

La historia de la vegetación en ecosistemas de montaña del NOA: Reconstruyendo el paisaje del pasado

Gonzalo R. Torres* y Lilliana C. Lupo*

* Centro de Investigación y Transferencia (CIT-Jujuy). CONICET. Laboratorio de Palinología. Facultad de Ciencias Agrarias-UNJu.

INTRODUCCIÓN

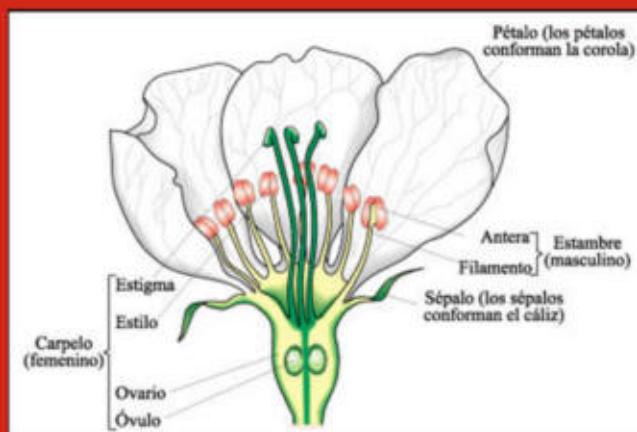
Los ecosistemas han sido siempre escenarios muy cambiantes, ya que desde los primeros periodos del tiempo geológico y a lo largo de la historia de la tierra, ocurrieron diferentes eventos que causaron grandes fragmentaciones en los hábitats y reorganizaciones de las comunidades biológicas que direccionaron su evolución. Estos profundos cambios obedecen a modificaciones del clima, actividad volcánica, variaciones en los niveles del mar y en las formas del relieve, la influencia humana, entre otras causas. En este contexto, resulta interesante comprender cómo respondieron los organismos vivos a los cambios del medio físico.

Las comunidades vegetales, al ser un componente fundamental de los ecosistemas terrestres en equilibrio con su medio natural, brindan la posibilidad de estudiar los efectos de los cambios ambientales del pasado, y para estudiar el *paleoambiente* o condiciones reinantes del ambiente (clima, suelo, vegetación, etc) en un lugar e intervalo de tiempo determinado, debemos recurrir a las evidencias fósiles. Las plantas rara vez se conservan completas como fósiles, por eso se utilizan otras señales de su presencia y abundancia. En particular, los microfósiles de origen vegetal reciben el nombre de *proxies* cuando son utilizados como indicadores indirectos de la existencia de plantas y de las condiciones paleoambientales de una región. Por lo tanto, para reconstruir las comunidades vegetales del pasado, se pueden utilizar los microfósiles de origen vegetal, de los cuales uno de los más importantes es el *polen*, que es la célula reproductiva masculina de las plantas Fanerógamas (ver Cuadro 1).

El geólogo sueco Ernst Jakob Lennart Von Post, fue el primero en descubrir en 1916 el potencial de la Palinología (ver Cuadro 2), como una herramienta confiable para inferir los cambios ambientales del pasado a partir de la reconstrucción de la vegetación. Esto se debe a que

CUADRO 1: FANERÓGAMAS

Son las plantas que poseen órganos reproductores que pueden reconocerse a simple vista (Strasburger, 2004). En este caso, la flor es la portadora de los órganos sexuales, donde se diferencian el/los Carpelos o Pistilo/s (órgano femenino) que contiene los óvulos en el ovario y el/los Estambre/s (órgano masculino), donde se produce el polen, particularmente en la antera.



Fuente de la imagen: http://www.fisicanet.com.ar/biologia/botanica/ap02_la_flor_reproduccion_sexual.php

Este grupo vegetal se divide en dos clases de plantas: 1) *Gimnospermas*, son aquellas que tienen óvulos al descubierto, es decir no están protegidos por el ovario. Por ejemplo pinos, ciprés, araucaria, cedro, entre otros; y 2) *Angiospermas*, son aquellas plantas cuyos óvulos se encuentran encerrados por el ovario. Por ejemplo lapacho, jacarandá, geranio, rosa, maíz, etc.

el polen posee dos propiedades de gran valor científico: 1) La *especificidad*, se refiere a las combinaciones de forma, tamaño, aperturas y ornamentación de la capa externa - exina - (Fig. 1); que permiten identificar el tipo de planta que le dio origen; y 2) La *capacidad de preservación en el tiempo*, son muy resistentes a la destrucción, gracias a que la exina está constituida por una molécula denominada *esporopolenina*, la cual posee una estructura compleja similar a los plásticos, que le permite preservarse por miles y millones de años en condiciones ambientales particulares.

Es importante destacar que la producción y dispersión de los granos de polen varía según el tipo de polinización (ver Cuadro 3). Por ejemplo, las plantas anemófilas producen grandes cantidades de polen para poder asegurarse la fecundación, mientras que las plantas zoófilas producen menos polen debido a que los animales se encargan de llevar el polen directamente de una flor a otra de la misma especie. Solo una pequeña fracción cumple con su función reproductiva, y el resto cae a la superficie del suelo en forma de "lluvia polínica". Pero antes de alcanzar el suelo, las características topográficas y climáticas de la región condicionan el depósito del polen. Por lo tanto, considerando todos estos factores, la lluvia polínica resulta un reflejo parcial las asociaciones vegetales presentes en un área geográfica.

CUADRO 2: PALINOLOGÍA

Es una disciplina botánica que se dedica al estudio de los granos de polen, esporas (de helechos, hongos y musgos), quistes de algas y otros palinomorfos microscópicos actuales y fósiles. El término fue introducido por Hayde y Williams en 1944 y proviene etimológicamente del griego "*paluno*" que significa desparramar, esparcir o de "*pale*" que designa al polvo o harina y "*logos*", tratado o estudio. La Palinología posee diversas aplicaciones, como a la agronomía, a través de estimaciones de cosecha, detección temprana de patógenos y estudio del contenido polínico en mieles de abejas para su caracterización botánica y geográfica. A la medicina mediante estudios de polen alergógeno e investigaciones forenses. A la ecología y paleoecología, arqueología, entre otras (Moore y Weeb, 1983).

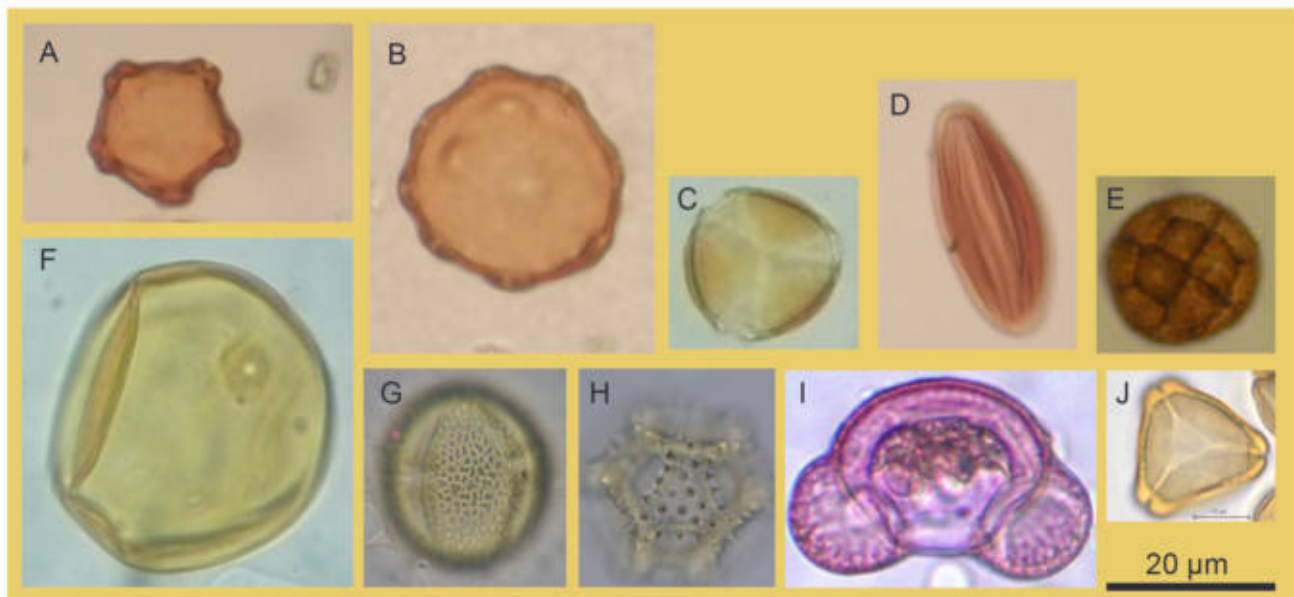


Figura 1. Diversidad de las formas del polen (morfología polínica). **A-F:** Especies autóctonas: **A)** Aliso del cerro (*Alnus acuminata*), **B)** Nogal criollo (*Juglans australis*), **C)** Algarrobo blanco (*Prosopis alba*), **D)** Efedras (*Ephedra* sp.), **E)** Cebil colorado (*Anadenanthera colubrina*), **F)** Maíz (*Zea mays*). **G-J:** Especies alóctonas o introducidas: **G)** Lima (*Citrus aurantium*), **H)** Diente de león (*Taraxacum officinale*), **I)** Pinos (*Pinus* sp.), **J)** Eucalipto (*Eucalyptus* sp.).

CUADRO 3: POLINIZACIÓN

Es la transferencia del grano de polen, desde la antera que lo produjo hasta el estigma del carpelo, donde germina y fecunda los óvulos, que posteriormente formarán las semillas y frutos. La transferencia se puede realizar a través de diferentes agentes, denominados vectores, los cuales pueden ser abióticos, como el viento y el agua, o bióticos, a través de animales (insectos, aves, murciélagos, etc.). De acuerdo al vector de polinización al que esté adaptada la flor, las plantas se clasifican en: *anemófilas* (viento), *hidrófilas* (agua) y *zoófilas* (animales). Esto hace que, tanto las características físicas y morfológicas de las

flores y granos de polen, como la producción polínica, sean marcadamente diferentes (Proctor *et al.*, 1996).

Planta anemófila



Planta zoófila



Fuente de las imágenes: <http://es.wikipedia.org/wiki/Polinización>

INTERPRETACIÓN DEL REGISTRO POLÍNICO FÓSIL

El objeto de estudio es el conjunto de asociaciones polínicas fósiles, y su interpretación se basa en el conocimiento de la composición y distribución de las comunidades vegetales actuales. Por ello, el principio que rige en los estudios paleoambientales es el del uniformitarismo metodológico o "Actualismo", el cual se basa en la premisa de que los procesos ecológicos que operan actualmente son los mismos que operaron en el pasado. Partiendo de esta base de conocimiento, para poder interpretar un registro polínico fósil, se aplica una metodología de reconstrucción llamada *análogos modernos*. Estos permiten comparar una asociación polínica fósil con un conjunto de asociaciones modernas (Overpeck *et al.*, 1985). Razonando por analogía, la identificación de un conjunto de propiedades compartidas, es utilizada para inferir que otras también lo son. Así, se establece una relación causal entre la asociación polínica recolectada en un sitio y la vegetación actual. Este concepto se traslada a la relación entre una asociación polínica fósil y la vegetación que le dio origen (Jackson y Williams, 1994). Se interpreta entonces, que la asociación de plantas fósiles tiene sus análogos modernos y en consecuencia comparten las condiciones ambientales (fundamentalmente climáticas) en las cuales se desarrollan (Fig. 2). Por ejemplo, la vegetación de las Yungas, tiene una gran diversidad de árboles, arbustos y hierbas, que en la lluvia polínica se encuentra parcialmente representada. Esta asociación polínica actual, cuando está presente en el registro fósil, nos

permite interpretar por analogía que la asociación palinológica estudiada representa una comunidad vegetal característica de las Yungas y además inferir las condiciones ambientales en las cuales se desarrollaron.

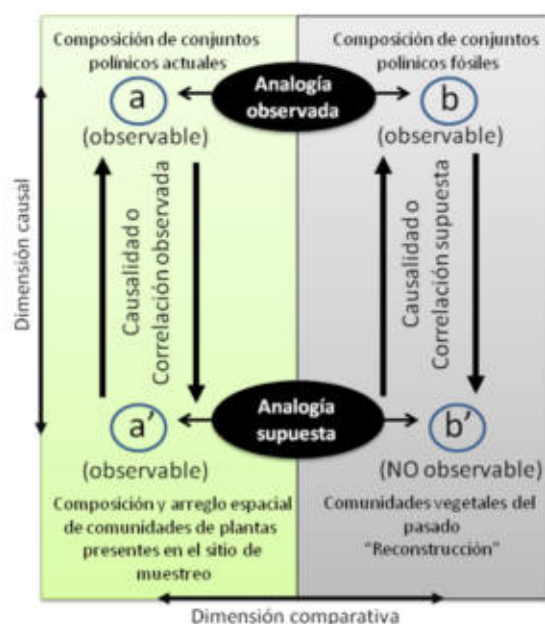


Figura 2. Diagrama esquemático de la lógica del razonamiento por analogía (modificado de Jackson y Williams, 2004).

GEOCRONOLOGÍA Y ARCHIVOS PALEOAMBIENTALES

Para poder conocer en qué momento ocurrieron los cambios, debemos ubicarnos en la escala de tiempo geológico (Fig. 3). Nos vamos a enfocar en el último período geológico, el Cuaternario, ya que es en estos depósitos donde se han detectado con mayor precisión los cambios ambientales, además se trata del tiempo de dominio de las plantas Fanerógamas, especialmente las Angiospermas. El Cuaternario es el período del Cenozoico que empezó hace 2.500.000 años. Se divide en dos épocas geológicas: Pleistoceno, la primera y más extensa, caracterizada por los ciclos de glaciaciones e interglaciaciones y la segunda, el Holoceno, que abarca los últimos 10.000 años de la historia terrestre hasta nuestros tiempos.

Algunos depósitos geológicos cuaternarios presentan determinadas características que favorecen la preservación de los granos de polen en el tiempo. Estos depósitos se originan en *ambientes sedimentarios* particulares, que son aquellos lugares sobre la superficie terrestre donde se acumulan sedimentos y se definen por una combinación física, química y biológicamente diferente a las zonas adyacentes. Se caracterizan por ser anaeróbicos (no contienen oxígeno) y ácidos, lo que implica que los procesos de deterioro por oxidación sean lentos y la actividad microbiológica sea baja, evitando la descomposición del polen y la materia orgánica en general. Ejemplos de este tipo de ambientes son los sedimentos

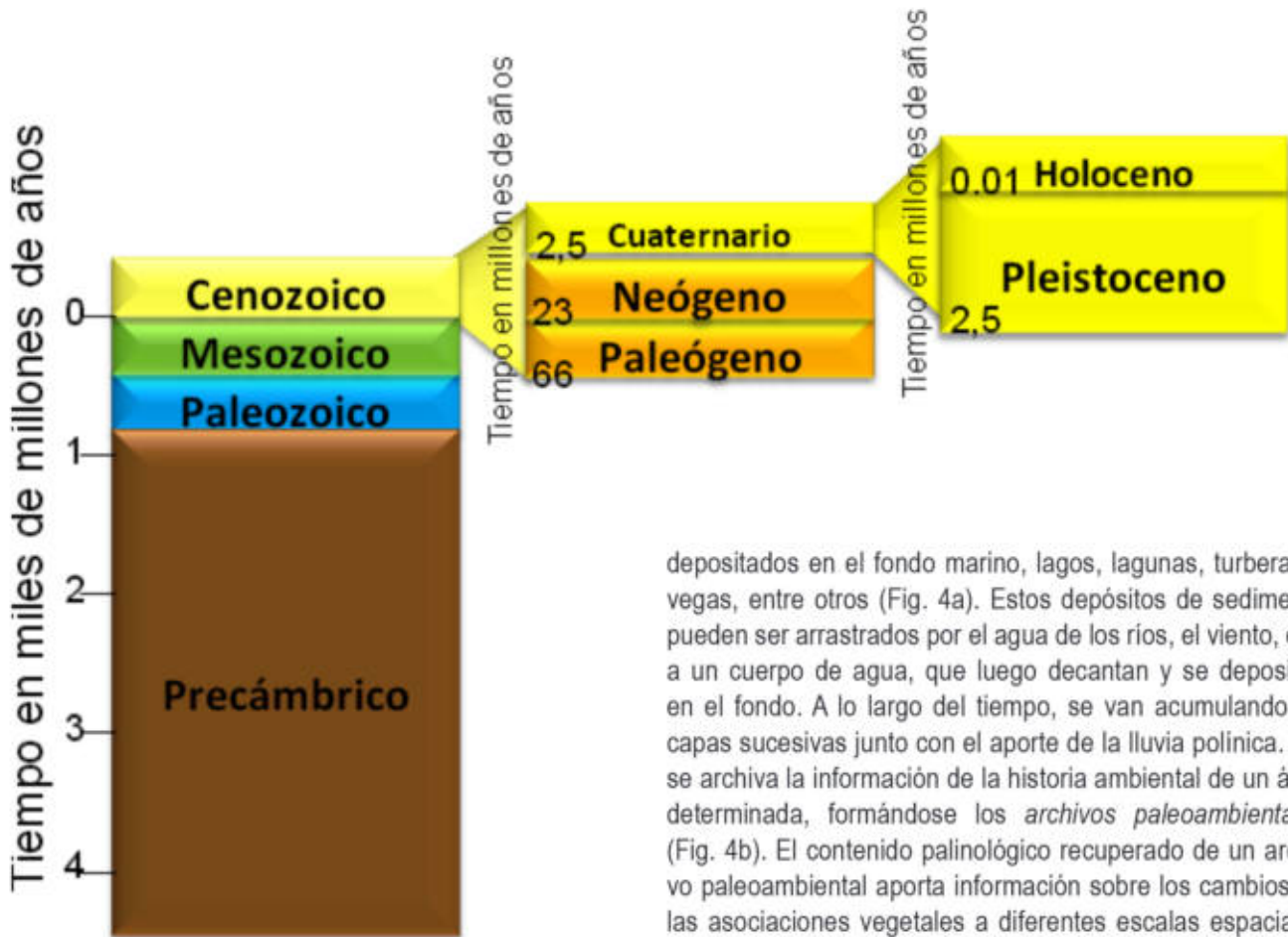


Figura 3. Escala general de tiempo geológico.

depositados en el fondo marino, lagos, lagunas, turberas y vegas, entre otros (Fig. 4a). Estos depósitos de sedimento pueden ser arrastrados por el agua de los ríos, el viento, etc, a un cuerpo de agua, que luego decantan y se depositan en el fondo. A lo largo del tiempo, se van acumulando en capas sucesivas junto con el aporte de la lluvia polínica. Así se archiva la información de la historia ambiental de un área determinada, formándose los *archivos paleoambientales* (Fig. 4b). El contenido palinológico recuperado de un archivo paleoambiental aporta información sobre los cambios de las asociaciones vegetales a diferentes escalas espaciales y temporales. En la figura 5 se presenta un esquema de la formación de un archivo paleoambiental.

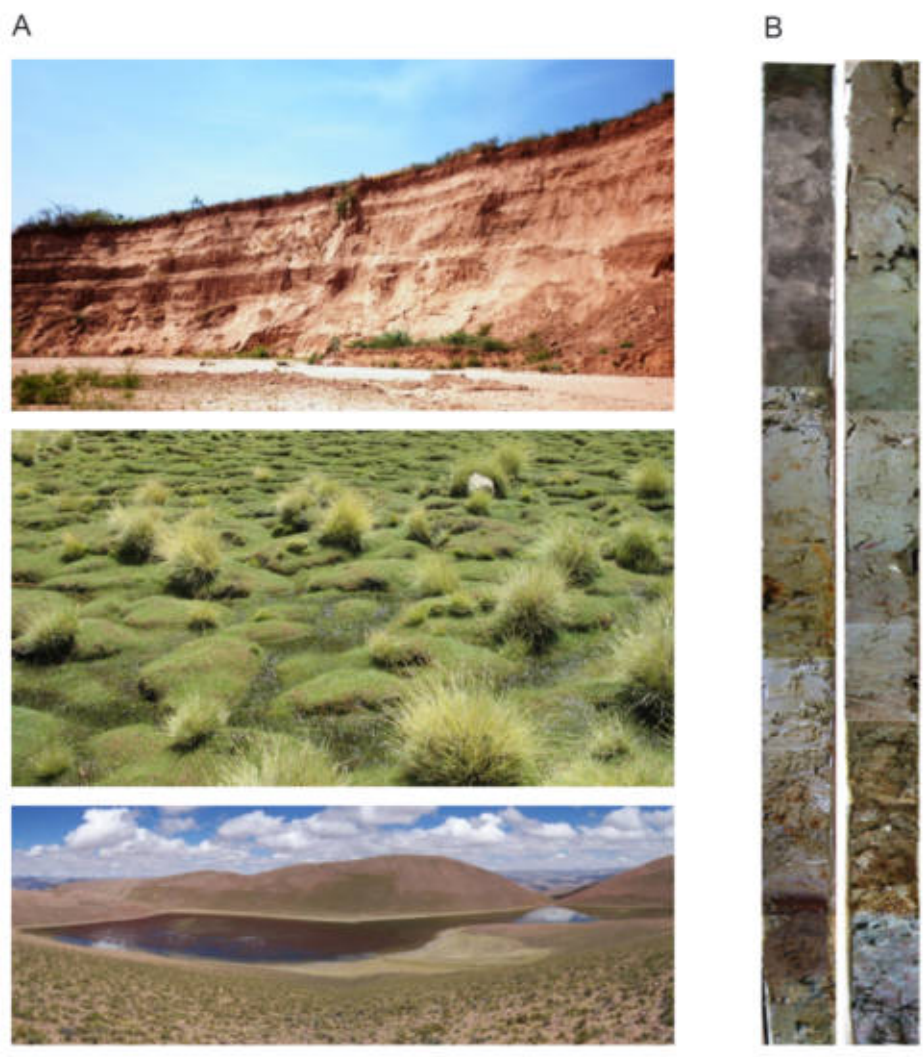


Figura 4. A) Ambientes sedimentarios. 1- Perfil aluvial. 2- Vega o turbera altoandina. 3- Laguna. B) Archivo paleoambiental, ejemplo de un testigo sedimentario "lacustre".

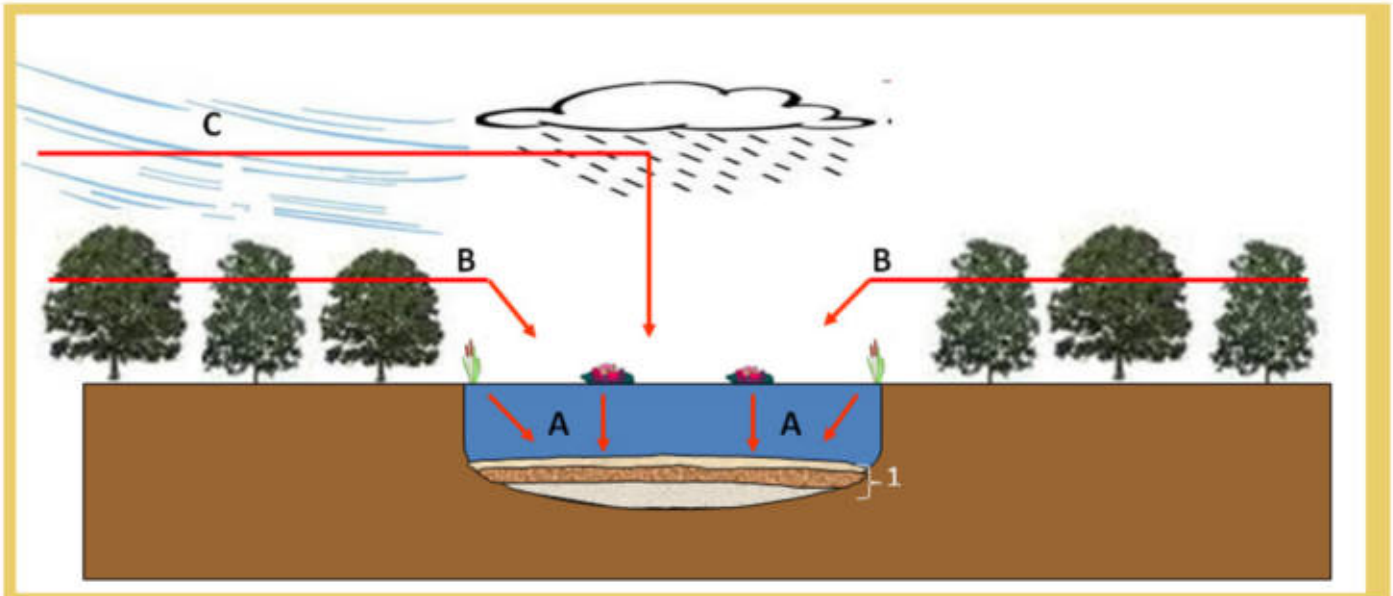


Figura 5. Ejemplo de la formación de un archivo paleoambiental lacustre y fuentes vegetales que aportan a la lluvia polínica (Janssen, 1973). 1- Acumulación de sedimentos. A- Fuentes locales, son aquellas ubicadas a una distancia de 200 m (comunidades vegetales acuáticas, semi-acuáticas, palustres, márgenes litorales). B- Fuentes Regionales, se encuentran a una distancia de 2 km a 200 km (vegetación dominante que compone el paisaje regional, ej. Bosque). C- Fuentes Extraregionales, provienen de más de 200 km (transporte de larga distancia de diferentes unidades de vegetación).

Pero, ¿cómo se determina la edad de los depósitos donde encontramos polen? Existen diversos métodos para datar o determinar la edad. Uno de los más utilizados en palinología del Cuaternario es el método de datación por carbono 14 (C^{14}). El método fue descubierto por el químico estadounidense William Frank Libby en 1949. El principio en el que se basa es sencillo (Fig. 6): los rayos cósmicos del sol entran en la atmósfera y reaccionan con el Nitrógeno 14 (N^{14}) convirtiéndolo en C^{14} que es radiactivo. Este se mezcla con el carbono común, el C^{12} , y se combina con el Oxígeno para formar dióxido de carbono (CO_2). Posteriormente, los seres vivos absorben ese CO_2 , por lo que contienen una proporción constante de C^{14}/C^{12} . Cuando mueren, cesa la absorción de átomos de carbono y comienza a descender su concentración por desintegración radioactiva, transformándose el C^{14} nuevamente en N^{14} . Ahora bien, el fundamento para la datación se basa en el cambio producido en dicha proporción. La relación $^{14}C/^{12}C$ se mide con un acelerador de partículas y se compara con la emisión de una muestra que contiene cantidades conocidas de ^{14}C . De esta manera se puede calcular el tiempo que ha pasado desde la muerte del organismo, con un máximo de antigüedad de 80.000 años. Más allá de este límite de edad, el método pierde fiabilidad por que el margen de error es demasiado grande. Por lo tanto para datar muestras de mayor antigüedad se debe recurrir a otros métodos de datación. Otro aspecto a tener en cuenta es que la radiación cósmica no ha sido constante a través del tiempo geológico, por lo que el contenido de C^{14} en la atmósfera ha ido variando. Por ello, se realizan cálculos a través de programas especiales que corrigen los resultados de las dataciones. A este procedimiento se lo conoce como calibración y transforma las edades radiocarbónicas en años calendario o civiles. Cuando las edades no están calibradas se reportan como años Antes del Presente (AP), haciendo referencia a la cantidad de años antes del año de descubrimiento del método. En caso contrario se aclara con la abreviatura "cal", por ejemplo 5.000 años cal AP. Así, con la ayuda de un conjunto de muestras datadas por C^{14} , es posible estimar la geocronología de una secuencia estratigráfica.

Entonces, analizando el contenido polínico de una secuencia estratigráfica, cuya edad conocemos, podemos establecer la evolución en el tiempo de los cambios del paisaje vegetal de un área geográfica.

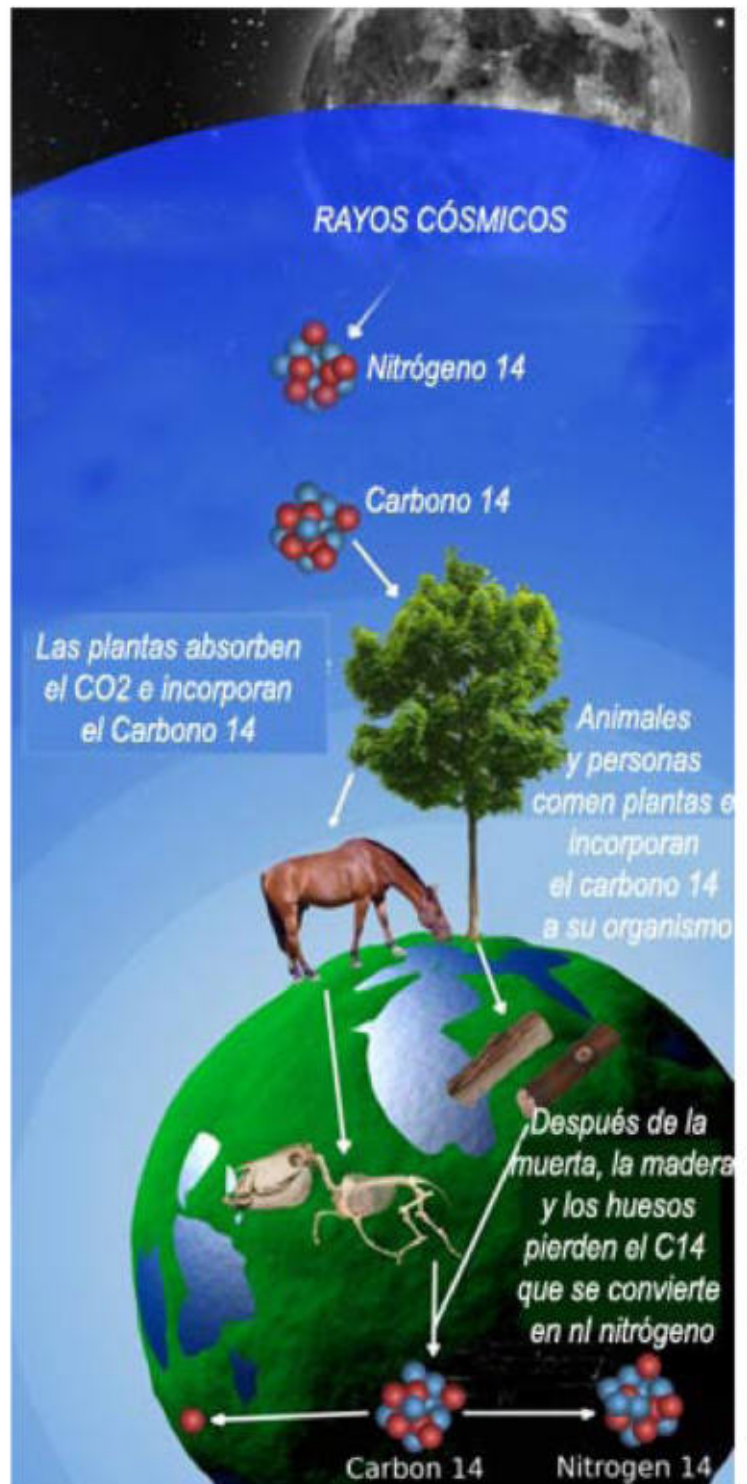


Figura 6. Esquema de la formación del C^{14}
Fuente: www.ciencias.es.com

LOS ECOSISTEMAS DE MONTAÑA COMO SENSORES AMBIENTALES

Los ecosistemas de la región andina del noroeste argentino ofrecen un buen escenario para investigar la historia paleoambiental durante el Periodo Cuaternario. Estos ecosistemas se caracterizan por su fragilidad ambiental puesto que son sensibles a pequeñas variaciones de temperatura y humedad. Como consecuencia, pueden inducir cambios en las asociaciones vegetales o variaciones en su distribución y causar la migración a corta distancia a lo largo de las laderas de las montañas. También aportan señales a gran escala de cómo fueron los patrones de circulación atmosférica del pasado, debido a que el polen puede transportarse a largas distancias desde la fuente emisora (planta productora) hasta que se deposita. Por otra parte, las perturbaciones causadas por las actividades del hombre, como el uso sin manejo sostenible de las fuentes de agua (por ejemplo los humedales), provocan cambios ecológicos drásticos sobre las comunidades acuáticas y modificaciones mineralógicas del agua. Otras evidencias de impacto de la actividad humana sobre el paisaje es la quema de pastos y, en general, la desertificación; y es en los depósitos sedimentarios donde todas estas problemáticas quedan guardadas como en las hojas de un libro. Por eso, entre los diferentes ecosistemas, los de montaña se destacan como muy buenos sensores ambientales.

¿CÓMO TRABAJAMOS?

Un trabajo de esta naturaleza, se realiza en varias etapas (Fig. 7). El primer paso consiste en los trabajos de campo, que implica conocer la composición florística regional y la actual distribución espacial de las comunidades vegetales. Por lo tanto, entre las tareas que se desarrollan, se incluye el relevamiento de la vegetación, especialmente de aquellas en flor (para extracción del polen contenido en las anteras, ver cuadro 1) y la aplicación de técnicas de muestreo de los sedimentos superficiales, cuyo propósito es estudiar la relación entre el polen que contienen estos depósitos y las plantas que lo producen. Por otra parte, se debe obtener el archivo paleoambiental, mediante perforaciones en lagunas o turberas, o bien por toma de muestras de perfiles expuestos de barrancas, terrazas aluviales, o en otros lugares donde las

acumulaciones de depósitos sedimentarios puedan ser observados en superficie. Luego, en el laboratorio se procesa el material en flor colectado, para elaborar una colección de referencia que ayude a identificar tipos polínicos fósiles a través de la comparación. También se realiza una descripción de los estratos o capas del testigo sedimentario (archivo paleoambiental). Las muestras de sedimento superficial y del registro fósil se someten a un procesamiento físico-químico para aislar y concentrar los granos de polen. Se elabora un preparado sobre un portaobjetos, que lleva pequeñas cantidades de agua, glicerina, colorante y un sellador, para la observación en el microscopio óptico con diferentes aumentos. Se identifican y contabilizan los diferentes granos de polen presentes en la muestra y con los datos obtenidos se realiza un análisis estadístico que se presentan en gráficos llamados diagramas polínicos. Estos gráficos reflejan la composición de las asociaciones vegetales del pasado y cómo varió la proporción, concentración o tasa de depósito de polen de cada especie en el tiempo en un lugar determinado. Por lo tanto, nos permiten inferir indirectamente los cambios de las condiciones ambientales.

¿POR QUÉ CONOCER LA VEGETACIÓN DEL PASADO?

A partir de la reconstrucción de la vegetación, es posible interpretar cuales fueron los sucesos que forzaron los procesos de cambios en las asociaciones vegetales. No obstante, se deben integrar de otras fuentes de información (como la sedimentología, mineralogía, geoquímica, entre otras), que ayuden a determinar las causas del cambio, ya que las mismas pueden deberse tanto a eventos propios de la dinámica de los sistemas naturales, como a eventos externos, por ejemplo acontecimientos tectónicos, condiciones climáticas extremas (sequías prolongadas, inundaciones) y la intervención humana. Como vemos, la interpretación de los sucesos paleoambientales ocurridos en la naturaleza es un aporte para entender el presente y predecir futuros fenómenos ambientales en un área geográfica a diferentes plazos temporales. Por ello, las investigaciones paleoambientales proveen información importante para poder tomar acciones adecuadas para el manejo y desarrollo sustentable de los ecosistemas actuales y en particular, constituyen una fuente de investigación aplicada, por ejemplo al estudio de conservación de humedales.

TRABAJOS DE CAMPO

Estudios de la vegetación regional
Muestreos de lluvia polínica de superficie



Perforaciones: Obtención del
Archivo Paleoambiental



TRABAJOS DE LABORATORIO

TRABAJOS DE MICROSCOPIA



Conteo



Aislamiento de los granos de polen

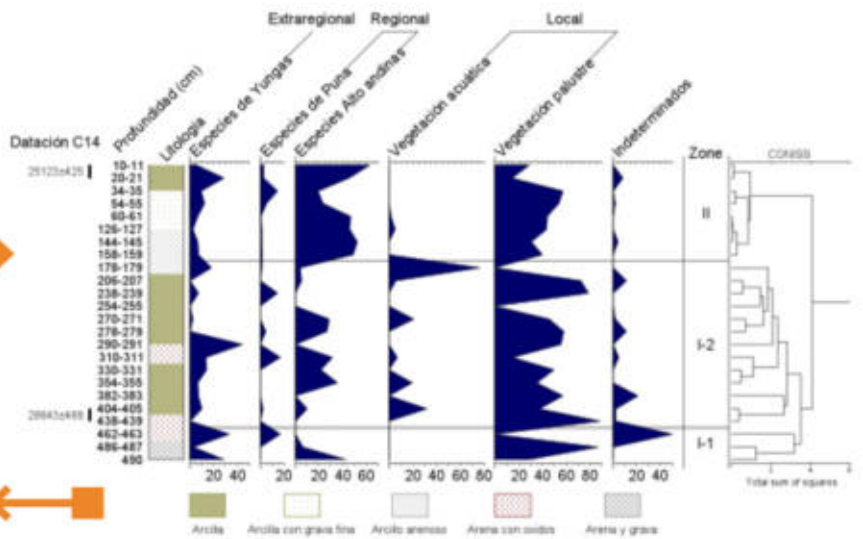
Estudio de los sedimentos



TRABAJO DE GABINETE



Resultados (Diagrama polínico)



DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Figura 7. Esquema de las etapas de la investigación

CUADRO 4: CRONOLOGÍA ARQUEOLÓGICA DEL NOA

El Noroeste Argentino se pobló inicialmente con grupos cazadores-recolectores (Aschero, 2000) a fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno (12.000 a 10.000 AP). Se trataba de pequeñas bandas predadoras cuyo impacto en el ambiente resultaba muy poco significativo. Con el correr de los milenios se desarrollaron nuevos grupos sociales que ensayaban el cultivo de vegetales y el manejo de algunos de los animales cazados, por ejemplo el guanaco. Finalmente surgieron sociedades agro-pastoriles en gran parte del NOA (aproximadamente 4000 AP), cuyo impacto en el ambiente fue mucho más notorio (remoción de vegetación natural, incorporación de vegetales no locales, quema de pastizales).

Las sociedades agrícolas del NOA presentan dos grandes etapas: las sociedades aldeanas (Albeck, 2000), también conocidas como "Formativas" o "Tempranas" (desde el 3000 al 1000 AP) y las sociedades complejas de los Desarrollos Regionales (Tarragó, 2000) o "Tardías" (desde el 1000 AP hasta la anexión al Imperio Incaico). A éstas sigue la etapa incaica (1430 – 1536 d. C.) y luego la hispana o colonial (1536 – 1816 d. C.). Cada uno de estos bloques históricos presenta particularidades en cuanto al manejo e impacto en el ambiente, siendo significativo el cambio operado en el paisaje por las sociedades aldeanas, considerando su modo extensivo de ocupación espacial con fines productivos.

A



B

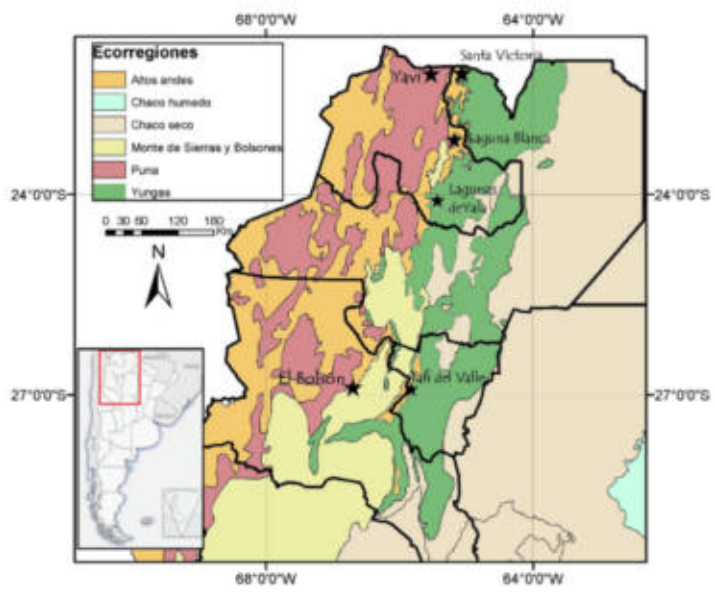


Figura 9. Pueblo viejo de Tucute, Puna jujeña **A)** Recintos habitacionales. **B)** Andenes de cultivo.

RECONSTRUCCIONES DEL PAISAJE Y EL CLIMA EN EL NOA

En el Laboratorio de Palinología de la Facultad de Ciencias Agrarias/Universidad Nacional de Jujuy, se desarrollan trabajos de investigación con enfoque interdisciplinario, que apuntan a responder interrogantes sobre los cambios del paisaje, el clima y del uso de la tierra por los grupos humanos en diferentes contextos naturales y culturales en las regiones del NOA y Chaco. La mayoría de los registros paleoambientales se encuentran en los ambientes áridos y semiáridos de la región andina de las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca, pues son lugares donde el polen se preserva mejor.

El conocimiento actual sobre los cambios de vegetación durante el Cuaternario de la región, abarca diferentes lapsos de tiempo. Para el Pleistoceno Superior la información es escasa, ya que los registros están restringidos a unos pocos sitios (Schäbitz *et al.*, 2001, Torres, 2010), mientras que para el Holoceno los registros son más abundantes (Lupo, 1990, Lupo 1998, Lupo *et al.*, 2006, Cruz, 2012, entre otros). Si bien para este último período hay mayor información disponible, la variabilidad climática del Holoceno, es aún un tema de amplia discusión. Por otra parte, existe un consenso general en considerar



que a lo largo de este periodo los asentamientos humanos han sido los protagonistas de los procesos de modificación del paisaje en la región. Las interpretaciones de las investigaciones realizadas en diferentes sitios del NOA (Fig. 10) se basan en las relaciones de aumentos y disminución de las cantidades de polen de especies del Bosque de Yungas, Pastizal (puneño/altoandino), Estepa puneña y Monte. En la figura 11 se presenta una síntesis sobre las reconstrucciones del paisaje para los últimos 25.000 años AP, donde además se muestra la tendencia general de los cambios climáticos.

Figura 10. Mapa de ubicación de los sitios estudiados.

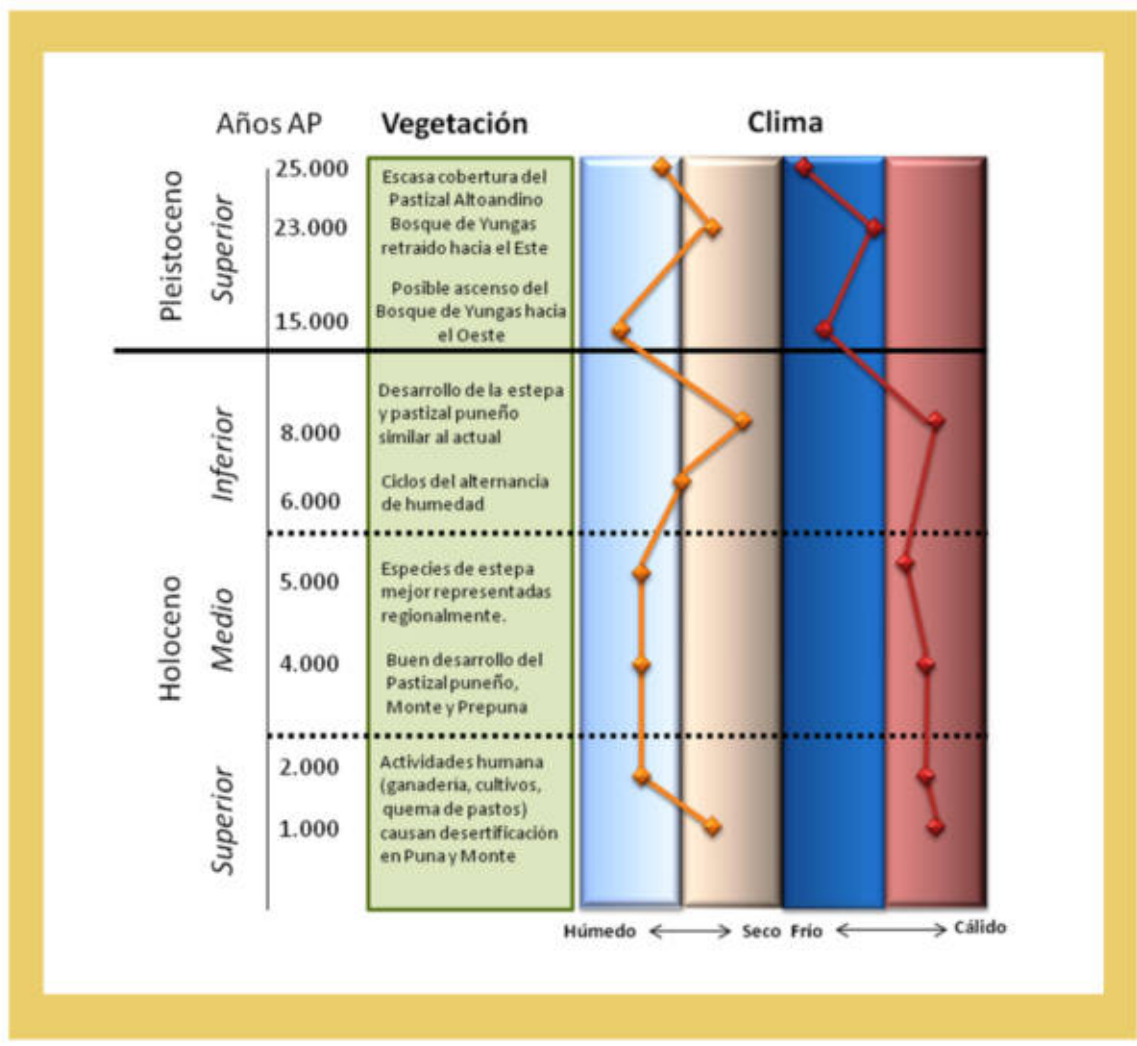


Figura 11. Reconstrucción de la vegetación y el clima en el NOA.

Literatura Citada

- Albeck, M. E. La vida agraria en los Andes del Sur. Nueva Historia Argentina Tomo I:187-228. Editorial Sudamericana.
- Aschero, C. El poblamiento del territorio. Nueva Historia Argentina Tomo I: 17-60. Editorial Sudamericana.
- Braun Wilke, R. H. 1991. Plantas de interés ganadero de Jujuy y Salta. Noroeste argentino. Junta Nacional de Carnes. Buenos Aires. 309 pp.
- Cruz, A. 2012. Los cambios del paisaje a través de la vegetación en el valle del Bolsón (Belén, Provincia de Catamarca). Estudio paleopalinológico. Tesis de grado. Universidad Nacional de Jujuy. 61 pp.
- Jackson, S. T. y J. W. Williams. 2004. Modern Analogs in Quaternary Paleoecology: Here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 32: 495 -537.
- Janssen, C.R. 1973. Local and regional pollen deposition. In: H.B.J. Gordon & R.G. West (eds.) *Quaternary plant ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford. 31-42 pp.
- Kuznar, L. A. 1993. Mutualism between *Chenopodium*, herd animals, and herders in the South Central Andes. *Mountain Research and Development*. Vol. 13: 257-265.
- Lupo, L. C. 1990. Palinología de una secuencia del Holoceno en el valle de Tafí. Provincia de Tucumán, Argentina. *Facena* 8: 87-98.
- 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. Tesis Doctoral. Bamberg, Alemania. 87 pp.
- Lupo, L. C., M. M. Bianchi, E. Aráoz, R. Grau, CH. Lucas, R. Kern, M. Camacho, W. Tanner y M. Grosjean. 2006. Climate and human impact during the past 2000 years as recorded in the Lagunas de Yala, Jujuy, northwestern Argentina. *Quaternary International*. 158: 30-43.
- Lupo, L. C., A. C. Sánchez, N. Rivera y M. E. Albeck. 2010. Primeras evidencias palinológicas de cultivo en pueblo viejo de Tucute. Periodo Tardío de la puna de Jujuy: Casos de Estudio en la Región Andina Argentina. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Catamarca. Capítulo Siete: 120-131.
- Moore, P. D. y J. A. Weeb. 1983. *An illustrated guide to pollen analysis*. Londres. 133 pp.
- Overpeck, J. T., T. III Webb y I. C. Prentice. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* 23: 87 - 108.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press. Portland, Oregon. 479 pp.
- Schäbitz, F., L. C. Lupo, J. A. Kulemeyer y J. J. Kulemeyer. 2001. Variaciones en la vegetación, el clima y la presencia humana en los últimos 15.000 años en el borde oriental de la puna, provincias de Jujuy y Salta, noroeste argentino. *APA. Publicación especial* 8: 155-162.
- Strasburger, E. 2004. *Tratado de Botánica*. 35° ed. alemana. Omega. Barcelona. 1152 pp
- Tarragó, M. Chacras y pukara. *Desarrollos sociales tardíos*. Nueva Historia Argentina Tomo I : 257-300. Editorial Sudamericana.
- Torres, G. 2010. Estudio de los cambios del paisaje a través de las comunidades vegetales de alta montaña en el sector nororiental de la puna jujeña, Tesis de grado. Universidad Nacional de Jujuy. 66 pp