

Dinámica de la vegetación andina del lago Argentino (50° S, 72° O) desde el retiro de los glaciares (ca. 12.000 años cal AP)

*Gonzalo D. Sottile¹, Marcos E. Echeverría¹, Marcela S. Tonello¹, María A. Marcos¹,
Florencia P. Bamonte¹, Cecilia Rayó¹, María V. Mancini¹

¹ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Universidad Nacional de Mar del Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Laboratorio de Paleocología y Palinología, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

gonzalo_sottile@yahoo.com.ar; echeverriamarcos@hotmail.com; mtonello@mdp.edu.ar; mamacos@mdp.edu.ar; bamonte@mdp.edu.ar; ceciliarayo@yahoo.es; mvmancin@mdp.edu.ar

* Autor de correspondencia: gonzalo_sottile@yahoo.com.ar

RESUMEN. Los estudios paleoecológicos en la Patagonia brindan información de los cambios experimentados por la vegetación y el clima durante el Holoceno. La evolución climática de esta región ofrece una oportunidad única para el estudio de los posibles mecanismos e interacciones entre los agentes responsables de la variabilidad ambiental y los cambios en los ecosistemas. La dinámica de los ecosistemas boscosos está modulada por la ocurrencia de disturbios. Los incendios son uno de los disturbios más importantes en ecosistemas templados boscosos, y su estudio permite contrastar de manera independiente las inferencias sobre los cambios ocurridos en los ecosistemas. Además, en la Patagonia los cambios ambientales y de vegetación posglacial han sido en gran medida determinados por los cambios en la temperatura y la posición e intensidad de los vientos del oeste (*westerlies*). Con el objetivo de reconstruir los cambios en la vegetación y en los patrones de diversidad vegetal durante el Holoceno, en relación con la dinámica posglacial, a los disturbios naturales y antrópicos en la cuenca del lago Argentino, se analizó el contenido polínico y de partículas de carbón de una secuencia sedimentaria de la península Avellaneda (Argentina). La reconstrucción de la vegetación basada en el registro polínico fósil sugiere cambios no cíclicos en la diversidad vegetal durante el Holoceno. Las comunidades arbustivo-gaminosas frías, altamente diversas, que dominaron hasta el Holoceno Temprano, fueron desplazadas hacia pisos altitudinales mayores a lo largo del Holoceno y reemplazadas por estepas y bosques menos diversos. Por otro lado, el Holoceno Temprano y Medio se caracterizaron por tener oscilaciones de balance hídrico opuestos entre comunidades andinas y extrandinas desarrolladas entre los 48-50° S. Sin embargo, los períodos de mayor actividad de incendios ocurren en forma sincrónica en ambos tipos de comunidades ubicadas al este de los Andes. El Holoceno Tardío se caracteriza por presentar indicadores con señales diversas dependiendo de la ubicación geográfica de los registros paleoecológicos. Por último, el estudio detallado de la representación polínica actual a lo largo del gradiente de vegetación altitudinal, permitió describir y evaluar las relaciones entre los conjuntos polínicos y la vegetación, lo cual contribuyó a una mejor comprensión de los cambios encontrados en el registro polínico fósil.

Palabras clave: Holoceno, Patagonia, Polen, Historia de incendios, Paleocología.

ABSTRACT. Dynamics of the Andean vegetation of lake Argentino (50° S, 72° W) since glaciers retreat (ca. 12,000 cal years BP). Paleoecological studies in Patagonia provide information about vegetation and climate changes occurred during the Holocene. The climatic evolution of this region offers a unique opportunity to study the environmental variability as well as the ecosystem variations. The dynamic of the forest ecosystems is modulated by the occurrence of disturbances. Fires are one of the most important disturbances in temperate forest ecosystems, and its study allows contrasting independently about the changes experienced by ecosystems. In addition, in Patagonia, environmental and postglacial vegetation changes have been determined by variations in the temperature and westerlies winds. In order to reconstruct changes experienced by the forest ecosystem and patterns of plant diversity during the Holocene, in relation to Postglacial dynamics, natural and anthropic disturbances in the Lake Argentino, pollen and charcoal were studied in a sedimentary sequence at Península Avellaneda. Pollen assemblages suggest non-cyclic changes in plant diversity during the Holocene. The highly diverse cold grass-shrub communities dominated the area up to the Early Holocene, when they were displaced upland by less diverse forest and steppes. Also, The Early and Mid-Holocene was characterized by opposite variations of hydric balance between Andean and extra-andean plant communities present between 48° and 50° S, whereas fire activity occurs synchronously between forest (Andean) and steppe communities (Extra-andean). Late Holocene is characterized by different proxy signals depending on the geographical location of the paleoecological records. To conclude, this work provides a better understanding of the fossil pollen record by its comparison with modern surface pollen samples along an altitudinal vegetation gradient.

Keywords: Holocene, Patagonia, Pollen, Fire history, Paleoecology.

1. Introducción

El clima y el régimen de disturbios son dos de los principales agentes que afectan de manera diferencial la coexistencia del conjunto de especies que conforman un determinado ecosistema (Wilson, 2011) y por lo tanto representan agentes fundamentales que modulan su dinámica. En general, los estudios ecológicos, que se extienden a decenas de años, no permiten detectar forzantes que operan sobre la variabilidad de los ecosistemas a una escala temporal mayor (cientos o miles de años). El estudio de registros fósiles provee información acerca de la dinámica de las especies y sus interacciones con el ambiente a diferentes escalas espacio-temporales.

La ubicación latitudinal de la porción austral de Sudamérica y la disposición norte-sur de la cordillera de los Andes determinan la existencia de diferentes comunidades vegetales en un gradiente oeste-este de acuerdo con forzantes de índole climático y topográfico. La evolución climática de esta región durante el Holoceno ofrece una oportunidad única para el estudio de los posibles mecanismos e interacciones entre los agentes responsables de la variabilidad ambiental y de los cambios en los ecosistemas durante los últimos ca. 12.000 años cal AP. Numerosas investigaciones en la Patagonia austral y en la península Antártica han señalado la existencia de cambios considerables en la extensión de los glaciares, en la temperatura y en las precipitaciones durante los últimos 10.000 años (Bentley *et al.*, 2009; Tonello *et al.*, 2009; Massaferrero

y Larocque-Tobler, 2013; Strelin *et al.*, 2014; Kaplan *et al.*, 2016). La variabilidad climática de este periodo ha sido adjudicada a la ocurrencia de eventos asociados a diferentes escalas temporales y mecanismos de acción. Algunos están vinculados a fluctuaciones a escala milenial, como los patrones de radiación solar mediados por la forzante orbital (Renssen *et al.*, 2005), mientras que otros se encuentran vinculados preferentemente a cambios a menor escala, como por ejemplo la migración norte-sur del *Jet* subtropical, la intensificación/debilitamiento de los *westerlies* (Fletcher y Moreno, 2012; Kilian y Lamy, 2012), las variaciones en cuanto a intensidad y frecuencia de El Niño Oscilación del Sur (ENSO, Moy *et al.*, 2002) o la variabilidad de la Oscilación Anular del Sur (SAM, Villalba *et al.*, 2012). El derretimiento del conjunto de glaciares que conforman el Campo de Hielo Sur es una respuesta al aumento de la temperatura en el contexto del cambio climático global que se manifiesta en diferentes partes del mundo de diversas formas (Hoegh-Guldberg, 2018). Por el momento, los modelos de circulación general de la atmósfera (MCG) no proveen proyecciones regionales suficientemente precisas, y por eso los escenarios futuros de cambio climático para áreas de montaña de Sudamérica son altamente inciertos (Canziani y Díaz, 1997). Por consiguiente, el estudio y la integración de registros fósiles en áreas circundantes al Campo de Hielo Sur proveen información paleoecológica importante para avanzar en disminuir dichas incertidumbres. Además, su análisis permite entender los patrones

ecológicos actuales y generar predicciones acerca de la respuesta de la diversidad en los cambios ambientales del futuro y el uso antropogénico de la tierra. Entre los numerosos indicadores, el estudio de registros polínicos y de carbón vegetal sedimentario de cuencas lacustres, mallines y turberas ha sido fundamental para inferir los cambios que se han producido en los ecosistemas patagónicos durante el Cuaternario tardío. Sin embargo, la representación polínica de las comunidades vegetales de la Patagonia varía significativamente y es afectada por múltiples factores, como los síndromes de polinización de las especies que incluyen aspectos de la dispersión y producción polínica (Mancini *et al.*, 2018). Estas propiedades asociadas a las características de la cuenca de depositación modulan la representación del conjunto polínico fósil que se preserva en el depósito. Durante las últimas décadas se han realizado diferentes esfuerzos por comprender y calibrar la relación polen-vegetación en el ecotono bosque-estepa de la Patagonia y en diferentes estepas de la Patagonia extrandina (*e.g.*, Mancini *et al.*, 2012; Bamonte *et al.*, 2015; Echeverría *et al.*, 2014). Sin embargo, la relación polen-vegetación de las comunidades vegetales del límite superior del bosque y la estepa altoandina ha sido poco estudiada. Páez *et al.* (1997) brindaron información relevante respecto a los patrones espaciales de depositación polínica a lo largo del gradiente altitudinal y longitudinal en el área de la Patagonia norte; sin embargo, el estudio solo hizo énfasis en los taxones con mayor grado de representatividad. En este sentido, es necesario poder complementar el entendimiento de la representación polínica de las comunidades vegetales a lo largo de todo el gradiente altitudinal en áreas del sur de la Patagonia andina, incluyendo la totalidad del espectro polínico.

El rol de otros indicadores como el carbón vegetal sedimentario y los microfósiles vegetales permiten contrastar de manera independiente las inferencias derivadas del registro polínico (Echeverría *et al.*, 2018; Sottile *et al.*, 2018), robusteciendo las interpretaciones paleoambientales. Además, estos permiten no solo ajustar la identidad taxonómica de algunos taxones polínicos (macrofósiles vegetales), sino también brindar información sobre la ocurrencia de eventos de disturbio por fuego (carbón vegetal sedimentario) y su variabilidad en el tiempo (régimen). Particularmente, el estudio de la historia de incendios, en áreas con alto valor para la conservación como los parques nacionales, es importante para establecer líneas de

base que permitan caracterizar el comportamiento del sistema vegetación-fuego-clima.

Este trabajo tiene como objetivo reconstruir los cambios en la vegetación y en los patrones de diversidad vegetal durante los últimos *ca.* 12.000 años cal AP en relación con la dinámica posglacial, de disturbios naturales y antrópicos en la cuenca del lago Argentino. Para ello, en primer lugar se presenta un modelo de representación polínica actual del gradiente de vegetación altitudinal, y luego el análisis del registro polínico y de carbón vegetal sedimentario de una secuencia de turbera localizada en la península Avellaneda (Parque Nacional Los Glaciares, Santa Cruz). Las inferencias paleoambientales a partir de este sitio son discutidas en el contexto de otras reconstrucciones existentes para la cuenca del lago Argentino (Fig. 1).

1.1. Contexto geomorfológico y climático de la cuenca del lago Argentino

La acción de los antiguos glaciares pleistocénicos en la Patagonia se evidencia en la forma de los relieves andinos, caracterizados por valles grandes y cuencas profundas. Numerosos autores han estudiado y reconstruido los momentos de avances y retrocesos de los glaciares del suroeste de la Patagonia durante el Último Máximo Glacial (UMG) y sus fluctuaciones durante el Holoceno (Mercer, 1982; Wenzens y Wenzens, 1998; Strelin y Malagnino, 2000; Glasser *et al.*, 2004; Masiokas *et al.*, 2009; Aniya, 2013; Strelin *et al.*, 2014). En general, para el suroeste de la Patagonia, los autores coinciden que el campo de hielo se extendía hasta la margen oriental de los lagos San Martín, Viedma y Argentino durante el UMG. En particular, en el área del lago Argentino, las morrenas de Puerto Banderas corresponden a avances de glaciares alrededor de 13.000 años cal AP (Strelin *et al.*, 2014). Desde ese momento, las grandes masas glaciares habrían retrocedido hasta posiciones cercanas a las actuales, presentando oscilaciones durante diferentes períodos (*e.g.*, avances neoglaciares). Este movimiento de las masas de hielo, dejó diferentes depresiones en áreas circundantes al lago Argentino que conformaron inicialmente cuerpos lacustres y que paulatinamente fueron rellenándose y colmatándose hasta conformar mallines o turberas. Estos humedales continúan su desarrollo activamente hasta la actualidad, donde habitan briofitos y plantas vasculares higrófitas e

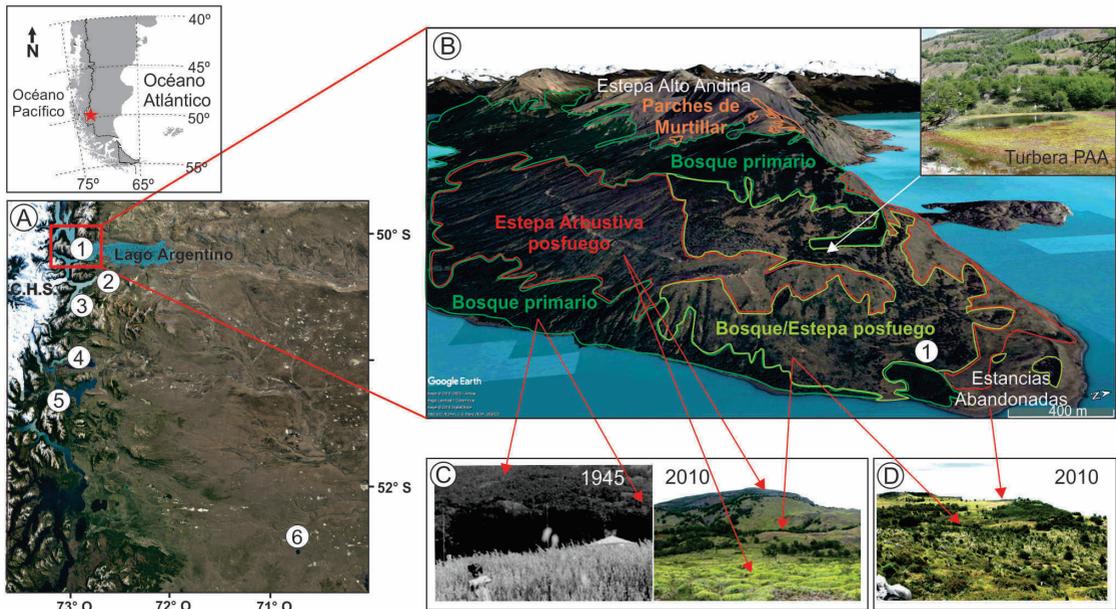


FIG. 1. Área de estudio. **A.** Localización de la península Avellaneda y de los sitios mencionados en la discusión: **1)** Península Avellaneda Bajo, **2)** Cerro Frías, **3)** Brazo Sur, **4)** Lago Guanaco, **5)** Lago Cipreses, **6)** Potrok Aike, C.H.S: Campo de Hielo Sur; **B.** Detalle de la vegetación del extremo este de la península y ubicación de la secuencia sedimentaria de la turbera península Avellaneda Alto (PAA); **C.** Comparación de la cobertura de bosque detrás de la estancia en 1945 y vegetación abierta posfuego detrás de la misma zona en 2010; **D.** Restos de troncos quemados de *Nothofagus* del incendio producido entre 1945-1950.

hidrófitas con un alto valor para la conservación de la flora y la fauna local.

Los vientos del oeste (*westerlies*) juegan un rol fundamental en la distribución de la precipitación sobre la Patagonia. Las masas de aire húmedo provenientes del Pacífico son bloqueadas por la cordillera de los Andes provocando un importante contraste oeste-este de precipitación, condiciones húmedas al oeste y secas al este de los Andes. Los valores son máximos en la zona del Campo de Hielo Sur, con *ca.* 1.800 mm anuales en la margen occidental del lago Argentino, y disminuyen a *ca.* 300 mm anuales en la estepa patagónica al este de los Andes (Garreaud *et al.*, 2009). Este gradiente oeste-este es influido por la intensidad de los *westerlies*. Un debilitamiento (o intensificación) de los *westerlies* sobre el sur de la Patagonia está asociado con un aumento (o disminución) de la precipitación sobre la Patagonia extrandina (Berman *et al.*, 2012). Por otro lado, los ambientes por encima de los 1.000 m s.n.m se encuentran en general cubiertos de una espesa capa de nieve durante gran parte del año, por lo que la vegetación boscosa presenta su límite altitudinal

asociado a este tipo de condiciones, entre otras. El gradiente de precipitación, la línea de nieve y las condiciones topográficas determinan el patrón de comunidades vegetales en el gradiente altitudinal.

1.2. La vegetación andina del lago Argentino

Por encima de los 1.000 m s.n.m. se extiende la estepa altoandina, que se divide en tres tipos de comunidades: el semidesierto de altura, los murtillares y las praderas de altura. La primera comunidad presenta valores muy bajos de cobertura vegetal (<10%), mientras que las otras dos tienen una cobertura vegetal mayor (>30%). Todas ellas tienen una gran riqueza de plantas vasculares, con 105 especies distribuidas en 50 familias. Las familias con más representantes son Asteraceae, Fabaceae, Brassicaceae, Poaceae, Apiaceae, Rosaceae, Empetraceae y Ericaceae (Iribarren y Ferreyra, 2011). Por debajo de los 1.000-900 m s.n.m se desarrolla el bosque monoespecífico de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser, que en los parches de mayor altura esta compuesto por un sotobosque de baja riqueza

específica, dominado por *Empetrum rubrum* Vahl ex Willd., *Gaultheria pumila* (L.f.) D.J. Middleton y *Escallonia alpina* Poepp. ex DC.; en cambio el sotobosque del bosque medio y bajo está dominado por especies del género *Viola*, *Osmorhiza chilensis* Hook. & Arn., *Maytenus disticha* (Hook. f.) Urb. y algunas especies de Asteraceae. Entre los 900 y los 200 m s.n.m., se extiende el bosque decíduo de *Nothofagus pumilio* a lo largo del flanco este de la cordillera de los Andes, con parches de *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. en el fondo de los valles asociados a suelos anegados o de depósitos fluviales. Ambos tipos de bosques están asociados a valores de precipitación anual de entre 800-400 mm, mientras que hacia el oeste se desarrolla el bosque siempre verde de *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. *Dimys winteri* J.R. Forst & G. Forst y *Maytenus magellanica* (Lam.) Hook.f (Pisano y Dimitri, 1973), en ocasiones con presencia de mirtáceas como *Tepualia stipularis* (Hook. & Arn.) Griseb. El sotobosque de los parches de bosque cerrado se caracteriza por especies de hojas planófilas como *Adenocaulon chilense* Less., *Osmorhiza chilensis*, *Acaena ovalifolia* Ruiz & Pavón, especies de orquídeas, carpetas de *Blechnum pennamarina* (Poiret) Kuhn, y ocasionalmente leñosas como *Ribes magellanicum* Poir., *Maytenus disticha*, *Fuchsia magellanica* Lam., *Escallonia rubra* (Ruiz et Pav.) Pers., *Empetrum* y *Gaultheria*. Además, en el sotobosque o en zonas de bosque abierto se desarrollan arbustos tales como *Embothrium coccineum* J.R. Forst. & G. Forst., *Berberis ilicifolia* L.f., *Mulinum spinosum* (Cav.) Persoon, *Baccharis* spp., *Discaria chacaye* (G. Don) Tortosa, *Senecio* spp., *Chiliotrichum rosmarinifolium* Lessing y hierbas o sufrutices heliófilas como *Acaena pinnatifida* Ruiz et Pavón, *Silene* sp., *Calceolaria* spp., *Lathyrus magellanicus* Lam., *Poa patagonica* Phil. y *Festuca palllescens* (St.-Yves) Parodi. La estepa patagónica se encuentra hacia el este, entre los 500 y 300 mm de precipitación anual. Las áreas con un régimen de precipitación mayor (~500 mm) están usualmente dominadas por estepas gramíneas de *Festuca palllescens* que generalmente se encuentra libre de arbustos o con ejemplares muy dispersos. Mientras que las estepas arbustivas de *Mulinum spinosum*, *Baccharis* spp., *Adesmia* spp. y *Nardophyllum brioides* (Lam.) Cabrera se ubican en zonas donde la precipitación es menor a los 400 mm anuales o en áreas de pendiente marcada con sustrato altamente rocoso (Bamonte y Mancini, 2011).

1.3. Caracterización del sitio de estudio

La turbera Península Avellaneda Alto (PAA) se encuentra ubicada en la ladera este de la península homónima (465 m s.n.m.; 50,26° S, 72,85° O), en una pequeña depresión generada luego del retiro de las masas de hielo con posterioridad a ca. 13.000 años cal AP (Strelin y Malagnino, 2000). Hoy en día, dicha depresión consiste en una laguna central rodeada de una turbera de briofitas, ciperáceas y otras plantas higrófitas (Fig. 1B).

La precipitación media anual es de 700 mm y la temperatura media alcanza valores de 12 °C en verano y 2 °C en los meses más fríos (Hijmans et al., 2005). Tres especies de *Nothofagus* conforman los bosques primarios de esta península. El bosque siempreverde de *Nothofagus betuloides* está presente en el sector suroeste (1.000 mm anuales de precipitación) y los bosques dominados por *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* se encuentran en los sectores donde la precipitación es menor (800 a 500 mm anuales). En el extremo oriental de la península Avellaneda se pueden observar zonas caracterizadas por una estepa gramínea posfuego de *Festuca palllescens* así como también una estepa arbustiva posfuego de *Mulinum*, *Berberis*, *Escallonia*, *Gaultheria* y *Embothrium coccineum* principalmente (Fig. 1B-D). Esta estepa arbustiva es producto de un proceso sucesional luego de la ocurrencia de un incendio que afectó gran parte del extremo oriental de la península entre 1945 y 1950 (Pérez Moreau, 1959) (Fig. 1D). Según las fotografías y crónicas de dicho autor, la ladera este de la península estaba cubierta casi en su totalidad por un bosque de *Nothofagus* previo a 1950. Sin embargo, 60 años después el bosque aún no ha recuperado su cobertura previa (Fig. 1C).

2. Metodología

2.1. Estudio del polen actual

Para la elaboración del modelo de representación polínica actual (MRPA) se analizó el contenido polínico de 64 muestras de sedimento superficial (en su mayoría proveniente de musgos), distribuidas en las diferentes comunidades del gradiente altitudinal entre los 47° y los 50° S (Fig. 2, Tabla 1-Apéndice). Las muestras fueron tomadas de acuerdo con la técnica de submuestras múltiples (Adam y Mehringer, 1975). En el bosque se seleccionaron claros >20 m

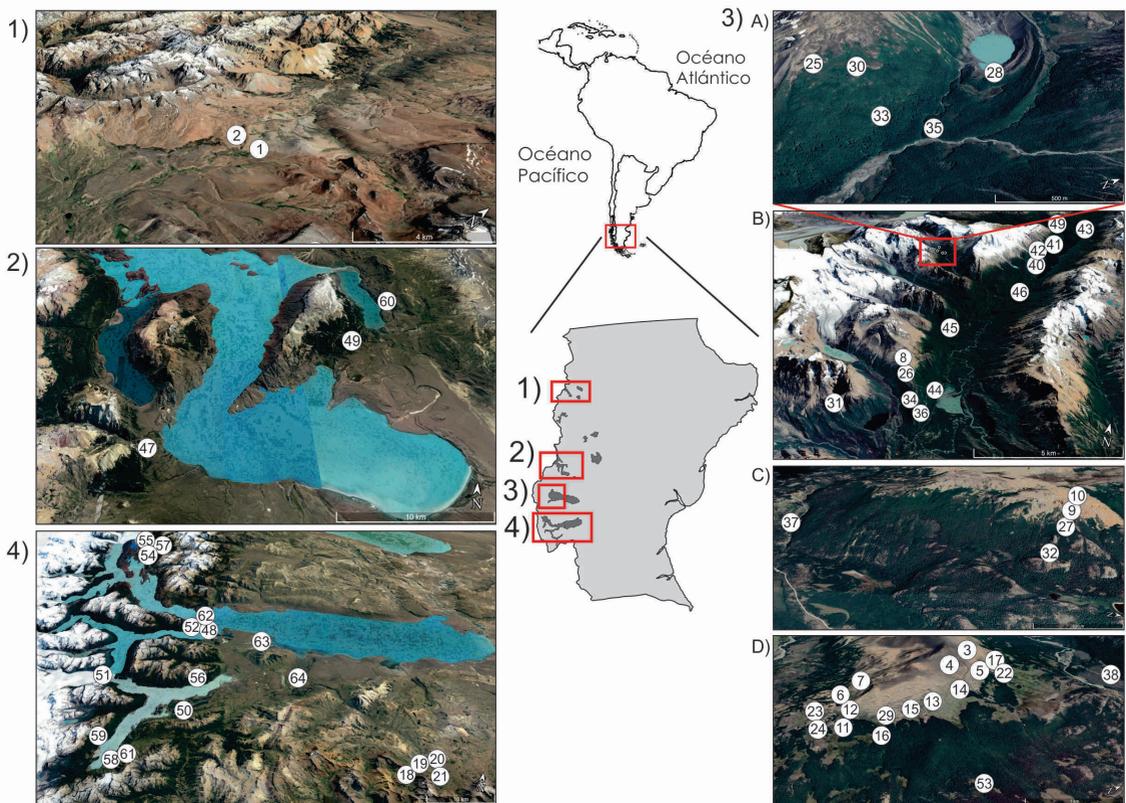


FIG. 2. Ubicación de las muestras de sedimento superficial analizadas: 1. Área monte Zeballos; 2. Área lago San Martín; 3. Área lago Viedma: A. Zona Cañadón Toro; B. Zona Laguna del Desierto y valle del río de las Vueltas; C. Cerro Polo; D. Zona Pliegue Tumbado; 4. Área lago Argentino.

de radio, mientras que en las estepas de baja altura se optó por áreas abiertas a una distancia <2 km del límite inferior del parche de bosque más cercano.

La extracción de los granos de polen se realizó en el Laboratorio de Paleocología y Palinología (UNMdP-CONICET) mediante técnicas estándares de extracción polínica (Gray, 1965; Faegri e Iversen, 1989; Bennett y Willis, 2001).

Se reconocieron un total de 74 palinomorfos (72 tipos polínicos y 2 tipos de esporas). La suma polínica de las muestras varió entre 259 y 1.474 granos por muestra. Para conocer la riqueza polínica de las diferentes comunidades y su representación en las muestras, se estableció como criterio que la suma polínica total esté compuesta por al menos 100 granos de polen distintos a *Nothofagus* tipo *dombeyi*. Esta decisión se basa en que la aplicación de esta suma mínima permite un conteo con una buena correlación entre la diversidad vegetal en un radio de 100 m de una

muestra de superficie y la riqueza polínica calculada a partir del espectro polínico actual depositado en cada muestra (Mancini *et al.*, 2018).

El porcentaje de los taxones se calculó a partir de 3 sumas. La primera suma "Polen" incluyó a los taxones indicadores de bosque cerrado y bosque abierto (*Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Misodendrum*, *Drymiswinteri*, *Maytenus*, *Escallonia*, *Ribes*), hierbas de bosque (*Asteraceae* subf. *Mutisiae*, *Adenocaulon*, *Osmorhiza*, *Galium*), hierbas de estepa (*Calceolaria*, *Iridaceae*, *Ranunculaceae*, *Chenopodiaceae*, *Nassauvia*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Astragalus*, *Vicia*, *Geraniaceae*, *Lamiaceae*, *Malvaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polemoniaceae*, *Polemonium*, *Polygala*, *Acaena*, *Valerianaceae*, *Valeriana*, *Boraginaceae*, *Oxalis*, *Calyceraceae*, *Arjona*, *Armeria*, *Leucheria*, *Perezia*, *Saxifraga*, *Phacelia*, *Tristagma*, *Lathyrus* y *Luzula*), arbustos y subarbustos de estepa (*Adesmia*, *Lycium*, *Solanum*,

Mulinum, *Azorella*, *Discaria*, *Ephedra* tipo *frustillata*, Apiaceae, *Schinus*, *Oreopolus*), higrófitas (Cyperaceae, *Epilobium*, *Triglochin*, *Gunnera*, *Polygonum*, *Gentianella*, Campanulaceae), Asteraceae subf. Asteroideae, Poaceae, *Berberis*, *Empetrum rubrum*, *Gaultheria*, Rosaceae, Orchidaceae y Santalaceae. La segunda suma "Total" incluyó, además de la suma "Polen", a *Plantago*, Asteraceae subf. Cichorioideae y *Rumex*. Por último, el porcentaje de esporas (*Lycopodium magellanicum* y *Blechnum*) se cuantificó a partir de la suma "Total" + Esporas. Los gráficos se realizaron con el programa TILIA. GRAPH (TGView 2.0.2; Grimm, 2004).

2.2. Estudio del registro fósil

2.2.1. Extracción del testigo y descripción sedimentológica

La secuencia sedimentaria de la turbera Península Avellaneda Alto, de 353 cm de longitud, fue obtenida con un muestreador a pistón tipo Livingstone (Livingstone, 1965) en el año 2010 por el grupo de Paleocología y Palinología (UNMDP-CONICET). En el laboratorio se realizó la descripción sedimentológica y se muestreó la secuencia para los análisis de polen y de carbón vegetal sedimentario.

2.2.2. Cronología

La cronología de la secuencia sedimentaria Península Avellaneda Alto se basa en siete dataciones radiocarbónicas AMS (espectrometría de masas con aceleradores) de diferentes niveles de la secuencia (Tabla 1). Se utilizó el programa CALIB *software* (Stuiver et al., 2005) y la curva de calibración del Hemisferio Sur (SHCal13) (Hogg et al., 2013) para expresar edades ^{14}C como años calibrados antes del

presente (años cal AP). Se elaboró un modelo de edad-profundidad del tipo bayesiano, con la asistencia del paquete "Bacon" del programa R (Blaauw y Christen, 2011). La capa de ceniza presente entre 228 y 290 cm fue considerada como una depositación instantánea en términos geológicos.

2.2.3. Análisis polínico

El análisis polínico se realizó cada 4 cm y cada 2 cm en ciertas partes de la secuencia que requería mayor resolución.

La extracción de los granos de polen se hizo en el Laboratorio de Paleocología y Palinología (UNMDP-CONICET) mediante técnicas estándares de extracción polínica (Gray, 1965; Faegri e Iversen, 1989; Bennett y Willis, 2001). Se tomaron muestras de ca. 1,5 cm³ y se secaron en estufa a 90 °C por 12 h. Luego se agregaron a cada una 2 pastillas con esporas de *Lycopodium clavatum* L., para el cálculo de la concentración polínica (granos cm⁻³) (Stockmarr, 1971) y de la tasa de acumulación de polen (PAR, granos cm⁻²año⁻¹). Se reconocieron un total de 69 palinomorfos (62 tipos polínicos y 7 palinomorfos no polínicos). La suma polínica total varió entre 300 y 680 granos y por lo menos 100 de ellos no eran *Nothofagus* tipo *dombeyi*, aplicando así el mismo criterio que para las muestras de polen actual. Se calculó el porcentaje de los tipos polínicos a partir de la suma polínica de cada muestra incluyendo a 51 tipos polínicos, excluyendo a *Podocarpus* (por representar un tipo polínico extrarregional), *Marsippospermum*, Campanulaceae, *Astelia*, Cyperaceae, Juncaginaceae, Potamogetonaceae, *Myriophyllum* (por representar taxones de sobrerrepresentación local) y los tipos polínicos Asteraceae subf. Cichorioideae, *Plantago*

TABLA 1. DATAIONES RADIOCARBÓNICAS Y EDADES CALIBRADAS DE LAS MUESTRAS DE LA SECUENCIA SEDIMENTARIA DE LA TURBERA PENÍNSULA AVELLANEDA ALTO (PAA), LAGO ARGENTINO.

Profundidad (cm)	Edad ^{14}C años AP	Edad calibrada (años cal AP-2 σ de intervalo)	Código de laboratorio	Material datado
26-27	835±44	711 (661-774)	AA99350	turba
78-79	948±35	819 (740-910)	AA96517	turba
155-156	2.013±37	1.928 (1.862-2.004)	AA96516	turba
218-219	3.782±40	4.094 (3.972-4.238)	AA89352	turba
318-318,4	6.233±28	7.085 (6.978-7.179)	D-AMS 017147	turba
333-334	9.634±40	10.936 (10.747-11.138)	D-AMS 14677	turba
352-353	10.112±69	11.613 (11.312-11.844)	UBA23299	turba

y *Rumex* por representar taxones correspondientes a especies introducidas en muestras actuales y de los últimos 100 años. El porcentaje de los tipos polínicos excluidos y de las esporas fue calculado en relación a la suma total de granos de polen y esporas de pteridofitos. El porcentaje de los palinomorfos no polínicos *Botryococcus*, *Zygnema*, *Pediastrum*, *Spirogyra* y *Sphagnum* se calculó en relación con la suma total de granos de polen, esporas de pteridofitos, briofitos y palinomorfos de algas. Se calculó la tasa de depositación polínica (PAR, granos $\text{cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) para diferentes tipos polínicos agrupados de acuerdo con los siguientes grupos: hierbas de estepa, arbustos y subarbustos de estepa, Poaceae, *Gaultheria+Empetrum*, Asteraceae subf. Asteroideae, bosque cerrado, bosque abierto y hierbas de bosque, con el objetivo de comparar la abundancia de cada grupo en forma independiente a lo largo del tiempo (Seppä y Hicks, 2006).

Se realizó un análisis de agrupamiento sobre la matriz de datos de porcentaje de los tipos polínicos incluidos en la suma total. Se utilizó la distancia de raíz cuadrada considerando un valor de 10 como límite de similitud entre muestras de polen pertenecientes a la misma zona. Los resultados del análisis fueron graficados con el programa TILIA.GRAPH (TGView 2.0.2; Grimm, 2004).

Además, se hizo un análisis de rarefacción usando un recuento estandarizado de 300 granos de polen y esporas de pteridofitas, considerando los tipos polínicos incluidos en la suma polínica. El análisis de rarefacción estima la riqueza de tipos polínicos en función del recuento polínico más pequeño del grupo de muestras que se comparan (Birks y Line, 1992). La riqueza palinológica se calculó con el software Psimpoll 4.27 (Bennett, 2003).

2.2.4. Análisis de partículas de carbón

El muestreo se realizó a intervalos contiguos de 1 cm. Se cuantificaron todas las partículas macroscópicas de carbón vegetal sedimentario en 1 cm^3 de sedimento. Cada muestra se colocó en una solución defloculante (KOH al 10%) durante 24 h y luego se lavó con una serie de tamices (250 y 125 μm). El material recuperado fue contado bajo lupa, y se separó entre carbón de gramíneas y de leño. Se calculó el índice de severidad a partir de la relación entre partículas de gramíneas y partículas totales. La información obtenida de las partículas de diferente tamaño se sumaron y la cantidad de

partículas totales por muestra fueron convertidas en tasas de depositación de carbón dividiendo la concentración por el tiempo de depositación (Whitlock y Larsen, 2001). La tasa de acumulación de carbón de cada muestra (CHAR, partículas/ cm^2 por año) se obtuvo dividiendo la concentración de partículas totales (número de partículas/ cm^3) por 20 años, que es la resolución temporal media del registro. El registro de CHAR se descompuso en un componente de alta y baja frecuencia (CHAR_{background}) para la determinación de parámetros del régimen de incendios. El CHAR_{background} se calculó a partir de una regresión pesada localmente lineal (LOWESS) con una ventana de 500 años. Los picos de carbón se calcularon a partir de la utilización de modelos Gaussianos mixtos para identificar la distribución de CHAR_{noise} (sensu Sottile *et al.*, 2018) a partir del percentil 95. Este percentil es más adecuado para la identificación de eventos de carbón pequeños registrados en mallines que de otra manera quedarían incluidos en la componente del CHAR_{background} (Holz *et al.*, 2012). Se compararon los niveles de CHAR entre las zonas polínicas descritas a partir de un test de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para contraste de dos muestras.

El régimen de incendios en el pasado se caracterizó en términos de la magnitud y periodicidad de los eventos de fuego. La magnitud de cada uno (nótese que un evento de fuego puede involucrar la ocurrencia de uno o más incendios locales) se determina por el número de partículas que definen dicho evento. Es decir, que es una medida del carbón total depositado por evento de fuego (Whitlock y Larsen, 2001). Los cambios en la magnitud de incendios se utilizaron como un indicador cualitativo de la cantidad promedio de combustible vegetal consumido. La periodicidad del régimen de fuego fue inferida a partir del patrón de frecuencia de eventos de fuego y el intervalo libre de incendios (ver detalles de la metodología en Higuera *et al.*, 2009). Todos los análisis fueron realizados mediante el software CharAnalysis (Higuera, 2004-2017).

La reconstrucción del régimen de incendios para la cuenca del lago Argentino se realizó a partir de las tres series temporales de CHAR disponibles para el área: Cerro Frías (CF; Sottile *et al.*, 2012); Península Avellaneda Bajo (PAB; Echeverría *et al.*, 2014) y Península Avellaneda Alto (PAA; este trabajo). Dado que las tres series de CHAR presentan diferencias en la resolución temporal promedio (CF: 23 años,

PAB: 17 años y PAA: 20 años), se remuestrearon los valores de CHAR con una frecuencia de 20 años mediante una interpolación con *smoothing spline* (parámetro=1) con el *software* R (R Development Core Team, 2011) y el paquete Rioja (Juggins, 2017). Luego los valores de CHAR remuestreados fueron transformados (raíz cuadrada), estandarizados (se sustrajo la media y se dividió por el desvío estándar) y graficados como CHAR Z-scores.

3. Resultados

3.1. Relación actual polen-vegetación

En el modelo de representación polínica actual presentado en este trabajo (Fig. 3), se puede observar que el registro polínico varía significativamente a lo largo de las diferentes unidades de vegetación del gradiente altitudinal. La estepa altoandina es la unidad que presenta la mayor riqueza de tipos polínicos de todo el gradiente, considerando los tres tipos de comunidades (semidesierto de altura, murtillares y praderas). En general, el semidesierto de altura (SA) se caracteriza por valores bajos de los diferentes taxones (<15%) a excepción de algunas muestras en las que ocasionalmente los valores de *Empetrum* y *Gaultheria* pueden alcanzar valores entre 40 y 60%, respectivamente (Fig. 3). Se puede observar que ambas especies aumentan sus valores hacia el límite con el murtillar (M). El espectro polínico característico de esta comunidad (M) está compuesto por moderados a bajos valores de Asteraceae subf. Asteroideae, Poaceae, *Empetrum*, *Gaultheria* y otros taxones representados con bajos valores, pero frecuentes como Brassicaceae, *Azorella*, *Mulinum*, *Plantago*, Apiaceae indef., *Oxalis*, Calyceraceae, *Saxifraga*, *Nassauvia* y Ranunculaceae. Los murtillares (M) presentan taxones comunes al semidesierto de altura. Se observan altos valores de *Gaultheria* (40-65%) en la mayoría de las muestras, y son poco frecuentes algunas hierbas como *Oxalis*, *Nassauvia*, Lamiaceae y Calyceraceae (Fig. 3). Por otro lado, las praderas (P) tienen valores más altos de Poaceae (~40%) y Asteraceae subf. Asteroideae (10-20%) respecto a las comunidades previamente descritas. *Gaultheria* se registra con bajos porcentajes y son frecuentes los valores de Rosaceae (con alta probabilidad de corresponder al género *Geum* que es muy común en estas praderas húmedas). *Nothofagus* presenta valores sumamente variables (entre 5

y 80%) para todas las comunidades de la estepa altoandina. Las comunidades del límite superior del bosque (LSB) si bien tienen valores similares a los del murtillar respecto al taxón *Gaultheria*, muestran valores de *Nothofagus* en general entre 40 y 80%, mientras que las hierbas de estepa son menos frecuentes. Las muestras de bosque alto (BA) presentan una disminución de la riqueza polínica de hierbas, arbustos y subarbustos de estepa y una disminución del porcentaje de *Gaultheria*. En esta comunidad, *Misodendrum* está presente en todas las muestras con valores entre 5 y 15%. Los valores de Poaceae varían entre 5 y 30%. Las muestras de bosque medio-bajo (BMB) presentan los valores más altos de *Nothofagus* (95%) superando la mayoría de ellas el 50%. Son frecuentes los tipos polínicos indicadores de hierbas planófilas de sotobosque como *Adenocaulon*, *Osmorhiza* y otras hierbas de bosque como *Galium*. Las hierbas, arbustos y subarbustos aparecen con valores similares al bosque alto, y el tipo polínico *Maytenus* es frecuente pudiendo representar el árbol *Maytenusmagellanica* o el arbusto rastrero *Maytenusdisticha*. Algunas muestras de mayor altura de la comunidad de bosque medio/bajo pueden registrar altos valores de *Gaultheria*, en particular aquellas situadas >700 m s.n.m.

El límite inferior del bosque (LIB) presenta valores de Poaceae que van desde el 10 al 70%. La presencia de hierbas de sotobosque es rara, y los taxones *Acaena* y Asteraceae subf. Asteroideae pueden alcanzar valores del 20%. Los porcentajes de *Nothofagus* se mantienen por debajo del 60% en el límite inferior del bosque. En las estepas arbustivas y gramíneas (EA/G), los valores de *Nothofagus* se mantienen por debajo del 40%, mientras que dependiendo del tipo de estepa, Poaceae, Asteraceae subf. Asteroideae o *Mulinum* pueden alcanzar valores máximos de entre 60 y 80%. Las estepas arbustivo/gramíneas poseen una riqueza polínica menor que la observada en las muestras de la estepa altoandina. Los altos porcentajes de Asteraceae subf. Cichorioideae y *Rumex* del límite inferior del bosque y de la estepa arbustivo-gramínea reflejan la abundancia de especies introducidas a partir del poblamiento europeo. Las esporas de pteridofitas son frecuentes por debajo de 1.000 m s.n.m. Las esporas de *Lycopodium* presentan un rango de mayor frecuencia entre los 700 y 1.000 m s.n.m., lo cual puede asociarse a la distribución de *Austrolycopodium* en áreas más frías o en áreas expuestas de morrenas de edades recientes

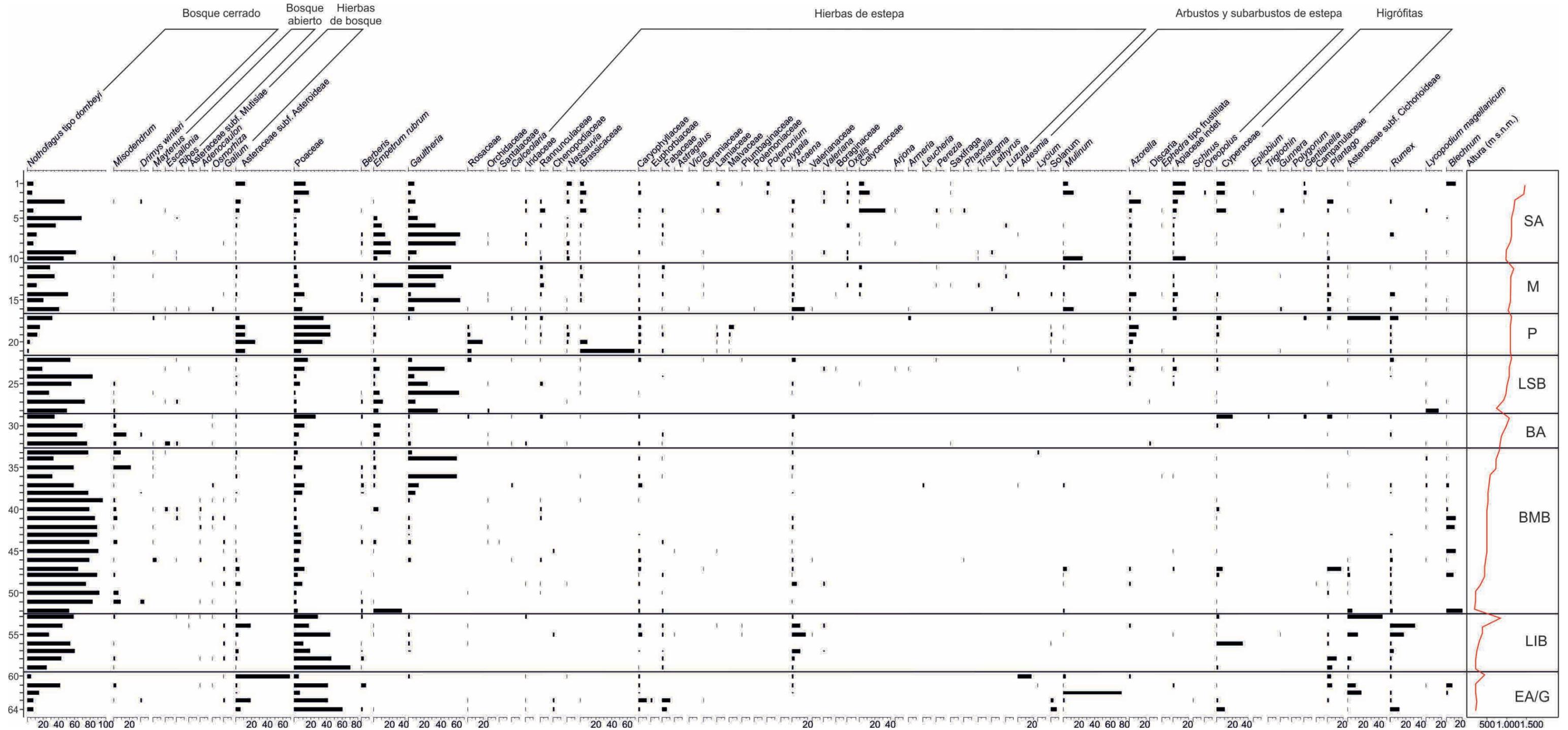


FIG. 3. Modelo de representación polínica actual. Las asociaciones polínicas obtenidas en las muestras de sedimento superficial están en porcentaje y ordenadas en función de las distintas unidades de vegetación y de mayor a menor altura (curva roja). Los números 1-64 del eje izquierdo del gráfico corresponden al orden de la tabla 1-Apéndice. Unidades de vegetación: semidesierto de altura (SA), murtillar (M), pradera (P), límite superior del bosque (LSB), bosque Alto (BA), bosque Medio Bajo (BMB), límite inferior del bosque (LIB) y estepa arbustiva/graminosa (EA/G).

(e.g., de la Pequeña Edad de Hielo). Por otro lado, los valores más altos de *Blechnum* están asociados a las menores alturas del bosque medio/bajo.

3.2. Evolución de la cuenca de península Avellaneda Alto

El modelo de edad-profundidad, los cambios en la litología de los sedimentos y el análisis de los palinomorfos de la secuencia PAA que representan la comunidad local se detallan en la Fig. 4. La cronología de la secuencia PAA sugiere una edad base de ca. 11.600 años cal AP. La estratigrafía de la secuencia se caracteriza por presentar sedimentos de turba con fibras vegetales entre 0 y 228 cm (presente-ca. 4.500 años cal AP), con mayor grado de descomposición y menos fibras hacia la base de esta sección. Luego se observa una capa de ceniza entre 228 y 290 cm (ca. 4.500 años cal AP), la cual presenta materia orgánica intercalada en la zona inferior. En la sección entre 290 y 333 cm (ca. 4.700-10.000 años cal AP) se intercalan niveles arcillo-limo-arenosos y de "gyttia". Entre los 333 y 342 cm (10.000-11.200 años cal AP) se observa un nivel de arcilla con laminación, mientras que desde 342 cm hasta los 354 cm (11.200-11.600 años cal AP) predominan las arcillas.

De acuerdo con el registro palinológico que representan la comunidad local, entre 11.500 y los 10.000 años cal AP la dominancia de *Myriophyllum*, acompañada por Potamogetonaceae (probablemente *Potamogeton*), y algas clorofíceas como *Spirogyra*, *Zygnema*, *Botryococcus* y *Pediastrum* indica un lago somero con un anillo incipiente de Juncaginaceae y Cyperaceae. Algas cocales como *Pediastrum* son componentes de la comunidad planctónica de lagos, tanto profundos como someros (Shubert, 2003). Si bien esta es una característica propuesta y aceptada para el estudio de los lagos someros de la pampa (Argentina) (Dangavs, 2005), observaciones en campo, y estudios preliminares actuales aún no publicados nos dan la suficiente información para inferir que se estaría desarrollando una laguna clara somera con una profundidad >4 m entre los 11.500 y 10.000 años cal AP. Las Zygnemataceae (como *Spirogyra* y *Zygnema*) son algas filamentosas comunes en la costa de ambientes dulceacuícolas lacustres de aguas someras (Van Geel et al., 1996), ocasionalmente constituyen floraciones en la zona litoral formando masas flotantes entremezcladas con otras algas filamentosas. Además, *Botryococcus* forma parte

del fitoplancton o del metafiton de cuerpos de agua (Shubert, 2003). La presencia de estos palinomorfos coincide con los depósitos laminados y arcillosos para el mismo período. Entre 10.000 y los 7.000 años cal AP, una fase dominante *Pediastrum-Botryococcus* sugiere un aumento en los niveles de agua del lago o un aumento en la extensión del espejo de agua.

La dominancia de estas algas podría haber aumentado la turbidez de la columna de agua ejerciendo un efecto negativo (de sombreado) sobre *Myriophyllum* que disminuye abruptamente (Fig. 4). Posteriormente las algas disminuyen y solo están representadas por la presencia de *Pediastrum-Botryococcus* entre 7.000 y los 4.700 años cal AP. Los cambios en los palinomorfos acuáticos coinciden con una litología heterogénea donde se intercalan niveles arcillo-limo-arenosos y de "gyttia" (Fig. 4). Hacia ca. 4.700 años cal AP la capa de ceniza volcánica ubicada entre los 228 y los 290 cm, coincide con la posterior ausencia de algas clorofíceas. Sin embargo, la ausencia de algas perdura hasta ca. 2.000 años cal AP y sugiere una disminución en el nivel de agua durante este período. La aparición y predominio de *Sphagnum* hasta la actualidad, el aumento de Cyperaceae y la leve reaparición de algas planctónicas durante los últimos 2.000 años sugieren el reemplazo de un ambiente lacustre por un mallín (Fig. 4). Estos cambios en el humedal coinciden con la depositación de sedimentos turbosos con fibras vegetales entre 0 y 228 cm (a partir de 4.500 años cal AP).

3.3. Polen, fuego y PAR de Península Avellaneda Alto

El análisis de agrupamiento (*cluster analysis*) permitió identificar seis zonas polínicas, que se detallan en la tabla 2 y se muestran en las figuras 5 y 6.

El régimen de incendios presenta una variabilidad que ha acompañado los cambios en el registro polínico fósil. En términos generales, el intervalo libre de incendios osciló los 350-400 años, entre el comienzo de la secuencia hasta ca. 6.500 años cal AP (zonas 1 y 2, Fig. 6E). A partir de ese momento en simultáneo con un espectro polínico que sugiere el pasaje de comunidades esteparias a bosques cerrados, se registra un aumento gradual en la frecuencia de incendios (Fig. 6F) con períodos de mayor frecuencia ca. 3.500 y 1.200 años cal AP. El índice de severidad muestra una dominancia de incendios con un alto componente leñoso durante gran parte del registro a excepción de los incendios ocurridos durante los

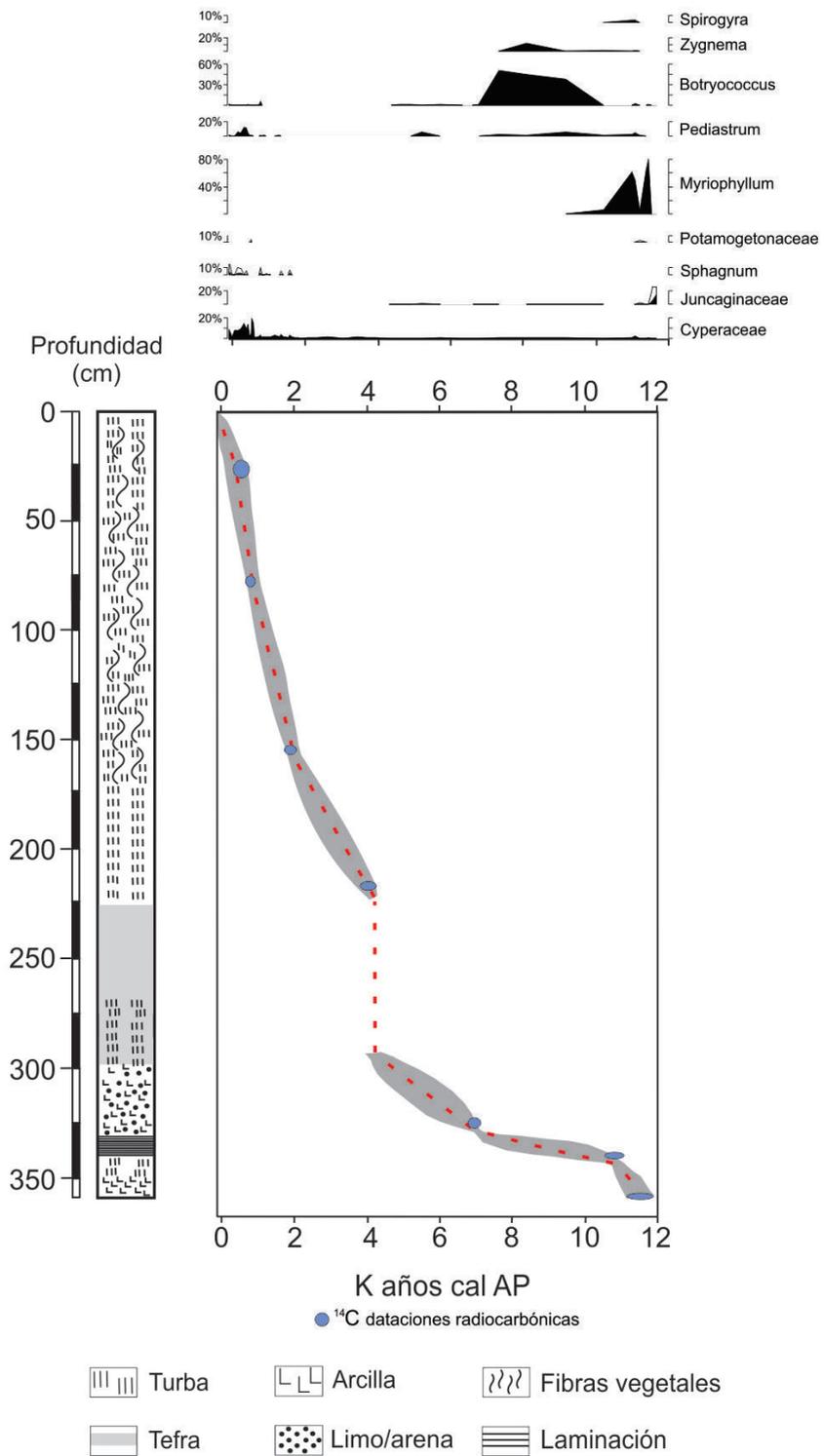


FIG. 4. Columna estratigráfica de la secuencia sedimentaria de Península Avellaneda Alto, modelo de edad-profundidad y registro palinológico de macrófitas y de algas dulceacuícolas.

TABLA 2. HISTORIA DE LA VEGETACIÓN EN EL ÁREA DE LA TURBERA PENÍNSULA AVELLANEDA ALTO (PAA), LAGO ARGENTINO.

Zona Polínica	Años cal AP	Características del registro polínico	Inferencias de la vegetación del pasado
6	Presente-250	Aumenta el porcentaje de <i>Nothofagus</i> (85%). Aumentan los valores de PAR de “Bosque cerrado”, “Bosque abierto” y “Hierbas de bosque”. La riqueza palinológica presenta una leve disminución respecto a la zona 5.	Restablecimiento del bosque.
5	250-500	Caída abrupta en los valores de <i>Nothofagus</i> (35%) e incremento de Poaceae (60%). Altos valores de PAR de “Hierbas de estepa”, Poaceae y en menor medida Asteraceae subf. Asteroideae. La riqueza palinológica es alta.	Desarrollo de una estepa gramínea con gran diversidad de hierbas y arbustos y parches de bosque.
4	500-4.500	Leve caída de <i>Nothofagus</i> (~80%) y aumento del porcentaje de Poaceae y de hierbas y arbustos en menor medida. Los valores de PAR de “Hierbas de estepa”, Poaceae, Asteraceae subf. Asteroideae y “Bosque cerrado” aumentan a partir de ca. 2.500 años cal AP. “Gaultheria+Empetrum” presentan un aumento a ca. 1.700 y a los 1.000 años cal AP. La riqueza palinológica presenta valores intermedios entre la zona 3 y la zona 5.	Disminución en la cobertura de bosque, que posibilita el desarrollo de hierbas y arbustos heliófilos.
3	4.500-7.000	Porcentajes más altos de <i>Nothofagus</i> (95%). Aumentan los valores de PAR de “Bosque cerrado”, “Bosque abierto” y “Hierbas de bosque” y “Gaultheria + Empetrum”. Por otro lado, disminuye la riqueza polínica.	Bosque cerrado de <i>Nothofagus</i> .
2	7.000-9.600	Aumento progresivo en el porcentaje de <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i> desde un 20 a un 60%. Esta zona presenta la mayor riqueza palinológica. Por un lado se incrementan los valores de <i>Gaultheria</i> y <i>Empetrum</i> y aparece una gran diversidad de hierbas de estepa. También aparecen taxones asociados a condiciones de bosque abierto (<i>Maytenus</i> , <i>Embothrium</i>). Los porcentajes de Poaceae y Asteraceae subf. Asteroideae se reducen respecto de la zona 1 (por debajo del 30% y 5%) respectivamente. Esta zona presenta las tasas de acumulación polínica más bajas de todo el registro para todos los grupos funcionales, incluso <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i> .	Parches de murtillares y subarbustos altoandinos con un establecimiento repentino de poblaciones de <i>Nothofagus</i> en especial hacia los 7.000 años AP.
1	9.600-11.600	Altos porcentajes de Poaceae (35-60%) y Asteraceae subf. Asteroideae (10-40%). Gran riqueza palinológica en general y en particular de tipos polínicos de los grupos de arbustos y subarbustos de estepa, y hierbas de estepa. Los taxones <i>Colobanthus</i> y <i>Ephedra</i> alcanzan valores de hasta 15-20%. <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i> presenta los porcentajes más bajos del registro (<10%). Se observan los valores más altos de PAR para los grupos de arbustos y subarbustos de estepa, Asteraceae subf. Asteroideae y Poaceae a ca. 11.500 años cal AP, disminuyendo abruptamente hacia 10.000 años cal AP.	Parches de praderas de altura y estepa gramínea-arbustiva con gran diversidad de subarbustos y hierbas de afinidad altoandina.

últimos 2.000 años (Fig. 6E). Este patrón coincide con los altos valores de PAR de Poaceae y de hierbas de estepa registrados para este período. Los incendios de mayor magnitud se corresponden con períodos de baja frecuencia de incendios (o altos intervalos libres de incendios). Durante el último milenio, se registra una disminución abrupta de los

valores de *Nothofagus*, en términos de porcentaje y PAR, ca. 500 años cal AP y por el contrario, un incremento de indicadores herbáceos. Estos cambios coinciden con la ocurrencia de un evento de fuego de gran magnitud (1.501 partículas cm⁻² por evento⁻¹, Fig. 6F). El evento de fuego más reciente es registrado ca. 1.950 A.D. con una

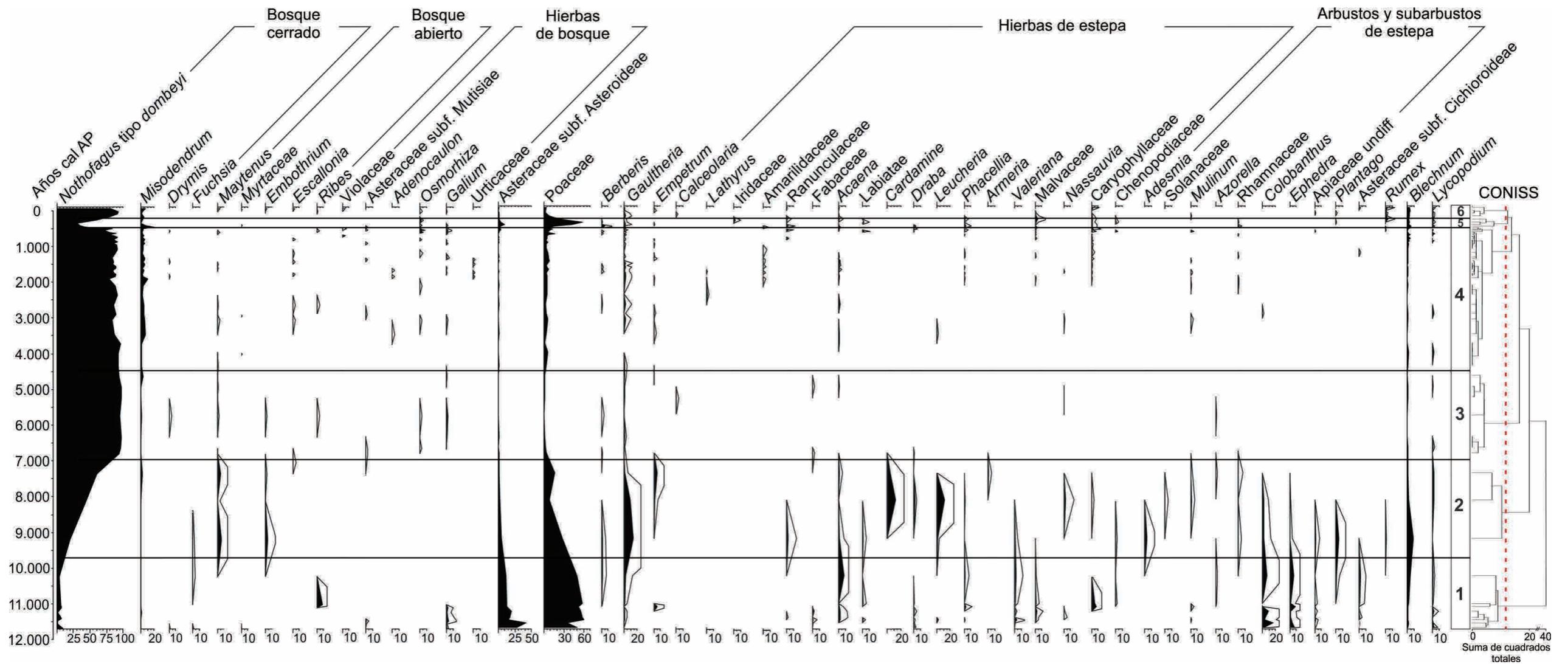


FIG. 5. Diagrama polínico en porcentajes (%) y análisis de agrupamiento de la secuencia sedimentaria Península Avellaneda Alto. La sombra blanca de algunas curvas indica exageración x5. El análisis de agrupamiento permite la definición de 6 zonas polínicas.

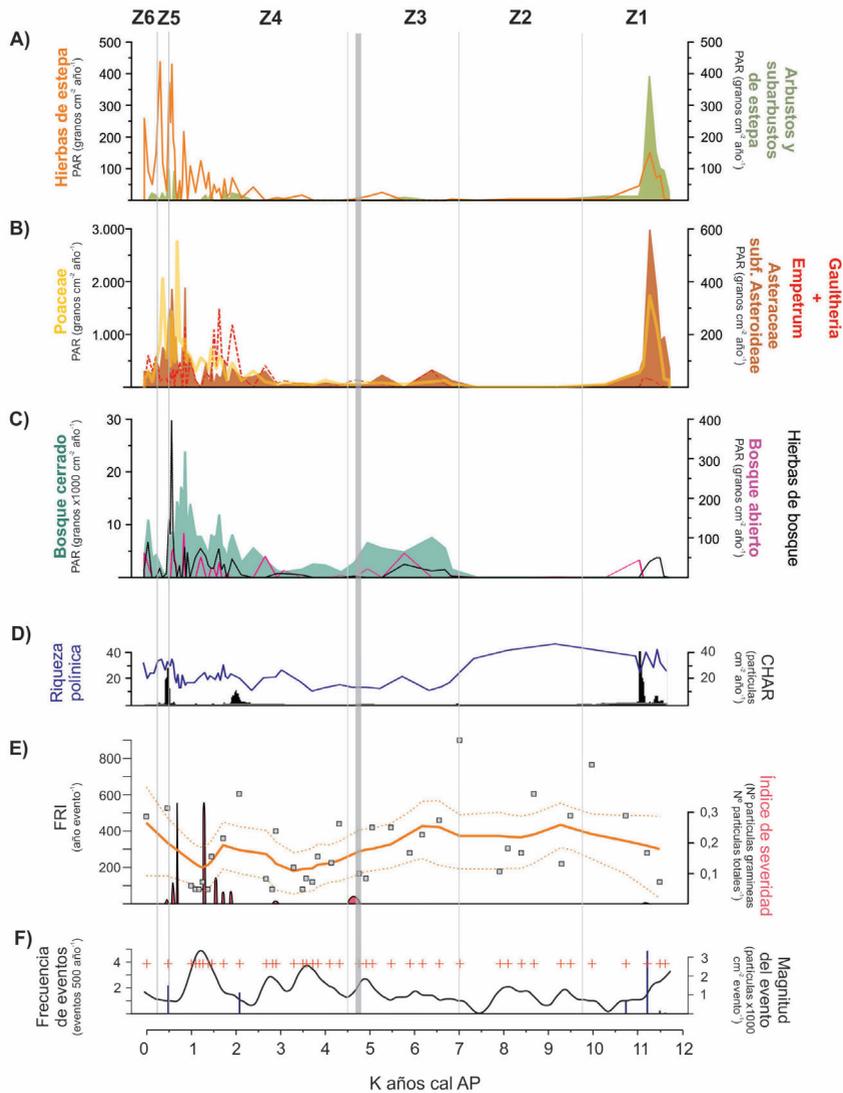


FIG. 6. Tasa de acumulación polínica (PAR) de los diferentes grupos ecológicos, riqueza palinológica, tasa de acumulación de carbón (CHAR), eventos de fuego, magnitud de los eventos, frecuencia de eventos e intervalo libre de fuego para la secuencia sedimentaria PAA. La línea gris representa el evento de depositación de ceniza. **FRI**: intervalo libre de fuego. **Z1** a **Z6** representan las diferentes zonas polínicas definidas en la figura 5.

magnitud de 33,7 partículas cm^{-2} evento $^{-1}$ (Fig. 6F). La coincidencia entre el registro documental de los incendios ocurridos en la península Avellaneda y la detección estadística de este evento de fuego a partir del análisis de partículas de carbón vegetal sedimentario refuerzan la validez de este indicador para la reconstrucción del Paleorregimen de incendios. En términos generales, los intervalos libres de fuego altos (350-400 años) coinciden con la inferencia de

tipos de vegetación abierta y riqueza palinológica alta. Los patrones de consumo de biomasa siguen el siguiente orden (de mayor a menor) y similitud: zona 1=zona 5>zona 6>zona 3=zona 4>zona 2 (Fig. 7). Las zonas con valores más altos de CHAR (zonas 1 y 5), concuerdan con los altos valores de PAR de Asteraceae subf. Asteroideae, Poaceae, hierbas, arbustos y subarbustos de estepa. Por el contrario la zona 2 presenta valores de CHAR nulos

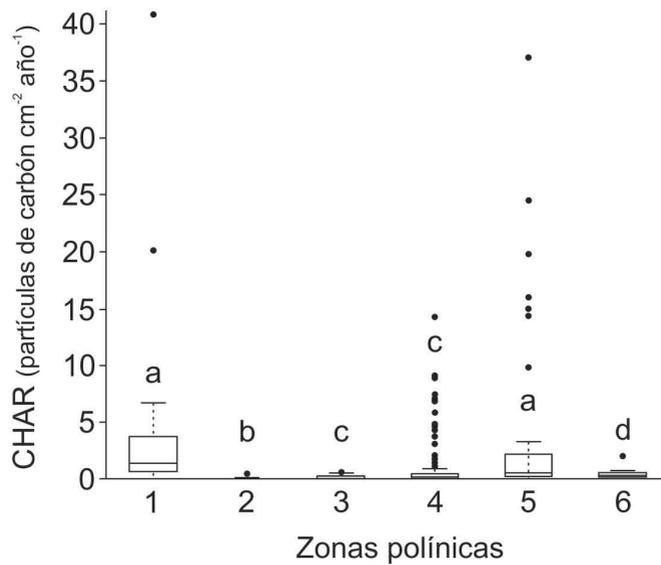


FIG. 7. Diagrama de caja (Boxplot) de valores de CHAR graficados por zonas polínicas. Las distintas letras presentan diferencias significativas entre zonas ($p < 0,05$). Las cajas representan el cuartil superior e inferior y la línea central el valor mediano de CHAR. Las zonas polínicas (1 a 6) son las mismas identificadas en la figura 5 y representadas en la figura 6.

en sintonía con los valores más bajos de PAR de todos los taxones.

4. Discusión

4.1. Nuevos aportes al entendimiento de la representación polínica de los ecosistemas andino-patagónicos

El modelo de representación polínica actual (Fig. 3) permitió brindar nueva información para el entendimiento de la relación polen-vegetación de las diferentes comunidades al este de los Andes en el sur de Patagonia. La importancia de contar con un modelo actual es de suma utilidad para la interpretación de los cambios en las comunidades vegetales desde la transición posglacial a partir de los registros polínicos de mallines y turberas de la región. En el modelo presentado en este trabajo, *Nothofagus* está presente con porcentajes polínicos totales de entre 40 a 60% en áreas desprovistas de bosque, e incluso cientos de metros por encima de la línea de bosque. La depositación de polen a larga distancia de este tipo de taxones arbóreos, influenciada por corrientes de ladera de ascenso o descenso o a partir de áreas fuente a kilómetros de distancia, ha sido advertida

a partir de investigaciones previas en la Patagonia norte y en el norte de Argentina (*e.g.*, Pérez *et al.*, 2009; Torres *et al.*, 2016). Por otro lado, Páez *et al.* (2001) y Markgraf *et al.* (2003) señalaron que en la Patagonia, el polen arbóreo (principalmente *Nothofagus* y Cupressaceae) podía representar hasta el 30% en muestras de superficie en áreas de vegetación de estepa, lo que evidencia la importancia del transporte de larga distancia. Iglesias *et al.* (2016) mostraron que existe un alto grado de solapamiento entre los conjuntos polínicos de las comunidades altoandinas y del bosque cuando se consideran los tipos polínicos dominantes. En consecuencia sugieren que para discriminar entre este tipo de comunidades es necesario poner énfasis en especies raras o poco representadas. Las características de la dispersión del tipo polínico *Nothofagus* presentadas en este estudio y en las investigaciones previas, urgen la necesidad de mejorar la calibración e interpretación de los registros polínicos fósiles. Una alternativa posible es la utilización de metodologías cuantitativa o cualitativas que demanden el análisis del registro polínico en su totalidad en relación con la vegetación actual incluyendo taxones altamente representados y aquellos taxones raros o de baja representatividad (<5%). Además, este tipo de análisis

sería incluso más relevante cuando se pretenda inferir el desplazamiento de las unidades de vegetación a lo largo del tiempo en un gradiente espacial altitudinal, latitudinal o longitudinal.

En este trabajo fue posible discriminar entre diferentes comunidades del gradiente altitudinal estepa altoandina-bosque-estepas arbustivo/graminosa (Fig. 3). La potencialidad de poder diferenciar polímicamente entre estepa altoandina y las comunidades transicionales hacia el bosque medio de *Nothofagus pumilio* reside en la detección de taxones diagnósticos de hierbas (e.g., *Calycera*, *Saxifraga*, *Nassauvia*, Brassicaceae, *Oxalis*, Rosaceae, Poaceae), subarbustos (e.g., *Azorella*, Apiaceae, *Plantago*) y arbustos (e.g., *Mulinum*, *Empetrum*, *Gaultheria*) que pueden encontrarse sub- y sobrerrepresentados. Las diferencias entre la riqueza polínica entre las comunidades son un reflejo de la presencia o ausencia de los taxones entomófilos que caracterizan las comunidades altoandinas. Por otro lado, los resultados del modelo polínico actual muestran cómo existen taxones que son exclusivos de la estepa altoandina permitiendo diferenciar a estas comunidades de las estepas arbustivo/graminosas (Mancini et al., 2012).

4.2. Reconstrucción de los cambios en las comunidades vegetales de la península Avellaneda y la cuenca del lago Argentino

Los estudios glaciológicos sugieren el retroceso de los glaciares a partir ca. 13.500-10.500 años cal AP para el área del lago Argentino y península Avellaneda en particular (Strelin y Malagnino, 2000; Strelin et al., 2014). Esto se evidencia por la presencia de niveles de arcillas y de estratos arcillosos laminados en la parte inferior de la secuencia, que sugieren un ambiente de depositación lacustre. Además, esta situación se refleja en la baja tasa de sedimentación para ese momento (Fig. 4). Por otro lado, los altos valores polínicos de *Myriophyllum*, entre ca. 11.600 y 10.000 años cal AP, acompañado de Juncaginaceae y presencia de algas, sugieren el desarrollo de un cuerpo de agua somero (>4 m de profundidad) posiblemente en relación con el retroceso glaciario. Con posterioridad al retroceso de los glaciares, la vegetación que rodeaba a la laguna proglacial de PAA estuvo representada por parches de praderas de altura, arbustos (e.g., *Ribes*) y subarbustos (e.g., *Colobanthus*, *Ephedra*) capaces de soportar condiciones frías y de déficit hídrico. Las diferencias

entre la composición de los tipos polínicos del MRPA para las praderas (Fig. 3) y el conjunto polínico fósil de este período (11.600-10.000 años cal AP) podría deberse a configuraciones de comunidades herbáceo-arbustivas no encontradas en las áreas incluidas en este estudio. Sería necesario estudiar la representación polínica en un mayor número de sitios que incluyan el desarrollo de praderas de altura sobre todo en busca de una configuración florística similar a la que muestra el registro fósil. Los valores para este período de anomalía negativa de temperatura media anual (-1,2 a -0,3) a partir de lo inferido por Massafiero y Larocque-Tobler (2013) en la secuencia Potrok Aike y de anomalía negativa de precipitación anual (-3 a -0,3) a partir de lo inferido por Tonello et al. (2009) en la secuencia Cerro Frías (Fig. 8C) respaldan las inferencias de condiciones frías y de déficit hídrico realizadas a partir de los registros de la cuenca del lago Argentino. Paulatinamente, los valores de ambas variables se incrementan hacia valores de anomalía cero hacia 9.500 años cal AP. Durante el período entre 13.000 y 10.500 años cal AP se registra una alta actividad de incendios, inferida a partir de altos valores de CHAR z-scores de PAA, Cerro Frías (Fig. 8A) y también por los altos valores de carbón en la secuencia Brazo Sur (Wille y Schabitz, 2009). Si bien los incendios fueron poco frecuentes, los eventos de fuego presentaban gran magnitud (Fig. 6F). La presencia de un conjunto de combustibles finos (hierbas y gramíneas) junto con parches de elementos leñosos como arbustos de la familia Asteraceae subf. Asteroideae (*Nardophyllum brioides* o *Baccharis patagonica*), *Berberis* spp. y *Mulinum* spp. favorecieron la propagación de las llamas en este paisaje estepario. La alta diversidad palinológica registrada en este tipo de estepa es un indicador más que sugiere condiciones frías y de déficit hídrico similares a las que encontramos hoy en la estepa altoandina, sobre todo en el semidesierto de altura. Posiblemente la comunidad que se desarrolló en vastas áreas de península Avellaneda y áreas cercanas de la cuenca del lago Argentino a comienzos del Holoceno tuvo afinidad con la actual estepa arbustiva baja de *Nardophyllum brioides*, estepa graminosa (León et al., 1998) y semidesierto de altura (Iribarren y Ferreyra, 2011).

Entre 9.500 y 7.000 años cal AP el aumento en la temperatura, y parcialmente un aumento en la disponibilidad hídrica (que se acentúa hacia los 7.500 años cal AP), favoreció un reemplazo gradual

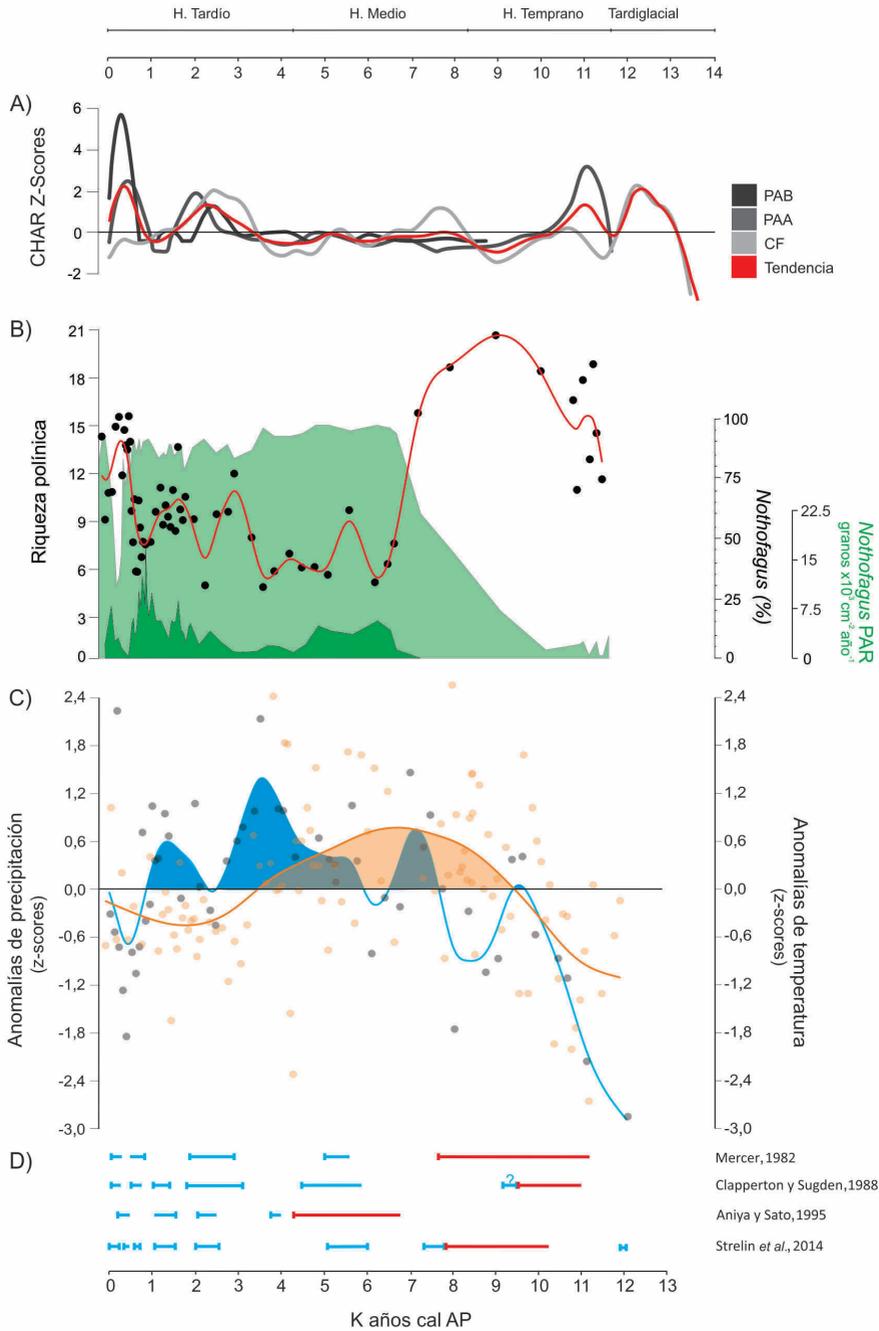


FIG. 8. **A.** Reconstrucción del régimen de incendios a partir del análisis integrado de valores de anomalías de CHAR de los registros CF, PAA y PAB. La curva roja representa un *smoothing* entre los valores de las 3 curvas. **B.** Riqueza polínica, los puntos negros representan la riqueza polínica de cada muestra fósil, la curva roja se graficó a partir de un *smoothing* de 3,95, porcentaje (verde claro) y PAR del tipo polínico *Nothofagus* tipo *dombeyi* (verde oscuro). **C.** Anomalías de precipitación anual basadas en Tonello *et al.* (2009) y anomalías de temperatura media anual basadas en Massferro y Larocque-Tobler (2013). Los datos originales se estandarizaron mediante la sustracción de la media y dividida por la desviación estándar de cada serie temporal. Se graficaron a partir de un *smoothing spline* de 5,65 (precipitación) y 8,35 (temperatura) en el *software* PAST 2,16 (Hammer *et al.*, 2001). **D.** Cronologías glaciares propuestas para la Patagonia Sur. Los segmentos azules indican avance y los rojos retroceso glacial. Tomado de Strelin *et al.* (2014).

de las estepas arbustivo/graminosas de mediana altura por murtillares de *Gaultheria*, *Empetrum* y otras plantas caméfitas. Este mosaico de cojines, no solo habría permitido el establecimiento de una gran diversidad de especies a partir de su efecto nodriza, sino que habría favorecido una paulatina expansión de parches de bosque de *Nothofagus* a partir de poblaciones relictuales que sobrevivieron durante el máximo glacial (Premoli et al., 2002) en áreas refugio del margen oeste del lago Argentino. Esto se evidencia a partir del aumento en el porcentaje y PAR de *Nothofagus* y también por las especies arbóreas, arbustivas y hierbas subordinadas como *Embothrium*, *Maytenus*, *Fuchsia* y *Cardamine*. Son llamativos los altos valores de *Leucheria* y *Maytenus* que no fueron encontrados entre las muestras que integran el MRPA. Esto puede sugerir la presencia de parches de *Maytenus disticha* y *Leucheria* spp. en interpachos de bosque. Las evidencias polínicas y de microfósiles de hojas de *Nothofagus* (Echeverría et al., 2018) sugieren que el bosque se expandió rápidamente entre los 8.000-7.000 años cal AP a lo largo de toda la península desde refugios glaciales. Los registros polínicos de Cerro Frías (Mancini, 2009) y Brazo Sur (Wille y Schäbitz, 2009) muestran sincronía con PAA respecto a las tendencias de dominancia del bosque hacia el Holoceno Medio. Los cambios en los ecosistemas inferidos a partir de estos tres registros entre ca. 11.500-8.000 años cal AP y asociados a un paulatino aumento de la temperatura desde comienzos del Holoceno hacia el Holoceno Medio y a un déficit hídrico coinciden con el retroceso de múltiples glaciares propuesto por diferentes autores para el sur de la Patagonia (Fig. 8D).

Al igual que en otros sitios de la Patagonia (Haberle y Bennett, 2004; De Porras et al., 2012), la expansión del bosque desde áreas relictuales en la cuenca del lago Argentino fue favorecida por el ascenso de la temperatura y por la disponibilidad hídrica hacia el Holoceno Medio. Entre 7.000 y 4.500 años cal AP se conformaron bosques cerrados que alcanzaban el margen oriental de península Avellaneda. El régimen de incendios se habría mantenido con bajos valores de frecuencia y consumo de combustible tanto durante la etapa de colonización (9.000-7.000 años cal AP) como durante el desarrollo de bosques cerrados (7.000-4.500 años cal AP). La baja disponibilidad de combustible seco habría impedido la ignición de leños a partir de fuentes de ignición naturales o la propagación de incendios pequeños. A partir

de 4.500 años cal AP y hasta 500 años cal AP, la leve disminución en el porcentaje de *Nothofagus* y el aumento en la riqueza palinológica sugieren el desarrollo de un bosque con presencia de claros. La apertura del canopeo permitió el desarrollo de un mayor número de especies en una matriz de bosque y claros coexistiendo hierbas y arbustos heliófilos (*Lathyrus*, *Leucheria*, *Phacelia*, *Mulinum*, *Discaria chacaye* (G. Don) Tortosa- Rhamnaceae) con especies adaptadas a regímenes de sombra (*Adenocaulon*, *Osmorhiza*, *Macrachaenium gracile* Hooker f. y *Escallonia rubra*). Los claros en el bosque y la estructura de la vegetación arbórea y de sotobosque facilitan la continuidad vertical de combustible; esto se refleja en una mayor frecuencia de incendios de escasa magnitud excepto por un período breve entre 3.000 y 2.000 años cal AP. Este patrón se repite en los registros de carbón vegetal sedimentario de PAB (Echeverría et al., 2014) y Cerro Frías (Sottile et al., 2012). El aumento en la actividad de incendios coincide con una disminución de valores de precipitación anual alrededor de 2.000 años cal AP. Es conveniente resaltar que a partir de los 3.000 años cal AP hasta ca. 1.000 años cal AP, los valores de PAR de bosque (mayoritariamente *Nothofagus*) se incrementan alcanzando valores incluso superiores a los registrados durante el Holoceno medio. Este patrón, aparentemente incompatible con la interpretación del desarrollo de bosques con presencia de claros, podría deberse a que la mayor apertura en el canopeo que rodea a la cuenca aumentara el área fuente relevante de polen de la turbera. Esto permitiría una mayor depositación de granos de *Nothofagus* de origen regional en la cuenca de PAA. Es en estos casos donde queda bien explícito el valor del conjunto polínico completo para la interpretación de las comunidades que se desarrollaron en el pasado, lo cual incluye a taxones capaces de dispersarse a larga y corta distancia. La depositación de ceniza volcánica probablemente corresponda a la erupción del volcán Aguilera a los 4.025 ± 160 ^{14}C años AP (4.428 años cal AP) como ha sido registrado en otras secuencias de la cuenca del lago Argentino (Tonello et al., 2009). Inmediatamente después de este depósito se registra una desaparición de las algas presentes en el cuerpo de agua y un aumento en la concentración de microfósiles de *Nothofagus* (Echeverría et al., 2018), sugiriendo un evento de defoliación masiva posterior a la depositación de la ceniza y grandes cambios en las condiciones

físico-químicas en el cuerpo de agua. Este tipo de disturbios asociado al depósito de ceniza volcánica han sido registrados en otras secuencias fósiles de la Patagonia con consecuencias similares (De Porras *et al.*, 2012). Sin embargo, la desaparición de algas y la disminución de los valores polínicos de *Nothofagus*, al igual que el aumento de la diversidad palinológica que se sostiene hasta *ca.* 2.000 años cal AP, son compatibles con un aumento en el déficit hídrico propuesto por Echeverría *et al.* (2017) para el sur de la Patagonia. Los valores de anomalías de temperatura muestran una disminución hacia los 2.000 años cal AP, mientras que los valores positivos de anomalías de precipitación decrecen entre 3.500 y 2.500 años cal AP (Fig. 8). La aparición de *Sphagnum*, la reaparición de algas como *Botryococcus* y *Pediastrum*, junto con valores levemente mayores de Cyperaceae evidencian el desarrollo de una turbera con la presencia de agua freática cerca de la superficie, coincidiendo con valores positivos de anomalías de precipitación entre *ca.* 2.000 y 1.000 años cal AP (Fig. 8C). El aumento en la disponibilidad hídrica podría explicar la presencia de trazas de *Drimyswinteri*, especie que actualmente habita la parte occidental de la península Avellaneda, como codominante de bosques higrofilos de *Nothofagus betuloides*.

El último milenio fue protagonista de cambios importantes en las comunidades vegetales y en el régimen de incendios en península Avellaneda. La estepa gramínea se expandió a expensas del bosque abierto a *ca.* 500-250 años cal AP coincidiendo con valores negativos de anomalías de temperatura y precipitación anual. Es para este período que la biomasa consumida se asemejan a los registrados durante el comienzo del Holoceno. Sin embargo, el contraste entre los valores de PAR de hierbas y arbustos de ambos períodos sugiere que la matriz de combustible entre 500 y 250 años cal AP sería predominantemente gramínea, a diferencia de los mosaicos gramíneo-arbustivos que dominaban en el área previo a 9.500 años cal AP. Este período de bajas temperaturas es coincidente con el reporte de múltiples avances neoglaciales (Fig. 8D). Las bajas temperaturas predominantes durante gran parte del año podrían extender el déficit hídrico a partir de un incremento de la duración de la capa de nieve. La dominancia de comunidades gramíneas por sobre superficies boscosas durante este período también fue inferida a partir de los registros polínicos de PAB (Echeverría *et al.*, 2018) y Cerro Frías (Mancini, 2009).

4.3. Cambios en los ecosistemas del lago Argentino en el contexto de la variabilidad climática del centro-sur patagónico

Las comunidades esteparias con altos porcentajes de gramíneas y arbustos bajos inferidas para el comienzo del Holoceno a partir de múltiples registros polínicos en la Patagonia central (Markgraf *et al.*, 2007; De Porras *et al.*, 2012), en la cuenca del lago Argentino (este trabajo (PAA); Mancini, 2009 (Cerro Frías); Wille y Schäbitz, 2009 (Brazo Sur)) y en Patagonia sur (Villa Martínez y Moreno, 2007; Ponce *et al.*, 2011; Musotto *et al.*, 2016) son coincidentes con la composición florística de estepas húmedo-frías. Actualmente este tipo de estepas ocupan áreas vecinas a los bosques magallánicos o áreas con alturas superiores a *ca.* 800 m s.n.m. donde las bajas temperaturas extienden la permanencia de la capa de nieve incluso en los primeros meses de primavera. La aparición de valores importantes de Ericaceae (*Gaultheria* y *Empetrum*) en gran parte de los registros palinológicos durante este período y hasta *ca.* 7.000 años cal AP puede representar la colonización primaria de las áreas previamente ocupadas por los glaciares. Actualmente las comunidades que cubren los cordones morrénicos y en planos glacialacustres están dominadas por *Gaultheria* spp. y *Empetrum rubrum* acompañadas por *Berberis* spp., *Symphotrichum vahlii* (Gaudich.) G.L. Nesom, *Baccharismagellanica* (Lam.) Pers., *Perezia* spp y *Senecio* spp (Haumman, 1947; Pérez Moreau, 1959; Pisano y Dimitri, 1973). Este tipo de comunidades son paulatinamente reemplazadas por *Escallonia rubra* y renovales de *Nothofagus pumilio* a medida que las condiciones del sustrato se vuelven más estables y favorables para el establecimiento de plántulas. El tiempo en el que ocurrirá ese proceso de sucesión secundaria dependerá no solo de condiciones climáticas favorables, sino también de la distancia de la fuente de semillas de *Nothofagus*, y otras características locales como la topografía y el tipo de sustrato. Nanavati *et al.* (2019) compararon la historia posglacial de diferentes registros polínicos al este de los Andes entre los 41-55° S y concluyen que existe un patrón de incremento en la abundancia de *Nothofagus* de norte a sur alcanzando altos valores *ca.* 15.000 años cal AP en la Patagonia norte, *ca.* 8.000 años cal AP en la Patagonia central y *ca.* 4.500 años cal AP en la Patagonia sur. Los autores explican estas diferencias en los cambios de los ecosistemas a nivel latitudinal debido a que las *storm tracks* asociadas al cinturón de

vientos del oeste se encontraba en una posición al norte de su posición actual y fueron migrando hacia el sur durante el Glacial tardío y el Holoceno Temprano. El reemplazo de las comunidades graminoso-arbustivas frías por comunidades de bosques hacia 7.000 años cal AP en el área del lago Argentino coincide con el escenario general descrito para otros sitios de la Patagonia central (Nanavati *et al.*, 2019). Los altos niveles de carbón registrados para la cuenca del lago Argentino entre 13.000 y 10.000 años cal AP coinciden con la señal regional de mayor actividad de incendios en registros localizados al sur de los 40° S (Whitlock *et al.*, 2007). Los modelos paleoclimáticos presentados por Renssen *et al.* (2005) muestran una insolación anual superior a la actual al sur de los 45° y una estacionalidad menos marcada debido a cambios en la oblicuidad de la Tierra. Además, este tipo de forzantes a escala global habría tenido efectos sobre la circulación general. De acuerdo con los patrones evidenciados por los indicadores paleoecológicos en la Patagonia, los *westerlies* se habrían debilitado o se habrían desplazado hacia el sur de su localización núcleo actual (Whitlock *et al.*, 2007; Fletcher y Moreno, 2012). Los altos valores de carbón y la dominancia de estepas graminosas en la Patagonia occidental extrandina, sugieren que un gradiente de precipitación menos abrupto habría favorecido el desarrollo de una continuidad de biomasa combustible que permitió la propagación de incendios (Whitlock *et al.*, 2007; Sottile *et al.*, 2012).

La dominancia de bosques densos en las laderas andinas durante el Holoceno Medio entre ca. 7.000 y 4.500 años cal AP inferida a partir de los registros polínicos del lago Argentino y de otros registros fósiles en la Patagonia son compatibles con la síntesis paleoclimática elaborada por Fletcher y Moreno (2012). Estos autores plantean una respuesta simétrica del cinturón de los *westerlies* en relación con una intensificación de los mismos en sincronía con una disminución de la temperatura, aspectos que habrían promovido la ocurrencia de neoglaciaciones en el sur de Sudamérica y Nueva Zelanda. El análisis de anomalías de precipitación anual es coincidente con el precepto de que una mayor intensidad de los *westerlies* está asociada a una acentuación de la subsidencia aumentando las precipitaciones sobre la región andina, sobre todo en el sector pacífico y en menor medida sobre el flanco este de los Andes (Garreaud *et al.*, 2009). Por otro lado, las anomalías de temperatura presentan sus valores más altos a los

ca. 7.000 años cal AP y disminuyen gradualmente a los ca. 4.000 años cal AP. Esta tendencia coincide con los avances neoglaciaciones registrados para el área del lago Argentino a partir de los 6.000 años cal AP. La combinación entre *westerlies* más intensos que habrían favorecido un gradiente de precipitación oeste-este más abrupto y temperaturas más altas a los ca. 7.000 años cal AP (Massaferro y Larocque-Tobler, 2013) se evidencia en lo que Echeverría *et al.* (2017) denominaron como un comportamiento opuesto respecto a las variaciones del balance hídrico de las comunidades vegetales andinas y extrandinas en la Patagonia sur durante el Holoceno Temprano y Medio.

Además, simulaciones realizadas por Berman *et al.* (2018) sugieren que las temperaturas medias anuales y estacionales durante el Holoceno Medio fueron significativamente más cálidas que las del Último Máximo Glacial en toda América del Sur, debido a cambios en los parámetros orbitales de la Tierra alrededor del Sol. Mientras en la región andina se desarrollan bosques densos, las estepas graminosas de la Patagonia extrandina son reemplazadas por parches arbustivo-graminosos (Bamonte y Mancini, 2011; Bamonte *et al.*, 2015). La disminución en los niveles de carbón de registros cordilleranos (Nanavati *et al.*, 2019) y del área extrandina patagónica responden a la falta de disponibilidad de combustible. En áreas de bosque esto se debe al alto grado de humedad del leño y, en el caso de las comunidades esteparias, por la falta de continuidad horizontal de la materia seca (Sottile *et al.*, 2012; Echeverría *et al.*, 2014).

El Holoceno tardío se caracteriza por presentar indicadores con señales diversas dependiendo de la ubicación geográfica de los registros paleoecológicos. A partir de los ca. 5.000-4.000 años cal AP la asimetría en los patrones de los registros paleoclimáticos a diferentes latitudes de la Patagonia, coincide con el comienzo de la variabilidad climática asociada al ENSO y el SAM (Oscilación Anular Sur) (Fletcher y Moreno, 2012; Moreno *et al.*, 2014; Nanavati *et al.*, 2019). Los eventos El Niño están estrechamente asociados a la ocurrencia de incendios en especial al norte de los 44° S, ya que durante estos eventos el cinturón de tormentas asociado a los *westerlies* se desplazaría a altas latitudes. El mismo efecto se produce durante la fase positiva del SAM.

Algunos registros muestran mayor sensibilidad en términos de la variabilidad en el espectro polínico a los cambios del Holoceno Tardío al sur de la Patagonia

en el flanco este de los Andes (*e.g.*, PAB y CF), mientras que otros muestran cambios más sutiles (*e.g.*, PAA, Brazo Sur, lago Cipreses, lago Guanaco). El período de mayor ocurrencia de incendios *ca.* 2.000-3.000 años cal AP en los registros del área del lago Argentino y las comunidades de estepa del lago San Martín (Sottile *et al.*, 2012) sugiere condiciones que favorecieron la desecación de leño en ambientes boscosos al igual que una continuidad en la cobertura vegetal en los ecosistemas extrandinos. Este tipo de configuración parece compatible con el debilitamiento en el gradiente de precipitación oeste-este asociado a un debilitamiento de los *westerlies*. Este escenario coincide con la interpretación de Moreno *et al.* (2018), quienes plantean una dominancia de valores negativos del índice de SAM para este período. Si bien la curva de anomalías de temperatura presenta valores por debajo de la media, coincidiendo este período con un avance glacial, la radiación solar durante los meses de octubre a febrero habría alcanzado los valores máximos desde *ca.* 2.000 años AP (Laskar *et al.*, 2004; Battistel *et al.*, 2018) condición sumamente favorable para la desecación de combustibles de ambientes de bosque y estepa. Si bien las fuentes de ignición naturales son una posibilidad real, pero poco probable para estos ecosistemas (Mundo *et al.*, 2017), entre 3.000 y 2.000 años cal AP, Franco *et al.* (2004) señalan que se encuentran los mayores indicios de poblamiento por parte de cazadores-recolectores del Holoceno Tardío en la cuenca del lago Argentino, lo que pudo generar fuentes de ignición antrópica.

Durante los últimos 1.000 años algunos autores infieren una disminución en la precipitación andina entre los 53 y 55° S por un debilitamiento de los *westerlies*, a partir de evidencias geoquímicas (Waldmann *et al.*, 2010) y del estudio de espeloetermas (Schimpf *et al.*, 2011). Además, registros palinológicos entre 49 y 50° S muestran una sincronía en la disminución en el balance hídrico, alcanzando valores mínimos a los 300-500 años cal AP (Echeverría *et al.*, 2017). En particular, los registros del lago Argentino muestran un avance de la estepa por sobre el bosque y un aumento en la ocurrencia de incendios en consonancia con los patrones de circulación mencionados anteriormente. Cabe mencionar que otros registros palinológicos situados *ca.* 51° S (Moreno *et al.*, 2018) presentan señales discrepantes con el modelo que presentamos para el lago Argentino.

Las distintas interpretaciones de los registros fósiles de la Patagonia podrían relacionarse con

diferencias en la resolución temporal y la sensibilidad que cada proxy presenta frente a las variaciones de la precipitación y temperatura. Múltiples aspectos respecto al comportamiento del espectro polínico en términos de dispersión y producción, aún son un campo por descubrir en la Patagonia, lo que podría estar interfiriendo en las formas en que interpretamos el registro fósil.

5. Consideraciones finales y conclusión

En este trabajo se plasman resultados que aportan al entendimiento no solo del registro fósil, sino a la reflexión sobre los modelos de representación polínica sobre la base de la cual se realizan las interpretaciones paleoecológicas. Los ítems más relevantes que devienen de este estudio son:

- Se determinaron taxones clave que permiten diferenciar las comunidades de diferentes pisos altitudinales; esto sugiere un gran potencial del estudio de los registros polínicos fósiles con proyecciones para la reconstrucción de cambios en la temperatura, al menos en el ecotono bosque-estepa altoandina.
- El análisis e interpretación conjunta de polen y palinomorfos no polínicos brinda información fundamental para el entendimiento de la evolución de la cuenca sedimentaria de donde se extrae el registro fósil, y también para entender los cambios de los humedales en un contexto de cambios a escala regional.
- Los cambios en la diversidad polínica sugieren cambios no cíclicos en la diversidad vegetal durante el Holoceno. Las comunidades arbustivo-gaminosas frías que dominaron hasta comienzos del Holoceno Temprano, con valores de diversidad vegetal alta, fueron desplazadas posiblemente hacia pisos altitudinales mayores a lo largo del Holoceno, tendencia que continuaría en el contexto del cambio climático actual. Esta tendencia insta a la implementación de medidas tendientes a fortalecer la conservación de este tipo de ecosistemas que tenderá a reducir su distribución en forma de islas en los picos más elevados de la cordillera de la Patagonia sur.
- Durante el Holoceno Temprano y Medio se detectaron cambios en la vegetación andina que concuerdan con un modelo en el cual las oscilaciones del balance hídrico se comportan de manera opuesta entre las comunidades andinas

y extrandinas entre los 48-50° S, mientras que los períodos de mayor actividad de incendios oscilan en fase entre comunidades de bosque y estepa extrandina.

- Las diferencias entre los diversos proxies de los registros interpelan a mejorar la convalidación de las interpretaciones mediante la utilización de datos climáticos con una resolución espacial acorde a la heterogeneidad ambiental oeste-este del sector cordillerano patagónico. El estudio de registros polínicos, carbón vegetal sedimentario y macrofósiles nos permiten no solo explorar la variabilidad ambiental y paleoclimática, sino que también generan nuevos interrogantes que interpelan a mejorar la comprensión del sistema actual.

Agradecimientos

Agradecemos los comentarios realizados por el Dr. L. Rojo y un revisor anónimo que permitieron mejorar este manuscrito. A la Dra. J. Massaferrero por compartir los datos de la reconstrucción de temperatura del sitio Potrok Aike. Este trabajo contó con el apoyo de los siguientes subsidios de investigación: PICT1687-2015, PICT0763-2015, CONICET-PIP-414; EXA 941/19. A la Prefectura Naval Argentina por los traslados a la península Avellaneda y a la administración de parques nacionales y personal del Parque Nacional Los Glaciares por su asistencia administrativa y logística.

Referencias

- Adam, D.P.; Mehringer, Jr.P.J. 1975. Modern pollen surface samples: an analysis of subsamples. *Journal of Research of the U.S. Geological Survey* 3 (6): 733-736.
- Aniya, M. 2013. Holocene glaciations of Hielo Patagónico (Patagonia Icefield), South America: A brief review. *Geochemical Journal* 47: 97-105.
- Bamonte, F.P.; Mancini, M.V. 2011. Palaeoenvironmental changes since Pleistocene-Holocene transition: Pollen analysis from a wetland in southwestern Patagonia (Argentina). *Review of Palaeobotany and Palynology* 165: 103-110. doi: 10.1016/j.revpalbo.2011.02.003.
- Bamonte, F.P.; Mancini, M.V.; Sottile, G.D.; Marcos, M.A.; Gogorza, C. 2015. Vegetation dynamics from Lago San Martín area (Southwest Patagonia, Argentina) during the last 6,500 years. *Vegetation History and Archaeobotany* 24: 267-277.
- Battistel, D.; Kehrwald, N.M.; Zennaro, P.; Pellegrino, G.; Barbaro, E.; Zangrando, R.; Pedeli, X.X.; Varin, C.; Spolaor, A.; Vallelonga, P.T.; Gambaro, A.; Barbante, C. 2018. High-latitude Southern Hemisphere fire history during the mid to late Holocene (6000-750 BP). *Climate of the Past* 14: 871-886. doi: 10.5194/cp-14-871-2018.
- Bennet, K.D. 2003. "Psimpol y "Pscomb": C programs for analysing pollen data and plotting pollen diagrams. Available from Uppsala University Quaternary Geology program at: <http://www.kv.geo.uu.se/psimpoll.html>. (Última visita 10/05/2020).
- Bennet, K.D.; Willis, K.J. 2001. Pollen. *In* Tracking environmental change using lake sediments. Terrestrial, Algal and Siliceous indicators (Smoll, J.P.; Birks, H.J.B.; Last, W.M.; editors). Kluwer Academic Publisher: 5-32. Dordrecht.
- Bentley, M.J.; Hodgson, D.A.; Smith, J.A.; Cofaigh, C.Ó.; Domack, E.W.; Larter, R.D.; Roberts, S.J.; 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.
- Berman, A.L.; Silvestri, G.; Compagnucci, R. 2012. Eastern Patagonia seasonal precipitation: influence of southern hemisphere circulation and links with subtropical South American precipitation. *Journal of Climate* 25: 6781-6795.
- Berman, A.L.; Silvestri, G.; Tonello, M.S. 2018. On the differences between Last Glacial Maximum and Mid-Holoceneclimates in southern South America simulated by PMIP3 models. *Quaternary Science Reviews* 185: 113-121.
- Birks, H.J.B.; Line, J.M. 1992. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data. *The Holocene* 2: 1-10.
- Blaauw, M.; Christen, J.A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457-474.
- Canziani, O.; Díaz, S. 1997. Impactos regionales del cambio climático: evaluación y vulnerabilidad de América Latina. Organización Meteorológica Mundial, Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente: 45 p. Nueva York.
- Dangavs, N.V. 2005. Los ambientes acuáticos de las Provincia de Buenos Aires. *In* Geología y recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires (De Barrio, R.E.; Etcheverry, R.O.; Caballé, M.F.; Llabrás, E.; editores). Relatorio del Congreso Geológico Argentino, No. 16, Capítulo 13: 219-236. La Plata.
- De Porras, M.E.; Maldonado, A.; Abarzúa, A.M.; Cárdenas, M.L.; Francois J.P.; Martel-Cea, A.; Stern, C.R.; Méndez, C.; Reyes, O. 2012. Postglacial vegetation, fire and climate dynamics at Central Chilean Patagonia (Lake Shaman, 44°S). *Quaternary Science Reviews* 50: 71-85.

- Echeverría, M.E.; Sottile, G.D.; Mancini, M.V.; Fontana, S.L. 2014. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24 (8): 957-969.
- Echeverría, M.E.; Bamonte, F.P.; Marcos, M.A.; Sottile, G.D.; Mancini, M.V. 2017. Palaeohydric balance variations in eastern Andean environments in southern Patagonia (48°-52.5° S): Major trends and forcings during the last ca. 8000 cal yrs BP. *Review of Palaeobotany and Palynology* 246: 242-250. doi: 10.1016/j.revpalbo.2017.07.006.
- Echeverría, M.E.; Sottile, G.D.; Mancini, M.V.; Fontana, S.L. 2018. New insights into postglacial vegetation dynamics and environmental conditions of Península Avellaneda, southwest Patagonia, revealed by plant macrofossils and pollen analysis. *Mires and Peat* 21 (20): 1-18. doi: 10.19189/MaP.2017.OMB.295.
- Fægri, K.; Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*, 4th edition. John Wiley and Sons: 328 p. Copenhagen.
- Fletcher, M.S.; Moreno, P.I. 2012. Have the Southern Westerlies changed in a zonally symmetric manner over the last 14,000 years? A hemisphere-wide take on a controversial problem. *Quaternary International* 253: 32-46. doi: 10.1016/j.quaint.2011.04.042.
- Franco, N.V.; Borrero, L.A.; Mancini, M.V. 2004. Environmental changes and hunter-gatherers in southern Patagonia: Lago Argentino and Cabo Vírgenes (Argentina). *Before Farming* 3: 1-17.
- Garreaud, R.D.; Vuille, M.; Compagnucci, R.; Marengo, J. 2009. Present-day South American Climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 281 (3-4): 180-195. doi: 10.1016/j.palaeo.2007.10.032.
- Glasser, N.F.; Harrison, S.; Winchester, V.; Aniya, M. 2004. Late Pleistocene and Holocene palaeoclimate and glacier fluctuations in Patagonia. *Global and Planetary Change* 43 (1-2): 79-101. doi: 10.1016/j.gloplacha.2004.03.002.
- Gray, J. 1965. Extraction techniques. *In Handbook of Paleontological Techniques. Part III. Techniques in palynology* (Kummel, B.; Raup, D.; editores). Freeman, W.H. and Co.: 530-587. San Francisco.
- Grimm, E. 2004. TG View 2.0.2 Illinois State Museum. Research and Collection Center. Springfield, Illinois.
- Haberle, S.G.; Bennett, K.D. 2004. Postglacial formation and dynamics of North Patagonian rainforest in the Chonos Archipelago, Southern Chile. *Quaternary Science Reviews* 23 (23-24): 2433-2452. doi: 10.1016/j.quascirev.2004.03.001.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaontología Electrónica* 4 (1): 9 p.
- Hauman, L. 1947. Los Bosques subantárticos y el Dominio Andino. *In La vegetación de la Argentina* (Hauman, L.; Bukart, A.; Parodi, L.R.; Cabrera, A.L.; editores). Editorial Gaea: 273-305 y 305-338. Argentina.
- Higuera, P.E. 2004-2017. CharAnalysis: Diagnostic and analytical tools for sediment-charcoal analysis. <https://sites.google.com/site/charanalysis>. (Última visita 05/04/19).
- Higuera, P.E.; Brubaker, L.B.; Anderson, P.M. 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climatic change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs* 79 (2): 201-219. doi: 10.1890/07-2019.1.
- Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G.; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25 (15): 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276.
- Hoegh-Guldberg, O.; Jacob, D.; Taylor, M.; Bindi, M.; Brown, S.; Camilloni, I.; Diedhiou, A.; Djalante, R.; Ebi, K.L.; Engelbrecht, F.; Guiot, J.; Hijioka, Y.; Mehrotra, S.; Payne, A.; Seneviratne, S.I.; Thomas, A.; Warren, R.; Zhou, G. 2018. Impacts of 1.5 °C Global Warming on Natural and Human Systems. *In Global Warming of 1.5 °C. An Intergovernmental Panel on Climate Special Report* (Masson-Delmotte, V.; Zhai, P.; Pörtner, H.O.; Roberts, D.; Skea, J.; Shukla, P.R.; Pirani, A.; Moufouma-Okia, W.; Péan, C.; Pidcock, R.; Connors, S.; Matthews, J.B.R.; Chen, Y.; Zhou, X.; Gomis, M.I.; Lonnoy, E.; Maycock, T.; Tignor, M.; Waterfield, T.; editors). World Meteorological Organization: 175-311. Ginebra.
- Hogg, A.G.; Hua, Q.; Blackwell, P.G. 2013. SHCal13 Southern hemisphere calibration, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55 (4): 1889-1903. doi: 10.2458/azu_js_rc.55.16783.
- Holz, A.; Kitzberger, T.; Paritsis, J.; Veblen, T.T. 2012. Ecological and climatic controls of modern wildfire activity patterns across southwestern South America. *Ecosphere* 3 (11). doi: 10.1890/ES12-00234.1.
- Iglesias, V.; Markgraf, V.; Whitlock, C. 2016. 17,000 years of vegetation, fire and climate change in the eastern foothills of the Andes (lat. 44° S). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457: 195-208. doi: 10.1016/j.palaeo.2016.06.008.
- Iribarren, M.L.; Ferreyra, M. 2011. Flora y vegetación altoandina: Parque Nacional Los Glaciares. Zona norte y áreas vecinas. Informe técnico de la Administración de Parques Nacionales: 79 p. San Carlos de Bariloche.
- Juggins, S. 2017. Rioja: Analysis of Quaternary Science Data, R package version (0.9-21). (<http://cran.r-project.org/package=rioja>). (Última visita 05/06/2019).

- Kaplan, M.R.; Schaefer, J.M.; Strelin, J.A.; Denton, G.H.; Anderson, R.F.; Vandergoes, M.J.; Finkel, R.C.; Schwartz, R.; Travis, S.G.; García, J.L.; Martini, M.A.; Nielsen, S.H.H. 2016. Patagonian and southern South Atlantic view of Holocene climate. *Quaternary Science Reviews* 141: 112-125. doi: 10.1016/j.quascirev.2016.03.014.
- Kilian, R.; Lamy, F. 2012. A review of Glacial and Holocene paleoclimate records from southernmost Patagonia (49-55° S). *Quaternary Science Reviews* 53: 1-23. doi: 10.1016/j.quascirev.2012.07.017.
- Laskar, J.P.; Robutel, P.; Joutel, F.; Gastreineau, M.; Correia, A.; Levrard, B. 2004. A long term numerical solution for the insolation quantities of the Earth, *Astron. The Astrophysical Journal* 428: 261-285.
- León, R.J.C.; Bran, D.; Collantes, M.; Paruelo, J.M.; Soriano, A. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125-144.
- Livingstone, D. 1965. The use of filament tape in raising long cores from soft sediment. *Limnology and Oceanography* 12 (2): 346-348.
- Mancini, M.V. 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. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.01.017.
- Mancini, M.V.; De Porras, M.E.; Bamonte, F.P. 2012. Southernmost South America Steppes: Vegetation and its modern pollen-assemblages representation. *In* *Steppe Ecosystems: Dynamics, Land Use and Conservation* (Germano, D.; editor). Nova Science Publishers, Inc.: 141-156. New York.
- Mancini, M.; Bamonte, F.; Marcos, M.; Sottile, G.; Echeverría, M. 2018. Análisis y métodos paleoecológicos para la reconstrucción de comunidades de bosque y estepas de Patagonia, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 77-101.
- Markgraf, V.; Bradbury, J.P.; Schwalb, A. 2003. Holocene paleoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene* 13: 581-591. doi: 10.1191/0959683603hl648rp.
- Markgraf, V.; Whitlock, C.; Haberle, S.G. 2007. Vegetation and fire history during the last 18,000 cal yr B.P. in southern Patagonia: Mallín Pollux, Coyhaique, Province Aisén (45° 41' 30" S; 71° 50' 30" W, 640 m elevation). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254 (3-4): 492-507. doi: 10.1016/j.palaeo.2007.07.008.
- Masiokas, M.H.; Rivera, A.; Espizua, L.E.; Villalba, R.; Delgado, S.; Aravena, J.C. 2009. Glacier fluctuations in extratropical South America during the past 1000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281 (3-4): 242-268. doi: 10.1016/j.palaeo.2009.08.006.
- Massaferro, J.; Larocque-Tobler, I. 2013. Using a newly developed chironomid transfer function for reconstructing mean annual air temperature at Lake Potrok Aike, Patagonia, Argentina. *Ecological Indicators* 24: 201-210. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.06.017.
- Mercer, J.H. 1982. Holocene glacier variation in southern South America. *Acta Histriae* 18: 35-40.
- Moreno, P.I.; Vilanova, I.; Villa-Martínez, R.; Garreaud, R.D.; Rojas, M.; De Pol-Holz, R. 2014. Southern Annular Mode-like changes in southwestern Patagonia at centennial timescales over the last three millennia. *Nature Communications* 5 (4375). doi: 10.1038/ncomms5375.
- Moreno, P.I.; Vilanova, I.; Villa-Martínez, R.P.; Francois, J.P. 2018. Modulation of fire regimes by vegetation and site type in southwestern Patagonia since 13 ka. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6 (34): 1-10. doi: 10.3389/fevo.2018.00034.
- Moy, C.M.; Seltzer, G.O.; Rodbell, D.T.; Anderson, D.M. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* 420 (6912): 162-165. doi: 10.1038/nature01194.
- Mundo, I.A.; Villalba, R.; Veblen, T.T.; Kitzberger, T.; Holz, A.; Paritsis, J.; Ripalta, A. 2017. Fire history in southern Patagonia: human and climate influences on fire activity in *Nothofagus pumilio* forests. *Ecosphere* 8 (9): 23 p. doi: 10.1002/ecs2.1932.
- Musotto, L.L.; Borromei, A.M.; Coronato, A.; Menounos, B.; Osborn, G.; Marr, R. 2016. Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironmental changes in central Tierra del Fuego (~54° S) inferred from pollen analysis. *Vegetation History and Archaeobotany* 25: 117-130. doi: 10.1007/s00334-015-0537-8.
- Nanavati, W.P.; Whitlock, C.; Iglesias, V.; De Porras, M.E. 2019. Postglacial vegetation, fire, and climate history along the eastern Andes, Argentina and Chile (lat. 41-55° S). *Quaternary Science Reviews* 207: 145-160. doi: 10.1016/j.quascirev.2019.01.014.
- Páez, M.M.; Villagrán, C.; Stutz, S.; Hinojosa, F.; Villa, R. 1997. Vegetation and pollen dispersal in the subtropical-temperate climatic transition of Chile and Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96 (1-2): 169-181. doi: 10.1016/S0034-6667(96)00039-5.
- Páez, M.M.; Schaebitz, F.; Stutz, S. 2001. Modern pollen-vegetation and isopoll maps in southern Argentina. *Journal of Biogeography* 28 (8): 997-1021. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00616.x.
- Pérez, C.F.; Castañeda, M.E.; Gassmann, M.I.; Bianchi, M.M. 2009. A statistical study of *Weinmannia* pollen

- trajectories across the Andes. *Advances in Geosciences* 22: 79-84. doi: 10.5194/adgeo-22-79-2009.
- Pérez Moreau, R.A. 1959. *Reseña botánica sobre el Lago Argentino*. Instituto Nacional del Hielo Continental Patagónico 3: 58 p. Buenos Aires.
- Pisano, V.; Dimitri, M.J. 1973. Estudio Ecológico de la Región Continental Sur del área Andino-Patagónica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 4: 207-271.
- Ponce, J.F.; Borromei, A.M.; Rabassa, J.O.; Martínez, O. 2011. Late Quaternary palaeoenvironmental change in western Staaten Island (54.5° S, 64° W), Fuegian Archipelago. *Quaternary International* 233: 89-100. doi: 10.1016/j.quaint.2010.10.011.
- Premoli, A.C.; Souto, C.P.; Rovere, A.E.; Allnut, T.R.; Newton, A.C. 2002. Patterns of isozyme variation as indicators of biogeographic history in *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florín. *Diversity and Distributions* 8 (2): 57-66. doi: 10.1046/j.1472-4642.2002.00128.x.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>. (Última visita 05/06/2019).
- Renssen, H.; Goosse, H.; Fichefet, T.; Masson-Delmotte, V.; Koç, N. 2005. Holocene climate evolution in the high-latitude Southern Hemisphere simulated by a coupled atmosphere-sea ice-ocean-vegetation model. *The Holocene* 15 (7): 951-964. doi: 10.1191/0959683605hl869ra.
- Shubert, L.E. 2003. Nonmotile coccoid and colonial green algae. In *Freshwater Algae of North America* (Wehr, J.; Sheath, R.; Kociolek, J.P.; editors). *Aquatic Ecology*: 253-309. Burlington.
- Schimpf, D.; Kilian, R.; Kronz, A.; Simon, K.; Spötl, C.; Wörner, G.; Deininger, M.; Mangini, A. 2011. The significance of chemical, isotopic, and detrital components in three coeval stalagmites from the superhumid southernmost Andes (53°S) as high-resolution palaeoclimate proxies. *Quaternary Science Reviews* 30 (3-4): 443-459. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.12.006.
- Seppä, H.; Hicks, S. 2006. Integration of modern and past pollen accumulation rate (PAR) records across the arctic tree-line: a method for more precise vegetation reconstructions. *Quaternary Science Reviews* 25 (13): 1501-1516. doi: 10.1016/j.quascirev.2005.12.002.
- Sottile, G.D.; Bamonte, F.P.; Mancini, M.V.; Bianchi, M.M. 2012. Insights into Holocene vegetation and climate changes at the southeast of the Andes: *Nothofagus* forest and Patagonian steppe fire records. *The Holocene* 22 (11): 1309-1322. doi: 10.1177/0959683611405082.
- Sottile, G.; Giaché, Y.; Bianchi, M. 2018. Reconstrucción del régimen de incendios en ecosistemas templados patagónicos sobre la base de registros de carbón vegetal sedimentario (Charcoal) y polen durante el Cuaternario tardío. *Tendencias metodológicas, resultados y perspectivas*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 102-119.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen Spores* 13: 615-621.
- Strelin, J.A.; Malagnino, E.C. 2000. Late-Glacial History of Lago Argentino, Argentina, and Age of the Puerto Bandera Moraines. *Quaternary Research* 54 (03): 339-347. doi: 10.1006/qres.2000.2178.
- Strelin, J.A.; Kaplan, M.R.; Vandergoes, M.J.; Denton, G.H.; Schaefer, J.M. 2014. Holocene glacier history of the Lago Argentino basin, Southern Patagonian Icefield. *Quaternary Science Reviews* 101: 124-145. doi: 10.1016/j.quascirev.2014.06.026.
- Stuiver, M.; Reimer, P.J.; Reimer, R.W. 2005. Calib 7.1 [WWW.program] at <http://calib.org>. (Última visita 13/05/2019).
- Tonello, M.S.; Mancini, M.V.; Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research* 72 (03): 410-420. doi: 10.1016/j.yqres.2009.06.011.
- Torres, G.R.; Lupo, L.C.; Kulemeyer, J.J.; Pérez, C.F. 2016. Palynological evidence of the geocological belts dynamics from the Eastern Cordillera of NW Argentina (23° S) during the Pre-Last Glacial Maximum. *Andean Geology* 43 (2): 151-151. doi: 10.5027/andgeoV43n2-a01.
- Van Geel, B.; Ralska-Jasiewiczowa, M.; Odgaard, B.V. 1996. Cyanobacteria as indicators of phosphateutrophication of lakes and pools in the past. *PACT* 50: 399-415.
- Villa-Martínez, R.P.; Moreno, P.I. 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. doi: 10.1016/j.yqres.2007.07.003.
- Villalba, R.; Lara, A.; Masiokas, M.H.; Urrutia, R.; Luckman, B.H.; Marshall, G.J.; Mundo, I.A.; Christie, D.A.; Cook, E.R.; Neukom, R.; Allen, K.; Fenwick, P.; Boninsegna, J.A.; Srur, A.M.; Morales, M.S.; Araneo, D.; Palmer, J.G.; Cuq, E.; Aravena, J.C.; Holz, A.; LeQuesne, C. 2012. Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience* 5 (11): 793-798. doi: 10.1038/ngeo1613.
- Waldmann, N.D.; Ariztegui, D.; Anselmetti, F.S.; Austin, J.A.Jr.; Moy, C.M.; Stern, C.; Recasens, C.; Dunbar, R.B. 2010. Holocene Climatic fluctuations and positioning of the Southern Hemisphere westerlies in Tierra del

- Fuego (54° S), Patagonia. *Journal Quaternary Science* 25 (7): 1063-1075. doi: 10.1002/jqs.1263.
- Wenzens, G.; Wenzens, E. 1998. Late glacial and Holocene glacier advances in the area of Lago Viedma (Patagonia, Argentina). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie I*: 593-608.
- Whitlock, C.; Larsen, C.P.S. 2001. Charcoal as a fire proxy. *In* *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* (Smol, J.P.; Birks, H.J.P.; Last, W.M.; editors). Kluwer Academic Publishers 3: 75-97. Netherlands.
- Whitlock, C.; Moreno, P.; Bartlein, P.J. 2007. Climatic controls of Holocene fire patterns in southern South America. *Quaternary Research* 68 (1): 28-36. doi: 10.1016/j.yqres.2007.01.012.
- Wille, M.; Schäbitz, F. 2009. Late-glacial and Holocene climate dynamics at the steppe/forest ecotone in southernmost Patagonia, Argentina: the pollen record from a fen near Brazo Sur, Lago Argentino. *Vegetation History and Archaeobotany* 18 (3): 225-234. doi: 10.1007/s00334-008-0194-2.
- Wilson, J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22 (1): 184-195. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x.

APÉNDICE

TABLA 1-APÉNDICE. MUESTRAS DE SEDIMENTO SUPERFICIAL.

ID en el Trabajo	Altura (m s.n.m.)	Longitud	Latitud	Vegetación	Código LAB
1	1.477	-71.813233	-47.016428	SA	MZ2
2	1.452	-71.823955	-47.015482	SA	MZ1
3	1.218	-72.953083	-49.358889	SA	G1606
4	1.200	-72.950513	-49.362094	SA	G1605
5	1.136	-72.948531	-49.357211	SA	G1707
6	1.135	-72.940900	-49.378100	SA	G1609
7	1.122	-72.949917	-49.375917	SA	G1608
8	1.093	-72.971194	-49.189383	SA	G1601
9	997	-72.908154	-49.268708	SA	G1702
10	997	-72.908447	-49.268597	SA	G1701
11	1.184	-72.936900	-49.378600	M	G1610
12	1.109	-72.938380	-49.378300	M	G1611
13	1.108	-72.936822	-49.370828	M	G1612
14	1.105	-72.940833	-49.364444	M	G1607
15	1.098	-72.935500	-49.372320	M	G1613
16	1.051	-72.932192	-49.375456	M	G1614
17	1.136	-72.949103	-49.356689	P	G1705
18	1.100	-72.271875	-50.607285	P	Ver399
19	1.100	-72.271875	-50.607285	P	Ver199
20	1.100	-72.271875	-50.607285	P	Ver499
21	1.100	-72.271875	-50.607285	P	Ver299
22	1.130	-72.947692	-49.356589	LSB	G1706
23	1.072	-72.939250	-49.381306	LSB	G1401
24	1.068	-72.937500	-49.381389	LSB	G1402
25	1.022	-72.967972	-49.070556	LSB	G1403
26	997	-72.970000	-49.191500	LSB	G1602
27	940	-72.907322	-49.268978	LSB	G1703
28	740	-72.967378	-49.059117	LSB	G1404
29	1.084	-72.935344	-49.374717	BA	G1615
30	985	-72.967283	-49.068417	BA	G1405
31	880	-73.000900	-49.215360	BA	G1201
32	847	-72.904530	-49.269996	BA	G1704
33	820	-72.963550	-49.067533	BMB	G1407
34	750	-72.963600	-49.206900	BMB	G1603
35	730	-72.961458	-49.065403	BMB	G1406
36	608	-72.960416	-49.208600	BMB	G1604
37	565	-72.911500	-49.296900	BMB	G0802
38	556	-72.950000	-49.332200	BMB	G0803
39	540	-72.879385	-49.049302	BMB	G1615

continuación Tabla 1-Apéndice

ID en el Trabajo	Altura (m s.n.m.)	Longitud	Latitud	Vegetación	Código LAB
40	525	-72.888671	-49.077284	BMB	G1708
41	523	-72.889394	-49.074217	BMB	G1709
42	523	-72.888240	-49.075536	BMB	G1710
43	520	-72.837786	-48.999189	BMB	STASUR187
44	509	-72.954000	-49.195000	BMB	G1202
45	507	-72.950000	-49.150000	BMB	G1203
46	486	-72.901953	-49.100151	BMB	G1711
47	471	-72.280000	-49.040000	BMB	F509
48	461	-72.852300	-50.267800	BMB	M410
49	340	-72.502469	-49.149444	BMB	F110
50	238	-72.822070	-50.547456	BMB	STASUR387
51	222	-73.056600	-50.492200	BMB	G0801
52	210	-72.851600	-50.281300	BMB	M210
53	863	-72.918000	-49.368300	LIB	G0808
54	398	-73.161892	-49.932322	LIB	G0804
55	398	-73.167206	-49.922942	LIB	G0805
56	321	-72.807153	-50.465769	LIB	G0807
57	266	-73.120000	-49.910000	LIB	G0806
58	244	-72.946764	-50.672772	LIB	G1001
59	221	-72.994039	-50.638165	LIB	STASUR9387
60	456	-72.226300	-48.985700	EA/G	F310
61	244	-72.949406	-50.672903	EA/G	G1002
62	221	-72.842000	-50.261300	EA/G	M110
63	262	-72.645278	-50.329967	EA/G	STASUR7387
64	241	-72.544178	-50.422378	EA/G	STASUR587

SA: semidesierto de altura; **M:** murtillar; **P:** pradera; **LSB:** límite superior de bosque; **BA:** bosque alto; **BMB:** bosque medio/bajo; **LIB:** límite inferior de bosque; **EA/G:** estepa arbustiva/graminosa. Latitud y longitud (WGS 84).