

Tesis Doctoral

Estudio de la biodiversidad de Ostrácodos actuales y su aplicación en la elaboración de funciones de transferencia para reconstrucciones paleoambientales del Holoceno en la provincia de Santa Cruz (50-52° S)

Ramón Mercau, María Josefina

2015-03-20

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Ramón Mercau, María Josefina. (2015-03-20). Estudio de la biodiversidad de Ostrácodos actuales y su aplicación en la elaboración de funciones de transferencia para reconstrucciones paleoambientales del Holoceno en la provincia de Santa Cruz (50-52° S). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Ramón Mercau, María Josefina. "Estudio de la biodiversidad de Ostrácodos actuales y su aplicación en la elaboración de funciones de transferencia para reconstrucciones paleoambientales del Holoceno en la provincia de Santa Cruz (50-52° S)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-20.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Estudio de la biodiversidad de Ostrácodos actuales y su aplicación en la elaboración de funciones de transferencia para reconstrucciones paleoambientales del Holoceno en la provincia de Santa Cruz (50-52° S)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área: Ciencias Biológicas

María Josefina Ramón Mercáu

Directora de Tesis: Dra. Cecilia Laprida

Consejera de Estudios: Dra. Nora I. Maidana

Buenos Aires, 2015

Estudio de la biodiversidad de Ostrácodos actuales y su aplicación en la elaboración de funciones de transferencia para reconstrucciones paleoambientales del Holoceno en la provincia de Santa Cruz (50-52° S)

El extremo austral de la región Patagónica es un área de gran interés para la reconstrucción paleoambiental del Holoceno por su situación geográfica y climática única dentro del Hemisferio Sur. El objetivo de la presente investigación fue estimar variaciones pasadas en parámetros ambientales climáticamente controlados durante el Holoceno Medio y Tardío mediante estudios paleolimnológicos basados en un bioproxy, los ostrácodos (Crustacea: Ostracoda). Se analizó la hidroquímica de más de 30 cuerpos de agua lénticos actuales del sur de Santa Cruz, con el objetivo de caracterizar el gradiente ambiental subyacente. A su vez, se evaluó la distribución de los ostrácodos patagónicos en función de la concentración y composición de solutos de sus aguas huésped. Los datos generados fueron utilizados para elaborar una función de transferencia para la reconstrucción cuantitativa de variaciones pasadas en la salinidad, la cual fue aplicada a testigos sedimentarios lacustres cuyo registro abarca los últimos miles de años. Asimismo, se realizaron inferencias semi-cuantitativas sobre la composición de solutos (tipo de agua) en dichos ambientes. Esta información, junto con datos obtenidos a partir de otros proxies - biológicos, sedimentológicos y/o magnéticos – fue utilizada para reconstruir variaciones pasadas en el balance hídrico de los cuerpos de agua estudiados, las cuales a su vez permitieron evaluar cambios en los regímenes de precipitaciones y patrones de circulación atmosférica sobre la Patagonia Austral durante la segunda mitad del Holoceno.

Palabras clave: Reconstrucción paleoambiental - Patagonia Austral – Ostrácodos como bioproxies - Paleolimnología – Holoceno Medio y Tardío – Hidroquímica - Funciones de transferencia

Extant Ostracod biodiversity and its application in the development of transfer functions for Holocene paleoenvironmental reconstructions in Santa Cruz Province (50-52° S)

The southernmost part of the Patagonian region constitutes a key area for the paleoenvironmental reconstruction of the Holocene, due to its unique geographical setting and climatic characteristics within the Southern Hemisphere. The present investigation aimed to estimate past variations in climatically-driven environmental parameters during the Middle and Late Holocene by means of a paleolimnological approach, using ostracods (Crustacea: Ostracoda) as bioproxies. The hydrochemistry of over 30 lentic waterbodies located in southern Santa Cruz province was analyzed in order to characterize the underlying environmental gradient. In turn, Patagonian ostracods distribution was evaluated with respect to the solute concentration and composition of their host waters. This data was used to develop a transfer function for quantitative reconstruction of past variations in salinity, which was applied to the ostracod record of several lacustrine sediment records spanning the last few millennia. Additionally, semi-quantitative inferences on past solute composition (water type) variations were drawn. This information, together with data inferred from other proxies – biological, sedimentological and/or magnetic – allowed the reconstruction of past variations in the hydrological balance of the waterbodies under study, which in turn provided insight into precipitation regimes and atmospheric circulation patterns shifts over Southern Patagonia during the second half of the Holocene.

Key words: Paleoenvironmental reconstruction - Southern Patagonia – Ostracods as bioproxies – Paleolimnology – Middle and Late Holocene – Hydrochemistry – Transfer functions

Agradecimientos

Quiero agradecerle en primer lugar a mi familia, y en especial a mis padres, por su imprescindible apoyo durante toda mi carrera; a mis amistades, por todo; a mi directora y mi consejera por su guía y por la confianza depositada; a mis compañeras y compañeros del grupo de trabajo, por todo lo compartido, y sobre todo a Natalia García y Sofía Plastani por su amistad y su ayuda; a mis jurados; a las autoridades e integrantes del Instituto de Estudios Andinos “Don Pablo Groeber”; a CONICET y ANPCyT; a todas las personas que conforman la FCEyN, por hacer de esta una comunidad académica de la cual me enorgullezco; a mis coautoras y coautores; a quienes, de una forma u otra, me ayudaron durante el doctorado: María Julia Orgeira, Cristina Marinone, Julieta Massaferró, Silvina Menu Marque, , Gabriela Cusminsky, Christoph Mayr, Renate Matzke-Karasz, Flavia Quintana, Claudia Gogorza, Daniela Echazú, Marcela Tonello y Gabriela Hassan; y por último, pero no menos importante, a los hombres y mujeres de nuestro país, por sostener el sistema educativo y científico que han hecho todo esto posible.

INDICE

1. INTRODUCCION Y OBJETIVOS.....	1
1.1. Paleoecología del Cuaternario Tardío en base a ostrácodos.....	2
1.2. Organización de la tesis.....	5
2. MARCO TEORICO.....	9
2.1. Estudios paleoclimáticos del Cuaternario.....	9
2.1.1. Forzantes climáticos.....	12
2.1.2. Variabilidad climática global en el pasado reciente: el Holoceno.....	14
2.2. Patagonia como área clave para la reconstrucción paleoclimática.....	18
2.2.1. Caracterización general.....	18
2.2.2. Clima actual.....	21
2.2.3. Reconstrucción climática de los últimos milenios en Patagonia	
Austral.....	26
2.2.3.1. Reconstrucciones cualitativas.....	28
2.2.3.2. Reconstrucciones cuantitativas.....	30
2.3. Características básicas de cuerpos de agua lénticos	33
2.3.1. Hidroquímica de las aguas lénticas continentales.....	35
2.3.2. Sedimentación en las cuencas.....	39
2.3.2.1. Susceptibilidad magnética de sedimentos lacustres.....	41

2.3.3. Limnología de cuerpos lénticos de Patagonia.....	43
2.4. La paleolimnología y su relación con la reconstrucción paleoambiental.....	46
2.5. Reconstrucciones paleoambientales cualitativas.....	49
2.6. Reconstrucciones paleoambientales cuantitativas.....	50
2.6.1. Análisis exploratorio de datos.....	51
2.6.1.1. Métodos de ordenamiento.....	51
2.6.2. Supuestos para la reconstrucción cuantitativa a partir de fósiles.....	55
2.6.3. Enfoques básicos.....	56
2.6.3.1. Principales modelos de funciones de transferencia: WA y WA- PLS.....	58
2.6.3.2. Condiciones de validez de aplicación de funciones de transferencia.....	62
2.7. Los ostrácodos como bioproxies de variaciones ambientales.....	64
2.7.1. Biología básica.....	65
2.7.1.1. Morfología de las valvas.....	69
2.7.1.2. Morfología de los apéndices.....	73
2.7.2. Modos reproductivos y sus implicancias taxonómicas.....	76
2.7.3. Ecología y paleoecología de ostrácodos: aplicaciones paleolimnológicas.....	79

2.7.4. Funciones de transferencia en base a ostrácodos.....	82
3. MATERIALES Y METODOS.....	85
3.1. Toma de muestras a campo.....	87
3.1.1. Obtención de muestras de agua y sedimentos superficiales.....	87
3.1.2. Obtención de testigos sedimentarios lacustres holocenos.....	89
3.1.2.1. Laguna Vizcachas.....	89
3.1.2.2. Puerto Bandera.....	90
3.1.2.3. Laguna Cháltel.....	90
3.1.2.4. Laguna San Ignacio.....	92
3.1.2.5. Laguna Huergo.....	93
3.1.2.6. Laguna Carmen.....	94
3.2. Trabajo de laboratorio.....	95
3.2.1. Procesamiento de las muestras sedimentarias.....	95
3.2.2. Procesamiento de muestras de plancton.....	97
3.2.3. Determinación de ostrácodos.....	97
3.2.4. Datos bibliográficos de ostrácodos.....	99
3.2.5. Análisis químico y caracterización de las muestras de agua.....	100
3.2.6. Funciones de transferencia.....	102
3.2.6.1. Análisis preliminar de datos y caracterización de preferencias hidroquímicas.....	102

3.2.6.2. Confección del conjunto de calibración para función de transferencia.....	105
3.2.6.3. Elaboración de funciones de transferencia.....	106
3.2.7. Testigos sedimentarios.....	107
3.2.7.1. Zonación y correlación de los perfiles en base a ostrácodos.....	107
3.2.7.2. Medición de parámetros magnéticos.....	108
3.2.7.3. Control cronológico.....	109
4. RESULTADOS.....	111
4.1. Caracterización hidroquímica de cuerpos de agua de Patagonia.....	111
4.2. Ocurrencia y taxonomía de ostrácodos actuales en cuerpos de agua lénticos de Patagonia.....	117
4.3. Rol de variables hidroquímicas en la distribución de ostrácodos continentales patagónicos.....	118
4.4. Funciones de transferencia.....	123
4.5. Testigos sedimentarios.....	126
4.5.1. Laguna Cháltel.....	126
4.5.1.1. Descripciones sedimentológicas.....	127
4.5.1.2. Cronología.....	128
4.5.1.3. Bioestratigrafía de ostrácodos.....	129
4.5.1.4. Reconstrucciones paleohidroquímicas.....	134

4.5.2. Laguna San Ignacio.....	136
4.5.2.1. Parámetros magnéticos.....	136
4.5.2.2. Cronología.....	137
4.5.2.3. Bioestratigrafía de ostrácodos e inferencias paleohidroquímicas.....	138
4.5.3. Laguna Huergo.....	138
4.5.3.1. Descripción sedimentológica.....	138
4.5.3.2. Parámetros magnéticos.....	140
4.5.3.3. Cronología.....	141
4.5.3.4. Bioestratigrafía de ostrácodos.....	142
4.5.3.5. Reconstrucciones paleohidroquímicas.....	143
4.5.4. Laguna Carmen.....	144
4.5.4.1. Descripción sedimentológica.....	144
4.5.4.2. Parámetros magnéticos.....	145
4.5.4.3. Cronología.....	148
4.5.4.4. Bioestratigrafía de ostrácodos.....	149
4.5.4.5. Reconstrucciones paleohidroquímicas.....	150
5. DISCUSION.....	153
5.1. Hidroquímica de lagos y lagunas de Patagonia Austral.....	153
5.1.1. Controles sobre la composición y concentración de solutos.....	153
5.1.2. Representatividad de los muestreos.....	155

5.2. Ostrácodos patagónicos actuales y Holocenos.....	156
5.2.1. Taxonomía.....	156
5.2.2. Biodiversidad.....	162
5.2.3. Afinidades hidroquímicas.....	164
5.3. Funciones de transferencia.....	166
5.4. Testigos sedimentarios.....	169
5.4.1. Laguna Cháltel.....	170
5.4.2. Laguna San Ignacio.....	174
5.4.3. Laguna Huergo.....	175
5.4.4. Laguna Carmen.....	179
5.5. Reconstrucción paleoambiental en base a ostrácodos en Patagonia	
Austral.....	181
5.5.1. Controles climáticos de la variabilidad hidrológica en Patagonia	
Austral.....	182
5.5.2. Inferencias sobre variaciones en los SHW en Patagonia Austral durante el	
Holoceno Tardío.....	186
5.6. Consideraciones finales.....	189
BIBLIOGRAFIA.....	191
APENDICE.....	200

Abreviaturas

Clima

IPCC: Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, por sus siglas en inglés

SCT: Sistemática Climática Terrestre

UMC: Último Máximo Glacial

PEH: Pequeña Edad de Hielo

ACM: Anomalía Climática Medieval

SHW: Southern Hemisphere Westerlies (vientos del Oeste del Hemisferio Sur)

AI: Índice de aridez

Escala temporal

Ma: Millones de años

ka: miles de años

BP: Años antes del presente (por sus siglas en inglés), considerándose el presente el año 1950.

cal: Fechado radiocarbónico calibrado

¹⁴C BP: Fechado radiocarbónico sin calibrar, en años antes de 1950.

Geografía

HN: Hemisferio Norte

HS: Hemisferio Sur

CHPN: Campo de Hielo Patagónico Norte

CHPS: Campo de Hielo Patagónico Sur

m.s.n.m.: metros sobre el nivel del mar

Hidroquímica

Alc.: Alcalinidad total ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$)

TDS: sólidos totales disueltos, por su sigla en inglés

Morfología de Ostrácodos

A1: Anténulas o Antenas I

A2: Antenas o Antenas II

Md: Mandíbulas

Mx1: Maxilas o maxilulas

L5 – T1: Quinto par de apéndices; denominados Toracopodos I en Cytheroidea

L6 – T2: Sexto par de apéndices o Toracopodos II

L7 – T3: Séptimo par de apéndices o Toracopodos III

LM: largo máximo del caparazón

AM: alto máximo del caparazón

VD: valva derecha

VI: valva izquierda

Estadística

n: tamaño muestral

TF: Función de Transferencia

EDA: Análisis Exploratorio de Datos, por sus siglas en inglés

WA: promedios ponderados, por sus siglas en inglés

WA-PLS: regresión por cuadrados mínimos parciales sobre los promedios ponderados, por sus siglas en inglés.

RMSEP: error cuadrático medio estimado de predicción, por sus siglas en inglés

CCA: Análisis de Correspondencia Canónico, por sus siglas en inglés

SD: Desvío estándar, por sus siglas en inglés

Propiedades magnéticas

κ : susceptibilidad magnética volumétrica

IRM: magnetización remanente isotérmica, por sus siglas en inglés

SIRM: saturación de la magnetización remanente isotérmica, por sus siglas en inglés

ARM: magnetización remanente anhistérica, por sus siglas en inglés

Hcr: coercitividad de la remanencia, por sus siglas en inglés

1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

En las últimas décadas, la preocupación por los cambios globales en parámetros climáticos registrados a lo largo del siglo XX ha trascendido los ámbitos académicos para convertirse en un tema de importancia geopolítica internacional. El establecimiento, en 1998, de un comité permanente de especialistas denominado Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) dependiente de la Organización Meteorológica Mundial y Naciones Unidas constituye un hito en el tratamiento de esta problemática. El IPCC se encarga de analizar la información científica, técnica y socioeconómica sobre los cambios climáticos, sus (posibles) consecuencias y las medidas que podrían ser adoptadas, plasmando sus conclusiones en reportes de libre acceso. En los cinco reportes elaborados hasta el 2014, los miembros del IPCC sostienen que múltiples líneas de evidencia apuntan a un cambio climático global largamente atribuible a las actividades humanas. Sin embargo, la predicción de escenarios futuros derivados de esta situación continúa siendo problemática, debido a que los procesos climáticos presentan una considerable variabilidad intrínseca en una amplia variedad de escalas espaciales y temporales. Las reconstrucciones paleoclimáticas, efectuadas a través de la recolección de evidencias indirectas (datos proxies) de cambios en parámetros climáticos, han sido de vital importancia para ayudar a situar el cambio climático contemporáneo en la perspectiva de la variabilidad climática natural y para la comprensión de procesos del sistema climático que operan a escalas de cientos o miles de años (Cubasch et al., 2013).

En este contexto, el presente trabajo se enfoca dentro de los principios de la Paleoeología del Cuaternario Tardío. Tiene como objetivo general la reconstrucción de parámetros ambientales climáticamente controlados de la Patagonia Austral desde

mediados del Holoceno a través de estudios paleolimnológicos basados en un proxy biológico, los ostrácodos (Crustacea, Arthropoda). Para ello, se han planteado como objetivos específicos generar nuevos conocimientos respecto de la ecología, en términos de abundancia y distribución de las especies de ostrácodos presentes en la Patagonia Austral entre los 50°-53°S; sobre la base de los datos obtenidos, crear un conjunto de calibración que permita generar una función de transferencia; y aplicar esta función de transferencia a ensambles fósiles recuperados de lagunas del sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Las reconstrucciones paleoecológicas generadas de esta manera, consideradas dentro de un adecuado marco cronológico, permitirían establecer la evolución paleoclimática de una de las zonas más importantes para la comprensión de la variabilidad climática de largo plazo en el Hemisferio Sur, sobre la cual existen hasta el momento grandes incertidumbres.

1.1. Paleoecología del Cuaternario Tardío en base a ostrácodos

El uso de los ostrácodos en reconstrucción paleoambiental se remonta a principios del siglo XX. Durante buena parte del mismo, el interés en este grupo radicó principalmente en su uso como indicadores bioestratigráficos en estudios de prospección de hidrocarburos y en estudios paleoecológicos vinculados a la determinación de paleoambientes sedimentarios, dentro de un marco eminentemente cualitativo (ver, por ejemplo, el prefacio de van Morkhoven, 1959). Estas aplicaciones descriptivas clásicas fueron modificándose a partir de la década de 1970, cuando los estudios del Cuaternario comenzaron a desarrollarse como un campo interdisciplinario prominente dentro de las Ciencias de la Tierra. El desarrollo de un gran número de técnicas numéricas y estadísticas multivariadas, posibilitado por los enormes avances en computación y

rápidamente adoptadas en investigaciones ecológicas en general, permitió modelar de modo más riguroso las relaciones entre especies y ambiente en comunidades actuales y la posterior extrapolación a sus contrapartes fósiles. Es así como comenzaron a publicarse numerosos trabajos sobre las aplicaciones paleoecológicas del estudio de ostrácodos dentro del Cuaternario. De hecho, este grupo se encuentra entre los primeros bioproxies en ser empleados en reconstrucciones cuantitativas de variables ambientales (Delorme, 1971; Delorme et al., 1977), a poco de establecido el enfoque en el estudio pionero de Imbrie y Kipp (1971), quienes realizaron reconstrucciones cuantitativas de temperatura superficial del mar y salinidad en el Caribe durante el Pleistoceno tardío en base al análisis multivariado de los ensambles de foraminíferos de un testigo sedimentario. Un breve examen de tres compilaciones ampliamente difundidas en el ámbito de los estudios paleoecológicos de ostrácodos cuaternarios permite apreciar este desarrollo.

En el prefacio al libro "Ostracoda in the Earth Sciences" (De Deckker, et al., 1988), sus editores explicitan la intención de lograr una más amplia difusión al uso de ostrácodos en investigaciones geológicas, por fuera de la literatura paleontológica y de las comunicaciones de reuniones especializadas, con la esperanza de promover una mayor utilización de estos bioproxies. En su gran mayoría, los trabajos allí presentados tratan sobre reconstrucciones cuali o semicuantitativas de paleosalinidad, paleotemperatura y paleobatimetría en distintas escalas temporales, incluyendo secuencias mesozoicas y cenozoicas. Durante los años subsiguientes, el número de investigaciones paleoambientales sobre el Cuaternario aumentó con respecto a otros períodos, como lo atestigua la publicación de una monografía de la American Geophysical Union (AGU) titulada "The Ostracoda – Applications in Quaternary research" (Horne et al., 2002). Sus compiladores manifiestan que el libro constituye, en cierta

forma, una continuación de la obra de 1988 en cuanto a objetivos y alcance; de hecho, es concebido como una respuesta a la necesidad manifestada en una reunión de la AGU de contar con una revisión actualizada del uso de ostrácodos en ciencias del Cuaternario que sirva a no especialistas interesados en incorporarlos como proxies en su investigación. Tanto el patrocinio como las disciplinas de origen de los diversos colaboradores de la monografía dan testimonio de los resultados positivos del esfuerzo de difusión de la ostracodología aplicada al Cuaternario. Los temas cubiertos reflejan también los avances efectuados en esos años, fundamentalmente en el uso de ostrácodos como fuentes de carbonato autigénico para análisis geoquímicos (elementales e isotópicos), así también como el mayor énfasis puesto en registros continentales en relación a los marinos. Más recientemente, Horne y colaboradores (2012) editan el libro “Ostracoda as proxies for Quaternary climate change”, de la serie *Developments in Quaternary Science*. En esta ocasión, los objetivos de la obra no son delineados en un prefacio, sino que son parte del capítulo final, y están ligados a las consideraciones de los editores sobre los avances y perspectivas futuras en el área. En particular, en la década transcurrida desde la aparición de la monografía de la AGU se publican varias reconstrucciones cuantitativas basadas en ostrácodos, las cuales son reseñadas en un capítulo de la nueva obra; asimismo, se profundiza el conocimiento de la autoecología de numerosos taxones, permitiendo una aplicación más eficaz del enfoque de la especie indicadora. En vista de ello, los editores consideran que la ostracodología se encuentra plenamente consolidada como herramienta de reconstrucción ambiental en el Cuaternario, siendo necesario profundizar aspectos tales como la investigación ecológica básica y la generación de conjuntos de datos globales, así como la ampliación del rango ambiental cubierto por los ya existentes, entre otros.

Sin embargo, al tiempo que se afirma el alto grado de desarrollo alcanzado, los editores hacen mención del fuerte sesgo existente en la cantidad de estudios realizados en el hemisferio Norte, fundamentalmente Europa y Estados Unidos. Para América del Sur, solo se mencionan una función de transferencia aplicada a un testigo del lago Titicaca (Mourguiart et al., 1998), una reconstrucción ambiental cualitativa basada en isótopos estables de ostrácodos de un testigo del altiplano chileno (Schwalb et al., 1999) y la generación de una base de datos regional incluyendo datos isotópicos y variables limnológicas para 17 cuerpos de agua de la Patagonia argentina (Schwalb et al., 2002). El número de sitios de muestreo incluidos en estos estudios es inferior a la veintena, en contraste con los cientos de sitios incluidos en algunas de las investigaciones realizadas en el Hemisferio Norte.

En este contexto, la presente investigación constituye un aporte significativo hacia un mayor conocimiento de un área y especies aún muy poco estudiadas. Por todo lo antedicho, esto es relevante no solo a nivel regional, sino también para la ostracodología aplicada a estudios del Cuaternario en general.

1.2. Organización de la tesis

En la primera parte de esta tesis (Capítulo 2) se discute el marco teórico seleccionado. En primer lugar, se brinda una breve introducción a nociones básicas de climatología necesarias para comprender el estudio del clima del Cuaternario, así como una definición de este período y sus épocas, con énfasis en el Holoceno, la ventana temporal relevante para la presente investigación. La importancia de Patagonia Austral como sitio de estudio de la variabilidad climática durante el Holoceno deriva de su localización y características particulares, por lo cual se describen su geografía física y

clima actual previamente a discutir las reconstrucciones paleoambientales efectuadas para el Holoceno medio y tardío de la región. A continuación, se enumeran las etapas involucradas en el método paleolimnológico y se mencionan los principios involucrados. Uno de los principales establece que el conocimiento de las características actuales del sistema bajo estudio permite inferir las condiciones pasadas, asumiendo que las relaciones funcionales han permanecido invariables; en consecuencia, se describen los procesos que determinan las características de las aguas y los sedimentos de los cuerpos lénticos continentales. Asimismo, se reseña el estado del conocimiento de la limnología regional en Patagonia. En las siguientes secciones, tras una breve mención de la relevancia de las reconstrucciones paleoambientales cualitativas, se describen los enfoques y técnicas numéricas y estadísticas, uni y multivariadas, involucrados en los métodos de reconstrucción paleoambiental cuantitativa. Se discuten también las bases teóricas de los métodos, sus limitaciones y las condiciones de validez de las inferencias realizadas. Por último, se introduce al lector en el ámbito de la ostracodología, cubriendo los tópicos relevante ya que la utilización de los ostrácodos como bioproxies requiere un buen conocimiento tanto de la sistemática del grupo como de la ecología de las especies involucradas.

El capítulo 3 de la tesis trata sobre la recolección y tratamiento de los datos empleados para la estimación, aplicación y evaluación de la función de transferencia y los análisis preliminares y complementarios a la misma. Entre estos últimos, se incluye un análisis de agrupamiento de los sitios muestreados en Patagonia Austral en base a su hidroquímica, a fin de caracterizar el gradiente ambiental subyacente. Hasta la fecha, este análisis limnológico a escala regional es el único publicado para el área (Ramón Mercau et al., 2012). La confección de la función de transferencia en base a ostrácodos requirió la generación de un conjunto de calibración incluyendo información sobre (a) la

distribución y abundancia de varias especies de ostrácodos en lagos y lagunas de Patagonia y (b) la hidroquímica de sus aguas huésped. Dicha información fue recabada del análisis de muestras propias, recolectadas durante la realización del doctorado; muestras cedidas por otros investigadores; y datos bibliográficos. En esta parte de la tesis se describen el trabajo de campo, que comprende la toma de muestras de agua y sedimentos superficiales para la confección del conjunto de calibración y la extracción de testigos sedimentarios holocenos sobre los cuales se aplica la función de transferencia desarrollada; el trabajo de laboratorio involucrado en los análisis químicos, medición de parámetros magnéticos del sedimento y la recolección y determinación de ostrácodos; y el tratamiento numérico y estadístico de los datos, tanto para los análisis preliminares como para la confección de las funciones de transferencia.

En el siguiente capítulo se presentan los resultados obtenidos. En primer lugar, se describen los distintos tipos de lagos y lagunas que pueden distinguirse en Patagonia Austral en función de su hidroquímica; también se comparan los resultados obtenidos para algunos sitios muestreados en dos ocasiones distintas en el transcurso de la investigación, a fin de evaluar su representatividad. Se caracterizan brevemente los ensamblajes actuales hallados en función de la riqueza específica y se mencionan consideraciones taxonómicas. A continuación, se presentan los resultados de los análisis tendientes a establecer las afinidades hidroquímicas de especies de ostrácodos seleccionadas y por ende, su valor como indicadores de parámetros ambientales relacionados particularmente, con la concentración de solutos (salinidad) y el grado de enriquecimiento evaporativo, estimado por las concentraciones relativas de las especies iónicas mayoritarias. Luego se informan las elecciones metodológicas realizadas para el cálculo de funciones de transferencia, sus parámetros y las estimaciones de performance. La función de transferencia para reconstrucción de salinidad obtenida fue

aplicada a testigos sedimentarios de cuatro lagunas; asimismo, se efectuaron reconstrucciones cualitativas de variaciones en la composición de elementos mayores en base a las preferencias de las especies de ostrácodos presentes. Asimismo, se presentan las descripciones sedimentológicas, marco cronológico, variaciones en parámetros magnéticos y otros datos disponibles para dichos testigos.

En el capítulo 5 se discute esta información en términos de: (a) caracterización del gradiente ambiental estudiado y controles climáticos de la hidroquímica de lagos y lagunas del sur de Santa Cruz; (b) la taxonomía de algunos ostrácodos patagónicos, a la luz de la nueva información generada en esta investigación, así como de componentes de biodiversidad y autoecología; (c) la performance de las funciones de transferencia obtenidas; y (d) la integración de los datos proxies disponibles para los testigos analizados en la reconstrucción de variaciones climáticamente controladas del nivel del agua, balance hídrico y estabilidad temporal de las lagunas. Por último, se comparan los resultados obtenidos con los de otras investigaciones realizadas en la región, y se presentan las conclusiones extraídas con respecto a las variaciones paleoclimáticas que habrían tenido lugar durante el período de interés, así como una discusión general sobre las fortalezas y limitaciones del enfoque empleado en la presente investigación.

2. MARCO TEORICO

2.1. Estudios paleoclimáticos del Cuaternario

El clima es la resultante de las condiciones medias en periodos relativamente extensos – a escala de décadas y mayores – en una región o en todo el planeta, y comprende variables tales como la temperatura, las precipitaciones, la cobertura de hielo o nieve y los vientos. Los componentes de la Tierra cuyos procesos e interacciones generan dichas condiciones son la atmósfera, los océanos, las masas continentales, las extensiones de hielo (criósfera) y la biósfera, fundamentalmente la vegetación; en su conjunto, constituyen el Sistema Climático Terrestre (SCT).

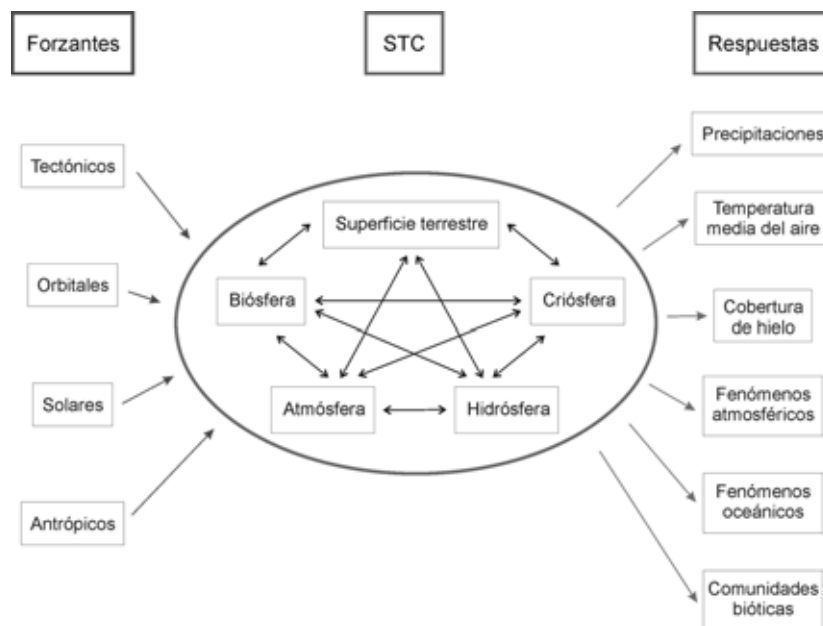


Figura 1. Causas de la variabilidad climática. Modificado de Ruddiman, 2001.

Existen cuatro clases fundamentales de factores externos al SCT que inducen modificaciones en el mismo – cambios tectónicos, orbitales, solares, y actividades

humanas. Debido a su papel causal en los procesos climáticos, se los denomina forzantes del clima. La acción de los forzantes generan cambios en el SCT, usualmente llamados respuestas, expresados en modificaciones de las variables climáticas (Fig. 1) (Ruddiman, 2001).

Las variaciones climáticas, a su vez, provocan cambios en los componentes del SCT, tales como oscilaciones en el nivel del mar y en cuerpos de agua continentales; expansión o retracción de biomas; variaciones en la cobertura de hielo, etc. Estos procesos dejan señales físicas, químicas y geológicas en los componentes naturales bajo la forma de un complejo registro de geformas, depósitos sedimentarios y restos fósiles; algunos de ellos también han sido registrados por diversas manifestaciones culturales humanas, desde artísticas hasta económicas, a causa de su impacto en el devenir de las sociedades afectadas. Estas y otras evidencias capaces de proveer una medida indirecta de climas o ambientes pasados son conocidos como proxies. Los estudios paleoclimáticos buscan inferir variaciones pasadas en el SCT y sus forzantes a través del estudio del registro de las respuestas paleoclimáticas, cuya naturaleza y magnitud puede deducirse del estudio interdisciplinario de distintos proxies.

Los estudios sobre el clima del Cuaternario - el más reciente período geológico, que abarca los últimos 2.6 millones de años - se remontan a unos 200 años atrás. El surgimiento, a mediados de 1820, y posterior aceptación de la teoría de la existencia de una "Época glacial" estimuló la gradual publicación de estudios sugiriendo que ciertas zonas de latitudes medias y altas del Hemisferio Norte que actualmente están libres de hielo estuvieron cubiertas por glaciares en el pasado reciente. Así, hacia 1850, ya se utilizaban restos fósiles de moluscos, vertebrados y otros organismos para inferir condiciones climáticas diferentes a las contemporáneas en distintas regiones de Europa. Hacia mediados del siglo XX, se verificaron una serie de avances técnicos y

metodológicos que permitieron ampliar y profundizar considerablemente el alcance de los estudios del Cuaternario. Entre ellos se destacan el desarrollo de equipos de perforación capaces de obtener columnas sedimentarias del orden de decenas de metros de secuencias continentales y marinas, así como secuencias de hielo de glaciares y los mantos polares; el desarrollo de métodos de datación, especialmente los radiométricos, que permiten obtener estimaciones cronológicas confiables para los eventos bajo estudio; el análisis de la composición elemental y/o isotópica de fósiles, sedimentos y artefactos, de aplicación tanto en reconstrucción paleoambiental como estratigráfica; y el análisis e interpretación de los datos obtenidos mediante técnicas numéricas y estadísticas, así como la aparición de modelos matemáticos sobre el funcionamiento de distintos componentes del SCT.

Esta última metodología fue inaugurada por el desarrollo de los llamados Modelos de Circulación General (GCMs), originalmente concebidos para el estudio de los patrones de circulación atmosférica y posteriormente ampliados de modo de incluir las interacciones con otros componentes, tales como el océano, la superficie terrestre y la criósfera. Pronto su uso se extendió al modelado descriptivo y predictivo durante el Cuaternario. Para ello, estos modelos requieren la estimación de valores pasados de distintas variables ambientales y climáticas para la calibración, contrastando las salidas de los modelos con los registros paleoambientales a fin de evaluar su desempeño con vistas a su aplicación a condiciones actuales y predicciones futuras. En este contexto, el estudio de diversos proxies para la obtención de estimaciones cuali y cuantitativas de variaciones paleoclimáticas y paleoambientales adquirió mayor importancia aún (Lowe y Walker, 1997).

2.1.1. Forzantes climáticos¹

Los factores externos al SCT que le generan modificaciones actúan a escalas temporales muy diferentes, en función de la naturaleza de los fenómenos involucrados. Uno de ellos, el forzante tectónico, causa cambios climáticos a escalas de millones de años asociados a fenómenos tales como el desplazamiento de continentes, la creación de cuencas oceánicas y el levantamiento de montañas, provocados por calor interno de la Tierra; pero la magnitud temporal del cambio es tal que no resulta relevante para el estudio de la variabilidad climática propia del Cuaternario. Los tres forzantes restantes, por el contrario, operan a escalas relevantes para el estudio de este período y durante las últimas décadas se han presentado numerosas líneas de evidencia sobre su papel en los cambios climáticos ocurridos en los últimos millones de años.

De ellos, el forzante más importante lo constituyen los cambios orbitales de la Tierra debidos a la influencia gravitatoria del Sol, la luna y los restantes planetas. Estas variaciones en la geometría orbital modifican la cantidad de radiación solar que incide en la superficie planetaria cíclicamente, con períodos de miles de años: dichos patrones se denominan ciclos de Milankovich, en honor al matemático serbio que calculó por primera vez las variaciones en magnitud de insolación sobre el HN asociadas a ellos. Las variaciones de insolación debidas a los ciclos de Milankovich han constituido el principal forzante de los cambios globales de temperatura durante el Cuaternario.

Los cambios en la intensidad de emisiones del Sol son otro forzante, cuya influencia es significativa a distintas escalas, desde el origen de la Tierra – cuando el Sol brillaba más débilmente que en la actualidad - a variaciones del orden de décadas a miles de años. En particular, hay evidencia de cambios en la temperatura media durante el

¹ Extraído de: Ruddiman, W. F. 2001. Earth's Climate: past and future. Primera edición. 463 pp. Freeman, Nueva York.

Holoceno asociados a variaciones en la emisión de radiación por cambios en la actividad solar en ciclos de periodicidad variable (de 11 a 2,500 años aproximadamente). Las manchas solares, que son sectores más oscuros en la superficie del Sol, constituyen un indicador de actividad solar: a menor cantidad de manchas solares visibles corresponde un menor nivel de actividad. Existen registros astronómicos históricos de este fenómeno, los cuales pueden compararse con distintos proxies de temperatura. Por ejemplo, el período con bajo número de manchas solares más reciente, conocido como mínimo de Maunder (años 1645 – 1715) (Eddy, 1976), coincide temporalmente con el período frío conocido como la Pequeña Edad de Hielo (PEH) (Osborn y Briffa, 2006).

Finalmente, en los últimos cientos de años ha surgido el forzante antropogénico del clima, que consiste en el efecto colateral, no intencional de las actividades agrícolas, industriales y urbanas sobre los componentes del SCT. Los principales procesos involucrados son la modificación de la composición atmosférica a través de las sustancias emitidas y cambios en procesos erosivos asociados al uso de la tierra, que afectan principalmente al albedo.

La influencia de los forzantes externos sobre el clima depende no solo de la escala temporal a la cual éstos actúan, sino también del tiempo de respuesta de los componentes del SCT sobre los cuales impactan. Debido a las grandes diferencias en propiedades físicas y químicas de los mismos, sus respuestas a los forzantes climáticos ocurren a distintas escalas temporales: de horas a días, en el caso de la atmósfera, a siglos o milenios, en el caso de las masas de agua oceánicas y los hielos. Así, en un momento dado numerosos procesos se encuentran fuera de equilibrio con las fuerzas que los han desencadenado. Las respuestas de cada componente del SCT influyen, a su vez, en el funcionamiento de los restantes; esto implica que, dependiendo de la

escala y enfoque de estudio del clima, estos elementos pueden ser considerados forzantes internos en relación a las variaciones climáticas que contribuyen a generar.

2.1.2. Variabilidad climática global en el pasado reciente: el Holoceno

Durante los últimos 5.3 millones de años (Ma), que comprenden el Plioceno (última época del período Neógeno; 5.3 – 2.6 Ma) y el período Cuaternario (2.588 Ma a la actualidad, dividido en las épocas Pleistoceno y Holoceno) (Walker et al., 2013), la Tierra adquirió la combinación de características físicas que la definen actualmente, tales como la disposición de los continentes, los sistemas de circulación oceánica, la composición atmosférica y los principales biomas. En el Pleistoceno (2.588 – 0.0117 Ma) se establece la ciclicidad climática moderna, con la alternancia de períodos glaciales e interglaciales. El Holoceno es el período interglacial actual, cuyo inicio data de 11,700 años atrás; la subdivisión informal de este lapso en “temprano”, “medio” y “tardío” está ampliamente extendida en la literatura, y se ha propuesto la formalización de esta terminología, estableciendo el límite Temprano-Medio en 8200 BP y el límite Medio-Tardío en 4200 BP (Walker et al., 2012). Durante el Pleistoceno aparecen humanos anatómicamente modernos y comienzan su expansión por la Tierra, mientras que en el Holoceno surgen las sociedades cuyo desarrollo económico da inicio a las actividades que resultarán, miles de años después, en el forzante antropogénico del clima. El reconocimiento de la magnitud de este último llevó a proponer la definición de una nueva era geológica, el Antropoceno (Crutzen, 2002). Por todo ello, el estudio del clima del Cuaternario en general y del Holoceno en particular son de gran relevancia para comprender la variabilidad climática actual, evaluar escenarios climáticos futuros y prever su influencia sobre las actividades humanas (Oldfield, 2005).

El estudio del registro geológico del Cuaternario ha revelado que las variaciones climáticas a lo largo del mismo han sido tan frecuentes, que este intervalo puede definirse como un período de cambios climáticos cíclicos. Una de las expresiones más características de este fenómeno es la alternancia de períodos variables de miles de años de duración durante los cuales la cobertura de hielo aumentó, conocidos como glaciaciones, intercalados con cortos lapsos en los cuales la cobertura de hielo disminuyó y la temperatura global aumentó, los interglaciares. El más reciente período de máxima cobertura de hielo, conocido como Último Máximo Glacial (UMG), ocurrió hace aproximadamente 26,000 – 22,000 años; la transición del mismo al último interglaciar, el Tardiglacial, marca el fin del Pleistoceno y el comienzo del Holoceno (Lowe et al., 2007).

A grandes rasgos, la transición Pleistoceno-Holoceno implicó no solo un aumento considerable en las temperaturas medias globales sino también una disminución en la variabilidad climática. Esta transición habría sido desencadenada por cambios en la radiación solar recibida, debidos a variaciones orbitales graduales; sin embargo, las respuestas del SCT a este forzante, mediadas por su propia dinámica interna, resultaron en una variedad de cambios ambientales que ocurrieron a distintas escalas temporales. Así, si bien hay registros de cambios ambientales abruptos y sincrónicos en varias partes del planeta durante el Holoceno temprano, el tiempo de respuesta de las masas de hielo y, en menor medida, de la biota, implican que las condiciones climáticas y ambientales que coinciden aproximadamente con las imperantes en la actualidad, fueron alcanzadas durante el Óptimo del Holoceno Medio, hace aproximadamente 6.000 años (Oldfield, 2005), momento en el cual los glaciares sufrieron su máxima retracción y el mar alcanzó el máximo nivel de los últimos 100.000 años. De esta manera, los últimos milenios

constituyen un período fundamental para investigar la influencia relativa de una gran variedad de forzantes sobre el clima.

En particular, en los últimos mil años se reconocen dos eventos climáticos de baja amplitud pero de notable influencia en ecosistemas y sociedades, definidos como anomalías con respecto a la media global de temperatura del período 1961-1990: la Anomalía Climática Medieval (ACM) y la Pequeña Edad de Hielo (PEH) (ver Fig. 8)

La ACM, así llamada por su coincidencia temporal con la Edad Media europea, fue originalmente definida para el Hemisferio Norte (HN), en donde su registro comprende aproximadamente el intervalo entre finales del siglo IX y principios del XIV (Hughes y Diaz, 1994). En base al análisis de numerosas investigaciones llevadas a cabo en diferentes lugares del mundo, dichos autores concluyen que no hay evidencia suficiente para considerar a la ACM como un fenómeno global, ya que si bien se habrían registrado temperaturas relativamente elevadas en ciertas partes del mundo, en otras no habrían habido cambios discernibles de temperatura durante dicho lapso. Posteriormente, otros trabajos apoyaron esta conclusión: Osborn y Briffa (2006) consideran que la ACM se produjo en el HN entre 890 y 1170 DC, mientras que Mann et al. (2009) sostienen que hay evidencias de temperaturas medias mayores a las de las últimas décadas del siglo XIX en gran parte del HN durante los años 950-1250 DC aproximadamente, pero no en otras regiones del HN ni en el Hemisferio Sur (HS). Otros autores (Soon y Baliunas, 2003; Bentley et al., 2009; Lu et al., 2012) han propuesto que la ACM también habría producido en el HS, entre el 800 y el 1300 DC aproximadamente. Neukom et al. (2014) señalan que la gran mayoría de las reconstrucciones de temperatura a escala hemisférica se han centrado en el HN, limitando la evaluación de la variabilidad interhemisférica. En su trabajo, que incluye tanto una nueva reconstrucción consensuada de la temperatura media anual en base a numerosos registros del HS como la

comparación de simulaciones climáticas, dichos autores concluyen que no se habría producido una fase cálida coherente a nivel global en el período preindustrial, es decir, entre 1000 – 1850 DC.

Por su parte, Stine (1994) concluye que la ACM no solo fue un fenómeno global de temperaturas relativamente elevadas, sino que también se expresó en términos de marcadas anomalías en precipitaciones, resultando en condiciones de sequía severa y persistente en los períodos 900 – 1100 DC aproximadamente (en ambos hemisferios) y 1200-1350 DC aproximadamente (al menos en el HN). De hecho, es este autor quien propone el término “Anomalía Climática Medieval” en reemplazo del hasta entonces aceptado “Época Cálida Medieval”, aduciendo que las anomalías hidrológicas habrían sido tanto o más importantes que las de temperatura durante el período en cuestión. En su revisión sobre las características climáticas de la época medieval a nivel global, Diaz et al. (2011) señalan que se han hallado evidencias de anomalías hidrológicas de signo contrario durante dicho período, con sequías frecuentes y persistentes en varias regiones de latitudes medias y altas y condiciones más húmedas que durante los siglos subsiguientes en otras áreas.

La PEH, por su parte, habría ocurrido entre finales del siglo XV y mediados del siglo XVIII en el HN (Osborn y Briffa, 2006). Al igual que en el caso de la ACM, Osborn y Briffa (2006) consideran que la PEH habría sido un evento significativo, pero temporalmente discontinuo y geográficamente restringido. Mann et al. (2009) definen el período de la PEH entre 1400 y 1700 AD, y como en el caso de los patrones asociados a la ACM detectados en su estudio, concluyen que las evidencias son más confiables para el HN y los trópicos. Dichos autores infieren la ocurrencia de temperaturas relativamente frías durante la PEH en algunas regiones del HN, simultáneamente con temperaturas comparables a las actuales en otras.

Según algunos autores (ej., Rabassa, 2008) la PEH sería el último de una serie de episodios de expansión de hielos continentales ocurridos con posterioridad al Óptimo del Holoceno Medio, colectivamente denominados “Neoglaciaciones”. La globalidad y sincronidad de los episodios neoglaciarios son controversiales. Su reconocimiento está basado en evidencias glaciarias, por lo que su cronología es difícil de establecer, dificultando las correlaciones y la delimitación de sus alcances a nivel regional y/o global. En Patagonia Austral, Mercer (1982) reconoce tres eventos neoglaciales, datados tentativamente – en base a edades mínimas obtenidas por datación radiocarbónica, informados como edades no calibradas – en 4700 - 4200 ^{14}C BP el primero, en 2700 - 2000 ^{14}C BP el segundo y entre los siglos XVII y XX el tercero, al cual considera como la expresión de la PEH. Estos eventos habrían sido sincrónicos con avances neoglaciares registrados en otras regiones de los Andes y del HN (Clapperton, 1993). Por su parte, Aniya (1996) reconoce cuatro avances neoglaciarios, cuyos máximos se sitúan en torno a 3600 ^{14}C BP, 2300 ^{14}C BP, 1400-1600 ^{14}C BP y entre los siglos XVII y XX; nuevamente, este último correspondería a la PEH. Las discrepancias entre los registros de Mercer y de Aniya obtenidos en distintos glaciares de la misma zona (ver Fig. 6), podrían reflejar respuestas diferenciales a los mismos forzantes en virtud de diferencias topográficas y glaciológicas locales (Rabassa, 2008). En Patagonia Norte, Masiokas et al. (2009, 2010) sitúan la máxima expansión neoglacial de la PEH entre finales del siglo XVIII y mediados del siglo XIX.

2.2. Patagonia como área clave para la reconstrucción paleoclimática

La Patagonia es de enorme interés para la obtención de datos paleoclimáticos, ya que se trata de la única masa emergida del Hemisferio Sur que se extiende hasta las

regiones subantárticas (~55°S) y se encuentra bajo la influencia de la franja de los vientos del Oeste del Hemisferio Sur, o SHW (Southern Hemisphere Westerlies), un importante forzante climático a nivel hemisférico. Adicionalmente, los gradientes altitudinales definidos por la cordillera de los Andes y su transición hasta la estepa patagónica cubren un rango único de ecotonos cuyos archivos paleoclimáticos ofrecen una oportunidad de comprender distintos aspectos de la circulación atmosférica en la región (Villalba et al., 2009).

2.2.1. Caracterización general²

La región patagónica se extiende desde 37°S, al sur del río Colorado, hasta el Cabo de Hornos, a 56°S (Fig. 2). Abarca más de 2.200 km en dirección N-S y es la única masa continental de latitudes medias del HS. La Cordillera Andina, que constituye el rasgo más conspicuo de la Patagonia – y a su vez, el relieve positivo más importante del HS -, se formó en el Terciario durante la orogenia Andina. Las erupciones volcánicas y los procesos orogénicos que caracterizaron este proceso contribuyeron a la formación de las mesetas presentes en gran parte de la región. Este paisaje fue ulteriormente modelado por repetidas glaciaciones de los Andes australes durante el Plio-Pleistoceno, así como por la actividad volcánica, resultando en un paisaje glaciar en la zona montañosa y de planicies aluviales y volcánicas en las zonas de menor relieve. El sistema fluvial actual, desarrollado durante y posteriormente al UMC, es el resultado de la continua incisión de las mesetas.

La estructura geológica de la Patagonia permite el reconocimiento de dos grandes subregiones bien definidas: la Patagonia Andina, ubicada al oeste y compuesta por un

² Extraído de: Coronato, A. M., Coronato, F., Mazzoni, E. y Vázquez, M. 2008. The physical geography of Patagonia and Tierra del Fuego. En: Rabassa, J. (Ed), Developments in Quaternary Sciences, 11, 13-55

cordón montañoso originado por intensa actividad tecto-volcánica y de plegamiento durante el Terciario, y la Patagonia extra-Andina, o estepa patagónica, al este de la anterior y caracterizada por extensas mesetas surcadas por amplias depresiones y valles fluviales, resultantes de la colmatación sedimentaria y volcánica de los bloques del antiguo basamento durante el Mesozoico y Cenozoico. La cadena montañosa de la Patagonia Andina presenta elevaciones entre ~ 1.600 – 3.800 m.s.n.m. en promedio, tendiendo a disminuir en altura en sentido N-S; el pico más alto de la Patagonia (4.700 m.s.n.m.) se encuentra en el norte de la región, mientras que la máxima elevación de los Andes fueguinos es algo menos de 2.500 m.s.n.m. Por su parte, las mesetas de la Patagonia extra-Andina presentan una altura promedio de 200 – 800 m.s.n.m.

La cordillera Andina actúa como una divisoria de aguas continentales, con el Océano Atlántico del lado argentino y el Océano Pacífico del lado chileno. El drenaje en las mesetas de la estepa patagónica está controlado por cuencas endorreicas y, en las zonas más áridas, el drenaje está asociado a sistemas temporarios. En este sector existen numerosas depresiones, mayormente de origen tectónico y erosivo, pero también volcánico, que drenan arroyos efímeros alimentados por las precipitaciones invernales o el deshielo primaveral. Esto resulta en la formación de numerosos lagos de pequeño a mediano tamaño, tanto temporarios como permanentes, y cuerpos de agua salinos, algunos de gran extensión, como CariLaufquen. Los cuerpos de agua de mayor tamaño y estabilidad temporal se encuentran principalmente en la Patagonia Andina y son en su mayoría de origen glaciar; entre ellos se destacan los lagos Nahuel Huapi, Argentino, Buenos Aires y Viedma.

Gran parte de la superficie de la Patagonia Austral (al sur de ~50°S) estuvo cubierta de hielo durante el Último Máximo Glaciar, como lo evidencian múltiples geoformas y estructuras criogénicas. Al sur de 35° S, un área de aproximadamente 20.400 km² aún

se encuentra glaciada. La mayor parte de esta superficie está comprendida por el Campo de Hielo Patagónico Norte (CHPN), de 4.300 km²; el Campo de Hielo Patagónico Sur (CHPS), de 13.000km², y la Cordillera Darwin, de 2.300 km².

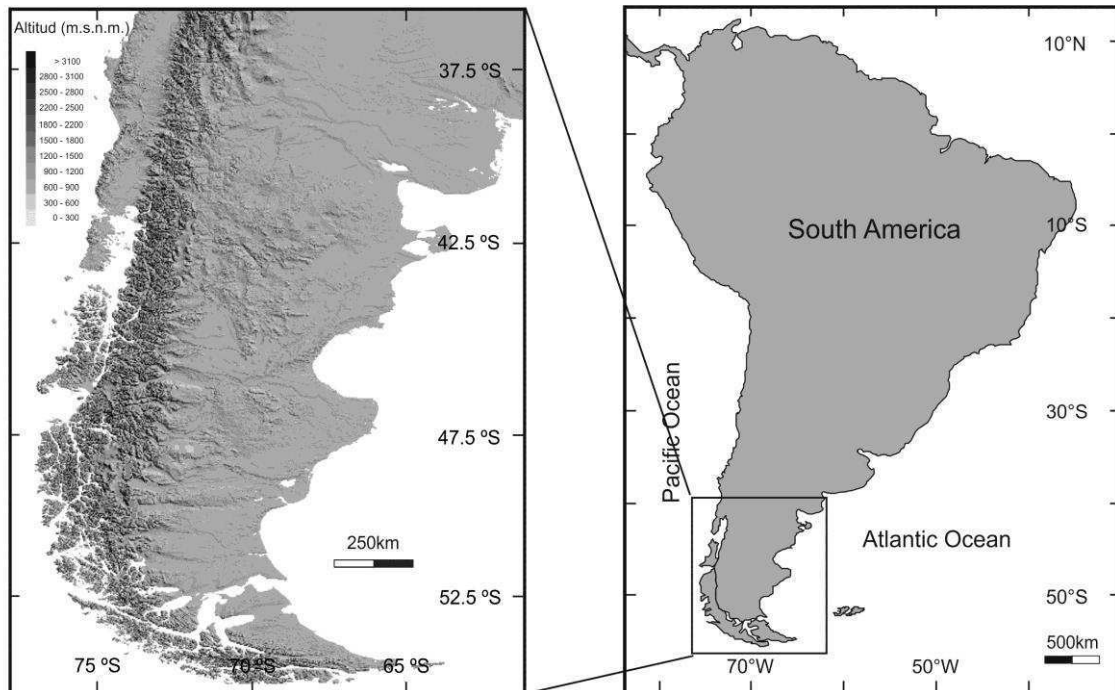


Figura 2. Localización y relieve de la región Patagónica.

2.2.2. Clima actual

Hacia el norte de la Patagonia, entre los 28° - 34°S aproximadamente, se encuentra el cinturón subtropical de alta presión, constituido por los anticiclones semipermanentes del Sudeste del Pacífico y del Atlántico Sur, mientras que en límite sur de la región (~ 56°S) se encuentra el centro subpolar de baja presión. Durante el verano, el cinturón subtropical se desplaza unos grados al sur, mientras que el centro subpolar permanece prácticamente estacionario, debido a la estabilidad de las condiciones oceánicas subyacentes. Por un lado, esto determina un desplazamiento estacional de los SHW, cuya área central se localiza en torno a los 30°S en invierno y que en verano

exhibe un patrón latitudinalmente más confinado, con máximos de intensidad entre los 45° y 55°S. Por el otro, el gradiente barométrico entre ambos centros aumenta a medida que se acerca la primavera, lo cual genera un máximo en la intensidad de los SHW en dicha estación. Debido a la fuerte influencia del Anticiclón del Pacífico en los patrones de circulación atmosférica de la región, la mayor parte de la Patagonia experimenta máximos de precipitación en invierno (Garreaud et al., 2013).

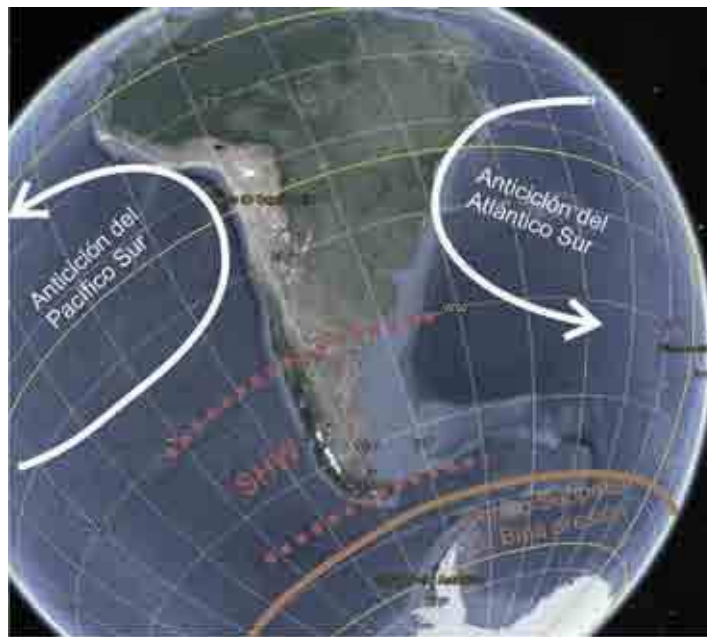


Figura 3. Localización aproximada de los principales fenómenos de circulación atmosférica que afectan el clima del extremo sur de América del Sur (ver Apartado 2.2.2).

La Patagonia es la única masa continental en el rango de incidencia de los SHW, los cuales constituyen uno de los principales forzantes climáticos de la región (Fig. 3). Debido a esta casi ausencia de obstáculos a su flujo, los patrones de circulación atmosférica sobre la Patagonia son más simples y persistentes que los que se verifican a latitudes equivalentes del Hemisferio Norte; asimismo, los SHW alcanzan una intensidad mucho mayor que sus contrapartes boreales (Garreaud et al., 2013). Al norte de 52°S, la barrera orográfica al flujo del SHW representada por la cordillera de los Andes fuerza una marcada divisoria climática que da origen a uno de los gradientes de

precipitaciones más pronunciados de la Tierra. Al oeste de la cordillera, las precipitaciones anuales están en el rango de 5.000 – 10.000 mm, debido al incremento de precipitaciones de origen orográfico a escala sinóptica. Estos elevados valores contrastan con el régimen semiárido imperante en la estepa patagónica, a tan solo 100 km aproximadamente al este de los Andes; al cruzar las montañas, las masas de aire provenientes del oeste pierden su humedad por efecto orográfico y se vuelven más cálidas y secas por calentamiento adiabático, resultando en un gradiente decreciente de precipitaciones oeste-este del orden de 300 – 700 mm anuales (Garreaud et al., 2013). La mayoría de los eventos de precipitaciones en esta zona no superan los 5 mm; la diferencia entre temporadas relativamente más húmedas o secas está asociada a la ocurrencia de eventos puntuales de precipitaciones mayores a 10 mm (Paruelo et al., 1998). Por añadidura, el clima en la región de estepa es marcadamente más continental y las condiciones en superficie son extremadamente ventosas y evaporativas (Garreaud et al., 2013). Este gradiente se atempera al sur de 52°S, donde la barrera montañosa presenta menor altitud y continuidad, adoptando una orientación O-E. Debido a ello, el efecto orográfico sobre las precipitaciones disminuye y los vientos tienden a desviarse en dirección sudoeste, afectando a su vez la trayectoria de las tormentas, lo cual resulta en un curvamiento de las isolíneas de precipitación (Coronato et al., 2008).

Además de la gran diferencia en la magnitud de las precipitaciones, en Patagonia se verifica una correlación inversa entre precipitaciones e intensidad del SHW a ambos lados de las montañas (Fig. 4). De esta forma, en un año con flujo de vientos zonales (es decir, el componente longitudinal del viento) más intenso que el promedio se verifica un incremento de las precipitaciones al oeste de los Andes y una disminución de las mismas en el este (Garreaud et al., 2013). Mayr et al. (2007) analizaron datos meteorológicos medidos *in situ* durante 7 años en el lago de estepa Potrok Aike, ubicada

en el sudoeste de la Patagonia (ver Fig. 6). Al examinar el cociente entre cantidad de precipitaciones y dirección del viento, encontraron que los vientos del este provenientes del Océano Atlántico, mucho menos frecuentes que los SHW, son los que más humedad aportan a la cuenca en términos relativos. En vista de este resultado y de la fuerte correlación que hallan entre proxies hidrológicos y de intensidad del SHW en testigos obtenidos de Potrok Aike, estos autores postulan que el debilitamiento de los SHW permite que las masas de aire húmedo provenientes del este alcancen la zona con más frecuencia, dando origen a mayores precipitaciones.

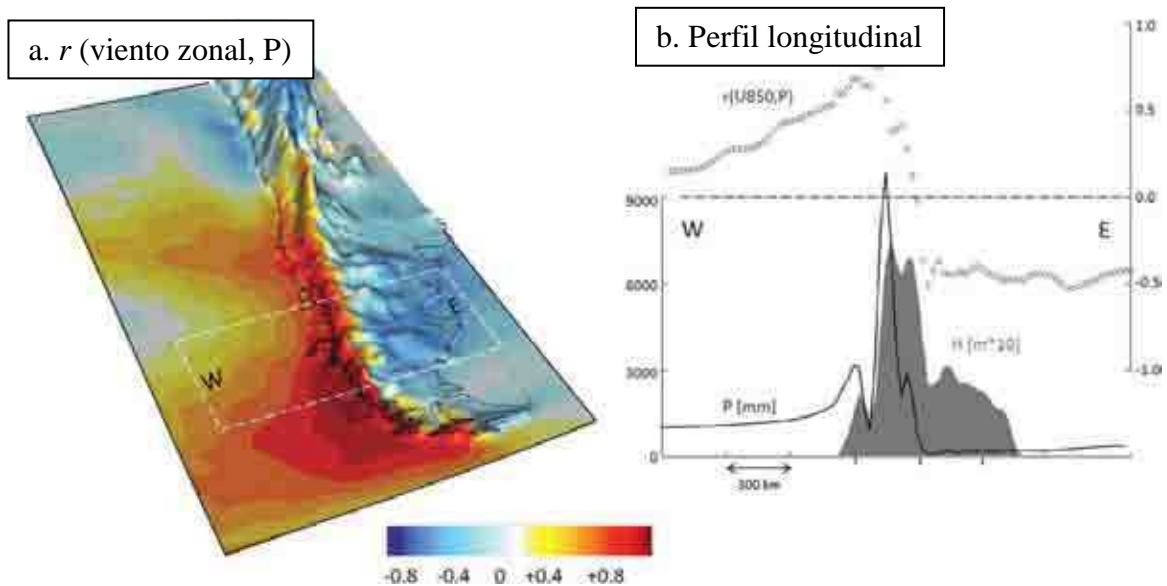


Figura 4. a) Correlación local (punto a punto) entre intensidad media anual del viento zonal (componente a 850 hPa, U850) y precipitación media anual (P), usando datos entre 1978-2001. **b)** Perfil longitudinal promediado entre 42° y 52° S (área remarcada en la figura a) mostrando elevación, precipitaciones (escala izquierda) y correlación entre viento zonal y P (puntos blancos, escala derecha). Tomado de Garreaud et al., 2013.

En cuanto a temperatura, Garreaud et al. (2013) no encuentran una correlación significativa entre la intensidad del SHW y la temperatura media anual, la cual depende

de varios factores; sin embargo, verifican la existencia de una correlación significativa entre la intensidad del SHW y la estacionalidad del ciclo anual de temperatura en Patagonia a ambos lados de los Andes. De esta manera, un año con mayor intensidad del SHW presenta una menor amplitud estacional de temperatura, con un invierno relativamente más templado y un verano más fresco.

La Patagonia puede ser definida como una región templada a fría, con temperaturas medias anuales que van de los 12°C en el NE a 3°C en el S. Uno de los rasgos más característicos del patrón térmico de Patagonia es la disposición NO-SE de las isotermas. En general, el N-NE de Patagonia presenta un clima templado, continental hacia la cordillera y de transición hacia el Atlántico, mientras que hacia el S-SO el clima es frío y predominantemente transicional, debido a la poca extensión longitudinal del continente a esas latitudes (Coronato et al., 2008; Paruelo et al., 1998).

En la mayor parte de la estepa patagónica, el índice de aridez (AI: precipitaciones medias anuales/evapotranspiración potencial) oscila entre 0.46 y 0.10 aproximadamente, aunque con importantes fluctuaciones inter - e intraanuales. En la zona cordillerana, el AI es mayor a 0.75, indicando condiciones húmedas, mientras que en el ecotono generalmente se verifican condiciones subhúmedas (AI entre 0.5 y 0.75) (Fig. 5). El hecho de que la estación lluviosa ocurra en invierno tiene importantes consecuencias en el balance hídrico para la mayor parte de la región. Por un lado, las pérdidas por evaporación son altas durante todo el año ya que en invierno, si bien la demanda atmosférica es baja, la evaporación es elevada debido que la capa superior del suelo está húmeda. Por el otro, excepto en el NE de la Patagonia, genera un fuerte déficit hídrico (estimado mediante la temperatura del aire y la abundancia de precipitaciones) durante la estación de crecimiento, es decir primavera - verano. Un aumento en las

precipitaciones no solo disminuye la magnitud de este déficit, sino que también retrasa su inicio (Paruelo et al., 1998).

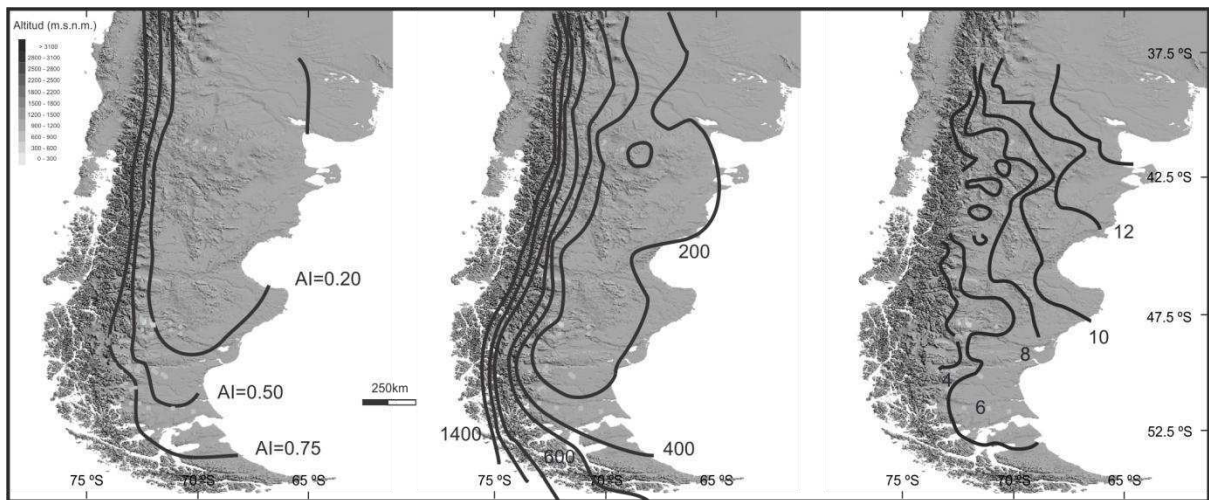


Figura 5. Caracterización climática de la Patagonia a gran escala. De izquierda a derecha: régimen hídrico, estimado mediante el índice de aridez (AI); isohietas (mm), e isotermas (°C). Modificado de Coronato et al. (2008) y Paruelo et al. (1998).

2.2.3. Reconstrucción climática de los últimos milenios en Patagonia Austral

Según se desprende de lo expuesto, hasta la actualidad no hay consenso sobre el inicio, terminación y sincronidad de los eventos climáticos más relevantes del Holoceno Medio y Tardío, ni sobre su alcance (global, hemisférico, regional o local). Las incertidumbres para el Hemisferio Sur son aún mayores. Este panorama se debe en parte a la escasez de datos proxies de calidad adecuada – es decir, de elevada resolución temporal, calibrados con registros instrumentales o datos de reanálisis climático y con estimaciones cuantitativas del error asociado - en el Hemisferio Sur, en contraste con las bases de datos existentes para el Hemisferio Norte (Villalba et al., 2009; Kilian y Lamy, 2012) a pesar del aumento exponencial en el número de publicaciones relacionadas a la reconstrucción ambiental y climática de Patagonia Austral durante los últimos años (Kilian y Lamy, 2012).

El estado actual de la investigación paleoclimática en Patagonia Austral es reseñado por Villalba y colegas (2009), quienes se centran en series proxies que cubren el Holoceno Tardío (los últimos 2,000 años), y por Kilian y Lamy (2012), quienes incluyen registros paleoclimáticos del LGM y Holoceno. Ambos trabajos concuerdan en que la mayor parte de los registros disponibles consisten en anillos de árboles, testigos sedimentarios lacustres, perforaciones en turberas y evidencia documental, en el caso del Holoceno Tardío. Debido a las condiciones necesarias para la formación de los registros naturales, la mayor parte de los estudios paleoambientales publicados para la Patagonia están relacionados con sitios de la subregión Andina. Existen asimismo gran cantidad de datos glaciológicos para la región; sin embargo, los mismos no constituyen series temporales susceptibles de interpretación ambiental.

En la siguiente síntesis se tomaron en cuenta reconstrucciones paleoambientales publicadas para las áreas de estepa y ecotono de Patagonia Austral, abarcando el Holoceno medio y tardío.

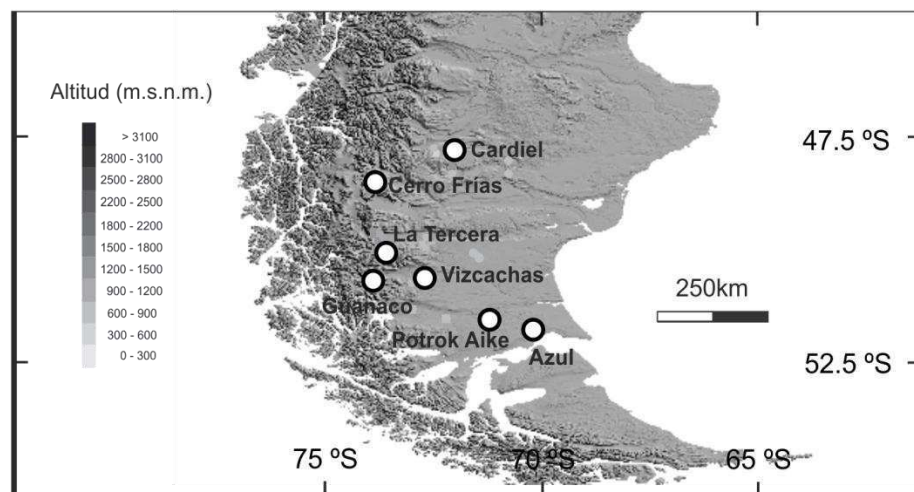


Figura 6. Localización de los registros en base a los cuales se efectuaron las reconstrucciones discutidas en el Apartado 2.2.3.

2.2.3.1. *Reconstrucciones cualitativas*

El registro sedimentario del lago Cardiel es uno de los pocos registros de estepa del área para el cual se han efectuado reconstrucciones paleolimnológicas en la ventana temporal de interés (Fig. 6). Un estudio multiproxy de un perfil sedimentario compuesto a partir de varios testigos obtenidos del lago indica que el nivel del lago, que alcanzó su máxima transgresión durante el Holoceno temprano, comenzó a descender a valores cercanos a la línea de costa actual a partir de 6100 cal BP. Durante los últimos 5.000 años, todos los proxies analizados evidencian variaciones más frecuentes que durante los milenios anteriores, pero sin grandes oscilaciones ni en el nivel del lago ni en su hidroquímica (Markgraf et al., 2003).

Por el contrario, los trabajos basados en registros en el área de ecotono indican una gran variabilidad climática durante los últimos milenios para el área. Debido a su carácter transicional, estos registros son considerados particularmente adecuados para la reconstrucción de regímenes hídricos pasados. Moreno et al. (2009) analizaron las variaciones en polen, carbón y carbono inorgánico de un registro sedimentario del Holoceno medio obtenido en el lago Guanaco, en la zona de ecotono del Parque Nacional Torres del Paine. Dichos autores proponen una tendencia a un aumento en las precipitaciones durante el Holoceno medio y tardío en pulsos centrados torno a los 4400 – 4000, 2900 – 2200 cal BP y 570 – 100 cal BP, intercalados con períodos relativamente más secos en 3200 – 2900 cal BP y 1800 – 1300 cal BP. Por su parte, Sottile et al. (2012) analizaron los registros polínicos y de carbón de testigos obtenidos de las turberas Cerro Frías (ecotono) y La Tercera (estepa, en las cercanías del ecotono). En ese trabajo se concluye que las precipitaciones en la zona de Cerro Frías habrían alcanzado el máximo valor de todo el Holoceno en torno a los 5000 cal BP, mientras que

en el sitio de La Tercera, más al Este, habrían imperado condiciones de menor disponibilidad hídrica que durante el Holoceno temprano. Este patrón puede ser explicado por una intensificación de los SHW y del gradiente de precipitaciones. A partir de 2500 cal BP habrían imperado condiciones más áridas en ambos sitios.

Entre las reconstrucciones paleoambientales cualitativas de zonas de estepa abarcando el Holoceno tardío se encuentran las basadas en los registros de los lagos Las Vizcachas, en la cercanía de Cerro Frías, y Potrok Aike y Azul, situados unos 200 km al sur de estas localidades. Según Haberzettl et al. (2005), el registro de Potrok Aike indica que las condiciones en el sudeste de Patagonia durante el intervalo de la ACM tal como es definida para el HN (es decir, entre los siglos X y XII) fueron relativamente húmedas y frías. Más aún, encuentran evidencias de condiciones de sequía persistentes - aunque no constantes - entre mediados del siglo XIII y mediados del siglo XV, que se corresponderían con la expresión de la ACM en Patagonia Austral - *sensu* Stine (1994); es decir, el evento climático se habría producido cuando ya la ACM se había terminado en el HN. En el curso de los siglos XV y XVI, las condiciones de aridez relativa dieron paso a condiciones más húmedas, culminando en condiciones adscritas por los autores a la PEH, aunque sin precisar un intervalo temporal para este último evento; según Haberzettl et al. (2007), durante el lapso entre 530 – 20 cal BP habrían imperado condiciones húmedas. Mayr et al. (2005), por su parte, encuentran evidencias de condiciones relativamente frías entre 1670 AD y 1890 AD en la cercana Laguna Azul. Por otro lado, en base a un estudio multiproxy realizado en la laguna Las Vizcachas, Fey et al. (2009) encuentran evidencias de precipitaciones relativamente elevadas entre los siglos XII y finales del XIV que, comparados a los registros de Potrok Aike y Azul, indicarían patrones de precipitación contrastantes entre el Oeste y el Este de la estepa patagónica austral durante parte de la ACM, aunque dicha proposición es tentativa

dadas las incertidumbres cronológicas de los registros considerados. Asimismo, infieren condiciones relativamente frías en el área de mediados del siglo XV a mediados del siglo XVII, seguido de condiciones relativamente cálidas hasta mediados del XVIII.

Parte de la incertidumbre en estas últimas reconstrucciones se debe a que los autores de los trabajos arriba discutidos en ocasiones parecen considerar a los eventos climáticos del Holoceno Tardío como períodos temporales fijos y en otras como “marcadores” en el registro. Así, por ejemplo, en la Figura 9 del trabajo de Haberzettl et al. (2009) se comparan los perfiles de un proxy geoquímico de esorrentía de tres testigos sedimentarios de la laguna Potrok Aike, graficados a escala temporal. Entre otros presuntos eventos climáticos, las anomalías adjudicadas a la ACM están resaltadas en distintos intervalos para cada uno de los tres perfiles, de manera que según cuál se mire, el evento se habría producido entre los 1300 – 510 cal BP, 750 – 500 cal BP o 625 – 375 cal BP aproximadamente.

2.2.3.2. Reconstrucciones cuantitativas

Tonello et al. (2009) realizaron una reconstrucción cuantitativa de las precipitaciones durante el Holoceno mediante una función de transferencia aplicada al registro polínico de la turbera Cerro Frías. Este estudio representa la primera de cuatro reconstrucciones mediante funciones de transferencia publicadas para la Patagonia. Es de destacarse que solo se han publicado cinco funciones de transferencia para Argentina, cuyas principales características y estimadores de la performance se presentan en la Tabla 1; el que cuatro de ellas sean para la Patagonia es otro indicio del interés paleoclimático por la región.

Schäbitz et al. (2013) estimaron una segunda función de transferencia para la reconstrucción de precipitaciones en base a polen y la aplicaron al registro polínico de los últimos 16.000 años de Potrok Aike. La tercera reconstrucción cuantitativa disponible a la fecha para Patagonia la constituye el trabajo de Massafarro y Laroque-Tobler (2013), quienes estimaron una función de transferencia para la reconstrucción de la temperatura media anual del aire en base a quironómidos, la cual fue aplicada al registro de Potrok Aike, también para los últimos 16.000 años. Por último, Van Bellen et al. (2014) desarrollaron una función de transferencia en base a amebas de Tierra del Fuego para reconstrucción de la profundidad de la capa freática en turberas, la cual no fue aplicada a ningún registro.

Tabla 1. Características y performance de las funciones de transferencia publicadas para Argentina. *n*: tamaño (número de muestras) del conjunto de calibración; “Error” incluye el estimador, la magnitud absoluta en las unidades de la variable reconstruida y, cuando es informado, el % del rango muestreado que dicho valor absoluto representa. Todas las funciones de transferencia fueron calculadas por el método WA-PLS; “Comp.” hace referencia al número de componentes del modelo retenidos. En el trabajo de Van Bellen et al. (2014) se utilizaron varios métodos de validación, por lo cual se informa un rango de parámetros.

Variable	Comp.	r^2	<i>n</i>	Error	Sesgo máx.	Referencia
Profundidad freática	2	0.64 - 0.72	154	RMSEP (13.5 – 15.5 cm)	33.3 - 39.7 cm	Van Bellen et al., 2014
T media anual	3	0.64	63	RMSE 0.8 °C	1.8 °C	Massafarro y Larocque-Tobler, 2013
Precipitaciones	2	0.79	97	RMSEP 90 mm (13.7%)	144 mm	Schäbitz et al., 2013
Precipitaciones	2	0.52	112	RMSEP 126 mm (18%)	264,88	Tonello et al., 2009

Salinidad	2	0.87	40	RMSEP 4.42‰ (15.7%)	3.89‰ (13.5%)	Hassan et al., 2009
-----------	---	------	----	------------------------	------------------	---------------------

La reconstrucción de las precipitaciones realizada por Tonello et al. (2009) para la zona de Cerro Frías muestra una tendencia general de aumento de las precipitaciones entre 8000 y 3000 cal BP aproximadamente, con un máximo de 450 - 500 mm/año en torno a 4500 – 3000 cal BP. A partir de ese momento, la tendencia general es a un descenso relativo de las precipitaciones, especialmente entre los 800 y 150 cal BP.

La reconstrucción de precipitaciones efectuada por Schäbitz et al. (2013) muestra un buen acuerdo con los resultados obtenidos por Tonello et al. (2009) para el Holoceno temprano y medio, observándose tendencias contrarias en ambos registros para los últimos 5.000 años. El registro de Potrok Aike muestra que los valores de precipitaciones más bajos de dicho lapso ocurrieron entre los 3800 y 4600 cal BP aproximadamente; posteriormente, se habría verificado una tendencia de aumento de las precipitaciones, con breves períodos relativamente secos centrados en 1300 cal BP y 300 cal BP. El máximo valor de precipitaciones para todo el lapso representado en el perfil ocurrió en torno a 2000 cal BP; en dicho período, las precipitaciones alcanzaron un mínimo relativo en Cerro Frías. El patrón reconstruido para Potrok Aike sería más similar a lo inferido para el lago Guanaco, donde las precipitaciones habrían tendido a un aumento relativo durante los últimos 3.000 años, modulando oscilaciones a escala secular en la humedad relativa.

2.3. Características básicas de cuerpos de agua lénticos³

La limnología es el estudio de las aguas continentales, tanto lénticas (lagos, lagunas y humedales) como lólicas (ríos, arroyos, manantiales, etc). El enfoque de la investigación es en general a escala de ecosistema, contemplando factores bióticos y abióticos y sus interacciones.

Al igual que en otras áreas del conocimiento, el inicio y principal desarrollo de la limnología tuvo lugar en los países de Europa central y en Estados Unidos. La localización geográfica de estas áreas se corresponde principalmente con un clima templado continental. Adicionalmente, gran parte del territorio estuvo cubierto por las masas de hielo de las últimas glaciaciones del Cuaternario, que dieron origen a gran cantidad de lagos durante el advenimiento del Holoceno; algunos de estos lagos, de considerable importancia económica y/o cultural, naturalmente atrajeron la atención de los investigadores de las comunidades vinculadas a ellos. Como consecuencia de todos estos factores, una buena parte de los conocimientos limnológicos se refieren a lagos de climas templados de mediano a gran tamaño de latitudes medias en el HN, en detrimento de la representación de otros tipos de cuerpos de agua y regiones climáticas. La dificultad logística del estudio de áreas remotas también contribuye a la asimetría en el conocimiento de las aguas continentales de latitudes medias y altas en el HS (e.g., Kilian y Lamy, 2012).

Una parte del agua proveniente de las precipitaciones cae directamente sobre cuerpos de agua; una parte vuelve inmediatamente a la atmósfera por procesos de evapotranspiración; y parte se desplaza a través de las cuencas de drenaje por tres vías. La mayoría del agua precipitada percola al suelo y se desplaza por escorrentía

³ Extraído de: Kalf, J. 2002. Limnology – Inland water ecosystems. Prentice Hall, New Jersey. 592 pp.

subsuperficial hacia cursos de agua tales como ríos y arroyos. Una parte se infiltra a mayor profundidad hasta alcanzar la capa freática, el nivel en el cual el sustrato está permanentemente saturado en agua, y pasa a integrar las aguas subterráneas; alternativamente, el agua se infiltra hasta llegar a una capa impermeable, continuando luego su desplazamiento lateralmente en la dirección de menor resistencia. Cuando este flujo lateral intersecta la superficie terrestre, surge en forma de manantiales y arroyos que eventualmente colmatan formas de relieve negativo, formando lagos y humedales. Durante períodos de precipitaciones prolongadas, en los cuales el suelo se satura de agua, o en épocas de deshielo, el desplazamiento de agua por escorrentía superficial también puede ser importante, especialmente en zonas semiáridas de latitudes medias y bajas, donde los eventos de precipitación pueden ser intensos y la cobertura vegetal es baja.

Los cuerpos de agua lénticos experimentan pérdidas de agua por evaporación, y eventualmente por drenaje subterráneo (acuífero) y/o superficial (ríos y arroyos). La evaporación depende de factores tales como la temperatura, la humedad relativa, la exposición al viento y la superficie del lago. Los lagos ubicados en zonas (semi)áridas por lo general carecen de vías de drenaje, por lo que se conocen como cuencas cerradas o endorreicas; en ellas, el agua de los tributarios no llega al océano. Si las pérdidas por evaporación superan el aporte de las precipitaciones y la escorrentía, se produce salinización de las aguas por la concentración de solutos. Durante períodos prolongados – en el orden de años a siglos - de precipitaciones escasas y/o de mayor temperatura, el déficit hídrico provocará un descenso en el nivel del agua. Lo contrario ocurre en períodos de mayor precipitación y/o más fríos; eventualmente, el aumento en la superficie del lago asociado al incremento en el volumen favorece las pérdidas por evaporación, lo cual compensa el mayor aporte hídrico y estabiliza el nivel del lago. En

áreas de mayores precipitaciones y menor potencial de evapotranspiración, parte del agua de los lagos se pierde a través de cursos lóticos o ingresa al acuífero: estos cuerpos de agua se conocen como cuencas abiertas o lagos exorreicos. La mayoría de los aportes de agua a estos sistemas proviene de cursos superficiales y del acuífero, mientras que las pérdidas por evaporación son mínimas, por lo cual los lagos exorreicos suelen ser de baja salinidad. Entre ambos tipos de cuencas se reconoce la existencia de lagos transicionales, caracterizados por un balance de masa de largo plazo ligeramente negativo; estos cuerpos de agua varían en carácter de endorreicos a exorreicos a escalas desde decadales a mileniales, según las variaciones climáticas que afectan sus cuencas de drenaje.

2.3.1. Hidroquímica de las aguas lénticas continentales⁴

Las aguas naturales de las cuencas de drenaje con poco o moderado impacto antrópico están dominadas por ocho iones: Ca, Mg, Na, K, HCO₃, CO₃, SO₄ y Cl. Estos son conocidos como componentes mayores por su abundancia (> 1 mg/l); su concentración total prácticamente equivale a la salinidad de las aguas continentales, ya que otras especies químicas están presentes en forma de compuestos neutros (como sílice) o en concentraciones despreciables en relación al total. La salinidad a menudo se expresa como TDS (sólidos totales disueltos, por su sigla en inglés), en mg/l; también es común informarla como conductividad. Si bien ambos parámetros no son enteramente equivalentes, ya que la conductividad solo contempla las especies iónicas con carga, en la gran mayoría de las aguas naturales ambos proveen una estimación adecuada de la concentración total de solutos.

⁴Extraído de: Kalff, J. 2002. Limnology – Inland water ecosystems. Prentice Hall, New Jersey. 592 pp.

La salinidad y composición de solutos de las aguas continentales depende en primera instancia de la geología local, que determina las reacciones de meteorización que pueden tener lugar en la cuenca de drenaje; el clima, en particular temperatura, precipitación y evaporación; la biota; la distancia al mar, en función de la deposición atmosférica de sales, y factores antropogénicos. A nivel mundial, las variaciones en salinidad de aguas continentales abarcan seis órdenes de magnitud, desde aguas diluídas al punto de ser casi indistinguibles del agua destilada a salmueras de composición iónica variable (ver Fig. 9). La escala de salinidad empleada en la presente investigación permite clasificar los distintos tipos de agua de acuerdo a los valores de la Tabla 2:

Tabla 2. Tipo de agua según su rango de salinidad, expresado como TDS y conductividad

Dominio	TDS (mg/l)	Conductividad ($\mu\text{S/cm}$)
Limnético	0 – 500	0 – 782
Oligohalino	500 – 5.000	782 – 7.820
Mesohalino	5.000 – 18.000	7.820 – 28.100
Polihalino	18.000 – 30.000	28.100 – 46.900

La propensión a la meteorización de un sustrato es menor cuanto mayor sea su estabilidad o dureza: así, las rocas sedimentarias reaccionan fácilmente con el agua de escorrentía y las sustancias en disolución que acarrea, mientras que las rocas ígneas o cristalinas son altamente insolubles. En las áreas dominadas por sustratos calcáreos, la salinidad de las aguas de escorrentía se debe principalmente a los iones Ca, Mg y HCO_3 , mientras que en áreas dominadas por rocas ígneas, la mayor parte del CO_3/HCO_3 presente deriva en última instancia de la solubilización de CO_2 atmosférico y

subsecuente formación de H_2CO_3 . Además de la meteorización química, en las zonas más húmedas es muy importante la meteorización biológica, debida principalmente a los procesos metabólicos de las raíces y la actividad de los microorganismos del suelo, que generan ácido carbónico por hidratación del CO_2 liberado al suelo y ácidos orgánicos tales como ácidos húmicos y fúlvicos. Todos estos procesos liberan distintos elementos y minerales, que son transportados en disolución a lagos y humedales a través de las aguas de escorrentía. El tiempo que llevan actuando los procesos pedogénicos en la cuenca influye sobre la composición química del agua de escorrentía por la disolución preferencial de los minerales más lábiles.

El clima, por su parte, afecta la salinidad y composición de solutos de las aguas continentales directamente por aporte de aguas meteóricas a lagos y humedales, e indirectamente, a través de su influencia en la biota, la velocidad de las reacciones de meteorización química y la evaporación.

A escala global, estos distintos procesos operan de modo que se pueden hacer ciertas generalizaciones sobre la salinidad y composición de solutos de acuerdo a la localización de los cuerpos de agua (Gibbs, 1970) (Fig. 10). En las áreas de abundantes precipitaciones donde el sustrato está dominado por rocas duras, los cuerpos de agua suelen ser de baja salinidad ($\text{TDS} < 10 \text{ mg/l}$) y a menudo dominadas por NaCl , transportado por corrientes de aire desde los océanos (spray marino). La hidroquímica de la mayor parte de las aguas continentales de salinidad intermedia está dominada por meteorización, de forma que los iones dominantes son Ca y HCO_3 , con una relación $\text{Na}/(\text{Na}+\text{Ca})$ baja; la secuencia de iones ordenados por masa equivalente más común es $\text{Ca} > \text{Mg} > \text{Na} > \text{K}$ para los cationes y $\text{HCO}_3 > \text{SO} > \text{Cl}$ para los aniones. Por último, en regiones áridas de elevada evaporación y baja escorrentía, las aguas son salinas por enriquecimiento evaporativo, siendo generalmente dominadas por Na y Cl .

Los cuerpos de agua salinos suelen desarrollarse en cuencas endorreicas donde la evaporación excede a las precipitaciones a largo plazo. Su salinidad y composición de solutos es la resultante de la solubilidad diferencial de las sales y su precipitación a medida que aumenta la salinidad por evaporación. Según la composición inicial de las aguas, la hidroquímica de un lago salino puede evolucionar a través de diferentes vías (Eugster y Hardie, 1978). El enriquecimiento evaporativo inicial provoca un aumento en la salinidad hasta un punto en que comienza la precipitación de carbonato de calcio; este umbral de salinidad es conocido como “punto de bifurcación de la calcita”. A partir de allí, si la salinidad continúa aumentando las concentraciones relativas de Ca y HCO_3 determinan la vía hidroquímica seguida. La predominancia de HCO_3 resulta en un lago alcalino, mientras que la predominancia de Ca lleva a la formación de aguas salinas neutras y a una eventual segunda bifurcación por precipitación de sulfato de calcio dihidratado (yeso). De continuar el enriquecimiento evaporativo de las aguas, es la concentración relativa de Ca y SO_4 la que determina la composición final de solutos.

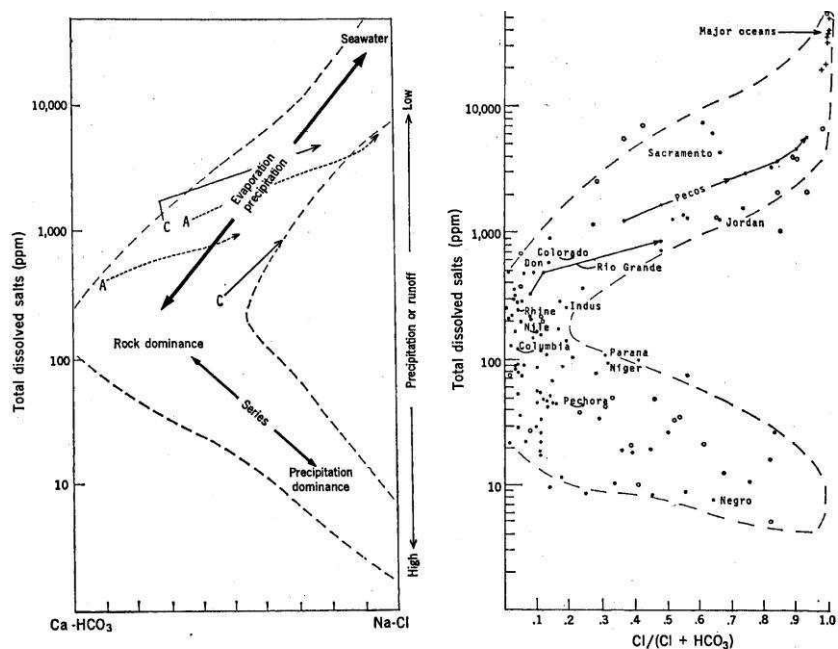


Figura 9. Representación esquemática de los procesos (figura de la izquierda) que controlan la hidroquímica de las aguas naturales a escala global (figura de la derecha). Extraído de Gibbs, 1970.

2.3.2. Sedimentación en las cuencas⁵

Los sedimentos de lagos y humedales derivan mayormente de las cuencas de drenaje que ocupan, arrastrados por escorrentía. Las características del suelo, la cobertura vegetal, el radio de drenaje (la relación entre área de la cuenca y área del lago) y la pendiente contribuyen a determinar no solo la tasa de aporte de partículas sedimentarias a los lagos sino también la proporción relativa de materiales orgánicos e inorgánicos que las componen. Además de por estos materiales alóctonos, los sedimentos lacustres están compuestos por partículas autóctonas derivadas de distintos procesos que ocurren en el lago tales como la precipitación de carbonatos (inorgánicos o biogénicos), producción fitoplanctónica y formación de agregados por acción microbial y mecánica.

La pendiente de una cuenca suele guardar relación con el tamaño de la misma. En una dada región geológica/climática, las cuencas de mayor tamaño tienden a ser relativamente menos escarpadas y poseen vías de drenaje de menor longitud en relación al área (menor densidad de drenaje). A su vez, el área de las cuencas de drenaje y sus lagos están fuerte y directamente correlacionadas. Esto implica que los lagos pequeños, usualmente situados en cuencas igualmente pequeñas, reciben un mayor flujo de partículas terrestres que los lagos de mayor tamaño que drenan grandes cuencas de menor relieve promedio, aunque la cantidad absoluta de material que ingresa por año al sistema pueda ser mayor para estos últimos. Este flujo de partículas relativamente elevado en los lagos pequeños de cuencas escarpadas también implica un menor tiempo de contacto entre el agua de escorrentía y el sustrato y, en consecuencia, una menor meteorización química/biológica. Por eso, las aguas de escorrentía de

⁵Extraído de: Kalff, J. 2002. Limnology – Inland water ecosystems. Prentice Hall, New Jersey. 592 pp.

cuencas pequeñas suele poseer menor concentración de sales disueltas que las aguas superficiales de cuencas de mayor tamaño en una misma región geográfica y climática.

Las partículas presentes en un cuerpo de agua pueden sedimentar y permanecer en el sitio donde se asentaron, ser resuspendidas, transportadas y eventualmente depositadas en otro lugar del lecho o salir del sistema; esto depende en gran parte de la morfometría del lago (tamaño, forma y profundidad) y el clima local, que determinan la exposición al viento y la consecuente turbulencia. La susceptibilidad de las partículas a estos procesos, a su vez, dependen de su tamaño, forma y densidad. La deposición permanente de partículas en los sedimentos ocurre en áreas de baja energía, es decir, no afectadas por perturbaciones eólicas o corrientes. Así, en la columna de agua de los lagos someros, donde gran parte de los sedimentos del fondo están sujetos a la resuspensión por turbulencia, tienden a abundar las partículas pequeñas y relativamente poco densas. En lagos de mayor tamaño, en cambio, dicha clase de partículas se asienta solo en la zona más profunda donde en general no experimentan transporte ulterior. Asimismo, la profundidad determina en gran parte el tiempo de permanencia de los materiales orgánicos en la columna de agua, donde pueden ser descompuestos antes de sedimentar. Esto último explica que en general el metabolismo de la biota asociada a los sedimentos es bajo en lagos profundos, donde buena parte de la materia orgánica es consumida en la columna de agua, y elevado en los lagos someros, donde la limitada columna de agua favorece simultáneamente la sedimentación y la resuspensión de partículas.

La distribución de los sedimentos en lagos relativamente profundos puede ser dividida en dos zonas, de acuerdo a su potencial de resuspensión. La zona de erosión está caracterizada por la ocurrencia periódica de turbulencia que impide la sedimentación de partículas relativamente livianas, por lo que está dominada por

sedimentos inorgánicos de granulometría gruesa. La zona de acumulación es de baja energía y está dominada por partículas inorgánicas del orden $\leq 32 \mu\text{m}$ (arcillas y limo) y partículas orgánicas de baja densidad. Ambas zonas están separadas por una zona de transición, conocida como de sedimentación discontinua o de transporte, donde la sedimentación es interrumpida por episodios esporádicos de resuspensión y transporte debidos a tormentas. Entre las zonas de erosión y de transporte se verifica la relativamente abrupta transición en la granulometría dominante de los sedimentos, de gruesos a finos, reflejada en la presencia de una banda estrecha de partículas de tamaño intermedio en los sedimentos del lecho.

2.3.2.1. *Susceptibilidad magnética de sedimentos lacustres*⁶

Todos los materiales son magnéticos, en grado variable según su naturaleza. La fuerza magnética total que se genera en un material cuando es sometido a un campo magnético se llama magnetización. Para cada sustancia existe una relación entre el campo magnético aplicado y la cantidad de magnetización generada. Cuando el campo es débil ($\sim 80 \text{ A/m}$), dicha relación es efectivamente lineal, lo cual permite definir la susceptibilidad magnética volumétrica (κ) como la relación entre la magnetización inducida por unidad volumétrica de muestra (M) y la intensidad del campo magnético aplicado (H): $\kappa = M/H$. Dado que M y H tienen las mismas unidades, κ es adimensional; sin embargo, a veces se lo reporta en “unidades SI”. La susceptibilidad magnética es una propiedad extensiva, por lo cual las mediciones realizadas sobre muestras discretas se suelen normalizar por peso seco.

⁶Extraído de: Dearing, J. A. 1999. Environmental magnetic susceptibility – Using the Bartington MS2 System. 54pp

El comportamiento magnético de los materiales puede ser clasificado en tres categorías principales. Las sustancias ferromagnéticas exhiben el mayor grado de susceptibilidad magnética, siendo capaces de adquirir remanencia magnética, es decir, la capacidad de modificar de forma permanente su estructura en función del campo magnético al que han sido expuestos. Los materiales ferromagnéticos más comunes son Fe, Co y Ni elementales, óxidos de Fe tales como magnetita (Fe_3O_4) y hematita (Fe_2O_3), y sulfuros de Fe tales como greigita (Fe_3S_4). Otros minerales que también contienen hierro, pero cuya estructura cristalina limita las interacciones entre los iones metálicos, presentan susceptibilidad magnética levemente positiva y son llamados paramagnéticos. Algunos ejemplos son óxidos de Fe-Ti, carbonatos de Fe-Mn tales como siderita, silicatos ferrosos como arcillas y biotita, y sulfuros ferrosos tales como piritita. Por último, minerales no ferrosos como cuarzo, calcita, halita y sustancias tales como el agua y la materia orgánica exhiben susceptibilidad magnética negativa, por lo que son llamados diamagnéticos.

Ciertos procesos bioquímicos inducen la formación de cristales ultrafinos ($<0.03 \mu\text{m}$) de minerales denominados superparamagnéticos, debido a su similitud con el comportamiento paramagnético pero con mucha mayor susceptibilidad. Los minerales superparamagnéticos pueden ser detectados midiendo κ a dos frecuencias diferentes (0.46 y 4.6 kHz); las muestras con cristales ultrafinos presentan valores de κ ligeramente menores cuando son medidas a altas frecuencias.

En paleolimnología, la medición de κ se efectúa rutinariamente por constituir una forma rápida y no destructiva de obtener una primera evaluación de la mineralogía y geoquímica de los sedimentos. Esto proporciona indicios sobre el origen y condiciones de formación de los materiales presentes, lo cual a su vez puede permitir hacer inferencias ambientales. Los minerales ferrosos presentes en los sedimentos lacustres

tienen distintos orígenes; los más comunes son deposición aérea, aporte por escorrentía y formación *in situ* por procesos biológicos y químicos. Cuando hay minerales ferrimagnéticos presentes en una muestra, κ está ampliamente dominada por ellos, aun en concentraciones bajas. Valores muy bajos o aun negativos de κ indican una composición rica en sustancias diamagnéticas, tales como cuarzo, calcita, agua o materia orgánica.

2.3.3. Limnología de cuerpos lénticos de Patagonia

El término "laguna" es extensamente utilizado tanto coloquialmente como en la literatura científica argentina, pero no tiene un correlato en trabajos limnológicos de alcance internacional, en los cuales únicamente se habla de lagos profundos o someros. Un lago es un cuerpo de agua de salinidad uniforme y perfil térmico definido, en cuyo lecho se pueden distinguir una zona litoral y una zona bentónica, diferenciables no solo en términos batimétricos sino también usualmente en las comunidades biológicas que albergan. Una laguna, en cambio, es un cuerpo de agua generalmente somero, sin estratificación térmica persistente y con poca o nula diferenciación entre las zonas litoral y bentónica; incluye cuerpos de agua tales como pantanos y esteros en ambientes con superávit hídrico y salinas en regiones de clima más seco (Ringuelet, 1962).

Hasta la fecha, se han llevado a cabo relativamente pocos estudios que involucren varios cuerpos de agua a lo largo de un gradiente ambiental en la Patagonia argentina. Dichos estudios abarcan mayormente lagos y lagunas de la zona cordillerana, y suelen centrarse en el norte de la región, relativamente más accesible. Asimismo, algunos de estos trabajos incluyen datos publicados previamente, por lo cual la información limnológica a escala regional disponible es aun menor de lo aparente.

En su clasificación de los lagos argentinos, Quirós y Drago (1999) efectuaron una recopilación de datos bibliográficos sobre la composición química del agua (componentes principales) y las variables consideradas más relevantes para la misma: litología de la cuenca, origen del lago, clima y distancia al mar. En base a estos parámetros, dividieron el país en seis grandes regiones según las características de sus lagos, las cuales coinciden con regiones geográficas amplias. Dentro de la Patagonia, estos autores reconocen dos divisiones. La Región lacustre Patagónica incluye numerosos lagos de tamaño variable y mayormente de origen glacial, de aguas diluídas caracterizadas por baja salinidad y dominancia de bicarbonato y calcio. La Región de Meseta comprende lagos mayormente salinos, tanto permanentes como temporarios, situados en depresiones de origen tectónico o cuencas de deflación; aquellos localizados en cuencas endorreicas presentan dominancia de NaCl por déficit hídrico, mientras que algunos lagos pequeños más cercanos a los Andes están dominados por HCO_3 y Ca.

Por su parte, Baigún y Marinone (1995) analizaron mediante técnicas multivariadas un conjunto de datos correspondientes a 55 cuerpos de agua lénticos distribuidos a lo largo de toda la región patagónica; su estudio es uno de los pocos -si no el único- entre los publicados a la fecha que incluye numerosos sitios de Patagonia Central y Austral. En base a su análisis, dichos autores fueron capaces de distinguir tres grupos de cuerpos de agua: lagos andinos oligotróficos, oligo a mesotróficos, de baja conductividad y alta transparencia; lagos de ecotono, ubicados al pie del macizo montañoso o en sus estribaciones, típicamente someros, oligo a mesotróficos y de conductividad moderada a alta; y lagos de estepa, de alta concentración de nutrientes y solutos. El agrupamiento multivariado obtenido excluyó de este último conjunto algunos lagos localizados también en la zona de estepa, debido a que presentaban valores de conductividad y

concentración de nutrientes extremos en relación al conjunto. Sin embargo, los autores no los consideraron atípicos u outliers aduciendo que sus características responden a un fenómeno común a varios de los cuerpos de agua de la estepa, y algunos del ecotono, que drenan cuencas hidrológicamente aisladas. A nivel de todo el conjunto de datos analizado, las diferencias en salinidad entre los grupos fueron atribuidas a factores climáticos (balance hídrico negativo) y edáficos. Con respecto a los lagos de estepa únicamente, los autores consideran que las variaciones entre sus características limnológicas concuerdan con un gradiente ambiental Oeste-Este.

Los restantes estudios disponibles (ej., Díaz et al., 2000, 2007; Rogora et al., 2008) son menos abarcativos geográficamente. Díaz et al. (2000) analizaron un conjunto de 21 lagos, ampliado a 39 en un trabajo posterior (Díaz et al., 2007); ambos estudios arrojaron conclusiones similares, encontrando importantes diferencias entre lagos localizados en la región Andina y lagos de estepa. Los primeros presentaron baja salinidad y bajas concentraciones de nutrientes y clorofila *a*, con estatus trófico entre (ultra)oligo y mesotrófico; en concordancia con los resultados presentados por Quirós y Drago (1999), la relación catiónica fue $Ca > Mg \approx Na > K$ y la relación aniónica $HCO_3 > SO_4 \geq Cl$. En cambio, los lagos de estepa presentaron aguas más concentradas, mayor productividad y marcadas diferencias en la composición de solutos, con una relación catiónica de $Na > Mg > Ca > K$ y relación aniónica $HCO_3 > Cl >> SO_4$, indicativas de predominancia de procesos evaporativos. El trabajo de Rogora et al. (2008), que incluye únicamente lagos en la región Andina de Patagonia Norte (varios de ellos también estudiados por Díaz y colaboradores), reporta el mismo patrón de composición iónica, así como evidencias basadas en radios iónicos de elevados aportes por escorrentía.

2.4. La paleolimnología y su relación con la reconstrucción paleoambiental

Los registros instrumentales que permiten cuantificar las variables climáticas poseen un alcance limitado en tiempo y espacio: los sitios para los cuales se cuenta con series de datos instrumentales que superen los cien años son escasos. Más aún, se encuentran asimétricamente distribuidos en el planeta, con la mayoría de ellos pertenecientes a localidades europeas, a menudo en zonas litorales, y abarcando uno o pocos parámetros. El estudio de la variabilidad climática pasada, por lo tanto, debe efectuarse mediante métodos indirectos basados en el análisis de distintas evidencias. Estas evidencias son la expresión de diferentes procesos climáticamente controlados, y actúan como variables subrogantes o proxies de las variables climáticas que influyeron en su formación. Los proxies a menudo se clasifican según la naturaleza del fenómeno involucrado (biológico, geomórfico, geoquímico, geofísico) y por su resolución temporal (anual, decadal, centenal, (multi)milenial). Las variables proxies que se han estudiado van desde características del paisaje, tales como morenas glaciares o antiguas líneas de costa lacustres, hasta mediciones calibradas del grosor de los anillos de crecimiento de los árboles o la composición isotópica de diversas sustancias orgánicas e inorgánicas. Debido a sus diversos orígenes y características, cada tipo de dato proxy representa un aspecto del proceso de interés, por lo que las reconstrucciones basadas en múltiples líneas de evidencia, llamadas también estudios multiproxy, son las más robustas y confiables.

Se considera que la reconstrucción paleoclimática como disciplina comenzó con el trabajo de Louis Agassiz a mediados del siglo XIX, quien analizó rasgos geomorfológicos de varias localidades en Europa y Norteamérica, interpretándolos como evidencias de la expansión de antiguos glaciares en virtud de su gran similitud con el paisaje glacial

actual de los Alpes. Agassiz propuso que dichos sitios habían experimentado “Eras de Hielo” en el pasado, inaugurando así el uso de un importante aspecto de la reconstrucción paleoambiental moderna, consistente en utilizar condiciones o sitios contemporáneos como análogos de las condiciones pasadas.

La interpretación de datos proxies usualmente requiere algún tipo de calibración entre éstos y los procesos que los generaron. En la mayoría de los casos, la calibración se basa en modelos que relacionan patrones climáticos espaciales (no temporales) con patrones espaciales de los datos proxies. Los modelos así obtenidos son luego aplicados a series temporales de datos proxies que abarcan ventanas de tiempo variables, a veces de todo el Cuaternario; de esta manera, se usa información espacial para generar inferencias temporales (Shuman, 2007).

La paleolimnología es la disciplina que utiliza sedimentos lacustres para reconstruir cambios pasados en condiciones ambientales. Debido a sus aspectos aplicados, particularmente al rol que jugó en la investigación sobre acidificación debida a lluvia ácida en la década de 1980 y a su posterior aplicación en estudios de contextualización del cambio climático reciente, la paleolimnología se ha extendido en las últimas tres décadas. En efecto, los estudios paleolimnológicos permiten inferir la variabilidad pasada de condiciones ambientales en parámetros de interés, de modo que permiten establecer una línea de base con la cual evaluar impactos antropogénicos u otros cambios ocurridos en períodos instrumentales y preinstrumentales. El enfoque paleolimnológico se basa en la relación tiempo-profundidad postulada por la Ley de Superposición, que establece que los sedimentos más profundos son más antiguos que los sedimentos que los sobreyacen. De esta manera, una columna vertical de sedimentos extraídos del lecho de un lago contiene el registro, en datos proxies, de las condiciones imperantes en un dado período de depositación. Si la sedimentación transcurrió de manera

ininterrumpida, se obtendrá un registro continuo; en las áreas que estuvieron cubiertas por hielo durante el Último Máximo Glacial, por ejemplo, el registro sedimentario lacustre generalmente abarca solo el Tardiglacial y Holoceno.

Los estudios paleolimnológicos comprenden una serie de pasos, que se enumeran brevemente a continuación. El primero de ellos consiste en la obtención de uno o más testigos sedimentarios del lecho del lago; el sitio de muestreo debe ser elegido con cuidado y estar localizado en la zona de mayor acumulación del lecho, a fin de asegurarse que el testigo extraído sea un registro continuo y representativo del ambiente de deposición y causar la menor perturbación posible de la estratigrafía. Una vez extraído, el testigo es seccionado *in situ* o en el laboratorio. En este último caso, el testigo se divide en dos mitades y usualmente se le efectúan en primer lugar una serie de estudios y análisis no destructivos, tales como la descripción sedimentológica, la medición de propiedades físicas como la susceptibilidad magnética y la toma de imágenes mediante fotografías convencionales y/o rayos X. El muestreo del testigo implica su división en “rodajas” de distinto grosor, usualmente 0.25 a 2 cm. Mientras menor sea el intervalo de muestreo, mayor será la resolución temporal del estudio; sin embargo, esta mayor resolución conlleva mayores costos en tiempo y recursos para los análisis, por lo que es práctica común variar la amplitud del muestreo (y por ende la resolución) para distintas secciones del testigo, según el enfoque del estudio. Cada muestra es a su vez submuestreada para los distintos análisis destructivos involucrados: dataciones, variables geoquímicas, variables geofísicas y/o proxies biológicos. La determinación de la edad de secciones específicas del testigo permite, bajo ciertos supuestos, generar un modelo de edades que brinda el necesario marco cronológico al estudio. Las variaciones en los proxies analizados son interpretadas por comparación con lo que ocurre con sus contrapartes contemporáneas bajo condiciones actuales en

otros cuerpos de agua del área de estudio. Los datos generalmente se analizan mediante diferentes métodos numéricos y estadísticos, a fin de generar la reconstrucción ambiental, cuali o cuantitativa; el conocimiento sobre el funcionamiento actual del sistema, así como sobre el proxy, determina el alcance (local a regional) de dichas reconstrucciones, bajo el supuesto fundamental de que dicho funcionamiento se ha mantenido invariable en el lapso considerado (Douglas, 2007).

2.5. Reconstrucciones paleoambientales cualitativas⁷

Si bien el uso de métodos cuantitativos de reconstrucción paleoambiental es cada vez más generalizado, la interpretación cualitativa de datos proxies aun constituye una parte importante de la labor de reconstrucción paleoclimática. En estos trabajos, los distintos taxones de los ensamblajes fósiles bajo estudio son identificados y usualmente cuantificados, pero las inferencias realizadas sobre los ensamblajes son presentadas en términos de características climáticas amplias, tales como “templado”, “seco”, “continental”, etc. (Birks et al., 2010).

Una aplicación destacada de reconstrucciones cualitativas es su uso para la apropiada parametrización y la evaluación de modelos de simulación climática. Por ejemplo, los mapas de estado de lagos (descenso o ascenso relativos del nivel del agua) basados en reconstrucciones cualitativas han permitido evaluar el desempeño de modelos climáticos en relación al balance hídrico. De manera similar se han utilizado mapas de la extensión del hielo durante períodos glaciares obtenidos a partir de la interpretación de rasgos geomorfológicos de edad conocida por la aplicación de métodos

⁷Extraído de: Shuman, B. 2007. Paleoclimate reconstruction – Approaches. En: Elias, S.A. (ed), Encyclopedia of Quaternary Science, Elsevier, Amsterdam. pp. 1942-1948

de datación. En ocasiones, estas inferencias se utilizan como datos en las simulaciones, a manera de condiciones de límite, como en el caso de la extensión del hielo o de variaciones en la distribución de los bosques, dependiente en parte de la temperatura, inferidas de registros polínicos.

2.6. Reconstrucciones paleoambientales cuantitativas

La necesidad de datos cuantitativos en períodos preinstrumentales para la investigación de la acidificación y eutrofización de cuerpos de agua primero, y del cambio climático después, junto con el gran desarrollo de diversas técnicas numéricas y estadísticas propiciado por los avances en la computación y el gran poder de cómputo que puso a disposición de los investigadores, han impulsado la implementación cada vez más extendida de un enfoque cuantitativo para la reconstrucción paleoambiental. En particular, se desarrollaron varios métodos que modelan la presencia y abundancia de taxones (usualmente especies) en función de los valores medidos de las variables ambientales climáticamente controladas de los sitios en donde se encuentran; posteriormente, las ecuaciones que describen esta relación se aplican a asociaciones fósiles de dichos taxones a fin de generar, por extrapolación, estimaciones cuantitativas de las variables ambientales contempladas. Como estos métodos “transfieren” información climática a información biológica (las secuencias fósiles), se denominan Funciones de Transferencia (TF, por sus siglas en inglés) (Shuman, 2007), aunque algunos autores prefieren el nombre “funciones de calibración”, a fin de evitar confusiones con otros términos usados en estadística (Birks et al., 2010).

2.6.1. Análisis exploratorio de datos

Previamente a la estimación de la TF, es necesario evaluar las características del conjunto de datos en que está basada; esta instancia se conoce como Análisis Exploratorio de Datos (EDA, por sus siglas en inglés) (Juggins y Telford, 2012). El EDA tiene por objetivo primario el reconocimiento de la estructura subyacente del conjunto de datos de interés, cuya recolección estuvo guiada por una hipótesis biológica, a fin de formular adecuadamente y/o refinar las hipótesis estadísticas específicas que se buscan evaluar. En esta instancia, predomina el uso de herramientas gráficas, que facilitan la detección de patrones, características inusuales y datos atípicos. Esto permite evaluar opciones tales como transformación de datos, forma y tipo de modelo numérico y/o estadístico más apropiado para ajustar a los datos, evaluación de supuestos y presentación y comunicación de la información ecológica.

Entre las herramientas más utilizadas para el EDA se encuentran métodos gráficos simples, tales como la confección de gráficos de caja (Box Plots), histogramas y gráficos de cuantiles (Q-Q plots), así como métodos numéricos multivariados no estadísticos como análisis de agrupamiento, partición de varianza y técnicas de ordenamiento (análisis discriminante, análisis de Correspondencia Canónica, etc).

2.6.1.1. Métodos de ordenamiento⁸

Las técnicas numéricas de ordenamiento son herramientas útiles para la interpretación de datos de campo sobre ensambles biológicos y su ambiente. En los

⁸ Extraído de: Ter Braak, C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1 (2): 127-140 / Ter Braak, C. J. F. y Verdonschot, P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57/3: 255-289

estudios comunitarios o ecosistémicos, en general se asume que las variables ambientales son los principales determinantes de la distribución de la biota, al menos a largo plazo. Cada taxón ocurre en un rango limitado de condiciones ambientales, por lo que la composición de ensamblajes varía a lo largo de gradientes ambientales en el espacio o tiempo (sucesiones) como resultado del reemplazo de unos taxones por otros. Los gradientes no necesariamente tienen realidad física como continuos espaciales o temporales, sino que constituyen abstracciones útiles a fin de analizar los patrones de distribución de los organismos.

La obtención de datos para esta clase de estudios consiste en el muestreo de una serie de sitios, en los cuales se obtiene alguna medida del número y abundancia de los taxones de interés (usualmente especies) y se caracteriza el ambiente mediante una serie de variables cualitativas y/o cuantitativas. Los datos obtenidos son de naturaleza multivariada, ya que normalmente se registran la ocurrencia de varios taxones en numerosos sitios, en los cuales se registran una serie de variables ambientales; la dimensionalidad de estos conjuntos usualmente se cuenta en el orden de la decena o centena. Normalmente hay una gran proporción de ceros y de variables no paramétricas (por ejemplo, medidas en porcentajes o en escalas categóricas). Esta información constituye el conjunto de datos primario, que se ordena en tablas de especies x sitios y sitios x variables ambientales.

Los métodos de ordenamiento permiten analizar las relaciones entre la distribución de especies y ambiente a partir de estas tablas, suponiendo que los ensamblajes de especies cambian gradualmente a lo largo de un gradiente ambiental. Su principal objetivo es la reducción de la dimensionalidad de la información – cantidad de variables a analizar en simultáneo – mediante la generación de nuevas variables sintéticas basadas en las originales. Los resultados obtenidos son tanto numéricos como gráficos,

en forma de diagramas de ordenación; estos últimos no solo ayudan a la interpretación, sino que también tienen función comunicativa. Un solo diagrama presenta la misma información que una o más tablas y de modo más claro y ameno.

Una clasificación de los métodos de ordenamiento se basa en el modo de análisis de los datos de composición específica y ambiente: en conjunto (directos) o por separado (indirectos). Los métodos indirectos ordenan las muestras a lo largo de ejes de variación en composición que son derivados de los datos comunitarios. Estos ejes son considerados una suerte de variables latentes, o variables ambientales hipotéticas, contruidos de modo tal de optimizar el ajuste de los datos a un modelo de variación de abundancia de las especies a lo largo de gradientes. Estas variables latentes pueden ser relacionadas posteriormente con variables ambientales. Por el contrario, los métodos directos combinan ordenamiento, regresión y calibración para generar ejes que optimizan el ajuste de los datos de variación composicional a los valores medidos de las variables ambientales.

Un segundo criterio de clasificación tiene en cuenta el tipo de coeficientes que se computan al analizar la tabla de especies x variables ambientales, que dependen del modelo de respuesta de la biota al ambiente. Si se asume una relación lineal entre los valores de las variables ambientales y la abundancia de las especies, los coeficientes apropiados son coeficientes de correlación, al menos para variables medidas de modo cuantitativo. Este modelo suele ser apropiado para gradientes cortos, que no cubran todo el rango de condiciones de ocurrencia de las especies bajo estudio. Si, en cambio, se asume una relación unimodal entre variables, los coeficientes más convenientes son promedios ponderados (WA, por sus siglas en inglés). Los mismos se obtienen para cada variable ambiental y especie de interés ponderando el valor de la primera por la abundancia de la segunda y promediando a través de todos los sitios donde la especie

está presente. El uso de WA en ecología se remonta a principios del 1900, tanto para estimar el óptimo de una especie con respecto a una variable ambiental como para la operación recíproca, la calibración; esto es, la estimación del valor de una variable ambiental para un sitio, dada la abundancia de las especies presentes, en base a sus óptimos para dicha variable.

Los diagramas de ordenamiento constituyen una representación en dos o tres dimensiones de una tabla multidimensional; por lo tanto, los datos suelen estar representados en este espacio de forma no completamente exacta. El porcentaje de varianza explicado por el ordenamiento da una medida de la exactitud de dicha representación, es decir, la cantidad de información del conjunto original de datos que se mantiene una vez lograda una simplificación de su estructura. Potencialmente, se pueden derivar tantos ejes como el mínimo número de variables consideradas; la cantidad de varianza asociada a cada uno se estima mediante sus autovalores (λ) asociados. Así, el porcentaje de varianza explicada en un diagrama dado puede estimarse por la suma de los autovalores de los ejes considerados en relación a la suma de todos los autovalores. Debe tenerse en cuenta que el máximo porcentaje de varianza explicada por el análisis de ordenamiento no es 100%, ya que hay error en los datos por la variabilidad natural y error en la estimación de los coeficientes. Por lo tanto, incluso un ordenamiento cuyos primeros autovalores sumen un valor relativamente bajo puede ser bastante informativo. Adicionalmente, la relación entre la magnitud de los autovalores indica la estabilidad del ordenamiento. Si se utilizan n ejes en el ordenamiento, el mismo será más estable cuanto mayor sea la diferencia entre el autovalor del eje n y el eje $n+1$.

El Análisis de Correspondencia (CA, por sus siglas en inglés) es un método de ordenamiento directo unimodal que puede considerarse una extensión multivariada del método de los promedios ponderados. Ampliamente difundido en ecología, se utiliza a

menudo como análisis preliminar en estudios de reconstrucción paleoambiental para determinar qué variable(s) ambiental(es), si es que alguna, son determinantes para la composición específica de los sitios muestreados. Asimismo, existe una versión destendenciada (DCA) de este método, el cual aplica iterativamente un algoritmo que segmenta y reescala los ejes de modo de corregir las distorsiones del ordenamiento obtenido por el CA, logrando que la diversidad β se mantenga constante. El DCA devuelve el largo de los ejes en unidades de desvío estándar (SD) de recambio específico: de esta manera, el largo del primer eje permite estimar la longitud del gradiente bajo estudio y por ende el modelo más apropiado para su análisis (lineal, si el largo del eje < 2 SD aproximadamente, o unimodal en caso contrario).

2.6.2. Supuestos para la reconstrucción cuantitativa a partir de fósiles

El primer procedimiento numérico para estimar cuantitativamente una variable ambiental a partir de la comparación del registro fósil con sus representantes actuales y sus requerimientos ecológicos fue publicado por Imbrie y Kipp en 1971. La transición entre las reconstrucciones paleoambientales cualitativas o semi-cuantitativas a reconstrucciones cuantitativas fue en gran parte posible gracias al desarrollo de la informática, que aumentó enormemente el poder de cálculo a disposición de los investigadores, promoviendo el desarrollo de nuevas técnicas numéricas y expandiendo la aplicación de las ya existentes.

La reconstrucción ambiental cuantitativa a partir de datos paleoecológicos presenta seis supuestos, válidos para todos los enfoques (Birks et al., 2010):

- 1) La respuesta biológica de los taxones considerados está relacionada de modo sistemático con la variable ambiental a estimar.

- 2) Dicha variable ambiental es, o está relacionada linealmente con, un control importante de la biota, y se presenta en una escala continua cuantitativa.
- 3) Los taxones actuales estudiados son las mismas entidades biológicas que sus contrapartes fósiles, y la respuesta de los mismos a la variable ambiental que se quiere reconstruir no ha cambiado en el lapso temporal de la reconstrucción.
- 4) Los métodos matemáticos empleados modelan adecuadamente la respuesta de los taxones a la variable ambiental, permitiendo una reconstrucción adecuada e insesgada de la misma.
- 5) Las restantes variables ambientales tienen escasa influencia sobre la biota considerada, o su distribución conjunta con el parámetro a estimar es la misma que en el pasado.
- 6) En la validación del modelo y en la estimación de errores de predicción, los datos empleados son estadísticamente independientes de los datos de los cuales se deriva la reconstrucción.

2.6.3. Enfoques básicos⁹

Existen tres enfoques principales para reconstruir cuantitativamente condiciones ambientales a partir de proxies biológicos, para cuya aplicación es necesario conocer los requerimientos ambientales actuales de los taxones encontrados como fósiles. El supuesto básico de estas técnicas es el uniformitarianismo, que asume que las relaciones entre los organismos y su ambiente no han cambiado con el tiempo, de modo

⁹Extraído de: Birks, H J B. 2005. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data. En: Mackay, A., Battarbee, R., Birks, H J B y Olfeld, F (Eds). Global change in the Holocene. Hodder Arnold, Londres. Pp 107-123

que las condiciones observables en la actualidad pueden utilizarse para modelar el pasado.

El primero de estos enfoques es el de la especie indicadora, que se basa en relacionar los patrones de ocurrencia de una especie con una o más variables ambientales limitantes en su distribución, como temperatura mínima en invierno o precipitaciones. Una variante consiste en analizar el grado de solapamiento en el área de distribución de varias especies y relacionar su aparición conjunta con factores climáticos. En ambos casos, se asume que la correspondencia entre la distribución espacial de una o más especies y la variación de un parámetro climático implica una relación causal, desconociendo el papel de otros controles ecológicos que podrían asimismo ser determinantes.

Esta deficiencia puede subsanarse en parte tomando en consideración el conjunto del registro fósil de un grupo - tanto la totalidad de las especies presentes como su abundancia relativa - e interpretando los cambios en la composición del ensamble estudiado en función de los requerimientos ambientales de una comunidad. Este enfoque de ensambles se ha utilizado de manera cualitativa en reconstrucciones paleoclimáticas. Por ejemplo, al analizar registros polínicos se puede considerar que las distintas combinaciones de especies y abundancias representan ecosistemas tales como tundra, bosque caducifolio o pradera, extrapolando al pasado las condiciones ambientales en que estas comunidades se desarrollan hoy en día.

La técnica del análogo moderno (MAT, por sus siglas en inglés) es una versión más cuantitativa de este enfoque. Esta técnica se basa en comparar numéricamente el ensamble fósil de cada estrato con diversos ensambles modernos, mediante el empleo de alguna medida de disimilitud. Se considera que el ensamble más parecido - o, más a menudo, un promedio simple o ponderado de los n ensambles más similares - es el

análogo moderno del fósil y se extrapolan sus condiciones ambientales al pasado. Si bien el MAT permite la reconstrucción simultánea de varias variables ambientales, presenta varios problemas principales. Uno, derivado de su enfoque a nivel de ensamble, es la ocasional falta de análogos que se da para algunos ensamblajes fósiles o la presencia de múltiples análogos (ensamblajes actuales similares en sitios climáticamente diferentes). Asimismo, es particularmente sensible a la autocorrelación espacial. Por último, presenta limitaciones metodológicas, consisten en no asumir ningún modelo de respuesta y en la falta de estimadores confiables del error asociado a los valores reconstruidos.

El tercer enfoque posible, la aplicación de funciones de transferencia, permite abordar estos inconvenientes. El objetivo es reconstruir una variable ambiental en el pasado (X_0) a partir de un conjunto de m especies fósiles (Y_0) que poseen representantes actuales. Para ello, se determinan los requerimientos de dichas m especies (Y) en la actualidad mediante la obtención de muestras y la medición de dicho parámetro ambiental actual (X) en n sitios. El par de matrices X (variables ambientales x sitio) e Y (especies x sitio) constituye el conjunto o set de calibración de la función de transferencia; esta última es la ecuación que resulta de modelar la relación entre ambas. Al aplicar este algoritmo a los datos del registro fósil (la matriz Y_0), se obtiene una estimación numérica de X_0 en el momento en que dichos organismos vivían.

2.6.3.1. *Principales modelos de funciones de transferencia: WA y WA-PLS*

Al igual que los métodos directos de ordenamiento, con los cuales están estrechamente relacionadas, las distintas funciones de transferencia pueden clasificarse según asuman una relación lineal o unimodal entre la presencia y abundancia de los

taxones considerados y la variable ambiental de interés. Por otro lado, se distinguen dos enfoques para la derivación del algoritmo en sí, el clásico y el inverso.

En el enfoque clásico, el comportamiento de los ensamblajes modernos es considerado función de las variables ambientales. La forma de la relación funcional es modelada por algún método numérico, y luego se calcula la inversa de la función obtenida a fin de aplicarla al ensamblaje fósil y estimar así las condiciones ambientales pasadas. Si la función es no lineal, lo cual suele ser el caso, la inversión puede ser dificultosa y computacionalmente demandante. Entre los modelos clásicos se incluyen diferentes variantes de regresión gaussiana o multinomial.

El enfoque inverso evita este inconveniente derivando la función a partir de la regresión de las variables climáticas en la distribución de las especies. El algoritmo así obtenido se aplica directamente a los datos fósiles. Los principales modelos inversos son la regresión por promedios ponderados (WA) y su variante más compleja, la regresión por cuadrados mínimos parciales sobre los promedios ponderados (WA-PLS por sus siglas en inglés). Ambos métodos son ampliamente usados en la actualidad por su relativa robustez y economía de cálculo, ya que su desempeño es comparable al de los modelos clásicos pero insumen una fracción de los cálculos que aquellos demandan. Esto último permite la estimación de errores y sesgos en la reconstrucción por simulación de remuestreo (bootstrapping): el estimador así obtenido se conoce como error cuadrático medio estimado de predicción (RMSEP, por sus siglas en inglés).

La idea básica del WA es que cada taxón posee un óptimo y un rango de tolerancia para una variable ambiental dada, tal que la abundancia de la población es máxima en torno al óptimo y disminuye cuando la variable ambiental toma valores más altos o bajos (ter Braak y Van Dam 1989). En términos de teoría ecológica, el óptimo y la tolerancia se corresponden con el centro y la amplitud del nicho que ocupa el taxón (ter Braak y

Juggins, 1993). Por simplicidad, el WA adopta la curva gaussiana para modelar la respuesta unimodal de cada taxón a la variable ambiental. Los cálculos están basados en datos de composición, es decir, la proporción de cada taxón sobre el total de individuos en un conjunto de muestras.

El WA puede ser considerado como una aproximación robusta y computacionalmente más sencilla de la calibración por el método de máxima verosimilitud (maximum likelihood). Este último modela la respuesta de varios taxa a una variable ambiental de interés por regresión no lineal, tal que la respuesta del conjunto predice la composición esperada del ensamble para cualquier valor dado de la variable. Luego esta información se utiliza para estimar el valor de la variable que más probabilidades tiene de haber originado el ensamble observado (ter Braak y Van Dam 1989).

Un inconveniente del WA es que el método es sensible al grado de representación de cada parte del gradiente ambiental en el conjunto de calibración. Por ejemplo, ter Braak y van Dam (1989), quienes presentaron la aplicación del método al desarrollo de funciones de transferencia, lo utilizaron para estimar el pH de cuerpos de agua prístinos a partir de ensambles de diatomeas. En ese trabajo encontraron que los óptimos de pH de cada taxón fueron sistemáticamente subestimados por WA, en relación a los valores estimados por otros métodos, debido a que su conjunto de calibración incluía una gran proporción de lagos y lagunas ácidos. El método da mejores resultados cuando se aplica a un conjunto de calibración que cubra un gradiente ecológico amplio, es decir, más de 3 unidades de desvío estándar estimadas a partir del primer eje de un DCCA.

El WA-PLS combina el WA con una regresión múltiple llamada de cuadrados mínimos parciales, la cual extrae varias componentes ortogonales entre sí, que dan cuenta de la estructura en los datos no explicada por la variable de interés. Así, este

método también estima un valor de la variable ambiental mediante un promedio ponderado de los óptimos de cada taxón, pero dicha estimación está corregida tomando en cuenta la estructura residual del conjunto de calibración y posee un mayor poder de predicción que el WA (ter Braak y Juggins, 1993).

Debido a su derivación, el WA asume que las restantes variables ambientales no influyen en la distribución y abundancia de especies. El WA-PLS, al incorporar en sus estimaciones otros componentes de la variabilidad de los datos del conjunto de calibración, tiene en cuenta otros controles en la respuesta de la biota, bajo el supuesto que la relación de los mismos con la variable ambiental de interés se ha mantenido constante en el tiempo. El supuesto 3) para la construcción de funciones de transferencia deriva de estas propiedades.

Aun con una cuidadosa selección del rango cubierto por el conjunto de calibración, tanto el WA como el WA-PLS presentan problemas de “efecto borde”, que resultan en una sistemática sobreestimación de óptimos ambientales en el extremo inferior del rango y una subestimación en el otro extremo. En el caso de WA-PLS, si bien la incorporación de la regresión disminuye el efecto borde, implica una suerte de “compresión” de los valores modelados hacia el centro del gradiente. Por otro lado, ambos métodos han demostrado dar resultados confiables en datos simulados con una gran proporción de no analogía entre las muestras actuales y las fósiles; esto, junto con la posibilidad de estimar el error asociado a la reconstrucción y la sólida base teórica ecológica subyacente, compensa dichas desventajas y explica lo extendido de su uso (Birks, 2005; Birks et al., 2010).

2.6.3.2. *Condiciones de validez de aplicación de funciones de transferencia*

Si bien las funciones de transferencia han revolucionado la paleolimnología, su aplicación no está exenta de problemas debido a propiedades inherentes a los datos ecológicos en que se basan, que requieren una cuidadosa evaluación a fin de evitar serias violaciones a los supuestos de la técnica.

Uno de los principales problemas, y el que generalmente recibe menor atención, es que los datos ecológicos tienden a estar estructurados espacialmente; una de las formas más comunes de tal estructuración es la autocorrelación espacial. Este fenómeno se observa cuando los datos muestran una fuerte correlación proporcional a la distancia geográfica entre ellas. En el caso de datos sobre composición específica, la autocorrelación espacial podría estar reflejando limitaciones a la dispersión. Debido a este y otros factores ecológicos tales como la predación y la competencia, al efectuar la calibración se estiman óptimos y tolerancias de cada taxón en base a su nicho efectivo más que a su nicho potencial. Los datos sobre asociaciones fósiles, potencialmente afectadas por retransporte, y los valores medidos de factores ambientales que operen a una escala espacial lo suficientemente amplia también son susceptibles de presentar autocorrelación espacial. Un ejemplo común en (paleo)limnología es la relación entre la química del agua y la cuenca de drenaje; los cuerpos de agua ubicados en una misma cuenca pueden estar fuertemente correlacionados con respecto a variables tales como contenido de nutrientes y tipo de solutos.

El problema de la autocorrelación espacial es que aumenta considerablemente la probabilidad de que dos variables no relacionadas exhiban una asociación significativa al efectuar el análisis estadístico del conjunto de calibración. La función de transferencia resultante sobreestima su poder de predicción y está sesgada en la elección de las

variables explicatorias. Por ello, es necesario evaluar el grado de autocorrelación espacial que pueda presentar el conjunto de calibración y modelar los datos de acuerdo a un modelo espacialmente explícito elegido en función de las características ecológicas del sistema bajo estudio (Belyea, 2007).

Bajo el supuesto de que los sitios de muestreo son independientes, la hipótesis nula es que la función de transferencia no tiene poder predictivo, es decir, que la correlación (r^2) entre la variable ambiental medida y su reconstrucción es cero o cercana a ese valor. Sin embargo, si el conjunto de calibración utilizado está espacialmente estructurado, el r^2 esperado puede ser mayor a cero (Telford y Birks, 2009).

Por su parte, los supuestos de que la variable a reconstruir es, o está linealmente relacionada con un determinante ecológico importante en el sistema de interés; y las restantes variables tienen influencia despreciable o su distribución conjunta con la variable a reconstruir no ha cambiado con el tiempo, raramente son considerados de forma explícita. La no observación del primer supuesto explica una cierta tendencia a generar modelos para reconstruir variables complejas, resultantes de factores ecológicos cuya influencia no se comprende bien, y que, aún cuando puedan ser validados estadísticamente, brindan resultados poco confiables al subestimar los errores. El no cumplimiento del segundo supuesto se da cuando el impacto antrópico o cambios internos importantes en las cuencas de los cuerpos de agua modifican la relación entre la variable de interés y otras secundarias durante el período a reconstruir, de forma que ciertas tendencias observadas en los resultados son en realidad debidas a gradientes secundarios (Juggins, 2013). Dicho autor propone, entre otras cosas, generar modelos para reconstruir una misma variable a partir de bases de datos obtenidos de distintas regiones, comparando resultados, errores y óptimos para especies estimados por cada una, de forma de evaluar si lo que se está modelando es un gradiente ecológico real de

peso en el ecosistema estudiado. Alternativamente, se pueden comparar las estimaciones cuantitativas para una variable obtenidas mediante el uso de dos proxies independientes y comparar los resultados mediante un enfoque de “partición de datos” (*sensu* Birks y Birks, 2006) utilizando una estimación como “predictora” de la otra y analizando la consistencia de los resultados, a fin de determinar si ambas efectivamente reflejan variaciones en un mismo gradiente ambiental subyacente.

2.7. Los ostrácodos como bioproxies de variaciones ambientales

Los ostrácodos constituyen una clase del subphylum Crustacea. Se trata de animales de pequeño tamaño, generalmente entre 0.15 y 3 mm, provistos de un caparazón bivalvo de calcita con proporciones variables de magnesio, y recubierto externamente por una capa de quitina. En los representantes actuales, la forma general del caparazón y la posición y diseño de las impresiones de los músculos abductores en las valvas permiten dividir a la clase en varios órdenes (ver Apéndice).

Se los encuentra en todo tipo de hábitats acuáticos continentales y marinos, desde lagunas transitorias hasta las profundidades abisales, incluyendo ambientes hipóxicos e hipersalinos; también se conocen algunas especies semiterrestres. Pueden ser de hábitos pelágicos o bentónicos; estos últimos comprenden tanto taxa infaunales como epifaunales. Se estima que el número de especies conocidas, extintas y actuales, es del orden de 30,000, lo cual hace de los ostrácodos uno de los grupos de crustáceos más diversos. Algunas especies poseen requisitos ecológicos estrechos. Debido al elevado potencial de fosilización de las valvas, el registro fósil del grupo es notable; no solo se extiende a 500 millones de años atrás, sino que además son los artrópodos fósiles más

abundantes. Estas características los convierten en excelentes candidatos a proxies de variables ambientales.

La sistemática de los ostrácodos actuales se basa principalmente en las partes blandas, especialmente en los apéndices pares, mientras que la clasificación de las formas fósiles depende casi exclusivamente de las partes duras (valvas y caparazones), que son las únicas que se preservan. Sin embargo, las partes blandas del animal se hallan en relación estrecha con las valvas de tal manera que la morfología de estas últimas refleja rasgos tales como la inserción de la musculatura, la articulación de las mandíbulas y la posición de algunos órganos. De esta forma es posible clasificar e incluso interpretar filogenéticamente los ostrácodos fósiles, aún cuando esto último requiera un mejor conocimiento y valoración de los caracteres en los diversos grupos actuales y extintos (Horne et al., 2002).

Los representantes actuales del grupo pertenecen a tres linajes principales: los órdenes Platycopida y Myodocopida, ambos exclusivamente marinos, y el orden Podocopida, con representantes en todo el rango de salinidades de las aguas continentales; todos los ostrácodos no marinos pertenecen a este orden (Laprida y Ballent, 2008).

2.7.1. Biología básica

Los ostrácodos poseen un cuerpo comprimido lateralmente, dividido en una zona cefálica y un tronco. Ambas regiones están separadas por una ligera constricción de posición ligeramente anterior. La forma del cuerpo está adaptada a la del caparazón que lo contiene, del cual ocupa aproximadamente dos tercios (Fig. 7).

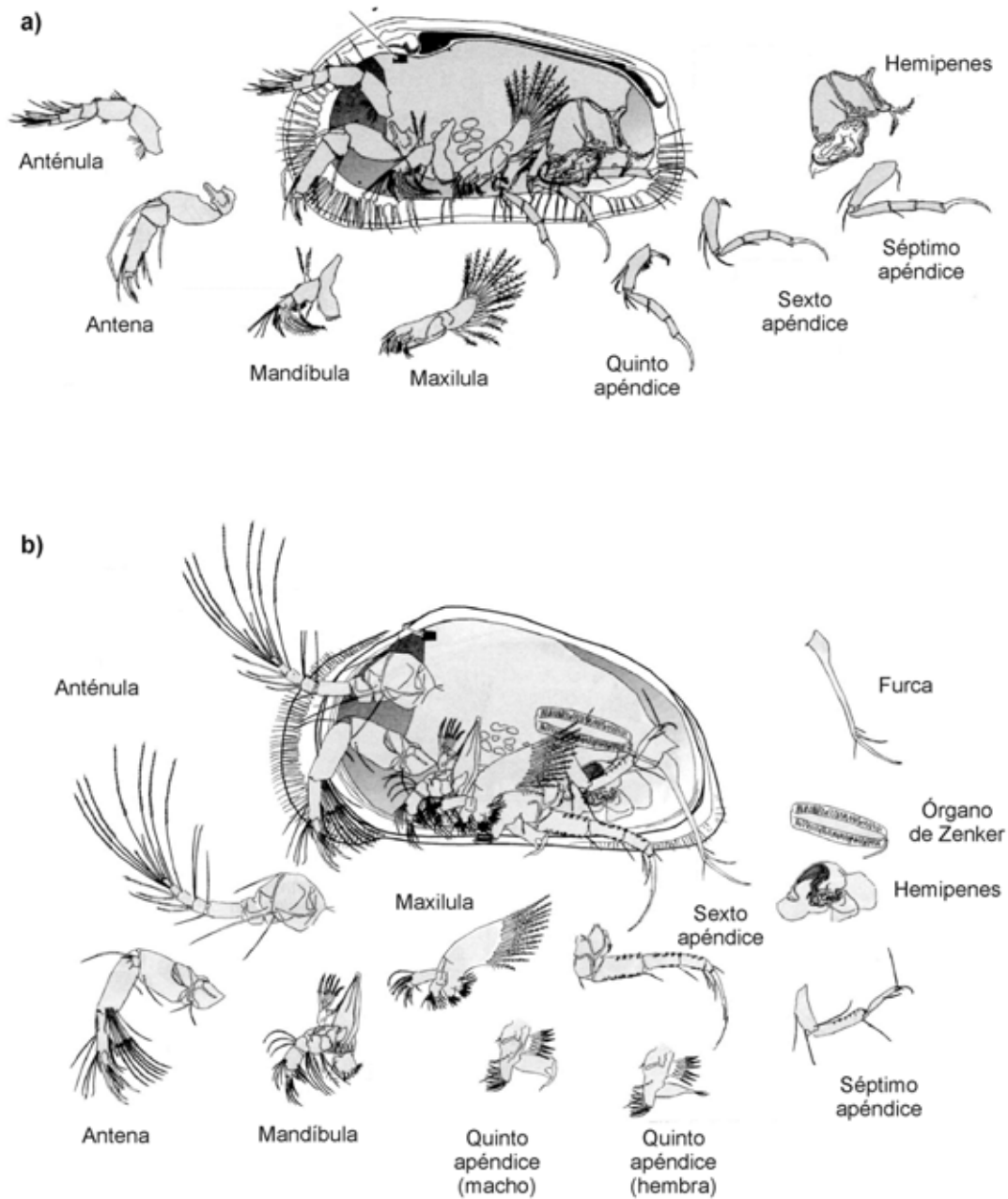


Figura 7. Apéndices de dos superfamilias de ostrácodos (Podocopida); vistas laterales con la valva izquierda removida. **a.** Cytheroidea. **b.** Cypridoidea. Modificado de Horne et al., 2002.

El céfalo posee cuatro pares de apéndices unidos al endoesqueleto del animal, el cual consta de una estructura de varillas quitinosas cubiertas por una capa continua y flexible de quitina. La zona ántero-dorsal de este endoesqueleto forma la frente, donde se insertan los dos pares de apéndices cefálicos, llamados anténulas y antenas. La

porción ántero-ventral del endoesqueleto, que delimita el borde anterior de la cavidad bucal, se denomina labio superior. La boca, de posición ventral, está delimitada en su borde posterior por el hipostoma. Los dos apéndices cefálicos restantes, las mandíbulas y las maxilas, se ubican por delante y a los lados del hipostoma, respectivamente.

El tronco consta de la región torácica, en la cual suelen encontrarse hasta tres pares de apéndices, y del abdomen, fusionado al tórax y carente de apéndices propios. La excepción la constituyen las hembras de las tres especies pertenecientes a la superfamilia Puncioidea, linaje marino muy poco frecuente que es considerado el único representante actual del orden paleozoico Palaeocopida, las cuales presentan cuatro pares de apéndices en el tórax. El extremo posterior del cuerpo termina en un par de estructuras fusionadas proximalmente, consideradas como furcas como algunos autores (ej., Horne et al., 2002) y como urópodos por otros (ej., Meisch, 2000). Algunos autores (Horne et al., 2002) consideran que las estructuras copulatorias de los machos, pareadas en la mayoría de las especies y en posición anterior a las furcas, pueden ser consideradas apéndices torácicos también.

El céfalo y el tronco están rodeados por dos extensiones laterales de la pared del cuerpo, las lamelas internas, que se originan en las inmediaciones de la zona que separa ambas regiones. La epidermis de estas extensiones secreta una lamela externa, una capa continua de carbonato de calcio que forma las valvas que caracterizan al grupo. Como se trata de una secreción de la pared del cuerpo, las valvas están cubiertas por una delgada capa de quitina en el animal vivo. Este caparazón bivalvo es considerado un exoesqueleto (Van Morkhoven, 1959).

El cuerpo de los ostrácodos, a diferencia del de otros artrópodos, no evidencia segmentación más que por la presencia de apéndices pares articulados, si bien algunos

autores interpretan ciertos rasgos del endoesqueleto o la presencia de hileras de setas en la zona del tronco como evidencias de segmentación postcefálica (Horne et al., 2002)

Los ostrácodos presentan un sistema digestivo diferenciado. La boca se conecta con el estómago a través de un esófago muscular. Dos glándulas digestivas, conocidas como hepatopáncreas, vuelcan sus secreciones al estómago, donde ocurre la mayor parte o la totalidad de la digestión química del alimento, el cual luego pasa a un intestino provisto de musculatura circular y longitudinal (Van Morkhoven, 1959). Las fecas son expulsadas por el ano, de posición posterior a la furca en Podocopida (Horne et al., 2002)

El sistema nervioso consta de un ganglio cerebral bien desarrollado, un ganglio circumesofágico y un cordón nervioso ventral provisto de ganglios pares fusionados. La musculatura de las regiones oral y posterior del cuerpo está inervada por una red de nervios motores. Algunos ganglios adicionales inervan los apéndices cefálicos y el primer par de apéndices torácicos, y están conectados a la porción central del sistema nervioso por nervios secundarios (Van Morkhoven, 1959). La subclase Podocopida presenta un ojo medio o naupli, formado por tres copas ópticas. Las copas izquierda y derecha se insertan en senos oculares en las valvas, las cuales pueden presentar una mancha ocular (zona de menor espesor), lentes o tubérculos oculares, según el taxón. Además de las funciones sensoriales atribuidas a algunas estructuras en ciertos grupos, los ostrácodos poseen un número variable de setas sensitivas que se proyectan al exterior a través de poros presentes en las valvas. Estas setas mantienen al animal en contacto con el medio incluso con el caparazón cerrado.

Si bien no existe ningún órgano o estructura especializada en el intercambio gaseoso, las maxilas portan exopoditos modificados, denominados placas branquiales, que movilizan el agua dentro del caparazón manteniendo una corriente constante. Se ha

sugerido que la absorción de oxígeno ocurre directamente a través de la pared del cuerpo, o en el espacio libre entre el cuerpo y el caparazón, en la parte posterior del animal (Horne et al., 2002, Van Morkhoven, 1959).

La ontogenia transcurre a través de mudas sucesivas. En Podocopida existen ocho estadios juveniles y un estadio adulto, caracterizado por el desarrollo completo de los órganos reproductivos. El primer estadio ontogenético es una larva nauplius, que en algunas formas queda retenida en el huevo. Al eclosionar, la larva posee tres pares de apéndices rudimentarios; con cada muda sucesiva el animal adquiere nuevos pares de apéndices, al tiempo que los ya presentes se desarrollan, adicionándose podómeros, setas y otras estructuras (Horne et al., 2002).

2.7.1.1. *Morfología de las valvas*¹⁰

Los caparazones de los ostrácodos son de formas muy variadas, aun dentro de una misma familia: pueden ser esféricos, elongados, inflados o comprimidos. En vista lateral, pueden ser ovalados, subrectangulares, triangulares o reniformes. En los taxones con reproducción anfimíctica, el dimorfismo sexual es habitual, a menudo asociado a características del sistema reproductivo. Externamente, las valvas pueden ser lisas o presentar algún grado de ornamentación, tal como reticulaciones, estrías, fosetas y estructuras más prominentes como nodos (sólidos), tubérculos (huecos) y surcos. Usualmente la ornamentación es una característica constante a nivel específico, aunque puede variar levemente entre subpoblaciones. Para algunas especies, existen indicios que el grado de desarrollo de la ornamentación podría variar en función de la salinidad

¹⁰Extraído de: Van Morkhoven, F. P. (1959). The morphology, taxonomy and economic use of post-Palaeozoic Ostracoda. Part I: General. Bataafse Internationale Petroleum Maatschappij N.V., La Haya, 244 pp.

de las aguas huésped. Asimismo, los juveniles suelen presentar una ornamentación menos pronunciada que los adultos, aunque en algunas especies se da el caso contrario.

Las valvas de los ostrácodos son asimétricas, con una de ellas superpuesta a la otra. Como ya se mencionó, las valvas constan de dos caras o lamelas; una externa, completamente calcificada, y una interna que solo presenta calcificación en su región periférica; este sector calcificado se conoce como duplicadura. El borde de la lamela externa y la duplicadura pueden estar total o parcialmente fusionados, constituyendo la zona marginal (Fig. 8). El límite más interno de la zona marginal, que marca la extensión de la fusión entre la lamela externa y la duplicadura, se conoce como línea de concrecencia. El límite interno de la duplicadura, a partir del cual la lamela interna ya no presenta calcificación, se denomina margen interno. Así, en los taxones en los cuales la fusión de la zona marginal es incompleta, queda delimitado un espacio entre la línea de concrecencia y el margen interno conocido como vestíbulo, donde pueden alojarse varios órganos. La cara interna de la duplicadura puede presentar una cresta, llamada repliegue, que participa en el cierre de las valvas mediante el encastre del repliegue de la valva más pequeña en un surco presente en la valva mayor. La duplicadura puede presentar algunas crestas adicionales, conocidas como listas y estrías, según su grado de desarrollo. En muchos grupos, el máximo desarrollo de los rasgos internos de las valvas se alcanza en la madurez, lo cual ayuda a distinguir a los adultos de los juveniles.

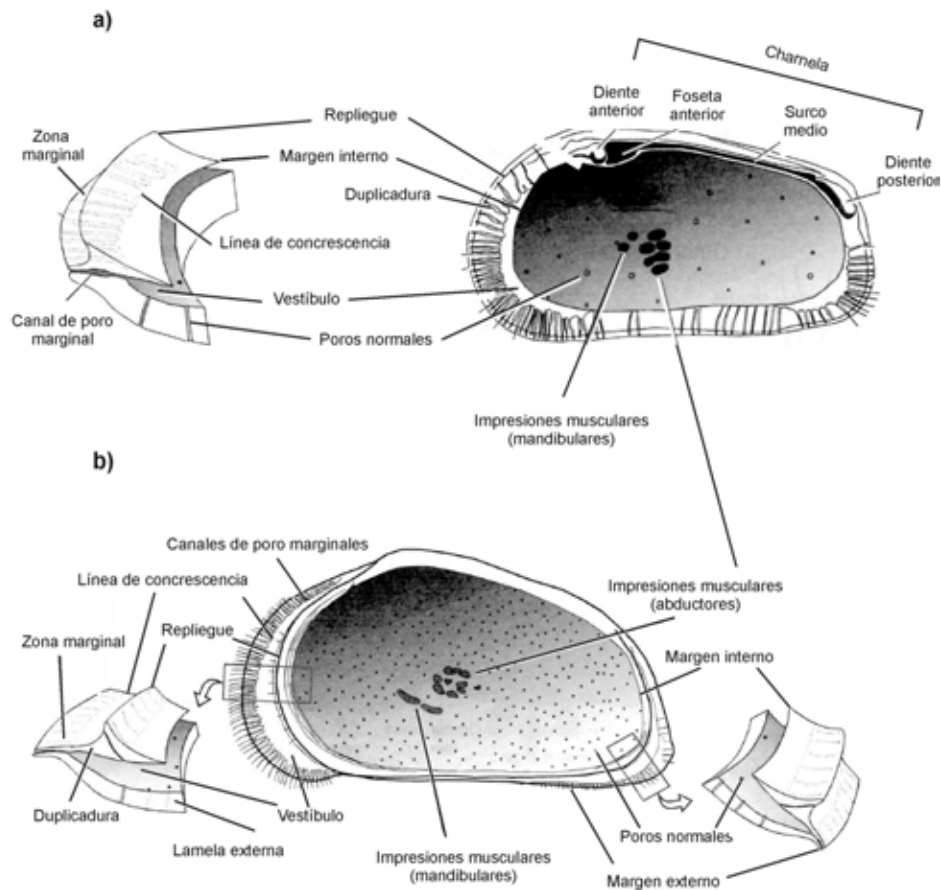


Figura 8. Morfología de las valvas de ostrácodos (Podocopida); vistas internas de la valva derecha. **a.** Cytheroidea. **b.** Cypridoidea. Modificado de Horne et al., 2002.

Las valvas se articulan a lo largo del margen dorsal, el cual presenta un ligamento interno y una serie de elementos que impiden el desplazamiento relativo de las valvas, los cuales constituyen la charnela. Cada elemento de una valva se corresponde con otro de morfología complementaria en la valva opuesta; así, las charnelas están formadas por combinaciones de barras y surcos (elementos alargados) y/o dientes y fosetas. Estos elementos pueden ser lisos o crenulados. De acuerdo a su arquitectura, se distinguen tres tipos básicos de charnela. La adonta consta de un único elemento elongado, expresado como una barra en una de las valvas y un surco complementario a ella en la otra. Las charnelas de tipo merodonto presentan un diente o foseta en posición anterior y otro en posición posterior a un elemento medio elongado. La diferenciación del

extremo anterior del elemento mediano como un cuarto elemento da origen a la charnela de tipo anfidonta. Dentro de estos tipos principales se distinguen variantes, que difieren entre sí en características tales como la presencia de crenulación en distintos elementos o el grado de subdivisión de los mismos.

Algunos grupos carecen de charnela; en esos casos, el caparazón posee un ligamento elástico externo dorsal que mantiene a las valvas en posición. El cierre de las valvas se efectúa mediante la acción de músculos aductores. Los mismos se encuentran en posición ántero-mediana en la mayoría de los grupos y dejan impresiones o cicatrices donde se insertan a la cara interna de las valvas, de gran importancia taxonómica a nivel de superfamilia y taxones superiores.

Los poros a través de los cuales se proyectan las setas sensitivas se denominan poros normales cuando atraviesan la superficie lateral de las valvas. Su número varía entre taxones, pero dentro de un mismo grupo tanto la cantidad de poros normales como su patrón de distribución pueden ser rasgos útiles de discriminación específica. A su vez, los poros normales pueden ser simples o cribados; estos últimos solo se encuentran en la familia Cytheridae. En algunos representantes de Cypridoidea, los poros normales de ciertas áreas de la valva se abren en el extremo de pequeños nódulos, en cuyo caso se denominan *porenwarzen*. Los poros de la zona marginal, que se originan en la línea de concrecencia y se extienden a lo largo del plano de fusión de ambas lamelas, son de mayor longitud y pueden presentar bifurcaciones y ensanchamientos. Se denominan poros de canales marginales, y poseen importancia taxonómica para la discriminación entre especies y géneros.

2.7.1.2. *Morfología de los apéndices*

La estructura de los apéndices pareados de los ostrácodos es el rasgo morfológico que más los asemeja a otros crustáceos. Dichos apéndices están formados por segmentos articulados, llamados podómeros. La porción basal del apéndice se denomina protopodito, y porta dos ramas; secundariamente, una de ellas (endo o exopodito) puede estar reducida o ausente. En general, el endopodito es la rama más larga, y forma el eje del apéndice junto con el protopodito (Van Morkhoven, 1959). Las setas presentes en estos apéndices (quetotaxia) suelen poseer valor diagnóstico a nivel específico.

La distribución de especies que habitan aguas continentales es el resultado de varios eventos independientes de colonización desde el ambiente marino por parte de representantes de tres superfamilias - Darwinuloidea, Cypridoidea y Cytheroidea- pertenecientes a tres infraórdenes dentro de Podocopida (ver Apéndice). La siguiente descripción, basada en los trabajos de Van Morkhoven (1959) y Meisch (2000) hace referencia fundamentalmente a la morfología de los tres linajes.

Los cuatro apéndices anteriores son claramente derivados del céfalo y presentan estructura y función similares en todos los grupos.

1) Anténulas (o antenas I, A1): Constan de un protopodito formado por dos podómeros y un endopodito cuyo número de podómeros varía entre grupos. Poseen función motora y sensorial; las setas de los taxones de hábitos pelágicos son sumamente elongadas (setas natatorias), mientras que en las formas infaunales están transformadas en garras

2) Antenas (o Antenas II, A2): Son el órgano locomotor más importante del animal; actúan conjuntamente con las anténulas en la natación, o con el primer par de

patas torácicas para reptar, según sea el hábito de vida. El podómero proximal del endopodito presenta una estructura en forma de garrote o clava de función presuntamente sensorial, y el podómero distal articula con el exopodito, muy poco desarrollado. En Cypridoidea, estos apéndices suelen ser dimórficos en estructura y quetotaxia. El segmento basal del endopodito de este grupo posee 5+1 setas natatorias de longitud variable (a veces fuertemente reducidas o ausentes), de valor diagnóstico a nivel especie; Darwinuloidea y Cytheroidea carecen de setas natatorias. La morfología del exopodito antenal es uno de los caracteres más útiles para distinguir los grupos principales. Mientras que en es Cytheroidea es una seta espiniforme alargada, en Darwinuloidea es una escama reducida.

3) Mandíbulas (Md): Se ubican a ambos lados de la boca y poseen función masticatoria. Los podómeros basales de ambas mandíbulas, de gran tamaño y muy esclerotizados, están provistos de dientes. Tanto el exopodito como el endopodito están presentes, este último modificado como un palpo articulado que generalmente posee una placa respiratoria.

4) Maxilas (o maxilula, Mx1): Son apéndices muy modificados; el endopodito conforma un palpo de dos segmentos de función masticatoria, mientras que el exopodito constituye una placa branquial, provista de setas cuyo movimiento asegura la circulación de agua dentro del caparazón, motivo por el cual se le atribuyen funciones respiratorias.

5) Quinto par de apéndices (L5), o primer par de patas torácicas (T1): La morfología de este apéndice varía considerablemente entre grupos, pudiendo o no tener función locomotora. En Cytheroidea poseen estructura de pata caminadora, mientras que en Darwinuloidea y Cypridoidea están modificados en grado variable como maxilipedios, con un proceso masticatorio anterior y un palpo posterior generalmente provisto de una placa branquial. En este último grupo, el endopodito es sexualmente

asimétrico: en los machos, está desarrollado en una suerte de “gancho” utilizado durante la cópula (*clasping organ*). La homología del quinto par de apéndices es un tema central de discusión en el establecimiento de la filogenia del grupo.

6) Sexto par de apéndices (L6), o segundo par de patas torácicas (T2): En todos los linajes considerados, este apéndice consta de 4 o 5 segmentos, con una seta terminal fuertemente desarrollada como garra, y posee función locomotora.

7) Séptimo par de apéndices (L7), o tercer par de patas torácicas (T3): En Cytheroidea y Darwinuloidea son patas de estructura y función similares a T2, pero en Cypridoidea se encuentran modificados como apéndices unirrámeos muy largos y flexibles que se supone permiten limpiar el caparazón, por lo cual se denominan patas limpiadoras. El número de segmentos, forma del segmento terminal y quetotaxia de la pata limpiadora poseen valor diagnóstico a nivel de familia.

Furcas o urópodos: Como ya se mencionó, existen posiciones encontradas con respecto al origen filogenético y homología de estas estructuras. En su expresión de mayor desarrollo, consisten en dos apéndices no segmentados en forma de varilla con dos garras terminales y dos o más setas. En Darwinuloidea, las furcas están fuertemente reducidas o ausentes, así como en algunos Cypridoidea; en este último caso, las hembras presentan furcas en forma de flagelo y los machos carecen de ellas por completo. En los Cytheroidea, las furcas reducidas de los machos están incorporadas en los órganos reproductivos.

Los órganos reproductivos en Podocopida son pares en ambos sexos. Las gónadas de Cytheroidea y Darwinuloidea – en este último grupo, los machos están ausentes – están localizadas a lo largo del cuerpo, mientras que en Cypridoidea están alojadas parcialmente en el espacio entre las lamelas interna y externa de las valvas.

Las hembras poseen dos aberturas vaginales entre el tercer par de patas y las furcas, dos ovarios y dos aberturas uterinas, a través de las cuales los huevos fecundados son expulsados al exterior. Algunos Podocopida incuban los huevos, y en ocasiones también los juveniles tempranos; este comportamiento es conocido para algunas especies de Cytheroidea y para la mayoría de los Darwinuloidea. Como consecuencia de ello, los caparazones de las hembras suelen ser más anchos posteriormente que los de los machos debido a la presencia de espacios de incubación (Laprida y Ballent, 2008).

El sistema reproductivo de los machos es notable por su complejidad y tamaño; se estima que ocupan de la cuarta a la tercera parte del volumen total del cuerpo. La morfología de las estructuras copulatorias (hemipenes) y otros componentes del sistema reproductivo de los machos posee valor diagnóstico a varios niveles. En Cypridoidea, la vesícula seminal desemboca en una estructura quitinosa externa al hemipenis provista de músculos anclados a anillos o espirales de espículas de quitina, llamada órgano de Zenker, que bombea el esperma durante la copulación. Este órgano está ausente en Cytheroidea, donde la estructura de bombeo es parte constituyente de los hemipenes (Meisch, 2000). La morfología del sistema reproductivo masculino en representantes extintos de Darwinuloidea – todas las especies actuales se reproducen asexualmente - es tema de discusión.

2.7.2. Modos reproductivos y sus implicancias taxonómicas¹¹

Se reconocen tres modos reproductivos principales entre los ostrácodos no marinos: completamente partenogenética, anfimíctica y mixta, a menudo en una modalidad

¹¹Extraído de: Martens, K. (Ed.). 1998. Sex and parthenogenesis – Evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods. Backhuys, Leiden, 335 pp.

conocida como partenogénesis geográfica. Esto último consiste en la presencia de poblaciones con reproducción anfimíctica en una pequeña parte del rango de distribución de una especie de reproducción mayoritariamente partenogenética.

La distribución de los tipos reproductivos tiene un claro control filogenético, con mayor proporción de especies con reproducción mixta en Cypridoidea y menor en Cytheroidea. Existen evidencias morfológicas y genéticas de que Darwinuloidea tiene reproducción partenogenética desde hace unos 100 millones de años. Sin embargo, la clasificación de cada especie en cada tipo reproductivo no es siempre inambigua. Para empezar, en algunos casos la distribución de los modos reproductivos parece ser una característica ligada al nivel de la metapoblación más que el de especie, como en el caso de los grupos que presentan partenogénesis geográfica. Como consecuencia, la clasificación de una especie como partenogenética puede depender de la intensidad de muestreo y la probabilidad asociada de encontrar una población anfimíctica de la especie, en caso que exista. Por otro lado, usualmente se considera a una especie como dioica sobre la base de la presencia de machos, pero la utilización de análisis cromosómicos y genéticos en estudios poblacionales ha revelado la coexistencia de hembras partenogenéticas y hembras dioicas en un mismo cuerpo de agua. Asimismo, entre las especies partenogenéticas se distinguen varios clones, es decir, series reproductivas de hembras genéticamente idénticas, a menudo con diferencias morfológicas pequeñas pero constantes entre clones como consecuencia de eficientes mecanismos de recombinación, pero también puede explicarse por la acción de mecanismos de homogeneización tales como conversión génica o alta eficiencia de reparación del ADN. Finalmente, se han detectado algunos casos de hibridaciones intraespecíficas entre machos y hembras partenogenéticas, dando origen a clones poliploides.

Esta diversidad en los modos reproductivos no solo constituye un interesante y fecundo campo de estudio por sí mismo, sino que plantea serios inconvenientes a la aplicación de los conceptos de especie actualmente en uso, y por ende a la taxonomía. En Ostracoda - como en la mayoría de los organismos – la inmensa mayoría de las especies son y han sido definidas en base a los conceptos morfológico y tipológico de especie. Dentro de los taxones que presentan singamia, las descripciones se basan en parte en la morfología del macho, dado que hembras cogenéricas de linajes singámicos a menudo son muy similares (como en el caso del género *Limnocythere*, incluyendo representantes de la región; ver Ramón Mercau et al., 2014), práctica que puede dificultar el reconocimiento de especies distintas en taxones asexuales. Asimismo, la variabilidad entre clones conespecíficos, dentro de poblaciones bisexuales y entre éstas y sus congéneres partenogenéticos puede ser lo suficientemente grande como para generar discrepancias entre distintos autores con respecto a la asignación de estatus (sub)específico a distintas variantes, sobre todo considerando que algunas de ellas difieren también, aunque generalmente en pequeño grado, en sus requerimientos ambientales. El estudio detallado de la variabilidad morfológica externa, fenotipos enzimáticos y variabilidad genética a nivel nuclear y mitocondrial de individuos bisexuales y hembras partenogenéticas de *Eucypris virens* (Cypridoidea: Cyprididae) provenientes de diversas localidades europeas reveló la existencia de un rango continuo de variación que no permite distinguir claramente ningún linaje de los restantes, y que puede considerarse la expresión de un pool génico coherente. Por otro lado, una extensiva revisión morfológica de 20 (sub)especies de *Herpetocypris* europeos, al menos uno de los cuales presentaba reproducción mixta, llevó a la conclusión de que todas las poblaciones bisexuales estudiadas y varios clones partenogenéticos, morfológicamente variables, pertenecen a la especie *H. brevicaudata*, mientras que otras

(sub)especies morfológicas y nominales fueron asignadas a tres especies retenidas como válidas, todas de reproducción asexual. Estos casos de estudio no solo ejemplifican la complejidad del tema, sino también la importancia de los análisis morfológicos y las consideraciones sistemáticas, en ocasiones relegados ante el advenimiento y popularización de técnicas genéticas para la determinación de las especies.

2.7.3. Ecología y paleoecología de ostrácodos: aplicaciones paleolimnológicas

La distribución de los ostrácodos en cada tipo de ambiente está controlada por diversos parámetros ambientales, algunos de los cuales pueden estar interrelacionados. La escala espacial y temporal a la cual se estudia la autoecología de los ostrácodos determina la importancia relativa de cada uno de ellos (Smith y Horne, 2002).

Uno de los factores de mayor peso en la biogeografía de los ostrácodos es la estabilidad ambiental de los ambientes acuáticos, entendida como continuidad en el tiempo tanto del hábitat en sí como de las condiciones imperantes en el mismo. Ambientes tales como los acuíferos y los fondos de lagos tectónicos profundos son muy estables en términos de duración y de mantenimiento de parámetros físico-químicos. Por el contrario, los estuarios son estables temporalmente pero variables en cuanto a sus características físicas y químicas. La biodiversidad de ostrácodos suele ser alta en ambientes estables, longevos, en los cuales perturbaciones menores en un contexto de continuidad (tales como cambios en el desarrollo de la línea de costa o el nivel de nutrientes o de oxígeno disuelto) propiciaron radiaciones evolutivas sucesivas. En lagos tectónicos tales como Titicaca, Tanganika o Baikal, ejemplos arquetípicos de este tipo de

condiciones, muchas de las numerosas especies de ostrácodos presentes son endémicas (Smith y Horne, 2002).

Adicionalmente a estos condicionantes biogeográficos, la diversidad en ambientes limnéticos puede estar influenciada por la hidrología local y regional, con las especies coexistentes distribuidas según gradientes de temperatura, composición de solutos, salinidad, oxígeno, nutrientes y energía del ambiente, así también como por la cuenca de drenaje del cuerpo de agua considerado. Por ejemplo, en cuerpos lóticos que son alimentados por descargas de lagos y de aguas subterráneas pueden encontrarse más especies de ostrácodos que en los lagos que drenan (Smith y Horne, 2002).

La salinidad es un factor de gran importancia en la distribución de los ostrácodos a nivel regional. En los ambientes transicionales salobres tales como lagunas costeras pueden encontrarse especies eurihalinas propias de estos ecosistemas, especies de ambientes marinos capaces de tolerar menor salinidad y especies de aguas continentales resistentes a incrementos en la salinidad. El ecotono entre aguas marinas y salobres se caracteriza por una menor biodiversidad de ostrácodos en relación a lo observable en el mar, si bien las poblaciones pueden alcanzar densidades muy altas (Smith y Horne, 2002).

En las aguas continentales, la composición de solutos del agua (especies iónicas y concentraciones relativas) es tan importante como la concentración total de iones (salinidad) en la determinación de las especies de ostrácodos que pueden encontrarse en cada ambiente. Como ya se mencionó, cuando la concentración iónica total de aguas no marinas naturales es menor a 0.3 g/l (punto de saturación de la calcita), los componentes principales son HCO_3 , Ca y Mg. A medida que la salinidad aumenta, por aportes de aguas subterráneas o aumento de la evapotranspiración, la concentración iónica aumenta, hasta que se alcanza el umbral de ~ 0.3 g/l y la calcita precipita. A partir

de este valor crítico, conocido punto de bifurcación de la calcita, el cuerpo de agua puede evolucionar hacia un estado salino pobre en calcio y enriquecido en bicarbonato, o viceversa, según hayan sido las concentraciones iniciales de dichos iones. Dado que las valvas de los ostrácodos están compuestas por calcita y magnesio, estos procesos son fuertes determinantes de la biodiversidad. De hecho, la mayor riqueza de ostrácodos observada se verifica en aguas de salinidad similar a la del punto de bifurcación de la calcita, mientras que en aguas con una salinidad mayor a este límite el número de especies es menor, aunque las poblaciones sean más abundantes. Asimismo, ambientes con la misma salinidad pero diferente composición iónica presentan distintas asociaciones de ostrácodos. Tal es el caso de los lagos habitados por diferentes especies de *Limnocythere*, según la naturaleza de los solutos presentes, o de los estuarios, cuyos ensambles característicos difieren marcadamente de los de ambientes salinos de salinidad semejante pero no dominados por Na y Cl (Smith y Horne, 2002).

La temperatura, por su parte, parece afectar los patrones de distribución pero no de biodiversidad de ostrácodos. Si bien existen especies euritéricas, la mayoría se desarrolla en un rango relativamente limitado de temperaturas, lo cual acota regionalmente el área de distribución de las especies según su naturaleza criofílica o termofílica. Algunas especies cosmopolitas no marinas presentan patrones de distribución estrechamente relacionados con la configuración de las masas de aire, las cuales determinan la humedad efectiva y el rango de temperaturas a escala continental. Los cambios climáticos que afectan la circulación atmosférica y las masas de aire influyen en los cuerpos de agua a través del ciclo hidrológico, lo cual permite hacer inferencias sobre condiciones climáticas pasadas en base a los patrones espaciales y temporales de distribución de ostrácodos cosmopolitas (Smith y Horne, 2002, Laprida y Ballent, 2008).

El contenido de oxígeno del agua, que depende en parte de factores discutidos más arriba como la temperatura y la salinidad, tiene una gran influencia en la distribución vertical de los ostrácodos. El oxígeno en la interfase agua-sedimento está en equilibrio con el del agua de las inmediaciones, pero disminuye bruscamente con la profundidad. Por lo tanto, los ostrácodos bentónicos infaunales típicamente habitan los primeros 2 o 3 cm del sedimento (Laprida y Ballent, 2008).

Por último, cabe mencionar la naturaleza del sustrato como determinante de la distribución de los ostrácodos bentónicos. La granulometría de los sedimentos depende del material original de la cuenca y la energía del medio (dependiente de la profundidad), y condiciona factores tales como la circulación de agua intersticial y la disponibilidad de materia orgánica. Los ostrácodos bentónicos pueden encontrarse en sedimentos arenosos, limosos y limo-arcillosos. Su abundancia es inversamente proporcional a la cohesividad del sustrato, que dificulta el desplazamiento y disminuye tanto la circulación de agua como la disponibilidad de oxígeno (Laprida y Ballent, 2008).

2.7.4. Funciones de transferencia en base a ostrácodos

Si bien los ostrácodos no han sido utilizados como bioproxies para la confección de funciones de transferencia tan asiduamente como otros grupos, tales como diatomeas o foraminíferos, se han publicado más de 30 TF en base a ostrácodos calculadas a partir de algo menos de 20 conjuntos de datos, tanto continentales (la gran mayoría) como marinos (reseñadas en Viehberg y Mesquita-Joanes, 2012). En el primer caso, la variable elegida más frecuentemente para reconstrucción fue la salinidad (Tabla 3) u otra relacionada, tal como la concentración de un ion; en el segundo, se buscó estimar variaciones pasadas en la temperatura de los fondos oceánicos. Metodológicamente, se

distinguen en que casi todas las TF para ambientes marinos han sido calculadas mediante métodos lineales (análisis de factores y regresión múltiple), mientras que la gran mayoría de las TF para ambientes continentales están basadas en métodos unimodales (evaluación del conjunto de calibración por CCA y estimación de la TF por (WA)-PLS).

Como en varias líneas de investigación en general (incluyendo reconstrucción climática del Cuaternario y ecología de ostrácodos), se verifica un fuerte sesgo hacia Europa y Asia en las áreas de estudio de estas investigaciones. Solo se han publicado dos trabajos reportando TFs en base a ostrácodos para ambientes continentales en el HS, y ambas presentan grandes inconvenientes metodológicos, en particular de pseudorreplicación. La TF para reconstrucción de la profundidad del lago Tanganyika desarrollada por Alin y Cohen (2003) está basada en numerosas muestras de un único sitio, el propio lago, conocido por su alto grado de endemismos; por añadidura, no se informan valores de los datos de campo o estimaciones del error, volviendo el trabajo irreproducible e imposible de evaluar. Por su parte, las TFs calculadas por Mourguiart y Roux (1990) para la región del lago Titicaca están basadas en un conjunto de calibración consistente de 115 muestras tomadas de solo 10 sitios.

Tabla 3. Características de las TF en base a ostrácodos para reconstrucción de la salinidad publicadas. A menos que se especifique otra cosa, el rango de salinidad (valores redondeados) está expresado en $\mu\text{S/cm}$; el tamaño del conjunto de calibración, n , hace referencia a los sitios muestreados y no al número de muestras, en los casos en que se utilizaron varias muestras de un mismo sitio (pseudorreplicación); el error está estimado por RMSEP; los valores en % expresan el valor del parámetro en relación al rango muestreado; DE = desvío estándar; CA = Análisis de correspondencia; RML = Regresión lineal múltiple.

<i>Lugar / Referencia</i>	<i>Método</i>	<i>Rango</i>	<i>n</i>	<i>r²</i>	<i>Error</i>	<i>Sesgo máx.</i>
Península Ibérica (Mezquita et al., 2005)	WA	20 – 90,500	377	0.78	0.3	-
Israel (Mischke et al., 2010)	WA-PLS	300 – 8,300	56	0.73	13.4 %	33.9 %
Turquía (Reed et al., 2012)	WA	140 – 125,000	53	0.83	0.49	-
Titicaca (Mourguiart y Roux, 1990)	CA-RML	0.3 - 17 g/l	10	-	6.83 (DE)	-
Guatemala (Pérez et al., 2011)	WA-PLS	170-6000	50	0,83	159 $\mu\text{S/cm}$	-
Tíbet (Mischke et al., 2007)	WA-PLS	30 – 130,300	96	0.71	12.4 %	22.4 %
Mongolia (Van der Meeren et al., 2012)	WA-PLS	80 – 83,000	56	0.70	0.52	-

3. MATERIALES Y METODOS

El material analizado en el contexto de esta tesis incluyó muestras de sedimentos superficiales de lagunas y lagos de Patagonia Austral, muestras de agua y testigos sedimentarios de lagunas seleccionadas. Las muestras de sedimentos superficiales y agua de lagos y lagunas ($n = 60$), obtenidas en el curso de diferentes viajes de campo realizados entre 2009 y 2013 en el marco de proyectos en los cuales la doctoranda participó, se estudiaron con el objetivo de generar un conjunto de calibración para el desarrollo de funciones de transferencia en base a ostrácodos. Los sitios muestreados abarcan el área entre 49° - 52° S y 69° - 73° O aproximadamente, comprendiendo un gradiente ambiental múltiple, desde las estribaciones de los Andes a la estepa. La expresión de este gradiente en cuanto a la hidroquímica fue caracterizada mediante el análisis de 36 de estas muestras, sobre las cuales se determinaron numerosos parámetros químicos. Asimismo, se estudiaron ensambles obtenidos de muestras de plancton ($n = 20$) provenientes de Patagonia Norte (41° - $44^{\circ}30'$ S, $68^{\circ}30'$ – $69^{\circ}30'$ O) y Austral ($46^{\circ}30'$ – 52° S, $68^{\circ}30'$ – 72° O), recolectadas por otros investigadores y cedidas en préstamo; y datos bibliográficos sobre ensambles de ostrácodos y composición iónica de sitios en Patagonia Norte (41° - $41^{\circ}30'$ S, 68° - 69° O) y Patagonia Central (área del lago Cardiel, 48° - 49° S, 70° - 71° O) ($n = 14$), con el fin de incluir estos datos en el conjunto de calibración (Fig. 9).



Figura 9. Localización de las áreas de donde provienen las muestras analizadas en la presente investigación; el recuadro de línea completa (leyenda: “área de muestreo PIPA – 2013”) corresponde al área de estudio de los proyectos en los cuales se enmarca la presente tesis. Los puntos rojos denotan los sitios incluidos en el conjunto de calibración (ver Apartado 4.3.4). Por claridad, no se muestran los sitios muestreados durante la investigación que resultaron ser estériles para ostrácodos, ni las muestras analizadas que no fueron incorporadas al conjunto de calibración.

Los testigos sedimentarios lacustres fueron examinados con el objetivo de obtener asociaciones fósiles de ostrácodos de edad holocena en base a las cuales reconstruir parámetros ambientalesclimáticamente controlados mediante la aplicación de las funciones de transferencia obtenidas. En total, se estudiaron ocho testigos sedimentarios

provenientes de lagos situados en ecotono y estepa de Patagonia Austral, entre 50° – 55° y 67°30' – 73° aproximadamente (Fig. 10). Dos de ellos fueron obtenidos en las lagunas Huergo y San Ignacio (Santa Cruz) durante las campañas ya mencionadas, mientras que los restantes fueron extraídos en el marco de otros proyectos en las lagunas Carmen (Tierra del Fuego), Cháltel (tres testigos), Vizcachas y un cuerpo de agua sin nombre oficial en las inmediaciones de Puerto Banderas (Santa Cruz).

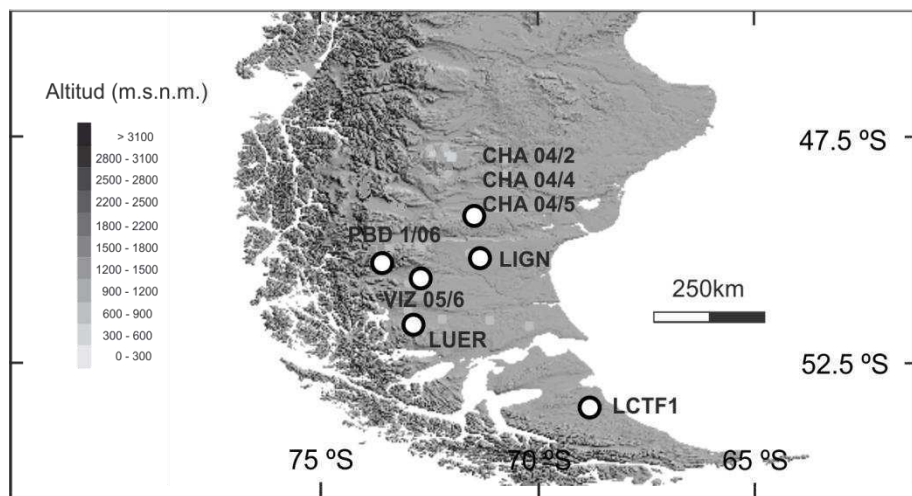


Figura 10. Localización de los testigos sedimentarios estudiados durante la presente investigación (ver Apartado 3.1.2). Los testigos CHA 04/2, CHA 04/4 y CHA 04/5 provienen de la laguna Cháltel; PBD 1/06 fue extraído en las inmediaciones de Puerto Bandera; VIZ 05/6 proviene de la Laguna Vizcachas (Fey et al., 2009); LIGN proviene de la laguna San Ignacio; LUER fue extraído de la laguna Huergo, y LCTF1 proviene de la laguna Carmen.

3.1. Toma de muestras a campo

3.1.1. Obtención de muestras de agua y sedimentos superficiales

En el marco del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral (FONCyT-PICT/REDES 2006 N° 02338) se llevaron a cabo tres campañas en la provincia de Santa Cruz, en

Enero de 2009, Abril de 2010 y Abril de 2011. Durante las mismas se muestrearon 36 cuerpos de agua lénticos, tomando de cada uno muestras pareadas de agua y sedimentos superficiales.

En Abril de 2013 se realizó una campaña en la misma zona con el objeto de ampliar el conjunto de calibración y recolectar muestras de agua y diversos bioproxies para análisis de isótopos estables de oxígeno y carbono. Se obtuvieron muestras pareadas de sedimentos superficiales y agua de 24 lagos y lagunas. El muestreo se realizó en el marco de los proyectos “Composición isotópica del carbono y el oxígeno en ostrácodos y quironómidos de Patagonia como herramientas para la reconstrucción climática cuantitativa” (Cooperación Internacional CONICET-DFG, 2013-2015) y “Reconstrucción cualitativa y cuantitativa de cambios ambientales ocurridos durante el Cuaternario, a partir del análisis de bioproxies (diatomeas, ostrácodos y quironómidos) en sedimentos lacustres del Sur de Santa Cruz, Argentina” (UBACyT 2011-2014 N° 20020100100999).

Cuatro muestras adicionales fueron tomadas de localidades de Patagonia Norte (provincias de Río Negro y Neuquén), sin medición de parámetros hidroquímicos ni toma de muestras de agua para análisis químico, por lo que no se consideran en los análisis subsiguientes, sino únicamente con fines de ampliación de la lista taxonómica de ostrácodos para la región.

Con respecto a las muestras de agua, para cada sitio se recolectó una única muestra en una botella plástica y se conservó en frío y oscuridad hasta la realización de los correspondientes análisis químicos. La temperatura, pH, conductividad y sólidos disueltos totales (TDS) fueron medidos *in situ* con un Multiparamétrico portátil Hanna HI 9828 (Fig. 11). El análisis químico de las 36 muestras de las campañas PIPA (2009 – 2011) se llevó a cabo en el CNR-ISE (Instituto de Estudios Ecosistémicos, Verbania Pallanza, Italia), mientras que el análisis de las 24 muestras de agua obtenidas en la

campana de Abril de 2013 aún se encuentra en curso en el Forschungszentrum Jülich (Alemania).

Las muestras de sedimentos superficiales fueron obtenidas por barrido de la interfase agua-sedimento con un recipiente metálico provisto de una manija (Fig. 11), aproximándose lo más posible al centro de la cuenca; en el caso de los lagos de mayor extensión, como Argentino, Lago del Desierto o Potrok Aike, las muestras se tomaron en la zona sublitoral. Los sedimentos fueron almacenados en bolsas de plástico; en el caso de las muestras tomadas en las campañas de 2010 y 2013, se agregó etanol comercial al 96% para fijación a campo. Una vez en el laboratorio fueron mantenidas en frío hasta su estudio



Figura 11. Medición *in situ* de parámetros físico-químicos y muestreo de sedimentos superficiales. Laguna Capri, Santa Cruz, Abril de 2013.

3.1.2. Obtención de testigos sedimentarios lacustres holocenos

3.1.2.1. *Laguna Vizcachas*

La laguna Las Vizcachas ($50^{\circ}42' S, 71^{\circ}59' O$, ~ 1.100 m.s.n.m.) se ubica en la meseta homónima en el área de estepa de la provincia de Santa Cruz. Se tuvo acceso a

submuestras del testigo sedimentario VIZ 05/6 (83 cm), obtenido por Fey et al. (2009) con un muestreador de gravedad (“gravity corer”) en el centro de la cuenca, a 16 m de profundidad; de este testigo proviene el registro discutido en el Apartado 2.2.3.2. El testigo fue submuestreado con alta resolución mediante su seccionamiento cada 1 cm; la totalidad de las 83 muestras fueron analizadas y resultaron ser estériles.

3.1.2.2. Puerto Bandera

El testigo PBD1/06 (50°24' S, 72°50' O, ~ 200 m.s.n.m.), de 625 cm de longitud, fue extraído por los Dres. Flavia Quintana, Daniela Echazú y Michael Wille en las inmediaciones de Puerto Bandera, Santa Cruz, con un muestreador por gravedad. El sitio muestreado se encuentra muy próximo a la turbera en base a cuyo registro polínico (sitio Cerro Frías) Tonello et al. (2009) efectuaron una reconstrucción cuantitativa de las precipitaciones durante el Holoceno. Una mitad del testigo fue submuestreada con alta resolución (cada 1 cm); se analizaron un total de 50 muestras distribuidas a lo largo del testigo, y ante la ausencia de ostrácodos en ellas se lo consideró estéril.

3.1.2.3. Laguna Cháltel

La Laguna Cháltel (49°58'S, 71°07'W, 788 m.s.n.m.) es un lago de cráter de carácter permanente, oligohalino, localizado en una meseta volcánica localmente llamada “Pampa Alta” en la provincia de Santa Cruz (Fig. 12). Si bien en algunos mapas el nombre oficial de la laguna es “Azul”, los miembros del proyecto SALSA que llevaron adelante la obtención de testigos sedimentarios de la laguna eligieron el nombre

“Cháltel”, expresión tehuelche que significa “Azulado”, para evitar confusiones con las numerosas lagunas de ese nombre.

El clima en la zona es semiárido y frío (con temperaturas medias anuales inferiores a 10°C), con un régimen térmico transicional (rango de medio anual de temperaturas entre 10 y 16°C) (Coronato et al., 2008). La vegetación circundante es típica de la estepa semidesértica.

La cuenca del lago es casi circular, con un radio de 2.9 km aproximadamente, un diámetro de alrededor de 2,500 m y una profundidad máxima de 41 m. La misma se encuentra rodeada por las escarpadas paredes del cráter, que se alzan a unos 40 m sobre la superficie actual del lago. Hay tres arroyuelos, presumiblemente permanentes, que entran al lago a través de cortos cañones profundamente erosionados en las rocas volcánicas de los alrededores; aunque es de esperar que el flujo por escorrentía sea mayor durante el deshielo, se observó la presencia de agua proveniente de manantiales en la temporada seca, al final del verano (Marzo 2004 y Abril 2013). Si bien como consecuencia de su remota ubicación no existen datos sobre la cobertura de hielo en invierno, la elevada altitud del lago y lo observado en otros cuerpos de agua del área sugieren que se trataría de un fenómeno frecuente (Christoph Mayr, com. pers.).

En las orillas norte y oeste hay relictos de paleocostas, mientras que en los márgenes sur y este se pueden observar costras de carbonatos; estas características indicarían importantes variaciones en el nivel del lago, que podría haber alcanzado aproximadamente 10 m mayor que el actual.

En Marzo de 2004, un grupo de investigadores alemanes y argentinos obtuvieron un total de ocho testigos cortos de la laguna, tanto de la zona litoral como del centro de la cuenca, mediante un muestreador por gravedad. Mientras que en el litoral se lograron extraer columnas sedimentarias de 1 m, en la zona profunda una capa sedimentaria de

gran dureza impidió la penetración del equipo más allá de los 60 cm (Ohlendorf et al., 2014). Los testigos fueron sellados y enviados al repositorio de la Universidad de Bremen, Alemania, donde permanecieron en frío y oscuridad hasta su apertura y submuestreo. En el curso de la presente investigación se analizaron los testigos de centro de cuenca CHA 04-2 (61 cm), CHA 04-4 (58 cm) y el testigo litoral CHA 04-5 (105 cm), todos ellos submuestreados con alta resolución (cada 1 cm). La totalidad de las submuestras de los tres testigos (224) fueron analizadas en busca de ostrácodos.



Figura 12. Vista de la Laguna Cháltel (Santa Cruz).

3.1.2.4. Laguna San Ignacio

Este cuerpo de agua se encuentra en la estepa ($50^{\circ} 39'40''S$, $70^{\circ}40'22''O$, 324 m.s.n.m.), a unos 75 km al sur de la laguna Cháltel y bajo el mismo régimen climático general, pero a mucha menor altitud. Asimismo difiere de Cháltel en que se trata de una laguna temporaria, somera, de 1.9 km de extensión máxima (Fig. 13). Presenta un afluente temporario.

El muestreo se llevó a cabo en Abril de 2011, obteniéndose un testigo corto (LIGN, 62 cm) mediante un muestreador tipo hammer. El testigo fue submuestreado a campo, con una resolución de 1 cm en los primeros 20 cm y de 2 cm en el tramo subsiguiente. Las primeras 25 muestras fueron analizadas para el presente trabajo.



Figura 13. Vista de la Laguna San Ignacio (Santa Cruz).

3.1.2.5. *Laguna Huergo*

La laguna está localizada en el SO de la provincia de Santa Cruz ($51^{\circ}44'54''$ S, $72^{\circ}04'44''$ W, 157 m.s.n.m.), en el ecotono entre el bosque andino-patagónico y la estepa (Fig. 14). El clima del área es subhúmedo, frío y de carácter transicional (Coronato et al., 2008). La cuenca está ubicada a unos 100 km al este del extremo sur del CHPS, y próxima a las estribaciones septentrionales de los Andes Fueguinos, cuya orientación Oeste-Este y menor altitud resulta en un curvamiento de las isolíneas de precipitación en esa zona.

Se trata de un ambiente somero de pequeño tamaño, de bajo desarrollo de la línea de costa; presenta una longitud máxima de aproximadamente 2.8 km. Posee un afluente temporario y puede considerarse una cuenca cerrada.

En Abril de 2011 se obtuvo un testigo corto (LUER, 41 cm) del centro de la cuenca con un sacatestigos tipo hammer operado desde un bote. El mismo fue abierto, submuestreado y descrito en el laboratorio. El submuestreo se efectuó sobre una de las mitades del testigo respetando las unidades sedimentarias percibidas, a intervalos de 1 cm, 1.5 cm y 2 cm, de techo a base. Las 31 submuestras resultantes fueron examinadas en busca de ostrácodos.



Figura 14. Vista de la Laguna Huergo (Santa Cruz).

3.1.2.6. Laguna Carmen

Este cuerpo de agua se ubica en la estepa semiárida del norte de Tierra del Fuego ($53^{\circ}40'60''$ S, $68^{\circ}19'0''$ O, 83 m.s.n.m.). Se trata de una laguna temporaria de pequeño tamaño (Fig. 15), de aproximadamente 1.7 km de extensión máxima, con un afluente temporario. El clima de la zona se considera frío y subhúmedo, de régimen termal oceánico (rango de temperaturas medias anuales entre 5 y 10°C); las precipitaciones medias anuales son de 383 mm y la temperatura media anual es de 5°C . El viento sopla con frecuencia diaria, a una velocidad media de 25 km/h pero con periodos frecuentes de mayor intensidad. El área se encuentra bajo los efectos tanto de los vientos del Oeste como del Frente Polar, y ocasionalmente experimenta cortos intervalos de condiciones más frías y secas debido a la influencia de masas de aire de origen antártico. Estudios paleomagnéticos realizados en una secuencia de una paleoduna situada a pocos kilómetros de la laguna sugieren variaciones cíclicas en las precipitaciones durante todo el Holoceno en la región; con respecto al Holoceno tardío, se habrían verificado condiciones más húmedas que en la actualidad hacia 470 yr BP (Orgeira et al., 2012).

La laguna fue muestreada en Marzo de 2011. Se extrajeron dos testigos cortos (115 cm), denominados LCTF1 y LCTF2, con un sacatestigos a pistón Livingstone. Los mismos fueron transportados al Laboratorio de Sondeos de Ambientes Continentales y Marinos, del IDEAN (UBA-CONICET), donde fueron almacenados en frío y oscuridad hasta su análisis. Para esta tesis se analizaron 33 muestras del testigo LCTF1, submuestreado con alta resolución (cada 1.25 cm).



Figura 15. Obtención de testigos sedimentarios en la laguna Carmen (Tierra del Fuego).

3.2. Trabajo de laboratorio

3.2.1. Procesamiento de las muestras sedimentarias

Tanto las muestras sedimentarias superficiales como las submuestras de los diversos testigos fueron procesadas según el siguiente protocolo.

Antes de comenzar el procesamiento, las (sub)muestras fueron pesadas en balanza de precisión. A fin de eliminar la fracción limo-arcillosa, las muestras fueron lavadas bajo agua corriente en un tamiz de malla Tyler Standard # 200 (diámetro de poro de 75 micrones). Los sedimentos agregados fueron tratados con una solución de H_2O_2 en agua

corriente a fin de lograr su desagregación mecánica mediante el burbujeo de O_2 producido. Se utilizó una concentración de 1:3 a 1:6 partes de H_2O_2 100 vol en H_2O corriente según sea la coherencia de la muestra, utilizándose la concentración más diluida para los sedimentos más sueltos. En el caso de muestras muy arcillosas, se las dejó en remojo toda la noche y/o se las calentó durante 20 a 30 segundos en potencia media en horno de microondas. Las muestras de las cuales se esperaban obtener ostrácodos para análisis isotópicos no fueron tratadas con H_2O_2 , sino que, en caso de ser necesario, fueron dejadas en remojo en agua destilada hasta su desagregación. Asimismo, los últimos enjuagues del lavado en tamiz se realizaron con agua destilada. El tamiz fue limpiado cuidadosamente con un cepillo de cerdas blandas entre usos, a fin de evitar la contaminación de las muestras, y posteriormente remojado en una solución de azul de metileno, a fin de identificar cualquier ejemplar que haya quedado retenido en la malla como ajeno a la siguiente muestra en ser procesada.

En el caso de muestras de sedimento superficial preservadas en etanol, el residuo del tamizado fue examinado en húmedo de igual forma a la descrita para las muestras de plancton (ver Apartado siguiente). Las muestras no fijadas y las submuestras de testigos fueron examinadas en seco, dejando secar el residuo al aire o en estufa termostática a $40^{\circ}C$. Los sedimentos secos fueron examinados bajo lupa binocular en banda griega sobre bandejas especialmente diseñadas. Las valvas y caparazones presentes fueron extraídos con un pincel húmedo de pelo de marta 000 y almacenados en portaobjetos micropaleontológicos.

3.2.2. Procesamiento de muestras de plancton

Adicionalmente se examinaron 20 muestras de plancton obtenidas por la Lic. Marinone y la Dra. Menu Marque (DBBE, FCEyN-UBA) en diferentes campañas llevadas a cabo en la estepa y ecotono patagónicos. Catorce muestras fueron tomadas en Santa Cruz, cuatro en Chubut y dos en Río Negro (ver Fig. 13). Las muestras fueron obtenidas en 2001, 2004 y 2011 con red de 100 μm y preservadas en alcohol absoluto. Se las examinó bajo lupa estereoscópica colocando sucesivas alícuotas en bandejas Bogorov; los ostrácodos presentes fueron extraídos con pincel o pipeta Pasteur y almacenados en etanol comercial 96% para su posterior disección.

3.2.3. Determinación de ostrácodos

Los ejemplares de ostrácodos actuales bien preservados fueron diseccionados a fin de facilitar su identificación, siguiendo los delineamientos descriptos por Martens (2001).

La disección se efectuó bajo lupa, utilizando el menor aumento posible. Los especímenes fueron manipulados con agujas entomológicas tamaño 000 montadas en un mango adecuado o trozos de alambre de tungsteno. La primera instancia, consistente en la apertura de las valvas, se realizó manipulando los ejemplares en una gota de glicerina colocada en un portaobjetos cavado; una vez separadas del resto del cuerpo, se dejaron secar al aire y se guardaron en portaobjetos micropaleontológicos para su posterior estudio. En algunos casos, fue necesario un pretratamiento consistente en remojar el ejemplar durante unos minutos en una solución de H_2O_2 1:10, de modo que la formación de burbujas de oxígeno en el interior del caparazón ejerza presión y provoque la apertura de las valvas. Esta fuerte oxidación no afecta las partes blandas del

organismo, debido a que los apéndices, que son los que poseen valor taxonómico, están fuertemente quitinizados. El cuerpo suele quedar unido a través de la parte dorsal y de los músculos aductores a una de las valvas, de donde se lo puede desalojar ejerciendo presión sobre la parte ventral del cuerpo con agujas de disección romas o curvas.

La disección de los apéndices se efectuó en glicerina o directamente sobre el medio montante Hydro-Matrix® (Micro Tech Lab. Graz, Austria), distribuido en una fina película sobre la superficie de un portaobjetos previamente lavado con etanol comercial. En algunos casos, los ejemplares fueron teñidos con colorante hidrosoluble verde a fin de facilitar la identificación de las estructuras menos quitinizadas. Siempre que se contara con suficiente material, se examinaron varios ejemplares de la misma especie.

Las valvas de los ejemplares diseccionados y las que fueron extraídas de las muestras no fijadas y los testigos fueron observadas al microscopio óptico en glicerina, o en seco bajo lupa binocular con máximo aumento. En este último caso, algunas fueron teñidas con colorante hidrosoluble verde para facilitar el reconocimiento de distintas estructuras y detalles de la ornamentación. Algunas valvas y caparazones seleccionados fueron metalizados con oro-paladio para su observación y fotografía por microscopía electrónica de barrido (MEB), en las instalaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (equipo: Philips XL30 TMP New Look) y del Centro de Microscopías Avanzadas (FCEyN-UBA) (equipo: Carl Zeiss SUPRA 40).

En Septiembre de 2013, la autora realizó una visita científica de dos semanas al laboratorio de la Dra. Renate Matzke-Karasz, en la Ludwig-Maximilians-Universität de Munich (Alemania), durante la cual se capacitó en sistemática y técnicas de estudio morfológicas y comportamentales de ostrácodos. En el transcurso de esa visita se diseccionaron y estudiaron varios ejemplares del material de la presente tesis,

pertenecientes a la subfamilia Eucypridinae, bajo la supervisión de la Dra. Matzke-Karasz.

La determinación a nivel específico y superior se realizó utilizando los trabajos de Cusminsky y Whatley (1996), Cusminsky et al. (2005), Martens y Behen (1994), Rosetti y Martens (1998), Purper y Würdig (1974), Karanovic (2006) y los libros de Meisch (2000) y Karanovic (2012). Para la taxonomía de nivel superior, se utilizan el sistema propuesto por Martens (1992) y las diagnósticos proporcionadas por Karanovic (2012), mientras que la taxonomía de nivel inferior está basada en Meisch (2000).

3.2.4. Datos bibliográficos de ostrácodos

Cusminsky y colaboradores (2005) publicaron un conjunto de datos consistente en la composición porcentual de ensamblajes de ostrácodos de 17 cuerpos de agua, junto con algunas características limnológicas de los mismos. Para 14 de los sitios, se informó la composición de iones mayoritarios, excepto HCO_3^- ; la salinidad tampoco fue incluida. De los cuerpos de agua estudiados, en su mayoría lénticos, tres se encuentran localizados en Patagonia Norte (41° - $41^\circ 30'$ S, 68° - 69° O) y los restantes en Patagonia Central (área del lago Cardiel, 48° - 49° S, 70° - 71° O) (Fig. 13).

El material objeto de dicha publicación fue estudiado durante una visita al laboratorio de la Dra. Cusminsky (INIBIOMA - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente, UNCo – CONICET) realizada en 2010. Asimismo, se tuvo acceso a los ejemplares tipo de las especies definidas por Cusminsky y Whatley (1996; 2005, en Cusminsky et al. 2005), repositoriados por los autores en el Museo de Ciencias Naturales de La Plata, los cuales fueron solicitados en préstamo para su estudio. En base a la observación de estos ejemplares, y de las imágenes que ilustran los trabajos

citados, se llegó a la conclusión de que existen diferencias de criterios taxonómicos con dichos autores en relación a algunas especies, derivadas en gran parte del hecho que para el presente trabajo las determinaciones se llevaron a cabo en base tanto a partes blandas como duras. En particular, se considera que algunos ostrácodos asignados a *E. fontana* por Cusminsky y Whatley pertenecerían a otra especie. Asimismo, en la presente tesis se distinguen dos especies de *Ilyocypris* en el material muestreado en Patagonia Austral, siendo necesarias observaciones más detalladas a fin de dilucidar si los ejemplares recolectados por los citados autores pertenecen a alguna de ellas o a una tercera especie. Por último, y dado la gran similitud en las partes duras de las especies del género, no se tiene certeza de que el material asignado a *Potamocypris smaragdina* por Cusminsky y Whatley no corresponda, aunque sea parcialmente, a *P. villosa*.

Por todo esto, solo se incluyeron en los análisis aquellas muestras (10 en total) con datos hidroquímicos completos y con especies cuya asignación específica se considera coincide con el criterio empleado para la determinación del material propio; las mismas son *Limnocythere rionegroensis*, *L. patagonica*, *E. virgata*, *E. cecryphalium*, *Kapcypridopsis megapodus* y *Newnhamia patagonica*.

3.2.5. Análisis químico y caracterización de las muestras de agua

Los análisis realizados en el Laboratorio de Hidroquímica del ISE (Italia) consistieron en la determinación de: pH, conductividad, alcalinidad total (mediante titulación acidimétrica, método de Gran); amonio, nitrógeno total (TN), fósforo total (TP) y sílica reactiva (por espectrofotometría); componentes mayores (SO_4 , Cl, Ca, Mg, Na, K) por cromatografía iónica; y carbono orgánico total (TOC) mediante oxidación catalítica de alta temperatura. Los resultados fueron validados mediante el cálculo de las sumas de

aniones y cationes, así como por comparación entre valores medidos y calculados de conductividad. El error de balanceo iónico fue inferior al 10% para todas las muestras, por lo cual fueron incluidas en los análisis subsiguientes (Ramón Mercau et al., 2012).

De las muestras recolectadas en Abril de 2013, 16 fueron analizadas hasta el momento en el Forschungszentrum Jülich, donde se determinaron las concentraciones de SO_4 , Cl, Ca, Mg, Na y K por cromatografía iónica.

Los datos de concentraciones de iones principales publicados por Cusminsky et al. (2005) –recolectados en el marco de un proyecto denominado PATO- fueron utilizados para estimar los parámetros no informados alcalinidad total (Alc., $\text{HCO}_3 + \text{CO}_3$) y TDS mediante el uso del software AquaChem®. Asimismo, este programa se utilizó para determinar el tipo de agua de todos los sitios (tanto muestras propias como datos bibliográficos). Dicha información fue resumida gráficamente mediante la confección de gráficos de Piper (gráficos iónicos trilineales). Por último, se calcularon los radios Na/Cl y SO_4/Cl como indicadores de aporte de especies iónicas por escorrentía. Valores de la relación Na/Cl entre 4 y 8 se consideraron indicativos de aporte de sodio por meteorización, mientras que valores de SO_4/Cl superiores al valor del agua de mar (0.103) se consideraron indicativos de aporte de azufre por meteorización de rocas sulfurosas.

Ocho de los sitios muestreados entre los años 2009 - 2011 fueron revisitados en 2013; la composición de elementos mayores en cada muestreo fue comparada mediante un gráfico de Piper. Esta información fue utilizada para evaluar cualitativamente la representatividad de las estimaciones realizadas en base a muestras puntuales.

Los datos hidroquímicos de 36 cuerpos de agua muestreados en Patagonia Austral en el curso de esta investigación para los cuales se cuenta con mayor información hidroquímica fueron analizados mediante un análisis de agrupamiento, a fin de

caracterizar el gradiente limnológico de dicha área (entre 49°-52°S y 69°-73°O aproximadamente). Los ocho lagos y lagunas muestreados en dos ocasiones fueron incluidos una única vez en el análisis, en todos los casos con los valores del primer muestreo, más completos. Se utilizaron el índice de similitud de Bray-Curtis y el algoritmo de ligamiento de grupos pareados, sobre las siguientes variables: Ca ($\mu\text{eq/l}$), Mg ($\mu\text{eq/l}$), K ($\mu\text{eq/l}$), Na ($\mu\text{eq/l}$), SO_4 ($\mu\text{eq/l}$), Cl ($\mu\text{eq/l}$), Alc. ($\mu\text{eq/l}$), TN (mg/l), TOC (mg/l), TP ($\mu\text{g/l}$) y pH. El criterio de corte elegido a fin de definir el número de grupos fue la mediatriz de la máxima distancia entre nodos sucesivos. El análisis de agrupamiento fue realizado con el software PAST v.1.81 (Hammer et al., 2001).

3.2.6. Funciones de transferencia

3.2.6.1. *Análisis preliminar de datos y caracterización de preferencias hidroquímicas*

El conjunto original de muestras analizadas durante la presente investigación está compuesto por: 8 muestras obtenidas durante las campañas del proyecto PIPA (subconjunto de datos PIPA), 12 muestras recolectadas durante la ejecución del proyecto CONICET-DFG (subconjunto 2013), 14 muestras fijadas en etanol recolectadas por las investigadoras Marinone y Menu-Marque (subconjunto MM) -para las cuales el único parámetro hidroquímico disponible es la conductividad- y 10 muestras bibliográficas (subconjunto PATO, así llamado por el proyecto en el marco del cual fueron obtenidas).

Las muestras de los subconjuntos PIPA y PATO, que cuentan con datos de composición iónica, pH y salinidad, fueron utilizadas para evaluar la distribución de

especies seleccionadas en función de la hidroquímica de las aguas huésped. Para ello se realizó un análisis preliminar de datos (EDA) contemplando métodos gráficos (euclídeos) y multivariados (CCA), seguido de una evaluación de su significancia estadística mediante métodos no paramétricos (pruebas de Kruskal-Wallis, equivalente no paramétrico del ANOVA que evalúa diferencias en rangos, y Mann-Whitney, equivalente no paramétrico del test de t).

De acuerdo a lo propuesto por Curry (1999) y Forester et al. (2005), se caracterizó la composición de las aguas huésped de especies seleccionadas de ostrácodos según dos índices: el logaritmo natural de la concentración de calcio en relación a la alcalinidad total y el logaritmo común de TDS. El primero de dichos índices da una medida del enriquecimiento relativo del agua en calcio o bicarbonato, que depende de la composición inicial de solutos y la evolución hidroquímica del sitio. Al graficar $\ln ([Alk] / [Ca])$ versus $\log (TDS)$ se puede definir un campo de composición de solutos que refleja el rol de la evaporación en la hidroquímica resultante. El objetivo fue comparar la distribución de las especies evaluadas en dicho campo. Las diferencias entre especies fueron puestas a prueba mediante la aplicación de un test de Kruskal-Wallis sobre cada una de las variables por separado, seguido de comparaciones entre pares de especies mediante tests de Mann-Whitney. Estas pruebas fueron realizadas con el software PAST versión 1.81 (Hammer et al., 2001). Las especies seleccionadas fueron aquellas presentes en al menos 5 muestras (condición necesaria para la validez de las pruebas estadísticas aplicadas) con abundancia $\geq 3\%$. Las especies que cumplen con estos requisitos son *L. rioegroensis*, *L. patagonica*, *E. cecryphalium*, *E. virgata*, *E. fontana* y *Penthesilenula incae*.

Por otro lado, se realizó un Análisis de Correspondencia destendenciado por segmentos (DCA) sobre la totalidad de muestras PIPA-PATO, incluyendo las siguientes

variables: el logaritmos de las concentraciones de los iones mayores Na, Ca, Mg, K, HCO₃, Cl y SO₄; pH, logaritmo de la conductividad; las relaciones Ca/pH y log(HCO₃/Ca); altitud, latitud y longitud, estas últimas expresadas en el sistema UTM. El objetivo de este primer análisis fue estimar la longitud del gradiente composicional y así elegir el modelo más apropiado para los análisis subsiguientes. La longitud del gradiente en unidades de desvío estándar sobrepasó ampliamente el umbral de 2, por lo cual se eligieron técnicas basadas en un modelo de respuesta unimodal (ter Braak y Juggins, 1993).

A continuación, se realizaron una serie de CCAs con cada una de estas 14 variables como única variable ambiental a fin de estimar sus efectos marginales, es decir, el poder explicativo de cada una de ellas sobre el patrón observado de distribución de las especies.

Por último, el conjunto total de muestras (los cuatro subconjuntos) fue analizado mediante CCA con la salinidad (expresada como logaritmo de la conductividad) como única variable exploratoria. Los datos de abundancia relativa porcentual fueron transformados mediante la aplicación de raíz cuadrada, mientras que los valores de conductividad fueron transformados según se explica en el apartado siguiente. Este análisis fue realizado como parte de un EDA para la estimación de funciones de transferencia para reconstrucción de salinidad, a fin de detectar valores atípicos (outliers) y observaciones influyentes – es decir, valores cuya exclusión modifica de forma desproporcionada el parámetro modelado.

Todos los análisis de Correspondencia fueron realizados con el programa CANOCO®, versión 5.0. La significancia estadística de todos los modelos fue evaluada por tests de permutación de Monte Carlo con 499 permutaciones irrestrictas (ter Braak, 1994).

3.2.6.2. *Confección del conjunto de calibración para función de transferencia*

Los datos sobre composición específica (en abundancia relativa porcentual) de los ensambles de ostrácodos de todos los subconjuntos de muestras, junto con el dato asociado de salinidad (medido como conductividad) fueron puestos en común para generar un conjunto de calibración consistente en las matrices relacionadas $X_{37 \times 13}$ (sitios x especies) e $Y_{37 \times 1}$ (sitios x variables; en este caso, Y es un vector) (Tablas A2 y A3 del Apéndice). La inclusión de cada muestra en el conjunto final estuvo supeditada al cumplimiento de los requisitos –además de la concordancia en criterio taxonómico explicada en el Apartado 4.3.1- que se enumeran a continuación.

Por un lado, para la confección de la matriz X se utilizaron solo aquellas especies presentes en al menos cuatro sitios, y dentro de cada muestra solo los registros con abundancias relativas $\geq 3\%$. Debido a ello, algunas muestras compuestas exclusiva o mayoritariamente por especies poco frecuentes no fueron incluidas en el conjunto de calibración inicial. Por el otro, algunas muestras del conjunto original fueron excluidas del conjunto por ser consideradas outliers con respecto a la salinidad, de acuerdo a los resultados del EDA realizado. Los totales de cada ensamble fueron recalculados para sumar 100%. Dado que los valores de salinidad comprendidos en el conjunto de calibración abarcan cuatro órdenes de magnitud, y en vista del sesgo sistemático en los extremos del rango implícito en el método WA-PLS para la estimación de funciones de transferencia, se aplicó la siguiente transformación:

$$y = \log[\text{conductividad}(\mu\text{S/cm})+1000]$$

siendo y la variable incluida en el vector Y . Esta transformación fue elegida entre varias opciones de transformación logarítmica (resultados no presentados) de modo de aproximar la relación entre la variable original y la transformada a una constante en todo el rango considerado.

3.2.6.3. *Elaboración de funciones de transferencia*

Sobre la base de los resultados obtenidos en los análisis preliminares arriba descritos, se generaron una serie de modelos por el método de WA-PLS para la reconstrucción de salinidad, expresada como $\log(\text{conductividad } [\mu\text{S/cm}] + 1000)$. También se estimaron funciones para la reconstrucción de la concentración de algunas de las especies iónicas con poder explicatorio estadísticamente significativo utilizando el subconjunto de datos para los cuales se dispone de mediciones de dichas variables. El método de WA-PLS se consideró el más adecuado para los datos disponibles porque modela las respuestas de las especies, mientras que MAT se basa en los ensambles en su conjunto. Dado que las especies poco frecuentes y/o no reconocibles fueron omitidas y no todas las muestras fueron obtenidas con la misma metodología, el error esperable en el modelado de la función de transferencia por MAT es alto. El error cuadrado medio de predicción (RMSEP) se estimó mediante un método de remuestreo (leave-one-out) (Birks, 2005). La performance de los modelos se evaluó en función del coeficiente de determinación r^2 , el sesgo máximo y el RMSEP, estos últimos como % del rango muestreado. Los cálculos fueron efectuados con el programa C2 (Juggins, 2003).

3.2.7. Testigos sedimentarios

3.2.7.1. *Zonación y correlación de los perfiles en base a ostrácodos*

Los perfiles considerados fueron divididos en zonas, las cuales fueron determinadas mediante el método de partición óptima (Optimal Partition) en base a sumas de cuadrados (Birks y Gordon, 1985) sobre datos de abundancia específica en %. En el caso del testigo CHA-04/2 de la laguna Cháltel, la zonación fue realizada en base a tres bioproxies considerados simultáneamente (ostrácodos, diatomeas y quironómidos); para ello, se recalcularon los porcentajes de cada taxón involucrado de forma que totalizaran 100% por muestra. Los cálculos fueron efectuados con el programa ZONE, versión 1.2 (S. Juggins, University of Newcastle-upon-Tyne-1991, no publicado). La significación estadística del número de zonas establecidas fue evaluada comparando la reducción en la varianza obtenida mediante la zonación en n grupos con la calculada para la misma secuencia dividida aleatoriamente en n segmentos mediante el modelo de vara partida (Broken-stick) (Bennett, 1996). Las varianzas asociadas a cada segmento del modelo de vara partida fueron calculados con el programa BSTICK, versión 1.0 (Bennett, 1996).

Ohlendorf et al. (2014) correlacionaron los testigos CHA-04/4 y CHA-04/2 en base a picos de Ti y características sedimentarias macroscópicas a fin de extrapolar el modelo de edades elaborado para el primero al segundo. Para la presente contribución, ambos testigos fueron correlacionados en base a la estratigrafía de ostrácodos. Las variaciones en los ensambles de ostrácodos en los testigos fueron resumidas por la aplicación de un DCA (Birks, 1998), utilizándose los puntajes de cada muestra en el eje 1 de los respectivos ordenamientos obtenidos para establecer las correspondencias entre los perfiles. El emparejamiento fue realizado considerando la similitud en magnitud y

dirección en los cambios de los ensambles, por lo cual se utilizaron las diferencias entre puntajes de muestras adyacentes antes que los valores absolutos.

3.2.7.2. Medición de parámetros magnéticos

La susceptibilidad magnética másica (κ) de los testigos LUER y LIGN, y los parámetros del ciclo de histéresis, la magnetización remanente isotérmica de saturación (SIRM), la coercitividad de la remanencia (Hcr), la magnetización de saturación (Ms) y la coercitividad (Hc) del testigo LUER fueron medidos con equipamiento perteneciente al IGEBA (Instituto de Geociencias Básicas, Ambientales y Aplicadas). Las mediciones de κ fueron realizadas con un susceptibilímetro Bartington MS2 a baja (470 Hz) y alta (4,700 Hz) frecuencia, sobre alícuotas de sedimento seco de cada submuestra de cada testigo. Los restantes parámetros magnéticos obtenidos para el testigo LUER fueron obtenidos mediante un magnetómetro vibrante (VSM) Molspin.

Los datos de propiedades magnéticas del testigo LCTF1 que se analizan e interpretan de modo preliminar para la presente contribución son aquellos obtenidos por Gogorza et al. (2013). Los parámetros analizados son: susceptibilidad magnética volumétrica (κ), magnetización remanente isotérmica (IRM) y su saturación (SIRM), magnetización remanente anhistérmica (ARM), la relación S, coercitividad de la remanencia (Hcr) y la relación entre varios de estos parámetros.

La interpretación de los parámetros magnéticos mencionados es acorde a las diversas propuestas contenidas y resumidas en Dunlop y Özdemir (1997).

3.2.7.3. Control cronológico

Laguna Cháltel: Se realizaron ocho dataciones radiocarbónicas por la técnica AMS ^{14}C (Espectrometría de Masas con Aceleradores, por sus siglas en inglés) sobre la fracción fina ($< 100 \mu\text{m}$) de los sedimentos totales sobre muestras del testigo CHA 04/4. Los análisis fueron llevados a cabo en el Laboratorio Poznań (Polonia). Los fechados obtenidos fueron calibrados empleando la base de datos INTCAL09 (Reimer et al., 2009) y el software CALIB 5.0.2 (Stuiver et al., 2005). Se calculó un modelo de edades por regresión de las edades obtenidas en la profundidad (Olhendorf et al., 2014).

Laguna San Ignacio: Se realizaron doce dataciones radimétricas (muestras 0-1, 1-2, 2-3, 4-5, 6-7, 8-9, 10-11, 12-13, 14-15, 16-17, 18-19 y 19-20 cm) por el método de ^{210}Pb , a través de la medición del radioisótopo nieto ^{210}Po por α espectrometría. Los análisis fueron llevados a cabo por el laboratorio MyCore Scientific (Canadá).

Laguna Huergo: Se realizaron doce dataciones radimétricas (muestras 0-1, 1-2, 2-3, 4-5, 7-8, 8-9, 10-11, 12-13, 14-15, 16-17, 18-19 y 19-20 cm) por el método de ^{210}Pb , también efectuadas por MyCore Scientific. Adicionalmente, se realizaron dos dataciones radiocarbónicas por AMS ^{14}C sobre sedimentos a los 18-19 cm y sobre restos de macrófitas a los 27-29 cm; los análisis fueron llevados a cabo por la Universidad de Arizona (Estados Unidos).

Laguna Carmen: Se realizaron dos dataciones radiocarbónicas sobre sedimento (todas las fracciones) por AMS ^{14}C cerca del techo del testigo (13,75 cm) y en la base (113,75 cm). El análisis fue llevado a cabo por el laboratorio Beta Analytics (Estados Unidos), y

los resultados obtenidos fueron calibrados empleando la base de datos INTCAL09 (Reimer et al., 2009) y el software CALIB 5.0.2 (Stuiver et al., 2005). Se calculó un modelo de edades lineal para el testigo LCTF1 asumiendo una edad contemporánea para la interfaz agua-sedimento y tasas de sedimentación constantes para los intervalos 0 - 13,75 cm y 13,75 - 113,75 cm.

4. RESULTADOS

4.1. Caracterización hidroquímica de cuerpos de agua de Patagonia¹²

La mayoría de los 44 cuerpos de agua de Patagonia Austral para los cuales se realizaron análisis de elementos mayores (36 del subconjunto PIPA y los 8 del subconjunto 2013 que no habían sido muestreados con anterioridad) presentan dominancia de carbonato y calcio (Fig. 16). Siete cuerpos de agua están dominados por un anión distinto al carbonato; el sulfato es la especie aniónica más abundante en los lagos andinos Azul II, Ernesto y Rincón, mientras que la sal dominante en los lagos de estepa San Ignacio, Nueva, Salada y Potrok Aike es el cloruro de sodio. El sodio es el catión dominante en 16 cuerpos de agua, varios de los cuales pueden ser considerados “soda lakes” (aguas dominadas por bicarbonato de sodio) aunque con especies iónicas codominantes.

Excepto en los seis lagos más salinos del conjunto de datos (Potrok Aike, Salada, Nueva, San Ignacio, Little Hill y Huergo), el cociente Na/Cl está muy por encima del valor correspondiente al agua de mar (0.858), indicando aporte de sodio por meteorización química. Por su parte, el cociente SO_4/Cl supera el valor del agua de mar (0.103) en todos los cuerpos de agua analizados excepto siete (Flamencos, Las Lolas II, Pajonales, Huergo, Nueva, Potrok Aike y San Ignacio). Como la deposición atmosférica de SO_4 puede ser descartada debido a lo remoto del área de estudio, estos elevados valores pueden ser atribuidos a meteorización química de sulfuros de suelos y rocas en las cuencas de drenaje.

¹²Parte de los datos aquí presentados fueron publicados en: Ramón Mercau, J., Laprida, C., Massaferro, J., Rogora, M., Tartari, G. y Maidana, N.I. 2012. Patagonian ostracods as indicators of climate-related hydrological variables: implications for paleoenvironmental reconstructions in Southern South America. *Hydrobiologia*, 694 (1): 235-251.

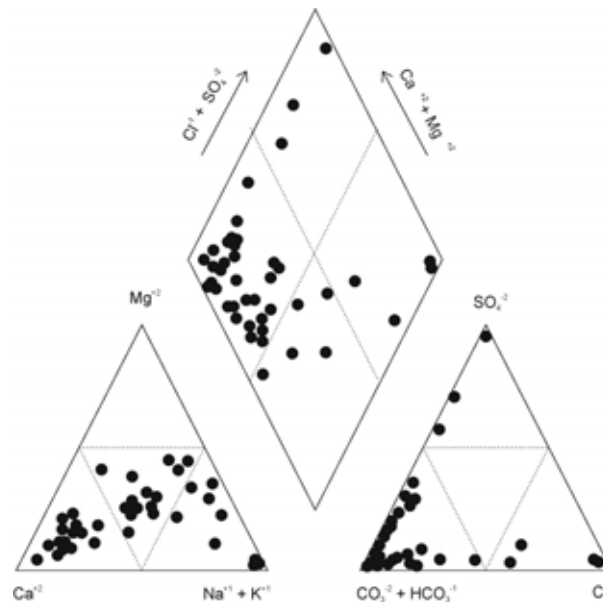


Figura 16. Composición iónica de los 44 cuerpos de agua muestreados en Patagonia Austral durante el período 2009-2013 para los cuales se cuenta con información sobre concentración de componentes mayores.

El análisis de agrupamiento realizó resultados consistentes con estas diferencias hidroquímicas. El dendograma resultante, el cual puede ser considerado una representación adecuada de la variabilidad del conjunto de datos (coeficiente de correlación cofenética: 0.91), permite reconocer cinco grupos y dos datos outliers (Fig. 17). Uno de ellos es el lago Ernesto, cuyo contenido de SO_4 es muy alto en relación a otros iones; el otro es Laguna Nueva, que presenta los valores más altos de alcalinidad total, Cl, SO_4 , Na y K del conjunto.

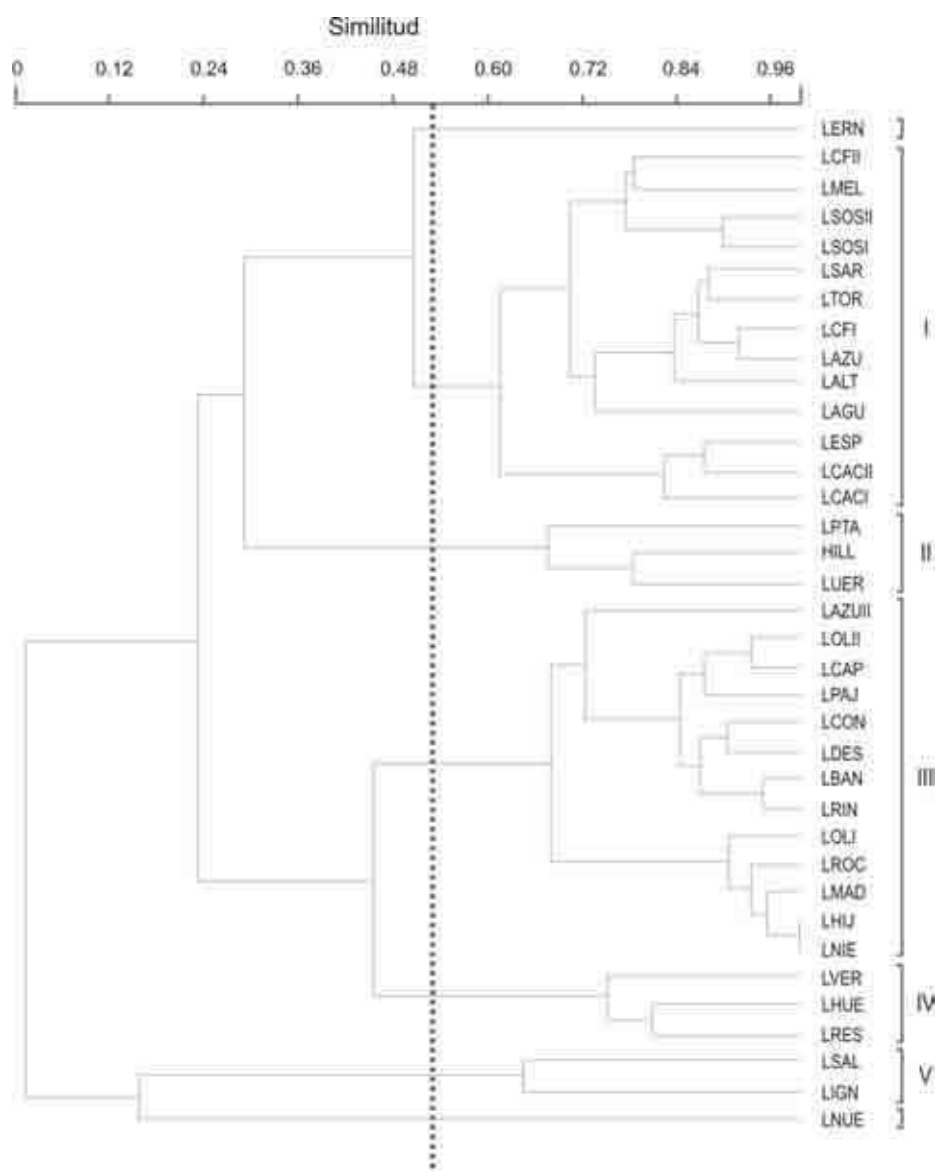


Figura 17. Análisis de agrupamiento en base a los datos hidroquímicos de las 36 muestras obtenidas de lagos y lagunas de Patagonia Austral durante el período 2009 - 2011. Los códigos corresponden a: LAGU = L. Agustín; LALT = L. Alta; LAZU = L. Azul; LAZUII = L. Azul II; LBAN = Punta Banderas; LCACI = L. Cachorro I; LCACII = L. Cachorro II; LCAP = L. Capri; LCFI = L. Cerro Frías I; LCFII = L. Cerro Frías II; LCON = I. Cóndor; LDES = L. Desierto; LUER = L. Huergo; LTOR = L. Toro; LERN = L. Ernesto; LESP = L. Esperanza; LHIJ = L. Hija; LHUE = L. Huemul; LIGN = L. San Ignacio; LOLI = L. Las Lolos I; LOLII = L. Las Lolos II; LMAD = L. Madre; LMEL = L. Las Mellizas; HILL = L. Little Hill; LNIE = L. Nieta; LNUE = L. Nueva; LPAJ = L. Pajonales; LPTA = L. Potrok Aike; LRIN = L. Rincón; LROC = L. Roca; LSAL = L. Salada; LSAR = L. Sarmiento; LRES = L. Torres; LVER = L. Verde; LSOSI = Sosiego I; LSOSII = Sosiego II

Las lagunas Salada y San Ignacio (Grupo V) se distinguen del resto por estar dominadas por cloruro de sodio y tener la salinidad más alta del conjunto, fuera del outlier Laguna Nueva. Las lagunas Potrok Aike, Little Hill y Huergo, que conforman el Grupo III, poseen una composición de solutos similar a las del Grupo V, pero con una salinidad un orden de magnitud menor (Tabla 3). Excepto por Huergo, los cuerpos de agua de estos dos grupos presentan valores extremadamente altos de TP ($> 1.000 \mu\text{g/l}$), y todos están localizados en la estepa.

El Grupo I comprende trece sitios cuyas aguas, de moderado contenido de solutos, poseen una elevada capacidad buffer (mediana de alcalinidad total = $2.948 \mu\text{q/l}$; mediana de pH = 8,14). La concentración total de fósforo es media a alta en la mayoría (mediana = $49 \mu\text{g/l}$), mientras que el contenido de nitrógeno total es mayor a 2 mg/l en todos los casos. Los lagos y lagunas de este grupo están localizados en áreas cordilleranas y de ecotono, excepto Azul, que se encuentra en la estepa.

El Grupo III también incluye trece sitios, cuyas aguas son similares en composición a las de los lagos alcalinos del Grupo I, aunque más diluídas y oligotróficas. Todos los sitios están localizados en la región andina, excepto Laguna Rincón. A su vez, los lagos andinos Verde, Huemul y Torres, que forman el Grupo IV, poseen características similares a los lagos del Grupo III, especialmente en relación al contenido de nutrientes, pero se distinguen por poseer los valores de salinidad más bajos del conjunto de datos (Tabla 4).

Tabla 4. Estadística descriptiva de las variables hidroquímicas utilizados en el análisis de agrupamiento.

Los parámetros informados dependen del tamaño de grupo.

		Ca ($\mu\text{eq/l}$)	Mg ($\mu\text{eq/l}$)	Na ($\mu\text{eq/l}$)	K ($\mu\text{eq/l}$)	Alc. (meq/l)	Cl ($\mu\text{eq/l}$)	SO ₄ ($\mu\text{eq/l}$)	TP ($\mu\text{g/l}$)	TN (mg/l)	TOC (mg/l)	pH
G. I	Mínimo	679	350	259	25	1401	25	30	5	0,22	2,22	6,70
	Mediana	1.208	796	1.091	63	2.948	147	221	49	0,60	7,22	8,14
	Máximo	2.844	1.258	3.852	203	4.100	722	1.457	398	2,34	20,34	9,94
G. II	Promedio	1.818	5.389	12.348	930	10.417	9588	711	929	3,32	54,19	8,71
G. III	Mínimo	254	47	38	5	174	9	0	1	0,06	0,38	6,37
	Mediana	347	77	78	10	425	16	96	4	0,11	1,51	7,35
	Máximo	654	138	151	16	741	27	246	16	0,66	10,51	8,85
G. IV	Promedio	115	17	28	8	123	7	40	5	0,11	0,70	7,28
G. V	Promedio	4.034	18.422	449.453	16.573	770.00	404.120	30.085	1.879	10,68	134,15	8,81

Ocho de los sitios muestreados entre los años 2009 - 2011 fueron revisitados en 2013, por lo que se cuentan con dos estimaciones de su salinidad y composición de elementos mayores. Los valores medidos de salinidad, estimados mediante la conductividad medida a campo (Tabla 5), fueron muy similares en ambas ocasiones para todos los cuerpos de agua evaluados. Por su parte, la composición de solutos fue más variable, particularmente en relación a los cationes; si bien los iones dominantes se mantuvieron invariables en casi todos los casos, las proporciones de algunas especies iónicas cambiaron en cuatro de los ocho sitios considerados (Tabla 5). La mayoría de los sitios fueron clasificados dentro de los mismos grupos mayoritarios de tipos de agua en ambos muestreos, excepto las lagunas Azul y Huergo (Fig. 18). Sin embargo, cabe

destacar que su composición es tal que cae en el límite de las clasificaciones propuestas por Piper (1944).

Tabla 5: Tipo de agua y conductividad medida a campo ($\mu\text{S}/\text{cm}$) de los cuerpos de agua muestreados en dos oportunidades a lo largo de la investigación. Códigos como en la Fig. 17.

	LUER	HILL	LAZUI	LCAP	LDES	CFI	CFII	LCONI
Primer Muestreo	Na-Mg	Na-Mg	Na-Ca-Mg	Ca	Ca-Mg	Ca-Na-Mg	Ca	Ca-Mg
	$\text{HCO}_3\text{-Cl}$	$\text{HCO}_3\text{-Cl}$	HCO_3	HCO_3	HCO_3	HCO_3	HCO_3	HCO_3
	1.315	1.788	405	47	42	370	215	34
Segundo Muestreo	Na-Mg	Na-Mg	Na-Mg	Ca-Na	Ca-Mg	Ca-Na-Mg	Ca-Na-Mg	Ca-Mg
	Cl-HCO_3	$\text{HCO}_3\text{-Cl}$	$\text{HCO}_3\text{-Cl}$	HCO_3	HCO_3	HCO_3	HCO_3	HCO_3
	1.100	1.834	433	48	43	286	219	50

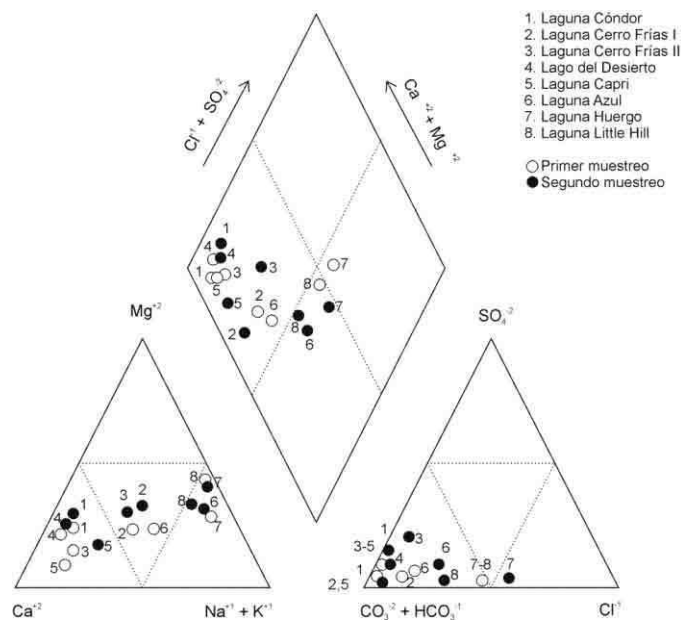


Figura 18. Composición de elementos mayores de los sitios muestreados durante el período 2009-2011 y revisitados en 2013.

4.2. Ocurrencia y taxonomía de ostrácodos actuales en cuerpos de agua lénticos de Patagonia

En las 38 muestras analizadas en el transcurso de la presente investigación (subconjuntos PIPA, MM y 2013, más 4 muestras de Patagonia Norte sin datos de parámetros ambientales), se encontraron un total de 30 especies de ostrácodos (Tabla A1 del Apéndice). La mayoría fueron registradas en pocas muestras (mediana del número de ocurrencias: 3; rango: 1 - 17), siendo las más frecuentes *Eucypris fontana*, *E. cecryphalium* y *E. virgata*. Once especies fueron halladas en un único sitio. A su vez, el número de especies presentes por muestra (riqueza, *S*) fue relativamente bajo (mediana de *S*: 3; rango: 1 – 11). Los cuerpos de agua que presentaron mayor riqueza (las lagunas denominadas 13-80, Cerro Frías I y El Toro; *S* = 11, 9 y 8, respectivamente) se encuentran en ambientes de estepa.

Las determinaciones se llevaron a cabo principalmente en base a partes duras, ya que en la mayoría de las muestras la preservación de los ejemplares no fue adecuada. El análisis de partes blandas se realizó únicamente en base a disecciones de 1 - 5 ejemplares adultos, según el material disponible. Un total de 12 especies no pudieron ser determinadas a nivel específico. La mayoría constituyen componentes minoritarios de la fauna estudiada; ocho de estas especies solo estuvieron presentes en una o dos muestras, y cuatro están representadas por menos de 5 ejemplares. Esto último dificultó la identificación en algunos casos, al no ser posible examinar otras valvas o confeccionar nuevos preparados para el estudio de estructuras no observadas claramente en el material disponible. En otros casos, se consideró que los individuos estudiados pertenecen a taxones nuevos para la ciencia. Dos de ellos presentaron un número suficiente de ocurrencias como para ser incluidos en el conjunto de calibración; uno es

una especie del género *Ilyocypris*, provisoriamente denominada “*Ilyocypris A*” a efectos de la presente contribución, mientras que el otro representaría un género nuevo y especie nueva dentro de la subfamilia Eucypridinae, identificada como “Sp 6” en este trabajo.

Entre el material estudiado se cuentan algunos ejemplares adecuadamente preservados de algunas de las especies descritas por Cusminsky y Whatley (1996; Cusminsky et al., 2005). En particular, el análisis de las partes blandas de *Eucypris cecryphalium*, *E. virgata* y *Kapcypridopsis megapodus* llevó a la conclusión de que dichas especies no pertenecen a esos géneros (ver Discusión). Sin embargo, dado que estas especies constituyen entidades taxonómicas reconocibles, y en vista del objetivo de la investigación de utilizar a los ostrácodos patagónicos como proxies de variables hidroquímicas, dichos nombres continúan utilizándose de forma provisoria en la presente tesis.

4.3. Rol de variables hidroquímicas en la distribución de ostrácodos continentales patagónicos

El análisis gráfico de las preferencias de las especies seleccionadas de ostrácodos en relación al campo hidroquímico definido por $\log(\text{TDS})$ vs $\ln(\text{Alc./Ca})$ muestra claras diferencias entre ellas (Fig. 19). *Eucypris virgata* se destaca por presentar el rango más amplio de salinidad de las aguas huésped entre las especies evaluadas. Las restantes cinco muestran preferencias más acotadas, mayormente dentro de los rangos limnético y oligohalino; en particular, *Penthesilenula incae* fue hallada exclusivamente en aguas muy diluídas (dentro del rango limnético). Por su parte, *Limnocythere rionegroensis* se distingue por estar presente únicamente en aguas de conductividad mayor a 3500

$\mu\text{S/cm}$, mayormente en el rango mesohalino. Asimismo, es la única especie entre las estudiadas ausente en aguas dominadas por carbonatos de calcio y/o magnesio.

Estas diferencias son estadísticamente significativas, de acuerdo a las pruebas no paramétricas aplicadas. A nivel del conjunto, hay evidencias de que las medianas para ambos parámetros hidroquímicos difieren significativamente entre las especies estudiadas (Kruskal-Wallis: $H = 25.2$, $p = 0.0001$ en los dos casos). En particular, la mayor parte de esta tendencia puede atribuirse a la marcada preferencia de *L. rionegroensis* por aguas salinas dominadas por sodio y cloruro o bicarbonato, características indicativas de enriquecimiento evaporativo (Mann-Whitney, $p < 0.05$ para las cinco comparaciones de a pares con respecto a cada variable).

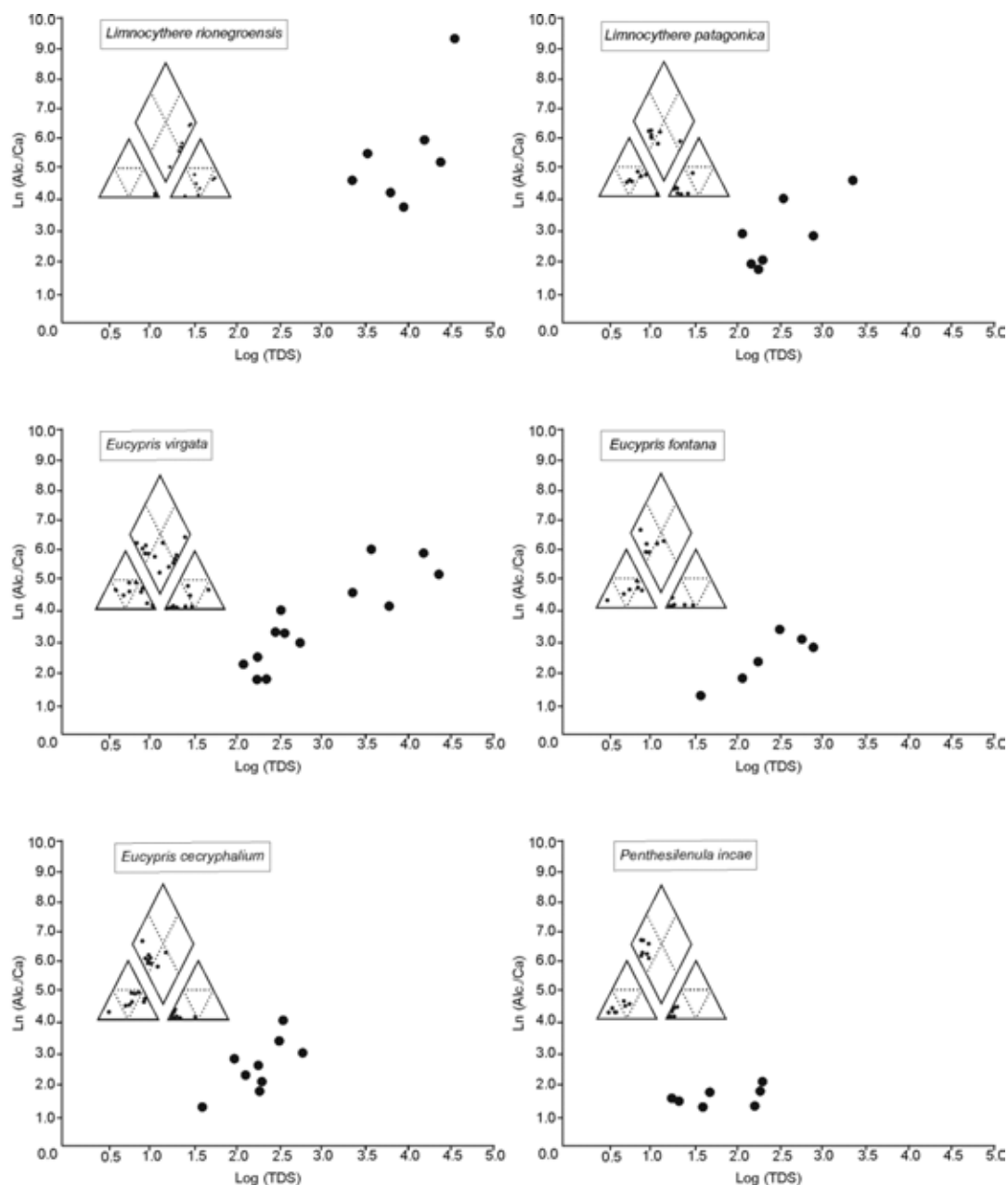


Figura 19. Caracterización de las ocurrencias registradas de especies seleccionadas de ostrácodos patagónicos en función de la concentración y composición de solutos de sus aguas huésped.

El DCA realizado sobre los parámetros hidroquímicos y coordenadas de los sitios muestreados indica que el gradiente subyacente abarcado con respecto a estos parámetros es amplio (longitud estimada: 5.4 unidades SD). De las variables analizadas, seis - $\log(\text{Na})$, $\log(\text{Cl})$, $\log(\text{SO}_4)$, $\log(\text{HCO}_3)$, $\log(\text{HCO}_3/\text{Ca})$ y $\log \text{TDS}$ - tienen efectos únicos estadísticamente significativos (Monte Carlo, 499 permutaciones, $p = 0.004$),

explicando entre 8% - 9.7% de la variabilidad en la distribución de los ostrácodos de los subconjuntos PIPA+PATO cuando se las selecciona como única variable explicatoria (Tabla 6).

Tabla 6. Variables explicatorias incluidas en el DCCA realizado (varianza total, estimada por la suma de autovalores: 4.1). Se informan el autovalor del primer eje canónico (λ_1), el porcentaje explicado en la variabilidad de la distribución de las especies al tomar cada variable como única explicatoria y el valor p asociado a dicho poder explicatorio, evaluado por Test de Monte Carlo con 499 permutaciones.

Variable	λ_1	% var.	p
		Explicada	
Log(Ca)	0.132	2	0.92
Log(Na)	0.634	9.7	0.004
Log(K)	0.355	5.3	0.16
Log(Mg)	0.368	5.5	0.009
Log(Cl)	0.603	9.0	0.004
Log(SO4)	0.588	8.8	0.004
Log(HCO3)	0.551	8.2	0.004
Log(HCO3/Ca)	0.531	8	0.004
Ca/pH	0.115	2.3	0.9
pH	0.378	5.6	0.08
Altitud	0.196	2.9	0.76
Latitud	0.279	4.2	0.51

Longitud	0.320	4.8	0.23
log TDS	0.615	9.5	0.004

El conjunto de calibración inicial – compilado a partir de los cuatro subconjuntos considerados - de 37 muestras, incluyendo 13 especies y la salinidad estimada mediante la conductividad medida a campo (transformada según lo descrito en el Apartado 4.3.5), fue analizado mediante un CCA con una única variable explicatoria. En base a los resultados (no presentados), se excluyeron las dos únicas muestras compuestas mayoritaria o exclusivamente por *Potamocypris villosa*, por constituir observaciones influyentes y a su vez aportar bajo poder predictivo a funciones de transferencia estimadas por WA y métodos relacionados, debido al muy bajo número de observaciones de la especie. El ordenamiento del conjunto resultante (12 especies en 35 muestras) indica que la variable transformada estimadora de salinidad explica 9.2% de la variabilidad en la distribución observada de los ostrácodos (Fig. 20), y que dicho poder explicatorio tiene significación estadística (Test de Monte Carlo, 499 permutaciones, $p = 0.004$).

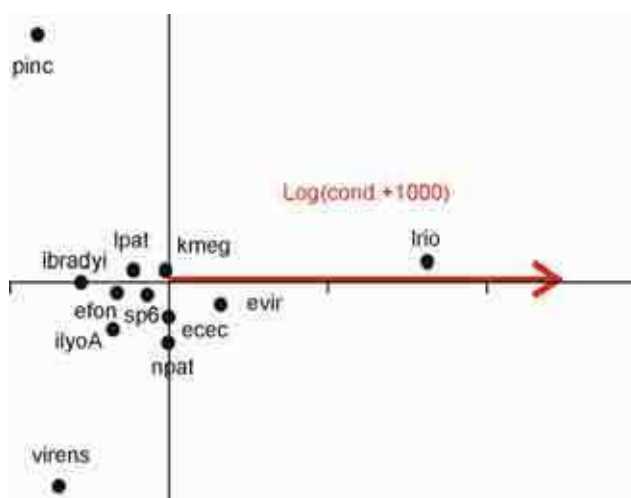


Figura 20. Primer y segundo ejes del CCA realizado sobre el conjunto de 35 muestras seleccionadas para el conjunto de calibración, con la variable estimadora de salinidad como única variable explicatoria. Nótese que, como consecuencia, solo el primer eje es canónico. Códigos de las especies: lrio = *L. rionegroensis*; lpat = *L. patagonica*; kmeg = *K. megapodus*; virens = *Eucypris virens*; ece = *E. crecyphalium*; evir = *E. virgata*; efon = *E. fontana*; npat = *Newnhamia patagonica*; pinc = *P. incae*; ibradyi = *Ilyocypris bradyi*; llyoA = *Ilyocypris* A.

4.4. Funciones de transferencia

El conjunto de calibración de 35 muestras compilado fue utilizado para la estimación de una función de transferencia (TF1) para la reconstrucción de la salinidad (medida como el logaritmo de la conductividad, con un corrimiento de escala de 1,000 unidades) por WA-PLS. El primer modelo obtenido (resultados no mostrados) presentó un error relativamente alto, debido principalmente a la desviación entre los valores observados y los estimados (residuales) de dos muestras del subconjunto PATO (muestras 21.1.98.3 y 18.1.98.1). Las mismas fueron excluidas como outliers y se repitió el mismo análisis en base a las 33 muestras restantes, lográndose una considerable reducción del error cuadrado medio de predicción. El conjunto de calibración final incluyó 18 muestras de sitios con salinidad en el rango limnético, 13 muestras de sitios oligohalinos y 2 muestras de sitios mesohalinos.

Asimismo, se modelaron otras TF por WA-PLS para la reconstrucción de variaciones en parámetros hidroquímicos $-\log(\text{Na})$, $\log(\text{Cl})$ y $\log(\text{HCO}_3/\text{Ca})$; denominadas TF2, TF3 y TF4 respectivamente- que presentan una influencia significativa sobre la distribución observada de ostrácodos patagónicos, en base al número más reducido de muestras para las cuales se dispone de esta información (Tabla 7).

Tabla 7. Tamaño, cantidad de especies y rango de la variable considerada para el conjunto de calibración de las cuatro funciones de transferencia elaboradas.

Función	n	# de sp	Rango
TF1	33	12	3.02 – 4.58
TF2	18	8	0.54 – 3.94
TF3	18	8	0.26 – 3.91
TF4	18	8	0.66 – 2.64

Las TF obtenidas presentan errores que representan entre el 16.5% y el 34% del rango muestreado y correlaciones entre los valores estimados y los observados (r^2) entre 0.44 y 0.73 (Tabla 8). El RMSEP de la TF1 de un componente, la función de transferencia seleccionada para efectuar reconstrucciones de salinidad, fue de 0.26, con un sesgo máximo de 0.47. Para las cuatro variables, los modelos de TF de mejor performance fueron los de un componente.

Tabla 8. Resumen de parámetros y performance de funciones de transferencia en base a ostrácodos patagónicos. El sesgo máximo y el RMSEP se informan como porcentaje del rango muestreado, a fin de estandarizar sus valores y facilitar la comparación con otras TF. La TF elegida para las reconstrucciones de salinidad en base a registros de ostrácodos holocenos está resaltada en gris.

Función	WA-PLS	r^2	Sesgo máx. (%)	RMSEP (%)
TF1 Log(cond+1000)	Componente 1	0.72	30	16.5
	Componente 2	0.72	30	18.6
	Componente 3	0.72	31	19.5
TF2	Componente 1	0.72	23	22

Log(Na)	Componente 2	0.73	22	34
	Componente 3	0.73	22	55
TF3 Log(Cl)	Componente 1	0.67	29	25
	Componente 2	0.68	30	30
	Componente 3	0.68	31	43
TF4 Log(HCO ₃ /Ca)	Componente 1	0.44	34	34
	Componente 2	0.50	35	40
	Componente 3	0.52	32	50

El análisis de los residuos de la TF1 (modelo de 1 componente), la de mejor performance –en términos de menor error y máximo coeficiente de determinación– muestra mayor desviación con respecto a lo esperado para los valores de conductividad transformada más altos (Figura 21).

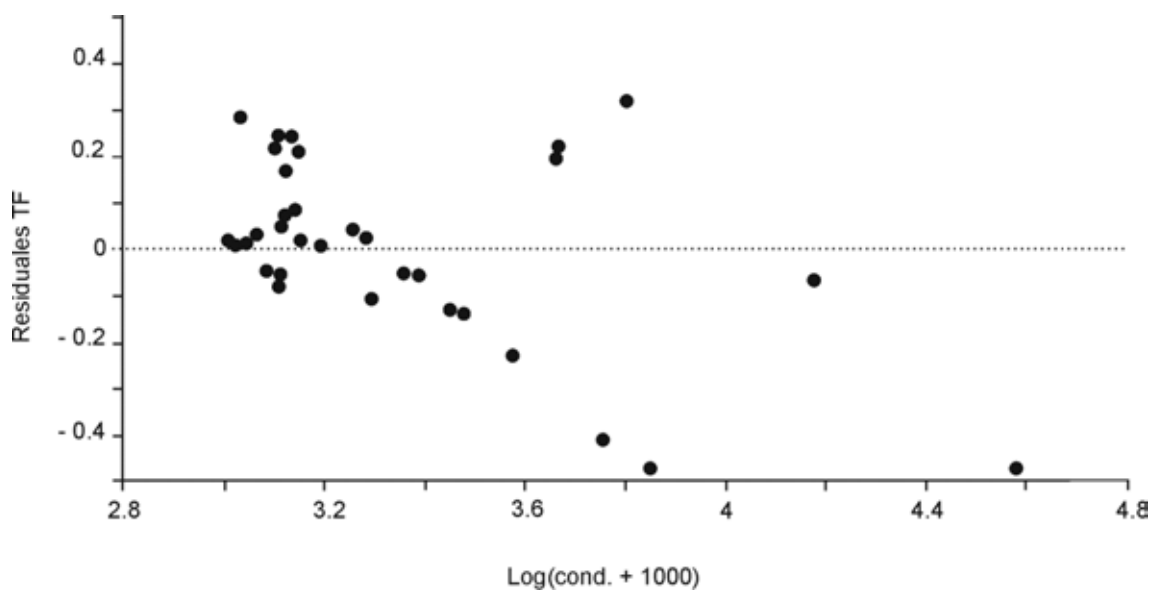


Figura 21. Residuales (valor esperado – valor observado de la variable) de la TF para reconstrucción de la salinidad por WA-PLS en función de los valores observados.

4.5. Testigos sedimentarios

4.5.1. Laguna Cháltel¹³

Ohlendorf et al. (2014) proponen que las variaciones observadas en la litología y las propiedades físicas y geoquímicas de los sedimentos extraídos del centro de la cuenca (testigos CHA-04/2 y CHA-04/4) reflejan cambios en la hidrología de la laguna relacionados a variaciones en el nivel del agua. Dichos autores postulan cuatro fases en el desarrollo del lago para el período estudiado, cuyo registro sedimentario se corresponde con las cuatro unidades litológicas que se reconocen en ambos testigos (ver Fig. 22). Además de ostrácodos, durante dicha investigación se analizaron otros dos bioproxies: diatomeas, las cuales estuvieron presentes únicamente en la mitad superior del testigo, y quironómidos, los cuales fueron hallados en algunas muestras a lo largo del testigo. Para la presente contribución, se describen brevemente las unidades definidas por Ohlendorf et al. (2014) y se menciona el tipo de cuerpo de agua inferido para cada fase en función de los proxies analizados, a fin de comparar estos resultados con las inferencias realizadas en base a ostrácodos.

¹³ Parte de los resultados aquí presentados están incluidos en el siguiente trabajo: Ohlendorf, C.; Fey, M.; Massaferrero, J.; Haberzettl, T.; Laprida, C.; Lücke, A.; Maidana, N.; Mayr, C.; Oehlerich, M.; Ramón Mercáu, J.; Wille, M.; Corbella, H.; St-Onge, G.; Schäbitz, F. y Zolitschka, B. 2014. Late Holocene hydrological history inferred from the sediments of Laguna Cháltel (southeastern Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 411: 229-248

4.5.1.1. *Descripciones sedimentológicas*

Centro de cuenca

En primer lugar, se describen las unidades litológicas de los testigos de centro de cuenca y los estados propuestos para el lago (Fig. 22). La Zona A (51.5 – 58 cm) consiste de limos arenosos amarillentos, marrones rojizos y marrones claros laminados. Hacia el techo de esta unidad (51.5 – 52 cm) se encuentra una capa amarilla amarronada clara de gran dureza compuesta por granos de arena cementados por una matriz carbonácea. Los valores registrados de los proxies inorgánicos en esta unidad litológica son congruentes con un lago poco profundo y efímero, que posiblemente haya sufrido algunos eventos de desecación durante este período, siendo el más importante el que habría dado origen a la distintiva lámina que marca el límite superior de la unidad.

La Zona B (26 – 51.5 cm) está caracterizada por sedimentos limoarenosos de color gris amarronado levemente laminados, con ocurrencia esporádica de ooides de carbonato. Se propone que estos sedimentos fueron depositados en condiciones en que el lago estuvo sometido a un régimen hídrico algo más favorable, volviéndose un cuerpo de agua somero.

Entre los 9.5 cm y 26 cm se define la Zona C, la cual consiste en limos marrones grisáceos laminados, con presencia de numerosos cristales de carbonato y granos de arena. Los autores citados postulan que durante el período de depositación de estos sedimentos el lago se volvió más profundo.

Por último, se define la Zona D entre los 9.5 cm y el techo del testigo, comprendiendo sedimentos limo-arenosos laminados de color marrón grisáceo, rojizo

hacia el techo, e incluyendo algunos cristales carbonáticos. Esta sección reflejaría el establecimiento de un cuerpo de agua profundo, de carácter permanente.

Registro litoral

Por su parte, el registro sedimentario del testigo litoral CHA-04/5 presenta al menos una discontinuidad. Entre la base y los 72 cm de profundidad, los sedimentos son de color marrón rojizo a gris oscuro y presentan laminación. A los 72 cm se observa una discordancia, por sobre la cual se advierte un claro cambio en la sedimentación. Los sedimentos entre este punto y el techo presentan laminación en algunos intervalos, así como presencia de cristales carbonáticos, particularmente entre los 25 y 60 cm de profundidad aproximadamente.

4.5.1.2. Cronología

El modelo de edades elaborado para el perfil CHA-04/4 está basado en 9 dataciones radiocarbónicas, sin inversiones cronológicas. La edad basal de dicho testigo es de 4620 cal BP. Las tasas de sedimentación calculadas son muy bajas, entre 0.1 y 0,54 mm/año. Este modelo de edades fue extrapolado al testigo CHA-04/2 por comparación visual de las curvas de κ másica y contenido de titanio de ambos testigos; en particular, se postulan las equivalencias de seis picos de Ti en los respectivos perfiles. Asimismo, se utilizó la lámina carbonática hacia la base de ambos testigos como horizonte marcador.

Para el testigo CHA-04/5 se realizaron tres dataciones radiocarbónicas sobre el sedimento, en la base del testigo (101 – 102 cm), en el límite superior de la sección laminada (72.5 – 73.5 cm) y sobre la discordancia (67 – 68 cm). La edad media calibrada

de la base del testigo fue de 3955 cal. BP y la edad al tope de la sección laminada fue de 3530 cal. BP. Sin embargo, los sedimentos sobre la discordancia resultaron ser más antiguos que los subyacentes, con una edad media calibrada de 3850 cal. BP; debido a que los sedimentos de la parte inferior del testigo no presentan evidencias de discontinuidad, se asumió que el material sobre la discordancia fue retrabajado (Michael Fey, com. pers.).

4.5.1.3. Bioestratigrafía de ostrácodos

En los dos testigos del centro de la cuenca, se encontraron ostrácodos en prácticamente toda la columna sedimentaria, con abundancias entre 4 y 600 valvas por g de sediment seco. El registro de ostrácodos del testigo litoral CHA-04/5 fue más fragmentario, ya que se encontraron restos de ostrácodos en los dos tercios superiores de la columna sedimentaria, de modo discontinuo en el tercio superior; los sedimentos subyacentes a la discontinuidad observada a los 72 cm de profundidad resultaron estériles. La especie dominante en los tres ensambles fue *Limnocythere rionegroensis*; las restantes especies registradas fueron *L. patagonica*, *Kapcyridopsis megapodus*, *Eucypris virgata*, *E. fontana*, *E. cecryphalium* y la especie Sp 6.

La zonación en base a ostrácodos del perfil CHA-04/4 realizada por el método de partición optima y su posterior comparación con un modelo nulo generado por el método de la vara partida permite distinguir dos zonas estadísticamente significativas en el mismo. La Zona A_O (O por Ostracoda, para distinguir de las zonas litológicas) abarca desde la base del testigo hasta los 9.5 cm de profundidad, y está caracterizada por una marcada dominancia de *L. rionegroensis* (Fig. 22). La Zona B_O, que va de los 9.5 cm al

techo, está definida por el reemplazo de esta especie por un ensamble compuesto casi exclusivamente por *L. patagonica* y *K. megapodus* en abundancias similares.

Por su parte, la zonación en base a los tres bioproxies sobre el registro sedimentario del centro de la cuenca permitió distinguir cuatro zonas estadísticamente significativas en la secuencia (Fig. 23): Zona D_B (B por Bioproxies) (de 4570 a 4015 cal. BP), Zona C_B (entre 4015 y 3185 cal. BP), Zona B_B (de 3185 a 1630 cal. BP) y Zona A_B (de 1630 cal. BP al techo).

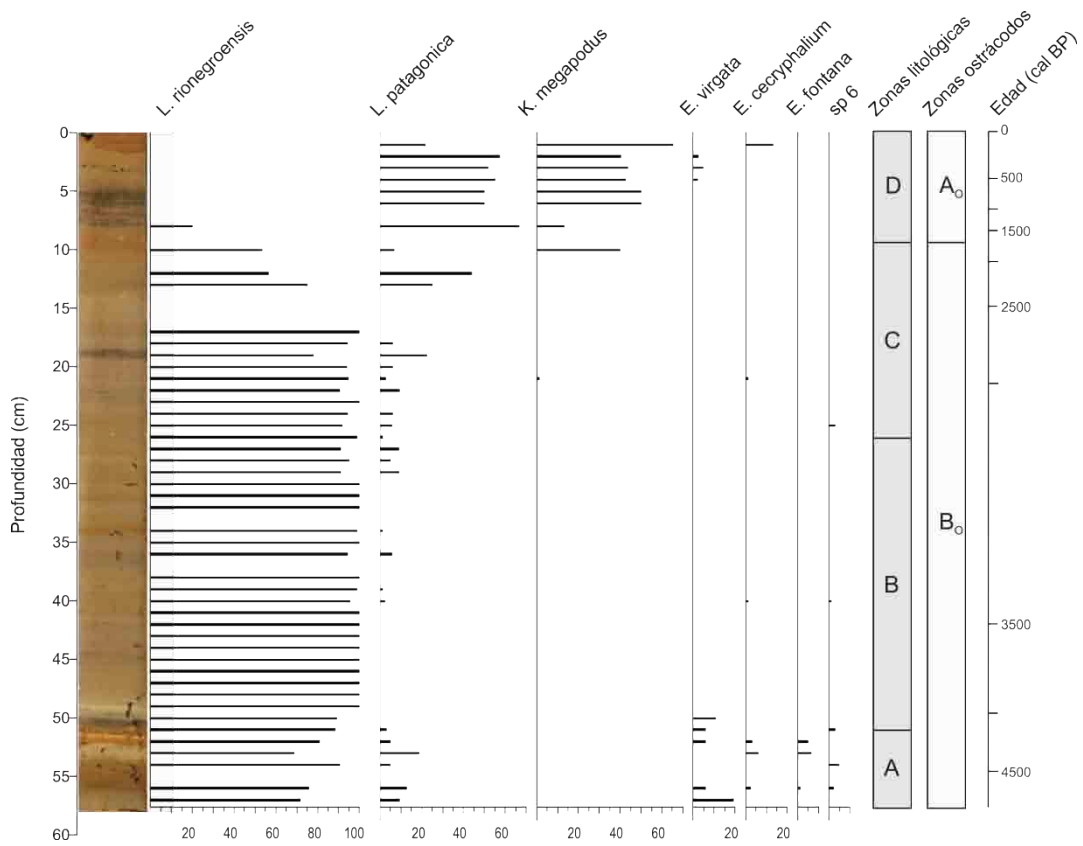


Figura 22. Litología y especies de ostrácodos (abundancia relativa, %) del testigo CHA-04/4.

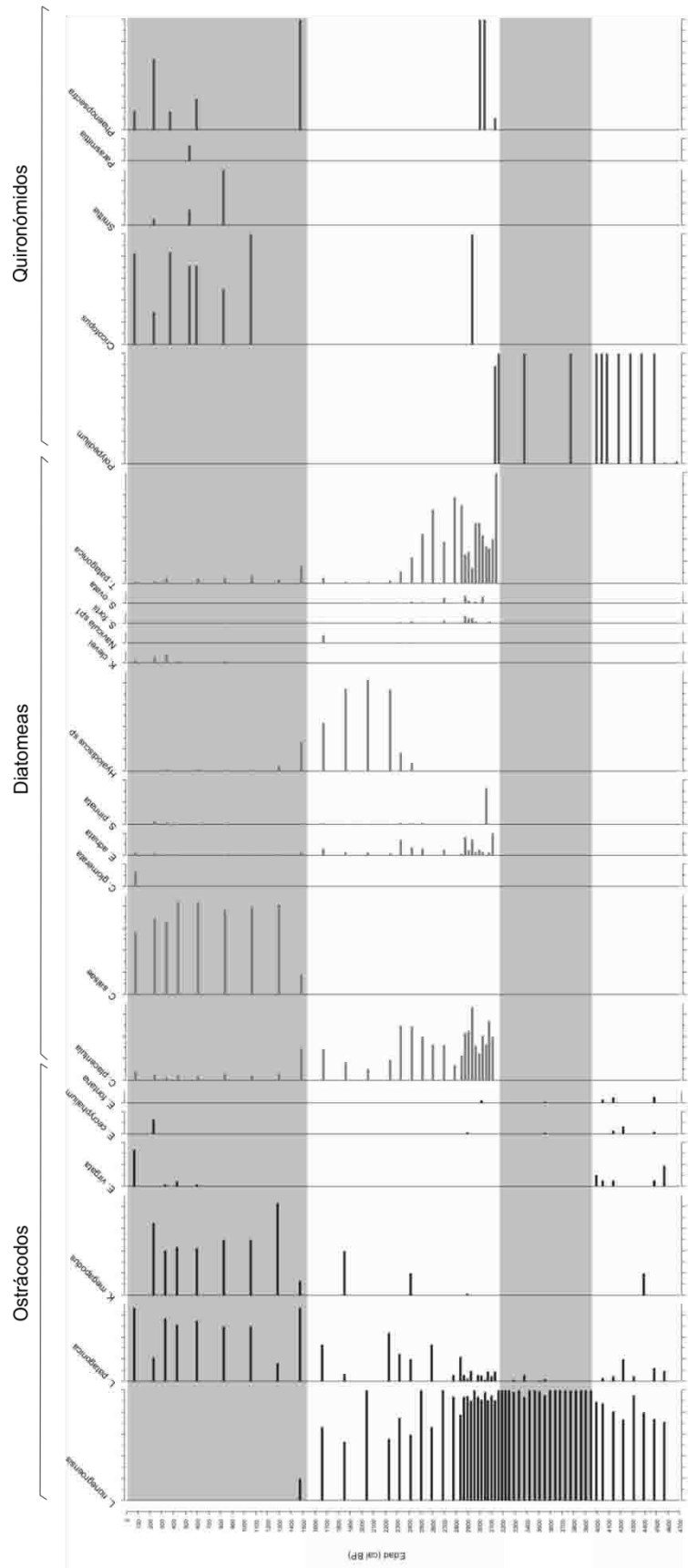


Figura 22. Bioproxies –ostrácodos, diatomeas y quironómidos– del testigo CHA-04/2. Las zonas sombreadas corresponden a las zonas estadísticamente significativas.

El primer eje de los respectivos DCA efectuados sobre los ensambles de los testigos CHA-04/2 y CHA-04/4 resumió aproximadamente el 70% de la variabilidad entre las muestras en ambos casos ($\lambda_1^{\text{CHA-04/2}} = 0.69$; $\lambda_1^{\text{CHA-04/4}} = 0.70$). La comparación de las variaciones en los ensambles de cada testigo en base a los puntajes de los respectivos ejes permitió relacionar ambos perfiles postulando la correspondencia en 16 puntos (Fig. 24).

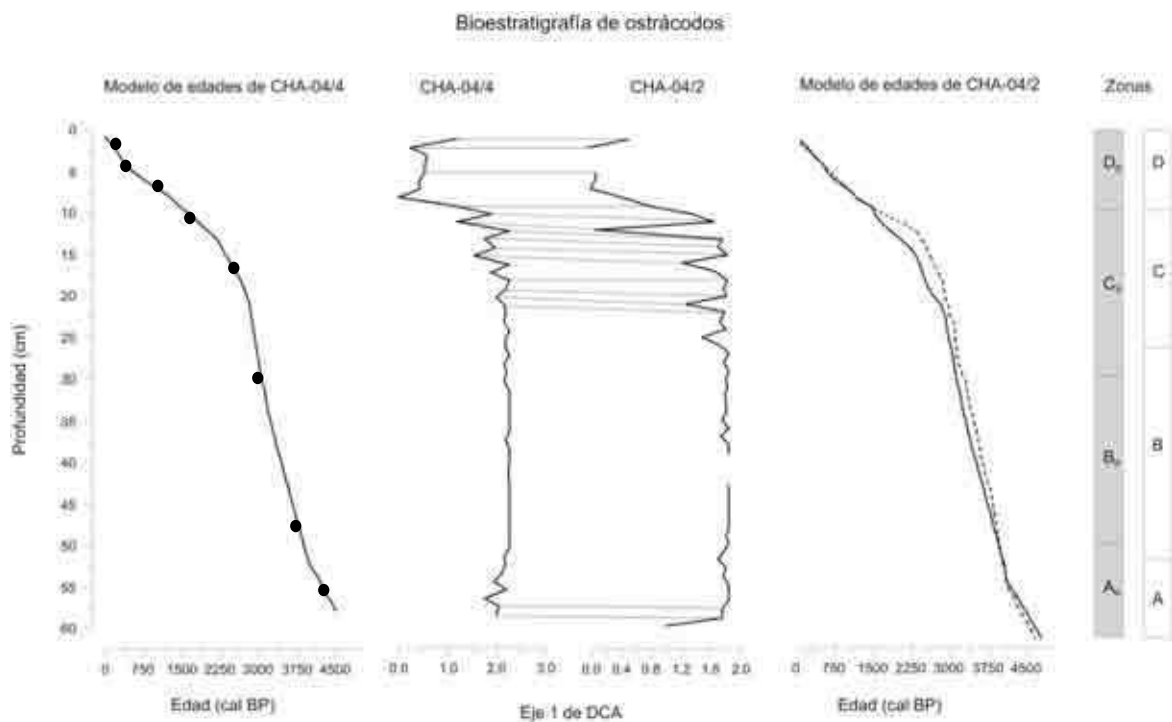


Figura 24. Izquierda: modelo de edades propuesto para el testigo CHA-04/4. Los puntos corresponden a las dataciones radiocarbónicas efectuadas. Centro, izquierda: correlación entre CHA-04/4 y CHA-04/2 en función de sus respectivos ensambles de ostrácodos, cuyas variaciones son resumidas según el primer eje de ordenamientos efectuados por DCA. Los puntos considerados equivalentes están conectados por líneas. Centro, derecha: extrapolación del modelo de edades a CHA-04/2 según la correlación de ostrácodos (línea continua) y según la correlación propuesta por Olhendorf et al. (2014) en base a la litología y picos de Ti (línea punteada). Derecha: en gris, zonación de ambos perfiles definida según los bioproxies estudiados (ver texto); en blanco, unidades sedimentarias descritas por Olhendorf et al. (2014).

Por su parte, la zonación del perfil CHA-04/5 permitió definir cuatro zonas estadísticamente significativas (Fig. 25). La Zona A comprende la parte estéril del testigo entre la base y los 70.5 cm. La Zona B abarca entre los 70.5 cm y 37.5 cm y está caracterizada por la marcada dominancia de *L. rionegroensis*, con *E. cecryphalium*, *L. patagonica*, *E. virgata* y Sp 6 como acompañantes. Entre los 37.5 cm y los 20 cm de profundidad solo se hallaron unas pocas valvas (menos de 5 por muestra, en aquellas que registraron alguna ocurrencia), por lo cual este segmento del testigo se consideró efectivamente estéril, constituyendo la Zona C. Por último, la Zona D abarca las muestras entre los 20 cm de profundidad y el techo del testigo, cuyos ensambles están constituidos mayormente por *L. patagonica*, *E. cecryphalium* y *K. megapodus* en proporciones variables, con *E. virgata* y sp 6 como especies acompañantes.

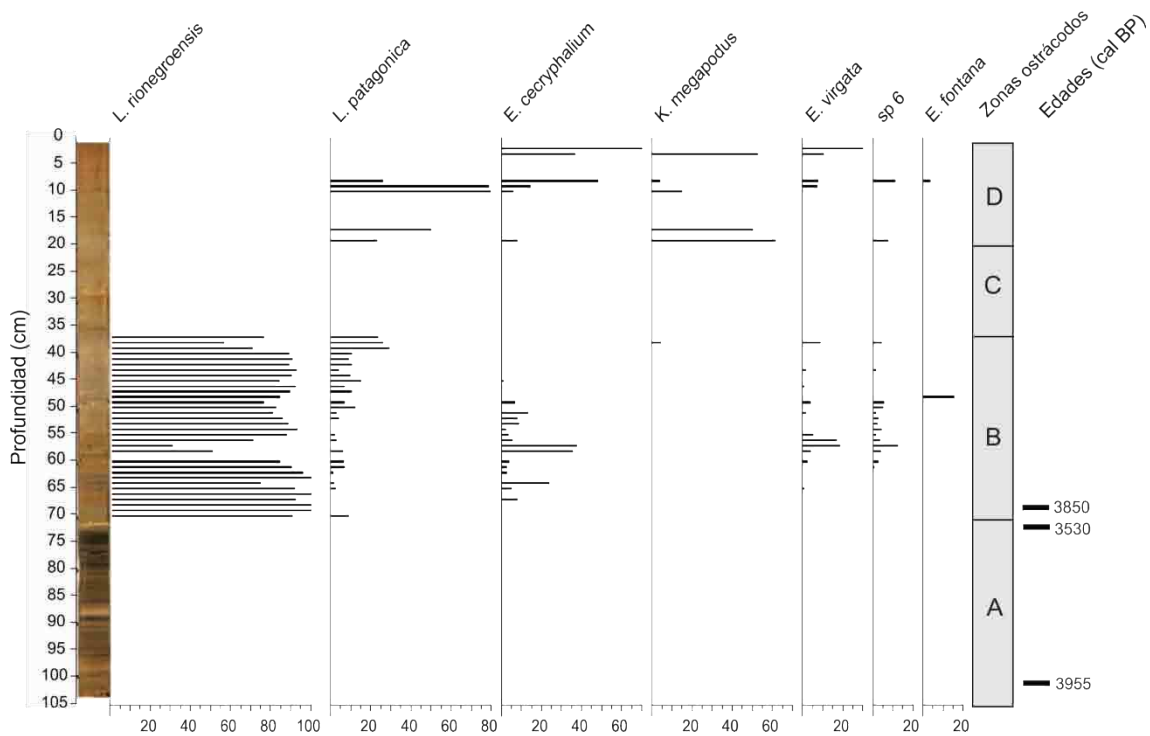


Figura 25. Litología, composición porcentual de los ensambles de ostrácodos y zonas definidas en base a ostrácodos del testigo CHA-04/5.

4.5.1.4. *Reconstrucciones paleohidroquímicas*

Se aplicó la función de transferencia desarrollada para la reconstrucción de la salinidad a los perfiles de ostrácodos obtenidos a partir de los testigos CHA-04/4 y CHA-04/5. Asimismo, se infirieron los iones dominantes en el período considerado en base a las preferencias hidroquímicas de las especies presentes.

La reconstrucción realizada en base al registro del centro de cuenca (CHA-04/4) sugiere que la salinidad de la laguna estuvo en el rango mesohalino durante la mayor parte del período considerado, con un valor promedio en torno de 11,000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ entre los 58 y 13.5 cm de profundidad, correspondiente al lapso entre 4570 y 2320 cal. BP aproximadamente. Durante este lapso, la hidroquímica de las aguas habría estado dominada por Na y Cl, indicando condiciones de enriquecimiento evaporativo por déficit hídrico (Fig. 26). A partir de los 13.5 cm y hasta el techo del testigo, correspondiente al lapso entre 2320 cal. BP y la actualidad, la salinidad reconstruida se encontró en el rango oligohalino, con un valor promedio de 1,900 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Junto con el descenso en la salinidad, se habría verificado un cambio en la composición iónica acorde con un balance hídrico más favorable, con HCO_3 como el anión dominante y con codominancia entre los cationes principales.

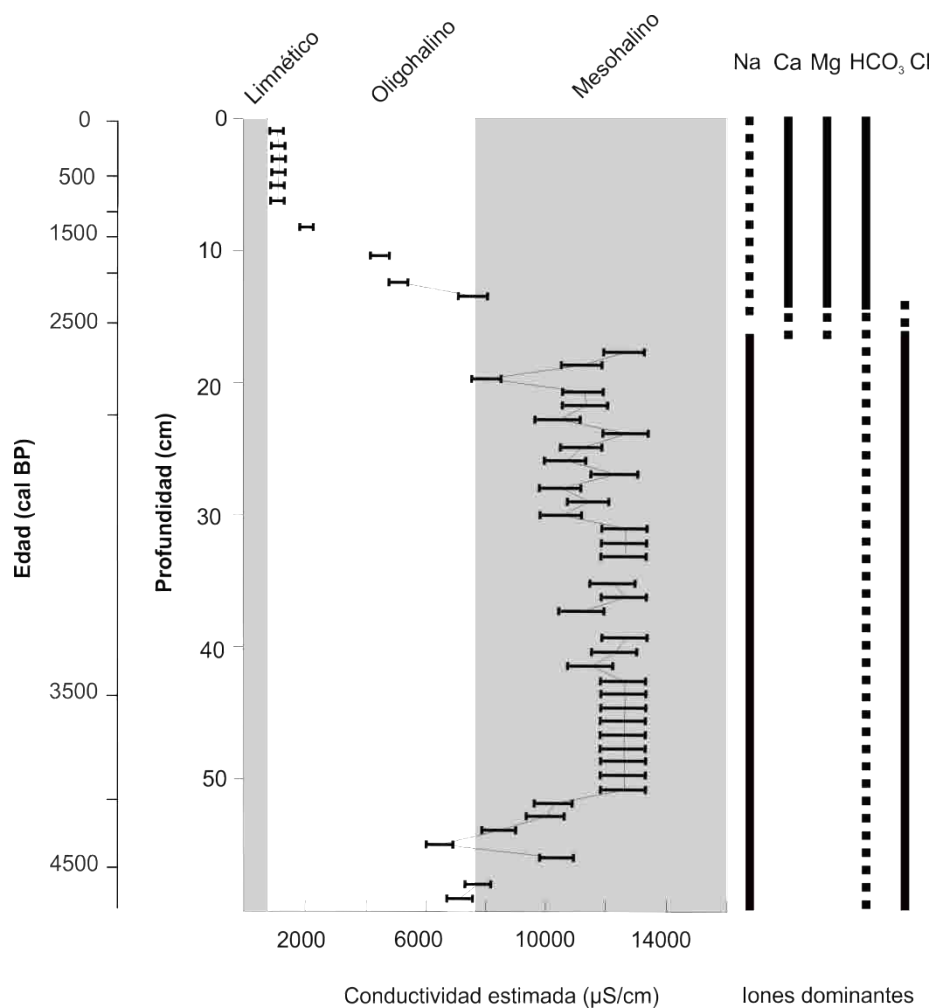


Figura 26. Reconstrucción de la hidroquímica (salinidad y especies iónicas dominantes) de la laguna Chátel en base al registro de ostrácodos del centro de la cuenca (testigo CHA-04/4). Las líneas enteras indican las especies iónicas presentes en mayor proporción, y las punteadas las especies codominantes.

La reconstrucción de la hidroquímica efectuada en base al registro litoral del testigo CHA-04/5 (Fig. 27) revela, a pesar de su discontinuidad, una tendencia similar a la observada para el registro de centro de cuenca, con valores acordes a condiciones de deficit hídrico en la sección inferior del perfil y valores indicadores de balance hídrico positivo en la sección superior.

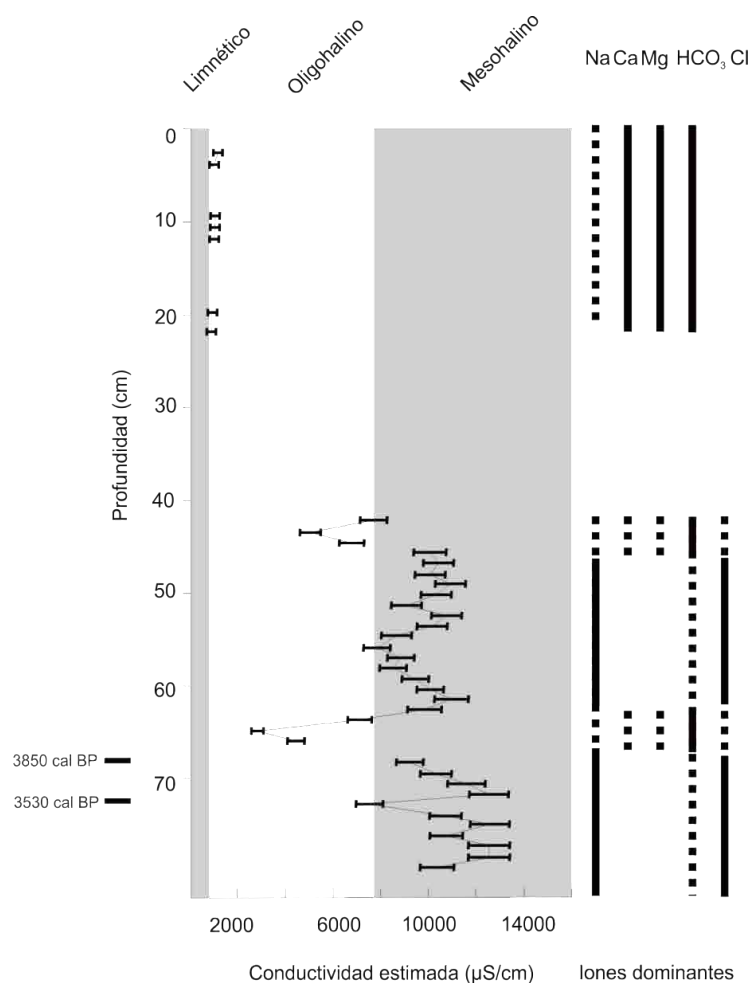


Figura 27. Reconstrucción de la hidroquímica (salinidad y especies iónicas dominantes) de la laguna Cháhtel en base al registro litoral de ostrácodos (testigo CHA-04/5). Las líneas enteras indican las especies iónicas presentes en mayor proporción, y las punteadas las especies codominantes.

4.5.2. Laguna San Ignacio

4.5.2.1. *Parámetros magnéticos*

El testigo LIGN muestra patrones de oscilación en κ másica que sugieren variaciones en el contenido, naturaleza y/o concentración de los minerales magnéticos presentes (Fig. 28). Las diferencias observadas en los valores medidos

a baja y alta frecuencia indican la presencia de cristales superparamagnéticos de tamaño $\leq 0.03 \mu\text{m}$; este tamaño de dominio está asociado a la formación de minerales ferrimagnéticos secundarios, es decir, derivados de procesos tales como metabolismo bacteriano.

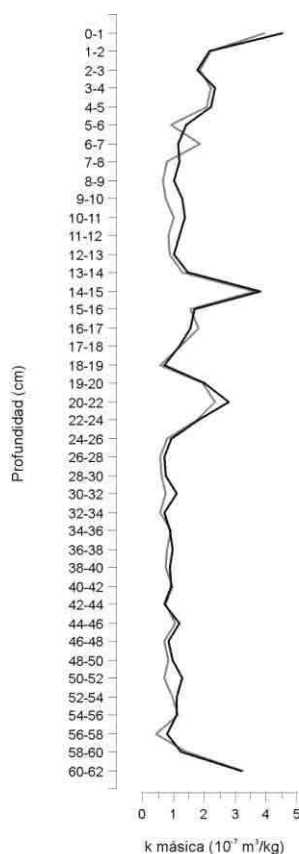


Figura 28. Susceptibilidad magnética másica a baja (línea gris) y alta (línea negra) frecuencia del testigo sedimentario LIGN.

4.5.2.2. Cronología

La concentración de Pb210 en los primeros 20 cm del testigo resultó ser muy baja en relación a los valores típicos para sedimentos lacustres. Esto es indicativo de “dilución” de la señal por aportes sedimentarios elevados en relación al aporte de Pb210. Debido a esto, solo se pudieron realizar dataciones para las cinco primeras muestras; la edad estimada para los 6.5 cm de profundidad – correspondiente a la

quinta muestra datada – es 1910 DC. Adicionalmente, como la concentración de plomo no declina con la profundidad de acuerdo a un modelo exponencial, hay indicios que la tasa de sedimentación no es constante para la sección analizada, consistente en los primeros 20 cm del testigo.

4.5.2.3. *Bioestratigrafía de ostrácodos e inferencias paleohidroquímicas*

Se encontraron restos de ostrácodos en 13 de las 25 muestras analizadas, correspondientes a los primeros 30 cm del testigo; casi todas las muestras estériles se concentran entre los 5 y 13 cm de profundidad. El número de valvas varió entre 11 y 436 por g de sedimento, todas pertenecientes a *Limnocythere rionegroensis*. Debido al carácter monoespecífico de todos los ensambles analizados, no se aplicó la función de transferencia para reconstrucción de salinidad. La total ausencia de otras especies de sugiere que las condiciones prevalecientes durante el período estudiado estuvieron en el extremo superior del rango de tolerancia conocido para *L. rionegroensis*, con salinidades en el rango mesohalino o polihalino e hidroquímica dominada por Na y Cl.

4.5.3. Laguna Huergo

4.5.3.1. *Descripción sedimentológica*

Considerado en su conjunto, los sedimentos del testigo LUER van de arcilla limo-arenosa a arena media, con presencia de abundantes bioclastos en la mitad superior del testigo y ocasionales restos macroscópicos de macrófitas; en todas las

muestras se observaron oogonios de carofitas. Se postulan cuatro zonas de diferente granulometría, las cuales se nombran con letras sucesivas de base a techo (Fig. 29).

La Zona D abarca entre el techo y 8 cm de profundidad. Consiste de arcilla arenosa (color: 5Y5/2) con presencia de valvas de ostrácodos, fragmentos de bivalvos y gastrópodos. Alrededor de los 7.5 cm hay una discontinuidad, dada por un cambio abrupto en el tamaño de clastos que marca el límite con la siguiente unidad sedimentaria.

La Zona C comprende los sedimentos entre 8 – 20 cm de profundidad, los cuales constan de arena media (color: Gley 14/10Y) con numerosos bioclastos (bivalvos, gastrópodos y ostrácodos), tanto enteros como fragmentados. Entre 8 y 16 cm se observan varios bioclastos con coloración gris oscura a negra. Los restos biogénicos son particularmente abundantes entre 16 y 20 cm de profundidad aproximadamente, donde ocupan mayor volumen que los clastos inorgánicos.

Entre los 20 y 23 cm se define la Zona B, consistente de arcilla arenosa (color: 5Y4/2), con restos de bivalvos, gastrópodos, ostrácodos y fragmentos macroscópicos de macrófitas. Se observa un cambio bastante brusco de tamaño de grano a los 23 cm de profundidad, en el límite con la unidad subyacente.

Por último, se define la Zona A entre 23 cm y 41 cm, consistente de sedimentos en el rango de arena fina a media (color: Gley 13/N), con escasos fragmentos microscópicos de bioclastos. A los 28.5 cm y 32 cm de profundidad aproximadamente se distinguen delgadas bandas de color ligeramente más oscuro, de unos 3 mm de espesor.

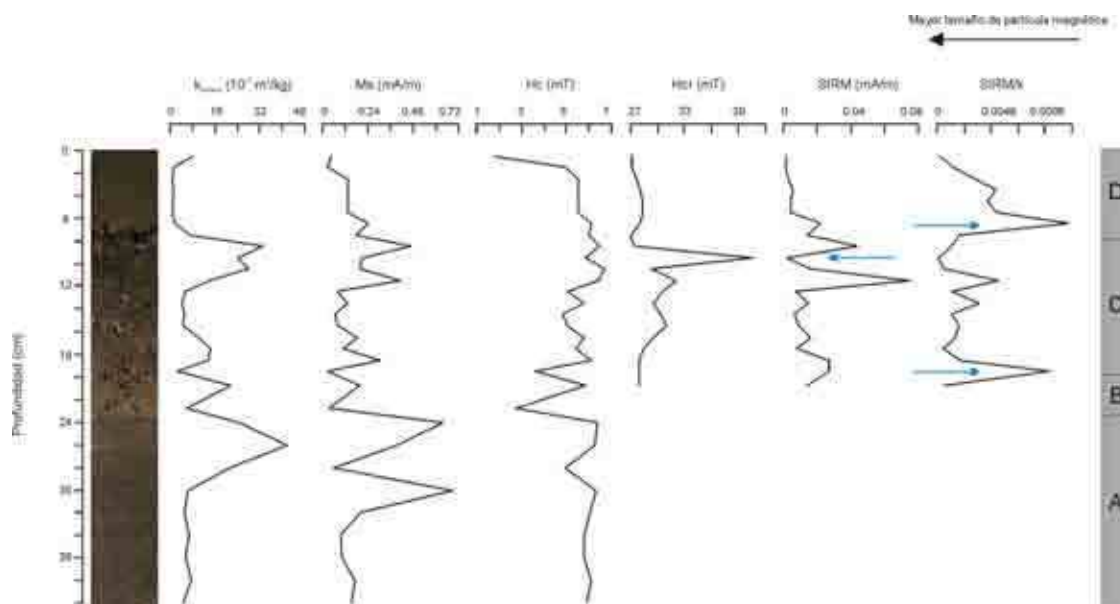


Figura 29. Litología y parámetros magnéticos medidos en el testigo LUER. A la derecha se muestran las zonas definidas según la litología.

4.5.3.2. Parámetros magnéticos

Los valores medidos de coercitividad (H_c) y coercitividad de la remanencia (H_{cr}), comprendidos entre 2 - 14 mT y 25 - 40 mT respectivamente, sugieren que el mineral magnético presente en el testigo es magnetita y/o titanomagnetita. No se registran en el perfil estudiado evidencias de presencia de sulfuros.

En cuanto a los parámetros extensivos (κ másica y magnetización de saturación M_s), presentan patrones de oscilación semejantes a lo largo del perfil (Fig. 29) que sugieren variaciones en el contenido, naturaleza y/o concentración de los minerales magnéticos presentes. Se aprecian dos secciones de marcado aumento en los valores de ambos parámetros simultáneamente, una en la parte superior del perfil y otra en el tercio inferior. El pico en κ másica y M_s está relacionado con un notorio descenso en el tamaño de partícula sedimentaria, en el límite entre las Zonas C y D. Por su parte, el incremento en estos parámetros en la

parte inferior del perfil no está asociado a cambios en el tamaño de clasto en ese sector, por lo cual puede ser atribuible a un aumento en la concentración de minerales magnéticos. Es de notar que estas oscilaciones no guardan relación con variaciones sustantivas de la coercitividad, la cual, al igual que la coercitividad de la remanencia, se mantienen estables - en sentido amplio - a lo largo del perfil.

En cuanto a los ensayos de magnetización remanente isotérmica (IRM) y de campo inverso, las mediciones efectuadas en la base del perfil arrojaron resultados incompatibles con los obtenidos por la rutina de histéresis, en virtud de lo cual fueron descartados para la presente contribución. Al presente, se desconoce la causa de esta anomalía. Dentro de los datos obtenidos para la sección superior del perfil, se destaca el pico decreciente en SIRM en torno a los 10 cm de profundidad, asociado a un pico creciente de Hcr; ello podría interpretarse como una lámina de menor tamaño de partícula magnética, dentro de la sección de mayor tamaño ya mencionada precedentemente, caracterizada por un aumento de κ másica y Ms. Asimismo, a través del cociente SIRM/ κ puede inferirse una disminución del tamaño de partícula magnética asociado a cambios en la sedimentación en dos puntos del perfil, los límites entre las Zonas B-C y C-D.

4.5.3.3. Cronología

La concentración de ^{210}Pb en el testigo Huergo resultó muy baja, de manera que no fue posible obtener estimaciones de edad para las muestras de profundidades mayores a 7 cm. En cuanto a las dos dataciones radiocarbónicas realizadas, una presenta inversión de edades atribuida a efecto reservorio, por lo que no fue calibrada ni incluida en la elaboración del modelo de edades, mientras que la otra indica una edad de 4189 cal BP para los 28 cm de profundidad (Tabla 9).

La edad extrapolada linealmente para la base del testigo (41 cm de profundidad) en base a esta datación es de ~6500 cal BP.

Tabla 9. Edades radiométricas determinadas para el testigo LUER; las establecidas en base al método de ^{210}Pb están expresadas en años calendario, las edades radiocarbónicas convencionales y calibradas en años BP.

Profundidad (cm)	<i>Edades radiométricas</i>		
	^{210}Pb (DC) / ^{14}C (BP)	Rango (2σ)	Punto medio
0-1	2010		
1-2	2006		
2-3	2000		
3-4	1989		
4-5	1978		
5-6	1962		
6-7	1909		
18-19	9086 ± 86		
27-29	5399 ± 66	4338 - 4040	4189

4.5.3.4. Bioestratigrafía de ostrácodos

Se encontraron ostrácodos en 13 muestras (más cuatro donde se recuperaron menos de cinco valvas), distribuidas en los primeros 27 cm del testigo (Fig. 30). Hay un total de siete especies presentes, siendo *Kapcypridopsis megapodus* y el taxón Sp 6 dominantes con respecto al ensamble total; las restantes especies presentes son *Eucypris virgata*, *Limnocythere patagonica*, *Penthesilenula incae*, *E. fontana* y *E.*

cecryphalium. La abundancia de individuos es relativamente baja, variando entre 10 y 60 ind/g de sedimento. Las muestras fértiles se concentran en la parte superior del testigo, fundamentalmente en las Zonas sedimentarias B y C. Los ensambles recuperados incluyen entre 3 y 6 especies, encontrándose los más diversos en la parte media del testigo.

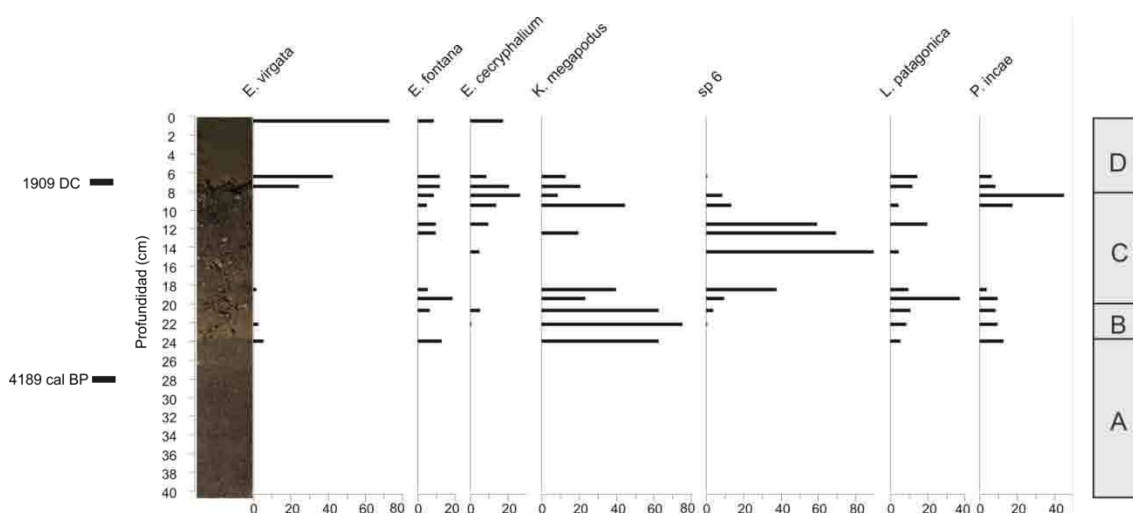


Figura 30. Abundancia relativa de las especies de ostrácodos encontradas en el testigo LUER.

4.5.3.5. Reconstrucciones paleohidroquímicas

La reconstrucción efectuada en base a los ostrácodos indica que la salinidad estuvo en el rango oligohalino durante la mayor parte del período para el cual se tiene registro, con un valor promedio de 950 $\mu\text{S}/\text{cm}$ aproximadamente (Fig. 31). El menor valor de salinidad reconstruido, que se encuentra dentro del rango limnético, se encuentra en el techo de la Zona C, precediendo al límite con la Zona B.

De las especies encontradas, cinco han podido ser caracterizadas desde el punto de vista de sus preferencias hidroquímicas, mientras que sobre las dos más abundantes en el perfil no se dispone con suficiente información. Debido a ello, para algunos niveles cualquier inferencia sobre la composición de solutos es tentativa. En

su conjunto, las especies presentes sugieren que la composición de solutos habría estado dominada por bicarbonato de sodio y/o magnesio durante el período comprendido por el registro sedimentario entre el techo y los 25 cm, lo cual sería acorde con un balance hídrico positivo.

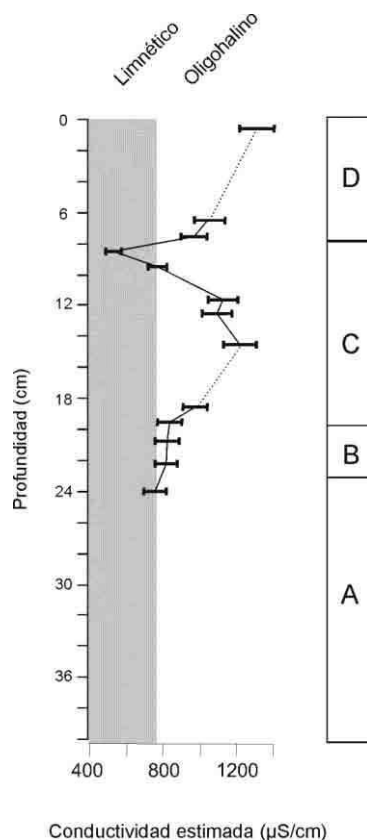


Figura 31. Reconstrucción de la salinidad de la laguna Huergo. A la derecha se presenta la zonación efectuada en base a las características del sedimento.

4.5.4. Laguna Carmen

4.5.4.1. Descripción sedimentológica

El tamaño de partícula sedimentaria predominante en el testigo LCTF1 se encuentra en el rango de arcilla (Fig. 32). Entre los 115 y 70 cm de profundidad, se

encuentran arcillas verdes masivas intercaladas a intervalos regulares por estratos y lentes arenosos de escaso espesor. Entre los 70 y 10 cm dominan arcillas masivas amarillentas, con presencia esporádica de estratos arenosos delgados; los últimos 10 cm del testigo constan de una mezcla de arcillas amarillentas y verdes con algo de arena fina.

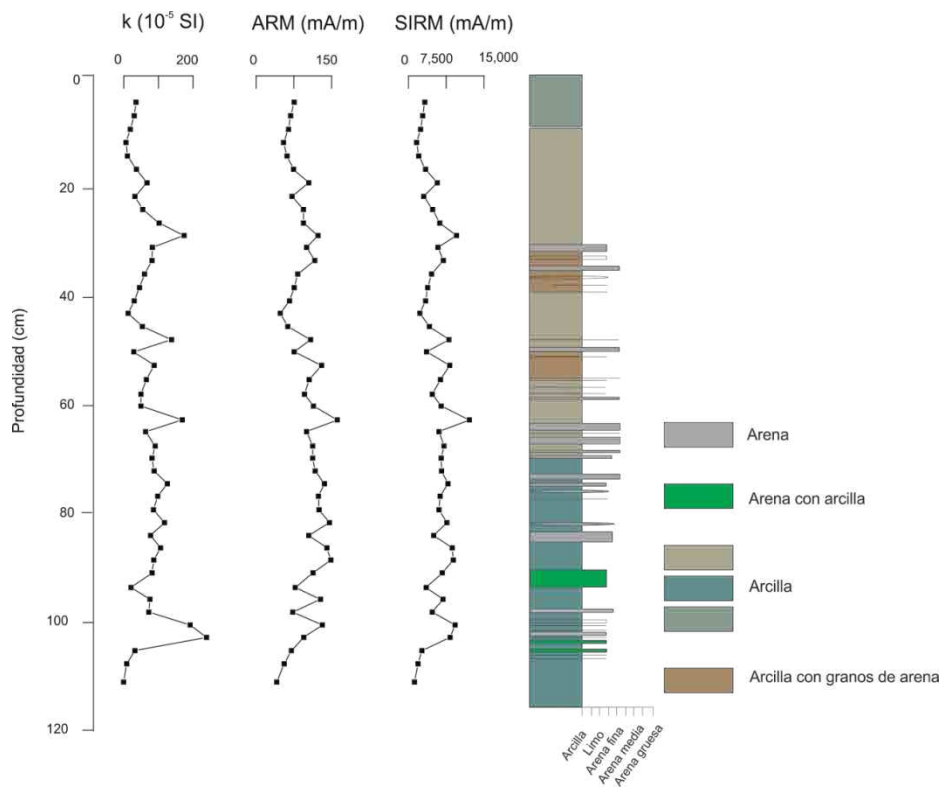


Figura 32. Parámetros magnéticos extensivos y litología del testigo LCTF1. Modificado de Gogorza et al (2013).

4.5.4.2. Parámetros magnéticos

Los valores de coercitividad de la remanencia (H_{cr}) y de valor de campo para adquirir la saturación de la magnetización remanente isotérmica (IRM) sugieren que los minerales magnéticos presentes son hematita, magnetita y/o titanomagnetita. En

algunos niveles, los valores obtenidos indican una mezcla de estos minerales en proporciones variables a lo largo del perfil.

En cuanto a los parámetros extensivos (k , ARM, SIRM), se observan oscilaciones en sus valores a lo largo del perfil (Fig. 32) que sugieren variaciones en el contenido, naturaleza y/o concentración de los minerales magnéticos presentes. Dichas oscilaciones son parcialmente consistentes con las variaciones observadas en la litología, especialmente el tamaño de partícula sedimentaria.

El análisis de las variaciones en la IRM en función de la aplicación de campos magnéticos incrementales (Fig. 33) indica, a través de las diferentes formas de las curvas de adquisición de remanencia, la presencia de diferentes mezclas de minerales magnéticos en distintos niveles del testigo. Mientras que la curva de adquisición del espécimen 45, proveniente de la base del testigo, es compatible con una curva de una mezcla de magnetita y hematita, la curva del espécimen 25, obtenido de la parte media del testigo, tiene una curva compatible con la de magnetita. A su vez, los valores en los parámetros extensivos correspondientes a esta muestra representan un máximo local; todo ello indicaría la presencia de magnetita en la parte media del testigo, sin mezcla de minerales antiferromagnéticos. Esta conclusión es coherente con un parámetro de relación S cercano a 1 (Fig. 34) para dicho nivel, indicador de presencia exclusiva de magnetita; valores más bajos indican mezcla de minerales antiferromagnéticos como la hematita.

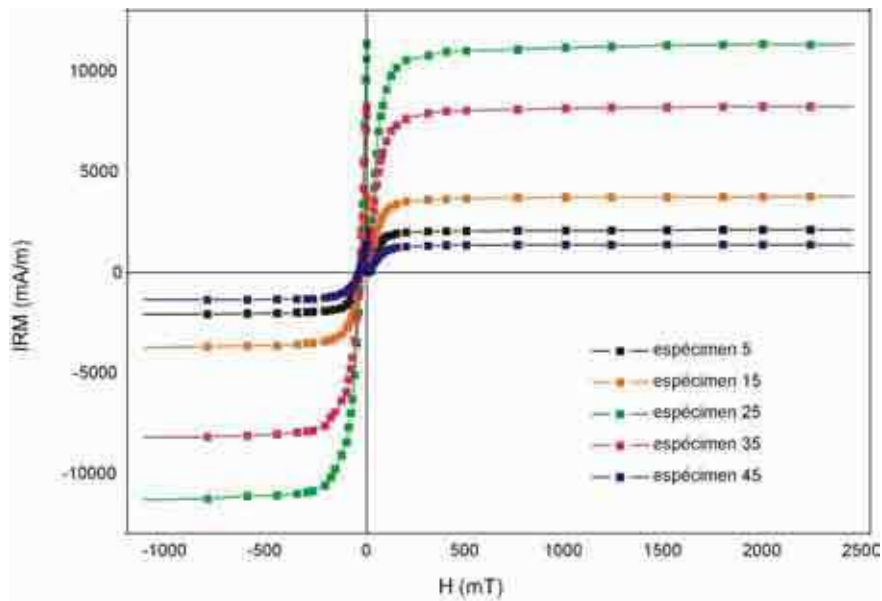


Figura 33. Variaciones en IRM en función de la aplicación de valores crecientes de campos magnéticos H medidos en especímenes seleccionados del testigo LCTF1. Las profundidades correspondientes a cada uno son: Especímen 5: 12.5 cm; Especímen 15: 37.5 cm; Especímen 25: 62.5 cm; Especímen 35: 87.5 cm; Especímen 45: 112.5 cm. Modificado de Gogorza et al. (2013).

En cuanto a las relaciones de parámetros magnéticos indicadores de tamaño de partícula (ARM/k, SIRM/k y ARM/SIRM) (Fig. 34), se observan variaciones a lo largo del perfil consistentes con la descripción sedimentológica del testigo. En particular, se observan dos conspicuos picos de aumento de tamaño de partícula magnética en todas las relaciones analizadas, así como también en la coercitividad de la remanencia (Fig. 34, niveles marcados), sin evidencias de cambio en la mineralogía magnética. Por último, es de destacarse que en el perfil estudiado no se registra ninguna evidencia de sulfuración.

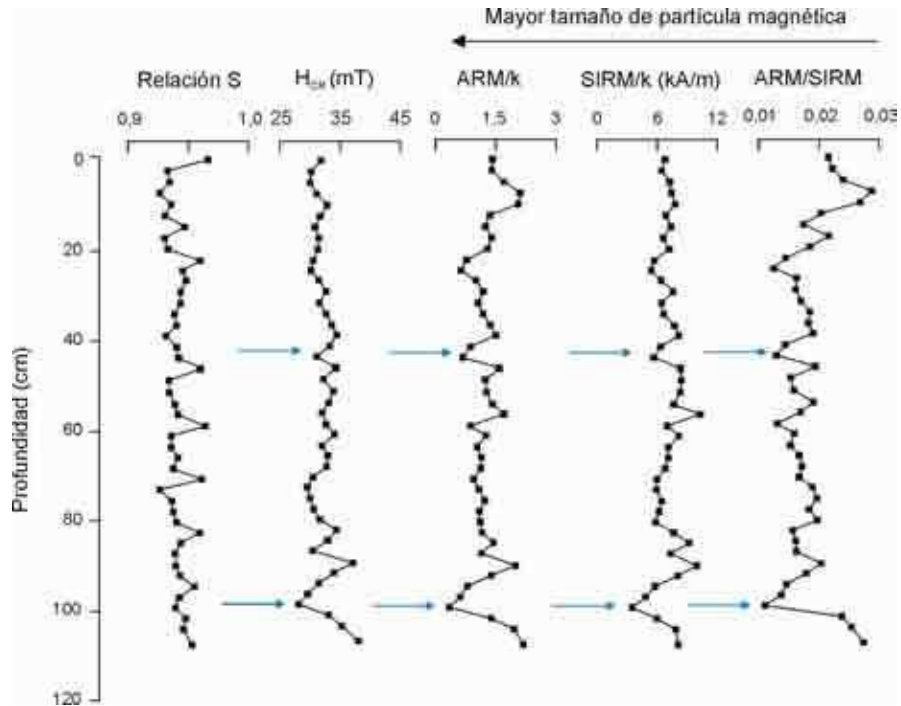


Figura 34. Relaciones entre parámetros magnéticos seleccionados medidos en los sedimentos del testigo LCTF1. Modificado de Gogorza et al. (2013).

4.5.4.3. Cronología

Las dataciones obtenidas no presentaron inversión; la edad de la base del testigo indica que la columna sedimentaria obtenida abarca los últimos 3500 años (Tabla 10).

Tabla 10. Edades radiocarbónicas convencionales y calibradas, expresadas en años BP

Profundidad (cm)	<i>Edad Calibrada</i>		
	Edad ¹⁴ C BP	Rango (2σ)	Punto medio
13.75	1220 ± 30	1060 - 1260	1160
113.75	3300 ± 30	3450 - 3610	3530

4.5.4.4. Bioestratigrafía de ostrácodos

En cuanto al análisis ostracodológico, de las 33 muestras analizadas, 9 resultaron ser estériles o contener pocos ejemplares (menos de 15); todas se encuentran en la base (entre 85 – 115 cm) y el techo (0 – 18 cm) del testigo. El promedio en el número de individuos por muestra es de 88/g sedimento, con una alta variabilidad: el rango se encuentra entre 15 y 505 ind/g sedimento. Se encontraron seis especies, siendo *Eucypris cecryphalium* y *Limnocythere rionegroensis* las dominantes en todos los ensambles. Las mismas presentan un patrón “en espejo”; en aquellas muestras donde *E. cecryphalium* es predominante, *L. rionegroensis* es acompañante, y viceversa (Fig. 35); la correlación de Spearman en la abundancia relativa de estas especies es de -0.9 ($p < 0.01$). Con respecto a las restantes especies presentes, *Newnhamia patagonica* es moderadamente abundante en algunas muestras de la parte media del testigo; *L. patagonica*, *E. virgata* y el taxón sp 6 constituyen un 10% o menos de los ensambles.

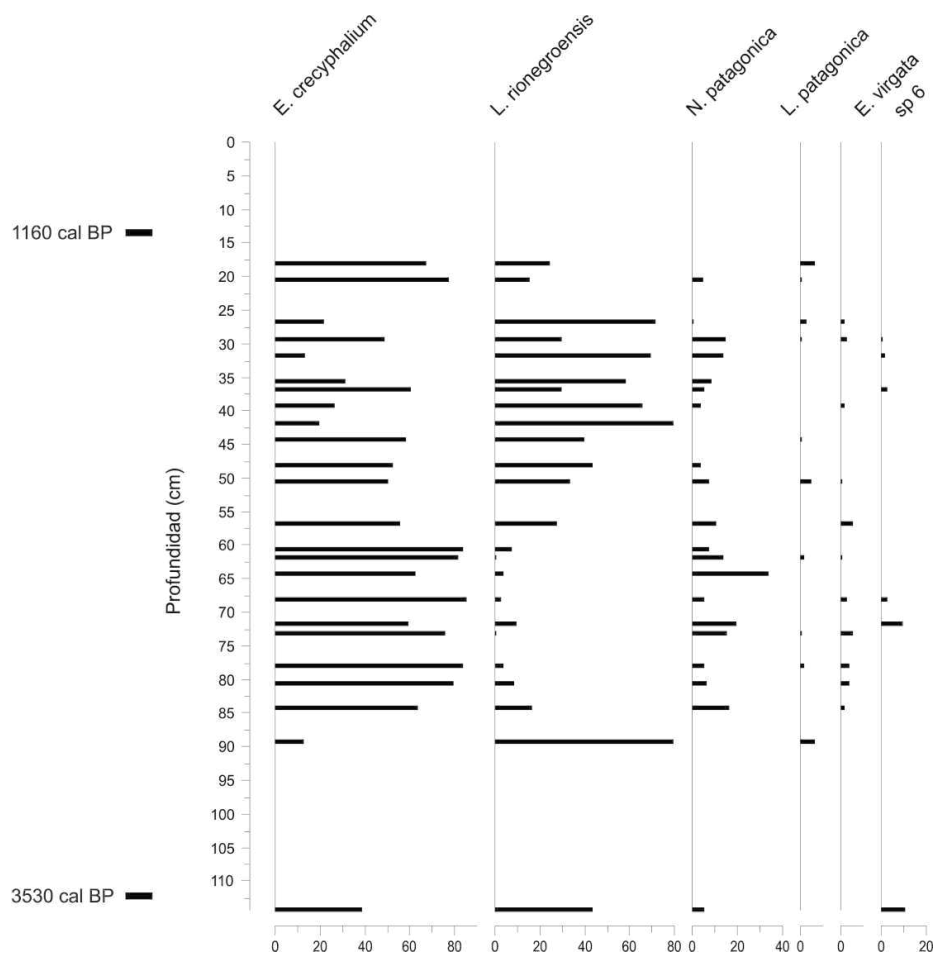


Figura 35. Abundancia relativa de los ostrácodos presentes en el testigo sedimentario LCTF1.

4.5.4.5. Reconstrucciones paleohidroquímicas

La aplicación de la función de transferencia desarrollada permite inferir que durante la mayor parte del período de depositación de los sedimentos analizados la salinidad de la laguna estuvo dentro del rango oligohalino, con un valor promedio para todo el perfil de alrededor de $3.500 \mu\text{S}/\text{cm}$. Debido a que el procesamiento de las muestras se efectuó con el objeto de realizar un paneo del testigo, y que algunas de ellas resultaron estériles o contuvieron muy pocos ejemplares de ostrácodos, las estimaciones de salinidad obtenidas constituyen un registro fragmentario o nulo

hacia la base y el techo del testigo. En la parte media del testigo, donde se recuperaron cantidades adecuadas de material, se observa un patrón variable en los valores de salinidad reconstruidos. Los mismos fueron relativamente bajos y estables en el período abarcado por los sedimentos entre 60 – 89 cm de profundidad aproximadamente, presentando un valor promedio de $\sim 1.600 \mu\text{S}/\text{cm}$. Entre los 18 – 60 cm aproximadamente la salinidad habría no solo habría aumentado unos $2.000 \mu\text{S}/\text{cm}$ promedio con respecto al período anterior, sino que también habría experimentado mayores oscilaciones; las diferencias entre las reconstrucciones disponibles para esta sección del testigo son de hasta $5.000 \mu\text{S}/\text{cm}$, aunque manteniéndose casi enteramente dentro del mismo rango ecológico (Fig. 36).

Con respecto a la composición de solutos, y reflejando el patrón observado con respecto a la concentración de solutos (salinidad), las dos especies dominantes del ensamble total muestran afinidades ecológicas opuestas. Para aquellas muestras donde *L. rionegroensis* predomina, pueden inferirse condiciones acordes a un balance hídrico negativo, con predominancia de Na entre los cationes y Cl entre los aniones y eventuales contribuciones significativas de HCO_3 y/o SO_4 a la salinidad. Por el contrario, los sedimentos donde *E. cecryphalium* es dominante se habrían depositado en períodos donde el balance hídrico fue más favorable, reflejado en aguas diluidas dominadas por bicarbonato de calcio y magnesio (Fig. 36).

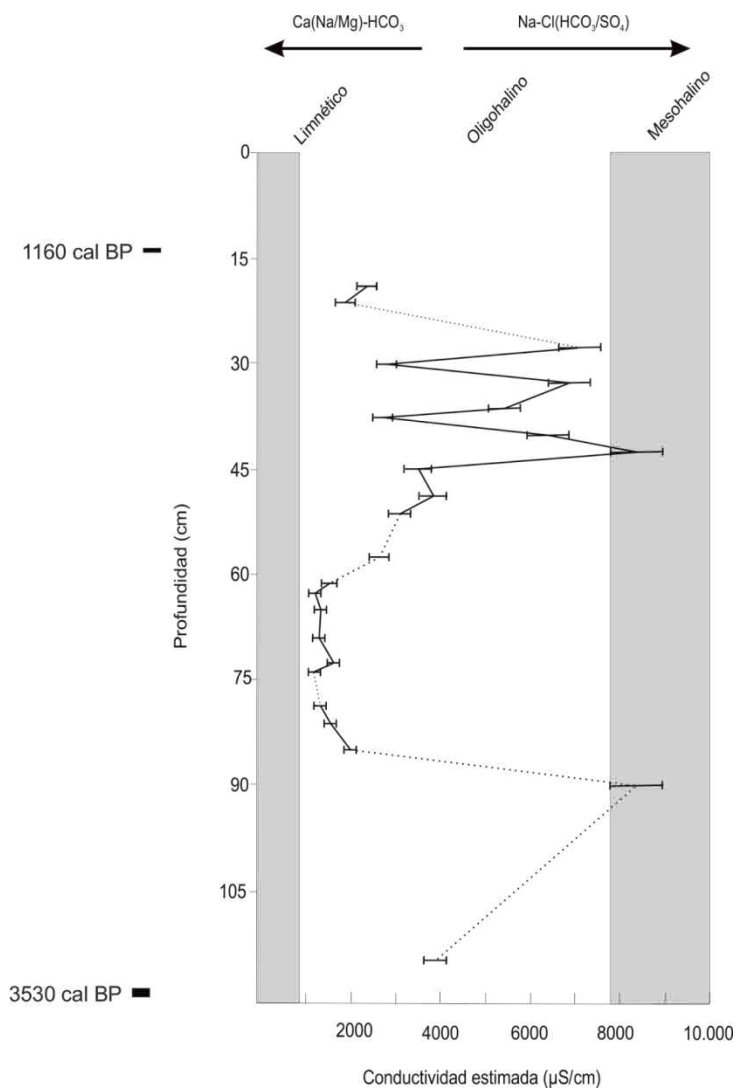


Figura 36. Reconstrucción de la hidroquímica (salinidad y tipo de agua) de la laguna Carmen realizada en base al perfil de ostrácodos del testigo LCTF1.

5. DISCUSION

5.1. Hidroquímica de lagos y lagunas de Patagonia Austral

5.1.1. Controles sobre la composición y concentración de solutos

Las afinidades hidroquímicas entre los cuerpos de agua muestreados plasmadas en el agrupamiento obtenido (Fig. 17) siguen un patrón que refleja los diferentes regímenes ambientales a los que cada grupo está sometido. Los lagos y lagunas comprendidos en los Grupos I, III y IV, así como el *outlier* Lago Ernesto, poseen una hidroquímica indicativa de balance hídrico positivo, es decir, aguas diluídas – con salinidad en el rango limnético o marginalmente más alta, en el caso de L. Ernesto – dominadas por bicarbonato de calcio y/o magnesio. Más aún, los radios iónicos analizados sugieren que la meteorización química juega un rol importante en la composición de solutos del agua, lo que sería indicativo de aporte significativo por escorrentía, de modo similar a lo hallado por Rogora et al. (2008) para lagos andinos de Patagonia Norte. Por su parte, los lagos en los Grupos II y V y la *outlier* Laguna Nueva tienen aguas más concentradas, en el rango oligo a polihalino, con predominancia de cloruro de sodio y/o bicarbonato de sodio, lo que indica un exceso de pérdida de agua por evaporación en relación al aporte.

Este patrón de agrupamiento está relacionado con la localización geográfica de los cuerpos de agua en sentido NO – SE. La diferenciación más fuerte se observa entre los lagos y lagunas localizados en la región Andina o en sus inmediaciones en el ecotono, más diluídos, y sus contrapartes localizadas en la estepa, más enriquecidas en sales. A su vez, entre los lagos y lagunas andinos se evidencia una diferenciación hidroquímica

latitudinal en torno a los 50° S aproximadamente. Los cuerpos de agua situados a las menores latitudes del área relevada (~ 49-50° S), comprendidos en los Grupos III y IV, son más diluídos y ácidos, mientras que los ubicados a latitudes algo mayores (~ 50-52°) están más enriquecidos en sodio y magnesio y poseen mayor afinidad con sitios de ecotono, con los cuales conforman el Grupo I.

La diferenciación hidroquímica entre cuerpos de agua andinos y de estepa evidenciada en estos resultados corrobora los hallazgos de otros autores en estudios a escala regional (Baigún y Marinone, 1995) y subregional, en Patagonia Norte (Díaz et al., 2000; Perotti et al., 2005; Rogora et al., 2008). Por otro lado, el presente estudio es el primero en el cual se observa una diferenciación hidroquímica latitudinal en torno a los 50° S entre los cuerpos de agua localizados en la zona cordillerana de Patagonia austral. Ambos patrones pueden explicarse por la orientación NO - SE que adquiere el gradiente de precipitaciones en estas latitudes, donde la cordillera posee menor elevación promedio y constituye un obstáculo menor al flujo de los vientos del Oeste (Fig. 5).

Los resultados obtenidos sugieren que la composición del sustrato de las cuencas puede ser localmente importante en la determinación de la composición de solutos de los cuerpos de agua de Patagonia Austral. Por un lado, esto explicaría la concentración relativamente alta de SO₄ de los lagos Ernesto y Agustín, no atribuible a condiciones de enriquecimiento evaporativo en función de su hidroquímica en general. Por otro lado, los inusualmente elevados contenidos de TP de las lagunas Salada, San Ignacio, Morro y Potrok Aike (Tabla 4) podrían atribuirse a este factor. En particular, Zolitschka et al. (2006) proponen que los elevados valores de TP de Potrok Aike podrían estar relacionados con aportes del acuífero y la geología regional. Los datos obtenidos en la

presente investigación están de acuerdo con esta última conjetura ya que estas cuatro lagunas se encuentran en la misma área.

5.1.2. Representatividad de los muestreos

Al evaluar la idoneidad de la estimación de la hidroquímica de un cuerpo de agua mediante un muestreo puntual, debe tenerse en cuenta que el área de estudio presenta una serie de inconvenientes para los trabajos de campo. Uno de los principales inconvenientes es la accesibilidad de muchos de los sitios estudiados; para llegar a ellos, se requirió transitar por caminos o huellas en mal estado y largas caminatas. Asimismo, numerosos cuerpos de agua se encuentran en tierras de propiedad privada, cuyos dueños o administradores en ocasiones fueron difíciles de contactar o se mostraron renuentes a permitir el paso. Adicionalmente, las condiciones climáticas limitan la estación de muestreo a fines de verano o principios del otoño, cuando los fuertes vientos a veces dificultan la toma de muestras. Por todo ello, se priorizó la toma de muestras de tantos sitios como fuera posible a fin de construir un conjunto de datos más abarcativo antes que el muestreo repetido de menor número de sitios.

Por otro lado, el cumplimiento de los objetivos específicos del correspondiente proyecto marco llevó a que en el curso de la campaña realizada en el 2013 se revisitaran ocho sitios muestreados en el período 2009 - 2011, permitiendo evaluar de modo aproximado la variabilidad interanual en los parámetros analizados. Los resultados obtenidos (Tabla 5; Fig. 18) muestran que tanto la concentración como la composición de solutos fueron muy similares en ambas ocasiones para los ocho sitios, manteniéndose dentro de los mismos campos hidroquímicos excepto dos, las lagunas

Azul y Huergo, cuya composición en el primer muestreo se encontraba en el límite de los tipos de agua principales. Incluso en ese caso, la diferencia no afecta la interpretación sobre el balance hídrico de esos sitios. Esto, si bien no es concluyente, sugiere que la estimación puntual es suficiente para la escala y propósitos del presente estudio.

Si bien los tres muestreos involucrados en este análisis – Enero de 2009, Abril de 2010 y Abril de 2011 - se llevaron a cabo en la estación seca, los últimos dos tuvieron lugar a principios de otoño, mientras que el primero se efectuó en verano, cuando las pérdidas evaporativas son máximas por el aumento en temperatura e intensidad y frecuencia de los vientos del Oeste. Debido a esto, en principio podría adjudicarse un rol a potenciales efectos estacionales en los patrones hidroquímicos observados. En la práctica, sin embargo, no hay evidencia de ellos, ya que el análisis de agrupamiento efectuado agrupó sitios muestreados durante el verano con sitios muestreados en otoño.

5.2. Ostrácodos patagónicos actuales y Holocenos

5.2.1. Taxonomía

A la fecha, la única bibliografía disponible sobre la taxonomía de ostrácodos patagónicos de Argentina son dos trabajos en los cuales los investigadores Cusminsky y Whatley describen las especies halladas en sedimentos actuales y holocenos, definiendo un total de siete especies nuevas (Cusminsky y Whatley, 1996; Cusminsky et al., 2005), que se suma a un trabajo publicado por el naturalista alemán Daday (1902) en base a material actual recolectado en una expedición a Patagonia Austral. Lamentablemente, esta última publicación tiene en la práctica valor meramente

anecdótico, ya que las descripciones e ilustraciones están muy por debajo de lo requerido para la taxonomía actual del grupo y resultan insuficientes para reconocer las especies nombradas. Por su parte, las descripciones de Cusminsky y Whatley – incluyendo las especies propuestas como nuevas - están basadas únicamente en las partes duras. Como ya se mencionó, esto generó incertidumbres al intentar basarse en ellas para la determinación del material propio. A continuación se discute la taxonomía de algunas de las especies en cuestión en base al análisis simultáneo de caracteres de partes blandas y partes duras.

Kapcyridopsis megapodus

El examen de los apéndices de ejemplares pertenecientes a la especie *Kapcyridopsis megapodus* Cusminsky y Whatley muestra que este taxón no se ajusta a la diagnosis del género (McKenzie, 1977), ni aun a la de la subfamilia a la cual pertenece, Cypridopsinae Kaufmann. En efecto, *Kapcyridopsis* McKenzie presenta setas natatorias en A2 y furca en flagelo; el taxón “megapodus” carece de setas natatorias en A2 (largas o reducidas, pero siempre presentes en Cypridopsinae) y posee una furca fuertemente desarrollada (vs reducida o ausente en Cypridopsinae). El número de segmentos y la quetotaxia de los apéndices (ver Apéndice) concuerdan con la diagnosis de la subfamilia Candoninae Kaufmann. La morfología del hemipene es diagnóstica a nivel genérico dentro de esta subfamilia; lamentablemente no se recuperaron machos bien preservados de “megapodus” para efectuar disecciones, lo cual dificulta la determinación del material. Sin embargo, la ausencia de seta d2 en L7 y la quetotaxia observada en A1 (todas las setas en el penúltimo segmento de A1

presentes) indican que la especie pertenece a *Eucandona* Daday o *Candona* Baird, según la redescrición de dichos géneros efectuada por Karanovic (2006). Dado que el caparazón no es ornamentado en el primer caso, mientras que presenta nódulos en el segundo, se propone tentativamente que este taxón pertenece al género *Eucandona*.

Eucypris (?) cecryphalium

La diagnosis de la subfamilia Eucyridinae Bronshtein, que comprende cinco géneros incluyendo el muy conocido y numeroso *Eucypris* Vávra, con alrededor de 370 representantes fósiles y actuales, es dificultosa por la ausencia de rasgos distintivos. En su libro, Meisch (2000) escribe acerca de la subfamilia que (página 278, líneas 8 a 11): “There are no good characters in either valve or soft part morphology to characterize this subfamily, which must be considered a collection of species without special features. At the present state of knowledge it is therefore not posible to give a sound diagnosis of Eucyridinae.” En su descripción de *Eucypris cecryphalium* Cusminsky y Whatley (Cusminsky et al., 2005), los autores remarcan que (página 441, líneas 1 a 9): “This species is somewhat similar in its general shape and size to *Eucypris pigra* (Fisher) (...). Martens (1989) classified this species [por *E. pigra*] in the genus *Trajancypris*, but the present authors prefer to slightly emend the generic diagnosis of *Eucypris* to embrace this and similar species.” En el contexto del trabajo, las “especies similares” a las cuales aluden son *E. virgata* Cusminsky & Whatley, *E. labyrinthica* Cusminsky & Whatley y *E. fontana* (Graf), mencionadas en la página anterior. Lamentablemente, los autores no aclaran en qué sentido enmiendan la diagnosis del género, pero su comentario indica

que al menos algún rasgo de los observados por ellos no concuerda con la descripción de *Eucypris* s.s.

En el curso de esta investigación, se observaron varias características de las partes blandas de ejemplares adjudicados en base a rasgos de las partes duras a *E. cecryphalium* – en especial la furca flageliforme, el órgano de Zenker con 10 anillos de espinas y la ausencia de seta d1 en L6 –que indican que este taxón no pertenece a *Eucypris*, sino a la subfamilia Cypridopsinae. Dado que el conjunto de caracteres observados no concuerda con la diagnosis de ninguno de los géneros de dicha subfamilia – siendo la más similar la de *Cypridopsis* Brady, excepto que el caparazón no es conspicuamente ancho en vista dorsal – se propone que la especie “cecryphalium” pertenece a un nuevo género.

Eucypris virgata

Externamente, *E. virgata* se asemeja a los juveniles de *E. fontana*, de acuerdo a la redescrición efectuada por DeDeckker (1981); ambas especies fueron halladas juntas en numerosas muestras en la presente investigación (ver Apéndice). Sin embargo, ciertas características de las valvas – carencia de incurvatura oral; lamela interna calcificada relativamente estrecha, con el vestíbulo ~ 4x el ancho de la zona fusionada vs ~ 12 x en *Eucypris* - no concuerdan con la diagnosis del género. La observación de los apéndices de hembras adultas – el estadio ontogenético pudo ser claramente establecido por la presencia de ovarios – también pone en duda la asignación genérica: las setas en el tercer proceso masticatorio del Mxp son serradas (vs. lisas en *Eucypris*) y la A2 presenta tres garras terminales largas y una muy reducida. Dentro de la

subfamilia, esto último solo fue observado - según la descripción provista por Meisch (2000) - en *Tonnacypris lutaria* (Koch), especie de distribución europea.

Eucypris fontana / Sp. 6

A juzgar por las imágenes publicadas, Cusmisky et al. (2005) asignan a *E. fontana* ejemplares similares al taxón provisoriamente denominado Sp. 6 (ver Apéndice) a efectos de esta contribución. El taxón Sp. 6 pertenece a Eucypridinae, pero su combinación de caracteres de partes duras, quetotaxia y modo reproductivo no concuerda con la diagnosis de ninguno de los géneros conocidos del grupo. Si bien la forma del caparazón es muy similar a *E. fontana*, la quetotaxia de T2 de Sp. 6 (ver Apéndice) es como en *Eucyprinotus* Sywula, género monoespecífico conocido solo a partir de hembras de la especie *Eucyprinotus rostratus* (Sywula). Sin embargo, Sp. 6 se diferencia de *Eucyprinotus* en las setas masticatorias de Mx1, estructura de la lamela interna y localización de *porenwartzen* en la superficie de las valvas. Asimismo, el taxón Sp. 6 es dioico, mientras que no hay registros fehacientes de machos ni para *Eucyprinotus rostratus* ni para *Eucypris fontana* – si bien esto no es concluyente; ver Apartado 2.6.2. Por todo ello, se postula que la Sp 6 pertenece a un nuevo género de Eucypridinae.

lyocypris ramirezi

A propósito del género cosmopolita *Ilyocypris* Brady & Norman, Meisch (2000) escribe que (página 244, líneas 30 a 36): “The specific identification of the species of this genus relies mainly on the appendages. Identification of carapaces and valves of many species is far from easy. In particular, the conspicuous lateral projections (tubercles, nodes) found in a number of species display a wide intraspecific variability and the presence or absence of those tubercles should therefore be used with great caution. The number and position of the so-called inner marginal ripples of the left valve has been shown to be most helpful to the palaeontologist (...).” Cuando Cusminsky y Whatley (1996) definen la especie *Ilyocypris ramirezi* Cusminsky y Whatley en base a material de edad holocena, parecen tener en cuenta el inconveniente que supone la variabilidad fenotípica en la expresión de la ornamentación de las valvas, ya que en su descripción usan la expresión (página 148, línea 31): “The genotypic tubercles of the species (...).” Sin embargo, tratándose de una población fósil, es imposible determinar si dicho rasgo es fenotípico o genotípico. Los rasgos internos de las valvas no son figurados ni descritos. Más adelante, los autores escriben que (página 149, líneas 5 a 8): “The present species differs from *Ilyocypris gibba* (Ramdohr) in its larger size and in lacking either long or pointed genotypic tubercles antero-dorsally”. Sin embargo, dado que *I. gibba* presenta poblaciones con grado variable de desarrollo de los tubérculos (Meisch, 2000), en ocasiones coexistentes en el mismo cuerpo de agua - incluso se han reportado ejemplares inequivalvos – la distinción entre ambos taxones en base a estas características es dudosa.

En el curso de la presente investigación se encontraron dos especies de *Ilyocypris*, que difieren en el número de espinas en los márgenes anterior y posterior, el grado de ornamentación y el desarrollo de la lamela interna (ver Apéndice). El examen de los apéndices permitió llegar a la conclusión de que uno de ellos es *Ilyocypris bradyi* Sars.

Por su parte, la determinación de la especie provisoriamente denominada *Ilyocypris* A no fue concluyente ya que se recuperó un solo ejemplar con las partes blandas bien preservadas, y las setas natatorias de A2 – de valor diagnóstico - estaban rotas. Por todo lo antedicho, al momento no es posible establecer si alguna de estas especies es coespecífica con *I. ramirezi*.

5.2.2. Biodiversidad

Entre las especies actuales halladas en el curso de la presente investigación se incluyen las siete encontradas como fósiles en los sedimentos de edad holocena examinados. Al comparar con los resultados obtenidos por Cusminsky y Whatley (1996) y Cusminsky et al. (2005), quienes reportan un total de 17 especies en sedimentos actuales y del Holoceno – Pleistoceno tardío para Patagonia Norte y Central, se obtiene una estimación más alta para la diversidad α de ostrácodos patagónicos. En vista de la extensión del área de estudio y la escasez de investigaciones previas sobre su fauna de ostrácodos, este resultado es esperable, así como el hecho de que varias de las especies encontradas sean nuevas para la ciencia. Sin contar los tres taxones dejados en nomenclatura abierta, la mayoría de las especies halladas por los autores antes mencionados fueron encontradas también en este estudio. Las excepciones son *Eucypris labyrinthica* Cusminsky y Whatley, *Amphicypris nobilis* Sars, *Candonopsis brasiliensis* Sars y *Cypridopsis intermedia* Sars, las cuales fueron citadas para Patagonia Norte o Central pero no fueron halladas por la presente autora en Patagonia Austral.

De las especies registradas durante la presente investigación, *Ilyocypris bradyi*, *Heterocypris salina* Brady, *Eucypris virens* (Jurine), *Chlamydotheca incisa* (Claus),

Isocypris beauchampi (Paris), *Penthesilenula incae* (Delachaux), *Darwinula stevensoni* (Brady y Robertson) y *Cypris pubera* Müller constituyen nuevas menciones para la Patagonia. En el caso de esta última, además, se trata del primer registro de la especie en Sudamérica. Rossetti y Martens (1998) argumentan que *P. incae*, que ha sido encontrado en Perú, Bolivia (Martens y Behen, 1994) y las aguas termales del Altiplano argentino (Laprida et al., 2006), es probablemente un sinónimo junior de *P. setosa* (Daday), descrito por Daday (1902) para Santa Cruz. El hallazgo de esta especie en la misma provincia durante el presente estudio apoya la conclusión de Rossetti y Martens.

La diversidad γ de ostrácodos patagónicos actuales observada en esta contribución, estimada mediante S por sitio, es similar a la encontrada por Cusminsky et al. (2005). Los ensambles estudiados por dichos autores presentan una mediana de 4 especies por sitio (rango: 1 – 9), versus S_{mediana} de 3 (rango: 1 – 11) observada en esta contribución.

En cuanto a la diversidad entre tipos de cuerpos de agua (componente β de la diversidad), no es posible comparar los resultados aquí presentados con los estudios previos ya que en los mismos no se muestrearon lagos y lagunas andinos. Considerando conjuntamente los datos propios y los bibliográficos, S sería máxima en lagunas y lagos de estepa con moderada concentración de solutos. Esta observación está en concordancia con la tendencia evidenciada en estudios a escala regional efectuados en ambientes continentales en Norteamérica (reseñados en Smith y Horne, 2002), en los cuales se encontró que la riqueza de especies aumentaba con la salinidad, alcanzando un máximo en torno al punto de bifurcación de la calcita y decayendo nuevamente con salinidades mayores.

La diversidad γ de especies de ostrácodos observada en los testigos sedimentarios de edad holocena analizados en el presente estudio (S entre 1 y 7) es comparable con lo reportado previamente en secuencias sedimentarias de Patagonia Norte y Central que

comprenden el Holoceno - Pleistoceno tardío (resultados reseñados en Cusminsky et al., 2011). En el afloramiento Cari-Laufquen Grande, localizado en Patagonia Norte, se encontraron cuatro especies de ostrácodos, una de ellas representada por unos pocos individuos en un único nivel. En la secuencia del afloramiento Maquinchao, también en Patagonia Norte, se encontraron un total de siete especies, con un máximo de seis presentes en una misma muestra. Los ensambles hallados en las muestras del testigo sedimentario CAR 99-7P, obtenido del lago Cardiel, incluyen hasta cuatro especies, encontrándose un total de seis en todo el testigo. Las especies más frecuentemente halladas en estas secuencias – *L. rionegroensis*, *L. patagonica*, *E. virgata* y *E. fontana* – fueron también encontradas en todos los testigos sedimentarios analizados para la presente contribución, excepto el testigo LIGN donde solo se hallaron ejemplares de *L. rionegroensis*.

5.2.3. Afinidades hidroquímicas

Los resultados obtenidos sugieren que es posible utilizar algunas especies de ostrácodos patagónicos como indicadores de tipos de agua (diluídas y dominadas por bicarbonato de calcio y/o magnesio vs. evaporativamente enriquecidas, dominadas por cloruro de sodio). Si bien el número de datos analizados es relativamente bajo, con lo cual las conclusiones obtenidas deberían considerarse tentativas, la significación estadística de los análisis realizados indicaría la existencia de un patrón subyacente.

Limnocythere rionegroensis ha sido propuesta como especie indicadora de cuerpos de agua temporarios y de salinidad elevada, mientras que *L. patagonica* se encontraría en ambientes más estables y menos salinos (Cusminsky et al., 2005). Esta última

especie solo había sido encontrada en sedimentos superficiales por dichos autores en el lago Cardiel y la laguna Ñeluan, con una abundancia relativa menor al 3% en el primero; los registros efectuados en la presente contribución, si bien todavía escasos, apoyan la sugerencia de que *L. patagonica* podría ser indicadora de aguas diluídas y ambientes permanentes. *Penthesilenula incae*, *Eucypris fontana* y *E. cecryphalium* también serían características de cuerpos de agua con hidroquímica acorde a balance hídrico positivo.

Las ocurrencias fósiles observadas de algunas de estas especies, tanto en el curso de esta investigación como en los trabajos de Cusminsky et al. (ver Cusminsky et al., 2011), concuerdan con las inferencias neontológicas realizadas en el sentido de que *L. rionegroensis* presenta una distribución disjunta con *L. patagonica* y *E. cecryphalium* – y probablemente con otras especies para las cuales no se cuenta aún con información ecológica suficiente, tal como *K. megapodus* (Figs. 26, 29, 34 y 40). En efecto, en aquellos niveles donde predomina *L. rionegroensis* no se encuentran ejemplares de estas especies, o están presentes en muy baja proporción. Si bien no pueden descartarse interacciones ecológicas tales como competencia, cuyo rol en general no es abordado explícitamente en estudios sobre el valor indicador de ostrácodos – u otros grupos -, tanto el registro fósil como lo observado en muestras actuales sugieren que *L. rionegroensis* difiere de las otras especies mencionadas en sus requerimientos ambientales.

Por su parte, *Eucypris virgata*, ampliamente distribuida en cuerpos de agua actuales y sedimentos del Holoceno – Cuaternario tardío (Cusminsky et al., 2011; este estudio), parecería ser una especie eurihalina y tolerante de una gran variedad de composición de solutos, lo cual le confiere poco valor como especie indicadora para la reconstrucción de parámetros hidroquímicos.

5.3. Funciones de transferencia

Los resultados de los análisis numéricos y estadísticos realizados indican que las variables hidroquímicas medidas juegan un rol significativo en la estructuración de los ensambles de ostrácodos patagónicos. Si bien los efectos únicos de cada variable son relativamente bajos, explicando algo menos del 10% de la variabilidad de los ensambles por sí solas, son estadísticamente significativos para parámetros tales como salinidad (estimada por $\log(\text{TDS})$) y el logaritmo de la concentración de varios de los componentes mayores, tales como Na y HCO_3 (Tabla 6). Estos valores son acordes con lo reportado por otros autores en base al análisis de sus datos mediante CCA. Por ejemplo, Mischke et al. (2010) y Pérez et al. (2011) encontraron que la salinidad explicaba 9.5% y 8.7% respectivamente de la variabilidad en los ensambles de ostrácodos estudiados, mientras que Mezquita et al. (2005) encontraron que la salinidad explicaba 4.3% de la variabilidad de los datos. En todos estos casos, el valor explicativo de la variable fue significativamente estadístico; la diferencia en el porcentaje de variabilidad explicada puede atribuirse a la amplitud del gradiente ambiental analizado, mucho mayor en el estudio de Mezquita et al. (2005) (Tabla 3).

Más importante aún, las variables hidroquímicas utilizadas son al mismo tiempo relevantes para el metabolismo del organismo, a través de mecanismos fisiológicos conocidos, y en la evaluación de las características del ecosistema donde han sido medidas, lo cual da robustez a las inferencias paleoambientales realizadas en base a su reconstrucción. Como Juggins (2013) observa, la elección de variables para reconstrucción ambiental que son indirectas – es decir, afectan al proxy biológico involucrado a través de su influencia sobre otros parámetros ambientales; tal suele ser el caso de, por ejemplo, la profundidad en cuerpos de agua continentales – dificulta la

interpretación ecológica de los resultados obtenidos y aumenta la probabilidad de sufrir confusión de efectos por análisis de gradientes espúreos.

Las variables con mayor poder explicatorio entre las evaluadas están altamente correlacionadas entre sí, ya que se trata o bien de especies iónicas que interactúan en reacciones de precipitación y disolución en las aguas huésped, o bien de una propiedad derivada de la suma de todas ellas más otros componentes minoritarios no medidos (salinidad). Por ello, no es de extrañar que las TF estimadas para reconstrucción del contenido de Na y Cl presenten una performance comparable, en términos del coeficiente de determinación r^2 , a la TF1 (para la reconstrucción de salinidad), estimada en base a un 50% más de muestras aproximadamente (Tabla 7). Sin embargo, el mayor tamaño del conjunto de calibración para esta última permitió una mejor estimación de la variabilidad del parámetro, disminuyendo el error – evaluado como RMSEP en % del gradiente muestreado – entre un 5.5 y 9.5% con respecto a las primeras.

Por su parte, la baja precisión de la función de transferencia para reconstrucción de la relación HCO_3/Ca , a pesar del relativamente elevado poder explicatorio del parámetro en el conjunto de calibración, puede atribuirse a la magnitud de la varianza del mismo. Dado que la alcalinidad varía considerablemente entre los sitios analizados, mientras que el contenido de calcio toma valores mucho más acotados, la dispersión en el cociente entre ambos es muy elevada.

Nótese que la incorporación de muestras para reconstrucción de la salinidad tomadas mediante red de plancton -y que por lo tanto probablemente excluyen sistemáticamente componentes endobentónicos profundos de los ensambles de ostrácodos – aun supone una mejora en la performance, evidenciada en el descenso del RMSEP de la TF1 con respecto a las otras calculadas (Tabla 7). Estas muestras no están asociadas a un sesgo específico en las reconstrucciones (cuatro de ellas

presentan residuos positivos y las cinco restantes residuos negativos), por lo que la menor representatividad esperada de los ensambles no parece afectar de modo sistemático a la performance de la TF1. Esto puede atribuirse a que el método empleado, WA-PLS, se centra en las respuestas de las especies y no de los ensambles en su conjunto. Algo similar ocurre con los datos bibliográficos empleados, algunos de los cuales se sabe representan estimaciones sesgadas de los ensambles muestreados por la exclusión metodológica de las especies sobre cuya asignación específica había dudas.

En su conjunto, el análisis de los residuos de la TF1 (Fig. 21) muestra una tendencia a la sobreestimación de la salinidad de los sitios en el extremo más diluído del rango de valores y a la subestimación de la salinidad de los sitios de aguas más concentradas. Este sesgo sistemático es inherente al modelo y debe tenerse en cuenta al aplicar la reconstrucción. Dado que el conjunto de calibración empleado comprende pocos sitios de salinidad media-alta (es decir, cuya conductividad sea superior a 5.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$), la reconstrucción de valores de salinidad en rangos polihalinos – y, en menor medida, mesohalinos – debe ser tomada con cautela, como toda extrapolación.

El error de TF1 se encuentra dentro del rango de los errores de las tres TF publicadas para Argentina que informan la magnitud del RMSEP en % del gradiente muestreado (Hassan et al., 2009; Tonello et al., 2009; Schäbitz et al., 2013); algo similar ocurre con el coeficiente de determinación r^2 de las cuatro (Tabla 1). Esta performance es notablemente buena en vista del tamaño del conjunto de calibración, menor que para todas ellas.

Asimismo, la TF1 muestra un buen desempeño en relación a las restantes TF publicadas para reconstrucción de la salinidad en base a ostrácodos (Mourguiart y Roux, 1990; Mezquita et al., 2005; Mischke et al., 2007, 2010; Pérez et al., 2011; Reed et al.,

2012; Van der Meeren et al., 2012) (Tabla 3). El coeficiente de determinación r^2 de TF1 es igual o levemente menor al de aquéllas, mientras que el error es algo mayor, aunque poco comparado al esfuerzo de muestreo (n) requerido. Por ejemplo, la TF desarrollada por Pérez et al. (2011) para Guatemala está basada en un conjunto de calibración que comprende 17 muestras más y abarca un gradiente un orden de magnitud – y un rango ecológico – menor al analizado en la presente contribución. Hasta donde es posible la comparación directa, la TF publicada en base a ostrácodos que guarda mayor similitud en performance – en términos de r^2 , RMSEP y sesgo máximo – con la TF1 es la desarrollada por Mischke et al. (2010). Nótese que también en este caso el gradiente muestreado es bastante menor al aquí estudiado.

Estas comparaciones sugieren que los ostrácodos patagónicos pueden utilizarse como proxy de salinidad de modo similar a lo realizado para otras regiones, y que un mayor esfuerzo de muestreo permitiría conseguir aun más precisión en las estimaciones.

5.4. Testigos sedimentarios

A continuación, se discuten las reconstrucciones hidroquímicas y ambientales de las lagunas Cháltel, San Ignacio, Huergo y Carmen realizadas en base a ostrácodos y otros proxies sedimentarios en términos de la evolución de las mismas –oscilaciones en el nivel del agua, estabilidad, regímenes hídricos imperantes- durante el período abarcado por los registros analizados (Figura 37).

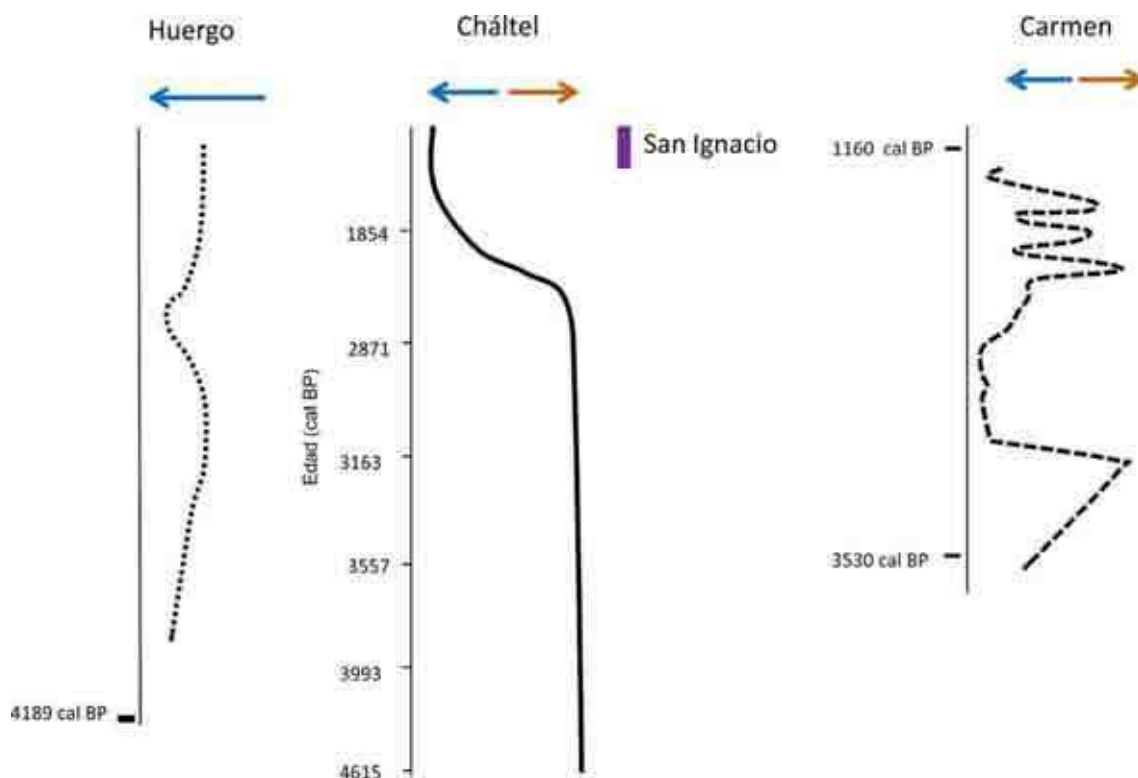


Figura 37. Comparación entre las oscilaciones cualitativas del nivel del agua de las lagunas analizadas; las flechas indican las condiciones hidroquímicas dominantes (izquierda: superávit hídrico; derecha: dominancia evaporativa). Para el registro de la laguna San Ignacio, de muy escasa extensión temporal (~300 años; representado al lado de la ilustración de la vecina laguna Cháltel), no se efectuaron inferencias sobre posibles variaciones del nivel del agua.

5.4.1. Laguna Cháltel

La reconstrucción de la hidroquímica de la laguna Cháltel en base a su registro de ostrácodos durante los últimos milenios, a escala temporal decadal/centenial – la resolución permitida por la baja sedimentación – indica que se produjeron profundos cambios en su balance hidrológico y estabilidad durante este período. A grandes rasgos, la laguna habría presentado dos estados de características contrastantes durante este

lapso, iniciándose la transición entre ambos en torno a 2400 cal BP aproximadamente; el registro de ostrácodos presenta una discontinuidad entre los niveles correspondientes a esas fechas.

La reconstrucción de la salinidad efectuada en base al perfil de ostrácodos del centro de la cuenca – obtenido de los testigos CHA-04/2 y CHA-04/4 - indica que entre los 4600 y 2400 cal. BP aproximadamente el balance hídrico habría sido muy desfavorable, indicando la existencia de un cuerpo temporario de aguas someras. Dadas las características de la función de transferencia arriba discutidas – es decir, que las reconstrucciones en ese rango de salinidades están basadas en relativamente pocas muestras y sufren de subestimación sistemática por las características del modelo - es de esperarse un error mayor al calculado para las estimaciones numéricas. A nivel de interpretación, sin embargo, aun una valoración conservativa de la hidroquímica inferida es coherente con una laguna poco profunda cuyas pérdidas por evaporación excedían el ingreso de agua al sistema en las escalas temporales involucradas.

A partir de los 2400 cal BP el balance hídrico de la laguna habría tendido a valores más positivos, como se evidencia en la disminución de los valores de salinidad reconstruidos y la transición a una composición de solutos dominada por bicarbonato de calcio y/o magnesio. Hacia 1700 cal BP aproximadamente Cháltel se habría vuelto un cuerpo de aguas permanentes de salinidades en el rango oligohalino, permaneciendo en dicha condición hasta el presente.

A la escala analizada, el aporte de agua en la laguna está asociado al régimen de precipitaciones en la cuenca de drenaje, ya sea por precipitación directa sobre la superficie, escorrentía superficial o el aporte de sus tributarios temporales. Por lo tanto, es probable que las precipitaciones – estimadas a escala multidecadal – hayan sido bajas en la región entre 4600 y 2400 cal BP aproximadamente, tendiendo a un aumento

relativo con posterioridad a esa fecha. Por otro lado, el balance hídrico inferido podría estar reflejando también variaciones en la estacionalidad del ciclo anual de temperatura.

Si bien no puede compararse directamente el registro del centro de cuenca con el del testigo litoral CHA 04-5 por la ausencia de un modelo de edades confiable para este último, ambos presentan tendencias similares. La ausencia de restos de ostrácodos en los sedimentos por debajo de la discontinuidad – cuya disposición laminada apunta a deposición lacustre - podría deberse a causas diagenéticas. En cuanto al intervalo considerado estéril en el testigo litoral, correspondiente a la transición entre un ensamble dominado por *L. rionegroensis* y otro dominado *L. patagonica* y *K. megapodus* -y por ende de un estado de la laguna al otro – probablemente también se deba a mala preservación de los restos, aunque por diferentes causas. En efecto, en varios niveles de los testigos de centro de cuenca (particularmente en la parte media) se observaron valvas recristalizadas con precipitados carbonáticos en su superficie, en algunos casos tan abundantes que apenas se reconocía el fósil (Ver Fig. A2.a,b en el Apéndice). Asimismo, las valvas son menos abundantes, en términos absolutos, entre los 7.5 y 17.5 cm de profundidad en el testigo de centro de cuenca CHA 04-4, mientras que el testigo de centro de cuenca CHA 04-2 presenta algunos niveles estériles a profundidades similares. Es posible que la escasez o ausencia de ostrácodos tanto en parte del tercio superior de ambos testigos de centro de cuenca como en la Zona C del testigo litoral CHA 04-5 se deba a que las valvas hayan servido como “núcleo” para la precipitación de carbonatos durante momentos de concentración evaporítica (Fig. A2.c en Apéndice).

Las inferencias sobre el nivel relativo y estabilidad de la laguna efectuadas en base a la reconstrucción de la salinidad y composición de solutos presentan un buen acuerdo con lo propuesto por Ohlendorf et al. (2014) en base al análisis independiente de

numerosos proxies sedimentarios y geoquímicos. El enfoque multiproxy permite dilucidar con algo más de detalle la evolución de la laguna, permitiendo distinguir una fase de menor estabilidad – durante la cual se habrían producido episodios de desecación hasta aprox. 4050 cal BP, seguida por el establecimiento de una laguna somera, y estableciendo el comienzo de la transición hacia mayores profundidades y carácter permanente en torno a 1700 cal BP. Asimismo, la incorporación de dos bioproxies – diatomeas y quironómidos – cuyas afinidades ecológicas pueden interpretarse en términos de preferencia de hábitat (taxones bentónicos, epifíticos, litorales, semiterrestres, etc.) al análisis basado en ostrácodos permite evaluar con más detalle las oscilaciones relativas en el nivel de la laguna (Fig. 23). Sin embargo, en esencia se derivaron las mismas conclusiones de los tres conjuntos de datos proxy: el hecho de que numerosas líneas independientes de evidencia concuerden con las inferencias hechas en base al registro de ostrácodos únicamente otorga robustez al enfoque aquí presentado.

Asimismo, los resultados obtenidos al correlacionar ambos testigos de centro de cuenca en base a su contenido de ostrácodos (Fig. 24) confirman que, en casos como este, en los cuales el registro presenta buena continuidad, la comparación multivariadas de ensambles de organismos empleados como bioproxies puede complementar al pareado en base a proxies inorgánicos para la extrapolación de modelos de edad (Birks y Gordon, 1985). Si bien en la Zona A₀ del testigo CHA-04/4, donde los ensambles son casi monoespecíficos, se pudieron establecer muy pocos puntos de equivalencia con los correspondientes niveles de CHA-04/2, en la Zona B₀ y en el límite entre ambas la correlación fue basada en varios puntos más que los siete picos de concentración de Ti utilizados por Ohlendorf et al. (2014). De hecho, es en esta parte del registro donde más

difieren los modelos de edades para CHA 04-2 basados en la correlación con CHA 04-4 según ambos enfoques.

5.4.2. Laguna San Ignacio

A partir la ocurrencia de *L. rionegroensis* como única especie de ostrácodo en el testigo LIGN, en algunos niveles con una muy alta abundancia, se infiere que la laguna San Ignacio ha sido un cuerpo de agua de alta salinidad y elevado contenido de cloruro de sodio al menos durante el lapso de depositación de los últimos 30 cm de su columna sedimentaria. Es muy probable que la concentración de solutos haya sido aun mayor que el estimado por el valor reconstruido de conductividad de 12.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$, al menos durante parte de ese período, ya que la elevada productividad y la baja diversidad han sido asociadas con alta salinidad (Smith, 1993). Al momento del muestreo, la conductividad de la laguna fue de 71.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, el segundo valor más alto registrado en esta investigación y que seguramente es la resultante de más de una estación con déficit hídrico; si bien no se recuperaron ostrácodos vivos – lo cual, como ya se discutió, no es concluyente – sí había valvas en el primer cm de sedimentos. En cuanto a los niveles estériles entre 1–3 cm y 5–13 cm de profundidad, como el testigo fue submuestreado a campo no se cuenta con una descripción sedimentológica que permita evaluar si se habrían producido eventos de desecación en dichos lapsos, probables en una laguna cuyo registro estudiado solo indica condiciones de severo déficit hídrico.

Debido a la baja concentración natural de Pb^{210} en los sedimentos recuperados de la laguna, que impidieron obtener dataciones más allá de los primeros 7 cm, y la ausencia de dataciones radiocarbónicas, no se cuenta con un modelo de edades que

permita establecer la duración de dicho estado. En vista de las generalmente bajas tasas de sedimentación observadas en otros cuerpos de agua patagónicos, probablemente los 30 cm de sedimento analizados representen unos cientos de años; efectuando una extrapolación lineal en base a los pocos fechados por Pb^{210} disponibles, esta profundidad correspondería a edades en torno al 1700 AD. En base a esta conjetura, la laguna habría presentado un balance hídrico negativo al menos durante parte del período en el cual la laguna Cháltel, ubicada a unos 75 km al N-NE, presentaba un balance hídrico positivo. Dado que San Ignacio es una cuenca cerrada, esto sería coherente con regímenes de precipitación contrastantes o fuera de fase en ambas cuencas de drenaje, quizás relacionados con un efecto orográfico debido a los más de 450 m de altitud de diferencia entre ellas.

5.4.3. Laguna Huergo

Las estimaciones de salinidad obtenidas y las variaciones observadas en los parámetros magnéticos analizados son consistentes con oscilaciones en el nivel de la laguna Huergo asociadas a cambios menores en el balance hídrico, el cual habría sido positivo durante todo el lapso para el cual se cuenta con registro de ostrácodos – es decir, desde aproximadamente 4200 BP (Tabla 8). Nuevamente, las características de la cuenca de drenaje sugieren que el aporte de agua a la laguna está asociado a precipitaciones locales, por lo cual las mismas habrían excedido a las pérdidas evaporativas en este período.

Las especies presentes en el testigo muestran importantes variaciones en su abundancia relativa con la profundidad. Dado que seis de las siete especies encontradas

poseen similares afinidades hidroquímicas – siendo la excepción *E. virgata*, la cual presenta una amplia tolerancia a concentración y composición variables de solutos, pero que predomina en una única muestra – estas variaciones en los ensambles no estarían asociadas a cambios en el tipo de agua. Asimismo, todas las especies encontradas habitan cuerpos de agua permanentes (solo *E. virgata* ha sido hallada también en cuerpos de agua temporarios). Este hecho, junto con el superávit inferido de aporte de agua, la ausencia de sulfuros - y por ende, de condiciones anóxicas - inferida a partir de las propiedades magnéticas y la presencia de restos de otros organismos acuáticos - tales como carofitas - a lo largo de toda la columna sedimentaria indicarían que la laguna no sufrió períodos de desecación durante el lapso estudiado.

La granulometría de los sedimentos de la porción inferior del testigo LUER, comprendidos en la Zona A, es consistente con un ambiente de energía hidráulica moderada, como así también el hecho de que los bioclastos incluidos en la misma (ostrácodos, gastrópodos y bivalvos) presentan un alto grado de fragmentación. Ello indicaría que el sitio de muestreo, que en la actualidad se ubica en el centro de la cuenca, se encontraba en una zona más litoral de la laguna al momento de la deposición de estos sedimentos. La secuencia granocreciente en el límite con la Zona B, asociado al máximo valor de κ másica medido en el testigo, apunta a un aumento relativo en el nivel de la laguna hacia el 3400 cal BP.

Las estimaciones de salinidad para el período representado en la Zona B (entre 3100 y 2800 cal BP aproximadamente, según el modelo de edades preliminar) apuntan a un cuerpo de aguas diluídas, en el límite entre los rangos limnético y oligohalino. La predominancia de arcillas en los sedimentos y la integridad de los restos biológicos observados indican un ambiente de deposición de energía hidráulica relativamente baja,

consistentes con una mayor altura relativa del pelo de agua en el sitio de muestreo durante dicho período.

Hacia los 20 cm de profundidad, un aumento abrupto en el tamaño de grano marca el inicio de la Zona C. Esta variación en la granulometría, así como el valor de salinidad inferido en base al ensamble de ostrácodos, sugieren una disminución en el nivel de la laguna. Por otro lado, la datación radiocarbónica realizada sobre sedimentos muestreados entre los 18-19 cm indicó una antigüedad excesiva y debió ser descartada; esto podría deberse a un marcado efecto reservorio causado por una redisolución de precipitados carbonáticos antiguos asociada a un pulso de aumento del nivel del lago. Estos escenarios contrastantes podrían reconciliarse si se tratara de un evento ocurrido a escalas temporales inferiores a la resolución del registro sedimentario.

La gran cantidad de restos de gastrópodos y bivalvos hallada en la Zona C del testigo – particularmente entre los 16 y 20 cm de profundidad – sugieren, junto con el tamaño de grano de los clastos inorgánicos, una mayor cercanía del punto de muestreo a la zona litoral en relación a los periodos anteriores. En la actualidad, pueden observarse depósitos bastante importantes de conchas de gastrópodos en la línea de costa (Fig. 14). La coloración oscura de numerosos bioclastos presentes entre los 8 y 16 cm de profundidad puede indicar modificaciones diagenéticas en el microambiente de deposición asociadas a elevado contenido de materia orgánica, de acuerdo a lo observado en sedimentos de lagos someros y poco salinos (De Deckker, 2002).

El pico creciente en la coercitividad de la remanencia Hcr en el techo de la Zona C, y el descenso en el tamaño de partícula magnética inferido a través del cociente SIRM/k en el límite con la Zona D – coincidente con una disminución brusca de la granulometría – son consistentes con un aumento en la profundidad del nivel del agua a partir de aproximadamente los 300 cal BP. Nótese que específicamente asociado a ese nivel

estratigráfico el valor reconstruido de salinidad en base a ostrácodos disminuye, ubicándose dentro del rango limnético; esto es indicativo de una dilución de las aguas por mayor aporte, lo cual estaría asociado a un aumento en el nivel del lago.

La granulometría de la Zona D es consistente con un ambiente de baja energía; la uniformidad de los sedimentos en esta sección del testigo sugiere que durante el lapso de deposición de los mismos no se habrían producido variaciones significativas en el régimen de sedimentación. Tampoco pueden inferirse cambios ambientales asociados a variaciones en la altura del pelo de agua en esta sección a partir de los valores de los parámetros magnéticos analizados. Por ello, el aumento en la salinidad con respecto a lo estimado para los sedimentos subyacentes posiblemente sea un artefacto debido al aumento en la abundancia relativa de *E. virgata* y la desaparición de algunas especies exclusivas de aguas diluidas. Dado que *E. virgata* puede considerarse eurihalina, el óptimo de salinidad calculado por promedios ponderados es mayor que para las otras especies (estenohalinas) halladas en el testigo, lo cual resulta en estimaciones mayores de salinidad para los ensambles donde la misma domina. A su vez, como la especie es capaz de habitar aguas de baja salinidad, su alta abundancia relativa no es inconsistente con el escenario sugerido por los otros proxies analizados, es decir, una relativa estabilidad en el nivel del agua con niveles mayores que los inferidos para la Zona C; es posible que el recambio de especies observado en esta sección del testigo esté asociado a otros factores ecológicos distintos de sus afinidades hidroquímicas.

5.4.4. Laguna Carmen

En su conjunto, los valores de los parámetros magnéticos analizados y las reconstrucciones hidroquímicas en base a ostrácodos sugieren que durante los últimos 3500 años la laguna Carmen sufrió variaciones en el nivel de agua sin variaciones sustanciales del grado de oxigenación de la misma; en particular, en ningún momento habrían imperado condiciones anóxicas. Esto puede deberse a que durante el período considerado la laguna fue poco profunda, o que los fuertes vientos del oeste favorecieron los fenómenos convectivos, impidiendo su estratificación. Si bien la variabilidad observada en ambos tipos de proxies difiere en el registro en general, ambas líneas de evidencia coinciden en indicar dos períodos de descenso relativo en el nivel de la laguna.

A grandes rasgos, los parámetros magnéticos disponibles indican algunas variaciones en el potencial redox de los sedimentos, con los niveles más oxidantes de la laguna asociados a los niveles donde la relación S es más baja; se insinúa una cierta ciclicidad en los aumentos relativos de este parámetro. A los 100 y 45 cm de profundidad aproximadamente, de edades estimadas en torno a 3200 cal BP y 1900 cal BP respectivamente, las tres relaciones entre parámetros estudiadas muestran picos decrecientes coincidentes con mínimos relativos en la coercitividad de la remanencia Hcr. Estas variables son indicativas de variaciones en el tamaño de partícula magnética; se destaca que en estos sectores no hay cambio en la mineralogía magnética. Los picos observados sugieren disminuciones en el nivel de la laguna; nótese que los niveles donde los mismos son registrados anteceden estratigráficamente a máximos en la salinidad reconstruida en base a ostrácodos, lo cual resulta consistente.

Las estimaciones de paleosalinidad efectuadas muestran una variabilidad que sugiere una menor estabilidad ambiental para el período 2260-1270 cal BP con respecto a lo observado en los niveles subyacentes. En efecto, la mayoría de los ensambles recuperados en esta sección muestran una marcada dominancia de *L. rionegroensis* o *E. cecryphalium*, y presentan una distribución alternada: a un pico en la abundancia relativa de una de estas especies le sucede estratigráficamente un pico en abundancia relativa de la otra (Fig. 35). Como ambas especies presentan afinidades hidroquímicas opuestas y tienen tanto peso en los niveles donde están presentes, los valores de salinidad reconstruidos en base a ellas difieren marcadamente, tomando valores en uno u otro extremo del rango oligohalino. Por el contrario, todos los ensambles hallados en niveles correspondientes al lapso 2930-2260 cal BP están dominados por *E. cecryphalium*, lo que resultó en estimaciones de paleosalinidades relativamente bajas y constantes. Si bien no puede descartarse la presencia de ensambles dominados por *L. rionegroensis* en las muestras no analizadas de esta parte del testigo, como todo el intervalo discutido (entre 18 y 89 cm) fue analizado con una misma frecuencia de muestreo estas oscilaciones en la composición de los ensambles responderían a un patrón subyacente en vez de constituir un mero artefacto de muestreo. Por otro lado, los parámetros magnéticos analizados presentan muy baja variabilidad. Por lo tanto, es posible que las variaciones inferidas en la hidroquímica de la laguna no estén asociadas a cambios significativos en la profundidad del agua, excepto en los niveles ya mencionados donde todos los parámetros concuerdan en indicar un aumento en el tamaño de grano magnético.

5.5. Reconstrucción paleoambiental en base a ostrácodos holocenos en Patagonia Austral

Las variaciones observadas en los ensambles holocenos de ostrácodos estudiados, así como la variabilidad en los parámetros magnéticos analizados, se han interpretado en términos de cambios hidrológicos de los cuerpos de agua muestreados. Sin embargo, los registros sedimentarios analizados difirieron ampliamente en su idoneidad para este enfoque. En primer lugar, la propia ocurrencia de ostrácodos –que se esperaba fuera extendida, ya que suele tratarse de un componente numéricamente importante de la meiofauna en aguas continentales- varió considerablemente entre los testigos estudiados, desde su presencia en prácticamente todas las submuestras hasta su total ausencia. Esta ausencia se debe probablemente a cuestiones tafonómicas más que a limitantes del nicho ecológico efectivo que hayan determinado la ausencia de ostrácodos en las paleocomunidades. En lagos que presentan períodos de estratificación, el consumo de oxígeno por reacciones redox en los sedimentos limita la degradación aeróbica de la materia orgánica. Esto lleva a una disminución del pH, que a su vez favorece la dilución de carbonatos (Müller et al., 2003). La laguna Las Vizcachas, de donde se obtuvo un testigo sedimentario cuyas submuestras fueron examinadas en su totalidad y resultaron estériles para ostrácodos, presenta una cobertura de hielo durante varios meses, lo cual promueve su estratificación (Fey et al., 2009). En estas condiciones, es posible que las valvas que hayan podido estar presentes no se hayan preservado por la acción de condiciones diagenéticas tempranas inadecuadas asociadas a los potenciales redox en los primeros centímetros por debajo de la interfase agua sedimento. En los lagos andinos, que generalmente presentan un período de estratificación estival (Quirós y Drago, 1985), se generarían condiciones similares. En

estos sitios, la presencia de abundante vegetación periférica asimismo determina la introducción de materia orgánica y detritos vegetales alóctonos al lago, que también favorecen el descenso de pH en la interfase agua sedimento, propiciando la disolución de carbonatos.

Por otro lado, el conocimiento todavía relativamente escaso de la autoecología de los ostrácodos patagónicos limita el desarrollo de funciones de transferencia y el alcance del enfoque de la especie indicadora, resultando en una limitante para las interpretaciones. Por ejemplo, el recambio de las especies a lo largo del testigo sedimentario de la laguna Huergo coincide aproximadamente con las variaciones en la granulometría; esto podría estar relacionado con las preferencias por un tipo particular de sustrato (que incluso podría determinar los hábitos epifaunales o infaunales) de las especies involucradas, sobre lo cual se sabe muy poco. No obstante, dado que en este estudio intenta modelarse la respuesta de las especies a variables parametrizables climáticamente controladas, este tipo de preferencias o ciertas dimensiones del nicho (como por ejemplo, las relaciones inter- o intraespecíficas) quedan efectivamente fuera de los modelos al ser extremadamente difíciles de incorporar en los mismos.

5.5.1. Controles climáticos de la variabilidad hidrológica en Patagonia Austral

Las variaciones hidrológicas experimentadas por las lagunas Cháltel, San Ignacio, Huergo y Carmen durante el Holoceno Medio–Tardío presentaron diferencias en su magnitud y cronología. Debe tenerse en cuenta que la estimación de estas diferencias es, en esta etapa de la investigación, de carácter aproximado ya que los modelos de edades para las tres últimas lagunas son aun preliminares.

Las lagunas Cháltel y San Ignacio están localizadas en la parte más septentrional del área de estudio (a los 49°58' S y 50°39' S respectivamente). En el caso del registro de la Laguna Cháltel, que abarca los últimos 4600 años, se evidenciaron condiciones de elevada salinidad –en el rango mesohalino- y balance hídrico desfavorable durante algunos períodos; en el caso de San Ignacio, estas condiciones de aridez se evidencian para la totalidad del registro analizado, es decir, los últimos 300 años. Al comparar el signo de la señal en los registros de ambas, se advierte la prevalencia de condiciones opuestas. Es decir, mientras que en Cháltel las condiciones en los últimos 300 años fueron más húmedas que durante la parte más antigua del registro, en San Ignacio siguieron prevaleciendo condiciones de aridez. Por su parte, el registro de la laguna Huergo (51°44' S), que cubriría aproximadamente la misma ventana temporal que el de Cháltel (4200 BP y 4600 cal BP respectivamente), indica que la misma también habría experimentado variaciones en el nivel del agua pero bajo condiciones de superávit hídrico, con valores relativamente constantes de baja salinidad en los rangos limnético y oligohalino, durante todo el período analizado. Esta relativa estabilidad contrasta con la evolución reconstruida de la laguna Cháltel como un cuerpo de agua somero con fuerte déficit hídrico entre los 4600–2400 cal BP aproximadamente, que cambia gradualmente a una laguna oligotrófica permanente, en torno a los 1700 cal BP. En cuanto a la laguna Carmen, en el extremo sur del área de estudio (53°40' S), si bien se infirieron variaciones bajas a moderadas en la salinidad, la misma se mantuvo siempre dentro de un mismo rango, incluso tomando en cuenta el error en la reconstrucción. No se hallaron evidencias de transiciones marcadas de un estado a otro, como en el caso de Cháltel, aunque sí de variaciones en el nivel del agua, con descensos relativos en torno a los 3200 y 1900 cal BP, y cambios en la estabilidad, con mayor variabilidad en la salinidad a partir de los 2300 cal BP aproximadamente.

Las variaciones en balance hídrico inferidas podrían en principio atribuirse tanto a cambios en precipitaciones como a variaciones en temperatura; como ya se comentó en la Introducción, ambos parámetros están influidos por los SHW en la región Patagónica. Asimismo, la velocidad y persistencia de los vientos en superficie afectan de forma directa y significativa el balance hídrico de cuerpos de agua lénticos. Utilizando datos meteorológicos e hídricos medidos *in situ*, Olhendorf et al. (2013) propusieron una relación directa entre la intensidad de los SHW en la cuenca de la laguna Potrok Aike y las oscilaciones registradas en el nivel del agua. Estos autores concluyen que, al menos a escalas temporales interanuales, la intensidad y persistencia de los vientos en el área juegan un rol tan importante como la temperatura y las precipitaciones en el balance hídrico de la laguna, el cual a su vez determina el nivel del agua. Si bien un aumento en la intensidad de los SHW promovería una mayor evapotranspiración potencial en toda la Patagonia extra-Andina, el efecto sería más pronunciado en la estepa, donde la menor cobertura vegetal y el menor relieve aumentan el *fetch* del viento sobre los cuerpos de agua, que en el ecotono.

En cuanto al efecto de la temperatura, la única reconstrucción cuantitativa de temperatura media del aire publicada a la fecha para la Patagonia al E de los Andes, basada en el registro biológico (quironómidos) de la laguna Potrok Aike, muestra relativamente poca variación durante la segunda mitad del Holoceno (Massaferro y Larocque-Tobler, 2013). Estudios realizados en la misma laguna, en cambio, ha proporcionado evidencias de variaciones en la disponibilidad hídrica (ej., Schabitz et al., 2013, en base al registro polínico) y en el nivel del agua (Kliem et al., 2013, en base al registro geomorfológico) durante dicho período; si bien esto no es concluyente, sugiere que la temperatura media del aire no sería un factor determinante en el balance hídrico de los cuerpos de agua patagónicos a la escala considerada. Tal como se señalara en la

Introducción, no hay evidencias de que cambios en la intensidad de los SHW estén asociados de forma unívoca con variaciones en la temperatura media anual, la cual depende de numerosos factores; sin embargo, sí se ha encontrado una relación inversa entre la intensidad de los SHW y la estacionalidad (Garreaud et al., 2013). A su vez, la evapotranspiración en invierno es significativa, debido a que la mayoría de las precipitaciones se producen en dicha estación y por lo tanto el suelo se encuentra húmedo (Paruelo et al., 1998). De esta manera, una mayor intensidad en los SHW asociada a inviernos relativamente más templados y húmedos, promovería una mayor evaporación en el período del año con mayor disponibilidad hídrica, y por lo tanto sería la señal estacional que domina el ciclo anual.

Además de por su efecto directo a nivel de superficie y su influencia en la estacionalidad, los SHW impactan en el balance hídrico de los cuerpos de agua patagónicos mediante su control sobre las precipitaciones a través de variaciones en su intensidad y/o posicionamiento latitudinal (Garreaud et al., 2013). En la Patagonia Austral al E de los Andes, este control presenta una diferenciación longitudinal, dependiente de la interacción entre los SHW y las masas de aire húmedas provenientes del Atlántico Sur, o easterlies. En el sector Este de la región, el aumento en la intensidad de los SHW resulta en menores precipitaciones por debilitamiento de la influencia de los easterlies, cargados de humedad (Mayr et al., 2007). En el Oeste, en cambio, un aumento en la intensidad de los SHW está asociado a mayores precipitaciones (Ohlendorf et al., 2013). Sin embargo, este mecanismo no habría operado durante todo el Holoceno, sino que se habría establecido a partir de la segunda mitad de este período aproximadamente. Las reconstrucciones cuantitativas de precipitaciones disponibles para la Patagonia Austral al E de los Andes están basadas en un registro polínico de un área de ecotono (Cerro Frías; Tonello et al., 2009) y otro de estepa (Potrok Aike;

Schabitz et al., 2013), por lo que su comparación permite evaluar la sincronidad en los regímenes de precipitaciones de ambas áreas. Mientras que ambos registros muestran un buen acuerdo para el Holoceno Temprano, a partir del Holoceno Medio los mismos exhiben tendencias en antifase, particularmente evidentes a partir de 2000 cal BP aproximadamente. Asimismo, durante el Holoceno Medio y Tardío se habría establecido el patrón de migración estacional de los SHW (ej. Guilli et al., 2005), con un desplazamiento de los vientos de altura a $\sim 40^\circ$ en invierno y expansión y debilitamiento de los vientos de superficie, particularmente en torno a los 50°S . Según dichos autores, este patrón se reflejaría en la mayor variabilidad exhibida por los registros paleoclimáticos para este período.

En función de todo lo antedicho, se considera que la variabilidad hidrológica observada en los registros analizados en el presente estudio puede atribuirse principalmente a cambios en las precipitaciones provocadas por variaciones en la intensidad y/o posicionamiento latitudinal de los SHW, ya sea directamente o a través de su influencia sobre la intensidad relativa de los vientos húmedos del este.

5.5.2. Inferencias sobre variaciones en los SHW en Patagonia Austral durante el Holoceno Tardío

La laguna Huergo, situada en el extremo sur del área de influencia de los SHW y en una zona particularmente sensitiva a variaciones en las precipitaciones como lo es el ecotono, estaría idealmente ubicada para registrar variaciones en los patrones de precipitaciones a través de su efecto en el balance hídrico. Sin embargo, las variaciones observadas no fueron de la magnitud esperada, lo cual podría deberse a la localización de la cuenca con respecto a los gradientes pluviométricos; aproximadamente a la latitud

donde se encuentra la laguna, la menor elevación de la cordillera supone menos impedimento al flujo de los SHW, alterando el eje del gradiente de precipitaciones predominante a latitudes inferiores y desplazándolo a una orientación NO-SE. Ello habría resultado en condiciones más uniformes de las esperadas en la zona, a la escala y resolución del presente estudio.

La laguna Cháltel se encuentra a una altitud bastante elevada y en el área central de la estepa, lo cual podría afectar localmente el control de las precipitaciones por los SHW con respecto a lo que ocurre a longitudes similares, pero a menor altitud (Ohlendorf et al., 2014); se ha sugerido (Fey et al., 2009) que los vientos provenientes del Este no afectarían a las mesetas del mismo modo que a las zonas bajas. Bajo este escenario, la mayoría de los eventos de precipitación en la cuenca estarían asociadas a los SHW, como lo observado para sitios de la zona Oeste de la Patagonia Austral. Si bien ambos registros se superponen muy poco, la observación de que la laguna Ignacio, situada al Este de Cháltel y a menor altitud, habría estado bajo un régimen de precipitaciones en antifase con respecto a esta última apoya esta suposición. De esta forma, la transición observada de un balance hídrico sumamente desfavorable a uno positivo estaría relacionada a un aumento en la intensidad y/o un desplazamiento relativo en la posición de los SHW, que habría ocurrido hacia el 2400 cal BP.

Esta fecha muestra un buen acuerdo con el momento en que la laguna Carmen comenzó a experimentar un régimen de precipitaciones más variable, es decir, a partir de los 2300 cal BP aproximadamente según el modelo de edades preliminar disponible. A su vez, quedaría comprendida dentro de la Neoglaciación III (2700–2000 BP) propuesta por Aniya (2013) en su revisión de los avances glaciarios holocenos en Patagonia Austral. Algunos autores (ej. Douglass et al., 2005; Siani et al., 2010) han asociado pulsos de avances glaciarios en distintos períodos del Holoceno con un

desplazamiento de los SHW hacia latitudes menores. En su conjunto, estas observaciones apoyan la propuesta de que las variaciones hídricas observadas en las lagunas Cháltel y Carmen (Fig. 38) responderían a cambios en las precipitaciones debidos a un desplazamiento al N de los SHW en torno al 2300 cal BP, lo que implicaría una intensificación relativa de la intensidad del viento (y por ende las precipitaciones) sobre la primera y una mayor penetración de masas de aire provenientes del N-NE en el caso de la segunda por el debilitamiento de los SHW en el sector más austral de su área de influencia.

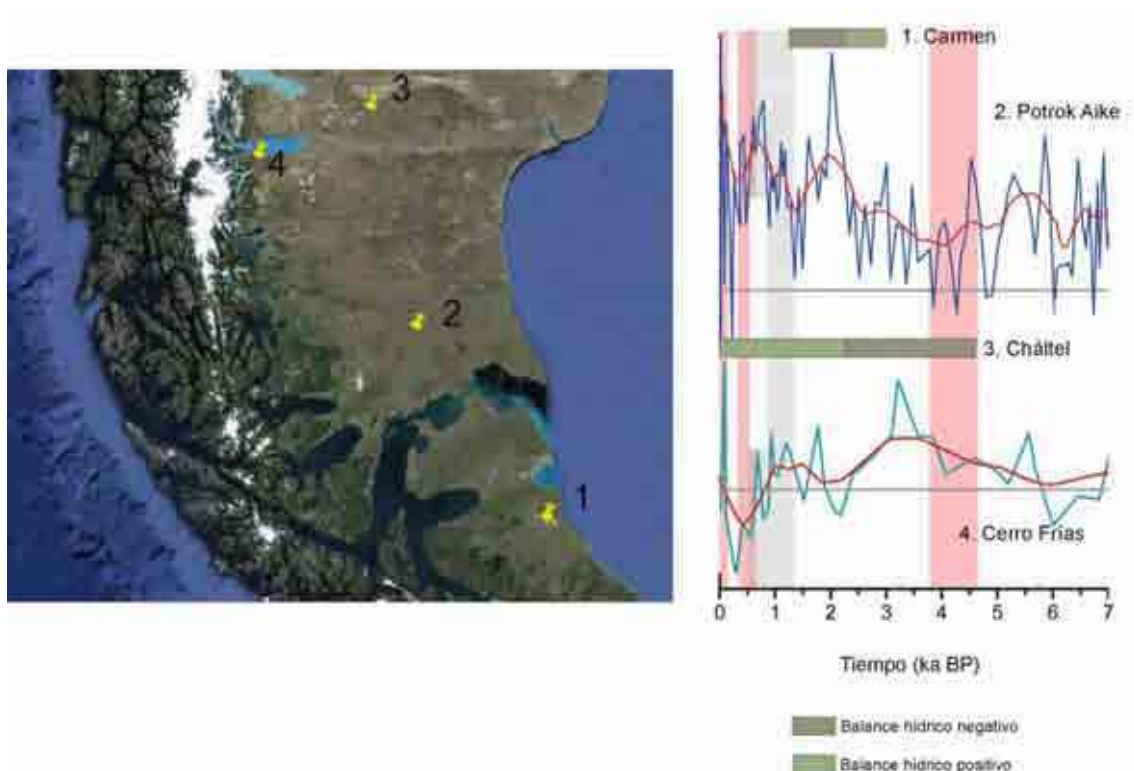


Figura 38. Derecha: ubicación de las lagunas Carmen (1), Potrok Aike (2) y Cháltel (3) y la turbera Cerro Frías (4). Izquierda: comparación entre las inferencias sobre el balance hídrico de las lagunas Cháltel y Carmen y las reconstrucciones cuantitativas de las precipitaciones en las áreas de Potrok Aike y Cerro Frías. Parcialmente modificado de Schäbitz et al. (2013).

5.6. Consideraciones finales

A continuación, se exponen las principales conclusiones obtenidas acerca de la utilización de ostrácodos patagónicos para la reconstrucción paleoambiental mediante un enfoque paleolimnológico durante el Holoceno medio y tardío en la Patagonia Austral al E de los Andes.

En primer lugar, el análisis de la hidroquímica de lagos y lagunas a nivel regional reveló una fuerte correlación entre la composición y concentración de solutos de los mismos y su localización geográfica, relacionada a su vez con la ubicación de estos sitios con respecto al marcado gradiente de precipitaciones que caracteriza a la Patagonia. La señal atribuible a esta relación es más fuerte que el componente de variabilidad hidroquímica a nivel regional debida a efectos estacionales o factores geológicos locales. Mientras que el patrón observado con respecto a las características hidroquímicas de los cuerpos de agua según su localización en sentido Oeste-Este ya había sido señalado por otros autores a nivel regional o subregional en distintas áreas de Patagonia, se encontraron por primera vez evidencias de una diferenciación hidroquímica latitudinal entre cuerpos lénticos andinos de Patagonia Austral en torno a los 50° S aproximadamente, relacionada con el cambio en la dirección predominante de los vientos en la zona debido a la menor altitud de los Andes y las consiguientes variaciones en las precipitaciones. Estas observaciones apoyan el uso de reconstrucciones paleohidrológicas para la realización de inferencias paleoclimáticas y subrayan la importancia de la utilización de múltiples sitios localizados en distintos puntos en relación a los gradientes pluviométricos.

Con respecto a la reconstrucción paleohidroquímica en base a ostrácodos en la región, se identificaron tanto debilidades como fortalezas. Por un lado, ciertos registros

sedimentarios no son idóneos para este procedimiento, muy probablemente debido a factores tafonómicos más que a la biogeografía de los ostrácodos patagónicos. Asimismo, el grado de conocimiento actualmente disponible de la ecología del grupo en la región limita su empleo en investigaciones paleoecológicas; sin embargo, este inconveniente puede subsanarse mediante más investigaciones. Por el otro, el análisis realizado permitió efectuar reconstrucciones hidroquímicas cuantitativas y cualitativas mediante el desarrollo de funciones de transferencia y la utilización del enfoque de la especie indicadora, aportando valiosa información a la reconstrucción paleoambiental de los sitios estudiados.

A nivel de la reconstrucción paleoclimática del Holoceno medio y tardío en Patagonia Austral, puede señalarse en primer lugar que las reconstrucciones locales efectuadas para los sitios estudiados y su comparación con los hallazgos de otros autores apoyan la noción de la expresión en antifase de la relación entre intensidad de los SHW y precipitaciones entre el Oeste y el Este del área de estudio. Los resultados obtenidos también sugieren una intensificación y/o desplazamiento de los SHW a latitudes menores a partir de 2400 cal BP aproximadamente.

Los resultados obtenidos en la presente investigación muestran que los ostrácodos, relativamente poco utilizados en los estudios de reconstrucción paleoambiental llevados a cabo en Patagonia, poseen un enorme potencial para la reconstrucción hidroquímica cuanti y cualitativa en los registros sedimentarios adecuados, y que una profundización en estudios neontológicos y paleontológicos del grupo permitiría mejorar y consolidar su empleo, posibilitando la obtención de estimaciones más precisas sobre las condiciones imperantes en la región en el pasado.

BIBLIOGRAFIA

- Alin, S.R. y Cohen, A.S. 2003. Lake-level history of Lake Tanganyika, East Africa, for the past 2500 years based on ostracode-inferred water-depth reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 199, 31–49.
- Aniya, M. 1996. Holocene variations of Ameghino Glacier, southern Patagonia. *The Holocene* 6(2): 247-252.
- Aniya, M. 2013. Holocene glaciations of Hielo Patagónico (Patagonia Icefield), South America: A brief review. *Geochemical Journal*, 47(2): 97-105.
- Baigún, C. y Marinone, M.C. 1996. Cold-temperate lakes of South America: do they fit Northern Hemisphere models? *Archiv für Hydrobiologie* 135 (1): 23–51
- Belyea, L R. 2007. Revealing the Emperor's new clothes: niche-based palaeoenvironmental reconstruction in the light of recent ecological theory. *The Holocene* 17(5): 683–688
- Bennett, K.D. 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist* 132: 155–170.
- 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. y Evans, J. 2009. Mechanisms of Holocene palaeoenvironmental change in the Antarctic Peninsula region. *The Holocene* 19(1): 51-69.
- Birks, H J B. 2005. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data. En: Mackay, A; Battarbee, R; Birks, J y Oldfield, F (eds.), *Global change in the Holocene*, Oxford University Press, New York, pp. 107 -123
- Birks, H.J.B., Heiri, O., Seppä, H. y Bjune, A.E., 2010. Strengths and Weaknesses of quantitative climate reconstructions based on late-Quaternary biological proxies. *Open Ecology Journal* 3: 68–110.
- Birks, H.H. y Birks, H.J.B. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4): 235-251.
- Birks, H.J.B. y Gordon, A.D. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Academic Press, London.
- Borromei, A. M., Coronato, A., Franzén, L. G., Ponce, J. F., López Sáez, J. A., Maidana, N., Rabassa, J. y Candel, M. S. 2010. Multiproxy record of Holocene paleoenvironmental change, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286(1): 1-16.
- Bradley, R. S., Hughes, M. K., y Díaz, H. F. 2003. Climate in medieval time. *Science*, 302(5644): 404-405.
- Clapperton, C. M. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, Amsterdam, 779 pp.
- Coronato, A. M., Coronato, F., Mazzoni, E., & Vázquez, M. 2008. The physical geography of Patagonia and Tierra del Fuego. En: Rabassa, J. (Ed), *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. *Developments in Quaternary Sciences* 11: 13-55
- Cubasch, U., Wuebbles, D., Chen, D., Facchini, M.C., Frame, D., Mahowald, N. y Winther, J.-G. 2013: Introduction. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate

Change [Stocker, T.F. et al, (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y New York, NY, USA.

Curry, B.B. 1999. An environmental tolerance index for ostracodes as indicators of physical and chemical factors in aquatic habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 148: 51–63.

Cusminsky, G.C., Pérez, P.A., Schwalb, A. y Whatley, R.C. 2005. Recent lacustrine ostracods from Patagonia, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 37: 431 – 450.

Cusminsky, G. C., Schwalb, A., Pérez, P.A., Pineda, D., Viehberg, F., Whatley, R.C., Markgraf, V., Gilli, A., Ariztegui, D. y Anselmetti, F.S. 2011. Late quaternary environmental changes in Patagonia as inferred from lacustrine fossil and extant ostracods. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 397–408.

Cusminsky, G.C. y Whatley, R. 1996. Quaternary non-marine ostracods from lake beds in northern Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 11: 143-154.

Crutzen, P. J. 200). *Geology of mankind. Nature*, 415(6867), 23-23.

Daday, E. 1902. *Mikroskopische-Susswasserthiere aus Patagonia - Gesammelt von Dr Filippo Silvestri. Természetrzaji Füzetek* 25: 201- 310.

De Deckker, P. 1981. On *Eucypris fontana* (Graf). *Stereo-Atlas of Ostracod shells* 8 (16) 87 – 92

De Deckker, P., Colin, J. P. y Peypouquet, J. P. (Eds). 1988. *Ostracoda in the Earth Sciences. Elsevier Science, Amsterdam.*

De Deckker, P. 2002. Ostracod Palaeoecology. En: J. Holmes y A. R. Chivas (eds.), *The Ostracoda. Applications in Quaternary Research. American Geophysical Union, Washington D. C. Geophysical Monograph* 131: 121-134.

Delorme, L.D., 1971. Paleocological determinations using Pleistocene freshwater ostracodes. *Bulletin du Centre de Recherches de Pau / Société Nationale des Pétroles d'Aquitaine* 5: 341–347.

Delorme, L. D., Zoltai, S. C. y Kalas, L. L. 1977. Freshwater shelled invertebrate indicators of paleoclimate in northwestern Canada during late glacial times. *Canadian Journal of Earth Sciences* 14(9): 2029-2046.

Díaz, M., Pedrozo, F. y Baccala, N. 2000. Summer classification of Southern Hemisphere temperate lakes (Patagonia, Argentina). *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 5: 213–229.

Díaz, M., Pedrozo, F., Reynolds, C. y Temporetti, P. 2007. Chemical composition and the nitrogen-regulated trophic state of Patagonian lakes. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters* 37(1): 17-27.

Díaz, H. F., Trigo, R., Hughes, M. K., Mann, M. E., Xoplaki, E. y Barriopedro, D. 2011. Spatial and temporal characteristics of climate in medieval times revisited. *Bulletin of the American Meteorological Society* 92(11): 1487-1500.

Douglas, M.S.V. 2007. Paleolimnology - Overview. *Encyclopedia of Quaternary Science*, pp. 2020-2029

- Douglass, D. C., Singer, B. S., Kaplan, M. R., Ackert, R. P., Mickelson, D. M., y Caffee, M. W. 2005. Evidence of early Holocene glacial advances in southern South America from cosmogenic surface-exposure dating. *Geology*,33(3): 237-240.
- Dunlop, D. J. y Özdemir Ö. 1997. *Rock Magnetism: Fundamentals and frontiers*. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. 565 pp.
- Eddy, J. A. 1976. The Maunder minimum. *Science* 192 (4245), 1189-1202.
- Eugster, H. P. y Hardie, L. A. 1978. Saline lakes. En: Lerman, A. (Ed): *Lakes*. Springer, New York. 237-293
- Fey, M., Korr, C., Maidana, N.I., Carvedo, M.L., Corbella, H., Dietrich, S., Haberzettl, T., Kuhn, G., Lücke, A., Mayr, C., Ohlendorf, C., Paez, M.M., Quintana, F.A., Schäbitz, F. y Zolitschka, B. 2009. Palaeoenvironmental changes during the last 1600 years inferred from the sediment record of a cirque lake in southern Patagonia (Laguna Las Vizcachas, Argentina), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281 (3–4): 363-375
- Forester, R.M., Lowenstein, T.K. y Spencer, R.J. 2005. An ostracode-based paleolimnologic and paleohydrologic history of Death Valley: 200 to 0 ka. *Geological Society of America Bulletin* 117: 1379-1386.
- Garreaud, R., Lopez, P., Minvielle, M. y Rojas, M. 2013. Large-Scale Control on the Patagonian Climate. *Journal of Climate* 26: 215-230.
- Gibbs, R.J. 1970. Mechanisms controlling world water chemistry. *Science* 170(3962):1088-1090
- Gilli, A., Ariztegui, D., Anselmetti, F. S., McKenzie, J. A., Markgraf, V., Hajdas, I., y McCulloch, R. D. 2005. Mid-Holocene strengthening of the southern westerlies in South America - Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49 S). *Global and Planetary Change*, 49(1): 75-93.
- Haberzettl, T., Anselmetti, F. S., Bowen, S. W., Fey, M., Mayr, C., Zolitschka, B., Ariztegui, D., Mauz, B., Ohlendorf, C., Kastner, S., Lücke, A., Schäbitz, F. y Wille, M. 2009. Late Pleistocene dust deposition in the Patagonian steppe - extending and refining the paleoenvironmental and tephrochronological record from Laguna Potrok Aike back to 55ka. *Quaternary Science Reviews* 28(25): 2927-2939.
- Haberzettl, T., Corbella, H., Fey, M., Janssen, S., Lücke, A., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Schleser, G., Wille, M., Wulf, S. y Zolitschka, B. 2007. Lateglacial and Holocene wet – dry cycles in southern Patagonia: chronology, sedimentology and geochemistry of a lacustrine record from Laguna Potrok Aike, Argentina. *The Holocene* 17(3): 297-310.
- Haberzettl, T., Fey, M., Lücke, A., Maidana, N., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Schleser, Wille, M. y Zolitschka, B. 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflected in sediments of Laguna PotrokAike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). *Journal of Paleolimnology* 33: 283-302.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.

- Horne, D. J., Cohen, A. y Martens, K. 2002. Taxonomy, Morphology and Biology of Quaternary and Living Ostracoda. En: J. Holmes y A. R. Chivas (eds.), *The Ostracoda: Applications in Quaternary Research*. AGU Geophysical Monograph Series, Washington D. C. 131: 5-36
- Horne, D. J., Holmes, J., Rodríguez-Lazaro, J. y Viehberg, F. (eds). 2012. *Ostracoda as proxies for Quaternary climate change*. *Developments in Quaternary Science* (Vol. 17). Elsevier, Amsterdam. 376 pp.
- Hughes, M. K., y Diaz, H. F. 1994. Was there a 'Medieval Warm Period', and if so, where and when? *Climatic Change* 26(2-3): 109-142.
- Imbrie, J. y Kipp, N. G. 1971. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a late Pleistocene Caribbean core. *The late Cenozoic glacial ages*, 3: 71-181.
- Juggins, S. 2003. *C2 User guide*. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle, Newcastle-upon-Tyne, Reino Unido, 69 pp.
- Juggins, S. 2013. Quantitative reconstructions in palaeolimnology: new paradigm or sick science? *Quaternary Science Reviews* 64: 20-32.
- Juggins, S. y Telford, R. J. 2012. *Exploratory Data Analysis and Data Display*. En: *Tracking environmental change using lake sediments*. pp. 123-141. Springer, Holanda
- Karanovic, I. 2012. *Recent Freshwater Ostracods of the World: Crustacea, Ostracoda, Podocopida*. Springer, 621 pp.
- Karanovic, I. 2006. *Recent Candoninae (Crustacea, Ostracoda) of North America*. *Records of the Western Australian Museum, Supplement No. 71*, 1-75.
- Kilian, R. y Lamy, F. 2012. A review of Glacial and Holocene paleoclimate records from southernmost Patagonia (49–55 S). *Quaternary Science Reviews* 53: 1-23.
- Kliem, P., Buylaert, J.P., Hahn, A., Mayr, C., Murray, A.S., Ohlendorf, C., Veres, D., Wastegård, S. y Zolitschka, B. 2013. Magnitude, geomorphologic response and climate links of lake level oscillations at Laguna Potrok Aike, Patagonian steppe (Argentina). *Quaternary Science Reviews* 71: 131–146.
- Laprida, C., Díaz, A. y Ratto, N. 2006. Ostracods (Crustacea) from thermal waters, southern Altiplano, Argentina. *Micropaleontology* 52: 177-188.
- Laprida, C. y Ballent, S. 2008. Ostracoda. En: Camacho, H., y Longobucco, M. (Eds), *Los invertebrados fósiles*. 21. pp: 599-624. Universidad Maimónides - Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, 800 pp
- Lowe, J.J. y Walker, M. J. C. 1997. *Reconstructing Quaternary Environments*. Addison-Wesley-Longman, Londres. 446 pp
- Lowe, J.J., Walker, M.J.C. y Porter, S.L. 2007. *Understanding Quaternary Climatic Change*. *Encyclopedia of Quaternary Science*, Vol I pp. 28-39
- Lu, Z., Rickaby, R. E., Kennedy, H., Kennedy, P., Pancost, R. D., Shaw, S., Lennie, A., Wellner, J. y Anderson, J. B. 2012. An ikaite record of late Holocene climate at the Antarctic Peninsula. *Earth and Planetary Science Letters* 325: 108-115.
- Mann, M. E., Zhang, Z., Rutherford, S., Bradley, R. S., Hughes, M. K., Shindell, D., Ammann, C., Faluvegi, G. y Ni, F. 2009. Global signatures and dynamical origins of the Little Ice Age and Medieval Climate Anomaly. *Science*, 326(5957), 1256-1260.

- Markgraf, V., Bradbury, J. P., Schwalb, A., Burns, S. J., Stern, C., Ariztegui, D., Guilli, A., Anselmetti, F. S., Stine, S. y Maidana, N. 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. *The Holocene* 13 (4): 581-591.
- Martens, K. 1992. On *Namibocypris costata* n. gen., n. sp. (Crustacea, Ostracoda, Candoninae) from a spring in northern Namibia, with the description of a new tribe and a discussion on the classification of the Podocopina. *Stygologia* 7 (1): 27–42.
- Martens, K. 2001. Ostracoda. En J. A. Day, I. J. de Moor, B. A. Stewart y A. E. Louw (Eds.), *Guides to the Freshwater Invertebrates of Southern Africa. Volume 3: Crustacea II. Ostracoda, Copepoda & Branchiura*. Water Research Commission, Pretoria. WRC Report No. TT 148/01 (3) 9-77
- Martens, K. y Behen, F. 1994. A checklist of the non-marine ostracods (Crustacea, Ostracoda) from South-American inland waters and adjacent islands. *Travaux scientifiques du Musée d'Histoire Naturelle de Luxembourg* 22: 81 pp.
- Masiokas, M. H., Luckman, B. H., Villalba, R., Delgado, S., Skvarca, P. y Ripalta, A. 2009. Little Ice Age fluctuations of small glaciers in the Monte Fitz Roy and Lago del Desierto areas, south Patagonian Andes, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281: 351-362.
- Masiokas, M. H., Luckman, B. H., Villalba, R., Ripalta, A. y Rabassa, J. 2010. Little Ice Age fluctuations of Glaciar Río Manso in the north Patagonian Andes of Argentina. *Quaternary Research*, 73(1): 96–106.
- Massaferro J. y 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.
- Mayr, C., Fey, M., Haberzettl, T., Janssen, S., Lücke, A., Maidana, N.I., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Schleser, G.H., Struck, U., Wille, M. y Zolitschka, B. 2005. Palaeoenvironmental changes in southern Patagonia during the last millennium recorded in lake sediments from Laguna Azul (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228 (3–4): 203-227
- Mayr, C., Wille, M., Haberzettl, T., Fey, M., Janssen, S., Lucke, A., Ohlendorf, C., Oliva, G., Schäbitz, F. y Schleser, G. 2007. Holocene variability of the Southern Hemisphere westerlies in Argentinean Patagonia (52°S). *Quaternary Science Reviews*, 26(5-6): 579–584.
- McKenzie, K. G. 1977. Illustrated generic key to South African continental Ostracoda. *Annals of the South African Museum* 74(3): 45-103.
- Meisch, C., 2000. Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. En: Schwoerbel, J. y P. Zwick (eds.), *Suesswasserfauna von Mitteleuropa* 8/3. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Mercer, J. H. 1982. Holocene glacier variations in southern South America. *Striae* 18, 35-40
- Mezquita, F., Roca, J.R., Reed, J.M. y Wansard, G. 2005. Quantifying species - environment relationships in non-marine Ostracoda for ecological and palaeoecological studies: Examples using Iberian data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 225, 93–117.
- Mischke, S., Almogi-Labin, A., Ortal, R., Rosenfeld, A., Schwab, M.J. y Boomer, I. 2010. Quantitative reconstruction of lake conductivity in the Quaternary of the Near East (Israel) using ostracods. *Journal of Paleolimnology* 43, 667–688.

- Mischke, S., Herzschuh, U., Massmann, G. y Zhang, C. 2007. An ostracod-conductivity transfer function for Tibetan lakes. *Journal of Paleolimnology* 38, 509–524.
- Moreno, P. I., François, J. P., Villa-Martínez, R. P. y Moy, C. M. 2009. Millennial-scale variability in Southern Hemisphere westerly wind activity over the last 5000 years in SW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28(1): 25-38.
- Mourguiart, P. y Roux, M., 1990. A new strategy for paleolake level reconstructions: transfer function use based on ostracods. *Geodynamique* 5, 151–165.
- Mourguiart, P., Correge, T., Wirrmann, D., Argollo, J., Montenegro, M.E., Pourchet, M. y Carbonel, P. 1998. Holocene palaeohydrology of Lake Titicaca estimated from an ostracod-based transfer function. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143, 51–72.
- Müller, B., Wang, Y., Dittrich, M. y Wehrli, B. 2003. Influence of organic carbon decomposition on calcite dissolution in surficial sediments of a freshwater lake. *Water Research* 37 (18): 4524 - 4532.
- Neukom, R., Gergis, J., Karoly, D. J., Wanner, H., Curran, M., Elbert, J., González-Rouco, F., Braddock, K. L., Moy, A. D., Mundo, I., Raible, C. C., Steig, E. J., van Ommen, T., Vance, T., Villalba, R., Zinke, J. y Frank, D. 2014. Inter-hemispheric temperature variability over the past millennium. *Nature Climate Change* 4(5): 362-367.
- Oldfield, F. 2005. Introduction: The Holocene, a special time. En: A. Mackay, R. Battarbee, H.J.B. Birks, F. Oldfield (Eds.), *Global Change in the Holocene*, Arnold, Londres, pp. 1–9
- Ohlendorf, C., Fey, M., Gebhardt, C., Haberzettl, T., Lücke, A., Mayr, C., Schäbitz, F., Wille, M., Zolitschka, B., 2013. Mechanisms of lake-level change at Laguna Potrok Aike (Argentina) - insights from hydrological balance calculations. *Quaternary Science Reviews* 71, 27–45.
- Ohlendorf, C.; Fey, M.; Massaferro, J.; Haberzettl, T.; Laprida, C.; Lücke, A.; Maidana, N.; Mayr, C.; Oehlerich, M.; Ramón Mercau, J.; Wille, M.; Corbella, H.; St-Onge, G.; Schäbitz, F. y Zolitschka, B. 2014. Late Holocene hydrological history inferred from the sediments of Laguna Cháitel (southeastern Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 411: 229-248
- Osborn, T. J. y Briffa, K. R. 2006. The spatial extent of 20th-century warmth in the context of the past 1200 years. *Science*, 311(5762), 841-844.
- Paruelo, J. M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O. E., y Golluscio, R. A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biota. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- Pérez, L., Frenzel, P., Brenner, M., Escobar, J., Hoelzmann, P., Scharf, B. y Schwalb, A. 2011. Late Quaternary (24-10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Peten Itzá, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* 46, 59–74.
- Piper, A. M. 1944. A graphic procedure in the geochemical interpretation of water analyses. *Transactions, American Geophysical Union*, 25, 914-928.
- Purper, I. y Würdig, N.L. 1974. Occurrence of *Heterocypris incongruens* (Ramdhor) Ostracoda in Rio Grande do Sul, Brazil. Discussion of the allied genera: *Cyprinotus*, *Eucypris*, *Heterocypris* and *Homocypris*. *Pesquisas* 1: 69-91.
- Quirós, R. y Drago, E. 1999. The environmental state of Argentinean lakes: an overview. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 4(1-2): 55-64.

Rabassa, J. 2008. Late cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. En: Rabassa, J. (Ed), Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Developments in Quaternary Sciences, 11, 151-204.

Reimer, P.J., Baillie, M.G., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Bronk Ramsey, C., Buck, C.E., Burr, G.S., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hajdas, I., Heaton, T.J., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning, S.W., Reimer, R.W., Richards, D.A., Southon, J.R., Talamo, S., Turney, C.S.M., van der Plicht, J. y Weyhenmeyer, C.E. 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0-50,000 years cal BP. Radiocarbon 51(4): 1111-1150

Ramón Mercou, J.; Laprida, C.; Massafiero, J.; Rogora, M.; Tartari, G. y Maidana, N.I. 2012. Freshwater Patagonian ostracods and hydrochemical characteristics of Southern Patagonian lakes (Argentina): implications for paleoenvironmental reconstructions. Hydrobiologia 694: 235–251

Ramón Mercou, J.; Plastani, M.S. y Laprida, C. 2014. A review of the genus *Limnocythere* (Podocopida: Limnocytheridae) in the Pampean region (Argentina), with the description of a new species, *Limnocythere cusminskyae* sp. nov. Zootaxa 3821 (1): 026–036

Ringuelet, R. A. 1962. Ecología acuática continental. 137 pp. EUDEBA, Buenos Aires.

Rogora, M., Massafiero, J., Marchetto, A., Tartari, G. y Mosello, R. 2008. The water chemistry of some shallow lakes in Northern Patagonia and their nitrogen status in comparison with remote lakes in different regions of the globe. Journal of Limnology 67: 75 – 86.

Reed, J., Mesquita-Joanes, F. y Griffiths, H. 2012. Multi-indicator conductivity transfer functions for Quaternary palaeoclimate reconstruction. Journal of Paleolimnology 47, 251–275

Rossetti, G. y Martens, K. 1998. Taxonomic revision of the recent and Holocene representatives of the family Darwinulidae (Crustacea, Ostracoda), with a description of three new genera. Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 68: 55-110.

Ruddiman, W. F. 2001. Earth's Climate: past and future. Primera edición. 463 pp. Freeman, Nueva York.

Schäbitz, F. , Wille, M., Francois, J.-P., Haberzettl, T., Quintana, F. , Mayr, C., Lücke, A., Ohlendorf, C., Mancini, V., Paez, M. M., Prieto, A. R. y Zolitschka, B. 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions – the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. Quaternary Science Reviews 71: 175–190

Schwalb, A., Burns, S. J. y Kelts, K. 1999. Holocene environments from stable isotope stratigraphy of ostracodes and authigenic carbonates in Chilean Altiplano lakes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 148: 153 – 168.

Schwalb, A., Burns, S. J., Cusminsky, G., Kelts, K. y Margraf, V. 2002. Assemblage diversity and isotopic signals of modern ostracodes and host waters from Patagonia, Argentina. Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology 187: 323 – 339.

Shuman, B. 2007. Paleoclimate reconstruction – Approaches. Encyclopedia of Quaternary Science, pp. 1942-1948

Siani, G., Colin, C., Michel, E., Carel, M., Richter, T., Kissel, C. y Dewilde, F. 2010. Late Glacial to Holocene terrigenous sediment record in the Northern Patagonian margin: Paleoclimate implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 297(1): 26-36.

- Smith, A. J. 1993. Lacustrine ostracode diversity and hydrochemistry in lakes of the northern Midwest of the United States. En *Ostracoda in the Earth and Life Sciences* (McKenzie, K. G. y Jones P. J., eds) Balkema Publishers, Rotterdam, 493-502
- Smith, A. J. y Horne, D. J. 2002. Ecology of Marine, Marginal Marine and Nonmarine Ostracodes. En: J. Holmes y A. R. Chivas (eds.), *The Ostracoda. Applications in Quaternary Research*. American Geophysical Union, Washington D. C. Geophysical Monograph 131: 37-64.
- Soon, W. y Baliunas, S. 2003. Proxy climatic and environmental changes of the past 1000 years. *Climate Research* 23(2): 89-110.
- Sottile, G. D., Bamonte, F. P., Mancini, M. V., y 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): 1-14
- Stine, S. 1994. Extreme and persistent drought in California and Patagonia during mediaeval time. *Nature*, 369(6481), 546-549.
- Stuiver, M., Reimer, P. J. y Reimer, R. W. (2005). CALIB 5.0.2 [WWW program and documentation]. <http://qcite.qub.ac.uk/handle/123456789/21845>
- Sywula, T. 1972. Notes on Ostracoda. Parts VII – X. *Bulletin de la Société des Amis des Sciences et des Lettres de Poznan. Série D*, 12/13.
- Telford, R. J. y Birks, H. J. B. 2009. Evaluation of transfer functions in spatially structured environments. *Quaternary Science Reviews* 28: 1309–1316
- ter Braak, C. J. F. y van Dam, H. 1989. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia* 178: 209 – 223
- ter Braak, C. J. F. y Juggins, S. 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WAPLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia* 269/270: 485-502
- ter Braak, C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience* 1 (2): 127-140
- ter Braak, C. J. F. y Verdonschot, P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57/3: 255-289
- Tonello, M. S., Mancini, M. V. y Seppä, H. 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research* 72(3): 410-420.
- Van Bellen, S., Mauquoy, D., Payne, R. J., Roland, T. P., Daley, T. J., Hughes, P. D., Loader, N. J., Street-Perrot F. A., Rice, E. M. y Pancotto, V. A. (2014). Testate amoebae as a proxy for reconstructing Holocene water table dynamics in southern Patagonian peat bogs. *Journal of Quaternary Science*, 29(5), 463-474.
- Van der Meeren, T., Mischke, S., Sunjidmaa, N., Herzsuh, U., Ito, E., Martens, K. y Verschuren, D. 2012. Subfossil ostracode assemblages from Mongolia - quantifying response for paleolimnological applications. *Ecological Indicators* 14, 138–151.
- Van Morkhoven, F.P.C.M. 1959. The Morphology, Taxonomy and Economic Use of Post-Palaeozoic Ostracoda. Part I: General. *Bataafse Internationale Petroleum Maatschappij N. V. Exploration and Production. Palaeontological Section. Shell. La Haya*. 204 pp.
- Viehberg, F.A. y Mesquita-Joanes, F. 2012. Quantitative Transfer Function Approaches in Palaeoclimatic Reconstruction Using Quaternary Ostracods. En: Horne, D., Holmes, J.,

Viehberg, F. y Rodríguez-Lazaro, J. (Eds). *Ostracoda as Proxies for Quaternary Climate Change*. Elsevier B.V.: 47–6

Villalba, R., Grosjean, M. y Kiefer, T. 2009. Long-term multi-proxy climate reconstructions and dynamics in South America (LOTRED-SA): state of the art and perspectives. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281(3): 175-179.

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

Walker, J. D., Geissman, J. W., Bowring, S. A. y Babcock, L. E. 2013. The Geological Society of America geologic time scale. *Geological Society of America Bulletin* 125(3-4): 259-272.

APÉNDICE

Clasificación de Ostracoda

Solo se incluyen los grupos con especies continentales (todos pertenecientes al orden Podocopida) y representantes actuales.

Phylum ARTHROPODA

Subphylum CRUSTACEA Pennant, 1777

Clase OSTRACODA Latreille, 1802

Subclase PODOCOPA Sars, 1866

Orden PODOCOPIDA Sars, 1866

Suborden PODOCOPINA Sars, 1866

Infraorden DARWINULOCOPINA Sohn, 1988

Superfamilia DARWINULOIDEA Brady Y Norman, 1889

Familia DARWINULIDAE Brady Y Norman, 1889

Infraorden CYTHEROCOPINA Gründel, 1967

Superfamilia CYTHEROIDEA Baird, 1845

Familia LIMNOCYTHERIDAE Klie, 1938

Familia CYTHERIDEIDAE Sars, 1925

Familia ENTOCYTHERIDAE Hoff, 1942

Infraorden CYPRIDOCOPINA Jones, 1901

Superfamilia CYPRIDOIDEA Baird, 1845

Familia CANDONIDAE Kaufmann, 1900

Familia ILYOCYPRIDIDAE Kaufmann, 1900

Familia NOTROMADIDAE Kaufmann, 1900

Familia CYPRIDIDAE Baird, 1845

Tablas de datos empleadas

Tabla A1 i. Abundancia relativa (%) de las especies de ostrácodos halladas en la presente investigación. Los sombreados alternados indican distintos subconjuntos de muestras. Primer sombreado gris: muestras del subconjunto PIPA; primer sombreado blanco: muestras del subconjunto 2013; segundo sombreado gris: muestras del subconjunto MM; segundo sombreado blanco: muestras de Patagonia Norte.

Sitio / sp	<i>Eucypris fontana</i>	<i>Eucypris cecryphalium</i>	<i>Eucypris virgata</i>	<i>Limnocythere patagonica</i>	Sp 6	<i>Newnhamia patagonica</i>	<i>Penthesilenula incae</i>	<i>Ilyocypris sp A</i>	<i>Eucypris virens</i>	<i>Eucandona megapodus</i>	<i>Ilyocypris bradyi</i>	Riqueza (S) Total
CFI	9	14	11	7			7			9	40	9
LALT	31	8	55	2	3							5
LTOR	2	16		22			47			4	2	8
LUER	32	21	42							5		4
LSOSI							100					1
LNIE	10	87					3					3
LMOR	3			66	25							4
LPAJ							100					1
13-54	1		1	13				25			58	7
13-37							100					1
13-80		5	5	3	1			15			51	11

13-53		14		4						82	3
13-51							100				1
13-63	5	7		1	5						5
13-61								100			1
13-57	38	12	38						12		4
13-90		25	25				25			25	4
13-94								20			2
13-59											1
28-1-01	3		6			12			6		7
30-1-01		2							60		5
146	17		3			3			77		4
147 B	10	1				90					3
2-2-01		100									1
12-7-2-04		95			5						2
2-3-2-04					15						2
3-3-2-04		2						2			5
28-1-01	5	5							37		5
11-7-2-04	8	25			65	1					4
13-11-11					35	65					2
16-12-11	100										1
16-12-11-9	53		47								2
16-12-11-2	44		56								2
30-1-1									69		4

LahuenCo										7		3
Herradura												1
Angostura									100			1
Juncos												1
Registros	17	17	11	8	8	5	8	6	7	6	5	

Tabla A1 ii. (Continuación)

Sitio / sp	<i>Potamoecypris villosa</i>	<i>Limnocythere rionegroensis</i>	<i>bogotensis</i>	Sp 5	Sp 2	Sp 4	<i>Heterocypris salina</i>	Sp 7	<i>Isocypris beauchampii</i>	<i>Typhlocypris sp</i>	Riqueza (S) Total
CFI									3		9
LALT											5
LTOR	4					4					8
LUER											4
LSOSI											1
LNIE											3
LMOR											4
LPAJ											1
13-54			1		1						7
13-37											1
13-80			2		1	6				5	11

13-53											3
13-51											1
13-63		81									5
13-61											1
13-57											4
13-90											4
13-94	80										2
13-59	100										1
28-1-01		56				6					7
30-1-01			7	14		17					5
146											4
147 B											3
2-2-01											1
12-7-2-04											2
2-3-2-04							85				2
3-3-2-04		2					90				5
28-1-01				47							5
11-7-2-04											4
13-11-11											2
16-12-11											1
16-12-11-9											2
16-12-11-2											2
30-1-1				21							4

LahuenCo							75				3
Herradura											1
Angostura											1
Juncos											1
Registros	3	3	3	3	2	2	3	2	1	1	

Tabla A1 iii. (Continuación)

Sitio / sp	Sp 1	<i>Sarocypridopsis aculeata</i>	<i>Isocypris laskaridisi</i>	Sp 8	<i>Chlamydotheca incisa</i>	<i>Cypris pubera</i>	<i>Darwinula stevensoni</i>	Riqueza (S) Total
CFI								9
LALT								5
LTOR								8
LUER								4
LSOSI								1
LNIE								3
LMOR								4
LPAJ								1
13-54								7
13-37								1
13-80	5							11

13-53								3
13-51								1
13-63								5
13-61								1
13-57								4
13-90								4
13-94								2
13-59								1
28-1-01	12							7
30-1-01								5
146								4
147 B								3
2-2-01								1
12-7-2-04								2
2-3-2-04								2
3-3-2-04		4						5
28-1-01					7			5
11-7-2-04								4
13-11-11								2
16-12-11								1
16-12-11-9								2
16-12-11-2								2
30-1-1			4	6				4

LahuenCo							17	3
Herradura					100			1
Angostura								1
Juncos						100		1
Registros	2	1	1	1	1	2	1	

Tabla A2. Matriz X (sitios x especies) del conjunto de calibración, en abundancias relativas (%).

Sitio / especie	<i>E. fontana</i>	<i>E. cecryphalium</i>	<i>E. virgata</i>	<i>L. patagonica</i>	Sp 6	<i>N. patagonica</i>	<i>P. incae</i>	<i>Ilyocypris A</i>	<i>E. virens</i>	<i>K. megapodus</i>	<i>I. bradyi</i>	<i>L. rionegroensis</i>	<i>P. villosa</i>
CFI	9	14	11	7			7			9	41		
LALT	31	8	56	2	3								
LTOR	2	17		24			51			4	2		
LUER	32	21	42							5			
LSOSI							100						
LNIE	10	87					3						
LMOR	3			67	25			5					
LPAJ							100						
13-54	1		1	13				26			59		
13-37							100						
13-80		6	6	4	1			19			64		
13-53		14		4							82		
13-51							100						
13-61									100				
13-57	38	12	38							12			
13-94								20					80
13-59													100

28-1-01	4		7			14			7			67	
30-1-01		3							97				
146	17		3			3			77				
147 B	10	1				89							
2-2-01		100											
12-7-2-04		95			5								
11-7-2-04	8	25			66	1							
13-11-11					35	65							
16-12-11	100												
16-12-11-9	53		47										
16-12-11-2	44		56										
29.1.98.2			3									97	
1.2.98.3			2						1			96	
21.1.98.3			7									93	
21.1.98.1						1						99	
17.1.98.4		73	24			2							
18.1.98.1			84									16	
17.1.98.1			42			58							
12/15.1.98		2	23	5						3		67	
17.1.98.6			100										

Tabla A3. Vector Y (sitios x variable) del conjunto de calibración

Sitio	Cond ($\mu\text{S/cm}$)	30-1-01	305
CFI	370	146	160
LALT	269	147 B	2800
LTOR	426	2-2-01	2000
LUER	1299	12-7-2-04	4690
LSOSI	292	11-7-2-04	1458
LNIE	78	13-11-11	420
LMOR	1834	16-12-11	570

LPAJ	36	16-12-11-9	326
13-54	314	16-12-11-2	921
13-37	219	29.1.98.2	37100
13-80	980	1.2.98.3	14100
13-53	313	21.1.98.3	1000
13-51	48	21.1.98.1	5380
13-61	97	17.1.98.4	289
13-57	815	18.1.98.1	25000
13-94	427	17.1.98.1	363
13-59	140	12/15.1.98	3640
28-1-01	3600	17.1.98.6	6140

Descripciones

Se proporcionan descripciones de las especies indeterminadas y de aquellas ya descritas cuya asignación genérica fue puesta en duda durante la presente investigación, en base a caracteres tanto de partes duras como de partes blandas cuando es posible.

Familia CANDONIDAE

Subfamilia CANDONINAE Kaufmann, 1900

***Eucandona megapodus* nov. comb**

Caparazón: En vista lateral, subreniforme; la curvatura de los márgenes dorsal y ventral es poco pronunciada, siendo el margen dorsal más convexo y

ligeramente asimétrico, resultando en una altura del caparazón ligeramente menor en el extremo posterior. La superficie de las valvas es lisa y presenta un ligero tono perlado característico (Fig. A1.13).

Apéndices: A1 con siete segmentos. El número de setas de los mismos es (de basal a terminal): 4 - 1 - 2 - 3 - 4 - 5 - 4. A2 consta de tres segmentos; setas natatorias ausentes. Md: Segundo segmento de palpo mandibular con 2+4 setas; seta y lisa. Mx1: Segundo segmento del endopodito (palpo) elongado; setas masticatorias lisas. L6 con cinco segmentos; segmento basal con seta “d1”; segmentos 1, 2 y 3 con una seta cada uno; segmento 4 con dos setas y una garra (L garra \approx L tres segmentos distales). L7 es una pata limpiadora con cuatro segmentos. Segmento basal con setas “d1” y “dp”; seta “g” en penúltimo segmento; segmento distal normalmente desarrollado (sin *pincer organ*), con setas “h1”, “h2” y “h3”; L“h1” \approx L“h2”/2; L“h2” \approx L“h3”. La furca presenta un soporte proximalmente bifurcado; la seta posterior es inusualmente larga (\geq garras); L Ga \approx L Gp.

Observaciones: Esta especie fue descrita en base a partes duras únicamente y asignada al género *Kapcyridopsis* (Cusminsky et al., 2005).

***Typhlocypris* sp**

Caparazón: Forma trapezoidal en vista lateral. Los márgenes dorsal y ventral son rectos y paralelos. El extremo anterior es levemente acuminado; el margen ántero-dorsal es recto, mientras que el margen posterior es ampliamente redondeado. Las valvas no presentan más ornamentación que una puntuación

muy leve. En vista dorsal, el ancho del caparazón es aproximadamente 1/3 del largo; ambos extremos son ligeramente aguzados. Vista interna: repliegue periférico; lamela interna calcificada relativamente bien desarrollada en el margen anterior.

Sp 4

Caparazón: Subrectangular en vista lateral, de aspecto marcadamente simétrico con respecto al plano transversal. Los márgenes dorsal y ventral son rectos y paralelos, mientras que los extremos anterior y posterior son ampliamente redondeados; el margen ántero-dorsal presenta una pendiente algo mayor que el margen postero-dorsal. Ornamentación de las valvas consistente en una puntuación leve (Fig. A1.14). Caparazón estrecho en vista dorsal. Vista interna: lamela interna calcificada estrecha y de desarrollo similar a lo largo de todo el margen libre.

Familia ILYOCYPRIDIDAE Kaufmann, 1900

***Ilyocypris* A**

Caparazón: En vista lateral, subrectangular. Presenta dos sulcos flanqueando un tubérculo poco desarrollado, no prominente en vista dorsal; la superficie presenta reticulación. Pocas o nulas espinas en los márgenes anterior y posterior. En vista interna, las valvas presentan lamela interna bien

desarrollada en todo el margen libre, con canales marginales rectos (~ 70-75 en el margen anterior).

Familia CYPRIDIDAE Baird, 1845

Sp 2

Caparazón: En vista lateral, en forma de clava a subrectangular. Largo \approx 2,5 Alto; la altura máxima ocurre ligeramente anterior a la mitad del largo máximo. Margen ventral casi recto; margen dorsal suavemente arqueado; margen anterior ampliamente redondeado y margen posterior ligeramente acuminado. Vista dorsal: Ancho \approx $\frac{1}{4}$ Largo; extremos anterior y posterior levemente aguzados. Vista externa: las valvas presentan un ligero punteado. Vista interna: zona fusionada estrecha; el vestíbulo presenta una amplitud \sim x 5 de la zona fusionada anteriormente, \sim x 4 de la zona fusionada posteriormente.

Subfamilia Eucypridinae Bronshtein, 1947

Eucypris (?) virgata

Caparazón: En vista lateral, en forma de clava, con una ornamentación muy característica consistente en estrías longitudinales y *porenwarzen* en el margen anterior. Incurvatura oral en el margen ventral ausente (Fig. A1.1). Elongado en vista dorsal, extremo anterior acuminado. En vista interna, la lamela interna

calcificada es relativamente estrecha; el vestíbulo es aproximadamente cuatro veces más ancho que la zona fusionada.

Apéndices: A2 con tres garras normalmente desarrolladas y una, G2, fuertemente reducida. Las setas natatorias sobrepasan ligeramente los extremos de las garras. Segundo segmento del palpo de la maxilula elongado y cilíndrico; setas masticatorias del tercer endito serradas. L6 con cinco segmentos; la relación de tamaños entre las setas del protopodito es $L\text{"d1"} \approx 2 \times \text{"d2"}$. Inserción de la furca proximalmente bifurcada.

Observaciones: Esta especie fue descrita en base a partes duras únicamente y asignada al género *Eucypris* (Cusminsky y Whatley, 1996); sin embargo, las características internas de las valvas no se ajustan a la diagnosis del género.

Sp 6

Caparazón: En vista lateral, subtriangular a subreniforme, con AM situada ligeramente anterior a la mitad del LM; el extremo posterior es más bajo que el extremo anterior, y el margen ventral presenta una incurvatura oral. Presenta *porenwarzen* en el margen anterior (Fig. A1.2). En vista dorsal, elongado, con extremo anterior acuminado.

Apéndices: A2 con cuatro garras normalmente desarrolladas y setas natatorias ligeramente excediendo sus extremos en largo. El segundo segmento del palpo de la Mx1 es cilíndrico, mientras que las setas masticatorias del tercer endito

son serradas. L6 con cinco segmentos; el protopodito basal presenta seta “d1” y “d2”; $L“d1” \approx 5 \times L“d2”$.

Subfamilia Cyprinotinae Bronshtein, 1947

Heterocypris cf. H. bogotensis

Caparazón: En vista lateral, subrectangular a subtrapezoidal. Magen dorsal arqueado, con una expansión dorsal de la VI recubriendo la VD (“*hump*”). Vista interna: lamela interna calcificada estrecha; amplitud similar en todo el margen libre en la VI, más amplia posteriormente en la VD.

Apéndices: A1 con siete segmentos. A2 con tres garras largas y una de menor desarrollo; las setas natatorias se extienden aproximadamente un 20% más allá del extremo de las garras. Segundo segmento del palpo de la maxilula cilíndrico; setas masticatorias del tercer endito fuertemente serradas. Seta “f” en L6 alcanza el extremo distal del penúltimo segmento. Furca en forma de varilla; largo de ambas setas ~ garra posterior.

Subfamilia Cypridopsinae Kaufmann, 1900

“*cecryphalium*”

Caparazón: En vista lateral, subtrapezoidal, con el margen anterior ampliamente redondeado y el margen posterodorsal inclinado; el margen

ventral presenta una muy leve sinuosidad. Superficie puntuada, con ornamentación consistente en un leve reticulado; no se aprecian *porenwarzen*. (Fig. A1.5). En vista dorsal elongado; VI recubre VD ventralmente. Vista interna: lamela interna calcificada relativamente estrecha, repliegue periférico.

Apéndices: A1 con seis segmentos. A2 con cuatro garras largas y setas natatorias extendiéndose hasta el extremo de las mismas. Segundo segmento del palpo de la maxilula cilíndrico; setas masticatorias del tercer endito lisas. L5: no se aprecia seta "c". En el macho, los palpos están modificados en "*clasping organs*" de desarrollo asimétrico consistentes en dos segmentos (*trunk + finger*). L6 presenta cinco segmentos; el protopodito basal carece de seta "d1". La garra terminal excede en longitud a los tres segmentos terminales. L7 es una pata limpiadora de cuatro segmentos; pincer organ con tres setas desiguales: 1 larga, 1 mediana, plumosa, y 1 corta. La hembra presenta una furca flageliforme, de base triangular; furca ausente en el macho. Órgano de Zenker del macho con 10 anillos de espinas.

Observaciones: Esta especie fue descrita en base a partes duras únicamente y asignada al género *Eucypris* (Cusminsky et al., 2005).

Subfamilia Cypridinae Baird, 1845

Sp 1

Caparazón: En vista lateral, en forma de clava; AM ocurre aproximadamente en el tercio anterior. La superficie presenta reticulación, *porenwarzen* y espínulas en los márgenes anterior y posterior (Fig. A1.6). Globular en vista dorsal; ventralmente, la valva izquierda (VI) recubre a la valva derecha (VD). Vista interna: Lamela interna calcificada estrecha, con repliegue periférico en la VI y desplazado hacia dentro en la VD.

Apéndices: A1 presenta siete segmentos. A2 con cuatro garras largas; las setas natatorias se extienden un poco más allá de sus extremos. El segundo segmento del palpo de la maxilula es cilíndrico y curvado; las setas masticatorias son fuertemente serradas. L6 consta de cinco segmentos (2 protopoditos + 3 endopoditos); el segundo endopodito es largo. L "d1" $\approx 2 \times L$ "d2"; seta "h2" aproximadamente del largo de los dos segmentos terminales. L7 es una pata limpiadora con *pincer organ*. Furca en forma de vara, bifurcada en su extremo proximal, con garras y seta anterior "sa" muy delgadas.

Sp 5

Caparazón: En vista lateral, en forma de clava; AM ocurre aproximadamente en el tercio anterior. Ornamentación consistente en fosetas poco profundas, con *porenwarzen* en los márgenes anterior y posterior. En vista dorsal, ampliamente ovalado (ancho máximo $\approx LM/2$), con extremos anterior y posterior acuminados; VI recubre la VD posteriormente. Vista ventral: La VI recubre a la VD en la zona oral. Vista interna: Lamela interna calcificada estrecha. La VI presenta una expansión en forma de lóbulo en el margen

ventral; el repliegue es periférico en los márgenes anterior y posterior. En la VD el repliegue se encuentra desplazado internamente en los márgenes anterior y posterior.

Apéndices: A2 con cuatro garras; tres bien desarrolladas, G2 reducida. Las setas natatorias se extienden hasta el extremo de las garras. Mx1: Segundo segmento del palpo de forma cilíndrica y curva; setas masticatorias serradas. L6 con cinco segmentos (2 protopoditos + 3 protopoditos). Setas “d1” y “d2” presentes, iguales en largo. Órgano de Zenker con espinas en círculos (no rosetas).

Subfamilia Isocypridinae Rome, 1965

Sp 8

Caparazón: Forma subrectangular en vista lateral, con los márgenes dorsal y ventral rectos y paralelos. Márgenes anterior y posterior ampliamente redondeados. Calcificación muy débil, valvas lisas. Vista interna: lamela interna calcificada muy poco desarrollada.

Apéndices: A1 presenta siete segmentos. A2 posee seis segmentos; solo tres garras están bien desarrolladas, y las setas natatorias no se extienden hasta sus extremos. El segundo segmento del palpo de Mx1 es de forma rectangular y presenta seis setas; las setas masticatorias son lisas. L7 posee cuatro

segmentos, el último de los cuales presenta *pincer organ*. La furca está bien desarrollada y tiene forma de varilla; la relación de largos entre las setas y garras es como sigue: “sa” \approx $\frac{1}{2}$ “sp” \approx $\frac{3}{4}$ “Gp” \approx $\frac{2}{3}$ “Ga”.

Subfamilia Megalocypridinae Rome, 1965

Sp 7

Caparazón: De gran tamaño (~ 3.5 mm); alargado en vista lateral, con LM \approx 2 x AM. La AM ocurre en el tercio posterior del caparazón. El margen dorsal presenta un declive hacia el margen anterior, mientras que el margen ventral presenta una incurvatura situada aproximadamente a los $\frac{2}{5}$ del LM. Margen anterior ampliamente redondeado, margen posterior más elongado. La superficie de las valvas es lisa (Fig. A1.9). En vista dorsal, extremo anterior acuminado. La VI recubre la VD ventralmente. Vista interna: lamela interna calcificada relativamente estrecha, repliegue periférico en todo el margen libre.

Apéndices: A1 presenta siete segmentos y garras flageladas. A2 con setas natatorias reducidas, alcanzando \approx $\frac{2}{3}$ L de las garras. El segundo segmento del palpo de la Mx1 es cilíndrico; tercer endito con setas masticatorias lisas. L5 en el macho es un palpo prensil de dos segmentos; el apéndice izquierdo es de mayor tamaño. L5 presenta cinco segmentos; únicamente seta “d1” presente. L7 es una pata limpiadora de tres segmentos con *pincer organ*. El órgano de Zenker presenta espinas en espiral (no en roseta).

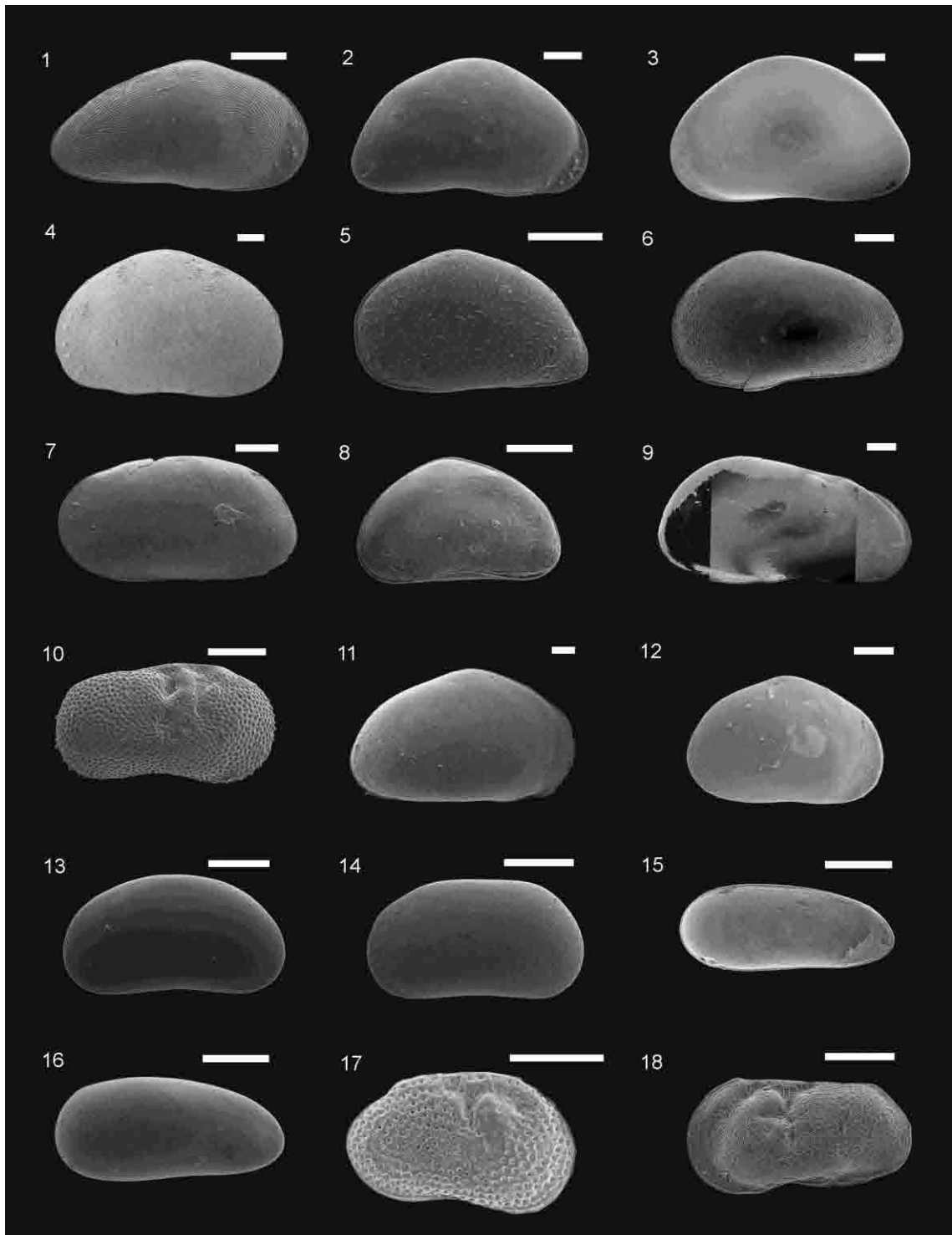


Fig. A1. Ostrácodos recientes (actuales y holocenos) continentales patagónicos. Escala = 200 μm . **1.** *Eucypris virgata*, VI, ext; Cerro Frías I. **2.** Sp 6, VD, ext; El Morro. **3.** *Eucypris fontana*, VI, ext; L. Alta. **4.** *Eucypris virens*, VI, ext; V. La Angostura. **5.** *Eucypris cecryphalium*, cap., vista izq.; Cerro Frías I. **6.** Sp 1, VI, ext; 28-1-01. **7.** *Isocypris beauchampi*, VI, ext; El Toro. **8.** *Potamocypris smaragdina*, cap., vista izq. ; Cerro Frías I. **9.** Sp 7, VD, ext; 3-3-2-04. **10.**

Ilyocypris bradyi, VD, ext; Cerro Frías I. **11.** *Cypris pubera*, VD, ext; Los Juncos. **12.** *Heterocypris salina*, VD, ext; Lahuen-Co. **13.** *Eucandona megapodus*, VI, ext; El Toro. **14.** Sp 4, VI, ext; 13-80. **15.** *Darwinula stevensoni*, VI, int; Lahuen-Co. **16.** *Penthesilenula incae*, VD, ext; Cerro Frías I. **17.** *Limnocythere rionegroensis*, VD, ext; CHA-04/4 (43-44 cm). **18.** *Limnocythere patagonica*, VI, ext; CHA-04/4 (6-7 cm).

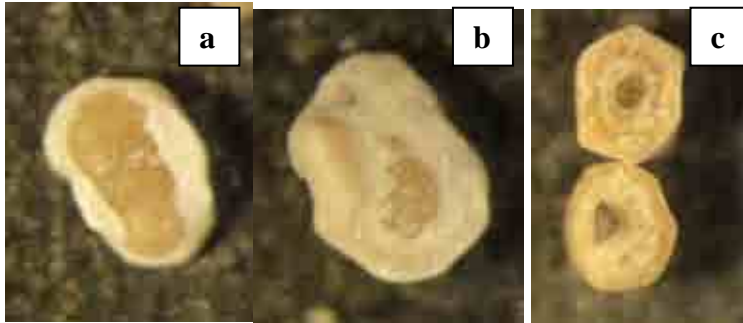


Figura A2. Fotografías de clastos recubiertos por precipitados carbonáticos recuperados del testigo CHA 04-4. **a.** Valva de ostrácodo proveniente de 9-10 cm de profundidad. Aumento: 50x. **b.** Valva de ostrácodo proveniente de 16-17 cm de profundidad. Aumento: 80x. **c.** Ooide mostrando un grano de arena en el centro, proveniente de 40-41 cm de profundidad. Aumento: 80x.