

**Estudio de las briofitas de turberas de Tierra del Fuego  
(Argentina) desde el Último Máximo Glacial a la actualidad y su  
relación con las fluctuaciones climáticas y ambientales**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

**María Adolfina Savoretti**



**Director: Dr. Juan Federico Ponce**

**Director: Dr. Fernando Omar Zuloaga**

**2018**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**



**Estudio de las Briofitas de turberas de Tierra del Fuego (Argentina) desde el  
Último Máximo Glacial a la actualidad y su relación con las fluctuaciones  
climáticas y ambientales**

**Resumen**

En la presente tesis doctoral se da a conocer el contenido de macrorrestos de briofitas recuperado de testigos de turberas ubicadas en las localidades Estancia Harberton y Punta Moat, sureste de la provincia de Tierra del Fuego, Argentina. Se estudió estratigráfica y cuantitativamente el cambio de la composición de los taxones de briofitas y su relación con los cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Las edades basales son 19.445 años cal. A.P. para E. Harberton y 10.226 años cal. A.P. para P. Moat. Se reconocieron 25.139 macrorrestos vegetales: 17.155 de briofitas, de las cuales 16.797 fueron asignadas a musgos, 358 a hepáticas y 7.984 a plantas vasculares. A su vez, se identificaron restos de invertebrados (288), algas (1), líquenes (24) y de carbón vegetal producto de paleoincendios (279). Se han identificado macrorrestos de briofitas pertenecientes a las Divisiones Bryophyta y Marchantiophyta. Entre las Bryophyta, se han reconocido 2 Clases (Sphagnopsida y Bryopsida), 6 Órdenes, 9 Familias (Sphagnaceae, Grimmiaceae, Dicranaceae, Ditrichaceae, Meesiaceae, Bryaceae, Plagiotheciaceae, Hypnaceae, Amblystegiaceae), 11 géneros y 8 especies. Entre las Marchantiophyta, se reconoció una Clase (Jungermanniopsida), 1 Orden, 3 Familias (Adelanthaceae, Cephaloziellaceae, Blepharidophyllaceae), 3 géneros y 2 especies. Las especies de briofitas se han reconocido formando diferentes asociaciones vegetales en las turberas de Tierra del Fuego en los últimos 20.000 años cal. A.P. Los macrorrestos vegetales estudiados presentan buena preservación y corresponden a taxones actuales. Por lo que, a partir del conocimiento de la brioflora actual y de las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan, se ha podido utilizar a los taxones para realizar inferencias paleoambientales. De esta manera se ha logrado establecer en ambas turberas una secuencia evolutiva conformada por tres ambientes principales: lacustre-fluvial periglacial inicial, minerotrófico y finalmente ombrotrófico. A partir de los resultados de los análisis de agrupamiento de los restos vegetales (briofitas, plantas vasculares, algas y líquenes) preservados en los testigos estudiados se han podido registrar cambios composicionales que se han vinculado con los principales cambios climáticos reconocidos durante el Tardiglacial y Holoceno para dos ambientes

diferentes del área de estudio. Las interpretaciones surgidas son en gran medida correlacionables con interpretaciones generadas a partir de estudios polínicos llevados a cabo por otros autores. Estos resultados demuestran que el estudio de los macrorrestos vegetales y en particular de briofitas en turberas son de gran relevancia en las interpretaciones paleoclimáticas/paleoambientales del Cuaternario y demuestran ser un excelente complemento a los estudios basados en otros proxies.

Palabras clave: macrorrestos vegetales, musgos, hepáticas, turberas, Cuaternario, Tierra del Fuego.

**A study of bryophytes from peatlands of Tierra del Fuego (Argentina), from Last  
Glacial Maximum to the present, and their relations with climate and  
environmental fluctuations**

**Abstract**

The content of bryophyte macroremains recovered from peatlands cores found in the localities of Estancia Harberton and Punta Moat, southeastern Tierra del Fuego, Argentina, is described. The change in the composition of the bryophyte taxa and its relationship with paleoenvironmental and paleoclimatic changes was studied stratigraphically and quantitatively. The basal ages for E. Harberton is of 19,445 yrs. cal. B.P. and 10,226 yrs. cal. B.P. for P. Moat. A total of 25,139 plant macroremains were counted: 17,255 bryophytes, of which 16,797 were assigned to mosses, 358 to liverworts and 7,984 to vascular plants. Remains of invertebrates (288), algae (1), lichens (24) and charcoal caused by paleo-fire (279) were also counted. Bryophytes macroremains belonging to the Bryophyta and Marchantiophyta Divisions have been identified. Among the Bryophyta, 2 Classes (Sphagnopsida and Bryopsida), 6 Orders, 9 Families (Sphagnaceae, Grimmiaceae, Dicranaceae, Ditrichaceae, Meesiaceae, Bryaceae, Plagiotheciaceae, Hypnaceae, Amblystegiaceae), 11 genera and 8 species have been recognized. Among the Marchantiophyta, 1 Class (Jungermanniopsida), 1 Order, 3 Families (Adelanthaceae, Cephaloziellaceae, Blepharidophyllaceae), 3 genera and 2 species were recognized. The bryophyte species have been recognized being part of different plant associations in the peatbogs of Tierra del Fuego in the last 20,000 yrs. cal. B.P. The studied plant macroremains show good preservation and belong to extant taxa. So from the knowledge of extant bryoflora and the environmental conditions under which they occur, it has been possible to use these taxa to make paleoenvironmental inferences. An evolutionary sequence consisting of three main environments has been established in both bogs: initial periglacial lacustrine-fluvial, minerotrophic and finally ombratrophic. The results of the cluster analysis of plant macroremains (bryophytes, vascular plants, algae and lichens) allow to identify compositional changes that have been linked to the main climatic changes recognized during the Tardiglacial and Holocene intervals for two different environments in the study area. The results are largely correlated with those from pollen studies carried out by other authors. This

thesis shows that the study of plant macroremains and in particular bryophytes in peatbogs are of great relevance in palaeoclimatic / paleoenvironmental interpretations of the Quaternary and prove to be an excellent complement to studies based on other proxies.

Key words: plant macroremains, bryophytes, peatlands, Quaternary, Tierra del Fuego.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo expresar mi profundo agradecimiento a mis directores de tesis Juan Federico Ponce y Fernando Omar Zuloaga quienes confiaron en mí para la realización de esta tesis doctoral.

Este trabajo fue financiado por una beca doctoral de CONICET. Agradezco a mis directores de beca Ari Iglesias y Raúl Pózner por su ayuda durante el desarrollo de mis estudios.

Mi agradecimiento a los jurados Ana María Borromei, María Magdalena Schiavone y Enrique Fucks por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron a este manuscrito.

Agradezco profundamente a María Magdalena Schiavone, Juan Larraín y Guillermo Suárez por sus valiosas y esenciales enseñanzas sobre briología.

A Marcos Echeverría por compartir sus conocimientos sobre metodología de macrorrestos vegetales y su ayuda en el análisis de datos.

A Soledad Candel por su calidez humana, su importante colaboración en las tareas de campo, además de sus valiosas observaciones y comentarios durante el desarrollo del manuscrito de esta tesis.

Agradezco a Cristina San Martín, Ignacio Magnères, Ramiro López, Francisco Zangrando y Fernando Santiago por su ayuda durante las salidas de campo.

A Carolina De León Valdebenito por su ayuda en la comprensión de aspectos ecológicos de las turberas del extremo sur de América del Sur.

A Christian Zanotti por su colaboración en el procesado de las muestras y en la determinación del material vegetal actual.

A Carolina Guerreiro por su ayuda constante en las diversas tareas cotidianas.

A Maricel Centi Ferrei por su colaboración en la búsqueda de información sobre briofitas actuales y por sus ilustraciones.

A Mihai Tomescu, Alex Bippus e Ignacio Escapa por su apoyo y enseñanzas del quehacer científico a lo largo de este camino.

A Viviana Barreda y Luis Palazzi por siempre brindarme consejos y recomendaciones profesionales.

A todos y cada uno de los integrantes del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA- CONICET), especialmente a mis compañeros de sala y a mis amigos que me acompañaron y apoyaron en la realización de este trabajo.

A los becarios del Laboratorio 73 del Museo Argentino de Ciencias Naturales por ayudarme y acompañarme siempre.

A Fernando Starkloff, Marilén Fernández y Esmeralda Ponce por su cálida compañía durante mis estadías en Ushuaia.

A mi familia y amigos por acompañarme y alentarme siempre.

Agradezco muy especialmente a Damián Andrés Fernández por su apoyo y ayuda incondicionales.

---

*Carátula. Ilustraciones científicas de Sphagnum magellanicum en grafito sobre alto impacto, Sanionia uncinata y Dicranoloma sp. en grafito sobre papel “registro exacto”, realizadas por Maricel Centi Ferrei. Diseño realizado por Marcelo Moreno.*

A mis papás Mónica y Gustavo

-.-.-.-.-.-.-.-.-.-.-.-.-.-.-

.-. Índice .-.

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	3
<b>Agradecimientos</b> .....	5

**CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN**

<b>I.1. Introducción</b> .....	13
<b>I.2. Las briofitas: aspectos generales</b> .....	14
<b>I.3. Las briofitas como indicadores de ambientes</b> .....	15
<b>I.4. Definición del objeto de estudio: macrorrestos cuaternarios de briofitas</b> .....	17
<b>I.5. Área de estudio</b> .....	18
Isla Grande de Tierra del Fuego .....	19
Canal Beagle .....	25
<b>I.6. Objetivos</b> .....	26
Objetivos generales .....	26
Objetivos particulares .....	27
<b>I.7. Hipótesis de trabajo</b> .....	28

**CAPÍTULO II. ANTECEDENTES**

<b>II.1. Estudios paleobriológicos cuaternarios en el sur de Sudamérica</b> .....	29
<b>II.2. Antecedentes geológicos y paleoecológicos</b> .....	33
Historia glacial del Canal Beagle desde el Último Máximo Glacial hasta la actualidad .....	33

Historia de la vegetación vascular en Canal Beagle luego del Último Máximo Glacial. ....	36
<b>II.3. Los ecosistemas de turberas. ....</b>	<b>41</b>
Caracterizaciones y criterios de clasificación. ....	42
El género <i>Sphagnum</i> . ....	44
Factores que limitan el desarrollo de <i>Sphagnum</i> . ....	47
Absorción adaptativa de Nitrógeno. ....	48
Competencia de <i>Sphagnum</i> con plantas vasculares en cojín. ....	50
Factores que favorecen el crecimiento de plantas vasculares en las turberas. ....	51
Clasificación de las turberas de Tierra del Fuego. ....	53
Comunidades briológicas de turberas de Tierra del Fuego. ....	58

### CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS

<b>III.1. Muestreo de la vegetación briológica actual. ....</b>	<b>59</b>
<b>III.2. Obtención de testigos. ....</b>	<b>62</b>
<b>III.3. Localidades de las turberas en estudio. ....</b>	<b>63</b>
<b>III.4. Técnicas de laboratorio. ....</b>	<b>69</b>
<b>III.5. Procesamiento físico de las submuestras. ....</b>	<b>71</b>

<b>III.6. Digitalización del registro de macrorrestos.</b>	72
<b>III.7. Cuantificación de macrorrestos.</b>	74
<b>III.8. Determinación de macrorrestos.</b>	76
<b>III.9. Análisis de datos y representación de resultados.</b>	77

## CAPÍTULO IV. RESULTADOS

<b>IV. 1. Vegetación actual de las turberas Harberton, Moat y Río Turbio.</b>	78
<b>IV. 2. Diversidad briológica de macrorrestos de los testigos Harberton 3 (HB3) y Moat 4 (Mo4).</b>	84
<b>Descripciones de las briofitas de los testigos Harberton 3 y Moat 4</b>	88
<i>Sphagnum magellanicum</i>	88
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	90
<i>Sphagnum falcatulum</i>	91
<i>Racomitrium geronticum</i>	91
<i>Campylopus</i> sp.	92
<i>Dicranoloma</i> sp.	94
<i>Distichium</i> sp.	95
<i>Meesia uliginosa</i>	96
<i>Neomeesia paludella</i>	97
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	98

<i>Plagiothecium</i> sp. ....	99
<i>Isopterygiopsis</i> sp. ....	100
<i>Scorpidium revolvens</i> ....	101
<i>Adelanthus</i> aff. <i>lindenbergianus</i> .....	102
aff. <i>Cephaloziella</i> .....	103
<i>Blepharidophyllum densifolium</i> .....	104
<b>IV. 3. Análisis cuantitativo de los testigos Harberton 3 y Moat 4</b> .....	105
<b>Análisis de agrupamiento</b> .....	107
Testigo Harberton 3 (HB3).....	107
Testigo Moat 4 (Mo4). ....	114
<b>CAPÍTULO V. DISCUSIÓN</b>	
<b>V.1. Evolución de la vegetación de las turberas Harberton y Moat</b> .....	123
Turbera Harberton.....	123
Turbera Moat. ....	130
<b>V.2. Evaluación paleoambiental y paleoclimática durante los últimos 20.000 años en el sur de la isla grande de tierra del fuego</b> .....	138
Último Máximo Glacial.....	138
Tardiglacial.....	139

Holoceno temprano.....	143
Holoceno medio – tardío.....	145
Anomalía Climática Medieval y Pequeña Edad de Hielo.....	150
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES.....	156
<b>Bibliografía.....</b>	<b>162</b>
<b>Apéndice 1.....</b>	<b>194</b>
<b>Apéndice 2.....</b>	<b>212</b>
Lámina 1.....	213
Lámina 2.....	215
Lámina 3.....	217
Lámina 4.....	219
Lámina 5.....	221
Lámina 6.....	223
Lámina 7.....	225
Lámina 8.....	227
Lámina 9.....	239
Lámina 10.....	231
Lámina 11.....	233

Lámina 12 .....	235
Lámina 13 .....	237
Lámina 14 .....	239
<b>Apéndice 3.</b> .....	241
<b>Apéndice 4.</b> .....	251

## CAPÍTULO I

### INTRODUCCIÓN

En la presente tesis doctoral se da a conocer el contenido de macrorrestos de briofitas recuperado de testigos de turberas del sureste de la provincia de Tierra del Fuego, Argentina. Hasta el momento, para el sector continental del extremo sur de América del Sur ningún registro paleobrioflorístico cuaternario se había dado a conocer. Este estudio constituye un nuevo aporte al conocimiento del Pleistoceno tardío-Holoceno de América del Sur, siendo el primer análisis integral de macrorrestos vegetales con énfasis en las briofitas para este sector.

En esta contribución se estudió estratigráfica y cuantitativamente el cambio de la composición de los taxones de briofitas a lo largo de testigos de dos turberas, ubicadas en las localidades Estancia Harberton y Punta Moat, y su relación con los cambios paleoambientales y paleoclimáticos. Las edades basales son 19.445 años cal. A.P. para E. Harberton y 10.226 años cal. A.P. para P. Moat.

El estudio detallado de los macrorrestos de turberas permitió reconocer 25.139 macrorrestos vegetales: 17.155 de briofitas de las cuales 16.797 fueron asignadas a musgos, 358 a hepáticas y 7.984 de plantas vasculares. A su vez, se reconocieron restos de invertebrados (288), algas (1), líquenes (24) y de carbón vegetal producto de paleoincendios (279). A partir de las afinidades botánicas de dichos restos fue posible reconstruir la historia de la vegetación de ambas turberas, así como inferir condiciones paleoclimáticas para el sudeste de Tierra del Fuego.

## I.2. LAS BRIOFITAS: ASPECTOS GENERALES

Las briofitas *sensu lato* incluyen a los musgos (División Bryophyta), hepáticas (División Marchantiophyta) y a los antoceros (División Anthocerotophyta). Conjuntamente este grupo parafilético comprende alrededor de 20.000 especies (Shaw et al., 2011), siendo las embriofitas con mayor diversidad luego de las angiospermas. Están presentes en todo el planeta, desde la tundra ártica y la Antártida hasta los bosques tropicales lluviosos, desde las zonas rocosas hasta el intermareal, así como en altas cumbres sobre la línea arbórea (Goffinet y Buck, 2013). Las briofitas viven en prácticamente todos los ecosistemas del planeta, con la notable excepción de los ecosistemas marinos (Schofield, 1985; Vanderpoorten y Goffinet, 2009; Goffinet y Buck, 2013). Los musgos, hepáticas y antoceros comparten un ciclo de vida similar en el que necesitan del agua para la fecundación, el gametofito es perenne y dominante en términos tanto de tamaño como de longevidad, el esporofito es monosporangiado, sin ramificaciones, y su desarrollo completo sucede en conexión con el gametofito, características que las hacen muy diferentes al resto de las embriofitas (Schofield, 1985).

Los musgos conforman la división más numerosa en cuanto a la diversidad específica, con alrededor de 12.500 -13.000 especies (Gradstein et al., 2001; Frey et al., 2009; Goffinet et al., 2009). Sus especies se hallan ampliamente distribuidas en distintas regiones del globo, estando adaptadas a las más diversas condiciones climáticas, desde las regiones tropicales a las polares (e.g. Gradstein et al., 2001; Ochyra et al., 2008).

Marchantiophyta, con alrededor de 7.500 especies (Laenen et al., 2018), comprende el grupo morfológicamente más heterogéneo, incluyendo formas foliosas y talosas complejas y simples. Las hepáticas foliosas son importantes elementos en

hábitats húmedos y cálidos siendo exuberantes componentes en los bosques tropicales. En dichos ambientes su diversidad es mucho mayor a la de los musgos (Vanderpoorten y Goffinet, 2009). Debido a que este grupo contiene al mayor número de especies entre las hepáticas, influyen en los patrones de diversidad global de éstas, resultando una alta diversidad en las áreas del mundo con climas húmedos, como en América del Sur y Nueva Zelanda (Vanderpoorten y Goffinet, 2009). Por el contrario, las hepáticas talosas tienden a ocupar globalmente ambientes xéricos, siendo predominantes en áreas con clima mediterráneo y en ambientes xerotropicales (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

*Anthocerotophyta* es un grupo relativamente pequeño con alrededor de 150 especies a nivel mundial (Renzaglia et al, 2009). Se distribuyen en latitudes templadas y tropicales de todo el mundo, siendo más comunes en áreas tropicales y subtropicales. En la presente tesis doctoral este grupo no se abordará debido a que, a pesar de que hay registros de antoceros en floras actuales para el área de estudio (Hässel de Menéndez, 1962; Hässel de Menéndez y Rubies, 2009), no han sido registrados macrorrestos en los testigos de las turberas ni en las colecciones actuales.

### **I.3. LAS BRIOFITAS COMO INDICADORES DE AMBIENTES**

Las briofitas son consideradas indicadores de condiciones particulares del hábitat (Bates, 2009). El éxito de estos organismos en la colonización de todos los hábitats disponibles, excepto el marino, se debe a un alto reemplazo de especies especialistas en lugar de a una importante presencia de especies generalistas (Vanderpoorten y Goffinet, 2009). Esta especificidad ambiental incluso se da a un nivel taxonómico de alto orden, lo que significa que los descendientes de un antecesor común

tienden a ocupar nichos ecológicos similares, un fenómeno conocido como conservación del nicho a nivel taxonómico (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

Debido a la estrecha relación de estos organismos con su entorno, principalmente por su condición poiquilohídrica, es de esperar que la composición de la comunidad varíe cada vez que suceden cambios en las condiciones ambientales (Vanderpoorten y Goffinet, 2009). Un hecho central en ecología de plantas es que el clima ejerce el control dominante sobre su distribución.

La variación en las comunidades vegetales en relación a los cambios climáticos durante el Cuaternario se ha registrado en la sucesión de macrorrestos preservados *in situ* en las turberas (e.g., Mauquoy et al., 2004; van Gel y Mauquoy 2007; Van der Putten et al., 2012 Vanderpoorten y Goffinet, 2009; De Vleeschouwer et al., 2014b; Echeverría, 2016; Echeverría y Mancini, 2018). Cada fase climática tiene su rango característico de hábitats y estos son colonizados rápidamente por diferentes comunidades de briofitas (Jonsgard y Birks 1995). Es importante destacar que la asociación de varias especies de briofitas también ha mostrado correlacionarse con condiciones edáficas y microclimáticas particulares (Miller, 1980; Dickson, 1986).

En el caso particular de Tierra del Fuego, sobre la base de estudios vegetacionales de musgos, junto a otros sitios de exploración en Argentina, Matteri y Schiavone (1991) concluyen que la fidelidad de las especies de briofitas a un solo tipo de substrato o macroambiente no es constante y que, en general, la estructura de las comunidades y las formas de vida individuales varían en distintos ambientes y sobre distintos substratos. No obstante, el conjunto de la vegetación muscinal, su estructura y composición, son sin lugar a dudas, indicadores fieles de ciertas condiciones macroambientales (Matteri y Schiavone, 1991).

Son varios los trabajos que se han realizado sobre descripciones ambientales en base a las briofitas. En la sección *Antecedentes* de la presente tesis se resumen los estudios en turberas del extremo sur de América del Sur en los cuales macrorrestos de briofitas fueron utilizados para realizar reconstrucciones paleoambientales. Detallados estudios se llevaron a cabo en las islas subantárticas Georgias del Sur (Van der Putten et al., 2004, 2009, 2012), Iles Crozet (Van der Putten et al., 2008, 2012) y Marion Island (Yeloff, et al., 2007).

#### **I.4. DEFINICIÓN DEL OBJETO DE ESTUDIO: MACRORRESTOS CUATERNARIOS DE BRIOFITAS**

Se consideran macrorrestos vegetales a aquellos fragmentos de plantas que, aunque pequeños, son visibles a simple vista y poseen un tamaño medio de 0.5 a 2 milímetros (Dickson, 1986; Birks, 2007; Mauquoy et al., 2010). El uso de macrorrestos vegetales en investigaciones paleoecológicas comenzó en el siglo XIX en Europa, con anterioridad al desarrollo de los análisis polínicos (Birks, 2001). A partir de la década de 1920, al generalizarse las metodologías polínicas, el uso de macrorrestos vegetales declinó. Cuatro décadas más tarde, al haberse revelado ciertas limitaciones de los análisis de palinomorfos, estas dos técnicas se establecieron como complementarias (Dickson, 1986; Janssens, 1990; Birks, 2001; Jakab et al., 2004).

En la presente tesis el término *macrorresto vegetal* es empleado indistintamente para restos pre-holocenos y holocenos. Los restos vegetales que se han estudiado fueron todos aquellos que cumplen con la definición de macrorresto anteriormente detallada y que su preservación permita considerarlos potencialmente como determinables. En el

capítulo *Materiales y Métodos* se tratan en detalle el tratamiento y observación de los macrorrestos.

En ocasiones el estudio de macrorrestos incluye la recuperación de restos de taxones con baja producción de polen o esporas los cuales, en consecuencia, no se evidencian en el registro polínico, significando así los macrorrestos un importante aporte al estudio paleoecológico (Echeverría, 2016; Echeverría y Mancini, 2018). Para el caso de las briofitas este hecho es de gran relevancia ya que las esporas de este grupo son pobremente conocidas y muchas veces carecen de caracteres diagnósticos.

La dispersión a grandes distancias de los macrorrestos de las briofitas es muy baja (Janssens, 1990), siendo entonces muy baja la dispersión a gran distancia de la planta madre. Por este motivo, los macrorrestos vegetales permiten realizar una mejor interpretación de las condiciones ambientales locales que los estudios palinológicos. Entonces, si se encuentran restos vegetales en la secuencia sedimentaria puede asumirse que estas plantas conformaron la vegetación local (Echeverría, 2016). El registro de macrorrestos muestra la llegada y la colonización local de los taxones durante el Pleistoceno-Holoceno (Echeverría, 2016; Echeverría y Mancini, 2018), complementando y/o reafirmando el registro palinológico de la vegetación local (generalmente vascular),

## I.5. ÁREA DE ESTUDIO

En la presente sección se abordan aspectos generales del relieve, clima y vegetación de la provincia de Tierra del Fuego (Argentina). En particular se trata el área del Canal del Beagle, sector donde se localizan las dos turberas en estudio, ubicadas en las localidades de Puerto Harberton y Punta Moat.

## ISLA GRANDE DE TIERRA DEL FUEGO

La Isla Grande de Tierra del Fuego se ubica en el extremo sur de Sudamérica, entre los 53°–55° de latitud Sur y los 66°–74° de longitud Oeste (Fig. 1). Constituye la principal isla del Archipiélago Fueguino. Su relieve puede ser dividido en dos regiones principales: los Andes Fueguinos al sur y suroeste y las planicies elevadas del sector noreste (Fernández et al., 2018). La cordillera fueguina forma un sistema de montañas orientadas oeste-este (en el sur) y noroeste-sudeste (en el norte), perdiendo elevación desde el oeste al este y del sur hacia el norte, correspondiendo a las cumbres andinas más bajas de Patagonia, teniendo el Monte Darwin la máxima elevación (2.488 m.s.n.m) en la Cordillera Darwin (Fernández et al., 2018).



Fig. 1. Ubicación geográfica de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Tomado de Ponce et al., 2014.

El clima en la Isla Grande de Tierra del Fuego está determinado por su ubicación latitudinal media-superior en el cinturón de los vientos dominantes del oeste (*Southern Westerly Winds* ó SWW), en el camino de los movimientos ciclónicos hacia el este (Borromei et al., 2016). La posición latitudinal y la intensidad de los SWW son controlados por la intensidad y localización latitudinal de las celdas subtropicales de alta presión en el canal de baja presión del Pacífico y el Circum-Antártico (Tuhkanen, 1992). El clima regional es altamente oceánico en los sectores oeste y sur del archipiélago e incrementa el carácter continental hacia el este y el norte (Borromei et al., 2016). En Ushuaia la temperatura media de verano (enero) es de 9.2°C mientras que la de invierno (julio) es de 1.6°C; la precipitación media anual es de 574 mm (Prohaska, 1976).

En Tierra del Fuego el mayor gradiente climático se da desde condiciones oceánicas con altas precipitaciones en el suroeste (2000 mm anuales) a condiciones más continentales con menores precipitaciones (300 mm anuales) y estacionalidad más marcada en el noreste (Tuhkanen, 1992).

Un gradiente de precipitación oeste-este también es evidente en el sector sur de la isla. Entre los 69° y 68° 34' de longitud Oeste se produce un cambio apreciable en la altura de la cordillera, dando origen a un efecto regional de sotavento que se manifiesta en la reducción en las precipitaciones hacia el este, llegando a 500 mm/año en el sector central de Canal Beagle e Isla Navarino. Dicho efecto pierde intensidad en el extremo oriental de Tierra del Fuego, donde las precipitaciones aumentan a 1000 mm/año (Fernández et al., 2018).

Estos factores climáticos influencian las características de los suelos y juntos determinan los patrones generales de vegetación a lo largo del archipiélago (Moore, 1983) (Fig. 2). En respuesta a estos gradientes, son cuatro las zonas de vegetación principales desde el noreste hacia el suroeste: Estepa Patagónica-Fueguina, Bosque Deciduo, Bosque Perennifolio, Tundra Magallánica (Moore, 1983). Una quinta zona se distingue en las altas elevaciones de las montañas, la vegetación Alpina (Moore, 1983).

Como parte del paisaje actual en el área se encuentran grandes extensiones de turberas. Estas están presentes en tres de las zonas de vegetación mencionadas anteriormente, las cuales se describen a continuación:

**Bosque Deciduo.** Se desarrolla al sur de la estepa, desde el nivel del mar a los 500 m.s.n.m, donde la precipitación media anual es de 400-800 mm. Las especies dominantes son *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* (Moore, 1983). En este bosque, en las zonas donde el nivel freático alcanza la superficie, diferentes tipos de turberas reemplazan al bosque, siendo frecuentemente clasificadas como pastizales mesofíticos (Moore, 1983).

Las turberas más abundantes en este tipo de bosque son las de *Sphagnum (bogs)*, donde domina *S. magellanicum*, siendo *Empetrum rubrum* (Ericaceae) la especie asociada más frecuente, considerándose co-dominante (Moore, 1983). Esta última especie es dominante donde se desarrollan montículos y el nivel freático queda por debajo de la superficie, generándose un sustrato más seco (Moore, 1983). Junto a éstos se encuentran *Carex bankii*, *C. curta*, *C. magellanica* (Cyperaceae), *Gunnera magellanica* (Gunneraceae), *Marsippospermum grandiflorum* (Juncaceae), *Perezia lactucoides* (Asteraceae), *Gaultheria pumila* (Ericaceae), *Tetroncium magellanicum* (Juncaginaceae), *Astelia pumila* (Asteliaceae), *Drosera uniflora* (Droseraceae) y *Pinguicula antártica* (Lentibulariaceae) (Moore, 1983).

En el Bosque Deciduo también se desarrollan turberas de *Marsippospermum grandiflorum*. Se encuentran donde el nivel freático es alto, similar al de las turberas de *Sphagnum magellanicum*, pero en este caso las condiciones climáticas generales son más secas, encontrándose en el límite norte del bosque (Moore, 1983). Se desarrollan cojines de musgos, especialmente de *Sphagnum magellanicum*, siendo también importantes componentes de esta comunidad las hepáticas y las vasculares *Carpha alpina* (Cyperaceae), *Cortaderia egmontiana* (Poaceae), *Festuca contracta* (Poaceae), *Rotskovia magellanica*, *Schoenus antarcticus* (Cyperaceae) y varias especies del género *Carex* como asociadas, dándole a la turbera un aspecto general de pradera (Moore, 1983).

**Bosque Perennifolio.** Hacia el sur y el oeste de la región fueguina la precipitación incrementa a valores de 800-850 mm/año. *Nothofagus betuloides* comienza a ser un elemento importante, encontrándose entremezclado con *N. pumilio* en una asociación que conforma el bosque perennifolio-deciduo. A esta unidad de vegetación Pisano (1973 a, b, 1974) la denominó Bosque Magallánico Mixto, considerado como un ecotono entre ambos bosques (Moore, 1978; Pisano, 1977). A medida que la precipitación incrementa *Nothofagus betuloides* se hace dominante en áreas con precipitaciones de hasta 4.000 mm/año (Moore, 1983).

En el Bosque Perennifolio se encuentra el tipo de turbera dominado por *Sphagnum magellanicum*, siendo estas elementos menos frecuentes que en el Bosque Deciduo (Moore, 1983). Las plantas asociadas son similares a las presentes en las turberas del B. Deciduo, excepto por la presencia de *Donatia fascicularis* (Stylidiaceae), *Astelia pumila* (Asteliaceae), *Oreobolus obtusangulus* (Cyperaceae), *Schoenus andinus* (Cyperaceae) y *Senecio trifurcatus* (Asteraceae). En los montículos puede encontrarse a la especie *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae) (Moore, 1983).

Son diversas y abundantes las briofitas presentes en los bosques de *Nothofagus*. Crecen sobre diferentes sustratos como suelos húmedos, sobre árboles, troncos en descomposición, en los bordes de arroyos, en taludes, sobre rocas secas o en fisuras de rocas húmedas, formando matas, cojines, en sitios expuestos o sombríos (Matteri y Schiavone, 1991). La diversidad briológica y su abundancia en las turberas son muy importantes (Hässel de Menéndez y Solari, 1975; Matteri, 1975; Hässel de Menéndez, 1985; Matteri, 1985a; Matteri, 1985b; Matteri y Schiavone, 1991; Schiavone, 1993; Ochyra y Matteri, 2001).

**Tundra Magallánica.** Se encuentra en el sector suroeste y sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego, donde las precipitaciones varían entre los 1.500-5.000 mm/año (Borromei et al., 2016) caracterizándose por el conjunto de turberas que en ésta se desarrollan (Moore, 1983). Entremezclados pueden encontrarse parches del bosque deciduo, pero debido a los fuertes vientos oestes de esta zona, la vegetación dominante es la tundra. Arbustos enanos postrados, plantas en cojín, plantas herbáceas y briofitas son componentes importantes de esta vegetación (Moore, 1983).

Los tipos de turberas que se encuentran en la tundra magallánica son dos:

- **Turberas elevadas (*cushion bogs*)**. Corresponden a las comunidades más sobresalientes del área. Están comprendidas por plantas en cojín que cubren grandes áreas. Las especies más importantes son *Astelia pumila*, *Bolax caespitosa* (Apiaceae), *Caltha dioneifolia* (Ranunculaceae), *Donatia fascicularis*, *Drapetes muscosus* (Thymelaeaceae), *Gaimardia australis* (Restionaceae) y *Phyllachne uliginosa* (Styliidiaceae) (Moore, 1983).
- **Turberas gramoideas (*graminoid bogs*)**. Dominadas por las herbáceas *Schoenus antarcticus*, *Tetroncium magellanicum* (Juncaginaceae) y *Uncinia kingii* (Cyperaceae), las cuales le otorgan un aspecto similar a las turberas de

*Marsippospermum* de los bosques deciduos (Moore, 1983). Comparte con las turberas elevadas los elementos para éstas mencionados en el párrafo precedente.

En las turberas de la tundra magallánica, *Sphagnum magellanicum* está “virtualmente ausente”. Sin embargo, otros musgos y, principalmente, las hepáticas son localmente dominantes en estas comunidades (Moore, 1983).

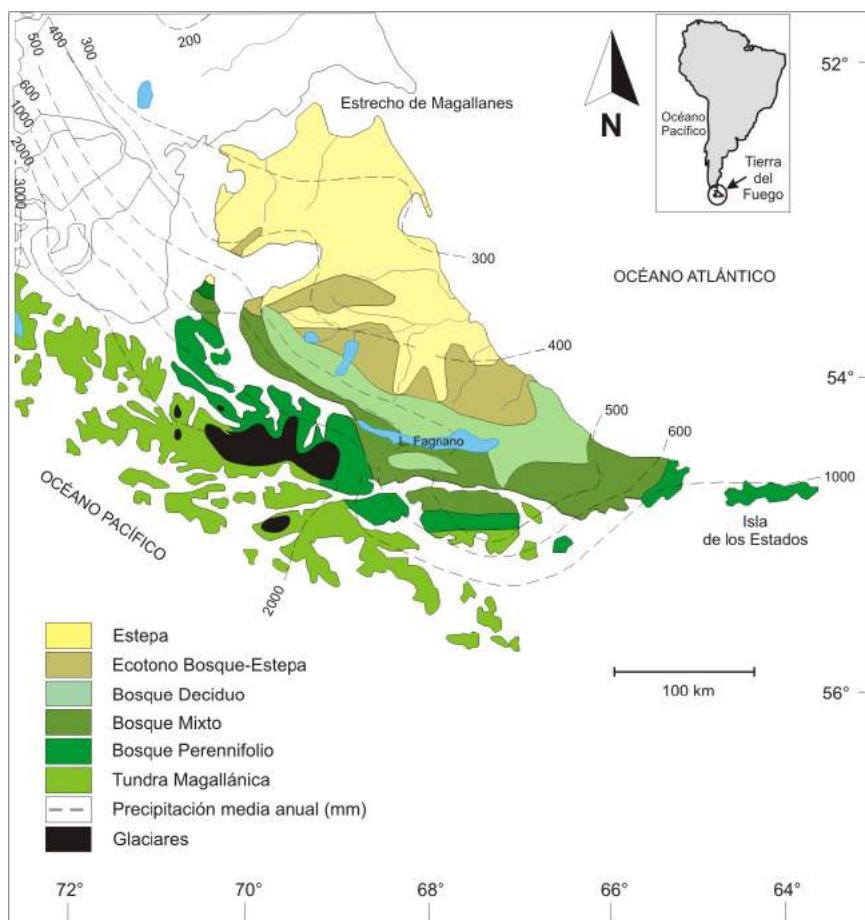


Fig. 2. Tipos de vegetación y curvas de precipitación de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Tomado de Borromei et al., 2014

## CANAL BEAGLE

El canal Beagle ( $54^{\circ}53'S$  entre los  $66^{\circ}30'$  y los  $70^{\circ}$  O) se ubica al sur de la isla Grande de Tierra del Fuego. Es un valle de origen tectónico (Bujalesky, 2011) que fue completamente englazado durante el Último Máximo Glacial (Rabassa et al., 2000). Se extiende a lo largo de 190 kilómetros, desde el extremo oriental de la isla Gordon, uniendo los océanos Pacífico y Atlántico, limitando con la Isla Grande de Tierra del Fuego al norte y con las islas Hoste y Navarino al sur (Bujalesky et al., 2008; Candel y Borromei, 2013; Borromei et al., 2016). Las profundidades máximas del canal alcanzan los 300 metros en el extremo occidental, siendo su ancho medio de 5 kilómetros (Bujalesky et al., 2008).

El clima de la región es templado-frío marítimo, como resultado de la conjunción entre la alta latitud, la influencia oceánica y la cercanía a las corrientes circum-antárticas (Bujalesky et al., 2008). Los vientos llegan desde el cuadrante oeste-sudoeste y desde el sur (Bujalesky et al., 2008). El canal se convierte en un corredor de vientos libre de obstáculos cuando la circulación posee una dirección oeste-este (Bujalesky et al., 2008), alcanzando una velocidad promedio de 31 km/hora, superando las ráfagas del 50 % de los días del año los 50 km/hr (con días de 100 km/hr y excepcionalmente de 200 km/hr) (Isla, 1999). Por otro lado, la distribución de las precipitaciones se ve afectada por la presencia de las barreras montañosas de las islas circundantes, las cuales determinan un gradiente que decrece de oeste a este hasta Punta Moat (Bujalesky et al., 2008). Desde este último punto la tendencia se invierte y las precipitaciones crecen hacia el extremo oriental de Tierra del Fuego e Isla de los Estados (Bujalesky et al., 2008).

En el sector oeste del Canal, donde la precipitación anual supera los 700 mm, se desarrolla el Bosque Subantártico Perennifolio, siendo la especie dominante *Nothofagus betuloides*, acompañada por *Drimys winteri* (Winteraceae), *Maytenus magellanica* (Celastraceae), helechos y musgos (Borromei et al., 2016). En el sector central y este del Canal, en donde la precipitación se encuentra por debajo de los 600 mm, *N. betuloides* se asocia con *N. pumilio*, formando el Bosque Mixto Perennifolio-Deciduo (Moore, 1983). Más allá del bosque a lo largo del área costera se desarrolla la Tundra Magallánica, bajo condiciones de mayores precipitaciones (superiores a 1.500 mm/año), vientos intensos y pobre drenaje (Borromei et al., 2016). El paisaje y vegetación consiste en un mosaico de rocas “estériles”, pastizales marginales, cojines pantanosos, matorrales y parches de bosque perennifolio (Moore, 1983). Por encima de la línea de árboles de la cordillera fueguina se desarrolla la Tundra Andina, compuesta por plantas en cojín, arbustos enanos y comunidades de pradera (Pisano, 1977; Heusser, 2003).

Tanto la turbera de Puerto Harberton como la de Punta Moat, se encuentran sobre la costa norte del Canal Beagle, en donde la vegetación actual dominante es la de Bosque Mixto con algunos elementos de la Tundra Magallánica. En la sección *Materiales y Métodos* se abordarán detalles sobre estas localidades.

## I.6. OBJETIVOS

### OBJETIVOS GENERALES:

Analizar la composición y los cambios en la diversidad de briofitas de turberas del sureste de Tierra del Fuego durante los últimos 20.000 años cal. A.P. Interpretar desde el estudio de la biodiversidad uno de los cambios paleoclimáticos más

importantes que refieren a la transición desde el retiro de las masas de hielo del Paleoglaciario Beagle al paisaje actual.

Registrar, de modo complementario, los macrorrestos de plantas vasculares, algas, líquenes, invertebrados y partículas de carbón para abordar el estudio de la evolución de la turbera de un modo integral.

#### OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar en forma integral las asociaciones briológicas recuperadas mediante muestras actuales y de testigos de turberas. Efectuar un análisis comparativo con asociaciones actuales reconocidas previamente en diferentes sitios de Tierra del Fuego e islas circum-antárticas.
- Establecer la relación entre los resultados taxonómicos con las condiciones climáticas y ambientales requeridas en base a la actuopaleontología de briofitas.
- Contrastar los resultados con las condiciones paleoclimáticas inferidas a través de otras fuentes de datos (principalmente palinología, geomorfología) y lograr interpretaciones multidisciplinarias más robustas.
- Analizar en base a bibliografía las distintas comunidades de briofitas en relación a la distancia de cuerpos glaciares actuales. Los resultados se compararán con la composición de briofitas en los registros de turbera para interpretar los avances y retrocesos glaciarios en los últimos 20.000 años.
- Incrementar y revalorar el conocimiento de las floras de briofitas fósiles y actuales en ambientes de turberas del sur de la provincia de Tierra del Fuego y su utilidad para el estudio de los cambios de asociaciones a través de diferentes paisajes y del tiempo.

## **I.7. HIPÓTESIS DE TRABAJO**

### HIPÓTESIS 1:

- En los últimos 20.000 años se han desarrollado en las turberas de Tierra del Fuego diferentes asociaciones de briofitas.

### HIPÓTESIS 2:

- Las briofitas indicadoras de ambientes actuales pueden reconocerse en el registro de macrorrestos de turberas y utilizarse como paleo-bioindicadores.

### HIPÓTESIS 3:

- Las asociaciones de briofitas en registros de turberas de Tierra del Fuego muestran cambios abruptos relacionados a cambios climáticos/ambientales a escala regional.

## CAPÍTULO II

### ANTECEDENTES

#### II.1. ESTUDIOS PALEOBRIOLÓGICOS CUATERNARIOS EN EL SUR DE AMÉRICA DEL SUR

Numerosos estudios de reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas basadas en turberas han sido llevados a cabo en las latitudes medias y altas del Hemisferio Norte (HN). Para las mismas latitudes pero del Hemisferio Sur (HS), el número de estos estudios es mucho menor (Van der Putten et al., 2012).

Macrorrestos vegetales han sido utilizados para reconstruir registros de cambios climáticos de “*long-term*” en el sur de América del Sur (Chambers et al., 2004, 2012; Mauquoy et al., 2010; Echeverría, 2016) y son particularmente útiles para entender la dinámica del desarrollo de las turberas, dado que se preservan *in-situ* y no son afectados por dispersión a larga distancia (Barber, 1993). La paleoflorística con restos de briofitas subfósiles ha sido investigada en las turberas del HN (e.g. Janssens, 1983; 1990) y hay disponibles guías para su identificación (Mauquoy y van Geel, 2007). Contrariamente, los estudios paleoflorísticos de depósitos de turberas del HS no han alcanzado este grado de detalle. A pesar de ciertas limitaciones (ver Mauquoy et al., 2008), las turberas elevadas (*raised peat bogs*) tienen el potencial de registrar los procesos de competencia y sucesión en los ecosistemas de turberas y las fuerzas externas (clima) que llevan a los cambios en la profundidad del nivel freático, o una combinación de estos procesos (Mauquoy et al., 2008).

Las briofitas son un importante componente de la biodiversidad de las turberas de América del Sur (León Valdebenito et al., 2016). Hasta la presente tesis doctoral, no se han llevado a cabo trabajos paleobrioflorístico de detalle para el sur de Sudamérica. Además, han sido publicados registros de macrofósiles vegetales de plantas vasculares y

briofitas (Mauquoy et al., 2004; Chambers et al., 2007, 2014; Markgraf y Huber, 2010; Loisel y Yu, 2013; De Vleeschouwer et al., 2014b). La información contenida en estos trabajos se resume en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Estudios en turberas del extremo sur de Sudamérica en los cuales macrorrestos de briofitas fueron utilizados en reconstrucciones paleoambientales. ESC: Escondido; CN: Cerro Negro; HB: Harberton, Tierra del Fuego, Argentina; PG: Paso Garibaldi, Tierra del Fuego, Argentina; RR: Río Rubens, Región de Magallanes, Chile; VSA: Valle Superior Andorra. Años expresados en años cal. A.P. *S. magellanicum* = *Sphagnum magellanicum*.

	Mauquoy et al. 2004	Chambers et al. 2007	Markgraf y Huber 2010	Loisel y Yu 2013	De Vleeschouwer et al. 2014b	Chambers et al. 2014
Área de estudio	Valle de Andorra, Tierra del Fuego, Argentina	Valle de Andorra, Tierra del Fuego, Argentina	PG, Argentina HB, Argentina RR, Chile	VSA, ESC, HB, Tierra del Fuego, Argentina CN, Región de Magallanes Chile	Valle de Karukinka, Tierra del Fuego, Chile	Valle de Andorra, Tierra del Fuego, Argentina
Tipo de turbera	de <i>S. magellanicum</i> (bog)	de <i>S. magellanicum</i> (bog)	PG y HB: de <i>S. magellanicum</i> (bog) RR: <i>Empetrum rubrum/Polytrichum strictum</i> (bog)	VSA, ESC, HB, CN: elevada de <i>S. magellanicum</i> (raised bogs)	de <i>S. magellanicum</i> (bog)	de <i>S. magellanicum</i> (bog)
Edad de la turbera analizada	1.400	2.800	PG: 14.000 HB: 16.000 RR: 17.000	VSA: 11.060 ESC: 7.410 HB: 1.990 CN: 9.275	7.800	2.800

Mauquoy et al. 2004	Chambers et al. 2007	Markgraf y Huber 2010	Loisel y Yu 2013	De Vleeschouwer et al. 2014b	Chambers et al. 2014
<b>Macrorrestos de briofitas identificados</b>	<i>Sphagnum magellanicum</i> <i>Campylopus</i> sp.	<i>Sphagnum magellanicum</i>	PG: <i>Sphagnum</i> sp. HB: <i>Depranocladus</i> sp., <i>Sphagnum magellanicum</i> RR: <i>Sphagnum</i> sp.	<i>Sphagnum</i> spp., <i>Drepanocladus</i> spp.	<i>Sphagnum magellanicum,</i> <i>Dicranoloma</i> spp.
<b>Proxies analizados</b>	Porcentaje de hojas y tallos de <i>Sphagnum magellanicum</i> – raíces de <i>Empetrum/</i> <i>Ericaceae</i>	Porcentaje de hojas de <i>Sphagnum magellanicum</i> (y tallos de <i>Sphagnum</i> ) – raíces de <i>Empetrum</i> <i>Ericaceae</i>	Abundancia relativa de los principales componentes de la turba ( <i>Sphagnum</i> sp., <i>Drepanocladus</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Cyperaceae</i> , <i>Juncaceae</i> )	CN y VSA: análisis estratigráfico de muestras de macrofósiles de plantas	Asociaciones paleobrioflorísticas estados de desarrollo de turberas minerotróficas y ombrotróficas
<b>Otros proxies investigados</b>	Polen, esporas de hongos, tecamebas, humificación de turba	Humificación de la turba	Polen y carbón	Contenido de materia orgánica	Geoquímica (metales), carbón

## **II.2. Antecedentes geológicos y paleoecológicos**

### **HISTORIA GLACIAL DEL CANAL BEAGLE DESDE EL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL HASTA LA ACTUALIDAD**

Varios fueron los glaciares provenientes del manto de hielo de la Cordillera Darwin (2.000 m s.n.m.) que fluyeron hacia el N y E a lo largo de amplios y profundos valles durante la Última Glaciación en Tierra del Fuego (Estrecho de Magallanes, depresión Bahía Inútil-Bahía San Sebastián, Lago Fagnano, Valle Carabajal-Tierra Mayor y Canal Beagle) (Ponce, 2009).

El Canal Beagle es un antiguo valle tectónico que fue ocupado completamente por hielo durante el Último Máximo Glacial (UMG, ca. 24.000 años cal. A.P.; Rabassa, 2008). El Glaciar Beagle provenía del campo de hielo de montaña de la cordillera Darwin, recibiendo glaciares tributarios desde los circos y valles interiores de los cordones montañosos de ambas márgenes (Rabassa et al., 1996). Durante su máximo desarrollo el frente de hielo se habría ubicado en Punta Moat (Fig. 3) (Borromei et al., 2016), en donde se han observado los arcos morénicos más externos (Rabassa et al., 2000). En base a las edades basales de las turberas ubicadas a lo largo del Canal Beagle, se infiere que hacia los 14.600 años C<sup>14</sup> A.P. (aproximadamente 17.700 años cal. A.P.) el frente de hielo se habría retirado unos 100 km hacia el oeste de su punto de máxima extensión (Borromei et al., 2016). Edades basales de varias turberas en Cordillera Darwin indican que el retroceso definitivo del hielo en Canal Beagle se habría producido hacia los 15.000 años cal. A.P. (Hall et al. 2013).

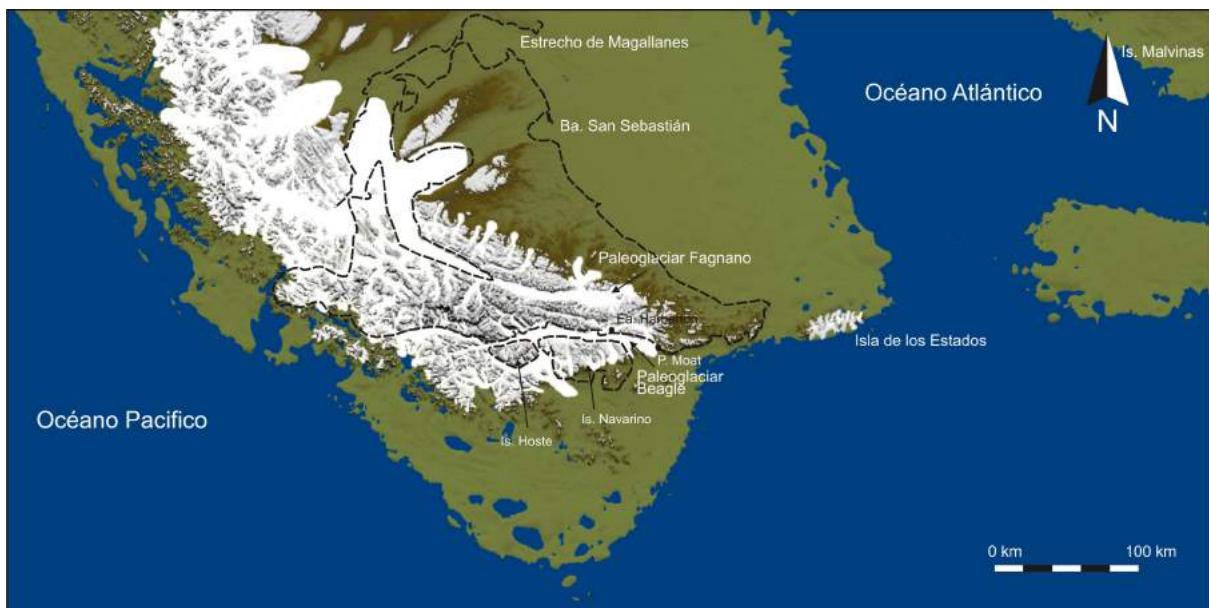


Fig. 3. Tierra del Fuego hace 24.000 años, momento en que el Glaciar Beagle alcanzó su máximo desarrollo en el último ciclo glaciar. Tomado de Ponce y Fernández, 2014.

El Tardiglacial es definido para el extremo sur de América del Sur como el período comprendido entre el inicio del retroceso de los hielos desde las morenas generadas durante el Último Máximo Glacial y el Holoceno, en el cual las condiciones climáticas globales sufrieron cambios significativos y recurrentes (Rabassa et al., 1992; Coronato et al., 1999). El límite Tardiglacial-Holoceno se establece en los 10.000 años C<sup>14</sup> A.P. (11.500 años cal. A.P.) (Rabassa et al., 2000).

En el Canal Beagle no han sido registradas ni datadas evidencias de avances glaciales durante el Tardiglacial (Rabassa et al., 2006). Sin embargo, en los valles tributarios de los Andes Fueguinos han sido identificadas evidencias geomorfológicas que indican avances glaciarios durante los eventos *Antarctic Cold Reversal* (ACR, 14.500 – 12.900 años cal. A.P.) y *Younger Dryas* (YD, 12.900 – 11.700 años cal. A.P.) (Menounos et al., 2013).

Las Neoglaciaciones han sido reconocidas en algunos sectores de los Andes patagónicos (Mercer 1968, 1982; Rabassa et al., 1984). Aunque su cronología no está

aún bien definida, los estudios dendrocronológicos (Villalba 1989, 1994) y geomorfológicos (Rabassa et al. 1992) realizados en los Andes patagónicos permitieron establecer al menos la existencia de cinco fluctuaciones durante el Holoceno relacionadas con oscilaciones climáticas. Mercer (1982) propuso sobre la base de fluctuaciones observadas en los glaciares del sector noroeste y este del Hielo Patagónico Sur ( $S\ 48^{\circ}20'$ -  $S\ 51^{\circ}30'$ ), tres avances glaciarios (cronología *Mercer-type*) aproximadamente a los  $4.700 - 4.200$  años  $C^{14}$  A.P.,  $2.700 - 2.000$  años  $C^{14}$  A.P. y en la Pequeña Edad de Hielo (PEH) de los últimos 300 años. De igual manera Aniya (1996), a partir de fechados radiocarbónicos obtenidos de morenas ubicadas en el sector este del Hielo Patagónico Sur, propone cuatro avances glaciarios (cronología *Aniya-type*) aproximadamente a los  $3.600$  años  $C^{14}$  A.P.,  $2.300$  años  $C^{14}$  A.P.,  $1.600 - 1.400$  años  $C^{14}$  A.P. y durante la PEH.

En los Andes Fueguinos Menounos et al. (2013) reportaron evidencias geomorfológicas de uno a dos avances en algunos glaciares de circo entre los  $7.960 - 7.340$  y  $5.290 - 5.050$  años cal. A.P. a pocos metros por delante de los límites definidos para la máxima posición de los glaciares durante la PEH.

A su vez Menouonos et al. (2013) reportan el último y más extendido avance de los glaciares en los Andes Fueguinos durante el Holoceno correspondiente a la PEH. Existen evidencias geomorfológicas que indican al menos dos avances glaciales correlacionables con alguno de los pulsos más fríos de la PEH (1.650 A.D., 1.770 A.D. y 1.850 A.D.). Durante este evento climático los glaciares en Tierra del Fuego se posicionaron unos 750 metros en promedio por delante de sus frentes actuales (Ponce et al., 2015).

## HISTORIA DE LA VEGETACIÓN VASCULAR EN CANAL BEAGLE LUEGO DEL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL

De acuerdo con los registros polínicos fósiles/subfósiles provenientes de turberas ubicadas a lo largo del Canal Beagle, a partir de los ca. 17.700 años cal. A.P. (14.640 años C<sup>14</sup> A.P.) se registró el desarrollo de una vegetación vascular postglacial empobrecida (Heusser 1989a, 1998, 2003). Se caracterizaba por comunidades de matorrales y arbustos bajos, hierbas y especies palustres, con escasos árboles, propias de ambientes de estepa/tundra (Heusser 1989a, 1998) (Fig. 4). Comunidades vegetales comparables son observadas actualmente en la estepa patagónica al norte de Tierra del Fuego y a lo largo de la costa atlántica donde la precipitación media anual es inferior a los 300 mm (Pisano 1977).

Las bajas frecuencias de polen de *Nothofagus* registradas en todos los perfiles polínicos a lo largo del área del Canal Beagle sugieren la presencia de pequeños bosques subantárticos provenientes de refugios glaciales locales (Premoli et al., 2010). Estos refugios se ubicaron probablemente muy cerca o en contacto con los márgenes del hielo de los glaciares a lo largo del canal y/o en ambientes periglaciales locales (Premoli et al., 2010).

Los datos del polen arbóreo muestran registros altamente variables relacionados con condiciones fluctuantes en la temperatura ambiente (Ponce et al., 2011). Dos deterioros climáticos habrían interrumpido la progresiva y lenta expansión del bosque de *Nothofagus*. Uno hacia los 13.000 años C<sup>14</sup> A.P. (15.300 años cal. A.P.), el *Antarctic Cold Reversal* (ACR) y el otro, entre los 11.100 y 10.100-10.000 años C<sup>14</sup> A.P. (13.000 y 11.500 años cal. A.P.), el equivalente al *Younger Dryas* (YD) del Hemisferio Norte (11.000 – 10.000 años C<sup>14</sup> A.P.), con ausencia de polen de *Nothofagus* a los 10.200 años

$C^{14}$  A-P. (12.000 años cal. A.P.) (Heusser y Rabassa 1987; Heusser 1998). Se estima para el último evento, una temperatura de verano de 3°C inferior a la actual en Ushuaia y una disminución en las precipitaciones del orden de los 200 mm anuales (Heusser 1998). Este último episodio tardiglacial más frío, del orden del milenio, fue también identificado en los registros polínicos de los valles fueguinos interiores (Borromei et al., 2007).

A partir de información paleoecológica se infieren para el Tardiglacial condiciones paleoambientales, aunque más cálidas que en la actualidad, mayormente frías y secas (Heusser 1998). Estas condiciones se debían a la presencia local del glaciar Beagle (Heusser 1998), como así también de los glaciares de los valles interiores y se registraron hasta aproximadamente los 10.300 – 9.300 años  $C^{14}$  A.P. (12.000 – 10.600 años cal. A.P.) (Coronato 1995; Borromei et al., 2007).

Durante el Holoceno temprano (11.500 – 8.000 años cal AP) los datos polínicos indican el desarrollo de comunidades vegetales transicionales del ecotono bosque/estepa, asociada a un paisaje abierto con grupos de árboles y arbustos en las tierras bajas sobre el Canal Beagle (Heusser 1989a, 1998). Mientras que en los valles interiores se extendía una vegetación abierta de pastizales y arbustos y el hielo ocupaba las áreas a mayor altura sobre los valles colgantes (Borromei et al., 2007). Actualmente un patrón de vegetación similar se desarrolla en el centro de la isla donde las precipitaciones no superan los 400 mm anuales y las temperaturas de verano oscilan entre los 11°C y 12°C (Pisano, 1977). Estas evidencias sugieren un incremento en la temperatura y humedad efectiva, aunque las precipitaciones permanecieron más bajas que las actuales (Ponce et al., 2011). Esto habría favorecido el desarrollo de incendios, como lo muestra el registro de partículas de carbón en los perfiles polínicos del área del Canal Beagle (Heusser, 1990, 1995, 2003).

El mejoramiento climático del Holoceno temprano fue coincidente con un evento transgresivo a lo largo del Canal Beagle, el cual tuvo lugar alrededor de 8.000 años C<sup>14</sup> A.P. (Rabassa et al., 2000). El ingreso del agua de mar inundó el área del Lago Roca-Bahía Lapataia (extremo oeste del Canal Beagle) generando un profundo y angosto fiordo con archipiélagos intrincados (Gordillo et al., 1993). Este evento transgresivo-regresivo generó varios niveles de playas marinas (Ponce et al., 2011). La curva del nivel relativo del mar en el Canal Beagle muestra un máximo entre 6.000 – 5.000 años C<sup>14</sup> A.P. como consecuencia de la acción combinada de ascenso glacioeustático y actividad sismotectónica (Isla et al., 1999).

La vegetación litoral en el momento de la ingresión marina en el Canal Beagle fue principalmente arbórea, sugiriendo una mayor disponibilidad hídrica bajo la acción moderadora del mar (Ponce et al., 2011). En los registros polínicos de niveles marinos datados entre 8.240 – 7.260 y 5.800 años C<sup>14</sup> A.P. en la localidad de Bahía Lapataia y entre 6.240 – 6.060 años C<sup>14</sup> A.P. en la localidad de río Varela, se observa un significativo aumento en el polen de *Nothofagus*, sugiriendo el desarrollo de un bosque denso sobre las áreas costeras, al tiempo que un patrón de vegetación más abierta de ecotono bosque/estepa se extendía a nivel regional (Grill et al., 2002; Borromei y Quattrocchio, 2007).

En Tierra del Fuego el incremento de humedad y descenso de temperatura también se registra durante el Holoceno medio con el desarrollo de un bosque denso y cerrado de *Nothofagus* extendiéndose no solamente sobre las áreas interiores a lo largo del Canal Beagle, sino también en los valles tributarios interiores de los andes fueguinos del sur de la isla (Heusser 2003; Borromei et al., 2007, 2010; Markgraf y Huber, 2010).

Las fluctuaciones climáticas neoglaciales no han sido claramente identificadas en los registros polínicos del Canal Beagle, aunque se observan variaciones en el influjo polínico de *Nothofagus* que ponen de manifiesto la alta variabilidad climática durante los últimos 6.000 años cal A.P. (Ponce et al., 2011).

En una turbera ubicada en un valle glaciar de altura (turbera Las Cotorras, 20 km al noreste de la ciudad de Ushuaia) los datos multiproxies (polen, microfósiles no polínicos, diatomeas y análisis químico de ceniza, geomorfológico y estratigráfico) señalan la extrema sensibilidad del bosque de *Nothofagus* y del ecosistema de la turbera frente a episodios fluctuantes de temperatura y precipitación, especialmente, durante los últimos 2.000 años cal A.P. (Borromei et al., 2010). Se observaron valores máximos en el influjo polínico total alrededor de los 2.800, 1.100 y 700 años cal A.P., seguidos por eventos de remoción en masa, sugiriendo un mayor aporte de polen por escorrimiento superficial relacionado con las precipitaciones y los procesos de ladera. Cambios importantes en la vegetación se produjeron entre los 680-300 años cal A.P., registrándose una disminución en el polen de *Nothofagus*, debido probablemente a la existencia de condiciones más frías y húmedas, coincidiendo con el período de la Pequeña Edad de Hielo (LIA) (Borromei et al., 2010). Estas condiciones también fueron documentadas a partir de registros polínicos en turberas de valles andinos interiores en valles andinos fueguinos como el valle de Andorra (Mauquoy et al., 2004) y en Isla de los Estados en turberas desarrolladas sobre el sector oeste de la isla (Ponce et al. 2016).

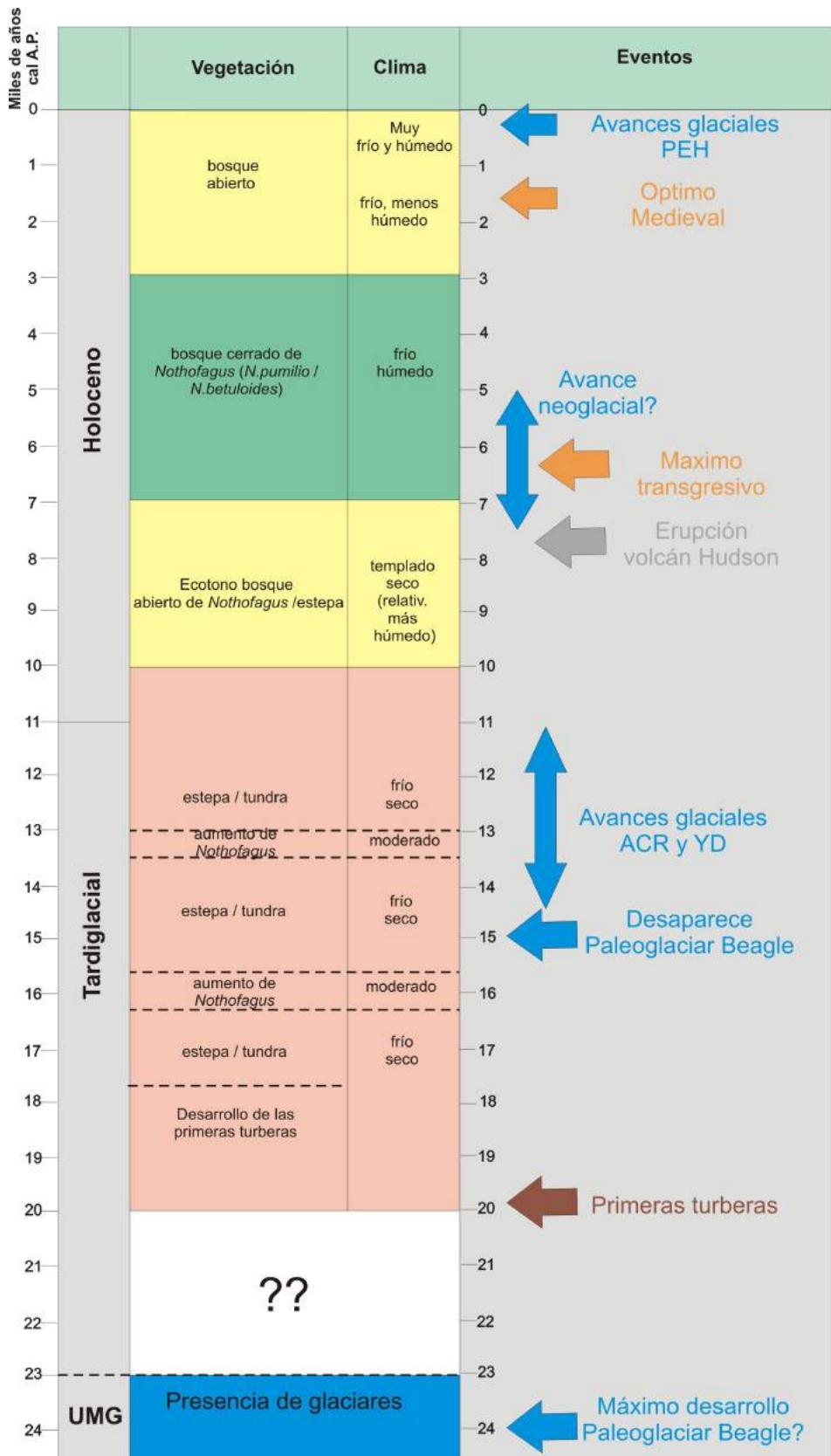


Fig. 4. Correlación paleoambiental y paleoclimática durante el Tardiglacial-Holocene entre el S de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Modificado de Ponce (2009).

### **II.3. LOS ECOSISTEMAS DE TURBERAS**

Las turberas son ecosistemas de humedales terrestres en los que la producción de la materia orgánica es superior a su descomposición (Clymo, 1984). Como resultado considerables cantidades de materia orgánica, o turba, se acumulan a lo largo de miles de años (Vitt y Wiede, 2009). Este material orgánico se compone principalmente de fragmentos remanentes de la descomposición parcial de las plantas que en un principio vivían sobre la superficie de la turbera (Vitt y Wiede, 2009). Varios factores influyen en su formación y preservación, incluyendo un balance de humedad positivo (evaporación menor a precipitación), humedad relativa alta, condiciones topográficas y geológicas que favorezcan la retención del agua, un bajo pH del sustrato y disponibilidad de nutrientes (Clymo, 1984).

La turbera se diferencia en una zona superior aeróbica, el acrotelmo, y en una zona inferior anaeróbica, el catatelmo (Vitt y Wiede, 2009). Distintos grupos de plantas se desarrollan en las turberas. Las plantas vasculares (hierbas, arbustos y árboles) producen menos biomasa y se descomponen más rápidamente que las briofitas (musgos y hepáticas) dominantes de la capa de suelo (Vitt y Wiede, 2009). La superficie de las turberas está cubierta por una continua mata de musgos y la mayor cantidad de biomasa contenida en este nivel se compone del material de las paredes celulares que se descompone más lentamente. Según estudios realizados en turberas de Canadá y Rusia, la turba acumulada se compone en un alto porcentaje de material derivado de briofitas. La ausencia de un nivel dominado por musgos, junto con abundante hojarasca de plantas vasculares lleva a una descomposición medianamente rápida y resulta en poca acumulación de turba (Thormann et al., 1999).

## CARACTERIZACIONES Y CRITERIOS DE CLASIFICACIÓN

Generalmente dos tipos básicos de turberas son reconocidos, ombrotróficas o *bogs* y minerotróficas o *fens*. Pueden ser más precisamente definidas utilizando la combinación de los criterios hidrológicos, químicos y florísticos (Zoltai y Vitt, 1995). A continuación se mencionan y desarrollan brevemente distintas clasificaciones de turberas actuales.

Comenzando con el criterio hidrológico, a las turberas en las cuales el aporte de agua y de nutrientes proviene de la precipitación y de aquella que ha estado en contacto con sustrato mineral, se las denomina minerotróficas o *fens* (Vitt y Wiede, 2009). Mientras que las turberas en las que el aporte de agua y nutrientes proviene únicamente de la precipitación son denominadas ombrotróficas o *bogs* (Vitt et al., 1990). Estos últimos pueden estar elevados respecto al área circundante, así el agua fluye desde la turbera o desde la tierra que la rodea hacia tierras bajas. Por esta razón, la química de la precipitación tiene la mayor influencia sobre la química del agua de los *bogs* (Vitt et al., 1990). Los *bogs* pueden ser considerados como ecosistemas oligotróficos con vegetación ombrotrófica (recibe la totalidad del agua y nutrientes de la precipitación) y los *fens* como ecosistemas tanto oligo como mesotróficos dominados por vegetación minerotrófica (el abastecimiento de agua proviene principalmente de corrientes o manantiales).

DuReitz (1949) clasificó a las turberas escandinavas en base a la estructura de la vegetación y de la composición florística. Reconoció que algunas turberas tienen un gran número de especies de plantas con gran fidelidad a condiciones particulares de los sitios (especies indicadoras). A los *fens* ricos en especies indicadoras los llamó *rich fens*. A los *fens* con pocas especies indicadoras, los denominó *poor fens*. También,

reconoció que los *bogs* poseen muy pocas (o ninguna) especies que fueran exclusivas de dichas condiciones ambientales.

Sjörs (1950, 1952) relacionó el pH y la conductividad eléctrica del agua superficial con los tipos florísticos descriptos por DuReitz (1949). Describió el pH y los gradientes de conductividad que oscilan desde ácidos y baja conductividad en *bogs*, algo menos ácido y de conductividad intermedia en los *poor fens*, a básicos y alta conductividad en *rich fens*. Con esto, Sjörs propuso que los *rich fens* podrían ser subdivididos en dos tipos: moderados y extremos. En general, el agua de superficie de las turberas tiene un pH de los rangos 3.0-4.2 en *bogs*, 4.2-5.5 en *poor fens*, 5.5-7.0 en *rich fens* moderados y 7.0-8.0 o mayor en *rich fens* extremos (Vitt, 1990).

Las concentraciones de nutrientes potencialmente limitantes (formas disueltas de nitrógeno y fósforo inorgánico) (Walbridge y Navaratnam, 2006) son altamente variables y muestran una pequeña relación con los gradientes químicos de acidez, alcalinidad y cationes básicos. Químicamente *poor fens* son más similares a los *bogs* que a los *rich fens* (Vitt et al., 1995a).

En términos de la fisonomía, las turberas varían considerablemente. Los *bogs* son relativamente secos y tienen un acrotelmo relativamente ancho, y un gran porcentaje de su área está cubierta por montículos (Glaser y Janssens, 1986). Pueden ser arbolados, dominados por arbustos, o completamente desprovistos de árboles (abiertos) (Glaser y Janssens, 1986; Belland y Vitt, 1995). Puede hacerse una distinción de los *bogs* según se encuentren más o menos cerca a la costa marina. Generalmente, los *bogs* marinos son abiertos, a menudo contienen un componente juncáceo en el césped, y contienen piletas de agua (que pueden presentar patrones reticulados o paralelos), mientras que los *bogs* continentales son arbolados, casi no tienen juncáceas y no tienen aguas abiertas (Glaser y Janssens, 1986). Los *bogs* están siempre dominados por el

musgo *Sphagnum* sp., puede faltar el componente juncáceo y generalmente tienen abundantes arbustos (Belland y Vitt, 1995).

Los *fens*, tanto *poor* como *rich*, son relativamente húmedos, con un delgado acrotelmo y pueden presentar superficies con patrones reticulados o paralelos de “cuerdas” elevadas secas y elongadas separadas por piletas de agua a menudo cubiertas por alfombras de musgos (Halsey et al., 1997b). Los *fens* están generalmente dominados por juncáceas. Pueden ser arbolados, arbustivos o abiertos (Halsey et al., 1997b). Los *poor fens* son dominados por *Sphagnum* y pueden estar presentes arbustos de ericáceas; se diferencian de los *bogs* por la presencia de especies de *Juncus* sp. y *Carex* sp. Los *brown mosses* (musgos de la familia Amblystegiaceae) son los dominantes en los *rich fens* moderados y extremos, y los arbustos de ericáceas están dispersos o ausentes (Vitt, 1990).

### **EL GÉNERO *Sphagnum***

*Sphagnum*, comúnmente conocido como musgo de turbera o *peatmoss*, difiere en gran medida, tanto en apariencia como en estructura, del resto de los musgos y de hecho, no posee parientes cercanos actuales (Shaw et al., 2003; Shaw y Renzaglia. 2004).

Sus especies están asociadas con humedales y varias son acuáticas. La mayoría de las investigaciones del grupo se han hecho en altas latitudes de América del Norte y Rusia, pero exploraciones más recientes indican que también son ricas en *Sphagnum* las floras de áreas tropicales, subtropicales y del Hemisferio Sur (Anderson et al., 2009).

Se reconocen alrededor de 300 especies ampliamente distribuidas principalmente en regiones templadas, montanas y boreales (Clymo, 1982; Anderson et al., 2009). Para

el Neotrópico se han registrado aproximadamente 160 especies (Gradstein et al, 2001), mientras que para el Cono Sur 54 especies y 6 variedades han sido registradas (Documenta Musgos).

El género en Argentina está representado por 11 especies y 1 variedad registradas (Documenta - Musgos). Para Tierra del Fuego han sido registradas 5 especies: *Sphagnum falcatulum* Besch, *S. fimbriatum* Wilson, *S. magellanicum* Brid, *S. squarrosum* Crome, *S. subfalcatum* Roiv. (Matteri, 2003). Sin embargo, debe re-evaluarse la presencia de *S. squarrosum* y de *S. subfalcatum* ya que podrían ser diferentes expresiones fenotípicas del complejo genético “*S. falcatulum* Besch” (Karlin et al., 2013).

Un importante aspecto del género es su tasa de descomposición inusualmente baja, razón por la cual las plantas muertas de *Sphagnum* se acumulan como turba (Clymo, 1982). Esto se explica por la baja concentración de nitrógeno en las plantas (generalmente menor al 1 % de la masa seca) y por las condiciones ácidas generadas por el propio *Sphagnum* (Clymo, 1982). Otro motivo se asocia al ambiente húmedo que requieren para vivir la mayoría de sus especies y a las bajas temperaturas de las áreas donde generalmente se las encuentra. Por lo tanto, las condiciones anaeróbicas prevalecen y la tasa de descomposición en estas condiciones es mucho más baja que si se estuviera bajo condiciones aeróbicas.

Sin embargo, las características del agua y la anaerobiosis asociada no son estáticas, si no que fluctúan en el curso de minutos a días como la lluvia, la escorrentía, la evaporación y la temperatura lo determinen (Clymo, 1982). En términos más prolongados, el nivel de saturación de agua se eleva, porque en algún punto por debajo de la superficie viva, los tallos de los *Sphagnum* muertos se descomponen hasta que pierden la integridad, y así la estructura colapsa (Clymo, 1982). Más allá de este hecho,

las partes desarticuladas (tallos, ramificaciones y hojas) no pierden sus características morfológicas en el proceso de descomposición por lo que pueden reconocerse a lo largo de los testigos sedimentarios, aun en los niveles más profundos (obs. pers.).

Su extenso crecimiento en forma de carpeta y la baja tasa de descomposición son dos de las razones por las cuales *Sphagnum* es una briofita tan importante: hay una enorme cantidad de ésta, más muerto que vivo. Las turberas cubren alrededor de  $150 \times 10^6$  ha, lo cual conforma entre el 1 al 2 % de la superficie terrestre (Tibbetts, 1968). Muchas de éstas, quizás la mayoría, tienen a este musgo como uno de los componentes principales. La profundidad de las turberas puede superar los 15 metros, pero en general varían entre 1 a 5 metros. Si se asumiera una profundidad promedio de 2 metros y una densidad de masa de 0.1 g/cm<sup>3</sup>, entonces la masa de material muerto sería de alrededor de  $300 \times 10^9$  toneladas. Podría ser comparado con un estimativo de la productividad terrestre de  $72 \times 10^9$  toneladas/año (Clymo, 1982). Si solo la mitad de esto fuera *Sphagnum*, entonces hay más carbono acumulado en éste que lo que se fija en toda la vegetación terrestre en un año. Esto es interesante para especular que habría más carbono en *Sphagnum* que en cualquier otro género de plantas, vascular o no vascular. Sin embargo, la comparación es algo artificial ya que este género está filogenéticamente tan aislado que quizás ésta debería ser a nivel de familia, o aún de mayor jerarquía taxonómica. Pero parece claro que ninguna otra briofita puede acercarse al éxito general de *Sphagnum*, aunque algunos, como *Polytrichum commune* y *Racomitrium lanuginosum*, pueden tener una mayor productividad en áreas pequeñas.

## FACTORES QUE LIMITAN EL DESARROLLO DE *Sphagnum*

El crecimiento de *Sphagnum* en las turberas está limitado principalmente por la disponibilidad de agua (Clymo, 1973; Robroek et al., 2009), de luz (el sombreado) (Hayward y Clymo, 1983; Minkkinen et al., 1999; Bonnett et al., 2010), las concentraciones de solutos (relativamente bajas de Ca<sup>+2</sup>) (Clymo, 1982) y por los niveles de Nitrógeno (Fig. 5).

Al deshidratarse la fotosíntesis en *Sphagnum* se reduce rápidamente cuando su contenido de agua es inferior a 7 gr PesoFresco/gr PesoSeco (Schipperges y Rydin, 1998). Para lograr una alta capacidad de transporte del agua, *Sphagnum* forma grupos de ramificaciones densamente compactos (Clymo, 1973; Hayward y Clymo, 1982). Contrariamente, por la competencia por la luz con las plantas vasculares, este musgo a su vez crece de modo rápido y en forma “esbelta” (Malmer et al., 1994), pudiendo entrar en conflicto con los requisitos anatómicos para un transporte eficiente del agua.

Por otro lado, las condiciones muy húmedas pueden limitar el crecimiento de *Sphagnum* (Belyea y Clymo, 2001). Los altos contenidos de agua en sus tejidos imponen resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub>, limitando a la actividad fotosintética (Clymo, 1970; Rice y Giles, 1996; Smolders et al., 2001). Otra limitante está representada por el exceso de nutrientes (nitrógeno, potasio, fósforo) y sus sales, que pueden ser tóxicas para *Sphagnum*, el cual está adaptado a ambientes pobres en minerales (Skene, 1915).

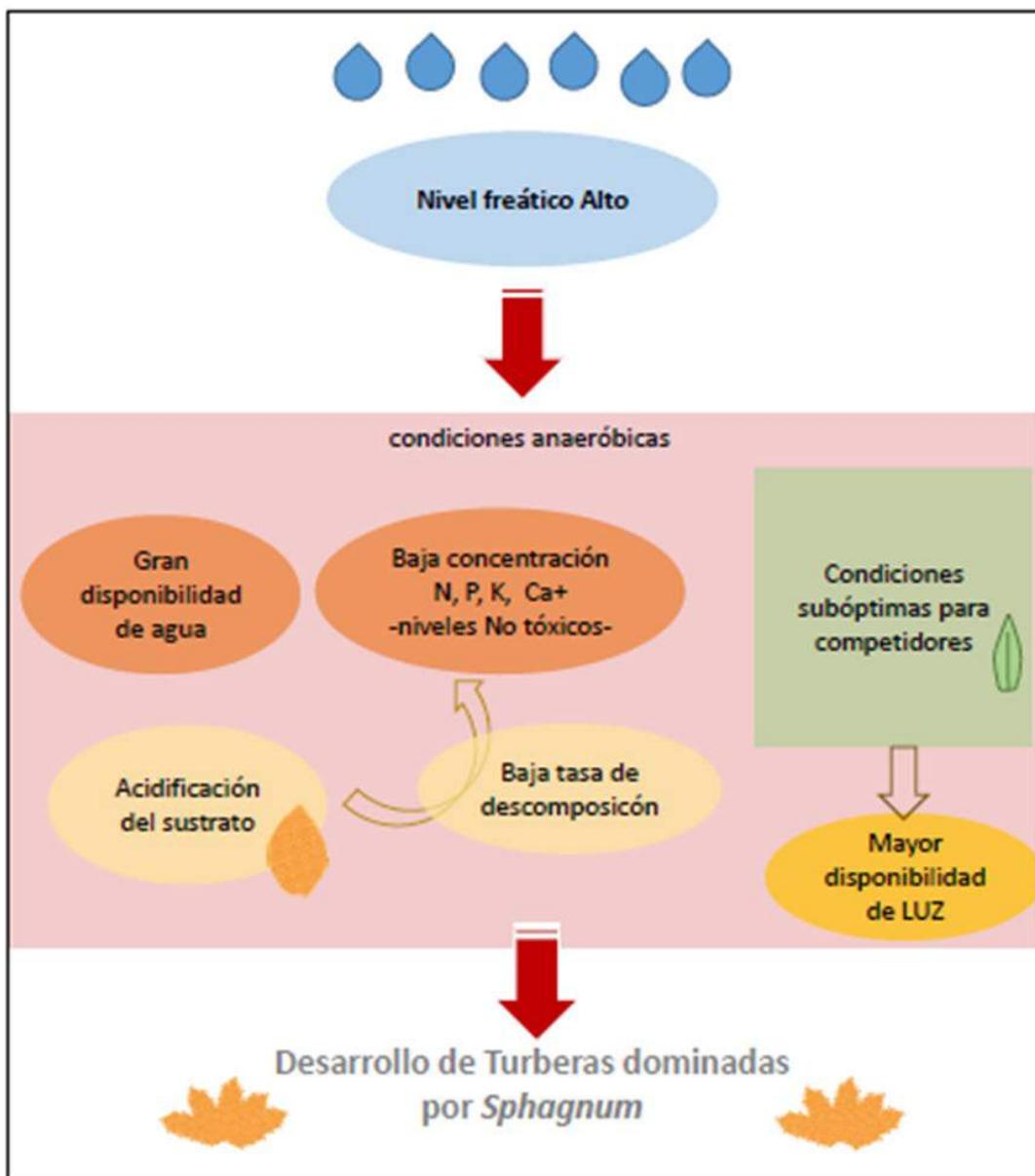


Fig. 5. Condiciones requeridas para el crecimiento de *Sphagnum magellanicum* en turberas.

#### ABSORCIÓN ADAPTATIVA DE NITRÓGENO

Bajo una concentración elevada de nitrógeno (N) la retención de carbono y nutrientes se ve obstaculizada en las turberas de *Sphagnum*, condición bajo la cual este musgo pasa a ser dominado por las plantas vasculares (Fritz, 2012).

*Sphagnum* parece ser altamente eficiente en el uso de pulsos cortos de N (por ejemplo, durante precipitaciones en áreas prístinas). Esta estrategia tiene importantes consecuencias ecológicas y evolutivas: el riesgo de toxicidad por N se reduciría debido a la capacidad de filtración a largo plazo, otorgándole una ventaja competitiva sobre las plantas vasculares (Fritz, 2012).

Los pantanos son ecosistemas con altas tasas de almacenamiento de nutrientes y carbono, pero la disponibilidad de éstos es muy baja debido a las condiciones ombrotróficas, limitando el crecimiento de las plantas vasculares (Fritz, 2012).

Un conjunto de rasgos, exclusivo del género *Sphagnum*, permite su dominio en los ecosistemas de pantanos. Este musgo ha desarrollado una alta eficiencia en el uso de nutrientes, evitando deficiencias por las bajas tasas de entrada de los mismos (Fritz, 2012, Rudolph et al., 1993; Van Bremen, 1995). La entrada atmosférica de nutrientes es retenida eficientemente y las tasas de descomposición son bajas, debido a la alta retención de agua de lluvia, a las condiciones ácidas y a que su materia orgánica es poco degradable (Aerts et al., 1999). A su vez, una parte sustancial del carbono perdido (incluyendo al CH<sub>4</sub>) es vuelto a fijar por *Sphagnum* (Turetsky y Wieder, 1999; Smolders et al., 2001; Kip et al., 2010). Esta combinación de rasgos permite evitar ser superado por las plantas vasculares. Sin embargo, cuando la disponibilidad de nitrógeno (en el aire) es mayor, las plantas vasculares se encuentran bajo condiciones favorables (Fritz, 2012). El desplazamiento de *Sphagnum* en las turberas por las vasculares puede conllevar a una reducción del almacenamiento de nutrientes, de carbono (turba) y de agua (Lafleur et al., 2005; Gunnarsson et al., 2008).

En caso de que se den las condiciones ambientales requeridas y entonces la biomasa de *Sphagnum* disminuye, la lixiviación de nitrógeno aumenta fuertemente (Curtis et al., 2005). Esto da lugar a la acumulación de éste elemento en el acrotelmo

promoviendo la expansión de las plantas vasculares (Limpens et al., 2003a; Tomassen et al., 2004). Bajo estas condiciones el crecimiento de *Sphagnum* es obstaculizado por una menor disponibilidad de luz (sombra) y por la desecación a escala ecosistémica (Clymo, 1973; Berendse et al. 2001; Lafleur et al., 2005).

#### COMPETENCIA DE *Sphagnum* CON PLANTAS VASCULARES EN COJÍN

En el Hemisferio Sur las turberas dominadas por plantas vasculares son un importante componente del paisaje. Esto parece ser tan particular que el propio Charles Darwin se preguntó el por qué del escaso éxito de *Sphagnum* en las turberas del sur de América del Sur al observar grandes áreas cubiertas por turberas dominadas por *Astelia pumila* y *Donatia fascicularis* (Fritz, 2012).

Es llamativo que *Sphagnum* pueda ser dominado por otras plantas en pantanos prístinos de la Patagonia ya que las condiciones parecen ser muy favorables para el crecimiento de este musgo en turberas: lluvias frecuentes que conducen a un exceso de agua atmosférica (Tuhkanen, 1992; Schneider et al., 2003) y una muy baja depositación atmosférica de nitrógeno (Godoy et al., 2003). La fuerza competitiva de *Sphagnum* sobre las plantas vasculares puede fortalecerse aún más mediante la lixiviación de nutrientes y cationes como resultado de la alta precipitación (Holdgate, 1961; Thomas et al., 1999) y por veranos fríos (Tuhkanen et al., 1990).

Sin embargo, en muchos casos las plantas en cojín dominan los sitios pantanosos donde los factores como la lluvia, el viento y la distancia a las fuentes de nutrientes (tierras de cultivo, polvo) son más pronunciados (c.f. gradientes de continentalidad en Kleinebecker et al., 2007). Un ejemplo de turbera dominada por *Astelia pumila* - *Donatia fascicularis* se encuentra en Punta Moat, objeto de estudio en la presente tesis.

La presencia de este tipo de turberas ha conducido a preguntarse ¿cuáles son las condiciones ambientales que permiten a estas especies en cojín ser más exitosas que *Sphagnum magellanicum*? Responder esta pregunta ayuda a inferir y comprender en mayor detalle, las condiciones paleoecológicas bajo las cuales las especies reconocidas en los testigos estudiados en esta tesis han crecido.

#### FACTORES QUE FAVORECEN EL CRECIMIENTO DE PLANTAS VASCULARES EN LAS TURBERAS

Las condiciones de anegamiento (anoxia) bajo las cuales crece *Sphagnum* impide el crecimiento de las plantas vasculares debido al daño que se produce en sus raíces perjudicando o anulando la actividad de este órgano, restringiendo la absorción de nutrientes y de agua (Fig. 6) (Emerson, 1921; Armstrong y Boatman, 1967; Armstrong et al., 1991; Hodge et al., 2009).

Cuando hay una mayor disponibilidad de oxígeno debido a niveles de agua más bajos, debido, a su vez, a mayores fluctuaciones en el nivel freático, las plantas vasculares se encuentran bajo condiciones favorables en la zona de la raíz (Armstrong y Boatman, 1967; Strack et al. al., 2006b; Murphy y Moore, 2010).

Por otro lado, una mayor disponibilidad de nutrientes (particularmente de nitrógeno) aumenta la cobertura y la productividad de las plantas vasculares en turberas y pantanos, probablemente mejorando la eficiencia de las raíces en suelos con agua (Tomassen et al., 2004; Juutinen et al., 2010; Koelbner et al., 2010).

El aumento de las temperaturas es beneficioso para el crecimiento de las plantas vasculares (Hollister et al., 2005), siempre que el suministro de agua sea suficiente.

Los factores que favorecen el crecimiento de las plantas vasculares (nutrientes, oxígeno y temperatura), también estimulan la descomposición de hojarasca / turba y, por lo tanto, la disponibilidad de nutrientes en la zona de la raíz (Fritz, 2012).

Esta correlación de los factores dificulta un análisis detallado de la importancia de cada uno de éstos en la *performance* de estas plantas vasculares en las turberas. Sin embargo, los nutrientes podrían desempeñar un papel clave en la dominancia de éstas ya que tienen requisitos nutritivos intrínsecamente más altos que los musgos (Van Bremen, 1995; Van der Wal et al., 2005; Lindo y González, 2010).

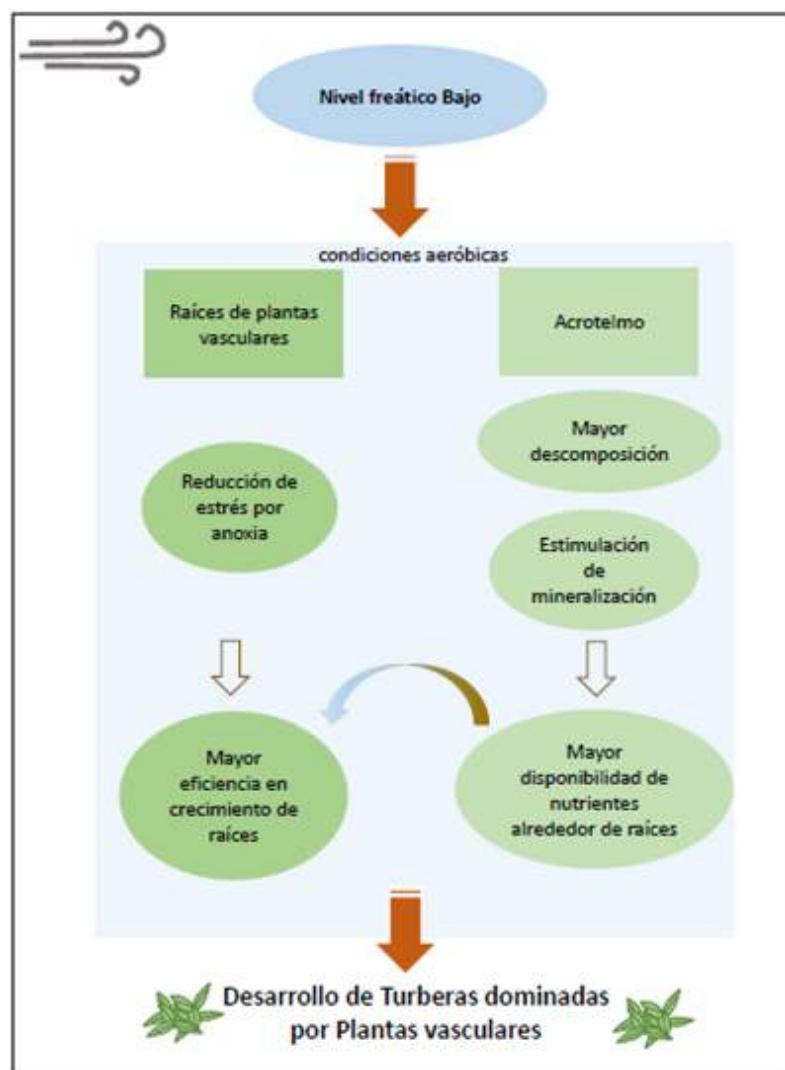


Fig. 6. Condiciones requeridas y procesos que se desarrollan en turberas dominadas por plantas vasculares en cojín

## CLASIFICACIÓN DE LAS TURBERAS DE TIERRA DEL FUEGO

En Tierra del Fuego se encuentra el 95% de las turberas de Argentina (Rabassa et al., 1996) ocupando un área aproximada de 2.700 km<sup>2</sup> (Grootjans et al., 2010) correspondiendo 2.400 km<sup>2</sup> al área de Península Mitre (Iturraspe et al., 2009).

Numerosos estudios y propuestas de clasificación de las turberas de Tierra del Fuego se han realizado desde principio de siglo XX. Una selección de clasificaciones se muestra a continuación (Tablas 2-6).

**Tabla 2.** Clasificación básica de turberas, adaptada de Bonarelli (1917, 1976). Clasificación en base, principalmente, a los distintos ambientes de formación, flora, particularidades del subsuelo, composición química de la turba y factores ambientales. El orden en el que figuran los diferentes tipos de turberas, es el mismo al que en forma natural se superponen y sustituyen uno a otro en las diferentes fases del proceso de formación de una turbera mixta.

Turberas	bajas	inmergidas	plantas palustres
			de praderas húmedas
			de ambientes xéricos
			de bosque
	altas de <i>esfagnos</i> higrófilos	emergidas	

**Tabla 3.** Tipos y subtipos de turberas adaptado de Roivainen (1954). En base a las comunidades de vegetación características de los diferentes tipos y subtipos de turberas en Tierra del Fuego. Se resume la distribución espacial de las turberas según

tres tipos regionales: 1.Turberas de pradera, 2.Turberas esfagnosas-matosas, 3.Turberas pluviales.

Tipos de Turberas	Subtipos
<b>de praderas</b>	<b>de hierbas</b> <b>de gramíneas</b> <b>de ciperáceas</b>
<b>marrones</b>	
<b>pluviales de praderas</b>	
<b>pluviales de almohadas</b>	<b>bajas</b> <b>altas</b>
<b>esfagnosas</b>	- <b>de Cyperáceas</b> - <b>de Juncáceas</b> - <b>de <i>Tetroncium</i></b> - <b>pluviales esfagnosas</b> - <b>de <i>Polytrichum alpestre</i></b>
<b>matosas</b>	- <b>de esfagnáceas</b> - <b>pluviales matosas</b>
<b>de bosque</b>	
<b>pluviales de bosque</b>	

**Tabla 4.** Tipos de turberas de Tierra del Fuego según niveles de precipitación y comunidades vegetales, adaptado de Auer (1965). En base a los tipos de vegetación, latitud, altitud y condiciones ambientales, este autor definió seis categorías que responden a una distribución latitudinal, desarrollándose de norte a sur: turberas de

estepa (**1** y **2**), turberas de transición (**3**), turberas de *Sphagnum* (**4**), región de transición (**5**) y turberas de región lluviosa (**6**).

Zonas	Tipos de turberas	Precipitación anual
<b>1- Estepa seca</b>	<b>turberas en ríos y manantiales</b>	menos de 500 mm
<b>2- Estepa húmeda</b>	<b>turberas de manantiales</b>	500 mm
<b>3- <i>Sphagnum</i> retrogrado</b>	<b>parches de bosques que alternan con estepas y turberas</b>	500 y 700 mm
<b>4- <i>Sphagnum</i></b>	<b>turberas de <i>Sphagnum</i></b>	800 y 1.000 mm
<b>5- <i>Sphagnum</i> progresivo</b>	<b>turberas mixtas en las que <i>Sphagnum</i> avanza</b>	1.200 y 2.000 mm
<b>6- <i>Astelia-Donatia-Oreobulus</i></b>	<b>turberas de <i>Astelia-Donatia-Oreobulus</i></b>	más de 2.000 mm

**Tabla 5.** Clasificación de turberas adaptado de Pisano (1977). (a) Turbales elevados: incluye comunidades de la Tundra Magellánica de fisonomía predominantemente briofítica, que en forma de cojines se elevan sobre la superficie general y sobre el nivel de la napa secundaria. (b) Turbales pulvinados: incluye comunidades no elevadas sobre la napa freática “mineralizada” que

sobreýace al paisaje. Se encuentran en áreas con mayores precipitaciones que los turbales elevados. (c) Turbales gramoídeos: formados por formas gramoídes, en los que las forbias representan más del 50 %.

	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Esfagnosos</li> <li>-juncáceo elevado (asociación <i>Marsippospermetum grandiflorum</i>)</li> </ul>
<b>Turberas elevadas</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>-tundras briofíticas no esfagnosas</li> <li>-de musgos no esfagnosos</li> <li>-de hepáticas</li> </ul>
<b>Turbales pluvinados</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Tundra higrofítica pulvinada (asociación <i>Donatiqfascicularis</i>)</li> <li>-Tundra montana pulvinada (asociación <i>Bolax gummifera - Azorella selago</i>)</li> </ul>
<b>Turbales gramoídeos</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Tundra de briofitas y arbustos enanos</li> <li>-Tundra de ciperáceas amacolladas (asociación <i>Schoenetum antarcticis</i>)</li> <li>-Tundra graminosa Subantártica (asociación <i>Poa flabellatum</i>)</li> </ul>

**Tabla 6.** Clasificación de las turberas de Tierra del Fuego en base a comunidades vegetales productoras de turba, modificado de Roig (2000).

	<i>Koeleria fueguina</i>
	<i>Trisetum spicatum</i> y <i>Hordeum pubiflorum</i>
	<i>Agrostis inconspicua</i>
	<i>Deschampsia kingii</i>
	<i>Deyeuxia poaeoides</i>
<b>Praderas</b>	<i>Poa flabellata</i>
<b>Turbosas</b>	<i>Carex canescens</i>
	<i>Carex atropicta</i>
	<i>Carex magellanica</i> - <i>C. vallis pulchrae</i>
	<i>Marsippospermum grandiflorum</i>
	<i>Juncus scheuchzerioides</i>
	<i>Gunnera magellanica</i>
	<i>Acaena magellanica</i>
	<i>Deschampsia antarctica</i>
<b>Vegas o</b>	<i>Carex decidua</i>
<b>Mallines</b>	<i>Carex gayana</i>
	<i>Juncus bufonius</i>
	<i>Donatia fascicularis</i>
	<i>Astelia pumila</i>
<b>Turberas</b>	<i>Bolax gumifera</i>
	<i>Bolax caespitosa</i>
	<i>Phyllachne uliginosa</i>
	<i>Rostkovia magellanica</i>

	<i>Sphagnum fimbriatum</i>
	<i>Sphagnum magellanicum</i>

## **COMUNIDADES BRIOLÓGICAS DE TURBERAS DE TIERRA DEL FUEGO**

La diversidad de briofitas conocida para Argentina es de 990 taxones de musgos (Matteri, 2003), 562 hepáticas y 15 antoceros (Hässel de Menéndez y Rubies, 2009). Tierra del Fuego es la provincia argentina que ha sido briológicamente más explorada durante las décadas de 1970-1990 y para la que se ha registrado el mayor número de especies. Se conocen para esta provincia 256 taxones de musgos (Matteri, 2003), 36 hepáticas y 3 especies de antoceros (Hässel de Menéndez y Rubies, 2009).

Como se hace evidente en el párrafo precedente, los componentes más importantes de la brioflora fueguina son los musgos. Debido a que no se ha hallado ningún ejemplar de Anthocerotae y muy pocos de hepáticas en los testigos estudiados, a lo largo de este manuscrito se hará mayor hincapié en las Bryophyta s. s. (musgos).

En el Apéndice 1 se enlistan las especies y variedades de musgos que se han encontrado en turberas o sitios pantanosos de Tierra del Fuego. Se detallan los ambientes en donde se desarrollan estas especies así como la bibliografía de donde esta información ha sido tomada. Se han recopilado los registros de 78 especies pertenecientes a 20 familias viviendo bajo estas condiciones.

## CAPÍTULO III

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### III.1. MUESTREO DE LA VEGETACIÓN BRIOLOGICA ACTUAL

Con los objetivos de facilitar el reconocimiento de los macrorrestos de las briofitas de los testigos HB3 y Mo4, de las turberas Harberton y Moat, así como de caracterizar a la vegetación actual de los tres tipos principales de turberas desarrolladas en Tierra del Fuego se muestrearon briofitas de la superficie de las siguientes turberas (Fig. 7):

**Harberton** (turbera de *Sphagnum*,  $54^{\circ}52'52,4''S$ ,  $67^{\circ}13'47,8''O$ ) (Fig. 8).

- **Moat** (turbera de *Donatia-Astelia*,  $54^{\circ}58'10,5''S$ ,  $66^{\circ}44'10,7''O$ ) (Fig. 9).
- **Río Turbio** (turbera de *Cyperaceae*,  $54^{\circ}32'50,0''S$ ,  $67^{\circ}12'11,6''O$ ) (Fig. 10).



Fig. 7. Ubicación de las turberas estudiadas en la provincia de Tierra del Fuego. RT= Turbera del Río Turbio, HB= Turbera Harberton, MO= Turbera Moat



Fig. 8 Turbera Harberton (noviembre 2014/ Foto: A. Iglesias)



Fig. 9. Turbera Moat (noviembre 2014/ Foto: A. Iglesias)



Fig. 10. Turbera del Río Turbio (enero 2016/ Foto: J. F. Ponce)

Las colecciones briológicas se llevaron a cabo durante las campañas realizadas en noviembre de 2014 (Harberton, Moat) y enero de 2016 (Moat, Río Turbio). El material colectado se herborizó de modo estándar (Schofield, 1985) y fue depositado en el Herbario del Instituto de Botánica Darwinion (SI) (Fig. 11).

Las colecciones realizadas se complementaron con información de colecciones personales de la Dra. María Magdalena Schiavone (1987, 1995) en la provincia de Tierra del Fuego (Schiavone com. pers.). Además, como otro complemento para abordar la diversidad briológica de este área y en particular de los ambientes de turberas del modo más completo posible se recopiló la información bibliográfica disponible de briofitas (musgos) actuales, indicando la especie, familia, hábitat y referencia bibliográfica (Apéndice 1).

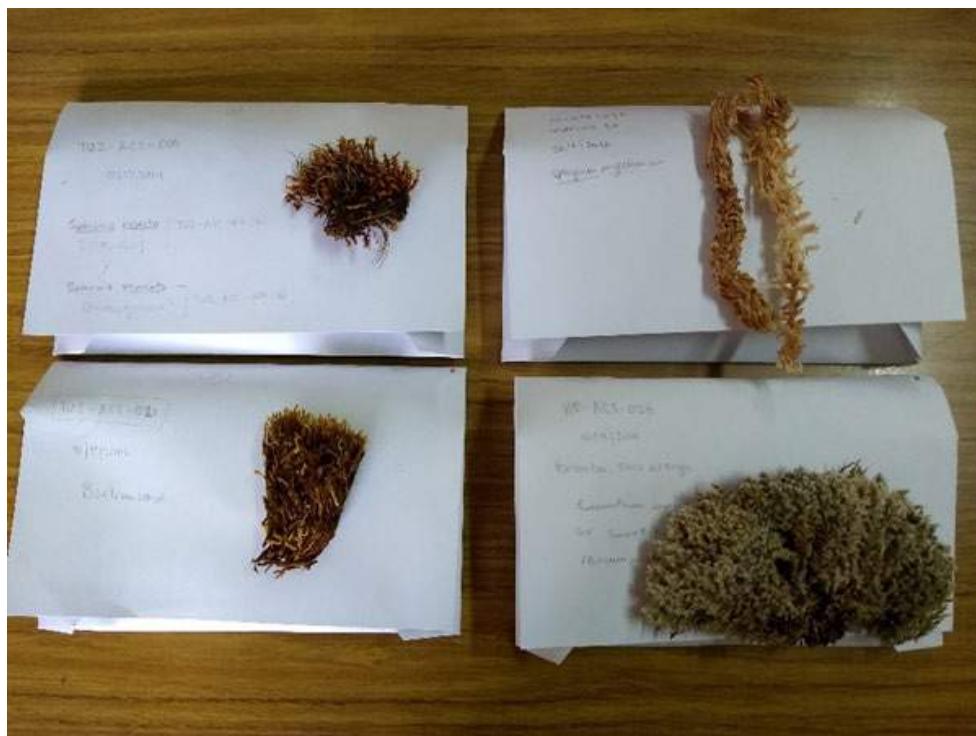


Fig. 11. Material actual herborizado y depositado en el Herbario del Instituto de Botánica Darwinion.

### **III.2. OBTENCIÓN DE TESTIGOS**

Los testigos se obtuvieron de dos turberas, Harberton y Moat (Fig. 7), ubicadas en la porción centro-este y extremo este del Canal Beagle. Para la extracción de los testigos se utilizó una sonda rusa, con sacatestigo de 50 cm de longitud y 5 cm de diámetro (Fig. 12, 13). Los testigos se obtuvieron durante dos campañas - febrero de 2015 y febrero de 2016 - en los sitios de extracción de testigos previamente obtenidos para estudios polínicos y de polvo atmosférico llevados a cabo en ambas turberas (Borromei et al., 2014; Vanneste et al., 2016).



Fig. 12. Sonda Rusa utilizada para obtención de testigo.



Fig. 13. Sonda Rusa con testigo, descripción del testigo.

### **III.3. LOCALIDADES DE LAS TURBERAS EN ESTUDIO**

Los testigos estudiados se encuentran en el sector este de Tierra del Fuego, en cercanías a la costa norte del Canal Beagle.

El clima en la porción sureste de la isla Grande de Tierra del Fuego se caracteriza por sus bajas temperaturas, fuertes lluvias, y vientos de alta intensidad y frecuencia, provenientes del sur, sudoeste y oeste (Borromei et al., 2014). Estas condiciones climáticas derivan de su posición latitudinal, de la presencia de un sistema permanente de bajas presiones, de la proximidad a la Corriente Circumpolar del Océano Sur y al continente antártico (Borromei et al., 2014).

Como se mencionó previamente (ver sección *Área de Estudio-Canal Beagle*), la vegetación del sector este del canal Beagle está representada por el Bosque Perennifolio de *Nothofagus betuloides*, como es el caso del bosque que rodea a la turbera Moat (Heusser, 1995), y por el bosque magallánico mixto de *N. betuloides*, *N. pumilio* (Heusser, 1990; Markgraf y Huber, 2010), el cual se encuentra en las proximidades de la turbera Harberton. Los bosques puros de *N. betuloides* se pueden observar hacia el interior de Tierra del Fuego, mientras que *Drimys winteri* comienza a ser co-dominante en las áreas costeras. El estrato arbustivo y herbáceo se presenta pobre y mal desarrollado.

#### TURBERA HARBERTON

Se encuentra sobre la costa norte del canal Beagle, rodeada por el bosque de *Nothofagus betuloides* - *N. pumilio* (Pendall et al., 2001). Corresponde al tipo de turbera elevada de *Sphagnum magellanicum* (*raised bog*), ubicada en una depresión *inter-drumlin*, dentro de un campo de *drumlins* (Rabassa et al., 1990). Ocupa un área aproximada de 0.5 km<sup>2</sup> (Loisel y Yu, 2013). La temperatura promedio, estimada por

interpolación de la estación meteorológica más cercana corresponde a 5.9°C (Pendall et al., 2001).

Las especies observadas en base a su dominancia son: *Sphagnum magellanicum*, *Empetrum rubrum*, *Nothofagus antarctica*, *Carex magellanica*, *Rostkovia magellanica*, *Cladina*, *Pernettya pumila*, *Sphagnum fimbriatum*, *Marsippospermum grandiflorum*, *Cornicularia aculeata*, *Cladonia cornuta*, *Caltha appendiculata*, *Drapetes muscosus*, *Nanodea muscosa*, *Tetroncium magellanicum*, *Deschampsia flexuosa*, *Sticta* sp., *Carex curta*, *Deyeuxia poaeoides*, *Bryum* sp., *Luzula alopecurus*, *Parmelia* sp., *Polytrichum juniperoides* y *Juncus scheuchzerioides* (Roig et al., 2004).

**Testigo Harberton 3** ( $54^{\circ}52'49,0''S$ ,  $67^{\circ}13'49,2''O$ , 20 m s.n.m). Posee una profundidad de 10,37 m, correspondiendo a la máxima profundidad alcanzada. La base del testigo ha sido datada radiocarbónicamente en 19.619 años cal. A.P. Se extrajeron un total de 699 muestras, resultado de la división completa del testigo cada 2 cm, excepto los 50 cm basales (987 a 1037 cm), que han sido divididos cada 1 cm.

Desde el techo a la base el testigo estudiado comprende:

- 0-100 cm**: turba muy fibrosa poco humificada color pardo rojizo con intercalaciones de niveles de hasta 5 cm de turba fibrosa medianamente humificada color marrón oscuro.
- 100-300 cm**: alternancia de niveles de turba fibrosa poco humificada color pardo rojizo con intercalaciones de niveles turba menos fibrosa medianamente humificada color marrón oscuro.
- 300-400 cm**: turba medianamente humificada, fibrosa, color marrón oscuro con niveles de hasta 5 cm de turba color pardo rojizo muy fibrosa y poco humificada.
- 400-500 cm**: turba humificada, algo fibrosa, color marrón oscuro con presencia de algunos niveles de hasta 3 cm de turba color marrón rojizo más fibrosa y menos humificada.

- 500-524 cm:** turba compacta color marrón oscuro medianamente fibrosa y humificada. cm -524-557 cm: Turba fibrosa color marrón rojizo levemente humificada y menos compacta.
- 557-645 cm:** turba medianamente humificada color marrón, más compacta y fibrosa.
- 645-654 cm:** turba más compacta, fibrosa, medianamente humificada.
- 654-658,5 cm:** nivel de cenizas volcánicas.
- 658,5-717 cm:** turba compacta, fibrosa, medianamente humificada.
- 717-722 cm:** turba compacta altamente humificada color marrón más oscura.
- 722-724 cm:** turba medianamente fibrosa y menos compacta color marrón oscuro.
- 724-734 cm:** turba compacta altamente humificada color marrón más oscuro.
- 734-740 cm:** turba medianamente fibrosa y menos compacta color marrón oscuro.
- 740-750 cm:** turba compacta altamente humificada color marrón más oscuro.
- 750-793 cm:** turba medianamente fibrosa y compacta color marrón oscuro.
- 793-803 cm:** turba medianamente fibrosa, color marrón rojizo.
- 803-808 cm:** turba compacta medianamente humificada color marrón oscuro.
- 808-810 cm:** turba medianamente fibrosa, color marrón rojizo.
- 810-820 cm:** turba compacta y altamente humificada color marrón oscuro.
- 820-840 cm:** turba medianamente fibrosa y menos compacta color marrón oscuro.
- 840-850 cm:** turba compacta y humificada color marrón oscuro.
- 850-867 cm:** turba más compacta y altamente humificada color marrón oscuro.
- 867-905 cm:** turba medianamente fibrosa y menos compacta color marrón oscuro.
- 905-909 cm:** turba más compacta y altamente humificada color marrón oscuro.

- 909-969 cm: turba medianamente fibrosa y menos compacta color marrón oscuro con alternancia de turba más fibrosa.
- 969-973 cm: turba muy compacta y muy humificada, color gris oscuro.
- 973-975 cm: turba menos humificada color marrón oscuro.
- 975-980 cm: turba muy compacta y muy humificada, no se reconocen restos vegetales (Gyttja).
- 980-988 cm: turba medianamente fibrosa marrón oscura.
- 988-992 cm: turba muy compacta y muy humificada, no se reconocen restos vegetales (Gyttja).
- 992-996 cm: turba medianamente fibrosa marrón oscura.
- 996-1037 cm: arcilla color gris azulado, con intercalaciones de dos niveles finos de turba muy humificada (Gyttja).

#### TURBERA MOAT

Cubre una extensión de 1,7 km<sup>2</sup>, ubicada al este del río Moat, a menos de 1 km del canal Moat y distante unos 100 km al este de la ciudad de Ushuaia. Se encuentra rodeada por el Bosque Magallánico Perennifolio de *Nothofagus betuloides* y *Drimys winteri* (Heusser, 1995; Borromei et al., 2014).

De acuerdo con Tuhkanen (1992), se estima para Punta Moat una temperatura media del mes más frío (julio) de entre 1° y 2°C y la del mes más cálido (enero), de 9°-10°C; mientras que las heladas y nevadas pueden ocurrir en cualquier mes del año. La precipitación media anual excede los 600 mm (Fritz et al., 2012).

La superficie de la turbera se caracteriza por un tapiz herbáceo bajo, denso y compacto, formado en su mayor parte por cojines de *Donatia fascicularis* y céspedes de *Astelia pumila* que le imprimen un aspecto irregular de microrrelieves interrumpidos por numerosas charcas de agua dulce (Pisano, 1977). Estos ambientes fueron caracterizados como turberas en carpeta (Tundra Magallánica), típicos de la región oriental y más lluviosa de Tierra del Fuego (Roig y Collado, 2004). En la Isla Grande de Tierra del Fuego, este tipo de turberas se desarrollan en cercanías a las costas, mientras

que tierra adentro son gradualmente reemplazadas por turberas elevadas de *Sphagnum magellanicum*, las cuales existen exclusivamente bajo condiciones de mayor continentalidad (Kleinebecker et al., 2007).

**Testigo Moat 4** ( $54^{\circ} 58' 05,8''S$ ,  $66^{\circ} 44' 10,2''O$ ): proviene de una turbera ubicada en una antigua planicie fluvial, en cercanías a un campo de *drumlins* (Borromei et al., 2014). Presenta una profundidad de 10,05 m, correspondiente a la máxima profundidad alcanzada. La base de la turbera fue datada en 10.226 años cal. A.P.

Se extrajeron un total de 508 muestras, resultado de la división completa del testigo cada 2 cm, excepto los 10 cm basales (994 a 1005 cm), que ha sido dividida cada 1 cm.

Desde el techo a la base el testigo estudiado comprende:

- 0-155 cm**: turba muy fibrosa color marrón con intercalaciones de hasta 5 cm de niveles de turba más compacta y menos fibrosa medianamente humificada color marrón.
- 155-182 cm**: Turba muy fibrosa, el color marrón rojizo, levemente de humificación.
- 182-211 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 211-240 cm**: Turba muy fibrosa, el color marrón rojizo, levemente de humificación.
- 240-250 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 250-270 cm**: Turba muy fibrosa, levemente humificada, el color marrón.
- 270-280 cm**: Turba muy fibrosa, el color marrón rojizo, medianamente humificada.
- 280-332 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 332-357 cm**: Turba fibrosa, muy humificada color marrón.
- 357-383 cm**: Turba muy fibrosa, medianamente humificada, color marrón oscuro.
- 383-400 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 400-430 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 430-468 cm**: Turba poco fibrosa, muy humificada, color marrón oscuro.
- 468-484 cm**: Turba fibrosa, medianamente humificada.
- 484-510 cm**: Turba poco fibrosa, muy humificada, color marrón oscuro.

- 510-545 cm:** Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón.
- 545-587 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color marrón oscuro.
- 587-600 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color negro.
- 600-604 cm:** Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón oscuro.
- 604-608 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color negro.
- 608-646 cm:** Turba fibrosa, medianamente humificada color marrón oscuro.
- 646-650 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color negro.
- 650-717 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color negro.
- 717-721 cm:** Turba muy fibrosa, medianamente humificada, color marrón oscuro.
- 721-750 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color negro.
- 750-775 cm:** Turba muy humificada color negro.
- 775-800 cm:** Turba fibrosa, muy humificada, color pardo rojizo.
- 800-850 cm:** Turba poco fibrosa, muy humificada, color marrón oscuro.
- 850-852 cm:** nivel de cenizas volcánicas.
- 852-935 cm:** Turba medianamente humificada, fibrosa, color marrón oscuro.
- 935-985 cm:** Turba muy humificada (casi Gyttja).
- 985-995 cm:** Arcilla color marrón claro.
- 995-1000 cm:** Turba muy humificada (Gyttja).
- 1000-1005 cm:** Arcilla color gris claro.

## TURBERA DEL RÍO TURBIO

Ubicada en la región oriental del lago Fagnano, en el centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego, dominada por ciperáceas (*Carex* sp.) y rodeada por el bosque de *Nothofagus antarctica*. La temperatura del mes más cálido alcanza los 9°C, mientras que el mes más frío alcanza los 1°C (Roig et al., 2004). Las precipitaciones estivales el registro de la precipitación promedio es de 150 mm, mientras que para los meses más fríos es de 107 mm (De Fina, 1992). El lago Fagnano y la región oriental forman un corredor oeste-este, en el que los vientos provenientes del sudoeste modifican su

dirección y se suman a los vientos provenientes del oeste, resultando en el dominio absoluto de la dirección oeste-este (Roig et al., 2004).

Las colecciones briológicas se realizaron en la turbera de ciperáceas dominada por *Carex canescens* (en Roig et al., 2004 denominada como Turbal inundado de *Carex curta*). Otras especies importantes en abundancia son: *Alopecurus magellanicus*, *Agrostis meyenii*, *Festuca contracta* y *Carex magellanica* entre las vasculares. Son importantes componentes briológicos las amblystegiaceas, *Sphagnum frimbriatum* y *S. magellanicum*, entre otros (Roig et al., 2004) (ver Capítulo IV).

#### **III.4. TÉCNICAS DE LABORATORIO**

Los testigos fueron submuestreados completamente en 508 muestras para Moat 4 y 699 muestras para Harberton 3, tomadas cada 2 cm (con excepción de las bases de los testigos que se dividieron cada 1 cm) colocadas en bolsas herméticas con los rótulos correspondientes. Los estudios fueron realizados en submuestras tomadas cada 25 cm. Se analizaron 41 submuestras para Moat 4 y 51 submuestras para Harberton 3. Se almacenaron en frío (4°C) hasta volver a utilizarse, para evitar la proliferación de organismos descomponedores. Posteriormente, se obtuvo de cada submuestra a estudiar una porción de la misma equivalente a un volumen de 5 cm<sup>3</sup> (Van der Putten et al., 2009; De Vleeschouwer et al., 2010; Mauquoy et al., 2010), extrayéndose con pinzas o cuchillo. El volumen fue medido con en un recipiente graduado plástico de 5 cm<sup>3</sup>.

Previo a comenzar el procesado de las muestras se llevó a cabo una búsqueda bibliográfica sobre las técnicas aplicadas para el estudio de macrorrestos vegetales cuaternarios. En la Tabla 7 se resumen las técnicas aplicadas por otros autores y las que se han desarrollado para el estudio de los testigos Moat4 y Harberton3.

**Tabla 7.** Comparación de metodologías de procesamiento de macrorrestos vegetales.

NE= no especificado; \* no recomendado por ser destructivo (Janssens, 1990).

	<b>Walker y Walker 1961</b>	<b>Janssens 1983</b>	<b>Barber 1993</b>	<b>Mauquoy et al. 2010</b>	<b>Esta tesis</b>
<b>Volumen de submuestra a analizar</b>	Lámina de 1 cm ancho	50 a 200 ml	Lámina de 1 cm (4 cm <sup>3</sup> )	5 cm <sup>3</sup>	5 cm <sup>3</sup>
<b>Obtención de la submuestra</b>	NE	Desplazamiento de agua	NE	NE	Utilizando recipiente de 5 cm <sup>3</sup>
<b>Tratamiento químico para disgregar submuestra</b>	Maceración con soda caustica al 2%	72 horas en agua con KOH o en HCl diluído*	NE	5% KOH/NaOH (35-40 min) con calor	Sin tratamiento químico
<b>Tamaño de malla</b>	100 µm	420 µm	125 µm	100-125 µm	250 µm
<b>Modo de tamizado</b>	NE	NE	Chorros fuertes de agua	Pizeta con agua destilada	En batea con cambios de agua
<b>Método de conteo</b>	Abundancia asignada subjetivamente	Conteo e identificación de todos los fragmentos de cada submuestra	Método de cuadrantes y conteo de hojas (de <i>Sphagnum</i> )	En cubeta de 20 x 10 cm con agua destilada. Observación bajo microscopio estereoscópico (10x y 50x) con una cuadricula de 10 x10 en ocular. Restos estimados como porcentajes en 15 vistas al azar	Bajo microscopio esteroscópico (20x), conteo de todos los fragmentos presentes en 10 ml

<b>Repositorio</b>	NE	En glicerina. <i>Sphagnum</i> , en agua. Preparados para MO, en solución de Hoyer	NE	NE	En 75 cm <sup>3</sup> de agua destilada con 2-3 gotas de HCl al 10%, en refrigerador 4°C + imagen digital
--------------------	----	---	----	----	---

### III.5. PROCESAMIENTO FÍSICO DE LAS SUBMUESTRAS

*Lavado.* Para el lavado de las submuestras se utilizó una cubeta plástica con agua cubriendo la mitad de su volumen. En ésta se colocó un tamiz, malla de 250 µm, y sobre éste se vertieron 5 cm<sup>3</sup> de cada submuestra. Manteniendo el tamiz en el agua, se lo agitó suavemente. Para facilitar la disagregación del material se utilizaron pinzas y se trabajó bajo lupa (aumento de 5x), con el fin de observar si el material se daña durante este proceso (Fig. 14). Se cambió el agua de la cubeta de una a tres veces para que la mayor parte del sedimento fino sea eliminado.



Fig. 14. Instrumentos utilizados para lavar y tamizar cada submuestra.

*Separación del material a analizar.* Se recuperó el material del tamiz y se lo colocó en un frasco graduado, de 100 cm<sup>3</sup>. Se utilizó una pizeta para hacer correr el agua por el tamiz en su cara inferior, de modo que los macrorrestos se deslizaran hacia el recipiente sin romperse. Así, se obtuvieron los 5 cm<sup>3</sup> de material en 75 cm<sup>3</sup> de agua destilada (aproximadamente, según la composición de cada submuestra).

*Conservación y almacenamiento.* Se agregaron 2-3 gotas de HCl al 10 % (Janssens, 1990; Barber, 1993) y se guardó en el refrigerador o cámara fría a 4°C. De esta manera se intenta evitar la proliferación de descomponedores que puedan afectar el material. El material fue almacenado de modo que se encuentre disponible para repetir estudios, para la búsqueda de formas pocos frecuentes, o para realizar nuevos estudios.

### **III.6. DIGITALIZACIÓN DEL REGISTRO DE MACRORRESTOS**

Este paso tuvo como objetivo la obtención de imágenes digitales generales de cada submuestra a analizar y de las cinco alícuotas seleccionadas para contar.

#### **Obtención de imágenes**

*Imagen general de cada muestra.* Se utilizó un recipiente de vidrio de 16 × 16 cm internos y 3 mm de profundidad (Fig. 15), ya que en éste área los 80 cm<sup>3</sup> de submuestra quedan homogéneamente esparcidos en una monocapa de material vegetal. Se ubicó el recipiente, junto con una escala y rótulo, en un escáner plano, y se vertió el contenido del frasco. Se esparció y se escaneó con una resolución de 800 ppp (pixeles por pulgada) (Fig. 16). Con dicha resolución es posible la identificación de fragmentos de porte muy pequeño.

*Imágenes de alícuotas seleccionadas.* Con una pipeta Pasteur de 3 ml se tomaron cinco submuestras de cinco puntos diferentes del recipiente, los cuales representan los materiales de los cuatro vértices y el centro del mismo. Cada pipeteo se colocó en una cápsula de Petri (5 cm de diámetro), disponiéndose el material en una monocapa. Cada una de las cinco cápsulas con material se escaneó (Fig. 17), junto a escala y respectiva referencia. Fue importante que los restos no estuvieran suspendidos en el agua al momento de ser escaneados, ya que de lo contrario las imágenes que se obtenían no eran claras y se descartaron. Se guardó nuevamente la submuestra, llevando el material a un frasco desde el recipiente plano de vidrio, utilizando un embudo o bandeja.

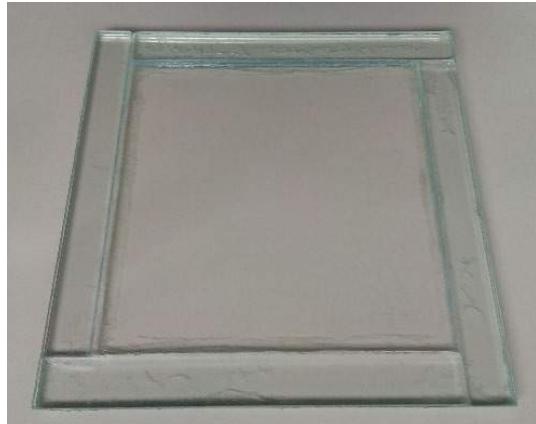


Fig. 15. Recipiente de 16x16 cm, utilizado para escanear material de las submuestras.



Fig. 16. Ejemplo de material general escaneado.

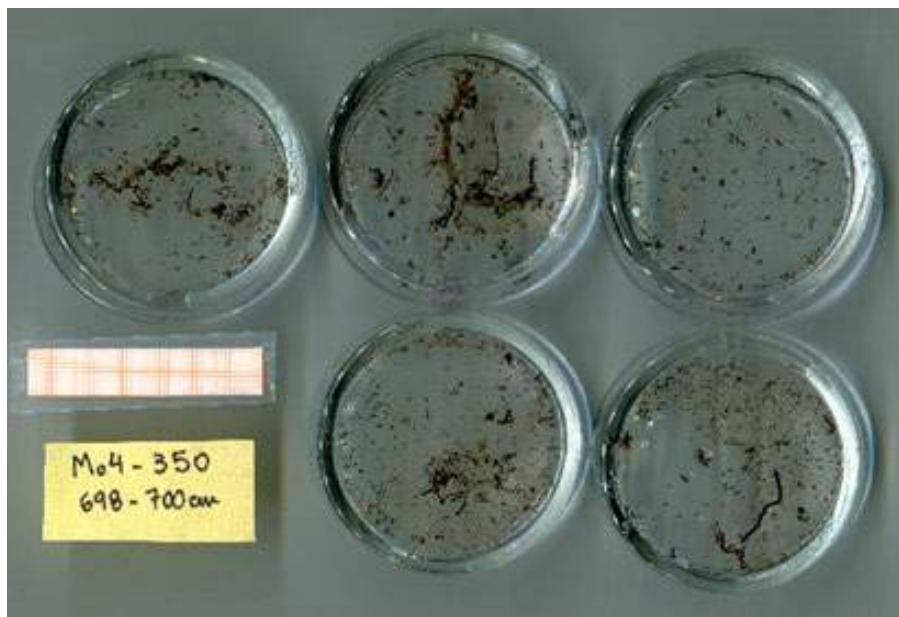


Fig. 17. Ejemplo de alícuotas escaneadas

### III.7. CUANTIFICACIÓN DE MACRORRESTOS

El material de las cinco alícuotas, dispuestas en las cápsulas de Petri, representa el total a analizar por muestra original. Este volumen, se considera representativo del contenido de macrorrestos de la submuestra total ( $5 \text{ cm}^3$  iniciales) en base a esfuerzo de muestreo, ya que en prácticamente la totalidad de las muestras analizadas el contenido de material vegetal era tan abundante que hubiera sido imposible contar todos los macrorrestos presentes. Con el objetivo de realizar el conteo cada cápsula con material se observó bajo microscopio estereoscópico NIKON SMZ645, con un aumento de 20x. Se consideraron para el conteo todos los fragmentos potencialmente determinables, ya sean hojas enteras o fragmentos de estas, tallos con y sin hojas en conexión y esporofitos. En el caso de macrorrestos de *Sphagnum*, se discriminó entre hojas sueltas de ramas y hojas sueltas del tallo, ya que estas últimas son de relevancia taxonómica (Anderson et al., 2009), además de las categorías “hoja rota”, “hoja entera”, “hojas en

coma”, “tallos sin hojas”, “tallos con ramificaciones”, “tallos con hojas”, “ramificaciones con hojas”, “ramificaciones sin hojas”. La discriminación de estos últimos se realizó con el fin de poder evaluar el estado de preservación de los restos para cada muestra. A medida que se realizó el conteo, se separaron los macrorrestos en frascos independientes (de 10 cm<sup>3</sup>) con agua destilada y 2-3 gotas de HCl 10%, rotulados según su determinación, para posteriormente poder montar el material en preparados para observar bajo microscopio óptico y arribar a la determinación al nivel taxonómico más bajo posible (familia, género o especie, según grado de preservación y grupo taxonómico en cuestión).

Restos de plantas vasculares, invertebrados, algas, líquenes y carbón fueron también cuantificados y separados. De este modo, aunque no se haya alcanzado la determinación en detalle para estos restos, ha sido posible llevar a cabo un análisis más detallado e integral sobre la evolución paleoambiental de cada turbera en estudio.

Al terminar el conteo de cada submuestra, se observó la imagen digital general en búsqueda de morfotipos poco frecuentes, que no hayan sido observados en las alícuotas inspeccionadas. De encontrarse, se incluyeron en el conteo valorándose como con baja frecuencia (número absoluto).

Durante el procesamiento se anotó en una planilla la presencia y número de macrorrestos de cada taxón/morfotipo por cada cápsula de Petri por separado. Al finalizar se realizó una suma acumulativa para la muestra total.

En el caso que una submuestra esté representada en su mayoría por un único taxón, y que los fragmentos de este sean muy abundantes (cientos por alícuota) se cuantificó una sola alícuota, con el fin de disminuir significativamente el esfuerzo de trabajo. También se observó la imagen digital general en búsqueda de morfotipos poco frecuentes.

### **III.8. DETERMINACIÓN DE MACRORRESTOS**

De todos los macrorrestos separados por nivel analizado y por morfotipo (formas muy similares que no pueden diferenciarse bajo la lupa) designado en una primera inspección, se seleccionaron aquellos que presentaron mejor estado de preservación y se procedió a realizar preparados para ser analizados bajo el microscopio óptico, para lograr una asignación taxonómica. Para esto los macrorrestos pueden tratarse al igual que a las briofitas actuales, como ser realizar cortes transversales a mano alzada con hoja de afeitar para la observación de la anatomía de las hojas o tallos y el montaje en medio permanente con solución Hoyer (Anderson, 1954). Es importante que durante el proceso de montaje y observación se evite que el material se deshidrate, ya que de este modo se vuelve frágil y tiende a desintegrarse (Janssens, 1988), particularmente los fragmentos muy lábiles como los del género *Sphagnum*.

Para determinar los macrorrestos de briofitas se consultaron los trabajos ilustrados sobre briofitas actuales (e.g. Matteri 1985; Schiavone, 1993; Gradstein et al., 2001; Larraín, 2012; Larraín, 2015; Ochyra et al., 2008; Matteri y Ochyra, 1999; Ochyra y Matteri, 2001) y material de referencia del herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales (BA) y del Instituto de Botánica Darwinion (SI). Además, se comparó con determinaciones realizadas sobre material actual proveniente de las turberas Harberton, Moat y del Río Turbio de las campañas de la presente tesis.

En las descripciones de los macrorrestos briológicos la terminología seguida es la de Magill (1990).

### **III.9. ANÁLISIS DE DATOS Y REPRESENTACIÓN DE RESULTADOS**

Los macrorrestos de los testigos estudiados fueron transformados de número absoluto a concentración/5ml utilizando el programa Tilia Versión 2.0.4 (Grimm, 2015). El mismo programa fue utilizado para graficar los diagramas de concentración de macrorrestos (Grimm, 2015). Sobre estos datos se realizó la delimitación de grupos de muestras, mediante el análisis de agrupamiento de CONISS (Grimm, 2015).

Las edades calibradas fueron calculadas usando el programa CALIB 7.1 (Stuiver et al., 2015), con la curva del Hemisferio Sur SHCal13 (Hogg et al., 2013). Las edades promedio para el cálculo de la máxima probabilidad se consideraron en un rango de 2 sigmas, el cual es considerado un valor estadístico robusto (Telford et al., 2004). Se tomaron edades de trabajos previamente publicados para ambas turberas (Vanneste et al., 2015 para el testigo de Harberton; Borromei et al. 2014 para Moat). En los dos casos los testigos estudiados en esta tesis doctoral se encuentran a una distancia máxima de 2 m de los testigos que se han tomado como referencia para obtener las edades. En el caso del testigo de Harberton se hicieron dos fechados en la base del mismo (a los 924 cm y a los 1034 cm) y para el testigo de Moat se hizo un fechado en la base (a los 995 cm). Estos fechados fueron realizados en los laboratorios DirectAMS, Seattle, EEUU. Para realizar el modelo de edad se llevó a cabo una correlación lineal entre las dataciones obtenidas para la presente tesis y aquellas disponibles para las mismas turberas de testigos próximos, mencionados previamente.

Para la macrosistemática de briofitas se siguió la clasificación propuesta por Goffinet y Shaw (2009).

Para ilustrar los macrorrestos se utilizó el microscopio con cámara Nikon Microphot-FXA, y el microscopio estereoscópico Nikon SMZ800 con cámara Nikon TV Lens.

## CAPÍTULO IV

### RESULTADOS

#### IV. 1. VEGETACIÓN ACTUAL DE LAS TURBERAS HARBERTON, MOAT Y RÍO TURBIO

Con el objetivo de caracterizar a la vegetación actual de los tres tipos principales de turberas desarrolladas en Tierra del Fuego durante las salidas de campo realizadas en las turberas de Harberton, Moat y Río Turbio en los años 2014 y 2016 (ver sección *Materiales y Métodos*) se colectaron 128 muestras de superficie: 46 de la turbera de *Sphagnum magellanicum* (Harberton), 52 de la turbera de *Donatia-Astelia* (Moat), 30 ejemplares de la turbera de Cyperaceae (Río Turbio). La diversidad briológica encontrada fue de 11 familias de musgos, 4 de hepáticas incluyendo a las foliosas como a las talosas.

A continuación se realiza una descripción de la vegetación en base a las especies dominantes y a las acompañantes más importantes presentes en cada una de las tres turberas (también consultar Apéndice 1).

#### Turbera Harberton (Fig. 18)

Turbera ombrotrófica dominada por *Sphagnum magellanicum* siendo *Empetrum rubrum* muy abundante entre las plantas vasculares así como de *Carex magellanica* y *Marsippospermum grandiflorum* en áreas más marginales y de mayor anegamiento. Otro importante elemento son las hepáticas (Metzgeriales) que crecen rodeando a *S. magellanicum*. Grandes áreas son cubiertas por el musgo *Racomitrium geronticum* (Grimmiaceae), siendo localmente dominante en montículos blanquecinos y secos.

*Sphagnum fimbriatum* se encuentra de forma abundante en áreas marginales de la turbera, cubriendo zonas encharcadas o en canaletas. Un representante de la familia Polytrichaceae, *Polytrichum juniperinum*, también se encuentra formando grupos densos ocupando áreas algo extensas hacia los márgenes de la turbera. Otros elementos que acompañan son musgos de las familias Amblystegiaceae, Bryaceae (*Bryum* sp1, *Bryum* sp2, *Bryum pallens*, *Orthodontium linneare*, *Pohlia nutans*), Dicranaceae (*Campylopus* sp1, *Dicranoloma imponens*, *Dicranoloma robustum*) y las hepáticas Noterocladaceae (*Noteroclada confluens*).



Fig. 18. Vegetación de Turbera Harberton. **A.** *Sphagnum magellanicum* y *Empetrum rubrum*. **B.** *Racomitrium lanuginosum*. **C.** *Carex magellanica*. **D.** *Polytrichum juniperinum* **E.** *Sphagnum fimbriatum* **F.** Hepática del orden Metzgeriales entremezclada con *S. magellanicum*. (Fotos: A. Iglesias, 2014).

### **Turbera Moat (Fig. 19)**

Turbera del tipo *cushion bog* de *Astelia pumila-Donatia fascicularis* con abundancia de briofitas localmente importantes. Dos especies de *Sphagnum* crecen en esta turbera, *S. magellanicum* en proximidades a las charchas mientras que a *Sphagnum falcatulum* se lo encuentra sumergido en estas áreas saturadas de agua. Entremezclados con las plantas vasculares dominantes se encuentran distribuidos pequeños grupos de diferentes especies de Dicranaceae, con una gran diversidad del género *Dicranoloma* (*D. billiardieri*, *D. chilense*, *D. imponens*, *D. robustum*) así como con representantes de *Campylopus* sp. También están presentes *Bryum pallens*, *Pohlia nutans* (Bryaceae) y hepáticas de la familia Lejeuneaceae (*Lejeunea* sp.) y Metzgeriales.



Fig. 19. Vegetación de la Turbera Moat,. A. *Sphagnum magellanicum*. B. *Sphagnum falcatulum*. C. *Donatia fascicularis* junto a *Tetroncium magellanicum* D. Dicranaceae. E. Esporofitos de bryaceas entre plantas de *Astelia pumilia*. F. Hepática foliosa junto a *Astelia pumilia*. (Fotos: A. Iglesias, 2014).

### **Turbera del Río Turbio (Fig. 20)**

Turbera de tipo minerotrófico con dominancia de la familia Cyperaceae y de diferentes especies de la familia Amblystegiaceae. Entre las Amblystegiaceae *Scorpidium revolvens* y *Sanionia uncinata*, son importantes componentes de la turbera. Son abundantes componentes de los márgenes de la turbera los montículos de Sphagnaceae: *Sphagnum fimbriatum*, *Sphagnum magellanicum*, entremezclados con pequeños árboles de *Nothofagus antarctica*. Acompañan diversas familias de musgos como Bartramiaceae (*Breutelia integrifolia*), Brachytheciaceae (*Brachythecium* sp.), Bryaceae (*Bryum laevigatum*, *Bryum pallens*), Dicranellaceae (*Dicranella* sp.) Ditrichaceae (*Distichium* sp.), Pottiaceae (*Syntrichia robusta*). Entre las hepáticas se ha reconocido a las Marchantiaceae (*Marchantia* sp.).

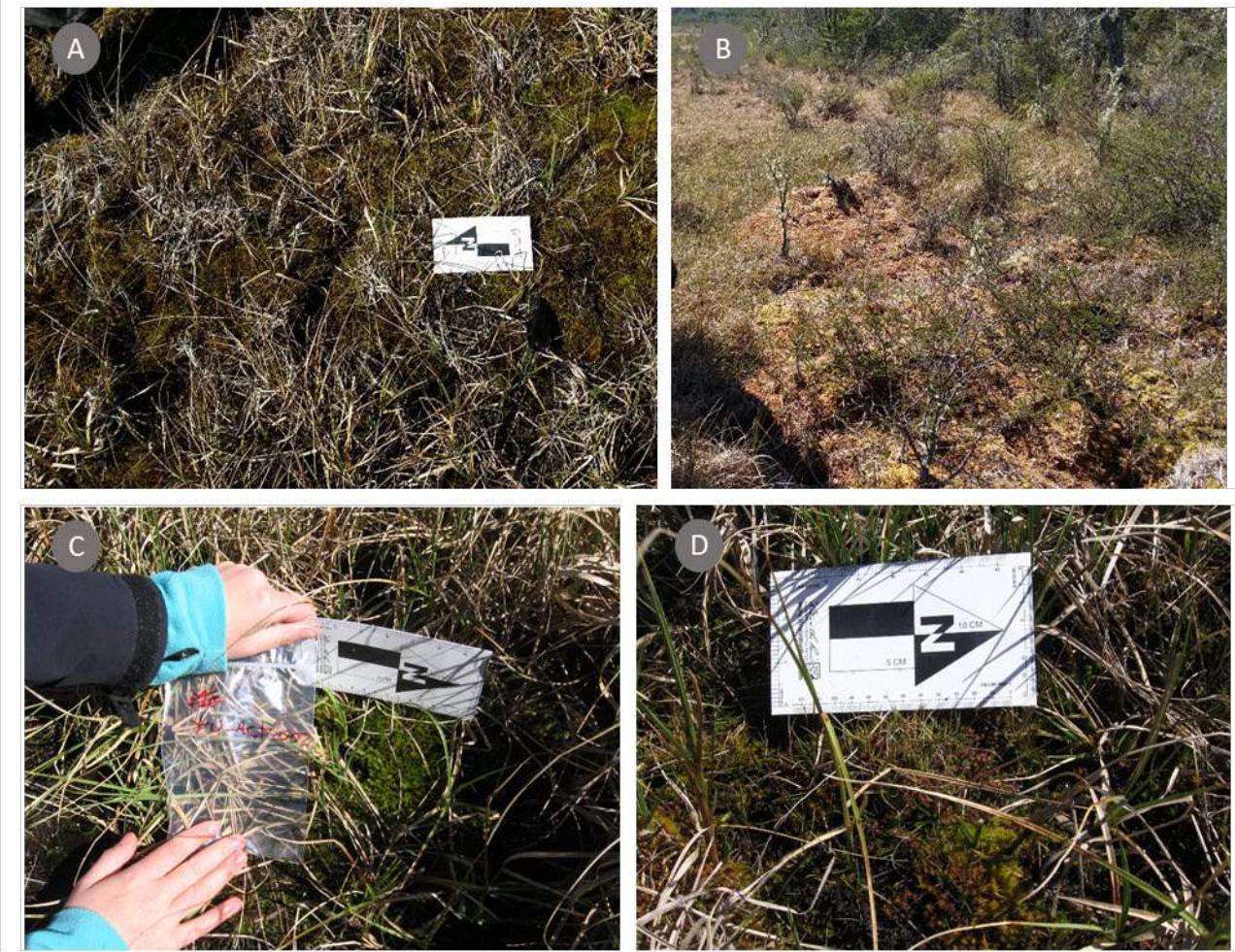


Fig. 20. Vegetación de la Turbera del Río Turbio. A. Varios musgos de la familia Amblystegiaceae. B. montículos de *Sphagnum magellanicum* y *S. fimbriatum* junto con *Nothofagus antarctica*. C. *Dicranella* sp. D. *Syntrichia robusta* junto a *Sanionia uncinata*. (Fotos: J. F. Ponce, 2016)

#### **IV. 2. DIVERSIDAD BRIOLÓGICA DE MACRORRESTOS DE LOS TESTIGOS HARBERTON 3 (HB3) Y MOAT 4 (Mo4)**

A continuación se detalla la asignación taxonómica dada a los macrorrestos preservados en los dos testigos estudiados para esta Tesis. Debido a los diferentes grados de preservación y a la dificultad de observar ciertos caracteres diagnósticos en el

material, se ha alcanzado el nivel genérico en algunos casos y el específico en otros. La clasificación supragenérica se basa en la propuesta de Goffinet y Shaw (2009).

**BRYOPHYTA Schimp.**

Clase SPHAGNOSIDA Ochyra

Orden SPHAGNALES Limpr.

Familia SPHAGNACEAE Dumort.

***Sphagnum magellanicum* Brid.**

***Sphagnum fimbriatum* Wilson**

***Sphagnum falcatulum* Besch.**

Clase BRYOPSIDA Rothm.

Subclase DICRANIDAE

Orden GRIMMIALES H. Philib. ex M. Fleisch

Familia GRIMMIACEAE Arn.

***Racomitrium geronticum* Müll.Hal.**

Orden DICRANALES H. Philib. ex M. Fleisch.

Familia DICRANACEAE Schimp.

***Campylopus* Brid.**

***Dicranoloma (Renauld) Renauld***

Familia DITRICHACEAE Limpr.

***Distichium* Bruch & Schimp.**

Subclase BRYIDAE Engl.

Orden SPLACHNALES Ochyra

Familia MEESIACEAE Schimp.

***Meesia uliginosa* Hedw.**

***Neomeesia paludella* (Besch.) Deguchi**

Orden BRYALES Ochyra

Familia BRYACEAE Schwägr.

***Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.**

Superorden HYPNANA W. R. Buck, Goffinet & A. J. Shaw

Orden HYPNALES (M. Fleisch.) W. R. Buck & Vitt

Familia PLAGIOTHECIACEAE M. Fleisch.

***Plagiothecium* Schimp.**

Familia HYPNACEAE Schimp.

***Isopterygiopsis* Z. Iwats.**

Familia AMBLYSTEGIACEAE G. Roth.

***Scorpidium revolvens* (Sw.) Rubers**

**MARCHANTIOPHYTA** Stotler & Crand.-Stotl.

Clase JUNGERMANNIOPSIDA Stotler & Crand.-Stotl.

Orden JUNGERMANNIALES H. Klinggr.

Suborden CEPHALOZIINEAE Schljakov

Familia ADELANTHACEAE Grolle

***Adelanthus* aff. *lindenbergianus* (Lehm.) Mitt.**

Familia CEPHALOZIELLACEAE Douin

**aff. *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn.**

Suborden JUNGERMANNIINEAE R. M. Schust. ex Stotler & Crand.-Stotl.

Familia BLEPHARIDOPHYLLACEAE R.M. Schust.

***Blepharidophyllum densifolium* (Hook.) Ångstr. ex C. Massal.**

## **DESCRIPCIONES DE LAS BRIOFITAS DE LOS TESTIGOS HARBERTON 3 Y MOAT 4**

En la presente sección se describen los caracteres morfo-anatómicos en base a los cuales se ha podido arribar a las asignaciones taxonómicas. Fragmentos de hojas u hojas completas han sido los restos encontrados con mayor frecuencia. En casos puntuales se han preservado tallos en conexión con hojas o tallos aislados, hojas periqueciales y arquegonios. Cada descripción ha sido ilustrada (Apéndice 2).

En ambos testigos se han encontrado morfotipos de briofitas indeterminables. Estas formas incluyen hojas aisladas, hojas en conexión con tallos, así como tallos aislados, que por el grado de preservación no han podido ser asignadas taxonómicamente a rango de Familia ni inferiores. Sin embargo, sí han podido ser reconocidos como restos de briofitas. Se han diferenciado 30 formas diferentes de musgos y uno de hepáticas. En la sección IV.I se hace referencia a este grupo de restos como Bryopsida indet. y Jungermanniopsida indet.

Familia SPHAGNACEAE Dumort.

***Sphagnum magellanicum* Brid.**

Lámina 1. Fig. 1A-1F, Lámina 2. Fig. 2A-2B

**Material estudiado:** Mo4-487, Mo4-477, Mo4-475, Mo4-462, Mo4-450, Mo4-437, Mo4-425, Mo4-412, Mo4-400, Mo4-375, Mo4-362, Mo4-350, Mo4-337, Mo4-325, Mo4-312, Mo4-300, Mo4-287, Mo4-275, Mo4-262, Mo4-250, Mo4-237, Mo4-225, Mo4-212, Mo4-200, Mo4-187, Mo4-175, Mo4-162, Mo4-150, Mo4-138, Mo4-126, Mo4-113, Mo4-101, Mo4-88, Mo4-76, Mo4-63; HB3-697, HB3-692, HB3-687, HB3-682, HB3-672, HB3-652, HB3-612, HB3-600, HB3-587, HB3-575, HB3-562, HB3-550, HB3-537, HB3-512, HB3-487, HB3-475, HB3-462, HB3-450, HB3-412, HB3-400, HB3-387, HB3-375, HB3-362,

HB3-350, HB3-337, HB3-325, HB3-312, HB3-300, HB3-275/276, HB3-251/252, HB3-225/226, HB3-201/202, HB3-175/176, HB3-151-152, HB3-125/126, HB3-101/102, HB3-75/76, HB3-51/52, HB3-25/26, HB3-01/02.

**Descripción.** **Tallos** con células corticales dispuestas en 3-4 hileras, la más externa fibrosa, en general 1-2 poros o más por célula, capas internas sin fibrillas; cilindro central de coloración oscura (Fig. 1-A). **Hojas del tallo** +/- planas, 2 mm de largo o mayor, +/- linguladas, hacia el ápice ampliamente redondeada a truncada, finamente bordeado todo a lo largo, hialocistos no divididos, fibrosos o porosos los más apicales, a veces extendiéndose hacia la parte media de la hoja (Fig. 1-B). **Fascículos** formados por 2-3 ramificaciones erectas (Fig. 1-C) y 2-3 péndulas; células corticales de las ramas erectas en una fila, fibrillas fuertes a débiles, a menudo con un poro redondeado y grande en el extremo superior de cada célula, en general reabsorbidos en la superficie externa o en ambas (Fig. 1-D). **Hojas de las ramificaciones** imbricadas, +/- 2 mm de largo, generalmente más largas que las hojas del tallo, ampliamente ovadas, profundamente cculado-cóncavas, margen denticulado a lo largo del canal de resorción; paredes de los hialocistos lisos, con numerosos poros comisurales en la superficie abaxial (Fig. 1-E), con pocos o ningún poro en la superficie adaxial (Fig. 1-F); **hialocistos** en sección transversal de superficie mínimamente convexa o plana (Fig. 2-A); **clorocistos** en sección transversal pequeños, completamente encerrados por ambas superficies por los hialocistos, sin ningún engrosamiento de las paredes en ninguno de sus dos extremos (Fig. 2-B).

**Comentarios.** *S. magellanicum* es la especie mejor representada en cuanto a número de macrorrestos encontrados en ambos testigos, así como en diversidad de estructuras halladas, habiendo sido preservados tallos y ramificaciones, hojas de tallo y ramificaciones en conexión orgánica o aislados, ejes principales con ramificaciones en

conexión (siendo más comunes a partir de los 6 metros de profundidad). La mayoría de los restos corresponden a hojas de las ramificaciones sin conexión con las ramas con preservación muy buena a mala, pero siempre manteniendo los caracteres que permitieran su asignación taxonómica.

***Sphagnum fimbriatum* Wilson**

Lámina 2, Fig. 2C-2F

**Material estudiado:** Mo4-238, Mo4-162, Mo4-114, Mo4-102.

**Descripción.** **Hojas de las ramificaciones** pequeñas, largo de 1-1.4 mm, ovadas, involuto-cóncavas apicalmente (Fig. 2-C); hialocistos con numerosos poros con anillos comisurales, elípticos, en la superficie abaxial, haciéndose más grandes hacia la base (Fig. 2-D), la superficie interna adaxial con poros no anillados, más grandes y redondeados, casi tan grandes como las células; en sección transversal los **hialocistos** son moderadamente convexos en ambas superficies; los **clorocistos** en sección transversal son mayormente trapezoidales con la misma exposición en ambos lados o algo mayor sobre la superficie adaxial (Fig. 2-E, 2-F).

**Comentarios.** A lo largo del testigo Mo4 se han hallado preservadas solo hojas de las ramificaciones de *S. fimbriatum*. En el testigo HB3 no se han encontrado restos de esta especie. Los caracteres morfológicos de estas hojas muchas veces son difíciles de distinguirlos de aquellas de *S. magellanicum*, por lo cual para su diferenciación en varias oportunidades se ha tenido que realizar el corte transversal de las hojas, permitiendo observar la clara diferencia anatómica entre estas dos especies (forma y disposición de hialocistos y clorocistos).

***Sphagnum falcatulum* Besch.**

Lámina 3. Fig. 3A-3D

**Material estudiado:** Mo4-400, Mo4-375, Mo4-350, Mo4-325, Mo4-312, Mo4-287, Mo4-275, Mo4-262, Mo4-250, Mo4-225, Mo4-212, Mo4-113, Mo4-88.

**Descripción.** Hojas de las ramificaciones ovado-lanceoladas, involuto-cóncavas, a veces muy largas y angostas, especialmente las de los ápices de las ramas, estrechamente truncadas, con borde estrecho o menos frecuentemente ancho formado por células lineares (Fig. 3-A); **hialocistos** con pequeños poros en la superficie abaxial, sin poros en la adaxial (Fig. 3-B); hialocistos en sección transversal convexos hacia la superficie adaxial, planos hacia la superficie abaxial (Fig. 3-C); **clorocistos** en sección transversal triangulares a trapezoidales con la mayor superficie hacia el lado abaxial (Fig. 3-D).

**Comentarios.** *S. falcatulum* está representada únicamente en el testigo Mo4 por hojas de las ramificaciones. Esta especie no se ha hallado en el testigo HB3. La forma y brillo particular de sus hojas ha permitido identificarlas, en general, sin necesidad de observar su anatomía en sección transversal.

Familia GRIMMIACEAE Arn.

***Racomitrium geronticum* Müll.Hal.**

Lámina4. Fig. 4A-4E

**Material estudiado:** HB3-201/202, HB3-101/102, HB3-51-52, HB3-01/02.

**Descripción.** Hojas de los tallos 3,0-5,3 mm x 0,6-1,2 mm, anchamente aovadas a lanceoladas, rectas a falcadas (Fig. A). **Punta hialina** decurrente, decurrencias alcanzando el 30-70% del largo de la hoja, aserrada, con dientes mediales desde inexistentes hasta de 45 µm de longitud, en ángulos de 20-90°, y papilosa, con papillas distales de los dientes medios de 1-7 µm de alto, y papillas basales de los dientes medios de 2-10 µm de alto (Fig. ByC). **Márgenes** recurvados mayormente en un lado de la hoja, a veces ambos lados recurvados. **Costa** 55-120 µm de ancho en la base, débilmente canaliculada, en sección transversal con 3-5 células adaxiales y una capa abaxial de subestereidas. **Lámina** completamente monoestratificada, con células abultadas o con papillas bajas y anchas; **células laminares** con paredes sinuosas, porosas o no, las apicales 15-45 x 7-12 µm, las mediales 19-55 x 8-13 µm, las basales (25-)30-55(-65) x 7,5-12,5 µm (Fig. D); células marginales basales diferenciadas en una fila de 10-20(-25) células hialinas, de paredes rectas (Fig. E); células alares apenas diferenciadas, hialinas o anaranjadas.

**Comentarios:** *R. geronticum* se ha hallado únicamente en el testigo HB3, siendo una especie fácilmente reconocible por la punta hialina decurrente y por las células de la lámina con paredes sinuosas (característico del género, Larraín, 2012). Se ha diferenciado de *Racomitrium priunosum* por presentar papillas en la mitad distal en los dientes dispuestos en ángulos agudos en el borde de las puntas hialinas.

Familia DICRANACEAE Schimp.

***Campylopus* Brid.**

Lámina 5. Fig. 5A-5H, Lámina 6 Fig. 6A-6C

**Material estudiado:** HB3-151/152, HB3-201/202, HB3-251/252, HB3-225/226, HB3-01/02; Mo4-375, Mo4-275, Mo4-225, Mo4-138, Mo4-126, Mo4-101, Mo4-51, Mo4-38, Mo4-13.

**Descripción.** Hojas amplia o estrechamente lanceoladas u ovado-lanceoladas, angostándose gradualmente hacia un ápice corto o largo lanceo-acuminado a setáceo, acanalado o formando una súbula subtubulosa (Fig. 5A, 5B, 5C, 5D); **margen** algo incurvado a lo largo de toda la hoja, entero en la base, aserrado distalmente, generalmente con el ápice denticulado; **costa** fuerte, ancha, ocupando un tercio o más del ancho total de la base de la hoja (Fig. 5E), a veces algo más angosta, percurrente a largo-excurrente, pudiendo terminar en un pelo hialino largo recto o recurvado, ocupando la mayor parte de la súbula (Fig. 5D), lisa, denticulada a surcada distalmente en la superficie abaxial. Costa en sección transversal de anatomía variable (Fig. 5F, 5G, 5H), en general con bandas de estereidas hacia ambas superficies, separadas por una fila de células guía, o con una fila adaxial de hialocistos grandes, y una banda de estereidas abaxiales, ocasionalmente interrumpida por células grandes, o con un grupo de subestereides abaxiales poco diferenciadas de los hialocistos adaxiales. **Células de la lámina** uniestratificadas, lisas, pelúcidas; células basales corto- a largo-rectangulares, de paredes delgadas, laxas, hialinas o de paredes gruesas, porosas o no porosas, en general más anchas cerca de la costa que hacia el margen, donde se desarrolla un borde, gradual o abruptamente diferenciadas de las células más apicales, esta transición puede darse más distalmente hacia los márgenes, generando un grupo en forma de V (Fig. 5A, 5E); células apicales varían en forma y tamaño pudiendo ser ovales, cuadradas, romboidales, elongadas-romboidales, corto a largo rectangulares, a veces vermiculares, la mayoría con paredes engrosadas (Fig. 5D); células alares generalmente diferenciadas, alargadas, formando aurículas distintivas, infladas, hialinas o de coloración rojiza, extendiéndose hasta la costa. **Hojas periqueciales** rodeando a arquegonios (Fig. 6C) de base ancha, abruptamente restringida formando una larga súbula (Fig. 6A, 6B).

**Comentarios.** Los macrorrestos asignados a *Campylopus* han sido identificadas por sus hojas lanceoladas a subuladas con costa ancha (1/3 o más del ancho de la lámina), células de la lámina de pared gruesa y porosa. La asignación de los restos a *Campylopus* ha resultado de una singular complejidad debido a su variación morfológica, a presentar estados transicionales respecto a géneros cercanos (por ej. *Chorisodontium*) y por la naturaleza fragmentaria de los macrorrestos. Cabe mencionar que es el único género para el cual se han encontrado macrorrestos de estructuras reproductivas (hojas periqueciales y arquegonios).

### ***Dicranoloma (Renauld) Renauld***

Lámina 6, Fig. 6D-6F

**Material estudiado:** HB3-201/202, HB3-300; Mo4-375, Mo4-300, Mo4-275, Mo4-250, Mo4-175, Mo4-150, Mo4-138, Mo4-126, Mo4-113, Mo4-101, Mo4-88, Mo4-76, Mo4-51, Mo4-38, Mo4-26, Mo4-01.

**Descripción.** Hojas ovadas a estrechamente lanceoladas, alrededor de 7 mm de largo, cóncavas, de base redondeada (Fig. 6-D); **margen** plano a inflexo, dentado hacia el ápice, con borde diferenciado 2/3 basales de la lámina; *costa* angosta, débil a casi ausente hacia la base, terminando en un acumen, dentado abaxialmente, sección transversal compuesta por menos de cinco células guía (Fig. 6-F); **lámina** uniestratificadas, **células** lisas de paredes gruesas, las apicales oblongas, porosas o no; células mediales oblongo-lineares, porosas, células basales entre la región alar y la costa, subrectangulares, fuertemente porosas (Fig. 6-E); con células alares grandes (Fig. 6-E), oblongo-rectangulares con una hilera de pequeñas células subcuadradas por encima; margen hacia la base formando un borde de 3-4 hileras de células hialinas largo-lineares .

**Comentarios.** Se han reconocido restos asignables a *Dicranoloma* debido a la preservación de importantes caracteres como la costa muy delicada, el margen basal hialino, las células laminares porosas y a la preservación de conspicuas y numerosas células alares, que en aquellos restos donde no se han preservado es notable el espacio debido a la ausencia de estas células en la base de la hoja.

Familia DITRICHACEAE Limpr.

***Distichium* Bruch & Schimp.**

Lámina 7, Fig. 7A-7F

**Material estudiado:** HB3-627.

**Descripción.** **Tallo** fuertemente aplanado, brillante, oscuro, densamente tomentoso hacia la base. (Fig. 7-A). **Rizoides** lisos, muy ramificados (Fig. 7-B). **Hojas** con disposición dística, conduplicadas, erectas, oblongo a oblongo-ovadas, base envainadora abruptamente angostada en un acumen corto o largo, erecto-extendido a extendido, subulado o setaceo (Fig. 7-C); **márgenes** planos, algo convolutos hacia la base, enteros a débilmente crenulados en la transición entre la base envainadora y los hombros; **costa** simple, fuerte, ocupando la mayoría de la súbula, excurrente, en sección transversal con una hilera central de células guía que separa a dos bandas de estereidas, a veces la banda adaxial de estereidas se encuentra ausente o pobremente desarrollada; **células de la lámina** lisas, pequeñas, subcuadradas a irregularmente hexagonales, de paredes gruesas (Fig. 7-D), obscuras en los hombros de la lámina, volviéndose largo-rectangulares a lineares, de paredes delgadas y pelúcidas hacia la base (Fig. 7-E, 7-F); células alares no diferenciadas.

**Comentarios.** *Distichium* sp. es fácilmente reconocible entre el material de turba analizado debido a su coloración oscura y brillo intenso, además de la disposición dística de sus hojas.

Familia MEESIACEAE Schimp.

***Meesia uliginosa* Hedw.**

Lámina 8, Fig. 8A-8G

**Material estudiado:** HB3-627, HB3-600.

**Descripción.** **Tallos** de 1-3 cm de largo, ramificados, cubiertos por un tomento denso y verrucoso a lo largo de todo el tallo (Fig. 8-A y Fig. 8-B). **Hojas** dispuestas apretadamente, liguladas a oblongo-lanceoladas, no decurrentes, ápice obtuso a redondeado-obtuso, 1.5-2.5 mm de largo, 0.1-0.4 mm de ancho en la base, angostándose más abajo (Fig. 8-C); **costa** ancha, 1/3 del ancho de la hoja en la base, subpercurrente (Fig. 8-D), en sección transversal con células más internas grandes y homogéneas, células epidérmicas pequeñas, distalmente la sección de la costa es angosta y biconvexa (Fig. 8-E), más ancha y plano-convexa hacia la base (Fig. 8-F); **márgenes** lisos, enteros, recurvos desde el área próxima al ápice hasta cerca de la inserción, a veces plano; **células de la lámina** apicales subcuadradas a irregulares, 16-24 x 13-22  $\mu\text{m}$ , de paredes firmes, haciéndose más elongadas hacia la mitad de la hoja (Fig. 8-D); células basales rectangulares, de paredes más delgadas, 40-50  $\mu\text{m}$  de largo, 14-18  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. 8-G).

**Comentarios.** Los restos de *Meesia uliginosa*, a pesar de haber sido encontrados a gran profundidad en el testigo HB3, presentan una conspicua coloración verdosa, que resulta llamativa entre el material turboso generalmente marrón. Los restos de hojas y tallos de

*M. uliginosa* hallados en la muestra HB3-600 presentan el carácter de células basales rectangulares y de paredes más delgadas que las distales, el cual resultó más marcado que en los restos de la muestra HB3-627.

***Neomeesia paludella* (Besch.) Deguchi**

Lámina 9. Fig. 9A-9E

**Material estudiado:** HB3-600.

**Descripción.** **Tallos** con escasas ramificaciones basales y varias innovaciones subflorales (Fig. 9-A). **Hojas** fuertemente escuarroso-recurvadas, angostándose gradualmente hacia un ápice agudo u obtuso, desde una base envainadora bien desarrollada, oblonga a obovada, erecta, a veces asimétrica, con un lado más ancho que el otro (Fig. 9-B); **márgenes** planos o algo recurvos hacia la base, denticulados en la parte media de la lámina, irregularmente aserrados hacia el ápice (Fig. 9-C); **costa** simple, percurrente a subpercurrente, en sección transversal plano-convexa, con bandas de estereidas en el centro; **células de la lámina** lisas, generalmente bistratosas hacia el ápice, a veces con parches unistratosos; células apicales en general de paredes más gruesas, oblongo-hexagonales a largo rectangulares, 20-56  $\mu\text{m}$  de largo, 5-8  $\mu\text{m}$  de ancho, volviéndose más cortas hacia los dientes marginales (Fig. 9-D); células basales de la base envainadora uniestratificadas, largo rectangulares a lineares, 50-90  $\mu\text{m}$  de largo, 6-10  $\mu\text{m}$  de ancho, de paredes delgadas, excepto por la fila de células marginales (Fig. 9-E).

**Comentarios.** Macrorrestos de tallos en conexión con hojas, así como hojas aisladas han sido asignadas a *N. paludella*. Debido al pequeño tamaño de las hojas, no se ha podido hacer un corte transversal de las mismas lo suficientemente delgado que permita

un montaje permanente, observación y fotografiado de las mismas bajo el microscopio óptico. Sin embargo, se han observado cortes temporales que han permitido observar la anatomía de la costa de estos restos, siendo coincidente con la descripción de *N. paludella* (en: Deguchi 1983, Matteri y Ochyra, 1999) previamente expuesta.

Familia BRYACEAE Schwägr.

***Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.**

Lámina 10, Fig. 10A-10F

**Material estudiado:** HB3-677, HB3-627, HB3-587.

**Descripción.** **Tallos** radiculosos a densamente enmarañados con un tomento de rizoides en la base; *rizoides* largos, ramificados, papilosos (Fig. 10-A). **Hojas** ovadas u oblongo-lanceoladas, generalmente ovadas a suborbiculares de (0.8-) 1.2-2.3 (-2.8) mm de largo, (0.4-) 0.6-1.0 (-1.1) mm de ancho, corto acuminadas, acuminada a aristadas, a veces cuspidadas, raramente redondeadas, ápice obtuso a apiculado (Fig. 10-B,C,D); **márgenes** enteros o algo serrulados en el ápice (Fig. 10-E,F), recurvado o plano, borde unistratoso diferenciado constituido por 2-3 filas de células o sin borde (Fig. 10-E,F); **costa** robusta a algo delgada, percurrente a corto excurrente (Fig.10-E,F), raramente termina muy por debajo del ápice (Fig. 10-E,F); **células de la lámina** uniestratificadas, las más apicales hexagonales a romboidales, de paredes delgadas a firmes, a veces porosas, 30-60  $\mu\text{m}$  de largo, 15-20(-25)  $\mu\text{m}$  de ancho, haciéndose angostas y elongadas hacia los márgenes; células de la base cortas a largo-rectangulares, oblongo-hexagonales, raramente subcuadradas, (30-) 40-80(-100)  $\mu\text{m}$  de largo, 15-25  $\mu\text{m}$  de ancho, pared delgada.

**Comentarios.** Esta especie ha sido hallada únicamente en el testigo HB3, y se han diferenciado dos morfotipos (cada uno en diferente nivel):

*Bryum pseudotriquetrum* HB3-627: hoja01: 1.36 x 0.86 mm; hoja 02: 1.22 mm ancho (largo no medible); hoja03: 1.72 x 1.24 mm; hoja 04: 1.6 mm largo (ancho no medible); ápice agudo; margen algo serrulado en el ápice, con borde de 2-3 células; costa percurrente.

*Bryum pseudotriquetrum* HB3-677: hoja03: 1.42 mm largo (lámina rota, no pudo tomarse el ancho); ápice agudo; margen sin borde diferenciado; costa corto excurrente.

Familia PLAGIOTHECIACEAE M. Fleisch.[A6]

***Plagiothecium* Schimp.**

Lámina 11, Fig. 11A-11F

**Material estudiado:** HB3-672, HB3-667, HB3-662, HB3-657, HB3-652, HB3-642, HB3-637, HB3-632, HB3-627, HB3-612, HB3-587.

**Descripción.** **Tallos** simples o irregular y escasamente ramificados, disposición de las hojas complanada a julacea (Fig. 11-A); en sección transversal corteza externa formada por células pequeñas de paredes delgadas dispuestas en 1-3 filas, rodeando a varias hileras de células grandes de paredes delgadas hialinas, con cilindro central diferenciado (Fig. 11-B). **Hojas** del tallo y de las ramas similares, imbricadas a fuertemente complanadas, simétricas o a menudo asimétricas, ovadas, ovado a oblongo-lanceoladas, ocasionalmente elípticas, porción apical aguda, acuminada, raramente pilíferas, a veces con los ápices curvados hacia abajo, cóncavas, lisas u onduladas (Fig. 11-C); **márgenes** planos o recurvos, enteros o aserrados hacia el ápice; **costa** bifurcada desde un corto eje en la base, llegando hasta 1/3 a 1/2 de la hoja, en general con una de las dos

ramificaciones más larga y extendiéndose hasta la mitad de la hoja, a veces una de éstas muy corta pareciendo la costa simple, ocasionalmente ausente (Fig. 11-D); **lámina** uniestratificada, **células** lisas, transparentes, de paredes delgadas; células apicales y medias linear-flexuosas a linear-romboidales (Fig. 11-E), haciéndose más agudas hacia el ápice (Fig. 11-F); células alares cuadrado-rectangulares, formando decurrencias corto a largo triangulares, ovadas o auriculares (Fig. 11-D).

**Comentarios.** *Plagiothecium* es fácilmente reconocible entre los macrorrestos del testigo HB3 debido, principalmente, a la forma de las hojas ovado a oblongo-lanceoladas o elípticas, por la costa bifurcada y la observación de las delicadas ondulaciones de la lámina en algunas de las hojas.

Familia HYPNACEAE SCHIMP.

***Isopterygiopsis Z. Iwats.***

Lámina 12, Fig. 12A-12E

**Material estudiado:** H3-687, H3-682, H3-677, H3-672, H3-667, H3-662, H3-657, H3-652, H3- 642, H3-637, H3-632, H3-627, H3-612.

**Descripción.** **Tallos** simples o irregular y escasamente ramificados (Fig. 12-A), sección transversal redondeada, con células epidérmicas pequeñas y de paredes gruesas en 1-2 hileras, que rodea a grandes células medulares de paredes delgadas, con cilindro central más o menos diferenciado (Fig. 12-B). **Hojas** del tallo principal y de las ramificaciones similares, algo rígidas, apretadas e imbricadas, erecto-extendidas, ocasionalmente secundas, a veces complanadas y pectinadas, planas o a veces cóncavas, simétricas, sin decurrencia, lanceoladas u ovado- a oblongo-lanceoladas, largo-acuminadas a

abruptamente acuminadas (Fig. 12-C); **márgenes** planos a erectos, enteros o algo serrulados; **costa** ausente o corta y doble (Fig. 12-D); **células de la lámina** pelúcidas, lisas, flexuosas, linear-fusiformes, angostas (Fig. 12-E); células alares ausentes o algo diferenciadas, cuadradas a corto-rectangulares, nunca infladas ni decurrentes.

**Comentarios.** *Isopterygiopsis* sp. es dominante en los niveles más profundos de la turbera Harberton, habiéndose encontrado restos más o menos completos de tallos con hojas en conexión orgánica, la mayoría solo con la base de las hojas preservados, lo cual ha hecho más dificultoso su reconocimiento y además se han preservado muchas hojas aisladas en general rotas apicalmente.

Familia AMBLYSTEGIACEAE G. Roth.

***Scorpidium revolvens* (Sw.) Rubers**

Lámina 13, Fig. 13A-13F

**Material estudiado:** HB3-367, HB3-632, HB3-627, HB3-612, Mo4-497.

**Descripción.** **Tallos** irregularmente ramificados, redondos en sección transversal, con hialodermis uniestratificada perfecta, de células grandes con paredes delgadas y hialinas, corteza de 2-3 estratos de células pequeñas, paredes gruesas y pardas, sin haz central o pequeño e inconspicuo (Fig. 13-A,B). **Hojas** del tallo y de las ramas similares, lanceoladas a ovado-lanceoladas, 2,5-3,5 x 0,45-1,0 mm, cóncavas, con base ovada a ovado-lanceolada, que se va angostando gradualmente en un acumen largo acuminado, filiforme, acanalado, flexuoso, base algo angostada, no decurrentes (Fig. 13-C); **márgenes** erguidos, enteros; **costa** simple, extendida hasta las 3/4 partes de la lámina, relativamente delgado, en sección transversal biconvexo a plano-convexo, de células

casi homogéneas en 2-4 estratos (Fig. 13-D). **Células de la lámina** de paredes delgadas y enteras a moderadamente engrosadas y porosas, lineares a linear-flexuosas, fusiforme-angostadas o a veces redondeadas en los extremos (Fig. 13-E); células basales más cortas y anchas, oblongo-lineares a rectangulares anchas, generalmente con paredes muy engrosadas y porosas; pocas células angulares algo agrandadas, de paredes delgadas y hialinas, formando un grupo triangular, no decurrente (Fig. 13-F).

**Comentarios.** *S. revolvens* se ha encontrado preservada en ambos testigos. La preservación en el testigo HB3 ha sido de tallos con hojas en conexión orgánica y hojas aisladas y abundante material mientras que en el testigo Mo4 se han preservado únicamente escasas hojas aisladas. Se han observado diferencias en la coloración y en la morfología de los restos entre las dos turberas, haciendo más dificultosa su identificación. Característicamente, en la sección transversal del tallo puede observarse una hialodermis colapsada.

Familia ADELANTHACEAE Grolle

***Adelanthus aff. lindenbergianus (Lehm.) Mitt.***

Lámina 14, Fig. 14A-14B

**Material estudiado:** Mo4-76, Mo4-51, Mo4-01.

**Descripción.** **Tallos** rígidos, con corteza de paredes gruesas; ramificaciones exclusivamente intercalares ventrales. **Hojas** insertas transversalmente con bases dorsales conspicuamente decurrentes, no divididas o superficialmente bilobadas con ápices agudos, márgenes enteros o dentados, a veces con un borde (Fig. 14-A); **margen** dorsal de la hoja plano o incurvo. **Células** más o menos cuadradas, 12-35  $\mu\text{m}$ , con

paredes uniformemente gruesas o con trígonos, células a lo largo del margen de la hoja a menudo de paredes más gruesas formando un borde, hacia la base a menudo son elongadas formando una delgada hilera de células elongadas (*vitta*), cutícula lisa (Fig. 14-B). **Anfigastrios** ausentes. Rizoides escasos, generalmente restringidos a los estolones.

**Comentarios.** *Adelanthus* aff. *lindenbergianus* se ha reconocido sólo para en el testigo Mo4.

La asignación taxonómica queda como afinidad a *A. lindenbergianus* debido a que por lo fragmentario del material no se han podido observar caracteres diagnósticos como la variabilidad de los dientes marginales.

Familia CEPHALOZIELLACEAE Douin

**aff. *Cephaloziella* (Spruce) Schiffn.**

Lámina 14, Fig. 14C-14D

**Material estudiado:** Mo4-375, Mo4-300, Mo4-287, Mo4-237, Mo4-150, Mo4-138, Mo4-113, Mo4-101, Mo4-88, Mo4-76, Mo4-51, Mo4-13, Mo4-01.

**Descripción.** **Tallos** rígidos, sin hialodermis (Fig. 14-C). **Hojas** casi transversales, insertas en la línea media dorsal del eje, bilobadas; *ápice* agudo, márgenes enteros o dentados. **Células** muy pequeñas (8-15  $\mu\text{m}$ ), generalmente de paredes gruesas, sin trígonos, cutícula lisa o papilosa (Fig. 14-D). **Anfigastrios** ausentes o muy pequeños.

**Comentarios.** Los restos de aff. *Cephaloziella* han sido muy abundantes en el testigo de Mo4, y a su vez los más ampliamente distribuidos a lo largo del testigo. No se ha hallado en el testigo HB3. En los niveles más profundos de Mo4 se han hallado tallos

sin hojas, sin embargo por su comparación morfológica con restos de tallos con hojas preservados en conexión, han podido asignarse taxonómicamente.

Familia BLEPHARIDOPHYLLACEAE R.M. Schust.

***Blepharidophyllum densifolium* (Hook.) Ångstr. ex C. Massal.**

Lámina 14, Fig. 14E-14F

**Material estudiado:** Mo4-26, Mo4-01.

**Descripción.** **Tallo** de 1-3 mm de ancho, incluyendo a las hojas, con el ápice ligeramente curvado hacia el lado ventral (Fig. 14-E). Ramificaciones escasas, pero presentes en las porciones estériles, dicótomas, terminales del tipo-*Frullania*; células corticales de 15-20 x 45-100  $\mu\text{m}$ , con paredes débilmente engrosadas y cutícula finamente estriada-papilosa; sección transversal con corteza uni a biestratificada, diferenciada escasamente por paredes algo más oscuras y lumen pequeño. **Hoja** dispuestas densamente, línea de inserción ventral oblicua, súcuas, más o menos curvadas basiscópicamente en el extremo ventral; en el lado dorsal, inserción algo menos oblicua, incuba; al plegarse el contorno de la hoja es triangular a ampliamente ovado, dividida hasta aproximadamente la mitad en dos lóbulos de tamaño casi iguales; seno profundamente inciso, estrecho; lóbulos estrechos en forma de lengüeta, de borde redondeado con ápice cortamente bilobulado; orientación de la hoja transversal, extendiéndose desde una base vaginante, profundamente acanalada, algo convexa, abruptamente angostada desde la base oblicua hacia el ápice, y en dos filas hacia el margen lateral. Ápices de las hojas lobados, superficie dorsal de la hoja aquillada en la base de la incisión, pero ligeramente doblado hacia atrás, superficies dorsal y ventral de

las hojas en ángulos agudos cerca de la base; los ápices de los lóbulos recurvados ventralmente, el ápice del lóbulo ventral puede ocasionalmente curvarse basiscópicamente contactándose con el lóbulo dorsal de la hoja contigua; *márgenes* de las hojas desde la base hacia el ápice así como el del margen del seno, con dientes unicelulares, ocasionalmente bicelulares, hialinos, más o menos curvos y de longitud variable, dispuestos densamente (Fig. 14-F). Los dientes del ápice de los lóbulos y los de la base de la hoja generalmente más largos, incluso los de la base frecuentemente con una célula basal corta. Células en el ápice de los lóbulos de (12)-16-20 x (12)-16-24  $\mu\text{m}$ , 15-22 x 22-30(-35)  $\mu\text{m}$  en la parte central de los lóbulos, haciéndose más elongadas hacia la base; paredes celulares pardas, algo engrosadas, con engrosamientos fuertes a muy fuertes en los ángulos; cutícula densa y marcadamente papilosa. **Anfigastrios** ausentes.

**Comentarios.** *Blepharidophyllum densifolium* ha sido hallado únicamente en el testigo Mo4.

#### IV. 3. ANÁLISIS CUANTITATIVO DE LOS TESTIGOS HARBERTON 3 Y MOAT 4

La suma total de restos contabilizados en ambos testigos es de 25.706 (16.429 para Harberton 3 y 9.277 para Moat 4), incluyendo briofitas, plantas vasculares, hepáticas foliosas (Jungermanniopsida), algas (Characeae), líquenes (*Cladonia* sp.), invertebrados y partículas de carbón (Tabla 8). Los conteos completos expresados en frecuencias absolutas y concentración para cada testigo se desarrollan en el Apéndice 3 (HB3) y Apéndice 4 (Mo4).

**Tabla 8.** Suma total de macrorrestos de cada categoría general para los dos testigos analizados.

	Harberton 3	Moat 4
<i>Sphagnum</i> sp.	<b>6.303</b>	<b>5.888</b>
Bryopsida	<b>4.267</b>	<b>339</b>
Jungermanniopsida	<b>30</b>	<b>328</b>
Plantas vasculares	<b>5.541</b>	<b>2.418</b>
Characeae	<b>0</b>	<b>1</b>
Líquenes	<b>19</b>	<b>5</b>
Carbones	<b>110</b>	<b>169</b>
Invertebrados	<b>159</b>	<b>129</b>

Los macrorrestos de plantas vasculares han sido diferenciados en los siguientes morfotipos: Herbáceo, Leñoso, Raíces, Hoja Vascular indet., morfotipo-HojasDicot., Estructuras flor/fruto indet., Semillas indet., *Empetrum* sp.-Hoja, Ericaceae-Semillas.

## ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO

Para cada testigo estudiado se ha realizado un análisis de agrupamiento, incluyendo únicamente a los componentes vegetales de cada muestra analizada. Se han incluido en el análisis a las briofitas, plantas vasculares, algas y líquenes, y se han excluido del mismo a los carbones e invertebrados. Sin embargo, estos dos últimos componentes se incluyen en la descripción de cada zona.

Cada subzona ha sido descrita indicando, para cada componente, el valor de concentración mínima, promedio (entre paréntesis) y máxima. Para las Zonas y las Subzonas de mayor jerarquía se indican únicamente entre paréntesis los valores de concentración promedio.

### TESTIGO HARBERTON 3 (HB3)

En la secuencia HB3 estudiada correspondiente a la turbera Harberton se han diferenciado las siguientes zonas de macrorrestos vegetales en base al análisis de agrupamiento (Figs. 21 y 22). De abajo hacia arriba, son: Zona **HB3-A**, la cual se divide en la subzona **HB3-A1**, a su vez diferenciada en **HB3-A1a** y **HB3-A1b** y la subzona **HB3-A2** la cual comprende a **HB3-A2a** y a **HB3-A2b**; la Zona **HB3-B** diferenciada en subzona **HB3-B1** y subzona **HB3-B2**.

#### Zona HB3-A (19.061-5.490 años cal. A.P.)

Se reconocieron 3 de los 4 grupos principales de macrorrestos vegetales. Plantas Vasculares (34.7 restos per 5cm<sup>3</sup>) y Bryopsida (27.5 restos per 5cm<sup>3</sup>) dominan la Zona A, estando presente *Sphagnum magellanicum* (3.26 restos per 5cm<sup>3</sup>) en bajas

concentraciones respecto a la Zona B. También están representados los grupos de Carbones (0.7 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (1.16 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona HB3-A1 (19.061-11.760 años cal. A.P.)**

En esta subzona se reconocen 8 taxones de briofitas, siendo la subzona con la mayor diversidad de este grupo. Entre los taxones mejor representados se observan: *Isopterygiopsis* sp. (15.4 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Plagiothecium* sp. (9.7 restos per 5cm<sup>3</sup>) y *Scorpidium revolvens* (9.4 restos per 5cm<sup>3</sup>). Las plantas vasculares se encuentran en gran concentración (15.2 restos per 5cm<sup>3</sup>), siendo el morfotipo-Herbáceo el más abundante (9.7 restos per 5cm<sup>3</sup>), otro importante componente son las semillas de Ericaceae (1.6 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona Hb3-A1a (19.061-15.240 años cal. A.P.)**

Asociación dominada por *Isopterygiopsis* sp. (0-(23.9)-57 restos per 5cm<sup>3</sup>) junto a *Plagiothecium* sp. (0-(11.4)-42 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañan *Sphagnum magellanicum* (0-(1.9)-12 restos per 5cm<sup>3</sup>), Bryopsida indet. (0-(3.4)-13 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Entre las plantas vasculares se reconocen Ericaceae-Semillas (0-(2.7)-30 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Semillas indet. (4- frecuencia absoluta), morfotipo-Estructuras flor/fruto indet. (0-(0.3)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (0-(11)-40 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Raíces (0-(4.7)-25 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona HB3-A1b (15.240 – 11.760 años cal. A.P.)**

Asociación dominada por *Scorpidium revolvens* (14-(24.3)-36 restos per 5cm<sup>3</sup>) acompañan *Plagiothecium* sp. (0-(7)-16 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Isopterygiopsis* sp. (2-(2.1)-5 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Sphagnum magellanicum* (0-(1)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>), Bryopsida indet.

(0-(5.1)-17 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Neomeesia paludella* (0-(0.8)-6 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Distichium* sp. (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Bryum pseudotriquetrum* (3- frecuencia absoluta), *Meesia uliginosa* (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Entre los restos vegetales vasculares se reconoce el morfotipo-Herbáceo (4-(7.6)-13 restos per 5cm<sup>3</sup>) y al morfotipo-Raíces (0-(1.4)-4 restos per 5cm<sup>3</sup>). Se hallaron además, restos de Invertebrados (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona HB3-A2 (11.760 – 5.490 años cal. A.P.)**

Subzona caracterizada por la presencia de macrorrestos de *Sphagnum magellanicum* (6.4 restos per 5cm<sup>3</sup>) en proporción similar a los de *Bryopsida* indet. (6.2 restos per 5cm<sup>3</sup>), representado en menor proporción se encuentra a *Scorpidium revolvens* (3.9 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Son dominantes en esta subzona las plantas vasculares (64 restos per 5cm<sup>3</sup>), estando mayoritariamente representadas por el morfotipo-Herbáceo (63.2 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona HB3-A2a (11.760 – 6.120 años cal. A.P.)**

Entre los restos de briofitas es dominante *Scorpidium revolvens* (0-(4.7)-39 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañado por *Bryopsida* indet. (0-(7.4)-29 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Sphagnum magellanicum* (0-(2.5)-7 restos per 5cm<sup>3</sup>). Se reconocen en gran concentración restos de plantas vasculares del morfotipo-Herbáceo (8-(72)-121 restos per 5cm<sup>3</sup>) junto a morfotipo-Leñoso (0-(0.7)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Estructuras flor/fruto indet. (1 –frecuencia absoluta), morfotipo-Semillas indet. (1 –frecuencia absoluta), morfotipo-Raíces (3 –frecuencia absoluta), morfotipo-Hoja Vascular indet. (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Empetrum* sp.-Hoja (1 –frecuencia absoluta). Se encuentran

en esta asociación restos de Carbones (0-(1.7)-8 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0-(3.1)-11 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona HB3-A2b (6.120 – 5.490 años cal. A.P.)**

Subzona dominada por *Sphagnum magellanicum* (0-(22.5)-45 restos per 5cm<sup>3</sup>). Acompañan las vasculares morfotipo-Herbáceo (11-(19.5)-28 restos per 5cm<sup>3</sup>) y morfotipo-Leñoso (0-(0.5)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>). Carbones (0-(2)-4 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0-(0.5)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>) también se encuentran en esta asociación.

#### **Zona HB3-B (5.490 años cal. A.P. – presente)**

Se encuentran representados los 4 grupos principales de macrorrestos vegetales. *Sphagnum magellanicum* (52.9 restos per 5cm<sup>3</sup>) es dominante, mientras que la concentración de las Plantas vasculares (2.6 restos per 5cm<sup>3</sup>) es muy baja respecto a la Zona A así como la concentración de Bryopsida (0.9 restos per 5cm<sup>3</sup>). Restos de Jungermanniopsida (0.3 restos per 5cm<sup>3</sup>) y de líquenes (*Cladonia* sp.) (0.2 restos per 5cm<sup>3</sup>) han sido reconocidos únicamente en esta zona. Carbones e Invertebrados no han sido registrados.

#### **Subzona HB3-B1 (5.490 – 1.850 años cal. A.P.)**

Dominada por *Sphagnum magellanicum* (5-(59.1)-149 restos per 5cm<sup>3</sup>), con presencia de *Campylopus* sp. (0-(0.5)-6 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0-(0.2)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Racomitrium geronticum* (2 –frecuencia absoluta).

Entre las plantas vasculares se encuentran restos del morfotipo-Herbáceo (1-(2.6)-5 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Leñoso (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-HojaVascular indet. (0-(0.06)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>).

### **Subzona HB3-B2 (1.850 años cal. A.P. - presente)**

Subzona dominada por *Sphagnum magellanicum* (13-(39.2)-56 restos per 5cm<sup>3</sup>), con presencia de Jungermanniopsida (0-(0.8)-6 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Racomitrium geronticum* (0-(0.5)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Campylopus* sp. (0-(0.2)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>) y Bryopsida indet. (0-(0.2)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Entre los restos no briofíticos se reconocen en bajas concentraciones diversas vasculares, morfotipo-Leñoso (0-(0.7)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-HojaVascular indet. (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Empetrum* sp. Hojas (0-(0.4)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>) y Líquenes (*Cladonia* sp.) (0-(0.5)-4 restos per 5cm<sup>3</sup>).

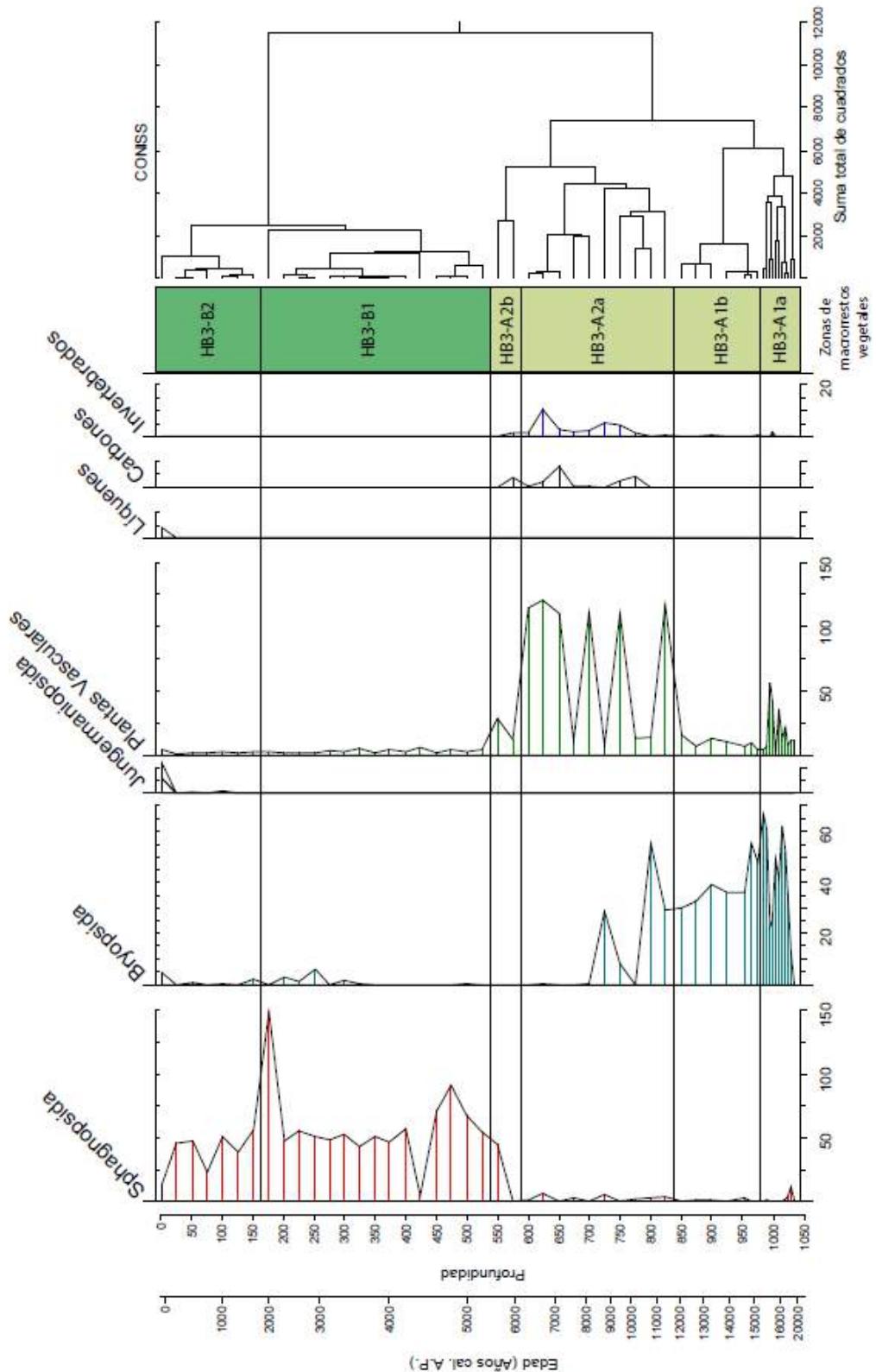


Fig. 21. Diagrama de concentración ( $n^{\circ}$  de macrorrestos per  $5 \text{ cm}^3$ ) del testigo Harberton 3 de los principales grupos de macrorrestos vegetales, líquenes, carbones e invertebrados. Notar que algunos taxones están exagerados con factor 5.

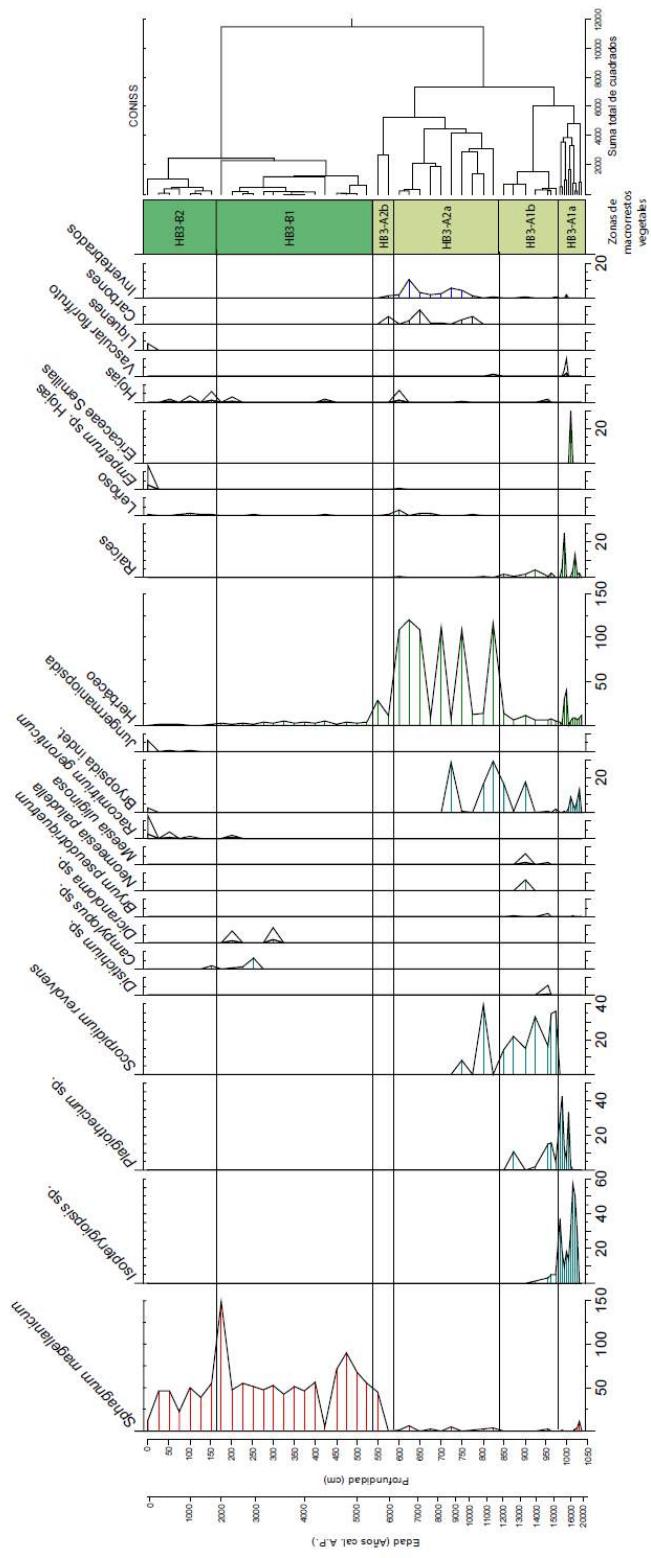


Fig. 22. Diagrama de concentración ( $n^o$  de macrorrestos per  $5\text{ cm}^3$ ) detallado del testigo Harberton 3 incluyendo especies, géneros y morfotipos de briofitas y plantas vasculares.

Se incluyen los líquenes, carbones e invertebrados. Notar que algunos taxones están exagerados con factor 5.

### TESTIGO MOAT 4 (Mo4)

En el testigo Mo4 correspondiente a la turbera Moat, en base al análisis de agrupamiento se han diferenciado las siguientes zonas definidas por macrorrestos vegetales (Figs. 23 y 24). De abajo hacia arriba, son: Zona **Mo4-A**, la cual se divide en las subzonas **Mo4-A1** (subdividida a su vez en Mo4-A1a y Mo4-A1b) y **Mo4-A2** (subdividida en Mo4-A2a y Mo4-A2b), Zona **Mo4-B** conformada por la subzona **Mo4-B1** (con las subzonas Mo4-B1a y Mo4-B1b y subzona Mo4-B2 (subdividido en Mo4-B2a y Mo4-B2b).

#### Zona Mo4-A (10.226 – 6.156 años cal. A.P.)

Se reconocieron 3 de los 4 grupos principales de macrorrestos vegetales. Son dominantes las Plantas Vasculares (15.6 restos per 5cm<sup>3</sup>) mientras que *Sphagnum* sp. (12 restos per 5cm<sup>3</sup>) se encuentra en menor proporción en relación a la Zona B. En ambas zonas el grupo Bryopsida (0.7 restos per 5cm<sup>3</sup>) es poco abundante, estando menos representado en esta primer sección del testigo. Además se han hallado macrorrestos de Carbones (2.2 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (1.85 restos per 5cm<sup>3</sup>), así como algas en muy baja proporción.

#### Subzona Mo4-A1 (10.026 – 9.070 años cal. A.P.)

Subzona con escasos restos de briofitas, con presencia de macrorrestos de *Sphagnum magellanicum* (0-(3.5)-14 restos per 5cm<sup>3</sup>) y *Scorpidium revolvens* (0-(0.5)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Son dominantes los restos de las plantas vasculares del morfotipo-Raíces (6-(9.2)-14 restos per 5cm<sup>3</sup>), estando presente en baja proporción el morfotipo-Herbáceo (0-(0.7)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-HojaDicot. (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Empetrum* sp. (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Semillas (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>). Se ha reconocido un macrorresto assignable a girogonites (Characeae). Carbones (1-(5.7)-9 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0-(1.7)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>) también están presentes.

#### **Subzona Mo4-A2 (9.070 – 6.156 años cal. A.P.)**

Subzona dominada por *Sphagnum magellanicum* (15.3 restos per 5cm<sup>3</sup>) acompañado por Bryopsida indet. (0.1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Sphagnum falcatulum* (0.2 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0.7 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Campylopus* sp. (1-frecuencia absoluta), y la hepática aff. *Cephaloziella* sp. (1-frecuencia absoluta). Entre los restos de las plantas vasculares domina el morfotipo-Raíces (13.4 restos per 5cm<sup>3</sup>), en menor proporción están representados el morfotipo-Leñoso (1.8 restos per 5cm<sup>3</sup>), el morfotipo-Herbáceo (1.5 restos per 5cm<sup>3</sup>), el morfotipo-Hojas Dict. y las semillas se hallan en muy baja proporción. Carbones (0.8 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (1.9 restos per 5cm<sup>3</sup>) también están presentes.

#### **Subzona Mo4-A2a (9.070 – 7.539 años cal. A.P.).**

Asociación caracterizada por *Sphagnum magellanicum* (17-(23)-30 restos per 5cm<sup>3</sup>) acompañado por Bryopsida indet. (0-(0.25)- 1 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Entre las vasculares se reconocen al morfotipo-Raíces (5-(12.5)-22 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Leñoso (1-(3)-5 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-HojasDicot. (0-(1)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Semillas (1-frecuencia absoluta). Presencia de Carbones (0-(0.5)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (1-(1.75)-4 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona Mo4-A2b (7.539 – 6.156 años cal. A.P.).**

Subzona diversa en cuanto a los representantes briofíticos, con dominancia de *Sphagnum magellanicum* (0-(11)-17 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañado por *Sphagnum falcatulum* (0-(0.33)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0-(1.16)- 6 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Campylopus* sp. (1 – frecuencia absoluta), aff. *Cephaloziella* (1 – frecuencia absoluta).

Entre los macrorrestos de plantas vasculares se encuentran morfotipo-Raíces (8-(14.16)-24 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Leñoso (0-(1)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (0-(2.5)-9 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Semillas (1-frecuencia absoluta). Carbones (0-(1)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0-(2)-4 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Zona Mo4-B (6.156 años cal. A.P. -presente)**

Se reconocieron los 4 grupos principales de macrorrestos vegetales: *Sphagnum* sp. (35.6 restos per 5cm<sup>3</sup>), Plantas Vasculares (9.6 restos per 5cm<sup>3</sup>), Jungermanniopsida (2.3 restos per 5cm<sup>3</sup>), Bryopsida (2 restos per 5cm<sup>3</sup>). Además están representados los grupos de Carbones (0.03 restos per 5cm<sup>3</sup>), Invertebrados (1.8 restos per 5cm<sup>3</sup>) y Líquenes (0.03 restos per 5cm<sup>3</sup>)

#### **Subzona Mo4-B1 (6.156-2.897 años cal. A.P.)**

Es la subzona más diversa en cuanto a restos briofíticos de todo el testigo. Dominan *Sphagnum magellanicum* (42.8 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañado por *Sphagnum*

*falcatum* (2.4 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Sphagnum fimbriatum* (0.7 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (1.4 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Campylopus* sp. (0.05 restos per 5cm<sup>3</sup>), aff. *Cephaloziella* (0.5 restos per 5cm<sup>3</sup>).

Entre los restos de plantas vasculares se diferencia el morfotipo-Raíces (6.8 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Leñoso (0.7 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (1.8 restos per 5cm<sup>3</sup>), en muy baja proporción están representados el morfotipo-HojasDicot. (0-(0.1)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Empetrum* sp. (3 – frecuencia absoluta) y morfotipo-Semillas (1 – frecuencia absoluta). Acompañan a los restos vegetales, restos de Carbones (0.04 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0.6 restos per 5cm<sup>3</sup>)

#### **Subzona Mo4-B1a (6.156-5510 años cal. A.P.).**

Subzona dominada por *Sphagnum magellanicum* (26-(30.2)-33 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañan *Sphagnum falcatum* (0-(3)-14 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0-(0.4)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), aff. *Cephaloziella* (0-(0.6)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>). Entre las vasculares se reconocen al morfotipo-Raíces (2-(6)-8 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Leñoso (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (0-(0.8)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-HojasDicot. (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>) y *Empetrum* sp. (1 – frecuencia absoluta). Además, se han reconocido Carbones (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>) e Invertebrados (0-(0.8)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>).

#### **Subzona Mo4-B1b (5.510-2.897 años cal. A.P.).**

Asociación dominada por *Sphagnum magellanicum* (5-(44)-68 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañado por *Sphagnum falcatum* (0-(2.05)-8 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Sphagnum fimbriatum* (0-(0.9)-7 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0-(1.6)-23 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Campylopus* sp. (0-(0.05)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>), aff. *Cephaloziella* (0-(0.4)-3 restos per

$5\text{cm}^3$ ). Se distinguen la morfotipo-Raíces (3-(6.6)-12 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-Leñoso (0-(0.8)-6 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-Herbáceo (0-(1.8)-7 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-HojasDicot. (0-(0.1)-1 restos per  $5\text{cm}^3$ ) y *Empetrum* sp. (2 – frecuencia absoluta), morfotipo-Semillas (1 – frecuencia absoluta) entre los macrorrestos de plantas vasculares. Presencia de Invertebrados (0-(0.5)-1 restos per  $5\text{cm}^3$ ).

### **Subzona Mo4-B2 (2.897 años cal. A.P. – presente)**

Esta subzona se caracteriza por presentar la mayor diversidad de hepáticas registrada en todo el perfil, con aff. *Cephaloziella* (3.8 restos per  $5\text{cm}^3$ ), *Adelanthus* aff. *lindenbergianus* (2.1 restos per  $5\text{cm}^3$ ), *Blepharydophyllum densifolium* (1.7 restos per  $5\text{cm}^3$ ) junto con *Sphagnum magellanicum* (5.8 restos per  $5\text{cm}^3$ ), *Campylopus* sp. (1.8 restos per  $5\text{cm}^3$ ), *Dicranoloma* sp. (1.4 restos per  $5\text{cm}^3$ ).

Entre las vasculares se diferencia al morfotipo-Raíces (4 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-Herbáceo (2.7 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-Leñoso (0.1 restos per  $5\text{cm}^3$ ) y *Donatia* sp. (2.4 restos per  $5\text{cm}^3$ ), exclusivo de esta subzona. También están representados los Líquenes (*Cladonia* sp.) (0.1 restos per  $5\text{cm}^3$ ).

### **Subzona Mo4-B2a (2.897–2.179 años cal. A.P.).**

Subzona caracterizada por la presencia de macrorrestos de *Sphagnum magellanicum* (1-(20.5)-40 restos per  $5\text{cm}^3$ ), acompañan *Dicranoloma* sp. (0-(2.5)-5 restos per  $5\text{cm}^3$ ), aff. *Cephaloziella* (0-(9)-18 restos per  $5\text{cm}^3$ ) y *Adelanthus* aff. *lindenbergianus* (0-(6)-12 restos per  $5\text{cm}^3$ ).

Entre las vasculares se diferencia al morfotipo-Raíces (0-(0.5)-1 restos per  $5\text{cm}^3$ ), morfotipo-Herbáceo (0-(1.5)-3 restos per  $5\text{cm}^3$ ) y *Donatia* sp. (0-(1)-2 restos per  $5\text{cm}^3$ ).

**Subzona Mo4-B2b (2.179 años cal. A.P. - presente).**

Subzona caracterizada por restos briofíticos de *Campylopus* sp. (0-(2.4)-12 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Dicranoloma* sp. (0-(1)-3 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Blepharidophyllum densifolium* (0-(2.4)-9 restos per 5cm<sup>3</sup>), aff. *Cephaloziella* (0-(1.8)-7 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Adelanthus* aff. *linderbergianus* (0-(0.6)-2 restos per 5cm<sup>3</sup>). Se reconocieron macrorrestos del morfotipo-Raíces (0-(5.4)-8 restos per 5cm<sup>3</sup>), morfotipo-Herbáceo (0-(3.2)-5 restos per 5cm<sup>3</sup>), *Donatia* sp. (1-(3)-5 restos per 5cm<sup>3</sup>) y morfotipo-Leñoso (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>). Se han hallado en esta subzona restos asignables a Líquenes (*Cladonia* sp.) (0-(0.2)-1 restos per 5cm<sup>3</sup>).

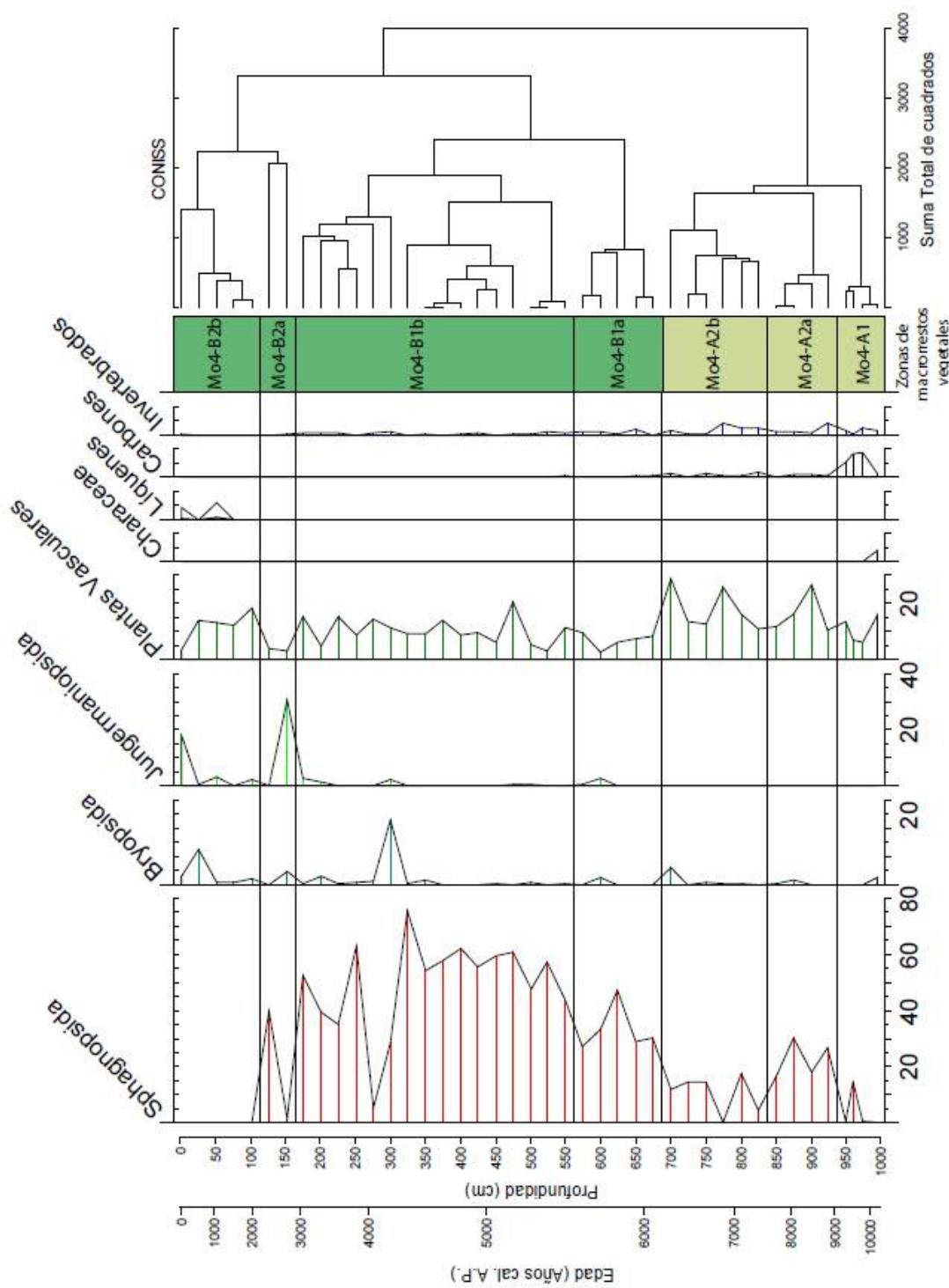


Fig. 23. Diagrama de concentración ( $n^{\circ}$  de macrorrestos per  $5\text{ cm}^3$ ) del testigo Moat 4 de los principales grupos de macrorrestos vegetales, líquenes, carbones e invertebrados. Notar que algunos taxones están exagerados con factor 5 y con factor 20 (Characeae).

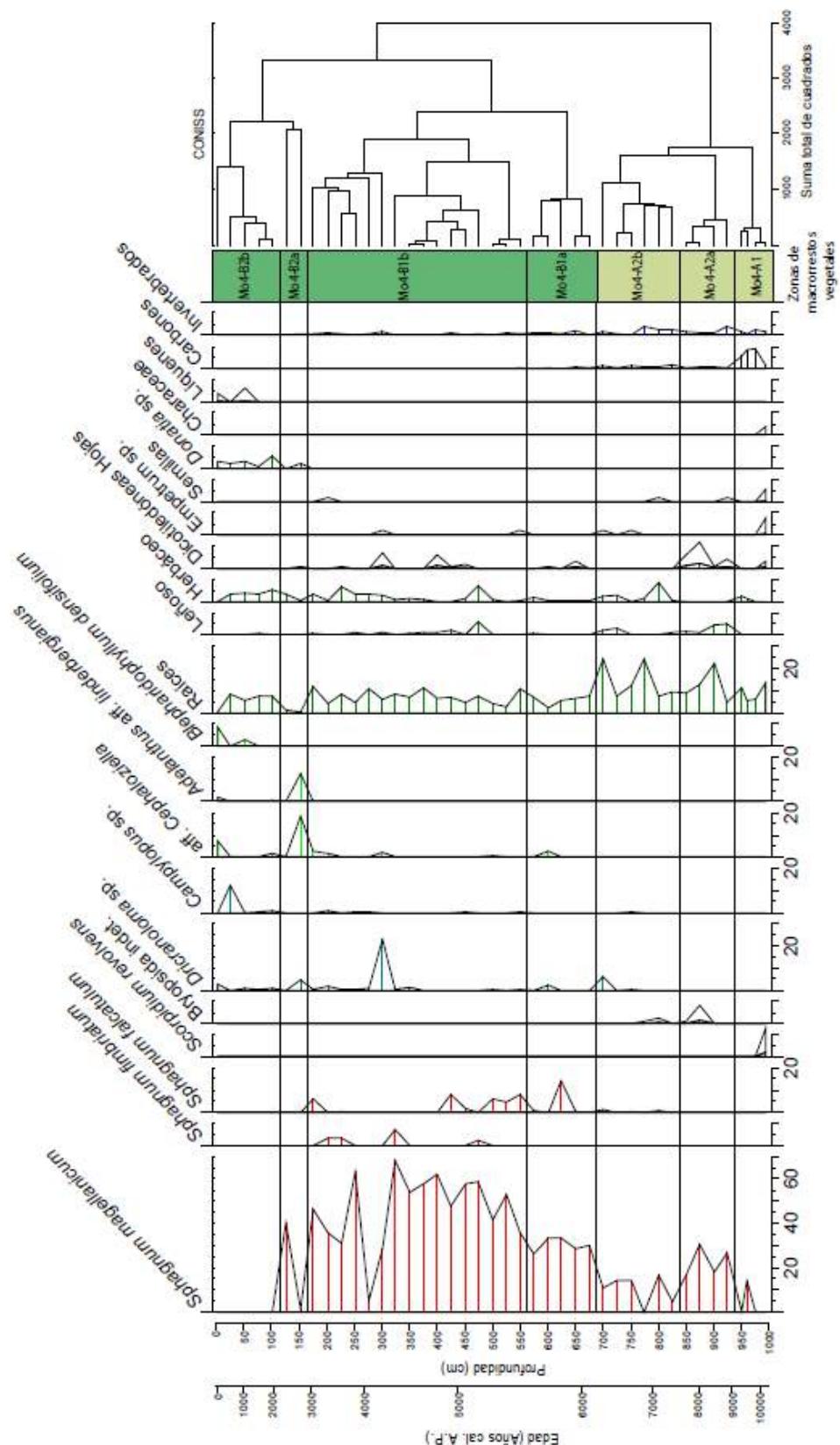


Fig. 24. Diagrama de concentración ( $n^o$  de macrorrestos per  $5\text{ cm}^3$ ) detallado del testigo Moat 4 incluyendo especies, géneros y morfotipos de briofitas y plantas vasculares. Se

incluyen los líquenes, carbones e invertebrados. Notar que algunos taxones están exagerados con factor 5 y con factor 20 (Characeae).

## CAPÍTULO V

### DISCUSIÓN

#### V.1. Evolución de la vegetación de las turberas Harberton y Moat

En el presente capítulo se discuten los ambientes inferidos en base a los cambios en las asociaciones de vegetación registrados en los testigos HB3 y Mo4 para cada una de las subzonas delimitadas en base a los análisis de agrupamiento (Figs. 25 y 26).

##### Turbera Harberton

El análisis de macrorrestos vegetales de la sección fósil de la turbera Harberton permite observar con posterioridad a los 19.061 años cal. A.P. (Subzona HB3-A1a, 1034-979 cm) el desarrollo de comunidades vegetales herbáceas con presencia de briofitas (indet.) y áreas turbosas (*Sphagnum magellanicum*) que sugieren la presencia de ecosistemas de vegetación abierta. Hacia los 17.147 años cal. A.P. comienzan a desarrollarse sobre un sustrato mineral comunidades muscinas dominadas por *Isopterygiopsis* sp. (23.9 restos per 5cm<sup>3</sup>) (Ochyra et al., 2008; Ochyra y Ochyra, 2002) acompañadas por herbáceas. Luego de mil años comienzan a desarrollarse áreas de suelo humificado (*Plagiothecium* sp.) (Gradstein et al., 2001; Matteri, 1985a; Matteri y Schiavone, 1991) y montículos de turba aislados (*Sphagnum magellanicum*) (Matteri, 1985a; Vitt y Lüth, 2017). Una asociación vegetal similar se reconoce actualmente en áreas adyacentes al Glaciar Martial, localizado a 4 km al NO de la ciudad de Ushuaia (700 a 800 m s.n.m. obs. pers.; Schiavone, com. pers.). En cuanto a la vegetación arbustiva registra hacia los 15.980 años cal. A.P. un valor máximo de semillas de

Ericaceae (*Empetrum rubrum*, 30 restos per 5cm<sup>3</sup>). Esta sección del perfil (1034-996 cm, 19.061-15.590 años cal. A.P.) está compuesta principalmente por sedimentos limo-arcillosos finamente laminados indicando el desarrollo de un ambiente lacustre somero, con aporte de agua de escurrimiento superficial, posiblemente proveniente del deshielo glacial según lo indica la granulometría de los sedimentos, con desarrollo de vegetación mayormente minerotrófica (Larraín, 2015; Vitt, 1990).

Entre los 15.240 años cal. A.P. y los 11.760 años cal. A.P. (Subzona HB3-A1b, 979-837 cm), se observa el paulatino descenso en las concentraciones de *Isopterygiopsis* sp. y *Plagiothecium* sp. y la dominancia de *Scorpidium revolvens* (24.3 restos per 5cm<sup>3</sup>), acompañado por plantas vasculares herbáceas, estableciéndose en el área una turbera minerotrófica del tipo *rich-fen* (Janssens, 1990; Ochyra y Matteri, 2001; Vitt y Lüth, 2017), indicando una continuidad en el aporte de aguas de escorrentía superficial, aunque en menor proporción que en la subzona anterior, evidenciado por la ausencia de sedimentos limo-arcillosos que caracterizan a aquella subzona, con desarrollo de pequeños cuerpos de agua temporarios en su superficie como charcas o depresiones mayores. La inferencia de este ambiente de turbera se fundamenta en la presencia de briofitas turfófilas como *Bryum pseudotriquetrum* (Janssens, 1990), *Meesia uliginosa* (Matteri y Ochyra, 1999; Matteri y Schiavone, 1991) y *Neomeesia paludella*, esta última es una especie heliófita, indicadora de un ambiente de alta exposición solar (Matteri y Ochyra, 1999; Vitt y Lüth, 2017). Bajas concentraciones de *Sphagnum magellanicum* estarían indicando el desarrollo de esta especie en forma de montículos aislados, representando áreas con menor aporte de nutrientes en la turbera.

El ambiente pedregoso transicional del comienzo de esta subzona es evidenciado además por la presencia de un componente muscinal saxícola de ambientes actuales litorales de baja incidencia solar, *Distichium* sp. (Matteri y Schiavone, 1991; Ochyra et

al., 2008). La condición de baja incidencia solar podría haber estado dada por el sombreado generado en un microambiente pedregoso más profundo, asociado a la base de la cuenca sobre la cual se desarrolla la turbera. A diferencia de la subzona anterior, no se observan restos de elementos arbustivos, debido posiblemente a las condiciones de anegamiento y delgado acrotelmo característico de las turberas minerotróficas (León Valdebenito, 2012). Una vegetación similar se encuentra actualmente en la turbera del Río Turbio, en la cabecera norte del Lago Fagnano.

Con posterioridad a los 11.760 años cal. A.P. (Subzona Hb3-A2a, 837-587 cm), las concentraciones de *Scorpidium revolvens* indican una continuidad de la turbera minerotrófica hasta los 8.760 años cal. A.P. (712 cm), con desarrollo de montículos de *Sphagnum magellanicum* ocupando áreas reducidas junto a otras briofitas (indet.). A partir de los 8.760 años cal. A.P. *S. revolvens* deja de ser un componente de la turbera, pasando a ser dominantes las plantas vasculares herbáceas (72 restos per 5cm<sup>3</sup>) reafirmando la condición minerotrófica de la turbera.

Entre los ca. 7.100 años cal A.P. y los 7.500 años cal A.P. (654-658.5 cm) se registra la depositación de un nivel de tefra. La ceniza volcánica se correlacionaría con la gran erupción H1 del volcán Hudson datada en  $6.850 \pm 160$  años C<sup>14</sup> A.P. ó 7.849 – 7.571 años cal. A.P. (Stern, 2008). Durante este intervalo, se observa una vegetación vascular herbácea, con una concentración mínima de componentes leñosos. El aporte de nutrientes provenientes de las cenizas depositadas probablemente haya inhibido el desarrollo de las briofitas al generarse condiciones tóxicas (Keinebecker et al., 2010), propiciando el desarrollo de una vegetación vascular herbácea.

Entre los 6.120 años cal. A.P. y los 5.490 años cal. A.P. (Subzona HB3-A2b, 587-537 cm) la composición de la vegetación es transicional entre vascular con elementos herbáceos dominantes acompañados por leñosos, hacia un ambiente que

comienza a ser dominado por *Sphagnum magellanicum* (22.5 restos per 5cm<sup>3</sup>), posiblemente debido a un cambio en las condiciones hidrológicas de la turbera con un incremento en el aporte de agua por precipitaciones y disminución de las temperaturas que favorecieron el desarrollo de condiciones ombrotróficas en la turbera (Fritz, 2012). Es posible encontrar a *S. magellanicum* en un ambiente transicional entre condiciones ombrotróficas y minerotróficas ya que se ha demostrado que esta especie tiene una mayor amplitud de nicho respecto a otras especies del género, principalmente en cuanto a parámetros de la química del agua (por ejemplo, proporción iónica) (León Valdebenito, 2012).

A partir de los 5.500 años cal. A.P. (Subzona Hb3-B1, 537-164 cm) el incremento en la concentración de *Sphagnum magellanicum* (59.1 restos per 5 cm<sup>3</sup>) sugiere el desarrollo de la turbera ombrotrófica bajo condiciones frías (Fritz, 2012) y de mayor humedad efectiva. A su vez, este gran cambio en la composición de la turbera indica cambios en las condiciones biogeoquímicas del agua superficial, con concentraciones de nutrientes más bajas y un pH más ácido respecto a la turbera minerotrófica (León Valdebenito, 2012). Un descenso en la concentración de macrorrestos de plantas herbáceas acompaña este cambio vegetacional. A partir de los 5.000 años cal. A.P. la turbera registra un rápido crecimiento, de acuerdo con los valores de tasa de crecimiento (0,1 cm/año), en relación con la tasa de crecimiento correspondiente al estadio anterior de turbera de tipo minerotrófica (0,04 cm/año).

La elevada concentración de *Sphagnum magellanicum* es interrumpida a los 4.350 años cal. A.P., registrándose un descenso abrupto de esta especie (5 restos per 5 cm<sup>3</sup>) al mismo tiempo que la concentración de restos de plantas vasculares de tipo herbáceo aumenta levemente. En conjunto se observa un descenso del registro de los macrorrestos, infiriéndose condiciones ambientales más secas que generan un ambiente

aeróbico en la turbera, dando lugar a un grado mayor de descomposición de la materia orgánica. Posteriormente, hacia los 4.200 años cal. A.P, la abundancia y dominancia de *S. magellanicum* se restablecen.

Hacia los 3.500 años cal. A.P. la diversidad de briofitas de la turbera aumenta. La presencia de las dicranaceas (*Dicranoloma* sp. y *Campylopus* sp.), así como de grimiaceas (*Racomitrium geronticum*) reafirman el desarrollo de la turbera ombrotrófica, ya que son componentes capaces de vivir bajo las condiciones particulares creadas por el dominante *Sphagnum* (Gradstein et al., 2001; Matteri y Schiavone, 1991; Ochyra et al., 2008; Larraín, 2012). Plantas vasculares herbáceas y leñosas forman parte de la comunidad vegetal en una baja proporción.

La máxima concentración de *Sphagnum magellanicum* se registra a los 2.000 años cal. A.P. (149 restos per 5 cm<sup>3</sup>), indicando un momento de mayor humedad efectiva y posiblemente más frío (Fritz, 2012). La diversidad muscinal previamente registrada no se observa para este momento, lo cual puede explicarse en base a la relación negativa entre la abundancia de *Sphagnum* y la abundancia y riqueza de otros taxones (como líquenes, hepáticas y otros musgos) que Lang et al. (2009) encontraron para turberas europeas. Esta tendencia negativa también fue observada en turberas de Chile (León Valdebenito, 2012).

A partir de los 1.850 años cal. A.P (Subzona Hb3-B2, 164-0 cm) la concentración de macrorrestos de *S. magellanicum* desciende a valores similares registrados previamente al pico de los 2.000 años. La comunidad muscinal está representada por *Campylopus* sp. al comienzo de la subzona y hacia el final por *Racomitrium geronticum* como elementos secundarios junto a plantas vasculares leñosas.

Entre los 200-100 años cal. A.P. se observa un importante descenso en la concentración de *S. magellanicum* (13 restos per 5 cm<sup>3</sup>) a la vez que se incrementa la diversidad de la vegetación de la turbera. Durante este momento, a los elementos previamente establecidos se suman nuevos grupos funcionales: líquenes (*Cladonia* sp.) y hepáticas foliosas (*Jungermanniopsida*). También forman parte de la comunidad vegetal arbustos de *Empetrum* sp. Los cambios en la vegetación podrían estar relacionados a un aumento en las temperaturas y descenso de las precipitaciones. Parte de estos componentes (*Empetrum* sp. y *Racomitrium* sp.) crecen actualmente en ambientes más secos dentro de la turbera ombrotrófica. Nuevamente, el descenso de la abundancia de *S. magellanicum* podría favorecer el aumento de la riqueza específica de la turbera en cuanto a musgos, hepáticas y líquenes. La asociación de macrorrestos es similar a la composición de la vegetación actual de la turbera Harberton, previamente descripta (Capítulo IV.1).

Además, la presencia de un nuevo factor, la ruta provincial J a partir del año 1962 (Goodall, 1979) localizada próxima al margen sur de la turbera en estudio, habría generado un incremento en el aporte de nutrientes minerales sobre la superficie de la turbera producidos por el tránsito de vehículos. Este cambio significaría una ventaja competitiva para las plantas vasculares a la vez que sería desfavorable para *Sphagnum magellanicum*, volviendo menos oligotrófico su ambiente.

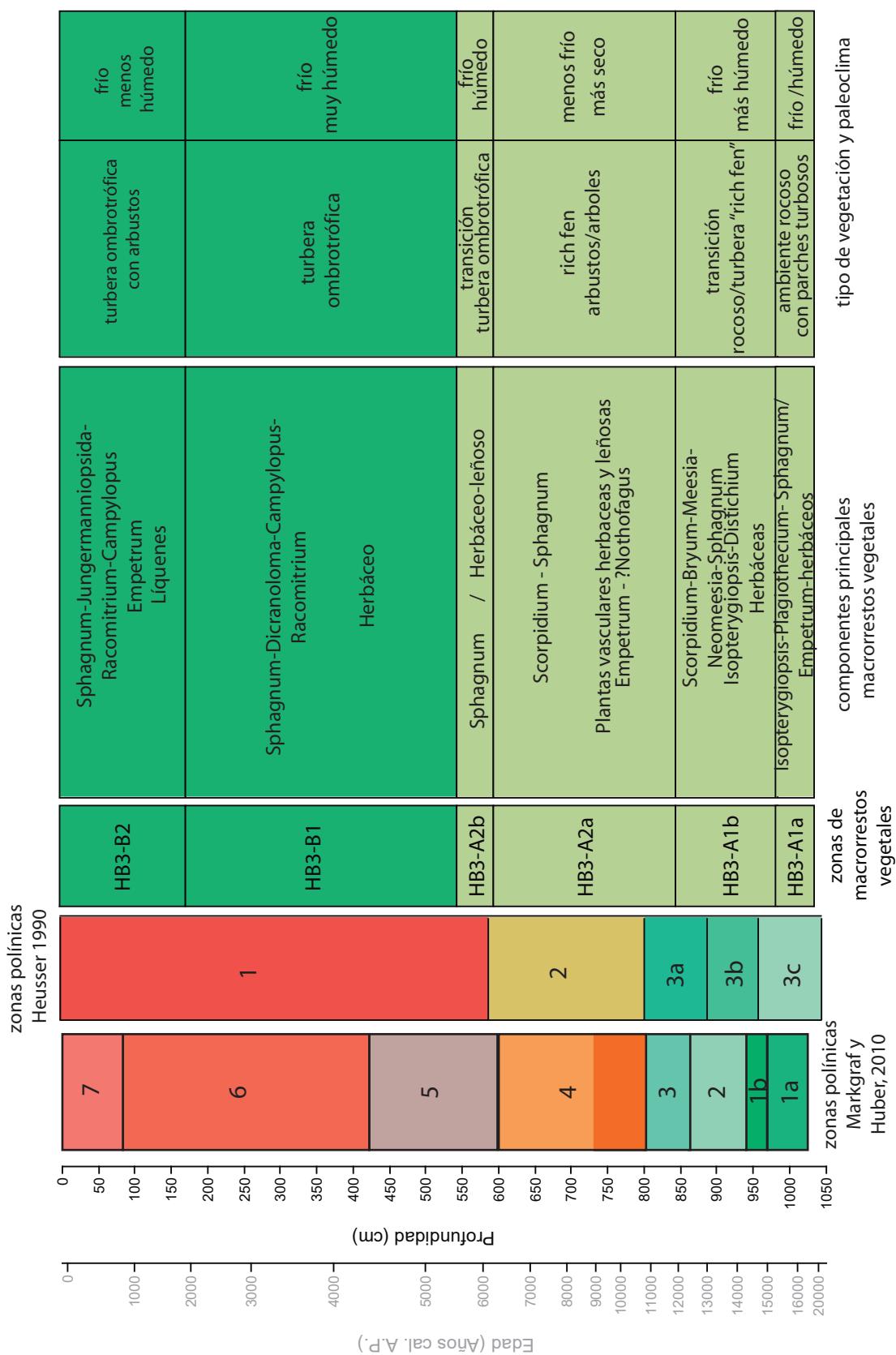


Fig. 25. Principales cambios vegetacionales e inferencias paleambientales y paleoclimáticas de la turbera Harberton (testigo HB3). Correlación con las zonas polínicas para la misma turbera de Markgraf y Huber (2010) y Heusser (1990). Profundidad y modelo de edad correspondiente al testigo HB3.

## Turbera Moat

El análisis de macrorrestos vegetales del testigo de la turbera Moat permite observar con posterioridad a los 10.226 años cal. A.P. (Subzona Mo4-A1) el desarrollo de una vegetación de turbera minerotrófica. La comunidad vegetal pionera en el área de la turbera está representada por musgos pleurocápicos de la familia Amblystegiaceae (*Scorpidium revolvens*), indicando el incipiente desarrollo de un ambiente minerotrófico (Janssens, 1990; Ochyra y Matteri, 2001; Larraín, 2015; Vitt y Lüth, 2017) junto con plantas vasculares arbustivas (*Empetrum* sp.) y otras dicotiledóneas (indet.) asociadas a un sustrato mineral. La diversidad vegetal que se encuentra en esta primera etapa indica un ambiente heterogéneo. El registro de restos de raíces sugiere áreas con condiciones hídricas más secas, mientras que el componente reconocido como girogonites (Characeae) representa un elemento acuático de agua dulce (Lee, 2008). Esto indica la presencia de cuerpos de agua permanente, posiblemente del tipo laguna somera, en transición con un ambiente caracterizado por vegetación pantanosa. La estratigrafía de la turbera muestra en esta primera etapa la presencia de arcillas, confirmando el desarrollo de un ambiente lacustre. Hacia los ca. 9.500 años cal. A.P. se observa el desarrollo incipiente de vegetación correspondiente a una turbera ombrótrófica indicando condiciones de oligotrofia (*Sphagnum magellanicum*). Esta segunda etapa de la subzona coincide con un cambio importante en la estratigrafía de la turbera, pasando de niveles puramente arcillosos a niveles de turba muy humificada.

A partir de los 9.070 años cal. A.P. (Subzona Mo4-A2a, 937-837 cm) se establece definitivamente en el área una turbera ombrótrófica dominada por *Sphagnum magellanicum* (23 restos per 5cm<sup>3</sup>). Esta nueva situación hídrica indica la interrupción del aporte de agua de escorrentía superficial, rica en nutrientes, siendo ahora el aporte

de agua principalmente desde precipitaciones atmosféricas. Asimismo, forman parte de la vegetación de la turbera otros musgos no esphagnoideos junto a elementos vasculares arbustivos, indicando la presencia de superficies más elevadas y secas dentro de la turbera. A su vez, se registran concentraciones importantes, aunque variables, de raíces (12.5 restos per 5cm<sup>3</sup>), mostrando una tendencia inversa a las concentraciones de macrorrestos de *S. magellanicum*, indicando posiblemente momentos más secos en la superficie de la turbera.

Alrededor de los 7.700 años cal. A.P. se registra la depositación de un nivel de tefra, el cual se correlacionaría con la gran erupción volcánica H1, al igual que el nivel de tefras identificado en el testigo HB3. Un empobrecimiento de la vegetación de la turbera se observa con posterioridad a la depositación del nivel de cenizas volcánicas (Subzona Mo4-A2b, 837-687 cm) evidenciado a través de un descenso de la concentración de *Sphagnum magellanicum* (5 restos per 5cm<sup>3</sup>), así como de las plantas vasculares leñosas (1 resto per 5cm<sup>3</sup>). Un leve incremento en las concentraciones de plantas vasculares herbáceas y de raíces, acompañan este cambio en la vegetación. Este empobrecimiento probablemente se deba a condiciones del sustrato poco favorables (exceso de nutrientes minerales) para la vegetación desarrollada en la superficie de la turbera.

A los 7.100 años cal. A.P. (800 cm) comienzan a recuperarse las comunidades vegetales desarrolladas previamente a la depositación de las cenizas volcánicas, sin embargo, hasta los ca. 6.300 años cal. A.P. (subzona Mo4-A2-b) el ambiente parece estar aún influenciado por la presencia de cenizas. Hacia los 6.844 años cal. A.P. (774 cm), se observa un descenso en la concentración de los elementos vasculares herbáceos y un aumento en el de las raíces. Hacia los 6.627 años cal. A.P., (750 cm) *Sphagnum magellanicum* registra valores bajos de concentración, acompañado de otros elementos

muscinales (*Dicranoloma* sp., y la hepática aff. *Cephaloziella* posiblemente creciendo adherida a dicha dicranaceae) (Matteri, 1985a; Matteri y Schiavone, 1991; Hässel de Menéndez y Solari, 1985) y *Campylopus* sp., junto a arbustos de *Empetrum* sp. Todos estos componentes también son parte de la vegetación actual de turberas ombrotróficas (Matteri, 1985a; Hässel de Menéndez y Solari, 1985; Moore, 1985; León Valdebenito, 2012; Larraín, 2015).

El comienzo de la recuperación de la vegetación hacia los 6.300 años cal. A.P. (subzona Mo4-A2-b) se evidencia con un aumento en la concentración de *S. magellanicum* y la presencia de depresiones anegadas habitadas por *S. falcatulum* (Matteri, 1985a; Matteri y Schiavone, 1991; Larraín, 2015) junto a vasculares herbáceas, indicando la continuación del desarrollo de una turbera ombrotrófica bajo condiciones de elevada humedad efectiva.

Entre los 6.156 años cal. A.P. y los 5.510 años cal. A.P. (Subzona Mo4-B1a, 687-562 cm) se infiere un incremento en las precipitaciones en base al aumento en la concentración de *Sphagnum magellanicum* (30.2 restos per 5cm<sup>3</sup>) y un descenso en la concentración de raíces (6 restos per 5cm<sup>3</sup>) respecto a la subzona anterior. Esto indica la recuperación de la turbera ombrotrófica hacia condiciones similares a las que precedieron a la caída de cenizas. El aumento en las concentraciones de *S. falcatulum* indicaría un incremento en la ocurrencia de depresiones anegadas en la superficie de la turbera. Asimismo, *Dicranoloma* sp. y aff. *Cephaloziella* también siguen formando parte de la vegetación, registrándose juntas, por lo cual se interpreta el crecimiento de la hepática en relación a la dicranaceae. El descenso en los restos de raíces y escasos restos de plantas vasculares herbáceas y leñosas confirman el establecimiento de condiciones climáticas más húmedas respecto a la subzona anterior.

El máximo desarrollo de la turbera ombrotrófica con escasos elementos arbustivos (*Empetrum* sp.) se da entre los 5.510 años cal. A.P. y los 2.897 años cal. A.P., correspondiéndose con la mayor tasa de crecimiento de todo el registro de Mo4. (Subzona Mo4-B1b, 562-164 cm). Este momento se evidencia por un gran incremento de la concentración de *S. magellanicum* (44 restos per 5cm<sup>3</sup>), relacionado posiblemente a condiciones climáticas frías y de mayor humedad efectiva. El desarrollo de *S. falcatulum* sugiere encharcamientos en la superficie de la turbera entre los 5.600 y los 4.944 años cal. A.P y hacia los 2.900 años cal A.P. lo cual confirma el exceso hídrico de este intervalo temporal. La presencia de *Sphagnum fimbriatum* en la Subzona Mo4-B1b indicaría condiciones minetróficas en áreas reducidas en el interior de la turbera (Kleinebecker et al., 2007). En general su presencia coincide con la de plantas vasculares herbáceas. Larraín (2015) señala la asociación de juncáceas con *S. fimbriatum* en sitios minerotróficos de turberas ombrotróficas actuales. En la superficie actual de la turbera Harberton se observa a esta especie en zonas periféricas de la turbera, asociada a pequeños cursos de agua. El desarrollo de *Sphagnum fimbriatum* en este tramo del testigo Mo4 podría estar indicando la presencia de pequeños cursos de agua temporarios sobre la superficie de la turbera, asociados a condiciones de exceso hídrico. *Dicranoloma* sp. alcanza su máxima concentración a los 4.243 años cal. A.P. (300 cm) junto con la hepática aff. *Cephaloziella* mientras que *Campylopus* sp. es registrado en muy baja concentración.

Hacia los 4.060 años cal. A.P. (276 cm) hay un abrupto descenso de *S. magellanicum* (5 restos per 5cm<sup>3</sup>), momento en el cual también se observa un pequeño aumento de la concentración de las raíces de plantas vasculares y un descenso en *Dicranoloma* sp., *Campylopus* sp. continúa con bajos valores de concentración. Condiciones similares se observan en el testigo de Harberton para los ca. 4.300-4.100

años cal. A.P. lo que podría estar indicando un momento de menor humedad no sólo en la superficie de ambas turberas, sino a nivel regional debido a una disminución en las precipitaciones. Seguidamente, *Sphagnum magellanicum* vuelve a ser abundante y áreas minerotróficas con *S. fimbriatum* y vasculares herbáceas se reconocen nuevamente. Hacia el final de esta subzona vuelven a formarse en la superficie de la turbera encaramientos con desarrollo de *S. falcatulum*, *Dicranoloma* sp. y aff. *Cephaloziella*.

Entre los 2.897 años cal. A.P. y los 2.179 años cal. A.P. (parte inferior de la Subzona Mo4-B2a, 164-114 cm) el análisis de macrorrestos muestra un descenso en la concentración de *Sphagnum magellanicum*. No han sido observados restos de *S. falcatulum* y *S. fimbriatum* así como de plantas vasculares herbáceas y raíces. Este cambio es acompañado por el incremento en la concentración de aff. *Cephaloziella* y el registro de otra hepática, *Adelanthus* aff. *linderbergianus*, común en las turberas de *Sphagnum* (Hässel de Menéndez y Solati, 1985; Engel, 1978). *Dicranoloma* sp. continúa siendo parte de la vegetación, por lo que se infiere que aff. *Cephaloziella* continúa desarrollándose en relación a este musgo. Forma parte de este importante cambio vegetacional *Donatia fascicularis*, pudiendo indicar una composición y estructura de la turbera diferente. Posiblemente esta nueva asociación de vegetación esté relacionada a un cambio hidrológico que conlleva un nivel freático más bajo, otorgando condiciones aeróbicas a la zona de las raíces de las plantas vasculares (Fritz, 2012), condición, a su vez, desfavorable para el desarrollo de *Sphagnum magellanicum*. Hacia la parte superior de la subzona se observa una recuperación temporal de *S. magellanicum* en coincidencia con una disminución de *Donatia*. Esta relación opuesta podría deberse a que las condiciones de anegamiento (anoxia) bajo las cuales crece *Sphagnum* impiden el desarrollo de estas plantas vasculares (Fritz, 2012). Dichas condiciones anóxicas dañan sus raíces perjudicando o anulando la actividad de este

órgano, restringiendo la absorción de nutrientes y de agua (Fig. 6) (Emerson, 1921; Armstrong y Boatman, 1967; Armstrong et al., 1991; Hodge et al., 2009).

Hacia los ca. 2.200 años cal. A.P (comienzo de la Subzona Mo4-B2b, 114 cm) se infiere el desarrollo de una turbera del tipo “*cushion bog*” caracterizada por plantas vasculares en cojín de la especie *Donatia fascicularis* (Moore, 1985). La presencia de esta especie, co-dominante junto con *Astelia pumila* de la turbera Moat en la actualidad (observaciones personales; Fritz, 2012; Iturraspe, 2010; Borromei et al., 2014, entre otros) confirma el cambio en la hidrología de la turbera que comenzó de forma incipiente en la subzona anterior. Este cambio en la composición de la turbera coincide con una disminución en su tasa de crecimiento a casi un tercio (0,05 cm/año) en relación con el estadío previo de turbera tipo “*Sphagnum bog*” (0,14 cm/año).

Varios son los factores involucrados en este importante cambio. Las raíces de estas plantas precisan condiciones de mayor disponibilidad de oxígeno, generadas por mayores fluctuaciones en el nivel freático (Armstrong y Boatman, 1967; Strack et al. al., 2006b; Murphy y Moore, 2010). A su vez, el aumento de la temperatura es favorable para el crecimiento de las plantas vasculares (Hollister et al., 2005), siempre que el suministro de agua sea suficiente. Estos factores (oxígeno y temperatura), a su vez estimulan la descomposición de hojarasca / turba y, por lo tanto, facilitan la disponibilidad de nutrientes (Fritz, 2012). Las plantas vasculares tienen requisitos nutritivos intrínsecamente más altos que los musgos (Van Breemen, 1995; Van der Wal et al., 2005; Lindo y González, 2010). Un último factor que favorece a las plantas vasculares e impide el desarrollo masivo de *S. magellanicum* son los climas tormentosos, con fuertes vientos, por lo que este cambio vegetacional podría estar indicando también un cambio atmosférico en este sentido.

Hacia los 1.000 años cal. A.P. y hasta el presente, nuevos componentes se desarrollan en la turbera, a *Donatia* sp., *Campylopus* sp., *Dicranoloma* sp. junto a aff. *Cephalloziella*, y *Adelanthus* aff. *linderbergianus* se suman líquenes, posiblemente del género *Cladonia* y la hepática, *Blepharydophyllum densifolium*. Este cambio en la diversidad vegetal podría relacionarse con un cambio en el clima, hacia condiciones más secas y posiblemente menos frías.

Por último, durante los últimos 200-100 años cal. A.P. se registra un aumento en la concentración de las hepáticas aff. *Cephalloziella* y *Blepharydophyllum densifolium* junto a un descenso de las plantas vasculares. Los cambios vegetacionales observados para este momento podrían, al igual que en Harberton, estar relacionados a condiciones de mayores temperaturas y disminución de las precipitaciones.

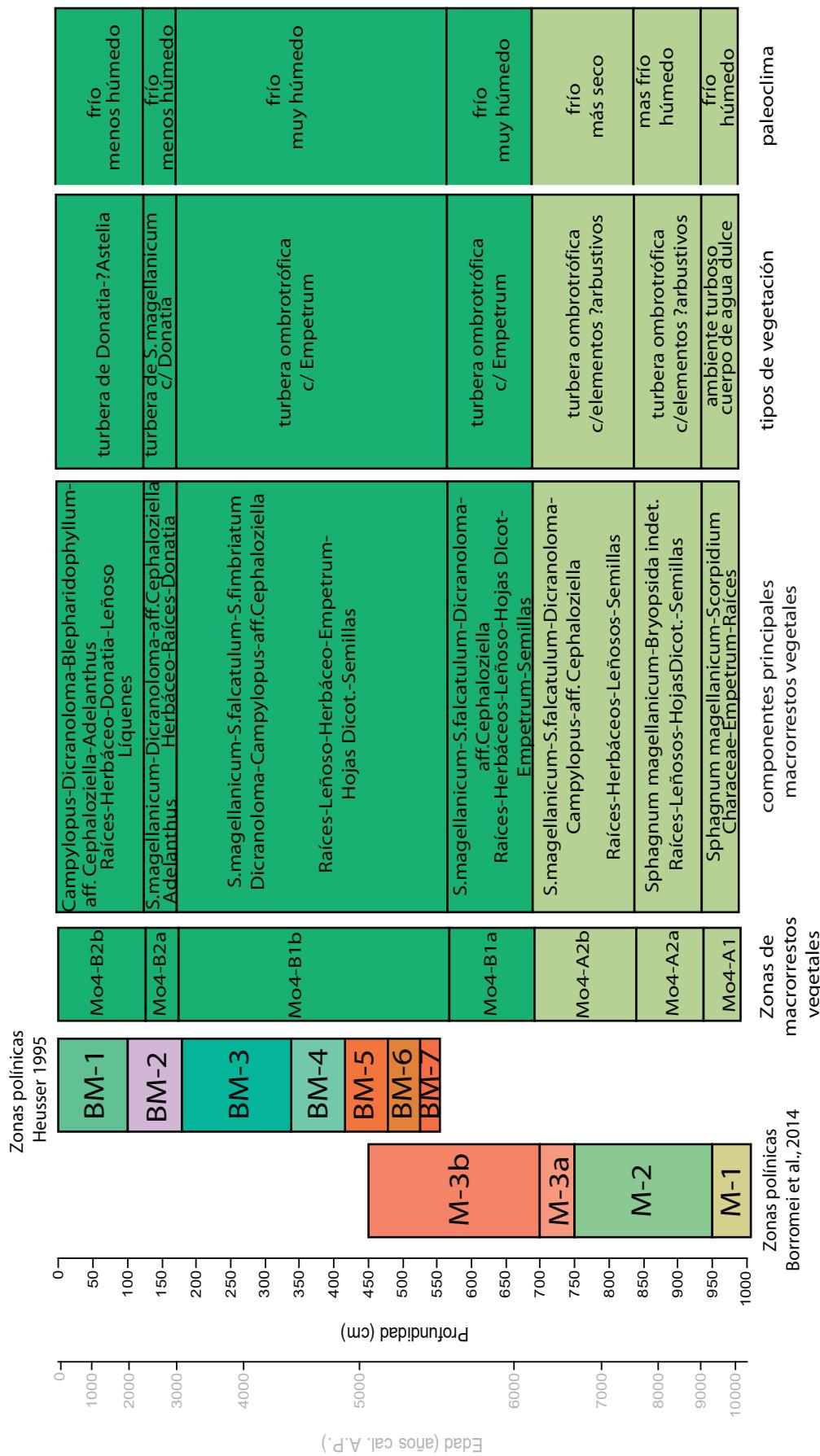


Fig. 26. Principales cambios vegetacionales e inferencias paleambientales y paleoclimáticas de la turbera Moat (testigo Mo4). Comparación con las zonas polínicas para la misma turbera de Borromei et al. (2014) y Heusser (1995). Profundidad y modelo de edad correspondiente al testigo Mo4.

## **V.2 EVALUACIÓN PALEOAMBIENTAL Y PALEOCLIMÁTICA DE LOS ÚLTIMOS 20.000 AÑOS EN EL SUR DE LA ISLA GRANDE DE TIERRA DEL FUEGO**

A continuación se presenta una reconstrucción paleoambiental del área de estudio realizada en base al análisis de los macrorrestos vegetales de los testigos Harberton (HB3) y Moat (Mo4), junto a una correlación de los cambios vegetacionales identificados en ambas turberas con los principales cambios climáticos identificados en estudios polínicos previos desarrollados en el área de estudio (Heusser, 1990; Heusser, 1995; Markgraf y Huber, 2010; Borromei et al., 2014, entre otros) (Figs. 27, 28 y 29).

### **Último Máximo Glacial (UMG)**

Durante el UMG extensos glaciares de descarga provenientes del manto de hielo de la Cordillera Darwin (2.000 m s.n.m., 55° S – 69° O) fluyeron hacia el N y E a lo largo de amplios y profundos valles conocidos actualmente como Estrecho de Magallanes, Depresión Bahía Inútil-Bahía San Sebastián, Lago Fagnano, Valle Carbajal-Tierra Mayor y Canal Beagle, alcanzando la actual plataforma continental (Rabassa, 2008) cuya extensión durante el UMG era mayor que en la actualidad debido a que el nivel del mar se encontraba entre 120 y 140 m por debajo de su nivel actual (Ponce et al., 2011). El UMG en el sur de Patagonia habría tenido lugar entre los 25.200 y 23.100 años cal A.P., durante el “*Stage B*” correspondiente al modelo de deglaciación para el área del Estrecho de Magallanes-Bahía Inútil (McCulloch et al., 2005), y en concordancia con el modelo de englazamiento del valle actual del Río Fuego, ubicado en la costa norte del Lago Fagnano, para el cual un fechado por termoluminiscencia realizado en la morena latero-frontal del UMG arrojó una edad de 25.700 años cal A.P. (Coronato et al., 2008).

La Isla Grande de Tierra del Fuego ( $53\text{--}55^{\circ}\text{ S}$ ) se encuentra actualmente bajo la influencia permanente de los vientos fríos y húmedos del oeste o “*Westerlies*” y de los desplazamientos del Frente Polar. Durante la Última Glaciación, de acuerdo con las fluctuaciones de los glaciares del sur de la Patagonia y evidencias paleoecológicas, el centro de los vientos del oeste habría migrado hacia el norte entre los  $45^{\circ}$  y  $50^{\circ}\text{ S}$  permitiendo que el Campo de Hielo Patagónico se extendiera en forma continua entre los  $36^{\circ}$  y  $56^{\circ}\text{ S}$  (McCulloch et al., 2000; McCulloch y Davies, 2001). De acuerdo con los datos polínicos fósiles provenientes de ese sector chileno, las temperaturas habrían sido  $6\text{--}7^{\circ}\text{C}$  más frías que las actuales (Heusser et al., 1999; McCulloch y Davies, 2001). Para este momento el clima en el Archipiélago Fueguino habría adquirido mayor continentalidad por la presencia de una extensa planicie, correspondiente a la actual Plataforma Continental Argentina, como consecuencia del nivel de mar más bajo (Ponce et al., 2011).

### **Tardiglacial (ca. 19.000-11.500 años cal A.P.)**

El Tardiglacial es definido en el extremo sur de América del Sur como el período comprendido entre el inicio del retroceso de los hielos desde las morenas generadas durante el UMG y el inicio del Holoceno, en el cual las condiciones climáticas globales sufrieron cambios significativos y recurrentes (Rabassa et al., 1992; Coronato et al., 1999). El límite Tardiglacial-Holoceno se establece a los 10.000 años C<sup>14</sup> A.P. (11.500 años cal A.P.) (Rabassa et al., 2000).

La edad mínima para el inicio de la deglaciación en el área del Canal Beagle es coincidente con aquellas registradas en el norte de la Patagonia chilena ( $41^{\circ}\text{S}$ ) (Heusser et al., 1999), en el suroeste de la Patagonia argentina ( $50^{\circ}\text{S}$ ) (Mancini, 2009) y en el área del Estrecho de Magallanes ( $53^{\circ}\text{S}$ ) (McCulloch y Davies, 2001).

En el Canal Beagle, el retroceso del Glaciar Beagle desde su posición más externa en Punta Moat (E del Canal Beagle) correspondiente a las morenas terminales de la Última Glaciación (Glaciación Moat, Rabassa et al., 2000) habría comenzado con anterioridad a los 16.152 años C<sup>14</sup> A.P. (19.445 años cal A.P.) de acuerdo con el fechado radiocarbónico basal de la turbera de Puerto Harberton, correspondiente a la base del Testigo HB3 estudiado en esta tesis doctoral, distante unos 40 km al oeste de Punta Moat. Hall et al. (2013) basados en edades basales de varias turberas ubicadas en distintos sitios del sector oeste de Canal Beagle postulan que el canal estuvo totalmente desprovisto de hielo al menos hacia los 14.800 años cal. A.P. Edades radiocarbónicas basales de 12.100 años C<sup>14</sup> A.P. (13.951 años cal A.P.) de turberas localizadas en Ushuaia lo confirman (Heusser, 1998, 2003).

Con el inicio de la deglaciación las condiciones climáticas fueron más cálidas. De acuerdo con los cambios observados en las asociaciones polínicas fósiles y el análisis de isótopos estables de hidrógeno en musgos en la turbera de Puerto Harberton (Pendall et al., 2001) se pudo establecer un marcado aumento de la temperatura desde 0°C en la base de la secuencia, a los 16.200 años cal A.P., hasta 12 °C hacia los ca. 15.000 años cal A.P. asociado a condiciones de menor humedad efectiva. Dichas condiciones pudieron ser observadas a su vez en las asociaciones de macrorrestos vegetales al comenzar a desarrollarse comunidades de vegetación abierta con componentes tanto vasculares como de briofitas. Los registros polínicos de turberas ubicadas a lo largo del Canal Beagle señalan, a partir de los 17.800 años cal. A.P., el desarrollo de una vegetación postglacial empobrecida, caracterizada por comunidades de matorrales y arbustos bajos, hierbas y taxones palustres con una cobertura parcial del bosque de *Nothofagus*, propio de ambientes de estepa/tundra (Heusser, 1989a, 1998, 2003; Markgraf y Huber, 2010). Estas comunidades vegetales se desarrollan actualmente al

norte de la isla donde las precipitaciones medias anuales son inferiores a los 400 mm (Pisano, 1977). En el área de la turbera Harberton el análisis de macrorrestos señala entre los 19.061-15.240 años cal. A.P. el desarrollo de una vegetación herbácea-arbustiva con áreas pantanosas. Esta asociación de vegetación se habría desarrollado en un ambiente lacustre somero con aporte de agua de deshielo proveniente del retroceso glacial general que estaba afectando a la región bajo un clima frío.

En los estudios palinológicos las frecuencias del polen de *Nothofagus* implican valores equivalentes a aportes extra-locales provenientes de refugios glaciales en áreas más alejadas. La posible existencia de múltiples refugios glaciales durante la última glaciación ha sido confirmada por estudios de genética poblacional en el bosque andino de Chile y Argentina (Marchelli y Gallo, 2006).

Las plantas de *Nothofagus* son termófilas, y por lo tanto sus registros polínicos son buenos indicadores de temperatura (McCulloch y Davies, 2001). Los valores altos en el influjo polínico de *Nothofagus* observados en los registros fósiles a lo largo del Canal Beagle, indican intervalos menos fríos, mientras que los valores bajos de *Nothofagus* sugieren episodios más fríos (Heusser, 1998). De esta manera, dos deterioros climáticos habrían interrumpido la progresiva expansión del bosque de *Nothofagus* durante el Tardiglacial. El primero, entre  $13.000 \pm 80$  y  $11.780 \pm 180$  años C<sup>14</sup> A.P. (15.647 y 13.627 años cal A.P.), correspondiente al “*Antarctic Cold Reversal*” (ACR). El segundo, entre los  $11.160 \pm 100$  y  $10.000 \pm 100$  años C<sup>14</sup> A.P. (13.035 y 11.522 años cal. A.P.), equivalente al “*Younger Dryas*” (YD) del Hemisferio Norte (11.000-10.000 años C<sup>14</sup> A.P.), con ausencia de polen de *Nothofagus* a los  $10.200 + 60$  años C<sup>14</sup> A.P. (11.899 años cal. A.P.) (Heusser y Rabassa, 1997; Heusser, 1998). Se estima que durante el YD, la temperatura de verano habría sido 3°C más baja que la actual en Ushuaia (Heusser y Rabassa, 1987; Heusser, 1998). Este episodio más frío, ha sido identificado no sólo a lo

largo del Canal de Beagle, sino también en los valles fueguinos interiores (Borromei et al., 2007; Borromei y Quattrocchio, 2008). El registro de macrorrestos vegetales en la turbera Harberton muestra entre los 15.240 años cal. A.P. y los 11.760 años cal. A.P. (Subzona HB3-A1b) el establecimiento de una turbera minerotrófica del tipo *rich-fen*. Hacia los 11.440 años cal. A.P. (parte inferior Subzona A2a) se observa además un empobrecimiento de los elementos muscinales y una dominancia de plantas vasculares herbáceas. Así, el desarrollo de esta turbera minerotrófica es coincidente con los eventos de deterioro climático (ACR e YD), posiblemente asociado a un clima más frío en donde podría existir aún el aporte de escurrimiento superficial asociado al deshielo de glaciares presentes en los sectores más altos de los Andes Fueguinos. Menounos et al. (2013) indica la presencia de al menos dos arcos morénicos en los sectores más altos de los valles tributarios de los Andes Fueguinos generados durante estos eventos fríos.

El Tardiglacial se caracteriza por marcadas fluctuaciones de temperatura. Los datos aportados por los isótopos estables de hidrógeno en la turbera de Puerto Harberton, indican que entre los 15.000 y 12.000 años cal A.P. la temperatura descendió rápidamente a 4°C y continuó con fluctuaciones en un rango de hasta 8°C, mientras los niveles de humedad efectiva permanecieron más bajos que los actuales (Pendall et al., 2001). En el Estrecho de Magallanes (53°S) de acuerdo con la cronología glacial entre los 15.330 y 12.250 años cal A.P., se registra un nuevo avance del Glaciar Magallanes que comprende los eventos fríos del ACR y del YD (McCulloch et al., 2000). El avance glaciario habría sido impulsado por la migración de los vientos del oeste hacia latitudes más altas, probablemente cercanas a sus posiciones actuales (50°S), aportando la humedad necesaria para la expansión del campo de hielo de la Patagonia a lo largo de la Cordillera Andina (McCulloch y Davies, 2001). En la turbera Harberton, las escasas

precipitaciones habrían promovido las condiciones minerotróficas dominantes durante todo el Tardiglacial.

En la Isla Grande de Tierra del Fuego, el retroceso definitivo de los hielos habría culminado hacia finales del Tardiglacial y principios del Holoceno, no sólo en las tierras bajas a lo largo del Canal Beagle, sino también en los valles tributarios interiores de los Andes Fueguinos (Borromei et al., 2007; Borromei y Quattrocchio, 2008).

### **Holoceno temprano (11.500-8.000 años cal A.P.)**

En el Holoceno temprano se registra un ascenso de la temperatura en coincidencia con el inicio del Óptimo Termal Antártico (Bentley et al., 2009). Los espectros polínicos señalan el desarrollo de comunidades vegetales transicionales del ecotono bosque-estepa, asociado a un paisaje abierto con grupos de árboles y arbustos en las tierras bajas sobre el Canal Beagle (Heusser, 1989a, 1998). Mientras tanto, en los valles andinos interiores se extendía una vegetación abierta de pastizales y arbustos y el hielo ocupaba las áreas a mayor altura sobre los valles colgantes (Borromei et al., 2007; Borromei et al., 2016). En el área del Canal Beagle, durante la transgresión marina holocena, aproximadamente a los 8.000 años C<sup>14</sup> A.P., el aumento en las frecuencias del polen de *Nothofagus* indican el desarrollo de vegetación arbórea litoral bajo una mayor disponibilidad hídrica por la acción moderadora del mar, mientras el ecotono bosque-estepa se extendía regionalmente hacia el interior de la isla (Grill et al., 2002; Borromei y Quattrocchio, 2007, 2008; Candel y Borromei, 2013, 2016; Candel et al., 2017).

El modelo de vegetación polínico para el Holoceno temprano sugiere un clima menos frío y seco, aunque relativamente más húmedo que el Tardiglacial (Heusser, 2003). La evidencia de macrorrestos vegetales para la turbera Harberton es coincidente con dicho modelo, observándose el desarrollo de una turbera minerotrófica con componentes

arbustivos y arbóreos, bajo condiciones menos frías y más secas respecto al Tardiglacial. Mientras que hacia el este, en el área de Punta Moat, el análisis de macrorrestos indica hacia los 10.226 años cal A.P. el comienzo de la acumulación de material vegetal, iniciando la formación de una turbera minerotrófica con componentes muscinales, herbáceos y arbustivos en un ambiente lacustre. El desarrollo de esta primera etapa minerotrófica de la turbera posiblemente esté asociada a la presencia de escorrentías superficiales proveniente del deshielo de los últimos glaciares presentes en las sierras de Lucio López. La alta proporción de partículas de carbón vegetal en la mayoría de los perfiles polínicos del centro-sur de Tierra del Fuego y sur de Patagonia durante este período, así como en ambos testigos estudiados para la presente tesis, señalan una alta frecuencia de incendios de carácter regional que habrían sido promovidos por la presencia del bosque bajo condiciones de menor humedad efectiva (Huber et al., 2004; Whitlock et al., 2007). Asimismo, el desarrollo de incendios ha sido atribuido a la actividad humana (Heusser, 2003) descartándose las tormentas eléctricas y las erupciones volcánicas como agentes promotores (Heusser, 1994).

De acuerdo con el registro polínico de la turbera Moat, durante el Holoceno temprano la vegetación en este área era similar a la que se desarrolló en los sectores occidental y central del Canal Beagle (Borromei et al., 2014). Sin embargo, la influencia del ascenso relativo del nivel del mar y la consecuente disponibilidad de humedad ambiental favoreció el desarrollo temprano del bosque de *Nothofagus* en el área. Hacia los 9.500 años cal. A.P. el paisaje ya presentaba las características de un bosque denso (Borromei et al., 2014). En coincidencia, el registro de macrorrestos vegetales de esta misma turbera muestra el desarrollo incipiente de una turbera ombrotrófica que a partir de los 9.070 años cal. A.P. se establece definitivamente con dominancia de *Sphagnum magellanicum*. Al igual que el bosque de *Nothofagus*, la formación de este tipo de

turbera es temprana respecto a la turbera Harberton y sería consecuencia del incremento de humedad efectiva que favoreció el desarrollo del bosque de *Nothofagus* en el área.

**Holoceno medio (8.000-4.000 años cal A.P.) - Holoceno tardío (4.000-0 años cal A.P.)**

Durante el Holoceno medio los espectros polínicos reflejan el desarrollo de un bosque cerrado de *Nothofagus* a partir de los 6.500 años cal. A.P. bajo condiciones más frías y húmedas, extendiéndose no solamente en las áreas bajas costeras a lo largo del Canal Beagle, sino también en los valles interiores y valles de altura de los Andes Fueguinos (Heusser, 2003; Borromei et al., 2007, 2010). Las paleocomunidades vegetales identificadas en los registros polínicos del centro y sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego para el Holoceno medio-tardío (Heusser, 2003; Musotto et al., 2016, 2017a, 2017b), son análogas a las del Bosque Magallánico Deciduo que se desarrolla bajo condiciones de precipitación media anual que oscilan entre 500 y 800 mm y de temperaturas medias estivales entre 9° y 10°C (Pisano, 1977).

Las condiciones de mayor humedad efectiva y descenso de temperatura, que habrían favorecido el desarrollo y expansión del bosque de *Nothofagus* y la abrupta disminución de los incendios regionales, se relacionan con la intensificación y/o migración latitudinal de los vientos del oeste entre los 50°-54° S, afectando el sur de Patagonia y Andes Fueguinos (Heusser, 2003; Withlock et al., 2007; Villa-Martínez y Moreno, 2007; Markgraf y Huber, 2010).

Un importante evento durante el Holoceno medio ha sido la erupción del Volcán Hudson (H1) producto del cual se han depositado niveles de tefra (HTA2) entre los 7.794 y 7.659 años cal. A.P. (Stern, 2008) en diferentes turberas de Tierra del Fuego. Como consecuencia de la presencia de cenizas volcánicas en el área, análisis polínicos en las turberas La Correntina y Tierra Australis (Fig. 29) indican la disminución del

bosque de *Nothofagus* y el incremento de gramíneas, hierbas y ciperáceas (Musotto et al., 2016, 2017a). Mientras que los análisis de macrorrestos, tanto en la turbera Harberton (entre los 7.100 - 7.500 años cal. A.P.) como en Moat (ca. 7.700 años cal. A.P.) indican el desarrollo de una vegetación dominada por plantas herbáceas en detrimento de las briofitas. Este cambio vegetacional se relacionaría con la gran concentración de nutrientes minerales aportados por las cenizas volcánicas. Debido a los diferentes requerimientos nutricionales esta condición del sustrato resultaría favorable para las plantas vasculares y desfavorable para las briofitas adaptadas a ambientes pobres en minerales (Skene, 1915). El ambiente de las turberas deja de estar influenciado por las cenizas volcánicas después de aproximadamente 1.000 años en la turbera Harberton, y 1.200 años en la turbera Moat evidenciándose en una recuperación de la vegetación briológica.

El estudio de macrorrestos vegetales muestra el mayor desarrollo de las turberas ombrotróficas hacia los 5.500 años cal. A.P tanto en la turbera Harberton como en la turbera Moat, lo que indica condiciones de mayor humedad efectiva y posiblemente más frías en estas áreas. Este máximo desarrollo de las turberas de *Sphagnum magellanicum* es coincidente con el mayor desarrollo y expansión de los bosques de *Nothofagus* sobre las áreas interiores a lo largo del Canal Beagle así como en los valles tributarios interiores de los Andes Fueguinos evidenciado a través de registros polínicos (Heusser, 1990, 1998; Borromei et al., 2016). Stands de bosques cerrados dominan la totalidad del paisaje hacia los 4.400 años C<sup>14</sup> A.P. como resultado de condiciones climáticas rigurosas, más frías y húmedas (Zona Polínica 1) (Heusser, 1989c, 1990, 1998).

El mayor desarrollo tanto del bosque de *Nothofagus* como de las turberas de *S. magellanicum* coincide con el comienzo de importantes eventos climáticos durante el Holoceno medio-tardío, las Neoglaciaciones (glaciaciones del Holoceno), iniciadas en el

sur de Patagonia aproximadamente a los 5.400 años cal A.P., las cuales se correlacionan con el aumento en la intensidad de los vientos del oeste (Waldmann et al., 2010; Moy et al., 2008; Moreno et al., 2009). Aunque su cronología no está aún bien definida en Patagonia, los estudios dendrocronológicos (Villalba, 1989, 1994) y geomorfológicos (Rabassa et al., 1992) realizados en los Andes Patagónicos permitieron establecer al menos la existencia de cinco fluctuaciones durante el Holoceno relacionadas con estas oscilaciones climáticas.

Mercer (1982) propuso, en base a las fluctuaciones observadas en los glaciares del sector noroeste y este del Hielo Patagónico Sur ( $48^{\circ}20'$ - $51^{\circ}30'$ S), tres avances glaciarios (cronología “*Mercer-type*”) aproximadamente a los 4.700-4.200 años C<sup>14</sup> A.P., 2.700-2.000 años C<sup>14</sup> A.P. y la Pequeña Edad de Hielo de los últimos 300 años. De igual manera, Aniya (1996) a partir de fechados radiocarbónicos obtenidos de morenas ubicadas en el sector oeste del Hielo Patagónico Sur, propone cuatro avances glaciarios (cronología “*Aniya-type*”) aproximadamente a los 3.600 años C<sup>14</sup> A.P., 2.300 años C<sup>14</sup> A.P., 1.600-1.400 años C<sup>14</sup> A.P. y durante la Pequeña Edad de Hielo. De acuerdo con los datos cronológicos de secciones estratigráficas asociadas con eventos Neoglaciales de glaciares de descarga provenientes del Campo de Hielo de Patagonia Sur y valles glaciales adyacentes, se reconocen durante los últimos 5.300 años, cinco avances glaciarios, los datos sugieren máximos Neoglaciales entre ~5.180-4.700, ~4.500-3.900, ~3.080-2.200, ~1.400-1.050 años cal A.P. y durante la Pequeña Edad de Hielo (PEH, ~600-100 años cal A.P.) (Moreno et al., 2009).

En los Andes Fueguinos, Menounos et al. (2013) muestran evidencias geológicas de uno o más avances glaciales entre los 7.960-7.340 y 5.290-5.050 años cal A.P., solo en algunos valles de altura y con una extensión cercana a la correspondiente a los límites de los glaciares durante la PEH.

Las fluctuaciones climáticas Neoglaciales no han sido claramente identificadas en los registros polínicos de turberas ubicadas a lo largo del Canal Beagle, aunque las fluctuaciones observadas en el influjo polínico de *Nothofagus* ponen de manifiesto la alta variabilidad climática durante los últimos 6.000 años cal A.P. (Heusser, 1998, 2003). Heusser (1989c) en la turbera de Harberton, relaciona la disminución del influjo polínico de *Nothofagus* con episodios más fríos entre los 5.640 y 4.430 años C<sup>14</sup> A.P., posterior a los 2.350 años C<sup>14</sup> A.P. y anterior a los 380 años C<sup>14</sup> A.P. En las localidades de Caleta Róbalo y Ushuaia 2 (Fig. 29) Heusser (1989a, 1998) relaciona los bajos valores del influjo arbóreo con los avances glaciarios estimados para la cronología “Mercer-type”. Estas fluctuaciones climáticas Neoglaciales tampoco han sido claramente identificadas a través del análisis de macrorrestos vegetales en las turberas Harberton y Moat. Sin embargo, un descenso abrupto de *Sphagnum magellanicum* se registra a los 4.350 años cal. A.P. en la turbera P. Harberton y a los 4.060 años cal. A.P. en la turbera Moat. Se infieren así condiciones ambientales más secas en las turberas, dando lugar a un grado mayor de descomposición de la materia orgánica. Estos breves momentos de descenso de *S. magellanicum* podrían relacionarse con algunos de los eventos fríos identificados por Heusser (1989c), posiblemente correlacionable con aquellos identificados entre los 5.640 y 4.430 años C<sup>14</sup> A.P.

Registros polínicos en Isla de los Estados (Ponce et al., 2011; Björck et al., 2012) muestran una abrupta disminución en los porcentajes de polen de *Nothofagus* sugiriendo condiciones más templadas y secas posiblemente debido a una disminución en la intensidad de los vientos del oeste (*westerlies*). Este cambio también ha sido indicado en los registros polínicos del área de Lago Fagnano (Musotto et al., 2017b), en donde el bosque cerrado fue reemplazado por un bosque abierto de *Nothofagus* acompañado por vegetación de pastizales, arbustos y hierbas. En la turbera Moat el análisis de

macrorrestos vegetales también muestra un descenso abrupto en la concentración de macrorrestos de *S. magellanicum* a los 2.700 años cal. A.P. acompañado por *Donatia*. Hacia los 2.400 años cal. A.P. *Sphagnum* se restablece momentáneamente, mientras que *Donatia* no se registra. Este cambio en la vegetación de la turbera podría estar representando condiciones climáticas diferentes, posiblemente más templadas y secas como las registradas en Isla de los Estados y el centro de Tierra del Fuego hacia los 3.000 años cal. A.P. Heusser (1995) en base a evidencia palinológica registra, para el área de Moat a los 2.600 años cal. A.P. y hasta los 1.500 años cal. A.P. la presencia de *Astelia*. Esta planta vascular es la que hoy, junto a *Donatia*, domina la turbera de Moat, indicando el establecimiento de condiciones climáticas similares a las actuales.

El análisis de macrorrestos vegetales en la turbera Harberton registra un pico de máxima concentración de *Sphagnum magellanicum* a los 2.000 años cal. A.P. indicando un momento de mayor humedad efectiva y posiblemente condiciones más frías. A partir de los 1.850 años cal. A.P (Subzona HB3-B2) la concentración de macrorrestos de *S. magellanicum* desciende, restableciéndose valores similares a los registrados previamente al pico de los 2.000 años cal A.P., indicando un descenso de la humedad.

En la Turbera Moat, el análisis de macrorrestos vegetales muestra que hacia aproximadamente los 2.000 años cal. A.P. *S. magellanicum* deja de registrarse definitivamente en la turbera. Desde ese momento y hasta el presente las condiciones ambientales bajo las cuales la turbera se desarrolla podría estar relacionado principalmente al incremento de los vientos desde mar, siendo condiciones de estrés para *Sphagnum magellanicum*, y de menor humedad siendo beneficioso para *Donatia* y *Astelia*. Este cambio marcó el establecimiento de una turbera del tipo *cushion-bog*, reemplazando a la turbera de *S. magellanicum*.

## **Anomalía Climática Medieval y Pequeña Edad de Hielo**

Durante el último milenio, dos anomalías climáticas opuestas tuvieron lugar a nivel global, los eventos denominados Anomalía Climática Medieval (ACM, 950-750 cal. años A.P.) y la Pequeña Edad de Hielo (PEH, 500-60 años cal. A.P.).

El rango de edades de la ACM fue basado en análisis de anillos de árboles extratropicales del Hemisferio Norte (Esper et al., 2002). La magnitud, tiempo y naturaleza del ACM son aún inciertas. De acuerdo a Broecker (2001) existen pocas evidencias sobre la extensión global del ACM y los datos paleoclimáticos para el Hemisferio Sur son muy escasos. Por estas razones Crowley y Lowery (2000) sugieren que el ACM debería restringirse sólo al Hemisferio Norte.

Por otro lado la PEH, el último de los eventos Neoglaciales, comprendió tres estadios fríos principales, el primero comenzando aproximadamente a los 300 años cal. A.P. (1.650 A.D.), el segundo hacia los ~180 años cal. A.P. (1.770 A.D.), y el tercero a los ~100 años cal. A.P. (1.850 A.D.) (Compagnucci, 2011). En Patagonia algunos estudios indican tres avances de glaciares alpinos durante los últimos 1.000 años alrededor de los 1.220-1.380 A.D., 1.600-1.630 A.D. y 1.860-1.950 A.D. Sin embargo, la falta de estudios de alta resolución y dataciones hace difícil establecer una cronología absoluta de estos eventos climáticos en Patagonia durante el último milenio.

De acuerdo con Moy et al. (2009), el evento PEH es regionalmente complejo y su ritmo, magnitud y naturaleza no han sido claramente delineadas en el sur de América del Sur. Además, la forma en que la PEH afecta a la vegetación está también relacionada a microclimas locales y a la “sensibilidad” de los individuos de cada ecosistema así como a la diferente disponibilidad de humedad dependiendo de la exposición a los vientos y los tipos de suelos (Kilian y Lamy, 2012).

Existen pocas menciones sobre el ACM en los registros polínicos de Tierra del Fuego. Waldmann et al. (2014) reconoce el ACM en testigos sedimentarios del Lago Fagnano, a partir de intervalos con bajos contenidos de hierro interpretados como disminución de las precipitaciones acompañado por retroceso glacial. El análisis de macrorrestos vegetales de la turbera Harberton muestra alrededor de los 740 años cal. A.P. un descenso marcado de *S. magellanicum* en relación a condiciones más secas y algo más cálidas posiblemente asociadas al ACM. Mauquoy et al. (2004) mencionan para la turbera de Andorra un período de disminución local del nivel freático de la turbera asociado a condiciones cálidas y secas entre los 1.170-980 años C<sup>14</sup> A.P. (960-1.020 años D.C.) atribuidas al ACM.

En la turbera Moat, se observa hacia los 1.079 años cal. A.P. un aumento de la diversidad en cuanto a briofitas y líquenes. Este último elemento posiblemente se asocie también al establecimiento de condiciones más templadas y secas.

En la Isla Grande de Tierra del Fuego la Pequeña Edad de Hielo no ha sido claramente identificada a través de los registros polínicos a lo largo del Canal Beagle (Heusser, 1998, 2003), sin embargo las variaciones en el influjo polínico de *Nothofagus* sugieren una alta variabilidad climática durante el Holoceno tardío. Este evento ha sido registrado en el sur de Tierra del Fuego por Mauquoy et al. (2004), Borromei et al. (2010) y Chambers et al. (2014) en base a evidencia paleoecológica a partir de testigos de turba de valles interiores de los Andes Fueguinos. Recientemente Ponce et al. (2016) han identificado en Isla de los Estados, una disminución en la densidad del bosque de *Nothofagus* entre los 700 y 50 años cal. A.P. que podría ser una respuesta a condiciones más frías y secas asociadas al evento de la PEH en el sur de Tierra del Fuego.

Los análisis de macrorrestos vegetales de las turberas analizadas no muestran claras evidencias de este último período frío.

En la turbera Harberton, entre los 200-100 años cal. A.P. se observa un incremento de la diversidad en cuanto a hepáticas y líquenes y una disminución de la concentración de *Sphagnum magellanicum*. Los cambios en la vegetación podrían estar relacionados a un aumento en las temperaturas y descenso de las precipitaciones asociados al calentamiento global que siguió a la PEH. Para este momento la asociación de macrorrestos es similar a la composición de la vegetación actual de la turbera Harberton. Por otro lado para este mismo lapso temporal en la turbera Moat se observa un incremento de la concentración y diversidad de las hepáticas y una disminución en los musgos y plantas vasculares, posiblemente también relacionados a condiciones de mayores temperaturas y disminución de precipitaciones.

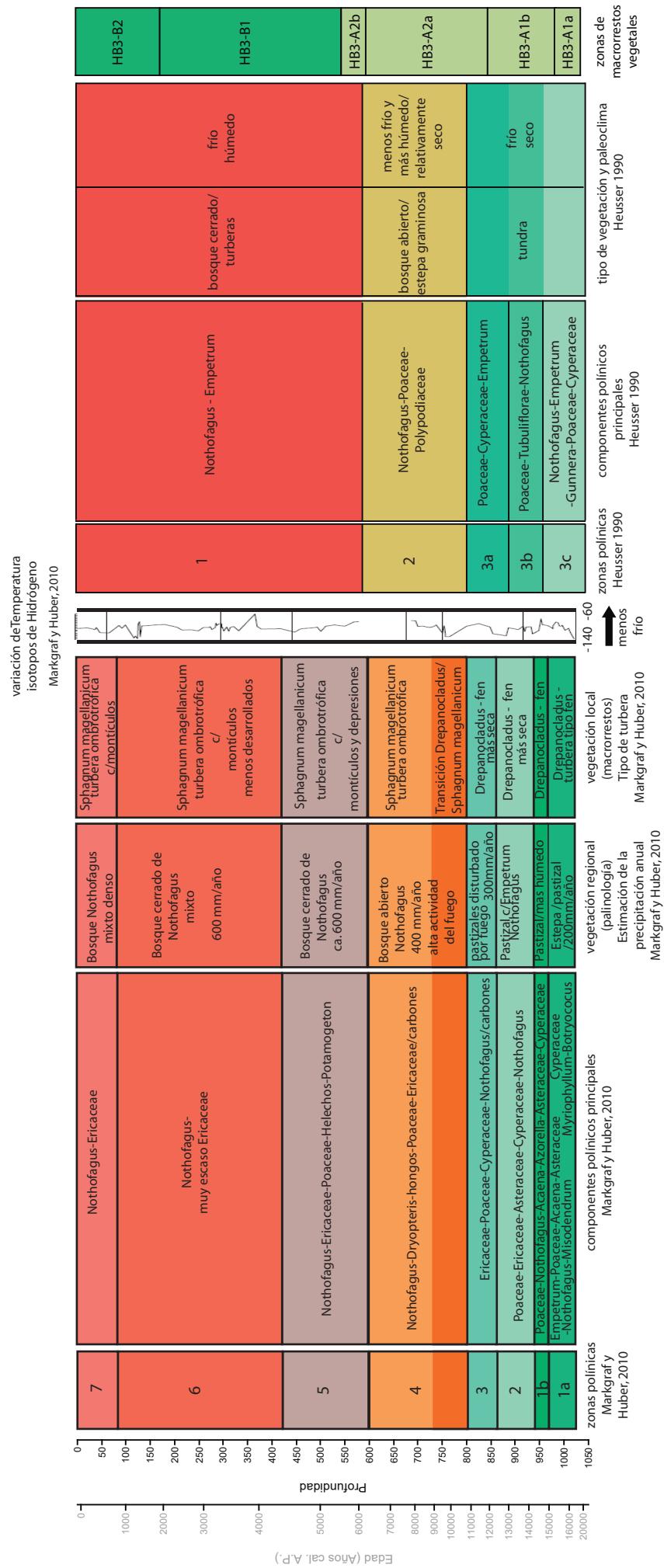


Fig. 27. Reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas de turbera Harberton (Markgraf y Huber, 2010; Heusser, 1990). Comparación con las zonas reconocidas a partir de macrorrestos vegetales. Profundidad y modelo de edad correspondiente al testigo HB3.

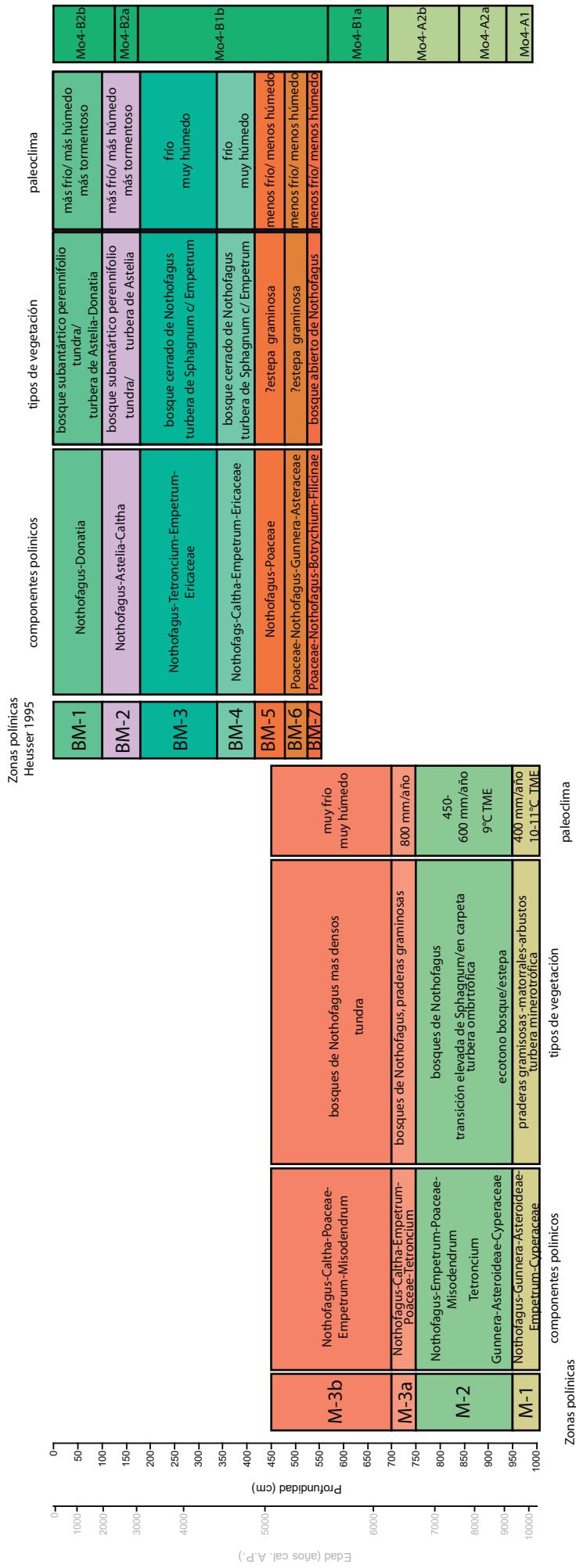


Fig. 28. Reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas de turbera Moat (Borromei et al., 2014; Heusser, 1995). Correlación con las zonas reconocidas a partir de macrорrestos vegetales. Profundidad y modelo de edad correspondiente al testigo Mo4.



Fig. 29. Ubicación de los sitios donde se realizaron estudios paleoambientales / paleoclimáticos utilizados en la correlación con los resultados de la presente tesis.

## CAPÍTULO VI

### CONCLUSIONES

Del análisis de los macrorrestos vegetales presentes en las turberas Harberton y Moat de Tierra del Fuego y de las correlaciones realizadas entre los resultados de estos análisis con aquellos obtenidos por otros autores en base, principalmente, a datos palinológicos y geomorfológicos, surgen las siguientes conclusiones:

- 1) Se han identificado macrorrestos de briofitas pertenecientes a las Divisiones Bryophyta y Marchantiophyta. Entre las Bryophyta se han reconocido 2 Clases (Sphagnopsida, Bryopsida), 6 Órdenes, 9 Familias (Sphagnaceae, Grimmiaceae, Dicranaceae, Ditrichaceae, Meesiaceae, Bryaceae, Plagiotheciaceae, Hypnaceae, Amblystegiaceae), 11 géneros y 8 especies. Entre las Marchantiophyta se reconoció una Clase (Jungermanniopsida), 1 Orden, 3 Familias (Adelanthaceae, Cephaloziellaceae, Blepharidophyllaceae), 3 géneros y 2 especies. Las especies de briofitas se han reconocido formando diferentes asociaciones vegetales en las turberas de Tierra del Fuego en los últimos 20.000 años cal. A.P.

Hipótesis 1: en los últimos 20.000 años se han desarrollado en las turberas de Tierra del Fuego diferentes asociaciones de briofitas. Esta hipótesis ha sido aceptada.

- 2) Los macrorrestos vegetales de turberas presentan buena preservación. Todos los macrorrestos de briofitas hallados corresponden a taxones actuales. Por lo que a partir del conocimiento de la brioflora actual y de las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan, se ha podido utilizar a los taxones para realizar inferencias

paleambientales. De esta manera se ha logrado establecer en ambas turberas una secuencia evolutiva conformada por tres ambientes principales: lacustre-fluvial periglacial inicial, minerotrófico y finalmente ombrotrófico.

Hipótesis 2: las briofitas indicadoras de ambientes actuales pueden reconocerse en el registro de macrorrestos de turberas y utilizarse como paleobioindicadores. Esta hipótesis ha sido aceptada.

3) A partir de los resultados de los análisis de agrupamiento de los restos vegetales (briofitas, plantas vasculares, algas y líquenes) preservados en los testigos estudiados han podido registrarse cambios composicionales que se han vinculado con los principales cambios climáticos reconocidos durante el Tardiglacial y Holoceno.

Hipótesis 3: las asociaciones de briofitas en registros de turberas de Tierra del Fuego muestran cambios abruptos relacionados a cambios climáticos/ambientales a escala regional. Hipótesis parcialmente aceptada. Como perspectiva a futuro se pretende realizar estudios estadísticos para analizar la importancia relativa de las briofitas y plantas vasculares en la delimitación de las subzonas de macrorrestos vegetales para diferentes turberas de la región.

4) En los testigos de las turberas Harberton y Moat, los cambios de la vegetación, reconocidos a partir del análisis de agrupamiento de macrorrestos vegetales, explican la evolución de las floras en respuesta a los principales cambios climáticos del Tardiglacial y Holoceno, para dos ambientes diferentes en la región sudeste de la Isla Grande de Tierra del Fuego. Las interpretaciones surgidas son en gran medida correlacionables con interpretaciones generadas a partir de estudios polínicos llevados a cabo por otros autores.

- 5) El fechado basal del testigo HB3 propone una nueva edad mínima de 19.455 años cal. A. P. para el inicio del retroceso del Paleoglaciario Beagle.
- 6) En el área de la turbera Harberton el análisis de macrorrestos señala entre los 19.061-15.240 años cal. A.P. el desarrollo de una vegetación herbácea-arbustiva con áreas pantanosas. Esta asociación vegetal se habría desarrollado en un ambiente lacustre somero con aporte de agua de deshielo proveniente del retroceso glacial general que estaba afectando a la región bajo un clima frío, aunque con temperaturas más elevadas respecto al UMG.
- 7) La turbera Harberton como tal comenzó a desarrollarse hacia los 15.240 años cal. A.P. En esta primera etapa la turbera era minerotrófica del tipo *rich-fen*, dominada por *Scorpidium revolvens*. El desarrollo de esta turbera es coincidente con los eventos de deterioro climático (ACR e YD), posiblemente asociados a un clima más frío.
- 8) Durante el Holoceno temprano en Harberton se desarrolla una turbera minerotrófica con componentes arbustivos y arbóreos. Mientras que en Moat la vegetación postglacial comienza a desarrollarse con posterioridad a los 10.200 años cal. A.P., estando representada por un ambiente minerotrófico, con *Scorpidium revolvens* junto a *Empetrum* sp. Además, cuerpos de agua permanente, posiblemente del tipo laguna somera, formaban parte del paisaje en este momento. Ambas turberas estarían desarrollándose bajo condiciones climáticas menos frías y más secas respecto al Tardiglacial.

9) A partir de los 9.000 años cal. A.P. se establece en Moat una turbera dominada por *Sphagnum magellanicum*. El máximo desarrollo de esta turbera ombrotrófica se da entre los 5.510 años cal. A.P. y los 2.897 años cal. A.P.

10) En la turbera Harberton condiciones ombrotróficas son establecidas hacia los 5.500 años cal. A.P., aproximadamente 3.500 años más tarde que en Moat.

11) La depositación de un nivel de tefra, correlacionable con la gran erupción volcánica H1, tanto en Harberton (7.100-7.500 años cal. A.P.) como en Moat (ca. 7.700 años cal. A.P.) produjo respuestas similares en la vegetación de ambas turberas. Los cambios generados por dicho evento fueron principalmente una disminución o desaparición de los elementos briofíticos y un leve aumento de los componentes vasculares herbáceos.

12) La vegetación de ambas turberas no muestra evidencias de los eventos fríos Neoglaciales. Sin embargo, se reconocen durante el Holoceno medio condiciones de mayor humedad efectiva, asociadas a un incremento de *Sphagnum* en ambas turberas entre los 6.000-5.500 y 2.500-2.000 años cal. A.P. aproximadamente, con algunas fluctuaciones menores hacia condiciones más secas, asociadas a disminución de *Sphagnum*.

13) En Punta Moat hacia los 2.000 años cal. A.P. se produce un cambio en el tipo de vegetación, desarrollándose una turbera dominada por plantas vasculares en cojín, con características similares a las actuales. Este cambio posiblemente esté asociado a una intensificación de los vientos del oeste-sudoeste y posible cambio en la hidrología de la

turbera hacia condiciones de menor humedad efectiva. Mientras que para el mismo momento en Harberton se registra el pico máximo de *S. magellanicum*, indicando condiciones hiperhúmedas en el área, en consecuencia, posiblemente, a la intensificación de los vientos que también afectaba el área de Moat.

14) En la turbera Moat se observa hacia los 1.079 años cal. A.P. un aumento de la diversidad en cuanto a briofitas y líquenes. La turbera Harberton muestra alrededor de los 740 años cal. A.P. un descenso marcado de *S. magellanicum*. Ambos sucesos estarían relacionados a condiciones más secas y algo más templadas, posiblemente asociadas a la Anomalía Climática Medieval.

15) Los análisis de macrorrestos vegetales de las turberas analizadas no muestran claras evidencias de eventos fríos en relación a la Pequeña Edad de Hielo.

16) En la turbera Harberton entre los 200-100 años cal. A.P. se observa un importante descenso en la concentración de *S. magellanicum*, indicando el establecimiento de condiciones climáticas más secas y posiblemente menos frías, similares a las actuales. Además, la construcción de la Ruta Provincial J en cercanías a la turbera aportaría nutrientes a la misma, constituyendo un nuevo factor externo modificador de las condiciones químicas y en consecuencia de las asociaciones vegetales que se desarrollan en esta turbera. Por otro lado, para este mismo lapso temporal, en la turbera Moat se observa un incremento de la concentración y diversidad de las hepáticas y una disminución en los musgos y plantas vasculares. Los cambios en la vegetación en ambas turberas podrían estar relacionados a un aumento en las

temperaturas y descenso de las precipitaciones asociados al calentamiento global que siguió a la PEH.

17) Para el caso de ambas turberas se ha observado una sincronicidad entre las fluctuaciones más importantes de las frecuencias relativas del polen de *Nothofagus*, registrado por otros autores, y las concentraciones de macrorrestos de *Sphagnum magellanicum* registrados en la presente tesis. Esto podría interpretarse como una relación a nivel de ecosistemas. Se postula, para ser puesto a prueba en futuros estudios, que el desarrollo del bosque de *Nothofagus* precede al desarrollo de turberas ombrotróficas de *S. magellanicum* próximas al bosque. El bosque generaría condiciones de “barrera” para los fuertes vientos que caracterizan el área, lo que permitiría el desarrollo dominante de esta especie de musgo.

18) Estos resultados demuestran que el estudio de los macrorrestos vegetales y en particular de briofitas en turberas son de gran relevancia en las interpretaciones paleoclimáticas/paleoambientales del Cuaternario y demuestran ser un excelente complemento a los estudios basados en otros proxies.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aerts R, Verhoeven JTA, Whigham DF. 1999. Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs. *Ecology* 80(7): 2170-2181.
- Amesbury MJ, Roland TP, Royles J, et al. 2017. Widespread Biological Response to Rapid Warming on the Antarctic Peninsula. *Current Biology* 27: 1616–1622.
- Anderson LE. 1954. Hoyer's Solution as a Rapid Permanent Mounting Medium for Bryophytes. *The Bryologist* 57(3): 242-244.
- Anderson LE, Shaw AJ, Shaw B. 2009. *Peat mosses of the Southeastern United States*. Memoirs of The New Botanical Garden, Volume 102. Buck WR (Ed.). Nueva York. The New York Botanical Garden Press.
- Aniya M. 1996. Holocene variations of Ameghino Glacier, southern Patagonia. *The Holocene* 6(2): 247-252.
- Armstrong W y Boatman DJ. 1967. Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *Journal of Ecology* 55(1): 101-110.
- Armstrong W, Justin S, Beckett PM, Lythe S. 1991. Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany* 39(1-2): 57-73.
- Auer V. 1965. Pleistocene of Fuego Patagonia, IV: Bog Profiles. *Annales. Academiae Scientiarum Fennicae A III* 80: 1-160.
- Barber KE. 1993. Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodivers. & Conservation* 2: 474–489.

Bates J W. 2009. Mineral nutrition and substratum ecology. En: *Bryophyte Biology*. Goffinet B y Shaw AJ (Eds.). Nueva York. Cambridge University Press. Pp 299-340.

Belland RJ, y Vitt DH. 1995. Bryophyte vegetation patterns along environmental gradients in continental bogs. *Ecoscience* 2(4): 395-407.

Belyea LR y Clymo RS. 2001. Feedback control of the rate of peat formation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268(1473): 1315-1321.

Bentley MJ, Hodgson DA, Smith JA, Cofaigh CO, Domack EW, Larter RD, Roberts SJ, Brachfeld S, Leventer A, Hjort C, Hillenbrand C-D, Evans J. 2009. Mechanisms of Holocene palaeoenvironmental change in the Antarctic Peninsula region. *The Holocene* 19(1): 51–69.

Berendse F, Van Breemen N, Rydin H, Buttler A, Heijmans M, Hoosbeek MR, Lee JA, Mitchell E, Saarinen T, Vasander H, Wallen B. 2001. Raised atmospheric CO<sub>2</sub> levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in *Sphagnum* bogs. *Global Change Biology* 7(5): 591-598.

Birks HH. 2001. Plant macrofossils. En: *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: terrestrial, algal, and siliceous indicators*. Smol JP, Birks HJB y Last WM (Eds.). Springer. Netherlands. Pp. 49-74.

Birks HH. 2007. Plant macrofossil introduction. En: *Encyclopedia of Quaternary Science, vol. 3*. Elias SA (Ed.). Elsevier Scientific Publishing. Amsterdam. Pp. 2266-2288.

Birks HH. 2014. Challenges in the presentation and analysis of plant-macrofossil stratigraphical data. *Veget Hist Archaeobot* 23: 309–330.

Birks HH. 2017. Plant macrofossil introduction, Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.

Björck S, Rundgren M, Ljung K, et al. 2012. Multy-proxy analysis of a peat bog on Isla de los Estados, easternmost Tierra del Fuego: a unique record of the variable Southern Hemisphere Westerlies since the last deglaciation. *Quat. Sci. Rev.* 42: 1–14.

Bonarelli G. 1917. Tierra del Fuego y sus turberas. Dirección Nacional de Minas y Geología. XII (3).

Bonnett SAF, Ostle N, Freeman C. 2010. Short-term effect of deep shade and enhanced nitrogen supply on *Sphagnum capillifolium* morphophysiology. *Plant Ecology* 207(2): 347-358.

Borromei, AM, y Quattrocchio M. 2007. Holocene sea-level change inferred from palynological data in the Beagle Channel, southern Tierra del Fuego, Argentina. *Ameghiniana* 44(1): 161-171.

Borromei AM y Quattrocchio M. 2008. Late and Postglacial Paleoenvironments of Tierra del Fuego: terrestrial and marine palynological evidence. En: Late Cainozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Rabassa J (Ed.). Developments in Quaternary Science, Elsevier Science Ltd. 11(18): 369-381.

Borromei AM, Coronato A, Quattrocchio M, et al. 2007. Late Pleistocene - Holocene environments in Valle Carbajal, Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 23(4): 321-335.

Borromei AM, Coronato A, Franzén LG, et al. 2010. Multiproxy record of Holocene paleoenvironmental change, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286(1-2): 1-16.

Borromei AM, Ponce JF, Coronato A, et al. 2014. Reconstrucción de la vegetación posglacial y su relación con el ascenso relativo del nivel del mar en el extremo este del canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Andean geology* 41(2): 362-379.

Borromei AM, Musotto LL, Coronato, A., Ponce JF, Pontevedra-Pombal X. 2016. Postglacial vegetation and climate changes inferred from a peat pollen record in the Río Pipo valley, southern Tierra del Fuego. En: M. Martínez y D. Olivera (Eds.), *Palinología del Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 16 (2): 168–183. DOI: 10.5710/PEAPA.24.03.2016.91.

Broecker WS. 2001. Was the Medieval Warm period global? *Science* 291: 1497-1499.

Bujalesky, G, A. Coronato, J. Rabassa, eta al. El canal Beagle: un ambiente esculpido por el hielo. En: *Sitios de Interés Geológico de la República Argentina*. Comisión Sitios de Interés Geológico de la República Argentina (Ed.). Servicio Geológico y Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 46 (2): 849-864.

Bujalesky, GG. 2011. La inundación del Valle Beagle (11.000 AÑOS AP), Tierra del Fuego. The Flood of the Beagle Valley (11.000 YR BP), Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia* 39(1): 5-21.

Candel MA. 2010. Cambios relativos del nivel del mar en el Canal Beagle, Tierra del Fuego (Cenozoico Tardío), en base al análisis palinológico. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Departamento de Geología. Bahía Blanca, Argentina.

Candel, MS y Borromei AM. 2013. Caracterización taxonómica y paleoecológica de la ingresión del Holoceno en el Canal Beagle (Tierra del Fuego) en base a las asociaciones de dinoquistes y otros palinomorfos acuáticos. *Rev. bras. paleontol.* 16(2): 245-262.

Candel MS, Borromei AM. 2016. Palaeoenvironmental reconstruction of late Quaternary marine sequences, Tierra del Fuego (Argentina). En: M. Martínez y D. Olivera (Eds.), *Palinología del Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio*. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 16 (2): 184–201. DOI: 10.5710/PEAPA.16.08.2016.112.

Candel MS, Louwye S, Borromei AM. 2017. Reconstruction of the late Holocene palaeoenvironment of the western Beagle Channel (Argentina) based on a palynological analysis. *Quaternary International* 442: 2-12. DOI: 10.1016/j.quaint.2016.01.074.

Chambers FM. 2012. Reconstructing and inferring past environmental change. En: The SAGE Handbook of Environmental Change. Matthews, J.A., Bartlein, P.J.,

Briffa, K.R., Dawson, A.G., de Vernal, A., Denham, T., Fritz, S.C., Oldfield, F. (Eds.). SAGE, London. Pp. 67-91.

Chambers FM, Booth RK, De Vleeschouwer F et al. 2012. Development and refinement of proxy-climate indicators from peats. *Quaternary International* 268: 21–33.

Chambers FM, Brain SA, Mauquoy D, et al. 2014. The ‘Little Ice Age’ in the Southern Hemisphere in the context of the last 3000 years: Peat-based proxy-climate data from Tierra del Fuego. *The Holocene* 24: 1649–1656.

Chambers FM., Mauquoy D, Brain SA, et al. 2007. Globally synchronous climate change 2800 years ago: proxy data from peat in South America. *Earth and Planetary Science Letters* 253: 439–444.

Clymo RS. 1970. Growth of *Sphagnum* - Methods of Measurement. *Journal of Ecology* 58(1): 13-49.

Clymo RS. 1973. Growth of *Sphagnum* - Some Effects of Environment. *Journal of Ecology* 61(3): 849-869.

Clymo RS. 1984. *Sphagnum*-dominated peat bog: a naturally acid ecosystem. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 305(1124): 487-499.

Clymo RS y Hayward PM. 1982. The ecology of *Sphagnum*. En: *Ecology of bryophytes*. Smith AJE (Ed.). London. Chapman & Hall. Pp. 229-289.

Compagnucci RH. 2011. Atmospheric circulation over Patagonia from the Jurassic to present: a review through proxy data and climatic modelling scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 229-249.

Coronato A. 1995. The last Pleistocene glaciation in tributary valleys of the Beagle Channel, southernmost South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 9: 173-182.

Coronato A, Coronato F, Mazzoni E, et al. 2008. The physical geography of Patagonia and Tierra del Fuego. En: Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Rabassa, J. (Ed.). Amsterdam. Developments in Quaternary Sciences. Elsevier.

Coronato A, Salemme M, Rabassa J. 1999. Palaeoenvironmental conditions during the early peopling of southernmost South America (Late Glacial-Early Holocene, 14-8 ka BP). *Quaternary International*, 53: 77-92.

Crowley CJ y Lowery TS. 2000. How warm was the medieval Warm Period? *Ambio* 29: 51-54.

Crum, HA y Anderson LE. 1981. *Mosses I*. Amer EN (Ed.). New York. Columbia University Press.

Curtis CJ, Emmett BA, Grant H, et al. 2005. Nitrogen saturation in UK moorlands: the critical role of bryophytes and lichens in determining retention of atmospheric N deposition. *Journal of Applied Ecology* 42(3): 507-517.

Daley TJ, Mauquoy D, Chambers FM, et al. 2012. Investigating late Holocene variations in hydroclimate and the stable isotope composition of precipitation using southern South American peatlands: an hypothesis. *Climate of the Past* 8: 1457–1471.

De Fina A. 1992. *Aptitud Agroecológica de la República Argentina*. Buenos Aires. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria.

León Valdebenito CA. 2012. Caracterización florística y ecológica de turberas esfagnosas de la Isla Grande de Chiloé – Chile: una herramienta para la conservación y el desarrollo sostenible. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Biológicas. Departamento de Biología Vegetal I. Madrid, España.

De Vleeschouwer F, Chambers FM, Swindles GT. 2010. Coring and sub-sampling of peatlands for palaeoenvironmental research. *Mires and peat* 7.

De Vleeschouwer F, Ferrat M, McGowan H, et al. 2014a. Extracting paleodust information from peat geochemistry. *Pages Magazine* 22: 88–89.

De Vleeschouwer F, Vanneste H, Mauquoy D, et al. 2014b. Emissions from Pre-Hispanic Metallurgy in the South American Atmosphere. *PLoS one* 9(10): e111315.

Dickson LA. 1986. Bryophyte analysis. En: *Handbook of Palaeoecology and Palaeohydrology*. Berglund BE (Ed.). Wiley. Chichester. Pp. 627-643.

Documenta Musgos. Base de datos de musgos del Cono Sur. Instituto Darwinion. Argentina. <http://www.darwin.edu.ar/musgos/>

DuReitz GE. 1949. Huvidenheter och huvidgranser i Svensk myrvegetation. Summary: main units and main limits in Swedish mire vegetation. *Sven Bot Tidskr* 43: 274-309.

Echeverría ME. 2016. Paleoecología de los Bosques de Nothofagus del sudoeste de Patagonia durante el Holoceno. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Mar del Plata, Argentina.

Echeverría ME y Mancini MV. 2018. Aportes del análisis de macrofósiles vegetales a la reconstrucción paleoecológica en relación con los registros polínicos de turbales del Holoceno, Patagonia Argentina. En: Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Prieto A.R. (Ed.). Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 18 (2): 120–130.

Emerson FW. 1921. Subterranean organs of bog plants. *Botanical Gazette* 72(6): 359-374.

Engel JJ, 1978. A taxonomic and phytogeographic study of Brunswick Peninsula (Strait of Magellan) Hepaticae and Anthocerotae. *Fieldiana: Botany. A continuation of Botanical Series of Field Museum of Natural History. Volumen 41.* Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

Esper J, Cook ER, Schweingruber FH. 2002. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295: 2250-2253.

Fernández M, Ponce JF, Zangrandó FJ, et al. 2018. Relationships between terrestrial animal exploitation, marine huntergatherers and palaeoenvironmental conditions during the Middle-Late Holocene in the Beagle Channel region (Tierra del Fuego). *Quaternary International.* En prensa.

Fritz C. 2012. Limits of *Sphagnum* bog growth in the New World: biogeochemistry and ecohydrology of peatlands in South America and New Zealand. Tesis doctoral. Radboud Universiteit Nijmegen. Nimega, Países Bajos.

Glaser PH y Janssens JA. 1986. Raised bogs in eastern North America: transitions in landforms and gross stratigraphy. *Canadian Journal of Botany* 64(2): 395-415.

Godoy R, Paulino L, Oyarzun C, et al. 2003. Atmospheric N deposition in central and southern Chile: An Overview. *Gayana Botánica* 60(1): 47-53.

Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N. 2001. *Guide to the bryophytes of tropical America*. Memoirs of the New York Botanical Garden. New York. New York Botanical Garden Press. 86: 1-577.

Goodall RNP. 1979. Tierra del Fuego, Argentina. Territorio Nacional de la Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico sur. Edición Facsmile.

Goffinet B y Buck WR. 2013. The evolution of body form in bryophytes. *Annual Plant Reviews* 45: 51–90.

Goffinet BW, Buck R, Shaw AJ. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. En: *Bryophyte biology*. Goffinet B y Shaw AJ (Eds.). Nueva York. Cambridge University Press. Pp 55-138.

Gordillo S, Coronato AM, Rabassa JO. 1993. Late Quaternary evolution of a subantarctic paleofjord, Tierra del Fuego. *Quaternary Science Reviews* 12(10): 889-897.

Grill, S., Borromei AM, Quattrocchio M, et al. 2002. Fuego, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*, 34(2), 145-161.

Grimm, E. 2015. Tilia software 2.0.41. Illinois State Museum Research and Collection Center Springfield.

Grootjans AP, Iturraspe R, Lanting A, et al. 2010. Ecohydrological features of some contrasting mires in Tierra del Fuego, Argentina. *Mires and Peat* 6: 1-15.

Grootjans A, Iturraspe R, Fritz, et al. 2014. Mires and mire types of Peninsula Mitre, Tierra del Fuego, Argentina. *Mires and Peat* 14:1-20

Gunnarsson U, Bronge LB, Rydin H, et al. 2008. Near-zero recent carbon accumulation in a bog with high nitrogen deposition in SW Sweden. *Global Change Biology* 14(9): 2152-2165.

Halsey LA, Vitt DH, Zoltai SC, et al. 1997b. *The wetlands of Manitoba: A 1:1,000,000 summary map*. Winnipeg, Canada. Geological Services, Manitoba Energy and Mines.

Hall BL, Porter CT, Denton GH, et al. 2013. Extensive recession of Cordillera Darwin glaciers in southernmost South America during Heinrich stadial 1. *Quaternary Science Reviews* 62: 49-55.

Hayward PM y Clymo RS. 1982. Profiles of water-content and pore-size in Sphagnum and peat, and their relation to peat bog ecology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 215(1200): 299-325.

Hayward PM y Clymo RS. 1983. The growth of Sphagnum experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *Journal of Ecology* 71(3): 845.

Hässel de Menendez GG. 1962. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana* 7: 1-297.

Hässel de Menéndez GG y Rubies MF. 2009. *Catalogue of Marchantiophyta and Anthocerotophyta of southern South America*. Cramer J. (Eds.). Stuttgart. Pp 672.

Hässel de Menéndez GG y Solari SS. 1985. Catálogo de las hepáticas. En: *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. Boeckle O, Moore DM y Roig FA (Eds.). CONICET. Buenos Aires. 11(2): 299-342.

Hässel de Menéndez GG y Solari SS. 1975. Orden Calobryales, Orden Jungermanniales. En: *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. Guarnera SA, Gamundi de Amos I, Ravinovich de Halperin D (Directores). Buenos Aires. Fundación para la educación la ciencia y la cultura. 15(1).

Hayward PM, y Clymo RS. 1983. The growth of Sphagnum: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *The Journal of Ecology* 845-863.

Heusser CJ. 1989a. Late Quaternary vegetation and climate of southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31(3): 396-406.

Heusser CJ. 1989c. Climate and chronology of Antarctica and adjacent South America over the past 30,000 yr. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 76: 31-37.

Heusser CJ. 1990. Late-glacial and Holocene vegetation and climate of subantarctic South America. *Review of Palaeobotany and Palinology* 65: 9-15.

Heusser CJ, Heusser LE, Lowell T. 1999. Paleoecology of the Southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during Middle-Late Llanquihue glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler* 81A(2): 231-284.

Heusser CJ. 1994. Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 435-443.

Heusser CJ. 1995. Palaeoecology of a Donatia-Astelia cushion bog, Magellanic Moorland-Subantarctic evergreen forest transition, southern Tierra del Fuego, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89(3-4): 429-440.

Heusser CJ. 1998. Deglacial paleoclimate of the American sector of the Southern Ocean: Late Glacial–Holocene records from the latitude of Canal Beagle (55 S), Argentine Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141(3-4): 277-301.

Heusser CJ. 2003. Ice Age in the Southern Andes: a chronicle of paleoenvironmental events. Pp 257. Jim Rose (Ed.). Amsterdam. Elsevier.

Heusser CJ, y Rabassa J. 1987. Cold climatic episode of Younger Dryas age in Tierra del Fuego. *Nature* 328(6131): 609.

Hodge A, Berta G, Doussan C, et al. 2009. Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 321(1-2): 153-187.

Hogg AG, Hua Q, Blackwell PG, et al. 2013. SHCal13 Southern Hemisphere calibration, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55: 1889–1903.

Holdgate MW. 1961. Vegetation and soils in the south Chilean islands. *The Journal of Ecology* 559-580.

Hollister RD, Webber PJ, Bay C. 2005. Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change. *Ecology* 86(6): 1562-1570.

Huber UM, Markgraf V, Schäbitz F. 2004. Geographical and temporal trends in Late Quaternary fire histories of Fuego-Patagonia, South America. *Quaternary Science Reviews* 23: 1079-1097.

Isla F, Bujalesky G, Coronato A. 1999. Procesos estuarinos en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 54(4): 307-318. Buenos Aires.

Iturraspe R. 2010. Las turberas de Tierra del Fuego y el cambio climático global, 1<sup>a</sup> Edición edn. Fundación para la Conservación y el Uso Sustentable de los Humedales, Buenos Aires. Pp 32.

Jakab G, Sümegi P, Magyari E. 2004. A new paleobotanical method for the description of Late Quaternary organic sediments (Mire –development pathways and paleoclimatic records from S Hungary). *Acta Geol. Hungarica* 47: 373-409.

Janssens JA. 1983. A quantitative method for stratigraphic analysis of bryophytes in Holocene peat. *Journal of Ecology* 71: 189–196.

Janssens JA. 1988. Fossil bryophytes and paleoenvironmental reconstruction of peatlands. En: *Methods in Bryology. Proceedings of the Bryological Methods Workshop*. Mainz. Hattori Botanical Laboratory. Pp. 299-306.

Janssens JA. 1990. Methods in Quaternary Ecology 11. Bryophytes. *Geoscience Canada* 17: 13–23.

Jonsgard B y Birks HH. 1995. Late-glacial mosses and environmental reconstructions at Krakenes, western Norway. *Lindbergia* 20(2-3): 64-82.

Janssens JA y Glaser PH. 1986. The bryophyte flora and major peat-forming mosses at Red Lake peatland, Minnesota. *Canadian Journal of Botany* 64(2): 427-442.

Juutinen S, Bubier JL, Moore TR. 2010. Responses of Vegetation and Ecosystem CO<sub>2</sub> Exchange to 9 Years of Nutrient Addition at Mer Bleue Bog. *Ecosystems* 13(6): 874-887.

Karlin EF, Buck WR, Seppelt RD, Boles SB, Jonathan Shaw A. 2013. The double allopolyploid *Sphagnum x falcatulum* (Sphagnaceae) in Tierra del Fuego, a Holantarctic perspective. *Journal of bryology* 35(3): 157-172.

Kilian R y Lamy F. 2012. A review of Glacial and Holocene paleoclimate records from southernmost Patagonia (49-55°S). *Quaternary Science Reviews* 53: 1-23.

Kip N, Van Winden JF, Pan Y, et al. 2010. Global prevalence of symbiotic bacterial methane oxidation in peat moss ecosystems. *Nature Geoscience* 3: 617 – 621.

Kleinebecker T, Hölzel, N, Vogel A. 2007. Gradients of continentality and moisture in South Patagonian ombrotrophic peatland vegetation. *Folia Geobotanica*, 42(4): 363-382.

Kleinebecker T, Hölzel N, Vogel A. 2010. Patterns and gradients of diversity in South Patagonian ombrotrophic peat bogs. *Austral Ecology* 35 (1): 1-12.

Koelbener A, Ström L, Edwards PJ, et al. 2010. Plant species from mesotrophic wetlands cause relatively high methane emissions from peat soil. *Plant and Soil* 326(1-2):147-158.

Laenen B, Patiño J, Hagborgd A, et al. 2018. Evolutionary origin of the latitudinal diversity gradient in liverworts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. En prensa.

Lafleur PM, Hember RA, Admiral SW, et al. 2005. Annual and seasonal variability in evapotranspiration and water table at a shrub-covered bog in southern Ontario, Canada. *Hydrological Processes* 19(18): 3533-3550.

Lang SI, Cornelissen JHC, Höller A, et al. 2009. Determinants of cryptogam composition and diversity in Sphagnum-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *Journal of Ecology* 97(2): 299-310.

Larraín J. 2012. Filogenia del género *Racomitrium* Brid. (Bryophyta, Grimmiaceae) y taxonomía de las especies latinoamericanas. Tesis doctoral. Dpto. de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Larraín J. 2015. Musgos y hepáticas en las turberas. En: *Funciones y servicios ecosistémicos de las turberas en Magallanes*. Colección de libros INIA N° 33. Domínguez, E y Vega-Valdés D. (Eds.) Punta Arenas. Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación Kampenaike. Pp. 127-145.

Lee RE. 2008. *Phycology*. Cambridge University Press.

León CA, Oliván-Martínez G, Larraín J, et al. 2016. Patterns of Bryophyte and lichen diversity in bogs and *Tepualia stipularis* forests of northern Patagonia (Chile): Evidence of a novel ecosystem in southern South America. *Botanical Sciences* 94: 441–453.

Limpens J, Berendse F, Klees H. 2003a. N deposition affects N availability in interstitial water, growth of Sphagnum and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist* 157(2): 339-347.

Limpens J, Berendse F, Klees H. 2004. How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on Sphagnum and vascular plants in bogs. *Ecosystems* 7(8): 793-804.

Lindo Z y Gonzalez A. 2010. The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems* 13(4): 612-627.

Loader NJ, Street-Perrott FA, Mauquoy D, et al. 2016. Measurements of hydrogen, oxygen and carbon isotope variability in Sphagnum moss along a micro-topographical gradient in a southern Patagonian peatland. *Journal of Quaternary Science* 31: 426–435.

Loisel J y Yu Z. 2013. Holocene peatland carbon dynamics in Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 69: 125–141.

Malmer N, Svensson BM, Wallen B. 1994. Interactions between Sphagnum moses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29(4): 483-496.

Mancini MV. 2009. Holocene vegetation and climate changes from a peat pollen record of the forest–steppe ecotone, Southwest of Patagonia (Argentina). *Quaternary Science Reviews* 28(15–16): 1490-1497.

Marchelli P y Gallo L. 2006. Multiple ice-age refugia in a southern beech of South America as evidenced by chloroplast DNA markers. *Conservation Genetics* 7: 591-603.

Markgraf V. y Huber UM. 2010. Late and postglacial vegetation and fire history in Southern Patagonia and Tierra del Fuego. *Palaeogeog. Palaeocl.* 297: 351–366.

Matteri C M. 1975. Orden Hookeriales. En: *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. Guarrrera S.A., Gamundi de Amos I., Rabinovich de Halperin D. (Directores). Buenos Aires. Fundación para la educación la ciencia y la cultura. 14 (9).

Matteri CM. 1985a. Catálogo de los musgos. En: *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. Boeckle, O., DM Moore y FA Roig (Eds.). Buenos Aires. CONICET. 11(2): 265-298

Matteri CM. 1985b. Bartramiaceae. En: *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. Guarrrera S.A., Gamundi de Amos I., Rabinovich de Halperin D. (Directores). Buenos Aires. Fundación para la educación la ciencia y la cultura. 14 (7).

Matteri CM. 2003. Los musgos (Bryophyta) de Argentina. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 24(1): 33-100.

Matteri CM y Ochyra R. 1999. Musci Fuegiani Exsiccati. Series V, fasc. 1, nrs. 1- 25.

*News and Notes The Bryologist* 102 (2): 346.

Matteri CM y Schiavone MM. 1991. La Vegetación Muscinal de Bahía Buen Suceso, Tierra del Fuego, Argentina. *Bryologist* 368-376.

Mauquoy D, Blaauw M, van Geel B, et al. 2004. Late Holocene climatic changes in Tierra del Fuego based on multiproxy analyses of peat deposits. *Quaternary Research* 61: 148–158.

Mauquoy D y van Geel B. 2007. Mire and peat macros. En: *Encyclopedia of Quaternary Science, Volume 3*. Elias, S.A. (Ed.). Amsterdam. Elsevier. Pp 2315–2336.

Mauquoy D, y Van Geel B. 2007. Plant macrofossil methods and studies: mire and peat macros. En: *Encyclopedia of quaternary science*. Scott AE (Ed.). Amsterdam. Elsevier Science. Pp 2315-2336.

Mauquoy D, Yeloff, D, van Geel B, et al. 2008. Two decadally resolved records from north-west European peat bogs show rapid climate changes associated with solar variability during the mid-late Holocene. *Journal of Quaternary Science* 23: 745–763.

Mauquoy D, Hughes PDM, van Geel B. 2010. A protocol for plant macrofossil analysis of peat deposits. *Mires and Peat* 7: 1–5.

McCulloch RD, Bentley MJ, Purves RS, et al. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15: 409-417.

McCulloch RD y Davies SJ. 2001. Late glacial and Holocene palaeoenvironmental changes in the central Strait of Magellan, southern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 173: 143-173.

McCulloch RD, Fogwill CJ, Sugden DE, et al. 2005. Chronology of the Last Glaciation in Central Strait of Magellan and Bahía Inútil, southernmost South America. *Geografiska Annaler, Series A–Physical Geography* 87: 289-312.

Menounos B, Clague JJ, Osborn G, et al. 2013. Latest Pleistocene and Holocene glacier fluctuations in southernmost Tierra del Fuego, Argentina. *Quaternary Science Reviews* 77: 70-79.

Mercer J. 1968. Variations of some Patagonian glaciers since the Late Glacial: I. *American Journal of Science* 266: 91-109.

Mercer J. 1982. Holocene glacier variations in Southern Patagonia. *Striae* 18: 35-40.

Miller NG. 1980. Mosses as paleoecological indicators of lateglacial terrestrial environments: Some North American studies. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 373-391.

Minkkinen K, Vasander H, Jauhainen S, et al. 1999. Post-drainage changes in vegetation composition and carbon balance in Lakkasuo mire, Central Finland. *Plant and Soil* 207(1): 107-120.

Moore DI. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, Mylodon. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77(3): 177-202.

Moore MD. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Antony Nelson (Ed.). St. Louis. Missouri Botanical Garden.

Moreno PI, Francois JP, Villa-Martínez RP, et al. 2009. Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28: 25-38.

Moy CM, Dunbar RB, Moreno PI, et al. 2008. Isotopic evidence for hydrologic change related to the westerlies in SW Patagonia, Chile, during the last millennium. *Quaternary Science Reviews* 27: 1335-1349.

Moy CM, Moreno PI, Dunbar RB, et al. 2009. Climate change in Southern South America during the last two millennia. *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions* 14: 353–393.

Murphy MT y Moore TR. 2010. Linking root production to aboveground plant characteristics and water table in a temperate bog. *Plant and Soil* 336(1-2): 219-231.

Musotto LL. 2013. Paleambientes y paleoclimas del Cuaternario tardío en turberas del centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego en base al análisis palinológico. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Departamento de Geología. Bahía Blanca, Argentina.

Musotto LL, Borromei AM, Coronato A, et al. 2016. Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironmental changes in central Tierra del Fuego (~54°S) inferred from pollen analysis. *Veg. Hist. Archaeobotany* 25: 117-130.

Musotto LL, Borromei AM, Bianchinotti MV, Coronato A, Menounos B, Osborn G, Marr R. 2017a. Postglacial environments in the southern coast of Lago Fagnano, central Tierra del Fuego, Argentina, based on pollen and fungal microfossils analyses. *Review of Palaeobotany and Palynology* 238: 43-54. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2016.11.016.

Musotto LL, Borromei AM, Bianchinotti MV, Coronato A. 2017b. Late Quaternary palaeoenvironmental reconstruction of central Tierra del Fuego (Argentina) based on main fossil pollen and fungi. *Quaternary International* 442: 13-25. DOI: 10.1016/j.quaint.2016.01.071.

Ochi H. 1982. A Revision of the Bryoideae (Musci) in Sonthern South America. *Journal of the Faculty of Education, Tottori University, Natural Science*. 31: 11-47.

Ochyra R, Lewis S, Bednarek-Ochyra H. 2008. *The illustrated moss flora of Antarctica*. Ochyra R, Lewis Smith RI, Bednarek-Ochyra H (Eds.). Cambridge. Cambridge University Press.

Ochyra R y Matteri CM. 2001. Amblystegiaceae. En: *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. Guarnera SA, Gamundi de Amos IJ, Matteri CM. (Directores). Buenos Aires. Fundación para la educación la ciencia y la cultura. 14 (10).

Ochyra R, Bednarek-Ochyra H, Lewis Smith RI. 2002. New and rare moss species from subantarctic South Georgia. *Nova Hedwigia* 74(1-2): 121-147.

Pendall E, Markgraf V, With JW, et al. 2001. Multiproxy record of Late Pleistocene-Holocene climate and vegetation changes from a peat bog in Patagonia. *Quaternary Research* 55: 168-178.

Pisano E. 1973. Fitogeografía de la península Brunswick, Magallanes. I Comunidades meso-higromórficas e higromórficas. *Anales del Instituto de la Patagonia. Instituto de la Patagonia* 4: 141-206.

Pisano E. 1973a. Fitogeografía de la Península Brunswick. Magallanes. I. Comunidades meso-higromórficas e higromórficas. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile), 4 (1-3): 14 206.

Pisano E. 1973b. La vida en los parques nacionales de Magallanes. Monog. Inst. Patag. Punta Arenas (Chile) 6: I-64.

Pisano E. 1974. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica. II. Contribución a la fitogeografía de la zona del Parque Nacional "Torres del Paine". Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile). 5 (1-2): 59-10.

Pisano E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I, Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile), 8: 121-250.

Ponce JF. 2009. Palinología y geomorfología del Cenozoico tardío de la Isla de los Estados. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Departamento de Geología. Bahía Blanca, Argentina.

Ponce JF, Borromei AM, Rabassa JO. 2011. Evolución del paisaje y de la vegetación durante el Cenozoico Tardío en el extremo sureste del Archipiélago Fueguino y Canal Beagle. En: *Los cazadores-recolectores del extremo oriental fueguino*,

*arqueología de Península Mitre e Isla de Los Estados.* Zangrado AF, Vázquez M y Tessone A (Eds.). Buenos Aires. Sociedad Argentina de Antropología. Pp 31-64.

Ponce JF, Menounos B, Fernández M, et al. 2014. Chronology and extent of outermost cirque moraines in the southernmost Fuegian Andes and Canadian Cordillera. *VI Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología.* p 225.

Ponce JF y Fernández M. 2014. *Climatic and environmental history of Isla de los Estados, Argentina.* Lohmann G, Rabassa J, Notholt J, Mysak LA, Unnithan V. (Eds.). Dordrecht. Springer.

Ponce JF, Borromei AM, Menounos B, et al. 2016. Late-Holocene and Little Ice Age palaeoenvironmental change inferred from pollen analysis, Isla de los Estados, Argentina. *Quaternary International* 1-9.

Ponce JF, Borromei AM, Menounos B, et al. 2017. Late-Holocene and Little Ice Age palaeoenvironmental change inferred from pollen analysis, Isla de los Estados, Argentina. *Quaternary International* 442: 26-34.

Premoli AC, Mathiasen P, Kitzberger T. 2010. Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54° S) glacial refugia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298(3-4): 247-256.

Rabassa J, Brandani A, Boninsegna JA, Cobos DR. 1984. Cronología de la “Pequeña Edad del Hielo” en los glaciares Río Manso y Castafio Overo, Cerro Tronador, Provincia de Río Negro. *9no. Congreso Geológico Argentino Actas.* 3: 624-639.

Rabassa J, Bujalesky GG, Meglioli A, et al. 1992. The Quaternary of Tierra del Fuego, Argentina: the status of our knowledge. *Sveriges Geologiska Undersökning* 81: 249-56.

Rabassa J, Coronato A, Roig C. 1996. *The peat bogs of Tierra del Fuego, Argentina* Jyskä, Finland. Global Peat Resources, International Peat Society Publisher. Pp 261-266.

Rabassa J, Coronato A, Roig C. 1996. The peat-bogs of Tierra del Fuego, Argentina. En: Global Peat Resources. Lappalainen E (Ed.). Jyskä, Finlandia. International Peat Society. Pp 261–266.

Rabassa J. 2008. Late cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. *Developments in quaternary sciences* 11: 151-204.

Rabassa J, Coronato A, Bujalesky G, et al. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: an updated review. *Quaternary International* 68: 217-240.

Rabassa J, Coronato A, Heusser CJ, et al. 2006. The peatlands of Argentine Tierra del Fuego as a source for paleoclimatic and paleoenvironmental information Peatlands. En: Evolution and Records of Environmental and Climate Changes I.P. Martini, A. Martínez Cortizas, W. Chesworth, Editors. Elsevier B.V.

Renzaglia KS, Villarreal JC, Duff RJ. 2009. New insights on the morphology, anatomy, and systematics of hornworts. En: *Bryophyte Biology*. Goffinet B, Shaw AJ (Eds.). Cambridge. Cambridge University Press. Pp. 139-171.

Rice SK y Giles L. 1996. The influence of water content and leaf anatomy on carbon isotope discrimination and photosynthesis in *Sphagnum*. *Plant Cell and Environment* 19(1): 118-124.

Robroek BJM, Schouten MGC, Limpens J, et al. 2009. Interactive effects of water table and precipitation on net CO<sub>2</sub> assimilation of three co-occurring *Sphagnum* mosses differing in distribution above the water table. *Global Change Biology* 15(3): 680-691.

Roig FA. 2000. Comunidades vegetales productoras de turba en Tierra del Fuego. En: Curso-Taller de Conservación de Ecosistemas a nivel mundial con énfasis en las turberas de Tierra del Fuego. Coronato A y Roig C (Eds.). Ushuaia, Tierra del Fuego. Pp 33-54.

Roig CE y Collado L 2004. Ventana N° 7 - Moat. En: *Los Turbales de la Patagonia, bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Blanco DE, De la Balze VM (Eds.) Buenos Aires. Wetlands International. Pp 66-71.

Roig CE, Roig FA, Carretero EM. 2004. Tolhuin, provincia de Tierra del Fuego. En: *Los turbales de Patagonia. Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad. Publicación 19*. Blanco DE y de la Balze VM (Eds.). Países Bajos. Wetlands International.

Roivainen H. 1954. Studien über die Moore Feuerlands: 22 Tabellen im Text. Societas Zoologica Botanica Fennica" Vanamo".

Rudolph H, Hohlfeld J, Jacubowski S, et al. 1993. Nitrogen metabolism of *Sphagnum*. *Advances in Bryology* 5: 79-105.

Schiavone MM. 1993. Orden Polytrichinales. En: *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. Guarnera SA, Gamundi de Amos I, Matteri CM (Directores). Buenos Aires. Fundación para la educación la ciencia y la cultura. XIV (12).

Schipperges B, Rydin H. 1998. Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation. *New Phytologist* 140(4): 677-684.

Schneider C, Glaser M, Kilian R, et al. 2003. Weather observations across the Southern Andes at 53 (degrees) S. *Physical Geography* 24(2): 97-119.

Schofield WB. 1985. *Introduction to Bryology*. New York. Macmillan Publ. Co. Vol 192.

Shaw AJ, Cox CJ, y Boles SB. 2003. Polarity of peatmoss (*Sphagnum*) evolution: who says bryophytes have no roots? *American journal of botany* 90(12): 1777-1787.

Shaw J y Renzaglia K. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91(10): 1557-1581.

Shaw AJ, Szövényi P, Shaw B. 2011. Bryophyte diversity and evolution: window into the early evolution of land plants. *American Journal of Botany* 98(3): 352–369.

Sjörs H. 1950. On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters. *Oikos* 2(2): 241-258.

Skene M. 1915. The acidity of *Sphagnum* and its relation to chalk and mineral salts. *Annals of Botany* 29: 65-87.

Smolders AJP, Tomassen HBM, Pijnappel HW, Lamers LPM, Roelofs JGM. 2001. Substrate-derived CO<sub>2</sub> is important in the development of *Sphagnum* spp. *New Phytologist* 152(2): 325-332.

Stern C. 2008. Holocene tephrochronology record of large explosive eruptions in the southernmost Patagonian Andes. *Bull. Volcanol.* 70: 435-454.

Strack M, Waddington JM, Rochefort L, et al. 2006b. Response of vegetation and net ecosystem carbon dioxide exchange at different peatland microforms following water table drawdown. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 111(G2).

Stuiver M, Reimer PJ, Reimer RW. 2015. Calib 7.1: computer program for radiocarbon calibration. <http://calib.qub.ac.uk/calib/>

Renzaglia KS, Villarreal JC, R. Duff RJ. 2009. New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. En: *Bryophyte Biology*. Goffinet B y Shaw JA (Eds.). Cambridge. Cambridge University Press. Pp: 139-171.

Telford RJ, Heegaard E, Birks HJB. 2004. The intercept is a poor estimate of a calibrated radiocarbon age. *Holocene* 14: 296–298.

Tibbets TE. 1968. Peat resources of the world. En: *Proceedings of the Third International Peat Congress*. Lafleur C y Butler J (Eds.). No publisher. Quebec. Sponsored by Department of Energy, Mines and Resources, Ottawa, Canada & National Research Council of Canada. Pp 8-22.

Thormann MN, Szumigalski AR, Bayley SE. 1999. Aboveground peat and carbon accumulation potentials along a bog-fen-marsh peatland gradient in southern boreal Alberta, Canada. *Wetlands* 19: 305–17.

Thomas S, Johnson A, Frizano J, et al. 1999. Phosphorus fractions in montane forest soils of the Cordillera de Piuchué, Chile: biogeochemical implications. *Plant and Soil* 211(2): 139-148.

Tomassen HBM, Smolders AJP, Limpens J, et al. 2004. Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology* 41(1): 139-150.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Abril 2018 <http://www.tropicos.org>

Tuhkanen S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Bot. Fenn.* 145, 1-65.

Tuhkanen S, Kuokka I, Hyvonen J, et al. 1990. Tierra del Fuego as a target for biogeographical research in the past and present. *Anales Instituto de la Patagonia* 19(2): 1-107.

Turetsky MR y Wieder RK. 1999. Boreal bog *Sphagnum* refixes soil-produced and respired (CO<sub>2</sub>)-14C. *Ecoscience* 6(4): 587-591.

Van Bellen S, Mauquoy D, Payne RJ, et al. 2014. Testate amoebae as a proxy for reconstructing Holocene water table dynamics in southern Patagonian peat bogs. *Journal of Quaternary Science* 29: 463–474.

Van Bellen S, Mauquoy D, Hughes PDM, et al. 2016. Late-Holocene climate dynamics recorded in the peat bogs of Tierra del Fuego, South America. *The Holocene* 26: 489–501.

Van Breemen N. 1995. How Sphagnum bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution* 10(7): 270-275.

Vanderpoorten A y Goffinet B. 2009. *Introduction to bryophytes*. Nueva York. Cambridge University Press. Pp 329.

Van der Putten N, Stieparaere H, Verbruggen C, et al. 2004. Holocene palaeoecology and climate history of South Georgia (sub Antarctic) based on a macrofossil record of bryophytes and seeds. *The Holocene* 14: 382-392.

Van der Putten N, Hébrard JP, Verbruggen C, et al. 2008. An integrated palaeoenvironmental investigation of a 6200year old peat sequence from Île de la Possession, Îles Crozet, sub Antarctica. *Palaeogeog. Palaeocl.* 270: 179–195.

Van der Putten N, Verbruggen C, Ochyra R, et al. 2009. Peat bank growth, Holocene palaeoecology and climate history of South Georgia (sub-Antarctica), based on a botanical macrofossil record. *Quaternary Science Reviews* 28: 65–79.

Van der Putten N, Mauquoy D, Verbruggen C, et al. 2012. Subantarctic peatlands and their potential as palaeoenvironmental and palaeoclimatic archives. *Quaternary International* 268: 65–76.

Van der Wal R, Pearce ISK, Brooker RW. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142(2): 159-168.

Vanneste H, De Vleeschouwer F, Bertrand S, et al. 2016. Elevated dust deposition in Tierra del Fuego (Chile) resulting from Neoglacial Darwin Cordillera glacier fluctuations. *Journal of Quaternary Science* 31(7): 713-722.

Villalba R y Boninsegna JA. 1989. Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* DC. *IAWA Journal* 10(2): 155-160.

Villalba R. 1989. Latitude of surface high pressure belt over western South America during the last 500 years inferred from tree-ring analysis. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 273-303.

Villalba R. 1994. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in Southern South America. *Climatic Change* 26: 183-197.

Villa-Martínez R y Moreno PI. 2007. Pollen evidence for variations in the southern margin of the westerly winds in SW Patagonia over the last 12,600 years. *Quaternary Research* 68: 400-409.

Vitt DH. 1990. Desmotrichaea (Orthotrichaceae): Gondwanan fragmentation and the origin of a Southeast Asian genus. *Tropical Bryology* 3: 79-88.

Vitt, DH, Bayley SE, Jin TL. 1995a. Seasonal variation in water chemistry over a bog-rich fen gradient in continental western Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 587–606.

Vitt DH, Horton DG, Slack NG, et al. 1990. Sphagnum-dominated peatlands of the hyperoceanic British Columbia coast: patterns in surface water chemistry and vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 20(6): 696-711.

Vitt DH y Lüth M. 2017. A Guide to mosses and liverworts of Alberta peatlands. Freiburg, Germany.

Vitt DH y Wieder RK. 2009. The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. En: *Bryophyte Biology*. Goffinet B y Shaw AJ (Eds.). Cambridge, Cambridge University Press. Pp 357-391.

Walbridge MR, y Navaratnam JA. 2006. Phosphorous in boreal peatlands. En: *Boreal peatland ecosystems*. Wieder RK y Vitt DH (Eds.). Berlin. Springer. Pp 231-258.

Waldmann N, Ariztegui D, Anselmetti FS, et al. 2010. Holocene climatic fluctuations and positioning of the Southern Hemisphere Westerlies in Tierra del Fuego (54 ° S), Patagonia. *J. Quat. Sci.* 25: 1063-1075.

Waldmann N, Borromei AM, Recasens C, et al. 2014. Integrated reconstruction of Holocene millennial-scale environmental changes in Tierra del Fuego, southernmost South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 399: 294–309.

Whitlock C, Moreno P, Bartlein P. 2007. Climatic controls of Holocene fire patterns in southern South America. *Quaternary Research* 68: 28-36.

Yeloff D, Mauquoy D, Barber K. et al. 2007. Volcanic Ash Deposition and Long-Term Vegetation Change on Subantarctic Marion Island. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 500–511.

Zoltai SC y Vitt DH. 1995. Canadian wetlands: environmental gradients and classification. *Vegetatio* 118(1-2): 131-137.

## APÉNDICE 1

En este apéndice se enlista la diversidad específica de musgos de turberas o ambientes pantanosos de Tierra del Fuego (Argentina) en base a la bibliografía disponible para el área. Los nombres específicos han sido actualizados de acuerdo a la base de datos del Missouri Botanical Garden ([Tropicos.org](http://Tropicos.org)). Se indican las especies colectadas en las salidas de campo de la presente tesis así como las halladas en los testigos estudiados (Referencias. Turbera del Río Turbio: **RT**. Turbera Harberton: **HB**. Turbera Moat: **Mo**. Testigo Harberton 3: **HB3**. Testigo Moat 4: **Mo4**).

Familia	especie	ambiente	Presencia en turberas en estudio	referencia bibliográfica
Amblystegiaceae	<b><i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.</b>	musgo acuático que crece sumergido o emergente, en aguas léticas de charcas y piletas en turberas de <i>Sphagnum</i> asociada con <i>Drepanocladus polygamum</i> , <i>Scorpidium revolvens</i> , <i>Warnstorffia</i> sp. y <i>Cinclidium stygium</i>		Ochyra y Matteri, 2001
Amblystegiaceae	<b><i>Campyliadelphus stellatus</i> (Hew.) Kanda</b>	en suelo húmedo junto a arroyos o vegas bajas muy expuestas. A menudo asociada con <i>Dicranella hookeri</i> y <i>Brachythecium subplicatum</i>		Matteri, 1985a
Amblystegiaceae	<b><i>Drepanocladus polygamus</i> (Schimp.) Hedenäs</b>	de hábitats húmedos en pantanos y pastizales, al borde de lagos y ríos , desde el nivel del mar a zonas		Ochyra y Matteri, 2001

		subalpinas		
Amblystegiaceae	<b><i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.</b>	en lugares expuestos, a nivel del mar, casi sumergida en chorillo y en pantano litoral fértil de Cyperaceae, junto a <i>Philonotis vagans</i> y <i>Achrophyllum magellanicum</i>		Matteri, 1985a
Amblystegiaceae	<b><i>Sarmentypnum sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. &amp; T.J. Kop.</b>	típica de pantanos litorales o vegas de altura parcialmente sumergida, asociada con <i>Warnstorffia fluitans</i> en áreas dominadas por <i>Marsippospermum grandiflorum</i>		Matteri, 1985a
Amblystegiaceae	<b><i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske</b>	Sobre troncos caídos o en el piso de bosques abiertos de <i>Nothofagus</i> , pantanos o rocas litorales, en praderas graminosas modificadas por el ganado.  En lugares muy expuestos, sobre troncos caídos en pantanos o entre rocas en matorrales de jóvenes <i>Nothofagus antártica</i> , asociada con <i>Pohlia nutans</i> , <i>Bartramia patens</i> y <i>Bryum laevigatum</i> .	RT	Matteri, 1985a  Matteri y Schiavone, 1991
Amblystegiaceae	<b><i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs</b>	de humedales, de pantanos, creciendo en turberas		Ochyra y Matteri, 2001

Amblystegiaceae	<b><i>Scorpidium revolvens</i> (Sw.) Rubers</b>	<p>en lugares muy expuestos, sobre troncos caídos en pantanos o entre rocas en matorrales de <i>Nothofagus antárctica</i>, asociada con <i>Pohlia nutans</i>, <i>Bartramia patens</i> y <i>Bryum laevigatum</i></p> <p>De ambientes acuáticos, crece en hábitats moderadamente ricos y también en condiciones relativamente ácidas de las turberas. A menudo crece en charcas, piletas y depresiones temporarias, raras veces en cuerpos de agua permanentes. Desde el nivel del mar hasta alturas alpinas</p>	RT HB3, Mo4	Matteri y Schiavone, 1991  Ochyra y Matteri, 2001
Amblystegiaceae	<b><i>Orthotheciella varia</i> (Hedw.) Ochyra</b>	se halla en una amplia gama de hábitats y substratos expuestos o sombreados, sobre suelo, rocas o troncos podridos en bosques, en pastizales y en pantanos		Ochyra y Matteri, 2001
Amblystegiaceae	<b><i>Sanionia georgicouncinata</i> (Müll. Hal.) Ochyra &amp; Hedenäs</b>	en hábitats húmedos en varias comunidades de musgos en tapices. Más común en márgenes secos de áreas pantanosas, formando colonias puras, en huecos húmedos y a lo largo de arroyos y aguas de deshielo como también en suelo estéril de grava. A veces asociada a la tundra dominada por <i>Deschampsia antarctica</i> y <i>Colobanthus</i>		Ochyra y Matteri, 2001

		<i>crassifolius</i>		
Amblystegiaceae	<b><i>Warnstorffia exannulata</i></b> <b>(Schimp.) Loeske</b>	especie de sitios húmedos que crece en hábitats pantanosos, a menudo sumergida en piletas, lagos o charcos, desde el nivel del mar a zonas alpinas		Ochyra y Matteri, 2001
Amblystegiaceae	<b><i>Warnstorffia fluitans (Hedw.)</i></b> <b>Loeske</b>	<p>En pantanos litorales dominados por <i>Marsippospermum grandiflorum</i>, <i>Gunnera magellanica</i> y <i>Blechnum pennamarina</i>, junto a <i>Sarmentypnum sarmentosum</i></p> <p>Especie de ambientes húmedos que crece en varios hábitats, de acuáticos a totalmente terrestres, a menudo flotando y sumergida en piletas, charcos o depresiones locales, prefiriendo los substratos ácidos de las turberas y pantanos.</p>		Matteri, 1985a  Ochyra y Matteri, 2001
Amblystegiaceae	<b><i>Warnstorffia sarmentosa</i></b> <b>(Wahlendb.) Hedenäs</b>	especie higrófila que crece en una gran variedad de hábitats húmedos, incluyendo turberas, pantanos y áreas inundadas. También ocurre en lagos, a menudo sumergida y sobre rocas húmedas y peñascos		Ochyra y Matteri, 2001

Bartramiaceae	<b><i>Breutelia aureola</i></b> <b>(Besch. ex Müll. Hal.) Besch.</b>	en rocas o fisuras rocosas húmedas muy expuestas, o bien sobre suelos turbosos, en bosque abierto		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Breutelia dumosa</i></b> <b>Mitt.</b>	en rocas o fisuras rocosas húmedas muy expuestas, o bien sobre suelos turbosos, en bosque abierto, también crece en pantanos fértiles dominados por Cyperaceae		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Breutelia integrifolia</i></b> <b>(Taylor) A. Jaeger</b>	sobre rocas o suelo en bosques de <i>Nothofagus betuloides</i> , taludes o pantanos litorales.	RT	Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Breutelia plicata</i></b> <b>Mitt.</b>	en pantanos litorales de <i>Marsippospermum grandifolium-Donatia fascicularis</i> o <i>Carex banksii</i> , o sobre suelos y rocas húmedas en bosques perennifolios		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Conostomum magellanicum</i></b> Sull.	en grietas de rocas húmedas o en turberas de <i>Sphagnum</i>		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Conostomum pentastichum</i></b> <b>(Brid.) Lindb.</b>	sobre rocas cubiertas con tierra húmeda, expuestas, en turberas duras o en grietas rocosas alpinas. Crece asociada con <i>Bartramia patens</i> y <i>Rhacocarpus purpurascens</i>		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Philonotis acicularis</i></b> (C. Müll.) Kindb.	habita suelos palustres o inundables, a lo largo de arroyos a 600 msnm		Matteri, 1985a

Bartramiaceae	<b><i>Philonotis nigroflava</i> Müll. Hal.</b>	especie palustre, frecuente al borde de arroyos, en pantanos, sobre tierra o parcialmente sumergida, en áreas muy expuestas de bosques abiertos o achaparrados		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Philonotis polymorpha</i> (Müll. Hal.) Kindb.</b>	crece al borde de arroyos o ríos, parcialmente sumergida, o en vegas de altura, a veces asociada con <i>P. vagans</i> y <i>Pohlia wahlenbergii</i> var. <i>glacialis</i>		Matteri, 1985a
Bartramiaceae	<b><i>Philonotis vagans</i> (Hook. F. et Wills.) Mitt.</b>	típicamente palustre, crece en pantanos litorales de <i>Carex banksii</i> , al borde de los angostos arroyos de aguas lentas en áreas inundables del suelo de bosques densos. A menudo se asocia con <i>Pohlia wahlenbergii</i> var. <i>glacialis</i> y <i>Pohlia nutans</i>		Matteri, 1985a
Brachytheciaceae	<b><i>Brachythecium</i> sp.</b>		RT	
Brachytheciaceae	<b><i>Brachythecium austroglareosum</i> (C.Müll.) Kindb.</b>	en vegas bajas o en suelos pedregosos de laderas en bosque abierto		Matteri, 1985a
Brachytheciaceae	<b><i>Brachythecium austro-salebrosum</i> (C. Müll.) Kindb.</b>	en pantanos litorales o sobre suelo de grava cerca de la playa		Matteri, 1985a

Brachytheciaceae	<b><i>Brachythecium subplicatum</i></b> <b>(Hampe) A. Jaeger</b>	asociada a cursos de agua. En vegas y pantanos litorales de <i>Carex banksii</i> o entre cojines de <i>Bolax caespitosa</i>		Matteri, 1985a
Bruchiaceae	<b><i>Trematodon geniculatus</i></b> <b>Matteri</b>	turfófilo obligado, adaptado a la acidez del medio (turbera dominada por <i>Sphagnum</i> )		Matteri y Schiavone, 1991
Bryaceae	<b><i>Bryum amblyodon</i></b> <b>Müll. Hal.</b>	turfófilo facultativo que forma céspedes asociados con <i>Sphagnum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Bryaceae	<b><i>Bryum laevigatum</i></b> <b>Hook f. &amp; Wilson</b>	bordeando pequeñas lagunas o semisumergidos en turbales donde predominan <i>Astelia pumila</i> o <i>Empetrum rubrum</i>	RT	Matteri y Schiavone, 1991
Bryaceae	<b><i>Bryum pallens</i></b>	crece en cursos de agua y en suelo húmedo y turboso en humedales, entre 0-3000 m snm (especie rara en el sur de Sudamérica)	HB, Mo, RT	Ochi, 1982; Matteri, 2003; Crum y Anderson, 1991
Bryaceae	<b><i>Bryum pseudotriquetrum</i></b> <b>(Hedw.) Gaertner, Meyer et Scherb.</b>	en lugares muy expuestos, sobre troncos caídos en pantanos o entre rocas en matorrales de jóvenes <i>Nothofagus antártica</i> , asociada con <i>Pohlia nutans</i> , <i>Bartramia patens</i> y <i>Bryum laevigatum</i> .	HB3	Matteri, 1985a

Bryaceae	<i>Orthodontium lineare</i> Schwägr.	crece en grandes céspedes, generalmente en madera semipútrida de troncos caídos, en bosques caducifolios y en proximidades a áreas pantanosas.	HB	Matteri, 1985a; Schiavone, 1995 (com. Pers.)
Bryaceae	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	forma matas densas y apretadas, a menudo con <i>Ceratodon purpureus</i> y <i>Bryum pseudotriquetrum</i> . Común en pantanos de <i>Carex</i> sp., o en turbera. También se halla sobre rocas expuestas.	HB, Mo	Matteri, 1985a
Catagoniaceae	<i>Catagonium nitidum</i> (Hook. f. Wilson) Broth.	turfófilo facultativo formando matas laxas asociadas a <i>Sphagnum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Daltoniaceae	<i>Calyptrochaeta apiculata</i> (Hook. f. et Wils.) Vitt.	en ambientes expuestos a la acción del agua de mar, pantanos litorales, sobre rocas en la playa o taludes costeros, a veces asociada con <i>Breutelia dumosa</i> y <i>Zygodon reinwardtii</i>		Matteri, 1985a
Dicranaceae	<i>Anisothecium paludella</i> (Besch.) Broth.	en vegas pantanosas bajas, muy expuestas		Matteri, 1985a
Dicranaceae	<i>Campylopus</i> sp.		HB, Mo4, HB3, Mo Campylopus sp.	

Dicranaceae	<b><i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.</b>	en bosquecillos abiertos de jóvenes <i>Nothofagus antárctica</i> , en la base de los árboles o sobre suelo y también en pantanos litorales de <i>Marsippospermum grandiflorum</i> o de <i>Carex</i> sp.		Matteri, 1985a
Dicranaceae	<b><i>Campylopus purpureocaulis</i> Dus.</b>	crece sobre rocas húmedas o sobre suelo en el bosque y también en pantanos de <i>Donatia fascicularis</i> - <i>Astelia pumila</i>		Matteri, 1985a
Dicranaceae	<b><i>Chorisodontium aciphyllum</i> (Hook. f. &amp; Wilson) Broth.</b>	turfófilo facultativo que forma céspedes altos y compactos asociados con <i>Sphagnum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Dicranaceae	<b><i>Dicranoloma</i> sp.</b>		Mo4 HB3	
Dicranaceae	<b><i>Dicranoloma billardieri</i> (Brid.) Paris</b>	en sitios muy expuestos y luminosos sobre rocas cubiertas de humus o en el suelo de bosque abierto	Mo	Matteri, 1985a
Dicranaceae	<b><i>Dicranoloma chilense</i> (De Not.) Ochyra &amp; Matteri</b>	crece en suelo de bosques de <i>Nothofagus</i> , o sobre suelos cercanos a cuerpos de agua dulce, en afloramientos rocosos, y menos comúnmente en suelo de turberas de <i>S. magellanicum</i> o en relación a <i>Astelia</i>	Mo	Larraín com. pers.

Dicranaceae	<i>Dicranoloma hariotii</i> (Müll. Hal.) Paris	crece sobre rocas expuestas y en pantanos litorales o sobre suelo de bosque abierto bajo matas de <i>Gaultheria mucronata</i>		Matteri, 1985a
Dicranaceae	<i>Dicranoloma imponens</i> (Mont.) Renauld	turfófilo obligado, adaptado a la acidez del medio (turbera dominada por <i>Sphagnum</i> )	HB, Mo	Matteri y Schiavone, 1991
Dicranaceae	<i>Dicranoloma aff. robustum</i> (Hook. f. & Wilson) Paris	en suelo de bosques abiertos de <i>Nothofagus betuloides</i> o <i>Pilgerodendron uviferum</i> o bien en pantanos de <i>Donatia fascicularis</i> - <i>Astelia pumila</i> a bajas altitudes. Ocasionalmente crece sobre rocas cerca de las cascadas	HB, Mo	Matteri, 1985a
Dicranaceae	<i>Dicranoloma subimponens</i> (Cardot) Broth.	en lugares muy expuestos, sobre troncos caídos en pantanos o entre rocas en matorrales de jóvenes <i>Nothofagus antártica</i> , asociada con <i>Pohlia nutans</i> , <i>Bartramia patens</i> y <i>Bryum laevigatum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Dicranaceae	<i>Platyneuron laticostatum</i> (Card.) Brtoh.	en suelo húmedo de bosques caducifolios, donde forma matas densas y compactas. También resiste ambientes más secos, en bosques inmaduros entre matas de gramíneas y en pantanos muy expuestos		Matteri, 1985a

Dicranellaceae	<b><i>Dicranella cardotii</i></b> (R. Br. bis.) Dixon	en vegas de altura, sobre piedras semisumergidas en ríos y arroyos de bosques laxos. Asociada con <i>D. hookeri</i> , <i>Philonotis polymorpha</i> y <i>Oncophorus fuegianus</i>	RT Dicranella sp.	Matteri, 1985a
Dicranellaceae	<b><i>Dicranella hookeri</i></b> (C. Müll.) Broth.	en bordes húmedos de arroyos, en sitios muy luminosos, sobre piedras casi sumergidas o en vegas bajas donde pasta el ganado		Matteri, 1985a
Funariaceae	<b><i>Entosthodon laxus</i></b> (Hook. f. & Wilson) Mitt.	turfófilo facultativo que forma céspedes asociados con <i>Sphagnum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Funariaceae	<b><i>Funaria hygrometrica</i></b> Hedw.	en matas laxas sobre tierra junto a <i>Bryum argenteum</i> y también en pantano bajo matas de <i>Escallonia virgata</i>		Matteri, 1985a
Grimmiaceae	<b><i>Racomitrium lanuginosum</i></b> (Hedw.) Brid.	Crece generalmente sobre rocas húmedas y expuestas entre 0-200 msnm, formando grandes cojines o bancos. Es menos frecuente en pequeños cojines en pantanos de <i>Donatia fascicularis</i> - <i>Marsippospermum grandiflorum</i> , en bordes de turberas o en el estrato subalpino a 650 msnm		Matteri, 1985a
Grimmiaceae	<b><i>Racomitrium crispipilum</i></b> (Taylor) A. Jaeger	en rocas muy húmedas y expuestas cerca de arroyos y cascadas, sobre morenas frontales de glaciar y aún en turberas de altura. Rara en pantanos de <i>Donatia</i>		Matteri, 1985a

		<i>fascicularis</i> - <i>Astelia pumila</i> asociada con <i>R.</i> <i>lanuginosum</i> . Altitud 10-200 msnm		
Grimmiaceae	<b><i>Racomitrium geronticum</i> Müll. Hal.</b>	crece en tierra desnuda, turba, arena, o diferentes tipos de rocas. Mayoritariamente en espacios abiertos, iluminados, pero puede crecer incluso en el suelo de bosques, praderas en páramos, turberas arbustivas, suelo de matorrales pantanosos, tundras magallánicas, etc.	HB, HB3	Larraín, 2012
Grimmiaceae	<b><i>Racomitrium willii</i> (Müll. Hal.) Kindb.</b>	sobre rocas húmedas, en el piso de bosques abiertos o en pantanos de <i>Marsippospermum grandiflorum</i> . Forma matas cortas y laxas. Entre 0-25 msnm		Matteri, 1985a
Hookeriaceae	<b><i>Distichophyllum dicksonii</i> (Hook. &amp; Grev.) Mitt.</b>	en el suelo de pantanos, sobre troncos podridos en bosque abierto o bordes de arroyo, siempre en sitios luminosos. A veces crece asociada con <i>D. eremita</i>		Matteri, 1985a
Hookeriaceae	<b><i>Distichophyllum eremita</i> (A. Jaeger) Paris</b>	en sitios húmedos en el bosque, en praderas pantanosas, sobre pequeños troncos caídos o sobre rocas, entre 400-500 msnm		Matteri, 1975

Hookeriaceae	<b><i>Distichophyllum fuegianum</i> Matteri</b>	en lugares muy expuestos, sobre troncos caídos en pantanos o entre rocas en matorrales de jóvenes <i>Nothofagus antártica</i> , asociada con <i>Pohlia nutans</i> , <i>Bartramia patens</i> y <i>Bryum laevigatum</i> .		Matteri y Schiavone, 1991
Hookeriaceae	<b><i>Pterygophyllum haesselianum</i> Matteri</b>	sobre suelo humoso, húmedo o pantanoso, al borde de arroyos, con especies de <i>Schistochila</i>		Matteri, 1975
Meesiaceae	<b><i>Meesia uliginosa</i> Hedw.</b>	ambientes turbosos	HB3	Matteri y Ochyra, 1999
Meesiaceae	<b><i>Neomeesia paludella</i> (Besch.) Deguchi</b>	turfófilo obligado, adaptado a la acidez del medio (turbera dominada por <i>Sphagnum</i> )	HB3	Matteri y Schiavone, 1991
Mniaceae	<b><i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T. J. Kop.</b>	junto a cursos de agua dulce, arroyos, chorrillos, vegas bajas o de altura. A veces crece asociada con <i>Philonotis polymorpha</i> y <i>Pohlia cruda</i> , unidas en matas densas.		Matteri, 1985a
Orthotrichaceae	<b><i>Ulota luteola</i> (Hook. f. &amp; Wilson) Wijk. &amp; Margad.</b>	sobre corteza de tallos y ramas de <i>Berberis microphylla</i> , que habitan pantanos litorales y márgenes de bosquecillos abiertos y mixtos, a nivel del mar		Matteri, 1985a

Orthotrichaceae	<b><i>Ulota macrocalycina</i></b> Mitt.	sobre la corteza de <i>Berberis microphylla</i> en pantanos litorales y bosquecillos abiertos, a nivel del mar. Suele crecer asociada con <i>U. pygmaeothecia</i> y <i>U. magellanica</i>		Matteri, 1985a
Polytrichaceae	<b><i>Notoligotrichum trichodon</i></b> (Hook. f. & Wils.) G.L. Smith.	forma céspedes laxos o densos. Vive en hábitats muy variados como suelos removidos, taludes de ríos o arroyos y canaletas de turberas, en áreas expuestas de los bosques perennifolios y caducifolios		Schiavone, 1993
Polytrichaceae	<b><i>Polytrichadelphus magellanicus</i></b> (Hedw.) Mitt.	crece sobre taludes o rocas húmedas, en sitios abiertos de los bosques caducifolios o perennifolios, también es común en proximidades a turberas		Schiavone, 1993
Polytrichaceae	<b><i>Polytrichastrum alpinum</i></b> (Hedw.) G.L. Smith	forma céspedes semicompatos a laxos. Vive sobre suelos arenosos al borde de lagos o arroyos o sobre taludes semihúmedos tanto ruderales como en proximidades a turberas.		Schiavone, 1993
Polytrichaceae	<b><i>Polytrichastrum longisetum</i></b> (Brid.) G.L. Sm.	forma céspedes altos y laxos en pastizales húmedos y en áreas marginales de turberas; en las partes secas de las turberas forma montículos	HB	Schiavone, 1993

Polytrichaceae	<b><i>Polytrichum juniperinum</i></b> Hedw. var. <i>juniperinum</i>	en áreas muy expuestas e incluso modificadas por el ganado, praderas graminosas, bosquecillos abiertos o turberas, asociada con <i>P. piliferum</i> . Alt. 95-100 msnm		Matteri, 1985a
Polytrichaceae	<b><i>Polytrichum strictum</i></b> Menzies ex. Brid.	en suelos sueltos de grava o entre piedras muy expuestos. En pantanos litorales y suelo de bosques laxos de <i>Nothofagus antarctica</i> o <i>N. pumilo</i> . Alt. 80-800 msnm		Matteri, 1985a
Polytrichaceae	<b><i>Polytrichastrum longisetum</i></b> (Sw. ex Brid.) G.L. Sm.	en turbera asociada con <i>Sphagnum fimbriatum</i> , <i>S. magellanicum</i> y <i>Pohlia nutans</i>		Matteri, 1985a
Pottiaceae	<b><i>Leptodontium longicaule</i></b> Mitt. var. <b><i>microruncinatum</i></b> (Dusén) R.H. Zander	en pantanos litorales, también crece sobre rocas muy húmedas		Matteri, 1985a
Pottiaceae	<b><i>Syntrichia robusta</i></b> (Hook. & Grev.) R.H. Zander sub. <b><i>Tortula robusta</i></b> Hook. & Grev.	especie común pero localmente escasa, crece en bosques caducifolios, entre 500-1000 msnm, en general sobre rocas y taludes marginales del bosque	RT	Matteri, 1985a

Ptychomniaceae	<b><i>Ptychomnium cygnisetum</i> (Müll Hal.) Kindb.</b>	sobre suelo húmedo y sombrío de bosques de <i>Pilgerodendron uviferum</i> y <i>Nothofagus betuloides</i> . En sitios expuestos, en pantanos fértiles de Cyperaceae o bajo matorrales de <i>Fuchsia magellanica</i> y <i>Gaultheria mucronata</i> . Alt 10-100 msnm		Matteri, 1985a
Ptychomniaceae	<b><i>Ptychomnium densifolium</i> (Brid.) A. Jaeger</b>	sobre rocas litorales húmedas y sombrías. Rara en el suelo húmedo de pantanos de <i>Marsippospermum grandiflorum</i> y <i>Donatia fascicularis</i> o en turberas. Alt. 5-100 msnm		Matteri, 1985a
Sphagnaceae	<b><i>Sphagnum falcatulum</i> Besch.</b>	en pequeños cojines subacuáticos, es localmente escaso. Crece en pantanos de <i>Donatia fascicularis</i> - <i>Marsippospermum grandiflorum</i> o de <i>D. fascicularis</i> - <i>Astelia pumila</i> , entre 10-80 msnm	Mo, Mo4	Matteri, 1985a
Sphagnaceae	<b><i>Sphagnum fimbriatum</i> Wils.</b>	en bordes de turberas abiertas y expuestas de <i>S. magellanicum</i> , o formando praderas extensas y laxas. Forma capas superficiales en los bordes húmedos y abiertos de bosques litorales, sobre suelos consolidados por <i>Chiliotrichum rosmarinifolium</i> , <i>Gunnera</i>	HB, RT Mo4	Matteri, 1985a

		<i>magellanica</i> y ñires.		
Sphagnaceae	<b><i>Sphagnum magellanicum</i></b> <b>Brid.</b>	forma extensas turberas blandas y abiertas. Ocupa el centro de la turbera y forma suaves montículos. Especies de <i>Chorisodontium</i> y <i>Polytrichum</i> están generalmente asociadas con las turberas de <i>S. magellanicum</i> y <i>S. fimbriatum</i>	HB, Mo, RT  HB3, Mo4	Matteri, 1985a
Splachnaceae	<b><i>Tayloria dubyi</i></b> <b>Broth.</b>	en pantanos litorales de <i>Marsippospermum</i> - <i>Gunnera</i> o en bordes de turberas, claros del bosque o cerca de la playa. En general, en suelos muy expuestos, formando matas muy densas, a veces asociada con <i>Tetraplodon fuegianus</i> o <i>Tayloria stenophysata</i>		Matteri, 1985a
Splachnaceae	<b><i>Tayloria magellanica</i> (Brid. ex Anonymous)</b> <b>Mitt.</b>	turfófilo facultativo que forma céspedes, asociado con <i>Sphagnum</i>		Matteri y Schiavone, 1991
Splachnaceae	<b><i>Tayloria stenophysata</i></b> <b>(Herzog) A. K. Kop.</b>	en pantanos litorales bien expuestos o en los bordes del bosque. A menudo se asocia con <i>T. dubyi</i>		Matteri, 1985a

Splachnaceae

***Tetraplodon  
fuegianus* Besch.**

frecuente en sitios expuestos, en la playa o en pantanos litorales o en turberas

Matteri, 1985a

## **APÉNDICE 2**



<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>2</b>	<b>26</b>	<b>52</b>	<b>76</b>	<b>102</b>	<b>126</b>	<b>152</b>	<b>176</b>
Semillas	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Reproductivo Vasculares	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Leñoso	1	0	0	1	1	1	1	0
suma Herbáceo	0	0	0	1	0	0	0	2
suma Raíces	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Hojas Dicot.	0	0	0	0	1	0	1	0
suma Empetrum	3	0	0	0	0	0	0	0
suma Carbones	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Invertebrados	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>226</b>	<b>252</b>	<b>276</b>	<b>300</b>	<b>324</b>	<b>350</b>	<b>374</b>	
Sphagnum hojas sueltas	0	0	0	0	0	0	0	0
Sphagnum Hojas de ramas enteras	30	29	31	23	27	28	29	
Sphagnum Hojas de ramas rotas	12	7	8	5	9	10	11	
Sphagnum Hojas tallo sueltas	5	4	3	6	3	4	1	
Sphagnum Hojas en coma	1	2	2	1	2	2	1	
Sphagnum Tallos/Ramas s/hojas	3	5	2	6	2	4	3	
Sphagnum Tallos/Ramas c/hojas	5	5	3	10	0	4	1	
Sphagnum Tallo c/ ramas	0	0	0	0	0	0	0	
Isopterygiopsis Tallo c/hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Isopterygiopsis Hojas en coma	0	0	0	0	0	0	0	
Isopterygiopsis Hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Plagiothecium Tallos c/ hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Plagiothecium Hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Scorpidium revolvens Hojas en coma	0	0	0	0	0	0	0	
Scorpidium revolvens Tallo c/ hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Scorpidium revolvens Hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Distichium Tallos c/hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Distichium Hojas	0	0	0	0	0	0	0	
Campylopus Hojas	1	5	0	0	0	0	0	
Campylopus Tallo/hojas	0	1	0	0	0	0	0	
Dicranoloma Hojas	0	0	0	2	0	0	0	







Taxón / Morfotipo	600	624	650	674	700	724	750	774
Semillas	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Reproductivo Vasculares	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Leñoso	3	0	1	2	0	0	0	1
suma Herbáceo	110	121	109	9	111	8	110	12
suma Raíces	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Hojas Dicot.	1	0	0	0	0	0	0	0
suma Empetrum	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Carbones	0	2	8	0	0	0	3	4
suma Invertebrados	2	11	3	2	2	5	4	1

Taxón / Morfotipo	800	824	850	874	900	924	954	964
Dicranoloma Hojas	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicranoloma Tallo c/hojas	0	0	0	0	0	0	0	0
Bryum pseudotrichetrum Hojas	0	0	0	0	0	0	0	0
Neomeesia paludella Tallo c/hojas	0	0	0	0	5	0	0	0
Neomeesia paludella Hojas	0	0	0	0	1	0	0	0
Meesia uliginosa Hoja	0	0	0	0	1	0	0	0
Meesia uliginosaTallo c/ hojas	0	0	0	0	1	0	0	0
Racomitrium geronticum Tallo c/ hoja	0	0	0	0	0	0	0	0
Racomitrium geronticum Hoja	0	0	0	0	0	0	0	0
Jungermanniopsida	0	0	0	0	0	0	0	0
Líquenes	0	0	0	0	0	0	0	0
Semilla Ericaceae	0	0	0	0	0	0	0	0
Semillas	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Reproductivo Vasculares	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Leñoso	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Herbáceo	13	117	13	6	11	6	6	7
suma Raíces	0	0	2	0	2	4	0	2
suma Hojas Dicot.	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Empetrum	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Carbones	0	0	0	0	0	0	0	0
suma Invertebrados	0	1	0	0	0	0	0	0



<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>974</b>	<b>984</b>	<b>989</b>	<b>994</b>	<b>999</b>	<b>1004</b>	<b>1009</b>	<b>1014</b>
suma Invertebrados	1	0	0	0	2	0	0	0
<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>1019</b>	<b>1024</b>	<b>1029</b>	<b>1034</b>				
Sphagnum hojas sueltas	0	0	0	1				
Sphagnum Hojas de ramas enteras	0	0	0	0				
Sphagnum Hojas de ramas rotas	0	0	0	0				
Sphagnum Hojas tallo sueltas	0	0	0	0				
Sphagnum Hojas en coma	0	0	0	0				
Sphagnum Tallos/Ramas s/hojas	2	4	12	0				
Sphagnum Tallos/Ramas c/hojas	0	0	0	0				
Sphagnum Tallo c/ ramas	0	0	0	0				
Isopterygiopsis Tallo c/hojas	47	25	0	0				
Isopterygiopsis Hojas en coma	0	0	0	0				
Isopterygiopsis Hojas	3	4	0	0				
Plagiothecium Tallos c/ hojas	0	0	0	0				
Plagiothecium Hojas	0	0	0	0				
Scorpidium revolvens Hojas en coma	0	0	0	0				
Scorpidium revolvens Tallo c/ hojas	0	0	0	0				
Scorpidium revolvens Hojas	0	0	0	0				
Distichium Tallos c/hojas	0	0	0	0				
Distichium Hojas	0	0	0	0				
Campylopus Hojas	0	0	0	0				
Campylopus Tallo/hojas	0	0	0	0				
Dicranoloma Hojas	0	0	0	0				
Dicranoloma Tallo c/hojas	0	0	0	0				
Bryum pseudotrichetrum Hojas	0	0	0	0				
Neomeesia paludella Tallo c/hojas	0	0	0	0				
Neomeesia paludella Hojas	0	0	0	0				
Meesia uliginosa Hoja	0	0	0	0				
Meesia uliginosaTallo c/ hojas	0	0	0	0				
Racomitrium geronticum Tallo c/ hoja	0	0	0	0				

<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>1019</b>	<b>1024</b>	<b>1029</b>	<b>1034</b>
Racomitrium geronticum Hoja	0	0	0	0
Jungermanniopsida	0	0	0	0
Líquenes	0	0	0	0
Semilla Ericaceae	0	0	0	0
Semillas	0	0	0	0
suma Reproductivo Vasculares	0	0	0	0
suma Leñoso	0	0	0	0
suma Herbáceo	8	6	9	11
suma Raíces	13	2	2	0
suma Hojas Dicot.	0	0	0	0
suma Empetrum	0	0	0	0
suma Carbones	0	0	0	0
suma Invertebrados	0	0	0	0

<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>2</b>	<b>26</b>	<b>52</b>	<b>76</b>	<b>102</b>	<b>126</b>	<b>152</b>
S. magellanicum Hojas enteras	0	0	0	0	0	8	1
S. magellanicum Hojas rotas	0	0	0	0	0	25	0
S. magellanicum Hojas en coma	0	0	0	0	0	1	0
S. magellanicum Hojas eje principal	0	0	0	0	0	1	0
S. magellanicum tallos s/hojas	0	0	0	0	0	3	0
S. magellanicum Tallos c/hojas	0	0	0	0	0	2	0
S. magellanicum Tallos c/ramific	0	0	0	0	0	0	0
S. magellanicum Ramific.	0	0	0	0	0	0	0
S. fimbriatum Hojas de ramific.	0	0	0	0	0	0	0
S. falcatulum Hojas ramific.	0	0	0	0	0	0	0
Scorpidium revolvens	0	0	0	0	0	0	0
Dicranoloma Hojas	2	0	1	0	0	0	5
Dicranoloma Tallos c/hojas	1	0	0	0	0	0	0
Campylopus Hojas	0	5	0	0	1	0	0
Campylopus Tallos c/ hojas	0	7	0	0	0	0	0
Bryopsida indet.	0	0	0	0	0	0	0
Aff. Cephaloziella Tallo c/hojas	7	0	0	0	0	0	18
Aff. Cephaloziella Tallo s/hojas	0	0	0	0	2	0	0
Adelanthus aff. lindbergianus Tallo c/hojas	2	0	0	0	1	0	12
Blepharidophyllum densifolium Tallo c/hojas	9	0	3	0	0	0	0
Raíces	0	8	5	7	7	1	0
Vascular Leñoso	0	0	0	1	0	0	0
Vascular Herbáceo	0	3	4	4	5	3	0
Dicotiledoneas	0	0	0	0	0	0	0
Empetrum	0	0	0	0	0	0	0
Semillas	0	0	0	0	0	0	0
Donatia	3	2	3	1	6	0	2
Líquenes	0	0	1	0	0	0	0
Characeae	0	0	0	0	0	0	0
Carbones	0	0	0	0	0	0	0
Invertebrados	0	0	0	0	0	0	0

<b>176</b>	<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>202</b>	<b>226</b>	<b>252</b>	<b>276</b>	<b>300</b>	<b>324</b>
22	S. magellanicum Hojas enteras	18	11	27	3	8	30
6	S. magellanicum Hojas rotas	9	16	19	2	13	8
1	S. magellanicum Hojas en coma	0	0	3	0	1	4
6	S. magellanicum Hojas eje principal	3	1	3	0	2	8
3	S. magellanicum tallos s/hojas	2	1	6	0	2	12
9	S. magellanicum Tallos c/hojas	0	2	5	0	2	6
1	S. magellanicum Tallos c/ramific	5	0	1	0	0	1
0	S. magellanicum Ramific.	0	0	0	0	0	0
0	S. fimbriatum Hojas de ramific.	3	4	0	0	0	7
6	S. falcatulum Hojas ramific.	0	0	0	0	0	0
0	Scorpidium revolvens	0	0	0	0	0	0
0	Dicranoloma Hojas	2	0	0	1	20	0
0	Dicranoloma Tallos c/hojas	0	0	0	0	3	0
0	Campylopus Hojas	1	0	0	0	0	0
0	Campylopus Tallos c/ hojas	0	0	0	0	0	0
0	Bryopsida indet.	0	0	0	0	0	0
0	Aff. Cephaloziella Tallo c/hojas	0	0	0	0	0	0
2	Aff. Cephaloziella Tallo s/hojas	1	0	0	0	2	0
0	Adelanthus aff. lindbergianus Tallo c/hojas	0	0	0	0	0	0
0	Blepharidophyllum densifolium Tallo c/hojas	0	0	0	0	0	0
12	Raíces	4	8	4	11	6	8
1	Vascular Leñoso	0	0	1	0	1	0
3	Vascular Herbáceo	0	7	3	4	3	1
0	Dicotiledoneas	0	0	0	0	1	0
0	Empetrum	0	0	0	0	0	0
0	Semillas	0	0	0	0	0	0
0	Donatia	0	0	0	0	0	0
0	Líquenes	0	0	0	0	0	0
0	Characeae	0	0	0	0	0	0
0	Carbones	0	0	0	0	0	0
1	Invertebrados	1	1	0	1	1	0

<b>350</b>	<b>374</b>	<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>400</b>	<b>424</b>	<b>450</b>	<b>474</b>	<b>500</b>
25	31	S. magellanicum Hojas enteras	31	15	30	30	22
14	12	S. magellanicum Hojas rotas	12	16	16	15	7
2	3	S. magellanicum Hojas en coma	2	2	1	1	1
3	4	S. magellanicum Hojas eje principal	5	7	4	6	6
5	6	S. magellanicum tallos s/hojas	8	6	3	6	3
4	2	S. magellanicum Tallos c/hojas	4	0	4	1	3
0	1	S. magellanicum Tallos c/ramific.	1	1	0	0	0
0	0	S. magellanicum Ramific.	0	0	0	0	0
0	0	S. fimbriatum Hojas de ramific.	0	0	0	2	0
0	0	S. falcatulum Hojas ramific.	0	8	2	0	6
0	0	Scorpidium revolvens	0	0	0	0	0
1	0	Dicranoloma Hojas	0	0	0	0	1
0	0	Dicranoloma Tallos c/hojas	0	0	0	0	0
0	0	Campylopus Hojas	0	0	0	0	0
0	0	Campylopus Tallos c/ hojas	0	0	0	0	0
0	0	Bryopsida indet.	0	0	0	0	0
0	0	Aff. Cephaloziella Tallo c/hojas	0	0	0	0	0
0	0	Aff. Cephaloziella Tallo s/hojas	0	0	0	0	1
0	0	Adelanthus aff. lindbergianus Tallo c/hojas	0	0	0	0	0
0	0	Blepharidophyllum densifolium Tallo c/hojas	0	0	0	0	0
7	11	Raíces	6	7	4	7	4
1	1	Vascular Leñoso	1	2	0	6	0
1	1	Vascular Herbáceo	0	0	1	7	1
0	0	Dicotiledoneas	1	0	0	0	0
0	0	Empetrum	0	0	0	0	0
0	0	Semillas	0	0	0	0	0
0	0	Donatia	0	0	0	0	0
0	0	Líquenes	0	0	0	0	0
0	0	Characeae	0	0	0	0	0
0	0	Carbones	0	0	0	0	0
0	0	Invertebrados	0	1	0	0	0

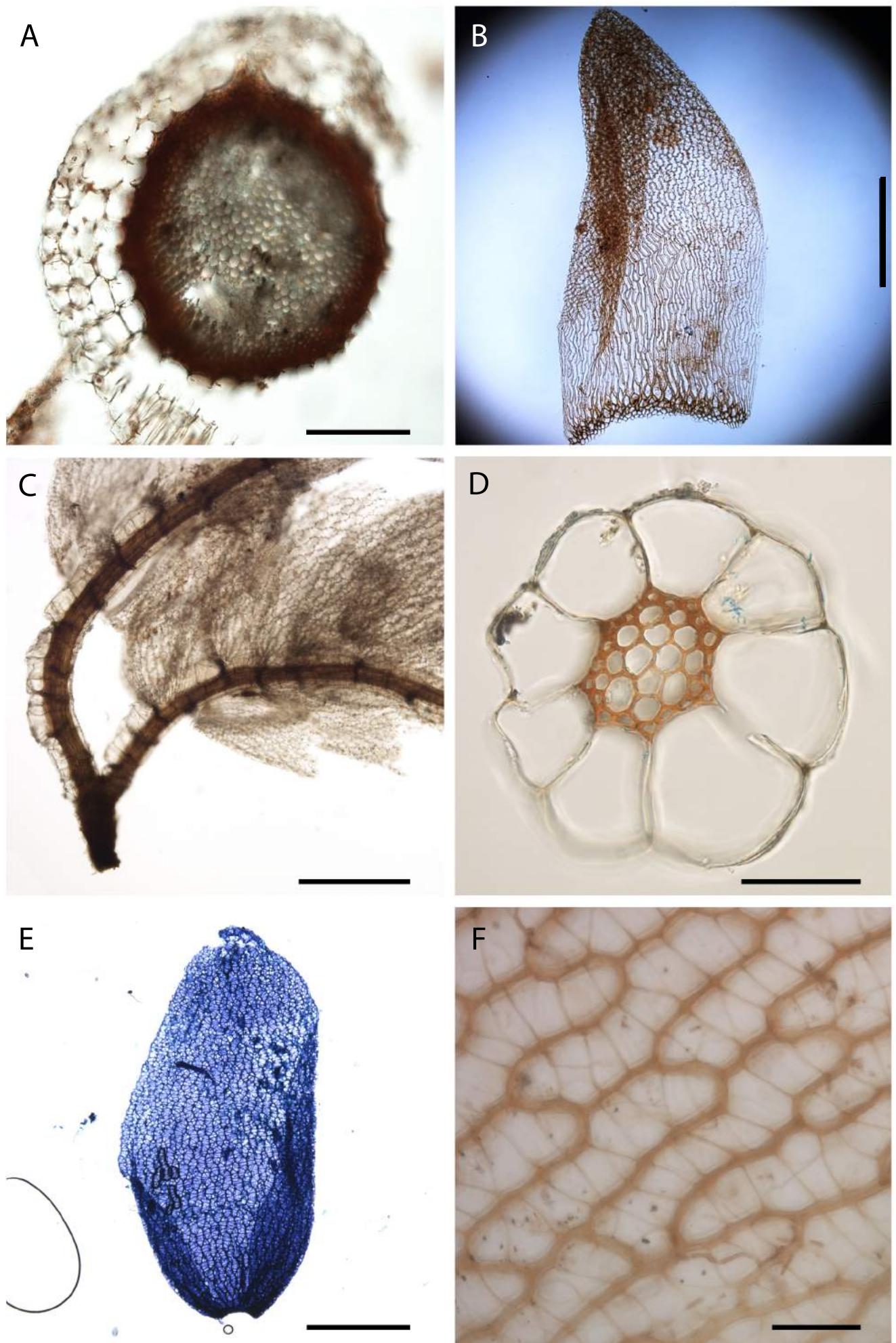
<b>524</b>	<b>550</b>	<b>574</b>	<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>600</b>	<b>624</b>	<b>650</b>	<b>674</b>
31	20	8	S. magellanicum Hojas enteras	14	13	10	14
6	9	16	S. magellanicum Hojas rotas	12	14	15	8
1	1	1	S. magellanicum Hojas en coma	1	1	0	1
4	2	1	S. magellanicum Hojas eje principal	3	1	1	3
8	3	1	S. magellanicum tallos s/hojas	2	3	2	3
2	1	0	S. magellanicum Tallos c/hojas	1	0	0	1
1	0	0	S. magellanicum Tallos c/ramific	0	1	0	0
0	0	0	S. magellanicum Ramific.	0	0	0	0
0	0	0	S. fimbriatum Hojas de ramific.	0	0	0	0
5	8	1	S. falcatulum Hojas ramific.	0	14	0	0
0	0	0	Scorpidium revolvens	0	0	0	0
0	0	0	Dicranoloma Hojas	2	0	0	0
0	0	0	Dicranoloma Tallos c/hojas	0	0	0	0
0	0	0	Campylopus Hojas	0	0	0	0
0	0	0	Campylopus Tallos c/ hojas	0	0	0	0
0	0	0	Bryopsida indet.	0	0	0	0
0	0	0	Aff. Cephaloziella Tallo c/hojas	0	0	0	0
0	0	0	Aff. Cephaloziella Tallo s/hojas	3	0	0	0
0	0	0	Adelanthus aff. lindbergianus Tallo c/hojas	0	0	0	0
0	0	0	Blepharidophyllum densifolium Tallo c/hojas	0	0	0	0
3	11	7	Raíces	2	6	7	8
0	0	1	Vascular Leñoso	0	0	0	0
0	1	2	Vascular Herbáceo	0	1	0	1
0	0	0	Dicotiledoneas	0	0	1	0
0	0	0	Empetrum	0	0	0	0
0	0	0	Semillas	0	0	0	0
0	0	0	Donatia	0	0	0	0
0	0	0	Líquenes	0	0	0	0
0	0	0	Characeae	0	0	0	0
0	0	0	Carbones	0	0	1	0
1	1	1	Invertebrados	1	0	2	0

<b>700</b>	<b>724</b>	<b>750</b>	<b>774</b>	<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>800</b>	<b>824</b>	<b>850</b>
2	1	5	0	S. magellanicum Hojas enteras	5	0	6
9	13	7	0	S. magellanicum Hojas rotas	12	5	7
0	0	0	0	S. magellanicum Hojas en coma	0	0	1
0	0	1	0	S. magellanicum Hojas eje principal	0	0	1
0	0	0	0	S. magellanicum tallos s/hojas	0	0	1
0	0	1	0	S. magellanicum Tallos c/hojas	0	0	0
0	0	0	0	S. magellanicum Tallos c/ramific	0	0	0
0	0	0	0	S. magellanicum Ramific.	0	0	0
0	0	0	0	S. fimbriatum Hojas de ramific.	0	0	0
1	0	0	0	S. falcatulum Hojas ramific.	1	0	0
0	0	0	0	Scorpidium revolvens	0	0	0
6	0	1	0	Dicranoloma Hojas	0	0	0
0	0	0	0	Dicranoloma Tallos c/hojas	0	0	0
0	0	0	0	Campylopus Hojas	0	0	0
0	0	0	0	Campylopus Tallos c/ hojas	0	0	0
0	0	0	0	Bryopsida indet.	0	0	0
0	0	0	0	Aff. Cephaloziella Tallo c/hojas	0	0	0
0	0	0	0	Aff. Cephaloziella Tallo s/hojas	0	0	0
0	0	0	0	Adelanthus aff. lindbergianus Tallo c/hojas	0	0	0
0	0	0	0	Blepharidophyllum densifolium Tallo c/hojas	0	0	0
24	8	12	24	Raíces	8	9	9
2	3	0	0	Vascular Leñoso	0	1	2
2	3	0	1	Vascular Herbáceo	9	0	0
0	0	0	0	Dicotiledoneas	0	0	1
0	0	0	0	Empetrum	0	0	0
0	0	0	0	Semillas	0	0	0
0	0	0	0	Donatia	0	0	0
0	0	0	0	Líquenes	0	0	0
0	0	0	0	Characeae	0	0	0
1	0	1	1	Carbones	1	2	0
2	0	0	4	Invertebrados	3	3	1

<b>874</b>	<b>900</b>	<b>924</b>	<b>950</b>	<b>959</b>	<b>Taxón / Morfotipo</b>	<b>974</b>	<b>994</b>
12	2	13	0	3	<i>S. magellanicum</i> Hojas enteras	0	0
11	13	11	0	10	<i>S. magellanicum</i> Hojas rotas	0	0
0	0	0	0	0	<i>S. magellanicum</i> Hojas en coma	0	0
1	1	1	0	0	<i>S. magellanicum</i> Hojas eje principal	0	0
6	3	0	0	0	<i>S. magellanicum</i> tallos s/hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>S. magellanicum</i> Tallos c/hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>S. magellanicum</i> Tallos c/ramific	0	0
0	0	1	0	0	<i>S. magellanicum</i> Ramific.	0	0
0	0	0	0	0	<i>S. fimbriatum</i> Hojas de ramific.	0	0
0	0	0	0	0	<i>S. falcatulum</i> Hojas ramific.	0	0
0	0	0	0	0	<i>Scorpidium revolvens</i>	0	2
0	0	0	0	0	<i>Dicranoloma</i> Hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>Dicranoloma</i> Tallos c/hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>Campylopus</i> Hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>Campylopus</i> Tallos c/ hojas	0	0
1	0	0	0	0	Bryopsida indet.	0	0
0	0	0	0	0	Aff. <i>Cephaloziella</i> Tallo c/hojas	0	0
0	0	0	0	0	Aff. <i>Cephaloziella</i> Tallo s/hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>Adelanthus aff. lindbergianus</i> Tallo c/hojas	0	0
0	0	0	0	0	<i>Blepharidophyllum densifolium</i> Tallo c/hojas	0	0
13	22	5	11	6	Raíces	6	14
1	4	5	0	0	Vascular Leñoso	0	0
0	0	0	2	1	Vascular Herbáceo	0	0
2	0	1	0	0	Dicotiledoneas	0	1
0	0	0	0	0	<i>Empetrum</i>	0	1
0	0	0	0	0	Semillas	0	1
0	0	0	0	0	<i>Donatia</i>	0	0
0	0	0	0	0	Líquenes	0	0
0	0	0	0	0	Characeae	0	0
1	1	0	5	8	Carbones	9	1
1	1	4	2	0	Invertebrados	3	2

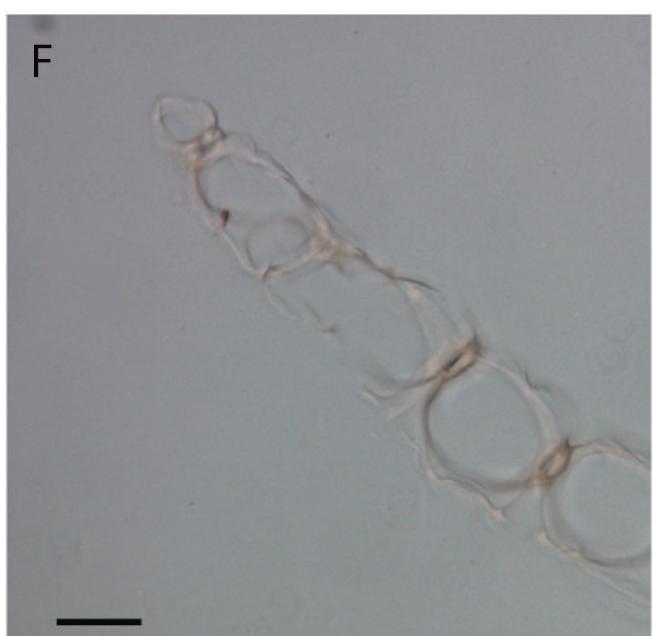
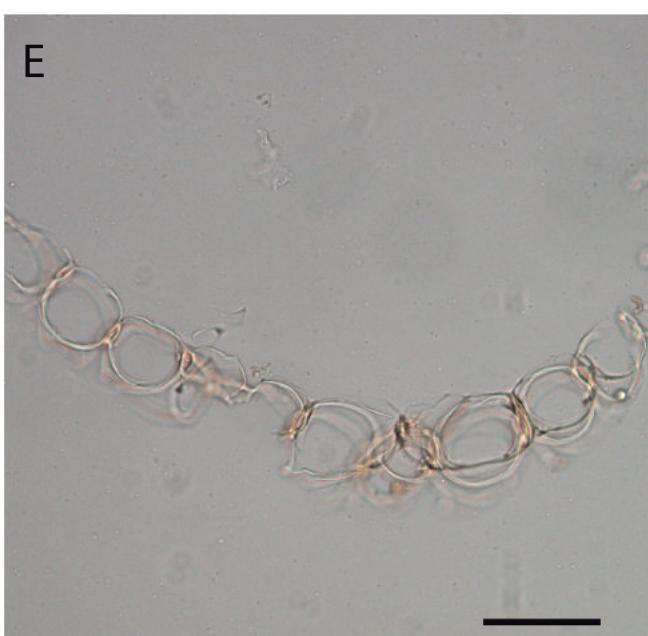
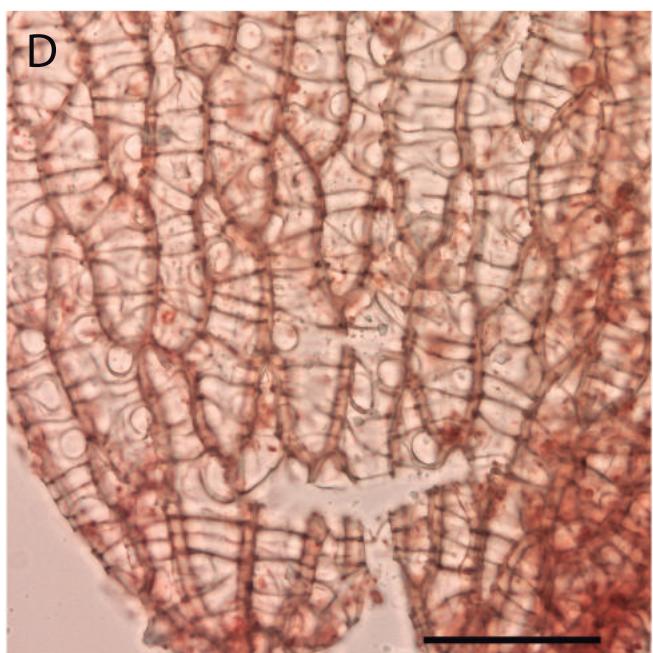
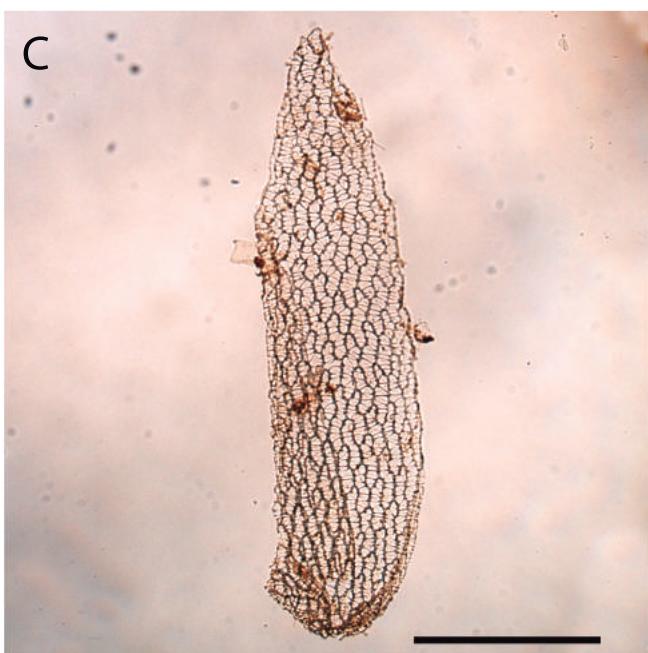
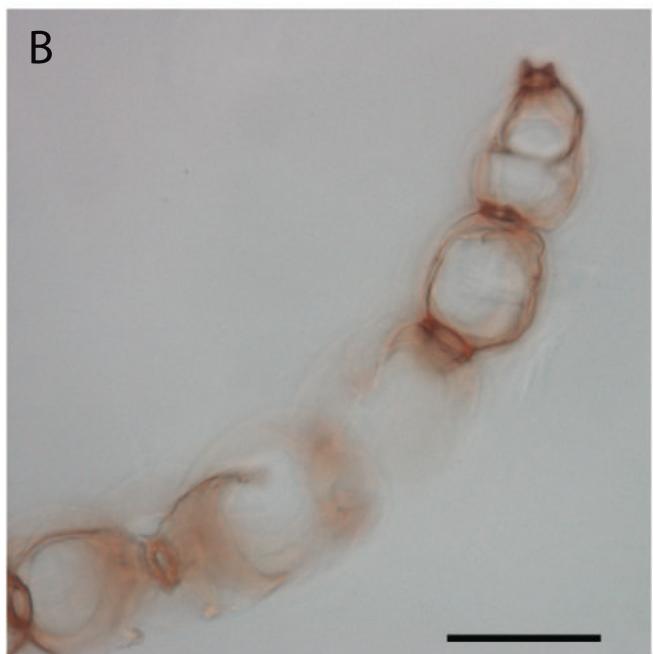
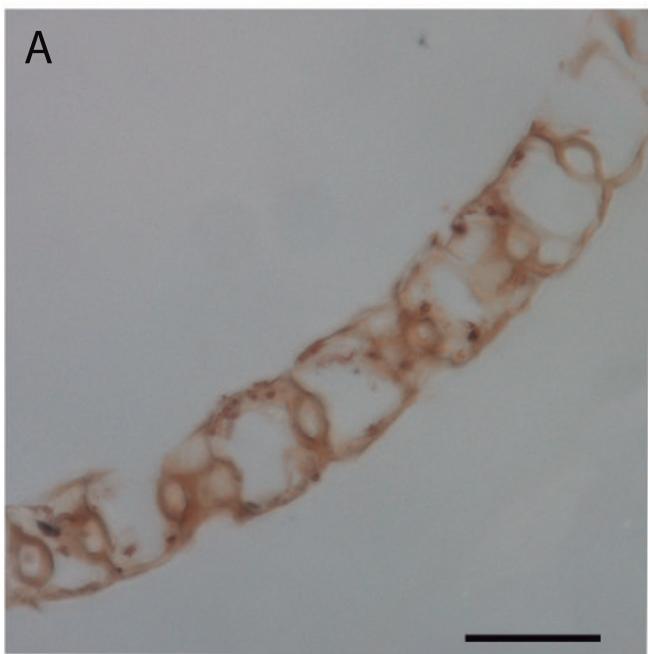
## Lámina 1

Fig. 1A-1F. *Sphagnum magellanicum*. **A.** Sección transversal del tallo (escala: 200 $\mu$ m). **B.** Hoja de eje principal (escala: 500 $\mu$ m). **C.** Aspecto general de ramificaciones (escala: 500 $\mu$ m). **D.** Sección transversal de ramificación (escala: 50  $\mu$ m). **E.** Hoja de ramificación (escala: 500 $\mu$ m). **F.** Detalle de células de la lámina (escala: 20  $\mu$ m).



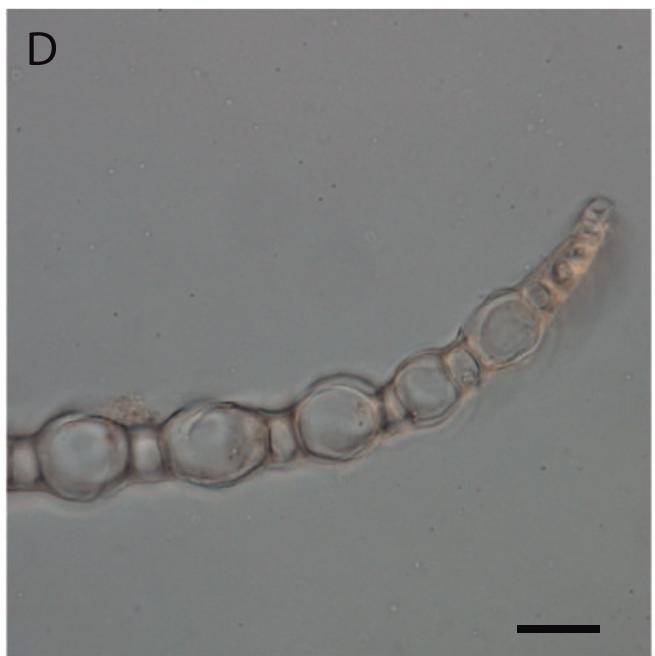
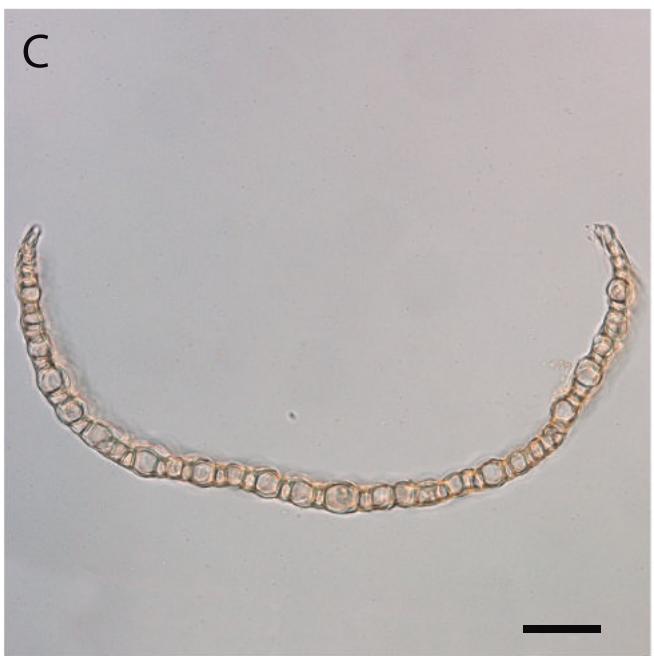
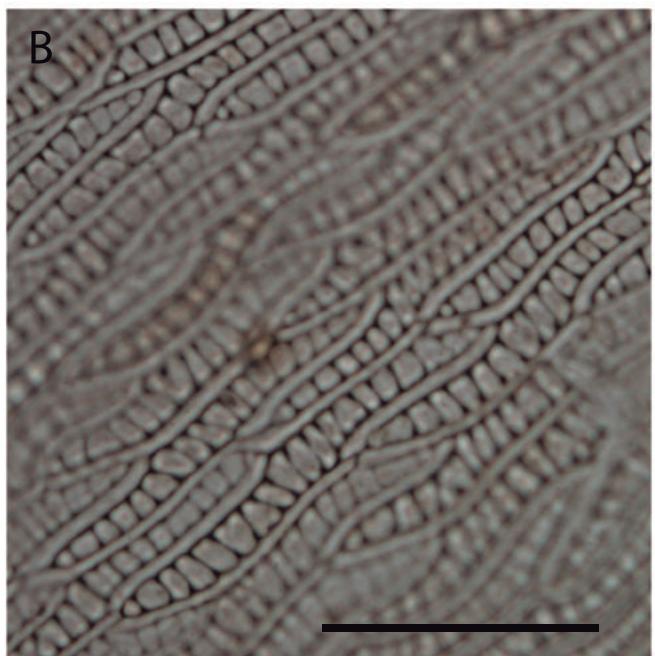
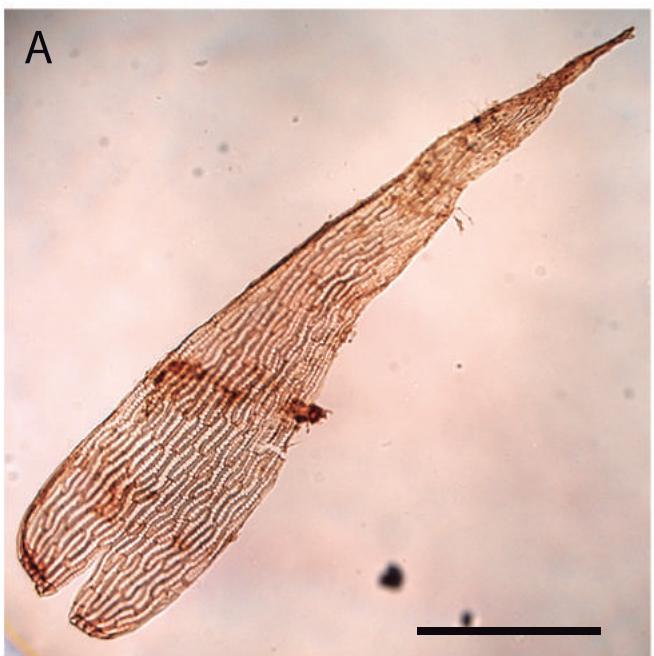
## Lámina 2

Fig. 2A-2F. **A-B.** *Sphagnum magellanicum*. **C-F.** *Sphagnum fimbriatum*. **A.** Sección transversal de lámina de ramificaciones (escala: 20  $\mu\text{m}$ ). **B.** Sección transversal de parte marginal de la lámina (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja de ramificación (escala: 500 $\mu\text{m}$ ). **D.** Detalle de células de la lámina (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **E.** Sección transversal de lámina de ramificaciones (escala: 50 $\mu\text{m}$ ). **F.** Sección transversal de parte marginal de la lámina (escala: 50  $\mu\text{m}$ ).



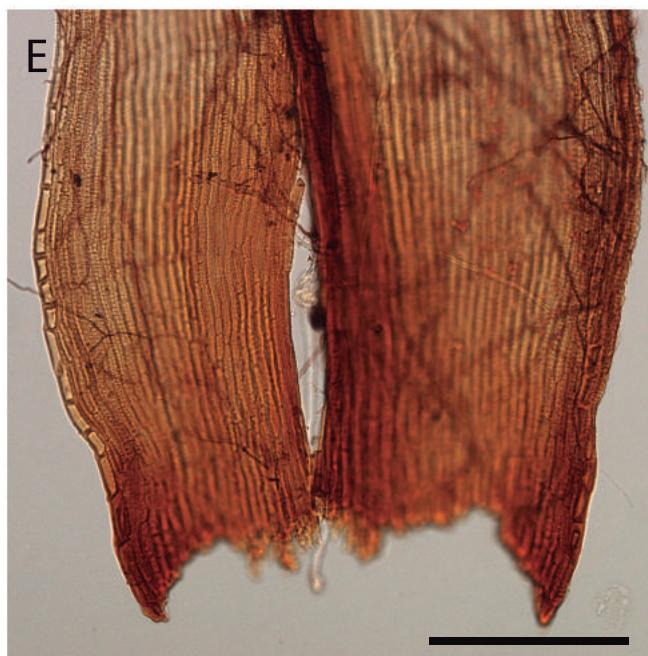
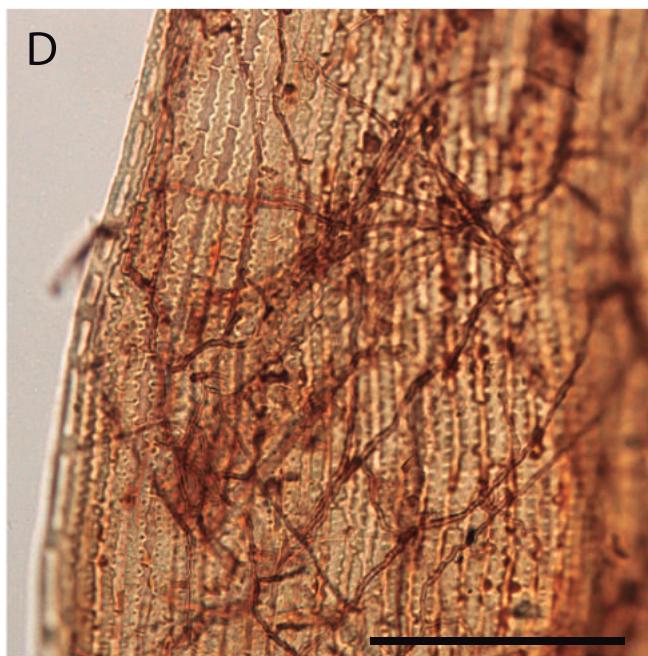
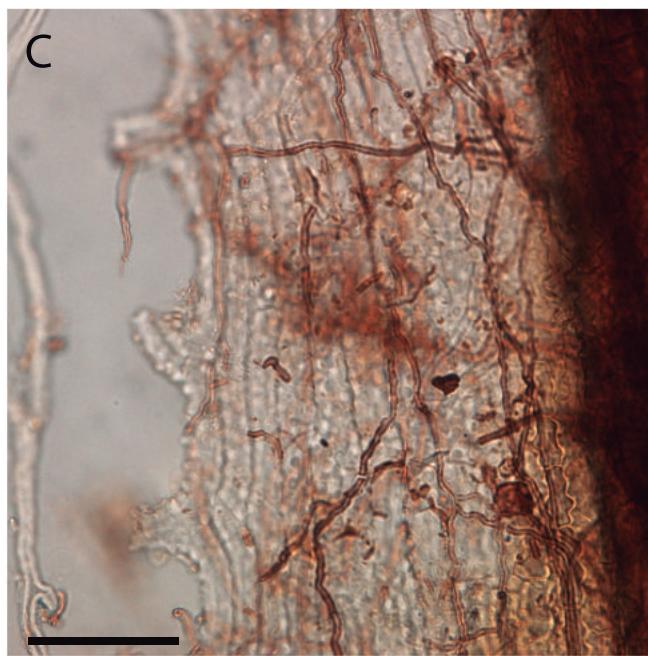
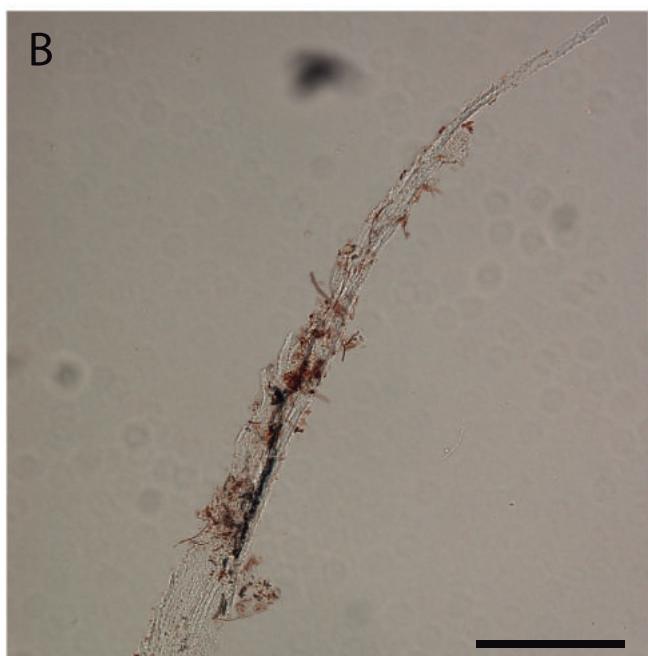
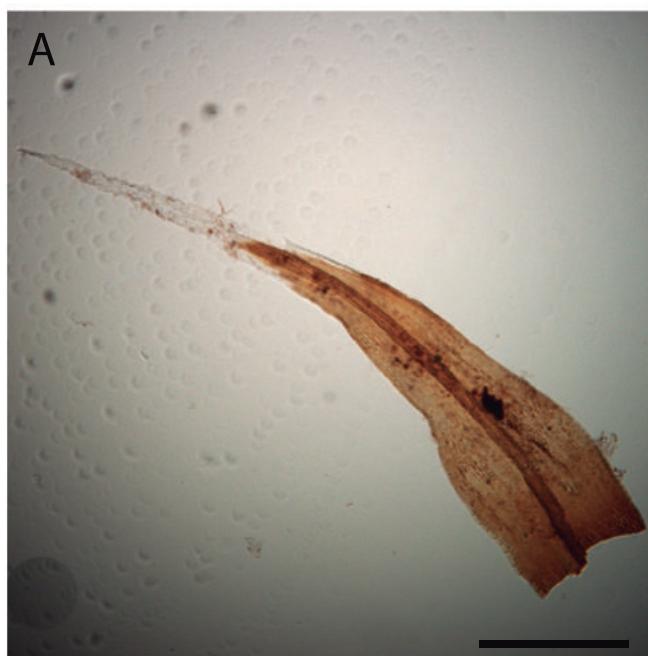
### **Lámina 3**

Fig. 3A-3D. *Sphagnum falcatulum*. **A.** Hoja de eje principal (escala: 500 $\mu$ m). **B.** Detalle de células de la lámina (escala: 50  $\mu$ m). **C.** Sección transversal de lámina de hoja de ramificaciones (escala: 50  $\mu$ m). **D.** Sección transversal de parte marginal de la lámina (escala: 20  $\mu$ m).



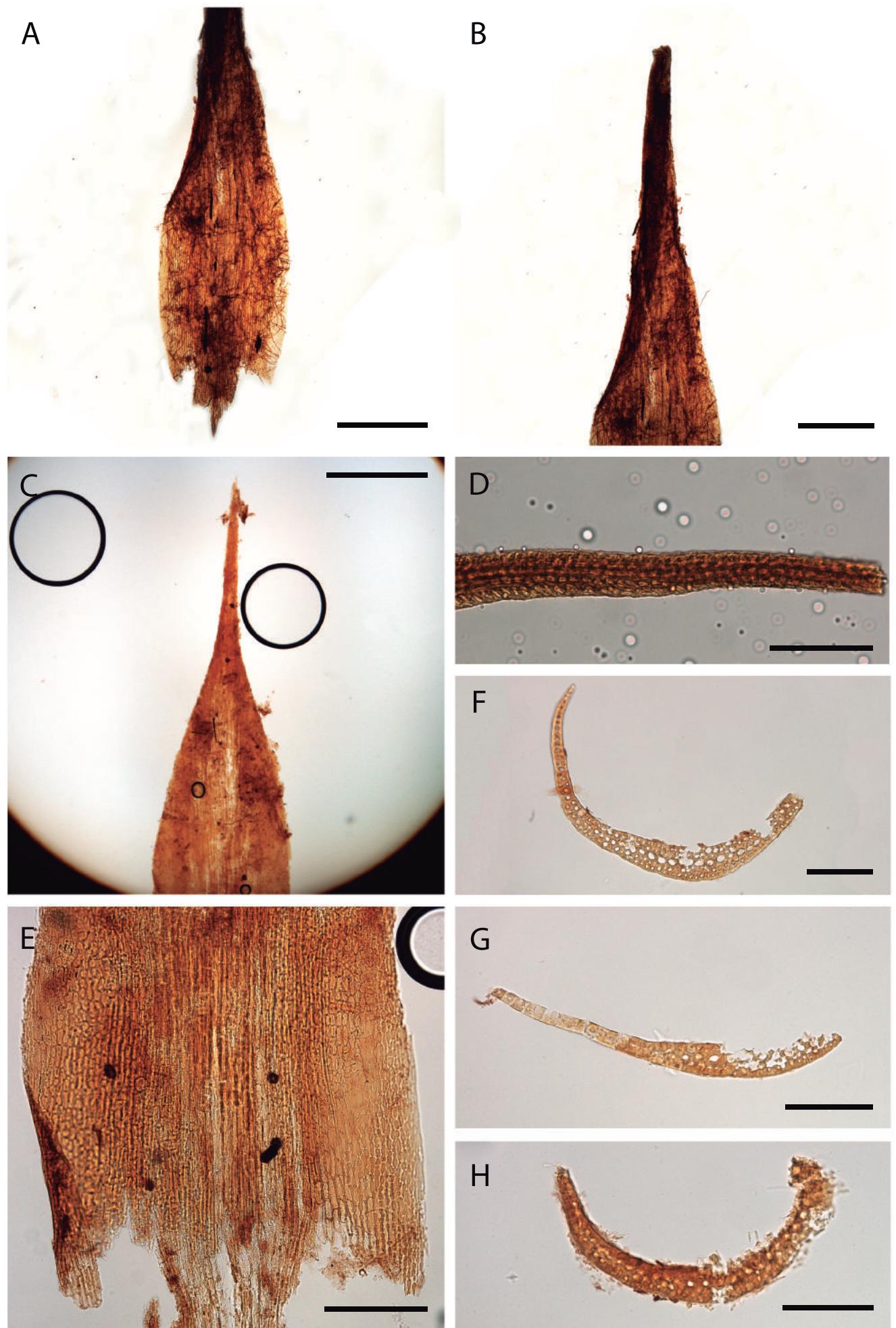
#### **Lámina 4**

Fig. 4A-4E. *Racomitrium geronticum*. **A.** Hoja de eje principal (escala: 500 $\mu$ m). **B.** Detalle de pelo hialino con dientes y papilas (escala: 200 $\mu$ m). **C.** Dientes del margen de la lámina en parte media de la hoja (escala: 100 $\mu$ m). **D.** Detalle de células de la lámina, parte media de la hoja (escala: 200 $\mu$ m). **E.** Detalle de células de la lámina de la base (escala: 200 $\mu$ m).



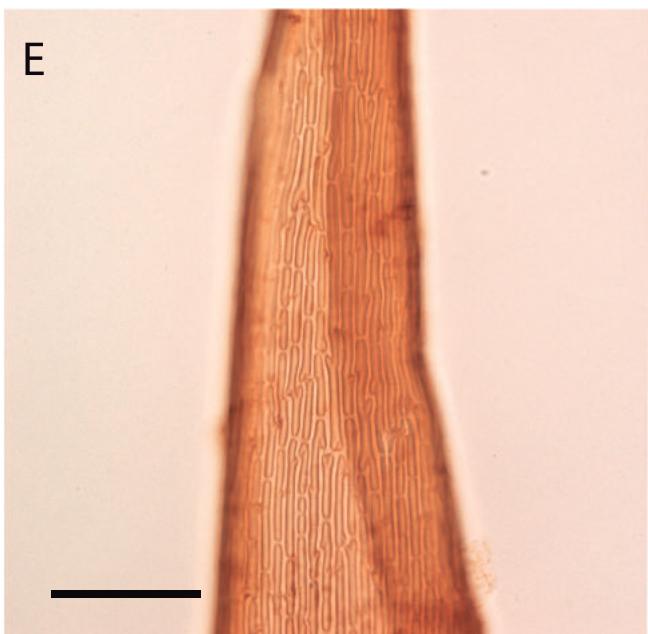
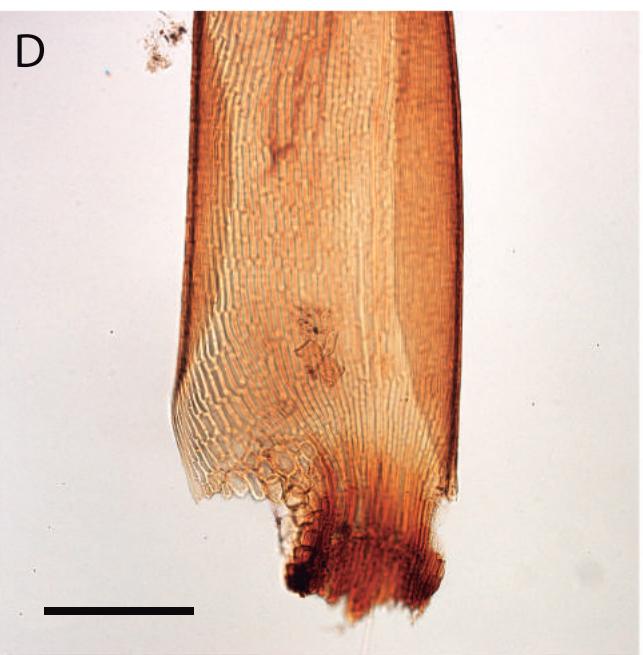
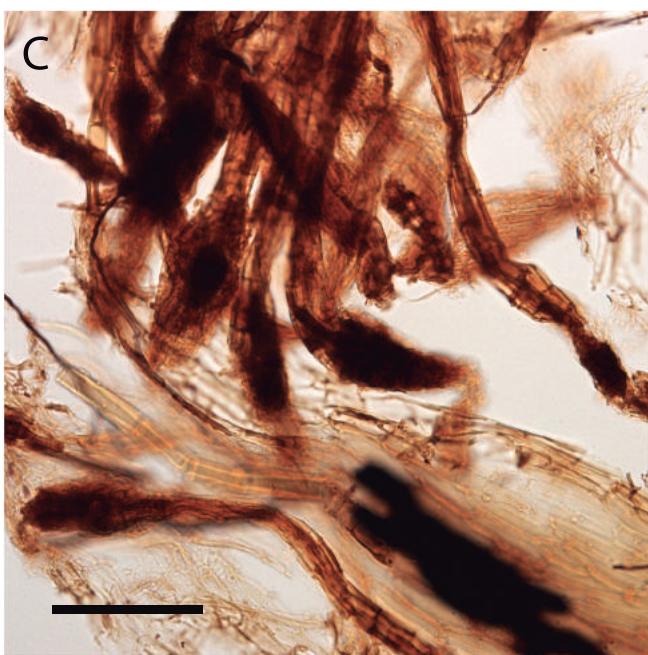
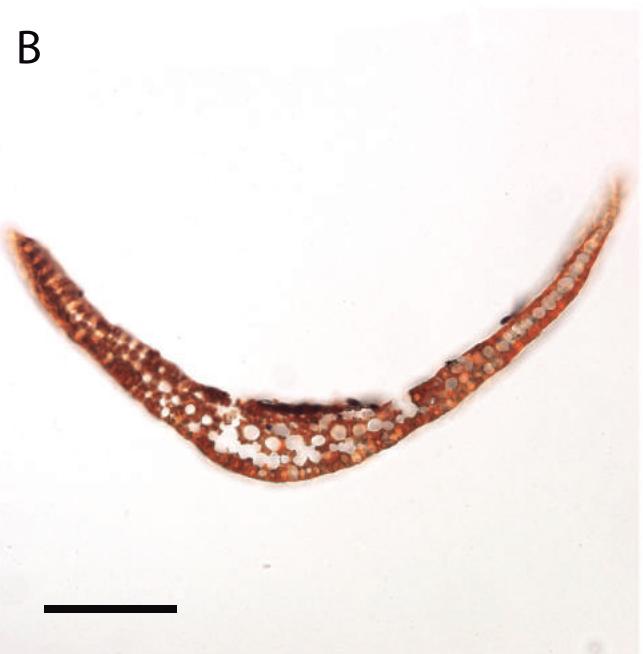
## Lámina 5

Fig. 5A-5-H. *Campylopus* sp. **A.** Hoja, parte basal y media (escala: 500 $\mu$ m). **B.** Hoja, parte apical (escala: 500 $\mu$ m). **C.** Hoja, parte media/apical (escala: 500 $\mu$ m). **D.** Detalle parte apical de la hoja (súbula) (escala: 100 $\mu$ m). **E.** Hoja, parte basal (escala: 200 $\mu$ m). **F-G-H.** Secciones transversales de hojas a diferentes alturas (de más basal a más distal) (escala: 100 $\mu$ m).



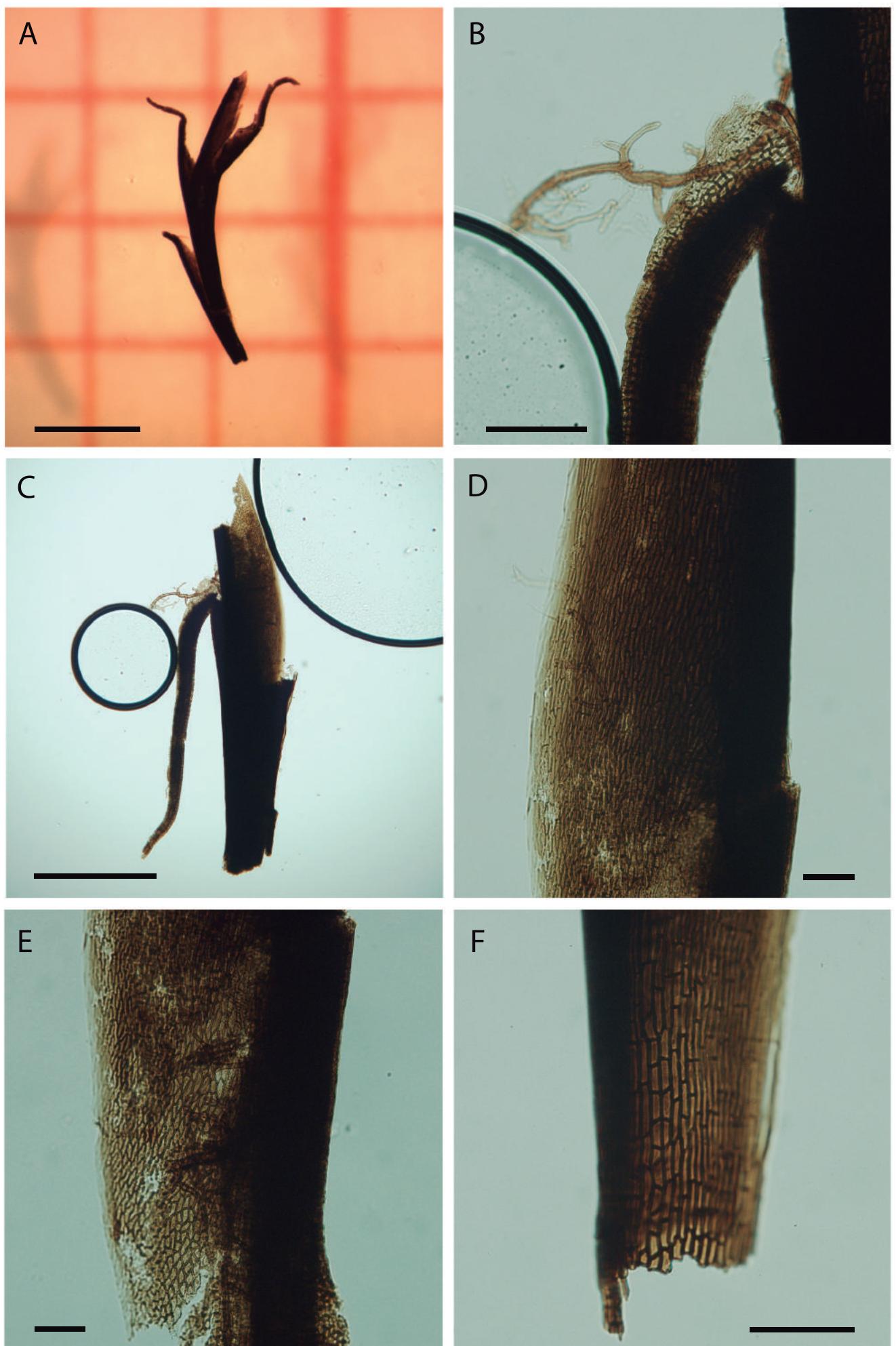
## Lámina 6

Fig. 6A-6F. **A-C.** *Campylopus* sp. **D-F.** *Dicranoloma* sp. **A.** Hoja periquecial (escala: 500 µm). **B.** Hoja periquecial, sección transversal de la lámina (escala: 100 µm). **C.** Arquegonios. **D.** Hoja, parte basal (escala: 200 µm). **E.** Hoja, parte media/media-distal (escala: 100 µm). **F.** Sección transversal de la lámina (escala: 50 µm).



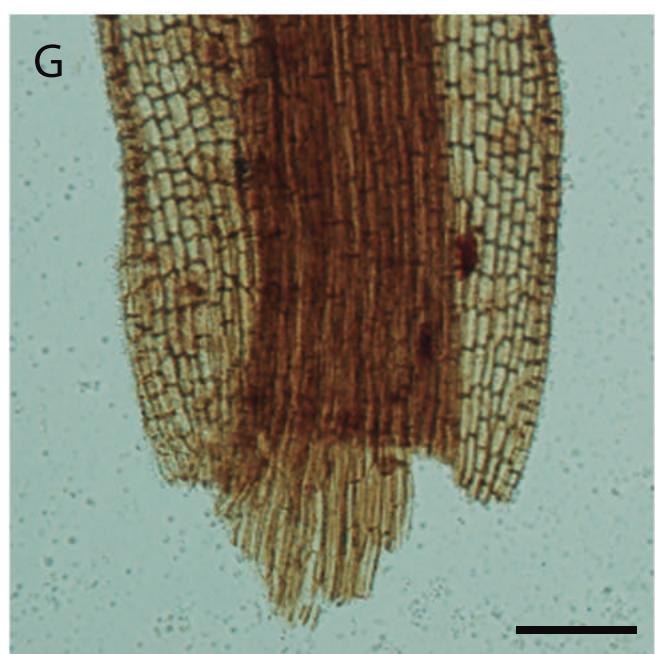
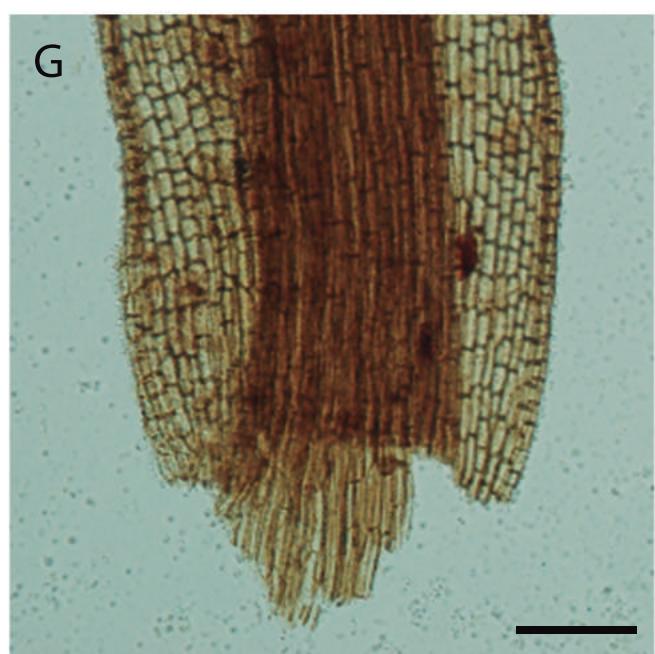
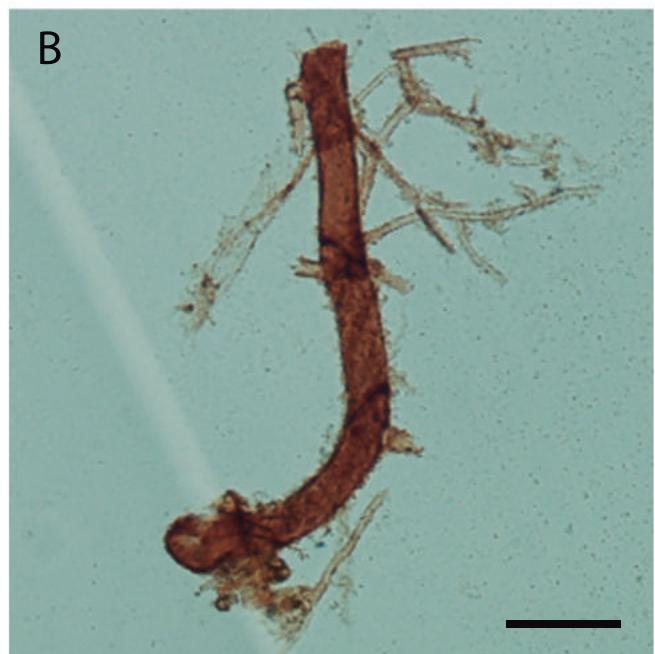
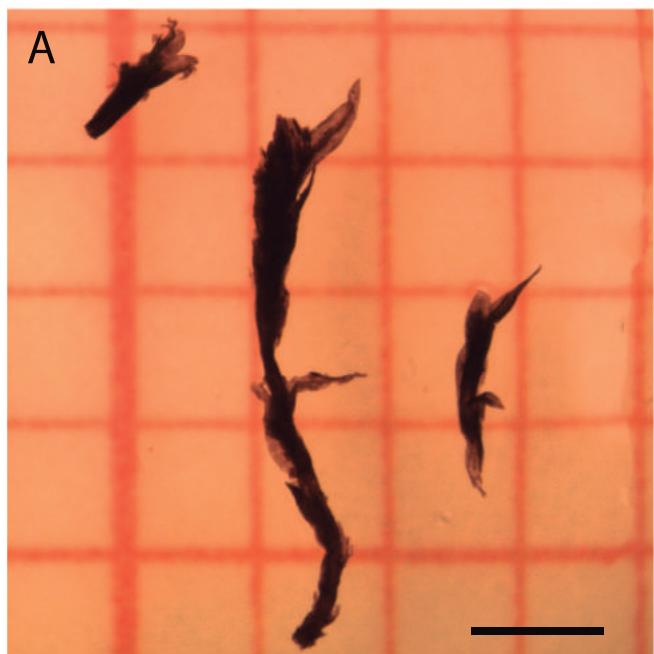
### **Lámina 7**

Fig. 7A-7F. *Distichium* sp. **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 1000  $\mu\text{m}$ ). **B.** Rizoides (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **D.** Células de la lámina mediales (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **E- F.** Células de la lámina basales (escala: 50  $\mu\text{m}$ ).



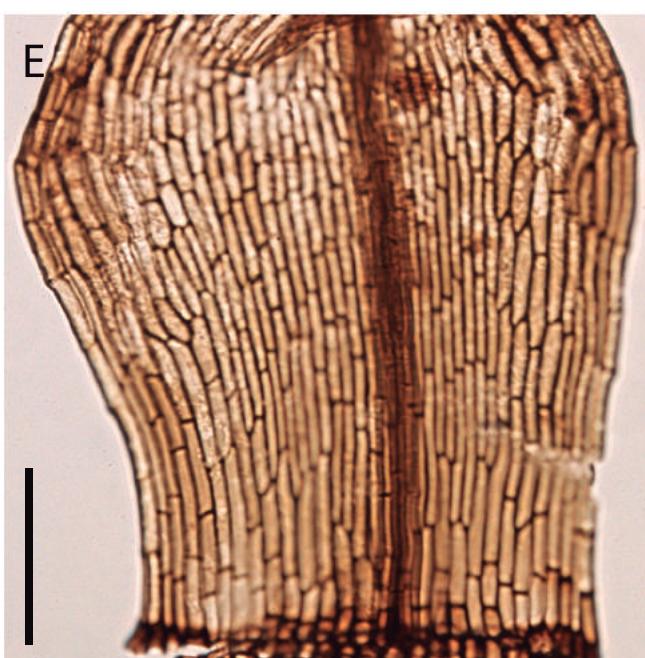
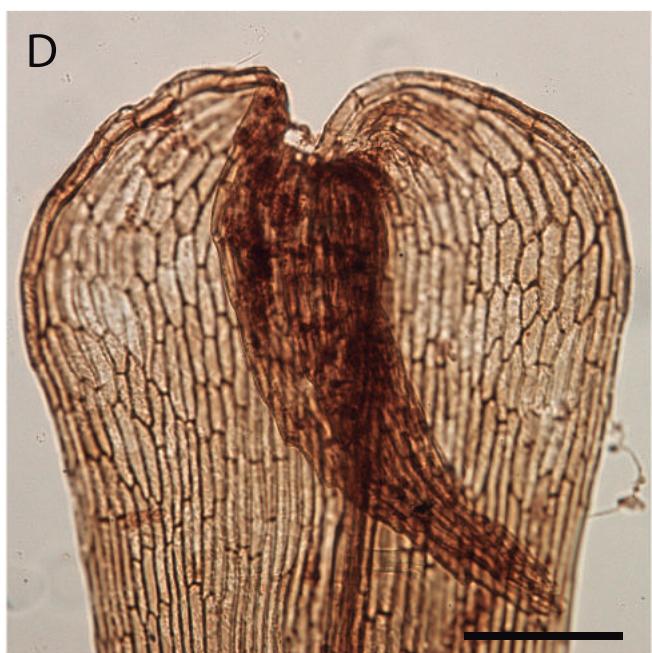
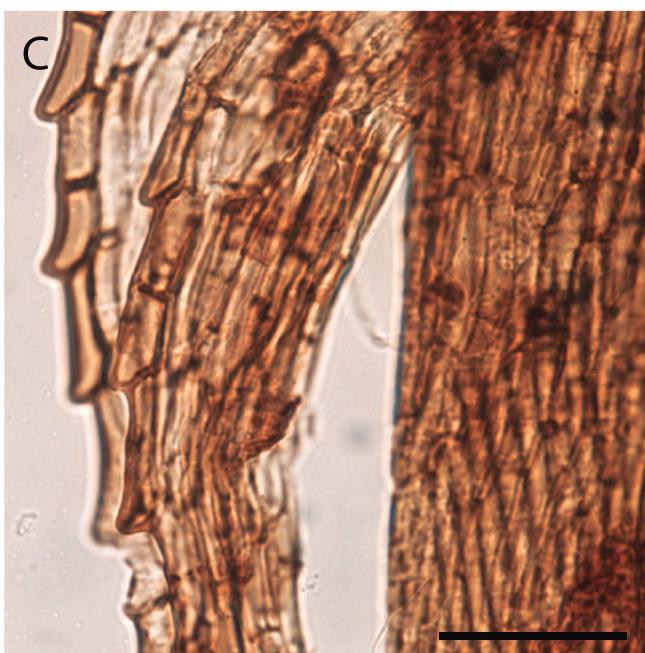
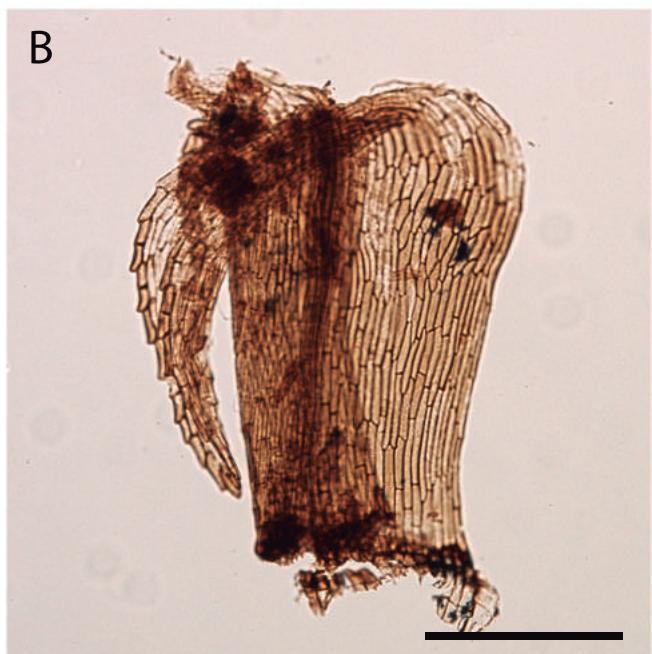
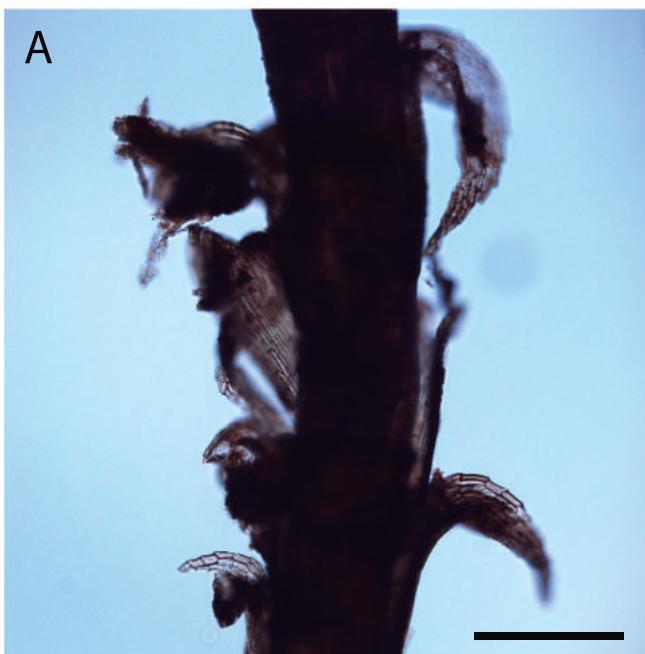
## Lámina 8

Fig. 8A-8G. *Meesia uliginosa* **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 1000  $\mu\text{m}$ ). **B.** Rizoides (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **D.** Hoja, parte distal, costa subpercurrente (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **E.** Hoja en sección transversal, más distal (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **F.** Hoja en sección transversal, más basal (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **G.** Células de la lámina basales (escala: 100  $\mu\text{m}$ ).



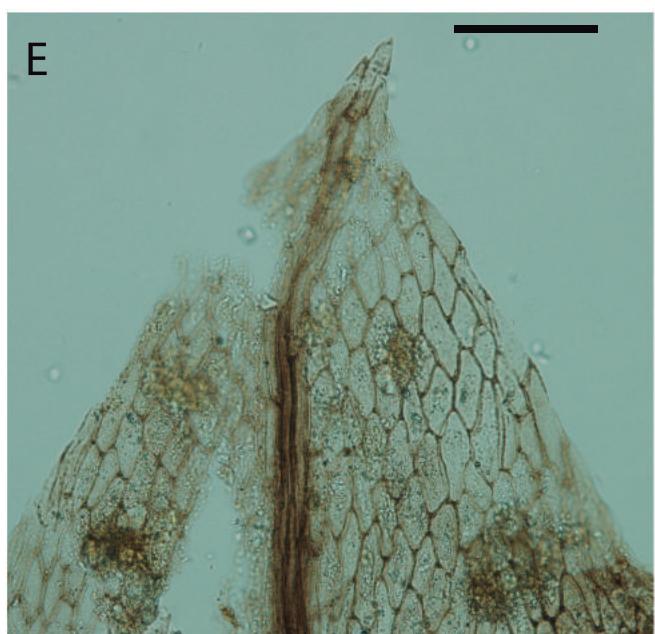
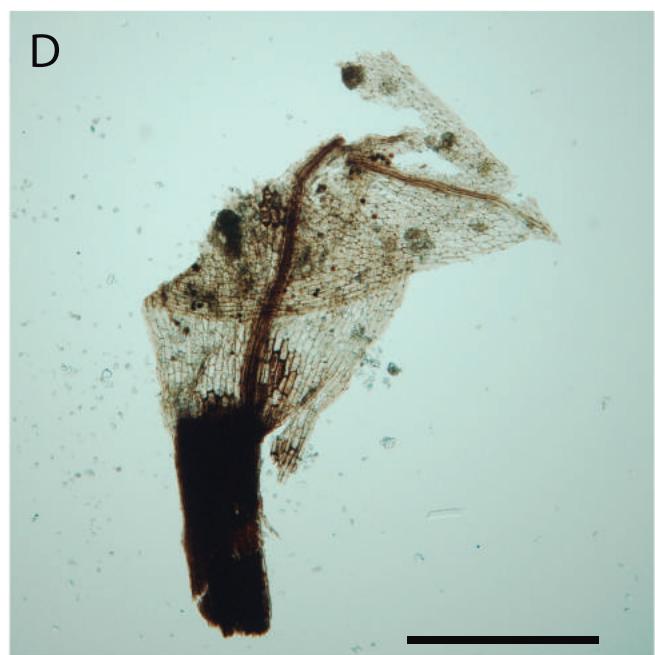
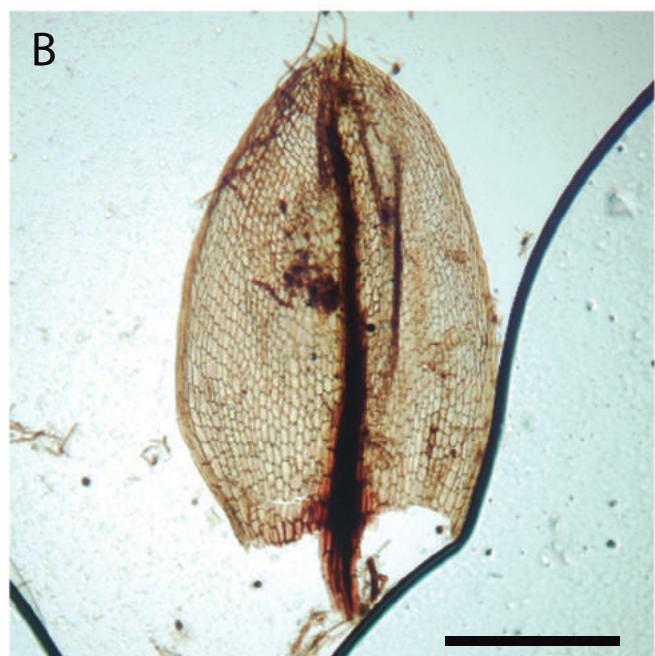
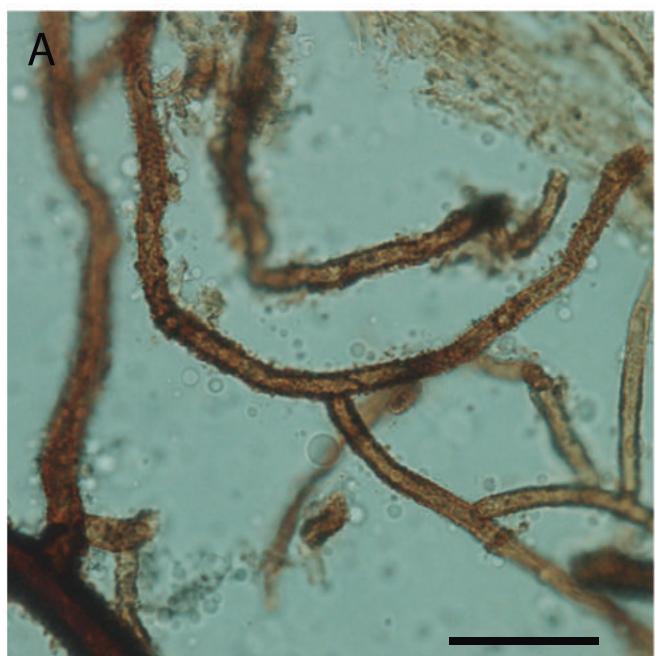
### **Lámina 9**

Fig. 9A-9E. *Neomeesia paludella*. **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 200  $\mu\text{m}$ ). **B.** Hoja (escala: 200  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja, detalle del margen serrulado (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **D.** Hoja, detalle células de la lámina (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **E.** Hoja, detalle células de la lámina basales (escala: 100  $\mu\text{m}$ ).



## Lámina 10

Fig. 10A-10. *Bryum pseudotriquetrum*. **A.** Rizoides (submuestra HB-627) (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **B.** Hoja (hoja01-submuestra HB-627) (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja (hoja04-submuestra HB-627) (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **D.** Hoja (hoja03-submuestra HB-677) (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **E.** Detalle de células distales de la hoja (hoja04-submuestra HB-677) (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **F.** Detalle de células distales de la hoja (hoja01-submuestra HB-627) (escala: 200  $\mu\text{m}$ ).



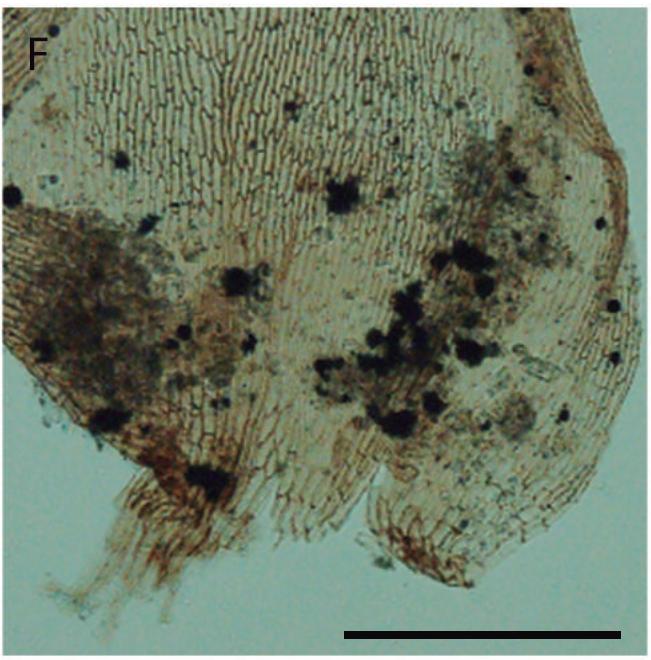
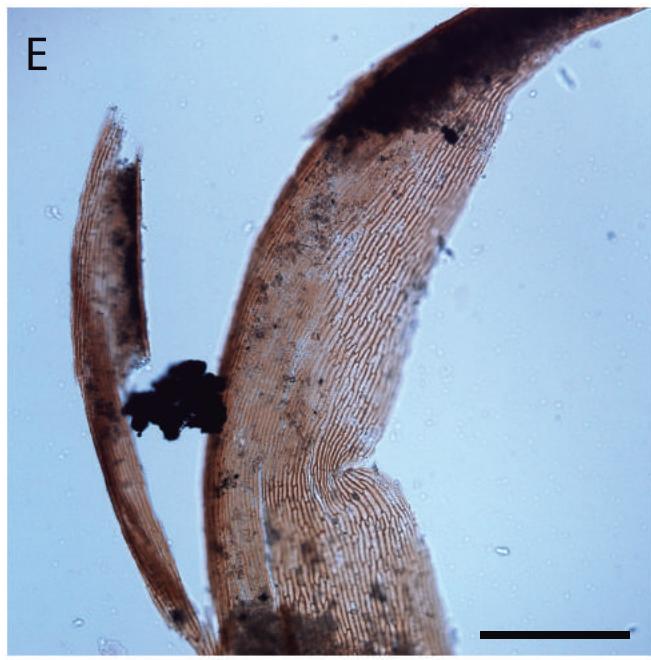
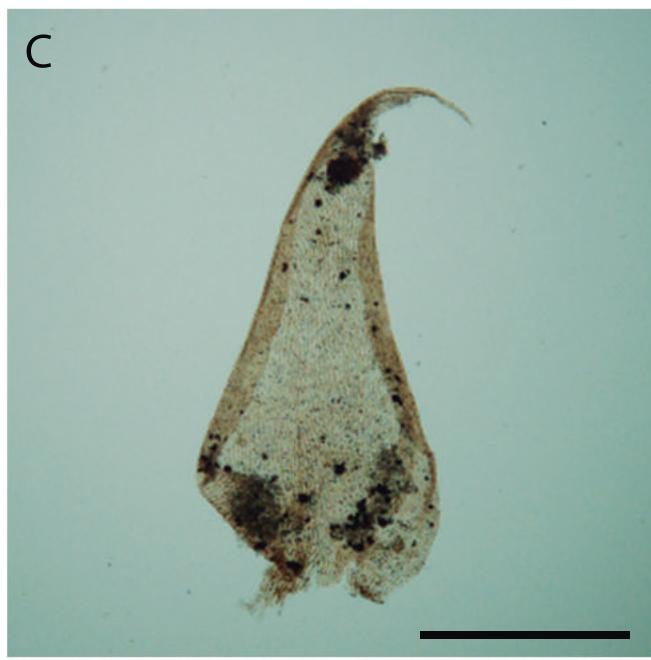
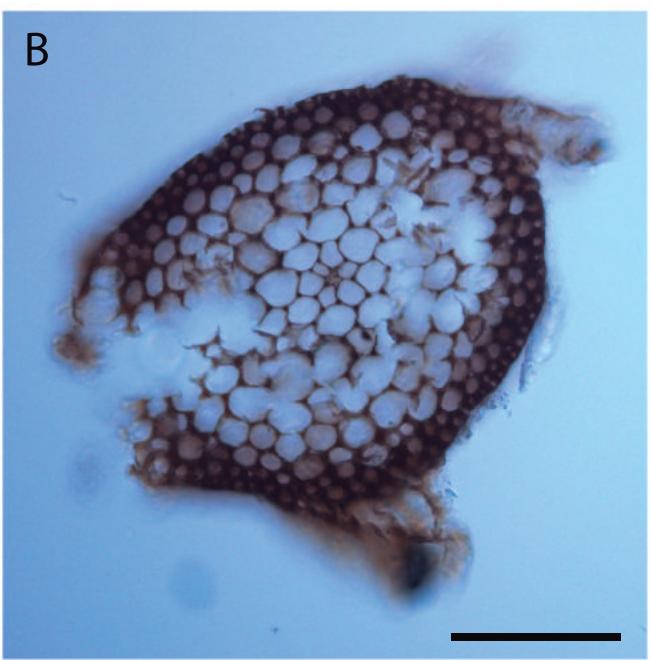
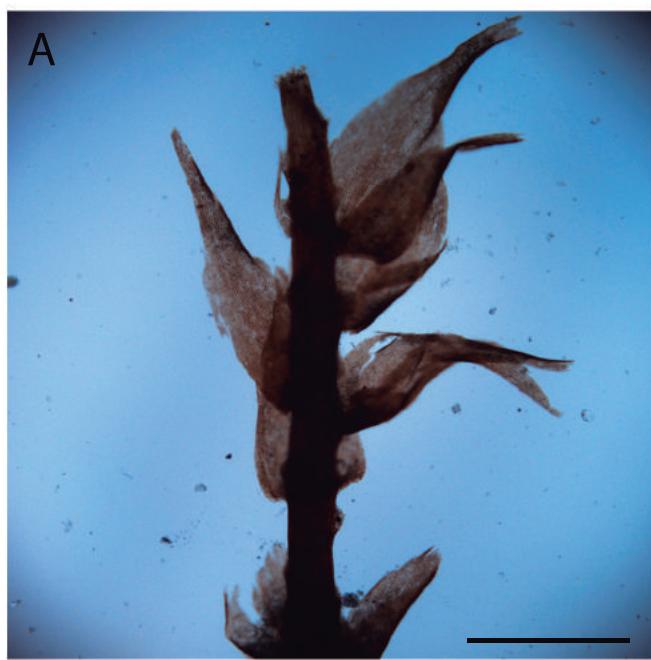
### **Lámina 11**

Fig. 11A-11F. *Plagiothecium* sp. **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 500 µm). **B.** Sección transversal del tallo (escala: 50 µm). **C.** Hoja (escala: 250 µm). **D.** Detalle de la lámina en parte basal (escala: 200 µm). **E.** Detalle de células mediales de la lámina (escala: 100 µm). **F.** Detalle de células apicales de la lámina (escala: 100 µm).



## Lámina 12

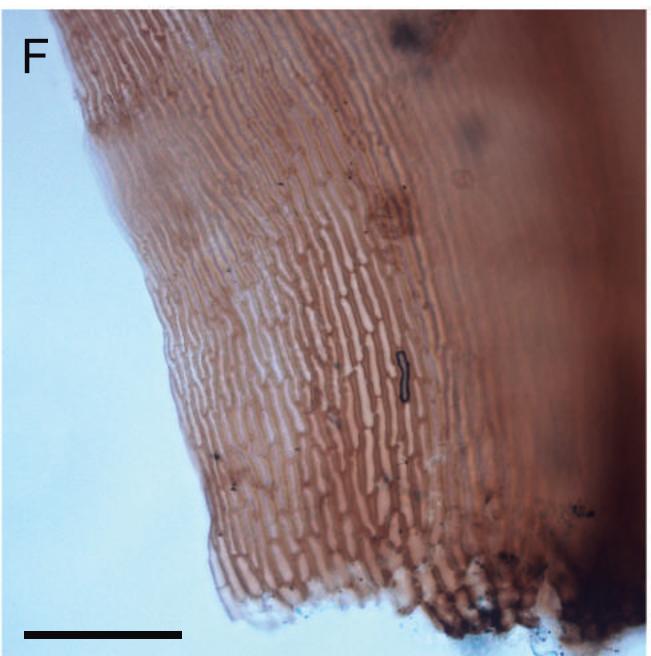
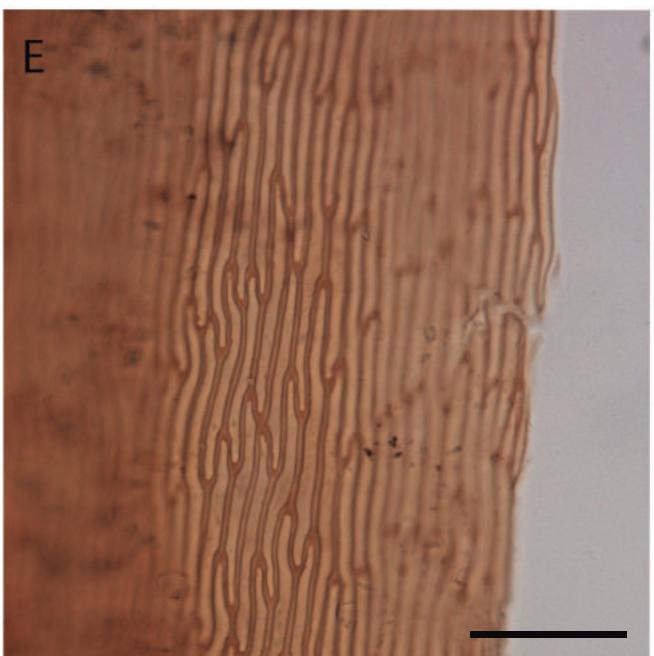
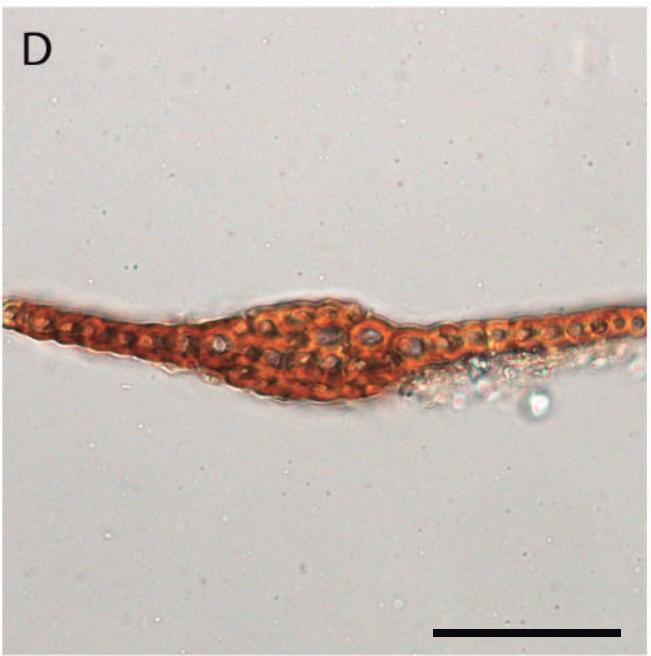
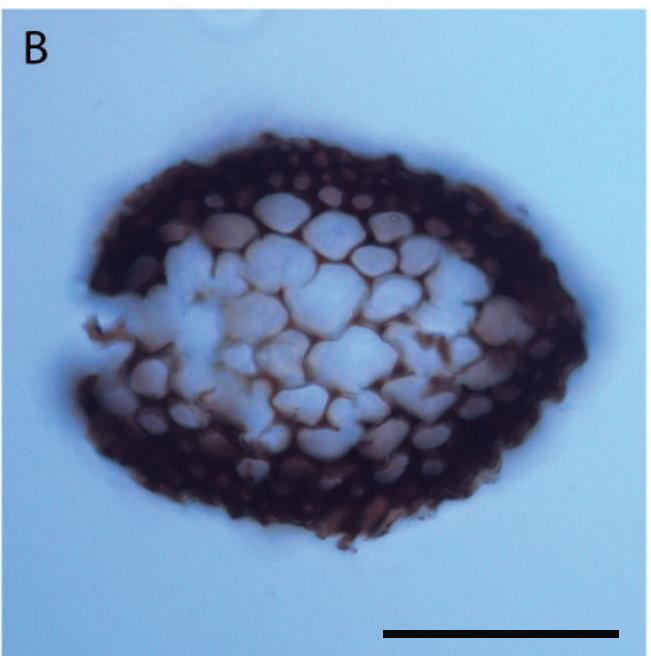
Fig. 12A-12E. *Isopterygiopsis* sp. **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 500 µm). **B.** Sección transversal del tallo (escala: 100 µm). **C.** Hoja (escala: 500 µm). **D.** Detalle de la costa doble y corta (escala: 200 µm). **E.** Detalle de células mediales de la lámina (escala: 200 µm). **F.** Detalle de células de la base de la lámina (escala: 200 µm).



### **Lámina 13**

Fig. 13A-13F. *Scorpidium revolvens*. Aspecto general, tallo con hojas (escala: 500  $\mu\text{m}$ ).

**B.** Sección transversal del tallo (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **C.** Hoja (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **D.** Lámina en sección transversal del (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **E.** Detalle de las células de la lámina (escala: 50  $\mu\text{m}$ ). **F.** Detalle de células basales de la lámina (escala: 100  $\mu\text{m}$ ).



#### Lámina 14

Fig. 14A-14F. **A-B.** *Adelanthus* aff. *lindenbergianus*. **C-D.** aff. *Cephaloziella*. **E-F.** *Blepharidophyllum densifolium*. **A.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 500  $\mu\text{m}$ ). **B.** Detalle de las células de la lámina (escala: 100  $\mu\text{m}$ ). **C.** Aspecto general, tallo sin hojas (escala: 200  $\mu\text{m}$ ). **D.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 200  $\mu\text{m}$ ). **E.** Aspecto general, tallo con hojas (escala: 250  $\mu\text{m}$ ). **B.** Detalle de las células de la lámina (escala: 100  $\mu\text{m}$ ).

