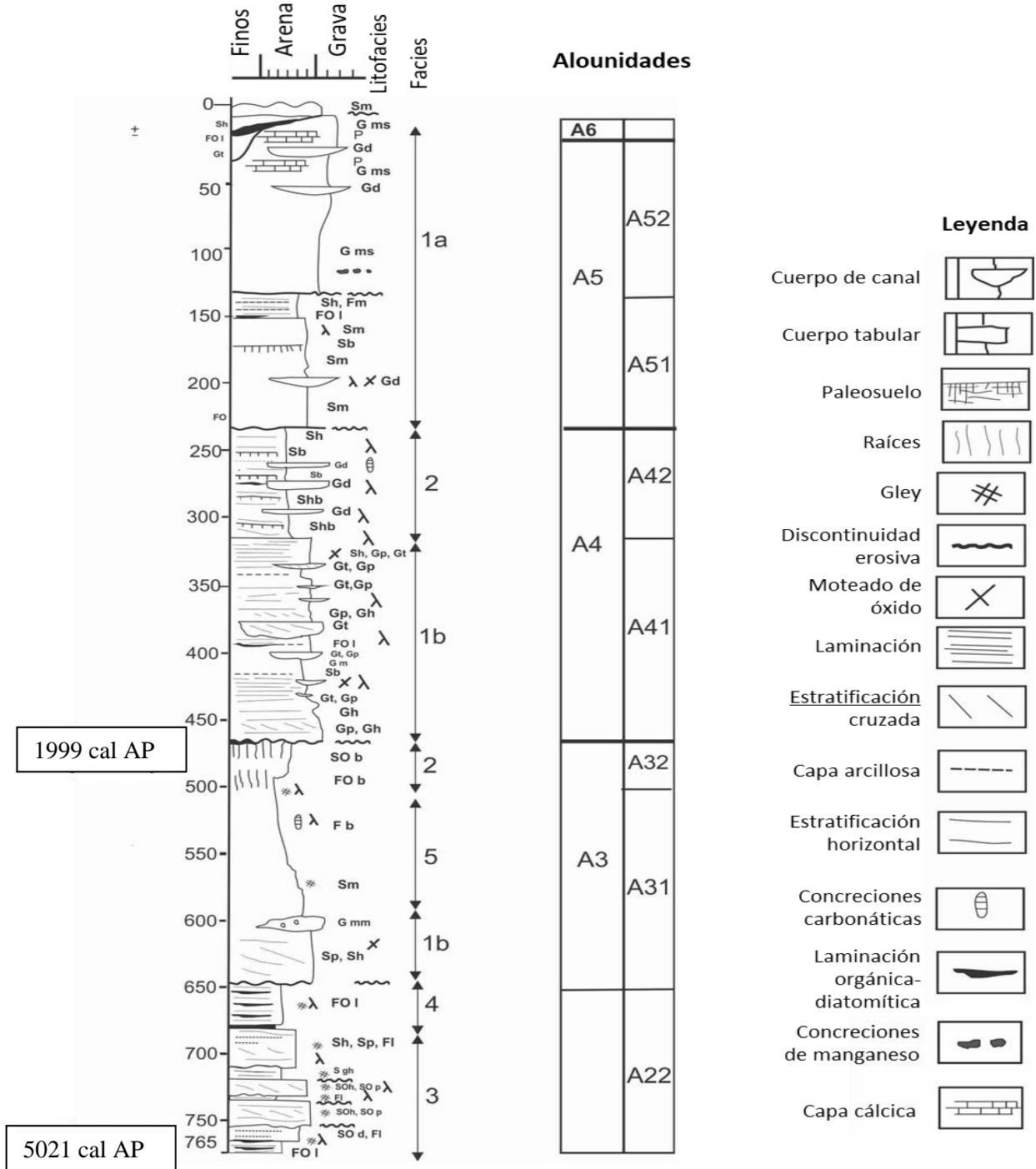


Figura 8: Esquema estratigráfico del Perfil Cruces 2 (adaptado de Pirola, 2020). El detalle de las facies y litofacies sedimentarias puede consultarse en la Tabla 7 del Anexo I.

Perfil Barrancas Pueblo (PBP)

PBP (23°20'14,3''S; 66°05'16,8''O; 3598 m snm) se encuentra en las inmediaciones del pueblo de Abdón Castro Tolay. Se ubica en la parte baja del curso del río Barrancas. Está ubicado a una altura de 4,10 m de una secuencia sedimentaria expuesta de una terraza aluvial (Figuras 9 y 10). Se analizaron 42 muestras extraídas a intervalos de 10 cm. Se obtuvieron tres dataciones radiocarbónicas (Tabla 1) que indican que la secuencia de PBP permite abordar el período comprendido entre *ca.* 3000 y 1000 años cal AP. Esto implica que PBP se superpone cronológicamente con la mitad superior de PCC2. La cantidad y posición de las muestras de donde se obtuvieron las dataciones radiocarbónicas con respecto a las tres discordancias erosivas observadas en PBP no nos permitió desarrollar un modelo de edad-profundidad confiable para esta secuencia.

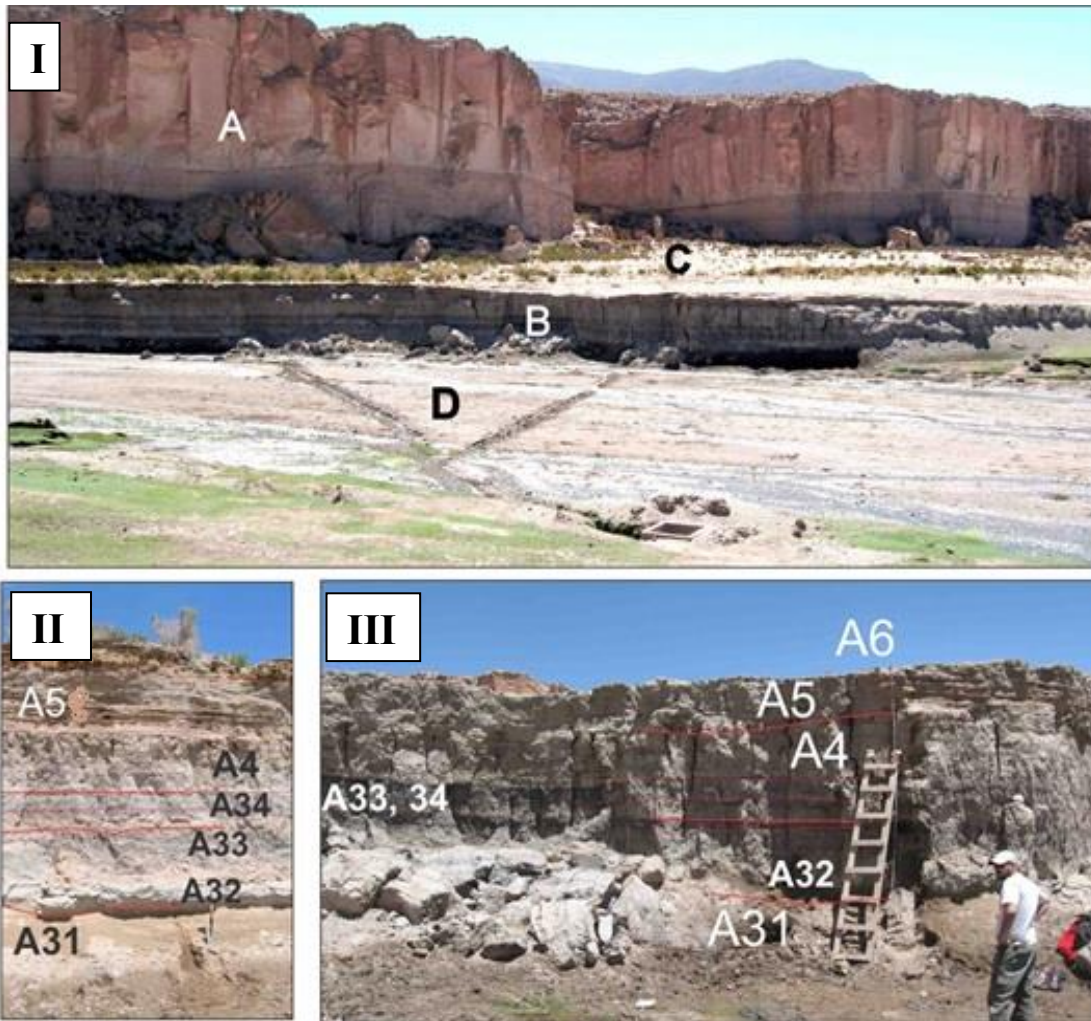


Figura 9: I) vista del sitio del perfil Barrancas Pueblo. A. Farallón de ignimbrita. B. Terraza holocena A C. Ignimbrita degradada. D. Cauce y planicie aluvial actual. I y II) vista frontal del perfil Barrancas Pueblo y continuidad lateral de las alonidades (A1-A6) para la secuencia (ver Fig. 10).

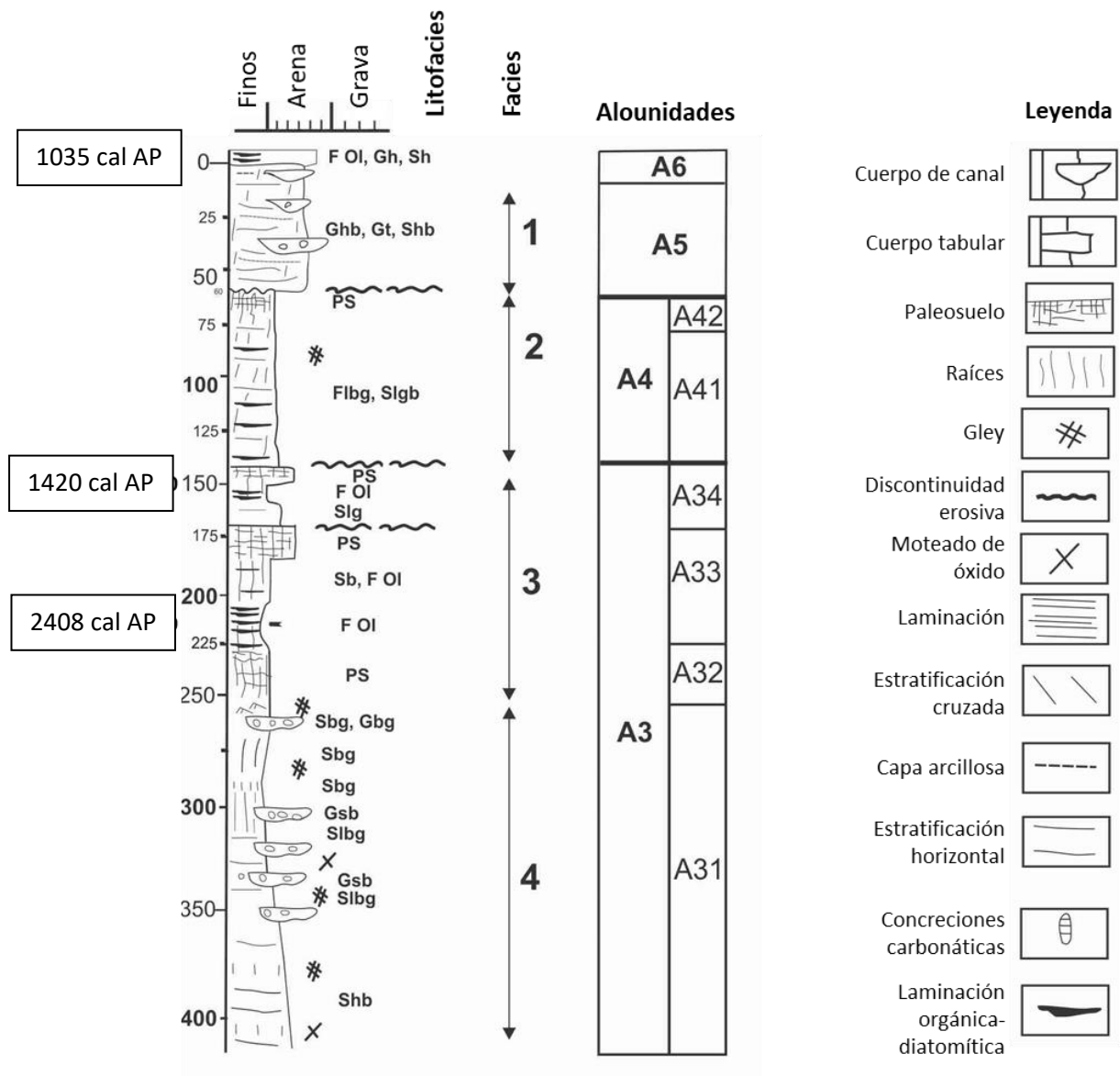


Figura 10: Esquema estratigráfico del Perfil Barrancas Pueblo (adaptado de Pirola, 2020). El detalle de las facies y litofacies sedimentarias puede consultarse en la Tabla 7 del Anexo I.

Perfil Laguna Media (PLM)

PLM (23°18'08,2'' S; 66° 05' 16,3'' O; 3664 m snm) se encuentra a 65 m del PCC2 y tiene 1,6 m de altura (Figuras 11 y 12). Se extrajo una muestra cada 10 cm y se analizaron los ensambles diatomológicos de 17 muestras. Las dataciones disponibles indican que este perfil representa el sector superior de la secuencia sedimentaria general de Barrancas, abarcando desde aproximadamente 1200 años, como fecha mínima, hasta 850 años cal AP (Tabla1).

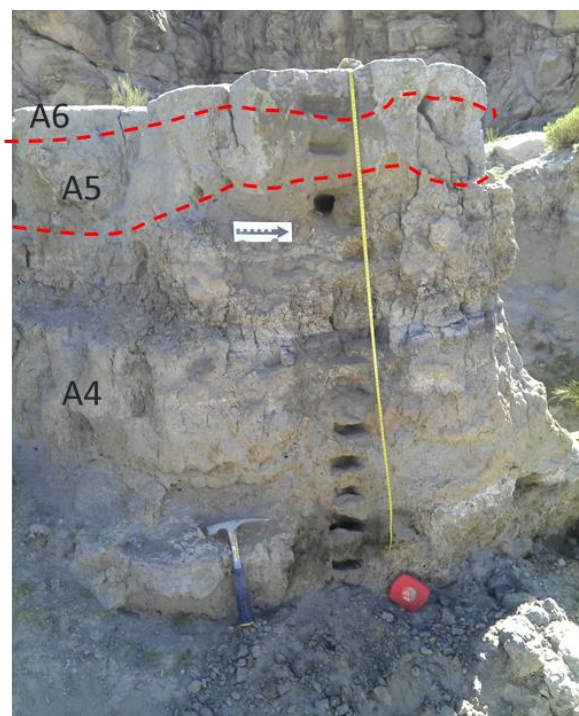


Figura 11: Vista frontal del perfil Laguna Media (A 4-6: alonidades, ver Fig. 12)

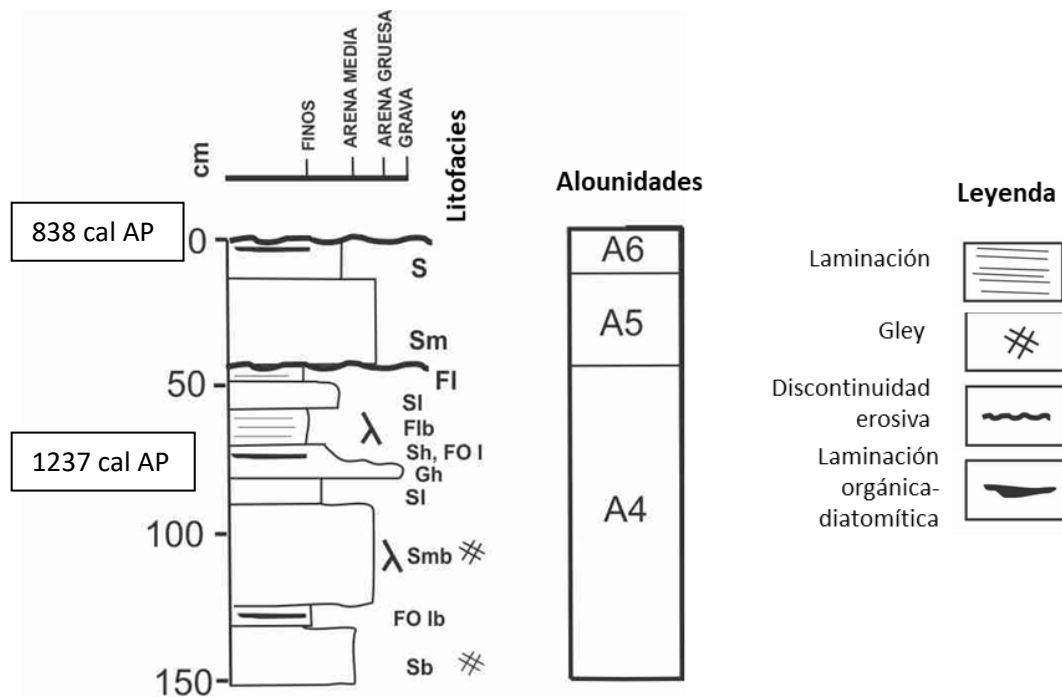


Figura 12: Esquema estratigráfico del perfil Laguna Media (adaptado de Pirola, 2020). El detalle de las facies y litofacies sedimentarias puede consultarse en la Tabla 7 del Anexo I.

El registro compuesto de las secuencias analizadas (testigo y los perfiles) permitió observar cómo se correlacionan no solo estratigráficamente sino también cronológicamente los registros sedimentarios estudiados pudiendo integrar todos los resultados de mejor manera (Figura 13).

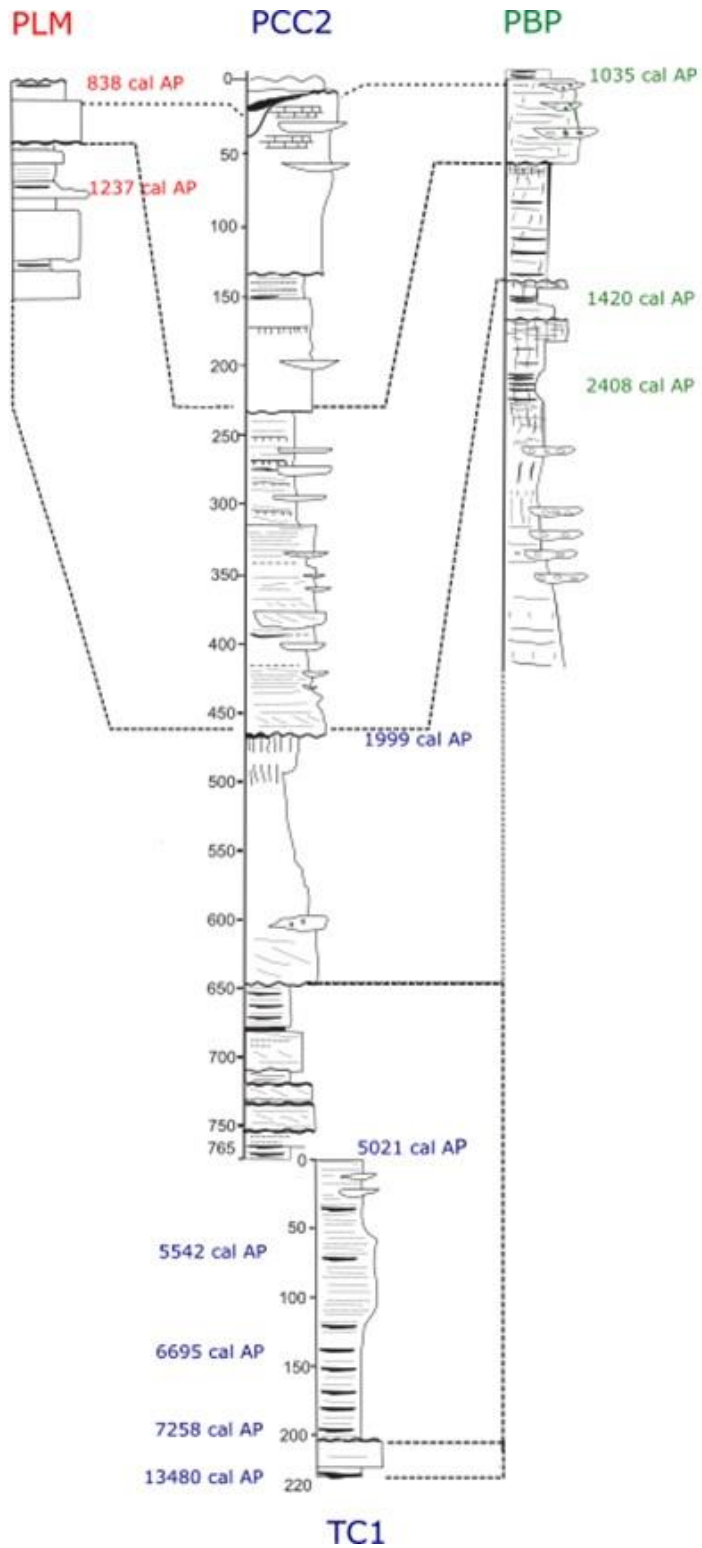


Figura 13: Correlación estratigráfica del testigo Cruces 1 y perfiles Cruces 2, Barrancas Pueblo y Laguna Media. En color, dataciones radiocarbónicas en años calibrados obtenidas en cada uno de los perfiles (tomado de Pirola, 2020).

Procesamiento de las muestras

Todas las muestras de los perfiles (PCc2, N=75; PBP, N=42; PLM, N=17) y las del testigo TC1 (N=53), fueron procesadas siguiendo métodos estándar para el estudio de diatomeas (Battarbee, 1986). Primero, se dejó secar una alícuota de cada una de las 186 muestras en una minicubeta de papel de aluminio sobre una placa calefactora a 80°C para poder estimar el peso seco. Una vez frías las muestras fueron pesadas y oxidadas con H₂O₂ (30%, 100 volúmenes) y calentadas en un horno de microondas por 2 minutos, para poder eliminar todo el resto de materia orgánica. Luego, las muestras fueron lavadas repetidas veces con agua destilada hasta eliminar el reactivo de la suspensión resultante. Cuando fue necesario, las muestras con alto contenido de arcillas se trataron con 5 ml de pirofosfato de sodio (Na₄P₂O₇) (Bates *et al.*, 1978), y se calentaron en baño María por 20 minutos. Luego fueron centrifugadas para poder extraer las arcillas en suspensión; este procedimiento se repitió entre 3 a 6 veces para cada muestra, dependiendo la cantidad de arcilla remanente en cada una. A continuación, las muestras tratadas con pirofosfato de sodio fueron lavadas varias veces con agua destilada para eliminar el pirofosfato. Los preparados permanentes fueron confeccionados utilizando resina Naphrax (n.i. 1,73) como medio de montaje. Las muestras fueron observadas utilizando un microscopio óptico (MO) binocular Polivar Reichert-Jung, equipado con un objetivo de inmersión Plan Apo 100x, NA 1.32, y contraste de fase interferencial. Para estimar las abundancias relativas de los taxones en cada muestra, se contó un mínimo de entre 350 y 400 valvas por cada preparado.

Las fotografías fueron obtenidas con una cámara digital Cannon EOS 600D adaptada al microscopio. Para las observaciones con microscopio electrónico de barrido (MEB) se dejó secar una alícuota de cada muestra ya tratada sobre una platina metálica y se la metalizó con una fina capa de oro. El equipo utilizado fue un Zeiss Supra40, del Centro de Micoroscopías Avanzadas de la FCEN-UBA.

Las principales variables morfométricas de los especímenes observados (largo, ancho, estrías en 10 µm y areolas en 10 µm) fueron medidas sobre las micrografías digitales obtenidas con MO y MEB, utilizando el programa Zeiss AxioVision 40 v. 4.8.2.0 y las láminas fueron editadas utilizando Photoshop®. El material estudiado se encuentra

depositado en la colección del Laboratorio de Diatomeas Continentales del DBBE, FCEN-UBA.

Para las descripciones de las especies se empleó la terminología utilizada por Levkov *et al.*, (2013), Round *et al.*, (1990), Rumrich *et al.*, (2000), Metzeltin *et al.*, (2005) Metzeltin & Lange-Bertalot (1998, 2007), Zidarova *et al.*, (2014), Glushchenko & Kulikovskiy (2015), Frenguelli (1923, 1924, 1942), Krasske (1949), Hustedt (1930), Patrick & Reimer (1966, 1975), Krammer (1997a, 1997b, 2000, 2002) Krammer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, 1991b, 2004) entre otros, y artículos de revistas científicas reconocidas internacionalmente como *Diatom Research*, *Fottea*, *Journal of Phycology*, *Phycologia*, *Phytotaxa* y *Nova Hedwigia*, entre otras. Se decidió seguir la clasificación propuesta por Cox (2009, 2015), la de la base de datos *online* de <http://www.algaebase.org> y también se tuvieron en cuenta los últimos cambios publicados. La distribución geográfica en Argentina de los taxones fue consultada en Luchini & Verona (1972), Vouilloud (2003), Maidana & Seeligmann (2006-2015), Maidana *et al.*, (2009) entre otros.

Para el procesamiento de datos y los análisis estadísticos se usaron los *softwares*: C2 (Juggings, 2003) y Past (Hammer, 2001). Para construir la matriz de datos sobre la cual se trabajó, se eligieron aquellas especies cuya abundancia relativa mayor o igual al 5% en al menos dos sitios

Con los resultados se hicieron dos tipos de gráficos, usando el programa C2 (Juggings, 2003): 1) las variaciones en la abundancia relativa de las especies con más del 5% que se encontraban en al menos dos muestras y, además, el total de valvas por gramo de sedimento seco por muestra y 2) las variaciones de la abundancia de las especies agrupadas según su forma de vida: (bentónicas (B), epifíticas (E), planctónicas (P) y aerofíticas (A), y, además, la variación del índice de humedad estandarizado ($IH=B+E+P/A$) calculado para cada muestra, para representar la disponibilidad de agua en donde se desarrollaron esos ensamblajes de diatomeas. En los gráficos se marcaron también las zonas estadísticamente sostenidas (*Single Linkaged, correlation constrained*), lo que nos permite describir las reconstrucciones paleoambientales propuestas.

“from so simple a beginning endless forms most beautiful
and most wonderful have been, and are being, evolved”

Charles Darwin, On The Origin of Species (1859)

6- RESULTADOS

Diversidad, taxonomía y biogeografía de diatomeas

Durante este trabajo, se analizaron 186 muestras, en las que se identificaron 208 taxones infragenéricos (Anexo I, Tabla 2); de ellos, 22,11% fue identificado como afín a una especie ya descrita y 19,71% no pudo ser identificado a nivel especie. Los géneros más frecuentes y abundantes fueron *Luticola* Mann, *Navicula* Bory y *Nitzschia* Hassall, considerados como cosmopolitas aunque sus especies pueden no serlo. Los tres fueron encontrados a lo largo de todo el testigo y los tres perfiles estudiados. Los ensamblajes dominantes en cada sitio, compuestos por los taxones con abundancias relativas superiores al 5%, figuran en la Tabla 3 (TC1), Tabla 4 (PCC2), Tabla 5 (PBP) y Tabla 6 (PLM) del Anexo I (Figuras Anexo II).

En cuanto a la distribución geográfica de las especies identificadas, se encontraron 53 conocidas como cosmopolitas; otras cuatro endémicas de Sudamérica: *Diploneis chilensis* (Hustedt) Lange-Bertalot, *Encyonema chilense* Krammer, *Gomphonema punae* Lange-Bertalot & Rumrich, *Luticola mollis* Lange-Bertalot & Rumrich y cuatro endémicas de Argentina: *Denticula subtilis* Grunow, *Halamphora carvajaliana* (Patrick) Levkov, *Halmphora tucumana* (Herbst & Maidana) Levkov, *Nitzschia halloyii* Maidana & Herbst.

Veintiun especies se citan por primera vez para Argentina: *Lemnicola hungarica* (Grunow) Round & Basson, *Luticola andina* Levkov *et al.*, *L. cognata* Levkov *et al.*, *L. juliae* Bustos Maidana & Morales, *L. pseudonivalis* (Bock) Levkov *et al.*, *L. punae* Bustos Maidana & Morales, *L. robusta* Van de Vijver *et al.*, *L. rotti* Levkov *et al.*, *L. subaequalis* Levkov *et al.*, *Muelleria gibbelula* (Cleve) Spauld & Stooermer, *Naviculadicta stauroneoides* Lange-Bertalot, *Nitzschia acicularis* (Kützing) W.Smith, *N. constricta* (Kützing) Ralfs, *N. debilis* (Arnott ex O'Meara) Grunow, *N. fonticola* (Grunow) Grunow, *N. neotropica* Lange-

Bertalot & Rumrich, *N. punctata* (Smith) Grunow, *N. subtilioides* Lange-Bertalot *et al.*, *Pinnularia altiplanensis* Lange-Bertalot, *Pinnularia laucensis* Lange-Bertalot *et al.*, *Simonsenia delognei* (Grunow) Lange-Bertalot y 15 se mencionan por primera vez para la provincia de Jujuy: *Caloneis limosa* (Kützing) Patrick, *Chamaepinnularia soehrensensis* Krasske, *Cyclotella chocktawaecheana* Prasad, *Denticula sundayensis* Archibald, *Diadesmis gallica* Smith, *D. ovalis* (Hilse) Cleve, *Halamphora carvajaliana* (Patrick) Levkov, *Halamphora oligotrappenta* Lange-Bertalot & Levkov, *Haloraundia speciosa* (Hustedt) Diaz & Maidana, *Nanofrustulum cataractarum* (Hustedt) Wetzel, *Naviculadicta chilensis* (Krasske) Lange-Bertalot, *Nitzschia commutata* Grunow, *Nitzschia hustediana* Salah, *Stauroneis atacamae* Hustedt, *Staurosira catamarcensis* Grana *et al.*, (Anexo I, Tabla 2).

Hasta el momento se han encontrado en las muestras analizadas dos especies nuevas para la ciencia (Bustos *et al.*, 2017), cuyas descripciones completas figuran a continuación:

Luticola juliae. Bustos, S., M. R. Morales & N. Maidana.

Anexo II, Lámina I, Figs.: 9-10

Valvas lanceoladas a elíptico-lanceoladas con ápices cuneado-redondeados. Área axial angosta y lineal; área central angosta, asimétrica, con forma de cuña o transversalmente rectangular, bordeada en cada margen por 2-3 areolas. El estigma solitario y elongado presente cerca del margen valvar, por esta razón es difícil de reconocer en el microscopio óptico. Fisuras proximales del rafe cortas, curvadas hacia el lado opuesto del estigma. Fisuras distales en forma de gancho, curvadas hacia el lado del estigma, extendidas sobre el manto. Estrías transapicales levemente radiales, compuestas por 3-4 areolas redondeadas a levemente alargadas en sentido transapical.

Dimensiones: eje apical 11-20 μm (N=53), eje transapical 4,5-8,0 μm (N=53); estrías 16-23 en 10 μm (N=46).

Holotipo: ARGENTINA. Prov, Jujuy: Dpto. Cochinoca, Abdón Castro Tolay Morales M. R. marzo de 2013 (BA) BA 49537 Herbario de Plantas Celulares, Museo Argentino de

Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (preparado microscópico y material procesado).

Localidad tipo: Barrancas (Depto. Cochinoca, Jujuy, Argentina).

Observaciones: *Luticola juliae* puede distinguirse de *L. incana* por su contorno valvar más lanceolado, las fisuras externas distales en forma de azada en lugar de curvadas y cortas y el estigma ubicado próximo al margen, con la abertura externa más elongada. Se diferencia de *L. andina* porque esta tiene ápices redondeados, área central elíptica y las fisuras distales externas rectas y cortas y de *L. rotunda* por la forma general del contorno valvar y del área axial, que en esta especie es amplia y lanceolada. Lamentablemente, las descripciones de *L. andina* y *L. incana* no están apoyadas por imágenes de MEB y en el caso de *L. rotunda* solo hay una ilustración de una vista externa en MEB (Levkov *et al.*, 2013).

Luticola punae. Bustos, S., M. R. Morales & N. Maidana

Anexo II, Lámina I, Figs.: 11-12

Valvas lineales con márgenes tri-ondulados, simétricos y extremos capitados. Área axial amplia y lineal; área central transversalmente elongada o en forma de cuña, bordeada en cada margen por 3-4 areolas. Estigma solitario, ubicado en el área central aproximadamente equidistante del centro de la valva y del margen. Ramas del rafe rectas. Fisuras proximales externas fuertemente curvadas. Fisuras distales rectas o levemente curvadas, no extendidas sobre el manto. Las fisuras proximales y distales externas del rafe se curvan hacia el lado opuesto al del estigma. Estrías transapicales moderadamente radiales y notablemente areoladas aun al MO, compuestas por 3-4 areolas redondeadas en el centro a transversalmente elongadas hacia el borde de la valva.

Dimensiones: eje apical 13-21 μm (N=9), eje transapical 5-8 μm (N=9); estrías 17-21 en 10 μm (N=4).

Holotipo: ARGENTINA. Prov, Jujuy: Dpto. Cochinoca, Abdón Castro Tolay Morales M. R. marzo de 2013 (BA) 49536 Herbario de Plantas Celulares, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia (un preparado microscópico y material procesado).

Localidad tipo: Barrancas (Depto. Cochinoca, Jujuy, Argentina).

Observaciones: Los ejemplares identificados guardan cierta semejanza, principalmente en cuanto al contorno valvar, con *L. nivalis*, *L. pulchra*, *L. quinquenoides*, *L. undulata* y *L. triundulata*. Las dos primeras especies tienen los extremos distales del rafe en forma de gancho. *L. pulchra*, además, posee mayor densidad de estrías. *L. quinquenoides* también presenta una mayor densidad de estrías, el eje transapical es más largo y, a diferencia de *L. punae*, las fisuras distales del rafe tienen forma de gancho y se extienden sobre el manto valvar. *L. undulata* se diferencia de *L. punae* por tener los extremos distales del rafe en forma de gancho, extendidos hasta el manto y en la presencia de areolas fantasma en el centro de la valva. Finalmente, *L. triundulata* tiene un número menor de areolas por estría (2-3) y una fascia longitudinal hialina que interrumpe las estrías.

Secuencias sedimentarias

Testigo TC1

En TC1 se observó una sedimentación relativamente constante y regular de grano fino (limos a arenas finas), con la excepción de una sección de 15 cm en el fondo del testigo, entre los 225 cm y 210 cm de profundidad, compuesta por arenas. Se obtuvieron cuatro fechas de radiocarbono AMS a partir de la materia orgánica (Tabla 1). En este testigo fue el único en el que se pudo realizar un modelo edad-profundidad, ya que no presenta discordancias a excepción de la encontrada en la base del testigo, alrededor de los 220 cm entre una fecha final del Pleistoceno y una fecha del Holoceno Medio. El modelo permitió calcular una tasa de sedimentación relativamente estable entre 10,11 y 14,98 años / cm, lo que implica que las muestras se analizaron en intervalos de edad entre 40 y 60 años.

Se identificaron 140 taxones, 65 de ellos se encontraron en más del 5% en al menos dos muestras.

Se identificaron cinco zonas (Figura 14):

Zona A (227-175): se dividió en 2 subzonas (A1 y A2). La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,07 \times 10^6$ y 120×10^6 valvas/ gr de sedimento seco.

Subzona A1 (227-211cm): estuvo dominada por *Diademesmis gallica*, una especie que generalmente prolifera en áreas sombreadas. A esta especie le siguieron en importancia *Denticula valida*, *Luticola subaequalis*, *L. andina* y *Navicula lauca*.

Subzona A2 (211-175 cm): la abundancia de valvas/ gr de sedimento seco fue notablemente mayor y el ensamble de especies con mayor abundancia estuvo conformado por *Nitzschia halloyii*, *Navicula lauca* y *Navicula aff libonensis*. Se destaca que solo en esta sub-zona se encontró a *Humidophila aff contenta* y que no se encontró *Luticola subaequalis*. Se identificaron además, *Diademesmis gallica*, *Luticola andina* y *Luticola mollis* en menores abundancias que el resto de las especies.

Zona B (175-83 cm): se dividió en 3 subzonas (B1 - B3); la abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,6 \times 10^6$ y 27×10^6 valvas/ gr de sedimento seco.

Subzona B1 (175-147 cm): estuvo dominada por *Denticula valida*, *Diademesmis gallica*, *Luticola andina*, *Navicula lauca* y *Nitzschia halloyii*, con abundancias relativas mucho más bajas de *Luticola subaequalis*, *Pinnularia borealis* y *Hantzschia amphioxys*.

Subzona B2 (147-119 cm): es muy similar a B1 pero con el aumento en abundancia de *Luticola mollis*, *L. subaequalis* y *Pinnularia borealis*.

Subzona B3 (119-83 cm): se observó un aumento en la abundancia de *Luticola andina*, *Luticola subaequalis* y *Navicula lauca* y una caída de la de *Denticula valida* y *Diademesmis gallica*.

Zona C (83-43 cm): estuvo dominada por *Luticola andina*, seguida por *Luticola subaequalis*, *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys* y *Nitzschia halloyii*. La

abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,7 \times 10^6$ y 17×10^6 valvas / gr de sedimento seco.

Zona D (43-15 cm): estuvo dominada por *Denticula valida*, *Navicula lauca* y *Luticola andina*, seguidas por *Hantzstia amphioxys*, *Pinnularia borealis*, *Luticola subaequalis*, además de aumentar la abundancia de *Naviculadicta chilensis*. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $3,6 \times 10^6$ y 15×10^6 valvas / gr de sedimento seco.

Zona E (15-3 cm): estuvo ampliamente dominada por *Luticola andina*, seguida de *L. subaequalis*, *Pinnularia borealis* y *Hantzstia amphioxys*, en bajas proporciones. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,7 \times 10^6$ y 3×10^6 valvas / gr de sedimento seco.

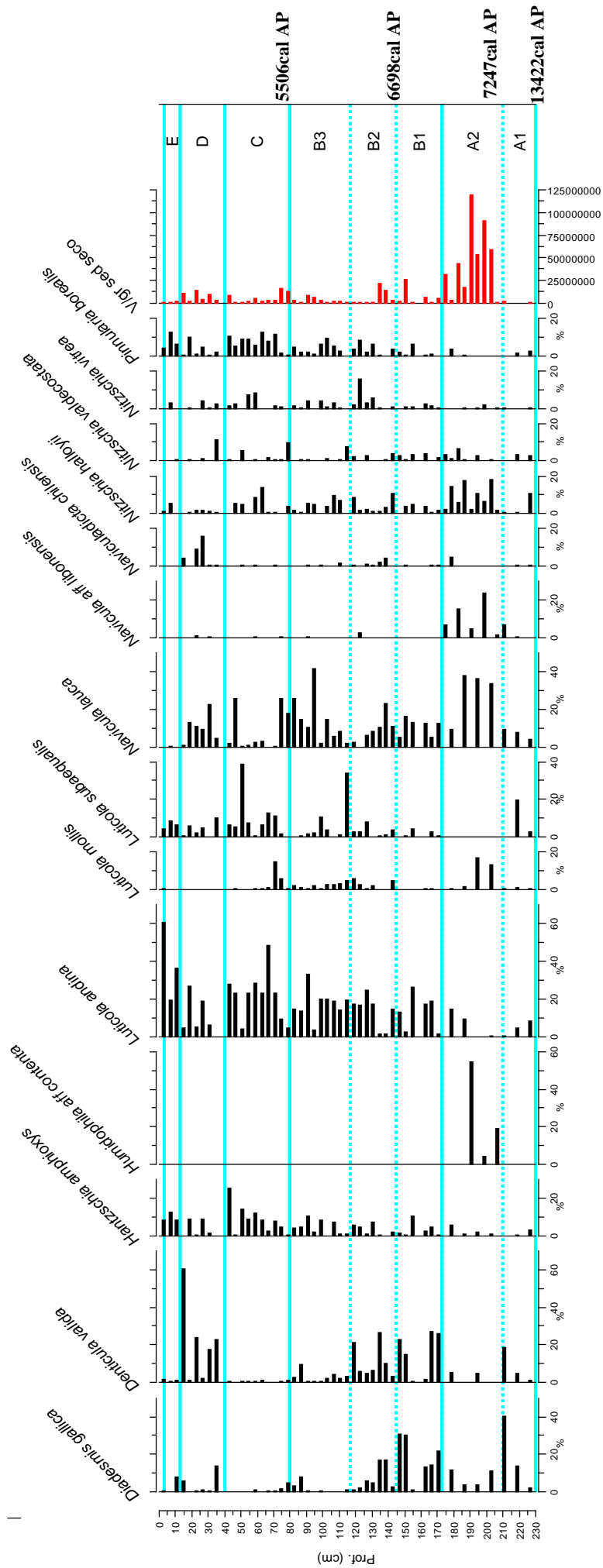


Figura 14: Variación de las abundancias relativas (%) de las especies de diatomeas con mas del 5% en al menos dos sitios y del contenido total de diatomeas (valvas/gr de sedimento seco) en el testigo TC1.

En la figura 15 se puede observar que, los valores del IH solo fueron elevados en la subzona A2, entre los 180 y 190 cm y luego se mantuvieron bajos hacia el tope de la secuencia estudiada

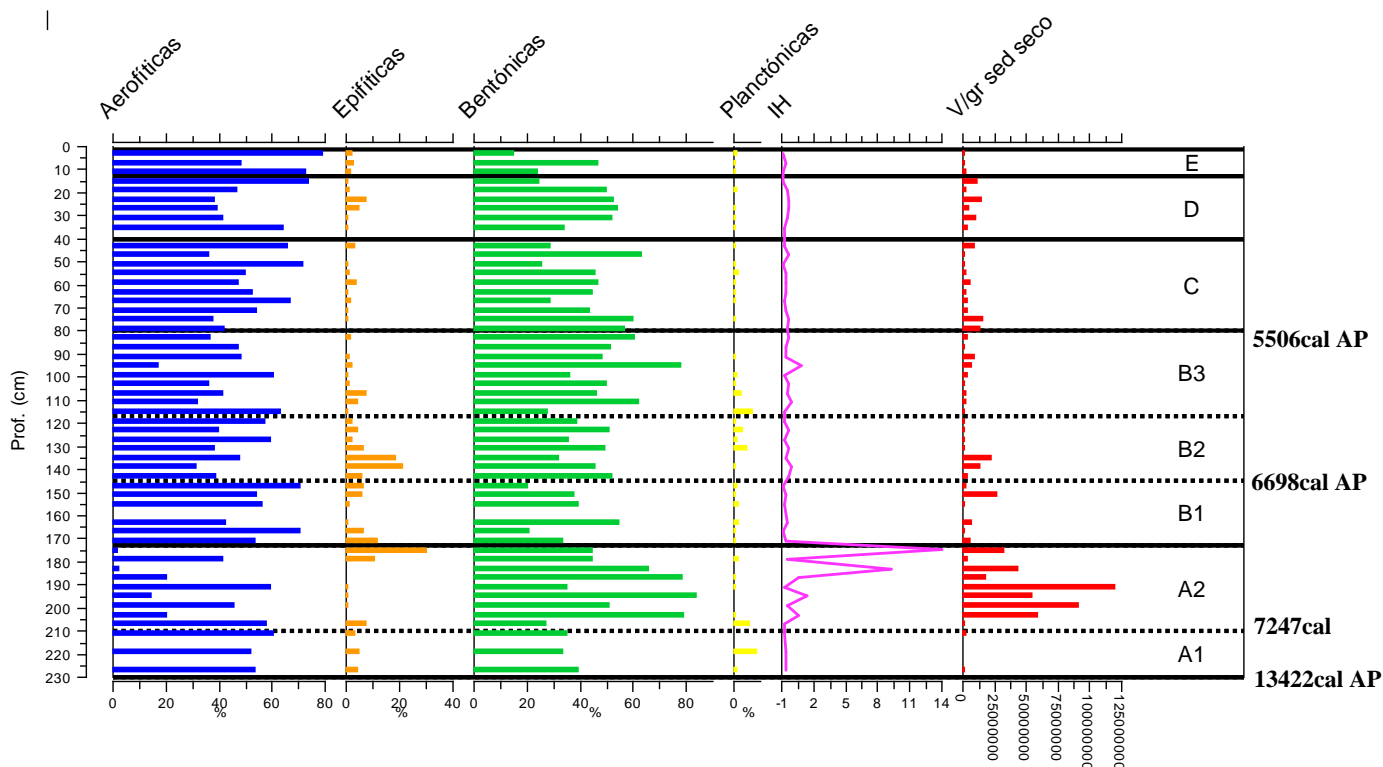


Figura 15: Variación de la abundancia relativa de las especies identificadas (agrupadas según su forma de vida) del índice de humedad estandarizado (IH) y del número de valvas / gr de sedimento seco del testigo TC1.

Perfil PCC2

El perfil presenta a lo largo de sus depósitos una serie de discordancias erosivas por lo que no se pudo realizar un modelo de edad-profundidad confiable para asignar una cronología absoluta a cada una de las muestras estudiadas.

En total, se identificaron 124 taxones infragenéricos, de los cuales solo 16 tuvieron una abundancia superior al 5% en al menos dos muestras. Las especies más abundantes fueron *Hantzschia amphioxys*, *Luticola andina*, *L. subaequalis*, *Luticola* sp6; *Navicula lauca*; *N. palea*, *Pinnularia borealis* y *Pseudostaurosira aff brevistriata*.

Se identificaron cinco zonas (Figura 16).

Zona A (765-735 cm): se caracterizó por el predominio de *Luticola andina*, seguida de *Pinnularia borealis* y *Hantzschia amphioxys*. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,5 \times 10^6$ y 2×10^6 valvas /gr de sedimento seco.

Zona B (725-720 cm): disminuyen notablemente los taxones aerofíticos (*Luticola andina*, *Pinnularia borealis* y *Hantzschia amphioxys*) y aumentan los bentónicos (*Navicula lauca* y *Nitzschia palea*) (Figura 17). La abundancia absoluta de diatomeas fue de $0,4 \times 10^6$ valvas /gr de sedimento seco.

Zona C (720-665 cm): se observan ensambles de especies similares a los de la Zona A, aunque aumenta la abundancia de *Luticola* sp.6. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,2 \times 10^6$ y 3×10^6 valvas /gr de sedimento seco.

Zona D (665-645 cm): dominada por *Luticola subaequalis*, seguida de *Luticola andina*, *Luticola* sp. 6 y *Hantzschia amphioxys*. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre 1×10^6 y $1,1 \times 10^6$ valvas /gr de sedimento seco.

Zona E (645-505 cm): *Luticola andina* es la especie más frecuente y abundante y está acompañada por *L. subaequalis*, *Pinnularia borealis* y *Hantzschia amphioxys*. Esta zona incluye un segmento del perfil (585-515 cm) en el que no se encontraron valvas de diatomeas; sin embargo, hacia el tope de esta zona se encontró una única muestra (505 cm) con gran abundancia de valvas y con una composición específica muy similar a la del resto.

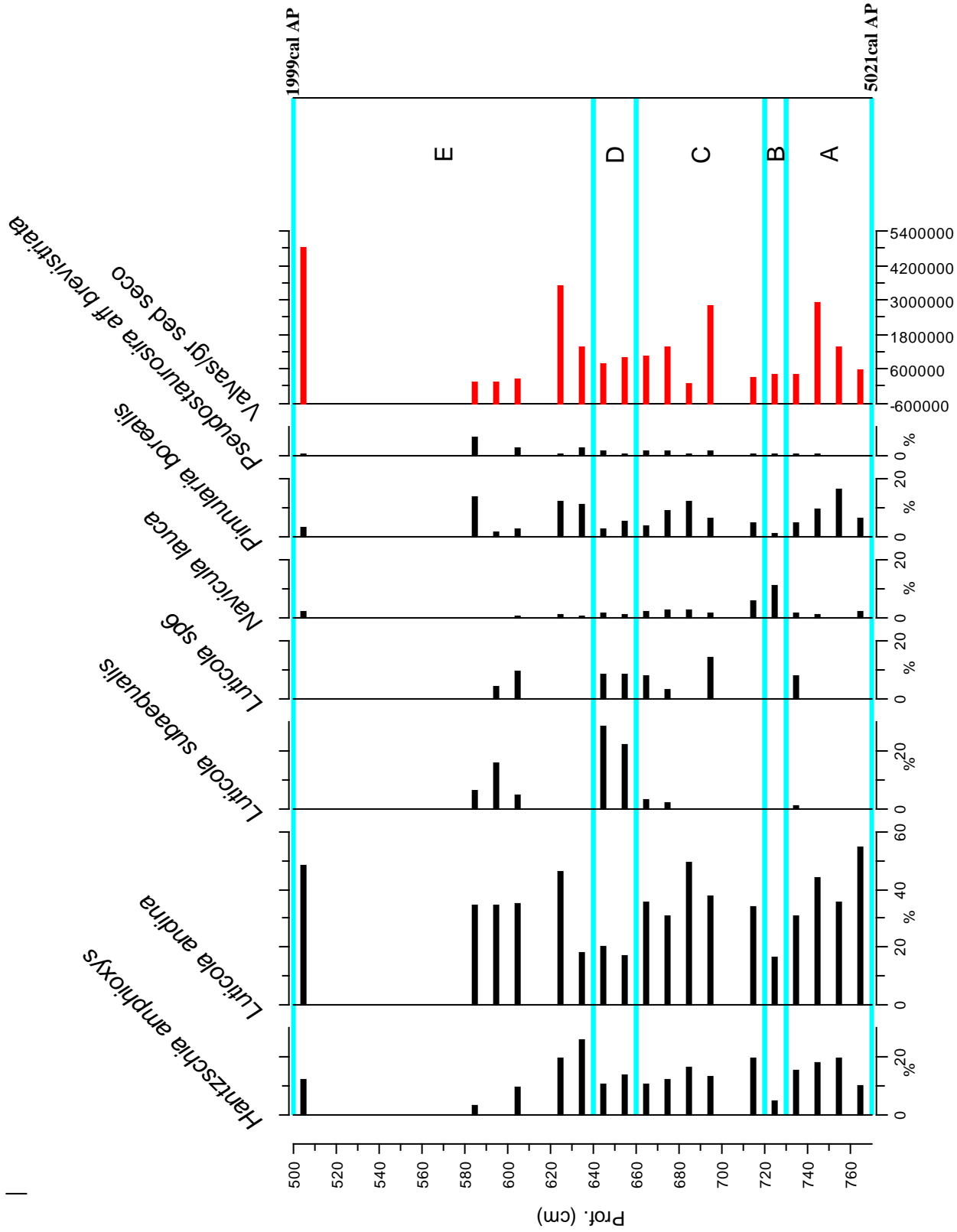


Figura 16: Variación de las abundancias relativas (%) de las especies de diatomeas con mas del 5% en al menos dos sitios y del contenido total de diatomeas (valvas/gr de sedimento seco) en el perfil PCC2.

Se observa un pico en el índice de humedad en el cm 725 aproximadamente (Zona B). En esta muestra se ve un aumento de la abundancia relativa de las especies bentónicas, sin embargo la abundancia de valvas / gr sedimento seco es baja.

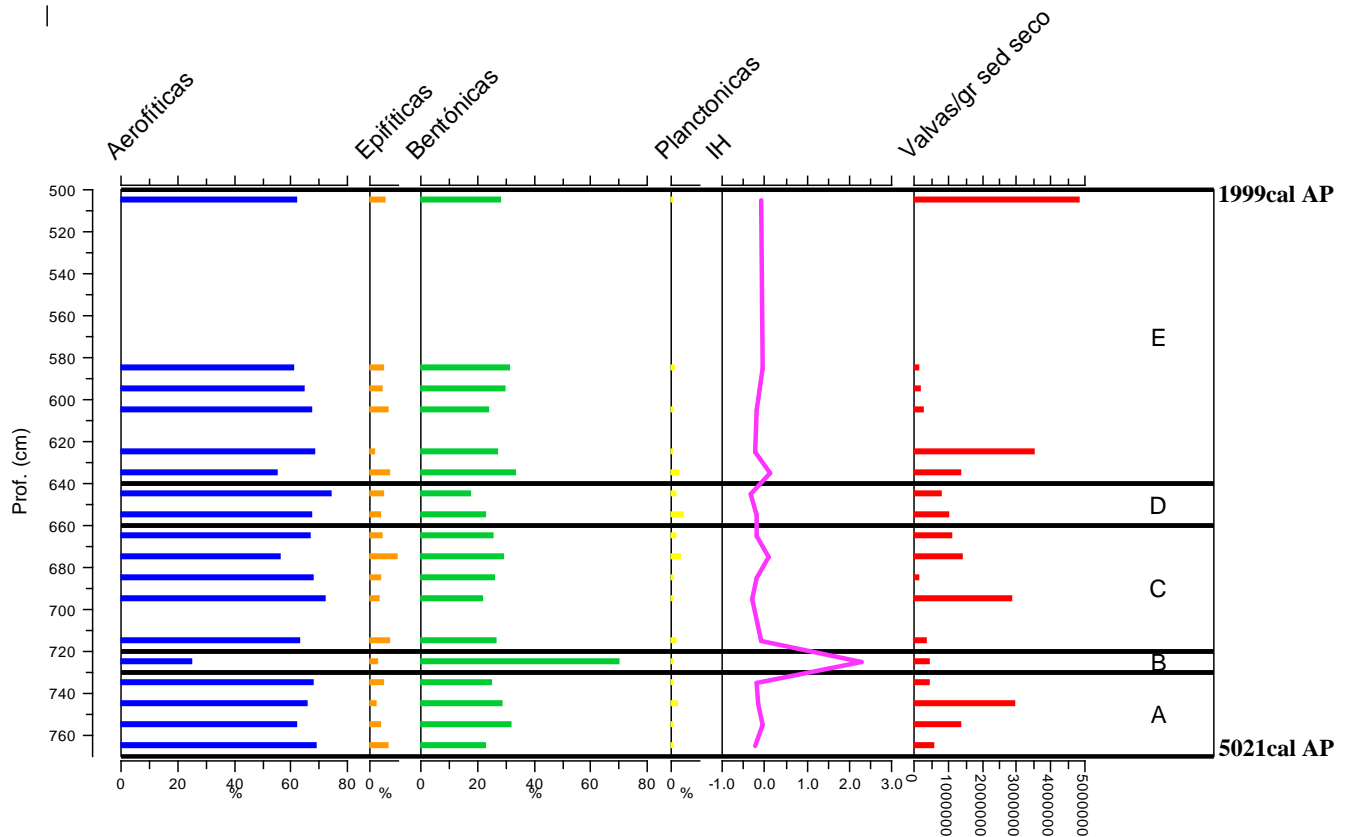


Figura 17: Variación de la abundancia relativa de las especies identificadas (agrupadas según su forma de vida) del índice de humedad estandarizado (IH) y del número de valvas / gr de sedimento seco (V/gr sed. seco) del perfil PCC2.

Perfil PBP

Se obtuvieron tres fechas de radiocarbono en materia organica de origen vegetal, sin efecto reservorio (Tabla 1). En las 42 muestras analizadas se identificaron 160 taxones

infragenéricos, 70 de los cuales tuvieron más del 5% de abundancia relativa en al menos dos muestras.

Los taxones más abundantes fueron: *Denticula valida*, *Diadlesmis gallica*, *Luticola andina*, *Pinnularia borealis*, *Navicula lauca* y varios representantes del género *Nitzschia* (Figura 18). Las tres primeras especies fueron encontradas frecuentemente en otras muestras recuperadas en la Puna y se consideran aerofíticas, mientras que las últimas dos son bentónicas (Figura 19).

El análisis estadístico permitió separar las muestras en cuatro zonas.

Se observó una gran diversidad de especies a lo largo de la serie, particularmente a partir de los 120 cm. No se encontraron diatomeas entre los 250 y 350 cm.

Zona A (360 a 230 cm) los ensambles estuvieron dominados por *Denticula valida*, *Diadlesmis gallica*, *Luticola andina*, *Hantzschia amphioxys* y *Pinnularia borealis* (Figura 18). La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,3 \times 10^6$ y $1,5 \times 10^6$ valvas por gramo de sedimento seco

Zona B (230 a 130 cm) disminuye la abundancia de *Denticula valida*, aumenta la de *Diadlesmis gallica* y aparecen varias especies del género *Nitzschia* (Figura 18). La abundancia absoluta de diatomeas varió entre 5×10^6 y $53,7 \times 10^6$ valvas /gr de sedimento seco.

Zona C (130 a 100 cm): disminuye la cantidad de valvas por gramo de sedimento seco pero con los mismos ensambles dominantes que en la zona anterior (Figura 18). La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $8,6 \times 10^6$ y 35×10^6 valvas /gr de sedimento seco

Zona D (100–10 cm) se puede observar una marcada diferencia en la composición de los ensambles con respecto a las zonas anteriores, aumenta la abundancia de los géneros *Nitzschia* y *Navicula* y de *Pseudostaurosira aff brevistriata* y se mantienen los taxones de las zonas anteriores (Figura 18). La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,2 \times 10^6$ y 77×10^6 valvas /gr de sedimento seco.

A lo largo del registro se observó un aumento de las especies bentónicas e, inversamente, una disminución de las especies aerofíticas (Figura 19).

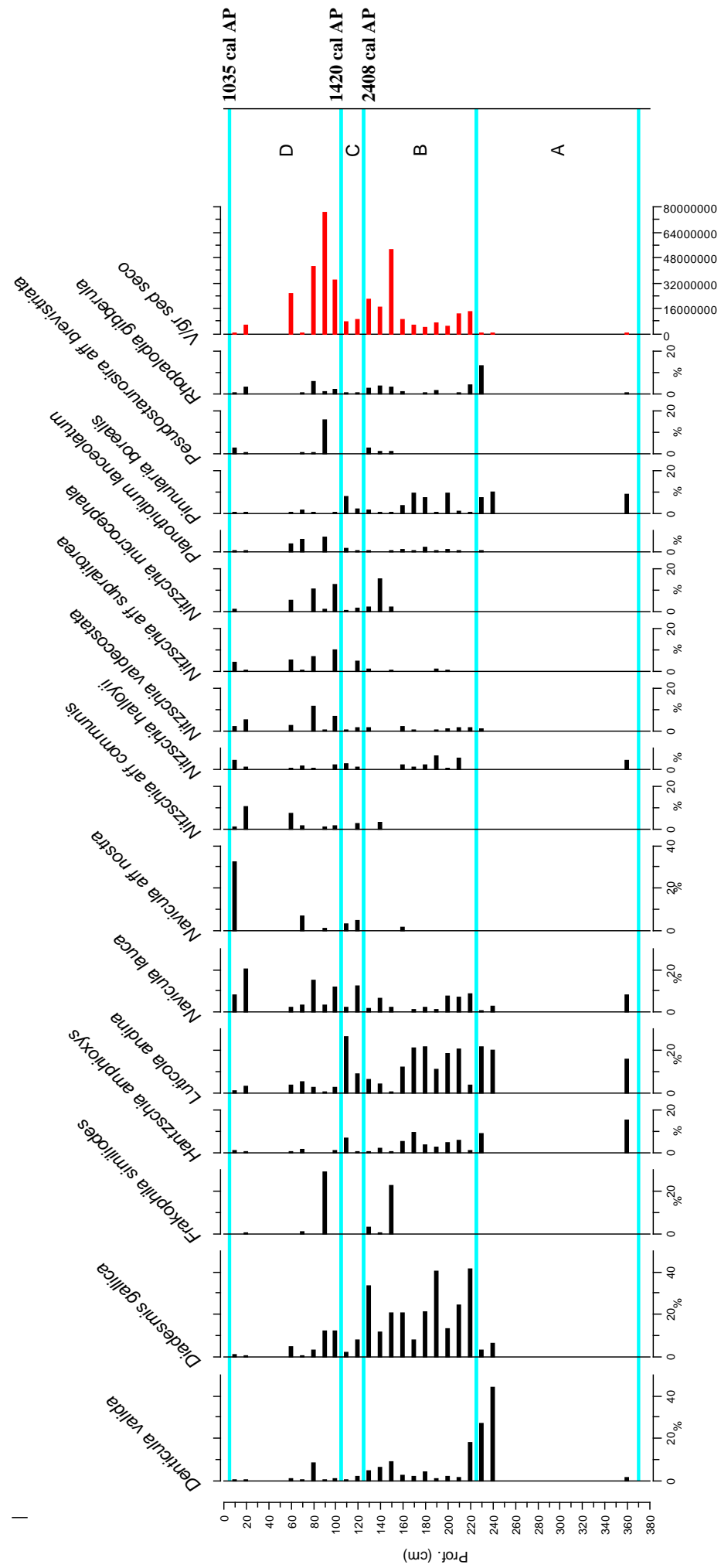


Figura 18: Variación de las abundancias relativas (%) de las especies de diatomeas con mas del 5% en al menos dos sitios y del contenido total de diatomeas (valvas/gr de sedimento seco) en el perfil PBP.

En la Zona D se observa el mayor índice de humedad de todos los registros. Al igual que en PCC2 cuando se observan los picos mas altos del IH, también se observa la mayor abundancia relativa de especies bentónicas y una baja abundancia de valvas / gr sedimento seco.

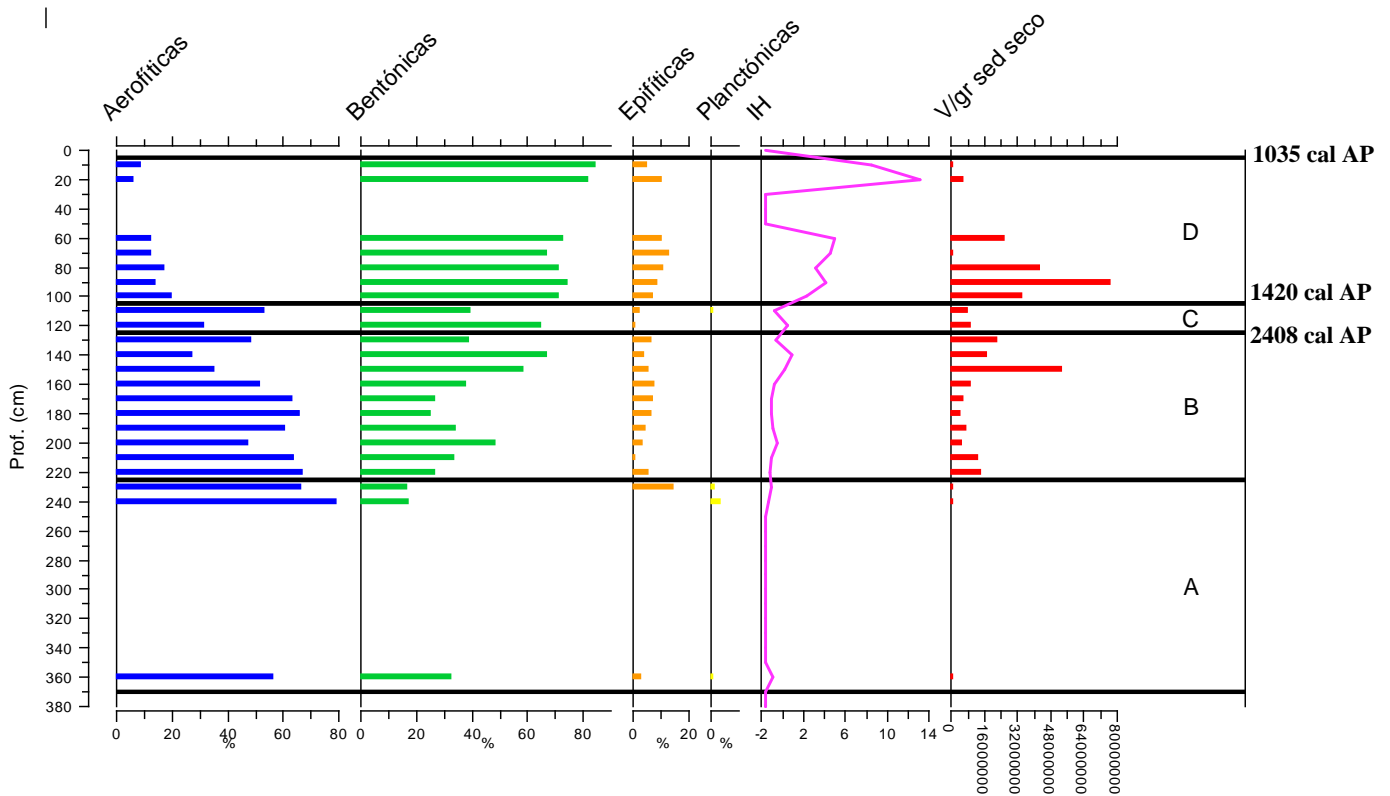


Figura 19: Variación de la abundancia relativa de las especies identificadas (agrupadas según su forma de vida) del índice de humedad estandarizado (IH) y del número de valvas/gr de sedimento seco (V/gr sed. seco) del perfil PBP.

Perfil PLM

En PLM se analizaron 17 muestras. Si bien no es un perfil extenso, las dataciones obtenidas lo sitúan dentro de un periodo de interés para este trabajo (entre 838 y 1237 años cal. AP), además de tener una correlación estratigráfica con el resto de las secuencias estudiadas (Figura 13).

En el caso particular de este perfil, las muestras fértiles fueron muy pocas por lo que se prefirió no separar en zonas y describir directamente las muestras en su conjunto. La abundancia absoluta de diatomeas varió entre $0,4 \times 10^6$ y 63×10^6 valvas / gr de sedimento seco.

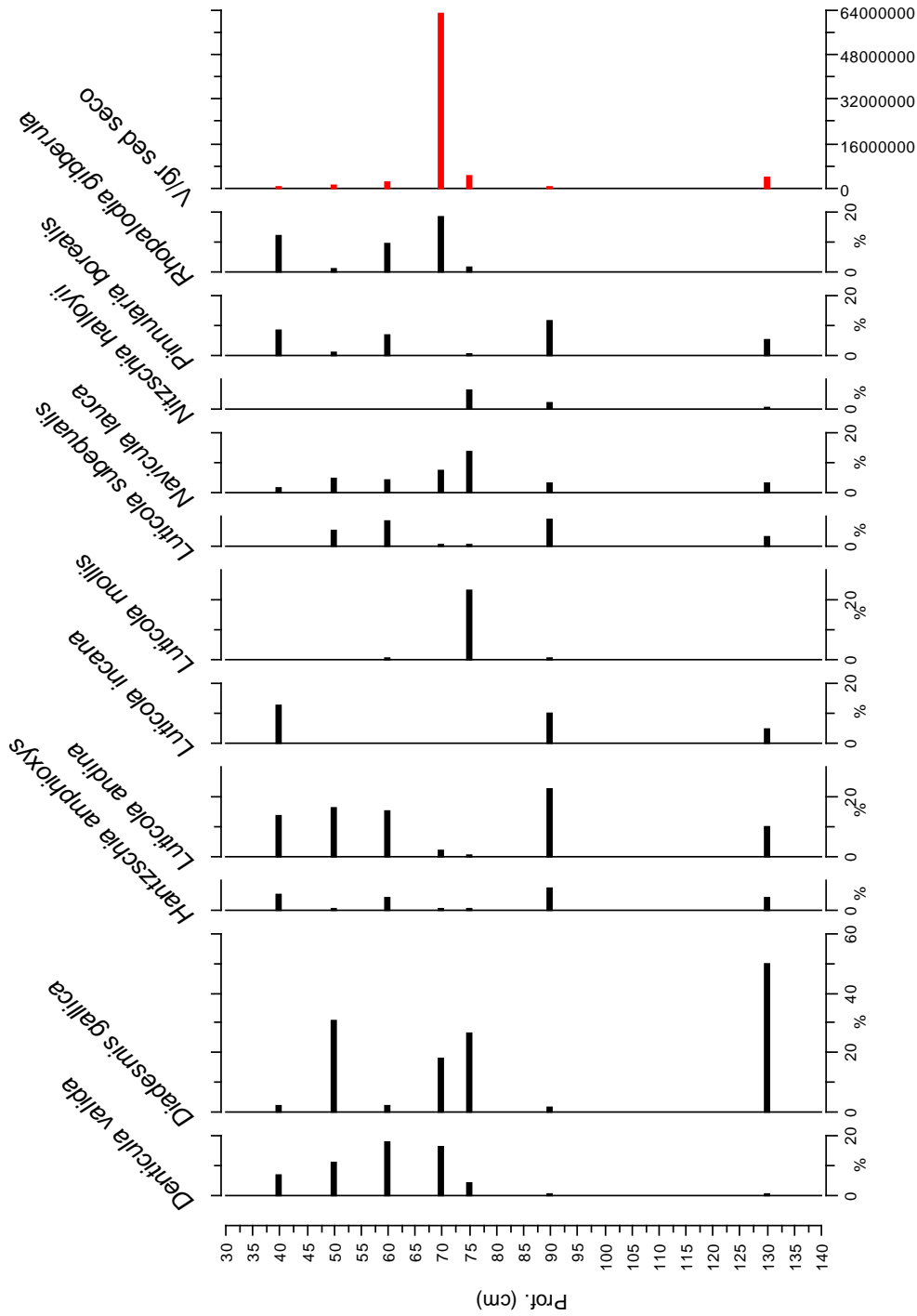


Figura 20: Variación de las abundancias relativas (%) de las especies de diatomeas con mas del 5% en al menos dos sitios y del contenido total de diatomeas (valvas/gr de sedimento seco) en el perfil PLM.

A diferencia de los otros perfiles y el testigo, en PLM se observa que en uno de los picos de mayor índice de humedad, la abundancia de valvas / gr sed seco es también el pico más alto y las abundancias relativas de las especies bentónicas y aerofíticas no son significativamente diferentes.

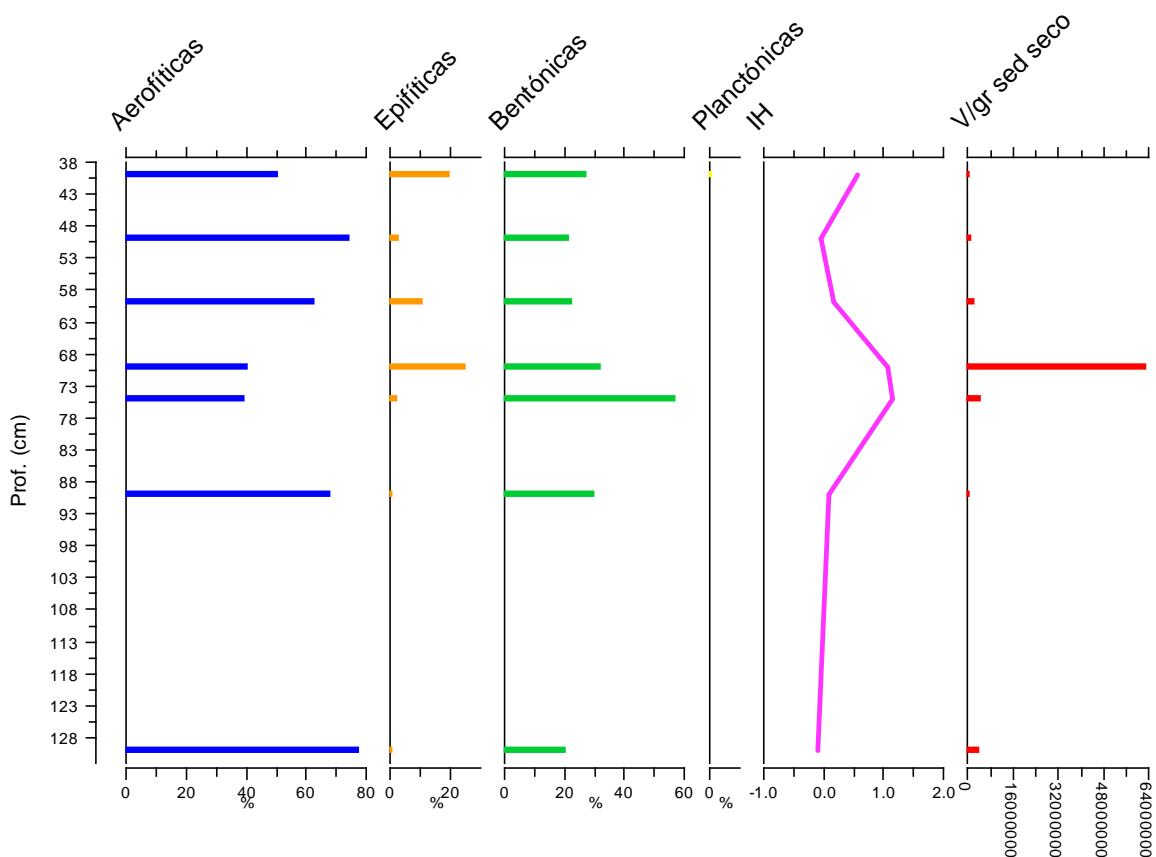


Figura 21: Variación de la abundancia relativa de las especies identificadas (agrupadas según su forma de vida) índice de humedad estandarizado (IH) y número de valvas/gr de sedimento seco (V/gr sed. seco) del perfil PLM.

*“Emancipate yourselves from mental slavery
None but ourselves can free our minds”
Redemption Song, Bob Marley 1979*

7- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La mayoría de los objetivos planteados para esta Tesis se cumplieron. Lamentablemente, no se pudo completar de manera detallada el análisis de las muestras debido a las disposiciones gubernamentales que establecieron el distanciamiento social obligatorio a raíz de la pandemia de SARS COVID-19 que, desde marzo de 2020 hasta la fecha, impidió la asistencia a las sesiones programadas de microscopía electrónica de barrido como así también al laboratorio para poder finalizar las determinaciones de las especies encontradas.

Interpretación paleoambiental

Hacia finales del Pleistoceno, el bajo índice de humedad y la baja abundancia de diatomeas unido a una mayor presencia de taxones aerófitos, sumado a la baja concentración de materia orgánica (MO) planteado por Pirola (2020) sugieren un sistema fluvial permanente pero de baja energía. El comienzo del holoceno en este registro está representado por una discordancia producida por una erosión fluvial y un depósito de arena de grano decreciente que indican la reducción de energía del sistema previo al 7250 años cal AP en los que no se encontraron valvas de diatomeas. A partir del 7250 cal AP hasta el 6700 cal AP aproximadamente se observó un marcado aumento de la abundancia de diatomeas con preponderancia de taxones bentónicos (*Navicula lauca* y *Nitzschia halloyii*, Figura 14, subzona A2) y un aumento del índice de humedad (Figura 15, subzona A2), donde además se registró el valor del índice más elevado de todos los registros estudiados (Testigo TC1, 185 cm, IH= 16), con un aumento de taxones epifíticos (Figura 15, subzona B2). Las otras zonas del testigo TC1 que abarcan este período, no mostraron gran variabilidad en la composición de especies (Figuras 14 y 15). Estos resultados estarían indicando un ambiente más estable, con disponibilidad de agua y con desarrollo de abundante vegetación. En la

Puna, estas condiciones son características de ambientes de vega con humedad permanente o sin eventos de desecación significativos (Schitteck, 2014).

Entre 6700 y 5500 cal AP, se habrían mantenido las condiciones de humedad de manera relativamente estable dado que se mantiene la composición general y abundancia de los taxones de diatomeas dominantes del último tramo del período anterior. Pirola (2020), sobre la base del bajo porcentaje de MO y la abundante concentración de carbonatos hallados, ha sugerido que se habrían registrado posibles eventos de desecación. Si bien pudo, entonces, existir una variabilidad de corto plazo (los submuestreos de la secuencia analizada por Pirola (2020) tienen una resolución cronológica de 10 a 15 años), como la resolución cronológica de las muestras de diatomeas es mayor (45 a 60 años) es posible que, la señal de estos breves eventos de sequía no se vean reflejados en la composición de los ensambles.

A partir del 5500 hasta aproximadamente el 4900 cal AP, no se observaron grandes diferencias con respecto al período anterior por lo que podría suponerse que el ambiente se mantuvo estable, con regularidad en el nivel de freática y buena disponibilidad de agua. Sin embargo, si se observó un aumento en la diversidad de la composición de la flora diatomológica. Esto también apoya la idea de un ambiente estable donde proliferaron varias especies (Beltrones, 2018). Las condiciones locales de humedad que se infieren del análisis de los ensambles diatomológicos son compatibles con el desarrollo de paleosuelos o planicies aluviales muy estables, que se producen cuando la energía del sistema ha disminuido (Tchilinguirian, 2009). Estos lapsos localmente húmedos, con desarrollo de paleosuelos, en la cuenca se interpretan como la respuesta local a un proceso de marcada aridización regional ocurrida a fines del Holoceno Medio (Tchilinguirian & Morales, 2013 y otros) debido a la reducción de la energía en la cuenca del río Barrancas.

Por lo tanto, se acepta la Hipótesis 1 de esta tesis que planteaba que en Barrancas, durante el Holoceno Medio (período extremadamente árido en la región) se desarrollaron extensos humedales que sufrieron eventos de sequía menos intensos, frecuentes y duraderos que en el resto de la región, debido a sus particulares características hidrológicas locales y geomorfológicas.

Entre 5000 y hasta 2000 años cal AP se observa una mayor variabilidad en cuanto a la abundancia de valvas de diatomeas por gramo de sedimento seco así como una mayor variabilidad en las condiciones de depositación en las secuencias estudiadas en función de los análisis geomorfológicos realizados en la localidad (Oxman *et al.*, 2020), siendo dominantes los depósitos y la discordancias erosivas fluviales. Sin embargo, la relación entre la abundancia de taxones aerofíticos y bentónicos se mantiene relativamente estable entre las muestras que contenían valvas de diatomeas. Esto resulta así, con la excepción de la muestra del centímetro 725 del perfil PCC2 (Figura 16), en el que se observa el mayor valor de IH de toda esta secuencia, acompañado por un cambio en la relación de las especies bentónicas y epifíticas, donde aumentan las abundancias relativas de las primeras y disminuyen las abundancias de las segundas (Figura 17), indicando quizás un momento breve de mayor disponibilidad de agua en este punto de la cuenca. Si bien el perfil PCC2 es el que representa de manera más completa el Holoceno Tardío, también presenta varios segmentos con depósitos de arenas laminadas fluviales en donde no se encontraron diatomeas, interrumpidos por múltiples discordancias (ver figura 8). Si bien en estos segmentos no fue posible obtener información ambiental a partir de las diatomeas, sí indican un claro aumento en la intensidad y variabilidad de la energía fluvial en la cuenca. El segmento medio del perfil PBP que también cubre parte de esta cronología muestra un patrón similar en cuanto al IH y la abundancia relativa de las especies bentónicas y aerofíticas que indicarían un cuerpo de agua somero y con escasa vegetación, aunque con eventos de estabilidad más marcados en ese punto de la cuenca. Al respecto, el segmento comprendido entre los cm 240 y 60 del perfil PBP, que incluye dos dataciones (2408 y 1420 cal AP) muestra una gran abundancia de valvas y un marcado aumento del IH sumado al aumento de la abundancia de especies bentónicas y epifíticas (Figura 19) que indicarían disponibilidad de agua en este punto de la cuenca en condiciones de relativa estabilidad. Estas características, sumadas a los valores de MO y carbonatos en los sedimentos de estas muestras (Pirola 2020), permitirían asimilar este ambiente a los humedales como vegas y lagunas someras de la Puna jujeña incluidos en el set de calibración realizado por Pirola (op. cit.). El ambiente representado en el último centímetro estudiado del perfil PCC2 también podría asimilarse a estas condiciones, pudiendo observarse un pico similar en la

abundancia de valvas/gr de la secuencia y los valores del IH son semejantes a los calculados en PBP.

A partir de los 1500 años cal AP, los registros que comprenden esta cronología (PBP y PLM) presentan una marcada disminución del número de valvas. A pesar de esto, se puede concluir que si bien hay un pico de abundancia de valvas/gr y otro en el índice de humedad, que se observan a los 70 cm de PLM, en general la gran abundancia de especies aerofíticas indicaría un ambiente con poca disponibilidad de agua y sujeto a posibles eventos de desecación completa, que facilitarían la erosión fluvial y eólica.

La segunda hipótesis planteada en esta Tesis, referida a que en Barrancas, durante el Holoceno Tardío, hubo condiciones más húmedas que en el Holoceno Medio, coincidentemente con lo inferido a nivel regional, podría aceptarse parcialmente. A nivel local se observó el desarrollo de vegas y humedales, mientras que a nivel regional los momentos de aridez fueron menores y de menor duración durante este período. Esto mostraría que en el Holoceno Tardío hubo condiciones más húmedas que el Holoceno Medio pero solo a nivel local.

El resto de las secuencias analizadas para el Holoceno Tardío corresponden a sedimentos fluviales que marcan un sistema de alta energía y eventos periódicos de erosión fluvial indicados por las discordancias observadas en los diferentes perfiles estudiados. En particular, en PLM había una abundancia de valvas /gr muy baja (exceptuando el centímetro 70 que ya mencionamos), dejando en evidencia los problemas ya sea en la preservación o para la proliferación de las diatomeas. Estas discordancias demostrarían que a lo largo de todo el Holoceno Tardío, los procesos dominantes estuvieron vinculados a la dinámica fluvial (agradación, erosión, migración de cauces, etc.) con desecaciones esporádicas.

En síntesis, los ensambles de diatomeas en las secuencias analizadas (enmarcados en el resto de la evidencia paleoambiental disponible de la cuenca) mostraron que, durante la primera parte y mitad del Holoceno, la cuenca se caracterizó como un sistema fluvial que perdió energía progresivamente, transformándose en un ambiente con humedales lénticos

poco profundos y con un río con un caudal muy escaso o intermitente en ciertos tramos, que habría permanecido durante un lapso relativamente prolongado.

El Holoceno Medio podría dividirse, paleoambientalmente, en dos partes con una fase de transición entre ellas. Inicialmente, habría habido un momento más húmedo (en torno a los 7138 cal AP) con baja energía hídrica que habría propiciado la formación de humedales, un ambiente estable con desarrollo de vegetación. Luego, habría seguido una fase transicional (6698-5569 años cal AP), más inestable, en la que habría habido fluctuaciones entre episodios fluviales húmedos y episodios de sequía. Sin embargo la disponibilidad hídrica y la baja energía habrían permitido sostener el ambiente de vega. Finalmente, desde el 5506 cal AP, aproximadamente, habría habido un considerable aumento en la disponibilidad de la humedad local pero también habría aumentado la energía fluvial de la cuenca lo que habría generado eventos disruptivos en los lapsos que podrían estar reflejando eventos regionales de aridez que se encuentran acotados a 2400-1500 años cal AP y entorno a 1200-1300 años cal AP. Estos eventos habrían sido frecuentes e intensos, aumentando así la variabilidad del sistema lo que habría resultado un obstáculo para la formación de humedales estables y extensos.

En general podría decirse que la cuenca del río Barrancas, mostró una evolución paleoambiental “particular” en relación a la tendencia regional, con características parcialmente opuestas a las que se esperaría según las tendencias ambientales y climáticas descritas para regiones vecinas (Olivera *et al.*, 2004, Grana *et al.*, 2016, Tchilinguirian & Morales 2013; Lupo 2018, entre otros).

Al realizar una comparación con otros *proxies* que han sido utilizados para la reconstrucción paleoambiental del holoceno en el área de estudio, pueden observarse las diferencias de escalas tanto temporales como espaciales. En el caso particular de los análisis que incluyen el porcentaje de materia orgánica y la cantidad de carbonatos encontrados en las muestras, se observa que estos resultados son compatibles con los encontrados en este trabajo. Si bien muchos de ellos se correlacionan positivamente entre sí (%MO, % Carb y Diatomeas, entre otros, Pirola, 2020) se observa que los análisis físico-químicos poseen una resolución temporal mucho mayor que el análisis de ensamblajes diatomológicos. Otro *proxy* que ha sido estudiado en la zona es el polen (Oxman 2015).

Con este proxy, la autora realiza para la cuenca de Barrancas durante el Holoceno, inferencias paleoambientales nivel regional mientras que las diatomeas fueron paleobioindicadores de eventos locales. Estas diferencias en las interpretaciones que aparecen al comparar los resultados de distintos *proxies* destacan la necesidad de intensificar los estudios de tipo multi-*proxy* para poder obtener una reconstrucción mas completa tanto en lo espacial como lo temporal del área de estudio.

Biodiversidad

La taxonomía y biogeografía de diatomeas en una región tan amplia y aislada, como es la Puna Seca de Jujuy, plantea grandes desafíos científicos y metodológicos, entre otras cosas por la dificultad de acceder a algunos de los sitios de muestreo y a la complejidad metodológica que muchas veces exige la obtención de esas muestras.

Al comparar los ensambles de diatomeas de los distintos registros estudiados, se vio que compartían la mayoría de los taxones y que lo que variaba era la frecuencia y la abundancia y no su composición. En los ambientes estudiados se halló un elevado porcentaje de ejemplares de diatomeas pertenecientes a los géneros *Luticola*, *Nitzschia* y *Navicula*. Dentro de estos generos hubo una gran cantidad de especímenes que no pudieron identificarse a nivel de especie o que fueron identificados como afines a una especie ya conocida. Posiblemente, en muchos de estos casos podría tratarse de nuevos taxones para la ciencia. Para estos casos, resulta fundamental la realización de numerosas observaciones tanto con microscopio óptico (MO) como con microscopio electrónico de barrido (MEB).

Se pudo observar que los géneros mejor representados en cuanto al número de especies encontrados en los ensambles diatomológicos de los registros estudiados en esta tesis no difieren sensiblemente de los reportados en la bibliografía consultada sobre ensambles diatomológicos actuales en el área. Por ejemplo, según Achema *et al.*, (2014), en un estudio realizado en la Laguna de los Pozuelos (Jujuy) los géneros mejor representados fueron *Navicula* y *Nitzschia*. En el caso de los ambientes acuáticos de altura de la provincia de Catamarca estudiados por Maidana & Seeligman (2015 y 2006) y el Salar de Olaroz, (Jujuy) (Apumaita, 2013) también fueron predominantes estos mismos géneros. La mayor

diferencia entre los trabajos citados y los estudios realizados en esta tesis se centra en el género *Luticola* que tanto en el testigo como en los perfiles estuvo muy bien representado y del que pudieron identificarse, hasta el momento, dos nuevas especies. Esto puede deberse a que hasta que apareció publicada la revisión monográfica del género (Levkov, 2013) no se disponía de suficientes caracteres como para diferenciar especies y es muy posible que su diversidad en la región estuviera muy subestimada por la práctica de *force-fitting*. Otra diferencia que se observó fue la muy baja abundancia de representantes de la Familia Fragilariaceae, que si fueron encontrados en gran número en otros ambientes puneños (Seeligmann *et al.*, 2018 y el Apumaita, 2013).

Consideraciones finales

Considero que este trabajo representa un aporte importante al conocimiento paleoambiental del Holoceno en la la Puna de Jujuy cubriendo un lapso cronológico en el que no abundan las reconstrucciones paleoambientales y que, además aporta una valiosa información sobre la biodiversidad de los ensambles diatomológicos que vivieron en los humedales del área de estudio.

Los resultados obtenidos en este trabajo corroboran la conocida utilidad de los archivos ambientales para las reconstrucciones paleoambientales, en particular en la Puna jujeña durante el Holoceno. La comparación con otros *proxies* resalta los diferentes alcances tanto temporales como espaciales de las interpretaciones del *proxy* analizado en esta tesis, en relación a otros como pueden ser: polen, porcentaje de materia orgánica y/o carbonatos. Esta tesis es una evidencia más de la utilidad de un enfoque multi-*proxy* para abordar las reconstrucciones paleoecológicas, no solo porque constituye una herramienta para evaluar nuestras interpretaciones y aumentar la confiabilidad de la información de cada uno de los *proxies* utilizados sino que, mediante su análisis en conjunto, también permite abordar los procesos climáticos y ambientales en diferentes escalas espaciales y temporales.

Es mi intención continuar estos estudios en el marco de futuros proyectos para poder comparar los resultados que obtenga no solo con los de esta tesis, sino también con la información bibliográfica disponible para el área.

8- BIBLIOGRAFÍA

Anonymous 1975: *Proposals for the standardization of diatom terminology and diagnoses*. Nova Hedwigia, Beih. 53: 323–354.

Apumaita, T.E., Maidana, N.I., & Vargas Rodriguez, N.N.M. 2019. *Catálogo de diatomeas del Salar de Olaroz*.

Abbott, M.B., Wolfe, B.B., Wolfe, A.P., Seltzer G.O., Aravena, R., Mark, B.G., Polissar, P.J., Rodbell, D.T., Harry, D.R., & Vuille, M. 2003. *Holocene paleohydrology and glacial history of the central Andes using multiproxy lake sediment studies*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 194, 123–138.

Achem Gonzalez, A.L., Seeligman C. & Alderete, M. 2014. *Variaciones espacio-temporales de la flora diatomológica en Laguna de Los Pozuelos (Jujuy, Argentina)*. Bol. Soc. Argent. Bot. 49 (2): 177-193. 2014

Arzamendia, Y., Cassini, M.H. & Vilá, B.L. 2006. *Habitat use by vicuña vicugna vicugna in laguna Pozuelos Reserve, Jujuy, Argentina*. Oryx, 40, 198-203

Baker, P.A., Seltzer, G.O., Fritz, S.C., Dunbar, R.B., Grove, M.J., Tapia, P.M., Cross, S.L., Rowe, H. . & Broda, J.P. 2001. *The history of South American tropical precipitation for the past 25,000 years*. Science, 291, 640-643.

Battarbee, R.W. 1986. *Diatom analysis*. Handbook of Holocene Paleocology and Palaeohydrology (pp. 527–570). New York, NY: J. Wiley & Sons Ltd.

Battarbee, R.W., Jones, V.J. & Flower, R.J. 2001. *Diatoms*. Tracking environmental change using lake sediments, Volume 3: Terrestrial, algal and siliceous indicators, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 155–202.

Bates, C.D., Coxon, P. & Gibbard, P.L. 1978. *A new method for the preparation of clay-rich sediment samples for palynological investigation*. New phytologist, 459-463.

Barber, H.G., Haworth, E.Y. 1981: *A guide to the morphology of the diatom frustule with a key to the British freshwater genera*. Freshwater Biological Association Scientific Publication 44, 1–112.

Beltrones, D.A.S. 2018. *Estructura y variación geográfica de las asociaciones de diatomeas bentónicas de la Península de Baja California; Bahía de La Paz*.

Betancourt, J., Latorre, C., Rech, J., Quade, J. & Rylander, K. 2000. A 22,000-year record of monsoonal precipitation from northern Chile's Atacama Desert. *Science*, 289, 1542.

Birks, H.J.B. 2005. *Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data*. En: MACKAY, A., BATTARBEE, R.W., BIRKS, H.J.B., OLDFIELD, F. (eds.), *Global Change in the Holocene*. Hokker Arnold, London, 107-123.

Birks, H.H. & Birks, H.J.B. 2006. *Multi-proxy studies in palaeolimnology*. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4): 235-251.

Borgnia, M., Maggi, A., Arriaga, M., Aued, B., Vilá, B.L. & Cassini, M.H. 2006. *Caracterización de la vegetación en la Reserva de Biósfera Laguna Blanca (Catamarca, Argentina)*. *Ecología Austral*, 16(1), 29–45.

Bradbury, J.P., M. Grosjean, S. Stine, S. & Sylvestre F. 2001. *Full and late glacial lake records along the PEP 1 transect: their role in developing interhemispheric paleoclimate interactions*. *Interhemispheric Climate Linkages*. Academic Press, San Diego, pp. 265–291.

Briner, J.P., Michelutti, N., Francis, D.R., Miller, G.H., Axford, Y., Wooller, M.J., Wolfe, A.P. 2006. *A multi-proxy lacustrine record of Holocene climate change on northeastern Baffin Island, Arctic Canada*. *Quaternary Research*. 65: 431-442

Bustos, S., Morales, M.R. & Maidana, N.I. 2017. *Diversidad del género Luticola (Bacillariophyceae) en sedimentos holocénicos de la Puna Jujeña, Argentina*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52 (1): 13-26.

Cabrera, A.L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Buenos Aires: ACME, Buenos Aires. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería.

Cohen A.S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford: Oxford University Press.

Conroy, J.L., Overpeck, J.T., Cole, J.E., Shanahan, T.M. & Steinitz-Kannan, M. 2008. *Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos lake sediment record*. Quaternary Science Reviews, 27, 1166-1180.

Cox, E.J. 2009. *Morphogenetic information and the selection of taxonomic characters for raphid diatom systematics*. Plant Ecol. Evol. 143 (3): 271–277.

Cox, E. J. 2012. *Ontogeny, homology, and terminology—wall morphogenesis as an aid to character recognition and character state definition for pennate diatom systematics 1*. Journal of Phycology, 48(1), 1-31.

Cox, J.E. 2015. *Coscinodiscophyceae, Mediophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae (Diatoms) in Mann, D. 2017. Syllabus of Plant Families. 13th edition. Part 2/1: Photoautotrophic Eukaryotic Algae. Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinzoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochromytha, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p. Edinburgh Journal of Botany, 74(3), 366-370. doi:10.1017/S0960428617000208*

Cubasch, U., Wuebbles, D., Chen, D., Facchini, M.C., Frame, D., Mahowald, N. & Winther, J.-G. 2013. *Introduction. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y New York, NY, USA.

Dodd, J.R., Stanton, E.J. 1990. *Palaeoecology, Concepts and Applications*, Segunda Edición, Wiley-Interscience Publication. 553 pp.

Esposito, R.M.M., S.A. Spaulding, D.M. Mcknight, B. Van de Vijver, K. Kopalova, D. Lubinski & T. Whittaker. 2008. *Inland diatoms from the McMurdo Dry Valleys and James Ross Island, Antarctica*. Botany, 86(12): 1378-1392.

Fernández López, S.R. 1991. *Taphonomic concepts for a theoretical biochronology*. Revista Española de Paleontología, 6(1), 37-49.

Frenguelli, J. 1923. *Contribuciones para la sinopsis de las Diatomeas Argentinas*. Bol. Acad. Nac. Ciencias, 18, 13-119.

Frenguelli, J. 1924. *Resultados de la Primera Expedición a Tierra del Fuego (1921) – Diatomeas de Tierra de Fuego*. Anales Soc. Cient. Argent. 98: 5-63.

Frenguelli, J. 1942. *Diatomeas del Neuquén (Patagonia)*. Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 5: 73-219.

García, M.L.: 2019. *Biodiversidad de diatomeas actuales y fósiles para la reconstrucción de ambientes del Cuaternario tardío en la Patagonia Argentina*. Tesis Doctoral.

Garreaud, R., Vuille, M. & Clement, A.C. 2003. *The climate of the Altiplano: Observed current conditions and mechanisms of past changes*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 194(1), 5–22.

Garreaud, R.D., Vuille, M., Compagnucci, R. & Marengo, J. 2009. *Present-day south American climate*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 281(3), 180–195.

Garreaud, R. 2011. *Cambio Climático: Bases físicas e impactos en Chile*.

Gayo, E.M., Latorre, C., Jordan, T.E., Nester, P.L., Estay, S.A., Ojeda, K.F. & Santoro, C.M. 2012. *Late Quaternary hydrological and ecological changes in the hyperarid core of the northern Atacama Desert (~ 21 S)*. Earth-Science Reviews, 113(3-4), 120-140.

Geyh, M.A., Grosjean, M., Núñez, L. & Schotterer, U. 1999. *Radiocarbon reservoir effect and the timing of the late-Glacial/Early Holocene humid phase in the Atacama desert (northern Chile)*. Quatern. Res. 52, 143–153.

Glushchenko, A.M. & Kulikovskiy, M.S. 2015. *Species of the genus Luticola (Bacillariophyceae) in waterbodies of Laos and Vietnam*. Botanical Journal 100 (8):799-804.

Gogorev, R.M., Chudaev, D.A., Stepanova, V.A. & Kulikovskiy, M.S. 2018. *Russian and English terminological glossary on morphology of diatoms*. Novosti sistematiki nizshikh rastenii, 52(2), 265-309.

Grana, L.G., Tchilinguirian, P., Olivera, D.E., Laprida, C. & Maidana, N.I. 2016. *Síntesis paleoambiental en Antofagasta de la Sierra: heterogeneidad ambiental y ocupaciones humanas en los últimos 7200 años cal AP*. Intersecciones en Antropología, 17, 19-32.

Grosjean, M., Cartajena, I., Geyh, M.A. & Núñez, L. 2003. *From proxy data to paleoclimate interpretation: the mid-Holocene paradox of the Atacama Desert, northern Chile*. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 194, 247–258.

Grosjean, M. (2001). *Mid-Holocene climate in the south-central Andes: humid or dry?*. Science, 292(5526), 2391-2391.

Grosjean, M., Geyh, M.A., Messerli, B., Schreier, H. & Veit, H. 1998. *A late-Holocene (<2600 BP) glacial advance in the south-central Andes (29°S), northern Chile*. The Holocene, 8, 473–479.

Hammer O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. *Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis*. Palaeontologia Electronica 4(1): 99pp.

Hustedt, F. 1930. *Die Susswasserflora Mitteleuropas*, volumen 10. Verlag von Gustav Fischer, Germany.

Hustedt, F. 1927–1966. *Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 7(2). Akad Verlagsges, Leipzig.

Juggins, S. 2003. C2 v1.3 User Guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle, Newcastle, UK, 69 pp

Juggling, S. 2017. rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version (0.9-15.1). (<http://cran.r-project.org/package=rioja>).

Kanner, L.C., Burns, S.J., Cheng, H., Edwards, R.L. & Vuille, M. (2013). *High-resolution variability of the South American summer monsoon over the last seven millennia: Insights from a speleothem record from the central Peruvian Andes*. Quaternary Science Reviews, 75, 1–10.

Kermarrec, L, Bouchez, A., Rimet, F. & Humbert, J.F. 2013. *First evidence of the existence of semi-cryptic species and of a phylogeographic structure in the Gomphonema parvulum (Kützing) Kützing complex (Bacillariophyta)*. Protist 164 (5): 686-705.

Kock, S.T., Schitteck K., Mächtle, B., Maldonado, A., Vos H., Lupo, L.C., Kulemeyer J.J., Wissel, H., Schäbitz F. & Lücke A. 2020. *Multi-centennial-scale variations of South American summer monsoon intensity in the southern central Andes (24–27°S) during the late Holocene*. Geophysical Research Letters. 1-11.

Kocielek, J.P. & Williams, D.M. 2015. *How to define a diatom genus? Notes on the creation and recognition of taxa, and a call for revisionary studies of diatoms*. Acta Botanica Croatia 74(2): 195– 210.

Kocielek, J.P. & Spaulding, S.A. 2000. *Freshwater diatom biogeography*. Nova Hedwigia 71:223–241

Kopalova, K., Elster, J., Nedbalova, L. & Van de Vijver, B. 2009. *Three new terrestrial diatom species from seepage areas on James Ross Island (Antarctic Peninsula Region)*. Diatom Res. 24(1):113-122.

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1986. *Süßwasserflora von Mitteleuropa 2* (p. 876).

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1988. *Bacillariophyceae* 2. Teil: *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2 (p. 596)

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991. *Bacillariophyceae* 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/3 (p. 576).

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991b. *Bacillariophyceae*. 4. Teil: *Achnanthaceae* *Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa 4 (p. 437).

Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 2004. *Bacillariophyceae* 4. Teil: *Achnanthaceae*, *Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae), Gomphonema* *Gesamtliteraturverzeichnis* Teil 1-4 [second revised edition]. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg. 468 pp

Krasske, J. 1949. *Subfossile diatomeen aus den mooren Patagoniens und Feuerlands*. Ann. Acad. Sci. Fenn. IV. Biologica 14: 1-92.

Kuczynska, P., Jemiola-Rzeminska, M., & Strzalka, K. 2015. *Photosynthetic Pigments in Diatoms*. Mar Drugs 13(9): 5847–5881. doi: 10.3390/md13095847.

Kulemeyer, J.A., Lupo, L.C., Kulemeyer, J.J. & Laguna, L.R. 1999. *Desarrollo paleoecológico durante las ocupaciones humanas del precerámico del norte de la Puna Argentina*. Bamberger Geographische Schriften, 19, 233-255.

Kull, C. & Grosjean, M. 1998. *Albedo changes, Milankovitch forcing, and late Quaternary climate changes in the central Andes*. Climate Dynamics, 14(12), 871-881

Latorre, C., Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Quade, J. & Matthei, O. 2003. *A vegetation history from the arid prepuna of northern Chile (22–23 S) over the last 13,500 years*. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 194, 223–246.

Latorre, C., Betancourt, J.L. & Arroyo, M.T. 2006. *Late Quaternary vegetation and climate history of a perennial river canyon in the Río Salado basin (22 S) of Northern Chile*. Quatern. Res. 65, 450–466.

Levkov, Z., Metzeltin, D. & Pavlov, A. 2013. *Luticola and Luticopsis*. Diatoms of Europe Volumen (p. 7). Oberreifenberg: Koeltz Scientific Books.

Lotter, A.F., Pienitz, R., Schmidt, R. 1999. *Diatoms as indicators of environmental change near arctic and alpine treeline*. The diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences. Cambridge University Press, Cambridge, 205-226

Lowe, R.L., Kociolek, P., Johansen, J.R., Vijver, B.V.D., Lange-Bertalot, H. & Kopalová, K. 2014. *Humidophila gen.nov., a new genus for a group of diatoms (Bacillariophyta) formerly within the genus Diademesmia: species from Hawai'i, including one new species*. Diatom Research, 29, (4): [1-11] 351-360.

Luchini, L. & Verona, C.A. 1972. *Catálogo de las diatomeas argentinas. I. Diatomeas de aguas continentales (incluido el Sector Antártico)*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Monografías, 2, La Plata.

Lüning, S., Galka, M., Bamonte, F.P., Rodríguez, F.G., & Vahrenholt, F. 2019. The medieval climate anomaly in South America. Quaternary International, 508, 70-87.

Lupo, L.C. 1998. Estudio sobre la lluvia polínica actual y la evolución del paisaje a través de la vegetación durante el Holoceno en la cuenca del río Yavi, Borde Oriental de la Puna, Noroeste argentino. Ph.D., Fakultät für Geschichts- und Geowissenschaften Universität Bamberg.

Lupo, L.C., Kulemeyer, J., Aschero, C., & Nielsen, A. 2006. *Evidencias palinológicas de intervención humana en el paisaje desde el precerámico al formativo de Puna y Quebrada de Humahuaca*. XIII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Resúmenes: 85.

Lupo, L., Kulemeyer, J.J., Sánchez, A.C., Pereira, E.D.L.A. & Cortés, R.G. 2015. *Los archivos paleoambientales en el Borde Oriental de la Puna y sus respuestas a los cambios naturales y antrópicos durante el Holoceno. Noroeste argentino*. Estudios Sociales del Noa: nueva serie, (16), 39-68.

Lupo, L., Kulemeyer, J., Torres, G., Oxman, B. & Schitteck, K. 2018. *Paleoecología del Cuaternario tardío de la Puna del Noroeste argentino*. La Puna argentina: naturaleza y cultura. Serie de Conservación de la Naturaleza 24. San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo. p. 54-72.

Maidana, N.I. & Amenabar, C. 2014. *Algae in paleolimnological studies in Argentina*. *Advanc. Limnol.* 65: 323-339.

Maidana, N.I., & Seeligman, C. 2015. *Diatomeas (Bacillariophyceae) en humedales de altura de la Provincia de Catamarca (Argentina) III*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 50 (4): 447-466.

Maidana, N.I., Seeligman, C. & Morales, M.R. 2011. *El género Navicula sensu stricto (Bacillariophyceae) en humedales de altura de Jujuy, Argentina*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 46(1-2), 13–29.

Maidana, N.I., Seeligman, C. & Morales, M.R. 2009. *Bacillariophyceae del Complejo Lagunar Vilama (Jujuy, Argentina)*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 44(3-4), 257–271.

Maidana, N.I., & Seeligmann, C. 2006. *Diatomeas (Bacillariophyceae) de ambientes acuáticos de altura de la Provincia de Catamarca, Argentina II*. *Boletín de la Sociedad Argentina de botánica*, 41(1-2), 1-13.

Mann, D.G, Thomas, S.J. & Evans, K.M. 2009. *Revision of the diatom genus Sellaphora: a first account of the larger species in the British Isles*. *Fottea* 8 (1): 15-78.

Mann, D.G., Crawford, R.M & Round, F.E. 2016. *Bacillariophyta*. Springer International Publishing AG. J.M. Handbook of the Protists. DOI 10.1007/978-3-319-32669-6_29-1.

Markgraf, V. 1985. *Paleoenvironmental history of the last 10,000 years in northwestern Argentina*. Zentralblatt für Geologie und Palaontologie, 11, 1739-1748.

Martel-Cea, A., Maldonado, A., Grosjean, M., Alvial, I., de Jong, R., Fritz, S.C. & Von Gunten, L. 2016. *Late Holocene environmental changes as recorded in the sediments of high Andean Laguna Chepical, Central Chile (32 S; 3050 m asl)*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 461, 44-54.

Mayewski, P.A., Rohling, E.E., Stager, J.C., Karlén, W., Maasch, K.A., Meeker, L.D. & Steig, E.J. 2004. *Holocene climate variability*. Quaternary research, 62(3), 243-255.

Mayle, F.E. & Power, M.J. 2008. *Impact of a drier Early–Mid-Holocene climate upon Amazonian forests*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 363(1498), 1829-1838.

Medlin, L.K. 2009. *Opinion. The use of the terms centric and pennate*. Diatom Research. 24 (2): 499- 501.

Medlin, L.K. & Kaczmarza, J. 2004. *Evolution of the diatoms, V Morphological and cytological support for the major CLADES and a taxonomic revision*. Phycologia 43. 245-255.

Medlin, L.K. & Sato, S. 2009. *Opinion. The biological reality of the core and basal group of araphid diatoms*. Diatom Research. 24 (2) 503-508.

Metzeltin, D. & Witkowski A. 1996. *Diatomeen der Bären-Insel. Süßwasser- und marine Arten*. Iconogr. Diatomol. 4: 1–232.

Metzeltin, D. & Lange-Bertalot, H. 2007. *Tropical Diatoms of South America II*. Iconographia Diatomológica Vol.18. A.R.G. Gantner Verlag K. G. Königstein. 877 pag.

Metzeltin, D., Lange-Bertalot, H. & Garcia-Rodriguez, F. 2005. *Diatoms of Uruguay*. Iconographia Diatomológica Vol.15. A.R.G. Gantner Verlag K. G. Königstein. 736 pag.

Morales, M.R. 2011. *Arqueología ambiental del Holoceno Temprano y Medio en la Puna Seca Argentina. Modelos paleoambientales multi-escalas y sus implicancias para la arqueología de cazadores-recolectores*. BAR South American Archaeology Series 15 S2295, Archaeopress, Oxford, UK.

Morales, M.R., Tchilinguirian, P., Pirola, M., Bustos, S., Oxman, B.I., Lupo, L. & Garcia, M.L. 2015. *Nuevos registros paleoambientales de la puna jujeña: hacia un modelo sobre la dinámica y diversidad de los hábitats holocénicos*. Libro de resúmenes de las Primeras Jornadas sobre Altiplano Sur. Jujuy, Argentina. pp.71

Morales, M.R., Bustos, S. & Maidana, N.I. 2015. *Registro de diatomeas de los últimos 1400 años de la Laguna Pululos, Jujuy, Argentina*. *Ecología austral*, 25, 182–191.

Morales, M.R., Bustos, S., Oxman, B.I., Pirola, M., Tchilinguirian, P., Orgeira, M.J. & Yacobaccio, H.D. 2018. *Exploring habitat diversity of mid-holocene hunter-gatherers in the South-Central Andes: Multiproxy analysis of Cruces Core 1 (TC1), Dry Puna of Jujuy, Argentina*. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 18, 708–721.

Moser, G., Lange-Bertalot, H. & Metzeltin D. 1998. *Insel der Endemiten. Geobotanisches Phänomen Neukaledonien*. *Bibl. Diatomol.* 38: 1–464.

Moy, C.M., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T. & Anderson, D.M. 2002. *Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch*. *Nature*, 420, 162.

Novais M.H., Juettner, I., Van de Vijver, B., Morais, M.M., Hoffmann, L. & Ector, L. 2015. *Morphological variability within the Achnantheidium minutissimum species complex (Bacillariophyta): comparison between the type material of Achnanthes minutissima and related taxa, and new freshwater Achnantheidium species from Portugal* *Phytotaxa* 224 (2): 101–139.

Olivera, D.E., Tchilinguirian, P. & Grana, L. 2004. *Paleoambiente y arqueología en la Puna Meridional Argentina: archivos ambientales, escalas de análisis y registro arqueológico*. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, 29.

Olivera, D., Tchilinguirian, P. & De Aguirre, M.J. 2006. *Cultural and environmental evolution in the meridional sector of the Puna of Atacama during the Holocene*. Proceedings of XIVth UISPP Congress. Change in the Andes: Origins of Social Complexity, Pastoralism and Agriculture. BAR International Series. Oxford: Archaeopress.

Pinseel, E., Kulichová, J., Scharfen, V., Urbánková, P., Van de Vijver, B. & Vyverman, W. 2019. *Extensive Cryptic Diversity in the Terrestrial Diatom Pinnularia borealis (Bacillariophyceae)*. Protist (170): 121-140.

Oldfield, F. 2005. Introduction: *The Holocene, a special time*. En: Mackay, A., Battarbee, R., Birks, H.J.B., Oldfield, F. (Eds.), *Global Change in the Holocene*, Arnold, Londres, pp. 1–9.

Oxman, B.I. 2015. *Paleoambiente y Sociedad durante el Holoceno en la Puna de Jujuy: Un abordaje arqueopalínológico*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Oxman, B.I., Pirola, M., Bustos, S., Morales, M.R., Tchilinguirian, P., & Orgeira, M.J. 2020. Environmental trends between 2400 and 1200 BP in Barrancas, Argentinean Puna: Impacts on local resource variability and socioeconomic organization. *Geoarchaeology*, 35(2), 243-257.

Pirola, M. 2020. *Eventos aridos en la Puna de Jujuy durante la segunda mitad del Holoceno y sus efectos sobre las sociedades humanas*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Placzek, C., Quade, J. & Patchett, P.J. 2006. *Geochronology and stratigraphy of late Pleistocene lake cycles on the southern Bolivian Altiplano: implications for causes of tropical climate change*. *Geological Society of America Bulletin*, 118 (5-6), 515-532.

Placzek, C., Quade, J., Betancourt, J.L., Patchett, P.J., Rech, J.A., Latorre, C. & English, N.B. (2009). *Climate in the dry central Andes over Geologic, Millennial, and Interannual Timescales*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96 (3), 386-397.

Políčková, A., Veselá, J., Neustupa, J. & Škaloud, P. 2010. *Pseudocryptic diversity versus cosmopolitanism in diatoms: a case study on Navicula cryptocephala Kütz. (Bacillariophyceae) and morphologically similar taxa.* Protist 161 (3): 353-369.

Potapova, M. & Hamilton, P.B. 2007. *Morphological and ecological variation within the Achnantheidium minutissimum (Bacillariophyceae) species complex.* J Phycol. 43(3):561-575.

Quade, J., Rech, J.A., Betancourt, J.L., Latorre, C., Quade, B., Rylander, K.A. & Fisher, T. 2008. *Paleowetlands and regional climate change in the central Atacama Desert, northern Chile.* Quaternary research,69(3), 343-360.

Rech, J.A., Quade, J. & Betancourt, J.L. 2002. *Late Quaternary paleohydrology of the central Atacama Desert (lat 22–24 S), Chile.* Geological Society of America Bulletin,114(3), 334-348.

Rech, J.A., Pigati, J.S., Quade, J., & Betancourt, J.L. 2003. *Re-evaluation of mid-Holocene deposits at Quebrada Puripica, northern Chile.* Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 194(1-3), 207-222.

Round, F.E. & Mann, D.G. 1981. *The diatom genus Brachysira I. Typification and separation from Anomoeoneis.* Archiv für Protistenkunde, 124(3), 221-231.

Round, F.E.; Crawford, R.M. & Mann, D.G. 1990. *The Diatoms. Biology and morphology of the genera.* Cambridge University Press. Cambridge.747.

Ross, R. & Sims, P.A. 1972. *The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology.* Br. Phycol. J. 7: 139–163.

Ross, R., Cox, E.J., Karayeva, N.I., Mann, D.G., Paddock, T.B., Simonsen, R. & Sims, P.A. 1979. *An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell.* Nova Hedwigia, Beih. 64: 513–533.

Rumrich, U., Lange-Bertalot, H. & Rumrich, M. 2000. *Diatomeen der Anden von Venezuela bis Patagonien/Tierra del Fuego*. Iconografia Diatomologica 9. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K. G.

Rustic, G. T., Koutavas, A., Marchitto, T.M., & Linsley, B.K. 2015. *Dynamical excitation of the tropical Pacific Ocean and ENSO variability by Little Ice Age cooling*. Science, 350(6267), 1537–1541. <https://doi.org/10.1126/science.aac9937>

Seeligmann, C.T., Maidana, N.I., & Morales, E.A. 2018. *Fragilariaceae (Bacillariophyta) in high altitude wetlands of Catamarca (Argentina) Fragilariaceae (Bacillariophyta) en humedales de altura de Catamarca (Argentina)*.

Sáez, A., Godfrey, L.V., Herrera, C., Chong, G. & Pueyo, J.J. 2016. Timing of wet episodes in Atacama Desert over the last 15 ka. The Groundwater Discharge Deposits (GWD) from Domeyko Range at 25° S. Quaternary Science Reviews. 145, 82-93.

Schitteck, K., Forbriger, M., Schäbitz, F. & Eitel, B. (2012). *Cushion peatlands-fragile water resources in the high Andes of southern Peru*. na.

Schütt, F., 1896. *Bacillariales (diatomeae)*. Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Ib. Leipzig.

Servant, M. & Servant-Vildary, S. 2003. *Holocene precipitation and atmospheric changes inferred from river paleowetlands in the Bolivian Andes*. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 194, 187–206.

Simonsen, R. 1979. *The diatom system: ideas on phylogeny*. Bacillaria, 2:9-71.

Smol, J.P., Birks, J.B & Last W.M. 2001. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* Vol. 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators. Kluwer Academic Publishers. New York.

Smol, J.P. & Cumming, B.F. 2000. *Tracking long-term changes in climate using algal indicators in lake sediments*. Journal of Phycology. 36: 986-1011.

Souffreaux, C., Vanormelingen, P., Van De Vijver, B., Isheta, T., Verleyena, E., Sabbe, K. & Vyverman, W. 2013. *Molecular Evidence for Distinct Antarctic Lineages in the Cosmopolitan Terrestrial Diatoms Pinnularia borealis and Hantzschia amphioxys*. Protist 164(1): 101-115.

Steno, N. 1669. *De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus*. Florence, 76 pp.

Stine, S. 1994. *Extreme and persistent drought in California and Patagonia during medieval time*. Nature 369, 546–549.

Sylvestre, F., Servant, M., Servant-Vildary, S., Causse, C., Fournier, M. & Ybert, J.P. 1999. *Lake-level chronology on the Southern Bolivian Altiplano (18–23 S) during late-glacial time and the early Holocene*. Quaternary Research, 51(1), 54-66.

Tan, L., Shen, C.C., Löwemark, L., Chawchai, S., Edwards, R.L., Cai, Y., Breitenbach, S.F.M., Cheng, H, Chou Y-C., Duerrast, H., Partin, W., Cai, W., Chabangborn, A., Gao, Y., Kwiecien, O., Wu, C-C., Shi, Z., Hsu, H-H. & Wohlfarth, B. 2019. *Rainfall variations in central Indo-Pacific over the past 2,700 y*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 116(35), 17,201–17,206. <https://doi.org/10.1073/pnas.1903167116>

Tchilinguirian, P. 2009. *Paleoambientes Holocenos en la Puna Austral (27_S): implicancias geoarqueológicas*, Argentina Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Tchilinguirian, P. & Morales, M.R. 2013. *Mid-Holocene paleoenvironments in Northwestern Argentina: main patterns and discrepancies*. Quaternary. International. 307,14–23.

Tchilinguirian, P., Morales, M.R., Oxman, B., O, L.C., Olivera, D.E. & Yacobaccio, H. 2014. *Early to Middle Holocene transition in the Pastos Chicos record, dry Puna of Argentina*. Quatern. Int. 330, 171–182.

Thompson L.G., Mosley-Thompson, E., Davis, M.E., Lin, P.N., Henderson, K.A., Cole-Dai, J. & Liu, K.B. 1995. *Late glacial stage and Holocene tropical ice core records from Huascarán, Peru*. Science 269, 46–50.

Thompson, L.G., Davis, M.E., Mosley-Thompson, E., Sowers, T.A., Henderson, K.A., Zagorodnov, V.S. & Francou, B. 1998. *A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores*. *Science*, 282, 1858.

Thompson, L.G., Mosley-Thompson, E. & Henderson, K.A. 2000. *Icecore palaeoclimate records in tropical South America since the last glacial maximum*. *Journal of Quaternary Science*, 15, 377–394.

Thompson, L.G.; Mosley-Thompson, E., Brecher, H., Davis, M., León, B., Les, D. & Mountain, K. 2006. *Abrupt tropical climate change: Past and present*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(28):10536-10543.

Tyler, P.A. 1996. *Endemism in freshwater algae, with special reference to the Australian region*. *Hydrobiologia* 336:127–135

Valero-Garcés, B. L., Delgado-Huertas, A., Navas, A., Edwards, L., Schwalb, A. & Ratto, N. 2003. *Patterns of regional hydrological variability in central-southern Altiplano (18–26 S) lakes during the last 500 years*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194, 319-338.

Van de Vijver, B., Frenot, Y. & Beyens, L. 2002a. *Freshwater diatoms from Ile de la Possession (Crozet Archipelago, sub-Antarctica)* *Biblioth. Diatomol.* 46, pp. 41. J. Cramer, Stuttgart

Van de Vijver, B., Ledengank, P. & Beyens, L. 2002b. *Soil diatom communities from Ile de la Possession (Crozet, sub-Antarctica)*. *Polar biol.* 25 (10): 721-729.

Van de Vijver, B., Van Dam, H. & L. Beyens. 2006. *Luticola higleri sp. nov., a new diatom species from King George Island (South Shetland Islands, Antarctica)*. *Nova Hedwigia*. 82(1-2): 69-79.

Van de Vijver, B. & Mataloni G. 2008. *New and interesting species in the genus Luticola DG Mann (Bacillariophyta) from Deception Island (South Shetland Islands)*. *Phycologia*, 47(5) :451-467.

Van de Vijver, B., Zidarova, R. & de Haan M. 2011. *Four new Luticola taxa (Bacillariophyta) from the South Shetland Islands and James Ross Island (Maritime Antarctic Region)*. Nova Hedwigia, 92(1-2):137-158

Vanormelingen, P., Verleyen, E. & Vyverman, W. 2008. *The diversity and distribution of diatoms: From cosmopolitanism to narrow endemism*. Biodiversity and Conservation 17: 393– 405.

Vouilloud, A. 2003. *Catálogo de diatomeas continentales y marinas de Argentina*. Versión 1.0. En soporte magnético. Asociación Argentina de Ficología, La Plata.

Vuille, M. & Keimig F. 2004. *Interannual variability of summertime convective cloudiness and precipitation in the central Andes derived from ISCCP-B3 data*. J. Clim. 17, 3334–3348

Walker, M. J., Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, L. C., Fisher, D. A., Long, A. J., Lowe, J. J., Newnham, R. M., Rasmussen, S. O. & Weiss, H. 2012. *Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommittee on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy)*. Journal of Quaternary Science, 27, 649-659.

Williams, D.M. & Kociolek, P. 2010 *Towards a comprehensive diatom classification and phylogeny (Bacillariophyta)*. Plant Ecol. Evol. 143 (3)

Yacobaccio, H.D. 2013. *Towards a human ecology for the Middle Holocene in the Southern Puna*. Quaternary international, 307, 24-30.

Yacobaccio, H.D. & M.R. Morales. 2005. *Mid-Holocene environment and human occupation of the Puna (Susques, Argentina)*. Quaternary international 132(1): 5-14

Yacobaccio, H.D., Solá, P., Huguin, R., Samec, C., Oxman, B., Tchilinguirian, P., Merler, J., Kohan, P., Llago, A., Rouan Sirolli, M., Vilá, B. & Rosenbusch, M. 2016. Presentacion oral: *Arqueología ambiental, arte rupestre y gestión del patrimonio cultural en Barrancas (Abdón Castro Tolay, Puna de Jujuy)*. Presentado en el XIX Congreso Nacional de Arqueología Argentina, San Miguel de Tucumán, Argentina.

Yacobaccio, H.D., Morales, M.R. & Huguin, R. 2017. Habitats of ancient hunter-gatherers in the Puna: Resilience and discontinuities during the Holocene. *Journal of Anthropological Archaeology*, 46, 92–100.

Yan, H., Sun, L., Wang, Y., Huang, W., Qiu, S., & Yang, C. 2011. A record of the Southern Oscillation Index for the past 2,000 years from precipitation proxies. *Nature Geoscience*, 4(9), 611. <https://doi.org/10.1038/NGEO1231>

Zhou, J. & Lau K.M..1998. Does a monsoon climate exist over South America? *J. Clim.* 11, 1020–1040.

Zidarova, R.,Z. Levkov. & Van de Vijver B. 2014. *Four new Luticola taxa (Bacillariophyta) from Maritime Antarctica*. *Phytotaxa* 170: 155–168.

ANEXO I

Tabla 2: Taxones identificados en el testigo TC1 y los perfiles, PCC2, PBP y PLM (x = Presente). **J**: Especies registradas por primera vez para la provincia de Jujuy, **A**: especies registradas por primera vez en Argentina.

		TC1	PCC2	PBP	PLM
	<i>Achnanthes coarctata</i> (Brébisson) Grunow	x	x	x	x
	<i>A. exiguum</i> (Grunow) Czarnecki	x		x	
	<i>A. minutissima</i> Kützing			x	
	<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman & Archibald			x	
	<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> (Ehrenberg) Pfitzer	x	x	x	
	<i>Aulacoseira aff granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen	x			
J	<i>Caloneis limosa</i> (Kützing) Patrick	x		x	
	<i>C. aff bacillum</i> (Grunow) Cleve	x	x	x	x
	<i>C. aff silicula</i> (Ehrenberg) Cleve	x			
	<i>Caloneis</i> sp.2	x			
J	<i>Chamaepinnularia soehrensensis</i> Krasske	x			
	<i>Cocconeis euglypta/linneata</i>	x	x	x	x
	<i>Craticula ambigua</i> (Ehrenberg) Mann	x			
J	<i>Cyclotella choctawaecheana</i> Prasad	x	x		
	<i>C. meneghiniana</i> Kützing	x		x	
	<i>C. aff agasszsisensis</i> Håkansson & Kling	x			
	<i>Denticula kuetzingii</i> Grunow		x	x	
	<i>Denticula valida/elegans</i>	x	x	x	x
	<i>D. subtilis</i> Grunow		x		
J	<i>D. sundayensis</i> Archibald	x		x	x
J	<i>Diadesmis gallica</i> Smith	x	x	x	x
	<i>Diploneis chilensis</i> (Hustedt) L. Bert		x	x	
	<i>D. elliptica</i> Kützing		x	x	
J	<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cleve	x	x		
	<i>D. aff ovalis</i> Hilse		x		
	<i>D. aff subovalis</i> Cleve		x		x
	<i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee	x	x	x	x
	<i>Encyonema chilense</i> Krammer	x	x		
	<i>E. aff jemplandicum</i> Krammer			x	
	<i>E. aff rumrichae</i> Krammer	x	x		
	<i>E. aff perpusillum var chilense</i> Krammer		x		
	<i>Ephithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	x	x	x	
	<i>E. argus</i> (Ehrenberg) Kützing	x		x	x
	<i>Fallacia pygmea</i> (Kützing) Stickle & Mann			x	
	<i>Fallacia</i> sp. 1	x		x	

		TC1	PCC2	PBP	PLM
	Fragilareaceas	x	x	x	x
	<i>Fragilaria capucina</i> Demazières	x	x		x
	<i>F. aff inflata</i> var <i>linearis</i>		x		
	<i>F. aff vaucheriae</i> (Kützing) Petersen	x	x	x	
	<i>Fragilaria</i> sp. 1	x			x
	<i>Fragilaria</i> sp. 2	x			
	<i>Frankophila aff similioides</i> Lange-Bertalot & Rumrich	x	x	x	x
	<i>Gomphonema anglicum</i> Ehrenberg				
	<i>G. capitatum</i> Ehrenberg			x	
	<i>G. punae</i> Lange-Bertalot & Rumrich	x	x	x	x
	<i>G. parvulum</i> Kützing	x	x		
	<i>G. aff gracile</i> Ehrenberg	x			
	<i>G. aff productum</i> (Grunow) Lange-Bertalot & Reichardt	x			
	<i>Gomphonema</i> sp. 1	x			
	<i>Gyrosigma</i> sp.		x		
J	<i>Halamphora carvajaliana</i> (Patrick) Levkov		x		
	<i>H. tucumana</i> Herbst		x	x	
	<i>H. veneta</i> (Kützing) Levkov		x		
J	<i>H. oligotrphenta</i> Lange-Bertalot & Levkov	x		x	
	<i>Halamphora</i> sp. 1	x	x	x	x
	<i>Halamphora</i> sp. 2				x
J	<i>Haloraundia speciosa</i> (Hustedt) Diaz & Maidana		x		
	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	x	x	x	x
	<i>H. aff vivacior</i> Lange-Bertalot	x			
	<i>H. aff elongata</i> (Hantzsch) Grunow	x	x		
	<i>H. aff hyperborea</i> (Grunow) Lange-Bertalot	x		x	
	<i>Hippodonta capitata</i> (Ehrenb.) L. Bert., Metz. & Witk.			x	
	<i>H. aff hungarica</i> (Grun.) L. Bert., Metz. & Witk.			x	
	<i>Humidophila aff contenta</i> (Grunow) Lowe <i>et al.</i>	x	x		
	<i>Karayevia aff clevei</i> (Grunow) Bukhtiyarova			x	
A	<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) Round & Basson	x			
A	<i>Luticola andina</i> Levkov <i>et al.</i>	x	x	x	x
	<i>L. cohnii</i> (Hilse) Mann	x	x	x	x
A	<i>L. cognata</i> Levkov <i>et al.</i>				x
	<i>L. incana</i> Levkov <i>et al.</i>	x		x	x
A	<i>L. juliae</i> Bustos Maidana & Morales	x		x	
	<i>L. mollis</i> Lange-Bertalot & Rumrich	x	x	x	x
	<i>L. mutica</i> (Kützing) Mann		x		
	<i>L. muticopsis</i> (Van Heurck) Mann	x	x	x	x
	<i>L. nivallis</i> (Ehrenberg) Mann	x	x	x	x

		TC1	PCC2	PBP	PLM
A	<i>L. pseudonivalis</i> (Bock) Levkov et al.			x	
A	<i>Luticola punae</i> Bustos Maidana & Morales	x			
A	<i>L. robusta</i> Van de Vijver et al.			x	
A	<i>L. rotti</i> Levkov et al.	x	x	x	x
A	<i>L. subaequalis</i> Levkov et al.	x	x		x
	<i>L. aff elegans</i> (West & West) Kohler & Kopalová				x
	<i>L. aff paramutica</i> (Bock) Mann	x	x	x	x
	<i>L. aff rotunda</i> Solak & Levkov	x			
	<i>Luticola</i> sp. 1	x	x		
	<i>Luticola</i> sp. 4	x			
	<i>Luticola</i> sp. 5	x			
	<i>Luticola</i> sp. 6	x	x		x
	<i>Luticola</i> sp 9	x	x		
	<i>Luticola</i> sp. 10			x	
	<i>Luticola</i> sp. 13			x	
	<i>Mastogloia aff atacamae</i> Agardh	x	x		
	<i>M. elliptica</i> (Agardh) Cleve		x		
A	<i>Muelleria gibbula</i> (Cleve) Spauld & Stoermer		x		
J	<i>Nanofrustulum cataractarum</i> (Hustedt) C.E.Wetzel			x	
	<i>Navicula broetzii</i> Lange-Bertalot & Reichardt		x		x
	<i>N. cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	x		x	x
	<i>N. lauca</i> Rumrich & Lange-Bertalot	x	x	x	x
	<i>N. libonensis</i> Schoeman	x	x	x	
	<i>N. microdigitoradiata</i> Lange-Bertalot		x		
	<i>N. parinacota</i> Rumrich & Lange-Bertalot	x	x	x	x
	<i>N. pseudogracilis</i> Hustedt			x	
	<i>N. salinicola</i> Hustedt		x		
	<i>N. aff cariocincta</i> Lange-Bertalot	x			
	<i>N. aff cryptotenella</i> Lange-Bertalot	x	x	x	
	<i>N. aff libonensis</i> Schoeman				x
	<i>N. aff nostra</i>			x	x
	<i>N. aff perminuta</i> Grunow	x	x		
	<i>N. aff veneta</i> Kützing	x	x	x	
	<i>Navicula</i> sp. 3			x	
	<i>Navicula</i> sp. 4			x	
	<i>Navicula</i> sp. 5			x	
	<i>Navicula</i> sp. 7			x	
	<i>Navicula</i> sp. 13	x		x	

		TC1	PCC2	PBP	PLM
	<i>Navicula</i> sp. 18			x	
	<i>Navicula</i> sp. 19			x	
J	<i>Naviculadicta chilensis</i> (Krasske) Lange-Bertalot	x	x		x
A	<i>N. stauroneoides</i> Lange-Bertalot		x		
	<i>Neidium aff bisulcatum</i> (Lagerstedt) Cleve	x			
	<i>N. aff testa</i> Carter		x		
A	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W.Smith		x		
	<i>N. amphibia</i> Grunow		x		
J	<i>N. commutata</i> Grunow		x	x	x
A	<i>N. constricta</i> (Kützing) Ralfs			x	
A	<i>N. debilis</i> (Arnott ex O'Meara) Grunow	x			
A	<i>N. fonticola</i> (Grunow) Grunow	x		x	
	<i>N. halloyii</i> Maidana & Herbst	x	x	x	x
J	<i>N. hustediana</i> Salah	x		x	
	<i>N. hungarica</i> Grunow	x	x		
	<i>N. microcephala</i> Grunow	x		x	x
A	<i>N. neotropica</i> Lange-Bertalot & Rumrich	x	x		
	<i>N. perminuta</i> Grunow		x		
A	<i>N. punctata</i> (Smith) Grunow		x		
A	<i>N. subtilioides</i> Lange-Bertalot <i>et al.</i>		x		
	<i>N. valdecostata</i> Lange-Bertalot & Simonsen	x	x	x	x
	<i>N. vítrea</i> Norman	x	x	x	x
	<i>N. aff communis</i> Rabenhorst			x	x
	<i>N. aff linearis</i> (Agardh) W. Smith	x	x	x	
	<i>N. aff palea</i> (Kützing) Smith	x	x	x	
	<i>N. aff paleacea</i> (Grunow) Grunow	x	x		
	<i>N. aff sorotensis</i> Morales E. & Vis	x		x	x
	<i>N. aff supralitorea</i> Lange-Bertalot	x	x	x	x
	<i>N. aff valdestriata</i> Aleem & Hustedt	x	x		
	<i>N. aff vildaryana</i> Rumrich & Lange-Bertalot	x	x	x	x
	<i>Nitzschia</i> sp. 1	x	x		
	<i>Nitzschia</i> sp. 3	x	x	x	x
	<i>Nitzschia</i> sp. 4	x		x	x
	<i>Nitzschia</i> sp. 5	x		x	x
	<i>Nitzschia</i> sp. 7			x	
	<i>Nitzschia</i> sp. 8			x	x
	<i>Nitzschia</i> sp. 10			x	

		TC1	PCC2	PBP	PLM
	<i>Nitzschia</i> sp. 13				X
	<i>Nitzschia</i> sp. 15			X	
	<i>Nitzschia</i> sp. 20			X	
A	<i>Pinnularia altiplanensis</i> Lange-Bertalot	X		X	X
	<i>P. borealis</i> Ehrenberg	X	X	X	X
A	<i>P. laucensis</i> Lange-Bertalot et al.	X	X		
	<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg	X	X	X	X
	<i>P. aff apendiculata</i> (Agardh) Cleve		X		
	<i>P. aff curtispinulosa</i> Lange-Bertalot et al.		X		
	<i>P. aff brevissonii</i> (Kützing) Rabenhorst	X	X	X	X
	<i>P. aff leptostauron</i> (Ehrenb.) William & Round		X	X	
	<i>P. aff obscura</i> Krasske	X	X		
	<i>P. aff subcapitata</i> Gregory	X		X	X
	<i>P. aff viridifosrmis</i> Krammer		X		
	<i>Pinnularia</i> sp. 1	X	X	X	X
	<i>Pinnularia</i> sp. 2		X		
	<i>Pinnularia</i> sp. 4				
	<i>Pinnularia</i> sp. 3	X			
	<i>Placoneis elginensis</i> (Gregory) Cox				
	<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) L-Bert.	X	X	X	X
	<i>P. delicatum</i> (Kützing) Round & Bukhtiyarova			X	X
	<i>P. aff rostratum/dubium</i> (Østrup) Lange-Bertalot	X			X
	<i>Planothidium</i> sp. 1	X		X	X
	<i>Planothidium</i> sp. 2			X	X
	<i>Planothidium</i> sp. 3			X	
	<i>Planothidium</i> sp. 4			X	X
	<i>Pseudostaurosira aff brevistriata</i> (Grun.) Williams & Round	X	X	X	X
	<i>Pseudostaurosira</i> sp.	X		X	X
	<i>Rhopalodia constricta</i> (Brébisson) Krammer			X	
	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Müller	X	X	X	X
	<i>R. gibberula</i> (Ehrenberg) O. Müller	X	X	X	X
	<i>R. aff rupestri</i> (W.Smith) Krammer			X	
	<i>Sellaphora pupula</i> (Kützing) Meresck	X		X	X
	<i>Sellaphora</i> sp.			X	
A	<i>Simonsenia delognei</i> (Grunow) Lange-Bertalot	X			
J	<i>Stauroneis atacamae</i> Hustedt		X		
	<i>Stauroneis aff aurei</i> Krasske	X	X		
	<i>S. aff obtusa</i> Lagerstedt		X		

		TC1	PCC2	PBP	PLM
	<i>Stauroneis</i> sp. 2			X	X
	<i>Staurosira bidonis/alpestris</i>			X	X
J	<i>Staurosira catamarcensis</i> Grana <i>et al.</i>			X	
	<i>S. construens</i> var <i>venter</i>		X		
	<i>Staurosira</i> sp. 3			X	
	<i>Staurosira</i> sp. 5				X
	<i>Staurosirella</i> aff <i>pinnata</i> (Ehrenberg) Williams & Round	X	X		
	<i>S. leptostauron</i> (Ehrenberg) Williams & Round		X		
	<i>Staurosirella</i> sp. 1	X		X	
	<i>Surirella utahensis</i> (Grunow) Hanna & Grant	X			
	<i>S. aff minuta</i> Brébisson ex Kützing			X	
	<i>Surirella</i> aff <i>sella</i> (Hustedt)		X		
	<i>Surirella</i> sp.	X			
	<i>Tabularia tabulata</i> (C.Agardh) Snoeijs		X		
	<i>Trybionella apiculata</i> Gregory	X			
	<i>Trybionella</i> aff <i>hungarica</i> (Grunow) Frenguelli			X	
	<i>Ulnaria</i> aff <i>ulna</i> (Nitzsch) Compère	X	X		
	sp. 9	X	X	X	
	sp. 10	X			
	sp. 11	X		X	

Tabla 3: Abundancias relativas de las especies con $\geq 5\%$ en al menos dos muestras del perfil TC1.

Profundidad (cm)	227	219	211	207	203	199	195	191	187	183	179	175	171	167	163	155	151	147	143	139	135
<i>Achnanthes</i> sp1	6,8	2,6	0	0	1,7	0	2,5	0	1,8	0	0	0	8,8	0	5	0,9	7,3	0	2,3	0,3	6
<i>Denticula valida/elegans</i>	1,7	5,5	19,1	0	0	0	5,5	0	0	0	5,9	0	26,6	27,6	2,2	0,6	15,5	23,5	3,7	10,9	27,2
<i>Denticula aff sundayensis</i> Archibald	0	0	0	13,3	0	1,4	0,3	1,6	0	1	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diadesmis gallica</i> Smith	2,6	14,5	40,7	0	11,8	0	4,3	0	4,3	0	12,4	0	22,2	14,9	13,6	1,8	31,1	31,4	3	17,5	17,6
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	3,8	1,3	0	0	1,4	0	2,5	0	1,8	0	6,3	0	1,2	5,1	3,4	10,9	1	2	2,6	0	0,9
<i>Humidophila aff contenta</i> (Grun.) Lowe et al.	0	0	0	19,7	0	4,6	0	55,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luticola andina</i> Levkovet al.	9	5,2	0,8	0	1,2	0	0,3	0	9,9	0	15,4	0	2,3	19,4	17,6	26,8	3,1	13,9	15,4	2,2	1,9
<i>Luticola incana</i> Levkovet al.	0	0	0	12,4	0	4,4	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luticola mollis</i> Lange-Bertalot & Rumrich	0,4	1,6	0,3	0	13,8	0	17,5	0	2	0	0,5	0	0	0,3	0,3	0	0	0	5,4	0	0
<i>Luticola subaequalis</i> Levkovet al.	3	20,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	3,2	0	4,7	1	0	4,2	1,4	0,9
<i>Luticola</i> sp6	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	5,9	1,3	0	0,9	0	0
<i>Luticola</i> sp9	0,4	0	0	0	0,9	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	3,4	0	0	0	2,1	0	0
<i>Navicula lauca</i> Rumrich & Lange-Bertalot	4,7	8,4	9,8	0	34	0	37,1	0	38,7	0	10	0	13,2	6	13	13,6	16,6	5,7	11,7	23,7	10,9
<i>Navicula tibonensis</i> Schoeman	0	0,6	7,6	2,1	0	24,1	0,3	5,3	0	15,6	0	7,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula aff tibonensis</i> Lange-Bertalot	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	2,1	0,3	0
<i>Naviculadicta chilensis</i> (Krass.) L.Bert.	0,4	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	5,4	0	0,9	0,6	0	0	1	0	0	4,7	2,8
<i>Nitzschia halloyii</i> Maidana & Herbst	11,1	0,6	0,6	2,1	19	6,9	11,3	2,5	18,4	6,3	15,4	2,5	2	0,6	4,3	5,3	4,4	0	11,4	3,9	1,7
<i>Nitzschia liebertrutti</i> Rabenhorst	0	0	0,8	0	0,6	0	0	0	6,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,1	0
<i>Nitzschia valdecostata</i> L.Bert. & Simonsen	3,4	3,9	0	0	0,3	0	3,5	0	1,1	7,2	1,7	3,7	2	0	4,3	3,8	1	3,2	4,2	0,8	0,2
<i>Nitzschia vitrea</i> Norman	0,4	0	1,1	1,3	0	2,5	0,8	0,2	0,4	0	0	0	0,3	2,2	3,1	1,8	1,6	0	1,4	0	0,4
<i>Nitzschia aff commutata</i> Grunow	0	0	0,6	0	0	0	2	0	0,9	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0,5	0	2,1
<i>Nitzschia aff palacea</i> (Grunow) Grunow	0	0	0	0,9	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0
<i>Nitzschia aff supralitorea</i> Lange-Bertalot	0	0	0	0	4	0	0,3	1,1	0	0,7	0	0	0	2,9	0	0	0	0	0	1,1	0
<i>Nitzschia</i> sp4	0,4	0	0	0	0	4,6	0	5,5	0	13,2	0	0	0	5,3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	3	1,9	0	0	0	0	0	0	0,4	0	4,1	0	0	1,6	1,2	6,8	1,3	2,5	4	0	0,9
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenb.) Müller	0,4	1	3,4	3,9	0	0	0	0	0	0	1,2	0	9,4	5,1	0	1,2	1,6	1,7	0,7	1,1	16,1

Continúa tabla 3

Profundidad (cm)	131	127	123	119	115	111	107	103	99	95	91	87	83	79	75	71	67	63	59	55	51	47
<i>Achnanthes sp1</i>	0	0	0	0	0	1,9	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	3,4
<i>Denticula valida/elegans</i>	7,1	5,3	6,2	22	3,6	2,7	4,5	2,8	0,8	0,5	0,3	10,1	2,9	1,7	1	0	0,3	1,7	1,1	0,5	1,1	0
<i>Denticula aff sundayensis</i> Archibald	0	5,3	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	6,7	1,3	28,2	0	0	0	0	0	2,7	0	0
<i>Diademesis gallica</i> Smith	5,2	6,1	2,6	1,8	1,8	0	0	0	0,8	0	1,2	8,4	3,5	5,5	1,9	0,4	0,8	0	1,4	0	0	0
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	8,1	1,8	5,2	6,1	1,8	1,5	8,1	0	8,9	2,9	10,9	5	4,8	0,7	5,1	8,3	3,3	8,8	12,5	9,6	14,9	1,1
<i>Humidophila aff contenta</i> (Grun.) Lowe <i>et al.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laticola andina</i> Levkov <i>et al.</i>	18	25,4	17,2	17,7	20	14,9	19,4	20,7	20,4	4,1	33,4	14,3	15,4	5,5	10,2	23,6	49	23,8	28,8	23,5	4,6	23,9
<i>Laticola incana</i> Levkov <i>et al.</i>	0	0	0	0	0	2,7	0	5	0	0	0	0	0	0	0	2,2	0	0	0	0	0	0
<i>Laticola mollis</i> Lange-Bertalot & Rumrich	2,5	0,9	3,2	6,1	5,5	3,8	2,9	3,4	1,1	2,4	1,2	1,7	2,7	1	6,4	15,3	1,5	1,1	0,8	0	0	1,1
<i>Laticola subaequalis</i> Levkov <i>et al.</i>	0	8,8	3,2	3	34,5	1,5	0	4,5	11,5	2,9	2,1	0,8	0	0	2,2	11,8	13,2	7,2	0,8	8	39,3	5,7
<i>Laticola sp6</i>	0	0	0	0	0,9	1,5	5,2	2,2	2,8	1	0	0	0	0	0	3,5	0	2,2	0	2,1	0	2,3
<i>Laticola sp9</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10,9	0	0	0	0	0	0	0	0,3	3,9	0	2,7	9,2	2,3
<i>Navicula lauca</i> Rumrich & Lange-Bertalot	9,1	7	0	3	2,7	9,2	6,1	15,1	2,8	42,3	11,2	15,1	26,1	18,7	26,2	1,3	0	3,9	3	1,6	1,1	26,1
<i>Navicula libonensis</i> Schoeman	0	0	2,9	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	1,3	0	0	0	0,3	0	0	0
<i>Navicula aff libonensis</i> Lange-Bertalot	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,1	0
<i>Naviculadicta chilensis</i> (Krass.) L.Bert.	1,2	1,8	0	0,6	0	1,9	0	0	0,6	0	0,6	0	0	0,2	0	0,9	0	0	0,3	0	0,8	0
<i>Nitzschia halloyii</i> Mardana & Herbst	1,5	2,6	1,9	9,1	0	7,6	10	4,5	0	5,3	5,8	0,8	2,4	4,1	0	1,3	1	14,4	9,2	0	5,3	5,7
<i>Nitzschia liebertruti</i> Rabenhorst	0	0	0	0	0	0	9	0	1,4	0	0,3	0	0	0	2,9	0	0	0	4,9	0	0	0
<i>Nitzschia valdecostata</i> L.Bert. & Simonsen	0	3,5	0	2,4	8,2	0,4	0	1,7	0	0	0,3	0,8	0	10,3	0,6	0,9	2	0	1,1	0	5,7	0
<i>Nitzschia vitrea</i> Norman	6,2	3,5	16,2	2,4	0	0,8	3,9	1,7	4,7	0	4,9	0,8	1,9	0	1,6	2,2	0	0	8,7	8	0	3,4
<i>Nitzschia aff commutata</i> Grunow	2,7	3,5	1,9	1,2	1,8	3,4	0	3,4	5,3	3,1	0,6	0	0	6,2	0	0,4	0	2,2	2,2	4,8	0	14,8
<i>Nitzschia aff palacea</i> (Grunow) Grunow	8,1	0	1,9	0	0	0	0	0	0	0	5,2	0	0	0	2,2	0	0	0	1,1	0	0	0
<i>Nitzschia aff supralitorea</i> Lange-Bertalot	0	1,8	0	0	0	9,5	0	0	3,6	0	0	8,4	1,6	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia sp4</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	6,9	2,6	8,8	4,3	0	3,1	5,8	10,1	7	1,7	2,7	2,5	5,3	0,5	2,2	12,2	8,6	13,3	6,5	9,6	9,5	5,7
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenb.) Müller	6,2	0	1,6	0	0	0	3,2	1,1	0	1,4	0	0	0	0	0	0,4	1	0	0,3	0	0	0

Tabla 4: Abundancias relativas de las especies con $\geq 5\%$ en al menos dos muestras del perfil PCC2.

Profundidad (cm)	76	75	74	73	72	71	69	68	67	66	65	64	63	62	60	59	58	50
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenb.) Grun.	10,3	20,1	18,2	15,8	5,4	20,2	13,7	16,7	12,7	10,9	14,4	11,1	26,4	19,7	10,1	0	3,5	12,4
<i>Luticola andina</i> Levkov <i>et al.</i>	55,5	36,2	44,8	31,5	17,1	34,3	38,1	50	31,5	36,1	17,7	20,5	18,6	46,8	35,4	34,9	35,1	48,9
<i>L. subaequalis</i> Levkov <i>et al.</i>	0	0	0	1,6	0	0	0	0	2,8	3,8	22,4	29	0	0	5,1	16,3	7	0
<i>Luticola</i> sp 6	0	0	0	8,5	0	0	14,6	0	3,7	8,6	8,7	9,1	0	0	10,1	4,7	0	0
<i>Navicula lauca</i> Runnrich & L.Bert.	2,9	0	1,8	1,9	11,7	6,2	2,2	3,3	3,1	2,9	1,7	2	0,9	1,8	1	0	0	2,6
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) Smith	0,6	0	3	1,3	10,5	0,6	0,3	0	0	2,2	0,7	0,7	0,9	0,8	6,1	0	0	2,6
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	6,6	16,8	10,1	5,4	1,4	5,1	7	12,7	9,3	4,5	6	3,4	11,3	12,5	3	2,3	14	3,9

Tabla 5: Abundancias relativas de las especies con $\geq 5\%$ en al menos dos muestras del perfil PBP.

Profundidad (cm)	360	240	230	220	210	200	190	180	170	160	150	140	130	120	110	100	90	80	70	60	20	10
<i>Denticula valida/elegans</i>	2,3	44,8	27,7	18,8	2,4	2,7	1,8	4,9	2,7	3	9,5	6,8	5,1	2,9	1	1,4	0,4	9	0,9	1,7	0,3	0,6
<i>Diademesis gallica</i> Smith	0	6,9	3,6	42	25	13,8	40,9	22	8,5	21,5	21,2	12,3	34,1	8,4	2,6	13	12,6	3,8	0,6	5,2	0,3	1,4
<i>Frankophila aff similitoides</i> L.Bert. & Rumrich	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	1,3	3,6	0	0	0	29,3	0	1,6	0	0,6	0
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	15,8	0	9,2	1,5	6,1	5,4	3	4	10	5,7	0,4	2,5	1	1,1	7,1	1,4	0,2	0	1,9	0,3	0,3	1,7
<i>Luticola andina</i> Levkovet al.	16,5	20,7	22,1	4,3	21	18,9	11,8	22	21,5	12,4	1,1	4,8	6,8	9,5	27	3,3	0,8	3	6	4,1	3,8	1,7
<i>Luticola incana</i> Levkov et al.	9,4	0	1	0,2	4,3	0,9	1,2	4,9	5,8	4,2	0,7	0,3	1,2	0	1	0	0	0,3	0,3	0,3	0,9	0
<i>Navicula cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	0	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	1,3	7	0,5	1,5	5,6	0,2	0,6	0	0,6	2	6,3	7,5
<i>Navicula lauca</i> Rumrich & Lange-Bertalot	8,4	3,4	1,3	8,9	7,7	7,8	1,8	2,4	1,8	0	2,9	7	2,2	12,7	2,6	12,6	3,9	15,3	3,8	2,6	20,7	8,7
<i>Navicula aff nostra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,1	0	0	0	5,5	3,6	0	1,7	0	7,6	0	0	33,3
<i>Navicula veneta</i> Kützing	0	0	0	0	0,5	1,5	0,6	0	0,6	0	1,8	4,8	1,8	5,1	0	0	0	0	0	12,5	0	0
<i>Nitzschia microcephala</i> Grunow	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,9	16	2,7	2,2	1	13	1,5	11,2	0	5,8	0	1,7
<i>Nitzschia halloyii</i> Märdana & Herbst	4,5	0	0	0	5,9	0,6	7	2,4	1,8	2,7	0	0	0	1,8	3,1	2,8	0	0,8	2,2	0,3	1,6	5
<i>Nitzschia valdecostata</i> L.Bert. & Simonsen	0	0	1,7	1,9	1,9	1,5	0,3	0	0,6	2,4	0	0,3	1,9	2,2	1	7,2	0,8	12	0	2,9	6	2,6
<i>Nitzschia aff communis</i> Rabenhorst	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,5	0	3,3	0	2,3	1,7	0	1,9	8,1	11	1,7
<i>Nitzschia aff supratitorea</i> L.Bert.	0	0	0	0	0	1,2	1,8	0	0	0	0,4	0	1,5	5,1	0	10,5	0	7,4	1,3	5,8	1,3	4,6
<i>Nitzschia</i> sp7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	6,8	1,5	0,4	0	0,9	0	5,7	0	7,8	0,6	1,2
<i>Nitzschia</i> sp10	0	0	0	0,9	8,8	0,3	6,7	0	0	10,9	0	0	1,2	0	0	0	0	0	0	0	1,3	0
<i>Planolithidium lanceolatum</i> (Bréb. ex Kütz.) L.Bert.	0	0	0,3	0	0,5	1,5	0,3	2,4	1,2	1,5	1,1	0	0,5	0,4	2	0	7,1	0	6,3	4,1	0,3	0,9
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	9,7	10,3	7,9	0,9	1,3	10,2	0,9	7,9	10	4,2	0,7	0,8	1,9	2,5	8,2	1,2	0	1,1	1,9	0,3	0,6	1,2
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenb.) Müller	0,3	0	13,9	4,5	0,3	0	2,1	0,6	0	1,8	3,8	4	3,1	0,4	0,5	2,6	1,7	6,3	0,9	0	3,4	0,3

Tabla 6: Abundancias relativas de las especies con $\geq 5\%$ en al menos dos muestras del perfil PLM.

Profundidad (cm)	130	90	75	70	60	50	40
<i>Denticula valida/elegans</i>	0,6	0,9	4,7	16,6	18,7	11,6	7,6
<i>Diadsmis gallica</i> Smith	50,3	2,4	27,3	18,4	2,4	31,2	2,4
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	4,7	8	1	0,9	4,8	0,7	6
<i>Luticola andina</i> Levkov <i>et al.</i>	10,3	23,2	1	2,6	15,7	16,7	14,3
<i>Luticola incana</i> Levkov <i>et al.</i>	5,1	10,4	0,2	0	0	0	13,1
<i>Luticola sp10</i>	0	1,2	0,4	0,6	5,4	6,5	1,6
<i>Luticola subaequalis</i> Levkov <i>et al.</i>	3,7	9,2	0,5	0,9	9	5,8	0
<i>Navicula lauca</i> Rumrich & Lange-Bertalot	3,4	3,6	14,2	8	4,8	5,1	2
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	5,6	12,2	0,4	0,2	7,2	1,4	9,2
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) Müller	0	0	2,3	19	10,2	1,4	12,7

Tabla 7: Resumen de facies sedimentarias presentes en las secuencias analizadas (adaptado de Pirola *et al.*, 2018).

Facies	Litofacies dominantes o características	Ambiente de deposición
1a	Gms, Sm	Canal, flujos gravitacionales y eventos de inundación efímeros
	Gm, Sh, Fl	
1b	Gh, Gp, Gd	Canales arenosos entrelazados. Flujo permanente
2	Sb, Shb, Sh, Gd, FOI	Paleosuelo húmico en <i>overbank</i> y planicie aluvial de múltiples canales
3	SOh, SOp, FOI, Fl	Pantano cerca de canal (lenguas de derrame y canales de disección)
4	Fl, FOI, Sgh, Sd	Pantano con turba en una planicie aluvial de baja energía
5	Fb, Fm, Sh	<i>Overbank</i> con suelos gley
6	Sm	Mantos eólicos y <i>nebkhas</i>

Referencias: Sm: Arena muy fina a muy gruesa con grava minoritaria; Gms y Gm: Grava, clasto-soportado; Sh, y Sb: Arena muy fina a muy gruesa; Gh: Grava, clasto-soportado; Gp: Grava fina a media estratificada; Gd: Grava fina a media estratificada; Fl y FOI: Fango y arcilla con capas orgánicas lenticulares; SOh: Arena, negra y verde; SOp: Arena, negra y verde; Sd: Arena fina a gruesa; Fb: Fango y arena muy fina; Fm: Fango/arcilla.

ANEXO II

Lámina I

CLASE BACILLARIOPHYCEAE

Subclase Bacillariophycidae

Orden Naviculales

Familia Diadesmidaceae

Fig. 1. *Humidophila* aff. *contenta* (Grun.) Lowe *et al.*

Fig. 2. *Luticola andina* Levkov *et al.*

Fig. 3. *Luticola incana* Levkov *et al.*

Fig. 4. *Luticola mollis* Lange-Bertalot & Rumrich

Fig. 5. *Luticola subaequalis* Levkov *et al.*

Fig. 6. *Luticola* sp. 6

Fig. 7. *Luticola* sp. 9

Fig. 8. *Luticola* sp. 10

Figs. 9 y 10 (MEB). *Luticola juliae* Bustos *et al.*

Figs. 11 y 12 (MEB). *Luticola punae* Bustos *et al.*

Figura 1: Escala = 5µm

Figuras 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 y 11: Escala = 10 µm

Figura 10: Escala =1 µm

Figura 12: Escala =2 µm

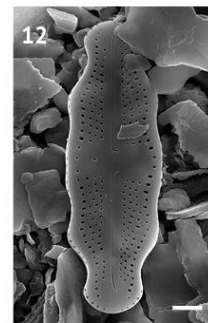
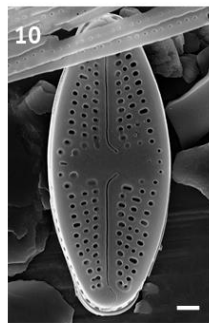
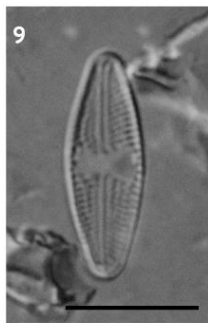
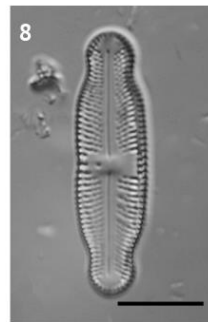
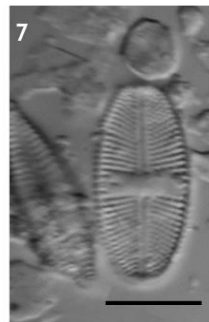
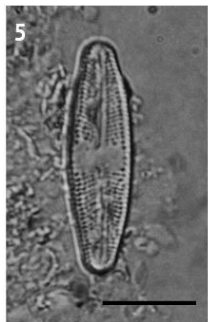
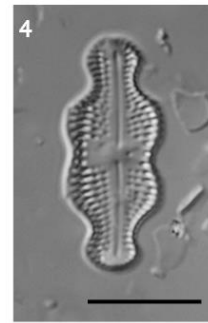
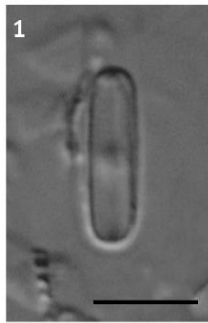


Lámina II

Orden Bacillariales

Familia Bacillariaceae

- Fig. 13. *Denticula valida/elegans*
Fig. 14. *Denticula aff sundayensis* Archibald
Fig. 15. *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow
Fig. 16. *Nitzschia halloyii* Maidana & Herbs
Fig. 17. *Nitzschia microcephala* Grunow
Fig. 18. *Nitzschia valdecostata* L.Bert. & Simonsen
Fig. 19. *Nitzschia vitrea* Norman
Fig. 20. *Nitzschia aff palea* (Kützing) Smith
Fig. 21. *Nitzschia aff paleacea* (Grunow) Grunow
Fig. 22. *Nitzschia aff communis* Rabenhorst
Fig. 23. *Nitzschia aff commutata* Grunow
Fig. 24. *Nitzschia aff supralitorea* Lange-Bertalot
Fig. 25. *Nitzschia* sp. 4
Fig. 26. *Nitzschia* sp. 7
Fig. 27. *Nitzschia* sp. 10

Orden Acanthales

Familia Acanthidaceae

- Fig. 28. *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot

Figuras 13–28: Escala = 10 µm

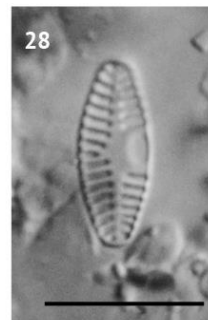
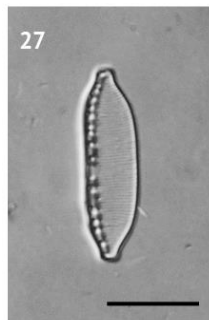
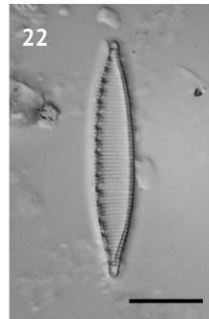
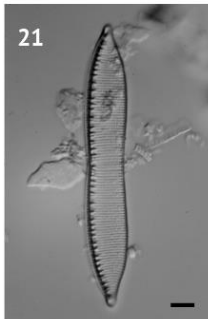
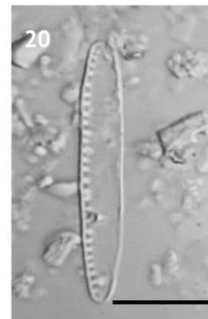
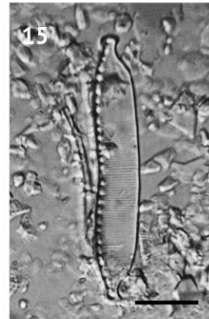
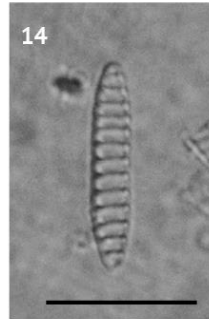
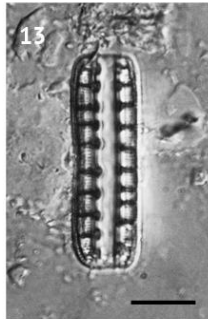


Lámina 3

Orden Naviculales

Familia Diadesmidaceae

Fig. 29. *Diadesmis gallica* Smith

Familia Naviculaceae

Fig. 30. *Navicula cincta* (Ehrenberg) Ralfs

Fig. 31. *Navicula lauca* Rumrich & Lange-Bertalot

Fig. 32. *Navicula libonensis* Schoeman

Fig. 33. *Navicula veneta* Kützing

Fig. 34. *Navicula aff libonensis* Lange-Bertalot

Fig. 35. *Navicula aff nostra*

Fig. 36. *Naviculadicta chilensis* (Krass.) L.Bert.

Familia Pinnulariaceae

Fig. 37. *Pinnularia borealis* Ehrenberg

Orden Fragilariales

Familia Fragilariaceae

Fig. 38. *Frankophila aff similioides* L.Bert. & Rumrich

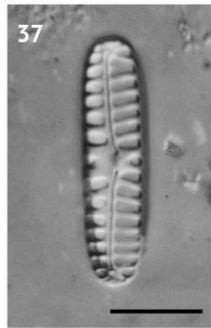
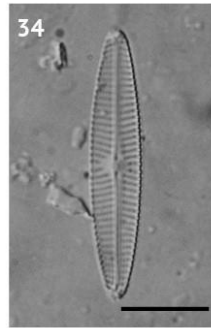
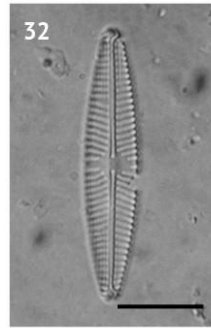
Orden Rhopalodiales

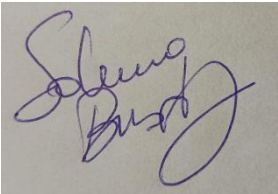
Familia Rhopalodiaceae

Fig. 39. *Rhopalodia gibberula* (Ehrenb.) Müller

Figura 38: Escala = 5 µm

Figuras 29-37 y 39: Escala = 10 µm



A handwritten signature in blue ink on a light-colored background. The signature is cursive and appears to read 'Sabrina Bustos'.

Lic. Sabrina Bustos

A handwritten signature in black ink on a light-colored background. The signature is cursive and appears to read 'Nora Nora I. Maidana'.

Dra. Nora Nora I. Maidana

A handwritten signature in black ink on a light-colored background. The signature is cursive and appears to read 'Marcelo Morales'.

Dr. Marcelo Morales