



CENTRO INTERNACIONAL DE ESTUDOS
DE DOUTORAMENTO E AVANZADOS
DA USC (CIEDUS)

TESE DE DOUTORAMENTO

**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE
TURBERAS DEL NORTE DE LA PENÍNSULA
IBÉRICA MEDIANTE ANÁLISIS DE
MACROFÓSILES VEGETALES Y GRADO DE
HUMIFICACIÓN DE LA TURBA.**

Martín Souto Souto

ESCOLA DE DOUTORAMENTO INTERNACIONAL

PROGRAMA DE DOUTORAMENTO EN BIODIVERSIDADE E CONSERVACION DO MEDIO
NATURAL

SANTIAGO DE COMPOSTELA

2018



AUTORIZACIÓN DO DIRECTOR / TITOR DA TESE

Reconstrucción paleoambiental de turberas del Norte de la península Ibérica mediante el análisis de microfósiles vegetales y el grado de humificación de la turba

Dra.: M^a Isabel Fraga Vila

Dr.: Francisco Xabier Pontevedra Pombal

INFORMA/N:

Que a presente tese, correspóndese co traballo realizado por D. Martín Souto Souto, baixo a miña dirección, e autorizo a súa presentación, considerando que reúne os requisitos esixidos no Regulamento de Estudos de Doutoramento da USC, e que como director desta non incorre nas causas de abstención establecidas na Lei 40/2015.

En Santiago de Compostela., 14. de maio de 2018

Asdo

Dra.: .M^a Isabel Fraga Vila

Dr. Francisco Xabier

Pontevedra Pombal

Titora: Dra. M^a Inmaculada Romero Buján



DECLARACIÓN DO AUTOR/A DA TESE

**Reconstrucción paleoambiental de turberas del Norte de la península
Ibérica mediante el análisis de microfósiles vegetales y el grado de
humificación de la turba**

D. Martín Souto Souto.....

Presento a miña tese, seguindo o procedemento axeitado ao Regulamento, e declaro que:

- 1) A tese abarca os resultados da elaboración do meu traballo.
- 2) De selo caso, na tese faise referencia ás colaboracións que tivo este traballo.
- 3) A tese é a versión definitiva presentada para a súa defensa e coincide coa versión enviada en formato electrónico.
- 4) Confirmo que a tese non incorre en ningún tipo de plaxio doutros autores nin de traballos presentados por min para a obtención doutros títulos.

En Santiago de Compostela, ..14. de .maio.. de 2018



RESUMEN

Las turberas son ecosistemas con una distribución muy restringida en la Península Ibérica. Entre ellas las turberas ombrotáficas de cobertor constituyen un hábitat aún más escaso y en peligro grave de desaparición, a pesar de estar bajo la protección de diferentes normativas vigentes, tanto nacionales como internacionales. Además de su importancia ecológica, uno de sus mayores valores radica en su funcionamiento como archivos paleoambientales del pasado, principalmente del período Holoceno. La tesis está organizada en nueve capítulos; los tres primeros de carácter general, en el primero de los cuales se presenta una recopilación de información bibliográfica sobre turberas, haciendo hincapié en turberas de cobertor, sobre macrofósiles vegetales y sobre propiedades de la turba, particularmente el grado de humificación de la misma. El segundo capítulo contempla los objetivos de la tesis y el tercero la metodología utilizada. En el cuarto se presenta un estudio detallado de los distintos macrofósiles vegetales estudiados en tres turberas de cobertor y una elevada del norte de la Península Ibérica. De todos los taxones de macrofósiles identificados se realiza una descripción y se establecen las bases para su identificación, mediante claves dicotómicas con ilustraciones detalladas de los caracteres de mayor valor taxonómico.

En los capítulos quinto y sexto se realizan las reconstrucciones paleoambientales durante el Holoceno, en la turbera vasca de Zalama en primer lugar y posteriormente en el caso de la turbera gallega de Borralleiras de Cal Grande; realizadas a partir de los macrofósiles vegetales extraídos de la turba y de los resultados de los análisis de la turba, especialmente los del grado de humificación, el contenido en elementos litogénicos, carbones y la tasa de crecimiento vertical. La comparación de diferentes registros bióticos y abióticos ha permitido reconstruir la dinámica de las condiciones hidrológicas, es decir, de la humedad superficial de la turbera e inferir, a partir de las mismas, características climáticas pasadas, además de detectar posibles cambios en la turbera de origen natural y/o antrópicos.

El capítulo séptimo se dedica a la discusión general de los resultados obtenidos, el octavo a las conclusiones obtenidas a partir del trabajo realizado y por último, el noveno a las referencias bibliográficas citadas en esta memoria.

A modo de síntesis global, con este trabajo de tesis se pretende por un lado, contribuir al conocimiento y estudio de los macrofósiles vegetales en turberas de cobertor de la Península Ibérica, desarrollando y profundizando en la estandarización de protocolos para estudios paleobotánicos y preparar colecciones de referencia para investigaciones futuras; por otro lado ofrecer un sólido análisis paleoambiental en dos turberas de cobertor del Norte de la Península Ibérica, para conocer los cambios en la cubierta vegetal a lo largo del tiempo, la propia evolución de la turbera, identificación de los factores ambientales (de origen natural y antrópico), registrados en la turba y su aplicación en la reconstrucción paleoambiental durante el Holoceno.

RESUMO

As turbeiras son ecosistemas cunha distribución moi restrinxida na Península Ibérica. Delas as turbeiras ombrotóficas de cobertor constitúen un hábitat aínda máis escaso e en grave perigo de desaparición, a pesar de estaren baixo a protección de diferentes normativas nacionais e internacionais vixentes. Ademais da súa importancia ecolóxica, un dos seus valores máis importantes reside no seu funcionamento como arquivos paleoambientais do pasado, principalmente do período do Holoceno. A tese está organizada en nove capítulos; os tres primeiros de carácter xeral, no primeiro deles amósase unha recolleita de referencias bibliográficas en turbeiras, salientando as turbeiras de cobertor, macrofósiles vexetais e as propiedades da turba, particularmente o grao de humificación. O segundo capítulo considera os obxectivos da tese e o terceiro a metodoloxía utilizada. No cuarto preséntase unha análise detallada dos diferentes macrofósiles vexetais estudados en tres turbeiras de cobertor e unha elevada do Norte da Península Ibérica. De todos os taxons identificados realizase unha descrición e establécense as bases para a identificación, mediante claves dicotómicas con ilustracións detalladas dos caracteres de maior valor taxonómico.

Nos capítulos quinto e sexto realízanse as reconstrucións paleoambientais durante o Holoceno, na turbeira vasca de Zalama primeiro e logo no caso Borralleiras Cal Grande en Galicia; feitas a partir de macrofósiles vexetais extraídos da turba e dos resultados das análises da turba, especialmente o grao de humificación, contido en elementos litoxénicos, carbóns e a taxa de crecemento vertical. A comparación de diferentes rexistros bióticos e abióticos poder recrear a dinámica das condicións hídricas, é dicir, a humidade superficial da turbeira, e deducir, características climáticas pasadas ademais de detectar posibles cambios na turba de orixe natural e / ou antrópico.

O sétimo capítulo está dedicado á discusión xeral sobre os resultados obtidos, o oitavo as conclusións obtidas a partir do traballo realizado e, finalmente, o noveno coas referencias bibliográficas citadas nesta memoria.

A modo de síntese xeral, con esta tese preténdese por unha banda contribuír ao coñecemento e estudo dos macrofósiles vexetais en turbeiras da Península Ibérica, desenvolvendo e afondando na estandarización de protocolos para estudos paleobotánicos e preparar coleccións referencia para futuras investigacións; por outra banda, proporcionar unha análise paleoambiental sólida en dúas turbeiras de cobertor do Norte da Península, para coñecer os cambios na cobertura vexetal ao longo do tempo, da evolución da turbeira, identificación de factores ambientais (de orixe natural e antrópico), rexistrados na turba e a súa aplicación na reconstrución paleoambiental durante o Holoceno.

SUMMARY

The peatlands (bogs and fens) are ecosystems with a very restricted distribution in the Iberian Peninsula. The ombrotrophic blanket bogs constitute a habitat furthermore scantily and in serious danger of disappearance, in spite of being under the protection of different in force regulations, both national and international. In addition to its ecological importance, one of its major values lies in its functioning as paleoenvironmental archives of the past, mainly of the Holocene period. The thesis is organized in nine chapters; the three first ones of general character, in the first one of which one presents a summary of bibliographical information about peatlands, emphasizing on blanket bogs, plant macrofossils and properties of peat, particularly the degree of humification. The second chapter contemplates the main aims of this thesis and the third one the methodology used. In the fourth one, a detailed study of the different plant macrofossils studied in three blanket bogs and one raised bog in the north of the Iberian Peninsula is presented. For each macrofossil taxa identified, a description is made and the bases for their identification are established, using dichotomous keys with detailed illustrations of the characters of greater taxonomic value.

In the chapters fifth and sixth, paleoenvironmental reconstructions are carried out during the Holocene, in the Basque blanket bog of Zalama and in the Galician blanket bog of Borralleiras de Cal Grande; realized from the results of the analyses of plant macrofossils extracted from the peat and from the peat analyses, especially those of the degree of humification, the content of lithogenic elements, coals and the vertical growth rate. The comparison of different biotic and abiotic records has allowed us to reconstruct the dynamics of the hydrological conditions, that is, the surface humidity of the peat bog and infer, from them, past climatic characteristics, in addition detecting possible changes in the peat bog of natural origin and / or anthropic nature.

The seventh chapter is dedicated to the general discussion of the results obtained; the eighth to the conclusions obtained from the work carried out and finally, the ninth to the bibliographical references cited in this report.

As a global synthesis, this thesis is intended on the one hand, to contribute to the knowledge and study of plant macrofossils in blanket bogs of the Iberian Peninsula, developing and deepening the standardization of protocols for paleobotanical studies and preparing collections of reference for future research; On the other hand, to offer a solid paleoenvironmental analysis in two blanket bogs of the North of the Iberian Peninsula, to know the changes in plant cover over time, the own evolution of the peat bog, identification of environmental factors (natural and anthropic), registered in the peat and its application in the paleoenvironmental reconstruction during the Holocene

Agradecementos

Gustaríame agradecer en primeiro lugar aos meus directores, Dra. M^a Isabel Fraga e Dr. Francisco Xabier Pontevedra Pombal por orientar, dirixir, pulir e esixir que acabase este traballo. Esto último, xa era vox populi na facultade!

Gracias Mabel, por todos estes anos de traballos, oportunidades, investigacións, proxectos, ideas e consellos... Aprendín de todo.

Ao Dr. Eduardo García-Rodeja Gayoso pola súa desinteresada axuda en todo o relacionado con turba e solos e tamén á Dra M^a Regina Carballal Durán pola súa disposición e axuda en cuestións de taxonomía.

Ao departamento de Botánica e departamento de Edafoloxía pola imprescindible axuda no análise de moitas das mostras.

Aos meus compañeiros de Botánica Tino, Dani e Rafa que fixeron levadeiras e entretidas as horas de laboratorio. A todo o persoal do Museo de Historia Natural. Como non, á lupa, microscopio e placa calefactora que aguantaron sen fundirse!

A miña familia: miña nai por financiar altruista e desinteresadamente unha gran parte desta investigación, meu pai e miña avoa por ensinarme os montes de pequeno, os meus irmans e os sobriños: adicovos a tese para cando sepades leer.

Os Dr. Marzoa, Dr. Polo, Dr. Queiruga son o último.....ai non, falta Xabi, apura.

A Irene, Susana e Uxia por darme ánimos incansablemente

A Marek, xa podemos ir de viaxe

A Julio, xa podemos ir de festa

ÍNDICE

1.- INTRODUCCION.....	1
1.1. Las Turberas.....	1
1.1.1. Estructura.....	4
1.1.2. Clasificación.....	6
1.1.3. Características de las turberas como archivos paleoambientales.....	8
1.1.4. Estudios paleoambientales en turberas.....	9
1.1.5. Turberas de cobertor (Blanket Bogs).....	10
1.1.5.1. Origen.....	14
1.1.5.2. Vegetación.....	15
1.1.5.3. Interacciones entre las distintas especies vegetales y la hidrología. y otros factores ambientales.....	17
1.1.6. Turberas de cobertor en la Península.....	18
1.2. Macrofósiles vegetales.....	20
1.2.1. Definición.....	20
1.2.2. Degradación y preservación.....	22
1.2.3. Identificación.....	25
1.2.5. Uso de macrofósiles vegetales en la investigación paleobotánica en turberas.....	26
1.3. Grado de humificación de la turba.....	29
2.- JUSTIFICACION Y OBJETIVOS.....	31
3.- MATERIAL Y METODOS	33
3.1.- Preparación de colecciones de referencia a partir de flora actual de turberas....	34

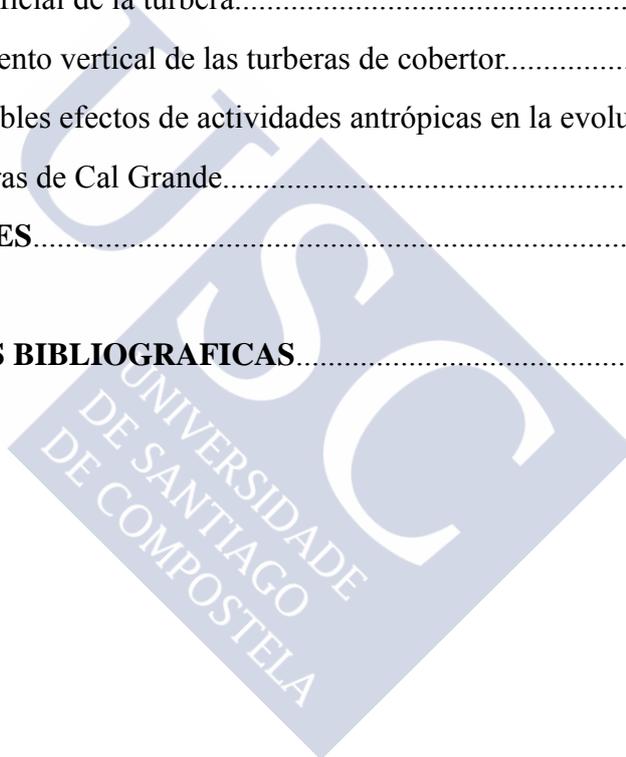
3.2.- Extracción y preparación de colecciones de referencia a partir de macrofósiles vegetales extraídos de turba.....	35
3.3.- Cuantificación de macrofósiles vegetales.....	36
3.4.- Índice Hidroclimático (IH)	37
3.5 - Análisis de partículas de carbón.....	38
3.6- Microscopía electrónica.....	39
3.7- Índice de Humificación (IHu).....	39
3.8- Tasa de crecimiento vertical (TCV).....	40
3.9- Análisis Físico-Químicos.....	40
3.10- Geoquímica elemental.....	40
3.11- Análisis estadísticos.....	43
3.13 - Dataciones con ¹⁴ C.....	43
4- Macrofósiles vegetales en turberas ombrotáficas del Norte de la Península Ibérica.....	45
4.1- Introducción.....	45
4.1.1-Estudios sobre macrofósiles vegetales en la Península Ibérica.....	45
4.2- Material y métodos.....	46
4.2.1- Areas de muestreo.....	46
4.2.2.- Análisis de los macrofósiles conservados en la turba.....	46
4.3- Resultados.....	47
4.3.1 Caracterización e identificación de macrofósiles vegetales	47
4.4 Discusión.....	89
5- Reconstrucción paleoambiental de los últimos 8.000 años de la turbera de cobertor de Zalama (Sierra de Ordunte, País Vasco)	
5.1.- Introducción.....	95
5.2.- Material y Métodos.....	96
5.2.1.- Area de estudio.....	96
5.2.2.- Flora y vegetación.....	97
5.2.3.- Toma de muestras.....	98

5.2.4.-Análisis realizados.....	99
5.3.- Resultados.....	99
5.3.1.- Morfoestratigrafía y caracterización físico-química.....	99
5.3.2.- Acumulación de elementos litogénicos.....	102
5.3.3.- Determinación del grado de humificación..de la turba.....	102
5.3.4.- Macrofósiles vegetales y hongos.....	104
5.3.5.- Índice hidroclimático.....	110
5.3.6.- Tasa de crecimiento vertical de la turbera.....	111
5.3.7.- Correlaciones entre macrofósiles e índice de humificación.....	112
5.3.8.- Diagrama estratigráfico.....	113
5.4.- Discusión.....	119
5.4.1.- Interpretación de esclerocios de <i>Cenococum geophilum</i>	122
5.4.2.- Reconstrucción paleoambiental.....	123

6- Reconstrucción paleoambiental de los últimos 5500 años (segunda mitad del Holoceno) de la turbera de cobertor de Borralleiras de Cal Grande (Montes Cabaleiros, Galicia)

6.1.- Introducción.....	129
6.2.- Material y Métodos.....	130
6.2.1.- Area de estudio.....	130
6.2.2.- Flora y vegetación	131
6.2.3.- Toma de muestras.....	132
6.2.4.-Métodos.....	133
6.3.- Resultados.....	135
6.3.1.- Morfoestratigrafía y caracterización físico-química.....	135
6.3.2.- Acumulación de elementos litogénicos.....	138
6.3.3.- Determinación del grado de humificación de la turba.....	139
6.3.4.- Macrofósiles vegetales y hongos.....	140
6.3.5.- Índice hidroclimático (IH).....	144
6.3.6.- Índice de humificación (IHu).....	144
6.3.7.- Tasa de crecimiento vertical de la turbera.....	145

6.3.8.- Zonación estratigráfica.....	146
6.4.- Discusión.....	151
.....6.4.1.- Reconstrucción paleoambiental del testigo de Borralleiras de Cal Grande.....	154
7- DISCUSION GENERAL.....	159
7.1. Macrofósiles vegetales.....	159
7.2. Las turberas de cobertor de Zalama y Borralleiras de Cal Grande.....	161
7.3. Evolución de la paleoflora.....	162
7.4. Humedad superficial de la turbera.....	163
7.5. Tasa de crecimiento vertical de las turberas de cobertor.....	165
7.6. Indicios de posibles efectos de actividades antrópicas en la evolución de turberas de Zalama y Borralleiras de Cal Grande.....	167
8- CONCLUSIONES.....	171
9- REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	173



1. INTRODUCCIÓN

1.1. Las Turberas

Las turberas son ecosistemas húmedos formados por la acumulación de turba *in situ* en condiciones de hidromorfía, con un espesor mínimo de 30 cm desde la superficie (Pontvedra-Pombal, 2002; Martínez-Cortizas *et al.*, 2009) y con una cubierta vegetal compuesta por comunidades de plantas vasculares higrófilas e hidrófilas (en su mayoría de las familias Ericaceae, Poaceae, Juncaceae y Cyperaceae), junto con briófitos, entre los que destacan especialmente las especies del género *Sphagnum*. El nombre proviene del ruso y del alemán "turf" y sus equivalentes en inglés serían "peatland" en el sentido estricto de terreno con acumulación de turba y "mire" en el sentido más amplio de ecosistema productor de turba (Wheeler & Proctor, 2000), o de áreas con acumulación activa de turba (Charman, 2002).

Las turberas juegan un papel importante en la biosfera global debido a la gran cantidad de C del suelo global que almacenan aproximadamente 1500 Gt; (Amundson, 2001); o 530-694 Gt; (Yu *et al.*, 2010); lo que supone hasta el 50% de la reserva terrestre del mundo (Evans *et al.*, 2006) y en el sistema climático, por la susceptibilidad a las emisiones de CH₄ e intercambio de CO₂ de los aproximadamente cuatro millones de km² de turberas, solo en el del hemisferio Norte (MacDonald *et al.*, 2006). La degradación, erosión y pérdida de estos ecosistemas supondrá un grave problema a la vista del cambio climático futuro (Evans *et al.*, 2006). Constituyen también un registro básico de los cambios climáticos y ecológicos ocurridos durante el Holoceno, al almacenar en su interior una gran cantidad de datos paleoambientales de forma continua.

En términos edáficos, la turba es un material orgánico saturado por agua durante más de 30 días al año, de color marrón claro a negro, formado a partir de restos vegetales, que presenta una estructura de fibrosa a amorfa y una proporción variable de C, H y O. Este material debe contener al menos un 20% de carbono orgánico (IUSS, 2015) o más de 12-18 % de carbono orgánico en función del contenido en arcilla (Soil Survey Staff, 2014). El resto de su composición es básicamente agua en un 90 %.

El clima y la topografía del entorno crean las condiciones permanentes de hidromorfía necesarias para el desarrollo de las comunidades vegetales. Por un lado, la geomorfología define muchos de los diferentes tipos de turberas y por otro, las condiciones climáticas delimitan la distribución de estos ecosistemas al ejercer como principal fuerza exógena, en base a la abundancia de precipitaciones y a las bajas temperaturas. Estos dos condicionantes físicos ejercen una fuerte influencia en los factores bióticos, al reducir la velocidad de consumo por parte de los microorganismos (anaerobiosis, bajas temperaturas, acidez,...), provocando un desequilibrio entre la producción de necromasa y la descomposición de materia orgánica. Los procesos de crecimiento, decaimiento y acumulación de los restos vegetales, sufren importantes alteraciones y originan así las grandes acumulaciones de turba. (Gore, 1983; Moore, 1989; Eggelsmann *et al.*, 1993).

Los ecosistemas de turbera ocupan el 3% de la superficie terrestre, alrededor de 420 millones de hectáreas en su mayor parte en la zona boreal del hemisferio Norte (Clymo, 1983). En la fig. 1.1 se representa da distribución de turberas en Europa de acuerdo con Moen *et al.* (2017).



Figura 1.1. Distribución de turberas en Europa (Moen *et al.*, 2017).

Desde antiguo el hombre ha estado vinculado a estos ecosistemas de diferentes formas, aunque su uso agrícola es muy escaso, eran zonas habituales de caza o pastoreo y existen numerosos restos arqueológicos asociados a ellas. Se han encontrado numerosos restos humanos de la edad de Hierro, cuerpos totalmente conservados en la turba, como el Hombre de Tollund o las Mujeres de Elling y Huldremose en Dinamarca, o el Hombre de Lindow en Inglaterra (fig.1.2).

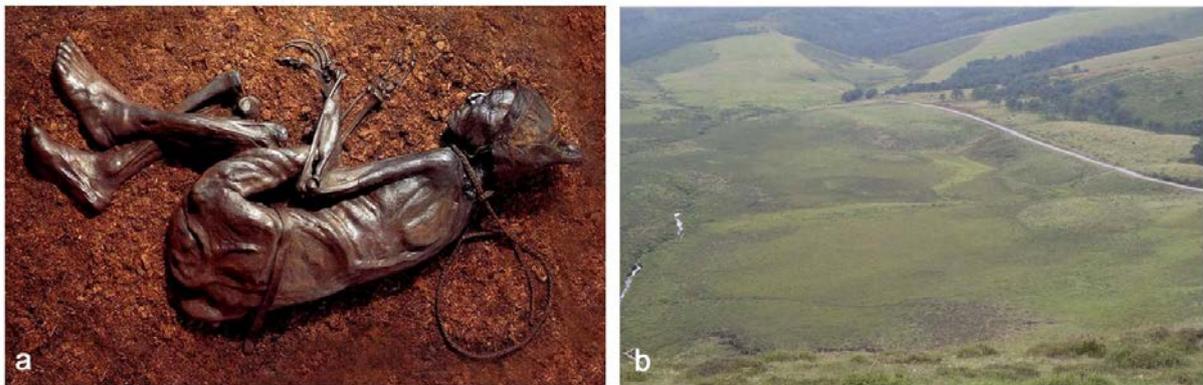


Figura 1.2. a) Hombre de Tollund (website of Silkeborg Museum); b) Turbera do Eume, Xistral, con varias mámoas (M. Souto, 2017)

Introducción



Figura 1.3. c) Recolectores de turba en Yorkshire (Alexander Eric Hasse, 1905); d) Recolección actual de turba (Escocia).

Se supone que muchas de estas turberas tenían algún tipo de simbolismo para estas gentes. En Galicia pueden observarse numerosas mámoas levantadas en turberas, como en el caso de la turbera del Eume, en Xistral o la Braña de Porto Moreiro en Aranga (fig 1.2b).

Sin embargo, el uso principal que se ha dado a las turberas es el aprovechamiento de la turba una vez seca como fuente de combustible (fig. 1.3) Estos usos provocan la inevitable destrucción de muchas de estas zonas de turberas en el Norte de Europa. En la Península Ibérica el uso de la turba como combustible no es muy común, sin embargo se han explotado como zonas de pastoreo desde hace milenios, por lo que han sido sometidas a consecutivos incendios para eliminar el la cubierta arbustiva y facilitar el desarrollo de pastizales.

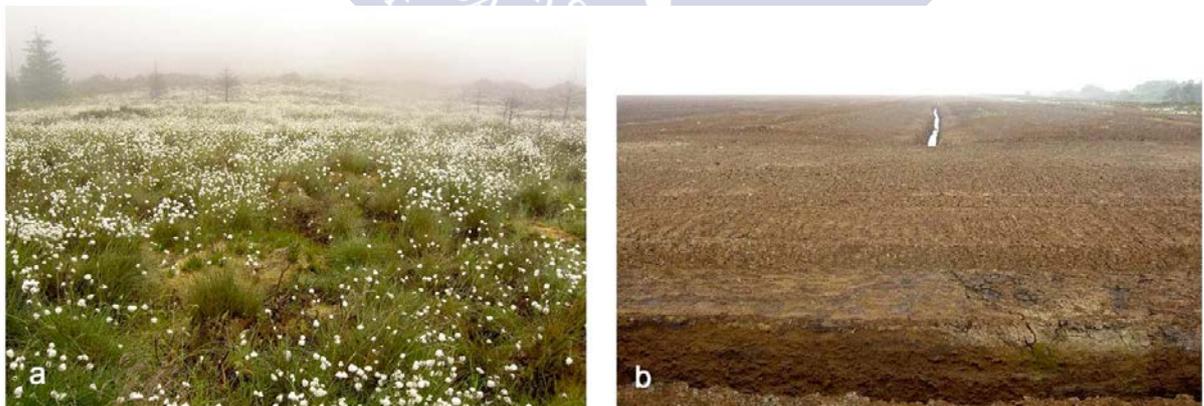


Figura 1.4. turberas en las Montañas Slieve Bloon, Irlanda a) turbera sin alterar, b) zona drenada y roturada (M. Fraga, 2008).

En la actualidad se han drenado muchas hectáreas en el Norte de Europa para dedicarlas al cultivo forestal de coníferas de los géneros *Pinus*, *Picea* y *Pseudotsuga*. Uno de los mayores problemas a los que se enfrentan en la actualidad es la degradación por un exceso de carga ganadera que provoca compactación de la turba, eutrofización, pérdida de diversidad vegetal y en casos extremos, erosión continua de partes de la turbera, como los frentes erosivos (*illós*, en gallego; *haggs*, en inglés).



Figura 1.5. c) Turbera de Saldropo, País Vasco, bajo explotación (Iñaki Zorrakin); d) frentes de alteración (*illós*) en la turbera de Pena da Cadela, Xistral (M. Souto, 2007).

En las últimas décadas también se han explotado como fuente de sustrato vegetal y la extracción de cientos de Tm de turba en muchas de ellas, las ha llevado a su total desaparición o han sufrido graves deterioros (fig. 1.5). Recientemente la construcción de infraestructuras de comunicaciones e instalación de parques eólicos ha afectado de nuevo e estos ecosistemas (Heras, 2002; Fraga *et al.*, 2008a).

1.1.1- Estructura

Bajo el punto de vista hidrológico y estructural, las turberas se organizan en un sistema diplotélmico: Acrotelmo-Catotelmo (cf. Ingram, 1978, 1982, 1983). El acrotelmo es la capa superior (0,1-0,6 m) de turba fibrosa poco descompuesta, con una alta conductividad (K), que temporalmente presenta condiciones aeróbicas y en la que se desarrollan las raíces nutricias de las plantas; a diferencia de la capa que hay por debajo, el catotelmo, donde la turba permanece constantemente encharcada, con una baja conductividad (K), más compactada y a donde no llegan la mayoría de las raíces nutricias (fig. 1.6). La actividad microbiana en los perfiles de turba es más elevada en las capas superiores (acrotelmo), donde el suministro de oxígeno es relativamente mayor. La descomposición continúa a niveles más profundos (catotelmo), si bien, de forma mucho más reducida, como resultado de la actividad de bacterias y otros microorganismos anaerobios (Clymo, 1984; Johnson *et al.*, 1990). Como ya se comentó en el apartado anterior, la tasa de producción y descomposición del material vegetal, son las variables más importantes en los procesos de acumulación y desarrollo de la turba (Clymo, 1983, 1984; Malmer, 1988). Todos los restos vegetales pasan de la capa superficial biológicamente activa a la subsuperficial casi inerte, con un ritmo que fluctúa según su origen y las condiciones climáticas de cada momento. Esta estructura diplotélmica es de gran importancia para la correcta interpretación de la evolución de estos ecosistemas.

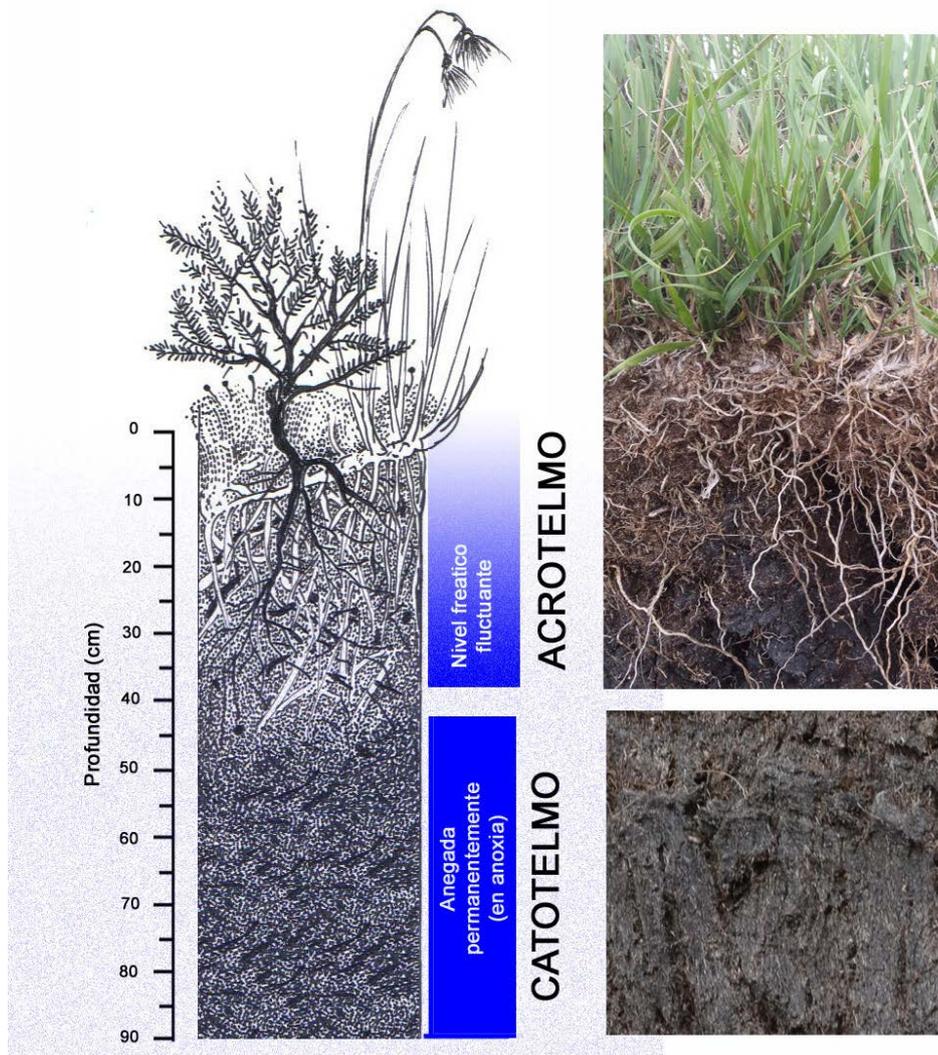


Figura 1.6. Representación del sistema diplotélmico (acrotelmo-catotelmo) de una turbera. (M. Souto).

Desde el punto de vista superficial, las comunidades vegetales se distribuyen a lo largo de un mosaico de microtopos condicionados, principalmente, por el nivel de la capa freática, creando una microtopografía característica ("*hummockiness*"), con elevaciones sobre la capa freática ("*hummocks*"), zonas con la capa freática en superficie temporalmente, zonas más o menos planas ("*lawns*") y depresiones temporales o permanentemente inundadas ("*hollows*") (fig. 1.7) (microtopos cf. Ivanov, 1981). Couwenberg & Joosten (2005) describen el origen de estos patrones a partir de la transmisividad hidráulica, baja en las zonas de *hummocks* y alta en las zonas de *hollows*.

En la distribución de las comunidades vegetales también influyen otros factores como el aporte hídrico de nutrientes, el pH, la pendiente del terreno, etc. (Eggelsmann *et al.*, 1993; Wheeler & Proctor, 2000).

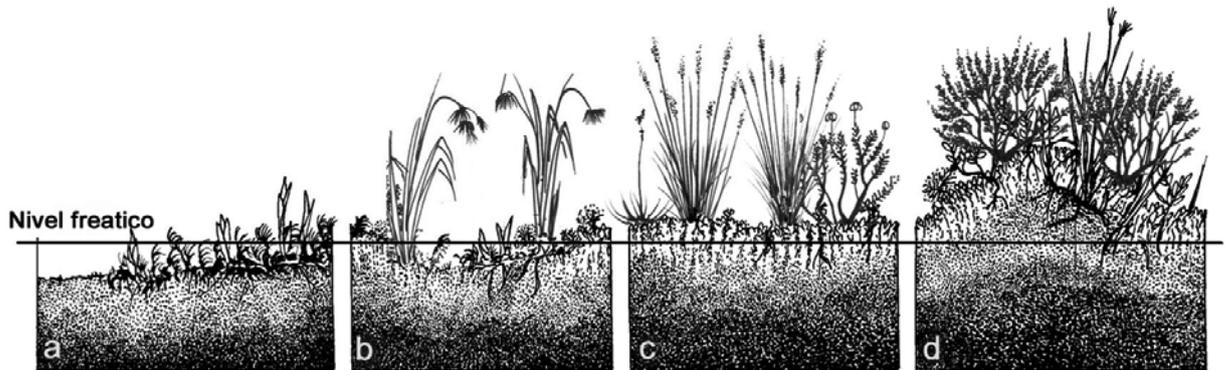


Figura 1.7. Microtopografía superficial de una turbera: a) área permanentemente inundada, b) depresiones inundadas temporalmente, c) área plana con la capa freática subsuperficial, d) área elevada (Souto *et al.*, 2015).

1.1.2- Clasificación

Las turberas se han clasificado según varios puntos de vista: topográficos (Sjörs, 1948); ontogénicos/ vegetación (Tansley, 1965); hidrológicos (Sjörs, 1948, Du Rietz, 1954); química del suelo (Succow, 1988); florísticos (Rodwell *et al.*, 1991); pH/ vegetación (briófitos) (Gorham & Janssens, 1992); química del suelo/ vegetación (Wheeler & Proctor, 2000). Una revisión extensa se puede consultar en Joosten *et al.* (2017).

Sin embargo, a diferencia de otros criterios de clasificación, el origen del aporte hídrico es un aspecto universal que no sufre modificaciones asociadas a características latitudinales, altitudinales, etc. Bajo este criterio se pueden definir dos grandes grupos de turberas (fig. 1.8):

- **Turberas minerotróficas:** (*fens, minerotrophic mires*) turberas donde el aporte hídrico principal proviene del agua en movimiento por el circuito edáfico y litológico. Normalmente, son turberas originadas por procesos de colmatación y terrestrificación (Gorham, 1995) de cubetas lacustres y depresiones topográficas. Dentro de las mismas se establecen diferentes subtipos en función del pH (de muy ácidas a alcalinas), del nivel trófico (eutróficas, mesotróficas y oligotróficas) o de la cubierta vegetal (muscular, graminoide, brezal, etc.)

- **Turberas ombrotróficas:** (*bogs, ombrotrophic mires*) turberas donde todo o casi todo el aporte hídrico proviene de la atmósfera. Normalmente originadas por procesos de paludificación (Heathwaite *et al.*, 1993) y encharcamiento por elevación del nivel de la capa freática; Poseen un pH generalmente menor de 5,0, tienen características oligotróficas o distróficas y una cubierta vegetal que suele estar dominada por ciperáceas, gramíneas, juncáceas, ericáceas y briófitos.

Introducción

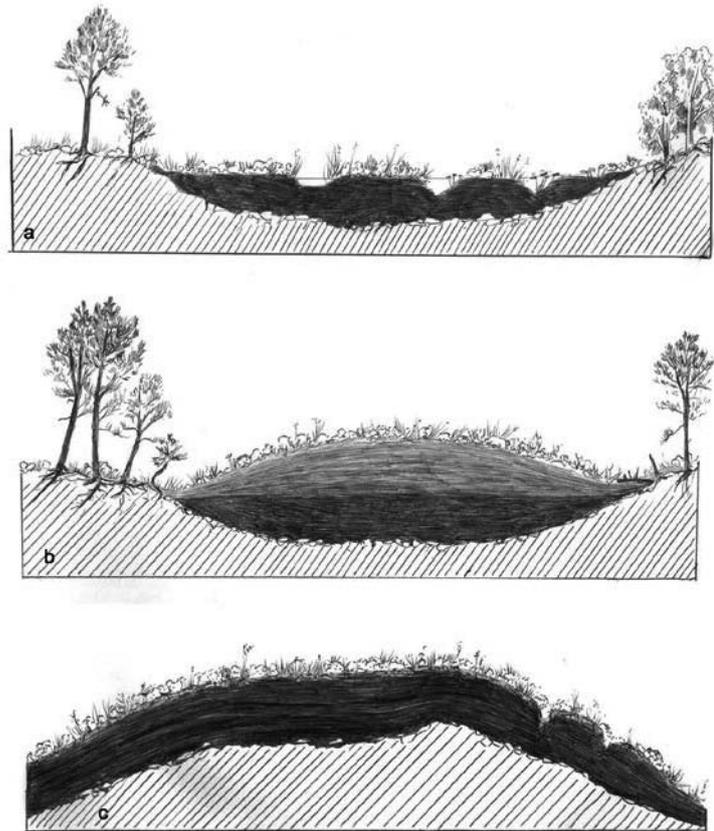


Figura 1.8. Tipos de turberas: a) Tremedal (*Fen*) (minerotrófica); b) Turbera elevada (*Raised Bog*) (minerotrófica- (turba oscura) ombrotrófica (turba más clara); c) Turbera de cobertor (*Blanket Bog*) (ombrotrófica). Trama: material mineral, en oscuro: turba). (M. Souto).

Las turberas ombrotróficas pueden dividirse en dos tipos: **turberas elevadas** (*Raised bogs*) con una parte superior ombrotrófica que se desarrolla sobre y a partir de otra minerotrófica y **turberas de cobertor** (*Blanket bogs*) ombrotróficas desde su origen o con una parte minerotrófica de muy escaso espesor (Gore, 1983).

Gran parte de estos ecosistemas están formados por una mezcla de turberas en distintas fases evolutivas o por un mosaico de distintos tipos relacionados con la geomorfología de la zona (Wheeler & Proctor, 2000).

Se pueden establecer cuatro niveles estructurales descritos por Ivanov (1981) y Lindsay *et al.*, (1988), basados en la funcionalidad hidrológica:

Macrotopo: unidad a gran escala formada por un complejo de varias turberas entremezcladas o yuxtapuestas.

Mesotopo: turbera formada por una única entidad hidrológica.

Microtopo: distintos patrones superficiales que se establecen en la turbera.

Microforma: variaciones superficiales dentro de un microtopo. Está relacionada con las distintas comunidades vegetales que se establecen como resultado de las adaptaciones competitivas, en relación con el nivel de la capa freática.

La clasificación adoptada por la Directiva Hábitats (92/43/CEE) incluye en el grupo 7 "Turberas y medios pantanosos" un subgrupo, el 71 "Turberas ácidas de esfagnos" formado por turberas alimentadas por aguas ácidas, oligotróficas, sobre las que se desarrollan biocenosis vegetales dominadas por musgos, y distintas especies de plantas vasculares, tanto arbustivas como herbáceas. Este subgrupo incluye los hábitats: "7110 Turberas elevadas activas"; "7120 Turberas elevadas degradadas que todavía pueden regenerarse de manera natural"; "7130 Turberas de cobertor"; "7140 Turberas de transición" y "7150 Depresiones sobre sustratos turbosos del *Rhynchosporion*". Todos estos hábitats están presentes en la región atlántica y algunos tipos también en la región mediterránea y alpina de la Península Ibérica (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006 a, 2017).

1.1.3- Características de las turberas como archivos paleoambientales.

Las turberas contienen un registro detallado de la biodiversidad pretérita y de los cambios climáticos y ecológicos. El análisis de sus diferentes componentes sensibles a los cambios ambientales ha demostrado ser de gran utilidad tanto para la reconstrucción de su propia génesis, como para conocer la evolución paleoambiental a escala regional y global.

La mayor parte de la investigación sobre reconstrucción paleoambiental a partir del estudio de testigos de turberas se ha llevado a cabo en el norte de Europa e Islas Británicas; ampliándose en las últimas décadas a otras partes del mundo donde se dan estos particulares ecosistemas. Los estudios se centran en el Holoceno (11.500 años AP), debido a que son pocos los registros de turba que se extienden más allá en el pasado.

Las turberas presentan ciertas ventajas con respecto a otros archivos paleoambientales. Su amplia distribución latitudinal y su localización en el territorio "facilitan" su accesibilidad y permiten el registro de la evolución ambiental del planeta con mayor representatividad que otros archivos de distribución mucho más restringida o que requieren una infraestructura más exigente para su estudio, como pueden ser los sedimentos marinos o los testigos de hielo de glaciares y regiones polares.

Los mecanismos de desarrollo de las turberas están fuertemente condicionados por procesos autogénicos y los ecosistemas resultantes mantienen una intensa autorregulación que minimiza los componentes diagenéticos y alóctonos. Como consecuencia, la evolución de las turberas está dominada por la formación "in situ" y los procesos de erosión, translocación y redeposición son mucho menores que los observados en otros archivos, como sedimentos marinos y lacustres.

La materia orgánica es el componente esencial de la turba y las condiciones biofísicas de estos suelos permiten la acumulación y conservación de una enorme cantidad de registros bióticos (polen, tecamebas, diatomeas, microfósiles, ADN-fósil,...) y abióticos (elementos químicos, isótopos, componentes orgánicos volátiles, tefras,...) Un efecto secundario de este hecho es un incremento de la sensibilidad de las turberas para detectar cambios ambientales de diferente intensidad que pueden quedar registrados en uno o varios de los componentes almacenados, según su propia naturaleza.

Otra característica esencial de un buen archivo paleoambiental es su resolución. Los cambios ambientales se producen a diferentes escalas temporales, desde cambios drásticos anuales a cambios paulatinos en ciclos de cientos o miles de años, por lo que el archivo

paleoambiental debe evolucionar a un ritmo de desarrollo constante para poder registrar dichos cambios ambientales a diferentes escalas. En el caso de las turberas la resolución media estimada es de $0,5 \text{ mm año}^{-1}$ (Gorham, 1991). De acuerdo con Pontevedra-Pombal *et al.* (2017), la información existente a partir de estudios de turberas de todo el planeta muestra un intervalo de $0,025$ a $4,0 \text{ mm año}^{-1}$. Estas tasas de crecimiento, combinadas con técnicas de muestreo más precisas, han permitido establecer patrones de evolución, en muchos casos, de centenas y decenas de años.

1.1.4- Estudios paleoambientales en turberas.

En las últimas décadas ha aumentado notablemente el uso de las turberas como fuente de información sobre la evolución ambiental (climática, ecológica,...), apoyada por el incremento del número de técnicas analíticas utilizadas para investigar estos archivos paleoambientales. Las técnicas biológicas incluyen análisis de tecamebas, diatomeas, micro y microfósiles vegetales, análisis dendrocronológicos, de carbón vegetal y de restos de insectos (especialmente Coleoptera). Las técnicas físicas y químicas incluyen pérdidas por ignición, relaciones carbono-nitrógeno, análisis de humificación, química elemental inorgánica y análisis de isótopos estables. Estos análisis, junto con unas técnicas cronológicas más depuradas, facilitan la reconstrucción de fenómenos como la historia ecológica, hidrológica o climática, así como el origen y evolución de las propias turberas. (Blackford, 2000, Bindler *et al.*, 2008; Chambers *et al.*, 2010; Galka *et al.*, 2013; Lamentowicz *et al.*, 2009, 2015).

Este incremento en la atención sobre las turberas y del uso de distintos registros ha promovido un aumento de los enfoques multi-proxy (multianálisis). Estas aproximaciones utilizan dos o más registros, proporcionando ventajas como una mayor confianza y robustez de los resultados y una información complementaria sobre los cambios observados ya que cada registro posee diferente resiliencia o límite de respuesta a los cambios medioambientales y ofrece respuestas de distinta escala (local, regional, global).

Además de los cambios naturales, debidos a la variabilidad climática desde la última glaciación, las evidencias almacenadas en la turba permiten también el seguimiento de la intensidad y cronología de la antropización de los ecosistemas, a través de los impactos provocados por la quema de la cubierta vegetal (López-Sáez *et al.*, 2017; Carrión *et al.*, 2010), el pastoreo, drenaje y la contaminación (Martínez-Cortizas *et al.*, 1997, 1999; Kylander *et al.*, 2005; Pontevedra Pombal, 2012, 2013).

En Galicia se han realizado estudios palinológicos con el fin de conocer la evolución de la flora y vegetación tras la última glaciación (fundamentalmente el Holoceno), el primero de los cuales fue realizado por Bellot y Vieitez, (1945). Posteriormente Menéndez Amor y Florschütz (1961) y Menéndez Amor (1971) proponen el período Atlántico como uno de los principales para la formación de turberas en Galicia, en base a sus estudios polínicos. Otras investigaciones palinológicas sobre la evolución de la cubierta vegetal en turberas gallegas, son las de Aira & Guitián (1986a, b), Maldonado Ruiz (1994), Santos (1992, 2004) y Santos *et al.* (2000) en la sierra de Queixa; Ramil-Rego (1992) Ramil-Rego & Aira (1993a,b) y Ramil-Rego *et al.* (1994), en los montes de O Buio (Sierras septentrionales); Muñoz Sobrino (1996), van Mourik (1986) y González & Sá (2000) en las sierras de Os Ancares, Caurel y montes de O Cebreiro; Muñoz-Sobrino *et al.* (2001), Aira *et al.* (1992), Taboada Castro *et al.* (1993, 1995) y Törnqvist *et al.* (1989); Gómez-Orellana *et al.* (1998) en otras

formaciones montañosas. Así como trabajos de integración de esta información como los de Watts (1986), Turner & Hannon (1988), Ramil-Rego (1993) y Ramil-Rego *et al.* (1996, 1998, 2000).

Los trabajos a partir de muestreos de alta resolución y comparando distintos análisis; han permitido obtener datos muy interesantes a partir de diversos indicadores geoquímicos como el Hg, que nos ofrecen información sobre la temperatura (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999, 2000); o el Br que muestra una relación con las precipitaciones totales (Fabregas Valcarce *et al.*, 2003). La acumulación de otros metales pesados y metaloides ofrecen datos históricos sobre minería y metalurgia (Martínez-Cortizas *et al.*, 1997, 1999; Kylander *et al.*, 2005; Pontevedra Pombal, 2012, 2013). Los últimos trabajos enfocados en identificar algunos de los principales cambios de la vegetación se han realizado mediante análisis por pirolisis-GC/MS (Buurman *et al.*, 2006; Schellekens *et al.*, 2009, 2011, 2015)

En la última década se han realizado investigaciones paleobotánicas de mayor precisión local, basadas en el análisis de microfósiles vegetales extraídos de muestras de turba procedentes de diferentes turberas del norte de la Península Ibérica, Serra do Xistral (Castro *et al.*, 2015; Castro, 2017; Souto *et al.*, 2016, 2017) y Montes de Ordunte (Souto *et al.*, 2016, 2017).

1.1.5- Turberas de cobertor (Blanket Bogs)

Aunque todos los tipos de turberas son útiles en los estudios paleoambientales, las turberas ombrotáficas y en particular las turberas de cobertor (Blanket Bogs), son especialmente valiosas, ya que por las características de su formación, son sistemas especialmente sensibles a los cambios ambientales (Ellis & Tallis, 2000). Consideradas generalmente como ecosistemas más estables que otro tipo de turberas (Boatman, 1983; Conway, 1947), los registros de las turberas de cobertor han permitido conocer cómo la composición florística de algunas de ellas ha variado en el tiempo, a veces con cambios sorprendentemente rápidos (Tallis, 1964; 1994, 1995; Ellis & Tallis, 2000, 2001; Belyea & Malmer, 2004).

Las turberas de cobertor no están confinadas en depresiones topográficas o zonas planas, sino que se extienden sobre el paisaje como una "manta" de turba (Tansley, 1965); se desarrollan en las superficies planas de las cimas de las montañas o en laderas de hasta 20° de pendiente, imitando la topografía subyacente (fig. 1.9, 1.10). El centro suele ser prácticamente plano y sus caras laterales suaves, cortadas por pequeños canales de drenaje superficial en la dirección de la pendiente, canales subterráneos formados por acción hidráulica (Ingram, 1978), zonas de erosión y zonas marginales de drenaje denominadas "laggs". Todas estas áreas constituyen pequeños biotopos con distintas comunidades vegetales de marcado carácter hidromorfo. Al contrario que otros tipos de turberas, las turberas de cobertor no terminan abruptamente en un margen definido, sino que se extienden por el paisaje y se unen a brezales húmedos y/o pastizales de transición (Lindsay *et al.*, 1988; Lindsay, 1995).

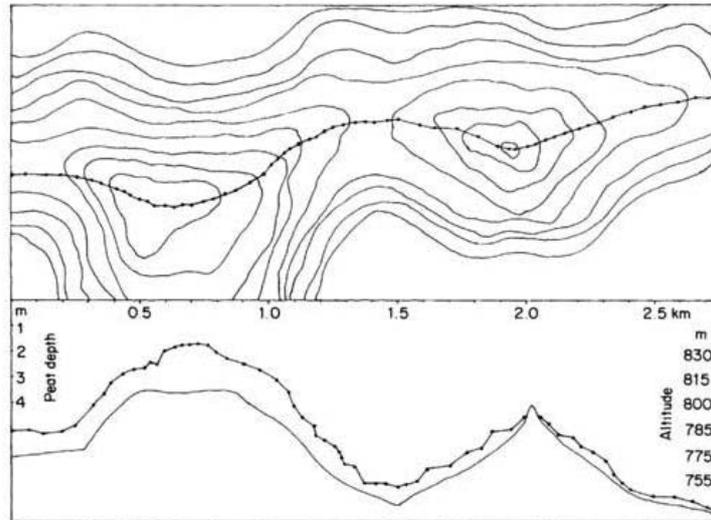


Figura 1.9. Perfil topográfico de una turbera de cobertor en las Black Mountains, Sur de Gales. El depósito de turba se muestra en una escala exagerada a la izquierda. (Moore, 1984).

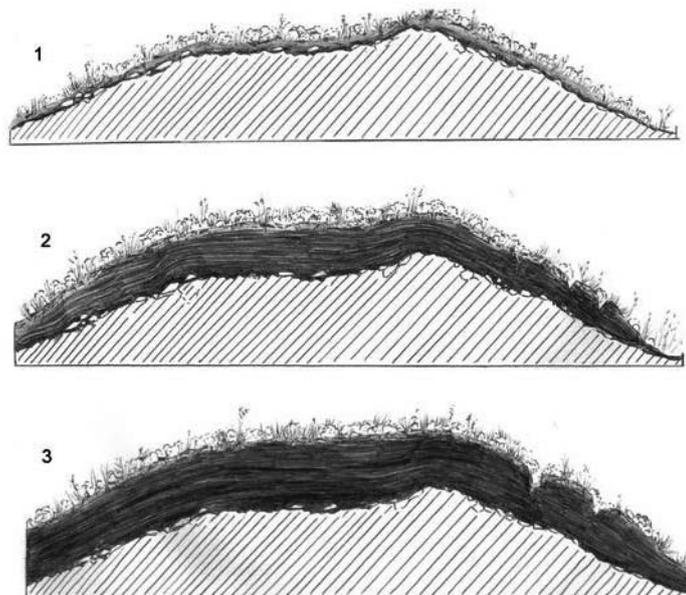


Figura 1.10. Evolución de una turbera de cobertor. 1) origen, 2,3) incremento en el espesor/acumulación de turba, con el paso de cientos/miles años. en oscuro: turba, en trama: material mineral. (M. Souto).

Son ecosistemas raros a nivel mundial, constituyendo solo un 3% de las turberas mundiales (Lindsay *et al.*, 1988; Lindsay, 1995; Foss *et al.*, 2001); su distribución tiene una fuerte dependencia climática, ya que requieren condiciones oceánicas de alta precipitación, inviernos templados (Hammond, 1981), veranos fríos (Doyle & Moore, 1980) y sobre todo baja estacionalidad pluviométrica (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006 b, 2014). Estas condiciones solo ocurren en zonas muy limitadas como la Europa oceánica, Terranova, Alaska, Japón, Kamchatka, Nueva Zelanda y Chile (Lindsay, 1995).

En Europa este tipo de turberas posee una distribución atlántica con una clara influencia oceánica (fig. 1.11); localizándose preferentemente en el oeste y noroeste de las Islas Británicas, Península Escandinava, noroeste de la Península Ibérica y Francia (Moen *et al.*, 2017). Irlanda y el Oeste y Norte de Gran Bretaña se reparten al 50% la mayor parte de estos ecosistemas, con aproximadamente dos millones de hectáreas (Hammond, 1979; Clark *et al.*, 2010; Gallego-Sala & Prentice, 2013; Coll *et al.*, 2014). En las regiones de Sutherland y Caithness (Escocia) se encuentra el sistema de turberas de cobertor más grande del mundo "The Flow Country", cubriendo una superficie de 250.000 hectáreas (Lindsay *et al.*, 1988).

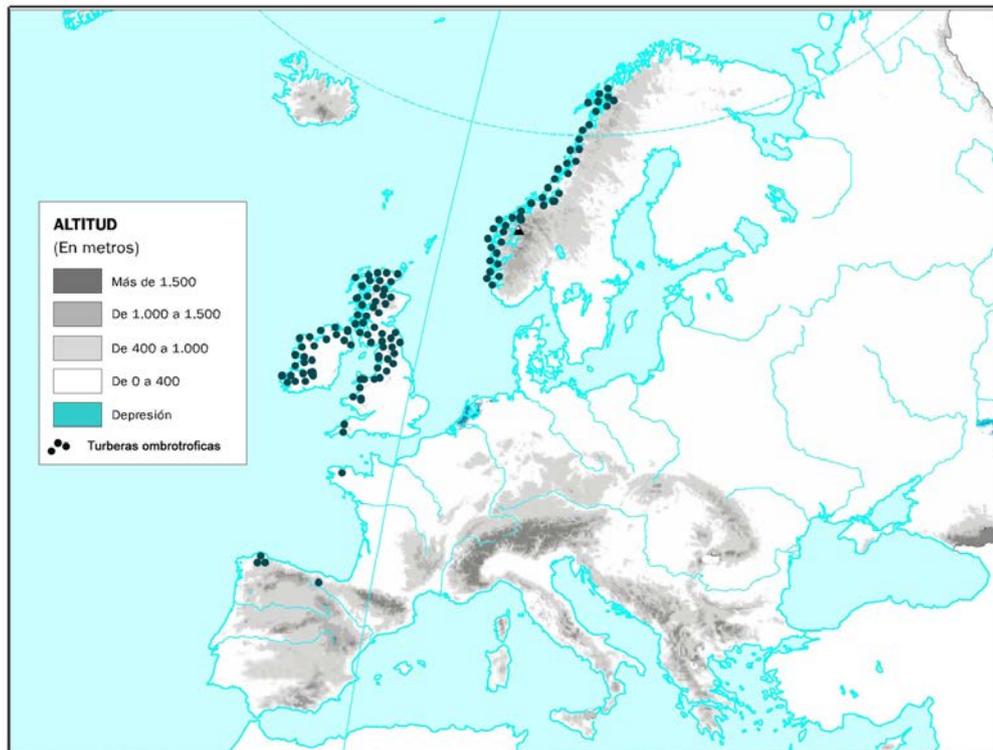


Figura 1.11. Distribución de turberas de cobertor en Europa, según Moen *et al.* (2017).

Son siempre ombrotroficas desde su génesis, es decir ombrogénicas, ya que reciben agua exclusivamente de la atmósfera y las zonas donde se desarrollan poseen una precipitación efectiva (precipitación + niebla - evapotranspiración) muy alta.

Gallego-Sala *et al.*, 2016 realizaron predicciones sobre el origen y evolución de estas turberas y sugieren que la mayoría de estos ecosistemas están controlados por factores climáticos, considerando que globalmente las turberas de cobertor aparecen donde la temperatura media anual (MAT) es $>1^{\circ}\text{C}$, la temperatura media del mes más cálido (MTWA) $< 14.5^{\circ}\text{C}$ y la relación entre la precipitación media anual y la evapotranspiración ("moisture index", MI) > 2.1 (Gallego-Sala & Prentice, 2013).

La zona occidental de Europa está muy influenciada por los vientos del Oeste frescos y húmedos del Atlántico, con un índice de precipitación muy alto, incluido el verano. Debido a esto la NAO (North Atlantic Oscillation) es uno de los sistemas climáticos predominantes en

Introducción

esta zona y sus fluctuaciones afectan fuertemente a su clima. Su influencia se ha estudiado ampliamente en numerosos registros como la temperatura superficial del mar (SST, sea surface temperature) (Andersen *et al.*, 2004) o en seguimientos de las variaciones en los glaciares (Nesje *et al.*, 2000).

Bajo la denominación de turberas de cobertor pueden distinguirse diferentes formas; Schouten, (1984) describe tres tipos: "Lowland, Highland y Mountain"; más tarde Foss *et al.* (2001) establecen dos categorías: "Atlantic y Montane" dependiendo de si se encuentran a altitudes inferiores o superiores a 200 m s.n.m. Goodwillie & Mooney, (1991) diferencian, en base a la orografía cinco tipos distintos: "Saddle bog, Headwater bog, Valley bog, Valleyside bog o Flushed sloping bog y Watershed bog". En la figura 1.12 puede verse un esquema con un ejemplo de los distintos tipos encontrados en el complejo de turberas de la Serra do Xistral (Galicia).

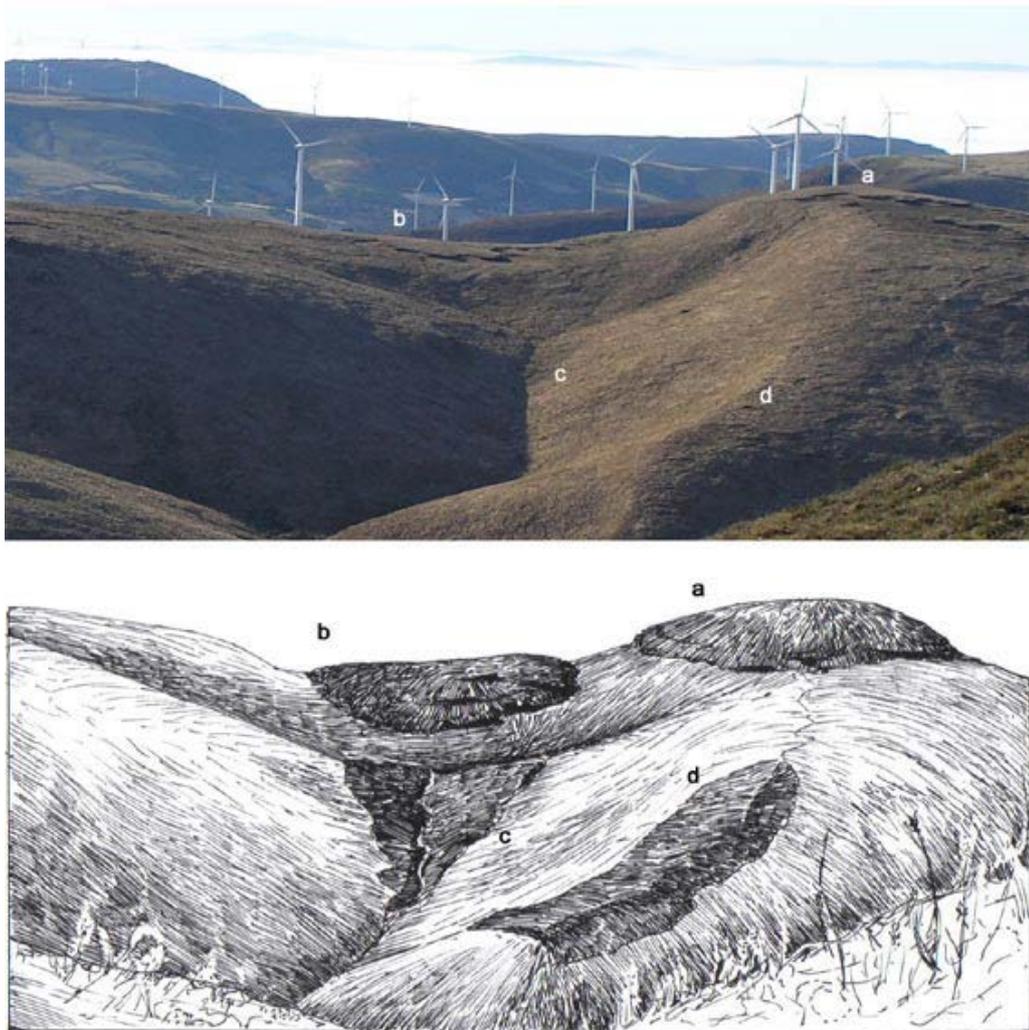


Figura 1.12. Vista de un complejo de turberas de cobertor desde el Monte Cadramón (Xistral): a) turbera de cima (Watershed bog), b) turbera de collado (Saddle bog), c) Turbera de valle (Valleyside bog), d) Turbera de espolón (Spur bog). (M. Souto).

La directiva Habitats 92/43/CEE de la Unión Europea, relativa a la conservación de hábitats naturales, fauna y flora silvestres (European Commission, 1996) considera a las turberas como ecosistemas de interés comunitario prioritarios, para los que es necesario designar zonas para su conservación. Las turberas de cobertor aparecen descritas bajo el epíteto 7130 "Blanket Bogs" y equivalente al 52 "Blanket Bogs" subdividido en 52.1 "Lowland blanket bogs" y 52.2 "Upland blanket bogs" dentro de Corine Biotopes Manual (A classification of Palaearctic habitats, 1995; European Commission, 2013).

1.1.5.1- Origen

El inicio de la formación de estos ecosistemas en el Noroeste de Europa, como consecuencia de los cambios climáticos que acontecen después de la última glaciación (10.000 a. cal. AP) puede centrarse en dos periodos; el primero (9.000-8500 a. cal. AP) entre el Preboreal y el Boreal, durante el cual se detecta un aumento de la temperatura de unos 4°C y un ascenso de la humedad atmosférica y edáfica y el segundo al inicio del Atlántico (7000 a. cal. AP), caracterizado por aumento de las precipitaciones (Casparie & Streefkerk, 1992).

Los estudios cronológicos indican que la génesis de las turberas de cobertor en Europa se extiende desde el 7000 al 1500 a. cal. AP (Malmer 1975, Moore *et al.* 1984, Gallego-Sala *et al.* 2015) y está fundamentalmente centrada en el Holoceno medio (8.200 – 4.200 a. cal. AP; Walker *et al.*, 2012), correspondiendo con fases climáticas frías y húmedas. A pesar de este punto de partida común, las diferencias latitudinales del Noroeste Europeo han provocado una formación u origen asincrónico, según los hielos se iban retirando. Hace unos 7.500 a. cal. AP. en Escocia (Ellis & Tallis, 2000; Charman, 2002; Tipping, 2008), 5000 a. cal. AP. en las Islas Feroe (Lawson *et al.*, 2007) e Irlanda (Mitchell & Conboy, 1993; Dwyer & Mitchell, 1997).

En el caso de Galicia, los sectores orientales y surorientales iniciaron la acumulación de turba entre 11.000-10.000 a. cal. AP, a través de un mecanismo dominante de colmatación –terrestrificación, debido al aumento de los flujos de humedad durante la etapa final de fusión del hielo y el retroceso de los glaciares de montaña (Valcarcel Díaz & Pérez Alberti, 1998; Pontevedra-Pombal, 2002). En el sector septentrional las turberas minerotróficas iniciaron su formación en dos episodios principales, uno en torno a los 5.000 - 4.000 a. cal. AP y el otro entre 3.000 y 2.000 a. cal. AP. En el caso de las turberas de cobertor y las turberas elevadas su formación tuvo lugar, en su mayoría por paludificación, entre 9.000 y 8.000 a. cal. AP. y entre 6.000 y 5.000 a. cal. AP. (Pontevedra-Pombal, 2002).

Como se ha indicado en el apartado anterior, el clima parece ser el principal agente en la formación de estos ecosistemas, debido a un ascenso del nivel freático general y el encharcamiento de los suelos minerales en el oeste europeo. Sin embargo, ha habido numerosas discrepancias sobre si su origen pudo haber sido causado por factores antropogénicos, como el avance de la deforestación, a base de talas y quemas, de forma que progresivamente los bosques fueron sustituidos por turberas de cobertor (Moore, 1973, 1975, 1993; Merryfield & Moore, 1974; Robinson & Dickson, 1988). En el Norte de la Península Ibérica numerosos trabajos ponen de manifiesto que las fases erosivas fueron sincrónicas con el desarrollo de las culturas humanas (Epipaleolítica, Neolítica y edades del Bronce y del Hierro) y coinciden con las fases de fuerte acumulación de turba (Martínez-Cortizas & Moares, 1995).

Introducción

Otro factor importante a tener en cuenta es la propia evolución edáfica que condiciona los flujos de agua y materia a escala de macrotopo. Las turberas de cobertor se consideran como el estado final en la maduración de un suelo en áreas de elevada precipitación, debido al intenso lavado y movilización de elementos redox-dependientes (Pontevedra-Pombal, 2002).

En el Reino Unido, numerosos varios autores como Godwin (1946) y Mitchell (1972) relacionaron los mecanismos de podsolización con aparición de costras de impermeabilización de hierro y maganeso En Canada Damman (1965) y Wells & Pollett sugieren que estos procesos pedogénicos de paludificación pueden ser la causa u ocurrir simultaneamente con la formación de las capas iniciales de la turbera.

En el caso de Galicia numerosas turberas de cobertor y de ladera presentan costras de oxi-hidróxidos de hierro bien definidas, entre el nivel más profundo de turba y la fase inorgánica del terreno (Pontevedra-Pombal, 2002) (fig. 1.13).



Figura 1.13. Costras de oxi-hidróxidos de hierro, Serra do Xistral, Galicia (M. Souto, 2018).

1.1.5.2 -Vegetación.

Gran parte de la información sobre vegetación de este tipo de turberas se basa en trabajos generales realizados en Gran Bretaña (Ratcliffe, 1964, Rodwell *et al.*, 1991) o trabajos en zonas más o menos (Chapman, 1964). Aunque la opinión general es que este tipo de turberas tienen una cubierta vegetal bastante homogénea y pobre en especies, en realidad presentan una gran diversidad de flora y vegetación, en función de la topografía del terreno sobre el que crecen y los diferentes niveles de hidromorfía, que repercuten en la profundidad de la turba y en la distribución de las especies vegetales (Conaghan *et al.*, 2000).

Se han realizado varias clasificaciones formales de turberas basadas en la cubierta vegetal (Braun-Blanquet & Tüxen, 1952; Tansley, 1965; Daniels, 1978; Trass & Malmer, 1978; Tüxen, 1980; Rodwell *et al.*, 1991). En el caso de las turberas de cobertor de las Islas Británicas se han diferenciado dos subtipos: Uno occidental y costero de clima hiperatlántico, donde dominan comunidades englobadas en *Calluneto-Eriophoretum* y *Trichophoretum-Eriophoretum*, cuyas especies más características son *Eriophorum* spp., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. y *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm., acompañadas por diversas especies del género *Sphagnum*, *Erica tetralix* L., *Empetrum nigrum* L., *Rubus chamaemorus* L., *Pleurozia*

purpurea Lindb., *Drosera anglica* Huds., *Drosera rotundifolia* L. y *Myrica gale* L., entre otras. (Moore, 1968; Tuxen *et al.*, 1972; Doyle & Moore, 1980).

El segundo tipo, presente en las mesetas altas orientales de Escocia y Mtes Pennines, se caracteriza por comunidades de *Calluna vulgaris* y *Eriophorum vaginatum* L., donde *Molinia caerulea* (L.) Moench. y *Trichophorum cespitosum* son mucho más escasas, mientras que *Vaccinium myrtillus* L. y *Vaccinium vitis-idaea* L. suelen ser abundantes. En general tienen una cobertura más reducida de *Sphagnum* spp. y una mayor abundancia de musgos de la familia Hypnaceae (Eddy *et al.*, 1969; Lindsay *et al.*, 1988). Se trata del tipo de turberas de cobertor más extendido, cuyas comunidades vegetales con frecuencia están modificadas por influencia humana, -quema y pastoreo-, según Tallis (1998).

En las turberas de cobertor no degradadas la cubierta vegetal generalmente está constituida por una mezcla de arbustos caméfitos, plantas herbáceas y musgos con una altura de 30-50 cm; entre los caméfitos destaca *Calluna vulgaris*, cuyos tallos decumbentes poco a poco se cubren de *Sphagnum* spp., enraízan y van hundiéndose en la turba. La interacción de esta especie y los musgos, junto con *Eriophorum vaginatum* da lugar a las comunidades de *Calluneto-Eriophoretum* más comunes y principales productoras de biomasa y turba en estos ecosistemas (Forrest, 1971; Forrest & Smith, 1975).

Las turberas de cobertor británicas abarcan los siguientes tipos (National Vegetation Classification, NVC, Rodwell *et al.*, 1991, 1995):

Con grandes espesores de turba

"M17 *Scirpus cespitosus*-*Eriophorum vaginatum* blanket mire"

"M18 *Erica tetralix*-*Sphagnum papillosum* raised and blanket mire"

"M19 *Calluna vulgaris*-*Eriophorum vaginatum* blanket mire"

Con turba de poco espesor:

"M15 *Scirpus cespitosus*-*Erica tetralix* wet heath"

"M16 *Erica tetralix*-*Sphagnum compactum*"

Esta clasificación inglesa (NVC) equivale a las siguientes asociaciones fitosociológicas:

Calluneto-Eriophoretum Evans *et al.* 1977

Empetreto-Eriophoretum Dierssen 1982

Vaccinio-Ericetum tetralicis Moore 1962

Pleurozio-Ericetum tetralicis Dierssen 1982

Trichophoretum-Eriophoretum Evans *et al.* 1977

Pleurozio-Ericetum tetralicis Dierssen 1982

Eriophoretum Fidler *et al.* 1970

Aunque no hay muchos estudios sobre la sucesión natural de este tipo de cubierta vegetal, ni de su extensión en Gran Bretaña (Hulme & Birnie, 1997), en la actualidad se ha observado, que con frecuencia estas comunidades naturales han sido sustituidas por otras seminaturales, correspondientes a los siguientes tipos:

"M20 *Eriophorum vaginatum* blanket mire"

"M25 *Molinia caerulea*-*Potentilla erecta*"

"U6 *Juncus squarrosus*-*Festuca ovina*"

1.1.5.3- Interacciones entre las distintas especies vegetales, la hidrología y otros factores ambientales.

La frecuencia relativa de las especies vegetales está fuertemente ligada a la hidrología de la turbera; la topografía cambiante crea secuencias hidrológicas repetidas y la vegetación responde con patrones parecidos, en lo que Rutter (1955) definió como "Soil-vegetation-catena". Debido a los perfiles ecológicos de las plantas con respecto a la capa freática, la composición florística y distribución de especies en la turbera ofrece información sobre los cambios locales en las condiciones de humedad. A continuación se comentan las preferencias hidrológicas de las especies más abundantes en estas turberas a partir de referencias bibliográficas.

- *Calluna vulgaris* (Gimingham, 1960; Wallén, 1987) en turberas es claramente una especie de *hummocks*, restringida a los microhábitats más secos (Nordbakken, 2001; Castro *et al.*, 2015; Romero-Pedreira, 2015), con un nivel freático relativamente profundo porque las raíces necesitan de una capa aireada para su desarrollo. En el caso de turberas con una capa freática alta, cuando las raíces deberían ocupar los 20 cm superficiales, se limitan a ocupar los 2 cm superficiales o se establecen en los *hummocks* (Gimingham, 1972). Los incendios de pequeña intensidad mantienen a *C. vulgaris* en sus fases de vida más jóvenes, estimulando el crecimiento de brotes frescos y la regeneración a partir de semillas (Whittaker & Gimingham, 1962).

- *Erica mackaiana*, los estudios sobre sus preferencias hidrogeológicas (Webb, 1955; Fraga, 1983; Nelson & Fraga, 1983; van Doorslaer, 1990; Romero-Pedreira *et al.*, 2008; Romero-Pedreira, 2015; Castro *et al.*, 2015) indican que tiene una considerable amplitud ecológica, con preferencia por suelos húmedos, aunque puede tolerar encharcamiento o sequía temporal.

- *Erica tetralix* es característica de las comunidades de brezales húmedos y turberas de la Europa oceánica occidental (Bannister, 1966). Muestra preferencia por condiciones más húmedas que *Calluna vulgaris* (Overbeck, 1975; Økland, 1990) y tolera encharcamiento temporal (Fraga, 1983; Romero-Pedreira, 2015).

- *Eriophorum vaginatum* (Wein, 1973; Gore & Urquhart, 1966; Silvan *et al.*, 2004) puede crecer en un amplio rango de condiciones de humedad (Wallén, 1987), los estudios sobre su ecofisiología ofrecen datos sobre su tolerancia a una capa freática variable (Kummerow *et al.*, 1988), con preferencia por inundaciones en primavera y desecación a finales de verano, o resistencia a incendios (Gimingham, 1972). Como consecuencia del amplio rango ecológico de *E. vaginatum*, su uso en la reconstrucción de los niveles de humedad superficial en turberas es limitado (Mauquoy, 1997).

- *Eriophorum angustifolium* tiene preferencia por hábitats inundados o muy húmedos (Castro *et al.*, 2015; Romero-Pedreira, 2015; Castro 2017).

- *Molinia caerulea* (Meade, 2015; Gore & Urquhart, 1966) el predominio de esta gramínea en muchas turberas parece estar favorecido por los incendios, que queman la parte seca y destruyen sus competidores, pero no afectan a las macollas de la planta; otro factor que favorece a esta gramínea es el aumento de la deposición de nitrógeno atmosférico (Limpens *et al.*, 2003; Hughes *et al.*, 2007). Los incendios severos perjudican el restablecimiento de Ericáceas al destruir el banco de semillas y los órganos regenerativos (Legg *et al.*, 1992, Scott *et al.*, 2000) causando la sustitución por *M. caerulea*.

1.1.6- Turberas de cobertor en la Península Ibérica.

Las turberas de cobertor encuentran en la Península Ibérica su límite de distribución más meridional de Europa (Pontevedra-Pombal, 2002; Pontevedra-Pombal & Martínez-Cortizas, 2004; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006b; Heras *et al.*, 2017), que hasta hace poco se creía era la península de Cornualles (Lindsay *et al.*, 1988). En la actualidad están restringidas a los sectores oceánicos de montaña, bajo un clima atlántico muy similar al del noroeste de Europa.

En la parte noreste de la Península Ibérica el núcleo de turberas de cobertor se centra entre el Sur de Cantabria, Norte de Burgos y Oeste del País Vasco; donde se encuentran de forma dispersa y aislada varias turberas, como la turbera de la Cruz del Marqués, con una extensión de 8 ha. en la sierra del Escudo (Heras & Infante, 2018), en la actualidad muy degradadas. Entre Burgos y Cantabria hay otros enclaves como Motas del Pardo (Montes de Samo) y ya en el País Vasco, en la sierra de Ordunte, donde además de la turbera de Zalama (Heras, 2002, Heras *et al.*, 2017) hay otras en pequeños enclaves cercanos a ésta, como Los Tornos (Heras, 1990).

En la zona noroeste de la Península Ibérica se sitúa el área de mayor concentración, formando un sistema complejo (macrotopo) en las Serras Septentrionais de Galicia (Serra do Xistral, Montes Cabaleiros y Montes do Buio). De las 10.000 hectáreas de turberas gallegas (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006b) aproximadamente el 10 % son turberas de cobertor (Pontevedra-Pombal, 2002; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017).

Se desarrollan en laderas, crestas y cumbres de algunas montañas, directamente sobre sustrato rocoso, depósitos periglaciares o suelos escasamente evolucionados, entre 800 y 1.000 m s.n.m., altitudes superiores a las de las turberas de cobertor británicas (Pontevedra-Pombal & Martínez-Cortizas, 2004), bajo condiciones climáticas frías y de extrema humedad que tienen lugar en áreas puntuales de influencia oceánica, en las que son destacables las elevadas precipitaciones (1.600 a 1.800 mm/año), las abundantes nieblas (5000 mm/año; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2014) y las bajas temperaturas medias anuales (7,5 a 10 °C), a lo que hay que sumar las bajas tasas de evapotranspiración de veranos frescos y fríos en altitud (Pontevedra-Pombal & Martínez-Cortizas, 2004).

Las turberas de cobertor de la Península Ibérica pueden atribuirse al tipo "Mountain blanket bogs", turberas de cobertor situadas a elevadas altitudes y de entre los tipos descritos anteriormente el más común es el de turberas de cima, "Watershed bogs" (Fig. 1.10), que reciben agua sólo de la atmósfera y la irradian en todas las direcciones. Se trata del tipo más raro según Conaghan *et al.* (2000).

La vegetación tiene características particulares que diferencian las turberas de cobertor de la Península Ibérica, de turberas semejantes de otras zonas europeas, como las Islas Británicas (Fraga *et al.*, 2001; Heras, 2002; Heras & Infante, 2004; Fraga *et al.*, 2008b; Romero-Pedreira *et al.*, 2008; Romero-Pedreira, 2015; Castro *et al.*, 2015). En el caso de Galicia, las turberas de cobertor presentan una importante abundancia de especies endémicas como *Carex durieui* Steud. ex Kunze (endemismo del noroeste de la Península), *Erica mackaiana* Bab. (restringida al noroeste de la Península y oeste de Irlanda) o *Sphagnum pylaesi* Brid. (endemismo del noroeste de la Península) que las separan claramente del resto de turberas de cobertor europeas (Romero-Pedreira *et al.*, 2008; Romero-Pedreira, 2015).

La red preliminar de áreas importantes para briofitos (IBrA) establece 20 áreas principa-

les y 20 áreas secundarias, dentro de estas últimas, está incluida la Serra do Xistral. En esta sierra están inventariadas diez especies de interés del género *Sphagnum*, entre los que destacan especies raras como *Sphagnum molle* (vulnerable, VU) y *Sphagnum pylaesii* (menor preocupación, LC e incluido en el Anexo II de la Directiva Habitat, y VU en el catálogo gallego de especies amenazadas); *Splachnum ampullaceum* (VU a nivel nacional y en peligro, EN en el catálogo gallego de especies amenazadas) o *Tayloria tenuis* (VU). Entre las hepáticas destacan *Barbilophozia binsteadii* (en peligro crítico, CR), *Calypogeia sphagnicola*, *Frullania oakesiana* (EN), *Gymnomitrium crenulatum* (VU), *Metzgeria temperata* (LC) y *Odontoschisma sphagni*. (Brugués *et al.*, 2004; Heras & Infante, 2012).

Las distintas comunidades presentes en estas turberas pueden asignarse a las siguientes asociaciones fitosociológicas (Rodríguez-Oubiña, 1986; Rodríguez-Oubiña *et al.*, 2001; Rodríguez-Gutián *et al.*, 2009; Castro *et al.*, 2015; Romero-Pedreira *et al.*, 2008; Romero-Pedreira, 2015):

- *Carici durieui-Eriophoretum angustifolii* Rodríguez Gutián, Ramil-Rego, Real, Díaz Varela, Ferreiro da Costa & Cillero 2009

- *Carici durieui-Molinietum caeruleae* Rodríguez Gutián, Ramil-Rego, Real, Díaz Varela, Ferreiro da Costa & Cillero 2009

- *Carici durieui-Scirpetum cespitosi* Rodríguez Gutián, Ramil-Rego, Real, Díaz Varela, Ferreiro da Costa & Cillero 2009

- *Sphagno pylaesii-Caretum verticillati* J. Rodríguez, Izco, Ramil & Rodríguez-Gutián 2001

- *Erico mackaiana-Sphagnetum papilloso* F. Prieto, M.C. Fernández & Collado 1987

En las superficies no perturbadas por lo general se observan diferencias en la composición florística de depresiones (hollows) de carácter más húmedo y las elevaciones (hummocks) más secas; aunque suele ser menos evidente que en otros tipos de turberas, ya que dominan las áreas más o menos planas (lawns) sin marcadas diferencias de relieve (Castro *et al.*, 2015). En general los briófitos están más restringidos por los microhábitats que las plantas vasculares, en concordancia con lo observado en otras turberas de cobertor europeas (Sottocornola *et al.*, 2009).

1.2. Macrofósiles vegetales

1.2.1. Definición

Los microfósiles vegetales o macrorrestos vegetales ("plant macro-remains", "plant macrofossil", "subfossil remains") incluyen fragmentos de plantas visibles a simple vista. (Dickson, 1970; Birks, 2001, 2007). Estos fragmentos pueden pertenecer tanto a partes del aparato vegetativo, como del reproductor, es decir hojas, yemas, frutos, semillas, madera, raíces o rizomas. En el caso de plantas no vasculares los restos más frecuentes son filidios y caulidios y ocasionalmente restos de esporangios de musgos; los restos de hepáticas son mucho más raros.

Los microfósiles vegetales del Holoceno rara vez intercambian todo su material orgánico por material inorgánico, por lo que deberían ser considerados como microfósiles (Watts, 1978; Birks & Birks, 1980; Warner, 1988; Birks, 2001, 2007), aunque en las publicaciones científicas sobre macrorrestos vegetales que componen la turba no se suele hacer esta diferenciación.

Podemos definir para este tipo de restos un rango de tamaño que varía de 0,5-2 mm a 1-5 cm, frente al término "microfósil" con un tamaño menor de 0,5 mm y solo visibles bajo microscopio (fig. 1.13) que incluye polen, esporas y los llamados palinomorfos (NPP, Non-Pollen Palynomorphs), bajo este último concepto se engloban todo tipo de restos microscópicos de plantas (fitolitos), de algas (diatomeas,...), de hongos (esporas e hifas) o incluso restos de pequeños animales.

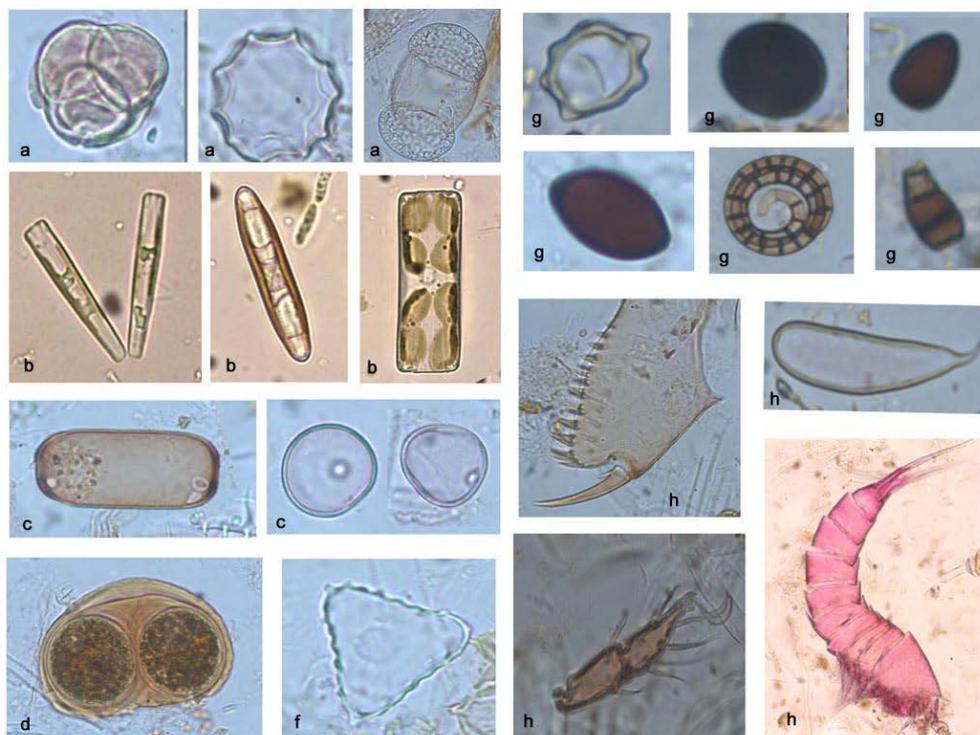


Figura 1.13. Microfósiles: a) Polen; b) Diatomeas; c) Tecamebas; d) Dinoflagelado; f) Desmidiácea; g) Esporas de hongos; h) Restos de artrópodos (Turberas del Xistral, M Souto, 2016).

Introducción

En contraposición, los restos fósiles vegetales de mayor tamaño se denominan "megafósiles", y abarcarían estructuras de tamaño medio como restos de estróbilos de coníferas, ramas,... hasta grandes fragmentos de troncos, y restos de tocones en posición de vida (fig. 1.14).



Figura 1.14. Megafósiles: a) Troncos; b) Tronco en posición de vida; c) Resto de estróbilo de *Pinus nigra*; d) Estróbilo entero de *Pinus sp.*; e) Impresión de un estróbilo de *Pinus nigra* en toba (a, c, d: Yacimiento de Tubilla del Lago, Burgos, García-Amorena *et al.*, 2011. b: yacimiento de Barreiros, río Tajo, García-Amorena *et al.* 2007).

Los restos fósiles vegetales se encuentran en gran variedad de ambientes: fluviales, sedimentos salobres de marismas, dunas fósiles, turberas, restos de madrigueras, ("Packrat middens"), estiércol u otras acumulaciones de origen vegetal o animal, depósitos de brea o nódulos calcáreos (Birks & Birks, 2000; Birks, 2001). Para que se conserven, la descomposición debe ser inhibida por distintas causas entre las que destacan: anoxia, encharcamiento, frío o aridez.

Es en turberas y lagos donde estos restos están mejor conservados y sufren una deposición y acumulación continua. En el caso de sistemas lacustres la concentración de restos es menor que en las turberas y aparte de reflejar la cubierta vegetal local incluyen también material procedente de áreas vecinas, cuyos restos fueron arrastrados al lago (Eide *et al.*, 2006). Las turberas en cambio, crean sus depósitos mediante el acumulo sucesivo de capas de turba; y los restos se depositan *in situ*, por lo que los megafósiles vegetales conservados corresponden mayoritariamente a la cubierta vegetal de la propia turbera. El frío, la anoxia y el ambiente ácido en las turberas impiden la acción completa de los microorganismos y por tanto favorecen su conservación dentro de la turba (Birks & Birks, 2000).

1.2.2. Degradación y preservación.

En plantas vasculares el aparato vegetativo se divide en órganos subterráneos y aéreos; cuando los órganos aéreos, enteros o fragmentados, caen en la superficie de la turbera en general se descomponen de forma bastante rápida, dependiendo de la consistencia y estructura de las diferentes partes. Los órganos que presentan células de paredes gruesas o cuya composición química los hace resistentes a la degradación, tienen una mayor posibilidad de incorporarse al registro fósil. Por esta razón las partes aéreas suelen descomponerse e incorporarse a la turba como materia orgánica no identificable y solo en ocasiones se conservan de forma reconocible. Una excepción son los frutos y semillas que además de producirse en grandes cantidades, son resistentes a la descomposición, debido a que sus capas más externas suelen presentar fibras constituidas por células de gruesas paredes y ricas en taninos. En ocasiones se observan también restos de hojas, tallos, semillas y frutos en muy buen estado de conservación, que en lugar de caer directamente al suelo se han depositado en una capa de musgos, principalmente del género *Sphagnum*, la cual amortigua o impide su descomposición, debido a las características de acidez y rápido crecimiento de estos musgos (Glime, 2006).

Los órganos subterráneos, como raíces y rizomas, suelen estar mejor preservados ya que normalmente presentan tejidos con células de paredes resistentes a la acción de la microbiota del suelo, así como a la erosión por rozamiento y presión durante su crecimiento a través del suelo. Además el mero hecho de ser órganos subterráneos, les permite alcanzar antes la capa del catotelmo donde el grado de actividad microbiana es mucho menor.

Una vez que los fragmentos vegetales se incorporan al suelo, su evolución va a depender de características intrínsecas de los mismos y de los procesos de humificación de la turba; esta descomposición se lleva a cabo principalmente por los procesos de mineralización y humificación que efectúan principalmente hongos y bacterias, estas últimas en ausencia de oxígeno en el acrotelmo y en anoxia en el catotelmo..

A esto hay que sumar otras alteraciones físico-químicas de diversa naturaleza, como la pirolisis o carbonización, provocada por incendios. (fig. 1.15.h). Todos estos procesos de degradación varían con la profundidad y edad de la turba. Los cambios en la descomposición de los restos vegetales son mayores en las capas superiores biológicamente activas de la turba (acrotelmo), mientras que cuando alcanzan el catotelmo su grado de preservación suele ser bastante constante, puesto que ya llegan degradados y las características de nula o reducida actividad microbiana del catotelmo (debido a sus propiedades de anoxia y encharcamiento permanente) limitan los procesos de degradación.

Los restos vegetales proceden de distintas partes del aparato vegetativo o reproductor y abarcan una gran diversidad de formas, tamaños y composición, con distintos grados de lignificación, silicificación, calcificación, contenido en compuestos polifenólicos (ej.: taninos) y celulosas (Frankland, 1974; Swift *et al.*, 1979; Kuder & Krüge, 1998; Grosse-Brauckmann, 1972, 1974; Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992).

Así los restos de los líquenes *Cladonia* spp., muy comunes en turberas, rara vez son encontrados, mientras que los restos de *Erica* spp. son muy abundantes. Aunque se han publicado algunos datos sobre los estados de preservación y degradación observados en diferentes macrorrestos vegetales extraídos de muestras de turba, en general la información disponible es escasa y fragmentada. Yeloff *et al.* (2008) describieron la progresiva

Introducción

degradación en semillas de *Juncus*; Körber-Grohne (1964) la degradación por pérdida de las distintas capas del pericarpo en cariopsis de Poaceae; Grosse-Brauckmann, (1972) describe aspectos puntuales sobre la degradación de rizomas de *Eriophorum* y otras Cyperaceae. y Kuder & Kruge (1998) analizaron la descomposición de fibras de Cyperaceae. En las figuras 1.15, 1.16 y 1.17 pueden verse hojas, semillas y madera en distintos grados de preservación, que en muchos casos dificultan o impiden la labor de identificación. Para esto es importante conocer el proceso tafonómico que sufren las distintas partes de cada órgano.



Figura. 1.15. Hojas de *Erica mackaiana*: a) in vivo; b, c, d, e) fósil; f, g) cutícula; h) hoja carbonizada. (M. Souto)

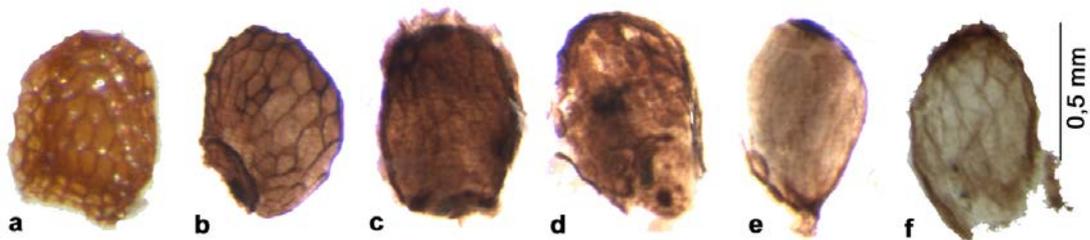


Figura 1.15. Semillas de *Calluna vulgaris*: a) in vivo; b-f) fósil. (M. Souto).



Figura 1.16. Madera de Ericaceae en distintos grados de alteración. (M. Souto).

La ausencia de un determinado taxón no tiene por qué indicar su falta en el ecosistema, sino simplemente la no preservación del mismo, por ejemplo el caso del género *Carex*, muy abundante en turberas, pero sobre el que hay muy pocos datos bibliográficos acerca de sus restos fósiles (Grosse-Brauckmann, 1972). Hay que tener en cuenta también la distribución de las plantas dentro del ecosistema, las especies frecuentes o abundantes pasan con mayor facilidad al registro fósil que las especies ocasionales o raras.

En dataciones cronológicas es importante considerar que en ocasiones los restos fósiles pueden ser más recientes que la matriz de turba que los contiene, como es el caso de macrorrestos del género *Eriophorum*, cuyos rizomas pueden desarrollarse hasta sesenta cm de profundidad (Gore & Urquhart, 1966); así cuando pasan al registro fósil quedan conservados en turba de una edad más antigua que otros restos de la parte aérea de la misma planta. Restos de *Eriophorum* datados por ^{14}C han mostrado ser más recientes que restos de musgos datados en la misma capa de turba (Kilian *et al.*, 1995; Nilsson *et al.*, 2001).

Con macrorrestos de briófitos no hay estos problemas de interpretación cronológica, ya que los briófitos mueren por su base mientras sus ápices continúan creciendo. Por lo tanto, si una superficie está cubierta de musgos, el punto de partida de la nueva formación de turba está directamente debajo de esa alfombra de partes vivas y verdes de los musgos y la turba "crece" desde su superficie más externa adquiriendo constantemente nuevas capas. (Johnson *et al.*, 1990).

Otro problema que debe ser abordado en el caso de restos vegetales es el método para evaluar y estandarizar el grado de conservación y fragmentación de macrofósiles y poder realizar un estudio de las muestras de turba coherente y eficaz. Si se dispone de suficiente muestra y lo que se quiere es estudiar la cubierta vegetal en un determinado periodo temporal, es viable procesar una cantidad grande de turba. Las técnicas más simples consisten en asignar valores ordinales, por ejemplo: 1 = raro, 2 = ocasional, 3 = frecuente, 4 = común y 5 = abundantes (Walker & Walker, 1961; Barber, 1981). Murphy & Wiltshire (1994) propusieron un método enfocado a contextos arqueológicos y Janssens (1983, 1988) desarrolló un método cuantitativo para el análisis de la degradación de restos de briófitos. Pero para estudios paleoecológicos de un perfil completo de la turbera, como es el caso de esta memoria, el elevado número de muestras a procesar y la limitación del método de muestreo mediante sonda Wardenaar, con el que se obtienen testigos de 10 cm x 10 cm de superficie, limita la cantidad de turba disponible.

La técnica de Quadrat and Leaf Count, (QLC) (Barber *et al.*, 1994, 2003) es la más apropiada ya que se basa en el recuento cuantitativo y cualitativo sistemático de todos los restos vegetales identificados y designa varias categorías para restos vegetales no identificables:

- Materia orgánica no identificable (UOM): fragmentos fuertemente humificados con forma irregular, de imposible asignación a especies concretas.

- Monocotiledóneas no identificables (Monocot. Undiff.): restos vegetales en forma de tubo translúcido (en su mayoría raíces) y fragmentos de epidermis con células alargadas, también de difícil asignación a especies concretas.

- Fragmentos de hojas no identificables (ULF): Fragmentos moderadamente humificados de hojas de árboles o arbustos caducifolios. Fácilmente reconocible por los patrones en red de las venas.

- Fragmentos de briofitos no identificables (UBF). en su mayoría caulidios sin filidios.

Recientemente se ha propuesto el recuento en muestras de turba mediante técnicas de digitalización de imágenes (Savoretti *et al.*, 2017), de cierta utilidad para una primera aproximación en el procesado de muestras y para conocer a *grosso modo* los principales componentes de la turba, pero de poca utilidad para una identificación de los restos más pequeños como filidios de *Sphagnum* o semillas.

1.2.3. Identificación de macrofósiles vegetales

La principal ventaja de los macrofósiles vegetales es que se pueden identificar a nivel de especie, proporcionando información mucho más precisa que otros restos como el polen o los carbones (Birks & Birks, 1980). Las semillas y frutos son los elementos estructurales mejor conservados y aparecen generalmente enteros. Su relativamente fácil identificación y abundancia, hacen de ellos uno de los principales focos en la investigación de macrofósiles vegetales (Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Birks, 2001). Frutos y semillas son habitualmente las únicas estructuras conservadas de algunas especies que podemos encontrar en la turba, es el caso por ejemplo del género *Drosera*, cuyas especies de pequeño tamaño, ciclo de vida corto y tejidos del aparato vegetativo poco consistentes, no dejan rastro en el registro fósil, exceptuando las semillas (fig. 1.18); en otros casos como especies del género *Eriophorum* que poseen órganos resistentes y perennes, los macrofósiles encontrados en el registro fósil corresponden fundamentalmente a restos de órganos y tejidos subterráneos (raíces, rizomas, o zonas basales de las partes aéreas y ocasionalmente frutos (fig. 1.18).

En contraste con la taxonomía botánica tradicional, en la que se estudian plantas completas, las identificaciones paleobotánicas se realizan a partir de fragmentos de las mismas. Los especímenes fósiles se identifican por criterios basados en restos fósiles publicados o por comparación con especímenes modernos de referencia.

En la actualidad no hay métodos de identificación estandarizados que proporcionen criterios útiles y eficaces, ya que los caracteres de diagnóstico que se emplean normalmente para los especímenes frescos corresponden a partes del aparato vegetativo o reproductor que no tienen por qué estar conservados en los restos fósiles. La escasez de descripciones detalladas en publicaciones paleobotánicas, dificulta las identificaciones, a lo que hay que añadir que dichas descripciones a menudo no son fácilmente asequibles, bien por las revistas o libros en que están publicadas o por el idioma en que están escritas. (por ejemplo, Bertsch, 1941; Beijerinck, 1947; Körber-Grohne, 1964; Grosse-Brauckmann, 1972, 1974 y Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Pydoplytcka, 1936 y Katz *et al.*, 1965, 1977) En otros casos se limitan a determinados grupos taxonómicos, como *Carex* (Szczepanik-Janyszek & Klimbo, 1999; Starr & Ford, 2001; Jiménez-Mejías & Marinetto, 2013), *Eriophorum* (Tucker & Miller, 1990) ou *Juncus* (Galka, 2009; Sievers, 2013). Por otra parte, la mayoría de las publicaciones tratan sobre flora de Europa central y oriental (Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Velichkovich & Zastawniak, 2006, 2008) o del norte de Europa (Mauquoy & van Geel, 2007; Cappers & Neef, 2012).

La otra vía de identificación, basada en la comparación directa con ejemplares frescos, es algo más productiva por varias razones:

- Para la escala temporal del Holoceno se puede asumir que en general la flora es la

misma que la actual, ya que no ha habido cambios en las especies o éstos han sido mínimos. Estudiando con detalle la flora actual de cada turbera, puede obtenerse una idea general de las especies que pudieron haberla poblado en el pasado.

- El uso de tratamientos físicos y químicos que causan la degradación de material vegetal fresco, similares a los producidos en los procesos de fosilización, es muy útil para facilitar identificaciones, por comparación de los restos tratados con los extraídos de muestras de turba y de difícil interpretación.

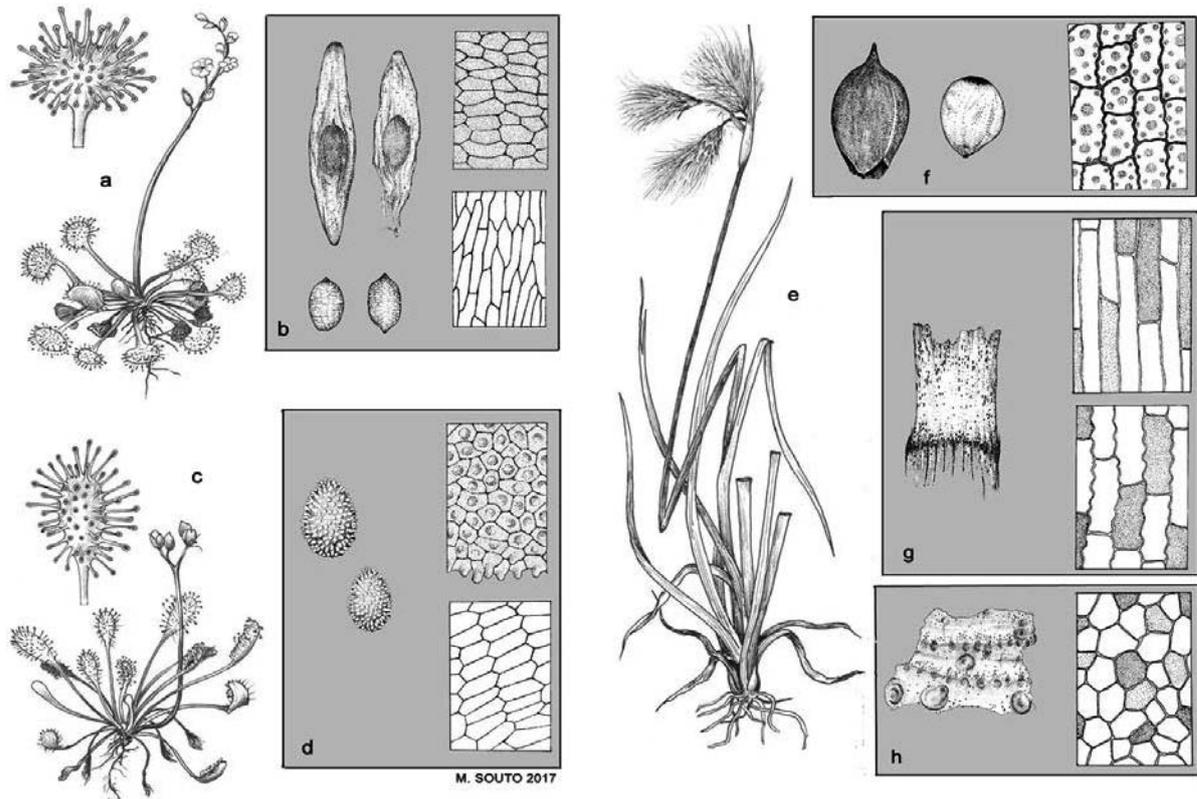


Figura 1.18. Plantas en fresco y microfósiles vegetales correspondientes: *Drosera rotundifolia* a) hábito, b) semillas; *Drosera intermedia* c) hábito, d) semillas; *Eriophorum angustifolium* e) hábito, f) aquenios, g) restos de tallos, h) restos de rizomas. (M. Souto).

1.2.4. Uso de microfósiles vegetales en la investigación paleobotánica en turberas

Los primeros estudios paleobotánicos en sedimentos cuaternarios, realizados en el siglo XIX, fueron análisis de microfósiles de plantas. Este método, sin embargo, fue más tarde total o parcialmente desplazado por los análisis polínicos. Conway (1954) realizó los primeros análisis estratigráficos en turberas de cobertor de los Montes Peninos (Gran Bretaña), observando que las capas más profundas de la turba estaban fuertemente compactadas, con un aspecto amorfo y que conservaban restos de monocotiledóneas, que identificó como *Molinia caerulea*. Perfiles de turba más detallados fueron publicados posteriormente por Lundqvist (1955) en turberas elevadas o Chapman (1964), en turberas de cobertor donde mostraba

Introducción

distintas secuencias de vegetación, con un inicio de comunidades de *Phragmites* sp. y la transición posterior a otras comunidades vegetales vinculadas a medios ombrotáficos (fig. 1.19). Stewart & Durmo (1969) ponen en relieve la importancia del estudio microscópico de los componentes cuticulares de la turba que puede proporcionar datos complementarios útiles en el estudio de las turberas elevadas donde el registro regional de polen a menudo está pobremente representado.

Es interesante destacar que a pesar de que en estas publicaciones iniciales, la mayoría de estudios paleoecológicos se basaron en análisis polínicos; éstos, especialmente en la primera mitad del siglo XX, se realizaban a resoluciones temporales centenarias, sub-muestreando perfiles de turba cada 10-20 cm aproximadamente. Sin embargo, a partir de la década de los 70, Bas van Geel y otros investigadores del laboratorio Hugo de Vries (Universidad de Ámsterdam) comenzaron a trabajar a una resolución centimétrica o decimétrica, consiguiendo obtener información ambiental continua y más detallada. Estos investigadores estuvieron también entre los primeros en complementar los análisis polínicos con palinomorfos, restos de insectos y microfósiles vegetales. (van Geel, 1972 b, 1978).

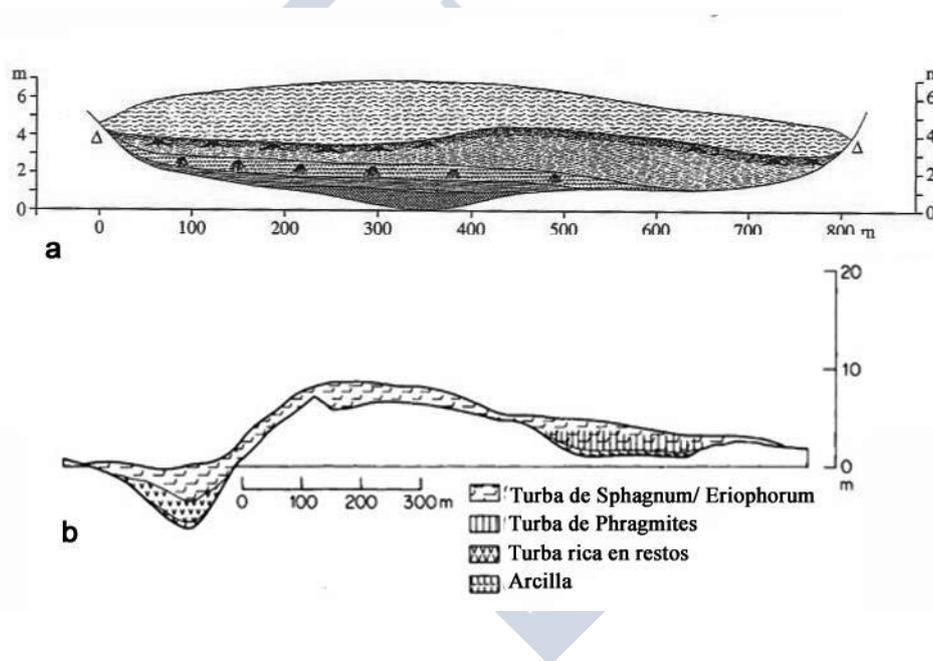


Figura 1.19. a) Estratigrafía de una turbera elevada en Suecia (Lundqvist, 1955) b) Estratigrafía de un complejo de turberas de cobertor en Coom Rigg Moss, Norte de los Montes Pennines (Chapman, 1964).

Los análisis polínicos permiten realizar reconstrucciones paleobotánicas de la flora a escala regional, ya que junto al polen producido por las especies que conforman la flora local, se deposita también polen de otras especies que puede proceder de plantas ubicadas a kilómetros de distancia del lugar, especialmente de especies con polinización anemófila, pudiendo dar lugar a interpretaciones parciales cuando se pretende reconstruir la dinámica de la cubierta vegetal a nivel local (Stewart & Durno, 1969; Birks & Birks, 2000). Otro problema de interpretación de los análisis polínicos es la limitada resolución taxonómica, ya que en general no se suelen diferenciar especies, sino géneros o familias y estas categorías taxonómicas frecuentemente abarcan especies con perfiles ecológicos diferentes.

Durante los años ochenta del siglo pasado, numerosos investigadores desarrollaron

métodos de estudio, extracción y análisis de macrofósiles vegetales; convirtiéndolos en una herramienta esencial en la paleoecología cuaternaria (Rybníček, 1973; Birks, 1980; Bohlin et al., 1989; Bohlin, 1993); Janssens (1983, 1988, 1990), Birks (1982) y Svensson (1988) estudiaron diversos aspectos relacionados con los briófitos, Diné *et al.* (1883) los primeros métodos de tamizado y separado en fracciones, y Grosse-Brauckmann (1972, 1974) taxonomía y descripción; en los últimos años cabe mencionar los trabajos realizados en la mejora de los análisis cuantitativos mediante la técnica de Quadrat and Leaf Count, (QLC) (Barber *et al.*, 1994, 2003).

A partir del análisis de macrofósiles, Barber (1981) propuso la teoría "phasic theory of peat growth", según la cual, en función de las especies de macrofósiles existentes a lo largo de perfiles de turba, se pueden establecer patrones de alternancia de condiciones ambientales húmedas y secas, (BSW, Bog Surface Wetness) como resultado de cambios climáticos producidos a lo largo de la evolución de la turbera. Estos patrones han sido ampliamente estudiados y corroborados en turberas británicas y de otros países europeos (Blackford & Chambers 1993; van Geel *et al.*, 1996, Hughes *et al.*, 2000, Mauquoy & Barber, 1999, 2002; Mauquoy *et al.*, 2008; Castro *et al.*, 2015) convirtiendo la paleoecología y paleoclimatología, basadas en turberas, en unas disciplinas más precisas.

Las reconstrucciones climáticas basadas en la composición florística de macrorrestos de la turba se apoyan en dos supuestos, ampliamente aceptados en la actualidad:

- La cubierta vegetal responde a los cambios en la capa freática
- Los restos conservados en las turberas, son un registro de la cubierta vegetal existente en el momento de la deposición de la turba

Recientemente, análisis de macrofósiles en muestras contiguas (p.e. cada cm) están dando registros de muy alta resolución, que permiten conocer en detalle periodos concretos de cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno (Hughes, 2000; Castro *et al.*, 2015, Castro, 2017).

Otra línea de investigación que propone un nuevo enfoque en la actualidad es el estudio de los compuestos químicos, que produce cada taxón al descomponerse y la detección de estos marcadores como indicadores de la presencia de determinadas especies o condiciones ambientales asociadas a las mismas. Los restos vegetales se identifican mediante técnicas de espectrometría de masas por pirolisis (Ficken *et al.*, 1998), Heijden & Boon (1994) caracterizaron químicamente madera de *Calluna vulgaris* procedente de turberas elevadas, Kuder & Krüge (1998) analizaron la descomposición de fibras de Cyperaceae, Schellekens *et al.* (2015 a,b) estudiaron distintos marcadores químicos, productos de la pirolisis de plantas de turberas de cobertor de Galicia. Se trata de un método de identificación indirecto, que puede sin embargo contribuir en detectar los cambios a grandes rasgos de los principales componentes de la turba: musgos, gramíneas y ericáceas.

Las reconstrucciones paleobotánicas de turberas además de ser de utilidad para conocer las características climáticas del Holoceno, son una base importante para interpretaciones del cambio climático, arqueobotánica, estudios fitogeográficos y también en la elaboración de programas de recuperación de turberas degradadas, como en Gran Bretaña (Chambers *et al.*, 2007); Canada (Lavoie *et al.*, 2001) o España (Heras, 2002; Heras & Infante, 2004).

1.3. Grado de humificación de la turba

Los primeros trabajos basados en la humificación de la turba son los estudios de Weber (1900), que interpretaba los colores claros de la turba como originarios de un clima frío y húmedo con rápida acumulación de turba y los colores oscuros propios de turba de climas más secos y con poca acumulación. Así, una de las primeras divisiones que se estableció fue el Grenzhorizont ("horizonte límite") por Weber en el Norte de Alemania que separaba la turba clara (poco humificada) de la turba oscura (más humificada) y marcaba la transición del periodo Suboreal seco al periodo Atlántico húmedo.

El grado de humificación de la turba se ha utilizado ampliamente para estudiar su grado de descomposición y las características de la misma. En un principio registrando la estratigrafía en campo, utilizando la escala de humificación von Post, que define 10 clases H1-H10 en términos de color y preservación (von Post & Granlund, 1926) y posteriormente mediante un método colorimétrico de laboratorio. Esta técnica fue desarrollada por el alemán Fritz Overbeck durante las décadas de 1930 y 1940 y en Dinamarca por Bahnson (1968) y Aaby & Tauber (1975). Originalmente, los máximos y mínimos de las curvas de humificación se utilizaron para identificar los patrones cambiantes de humedad en la superficie de la turbera, pero Overbeck & Griez (1954) sugirieron que la dirección de la curva era mucho más importante, al informar sobre la tendencia y no sobre un punto en concreto.

Hoy en día el análisis de la humificación de la turba es un registro geoquímico ampliamente aceptado en la reconstrucción paleoambiental. Su valor reside en que se asume la existencia de una relación directa entre el grado de humificación de la turba y la humedad existente durante el proceso de formación. En las turberas de cobertor, el nivel de humedad depende esencialmente de las condiciones atmosféricas y, en consecuencia, la evolución del grado de humificación en una turbera es un testimonio de la evolución climática. La turba sufre una mayor humificación cuando se reduce la humedad; por lo tanto los cambios en la humificación de los distintos estratos de una turbera ombrotrofica son un reflejo de las fluctuaciones climáticas.

Los compuestos moleculares extraídos por lixiviación alcalina de muestras de turba, se cree que corresponden principalmente a compuestos aromáticos como lignina o fenoles (Biestler *et al.*, 2014); el análisis de humificación se basa en el supuesto de que estos ácidos húmicos extraíbles indican un mayor grado de descomposición de la turba, pero las condiciones bajo las cuales se produce una mayor "humificación" están mal definidas. De Jong *et al.* (2010) discuten sobre la validez del método.

El principal componente de la turba es determinado por las distintas especies de plantas (Bohlin *et al.*, 1989, Bohlin, 1993) y numerosos autores sugieren que la composición botánica de la turba influye en el grado de humificación.

Kivinen & Pakarinen (1981) reconocen tres tipos básicos de turba en base a los componentes principales, distinguiendo "Sphagnum peat" compuesta en su mayoría por *Sphagnum sect. Acutifolia*. "Sedge peat" un grupo más heterogéneo cuyos principales géneros y especies pueden ser incluidos dentro de las formas de vida graminoides, y "Woody peat" que separan en dos categorías una formada por grandes troncos y ramas con mayor contenido en lignina y otra formada por pequeños fragmentos de ramas de Ericáceas con más contenido en nanolignina. Johnson & Damman, (1990) encontraron diferentes grados de descomposición entre las diferentes especies de *Sphagnum*.

Aunque Yeloff & Mauquoy (2006) manifestaron sus reservas sobre los datos que ofrece la humificación ya que consideran que la descomposición de la turba parece sobrescribir sobre el rastro dejado en la misma por las diferentes composiciones florísticas difíciles de detectar. Otros autores sostienen que los datos de humificación, complementados con información sobre la composición florística de la turba, si pueden ofrecer una idea fiable de los cambios producidos en la humedad superficial de la turbera



2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Las turberas de cobertor son ecosistemas raros a nivel mundial, están restringidas a las regiones marítimas atlánticas, representando tan solo un 3% de las turberas conocidas (Lindsay, 1995). En la Península Ibérica son extremadamente raras y están restringidas al sector norte, principalmente a las sierras septentrionales en el noroeste (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006b) y zonas puntuales en la Cordillera Cantábrica (Heras & Infante, 2005; Martínez-Cortizas *et al.*, 2009). Su pequeño tamaño y las numerosas presiones a las que están sometidas, las convierten en hábitats relictos de gran interés para su estudio.

Las turberas de cobertor reciben agua exclusivamente de la atmósfera, es decir, de la precipitación efectiva (precipitación+niebla - evapotranspiración). Al ser estas turberas ombrogénicas desde su inicio, todos los cambios que quedan registrados en la turba corresponden únicamente a cambios ambientales de origen atmosférico o antrópico, lo que las convierte en ecosistemas de gran valor para la realización de estudios detallados de reconstrucciones de su cubierta vegetal y del clima en que se desarrollaron.

La mayoría de los estudios realizados en turberas de la Península Ibérica se han centrado en estudios polínicos (García-Antón *et al.*, 1989, 1995; González Porto *et al.*, 1993; Mariscal, 1993; Gómez-Orellana *et al.*, 1998; Pérez-Díaz *et al.*, 2016) y análisis geoquímicos de la turba (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999, 2002; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2012, 2013; Schellekens *et al.*, 2011, 2015a); sin embargo son escasos los trabajos basados en el estudio combinado de diferentes registros ambientales, como propiedades físico-químicas de la turba, microfósiles vegetales e índices de humificación (Martínez-Cortizas *et al.*, 2005; Castro *et al.*, 2015) que aportan información de mayor precisión en reconstrucciones paleoambientales. Por esta razón el objetivo global de este trabajo es la realización de un estudio detallado de indicadores ambientales biológicos, geoquímicos y físicoquímicos, en turberas de cobertor del norte de la Península Ibérica, con el fin de obtener información detallada y precisa que permita reconstrucciones paleoambientales que pueden ser de gran utilidad para conocer la evolución de estos ecosistemas, en relación a los cambios climáticos que tuvieron lugar en el Holoceno y a las actividades antrópicas; información que puede servir para predecir cambios futuros y para desarrollar programas de restauración realistas y viables en el tiempo.

De forma más específica, los principales objetivos que se pretende conseguir son los siguientes:

- Desarrollar una metodología que permita una identificación rigurosa de los macrorrestos vegetales que forman parte de la turba.
- Conocer los cambios producidos en la cubierta vegetal a lo largo de la historia de cada una de las turberas analizadas, a través de los macrorrestos vegetales.
- En base a las preferencias ecológicas de los taxones de los macrorrestos vegetales, establecer unos índices hidroclimáticos que permitan reconstruir los cambios ocurridos en la

humedad superficial de la turbera, a lo largo de la historia de la misma.

- Conocer la evolución de las propiedades fisicoquímicas de la turba.
- Conocer las variaciones del contenido total de algunos elementos litogénicos de la turba, de interés como geoindicadores de la erosión del suelo.
- Conocer las variaciones producidas en el grado humificación de la turba a lo largo de la historia de cada turbera y su relación con las condiciones ambientales .
- Hacer una valoración global de toda la información obtenida y su aplicación en reconstrucciones paleoambientales a escala local y regional.



3. MATERIAL Y METODOS

En esta sección se describe sólo la metodología común a todas las áreas estudiadas, ya que las metodologías específicas se describen para cada caso particular en los capítulos correspondientes. En la fig. 3.1 se presenta un esquema de los procesos relacionados con el análisis del material vegetal.

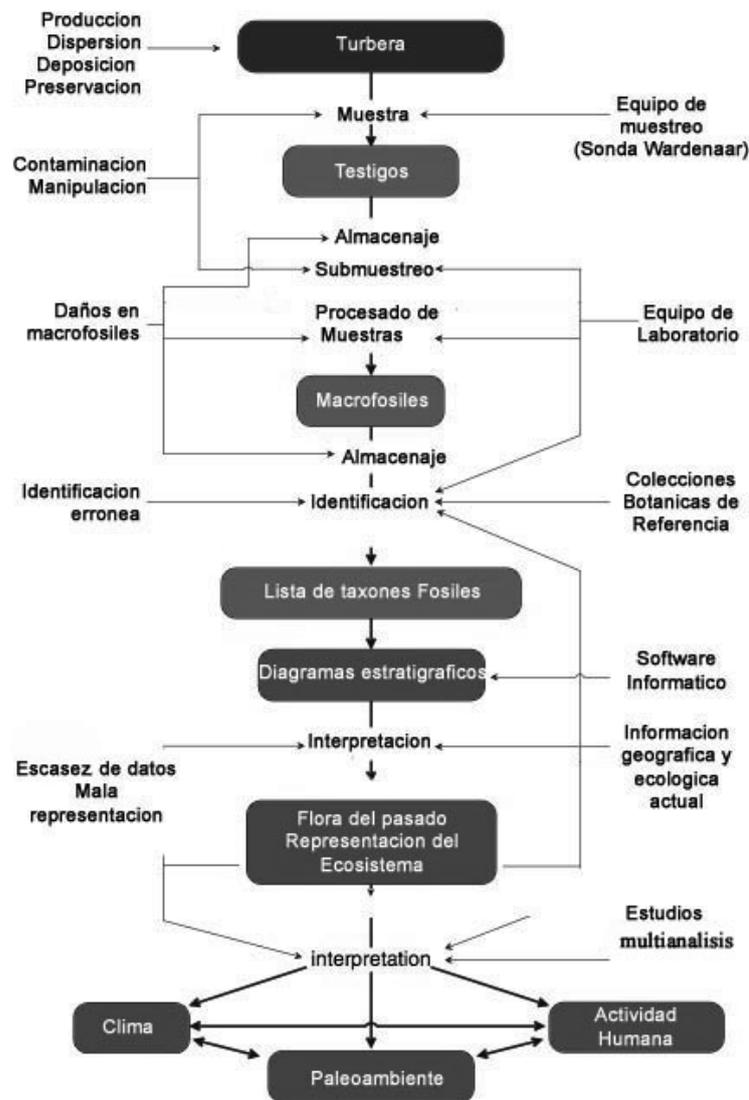


Figura 3.1. Diagrama del estudio de microfósiles vegetales: la columna central muestra las fases sucesivas de trabajo; a la derecha el equipo e información necesaria; y a la izquierda las posibles fuentes de error. Modificado a partir de Wasylkova (1986) y Birks (2001).

3.1- Preparación de colecciones de referencia a partir de flora actual de turberas.

Se recolectó material vegetal fresco en diferentes turberas de la Península Ibérica y de Europa:

- Serra do Xistral, Galicia (trece turberas)
- Serra dos Ancares, Galicia (seis turberas)
- Sierra de la Demanda, Burgos (dos turberas)
- Montes de Ordunte, País Vasco (una turbera)
- Pirineo Vasco Francés (nueve turberas)
- Slieve Bloon Mountains, Irlanda (dos turberas)
- Reservas Nacionales, Eslovaquia (5 turberas)
- Parques Nacionales y Reservas Naturales, Polonia (7 turberas)

Se recogieron plantas enteras, incluidos rizomas y raíces para especies herbáceas, mientras que, para especies leñosas, se seleccionaron muestras de tallos, hojas, flores y frutos para crear un herbario de referencia. Todos los especímenes fueron identificados a partir de Flora Ibérica (Castroviejo, 1986-2017) y Flora Europaea (Tutin *et al.*, 1964-1980) en el caso de plantas vasculares, para briofitos se utilizaron los trabajos de Casas *et al.* (2006), Crum (1988), Brugués *et al.* (2004), Daniels & Eddy (1990), Paton (1999), Muller *et al.* (2002), Smith (2004). Los frutos secos maduros y las semillas de la flora actual se almacenaron en botes herméticos a 4°C.

El material moderno se ha sometido a procesos químicos que producen efectos similares a una fosilización para la obtención de “macrofósiles artificiales”. Las muestras secas de herbario, frutos y semillas se rehidrataron y se calentaron suavemente en una disolución de NaOH al 8% durante 5 minutos y luego se limpiaron mediante inmersión en hipoclorito sódico al 5% (Locquin & Langedon, 1983). Este tratamiento combinado con una leve alteración mecánica produce un efecto tafonómico similar a la degradación que sufren los macrorrestos dentro de la turba, ya que elimina total o parcialmente el contenido celular, separa las diferentes capas y degrada estructuras; esto facilita el estudio de los distintos tejidos, centrándose en los que son más resistentes a la descomposición. Se usó DPX (medio de montaje basado en xileno) y solución de Hoyer (Anderson, 1954) para las preparaciones de microscopia permanentes.

En el caso de material vegetativo de Poaceae y Cyperaceae, se hizo hincapié en la importancia de las preparaciones de cutículas. La extracción de cutículas de especímenes modernos se hizo de acuerdo con Stace (1965) y Dilcher (1974) por maceración de las muestras en hipoclorito sódico. Se estudiaron las cutículas de las superficies adaxial (haz) y abaxial (envés) de hojas y las cutículas de rizomas. El éxito en la identificación de cutículas está relacionado con el tamaño del fragmento, aunque sean pequeños fragmentos, ya que son útiles si conservan algunos de los caracteres micromorfológicos taxonómicamente valiosos, como estomas, pelos o fitolitos.

Todo el material vegetal de referencia (herbario, colecciones de frutos, semillas, madera y preparaciones microscópicas) ha sido depositado en el Museo de Historia Natural de la Uni-

versidad de Santiago de Compostela (MHN).

3.2- Preparación de colecciones de referencia a partir de macrofósiles vegetales extraídos de turba.

Se obtuvieron muestras tipo de todos los macrofósiles vegetales extraídos en cuatro testigos de turba de las siguientes turberas.

Serra do Xistral, Galicia (Borralleiras de Cal Grande, BCG, Pena da Cadela, PDC y Chan de Veiga Mol, CVM)

Montes de Ordunte, País Vasco (Zalama, ZAL)

La extracción de macrofósiles vegetales de las submuestras de turba se llevó a cabo de acuerdo con Mauquoy *et al.* (2010). Se procuró en lo posible que las muestras de campo no se secasen por completo; ya que secas se vuelven quebradizas y pueden sufrir daños antes del trabajo en laboratorio. Además, la rehidratación de las muestras secas nunca devuelve la textura inicial y la separación de los fragmentos se vuelve demasiado dificultosa. Las muestras de turba se mantuvieron en botes herméticos en nevera en perfecto estado durante meses.

Cada muestra de turba de 5 cm³ fue tratada con 100 mL de NaOH al 8% durante 15 minutos, en caliente (sin llegar a ebullición) para disolver los ácidos húmicos y fúlvicos. A continuación se disgregan usando un tamiz (luz de malla de 0,2 mm), con ayuda de un frasco lavador de agua destilada para aclarar. Durante el tamizado, el residuo acumulado en el tamiz se mantuvo por debajo de la superficie del agua, con el fin de reducir al mínimo posibles daños físicos al material vegetal. Esto es especialmente importante en el caso de musgos del género *Sphagnum*, con el fin de evitar el desprendimiento de los filidios de los caulidios y facilitar así la identificación de taxones. El lavado finaliza cuando el agua sale del tamiz clara y transparente y, a simple vista, se aprecia que la turba está bien disgregada. El material tamizado se transfiere a placas de Petri y los macrofósiles se separan bajo estereomicroscopio Olympus SZ30 (fig 3.2). Posteriormente en la mayoría de los casos se realizaron también análisis microscópicos, con un microscopio Olympus CX40. No se han hecho tinciones en la preparación de las muestras porque los colores naturales de los macrofósiles en ocasiones resultaron ser útiles en el proceso de identificación.



Figura 3.2. Protocolo de extracción de macrofósiles vegetales (Mauquoy *et al.*, 2010).

El material se identificó mediante estudios comparativos con las colecciones de referencia y la información disponible de fuentes bibliográficas sobre macrofósiles (Grosse-Brauckmann, 1972, 1974; Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Michaelis, 2001; Mauquoy & Van Geel, 2007; Tomlinson, 1985; Wójcicki *et al.*, 2006; Velichkevich & Zastawniak, 2006, 2008). Los macrofósiles identificados fueron fotografiados con una cámara Olympus SC20 y dibujados con una cámara clara incorporada al microscopio. A continuación, los macrofósiles se guardaron en tubos con etanol al 70% a 4°C y se almacenaron ordenados según los siguientes criterios: a) turbera de origen; b) número de la muestra de turba y c) taxón. Cuando se identificaron diferentes tipos de macrofósiles, del mismo taxón, cada uno de ellos se almacenó independientemente. Así, un taxón determinado de una muestra de turba puede estar representado, en la colección de referencia, por un número variable de muestras.

Todo el material de referencia fosilizado, ha sido depositado en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Santiago de Compostela (MHN).

3.3- Cuantificación de macrofósiles vegetales.

Para estimar la abundancia de los macrofósiles se ha seguido la técnica de cuadrante y recuento de hojas (Quadrat and Leaf Count technique, QLC) propuesta por Barber *et al.* (2003), con las modificaciones de Mauquoy *et al.* (2010). La QLC proporciona estimaciones cuantitativas de los principales componentes de la turba (%) y los números absolutos (n) de frutos, semillas y otras estructuras vegetales poco abundantes.

La fase de recuento comienza con la estimación de los porcentajes de los componentes principales de turba (raíces, madera de ericáceas, rizomas, hojas,...) para cada muestra. Para esto se vierte en una placa Petri de 10 cm de diámetro, una pequeña cantidad de la muestra disgregada y se añade suficiente agua para que los restos floten formando una capa única, que luego se analiza en detalle con estereomicroscopio Olympus SZ30, usando pocos aumentos ($\times 10 - \times 50$), estimando los porcentajes de cada taxón identificado sobre cuadrículas de 1 centímetro cuadrado, utilizando una base de papel milimetrado bajo la placa Petri. Al finalizar el análisis de cada placa, se retira la fracción de la muestra en la que se hicieron los recuentos y se añade otro poco de la muestra restante no analizada. Este proceso se repite hasta contar todos los macrofósiles de la muestra. Luego se calculan los porcentajes medios de los principales componentes de la turba, para el conjunto de la muestra, a partir de los resultados de los análisis de cada placa Petri.

Cuando en una misma muestra se observan macrorrestos pertenecientes a distintas partes del aparato vegetativo o reproductor de una misma especie (raíces, bases de hojas, semillas) cada una de estas piezas se registra como un pseudo-taxon, por separado. La adopción de este método facilita la interpretación del diagrama de macrofósiles resultante ya que por ejemplo las raíces de una planta pueden penetrar en estratos más antiguos de la turba que las semillas o las hojas y podrían dar lugar a interpretaciones erróneas. De la misma forma la preservación diferencial de las distintas estructuras puede infravalorar o sobrerrepresentar a muchas de las especies.

En el caso de que aparezcan en las muestras restos de *Sphagnum*, se cuantifican en % cuando son muy abundantes especificando en cada caso si corresponden a caulidios con o sin

filidios o filidios sueltos; cuando en las muestras hay abundantes filidios de *Sphagnum*, tras el recuento se recogen al azar 100 filidios, se montan en un portaobjetos y se elaboran preparaciones para su identificación por análisis microscópico a $\times 400$ aumentos (microscopio Olympus CX40). Siempre que fue posible las identificaciones se hicieron a nivel de especie o de sección. Los resultados se expresan como porcentajes del *Sphagnum* total identificado en la primera etapa de recuento.

El análisis se completa con el recuento e identificación de los demás macrofósiles; estos se expresan en números absolutos (n) por taxón y pseudo-taxon de macrofósil (semillas, hojas, rizomas,.....). Siempre que fue necesario para su identificación se hicieron preparaciones para análisis microscópicos, con aumentos de $\times 100 - \times 400$.

Una vez completados los procesos de recuento e identificación de los macrofósiles, el material sobrante de las muestras se almacenó en botes de plástico a -10°C . Los macrofósiles recogidos individualmente (hojas, semillas, etc.) se guardaron en tubos de 1,5 mL, en alcohol de 70%, a 4°C .

3.4- Índice Hidroclimático (IH)

Una vez identificados y cuantificados los macrofósiles, los correspondientes taxones se ordenaron en grupos, de acuerdo con sus preferencias ecológicas. A las especies del grupo ligado a ambientes permanentemente inundados se les dio valor 1 o 2, a las de hábitats temporalmente encharcados valores entre 3 y 4 y a las de ambientes más secos valor 5. Estos valores se basan en los perfiles hidroecológicos, en la actualidad, de las especies de macrorrestos identificadas (véase capítulo de introducción 1.1.5.3) y se utilizaron como base para calcular los índices hidroclimáticos de las muestras, de acuerdo con el método propuesto por Dupont (1984, 1986), modificado y aplicado por Barber *et al.* (2003), Mauquoy & Yeloff (2008), Mallon (2012) y Daley & Barber (2012) para turberas del norte de Europa. El índice hidroclimático para cada muestra se calculó mediante la fórmula:

$$HI = \frac{\sum_{i=0}^n x_i y_i}{\sum_{i=0}^n x_i}$$

x = abundancia de una especie de macrofósil (%)

y = valor asignado a esa especie

i = nivel de la muestra en el conjunto del testigo

Los valores obtenidos se normalizaron mediante el cálculo de la diferencia de cada uno de ellos con el valor medio del conjunto de las muestras.

En este trabajo hemos modificado los valores asignados con anterioridad a alguna de las especies, adaptándolos a las preferencias hidrológicas de las especies en las turberas del norte de la Península Ibérica (Castro *et al.*, 2015). Además, se han incluido también nuevas especies

no utilizadas previamente en este tipo de análisis y se han eliminado aquellos materiales vegetales que pueden distorsionar el índice hidroclimático como es el caso de las raíces que no representan las condiciones superficiales de la turbera en el momento de su deposición y la UOM que tradicionalmente ha sido considerada como indicadora de condiciones muy secas; ya que está formada por restos de diferentes especies que convivían en un determinado momento, no necesariamente con iguales perfiles ecológicos, por lo que no puede ser representativa de condiciones climáticas secas de forma fiable.

A partir de los datos cuantitativos y cualitativos de los macrofósiles se elaboraron diagramas estratigráficos utilizando el programa C2 (Juggins, 2011).

3.5- Análisis de partículas de carbón

Se han hecho recuentos de los fragmentos de carbón y se ha cuantificado el número total (n) presente en cada muestra; cuando eran muy abundantes se han realizado estimaciones del porcentaje de los mismos. Se ha realizado una primera clasificación de los mismos por su tamaño (longitud), pero como en la mayoría de las muestras estudiadas casi todos eran de tamaño similar, finalmente no se han establecido categorías por tamaño. El carbón macroscópico ($>125 \mu\text{m}$) se cuantificó utilizando una modificación del método de Mooney & Tinner (2010/11). El material tamizado, una vez retirados todos los macrofósiles, se deja en reposo durante toda la noche en un tubo de ensayo, al día siguiente se retira el sobrenadante y se recoge el residuo que precipitó en el fondo. 100 μl de este precipitado se diluyen en 200 μl de agua destilada y se reparten en 5 alícuotas de 50 μl . Con estas alícuotas se elaboran preparaciones para realizar los recuentos de las partículas de carbón, bajo estereomicroscopio Olympus SZ30 (x40 aumentos).

Entre los restos carbonizados (fig. 3.3) se cuantificaron también los restos identificables de hojas y semillas de ericáceas, así como los esclerocios del hongo *Cenococcum geophilum* Fr.

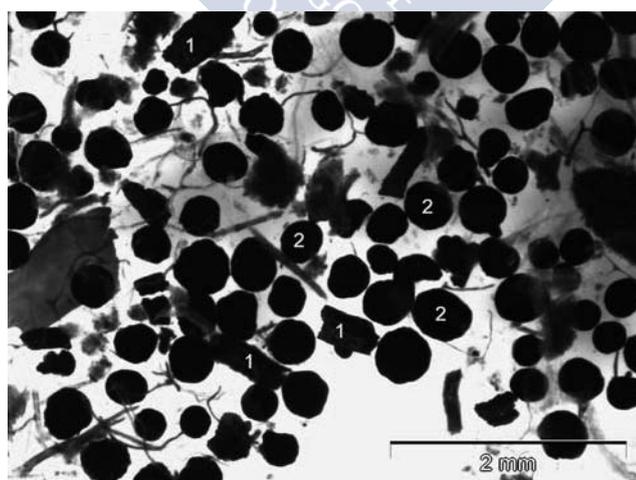


Figura 3.3. 1) Partículas de carbón, 2) esclerocios de *Cenococcum geophilum*; muestra de Zalama.

3.6- Microscopía electrónica

Para confirmar la identificación de algunos microfósiles se realizaron también análisis bajo microscopio electrónico de barrido, en este caso las muestras se montaron en aluminio y se secaron al aire, se pulverizaron con iridio (40 nm) durante 3 minutos con un sistema de recubrimiento Bio Rad Microscience y se observaron con un SEM Zeiss Ultra Plus, operado a 5 kV, en la unidad de microscopía de la USC.

3.7- Índice de Humificación (IHu)

El índice de humificación se analizó de acuerdo con Blackford & Chambers (1993) y modificaciones de Chambers *et al.* (2010). 0,1 g de cada muestra de turba seca y finamente molida se someten a un tratamiento con 50 mL de NaOH al 8% (pH 12,6), durante una hora, a temperatura ligeramente inferior al punto de ebullición (95°C), en vasos de teflón sobre placa calefactora. Después de enfriar, se realiza una dilución añadiendo agua ultrapura hasta un volumen final de 100 mL y se filtra con papel de filtro Whatman N°1. 50 mL del extracto filtrado se llevan con agua bidestilada a un volumen final de 100 mL en una segunda dilución que se deja estabilizar durante tres horas, en lugar oscuro y a temperatura ambiente (fig. 16). Del extracto diluido se realizan mediciones de absorbancia a 540 nm, con un espectrofotómetro Jenway modelo 6305; las medidas espectrofotométricas se repitieron tres veces para cada submuestra (fig. 3.4).



Figura 3.4. Protocolo de extracción de materia húmica (Blackford & Chambers,1993).

Los resultados se expresaron como porcentaje de transmisión de luz, que es inversamente proporcional a la cantidad de materia húmica disuelta (Aaby & Tauber, 1975). Bajos porcentajes de transmisión de la luz indican turba bien humificada, mientras que altos porcentajes denotan turba mal humificada (Blackford & Chambers, 1993).

El valor de la transmitancia depende sólo de la parte orgánica de la turba por lo que debe ser corregido con la proporción de materia mineral de la muestra. Para ello se utilizaron los datos de la pérdida de masa por ignición (LOI, loss on ignition) (Blackford & Chambers, 1993; Payne & Blackford, 2008). Para corregir el efecto de dilución del contenido mineral de las muestras, se calculó la transmitancia corregida (T_c), siguiendo el método de Blackford &

Chambers (1993), modificado por Payne & Blackford (2008). Para suavizar las fluctuaciones de corta frecuencia y resaltar las tendencias durante períodos más largos, se calculó el promedio móvil (promedio móvil de 3 puntos) de los valores de Tc.

Para eliminar el efecto de la evolución creciente de la turba con el aumento de la edad y las diferentes dinámicas entre acrotelmo y catotelmo, se usó el método Chambers *et al.* (2010), obteniéndose el índice de humificación (IHu), una medida del grado de humificación de la turba (valores bajos de IHu indican alta humificación y viceversa).

Igual que en los apartados de macrofósiles, se ha utilizado el programa C2 (Juggins, 2011) para la elaboración de los gráficos estratigráficos del IHu.

3.8- Análisis de la tasa de crecimiento de la turbera (TCV)

Las tasas de crecimiento vertical (TCV) de la turbera (cm a^{-1}) fueron calculadas a partir del intervalo de edad que representa cada muestra y del espesor de cada muestra. La tasa aparente total de crecimiento vertical o tasa media de crecimiento vertical se calculó a partir de la edad de la muestra basal y del espesor total de la turbera, eliminando en el cálculo los datos correspondientes a la capa óxica activa o acrotelmo (Turunen *et al.*, 2004).

3.9 - Análisis Físico-Químicos

Se analizaron varias de las propiedades físico-químicas de las turberas de Zalama y Borralleiras de Cal Grande, para estudiar su génesis y evolución trófica. La densidad del suelo (Ds) se determinó siguiendo el método de Lynn *et al.* (1974) a partir de muestra de turba fresca. El contenido de cenizas inorgánicas de la turba y la pérdida de masa por ignición (LOI) se obtuvieron por incineración a 600 °C durante 8 horas y se expresaron como porcentaje de masa seca a 105 °C. La evolución de la materia orgánica y la morfoestratigrafía se establecieron a partir de la determinación de la escala de Von Post (von Post, 1937) y del índice de pirofosfato (IP) (Lynn *et al.*, 1974; Pontevedra-Pombal, 2002). El carbono total (Ct) fue medido con un autoanalizador Leco CHN 1000, sobre muestra seca y molida, por combustión completa a 1000 °C y detección en banda infrarroja del CO₂ liberado. El error absoluto fue menor del 0,3 %. El equipo fue calibrado y verificado usando diferentes materiales de referencia (EDTA-502-092, SOIL-502-308, COAL-501-002). La relación molar Ca:Mg, un índice de los flujos atmosférico y edáfico, se determinó por espectrometría atómica de llama, de acuerdo con el método de Peech *et al.* (1947).

3.10- Geoquímica elemental

El contenido mineral de las turberas ombrotróficas puede interpretarse como un índice de las variaciones en la deposición del polvo atmosférico de origen edáfico (ASD, atmospheric soil dust) y puede ser cuantificado a partir del contenido en elementos litogénicos de la turba (Shotyk *et al.*, 2001; Kempter *et al.*, 2017). Estos elementos, presentes en la fracción mineral de rocas y suelos, son geoquímicamente estables y no presentan fuentes antropogénicas sustanciales. Su enriquecimiento residual en la turba es una consecuencia de su elevada estabilidad termodinámica durante la alteración físico-química (Milnes &

Fitzpatrick, 1989) y su reducida solubilidad y movilidad (White, 1995). Algunos de esos elementos son el Titanio (Ti), el Vanadio (V) el Zirconio (Zr) y el Aluminio (Al).

El Ti es un componente común de las rocas y suelos, que suele formar parte de los minerales en estado de oxidación tetravalente. Los minerales de Ti son muy resistentes a la alteración (Kabata-Pendias & Pendias, 2001), no son sensibles a las condiciones redox y no se han observado en ellos efectos causados por la oscilación de la capa freática o por una metabolización activa (Kempter & Frenzel, 2008). El V es ubicuo en la litosfera y en el suelo los agentes reductores, como la materia orgánica, promueven su estabilidad geoquímica (Alloway, 1990; Kabata-Pendias & Pendias, 2001). Durante la alteración de los minerales se forman hidróxidos de Al de carga y composición variables. En general, la solubilidad de los hidróxidos de Al complejados con materia orgánica es baja (Kabata-Pendias & Pendias, 2001). El Zr es considerado como un elemento litogénico muy resistente a la alteración (Kabata-Pendias & Pendias, 2001), de tal forma que es uno de los elementos más estables y escasamente afectado por procesos de translocación (Chartres & Pain, 1984). Debido a esto las turberas ombrotáficas son depósitos ideales de estos elementos que, además, son buenos indicadores de erosión del suelo, incremento de la aridez o deforestación (Hölzer & Hölzer, 1998; Lomas-Clarke & Barber, 2007).

En las turberas estudiadas se analizaron las variaciones del contenido total de estos elementos, en todo el perfil, como geoindicadores de la erosión del suelo. Se realizó una normalización estadística del contenido de cada elemento (puntuación Z, obtenida dividiendo la diferencia entre el contenido del elemento de cada muestra y el valor medio del testigo, entre la desviación estándar) que minimiza las diferencias debidas a los efectos locales (por ejemplo, diferencias litológicas) y genera una escala relativa de la variación, permitiendo delimitar los períodos de valores elevados.

En la turbera de Zalama se determinaron Al, Ti y V en la Unidad de Análisis Elemental del Servicio de Apoyo a la investigación de la Universidad de Santiago de Compostela (RIAIDT) mediante espectrometría de emisión por plasma, con un Espectrómetro Varian 820-MS, sobre muestra seca a 105 °C y finamente molida en un mortero de bolas de impacto de ágata (Planetary Ball Mill PM 100 CM).

Las digestiones se realizaron en submuestras de 0,300 g, con una mezcla de 8ml HNO₃ 69% (Plasma PURE-Scp Science) y 2 ml de HF 48% (Sigma Aldrich) en vasos de teflón herméticamente cerrados y en horno microondas (Milestone Ethos1 plus) a (180 °C – 5' – 1000W y 180 °C – 10' – 1000W). Debido al alto contenido orgánico fue necesario añadir H₂O₂. El extracto fue llevado a volumen final de 25 ml con una disolución de H₃BO₃ al 2,5% (Sigma Aldrich). El 10% de las muestras fueron analizadas por duplicado para verificar los resultados.

Para evaluar la capacidad de extracción del procedimiento de digestión, comprobar la calibración del espectrofotómetro y evaluar la eficiencia y exactitud del método se utilizaron réplicas de las muestras, blancos y materiales de referencia certificados (CRMs). Para los tres elementos, los coeficientes de correlación de las líneas de calibración fueron iguales o superiores a 0,997. Todos los elementos medidos presentaron concentraciones por encima de los límites de detección (Al: 0.8 ng L⁻¹; Ti: 1 ng L⁻¹; V: 0.2 ng L⁻¹). Los valores de los blancos analíticos estuvieron por debajo de los límites de detección. Los CRMs fueron medidos por triplicado (Tabla 3.1) y el coeficiente de variación fue siempre inferior al 10%. En cada serie de veinte muestras se midieron también un blanco y tres CRM.

Tabla 3.1. Concentración y desviación estándar certificada y medida de V (en mg kg^{-1}), Ti and Al (en %) en materiales certificados de referencia medidos por ICP-MS. N: número de submuestras analizadas. * valor de referencia ** en mg kg^{-1} .

Material Referencia Certificado	N	V		Ti		Al
		certificado	medida	certificado	medida	certificado
NIST – Montana Soil (2710a)	3	82±9*	86±3	0,311±0,007	0,307±0,053	6,44±0,08
NIST – Coal Fly Ash (1633c)	3	286,2±7,9	283±5,4	0,724±0,030	0,726±0,041	13,28±0,61
NIST – Coal (1632b)	3	14*	17±1,5	0,045±0,002	0,043±0,012	0,855±0,019
NIST – Apple Leaves (1515)	3	0,26±0,03	0,25±0,08			286±9**
NIST – Peach Leaves (1547)	3	0,37±0,03	0,39±0,09			249±8**

En la turbera de Borralleiras da Cal Grande se determinaron las concentraciones de Ti y Zr en la Unidad de rayos X del Servicio de Apoyo a la investigación de la Universidade de Santiago de Compostela (RIAIDT) utilizando una técnica de fluorescencia de rayos X (XRF-energy dispersive miniprobe multielement analyser; EMMA-XRF) que opera a través de una base de datos de calibración interna. Esta técnica y su aplicación han sido descritas por Cheburkin & Shotyk (1996). Todos los análisis se realizaron por duplicado.

Tabla 3.2. Concentración y desviación estándar certificada y medida de Ti y Zr (en %) en materiales certificados de referencia medidos por EMMA-XRF. N: número de submuestras analizadas. * valor de referencia; ** en mg kg^{-1} .

Certificated Reference Material	N	Zr		Ti	
		certificado	medido	certificado	medido
NIST – S. Joaquin Soil (2709a)	3	195±46**	197±22		
NIST – S. Joaquin Soil (2709)				0,342±0,024	0,364±0,102
NIST – Montana Soil (2710)				0,283±0,010	0,308±0,077
NIST – Coal (1632b)	3			0,045±0,002	0,042±0,006
NIST – REE1	3	1,91±0,5	1,85±0,3		
NIST – Flint Clay (97b)	3	0,05*	0,065±0,04	1,43±0,04	1,37±0,06
NIST – Hard Rock Mine Waste	3	206±29**	203±14		
NRCAN-Soil SO-3	3			0,200±0,020	0,187±0,054

Los límites de detección fueron: 30 mg kg^{-1} para Ti y 0,5 mg kg^{-1} para Zr. Para evaluar y comprobar la calibración del analizador EMMA-XRF y la precisión de la determinación, se

utilizaron submuestras replicadas y materiales de referencia certificados internacionalmente (CRM) (NIST – S. Joaquin Soil (2709a); NIST – S. Joaquin Soil (2709); NIST – Montana Soil (2710); NIST – Coal (1632b); NIST – REE1; NIST – Flint Clay (97b); NIST – Hard Rock Mine Waste; NRCAN-Soil SO-3). Se agregaron tres CRM a cada conjunto de quince muestras. Las recuperaciones de elementos traza en los CRMs fueron consistentes con los valores certificados. Para los elementos de interés, los valores por triplicado de los CRMs que se obtuvieron mostraron una desviación de la precisión inferior al 10 % en todas las muestras (Tabla 3.2).

3.11. Análisis estadístico

Se realizaron los siguientes análisis estadísticos; un análisis de regresión para transformar la transmitancia corregida (T_c), en el índice de humificación. Un análisis de correlación bivalente (Test de correlación de Spearman, $p < 0,05$) para analizar las posibles relaciones entre el índice de humificación y los microfósiles observados en la turba, así como el análisis de varianza de varias variables independientes de Kruskal-Wallis para poblaciones con distribuciones no normales, para comprobar las relaciones entre los elementos litogénicos y el modelo diplotélmico. Los análisis se llevaron a cabo con el software IBM SPSS Statistics 20. Para la elaboración de los gráficos estratigráficos, se utilizó el Programa C2 (Juggins, 2011).

3.12. Dataciones con ^{14}C .

Para evitar posibles contaminaciones que provoquen un envejecimiento o un rejuvenecimiento artificial de la datación por radiocarbono (^{14}C AMS) se eliminaron los 5 mm externos de las muestras seleccionadas, así como los fragmentos de raíces.

En el caso de Borralleiras de Cal Grande se dataron 8 muestras en el Beta Analytic Inc (Miami, USA). En el caso de Zalama se dataron 17 muestras de turba, en el Ångström Laboratory, Div. Ion Physics, ^{14}C -lab (Uppsala) y en el Centro Nacional de Aceleradores de Sevilla.

La calibración de los datos obtenidos se explica en el correspondiente capítulo dedicado a cada turbera. Todas las fechas serán expresadas en años calibrados antes del presente a. cal. AP, con el presente definido en 1950.



4 Macrofósiles vegetales en turberas ombrotróficas del norte de la Península Ibérica.

4.1- INTRODUCCIÓN

4.1.1- Estudios sobre macrofósiles vegetales en la Península Ibérica

En la Península Ibérica las publicaciones sobre macrofósiles vegetales, dentro del marco temporal del Holoceno, son escasas y generalmente relacionadas con estudios arqueológicos sobre los inicios de la agricultura, la expansión de diferentes cereales, la diversidad en la alimentación de las distintas culturas, etc, aunque en las últimas décadas el interés por los estudios paleoambientales y el reconocimiento del valor de la información referente a flora y vegetación de tiempos pasados, ha hecho que aumenten los estudios sobre macrofósiles vegetales, especialmente en turberas y sistemas lacustres. A continuación se exponen algunas de las más destacadas publicaciones sobre este tema, para la zona Norte de la Península Ibérica.

En el macizo central de Gredos, Maldonado *et al.* (2005) estudiaron una amplia zona de turberas, cervunales (zonas higróturbosas) y pequeñas lagunas, localizadas entre 1100 y 1840 m de altitud, recolectando una gran cantidad de megafósiles, entre los que destacan tocones en posición de vida, troncos de hasta 5 m de longitud y 40 cm de diámetro ("troncas") y numerosos estróbilos, con dataciones entre 850 y 5500 AP.

En la cuenca central del Duero es donde se han llevado a cabo más investigaciones sobre macrofósiles en los últimos años; aunque no se trata de una zona rica en turberas, sino en depósitos higróturbosos fósiles cubiertos por niveles detríticos posteriores. Destaca por su antigüedad Vega Cintora, donde Alcalde Olivares *et al.* (2003) han identificado numerosos restos de madera y estróbilos de *Pinus sylvestris* del Pleistoceno superior. Otros yacimientos ya pertenecientes al Holoceno, con restos procedentes principalmente de *Pinus* y algunas frondosas, son: Quintana Redonda (García Antón *et al.*, 1995), La Piedra (Muñoz Sobrino *et al.*, 1996), Cevico Navero (Roig *et al.*, 1997) o Aguilar de Campoo (Alcalde *et al.*, 2000). García-Amorena *et al.* (2007, 2008) realizaron una síntesis sobre macrofósiles recolectados en zonas costeras, desde la región cantábrica hasta el sur de Portugal.

En el caso de Galicia la mayoría de los trabajos paleobotánicos en turberas corresponden a estudios polínicos (Bellot & Cortizo, 1945; Aira & Guitián, 1986 a,b; Muñoz Sobrino *et al.*, 2005). Los primeros estudios realizados en Galicia sobre macrofósiles vegetales se centraron en el análisis de restos carpológicos asociados a contextos o yacimientos arqueológicos (Vázquez-Varela, 1975; Aira *et al.*, 1990; Aranz & Chamorro, 1990). Posteriormente otros trabajos han abordado análisis carpológicos ligados a la identificación y datación de especies comestibles e indicios de agricultura; entre ellos destacan numerosas identificaciones, a nivel de género y/o especie, de frutos de *Quercus* sp., *Corylus avellana* L. y semillas de *Vicia faba* L. con dataciones en torno a 2000-3000 AP en el

Castro de Penalba (Aira *et al.*, 1990, 1995) o semillas de Brassicaceae ca. 4800 AP (Ramil Rego *et al.*, 1990; Ramil Rego, 1993).

Las turberas ombrotáficas del norte de España se encuentran en el límite sur de este tipo de ecosistemas en Europa (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2002). Su cubierta vegetal, presente y pasada, tiene características particulares que las diferencian de turberas similares de otras áreas europeas (Fraga *et al.*, 2001; Mighall *et al.*, 2006, Schellekens *et al.*, 2011; Romero-Pedreira, 2015), pero a pesar de su gran interés, la investigación paleobotánica sobre la base del análisis de microfósiles vegetales es reducida (Castro *et al.*, 2015). Los trabajos más recientes publicados sobre microfósiles vegetales en turberas de la Península Ibérica, centrados en el estudio de la composición de la vegetación y su evolución en el tiempo se han realizado en turberas ombrotáficas de Galicia y Cordillera Cantábrica (Castro *et al.*, 2015; Castro, 2017; Souto *et al.*, 2016, 2017)

El objetivo principal de este capítulo es desarrollar un análisis exhaustivo de caracterización de los microfósiles vegetales preservados en turba de diferentes turberas del norte de España y determinar cuáles son los caracteres de mayor valor taxonómico que permiten su identificación a nivel específico o, al menos genérico.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1. Área de muestreo

Las muestras de turba de las que se extrajeron los microfósiles vegetales corresponden a tres turberas de la Serra do Xistral (Lugo), dos de cobertor, Pena da Cadela (PDC) descrita en Castro *et al.* (2015), Borralleiras de Cal Grande (BCG) descrita en el capítulo 4 de esta memoria y una elevada, Chao de Veiga Mol (CVM), descrita en Pontevedra-Pombal *et al.*, (2014). La cuarta turbera analizada fue Zalama (ZAL), en los Montes de Ordunte (Vizcaya), descrita en el capítulo 3 de esta memoria. La localización y algunas características relevantes de estas turberas y de las muestras de turba se presentan en la figura 4.1 y en la tabla 4.1.



Figura 4.1. Ubicación de las turberas muestreadas: a) CVM (Chao de Veiga Mol), b) PDC (Pena da Cadela), c) BCG (Borralleiras de Cal Grande), d) ZAL (Zalama).

Tabla 4.1. Turberas muestreadas. Datos climáticos según: * Martínez-Cortizas & Pérez-Alberti (1999), ** Heras (2002). Tma: temperatura media anual. P: precipitación anual. Prof.: profundidad del testigo estudiado. Nms:

número de muestras de turba analizadas.

Turbera	Localización	Altitud (m s.n.m)	Litología dominante	Tma (°C)	P (mm)	Prof. (cm)	N.ms.
Pena da Cadela	43°30'09"N/7°33'01"W	970	Cuarcitas	*7.5	*1800	183	93
Borralleiras de Cal Grande	43°35'25"N/7°30'50"W	600	Cuarcitas	*11.5	*1400–1600	231	116
Chao de Veiga Mol	43°32'34,4"N/7°30'13,41"W	695	Granodioritas	*7.5	*1800	845	187
Zalama	43°08'06,16"N/3°24'51,9"W	1.330	Areniscas cuarcíticas	**7.5	**1600	226	132

4.2.2- Análisis de los macrofósiles conservados en la turba

Los métodos de extracción y preparación de los macrofósiles son los descritos en el apartado de material y métodos del capítulo 2.

Los macrofósiles vegetales, una vez aislados, se analizaron con pocos aumentos (10-40x), con un microscopio binocular Olympus SZ30 y siempre que fue necesario, a mayores aumentos con un microscopio Olympus CX40. Se usó DPX (montante basado en xileno) y solución de Hoyer (Anderson, 1954) para las preparaciones de microscopía permanentes.

Para realizar las identificaciones se han hecho estudios comparativos con material procedente de las colecciones de referencia creadas a partir de la vegetación actual recolectada en diferentes turberas (véase cap. 3) y se ha consultado la información disponible en fuentes bibliográficas (Grosse-Brauckmann, 1972, 1974; Grosse-Brauckmann y Streitz, 1992; Michaelis, 2001; Mauquoy y Van Geel, 2007; Tomlinson, 1985; Velichkevich y Zastawniak, 2006, 2008),

Los macrofósiles identificados se fotografiaron con una cámara Olympus SC20 y se dibujaron con una cámara clara unida al microscopio. Todas las ilustraciones y fotografías han pasado a formar parte de la colección de referencia.

4.3- RESULTADOS

4.3.1- Caracterización e identificación de los macrofósiles vegetales

Aunque considerados macrofósiles, la mayoría de los restos vegetales extraídos de las muestras de turba, eran de pequeño tamaño (0.5–10 mm) y, en diferentes grados de conservación. La limitación de tamaño es debida a que el método de sondeo utilizado, solo permite trabajar con muestras de turba de pequeño diámetro.

En las muestras de turba poco descompuesta los macrofósiles generalmente estaban poco degradados, lo que facilitaba su identificación. En el caso de briófitos, filidios y caulidios aislados eran bastante comunes, mientras que fragmentos de caulidios con filidios insertos en los mismos eran más raros. En las muestras de turba muy descompuestas los

únicos macrorrestos de briófitos observados fueron caulidios con cicatrices de filidios o fragmentos de caulidios, a menudo muy degradados. En estas circunstancias los microfósiles sólo han podido ser identificados a nivel de género (*Campylopus* sp., *Polytrichum* sp.), dada la imposibilidad de analizar los caracteres de diagnóstico necesarios para identificaciones a nivel de especie.

Con frecuencia en las muestras pertenecientes a musgos del género *Sphagnum*, el estado de degradación de los abundantes filidios solo permitió identificaciones a nivel de sección dentro del género, especialmente de la sección (sect.) *Acutifolia* (fig. 4.2). De forma semejante, cápsulas esporofíticas, caulidios y ejes rameales en ocasiones no han podido ser asignados con certeza a especies particulares, ya que los caracteres observables podían corresponder a distintas especies. En este género normalmente fue necesario analizar cortes transversales de los filidios para realizar identificaciones fiables.



Figura 4.2. *Sphagnum* spp. a) filidios unidos a caulidios, b) caulidios sin filidios.

De plantas vasculares los microfósiles más frecuentes y abundantes eran raíces herbáceas, reducidas a fragmentos epidérmicos tubulares que encerraban un cordón vascular simple de color oscuro. Fue imposible determinar a qué especies pertenecían estas raíces, debido a su limitada variabilidad y a la ausencia de caracteres de valor taxonómico observables en las mismas.

También los fragmentos de madera, que resultaron ser abundantes en la mayoría de muestras de turba, en general eran fragmentos alargados de ejes lignificados con una corteza externa, o fragmentos aislados de dichos ejes por un lado y de restos de corteza por otro, procedentes de raíces, tallos y ramas de arbustos de la familia Ericaceae (cap. 1, fig. 1.16). La identificación de estos microfósiles fue generalmente muy difícil a nivel taxonómico inferior a familia. Solo hemos podido identificar especies cuando se conservaban hojas o yemas unidas a los tallos.

Mientras que la relativamente buena conservación de frutos y semillas permitió identificaciones de diversas especies, las hojas de las plantas vasculares solo en ocasiones

presentaban niveles de conservación adecuados para identificaciones específicas. Una excepción son las hojas de brezos a menudo poco descompuestas, y aunque fragmentadas, conservaban sus formas características.

En general, tanto para briófitos, como para plantas vasculares, las identificaciones se realizaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible, preferiblemente a nivel de especie.

Se han caracterizado e identificado macrorrestos vegetales de 17 taxones de briófitos (2 hepáticas y 15 musgos) y de 22 especies de plantas vasculares (12 monocotiledóneas y 10 dicotiledóneas) (tabla 4. 2). Los autores de los taxones se indican únicamente en la tabla 2.

En el caso de los briófitos, se identificaron filidios y caulidios de las hepáticas *C. sphagnicola* y *O. sphagni* y de 12 especies de musgos: *S. molle*, *S. compactum*, *S. papillosum*, *S. tenellum*, *S. cuspidatum*, *A. palustre*, *T. tamariscinum*, *H. cupressiforme* s.l., *C. cuspidata*, *R. lanuginosum*, *D. scoparium* y *L. juniperoideum*. Otros 3 taxones solo han podido ser identificados a nivel de género y sección (*S.* sect. *Acutifolia*) o solo género (*Campylopus* sp. y *Polytrichum* sp.).

Los macrofósiles de Ericaceae, Cyperaceae y Poaceae resultaron relativamente fáciles de identificar a nivel de familia, las mayores dificultades fueron a nivel específico, especialmente entre especies estrechamente relacionadas.

Hemos podido identificar rizomas, aquenios y semillas de *E. angustifolium*, así como aquenios de distintas especies del género *Carex* (*C. binervis*, *C. demissa*, *C. durieui*, *C. echinata*) y de *R. alba*. Y aunque hemos estudiado también rizomas de *Carex*, éstos no han podido ser asignados a ninguna especie concreta (Tabla 8 y fig. 20).

Los rizomas de *E. angustifolium* se distinguen de los de otras ciperáceas o gramíneas principalmente por la forma, tamaño y disposición de las cicatrices de las raíces y de las hojas, así como por la frecuente pigmentación de las paredes de algunas células epidérmicas (Tabla 4.6 y fig. 4.18).

Las especies del género *Juncus* han podido ser identificadas por sus semillas, igual que otras especies de dicotiledóneas pertenecientes a diferentes géneros. En el caso del género *Erica*, las semillas de *E. mackaiana* y *E. tetralix* son muy similares morfológicamente por la existencia de hojas relativamente poco degradadas al lado de las semillas resultó crucial para diferenciar estas especies en algunas muestras de turba.

Tabla 4.2 Macrofósiles identificados en las muestras de turba

Briófitos	Plantas vasculares
<i>Calypogeia sphagnicola</i> (Arnell & J. Perss.) Warnst. & Loeske	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. <i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl
<i>Odontochisma sphagni</i> (Dicks) Dumort.	<i>Carex duriei</i> Steud. ex Kunze
<i>Sphagnum</i> sp.	<i>Carex echinata</i> Murray
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i> (Russow) Schimp.	<i>Carex binervis</i> Sm.
<i>Sphagnum molle</i> Sull.	<i>Carex demissa</i> Hornem.
<i>Sphagnum compactum</i> Lam. & DC	<i>Carex</i> sp.
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	<i>Agrostis curtisii</i> Kerguélen
<i>Sphagnum tenellum</i> (Brid.) Brid.	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Hoffm.	<i>Juncus squarrosus</i> L.
<i>Aulacomium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	<i>Juncus bulbosus</i> L.
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.
<i>Hypnum cupressiforme</i> s.l. Hedw.	<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull
<i>Polytrichum</i> sp.	<i>Daboecia cantabrica</i> (Huds.) K. Koch
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	<i>Erica tetralix</i> L.
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	<i>Erica mackaiana</i> Bab
<i>Campylopus</i> sp.	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.
<i>Leucobryum juniperoideum</i> (Brid.) Mull. Hal.	<i>Drosera rotundifolia</i> L.
	<i>Drosera intermedia</i> Hayne
	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.
	<i>Caltha palustris</i> L.

De todo el material identificado en este trabajo, se seleccionaron las muestras en mejor estado, como material tipo para la colección de referencia que será depositada en el Museo de Historia Natural. De todos los caracteres estudiados en los macrofósiles analizados, a continuación se muestran los caracteres de mayor valor taxonómico para la identificación de los taxones (Tablas 4.3 a 4.19). En las figuras 4.3 a 4.40 se muestra una pequeña selección de

Macrofósiles vegetales

fotografías realizadas a partir de material fósil y las ilustraciones realizadas a partir de las mismas.

Hepáticas y briófitos.

Tabla 4.3 Hepáticas: filidios

Especies	Disposición y forma	Células de la parte media del filidio	Anfigastos
<i>Calypogeia sphagnicola</i>	Subimbricados. Triangular a ovado-triangular, planos a ligeramente convexos, más anchos en la base y decurrentes en el lado ventral (fig. 4.3 a b).	> 25 μm de ancho. Sin trígonas o con ellas muy pequeñas (fig. 4.3 d).	Apretados, bilobulados o bífidos (fig. 4.3 c).
<i>Odontoschisma sphagni</i>	Distantes o imbricados. Orbiculares a ovado-orbiculares, cóncavos, con margen estrechamente incurvado (fig. 4.3 e,f).	< 25 μm de ancho. Trígonas grandes pero no abultadas (fig. 4.3 h).	Generalmente ausentes

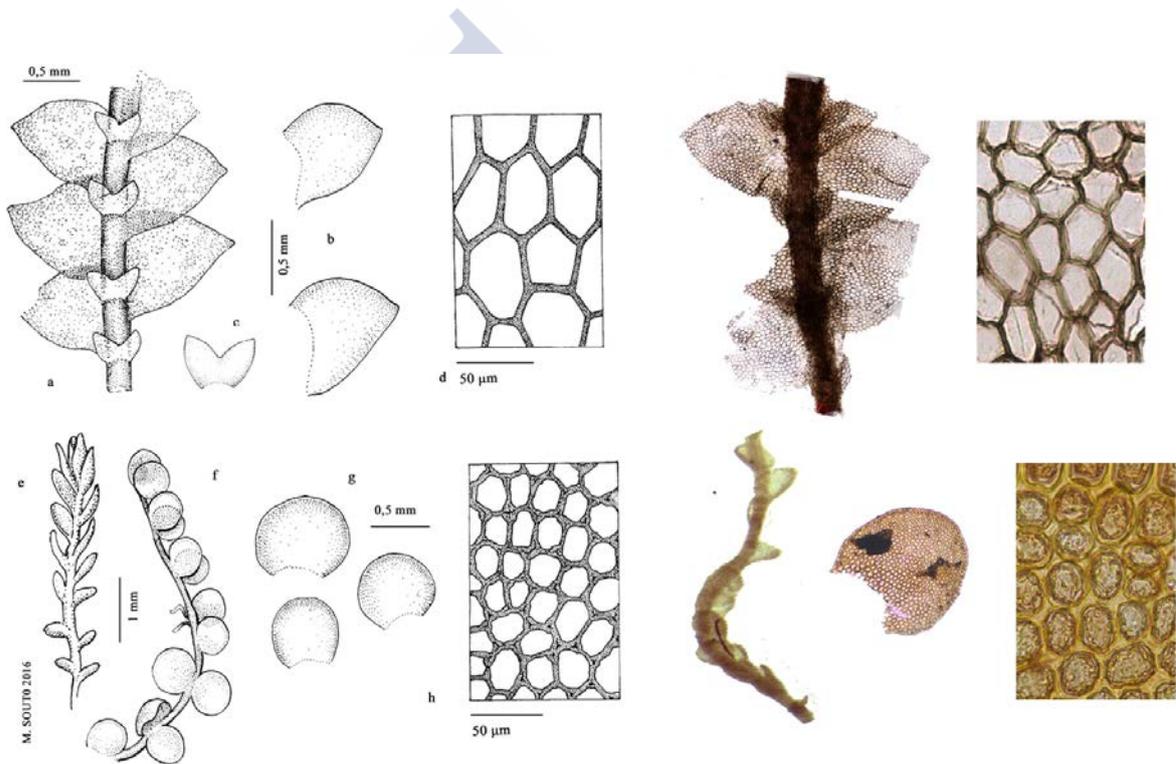


Figura 4.3. *Calypogeia sphagnicola*: a) fragmento de caulidio con filidios y anfigastos, aspecto ventral, b) filidios, c) anfigastos, d) células de la parte media del filidio. *Odontoschisma sphagni*: e) caulidio con filidios, cara dorsal, f) fragmento de un caulidio con filidios, cara lateral, g) filidios, h) células de la parte media de un filidio.

Tabla 4.4. Musgos: *Sphagnum* spp.: filidios rameales

Especies	Forma y tamaño (mm)	Ápice	Sección de los clorocistes
<i>Sphagnum</i> sec. <i>Acutifolia</i>	Aovada a lanceolada 0.8-2 x 0.4-1.	Agudo o acuminado debido al enrollamiento de los márgenes	Triangular a trapezoide, ampliamente expuestos en la superficie ventral (fig. 4.4 g).
<i>Sphagnum molle</i>	Aovada. Margen denticulado (fig. 4.4 h). 1.5-2 x 0.5-0.9.	Agudo	Triangular a trapezoidal, ampliamente expuestos en la superficie ventral (fig. 4.4 h).
<i>Sphagnum compactum</i>	Aovada, oblonga 1.8-2.5 x 0.9-1.8 (fig. 4.5 a).	Redondeado o truncado.	Eliptica, con forma de lente, completamente encerrada entre las células hialinas (fig. 4.5 b).
<i>Sphagnum papillosum</i>	Aovada 1.5-2 x 1-1.5 (fig. 4.6 a).	Cuculado (en forma de capucha), escabroso en la cara dorsal.	Eliptica o trapezoidal, con la base más ancha en la superficie ventral, pero expuesta en ambas superficies. Paredes internas de las células hialinas papilosas (fig. 4.6 b, c).
<i>Sphagnum tenellum</i>	Aovada 0.8-1.6 x 0.4-0.8 (fig. 4.7 a).	Agudo, por enrollamiento de los márgenes, truncado, liso en la cara dorsal.	Triangular, con la base más ancha en la superficie dorsal, pero expuesta en ambas superficies (fig. 4.7 b, c, d).
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	Lanceolada 1.6-4 x 0.4-0.6 (fig. 4.8 a).	Acuminado por enrollamiento de los márgenes, apiculado	Triangular a trapezoidal, con la base más ancha en la superficie dorsal, pero expuesta en ambas superficies (fig. 4.8 b, c, d).

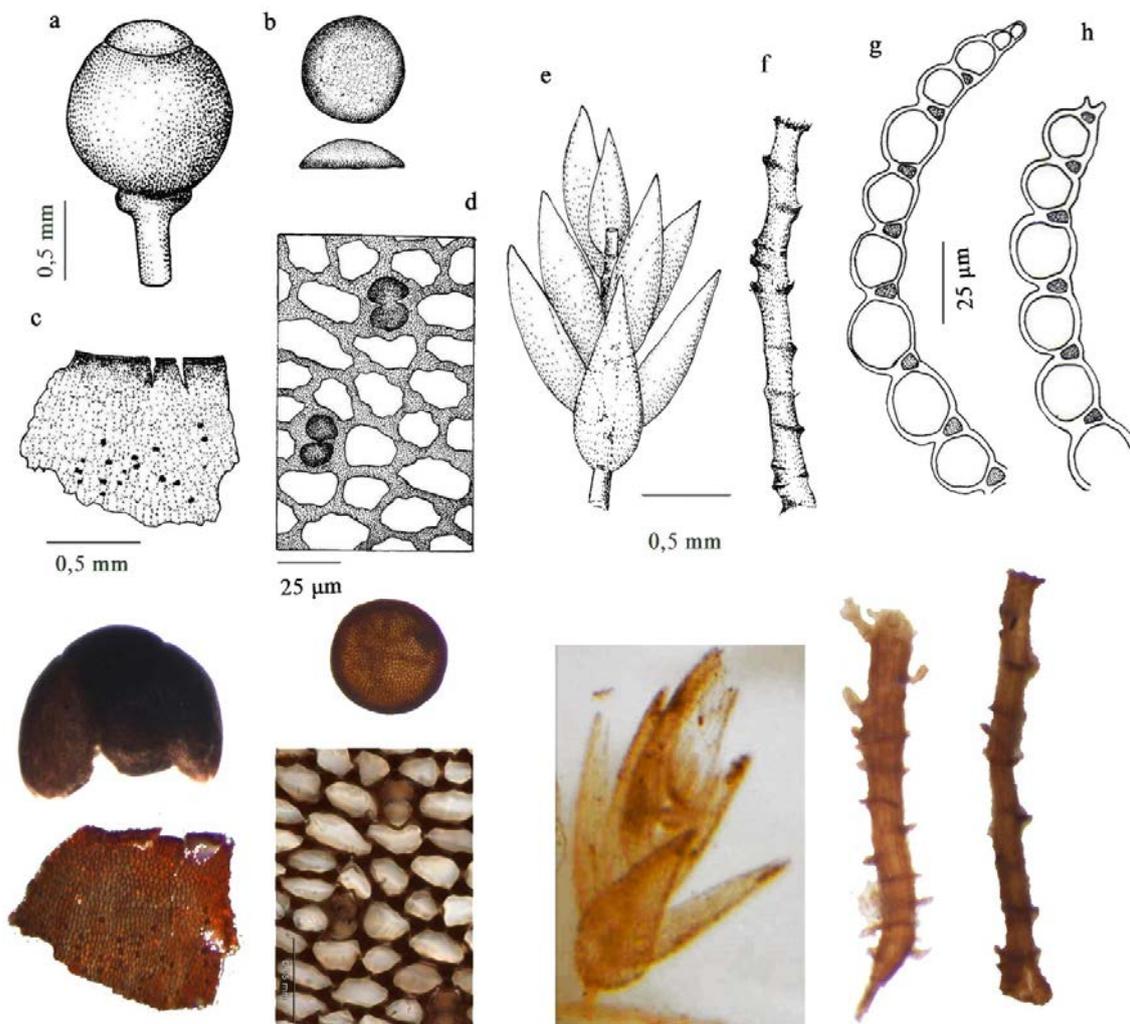


Figura 4.4. *Sphagnum* spp.: a) cápsula, b) opérculo, c) fragmento de cápsula, d) células epidérmicas de la cápsula, e) fragmento de caulidio con filidios, f) fragmento de caulidio sin filidios, *Sphagnum* Sec. *Acutifolia* g) sección de un filidio con clorocistes expuestos en la superficie ventral. *Sphagnum molle*: h) sección de un filidio con clorocistes expuestos en la superficie ventral.

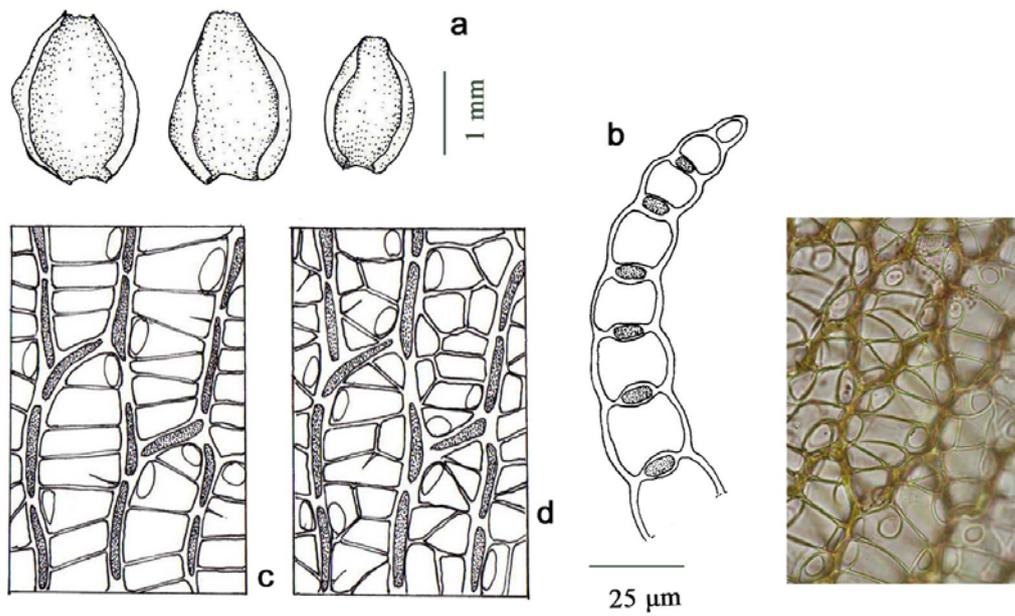


Figura 4.5. *Sphagnum compactum*. a) filidios, b) sección de un filidio con clorocistes en forma de lente, c) células de la parte central de un filidio rameal, superficie ventral, d) células de la parte central de un filidio rameal, superficie dorsal.

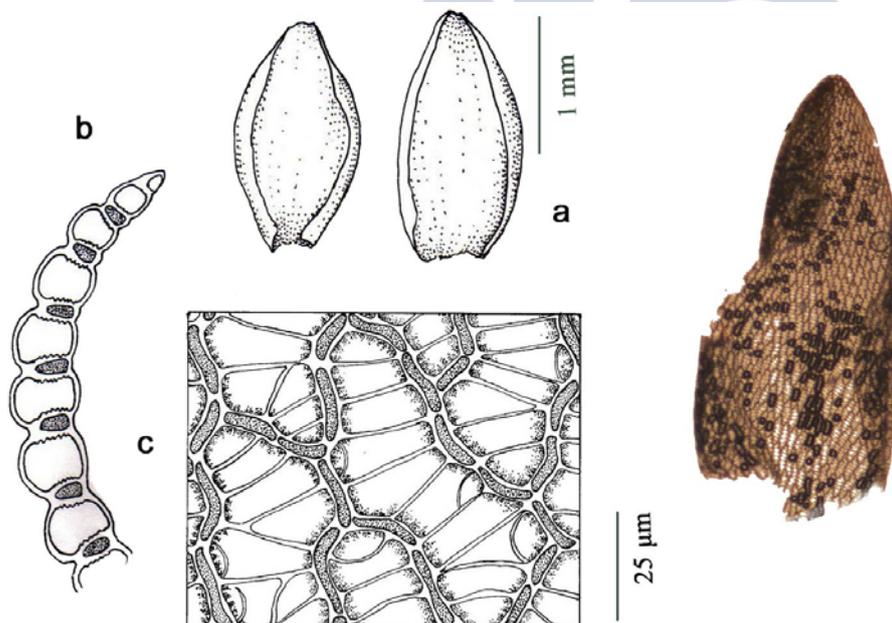


Figura 4.6. *Sphagnum papillosum*. a) filidios, b) sección de un filidio con clorocistes expuestos en la superficie ventral, c) células de la parte central de un filidio rameal

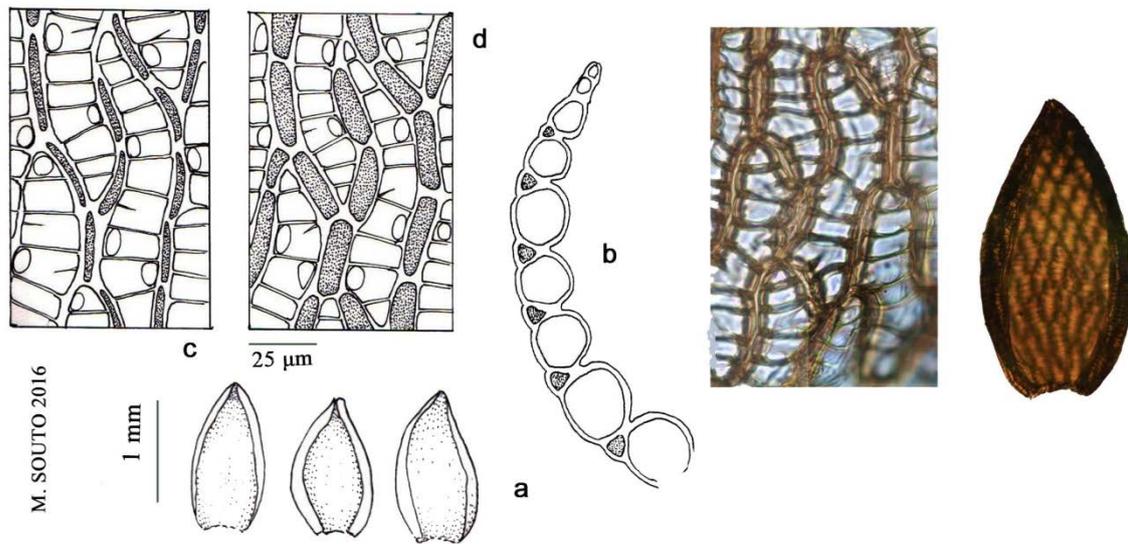


Figura 4.7. *Sphagnum tenellum*. a) filidios, b) sección de un filidio con clorocistes expuestas en ambas superficies, con la base más ancha en la superficie dorsal, c) células de la parte central de un filidio rameal, superficie ventral, d) células de la parte central de un filidio rameal, superficie dorsal.

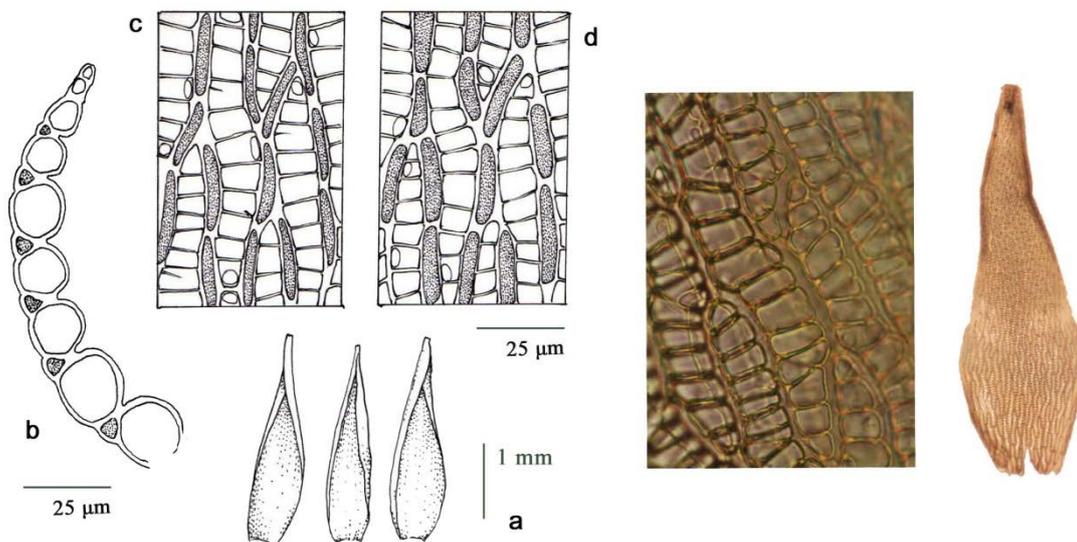


Figura 4.8. *Sphagnum cuspidatum*. a) filidios, b) sección de un filidio con clorocistes expuestas en ambas superficies, con la base más ancha en la superficie dorsal, c) células de la parte central de un filidio rameal, superficie ventral, d) células de la parte central de un filidio rameal, superficie dorsal.

Tabla 4.5. Otros Musgos.

Taxon	Caulidios	Filidios	Ápice de los filidios	Células de la parte media de los filidios
<i>Aulacomnium palustre</i>	Con tomento marrón denso (fig. 4.9 a, b).	Lanceolados, con nervio hasta el ápice. Margen recurvado, entero o denticulado (fig. 4.9 c).	Acuminado o redondeado (fig. 4.9 e).	Irregularmente redondeadas o cuadrangulares, con papilas cónicas. 8-14µm de ancho (fig. 4.9 d).
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Regularmente pinnados. Pinnas en el mismo plano (fig. 4.10 a).	Erecto-patentes o cóncavos, ovados, con surcos longitudinales y ápice agudo. Nervio fuerte, que termina debajo del ápice. Margen crenulado o denticulado (fig. 4.10 b).	Acuminado y denticulado (fig. 4.10 c).	Irregularmente redondeadas o cuadrangulares, con una sola papila. 8-10 µm de ancho (fig. 4.10 d).
<i>Hypnum cupressiforme</i> s.l.	Ramas irregulares ± pinnadas (fig. 4.11 a).	Falcados, algo lanceolados, abruptamente estrechados en el ápice. Margen denticulado en la parte superior. Nervio corto o ausente (fig. 4.11 b).	Acuminado o filiforme (fig. 4.11 d).	Pared gruesa, lineal a vermicular (fig. 4.11 c).
<i>Calliergonella cuspidata</i>	Cuspidados (terminados en punta) y dispuestos en el mismo plano (fig. 4.12 a).	Acovado-trianguulares, sin nervio. Margen entero (fig. 4.12 b).	Obtuso, apiculado, a veces sub-cuculado (fig. 4.12 d).	Con paredes finas. 10-18 veces más largas que anchas (fig. 4.12 c).
<i>Polytrichum</i> sp.	Solo se pudieron analizar fragmentos muy degradados (fig. 4.13 a).	Solo se pudieron estudiar pequeños fragmentos de filidios y epidermis de las bases foliares, incluidas las vainas adheridas a los tallos (fig. 4.13 b).	No se pudieron analizar filidios enteros con ápice	Células inferior rectangulares de color café rojizo. Células exteriores poligonales (fig. 4.13 c.d).
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	Densa e irregularmente ramificados (fig. 4.14 a).	Falcados, lanceolados, largos y estrechos. Nervio grueso y largo, Márgenes encorvados sobre el envés (fig. 4.14 b).	Acuminado o filiforme.	Rectangulares, sinuosomodulosas y fuertemente papilosas (fig. 4.14 c).
<i>Dicranum scoparium</i>	Con tomento denso y blanquecino.	Lanceolados con nervio notorio, margen entero o algo dentado (fig. 4.15 a).	Subulado (estrechado hacia el ápice y acabado en punta fina) (fig. 4.15 c).	Rectangulares o romboidales con paredes gruesas y marrones. 15 x 50-60 µm (fig. 4.15 b).
<i>Campylopus</i> sp.	No se encontraron en la turba	Lanceolados, subulados con nervio ancho que ocupa 1 / 3-1 / 2 del ancho de la base del filidio (Fig. 4.15 d).	No se pudo estudiar ya que, los únicos ápices observados son parte del nervio.	Más o menos romboidales, con paredes gruesas (Fig. 4.15 e).
<i>Leucobryum juniperoideum</i>	Simples, erectos (fig. 4.16 a).	Lanceolados, con base ancha y envainadora, nervio muy ancho, ocupando gran parte del filidio (fig. 4.16 b).	Agudo, tubular	Rectangulares o cuadradas, con paredes finas. (fig. 4.16 c).

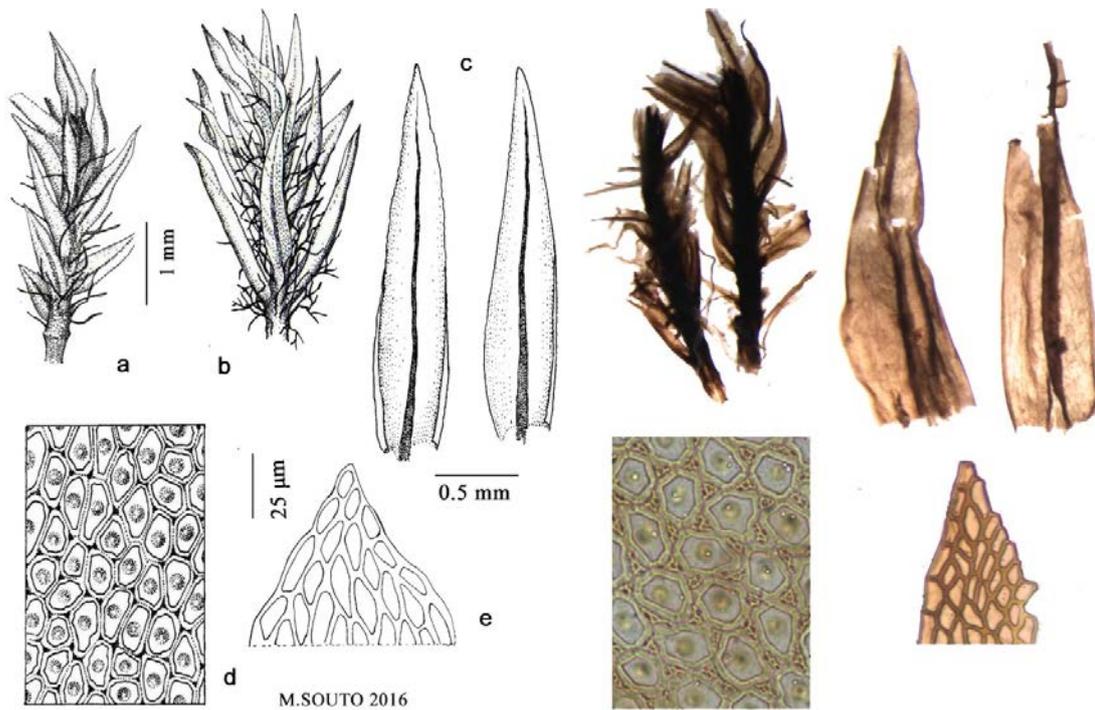


Figura 4.9. *Aulacomnium palustre*: a) fragmento de caulidio con filidios, b) ápice de un caulidio con tomento marrón denso, c) filidios, d) células de la parte media de los filidios, e) ápice de un filidio.

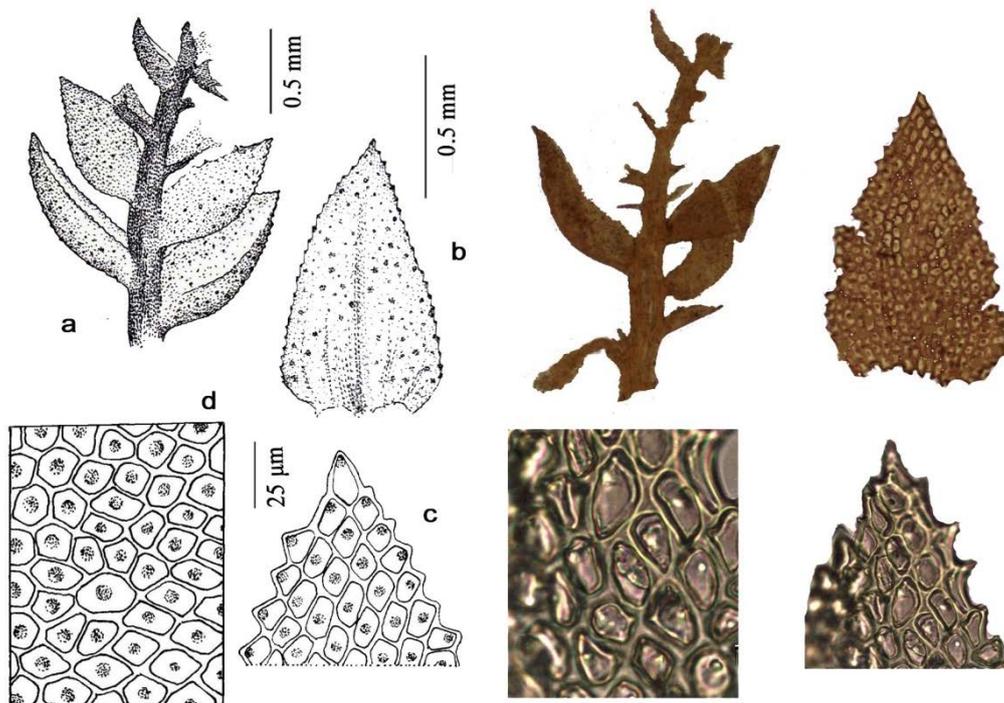


Figura 4.10. *Thuidium tamariscinum*: a) fragmento de caulidio con filidios, b) filidio, c) células de la parte media de los filidios, d) ápice de un filidio.

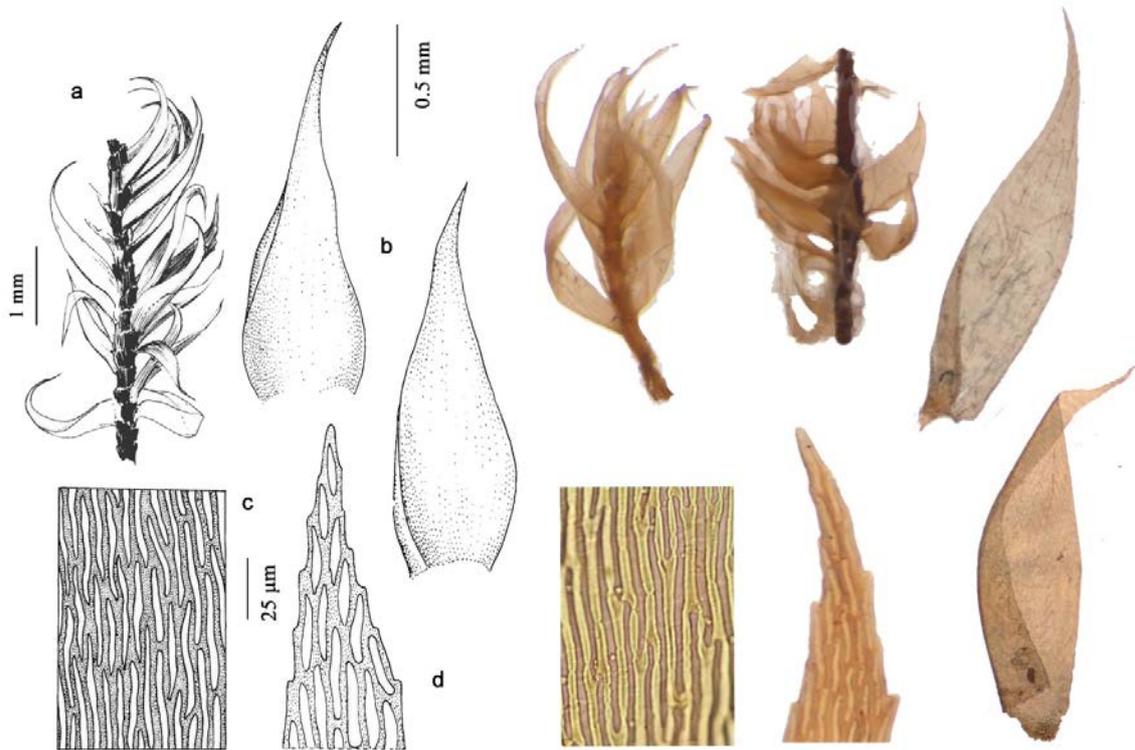


Figura 4.11. *Hypnum cupressiforme*: a) fragmento de caulidio con filidios, b) filidios, c) células de la parte media de los filidios, d) ápice de un filidio.

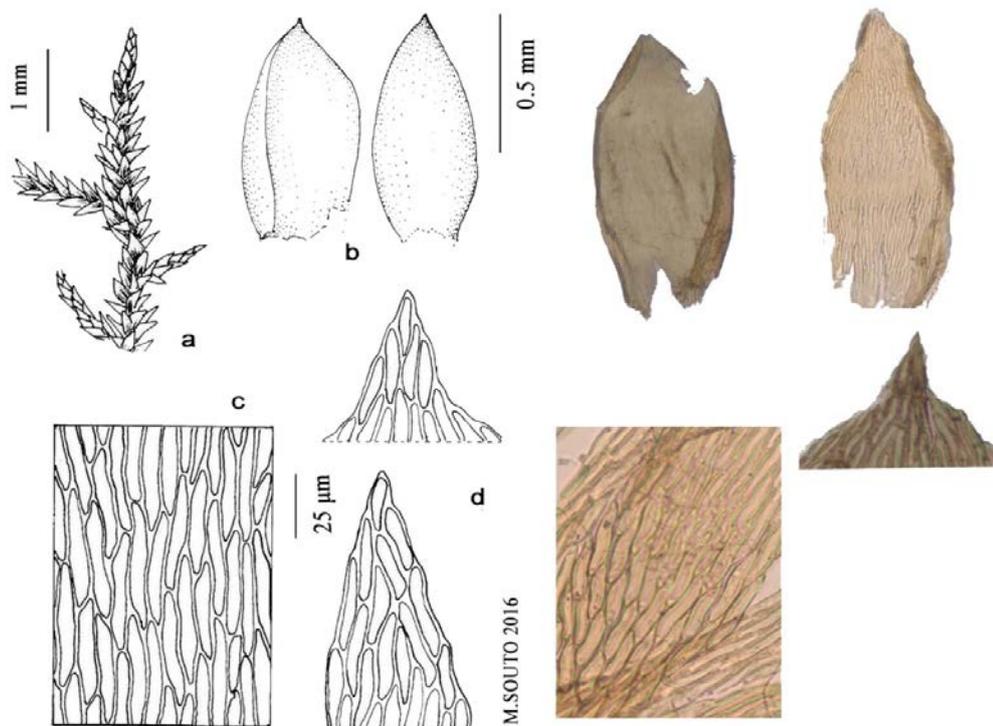


Figura 4.12. *Calliergonella cuspidata*: a) fragmento de caulidio con filidios, b) filidios, c) células de la parte media de los filidios, d) ápice de un filidio

Macrofósiles vegetales

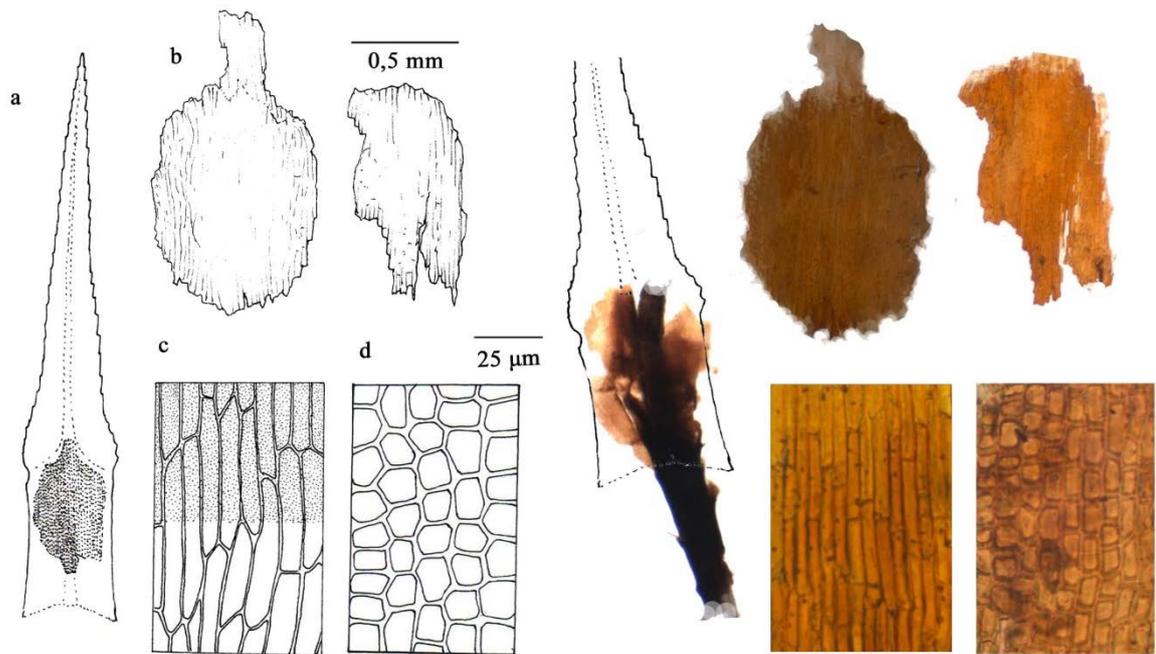


Figura.4.13. *Polytrichum* sp.: a) filidio, b) fragmentos de la base de un filidio, c) células de la parte central del filidio, d) células de la parte exterior del filidio.

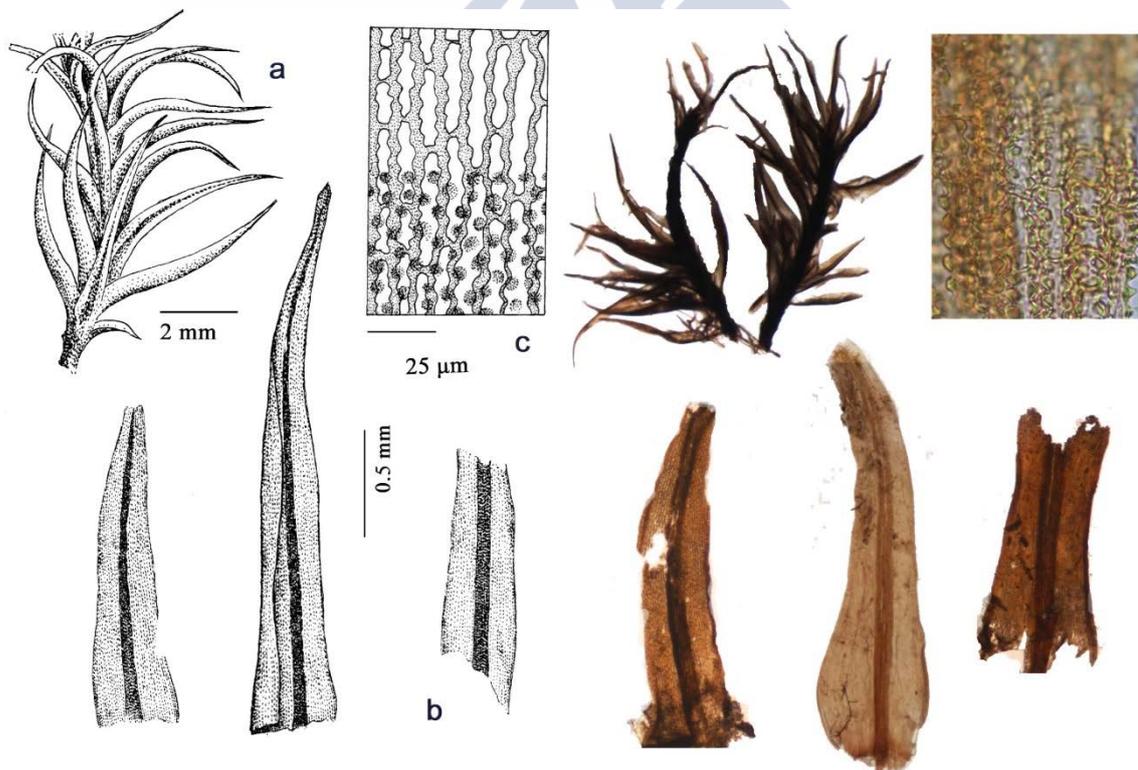


Figura 4.14. *Racomitrium lanuginosum*: a) fragmento de caulidio con filidios, b) filidios, c) células de la parte media de los filidios.

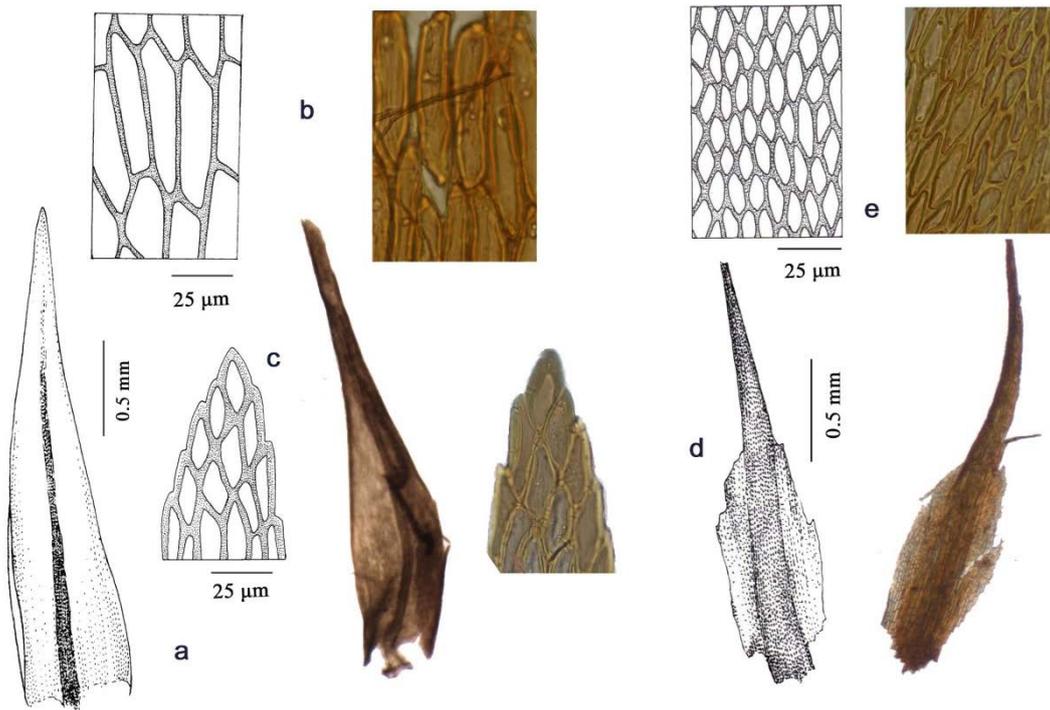


Figura 4.15. *Dicranum scoparium*. a) filidios, b) células de la parte media de los filidios, c) ápice de un filidio. *Campylopus* sp. d) filidios, e) células de la parte media de los filidios.

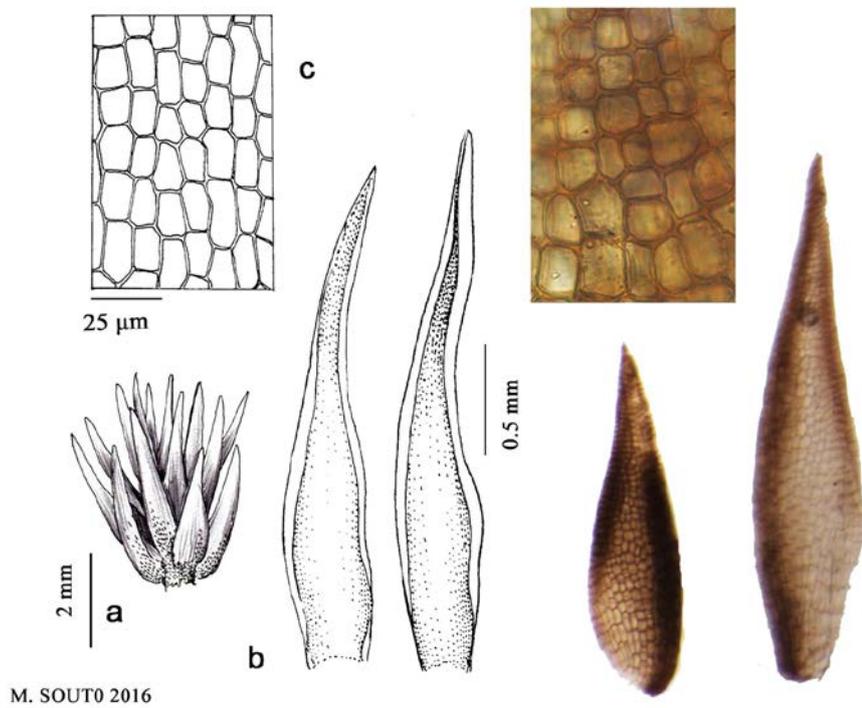


Figura 4.16. *Leucobryum juniperoideum*. a) caulidio con filidios, b) filidios, c) células de la parte media de los filidios.

Tabla 4.6. *Eriophorum* sp.

	Forma	Cicatrices de raíces y vainas foliares	Células de la epidermis	Células epidérmicas de las raíces y vainas foliares
Rizoma	Fragmentos alargados o secciones circulares estrechas. Siempre con raíces y restos de hojas o cicatrices de las mismas.	Raíces: Grandes círculos o proyecciones de distribución irregular. Vainas foliares: Filas de círculos pequeños, distribuidos por el contorno del rizoma (fig. 4.18 a).	Poliédricas, a veces con diversos grados de pigmentación (fig. 4.18 b, c).	Hojas: células basales cuadrangulares o rectangulares, con paredes rectas, a veces pigmentadas. Células superiores rectangulares, con paredes anticlinales débilmente onduladas, a veces pigmentadas (fig. 4.18 d, e). Raíces: rectangulares, paredes rectas, a veces pigmentadas (fig. 4.18 f, g).
Aquenio	Tamaño (mm)	Forma	Células epidérmicas del pericarpo	Pericarpo
	2-3 x 1-1.5	Débilmente obovado, subtrígono, marrón oscuro. Cara ventral plana y cara dorsal convexa. Ápice con la base del estilo persistente. Base gradualmente estrechada. Con frecuencia se observaron pericarpos, abiertos y sin semilla en su interior (fig. 4.17 a).	Rectangulares, con varios cuerpos de sílice; paredes anticlinales onduladas (fig. 4.17 b).	Debajo de la epidermis hay una capa externa de células alargadas orientadas longitudinalmente y una capa interna de células alargadas orientadas transversalmente (fig. 4.17 c).

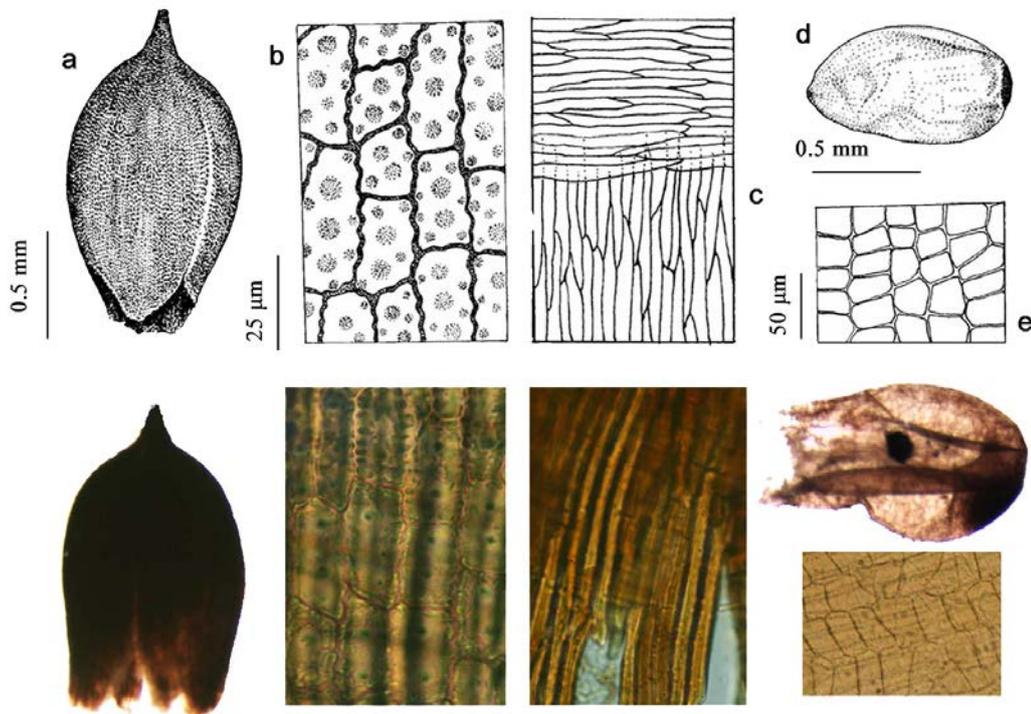


Figura 4.17. *Eriophorum* sp. a) aquenio con la base del estilo persistente, b) células de la epidermis externa del aquenio, c) pericarpo con dos capas de células rectangulares dispuestas perpendicularmente, d) semilla, e) células de la epidermis de la testa.

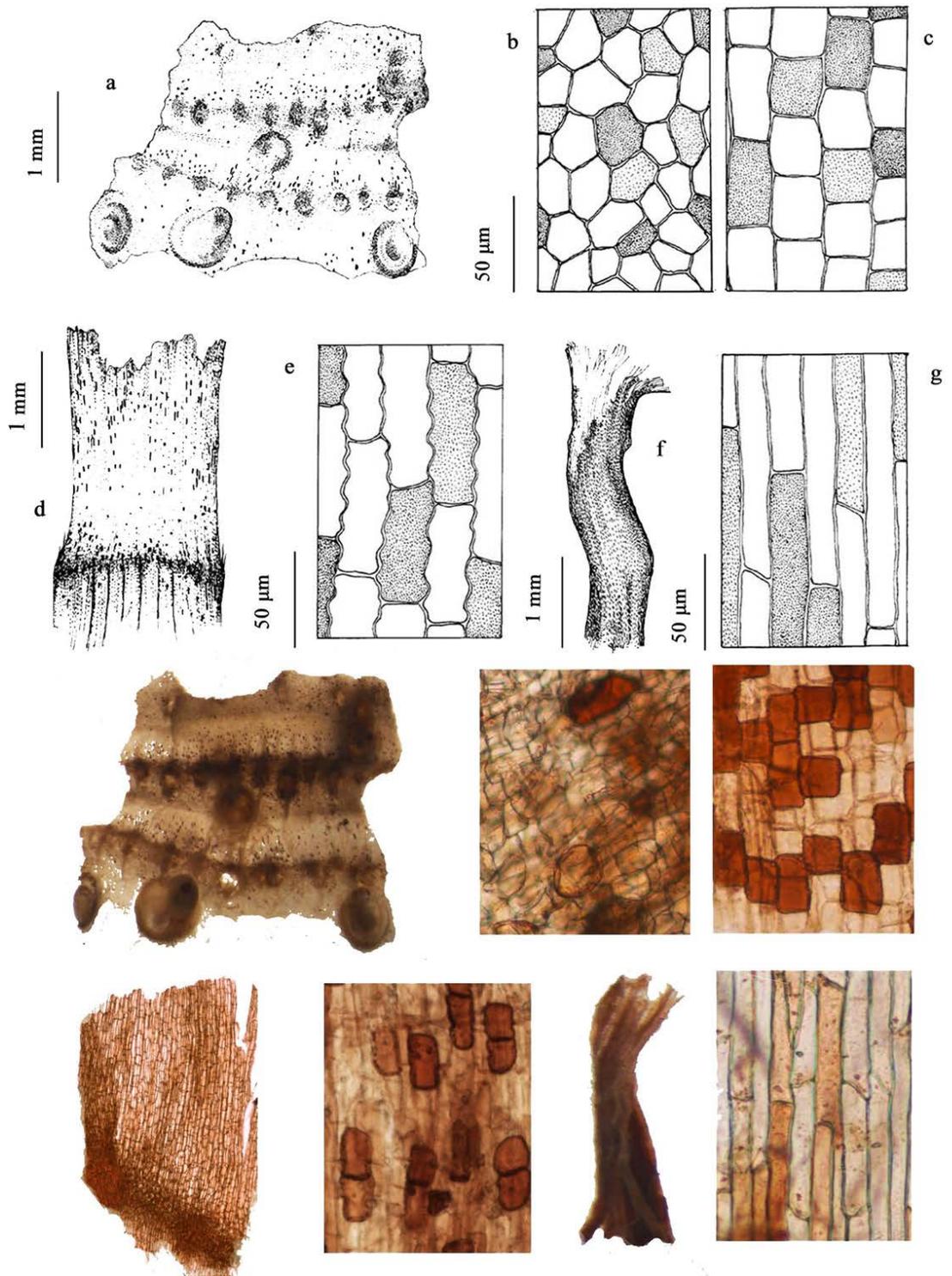


Figura 4.18. *Eriophorum* sp. a) fragmento de rizoma con cicatrices de raíces y hojas, b) células epidérmicas del rizoma, c) células epidérmicas de la base foliar, d) vaina foliar, e) células epidérmicas del limbo de la hoja, f) fragmento de raíz, g) células epidérmicas de la raíz.

Tabla 4.7. *Rhynchospora alba*: Aquenio

Tamaño (mm)	Forma	Ápice	Base	Células externas del pericarpo	Células internas del pericarpo
2-2.5 x 1-1.3	Anchamente obovada, biconvexa. Lustrosos, marrón amarillentos (fig. 4.19 a, b).	Prolongado, acuminado o mucronado (fig. 4.19 a).	Gradualmente estrechada con restos de cerdas del perianto recurvadas y barbadas (fig. 4.19 a, d).	Rectangulares con las paredes anticlinales sinuosas (fig. 4.19 c).	Alargadas longitudinalmente

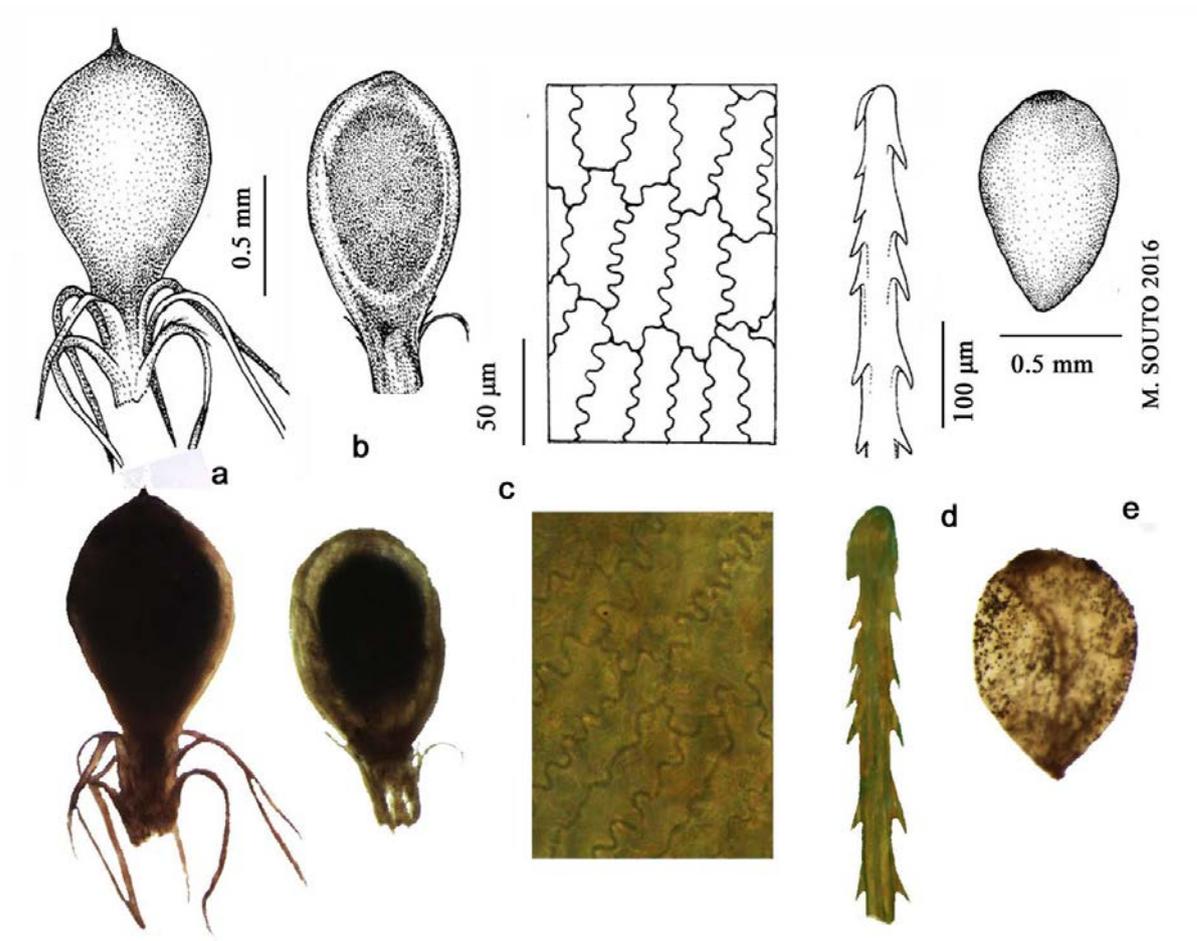


Figura 4.19. *Rhynchospora alba*. a) aquenio con cerdas del perianto en la base, b) aquenio degradado con un pericarpo muy fino rodeando a la semilla, c) células de la epidermis externa del aquenio, d) cerdas del perianto recurvadas y barbadas, e) semilla.

Tabla 4.8. *Carex* sp.: Rizomas.

Rizoma	Forma	Cicatrices de raíces y hojas	Células epidérmicas
	Fragmentos de ejes alargados, con cicatrices de raíces y restos de nervios de hojas en verticilos (fig. 4.20 a).	Raíces: grandes círculos o proyecciones de distribución irregular. Hojas: filas de fibras correspondientes a los nervios, distribuidas por todo el contorno del rizoma (fig. 4.20 a).	Poliédricas, con paredes delgadas (fig. 4.20 b).

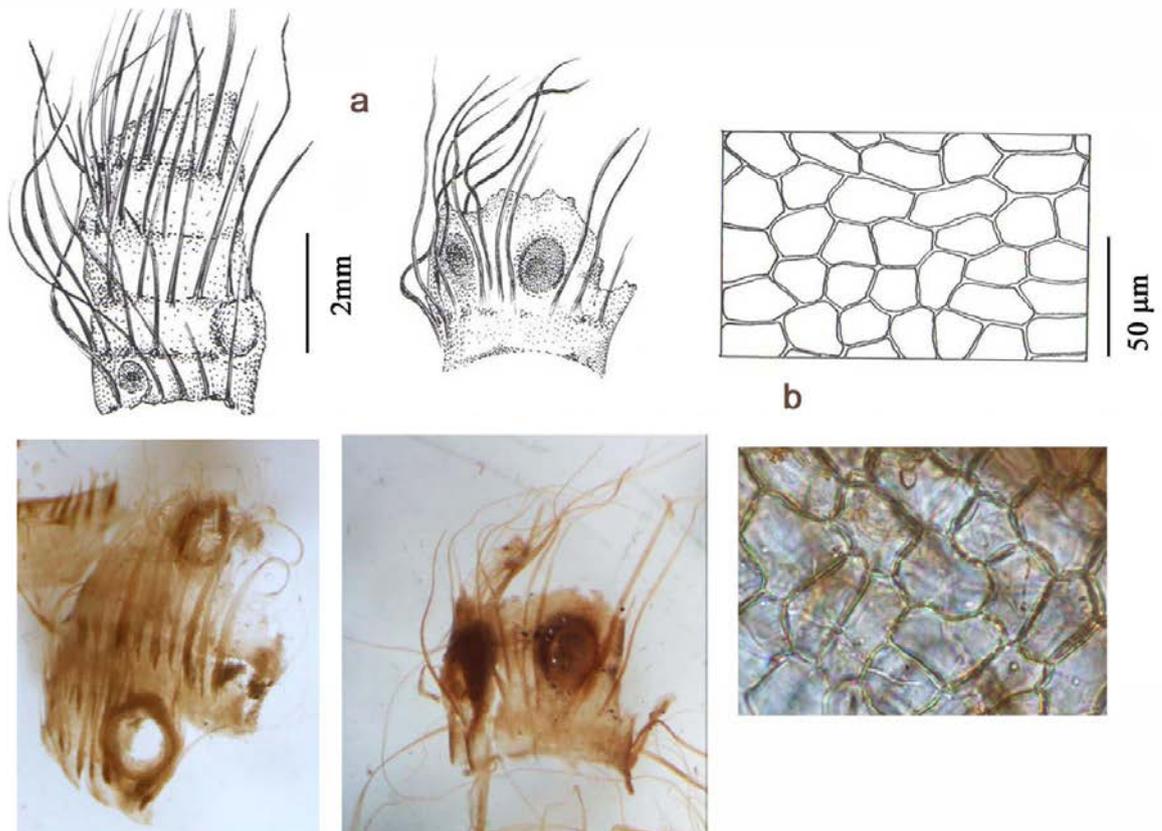


Figura 4.20. Rizomas de *Carex* spp. a) fragmentos de rizomas con cicatrices de raíces y restos de nervios de hojas, b) células epidérmicas del rizoma.

Tabla 4.9. *Carex* sp.: Aquenios

	Especie	Tamaño (mm)	Forma	Ápice	Base	Células externas del pericarpo
Aquenio	<i>C. durieui</i>	1,9-2 x 1-1,3	Trígono o biconvexo. Obovado. Color Marrón (Fig. 4.21 a).	Redondeado o plano debajo del estilopodio (fig. 4.21 a).	Gradualmente estrechada (fig. 4.21 a).	Poliédricas (30-40 x 25-30 μ m) con un cuerpo de sílice central (fig. 4.21 b).
	<i>C. echinata</i>	1,5-2 x 0,8-1,3	Plano-convexo, ovado o trulado (en forma de prisma). Color amarillento (fig. 4.22 a, b).	Obtuso debajo del estilopodio (fig. 4.22 b).	Bruscamente estrechada (fig. 4.22 b).	Poliédricas (25-35 x 20-25 μ m) con varios cuerpos de sílice centrales (fig. 4.22 c).
	<i>C. binervis</i>	2,2-3,2 x 1-1,4	Trígono, obovado. Color marrón (fig. 4.23 a).	Plano debajo del estilopodio (fig. 4.23 a).	Gradualmente estrechada (fig. 4.23 a).	Poliédricas (50-60 x 30-45 μ m) con un cuerpo de sílice central (fig. 4.23 b).
	<i>C. demissa</i>	1,1-1,5 x 0,9-1,2	Trígono, anchamente obovado. Color marrón (fig. 4.24 a).	Redondeado o plano debajo del estilopodio (fig. 4.24 a).	Gradualmente estrechada (fig. 4.24 a).	Poliédricas (30-40 x 25-30 μ m) con un cuerpo de sílice central (fig. 4.24 b)

Nomenclatura de la morfología del aquenio de acuerdo con Berggren (1969).

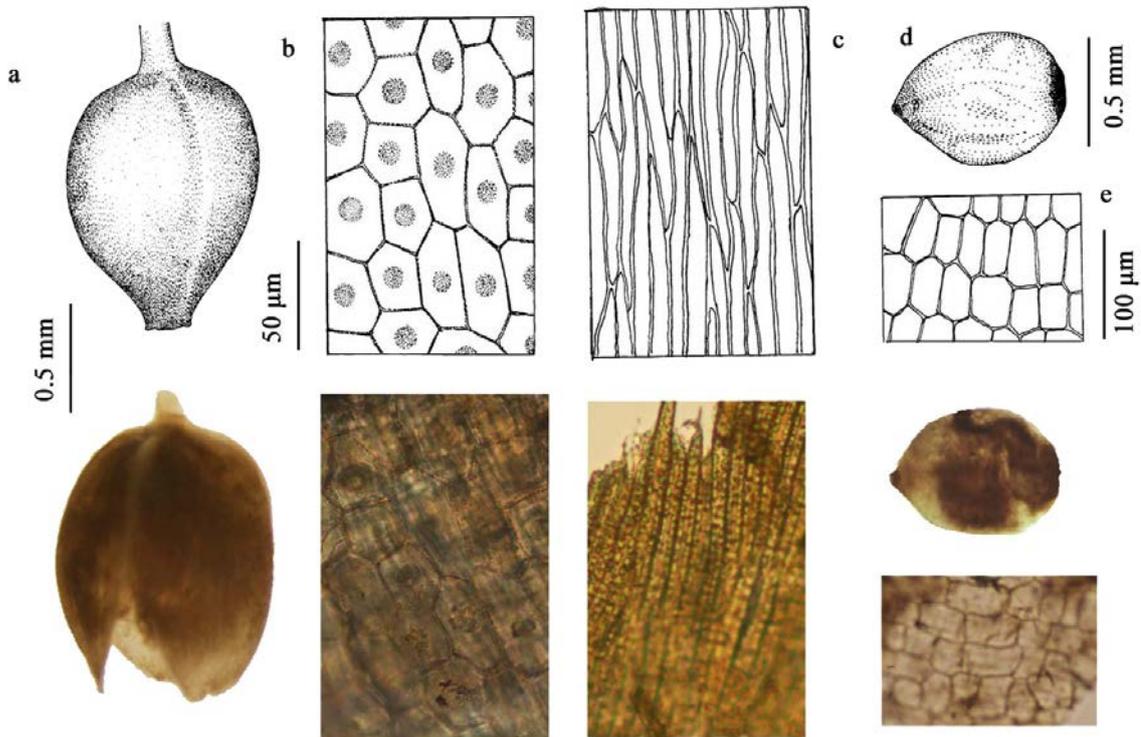


Figura 4.21. *Carex durieui*. a) aquenio, b) células de la epidermis externa del aquenio, c) células de la epidermis interna del aquenio, d) semilla, e) células epidérmicas de la testa.

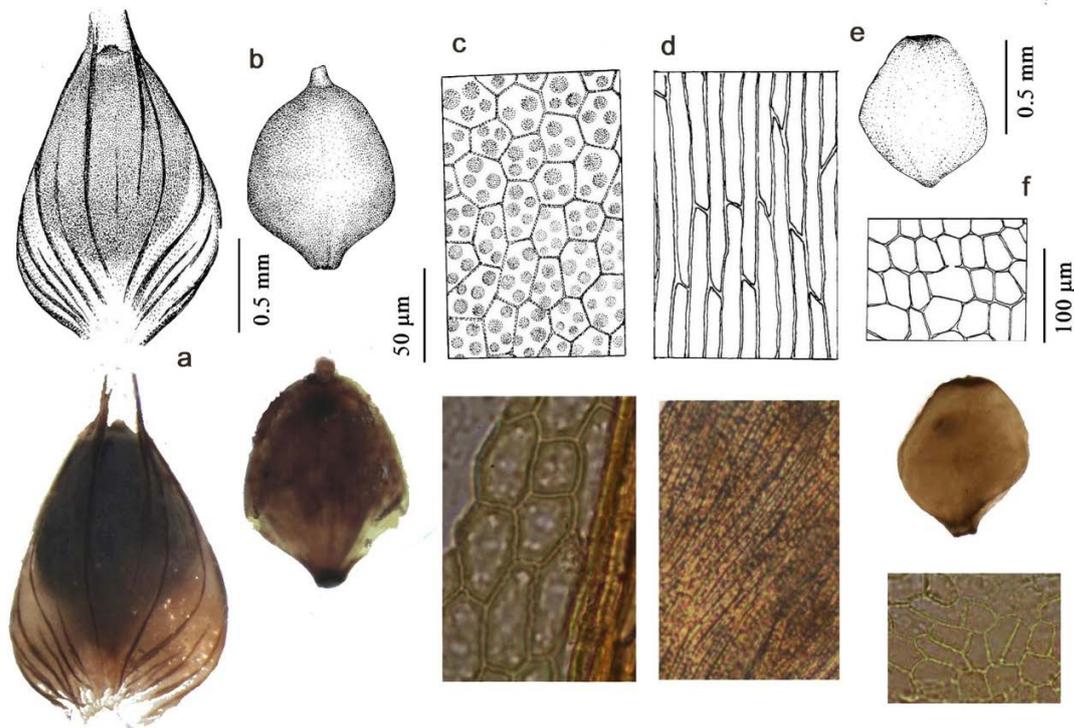


Figura 4.22. *Carex echinata*. a) utrículo, b) aquenio, c) células de la epidermis externa del aquenio, d) células de la epidermis interna del aquenio, e) semilla, f) células epidérmicas de la testa.

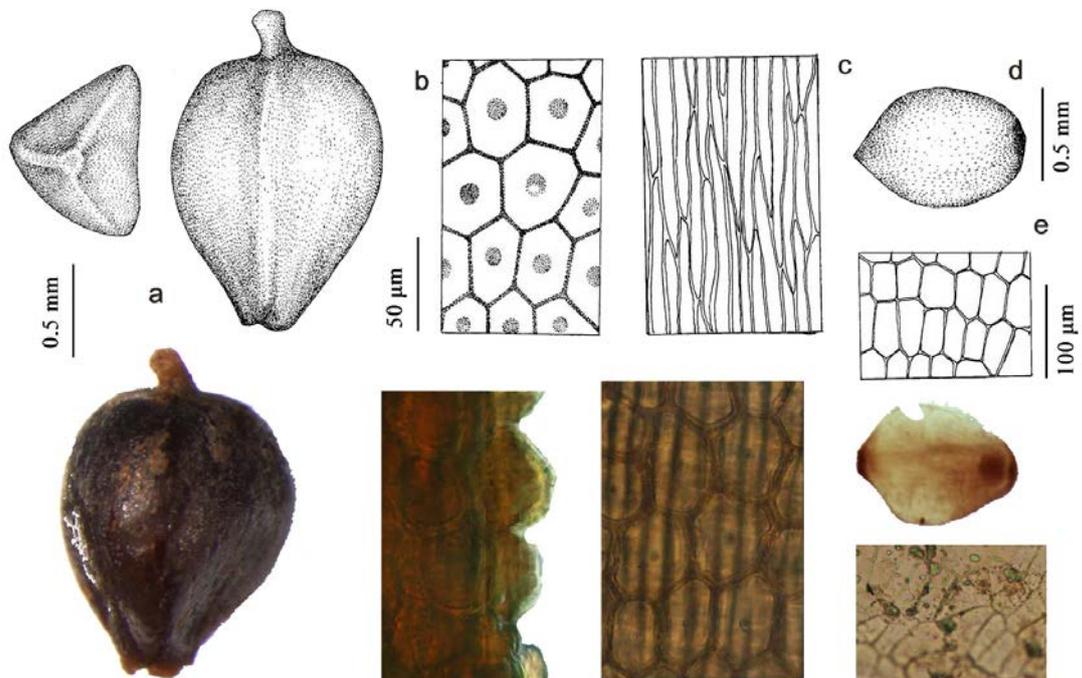


Figura 4.23. *Carex binervis*. a) aquenio, b) células de la epidermis externa del aquenio, c) células de la epidermis interna del aquenio, d) semilla, e) células epidérmicas de la testa.

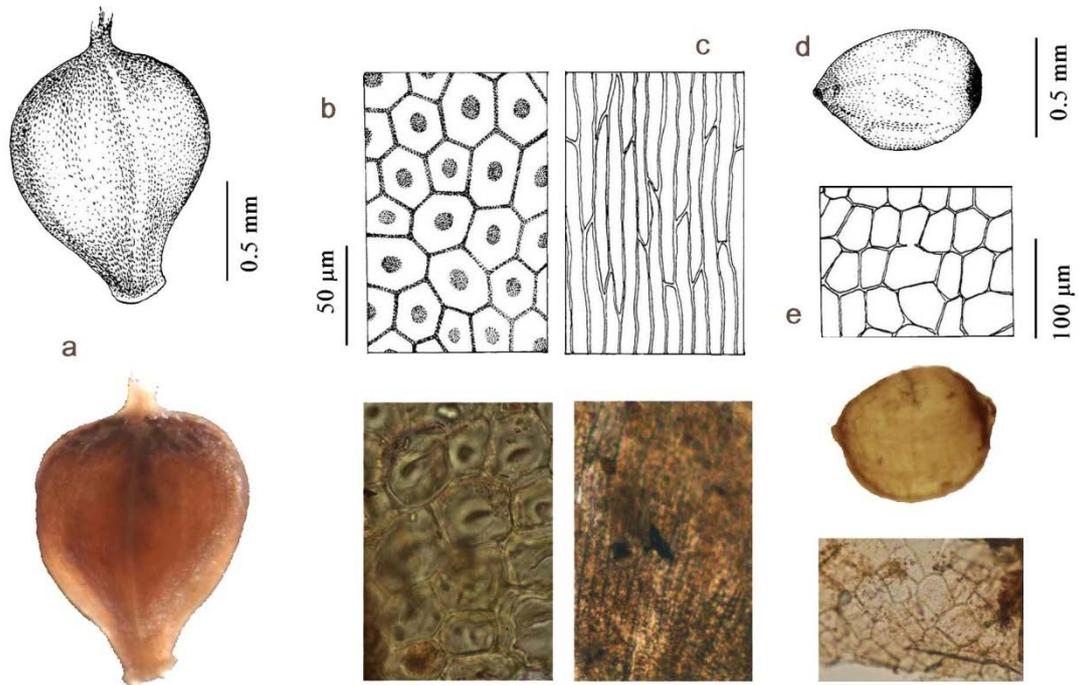
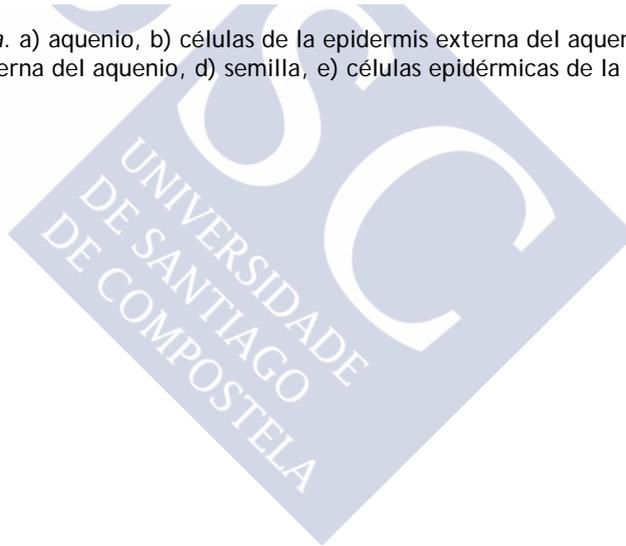


Figura 4.24. *Carex demissa*. a) aquenio, b) células de la epidermis externa del aquenio, c) células de la epidermis interna del aquenio, d) semilla, e) células epidérmicas de la testa.



Familia Poaceae

Tabla 4.10. *Agrostis curtisii* : Rizomas

	Forma	Células epidérmicas de las vainas foliares
Rizoma	Los brotes intravaginales se desarrollan en las vainas foliares, formados por fascículos de hojas en número variable, que están rodeados por restos de las vainas foliares (fig. 4.25 a).	La epidermis es muy uniforme, con células rectangulares o hexagonales de tamaños similares y paredes anticlinales rectas. Algunas de ellas con pelos finos o espículas (fig. 4.25 b, c, d).

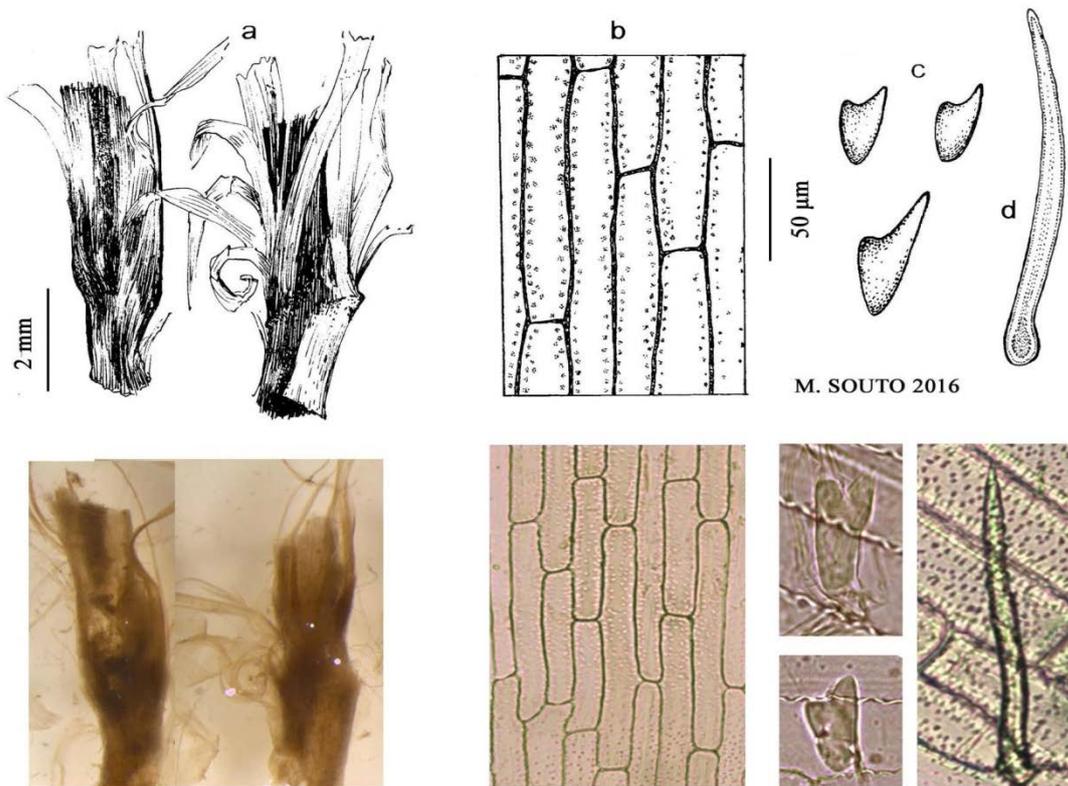


Figura 4.25. *Agrostis curtisii*. a) fragmentos de rizomas, b) células epidérmicas de la base foliar, c) espículas de las hojas, vista lateral, d) pelo unicelular de la hoja.

Tabla 4.11. *Molinia caerulea*

	Forma	Cicatrices de raíces y vainas foliares	Células epidérmicas
Rizoma	Fragmentos alargados o secciones circulares estrechas (diámetro de 2-5 mm). Raíces y restos de hojas o cicatrices de ambos, así como de brotes axilares son comunes (fig. 4.26 a).	Raíces: círculos o proyecciones de distribución irregular (fig. 26 a). Hojas: filas transversales de pequeños círculos que corresponden a los nervios de las hojas, distribuidos por el contorno del rizoma (fig. 4.26 a).	Rectangulares o poliédricas con paredes anticlinales onduladas. Células largas y cortas entremezcladas (fig. 4.26 c).
Hojas	Células epidérmicas de la vaina	Células epidérmicas del haz	Complejo estomático
	Células rectangulares largas, con paredes anticlinales onduladas, entremezcladas con células cortas (fig. 4.26 d).	Células rectangulares largas, con paredes anticlinales onduladas, entremezcladas con pares de células cortas (una ancha y otra estrecha) y fitolitos de tipo <i>Oryza</i> (fig. 4.26 d).	Estomas con forma de cúpula, con células subsidiarias redondeadas (fig. 4.26 e).

	Tamaño (mm)	Forma	Células epidérmicas externas
Cariopsis	2-2.5x0.8-1	Oblonga, elíptica, con rafe en la cara abaxial (fig. 4.26 g).	Dos capas de células polimórficas, sub-rectangulares o poliédricas, con finas paredes (fig. 4.26 h).

Nomenclatura de acuerdo con Ellis (1979).

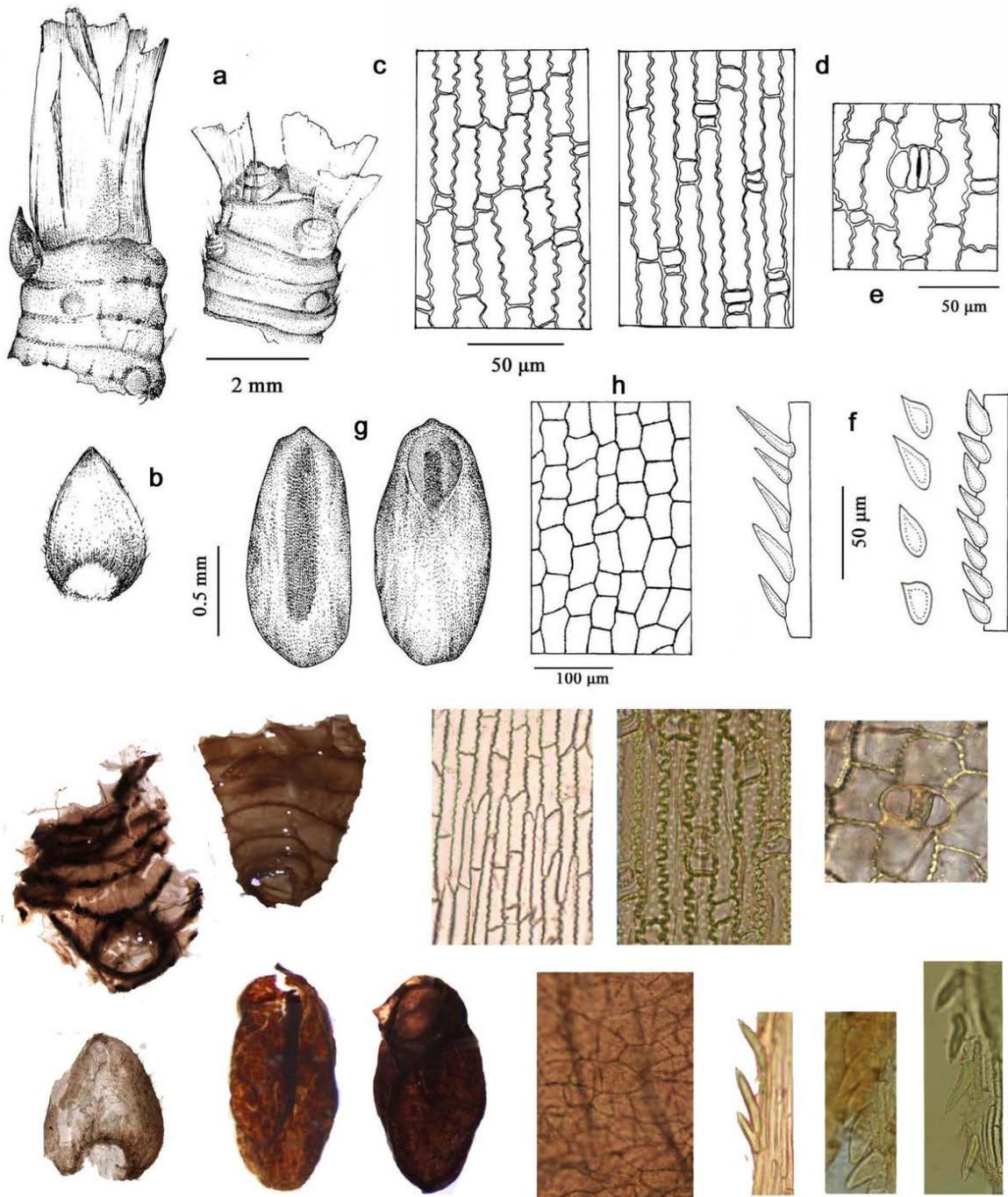


Figura 4.26. *Molinia caerulea*. a) fragmentos de rizomas con yemas axilares y bases foliares, b) escama de la yema, c) células epidérmicas del rizoma, d) células epidérmicas de la base foliar, e) complejo estomático del limbo foliar, f) pelos del limbo foliar, g) cariopsis, h) células epidérmicas del fruto.

Macrofósiles vegetales

Familia Nartheciaceae

Tabla 4.12. *Narthecium ossifragum*: Semillas.

Tamaño (mm)	Forma	Células epidérmicas de la testa
1-2 x 0.2-0.8 (sin los apéndices externos de la testa del material moderno) (fig. 4.27 a).	Estrechamente elípticas o fusiformes, aplastadas (fig. 4.27 a).	Doble capa de células amarillentas filiformes, dispuestas más o menos en paralelo (fig. 4.27 b).

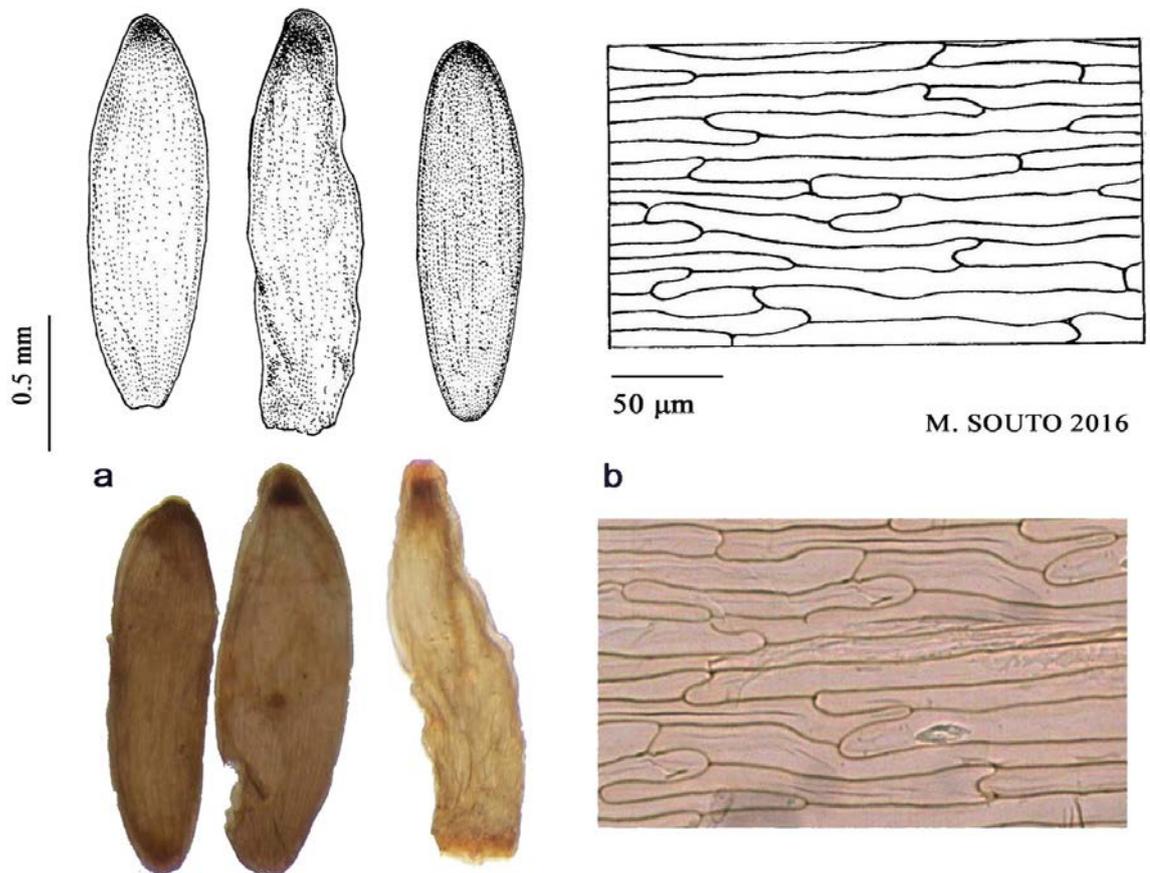


Figura 4.27. *Narthecium ossifragum* a) semillas sin testa, la cubierta externa es el tegmen, b) células epidérmicas del tegmen.

Familia Juncaceae

Tabla 4.13. *Juncus* sp. & *Luzula multiflora*: Semillas.

Especies	Tamaño (mm)	Forma	Células epidérmicas externas	Células de la epidermis interna de la testa
<i>Juncus bulbosus</i>	0.4-0.6 x 0.2-0.35	Estrechadas elípticas, de color amarillo anaranjado. Hilio prominente y oscuro (fig. 4.28 a).	Transparentes, amarillentas, oblongo-poliédricas con finas paredes anticlinales (fig. 4.28 b).	Fuertemente pigmentadas, rojizas, oblongo-poliédricas (fig. 4.28 c).
<i>Juncus squarrosus</i>	0.7 x 0.4	Oblicuamente ovoides o arrañonadas, de color, marrón rojizo. Testa reticulada (fig. 4.28 d).	Amarillentas, poliédricas	Con pigmentación marrón, poliédricas (fig. 4.28 e).
<i>Luzula multiflora</i>	1.4-1.6 x 0.7-0.8	Ampliamente elípticas, con pequeñas proyecciones apicales en forma de mamas y un eleosoma en la base (fig. 4.28 f, g).	Poliédricas con paredes anticlinales gruesas (fig. 4.28 h).	

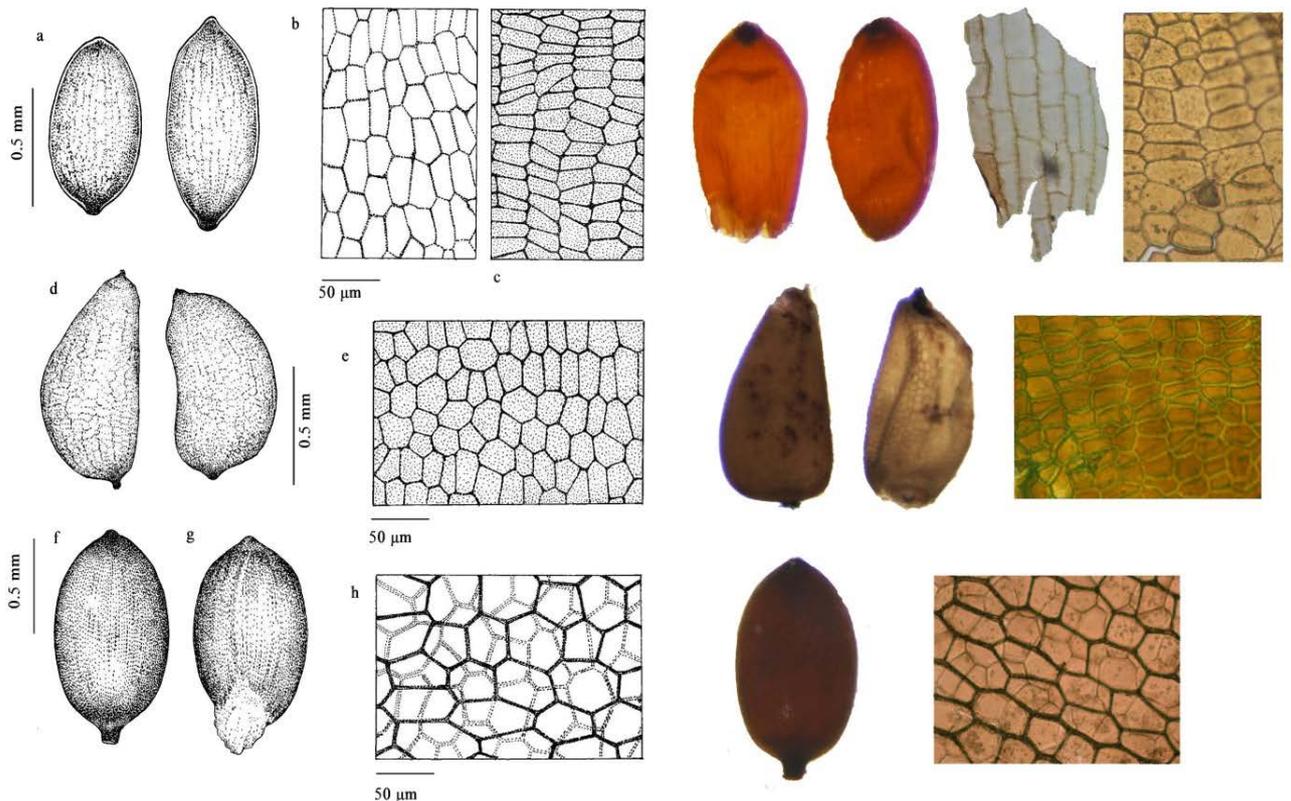


Figura 4.28. *Juncus bulbosus* a) semillas, b) células de la epidermis externa de la testa, c) células de la epidermis interna de la testa. *Juncus squarrosus* d) semillas, e) células de la epidermis interna de la testa. *Luzula multiflora* f) semilla, g) semilla con restos de eleosoma, h) células epidérmicas de la testa.

Dicotiledóneas Familia Ericaceae

Tabla 4.14. Ericaceae: Semillas y frutos

Especies	Tamaño de semillas (mm)	Forma de semillas	Células epidérmicas de la testa	Frutos
<i>Erica mackaiana</i>	0.3-0.4 x 0.2-0.3	Elíptica o globosa Testa reticulada (fig. 4.29 a).	Poliédricas con contorno irregular, semejantes a piezas de puzle y fuertemente pigmentadas (fig. 4.29 b).	Cápsulas subglobosas, glabras, 1,8-2 mm
<i>Erica tetralix</i>	0.3-0.4 x 0.2-0.3	Elíptica o globosa Testa reticulada (fig. 4.29 c).	Poliédricas con contorno irregular, fuertemente pigmentado (fig. 4.29 d).	
<i>Calluna vulgaris</i>	0.5-0.7 x 0.3-0.5	Subglobosa o elíptica. Hilio con una depresión circular (fig. 4.30 d).	Las más externa fuertemente pigmentadas, oblongo-poliédricas, con gruesas paredes rectas y escasa ornamentación (fig. 4.30 e).	Cápsulas subglobosas, 2-3 mm de diámetro, estilo persistente. También son frecuentes restos de perianto (fig. 4.30 a, b, c).
<i>Daboecia cantabrica</i>	0.5-0.8 x 0.5-0.6	Globosa. Hilio subterminal, no muy evidente (fig. 4.31 a).	Isodiamétricas, con contorno irregular. Paredes periclinales externas con protuberancias baculiformes (fig. 4.31 b, c).	

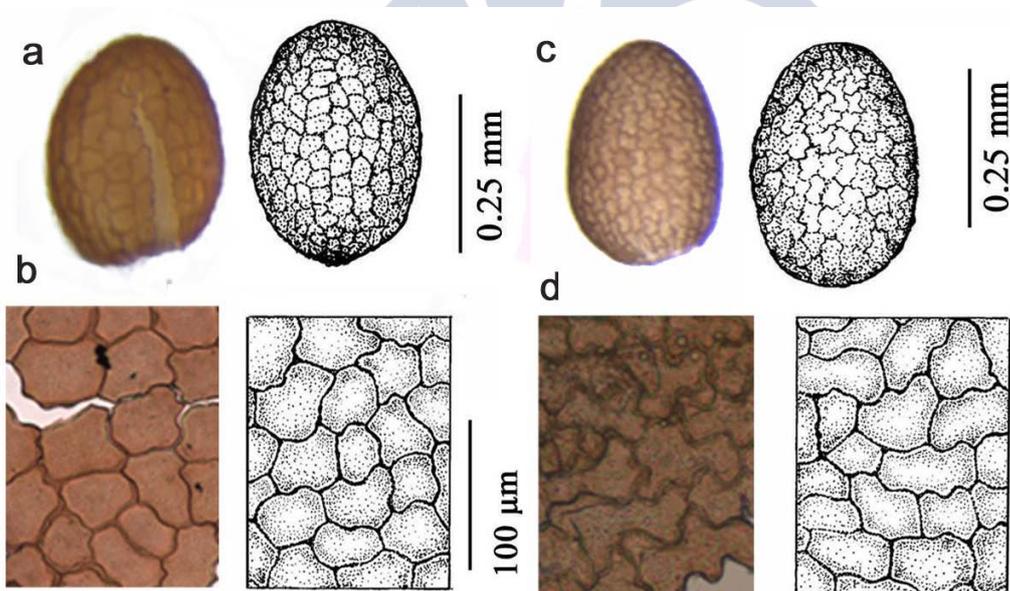


Figura 4.29. *Erica mackaiana*. a) semilla, b) células epidérmicas de la testa; *Erica tetralix*. c) semilla, d) células epidérmicas de la testa.

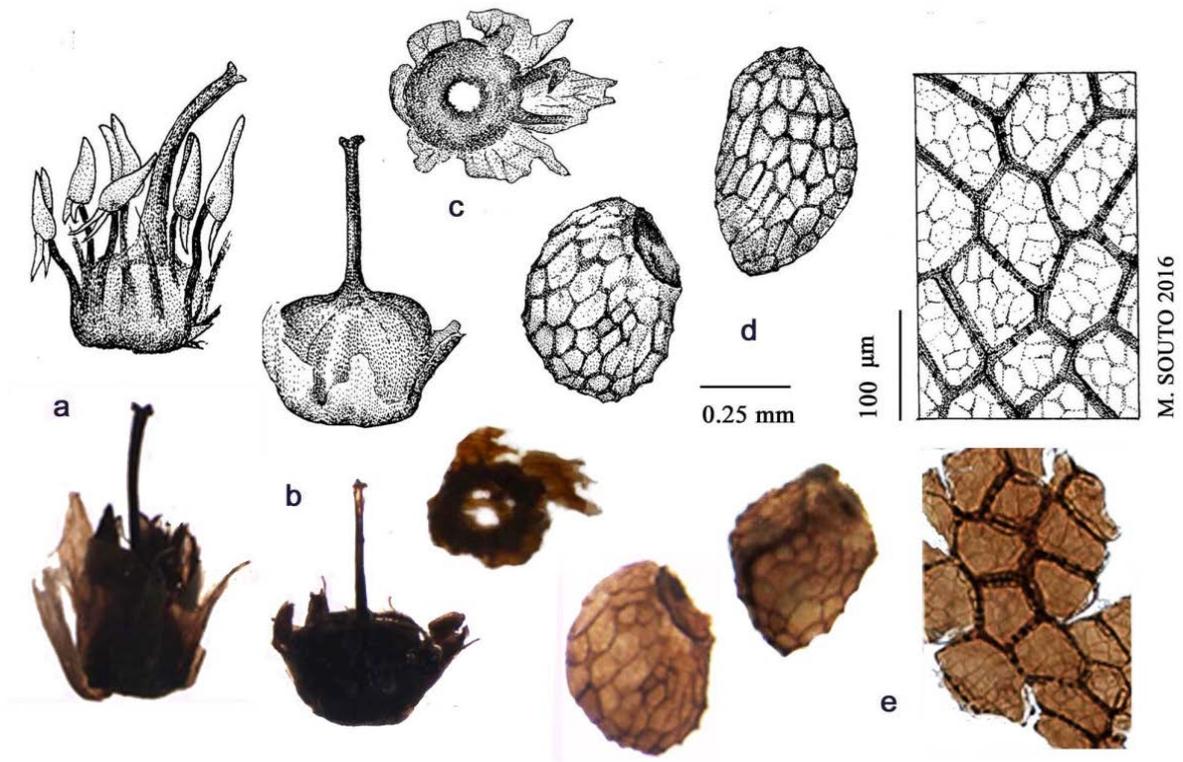


Figura 4.30. *Calluna vulgaris*. a) restos de flores, b) cápsula con restos del perianto, c) restos de perianto, d) semillas, e) células epidérmicas de la testa.

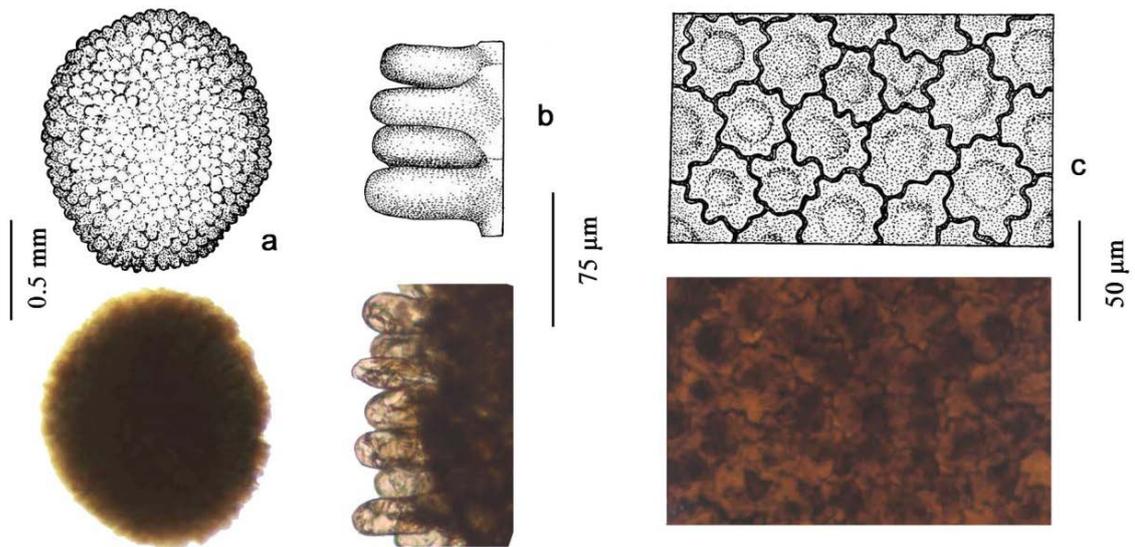


Figura 4.31. *Daboecia cantabrica*. a) semilla, b) fragmento de la testa con ornamentación protuberancia baculiforme, c) células epidérmicas.

Tabla 4.15. Ericaceae: Hojas y tallos

Especies	Tamaño de la hoja (mm)	Forma de la hoja	Células epidérmicas	Tallos y ramas
<i>Erica mackaiana</i>	2.5-3 x 0.7-1	Oblongo-lanceoladas con pelos glandulares en los márgenes. Envés ancho y fácilmente perceptible (fig. 4.32 b).	Rectangulares o poliédricas de contorno irregular. Paredes anticlinales ligeramente sinuosas (fig. 4.32 c).	Con hojas o cicatrices de hojas en verticilos de cuatro (fig. 4.32 a).
<i>Erica tetralix</i>	2.5-4 x 0.5	Oblongo lanceoladas o lineales, con márgenes fuertemente enrollados y con pelos glandulares. Envés reducido a dos estrechas líneas, paralelas al nervio central (fig. 4.33).	Poliédricas con paredes anticlinales rectas (fig. 4.33).	Con hojas o cicatrices de hojas en verticilos de cuatro (fig. 4.33).
<i>Calluna vulgaris</i>	1-3 x 1	Sésiles, sagitadas, glabras o pelosas (fig. 4.34 b).	Poliédricas, de contorno irregular (fig. 4.34 c).	Con hojas o cicatrices de hojas decusadas (fig. 4.34 a).
<i>Vaccinium myrtillus</i>		Ampliamente elípticas u ovadas, con nerviación reticulada. Margen serrulado y glabro o con restos de pelos glandulares (fig. 4.35, b, c).	Poliédricas, de contorno irregular (fig. 4.35 d).	Ramitas de sección cuadrangular, glabras, con brotes o cicatrices alternas (fig. 4.35 a)

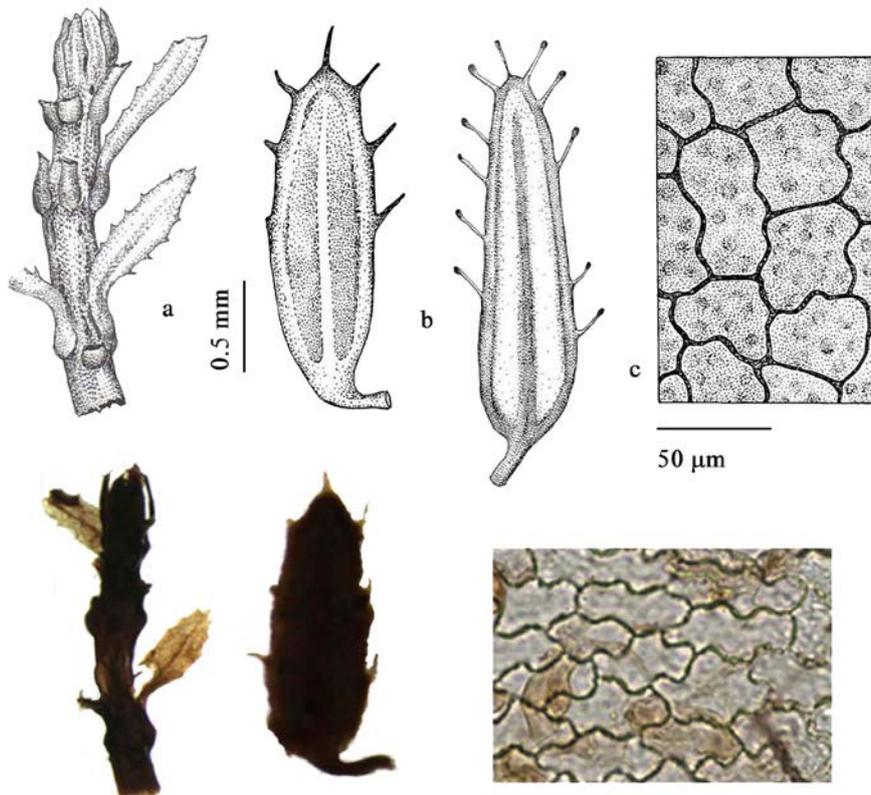


Figura 4.32. *Erica mackaiana*. a) fragmento de rama con hojas, b) hojas, c) células epidérmicas del haz de la hoja.

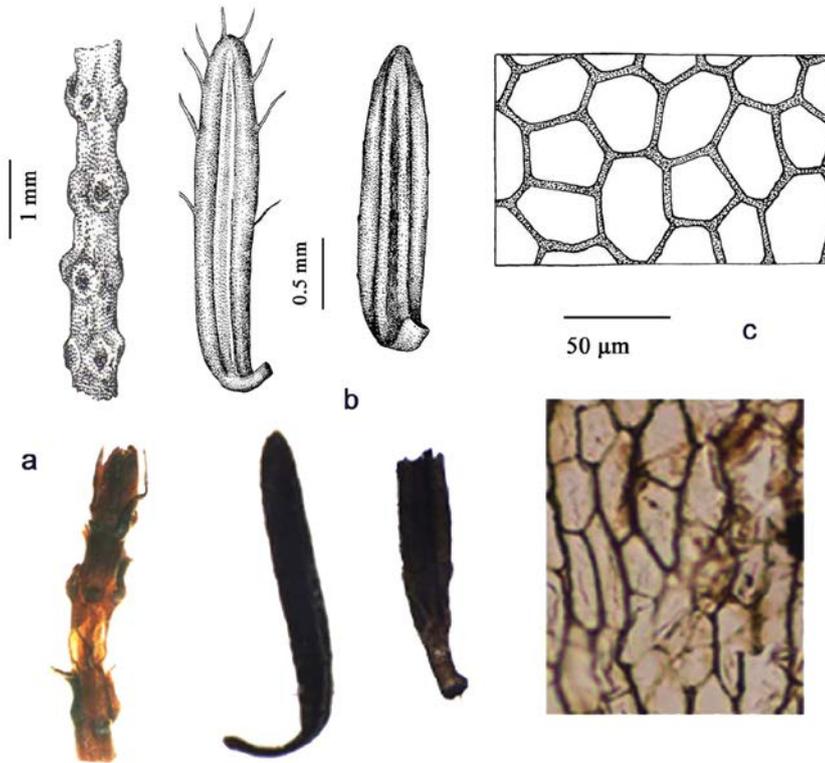


Figura 4.33. *Erica tetralix*. a) fragmento de rama con cicatrices de hojas, b) hojas, c) células epidérmicas del haz de la hoja.

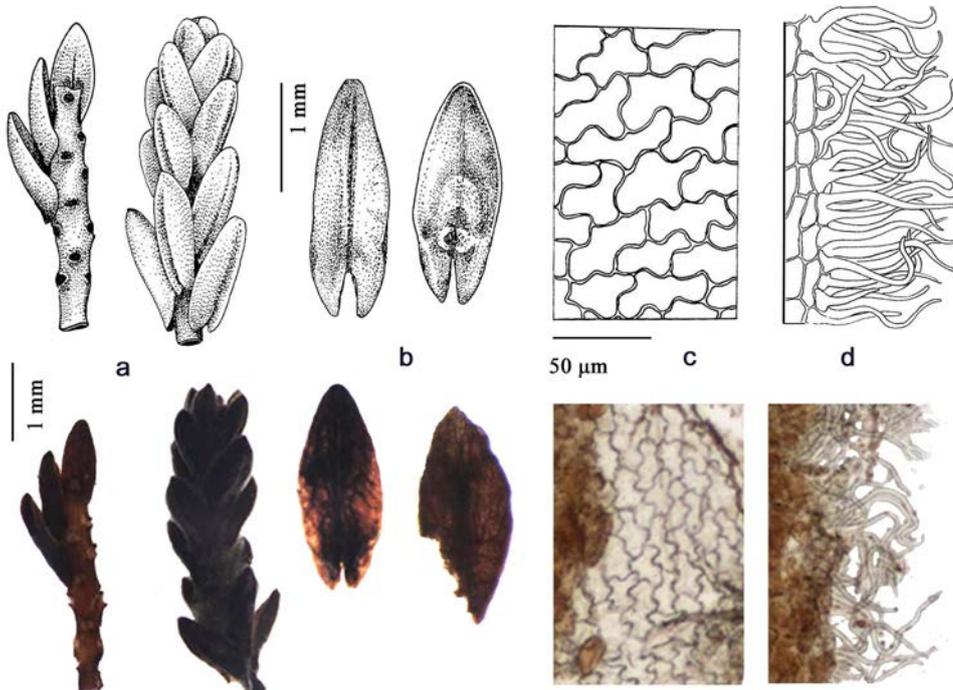


Figura 4.34. *Calluna vulgaris*. a) fragmentos de ramas con hojas, b) hojas, c) células epidérmicas del haz de la hoja, d) tricomas del envés de la hoja.

Macrofósiles vegetales

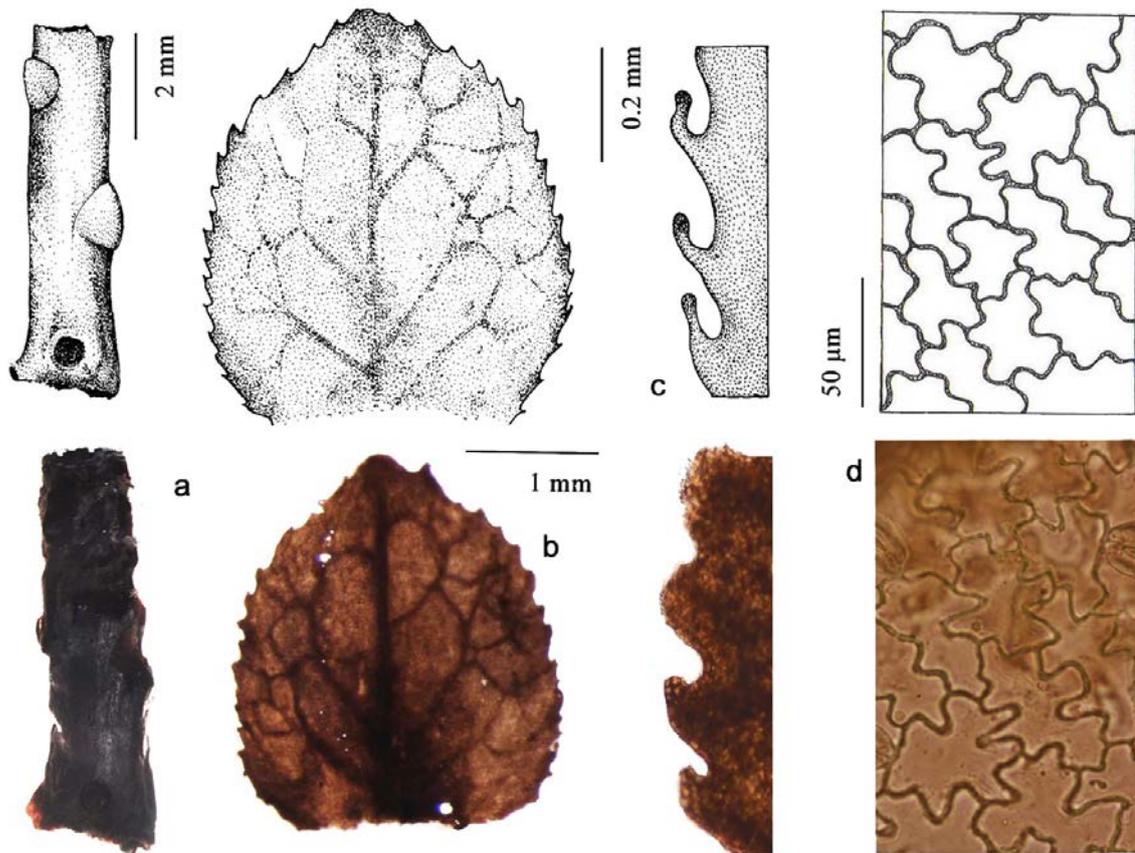


Figura 4.35. *Vaccinium myrtillus*. a) fragmento de tallo con yemas alternas, b) hoja, c) margen serrulado de la hoja, con restos de pelos glandulares, d) células epidérmicas del haz de la hoja.

Familia Droseraceae

Tabla 4.16. *Drosera* spp.: Semillas

Especie	Tamaño (mm)	Forma	Testa	Tegmen
<i>Drosera rotundifolia</i>	Testa 1.5 x 0.35. Tegmen: 0.5 x 0.2-0.25	Estrechamente elípticas, con dos alas o expansiones terminales causadas por la testa, que es mucho más grande que el tegmen (fig. 4.36 a, b).	Células alargadas con paredes delgadas y dispuestas longitudinalmente (fig. 4.36 c).	Células pigmentadas de color marrón, rectangulares o poliédricas y dispuestas transversalmente (fig. 4.36 d).
<i>Drosera intermedia</i>	0.6-0.75 x 0.45	Aovada con ornamentación tuberculada (fig. 4.37 a).	Paredes periclinales externas con protuberancias baculiformes (fig. 4.37 b).	Estrechamente unido a la testa y al endosperma. Células hialinas, rectangulares o poliédricas (fig. 4.37 c).

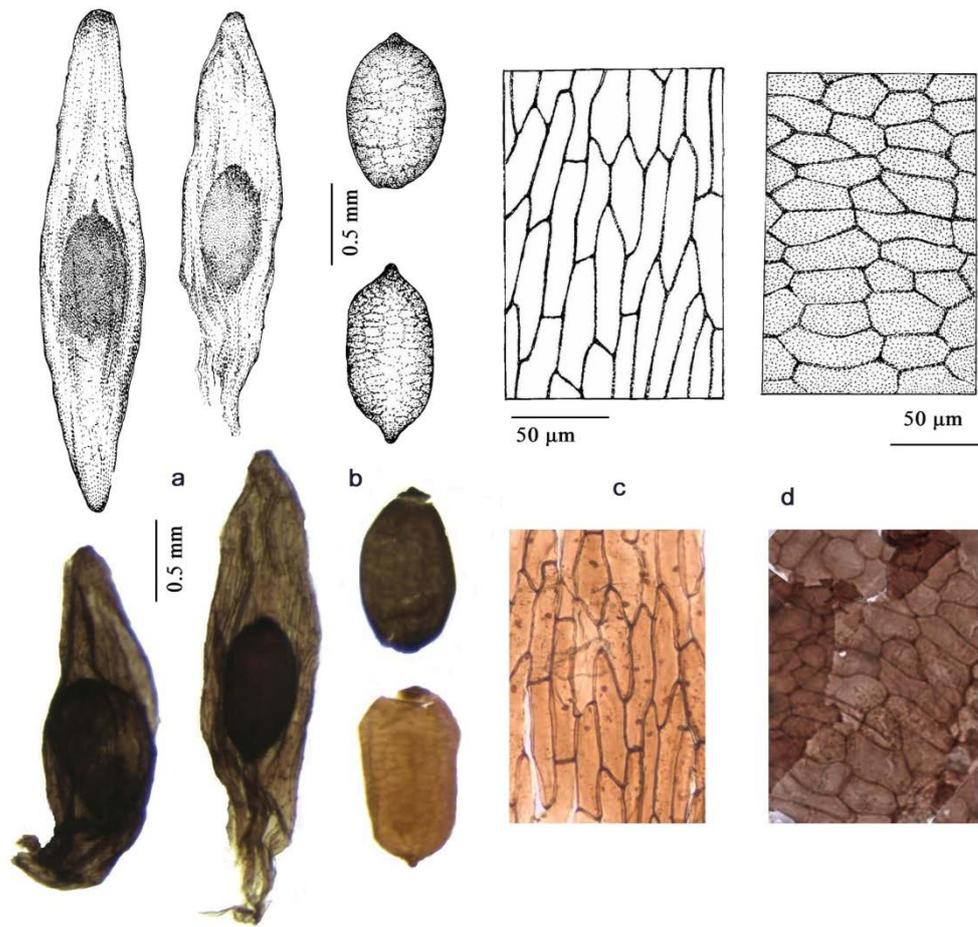


Figura 4.36. *Drosera rotundifolia*. a) semillas con testa, b) semillas sin testa, la cubierta externa es el tegmen, c) células epidérmicas de la testa, d) células epidérmicas del tegmen.

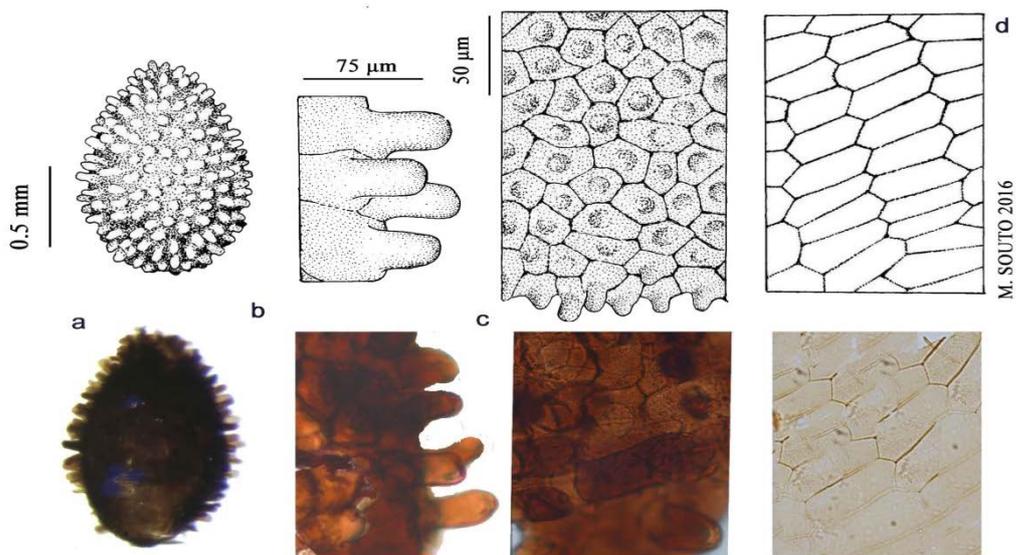


Figura 4.37. *Drosera intermedia*. a) semillas, b) fragmento de testa con ornamentación baculiforme, c) células

Macrofósiles vegetales

epidérmicas de la testa; d) células epidérmicas del tegmen.

Familia Rosaceae

Tabla 4.17. *Potentilla erecta*

Especie	Aquenio	Células de la epidermis externa del aquenio	Hojas
<i>Potentilla erecta</i>	1.5-2 x 1.2-1 mm Ovoide, con superficie rugosa y asurcada (fig. 4.38 a).	Poliédricas, pequeñas e isodiamétricas	Digitado compuestas, folíolos obovados o lanceolados con nerviación palmeada y márgenes dentados, algo vellosos (Fig. 4.38 b, c).

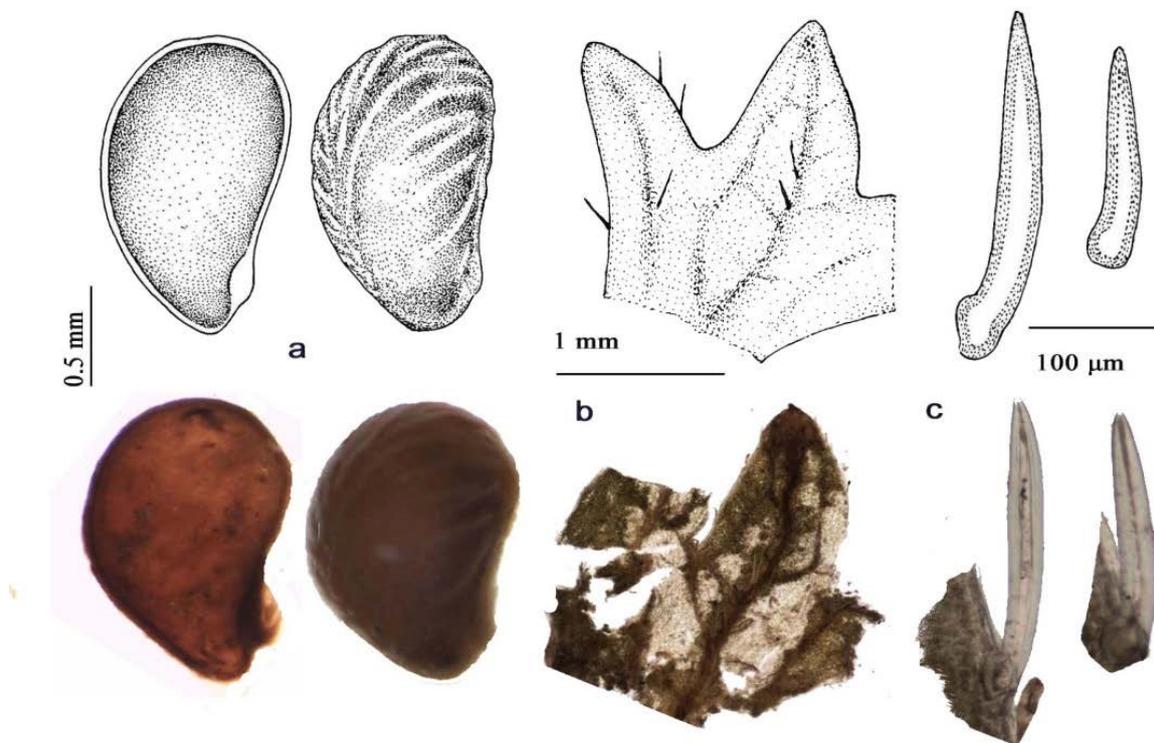


Figura 4.38. *Potentilla erecta*. a) aquenios, b) fragmento de foliolo; c) pelos de las hojas.

Familia Ranunculaceae

Tabla 4.18. *Caltha palustris* : Semilla

Especie	Tamaño (mm)	Forma	Células epidérmicas externas
<i>Caltha palustris</i>	2 x 0.8-1	Oblongo, ápice redondeado. Lustrosos, de color, marrón oscuro o negro (fig. 4.8d).	Poliédricas, reticuladas o rugulosas (fig. 4.8e).

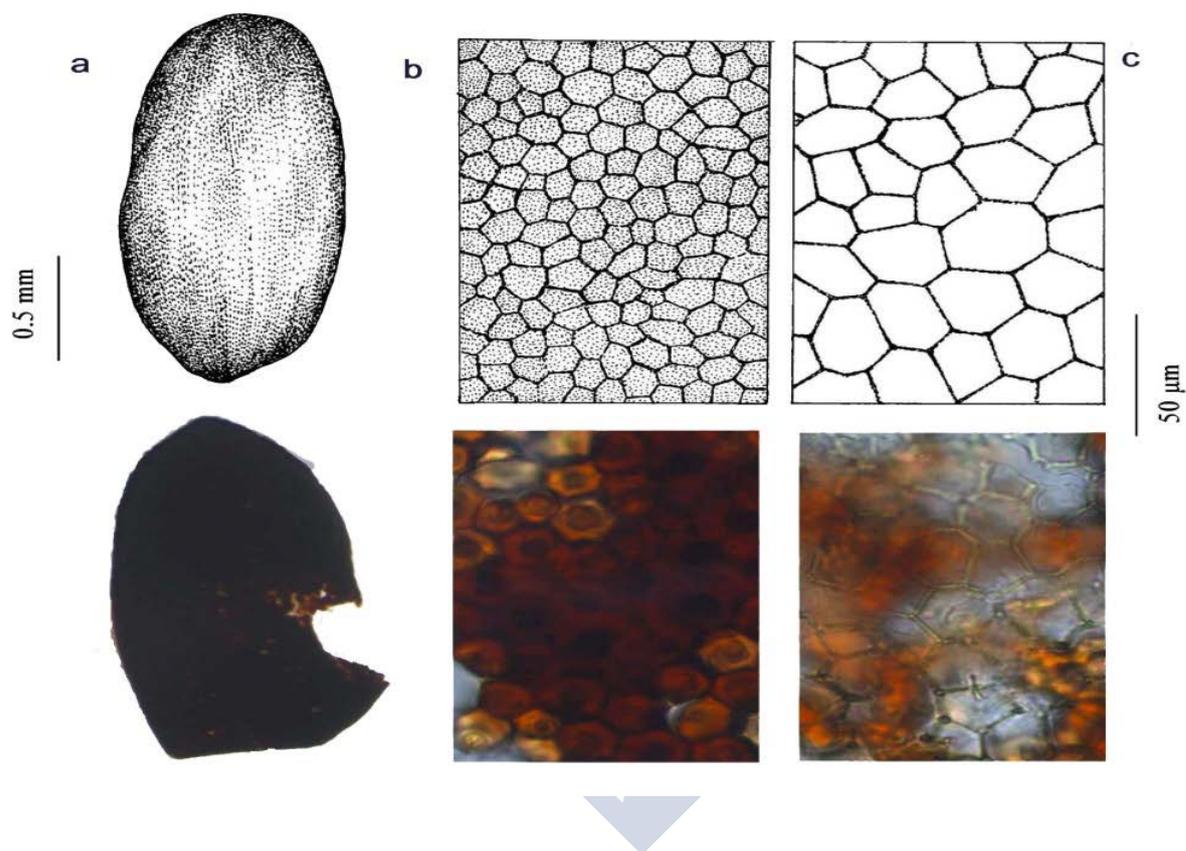


Figura 4.39. *Caltha palustris*. a) semillas, b) células externas de la testa, c) células internas de la testa.

Tabla 4.19. *Betula pubescens* : Fruto en sámara

Especie	Tamaño (mm)	Forma
<i>Betula pubescens</i>	2.5 x 1.2	Elíptica, comprimida; con dos alas translúcidas y restos de los dos estilos en el ápice. A menudo las alas están muy degradadas o incluso ausentes (fig. 4.40 a, b) y el pericarpo es casi transparente, dejando ver los embriones del interior.

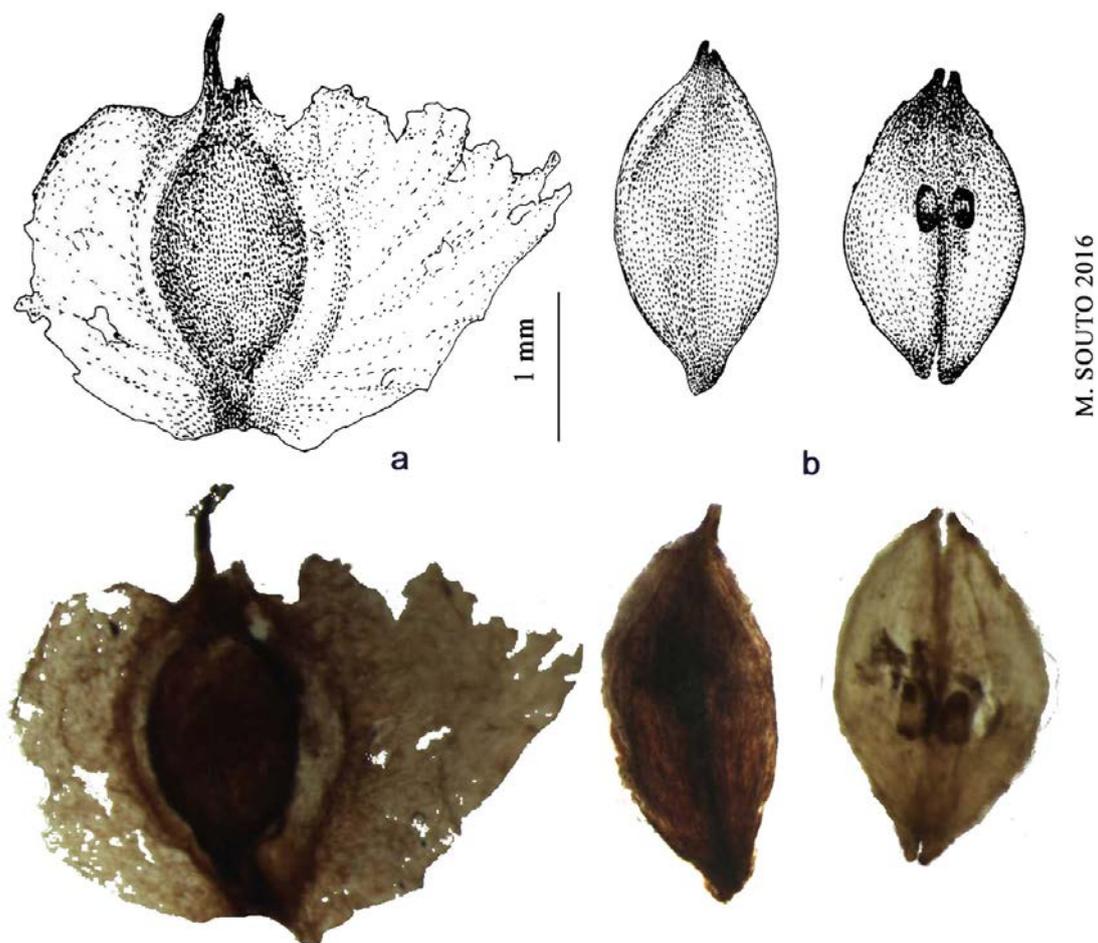


Figura 4.40. *Betula pubescens*. a) fruto con alas (sámara), b) frutos que han perdido sus alas.

En base a los caracteres identificativos de cada uno de los taxones, hemos elaborado las siguientes claves dicotómicas que pueden facilitar la identificación de los mismos en futuras investigaciones.

Clave dicotómica para identificación de briófitos

1. Hojas dispuestas estrictamente en 2 o 3 filas (2 laterales y una en la cara ventral)	2.Hepáticas
1. Hojas dispuestas de otra forma	3 Musgos
2. Hojas con ápice agudo, células de la parte central de la hoja > 25 µm de ancho. (fig. 4.3 a h)	<i>Calypogeia sphagnicola</i>
2. Hojas con ápice redondeado, células de la parte central de la hoja < 25 µm de ancho. (fig. 4.3 e, f)	<i>Odontoschisma sphagni</i>
3. Hojas más o menos enteras.....	4
3. Hojas muy degradadas y fragmentadas (células rectangulares de color marrón rojizo) (fig. 4.13).....	<i>Polytrichum sp.</i>
4. Hojas con células verdes (clorocistes) e hialinas (hialocistes).....	5
4 Hojas sin estos caracteres.....	11
5. Hojas compuestas por una red de clorocistes rodeados por hialocistes con engrosamientos anulares (fig. 4.4).....	6 (<i>Sphagnum</i>)
5. Hojas compuestas por dos capas de hialocistes y una central de clorocistes..... (fig. 4.16)	<i>Leucobryum juniperoideum</i>
6. Hialocistes con pared interna papilosa (fig. 6).....	<i>Sphagnum papillosum</i>
6. Hialocistes con pared interna no papilosa	7
7. Clorocistes de sección triangular o trapezoidal (fig. 4 g, h)	8
7. Clorocistes de sección elíptica, profundamente encerrados entre los hialocistes (fig. 4.5 b).....	<i>Sphagnum compactum</i>
8. Clorocistes anchamente expuestos en la cara dorsal (fig. 7, 8).....	9 <i>Sphagnum sect. Cuspidata</i>
8. Clorocistes anchamente expuestos en la cara ventral (fig. 4).....	10 <i>Sphagnum sect. Acutifolia</i>
9. Hojas ovadas (fig. 7 a).....	<i>Sphagnum tenellum</i>
9. Hojas lanceoladas y apiculadas (fig. 8 a).....	<i>Sphagnum cuspidatum</i>
10. Hojas con margen de 1-3 células de ancho.....	<i>Sphagnum sect. Acutifolia</i>
10. Margen de las hojas denticulado (fig. 4 h).....	<i>Sphagnum molle</i>

11. Células de la parte central de las hojas estrechas, alargadas, sinuosas y nodulosas (fig. 4.14 c).....	<i>Racomitrium lanuginosum</i>
11. Células de la parte central de las hojas sin esos caracteres.....	12
12. Células de la parte central de las hojas 10 veces más largas que anchas..	13 (Hypnaceae)
12. Células de la parte central de las hojas menos de 10 veces más largas que anchas.....	14
13. Hojas ovado-triangules, no falcadas, con ápice obtuso, apiculado o sub-cuculado..... (fig. 4.12 b, d)	<i>Calliergonella cuspidata</i>
13. Hojas estrechamente lanceoladas, falcadas con ápice acuminado o filiforme. (fig. 4.11 b, d).....	<i>Hypnum cupressiforme</i> s.l.
14. Células de la parte central de las hojas poliédricas con papilas	15
14. Células de la parte central de las hojas rectangulares sin papilas	16
15. Hojas lanceoladas con margen entero y recurvado (fig. 4.9 c, e).....
.....	<i>Aulacomnium palustre</i>
15. Hojas aovadas con margen crenulado o denticulado (fig. 4.10 b)
.....	<i>Thuidium tamariscinum</i>
16. Nervio ancho, ocupando 1/3-1/2 de la base de la hoja (fig. 4.15 d)	<i>Campylopus</i> sp.
16. Nervio estrecho ocupando 1/10 de la base de la hoja (fig. 4.15 a).	<i>Dicranum scoparium</i>

Clave dicotómica para identificación de rizomas

1. Rizomas delgados, segmentados, con cicatrices notorias.....	2
1. Rizomas no segmentados, con fascículos de bases foliares (fig. 4.25 a).....	<i>Agrostis curtisii</i>
2. Rizomas con fibras filiformes verticiladas (fig. 4.20 a)	<i>Carex</i> spp.
2. Rizomas sin fibras filiformes verticiladas	3
3. Células epidérmicas con paredes rectas, a veces fuertemente pigmentadas (fig. 4.48).....
.....	<i>Eriophorum</i> spp
3. Células epidérmicas sin pigmentación, con paredes onduladas (fig. 4.26 a)
.....	<i>Molinia caerulea</i>

Clave dicotómica para identificación de hojas

1. De tipo ericoide, con márgenes revolutos (enrollados hacia el envés) (fig. 4.32, 34).....	2
1. Otra forma	4

2. Hojas con pecíolo.....	3
2. Hojas sésiles (fig. 4.34 b).....	<i>Calluna vulgaris</i>
3. Células epidérmicas con paredes anticlinales levemente sinuosas (fig.4. 32 c).....	<i>Erica mackaiana</i>
3. Células epidérmicas con paredes anticlinales rectas (fig. 4.33 c).....	<i>Erica tetralix</i>
4. Hojas con nerviación reticulada o palmeada.....	5
4. Hojas paralelinervias.....	6
5. Hojas reticuladas. Márgenes serrulados, glabros o con pelos glandulares (fig. 4.35 b, c)....	<i>Vaccinium myrtillus</i>
5. Hojas compuestas con folíolos palminervios, dentados y algo vellosos (fig. 4.38b).....	<i>Potentilla erecta</i>
6. Células epidérmicas similares en forma y tamaño, ocasionalmente pigmentadas, (fig. 4.18e).....	<i>Eriophorum spp.</i>
6. Células epidérmicas rectangulares largas entremezcladas con células muy cortas y cuerpos de sílice (fig. 4.26 c).....	<i>Molinia caerulea</i>

Clave dicotómica para identificación de frutos y semillas

1. Frutos o semillas muy pequeñas (<1 mm de largo).....	2
1. Frutos o semillas pequeñas (> 1 mm de largo).....	8
2. Semillas con ornamentación tuberculada (fig. 4.31, 37).....	3
2. Semillas o frutos con otra ornamentación.....	4
3. Semillas aovadas. Células de la epidermis externa de la testa con paredes rectas (fig. 4.37)	<i>Drosera intermedia</i>
3. Semillas globosas. Células de la epidermis externa de la testa con paredes sinuosas (fig. 4.31).....	<i>Daboecia cantabrica</i>
4. Semillas con un poro. Células de la epidermis externa de la testa poliédricas con gruesas paredes rectas (fig. 4.30 d, e).....	<i>Calluna vulgaris</i>
4. Semillas sin los caracteres anteriores.....	5
5. Semillas elípticas o globosas. Células de la epidermis externa de la testa con paredes sinuosas (fig. 4.29)	<i>Erica mackaiana / Erica tetralix</i>
5. Semillas usualmente fusiformes con ápice mamilado. Células de la epidermis externa de la testa con paredes rectas	6

6. Semillas marrones. Células epidérmicas de más de 50 µm de ancho (fig. 4.36 a).....	<i>Drosera rotundifolia</i>
6. Semillas amarillentas. Células epidérmicas generalmente de menos de 50 µm de ancho..7	
7. Semillas elípticas, 0.4-0.6 x 0.2-0.35 mm (fig. 4.28 a)	<i>Juncus bulbosus</i>
7. Semillas oblicuamente ovoides o arriñonadas, 0.7 x 0.4 mm (fig. 4.28 d)	<i>Juncus squarrosus</i>
8. Semillas al menos 5 veces más largas que anchas.....	9
8. Semillas o frutos menos de 3 veces más largos que anchos.....	10
9. Células epidérmicas alargadas o poliédricas, aproximadamente 5 veces más largas que anchas (fig. 4.36).....	<i>Drosera rotundifolia</i>
9. Células epidérmicas estrechamente alargadas, aproximadamente 10 veces más largas que anchas (fig. 4.27 a).....	<i>Narthecium ossifragum</i>
10. Cariopsis con notorio hilio longitudinal (fig. 4.26 g).....	<i>Molinia caerulea</i>
10. Semillas o frutos sin hilio longitudinal.....	11
11. Frutos con restos de dos alas translúcidas y de dos estilos en el ápice (fig. 4.40)	<i>Betula pubescens</i>
11. Semillas o frutos sin alas.....	12
12. Semillas longitudinalmente elípticas.....	13
12. Frutos aovados, obovados o transversalmente elípticos.....	14
13. Semillas con ápice redondeado (fig. 4.39 a).....	<i>Caltha palustris</i>
13. Semillas con ápice mamilado (fig. 4.28 f).....	<i>Luzula multiflora</i>
14. Frutos tipo cápsula, con numerosas semillas (fig. 4.30 b).....	<i>Calluna vulgaris</i>
14. Frutos tipo aquenio con una semilla interior.....	15
15. Aquenios ovoides, débilmente carinados y de superficie rugosa y asurcada (fig. 4.38 a)..	<i>Potentilla erecta</i>
15. Aquenios no carinados y sin superficie rugosa asurcada.....	16
16. Aquenios biconvexos.....	17
16. Aquenios trígonos o subtrígonos.....	18
17. Aquenios ovados o trulados. Células de la epidermis externa poliédricas con varios cuerpos de sílice centrales (fig.4. 22 b, c).....	<i>Carex echinata</i>
17. Aquenios obovados con cerdas en la base. Células de la epidermis externa rectangulares	

con paredes sinuosas (fig. 4.19 a, b).	<i>Rhynchospora alba</i>
18. Células de la epidermis externa rectangulares con paredes sinuosas y varios cuerpos de sílice (fig. 4.17 a, b).....	<i>Eriophorum spp</i>
18. Células de la epidermis externa poliédricas con paredes rectas y un cuerpo de sílice central.....	19
19. Aquenios de 2-3 mm de largo (fig. 4.23 a).....	<i>Carex binervis</i>
19. Aquenios de 1- 2 mm de largo.....	20
20. Aquenios de 1-1.5 mm de largo (fig. 4.24 a)	<i>Carex demissa</i>
20. Aquenios de 1.9- 2 mm de largo (fig. 4.21 a).....	<i>Carex durieui</i>

3.2- Analogías y diferencias en la composición de macrofósiles vegetales en las turberas estudiadas.

En los capítulos siguientes de esta memoria se presentan, con detalle, las variaciones temporales observadas en la paleoflora de Zalama y Borralleiras de Cal Grande. En este apartado simplemente ofrecemos una visión global de los macrofósiles observados en el conjunto de muestras de cada uno de los testigos de turba.

Chao de Veiga Mol, la única turbera elevada estudiada, es la que tiene mayor diversidad florística, tanto briofítica como de plantas vasculares. De las tres turberas de cobertor, Pena da Cadela es la más rica en macrofósiles vegetales, mientras que Borralleiras de Cal Grande es la más pobre en briófitos, con solo cuatro taxones de musgos. En la tabla 4.20 se presentan las frecuencias relativas de los macrofósiles vegetales de briófitos identificados. Solo *Sphagnum* sect. *Acutifolia* y *H. cupressiforme* fueron observados en las cuatro turberas, además son los más frecuentes. De los otros briófitos *S. papillosum*, *S. tenellum*, *R. lanuginosum* y *L. juniperoideum* son las únicas especies con frecuencias medias superiores al 5%. Otro aspecto destacable, en relación a los briófitos es la escasez de macrorrestos de los mismos, excepto de filidios de *Sphagnum*, en algunas muestras.

Los macrofósiles de plantas vasculares son más fáciles de cuantificar, por lo que en la tabla 4.21 además de las frecuencias relativas se muestran las abundancias medias. De los taxones identificados, el más frecuente y abundante, para el conjunto de las turberas estudiadas, es *E. mackaiana* (solo ausente en Zalama), seguida por *M. caerulea* y *Eriophorum*.

Macrofósiles vegetales

Tabla 4.20. Frecuencias relativas (%) de los macrofósiles vegetales de briófitos identificados en cada turbera y para el conjunto de las mismas (CVM: Chao de Veiga Mol; BCG: Borralleiras de Cal Grande; PDC: Pena da Cadela; ZAL: Zalama).

TAXON	CVM	BCG	PDC	ZAL	Media
<i>Calypogeia sphagnicola</i>	-	-	3,2	-	0,81
<i>Odontochisma sphagni</i>	1,3	-	-	-	0,32
<i>Sphagnum</i> sp.	81,4	-		1,5	23,67
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i>	52,1	6,03	32,3	15,9	26,58
<i>Sphagnum molle</i>	-	-	10,8	-	2,69
<i>Sphagnum compactum</i>	0,4	-	18,3	-	4,68
<i>Sphagnum papillosum</i>	33,1	-	22,6	-	13,91
<i>Sphagnum tenellum</i>	21,6	-	12,9	-	8,63
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	2,5	-	-	-	0,64
<i>Aulacomium palustre</i>	3	-	-	3,8	1,69
<i>Thuidium tamariscinum</i>	-	-	2,2	-	0,55
<i>Hypnum cupressiforme</i>	47,9	13,79	5,4	6,8	18,47
<i>Calliergonella cuspidata</i>	-	-	-	5,3	1,33
<i>Polytrichum</i> sp.	-	-	-	6,8	1,7
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	5,5	-	24,7	6,1	9,08
<i>Dicranum scoparium</i>	-	-	-	1,5	0,38
<i>Campylopus</i> sp.	-	0,86	-	-	0,22
<i>Leucobryum juniperoideum</i>	11,4	2,59	14	-	7

Tabla 4.21. Frecuencias relativas (fr, %) y abundancia media (am) de los macrofósiles vegetales de plantas vasculares identificados en cada turbera y en el conjunto de las mismas (CVM: Chao de Veiga Mol; BCG: Borralleiras de Cal Grande; PDC: Pena da Cadela; ZAL: Zalama).

TAXON		CVM		BCG		PDC		ZAL		Media	
		fr	am	fr	am	fr	am	fr	am	Fr	Am
<i>Eriophorum spp</i>	Frutos	23,5	0,22	44,8	2,42	6,5	0,2	31,8	1,0	26,7	0,96
	Riz./hojas	21,9	13,0	60,3	23,4	8,6	2,3	12,9	3,6	25,9	10,59
<i>Rhynchospora alba</i>	Frutos	2,1	0,02	-	-	-	-	-	-	0,5	0,01
<i>Carex duriei</i>	Frutos	4,2	0,03	-	-	8,6	0,2	-	-	2,1	0,05
<i>Carex echinata</i>	Frutos	-	-	0,9	0,03	-	-	-	-	0,2	0,00
<i>Carex binervis</i>	Frutos	-	-	0,9	0,02	-	-	-	-	0,2	0,00
<i>Carex demissa</i>	Frutos	-	-	-	-	1,1	0,02	-	-	0,3	0,01
Carex sp.	Riz./hojas	64,2	7,3	36,2	12,1	48,4	25,0	-	-	39,2	8,06
<i>Agrostis curtisii</i>	Riz./hojas	-	-	-	-	5,4	0,2	2,3	0,05	1,9	0,07
<i>Molinia caerulea</i>	Frutos	15,0	0,1	13,8	0,2	1,1	0,02	6,8	0,10	9,2	0,11
	Riz./hojas	39,0	11,7	45,7	11,6	77,4	31,7	53,0	18,1	53,8	18,2
<i>Juncus squarrosus</i>	Semillas	-	-	0,9	0,01	3,2	0,07	50,8	9,76	13,7	2,46
<i>Juncus bulbosus</i>	Semillas	21,9	0,4	12,9	1,04	28,0	1,	-	-	15,7	0,79
<i>Luzula multiflora</i>	Semillas	-	-	-	-	1,1	0,02	-	-	0,3	0,01
<i>Narthecium ossifragum</i>	Semillas	10,2	0,13	-	-	17,2	0,5	1,5	0,02	7,2	0,17
Ericaceae	Madera	100	37,9	81,0	24,5	61,3	25,6	83,3	47,8	81,2	33,9
	Sem./frut.	48,1	1,8	1,7	0,03	2,2	0,07	36,4	11,22	22,1	3,3
<i>Calluna vulgaris</i>	Hojas	12,3	0,62	6,9	0,17	1,1	0,07	37,1	5,15	14,3	1,15
<i>Daboecia cantabrica</i>	Semillas	5,3	0,07	-	-	-	-	1,5	0,02	1,7	0,02
<i>Erica tetralix</i>	Semillas	-	-	-	-	-	-	28,8	2,46	7,2	0,62
	Hojas	-	-	-	-	-	-	12,9	0,48	3,2	0,12
<i>Erica mackaiana</i>	Semillas	98,9	8,5	82,8	20,4	54,8	4,57	-	-	59,1	8,37
	Hojas	93,6	17,9	50,0	3,41	39,8	7,60	-	-	45,8	7,23
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Tallos/hojas	-	-	-	-	-	-	9,1	0,23	2,3	0,06
<i>Betula alba</i>	Frutos	10,2	0,06	-	-	-	-	-	-	2,5	0,01
<i>Drosera rotundifolia</i>	Semillas	21,9	0,17	14,7	0,31	2,2	0,12	3,0	0,04	10,4	0,17
<i>Drosera intermedia</i>	Semillas	1,6	0,01	-	-	-	-	-	-	0,4	0,00
<i>Potentilla erecta</i>	Frutos	-	-	5,2	0,10	-	0,02	0,8	0,01	1,5	0,03
<i>Caltha palustris</i>	Semillas	-	-	8,6	0,17	2,2	0,1	-	-	2,7	0,04

44 DISCUSIÓN

Existe una fuerte concordancia entre la flora actual y la paleoflora de las turberas estudiadas. Todas las especies registradas como macrofósiles también forman parte de la cubierta vegetal actual (Castro *et al.*, 2015; Romero Pedreira, 2015; Souto *et al.* 2016, 2017).

En comparación con las turberas del norte de Europa, donde los musgos, especialmente el género *Sphagnum*, son dominantes y los principales componentes de la turba (Dickson, 1973, 1986; Dickinson & Maggs, 1974; Granath, 2012), en nuestras turberas generalmente son menos frecuentes y abundantes que las plantas vasculares. La destacada escasez de macrofósiles de briófitos puede ser debida, entre otras causas, a alteraciones hidrológicas producidas por drenajes, erosión o pastoreo. Sin embargo, hay excepciones, como en algunas muestras de Chao de Veiga Mol y Pena da Cadela, en las que los musgos constituían más del 50% de los componentes de la turba. En dichas muestras *S. sect. Acutifolia* e *H. cupressiforme* fueron los taxones más abundantes.

Las hepáticas resultaron ser muy escasas (solo se observaron en muestras superficiales de turba poco descompuesta de Pena da Cadela y Chao de Veiga Mol) o ausentes (Borralleiras de Cal Grande y Zalama), lo que puede ser consecuencia de su composición, desfavorable para una aceptable conservación, lo que reduce su representación en las muestras fosilizadas (Birks, 1982; Janssens, 1983; Miller, 1984). Sólo un pequeño número de especies de hepáticas han sido previamente citadas como macrofósiles en depósitos de turba, Klinger (1968) identificó *Telaranea setacea* -sinónimo de *Kurzia pauciflora* (Dicks.) Grolle.- Grosse-Brauckmann (1974) observó restos de *Mylia anomala* (Hook.) Gray y *Calypogeia* sp.; y van Geel (1978) de *K. pauciflora*. De acuerdo con Grosse-Brauckmann (1974) las hepáticas no parecen tener un papel significativo, como componentes de la turba, debido a su minúsculo tamaño.

Como ya se indicó anteriormente, los musgos más frecuentes son los del género *Sphagnum*. La mayoría de los restos de *Sphagnum* corresponden a hojas (filidios) aisladas, o pequeños fragmentos de ramas, por lo que el trabajo de identificación con frecuencia resultó difícil y basado generalmente en caracteres foliares, como la forma, el tamaño, la relación longitud/anchura, los poros y forma del margen, ya que caulidios (ramas) con hojas solo se han observado en contadas ocasiones. Un problema añadido es que muchos de los caracteres foliares analizados a menudo no tienen límites precisos y dentro de su rangos de variación solía haber superposiciones, lo que mermaba su valor taxonómico. Por ello, siempre que fue posible, hemos analizado secciones transversales de las hojas como método más eficaz, estudiando la forma y la disposición relativa de los clorocistes e hialocistes. En el caso de *S. papillosum*, las secciones transversales de las hojas no fueron necesarias debido a la evidente presencia de papilas en las paredes internas de las células hialinas.

La existencia de abundantes hojas de *S. sect. Acutifolia* en las cuatro turberas fue constatada por sus clorocistes triangulares en sección transversal, ampliamente expuestos en la cara ventral. Dentro de esta sección, se pudo identificar con certeza *S. molle* en Pena da Cadela, debido a los márgenes denticulados de sus hojas, distintivos de esta especie.

Las especies analizadas de la sect. *Cuspidata* (*S. tenellum* y *S. cuspidatum*) tienen células fotosintéticas triangulares en sección transversal, similares a las de la sect. *Acutifolia*, pero con disposición opuesta, es decir, con la base más ancha en la superficie dorsal. De estas especies, *S. tenellum* fue identificado por sus hojas más cortas. Todos los caracteres utilizados

para la identificación de las especies de *Sphagnum* mencionadas anteriormente y también para *S. compactum*, están de acuerdo con las referencias bibliográficas para muestras subfósiles (Grosse-Brauckmann, 1974; Mauquoy & van Geel, 2007) y para especímenes actuales (Smith, 2004; Brugués *et al.*, 2004; Casas *et al.*, 2006).

Después de *S. sect. Acutifolia*, los musgos más frecuentes y abundantes en los testigos de turba fueron los de *H. cupressiforme* s.l., un complejo taxonómicamente complicado, que engloba una amplia diversidad de taxones infraespecíficos. Dentro de esta especie no hemos podido identificar con certeza taxones infraespecíficos.

El relativamente buen estado de conservación de caulidios con filidios facilitó la identificación de otras especies como *A. palustre*, *T. tamariscinum*, *C. cuspidata* y *R. lanuginosum*. Aunque, de acuerdo con Grosse-Brauckmann (1974) las células de las hojas de *A. palustre* a menudo tienen un lumen en forma de estrella, debido a engrosamientos nodulares de la pared, nosotros hemos observado que en esta especie la mayoría de las células tienen lúmenes redondeados, lo que concuerda con Smith (2004) para ejemplares actuales y con Mauquoy & Van Geel (2007) para muestras subfósiles.

Los restos de *Polytrichum* sp. encontrados en la turbera de Zalama son un buen ejemplo de procesos de descomposición selectiva que afecta a muchos musgos. Como ya había observado previamente Grosse-Brauckmann (1974), la conservación más frecuente de las hojas de *Polytrichum* se reduce a fragmentos aislados de las vainas foliares, a veces con segmentos de lámina, generalmente pequeños y degradados (fig. 4.13 b). Los macrofósiles de Zalama presentan este mismo patrón de pequeños fragmentos con células marrón-rojizas, mucho más largas que anchas en la zona basal y aproximadamente trapezoidales en la parte distal y exterior de los filidios (fig. 4.13 c, d).

Los procesos de descomposición afectan de forma diferencial a las distintas estructuras, muchos de los caracteres más valiosos para identificar ciertas especies no se conservan en muestras fosilizadas y esto puede llevar a confusiones que no se darían en material actual; es el caso de *R. lanuginosum* (fig. 4.41) cuyas hojas alargadas terminan en un ápice hialino, largo, decurrente y fuertemente papiloso, uno de los caracteres más distintivos de esta especie, pero en las muestras fosilizadas a menudo el ápice hialino se pierde o degrada por completo, por lo que la forma de las células foliares es la más útil identificar la especie.

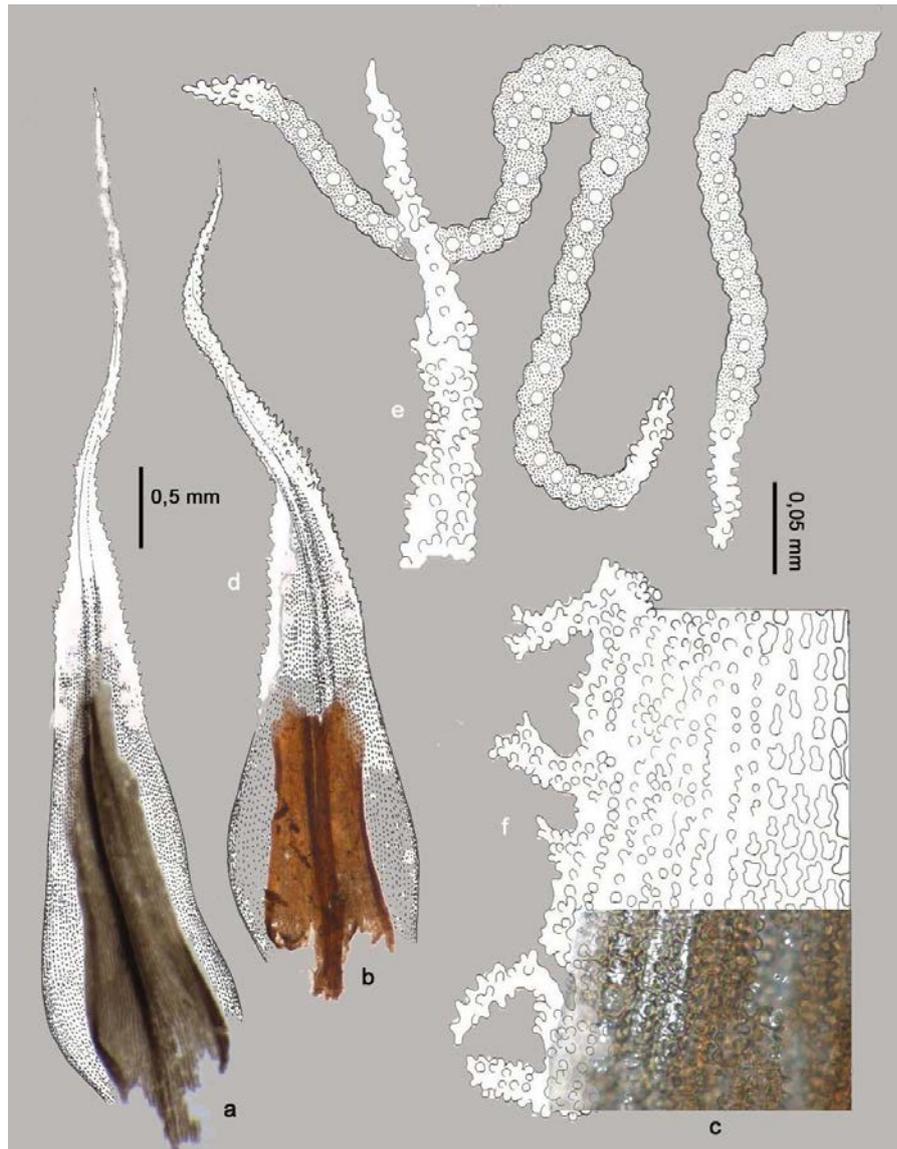


Figura 4.41 *R. lanuginosum*: a, b) partes centrales de las hojas fosiles, c) células de la parte media de la hoja-fósiles-, d, e, f) hojas actuales, ápice hialino y borde papiloso. (M.Souto).

Con respecto a las plantas vasculares, en las turberas de la Serra do Xistral, las familias más importantes, en el pasado y en el presente, son Ericaceae, Poaceae y Cyperaceae, entre estas destacan como especies más frecuentes *E. mackaiana*, *M. caerulea*, *Eriophorum* spp. y *Carex* spp. (Tabla 4.21) En Zalama, *M. caerulea* y *Eriophorum* spp. son también frecuentes, mientras que *E. tetralix* reemplaza a *E. mackaiana* debido a las diferentes áreas de distribución de estas dos especies vicariantes (Webb, 1955; Nelson & Fraga, 1983). Es llamativa la escasez de macrofósiles de *Carex* en Zalama.

Dentro de los restos de Monocotiledóneas, el color de los aquenios de Cyperaceae permite una primera diferenciación entre *Carex* y *Eriophorum*, ya que los aquenios de *Carex* generalmente son de un color amarillento o marrón, mientras que los de *Eriophorum* son

negruzcos. Los aquenios fósiles de *Eriophorum* son muy similares a material moderno de *E. angustifolium* de diferentes localidades españolas, pero muestran algunas diferencias con los descritos por Tucker & Miller (1990), en la forma, persistencia de estilo y paredes anticlinales de las células epidérmicas. Según dichos autores, los aquenios de *E. angustifolium* son de obovoides a elipsoides, con la base del estilo ausente y células epidérmicas con paredes anticlinales rectas; sin embargo los aquenios fosilizados de nuestras turberas, así como aquenios modernos de la colección de referencia, son generalmente obovoides subtrángulos, con la base del estilo persistente y células epidérmicas con paredes anticlinales onduladas, lo que concuerda con Bojnanský & Fargasová (2007) y Villar (2008) para aquenios actuales. Otros caracteres morfológicos y anatómicos observados para rizomas de esta especie concuerdan con los descritos previamente para material fósil por Grosse-Brauckmann (1972). En el caso rizomas y hojas, consideramos que la presencia de células epidérmicas pigmentadas distribuidas de forma irregular tanto en rizomas como en restos hojas es un buen carácter diagnóstico para *Eriophorum*.

La identificación de las especies de *Carex*, en base a las características de los aquenios, es muy difícil porque la variabilidad interespecífica es muy baja (Miller, 1997; Jiménez-Mejías & Martinetto, 2013) y es necesario tener en cuenta una combinación de los caracteres de diagnóstico más útiles (tabla 4.9). La pequeña cantidad de aquenios en buen estado encontrados en las muestras también es un problema, ya que suelen aparecer muy deteriorados y es difícil estudiar las epidermis externas del aquenio. *C. durieui* no había sido citada previamente en paleofloras de turberas, hasta Souto *et al.* (2016).

Muchos de los rizomas y restos de hojas que hemos identificado como *Carex* spp. (tabla 4.8, fig. 4.20) no han podido ser asignados a una especie en concreto debido a su estado de degradación, que impedía observar caracteres de valor taxonómico. Numerosos autores comentan la mala conservación de dichos restos en el registro fósil (Grosse-Brauckmann, 1972; Mauquoy & Van Geel, 2007).

Otras especies de Cyperaceae como *R. alba*, solo se registraron en la turbera elevada de Chao de Veiga Mol, donde varios aquenios, muy característicos por las cerdas del perianto, se conservaron lo suficientemente bien para ser identificados. Velichkevich & Zastawniak (2006) también han encontrado frutos de esta especie en algunas paleofloras de Europa Central y del Este, pero sus frutos son más cortos (1,4-1,6 mm) que los de CVM y sin cerdas. Nuestros aquenios están en concordancia con la descripción de fósiles de Grosse-Brauckmann (1972) y de frutos modernos de Europa Central y Oriental (Bojnanský & Fargasová, 2007). Además, son similares a las "semillas" de *R. alba* descritas por Mauquoy & Van Geel (2007, fig. 4.3f) para turberas de noroeste de Europa.

Entre los macrorrestos de gramíneas (Poaceae), *M. caerulea* es la especie dominante en todas las turberas estudiadas (Tabla 4.21). Se han identificado cariopsis, pero principalmente rizomas y hojas. Aunque baja, es notable la frecuencia de cariopsis en el conjunto de muestras de turba estudiadas; anteriormente Grosse-Brauckmann (1972) había observado que en turberas de Centro Europa las cariopsis solo aparecían en casos excepcionales. Las características morfológicas macroscópicas y microscópicas (epidermis) de los rizomas de esta especie están de acuerdo con Grosse-Brauckmann (1972) y Mauquoy & Van Geel (2007). La otra especie de gramínea identificada, *A. curtisii*, no había sido citada previamente en paleofloras de turberas, hasta Souto *et al.* (2016).

Las semillas fósiles de *Juncus* están presentes en las cuatro turberas estudiadas. Las

semillas de *J. bulbosus*, en tasas de descomposición variables, son comunes en turberas de Xistral pero ausentes en Zalama, donde se observaron semillas de *J. squarrosus* en más del 50% de las muestras de turba (Tabla 4. 21). Esta última especie fue más escasa en las turberas de la Serra do Xistral. Los caracteres distintivos de estas especies son concordantes con los de semillas modernas de Europa (Bojnanský & Fargasová, 2007; Romero Zarco, 2010). Las semillas fosilizadas de ambas especies de *Juncus* se han descrito previamente en la paleoflora británica (Godwin, 1975), y Petr (2013) también identificó semillas fósiles de *J. bulbosus* en turberas de Europa Central.

La mayoría de los restos de dicotiledóneas pertenecen a la familia Ericaceae, donde tanto los caracteres morfológicos, como el tamaño, forma y ornamentación, de las semillas de *Erica* y *Calluna* concuerdan con los datos bibliográficos de semillas actuales (Fraga, 1983, 1984; Fagundez & Izco, 2004 a, b), pero cuando los procesos de descomposición destruyen los elementos ornamentales de la capa exterior de las semillas (testa), la diferenciación entre especies estrechamente relacionadas es generalmente muy difícil, como fue el caso de semillas de *E. tetralix* de Zalama y otras pertenecientes a *E. mackaiana* de Xistral (fig. 4.29). De igual forma, en el caso del material leñoso de Ericaceae, es muy difícil realizar identificaciones específicas. Afortunadamente, la existencia de hojas fosilizadas en las mismas muestras en las que aparecían semillas y fragmentos de madera, nos ha permitido resolver los problemas de identificación de especies. Descripciones de estas especies de Ericaceae, tanto de estructuras fosilizadas vegetativas como reproductivas, están también disponibles en varias publicaciones (Huckerby *et al.*, 1972; Grosse-Brauckmann, 1974; Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Heijden *et al.*, 1994; Mauquoy & Van Geel, 2007)

Se identificaron también otras especies de dicotiledóneas mucho menos frecuentes (Tabla 4.21), la mayoría de ellas también citadas en otras paleofloras de turberas europeas (Grosse-Brauckmann, 1974; Mauquoy & Van Geel, 2007). En el caso de *D. rotundifolia*, la testa de la semilla puede aparecer suelta o unida al resto de la semilla; por lo tanto, las semillas de *D. rotundifolia* mostraron dos aspectos diferentes, en términos de tamaño y forma (Fig. 4.36, 4.37). En algunos casos cambios en la forma de las semillas, producidos por procesos de degradación, hacen que semillas de diferentes especies tengan apariencias similares. Es el caso de *N. ossifragum* cuyas semillas se observaron siempre sin sus apéndices característicos, por lo que eran de aspecto similar a las semillas de *D. rotundifolia*, cuando conservaban la testa. Otras semillas que pueden confundirse entre sí, si están degradadas son las de *D. intermedia* y *D. cantabrica* (fig. 4.31 4.37) Si están en buen estado de conservación pueden ser identificadas en base a los elementos de su relieve externo, ambas con una ornamentación de la testa formada por células baculiformes, pero de distinto tamaño y forma.

En base a los resultados obtenidos se puede constatar que, a grandes rasgos, la paleoflora de las turberas ombrotáficas del norte de la península Ibérica presenta especies en común con turberas semejantes de otros países europeos, pero también otras específicas que la hacen diferente, como es el caso de *C. durieui* y *A. curtisii*. También presentan un menor contenido en *Sphagnum* y una gran cantidad de restos de tipo graminoide, principalmente pertenecientes a las familias Cyperaceae y Poaceae.

Las identificaciones de material subfósil pueden hacerse usando métodos similares a los empleados en la identificación de material moderno (incluso usando las mismas claves), es importante saber cómo los procesos de descomposición afectan a las distintas estructuras de las diferentes especies, para establecer qué caracteres conservados en muestras fosilizadas pueden ser más valiosos en la identificación de taxones. Por ejemplo, el caso comentado

anteriormente sobre la posible confusión de semillas de *Drosera* con las de otras especies (dicha confusión en material actual sería prácticamente imposible); o el caso de *R. lanuginosum* cuyas hojas alargadas tienen un ápice hialino, largo, decurrente y fuertemente papiloso (uno de los caracteres más distintivos de esta especie), pero que en las muestras fosilizadas a menudo se pierde o degrada por completo, por lo que la forma de las células de los filidios es más útil para identificar la especie que la del ápice.

En este trabajo hemos prestado especial atención a los criterios y métodos que facilitan la identificación de macrofósiles vegetales en turba, ya que la identificación constituye uno de los pilares para el conocimiento de la evolución de la paleoflora en el tiempo. En general, hay una falta de información exhaustiva sobre los diferentes estados de descomposición observados en los restos identificados en muchos estudios de paleofloras. Y la importancia de este trabajo es que aporta información útil para futuros estudios de identificaciones y facilitar el trabajo de identificación a investigadores sin formación en botánica y para así aumentar el conocimiento sobre la paleoflora de turberas en la Península Ibérica y el resto de Europa.



5 Reconstrucción paleoambiental de los últimos 8.000 años de la turbera de cobertor de Zalama (Sierra de Ordunte, País Vasco)

5.1 INTRODUCCIÓN

Hasta la segunda mitad del siglo XX la turbera de Zalama era desconocida en el mundo científico. Los primeros estudios que se publicaron sobre la misma fueron los de Aseginolaza *et al.* (1984), Onaindía & Navarro (1985/86) y Onaindía, (1986) sobre su cubierta vegetal donde, entre otros valores de esta turbera, se destaca la única población de *Eriophorum vaginatum* L. existente en la Comunidad Autónoma del País Vasco. Posteriormente Heras (1990) realizó un estudio sobre los briófitos de las tres turberas ubicadas entre el puerto de Los Tornos y la cumbre del Zalama, en el que por primera vez que se diferencia la turbera de Zalama como depósito de turba, de otros ecosistemas higroturbosos. En 1997 el espacio de Montes de Ordunte fue propuesto por el Gobierno Vasco como Lugar de Importancia Comunitaria (LIC) de la Red Natura 2000 incluyendo la turbera de cobertor de Zalama y desde entonces esta turbera ha sido objeto de una serie de medidas de recuperación y conservación (Aguirre *et al.*, 2018; Heras & Infante, 2018). En la última década se han realizado los primeros estudios paleoambientales a partir del estudio de muestras de turba (Souto *et al.*, 2014; Pérez-Díaz *et al.*, 2016; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2018).

Aunque en la actualidad gran parte de la turbera está fuertemente alterada y erosionada por causas antrópicas (principalmente fuego y pastoreo), todavía mantiene una parte central bien conservada, rodeada de diversos cuerpos de turba aislados y más o menos degradados (*haggs*). La turbera de Zalama está bajo un proyecto de restauración, iniciado en el 2008 con el cierre perimetral y posteriormente con la protección de los taludes alterados, represado de las zonas de escorrentía y plantación de *Eriophorum vaginatum* L. En la actualidad se han monitorizado las condiciones hidrológicas de la turbera y se ha cartografiado su topografía mediante laser (TLS) (Heras, 2002; Aguirre *et al.*, 2018).

En el noreste de la Península Ibérica, los escasos estudios paleoambientales publicados, se han llevado a cabo en sedimentos costeros y estuarios (paleoceanographic time-series) (Pena *et al.*, 2010; Mojtahid *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2014; Mary *et al.*, 2016) o lagos de montaña (Moreno *et al.*, 2011). Los realizados a partir de testigos de turba son mayoritariamente investigaciones palinológicas, que han permitido conocer un marco climático general del Holoceno y desarrollar aproximaciones sobre la evolución de la vegetación en la cornisa cantábrica (Mariscal, 1983, 1986, 1993; Peñalba, 1989; García-Antón *et al.*, 1989; Pérez-Obiol *et al.*, 2016).

El principal objetivo de este capítulo es conocer la evolución paleoambiental de la turbera de Zalama, -la turbera de cobertor más meridional de Europa conocida-, desde el Holoceno Temprano hasta la actualidad. Para ello se presenta un análisis de diferentes componentes de la turba (macrofósiles vegetales, hongos, carbones) y de características de la

misma (grado de humificación, características físico-químicas. Estos análisis son complementarios e independientes, además de reconocido valor como indicadores paleambientales, por lo que son idóneos también para determinar las posibles relaciones de los cambios observados a escala local con otros a escala regional y global.

5.2. MATERIAL Y MÉTODOS

5.2.1. Área de estudio

La turbera de Zalama (ZAL, 43°08'06,16"N - 3°24'51,9"W) es una turbera de cobertor (blanket bog) y dentro de estas corresponde al tipo de espolón (Spur bog); localizada en los Montes de Ordunte, en la provincia de Vizcaya (muy cerca de su límite con Burgos), a una altitud de 1330 m s.n.m. y a un centenar de metros al este de la cumbre del Zalama (1341 m s.n.m.) (fig. 5.1). La litología dominante está formada por areniscas de cuarzo fuertemente fragmentadas e imbricadas por la actividad periglaciaria (fig. 5.2).

Las estaciones meteorológicas más cercanas registran condiciones húmedas y frescas, con una precipitación media anual de 1250 mm en alrededor de 180 días lluviosos, sin sequía estival y temperatura media anual de 8 °C (Euskalmet, 2011). También es importante destacar la frecuente presencia de niebla en los picos cercanos incluso en verano, debido a la barrera orográfica que las montañas de Ordunte ofrecen al aire húmedo del Golfo de Vizcaya que reduce en gran medida la estacionalidad pluviométrica del área. (Pérez-Díaz *et al.*, 2016).

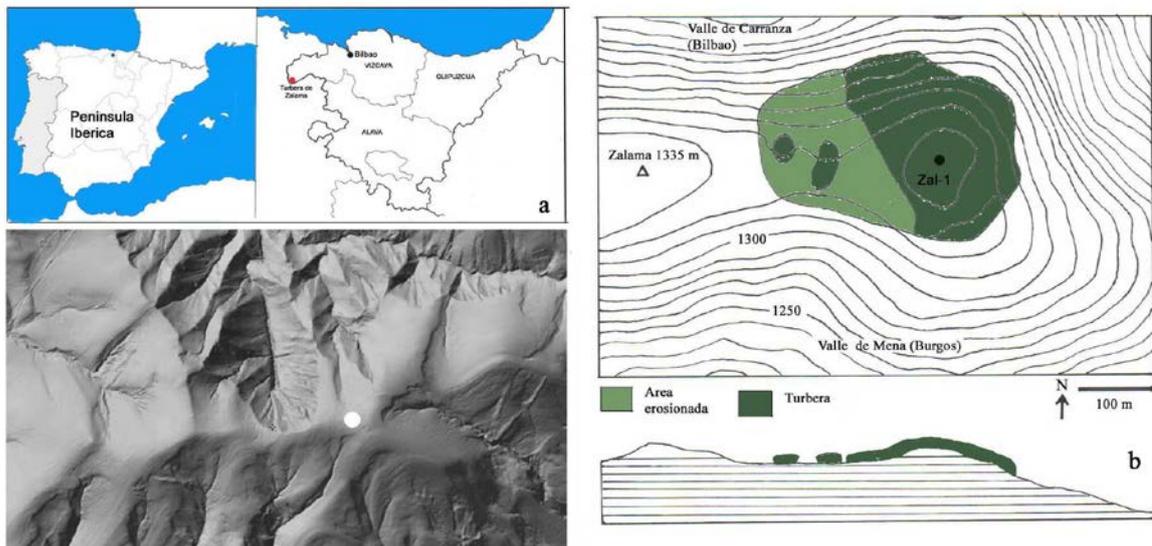


Figura 5.1. Mapa de la turbera de Zalama: a) Situación al norte de la Península Ibérica, b) topografía, área erosionada y posición del testigo ZAL-1.



Figura 5.2. Ortocuarцитas periglaciares imbricadas y vista general de la turbera de Zalama.

5.2.2. Flora y Vegetación

La vegetación muestra ciertas diferencias con respecto a las turberas gallegas. Según los trabajos de Onaindía & Navarro (1985/86), Heras (1990, 2002) y Heras & Infante (2004, 2018), consiste en un área central de matorral higrófilo constituido principalmente por comunidades pertenecientes a las asociaciones *Pleurozio-Ericetum tetralicis* Br.-Bl. & Tx. 1962 emend. Moore 1968 y *Ericetum tetralicis* (Allorge, 1922) Jonás, 1932, esta última de ambientes más secos (fig. 5.3). Las especies dominantes son *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Erica tetralix* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench., *Daboecia cantabrica* (Huds.) K. Koch., *Erica cinerea* L., *Potentilla erecta* (L.) Rauschel, *Narthecium ossifragum* (L.) Huds., *Drosera rotundifolia* L., *Galium saxatile* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Juncus effusus* L. Entre los musgos destacan *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw. y *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid.



Figura 5.3. Vista general de la turbera de Zalama: área central de matorral higrófilo.

En la zona periférica, formada por canales de drenaje y áreas hidromorfas (*laggs*), de carácter minerotrófico, se pueden diferenciar comunidades de cuatro asociaciones: *Hyperico-Potamogeton oblongui* (Allorge, 1921). Br.-Bl. & Tx. 1952, *Carici echinatae-Juncetum bulbosi* Br.-Bl. & Tx. 1952 y *Eleocharitetum multicaulis* (Allorge, 1922) Tx. 1937, en las zonas de drenaje, canales, pequeñas charcas, etc. y *Senecio-Juncetum acutiflori*. Br.-Bl. Tx. 1949 en los bordes más húmedos de las comunidades anteriores. En esta área periférica las especies más abundantes son *E. tetralix*, *C. vulgaris*, *J. squarrosus* L., *Juncus effusus*, L. *E. vaginatum*, *Eriophorum angustifolium* Honck, *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm. y *M. caerulea*. En el estrato muscinal destacan *Sphagnum cuspidatum* Hoffm., *Sphagnum tenellum* (Brid.) Brid., *Pleurozium schreberi* (Willd ex Brid.) Mitt., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Dicranum bonjeanii* De Not. y *Polytrichum commune* Hedw.

Según Heras & Infante (2018) la flora de la turbera de Zalama la componen 41 taxones, de los cuales 17 son briófitos (una hepática foliosa y 16 musgos, 3 de ellos del género *Sphagnum*) y 24 son plantas vasculares. Es de destacar la presencia en esta turbera de *E. vaginatum*, especie rara en España y que en la comunidad Autónoma Vasca solo parece crecer en la turbera de Zalama.

5.2.3. Toma de muestras

El testigo de turba fue tomado utilizando una sonda modelo Wardenaar de 10 cm x 10 cm x 100 cm, (Wardenaar, 1987) para los primeros 100 cm y una sonda modelo Rusa (tipo GYK, de 50 cm de longitud y 5 cm de diámetro) para el resto. El punto de extracción se localizó en el centro de la turbera, evitando las complicaciones debidas a cambios estructurales del borde (Tallis, 1994; Barber *et al.*, 1998). Se recogió muestra de turba hasta una profundidad de 232 cm (fig. 5.4). Los 30 cm superficiales del testigo fueron seccionados a intervalos de 1 cm, y el resto en muestras de 2 cm de espesor, manteniendo siempre la coherencia estratigráfica. También se tomaron dos muestras de la interfase turba-vegetación. Cada muestra fue subdividida en 4 submuestras. Una submuestra se mantuvo fresca a 4 °C, otra fue liofilizada, una tercera fue secada a 105 °C y la cuarta fue congelada a -10 °C. La segunda y tercera submuestras fueron molidas finamente en un mortero de ágata y almacenadas en un lugar fresco y oscuro.



Figura 5.4. Primer metro del testigo de Zalama obtenido mediante una sonda Wardenaar.

5.2.4. Análisis realizados

Para la extracción, identificación y cuantificación de macrofósiles vegetales y hongos, así como para los análisis de geoquímica elemental, de la tasa de crecimiento de la turbera, y para la obtención de los índices de humificación e hidroclimático se ha seguido la metodología descrita en material y métodos, común para este capítulo y el siguiente sobre la turbera de Borralleiras de Cal Grande. Sólo se han realizados algunas modificaciones en los análisis de geoquímica elemental y en la datación radiocarbónica. En esta turbera, como geoindicadores de la erosión del suelo, se determinaron las variaciones del contenido total de Al, Ti y V, en todo el perfil. Por otra parte, los patrones de desarrollo de la turbera se dataron por radiocarbono (^{14}C AMS) en ocho muestras de turba, en las que se eliminaron las raíces. Las dataciones se hicieron en el Ångström Laboratory, Div. Ion Physics, ^{14}C -lab (Uppsala) y en el Centro Nacional de Aceleradores de Sevilla. Los datos se calibraron usando el programa CALIB 7.1 utilizando la curva IntCal13 (Reimer *et al.*, 2013). El modelo edad/profundidad fue establecido aplicando el software CLAM 2.2 (Blaauw, 2010). Los detalles sobre el modelo de edad (fig. 5.5) de la turbera de Zalama se pueden consultar en Pérez-Díaz *et al.* (2016). Todas las edades se expresan en años calibrados antes del presente (a cal. AP). La edad de la base del testigo representa 8000 años de acumulación de turba.

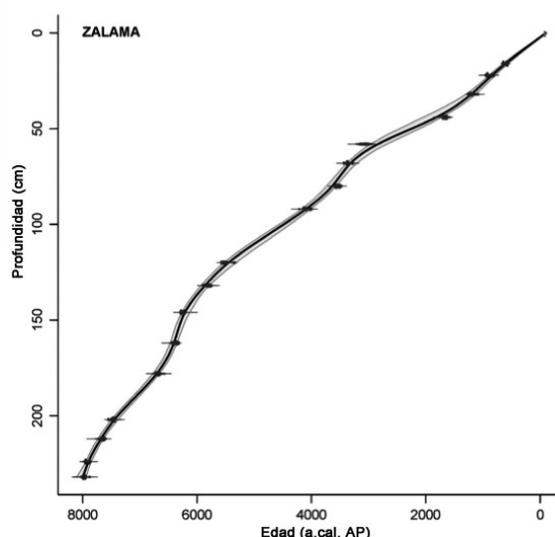


Figura 5.5. Modelo de edad-profundidad de la turbera de Zalama (Pérez-Díaz *et al.*, 2016)

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Morfoestratigrafía y caracterización físico-química

En el perfil de Zalama es posible diferenciar cambios estratigráficos significativos (fig. 5.6), los primeros 32 cm son de turba entre marrón y rojiza de tipo fibrico, con un bajo grado de descomposición y valores de von Post de H1 a H4. Los siguientes 54 cm son de turba marrón oscura a grisácea (H5-7) de características sápricas. En la base de este nivel se distinguen fragmentos de carbones. Entre 86 y 112 cm de profundidad la turba está menos descompuesta (H4 -5) dando lugar a turbas marrones fibrico-hémicas. Una nueva fase de

mayor degradación de la turba se identifica entre 112 y 120 cm, con turba marrón oscura (H6-7) de tipo sáprica, y que contiene en su base abundantes fragmentos de madera. Los siguientes 40 cm son de una turba rojiza muy fibrosa (H2) rica en restos de *Sphagnum*. Entre este nivel estratigráfico y los 72 cm restantes existe un cambio muy intenso con turbas negras muy descompuestas (H8-9) de características sápricas y contenido creciente de arenas muy finas de cuarzo.

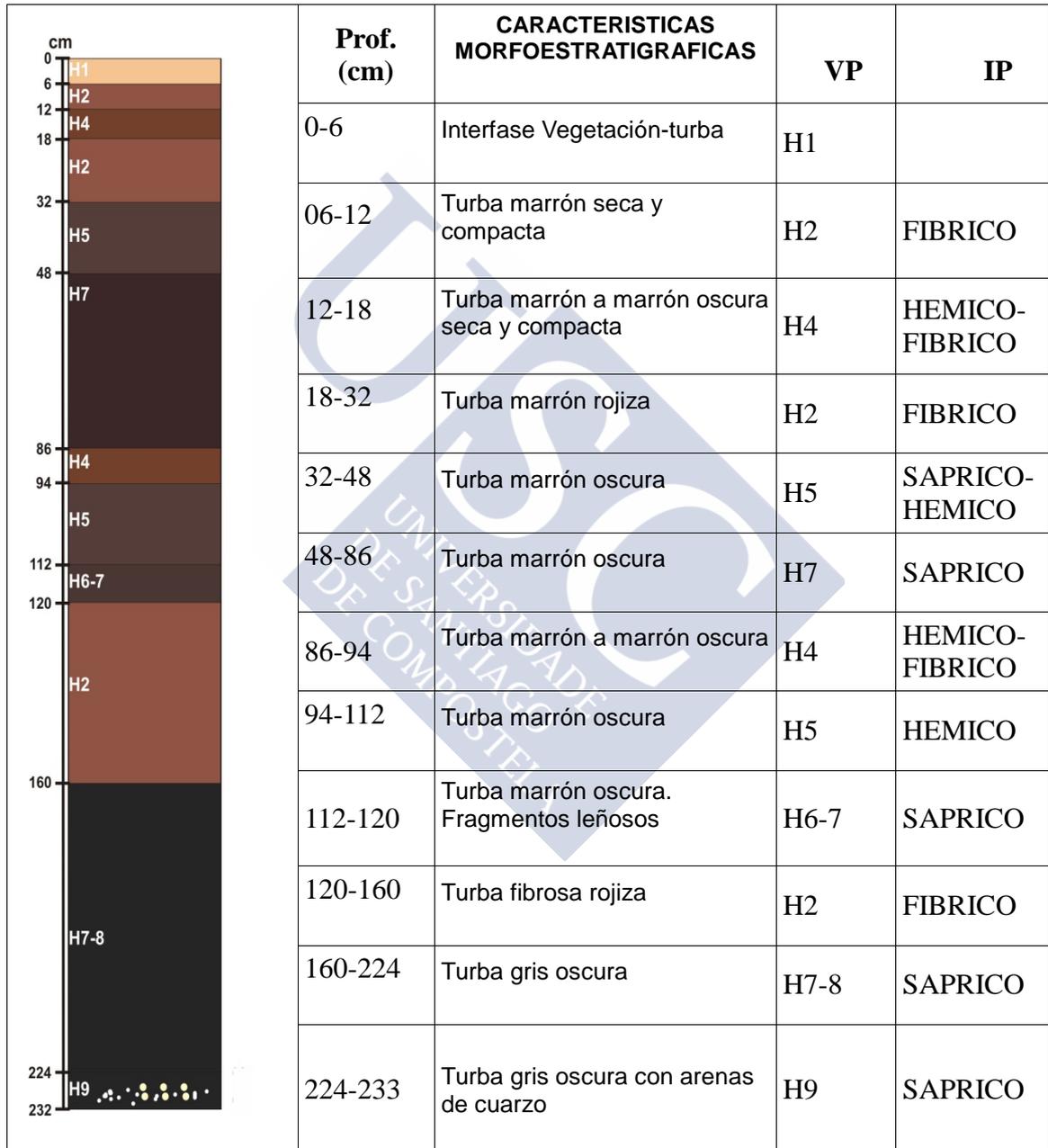


Figura 5.6. Morfoestratigrafía del perfil de turba de Zalama. VP, escala de von Post (von Post, 1937); IP, Índice pirofosfato sódico (Lynn et al., 1974; Soil Survey, Staff, 1975).

El contenido total de carbono (Ct) oscila entre 29,8 y 56,1 %. El enriquecimiento en C en el perfil de la turbera (fig. 5.7) está más acelerado en los 30 cm superficiales, coincidiendo con el límite entre el acrotelmo (48,3 %) y el catotelmo (53,6 %).

La densidad de la turba (fig. 5.7, 5.8) varió entre 0,12 y 0,34 g cm⁻³ con valores medios más elevados en el acrotelmo que en el catotelmo. Esta distribución también se puede observar en el contenido en cenizas con valores medios de 7,8 % en el acrotelmo frente al 3,6 % en el catotelmo. En este último, si se eliminara del cálculo la fase minerotrófica de la turbera, que aporta hasta un 42 % de cenizas, la diferencia entre las dos capas funcionales de la turbera sería todavía más nítida.

El valor medio de la relación molar Ca/Mg es claramente inferior a 1,0 en el catotelmo, y supera la unidad en el acrotelmo (fig. 5.7).

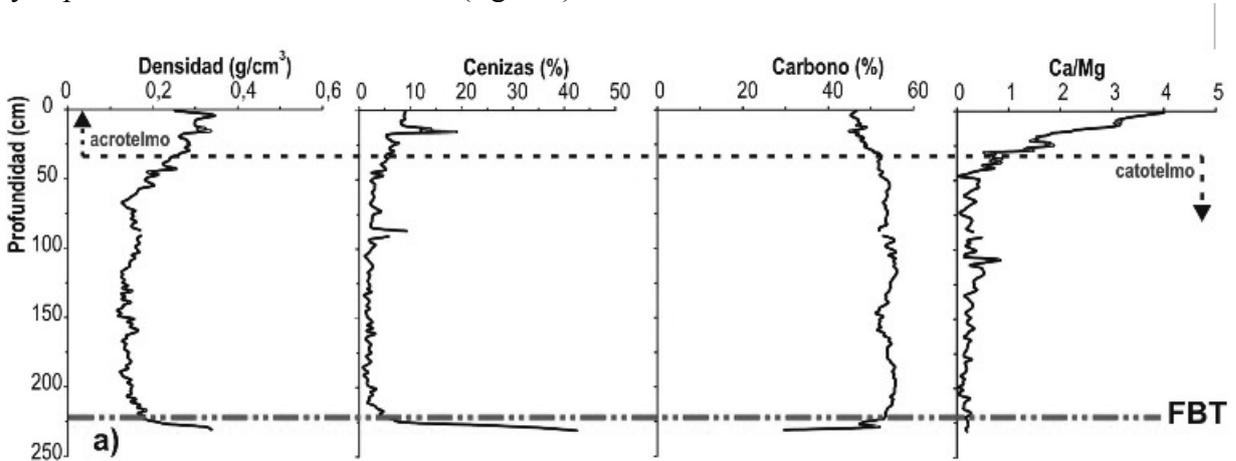


Figura 5.7. Evolución de las propiedades físico-químicas en profundidad. Densidad del suelo (Ds), contenido total de carbono (Ct), relación molar Ca:Mg totales. FBT: límite entre las fases ombrotrofica y minerotrofica.

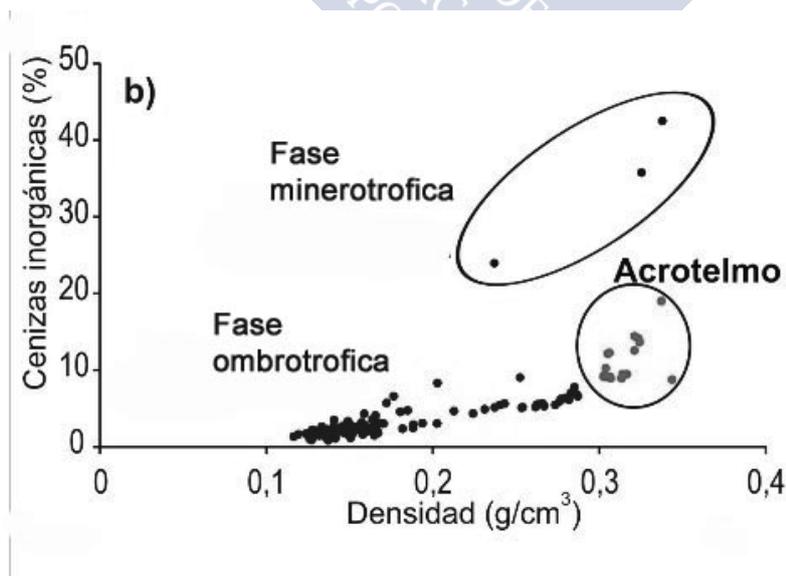


Figura 5.8. Relación entre la densidad de la turba y el contenido en materia mineral para las distintas fases evolutivas de la turbera de Zalama.

5.3.2. Acumulación de elementos litogénicos

El contenido medio de Al (0,26 %), de Ti (39.0 mg kg⁻¹) y de V (2,30 mg kg⁻¹) muestra una elevada desviación estándar (0,24 %; 31,5 mg kg⁻¹; 1,97 mg kg⁻¹ respectivamente) derivada del alto contenido en componentes inorgánicos de la fase inicial basal de la turbera (fig. 5.9). Cuando se aplica la prueba de Kruskal-Wallis, procedimiento no paramétrico para varias muestras independientes, tomando como variable de agrupación el modelo diplotélmico de la turbera, los resultados muestran diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre el acrotelmo, el catotelmo y el nivel basal para su contenido en elementos litogénicos.

Las concentraciones de Al, Ti y V mostraron una correlación positiva altamente significativa entre los tres elementos ($r = 0,949-0,802$; $p < 0,0001$) y negativa con la LOI ($r = 0,685-0,615$; $p < 0,0001$; $N = 131$) sugiriendo un proceso de acumulación común.

A excepción de la parte basal de la turbera, se observa una tendencia general de incremento en la acumulación de litogénicos hacia la superficie, pero, sobreimpuesto a esta tendencia se identifican períodos discretos con un incremento brusco de la concentración de Al, Ti y V (fig. 5.9).

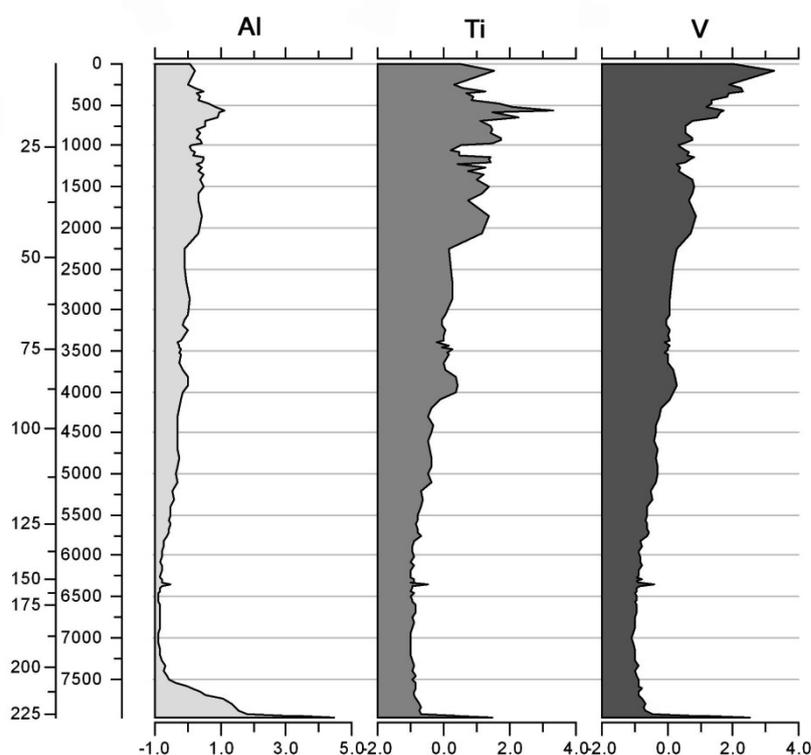


Figura 5.9. Puntuaciones Z de la distribución de Aluminio (Al), Titanio (Ti) y Vanadio (V) en la turbera de Zalama.

5.3.3. Determinación del grado de humificación de la turba.

Los resultados del análisis de humificación de la turba de Zalama se presentan en la figura 5.10 como porcentaje de luz transmitida, corregido para el contenido de cenizas

inorgánicas, y expresado como una media móvil de 3 puntos (T_c) para suavizar las fluctuaciones de frecuencia corta, destacando las tendencias de períodos más largos.

La fuerte disminución de T_c entre los 35 cm superiores y el resto del perfil probablemente indica, de acuerdo con otros investigadores (Ellis & Tallis, 2000, Sillasoo *et al.*, 2007), la transición entre acrotelmo y catotelmo.

Después de los 35 cm superiores la T_c muestra un patrón aparente de fluctuaciones, con una disminución gradual y suave al aumentar la profundidad. Los datos brutos de T_c mostraron una correlación negativa significativa (r^2 : -0,804; $p < 0,01$) con el C orgánico total y positivo (r^2 : 0,470; $p < 0,01$) con N orgánico total, indicando que estos valores de la humificación contienen una señal de la edad de la turba, que durante el envejecimiento va acumulando compuestos recalcitrantes.

Subyacente a este patrón basal se detectan otros cambios en la humificación no explicados por la edad de la turba. El índice de humificación (IHu) (fig.5.15), se obtiene eliminando esta señal basal de la edad de la T_c (fig. 5.10) (véase cap 3, apartado 3.7).

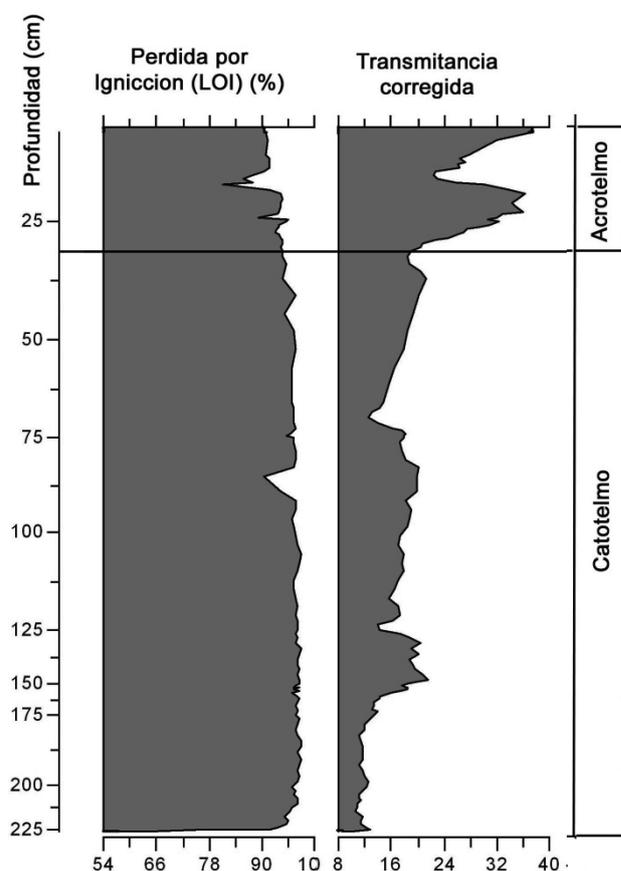


Figura 5.10. Pérdida por ignición (LOI, Loss on Ignition) y Transmitancia corregida del testigo de Zalama. Situación del límite entre acrotelmo y catotelmo.

5.3.4. Macrofósiles vegetales y hongos

Se han identificado macrofósiles pertenecientes a dieciocho taxones vegetales, quince de ellos a nivel de especie y tres a nivel de género o sección (Tabla 5.2). Todos los taxones identificados son también importantes componentes de la flora actual de esta turbera.

Como suele ser habitual en la turba, los restos más abundantes corresponden a raíces que no han podido ser asignadas a ninguna especie concreta, dada la ausencia de caracteres distintivos en las mismas. En la Tabla 5.2 se muestran los distintos tipos de macrofósiles estudiados, así como sus frecuencias y abundancias relativas en el conjunto del perfil de la turbera. Los restos de madera de Ericaceae, que pueden corresponder tanto a tallos como a raíces, son el segundo tipo de macrofósil más frecuente y abundante. Es evidente que proceden de *C. vulgaris* y *E. tetralix*, aunque no ha sido posible una diferenciación certera entre la madera fosilizada de estas dos especies.

Destacan por su frecuencia y abundancia (Tabla 5.2) los macrofósiles de *M. caerulea*, aunque, con una presencia discontinua a lo largo de todo el perfil, ya que tiene destacadas ausencias a determinadas profundidades, principalmente en las partes central y superficial del testigo. *J. squarrosus* y *C. vulgaris* presentan también abundancias con marcadas oscilaciones a lo largo del perfil. *J. squarrosus* es especialmente abundante en las capas más profundas del testigo, mientras que *C. vulgaris* presenta sus niveles máximos cuando desaparece *J. squarrosus* en las muestras más profundas y en las capas más superficiales. Otra especie bien representada en el registro fósil es *E. tetralix*, observada de forma casi continua en las muestras de los 110 cm superiores.

Los restos de rizomas, bases de hojas y aquenios que hemos podido identificar como pertenecientes al género *Eriophorum*, aparecen de forma abundante sólo entre 120 y 150 cm de profundidad. Debido al estado de conservación y a la ausencia de caracteres distintivos, a nivel específico, no hemos podido determinar con certeza a que especie pertenecen. Probablemente a una o a las dos especies que forman parte de la flora actual de esta turbera, *E. vaginatum* y *E. angustifolium*.

Destaca en esta turbera la escasez de musgos, de los cuales los macrofósiles más abundantes son los de *S.* sect. *Acutifolia*, prácticamente restringidos a las muestras correspondientes al tramo de 120 a 150 cm de profundidad.

Turbera de Zalama

Tabla 5.2. Macrofósiles vegetales identificados. Frecuencia relativa: nº de muestras en las que está presente/ nº total de muestras del perfil estudiadas. Abundancia relativa: nº de macrofósiles de ese taxón/ nº total de macrofósiles.

Taxon	Tipo de Macrofósiles	Frecuencia relativa %	Abundancia relativa %
Ericaceae	madera	83,3	40,1
	hojas, frutos y semi-		
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	llas	50	13,3
<i>Erica tetralix</i> L.	hojas y semillas	25,4	2,5
<i>Eriophorum</i> sp.	rizomas y aquenios	37,7	3,8
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	rizomas y cariopsis	55,4	15,3
<i>Juncus squarrosus</i> L.	semillas	52,3	8,2
<i>Daboecia cantabrica</i> (Huds.) K. Koch	semillas	1,6	0,02
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	hojas y semillas	9,4	0,2
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	semillas	3,1	0,03
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Huds.	semillas	1,6	0,02
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	semillas	0,8	0,01
<i>Carex</i> sp.	aquenios	1,6	0,02
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i>	filidios y cápsulas	17,2	7,7
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr	filidios	3,9	0,5
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske.	filidios	5,5	0,6
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	filidios	6,2	2,1
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	filidios	1,6	0,1
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw. s.l.	filidios	7	4,1
<i>Polytrichum</i> sp.	filidios	7	1,3

Con respecto a los hongos, hemos identificado esclerocios de *Cenococcum geophilum* Fr. con forma de pequeñas esferas de tamaño entre 0,2-0,5 y 1-4 mm de diámetro, de color negro con una superficie brillante y lisa; los más pequeños, esféricos y los más grandes de forma levemente irregular. Presentan al microscopio electrónico una corteza diferenciada y una médula con organización pseudoparenquimática (fig. 5.11). La mayoría aparecen carbonizados, por lo que en general fueron estudiados al mismo tiempo que las partículas de carbón.

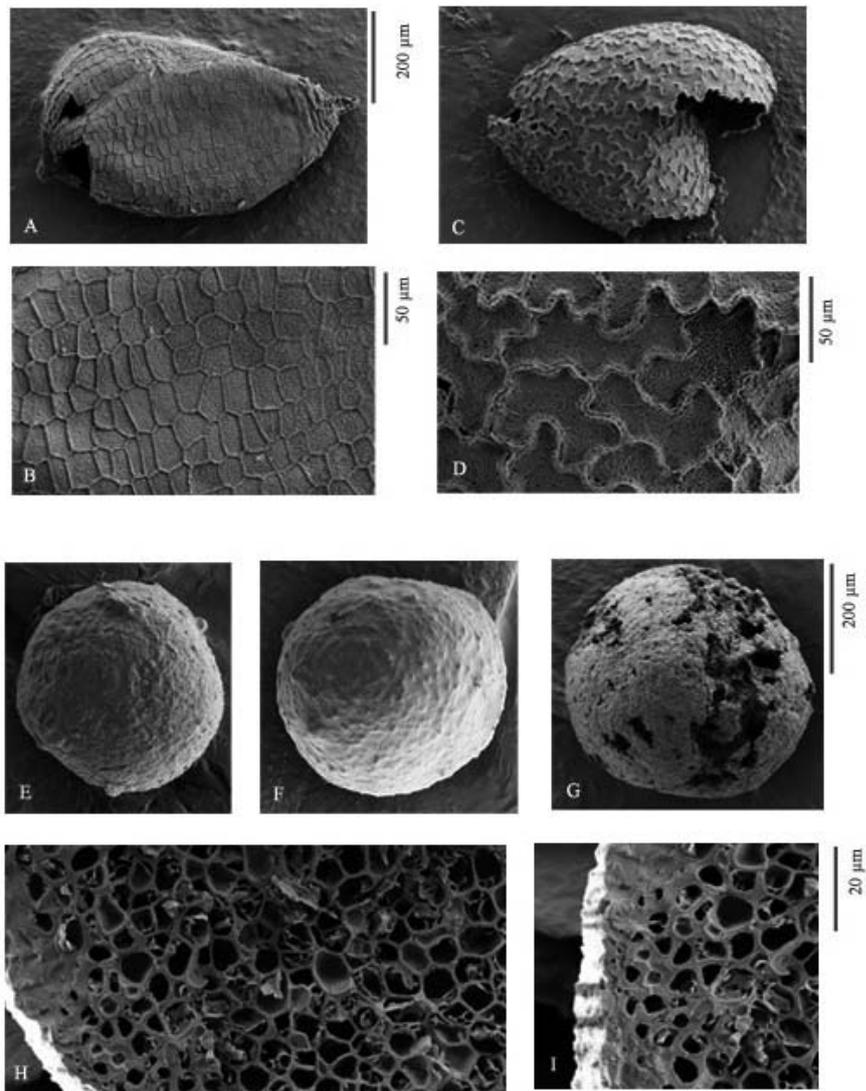


Figura 5.11. Fotografías de diferentes macrofósiles identificados (microscopía electrónica de barrido, SEM) *Juncus squarrosus* A) semilla, B) detalle de la testa; *Erica tetralix* C) semilla, D) detalle de la testa; *Cenococcum geophilum* E, F) esclerocio, G) esclerocio parcialmente carbonizado, H, I) sección de esclerocio: detalle de corteza y médula.

En las figuras 5.12, 5.13 y 5.14 se representan los principales componentes de la turba en %, así como los distintos recuentos de las especies identificadas en las 131 muestras estudiadas del perfil de la turbera de Zalama.

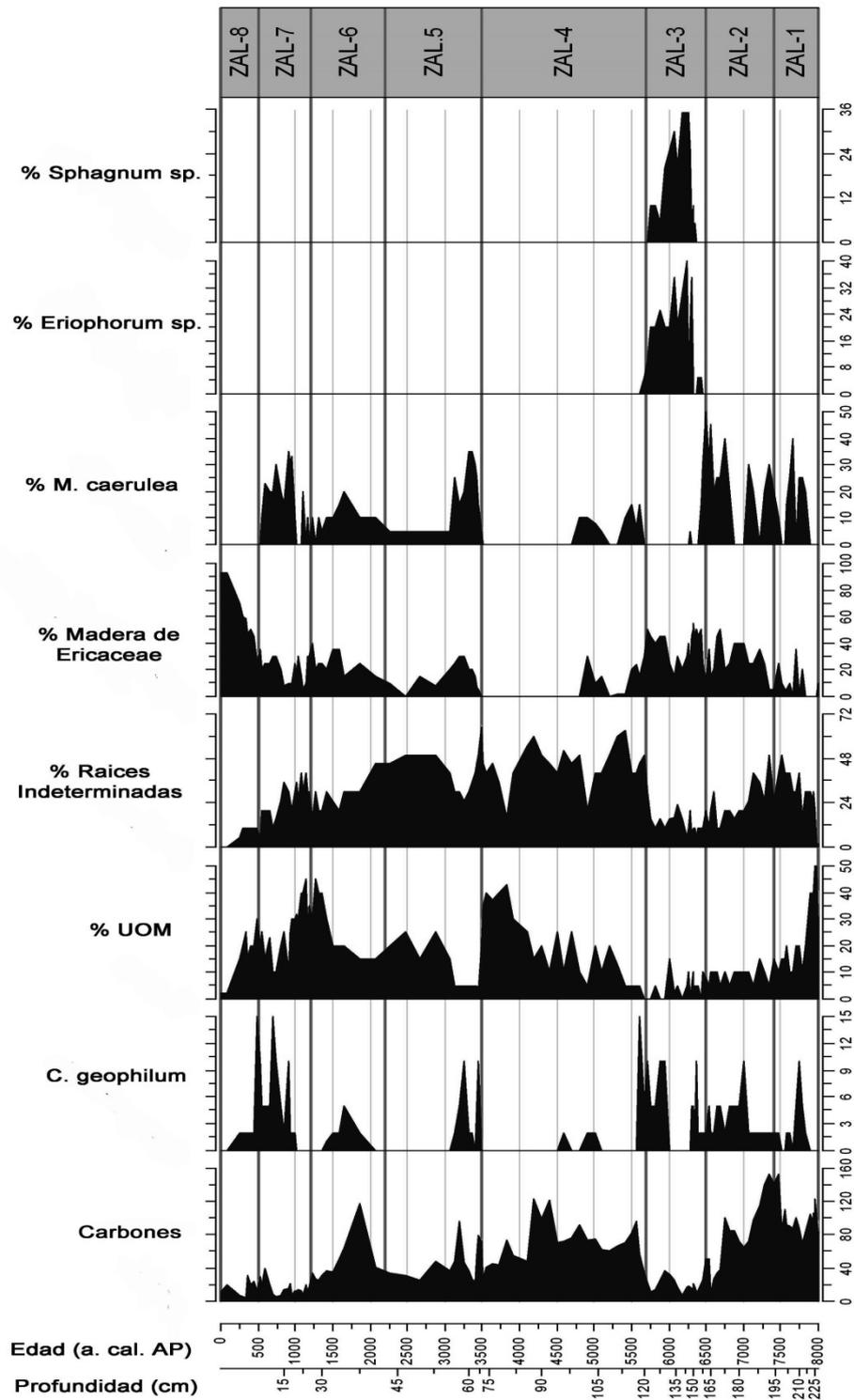


Figura 5.12. Diagrama del perfil de Zalama: contenido en carbonos, esclerocios de *Cecococcum geophilum*, UOM (materia orgánica no identificada) y componentes principales de la turba en %. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

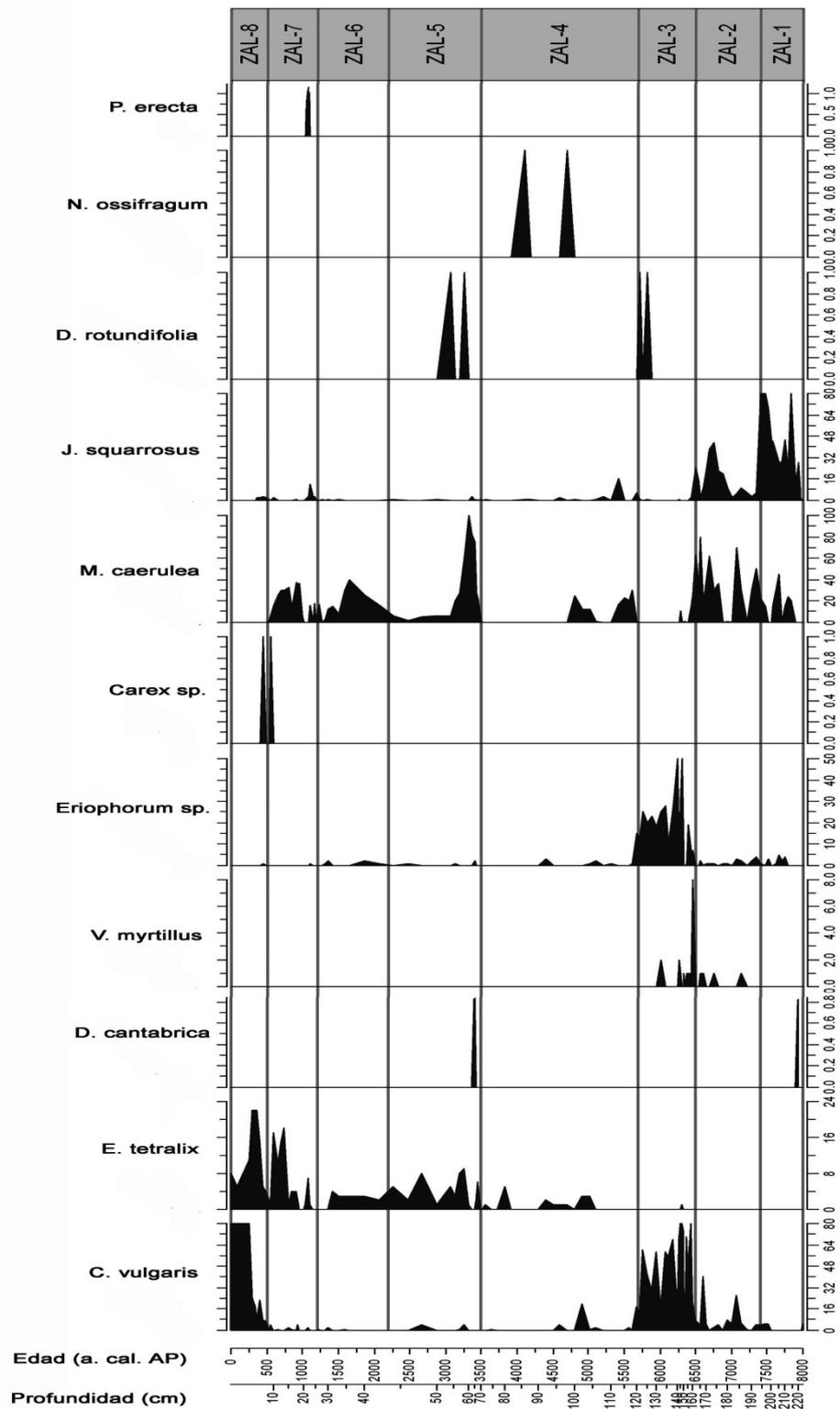


Figura 5.13. Diagrama del perfil de Zalama: especies de microfósiles de plantas vasculares identificadas. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

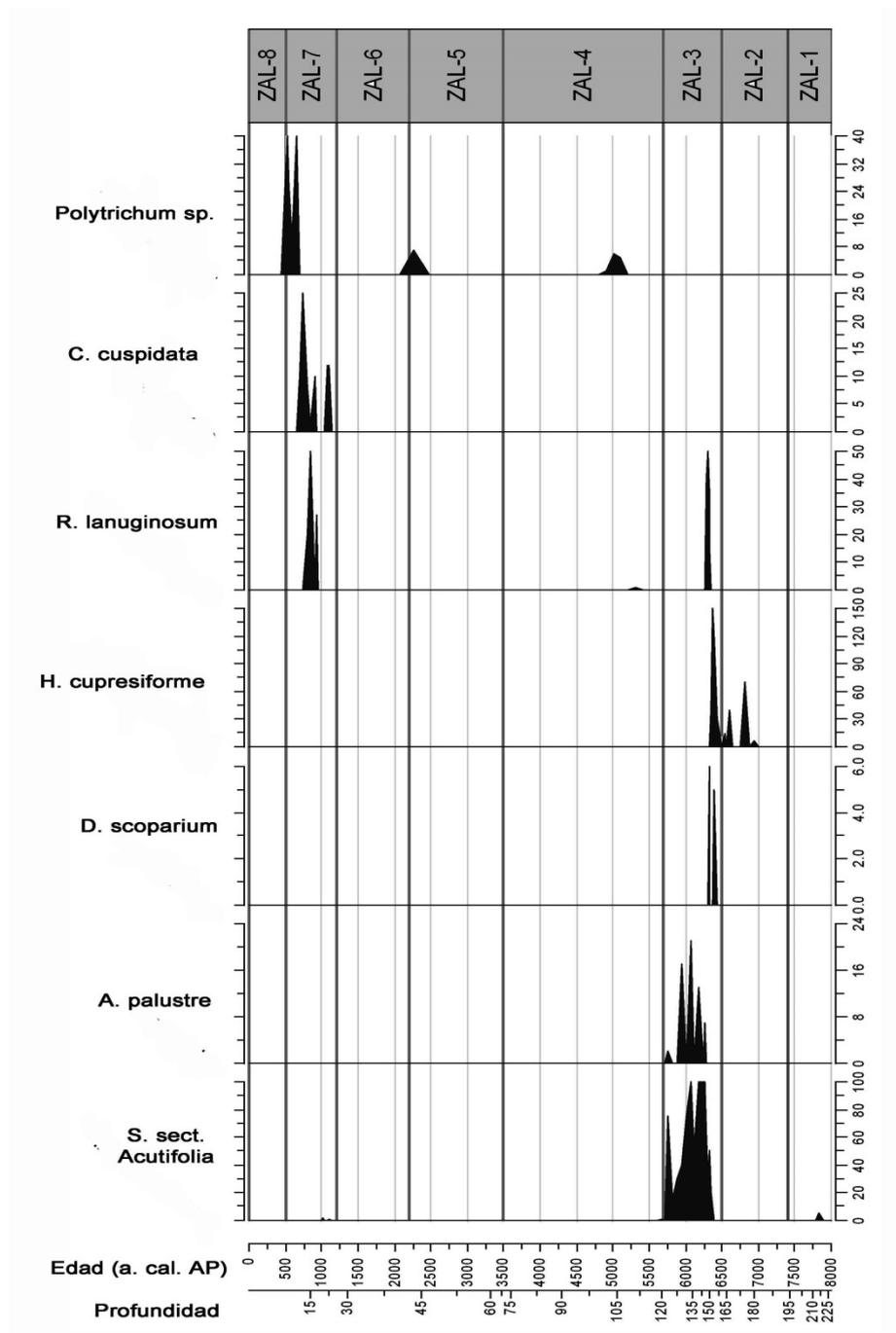


Figura 5.14. Diagrama del perfil de Zalama: briófitos identificados. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

5.3.5. Índice hidroclimático (IH)

Los valores asignados a las especies y géneros de macrofósiles vegetales, de acuerdo con sus preferencias hidrológicas en turberas se muestran en la Tabla 5.3 dando valores de 1 (especies con preferencia por los ambientes más húmedos) a 5 (especies con preferencia por ambientes más secos) (véase cap. 1: 1.1.5.3 y cap. 3: 3.4). En la figura 5.15 se expone la evolución del índice hidroclimático a lo largo del perfil, los valores negativos indican mayores niveles de humedad de la turbera y viceversa. Destacan las capas superficiales como las más secas, y las fases más húmedas se sitúan entre 130-150 cm y en la base del perfil. Entre 77 y 97 cm aparece un período más seco, según el índice IH y caracterizado por la escasez de macrorestos vegetales.

Tabla 5.3. Valores asignados a los taxones de los macrofósiles vegetales identificados, de acuerdo con sus preferencias hidrológicas. * valores modificados con respecto a los asignados para turberas británicas (Dupont, 1986). ** valores nuevos para esta turbera.

Taxon	Valor
<i>Drosera rotundifolia</i>	1**
<i>Narthecium ossifragum</i>	1**
<i>Eriophorum</i> sp.	2*
<i>Aulacomnium palustre</i> var. <i>palustre</i>	2**
<i>Calliergonella cuspidata</i>	2**
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	2*
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i>	2*
<i>Molinia caerulea</i>	3**
<i>Juncus squarrosus</i>	3**
<i>Carex</i> sp.	3**
<i>Erica tetralix</i>	4*
<i>Calluna vulgaris</i>	5*
<i>Daboecia cantabrica</i>	5**
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5**
<i>Potentilla erecta</i>	5**
<i>Dicranum scoparium</i>	5**
<i>Hypnum cupressiforme</i>	5**
<i>Polytrichum</i> sp.	5**

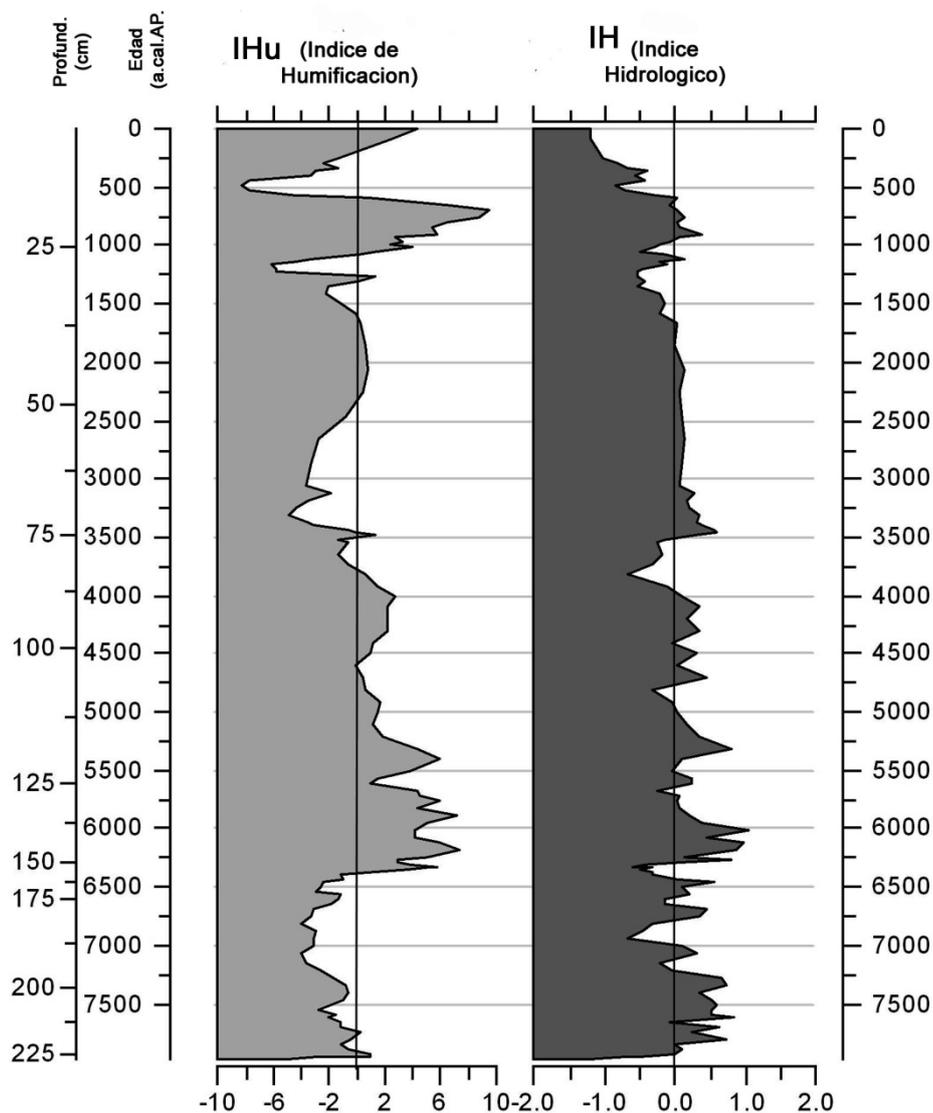


Figura 5.15. Índice de Humificación e Índice Hidroclimático normalizado.

5.3.6. Tasa de crecimiento vertical de la turbera (TCV)

La tasa media de crecimiento vertical es de $0,047 \text{ cm a}^{-1}$, lo que concuerda con el intervalo de $0,047\text{-}0,036 \text{ cm a}^{-1}$ determinado en otras turberas ombrotóficas ibéricas (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017) y con el valor ($0,05 \text{ cm a}^{-1}$) establecido a escala global (Gorham, 1991). Se han eliminado del cálculo los datos correspondientes a la capa óxica activa o acrotelmo (Turunen *et al.*, 2004).

Aunque se observa un desarrollo continuo en los últimos 8000 años, las tasas de acumulación de la turbera de Zalama muestran que la intensidad de este desarrollo fue variable (fig. 5.16). Se observan varias épocas (entre 7000-6250 a.cal AP.; 5750 a. cal AP.; o 3750-3250 a. cal AP.), donde la tasa media de crecimiento de la turbera aumenta considerablemente.

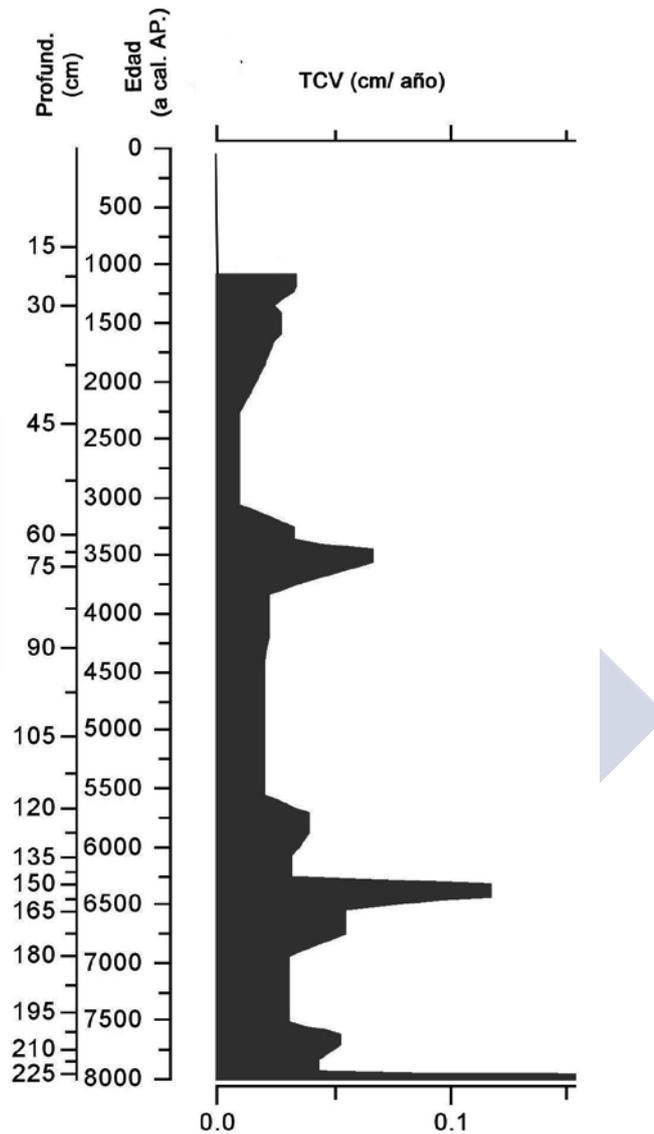


Figura 5.16. Tasas de crecimiento vertical (TCV) de la turbera (cm a⁻¹). Se ha eliminado la parte superficial del acrotelmo.

5.3.7. Correlaciones entre macrofósiles e índice de humificación

Se han observado correlaciones significativas entre macrofósiles e índice de humificación, así como entre los macrofósiles entre sí (Tabla 5.4). El índice de humificación aparece significativamente correlacionado con plantas vasculares como *C. vulgaris* y *M.*

turba, lo que facilitó la interpretación de las características ambientales en que se desarrolló esta turbera.

A continuación se describen las 8 zonas que hemos diferenciado a lo largo del perfil:

ZAL-1 (8000-7400 a cal. AP), (230-194 cm): Corresponde a los 8 cm basales, con turba de color gris negruzco con abundantes arenas de cuarzo, con una datación basal de 7973 a cal. AP. En esta zona el índice de humificación (IHu) y el índice hidroclimático (IH) indican un período inicialmente húmedo. La composición de macrofósiles vegetales en esta zona basal está dominada principalmente por semillas de *J. squarrosus*, y posteriormente por *M. caerulea* y algunos restos de *Eriophorum* sp. (taxones de ambientes al menos temporalmente encharcados) (fig. 5 17). Los datos geoquímicos (fig. 5.7 y 5.8) indican a 210 cm (7700 a cal. AP) la transición de turbera minerotrófica a ombrotrófica (FBT).

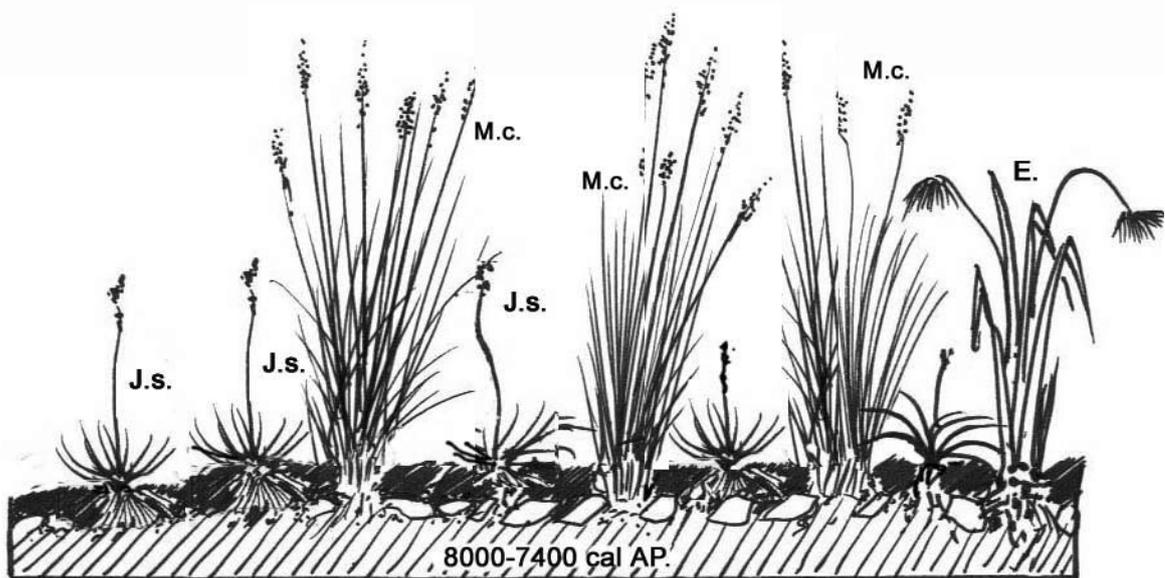


Figura 5.17. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-1: *J. squarrosus* (J.s.), *M. caerulea* (M.c.), *Eriophorum* sp (E.).

ZAL-2 (7400-6400 a cal. AP), (194-155 cm): Turba de color gris oscuro. Los IHu y IH muestran fluctuaciones, de episodios ligeramente húmedos y ligeramente secos. Las semillas de *J. squarrosus*, muy abundantes en la base del perfil, van disminuyendo hasta desaparecer hacia el final del período. Los restos de *M. caerulea* aparecen en este periodo junto con algún resto de *C. vulgaris*, *Eriophorum* sp, *V. myrtillus* e *H. cupressiforme* (fig. 5 18). Variaciones en las abundancias de estas especies son significativas en esta zona, lo que explica las oscilaciones del IH.

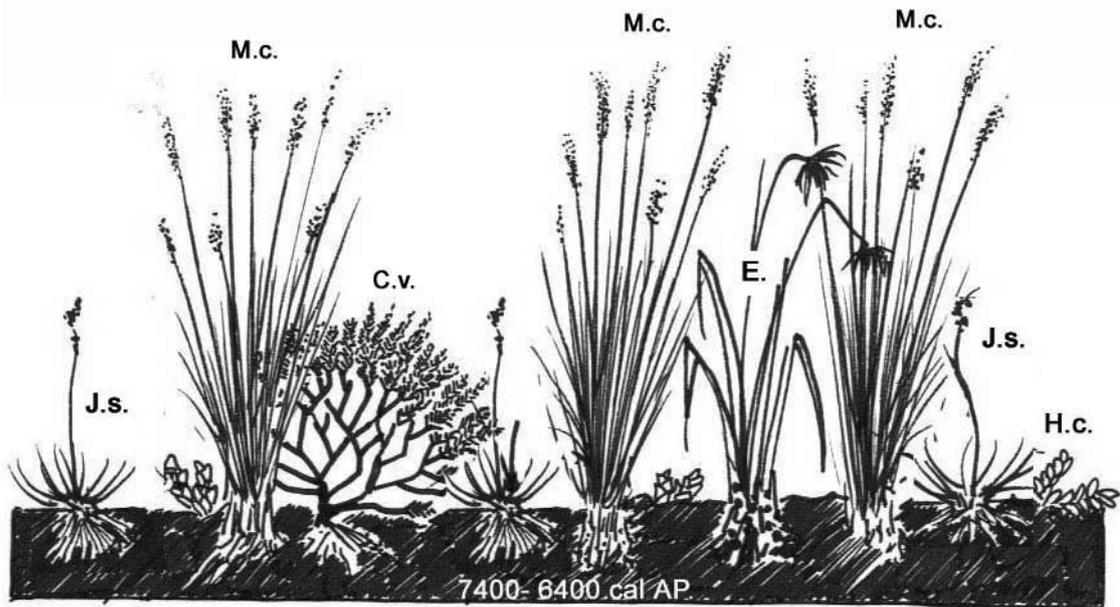


Figura 5.18. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-2: *J. squarrosus* (J.s.), *M. caeruleum* (M.c.), *Eriophorum* sp (E.), *H. cupressiforme* (H.c.), *C. vulgaris* (C.v.).

ZAL-3 (6400-5250 a cal. AP), (155-110 cm): Zona de turba rojiza muy fibrosa. Aumentan los índices IHu y IH, indicando ambas condiciones más húmedas que en el período anterior. Esta zona es la que presenta menos carbones y más macrorrestos vegetales, destacado los musgos *S. sect. Acutifolia*, *H. cupressiforme* y *A. palustre*, junto a *C. vulgaris*, *Eriophorum* sp., *D. rotundifolia* y *V. myrtillus*. Al final del período los restos de *S. sect. Acutifolia*, *C. vulgaris*, *Eriophorum* sp. y *A. palustre* comienzan a disminuir; desaparecen *V. myrtillus* e *H. cupressiforme* y aparecen esclerocios de *C. geophilum* (fig. 5.19).

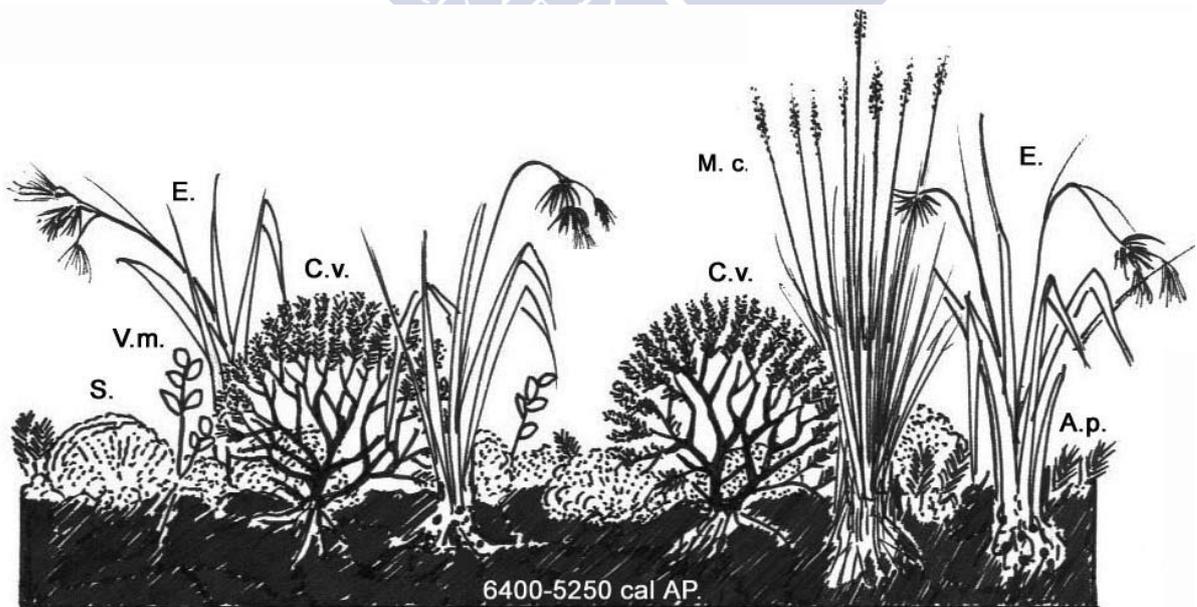


Figura 5.19. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-3: *M. caeruleum* (M.c.), *Eriophorum* sp (E.), *V. myrtillus* (V.m.), *C. vulgaris* (C.v.), *S. sect. Acutifolia* (S.), *A. palustre* (A.p.).

ZAL-4 (5250-3500 a cal. AP), (110-65 cm): Turba rojiza en la parte inferior que pasa a marrón oscura en la parte superior. El IHu se mantiene casi constante durante todo este período indicando tendencia a ligera humedad ambiental. La tendencia general de IH es también de condiciones húmedas, aunque con algunos episodios algo más secos. Las fluctuaciones de IH están relacionadas con la escasez o incluso ausencia de macrorrestos identificables en algunas muestras, en las que la turba estaba formada casi exclusivamente por UOM y raíces (77-97 cm).

Al inicio de este período (ca. 5000 a cal. AP) se observaron restos de *M. caerulea*, *C. vulgaris* y los primeros registros de *E. tetralix*. Sin embargo, lo más llamativo de esta zona es la ausencia de restos de madera y la elevada cantidad de carbones, lo que puede explicar la escasez de macrorrestos vegetales por procesos erosivos, asociados a incendios; dichos carbones aumentan bruscamente entre 4000 - 4500 a cal. AP. Puntualmente se han observado semillas de *N. ossifragum* que pueden representar episodios más húmedos (fig. 5.20).

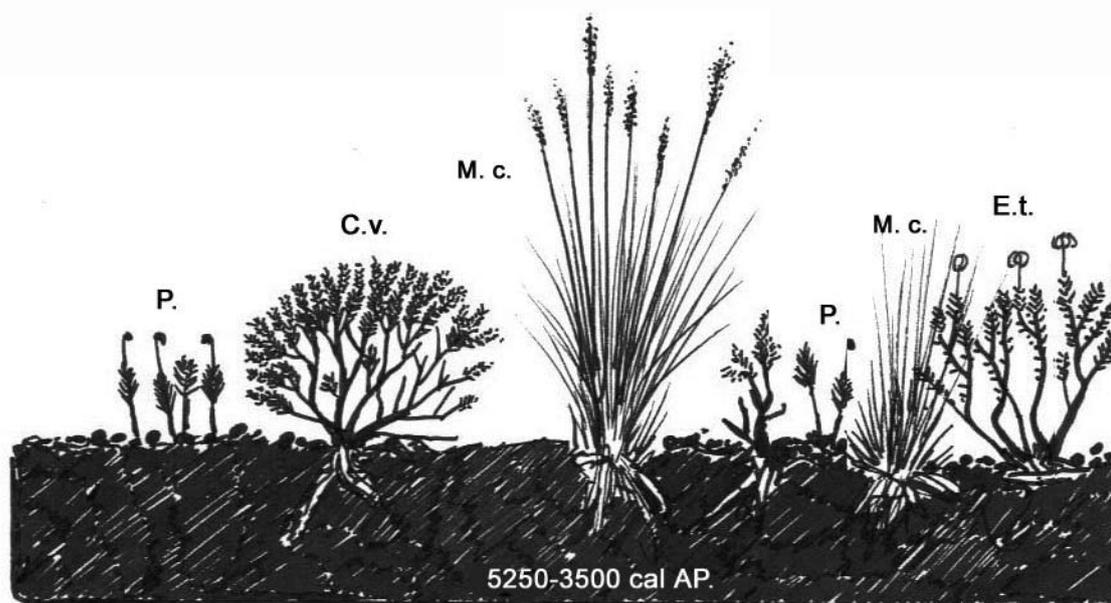


Figura 5.20. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-4: *M. caerulea* (M.c.), *C. vulgaris* (C.v.), *Polytrichum* sp (P.), *E. tetralix* (E.t.).

ZAL-5 (3500-1600 a cal. AP), (65-38 cm): Turba marrón oscura. El IHu desciende bruscamente al inicio aumentando gradualmente a lo largo de la zona, indicando tendencia seca, mientras que IH es más elevado al inicio del período, lo que se interpreta como condiciones húmedas, aunque luego desciende a valores de ligera humedad. Los macrofósiles vegetales muestran una fase de brezal de *E. tetralix* con *M. caerulea*, esta última muy abundante al inicio del período. Se observaron también semillas de *D. rotundifolia* (fig. 5.21).

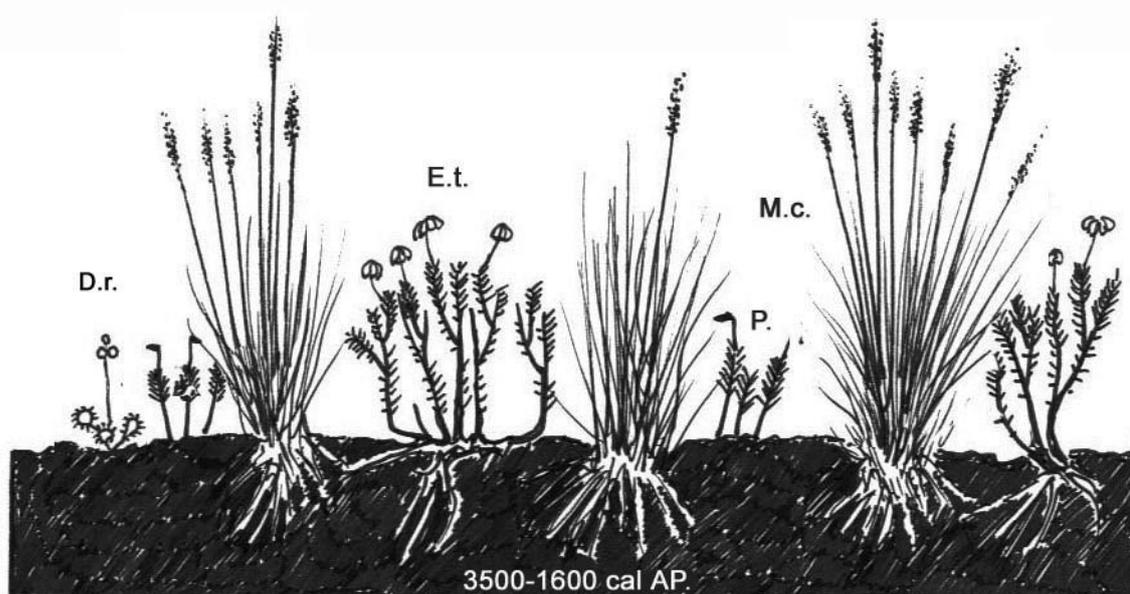


Figura 5.21. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-5: *M. caerulea* (M.c.), *Polytrichum* sp (P.), *E. tetralix* (E.t.), *D. rotundifolia* (D.r.).

ZAL-6 (1600-1300 a cal. AP), (38-29 cm): Turba marrón oscura. El IHu indica condiciones secas, igual que el IH. Los macrofósiles más abundantes son los de *M. caerulea*, seguida de *E. tetralix* y *C. geophilum*. (fig. 5.22).

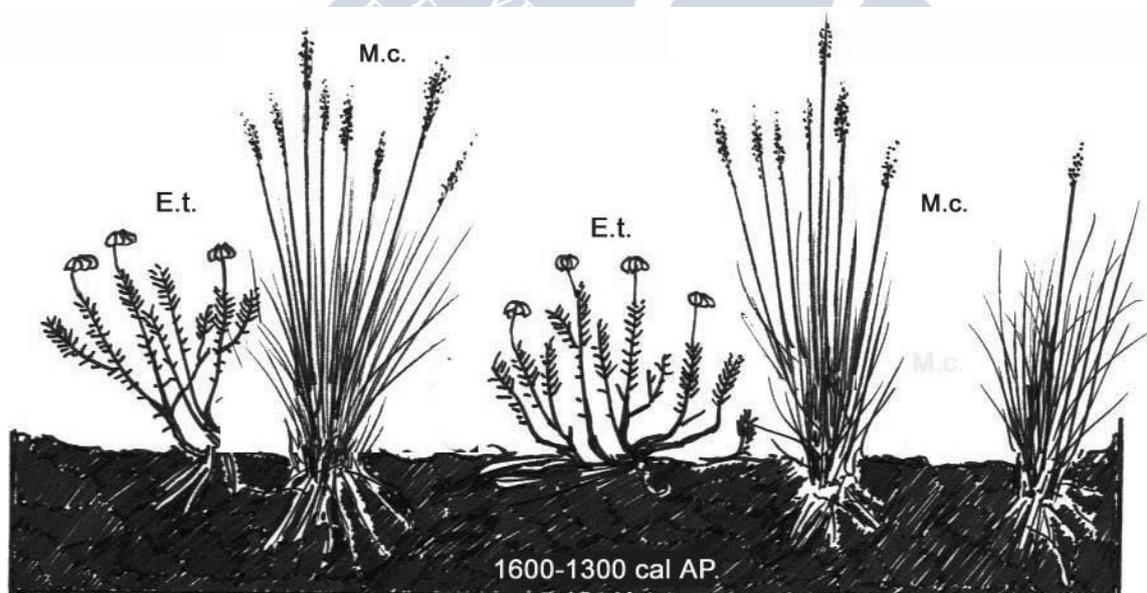


Figura 5.22. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-6: *M. caerulea* (M.c.), *E. tetralix* (E.t.).

ZAL-7 (1300-500 a cal. AP), (29-8 cm): Turba marrón rojiza y compacta. El IHu muy alto indica materia orgánica poco descompuesta lo que refleja condiciones húmedas, concordando con la fase húmeda marcada por los valores del IH. Los macrofósiles más

abundantes, igual que en el período anterior, son *M. caerulea* y *E. tetralix* y *C. geophilum*, pero en esta zona hay además varias especies de musgos como *Polytrichum* sp. y *C. cuspidata*, esta última especie solo aparece aquí en ZAL 7 (fig.5.23).

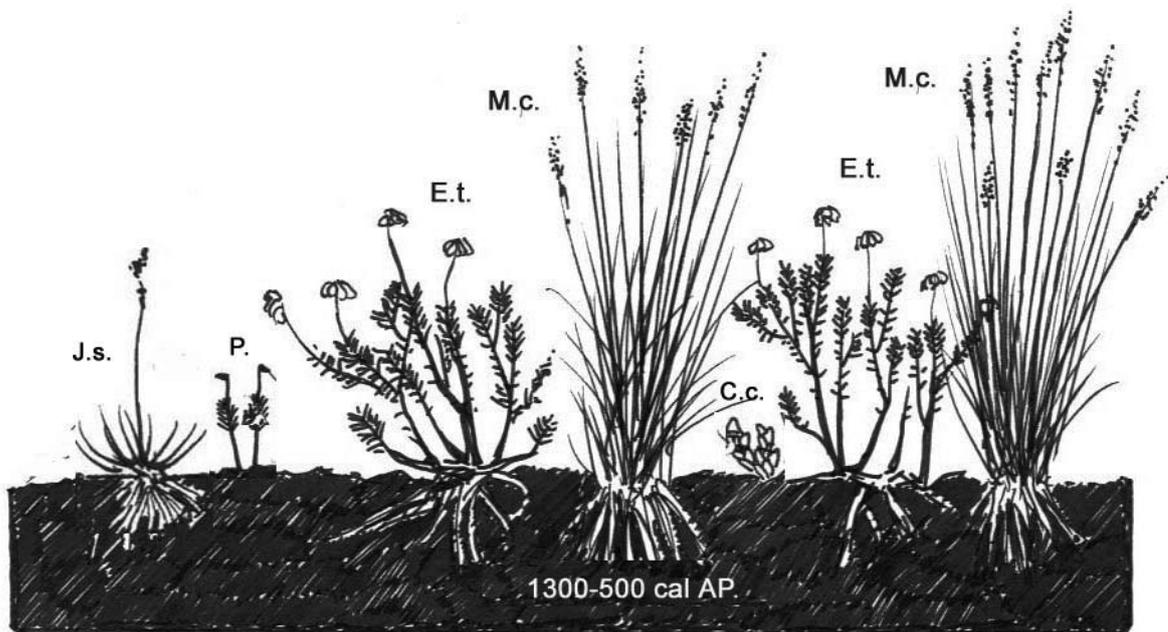


Figura 5.23. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-7: *M. caerulea* (M.c.), *J. squarrosus* (J.s.), *E. tetralix* (E.t.), *Polytrichum* sp (P.), *C. cuspidata* (C.c.).

ZAL-8 (500-0 a cal. AP), (8-0 cm): Turba pardo marrón compacta y en esta zona, más reciente, menos humificada que en los periodos anteriores. El IH indica condiciones secas, como consecuencia de la existencia de un brezal higrófilo donde *E. tetralix* es sustituida por *C. vulgaris*. Al inicio de esta última fase se identificaron también restos de *Carex* sp. y *J. squarrosus* ausentes en las otras zonas (fig. 5.24).

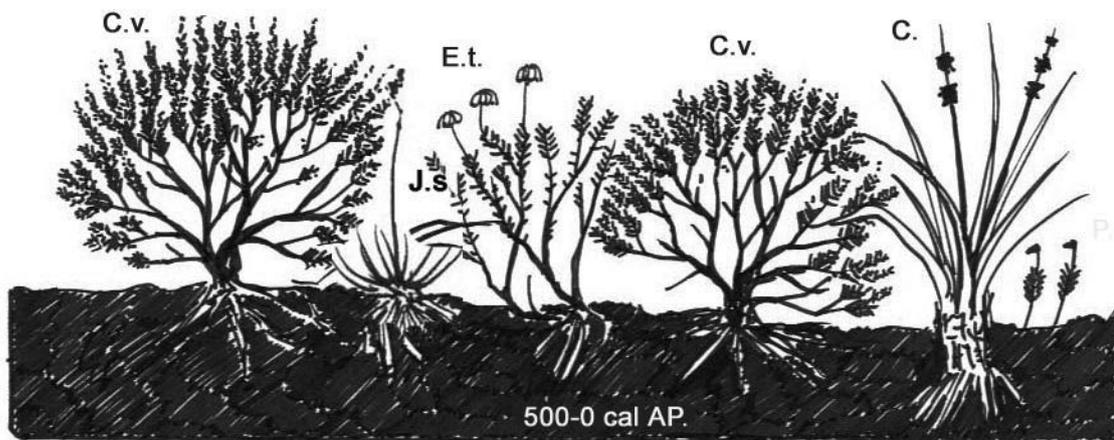


Figura 5.24. Representación de la cubierta vegetal en ZAL-8: *C. vulgaris* (C.v.), *Carex* sp. (C.), *Polytrichum* sp (P.), *E. tetralix* (E.t.), *J. squarrosus* (J.s.).

5.4. DISCUSIÓN

Los distintos factores analizados en esta turbera han mostrado una buena correlación entre sí, lo que ha permitido conocer la influencia de agentes climáticos, ambientales, autogénicos y antrópicos a lo largo de la historia de la misma. Los cambios a largo y corto plazo en el clima provocan cambios en la frecuencia y abundancia de los microfósiles vegetales conservados en la turba, igual que los ligados a la propia evolución de la turbera (microtopografía, cantidad de nutrientes disponibles, dinámica interna,...), o la alteración por causas antrópicas (canales de drenaje, incendios, pastoreo,...).

Las turberas de cobertor consideradas tradicionalmente como ecosistemas homogéneos, estáticos con una estratigrafía constante (Conway, 1947; Boatman, 1983), muestran sin embargo, una gran capacidad para registrar cambios ambientales, gracias a las transformaciones que sufren sus comunidades vegetales, que dependen en exclusiva del aporte nutricional atmosférico (Blackford & Chambers, 1991, 1993) como consecuencia, los factores o variables bióticos y abióticos que operan sobre ellas son mucho más restringidos que en otro tipo de turberas como las minerotróficas.

Dentro de las características físico-químicas de la turba, los valores de carbono orgánico (fig. 5.7) son equiparables a los observados en turberas ombrotroáficas de las Islas Británicas (Loisel *et al.*, 2014) y reproducen el mismo patrón de otras turberas de cobertor ibéricas (Pontevedra-Pombal, 2002, Pontevedra-Pombal *et al.*, 2004, 2006a; Kaal *et al.*, 2007); en este tipo de turberas, la dinámica del carbono orgánico está condicionada por la acumulación selectiva de compuestos orgánicos recalcitrantes heredados y neoformados durante la evolución de la materia orgánica (Lu *et al.*, 2000; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2001a; Disnar *et al.*, 2008; Schellekens *et al.*, 2015b). La mayor densidad de las muestras basales está condicionada por un mayor contenido en cenizas inorgánicas y una reducción de la concentración de carbono derivado de la mezcla con el suelo mineral subyacente. En las muestras superficiales del acrotelmo, el incremento en cenizas es causado por los mecanismos de reciclado de nutrientes y la humificación incompleta de la necromasa vegetal. Sin embargo, la relación entre el contenido en cenizas y la densidad es capaz de discriminar claramente las dos fases tróficas y la estructura diplotélmica de la turbera (fig. 5.8). Los valores y distribución en el perfil de la densidad del suelo (Ds), contenido total de C y cenizas y de las relaciones Ca/Mg están dentro del rango de valores representativos de las turberas de naturaleza ombrotroáfica (Shotyck, 1996).

La evolución de estas propiedades muestra que, hace 7900 a cal. AP, se produjo una rápida y drástica transición entre la fase inicial de formación de la turbera de Zalama, con condiciones minerotroáficas, hasta adquirir rasgos de ombrotrofia (FBT, Fen – Bog Transition), estabilizándose el proceso a partir de 7750 a cal. AP. Este período de activación de la formación de turberas ombrotroáficas elevadas y de cobertor coincide con lo observado en otras turberas de cobertor ibéricas (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017) y ha sido descrito como uno de los períodos más intensos en el hemisferio norte a latitudes más septentrionales (Malmer, 1975; Sjors, 1982; Moore *et al.*, 1984; Averdieck *et al.*, 1993; Laine *et al.*, 1996; Mäkilä, 1997; Hughes & Barber, 2003; MacDonald *et al.*, 2006; Gorham *et al.*, 2007; Gallego-Sala *et al.*, 2015).

Hasta ahora, la mayor parte de los estudios de microfósiles se han centrado en turberas

elevadas británicas "Bolton Fell Moss" (Barber *et al.*, 1994, 1998, 2003), "Walton Moss" (Barber *et al.*, 1998; Hughes *et al.*, 2000), "Temple Hill Moss" (Langdon *et al.*, 2003), "Raeburn Flow" y Bell's Flow" (Mauquoy & Barber, 2002) donde la transición de turbera minerotrófica a ombrotrofica es muy clara y la parte ombrotrofica se caracteriza por un predominio de distintas especies del género *Sphagnum*. En este tipo de turberas la aplicación del método QLC propuesto por Barber *et al.* (2003), proporciona estimaciones cuantitativas de los principales componentes de la turba de forma eficaz. Sin embargo, las turberas de cobertor presentan una aparente monotonía de especies y las comunidades dominadas por musgos del género *Sphagnum* son mucho menos frecuentes (Tallis, 1994, 1995; Ellis & Tallis, 2000, 2001; Chambers *et al.*, 2007), lo que dificulta la interpretación de los resultados.

Los índices de humificación (IHu) e hidroclimático (IH) (fig. 5.15) muestran una buena concordancia durante todo el perfil de la turbera, a pesar de la diferente resiliencia de las distintas especies ante los cambios ambientales y las dificultades que esto conlleva a la hora de comparar los distintos análisis.

A partir del estudio de microfósiles vegetales de la turbera de Zalama, y otras turberas de cobertor de Galicia, como "Borralleiras de cal Grande" (véase capítulo 6) y "Pena da Cadela" (Castro *et al.*, 2016, Castro, 2017) se observan características comunes en todas ellas (Souto *et al.* 2016, 2017). Basándonos en que las especies vegetales dominantes en una determinada época, quedan también registradas en el testigo de turba, podemos diferenciar períodos basados en su paleoflora. Sin embargo, resulta difícil determinar con certeza los límites de las fases de transición entre los distintos períodos, debido a la poca diversidad específica y a que muchas veces las especies vegetales no responden de forma lineal a los cambios de temperatura y/o humedad (Magyari *et al.*, 2001), sino que suelen presentar cierta tolerancia a cambios, sobre todo si son graduales. Así *C. vulgaris* destaca por la amplitud de su perfil ecológico (Gimingham, 1972) o *E. vaginatum* por tolerar condiciones de fluctuación de la capa freática (Wein, 1973). Estas especies proporcionan buenas interpretaciones a largo plazo cuando las condiciones ambientales resultantes de la dinámica sucesional natural o la inducida por actividades antrópicas, son lo suficientemente duraderas como para permitir cambios en las comunidades vegetales. Sin embargo, los cambios de menor intensidad son más difíciles de detectar, además parece que muchas especies responden más lentamente a cambios de reducción de la humedad ambiental y más rápidamente a cambios hacia condiciones más húmedas (Mallon, 2012).

A pesar de las mencionadas limitaciones, algunas especies características de ciertos microhábitats, dentro de la propia turbera y que reaccionan rápido a los cambios ambientales, pueden proporcionar información precisa y local, pero desafortunadamente estas especies en general suelen ser poco frecuentes, apareciendo de forma muy discontinua en el registro fósil, como es el caso de los musgos *R. lanuginosum* y *Polytrichum sp.*

R. lanuginosum es una especie dominante en comunidades con un alto índice de oceanicidad (Lindsay *et al.*, 1988); diversos estudios (Tallis, 1995; Ellis & Tallis, 2003) señalan que la presencia de restos de *R. lanuginosum* en la turba puede ser considerada como un indicador climático, asociado a condiciones secas y degradadas; desempeñando un papel activo durante los períodos de cambio climático que van del fin de un período seco, hacia otro con un aumento de la humedad ambiental. En la turbera de Zalama este paso de condiciones secas a húmedas, identificable por la presencia de *R. lanuginosum* puede verse en la transición de ZAL-2 a ZAL-3 donde un período seco con *C. vulgaris*, *D. scoparium* e *H. cupressiforme* es seguido de un período más húmedo posterior con *S. sect. Acutifolia*, *A. palustre* y *D.*

rotundifolia (fig. 5.13, 5.14). Por otra parte, la presencia de *Polytrichum* sp. en turberas ombrotáficas parece estar relacionada con la entrada de nutrientes procedentes de incendios y con una menor competencia con otras especies que han sido afectadas negativamente por los incendios. Esta interpretación ha sido corroborada por observaciones en turberas afectadas por incendios (Foster, 1984; Lavoie *et al.*, 2001; Yeloff *et al.*, 2006) y en turberas alteradas en Galicia (fig. 5.25). Restos de *Polytrichum* sp. fueron observados tres veces en el registro de Zalama: al inicio de ZAL-4, al final de ZAL-5 y en la transición de ZAL-7 a ZAL-8 (Fig. 5.14); su presencia coincide con mayor abundancia de carbones, relacionada con erosión de la superficie de la turbera por el fuego, que podría dar lugar a las condiciones ambientales favorables para estos musgos pioneros.



Figura 5.25. *Polytrichum* sp. creciendo sobre una turbera degradada.

Tremoal da Gañidoira, (Muras) (Souto, 2017).

Otro aspecto importante en la utilización de macrofósiles vegetales para reconstrucciones paleambientales es su respuesta a factores no climáticos; así los cambios causados por la actividad humana son factores importantes a tener en cuenta. Boatman (1972), Lindsay (1995) y Conaghan (2000) sugieren que el fuego y el pastoreo son dos factores ecológicos de gran influencia en la composición florística de las turberas de cobertor atlánticas. Doyle (1982) observó en parcelas de turbera que habían permanecido incomunicadas en pequeñas islas dentro de lagos, la vegetación era diferente a la del resto de la turbera de tierra firme, con arbustos de *C. vulgaris* maduros, de mayor tamaño y más edad y una mayor riqueza específica (especialmente de Poaceae y algunas dicotiledóneas) Estas diferencias estaban causadas principalmente por no estar sometidas a la presión selectiva que ejercen factores antrópicos, como el pastoreo (Doyle *et al.*, 1987).

Para que los cambios en la vegetación de una zona puedan ser atribuidos a actividad humana, ésta debería situarse muy cerca de la zona de estudio, como es el caso de Zalama. Los datos arqueológicos en la zona donde se sitúa la turbera de Zalama son abundantes, entre los enclaves cercanos están las cuevas de Venta Laperra, El Polvorín, Arenaza y Aldeacueva y

los dólmenes de Haitzko, Balgerri y Armañón (Zulueta & Zumalave, 1990) y en los Montes de Ordunte, muy cerca de la turbera de Zalama, los poblados de Ilso Betaio, Zalama y Ordunte. Estos tres enclaves del cantábrico oriental fueron ocupados entre el Neolítico final (4000 a. C.: 5900 a cal. AP). y la Edad del Cobre (2250 a. C.: 4200 a cal. AP) (Gorrochategui & Yarruti, 1995). Las dataciones de "Las Loras" 3720 a. C. al 3150 a. C. (5600 -5100 a cal. AP) en la cuenca alta del Duero (Delibes *et al.*, 1987) circunscriben también el megalitismo del Cantábrico, a finales del Holoceno medio. Parece ser que las zonas montañosas eran lugares habituales de asentamiento o/y enterramiento. Para estos pueblos la caza y recolección sería su modo de vida habitual y lentamente las prácticas agrícolas y ganaderas fueron ganando importancia. Estas prácticas implican dos fuertes agentes erosivos sobre el ambiente: la quema y el pastoreo que pudieron afectar a la turbera de Zalama.

Los valores de concentración de Al, Ti y V en la turbera de Zalama son similares a los de otras turberas europeas (Shotyk *et al.*, 2002; Coggins *et al.*, 2006; Cloy *et al.*, 2011; Allan *et al.*, 2013; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2013). El análisis de estos elementos litogénicos muestra una fuerte influencia antrópica desde el 4000 a cal. AP a la actualidad, donde el factor humano aumenta progresivamente hasta convertirse en el principal agente que afecta la dinámica de la turbera, eclipsando a los procesos naturales (Pérez-Díaz *et al.*, 2016).

5.4.1. Interpretación de los esclerocios de *Cenococum geophilum*.

C. geophilum es uno de los hongos ectomicorrícicos más comunes (fig. 5.11) que forma asociaciones simbióticas con una amplia variedad de plantas leñosas, en diferentes tipos de suelos (Trappe, 1964, 1969; Massicotte *et al.*, 1992; LoBuglio, 1999). Se conocen principalmente como hongos micorrízicos de especies arbóreas, por lo que Obase *et al.* (2014) asociaron los esclerocios de este hongo, encontrados en sedimentos de lagos, a procesos de erosión forestal. Su presencia en turberas ha sido objeto de controversias, así van Geel (1978) considera que su presencia en la turba puede ser debida a transportes erosivos desde zonas boscosas o procedencia de micorrizas de especies arbóreas pioneras que han logrado establecerse en turberas, como *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Sin embargo, su presencia se ha constatado tanto en suelos de brezales dominados por *C. vulgaris*, como en turberas (Jensen, 1974; Vishnu-Mittre, 1975), aunque hasta ahora este hongo no se ha asociado con ningún tipo de micorrizas ericoides.

Los restos de hongos (hifas y esporas) encontrados por van Geel (1978) junto a microfósiles de *C. vulgaris* no se corresponden con *C. geophilum*. Sin embargo, en Zalama hemos observado correlación significativa entre los esclerocios de este hongo y microfósiles de *C. vulgaris* (Tabla 5.4). Dado que en esta turbera no hay constancia de especies arbóreas, es probable que *C. geophilum* viva asociado a las raíces de las especies arbustivas identificadas (principalmente *C. vulgaris* y/o *E. tetralix*) en condiciones de cierta aireación y humedad. Bajo estrés hídrico este hongo forma las estructuras de resistencia (esclerocios) para sobrevivir en períodos secos y cuando las condiciones mejoran germinan, por lo que el número de esclerocios se reduce, llegando incluso a desaparecer. Esta correlación de esclerocios con condiciones secas ha sido observada en otras turberas europeas (van Geel, 1978).

Shay & Kapinga (1997) sostienen que los esclerocios son más comunes en áreas quemadas, secas o perturbadas; igualmente Alonso & López (2005) encontraron esclerocios en yacimientos arqueológicos del nordeste peninsular asociados a muestras con gran cantidad de materia orgánica carbonizada. Los períodos secos preceden a los incendios, por lo que es

lógico pensar que estas estructuras son mucho más abundantes en épocas secas de estrés para el hongo y pasan posteriormente con mayor abundancia al registro fósil, al ser conservadas por carbonización.

Esta relación de épocas secas y esclerocios carbonizados está presente en el registro de Zalama (Fig. 5.26). La posibilidad de que procedan de áreas boscosas por erosión y transporte aéreo de cenizas parece remota, al ser estructuras subterráneas.

5.4.2. Reconstrucción paleoambiental

ZAL-1 (8000-7400 a cal. AP)

Lo más característico de este período es la abundancia de semillas fósiles de *J. squarrosus*, la presencia de semillas de *Juncus* se ha detectado en la base de otros testigos como el de Borralleiras de Cal Grande (capítulo 6) o Chao de Veiga Mol (Castro, 2017). *J. squarrosus* produce una gran cantidad de semillas y se desarrolla mejor en hábitats húmedos, que en zonas con un buen drenaje (Welch, 1966 a, b); la necesidad de luz durante la germinación, el lento crecimiento y la poca capacidad competitiva parecen ser factores mucho más importantes que el tipo de suelo y humedad (Welch, 1967); por lo tanto la abundancia de este junco parece estar asociada al inicio de la formación de la turbera, cuando la competencia con otras especies sería mucho menor. Debido a las condiciones minerotróficas iniciales la humificación de los restos vegetales en esta fase inicial de la turbera es mayor que en las posteriores, por lo que la UOM constituye la mayoría del material de la turba, y aparte de las semillas de *J. squarrosus* solo se ha conservado algún resto de *M. caerulea* y de *Sphagnum* sp. Los datos físico-químicos indican una transición de las condiciones minerotróficas a ombrotólicas (FBT, fen-bog transition) ca. 7700 a cal. AP (fig. 5.6), momento en el que comienzan a registrarse los primeros restos de *Eriophorum* sp y Ericaceae. Estos 600 años iniciales muestran una alta tasa de acumulación de turba, hasta el 7400 a cal. AP, a partir de esta fecha el crecimiento se ralentiza levemente (fig. 5.16).

Se corresponde con la fase final del óptimo climático del Holoceno (Hypsithermal), la transición del Holoceno temprano al Holoceno medio (Walker *et al.*, 2012). Durante esta época se produce una abrupta transición climática (EMHT, early to mid-Holocene transition) descrita por Stager & Mayewski (1997), entre el 8200- 7800 a cal. AP. Este evento frío conocido como "8,2 Kyr BP event" es la última gran oscilación climática del Holoceno y aparece en muchos registros europeos (von Grafenstein *et al.*, 1998; Alley *et al.*, 1997; Tinner & Lotter, 2001; Alley & Ágústssdóttir, 2005). Sus causas no se conocen con certeza, pero se sugieren dos posibles factores: la influencia solar (5° evento Bond) (Bond *et al.*, 2001) y/o el deshielo y drenaje de los lagos glaciares Agassiz-Ojibway (Alley *et al.*, 1997; Clarke *et al.*, 2004; Törnqvist & Hijma, 2012) que provocaron cambios en la circulación termohalina y la subida brusca del nivel del mar. A esto hay que añadir que durante el inicio del Holoceno medio ca. 7,8 Ka BP se inunda la cuenca meridional del mar del Norte. Estos pulsos de fusión de agua hacia el Atlántico Norte se estabilizan ca. 6,8 Ka BP y pueden haber influido en el origen de estas turberas (Carlson *et al.*, 2008). Durante el Holoceno temprano el terreno expuesto, debido al bajo nivel del mar, pudo provocar condiciones climáticas mucho más continentales que las actuales. Con la subida posterior del nivel del mar y el consiguiente acercamiento de la costa (transgresión) se produjo una influencia mucho más oceánica en estas montañas septentrionales de la Península Ibérica, necesaria para la formación de turberas a partir del Holoceno medio.

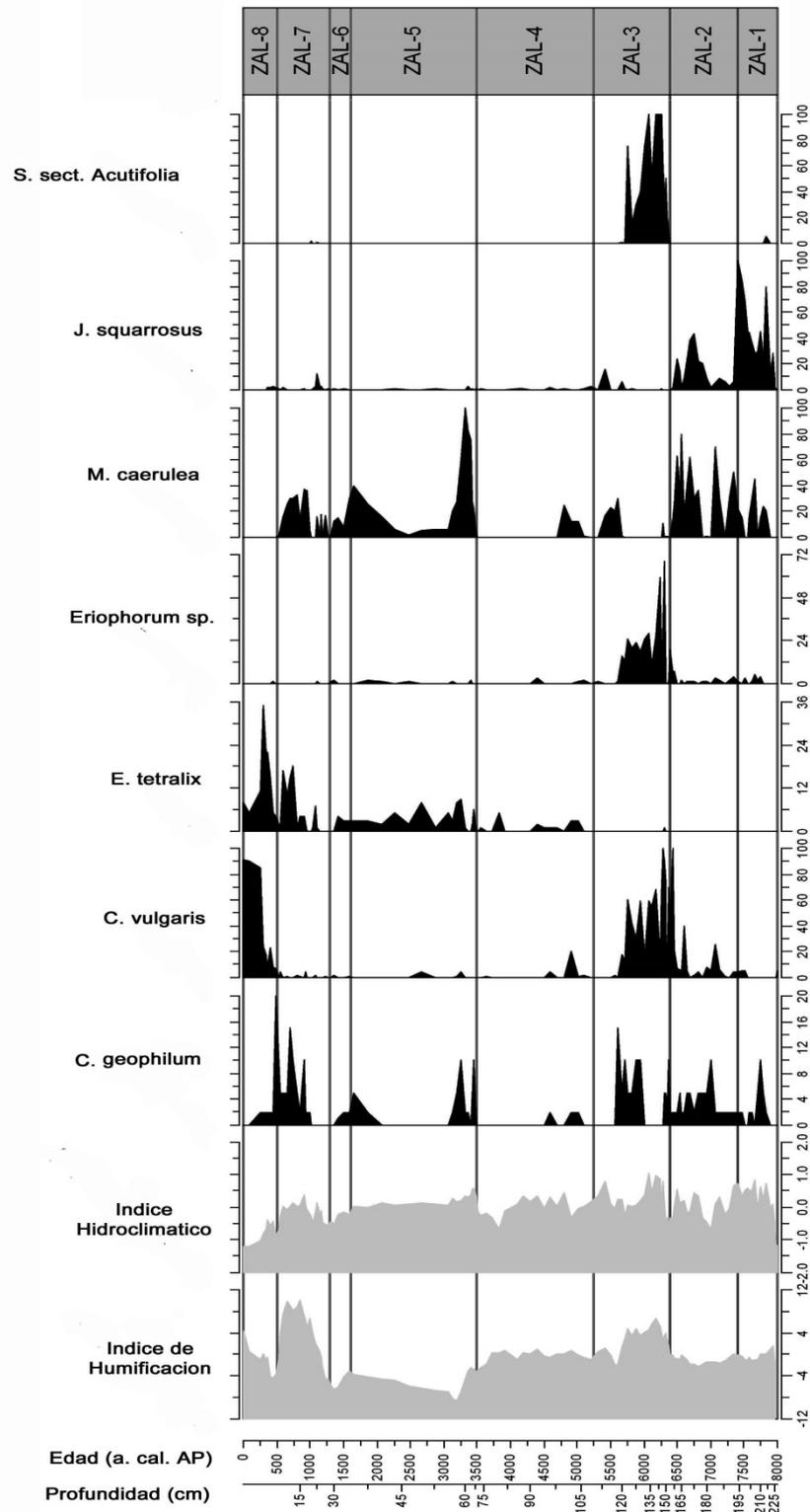


Figura 5.26. Diagrama estratigráfico de Zalama. Resumen de los principales factores ambientales y taxones de macrofósiles.

Esta época de inicio ca. 8000 BP, asociada a condiciones húmedas se ha estudiado en el norte de Inglaterra en turberas elevadas con similares dataciones que Zalama: "Walton Moss" (Hughes *et al.*, 2000), "Bolton Fell Moss" (Barber *et al.*, 2003) y "Temple Hill Moss" (Langdon *et al.*, 2003); y similares dataciones de inicio se dan para numerosas turberas en Finlandia (Korhola, 1995). Magny (2004) a partir del estudio de registros lacustres en los Alpes franceses observa dos fases de aumento de la pluviosidad entre el 8300-8000 y 7500-7200 a cal. AP. y Reed *et al.* (2001) en la Península Ibérica describen un periodo similar de alta pluviosidad, entre 7900-7150 a cal. AP a partir del estudio de la laguna Medina. En Galicia diversos trabajos en turberas de cobertor (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006b; Castro *et al.*, 2015, Castro, 2017) han observado similares condiciones climáticas en este período.

ZAL-2 (7400-6400 a cal. AP) Esta fase se sitúa en la primera mitad del Holoceno Medio y se caracteriza por ser el inicio de la fase ombrotrófica de la turbera. Los microfósiles vegetales indican una cubierta vegetal de *C. vulgaris*, *M. caerulea* y *Eriophorum* sp. La resistencia a la degradación que presentan los restos de *Eriophorum* sp. y *M. caerulea* producen una turba fibrosa que retiene el agua, contribuyendo a la impermeabilización de la turbera y a la posible creación o establecimiento del catotelmo, que en la fase inicial de origen de la turbera aún no se habría separado del acrotelmo, o era muy delgado; la tasa de crecimiento de turbera (fig. 5.16) indica un rápido aumento hacia el 6500 a cal. AP. Las dos especies de monocotiledóneas mencionadas favorecen el establecimiento posterior de musgos del género *Sphagnum*, al crear una capa de turba de cierto grosor y las condiciones de capa freática más alta y estable, necesarias para el crecimiento de dichos musgos.

En muchas turberas de las Islas Británicas se ha comprobado que la transición de turbera minerotrófica a turbera ombrotrófica ocurre a partir de una fase pionera más seca de turbera dominada por *C. vulgaris*, *Eriophorum* sp. y *C. geophilum* (Hughes, 1997; Hughes *et al.*, 2000; Hughes & Barber, 2003). En Europa central Rybnicek (1973) describe una comunidad similar a la que denomina "Pseudohochmoor". Los restos de carbón y *C. geophilum* avalan esta idea de una turbera inicial de condiciones más secas y aireadas. En el norte de la Península Ibérica, a partir del estudio de biomarcadores en la turbera de Roñanzas, Ortiz *et al.* (2010) describen también un episodio de condiciones secas y Moreno *et al.* (2011) constatan un aumento de la salinidad en el Lago Enol, entre 7500-6500 a cal. AP.

Los análisis polínicos realizados en el mismo testigo de Zalama (Perez-Diaz *et al.*, 2016) indican para ZAL-1 y ZAL-2, la presencia de polen de Cyperaceae y Ericaceae en estos períodos. En el caso del polen de Cyperaceae no se especifica a que género corresponde; las muestras de microfósiles que hemos analizado podrían indicar que se trata de polen de *Eriophorum* sp. en el caso de asumir que la mayor aportación de polen sea producida por las especies de la propia turbera.

ZAL-3 (6400-5250 a cal. AP) La concordancia de un elevado índice de humificación, con muy baja concentración de carbones, bajo porcentaje de UOM y la presencia de especies indicadoras de ambientes hidrófilos, indican un período húmedo. Lo más destacado de este período es la aparición de *S. sect. Acutifolia*, favorecido por la sucesión ecológica anterior. Además de *S. sect. Acutifolia* aparecen otros musgos como *H. cupressiforme*, *D. scoparium*, *A. palustre* y *R. lanuginosum*. Los pocos nutrientes atmosféricos que llegan a la turbera son absorbidos directamente por las hojas de los musgos que carecen de raíces, por lo que son más eficaces que las plantas vasculares en el uso de nutrientes (Malmer, 1988; Malmer *et al.*, 2003; Svensson, 1995) y en turberas ombrotróficas tienden a formar comunidades muy diversas. Destaca la aparición de *V. myrtillus* y *D. rotundifolia*, estas dos especies tienen las

raíces cerca de la superficie compitiendo directamente con los musgos por los pocos nutrientes de la turbera (Moizuk & Livingston, 1966); su desaparición en el resto del perfil puede ser debida a su incapacidad para superar la competencia con otras especies a lo largo del desarrollo de la turbera, por lo cual aparecen solo, cuando las condiciones les son más favorables.

ZAL-3 es la zona con más macrofósiles vegetales y en mejor estado de conservación. Un efecto quizás provocado por la existencia de musgos del género *Sphagnum* más resistentes a la descomposición que las plantas vasculares (Malmer *et al.*, 2003) y que contribuyen a la conservación de macrofósiles y al notable aumento en la tasa de crecimiento de turbera, muy elevada entre 6500-6200 a cal. AP, (fig. 5.16). A este crecimiento de la turbera contribuyen por un lado las condiciones de capa freática alta junto con la elevada productividad de la cubierta vegetal. En los análisis de elementos litófilos se detecta un pequeño repunte de la erosión en torno al 6800 a.cal.AP que pudo haber aportado un plus de nutrientes, la aparición de restos de *A. palustre* únicamente en este pequeño período refuerza esta idea ya que *A. palustre* tiene preferencia por estos ambientes.

En este período es cuando *Eriophorum* sp. es más abundante. Sin embargo, los análisis de polen (Perez-Diaz *et al.*, 2016) no registran presencia de ciperáceas ni de esporas HdV-18, -consideradas por van Geel (1978) pertenecientes a un hongo asociado a Cyperaceae-. Esto podría estar relacionado con el carácter regional que ofrece la información polínica frente al carácter local mucho más preciso que aportan los macrofósiles.

El inicio de ZAL-3 concuerda con el fin del óptimo climático del Holoceno, un periodo más cálido que el actual y el inicio de un período de transición propuesto por Andersen *et al.* (2004). Durante este período por todo el noroeste de Europa se constata un evento húmedo y frío alrededor del 6000 a cal. AP, seguido de condiciones más secas y frías, coincidentes con el evento Bond-4 y la mayor actividad glaciaria (O'Brian *et al.*, 1995; Alley *et al.*, 1999; Bond *et al.*, 2001). Martínez-García *et al.* (2014) en un estudio realizado a partir de testigos sedimentarios en la plataforma vasca señalan un período similar 6700-4900 a cal. AP, caracterizado por la entrada de agua fría.

El análisis de polen (Perez-Diaz *et al.*, 2016) muestra para el período húmedo de ZAL-3 una fase continua de polen de *Ulmus* y *Juglans* que no volverá a aparecer en todo el perfil; estas dos especies arbóreas están asociadas a ambientes húmedos. ZAL-3 también se caracteriza por un menor contenido en carbones, Marlon *et al.* (2013) indican que el menor número de incendios en Europa entre el 7000-5000 a cal AP, fue debido a un aumento de la oceanicidad.

ZAL-4 (5250-3500 a cal. AP). Corresponde a la transición entre Holoceno medio y tardío. La humificación permanece más o menos constante durante todo el período, al igual que la tasa de crecimiento vertical que se mantiene en $0,02 \text{ cm a}^{-1}$, pero se dispara a $0,07 \text{ cm a}^{-1}$ al final. Es la zona con menor registro fósil; destacando la ausencia de restos leñosos de Ericaceae a partir del 4900 a cal. AP. Es probable que la escasa presencia de restos vegetales pueda ser debida a un aumento de incendios, registrada por el elevado porcentaje de carbones. En esta zona el índice hidroclimático muestra fluctuaciones con tendencia a condiciones húmedas, aunque en 5000 y 3800 a cal. AP, refleja episodios secos que coinciden con otros registros en turberas ombrotroficas del noroeste peninsular, "Roñanzas" (Ortiz *et al.*, 2010) y "Pena da Cadela" (Castro *et al.*, 2016). Sin embargo como se ha comentado anteriormente, la escasez de restos vegetales en esta zona incide negativamente en la solidez del IH para este

período.

Las condiciones climáticas europeas ofrecen un escenario húmedo y frío durante esta época, denominado Neoglaciación, coincidente con el evento Bond-3 (Bond *et al.*, 2001); O'Brian *et al.* (1995) a partir de testigos de hielo definen dos picos de frío en 5600 y en 3000 a. cal. AP. En el caso de sedimentos marinos de la bahía de Vizcaya, Mojtahid *et al.* (2013) encuentran entre 6000-3500 a. cal. AP, una fase de enfriamiento del agua superficial, coincidente con ZAL-4.

Entre 5500-3500 a. cal. AP en la zona continental europea, numerosos registros apuntan a una etapa climática más fría y seca, Feurdean & Bennike (2008) describen en una turbera de los Cárpatos una fase seca semejante en duración (5500-3700 a. cal. AP) y Gałka *et al.* (2013) observan en centroeuropa un período seco y con un incremento de incendios que se extiende hasta 2200 a. cal. AP.

En la turbera de "La Molina", situada a unos 50 km al Oeste de Zalama, Perez-Obiol *et al.* (2016) observaron una fase de igual amplitud, con abundantes incendios. Aunque Burjachs & Exposito (2014) consideran que los incendios están más condicionados por el clima, que por factores antropogénicos,- principalmente los que coinciden con los eventos Bond 3 y 4 (Bond *et al.*, 2001), el aumento de carbones en esta época en Zalama puede tener un origen antrópico, ya que es en esta época cuando se establecen los primeros asentamientos humanos en Zalama y zonas cercanas (Zulueta & Zumalave, 1990; Gorrochategui & Yarruti, 1995; Delibes *et al.*, 1997) y coinciden también con el comienzo de la agricultura en muchas zonas europeas y los primeros indicios de deforestación (Birks, 1986), los denominados "landnam period" (Iversen, 1941). Los elementos litogénicos sufren en este período un repunte que comienza en el 5200 a. cal. AP. Mariscal (1983, 1993) en las turberas cántabras de "Avellanosa" y "Alsa" achaca el descenso del polen arbóreo al impacto humano ca. 4000 a. cal. AP. y es de nuevo en torno a esta época cuando los elementos litogénicos vuelven a aumentar en Zalama.

Todo esto nos lleva a la conclusión de que los incendios pueden ser atribuidos a actividad antrópica más que a condiciones climáticas, las cuales concuerdan con el resto de la Europa atlántica en indicar la existencia de condiciones húmedas en este período y no las continentales y secas de Centroeuropa comentadas anteriormente Gałka *et al.* (2013).

ZAL-5 (3500-1600 a. cal. AP).

Naughton *et al.* (2007) a partir de un estudio polínico de sedimentos costeros en la Bahía de Vizcaya, sitúa en 3600 a. cal. AP la transición entre un período de frío y de fuerte estacionalidad (Neoglaciación) con otro posterior de menor estacionalidad. Una datación similar, 3500 a. cal. AP, marca en Zalama la separación entre ZAL 4 y ZAL-5.

El índice de humificación indica un período con una tendencia progresiva a condiciones de aumento de la humedad ambiental, esto mantiene buenas concordancias con los períodos húmedos detectados en otras turberas elevadas como las británicas "Walton Moss" (Barber *et al.*, 1998; Hughes *et al.*, 2000) o la turbera de cobertor "Talla Moss" (Chambers *et al.*, 1997). Los restos de *E. tetralix* se convierten en abundantes y constantes durante este período, una especie bien adaptada a condiciones húmedas (Overbeck, 1975; Økland, 1990).

A pesar de esto, aparece cierta discordancia entre los factores analizados del 3500 al 2500 a. cal. AP., algunas de estas incongruencias pueden tener su origen en la composición de

especies de las muestras. Las apariciones puntuales de *C. geophilum* coinciden con los repuntes en abundancia de *M. caerulea*, una especie que aunque con preferencia por ambientes húmedos, es también capaz de tolerar condiciones de poca humedad, lo que podría explicar las discrepancias entre los dos índices; y el incremento en la tasa de crecimiento vertical de la turbera debido al cambio de especies en la cobertura vegetal.

Parte de ZAL-5 se puede enmarcar dentro de lo que Mayewski *et al.* (2004) denominan cambios climáticos rápidos, RCC (Rapid Climatic Change); en este caso el que tuvo lugar entre 3500 y 2500 a cal. AP, caracterizado como un período de menor insolación, dentro del cual se sitúa el "Homeric Minimum" mínimo solar del 2800 a cal. AP, (Martin-Puertas *et al.*, 2012).

Culturalmente estaríamos en la transición de la edad de Bronce al Hierro, una época caracterizada por la deforestación y erosión. Los análisis químicos de elementos litogénicos muestran claros indicios de erosión y antropización a partir del 3500 a cal. AP. En el estudio de Perez-Diaz *et al.* (2016) aparece un progresivo aumento de esporas de *Sordaria* sp. (un hongo fímico asociado al ganado) desde el 3500 a cal. AP.

ZAL-6 (1600-1300 a cal. AP).

Coincide con el Periodo Cálido Romano (RWP, Roman Warm Period). El aumento de carbones, *C. geophilum* y el bajo índice de humificación evidencian condiciones de sequedad, aireación e incendios, propias de este período cálido, en la que los macrorrestos vegetales más abundantes son de *M. caerulea*. y *E. tetralix*, esta última con una presencia menor que en las zonas contiguas.

ZAL-7 (1300-500 a cal. AP). El IH e IHu indican un cambio a condiciones húmedas; corrobora esto la abundancia de restos de musgos, como una leve presencia de *S. sect. Acutifolia* y *C. cuspidata*, este último solo aparece en esta zona. Este período húmedo ha sido registrado en numerosas turberas (Chambers *et al.*, 1997; Barber *et al.*, 1998; Ellis & Tallis, 2000; Roos- Barraclough *et al.*, 2004) entre el 1050 a 550 a cal. AP. y coincide con el óptimo climático medieval (MWP, Medieval Warm Period) de características húmedas y cálidas.

La concentración de elementos litogénicos acumulados en la turbera se dispara a partir de esta época, indicando unas condiciones de intensa erosión de suelos, debida a deforestación y prácticas agrícolas ya generalizadas.

ZAL-8 (500-0 a. cal. AP). Es la zona superior del perfil, con un contenido en macrorrestos que refleja una cubierta vegetal similar a la actual, un brezal más seco con un fuerte predominio de *C. vulgaris* que ha ganado terreno a *E tetralix*. Nuestros resultados indican un deterioro de la turbera por causas antrópicas. Mayewski *et al.* (2004) sitúan aquí otro de sus períodos de rápido cambio climático. La vegetación actual de Zalama presenta una abundancia de ericáceas de porte almohadillado principalmente *C. vulgaris*, macollas de gramíneas y numerosas zonas erosionadas; este fenómeno generalizado de "Hagging" (erosión por cárcavas) en turberas de cobertura se atribuye al efecto combinado del pastoreo y quema (Durno, 1957; Doyle, 1982; Lindsay *et al.*, 1988). Diferentes estudios demuestran que *C. vulgaris* puede favorecer el drenaje de la turba, por aumento de la porosidad y evapotranspiración, así como la eliminación de otras especies por sombreado (Smith & Forrest, 1978; Ingram, 1983; Holden, 2005), por lo que su abundancia en la actualidad podría estar condicionando la futura recuperación de la turbera.

6 Reconstrucción paleoambiental de los últimos 5.500 años (segunda mitad del Holoceno) de la turbera de cobertor de Borralleiras de Cal Grande (Montes Cabaleiros, Galicia)

6.1. INTRODUCCIÓN

Borralleiras de Cal Grande (BCG) forma parte del conjunto de turberas de las Serras Septentrionais, en la provincia de Lugo. Es en estas sierras donde se concentra la mayor extensión de turberas de la Península Ibérica (el 60%, de acuerdo con Pontevedra-Pombal *et al.*, 2006b, Heras *et al.*, 2017) y donde hay una mayor diversidad de la mismas: turberas minerotróficas y ombrotólicas, incluyendo de cobertor y elevadas (Martínez Cortizas & García-Rodeja, 2001).

En la Península Ibérica las turberas de cobertor son exclusivas de los sectores oceánicos del norte de la misma, alcanzando aquí su límite sur de distribución en Europa, por lo que estos ecosistemas relictos son únicos y de valor excepcional (Pontevedra Pombal & Martínez Cortizas, 2004), tanto desde un punto de vista tanto ambiental, como científico y cultural. BCG es una de estas turberas que, a pesar de haber sufrido impactos por actividades humanas que han degradado una parte importante de la misma, todavía mantiene áreas con un estado de conservación adecuado para aportar información sobre su evolución bajo diferentes condiciones ambientales naturales (especialmente climáticas) y artificiales (antrópicas).

Esta turbera, igual que otras similares de la Serra do Xistral, tiene una particular cubierta vegetal que la diferencia de las turberas de cobertor de la Islas Británicas (Romero-Pedreira *et al.*, 2008), debido principalmente a la presencia de especies endémicas. Sin embargo, su flora y vegetación, tanto presente como pasada, se conocen solo parcialmente ya que las publicaciones específicas sobre BCG son escasas y limitadas en general a investigaciones polínicas (Gonzalez Porto *et al.*, 1993; Mighall *et al.*, 2006), o están integradas dentro de otros estudios generales sobre turberas gallegas (Fraga *et al.*, 2001; Romero-Pedreira, 2015). Algo similar ocurre con la información referente a su evolución en el tiempo, características y propiedades de la turba (Pontevedra-Pombal, 2002). Es de destacar que, a pesar de su localización próxima a la Serra do Xistral, reconocida como espacio de especial conservación (SAC), dentro de la Red Natura 2000, BCG no ha sido objeto de medidas de protección y ha sufrido diferentes tipos de impactos, que han sido especialmente graves a partir del siglo XX, destacando el haber estado sometida a explotación minera y recientemente también a la instalación de parques eólicos en su entorno.

Aunque la fecha de concesión de explotación minera en BCG es del 4 abril de 1933, los antecedentes históricos de extracción de turba con maquinaria se remontan hacia 1920, intensificándose a partir de 1940 (anónimo, 1984). Hasta 1980 la turba era destinada a

elaboración de güisqui y como lecho de animales. El área de explotación se fue ampliando con el paso del tiempo y en la actualidad es llevada a cabo por la empresa Turberas de Buyo y Gistral, SA, con unas reservas de 8 826 000 t de turba. La excesiva explotación de algunas áreas ha hecho desaparecer por completo la turbera, dejando expuesta la roca.

El impacto de los parques eólicos es menos evidente, pero como ya se ha comprobado en ésta y otras turberas de la zona, la instalación de los parques y las actividades relacionadas con ellos, han provocado una reducción en la diversidad de la flora natural de la turbera y han favorecido la introducción de especies colonizadoras e invasoras, propias de ambientes alterados y ruderales (Fraga *et al.*, 2008a).

El principal objetivo de este capítulo es dar a conocer con detalle las características de BCG, desde su origen hasta el momento actual, con el fin de ampliar la información existente sobre la misma y aportar nuevos datos de referencia en reconstrucciones paleoambientales de ámbito local y regional.

6.2. MATERIAL Y MÉTODOS

6.2.1. Área de estudio

La turbera Borralleiras de Cal Grande (BCG 43°35'25''N y 7°30'50''W) es una turbera de cobertor de cima (watershed blanket bog), situada sobre la cumbre plana del alto de Cal Grande (Montes Cabaleiros), un cordal montañoso dominado por cuarcitas, a una altitud de 670 m s.n.m. a 15 km al sur de la costa cantábrica (fig. 6.1).

La precipitación media anual se sitúa en torno a 1400–1800 mm, a la que hay que sumar una precipitación efectiva debido a la niebla de unos 5000 mm (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2014). La temperatura media anual es de 11,5°C (Martínez-Cortizas & Pérez-Alberti, 1999).

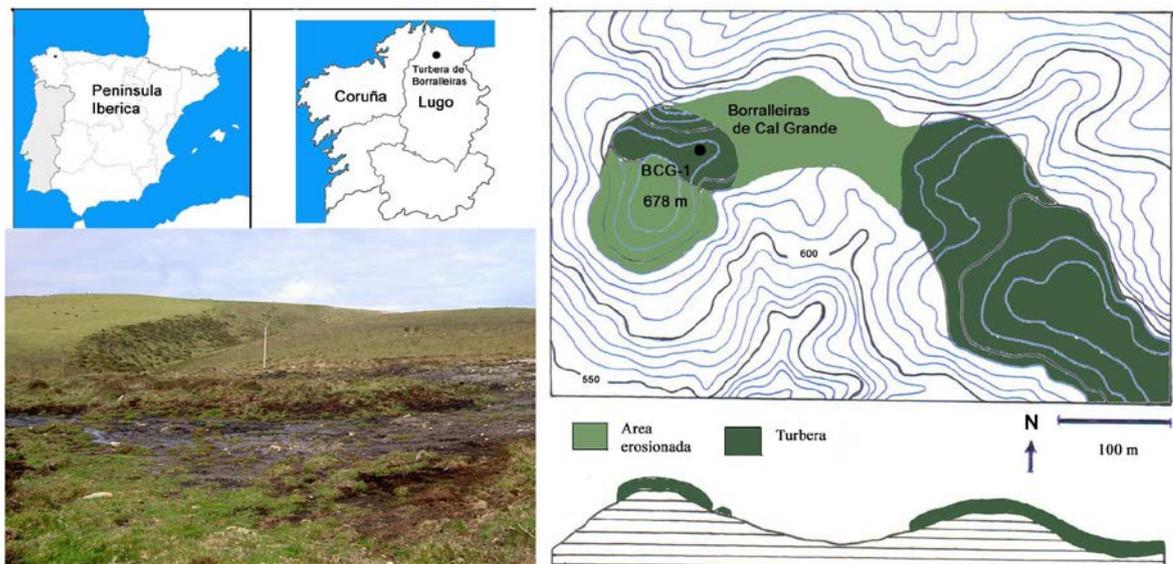


Figura 6.1. Mapa de la turbera de Borralleiras de Cal Grande: a) situación al norte de la Península Ibérica. b) topografía, área erosionada y posición del testigo BCG-1.

Biogeográficamente, las Serras Septentrionales están incluidas dentro de la región Eurosiberiana, provincia Atlántico-Europea, subprovincia Cántabrico-Atlántica, Sector Galaico-Asturiano (Rivas-Martinez, 1987, Rivas-Martinez *et al.*, 1999).

Al igual que en el caso de Zalama, esta turbera ha sufrido numerosas alteraciones en el pasado. La zona oeste de la turbera está muy deteriorada debido a la presencia de una explotación de turba que sigue activa en la actualidad (fig. 6.2).



Figura 6.2. Vista general de Borralleiras de Cal Grande con el área y edificaciones de la explotación minera y los aerogeneradores de su entorno.

6.2.2. Flora y Vegetación

La cubierta vegetal de BCG en la actualidad es un mosaico de comunidades de brezal húmedo y praderas de gramíneas, ciperáceas y juncáceas. En las áreas menos alteradas resulta evidente la influencia del nivel de la capa freática en la composición florística. Así, cuando ésta se mantiene cerca de la superficie del suelo de forma permanente o durante la mayor parte del año las comunidades más frecuentes son praderas de ciperáceas pertenecientes a las asociaciones *Carici durieui-Molinietum caeruleae*, *Carici durieui-Eriophoretum angustifolii* y *Carici durieui-Scirpetum cespitosi*, que tienen en común como especie característica *Carex durieui* Steud. ex Kunze, endemismo del noroeste ibérico.

Cuando la capa freática está por debajo de la superficie del suelo de forma permanente o casi permanente, las comunidades de brezal de la asociación *Erico mackaiana-Sphagnion papillosum* se hacen dominantes, seguidas de los brezales de la asociación *Ulici breoganii-Ericetum mackaiana*. Ambas comunidades son fácilmente reconocibles por su especie característica, *Erica mackaiana* Bab. que, aunque no es un endemismo estrictamente ibérico,

su área de distribución está restringida al norte de la Península Ibérica (sectores oceánicos del norte de Galicia, Asturias y noroeste de Cantabria (Fraga, 1983; Nelson & Fraga, 1983) y a un área reducida de Connemara, en el oeste de Irlanda (Webb, 1955). En general la asociación *Ulici breoganii-Ericetum mackaiana* está vinculada a las áreas más secas de la turbera y en ella, además de los brezos de las especies *E. mackaiana* y *Calluna vulgaris* (L.) Hull., esta presente como especie característica *Ulex gallii* subsp. *breoganii* (Castrov. & Valdés Berm.) Rivas Mart. & al., endemismo del noroeste de la península Ibérica (Galicia y oeste de Asturias). En claros de estos brezales, en áreas más o menos encharcadas, también hay pequeñas formaciones herbáceas de la asociación *Arnica montana*, con *Arnica montana* L. como especie característica. En el Anejo V de la Directiva 92/43/CEE del Consejo, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. *A. montana* está incluida como especie de interés comunitario cuya recogida en la naturaleza y explotación puede ser objeto de medidas de gestión. Asimismo, en algunas comunidades autónomas españolas está reconocida como especie amenazada en las categorías de especie vulnerable (País Vasco) o rara (Castilla y León).

Además de las especies mencionadas, en esta turbera también han sido inventariadas otras, entre las que destacan por ser características de turbera o por su frecuencia y abundancia:

Briófitos: *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *Sphagnum compactum* Lam. & DC., *Sphagnum papillosum* Lindb., *Sphagnum denticulatum* Brid., *Odontochisma sphagni* (Dicks.) Dum., *Campylopus brevopilus* Bruch & Schimp, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., *Dicranum scoparium* Hedw., *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp, *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Leucobryum juniperoideum* (Brid.) Müll., *Racomitrium heterosticum* (Hedw.) Brid. y *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.

Ciperáceas: *Carex durieui* Steud. ex Kunze, *Carex panicea* L., *Carex binervis* Sm., *Eriophorum angustifolium* Honckeney y *Scirpus caespitosus* L.

Gramíneas: *Molinea caerulea* (L.) Moench., *Agrostis curtisii* Kerguélen, *Agrostis hesperica* Romero & Morales, *Festuca rubra* L. subsp. *rubra* y *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.

Juncáceas: *Juncus squarrosus* L., *Juncus bulbosus* L. y *Luzula multiflora* (Retz.) Lej

Ericáceas: *Erica mackaiana* Bab., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. y *Erica cinerea* L.

Otras especies de interés: *Arnica montana* L., *Galium hircynicum* Weigel, *Gentiana pneumonanthe* L., *Potentilla erecta* (L.) Rauschel, *Scilla verna* Hudson, *Caltha palustris* L., *Drosera rotundifolia* L., *Scorzonera humilis* L. y *Ulex gallii* subsp. *breoganii* (Castrov. & Valdés Berm.) Rivas Mart. & al.

6.2.3. Toma de muestras

Los testigos de turba se obtuvieron mediante muestreo directo, previo acondicionamiento de un frente abierto en una zanja (fig.6.3), hasta alcanzar la máxima profundidad posible, 240 cm. La turba se cortó en campo y se envolvió en plástico y papel de aluminio en bloques de 25x25x25 cm para su transporte. En el laboratorio se seccionaron los bloques de muestra fresca, cada 2 cm de grosor; se tomaron muestras de la interfase turba-

vegetación, del contacto turba-fase mineral y de la roca fresca basal. Cada muestra fue subdividida en 3 submuestras. Una submuestra se mantuvo fresca a 4 °C, otra parte se congeló a -10 °C y una tercera se secó a 30 °C y se molió en un mortero de ágata



Figura 6.3. Perfil del suelo de Borralleiras de Cal Grande.

6.2.4. Métodos

Para la extracción, identificación y cuantificación de macrofósiles vegetales y hongos, así como para los análisis de geoquímica elemental, de la tasa de crecimiento de la turbera y para la obtención de los índices de humificación e hidroclimático se ha seguido la metodología descrita en el apartado 3, material y métodos, común para este capítulo y el anterior sobre la turbera de Zalama. Sólo se han realizados algunas modificaciones en los análisis de geoquímica elemental y en la datación radiocarbónica. En esta turbera, como geoindicadores de la erosión del suelo, se determinaron las variaciones del contenido total de Zr y Ti, en todo el perfil. Por otra parte, para elaborar los patrones de desarrollo de la turbera se realizaron dataciones por radiocarbono (^{14}C AMS) en ocho muestras de turba, en las que se eliminaron las raíces. Las dataciones se hicieron en el Beta Analytic Inc (Miami, USA) (Tabla 6.1).

Los datos se calibraron usando el programa CALIB 5.0.2 (<http://calib.qub.ac.uk/calib/>) (Reimer *et al.*, 2004), teniendo en cuenta la máxima probabilidad en intervalos de 2 sigma, considerando éstos como estadísticamente robustos (Telford *et al.*, 2004). El modelo de edad / profundidad se obtuvo utilizando el programa Clam R (Blaauw, 2010; <http://chrono.qub.ac.uk/blaaauw/wiggles/>). (fig. 6.4). Información sobre este modelo sido publicada por Mighall *et al.* (2006) y Pontevedra-Pombal *et al.* (2013).

Todas las edades presentadas en este trabajo se expresan en años calibrados antes del presente (a cal. AP). La edad de la base del testigo representa 5500 años de acumulación de turba.

Tabla 6.1. Fechas de radiocarbono de BCG. Se muestran las edades, antes del presente (AP), promedio de probabilidad en dos sigmas (de Pontevedra-Pombal *et al.*, 2013).

Prof (cm)	Materi al	2 a. cal. AP		Código Lab.
		Edad 14C	(probabilida d promedio)	
9	Turba	160±60	159	Beta-145560
29	Turba	1030±60	946	Beta-145561
59	Turba	1560±60	1455	Beta-145562
89	Turba	1960±60	1912	Beta-145563
119	Turba	2370±60	2430	Beta-145564
149	Turba	2900±60	3046	Beta-145565
179	Turba	3360±60	3599	Beta-145566
209	Turba	3850±70	4267	Beta-145567
229	Turba	4660±70	5403	Beta-145568

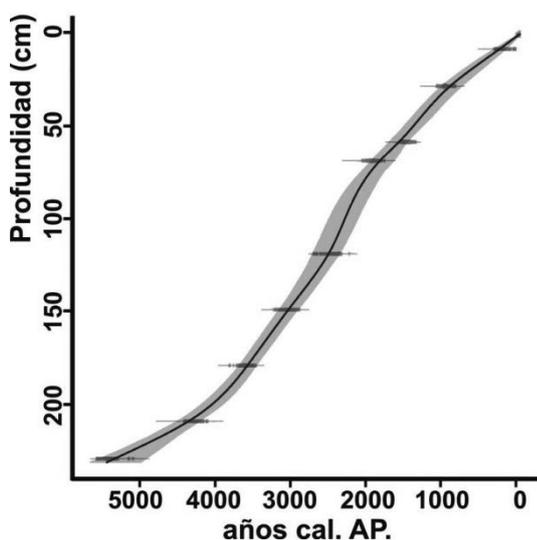


Figura 6.4. Modelo Edad-Profundidad basado en las dataciones calibradas (a partir de Pontevedra-Pombal *et al.*, 2013). La línea negra representa el mejor ajuste (smooth-spline model) obtenido con el programa Clam (Blauuw, 2010).

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Morfoestratigrafía y caracterización físico-química

Las características morfológicas parecen indicar un desarrollo continuo del histosol hasta una profundidad de 235 cm sobre un coluvio cuarcítico, fuertemente alterado y melanizado, con los intersticios rellenos de materia orgánica (ciclo 2: 2AC), que en un primer ciclo de edafogénesis se desarrolló sobre un suelo incipiente, formado sobre el material litológico “*in situ*” (ciclo 3) (fig. 6.5). Los horizontes orgánicos se han denominado según la nomenclatura de la Soil Survey Staff (2014), para evitar la confusión habitual derivada de la similitud entre los grados de descomposición de la escala de von Post (1937) y los horizontes orgánicos en la clasificación FAO (2006) (fig. 6.5).

- 0-24 cm. Horizonte fibrico Oi1 (H1). Turba rubia muy poco descompuesta, muy fibrosa, marrón rojiza oscura (5YR3/2 y 5YR2.5/2) en húmedo, plástica. Presenta numerosas raicillas.
- 24-210 cm. Horizonte fibrico Oi2 (H2). Turba rubia muy poco descompuesta, muy fibrosa, marrón rojiza oscura (5YR3/2 y 5YR2.5/2) en húmedo, plástica. El grado de descomposición de la materia orgánica evoluciona casi imperceptiblemente, pasando de restos muy poco descompuestos, en superficie, a ligeramente descompuestos a 210 cm de profundidad. Entre 102 – 104, 128 – 130, 140 – 144, 150 – 152, 164 – 168 y 170 – 172 cm se observaron restos leñosos.
- 210- 214 cm. Horizonte hémico Oe (H3). Turba moderadamente descompuesta, negra (5YR2.5/1) en húmedo, muy plástica, límite neto con el horizonte superior, aunque todavía se aprecian fibras y son visibles algunas arenas finas.
- 214- 240 cm. Horizonte sáprico Oa (H4). Turba con un grado de descomposición alto y paulatinamente creciente hacia la base del horizonte, negra (7.5YR2.5/0) en húmedo, la materia orgánica se hace más compacta, disminuyen progresivamente las ya escasas fibras visibles y aumenta el contenido en arenas.
- 240- 255 cm. 2AC. Horizonte rico en materia orgánica turberiforme, negro (7.5YR2.5/0) en húmedo, donde la fracción inorgánica de tamaño arena gruesa se constituye en un potente coluvio cuarcítico en la base del horizonte. Sobre la grava y piedra que forma el coluvio y con fibras vegetales relativamente grandes, sobre la superficie de la cuarcita.
- 255- 260 cm. 3Ah. Horizonte marrón grisáceo muy oscuro (10YR3/2) en húmedo, con un elevado contenido en material inorgánico suelto fuertemente melanizado. Gran cantidad de arenas de diverso tamaño.
- 260- 265 cm. 3AC. Nivel de intensa y heterogénea mezcla entre el material saprolítico marrón oscuro amarillento (10YR4/4) en húmedo y el material superior rico en materia orgánica marrón grisácea muy oscura (10YR3/2) en húmedo.
- > 265 cm. 3C. Saprolita cuarcítica marrón oscura amarillenta (10YR4/4) en húmedo.



Figura 6.5. Morfo-estratigrafía del perfil de turba de Borralleiras de Cal Grande. VP, escala de von Post (von Post, 1937); IP, Índice pirofosfato sódico (Lynn *et al.*, 1974; Soil Survey, Staff, 1975) y características del paleosuelo inicial.

El contenido total de carbono (Ct) oscila entre 31,7 y 57,6 % (fig. 6.6). Estos valores de carbono orgánico son equiparables a los establecidos en turberas ombrotroficas de las Islas Británicas (Loisel *et al.*, 2014). El enriquecimiento en C en el perfil de la turbera está más acelerado en los 30 cm superficiales, coincidiendo con el límite entre el acrotelmo (48,1 %) y el catotelmo (54,5 %), y reproduce el mismo patrón de otras turberas de cobertor ibéricas (Pontevedra-Pombal, 2002, Pontevedra-Pombal *et al.*, 2004, 2006; Kaal *et al.*, 2007).

La evolución de estas propiedades muestra una tendencia clara hacia la ombrotrofia con cambios drásticos desde el inicio y una marcada zona de transición entre la fase inicial de formación de la turbera con condiciones minerotroficas hasta adquirir rasgos de ombrotrofia (FBT, Fen–Bog Transition), estabilizándose el proceso a partir de 212 cm. (figs. 6.6, 6.7).

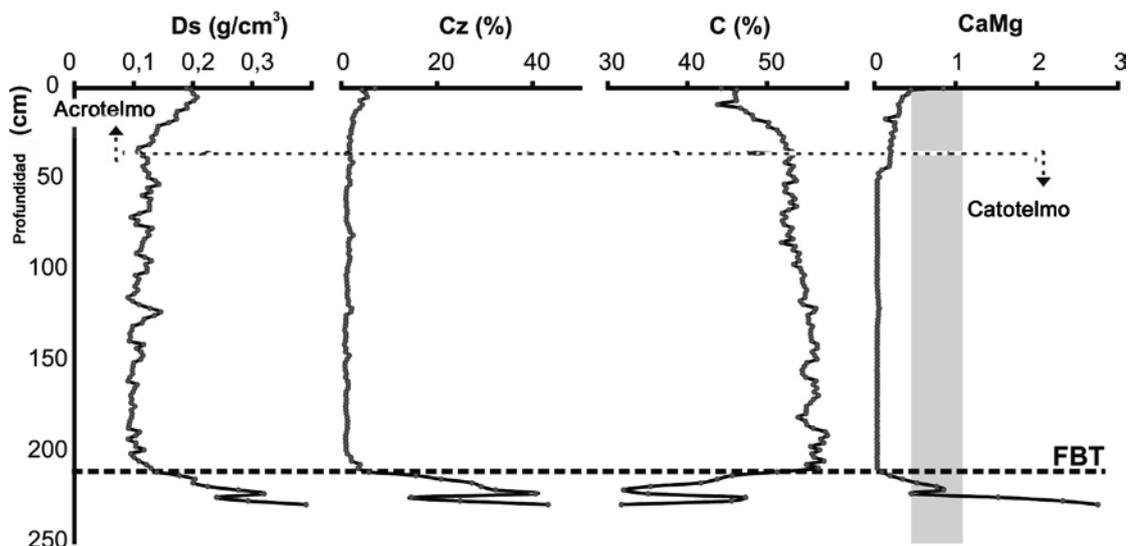


Figura 6.6. Evolución de las propiedades físico-químicas en profundidad. Densidad del suelo (Ds), contenido en cenizas (Cz), contenido total de carbono (C), Relación Ca/Mg. Situación del límite entre acrotelmo y catotelmo. FBT: límite entre las fases ombrotrofica y minerotrofica.

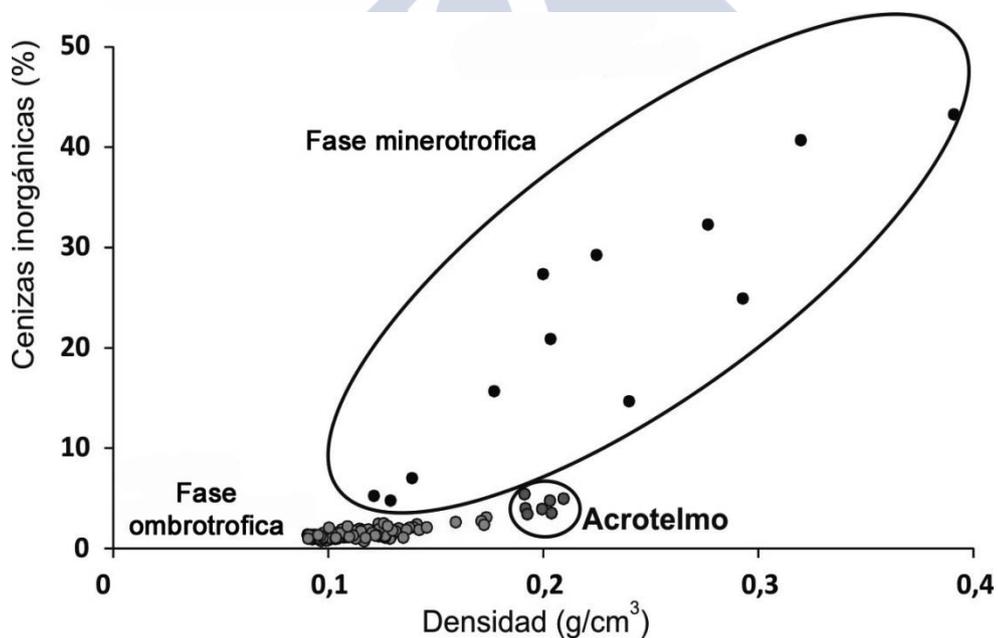


Figura 6.7. Relación entre la densidad de la turba y el contenido en materia mineral para las distintas fases evolutivas de la turbera de Borralleiras de Cal Grande.

6.3.2. Acumulación de elementos litogénicos

Los contenidos medios de Ti (197 mg kg⁻¹) y de Zr (11,8 mg kg⁻¹) muestra una elevada desviación estándar (284 mg kg⁻¹; 25,3 mg kg⁻¹ respectivamente). Esto se puede explicar parcialmente por las diferencias en el contenido de estos elementos en las distintas fases evolutivas distinguibles en esta turbera. Cuando se aplica la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis al contenido de Ti y Zr, tomando como variable de agrupación el modelo diplotélmico de la turbera y las fases ombrotróficas y minerotróficas, los resultados muestran diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre el acrotelmo, el catotelmo y el nivel basal minerotrófico para su contenido en elementos litogénicos.

Sin embargo, como se observa en la figura 6.8, hay variaciones en la concentración de Ti y Zr, expresadas como puntuaciones Z, dentro de la fase catotélmica ombrotrófica que no pueden ser explicadas por diferencias en la evolución endógena de la turbera. Estas variaciones muestran una elevada sincronización entre ambos elementos, que se refleja en una correlación positiva altamente significativa entre los ellos ($r = 0,977$; $p < 0,0005$) y negativa con la LOI ($r = -0,965$ - $-0,956$; $p < 0,001$; $N = 131$) sugiriendo un origen y un proceso de acumulación común.

Especialmente notorio es el incremento del flujo de Ti y Zr a la turbera hace 2500, 2000 y 1250 a. cal. AP, así como el incremento constante que se observa desde hace 900 a. cal. AP.

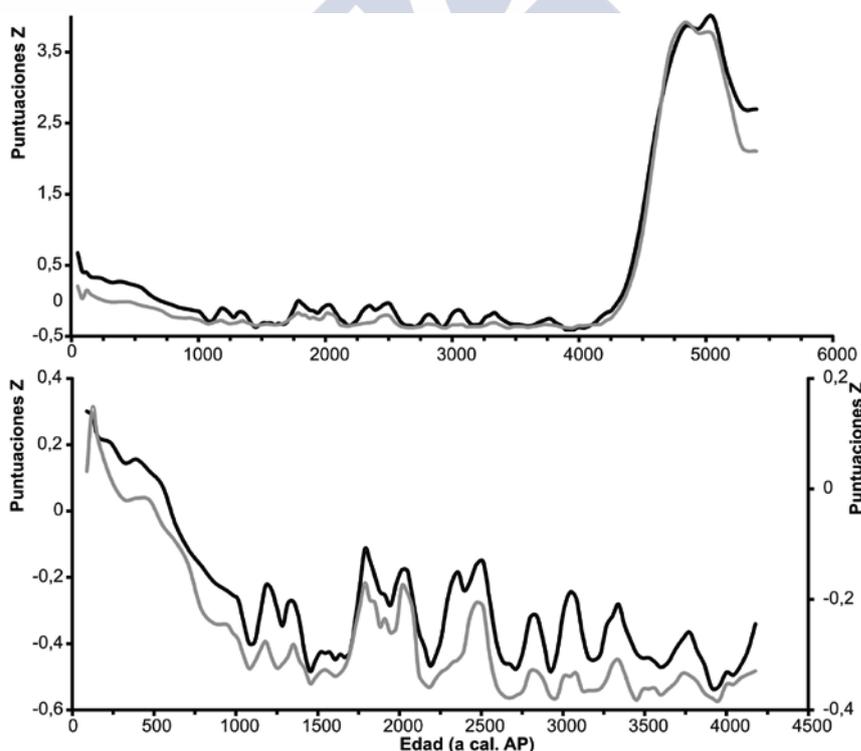


Figura 6.8. Puntuaciones Z de la distribución de Ti (en negro) y Zr (en gris) en la turbera de Borralleiras de Cal Grande. En la gráfica inferior se ha eliminado la parte correspondiente al paleosuelo, para visualizar mejor las variaciones de cada elemento.

6.3.3. Determinación del grado de humificación de la turba.

Los resultados del análisis de humificación de la turba se presentan como porcentaje de luz transmitida, corregido para el contenido de cenizas inorgánicas y expresado como una media móvil de 3 puntos (T_c), para suavizar las fluctuaciones de frecuencia corta, destacando las tendencias de períodos más largos (fig. 6.9) (véase sección. 3, apartado 3.7). A partir de estos resultados se calcula el índice de humificación (IHu); este índice se comentará más adelante, junto con el índice hidroclimático (IH) (fig. 6.13) cuando se describen los distintos períodos en los que se ha dividido el diagrama estratigráfico.

Como se puede apreciar en la figura 6.9, las variaciones de la transmitancia no siguen un patrón similar a la pérdida de masa por ignición, que es una medida indirecta del contenido en materia orgánica. Es decir, la evolución de la materia orgánica, medida a través de la transmitancia, no parece tener una dependencia del contenido total de materia orgánica.

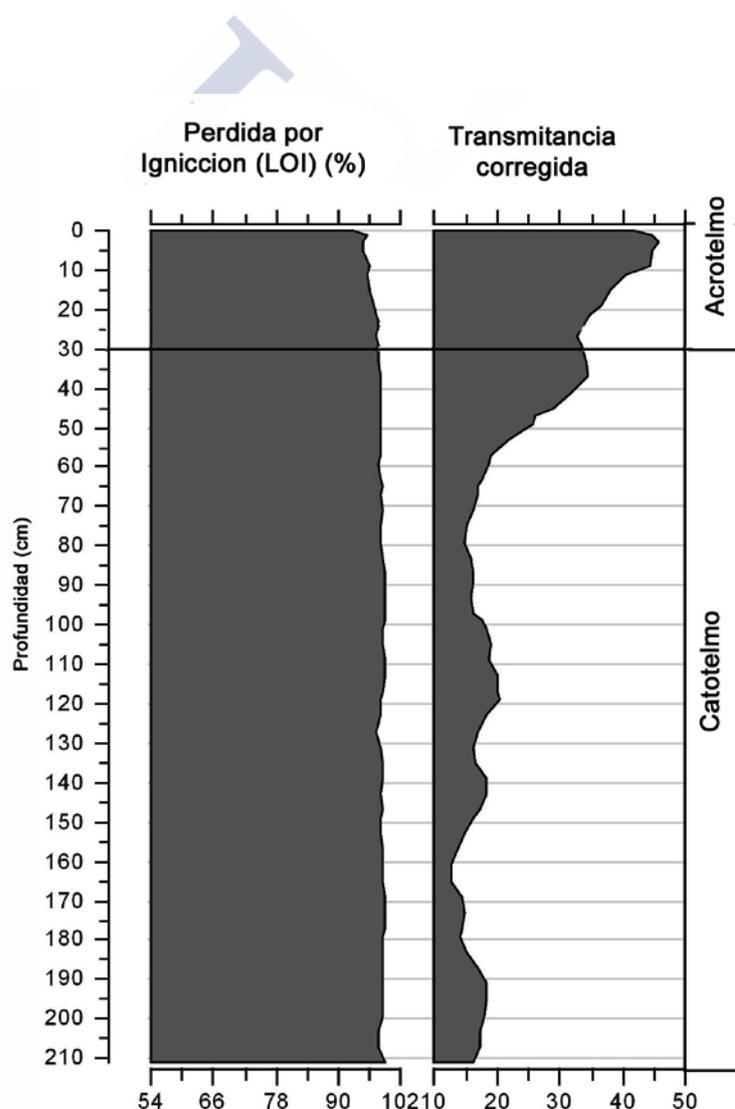


Figura 6.9. Pérdida por ignición (LOI, Loss on Ignition) y transmitancia corregida del testigo de Borralleiras de Cal Grande. Situación del límite entre acrotelmo y catotelmo.

6.3.4. Macrofósiles vegetales y hongos

Se han identificado macrofósiles pertenecientes a trece taxones vegetales, diez de ellos a nivel de especie y los restantes a nivel de género o sección (Tabla 6.2). Todos los taxones identificados son también componentes de la flora actual de la turbera.

En la tabla 6.2 se muestran los distintos tipos de macrofósiles estudiados, así como sus frecuencias y abundancias relativas en el conjunto del perfil. Igual que en Zalama, los restos más abundantes corresponden a raíces que no han podido ser asignadas a ninguna especie concreta, dada la ausencia de caracteres distintivos en las mismas. Los restos de madera de Ericaceae, que corresponden tanto a raíces como a tallos, son el segundo tipo de macrofósil más frecuente y abundante. Probablemente en su mayoría correspondan a *E. mackaiana*, y en menor proporción a *C. vulgaris*, aunque en general no ha sido posible una diferenciación clara entre la madera fosilizada de estas dos especies.

Destacan también por su frecuencia y abundancia (Tabla 6.2, fig. 6.10) los macrofósiles de ciperáceas, con una presencia continua a lo largo de todo el perfil. En la parte inferior del testigo domina *E. angustifolium* que más tarde es sustituido por *Carex* sp. Ambos taxones son acompañados durante gran parte del perfil por *M. caerulea*.

J. bulbosus es más abundante en la base del perfil. Destaca la escasez de musgos, de los cuales solo se encontraron restos puntuales de cuatro especies, (Tabla 6.2, fig. 6.12).

Tabla 6.2: Macrofósiles vegetales identificados. Frecuencia relativa: nº de muestras en las que está presente/ nº total del muestras del perfil estudiadas. Abundancia relativa: nº de macrofósiles de ese taxón/ nº total de macrofósiles.

Taxon	Tipo de Macrofósiles	Frecuencia relativa %	Abundancia relativa %
Ericaceae	madera	81	20
<i>Calluna vulgaris</i>	hojas, frutos y semillas	8,6	0,2
<i>Erica mackaiana</i>	hojas y semillas	87,1	19,5
<i>Eriophorum angustifolium</i>	rizomas y aquenios	73,3	38,3
<i>Molinia caerulea</i>	rizomas y cariopsis	53,4	9,6
<i>Juncus bulbosus</i>	semillas	12,9	0,8
<i>Drosera rotundifolia</i>	semillas	14,7	0,3
<i>Caltha palustris</i>	semillas	8,6	0,1
<i>Potentilla erecta</i>	semillas	5,2	0,1
<i>Carex</i> sp.	rizomas y aquenios	35,3	9,9
<i>Sphagnum</i> sect. <i>Acutifolia</i>	filidios y cápsulas	8,6	0,6
<i>Leucobryum</i> sp.	filidios	2,6	0,1
<i>Hypnum cupressiforme</i> s.l.	filidios	13,8	0,4
<i>Campylopus</i> sp.	filidios	0,9	0,01

Turbera de Borralleiras de Cal Grande

En las figuras 6.10, 6.11 y 6.12 se representan los principales componentes de la turba en %, así como los distintos recuentos por taxones identificados en las 116 muestras estudiadas del perfil de la turbera de Borralleiras de Cal Grande.

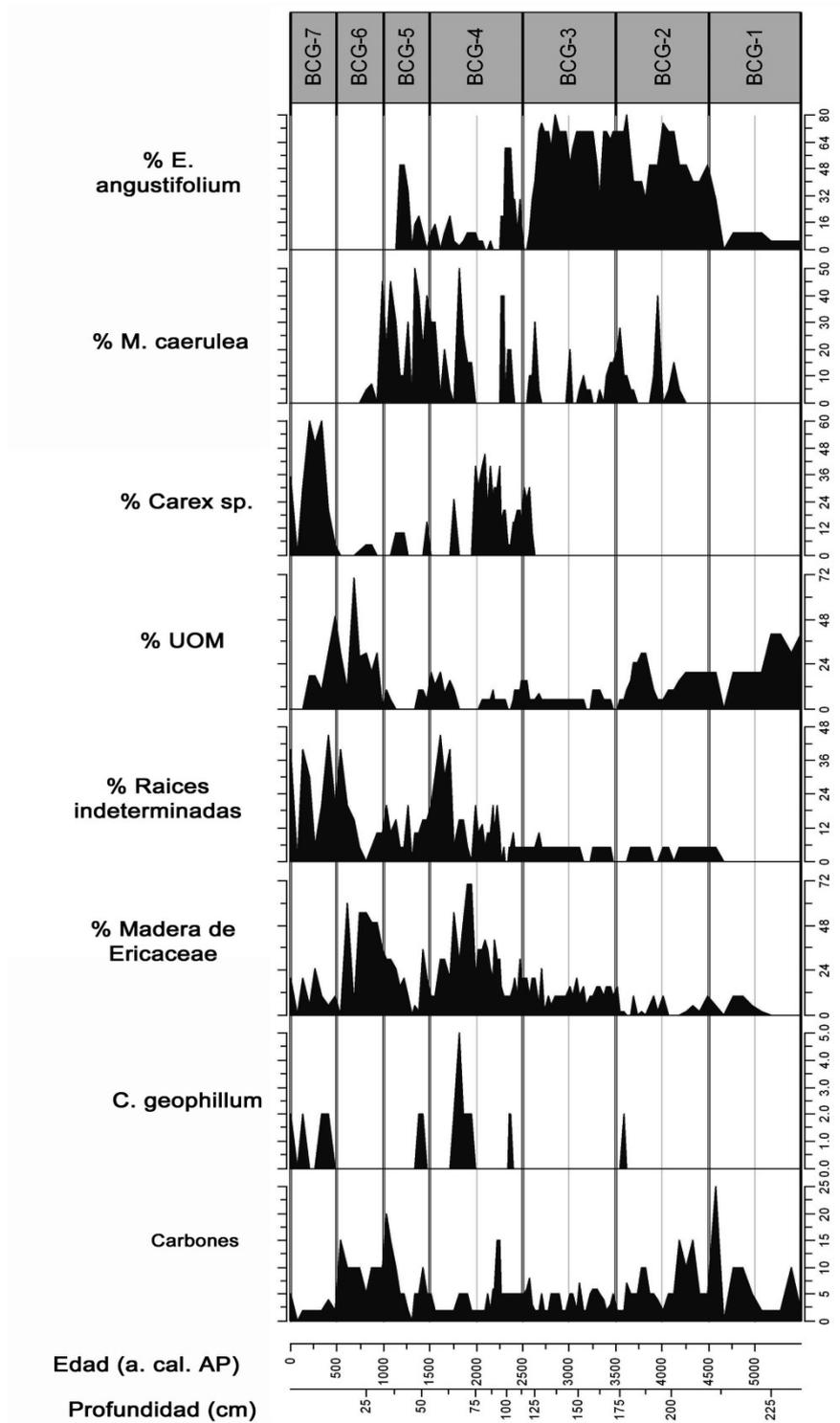


Figura 6.10. Diagrama del perfil de Borralleiras de Cal Grande: contenido en carbones, esclerocios de *Cenococcum geophilum*, UOM (materia orgánica no identificada) y componentes principales de la turba en %. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

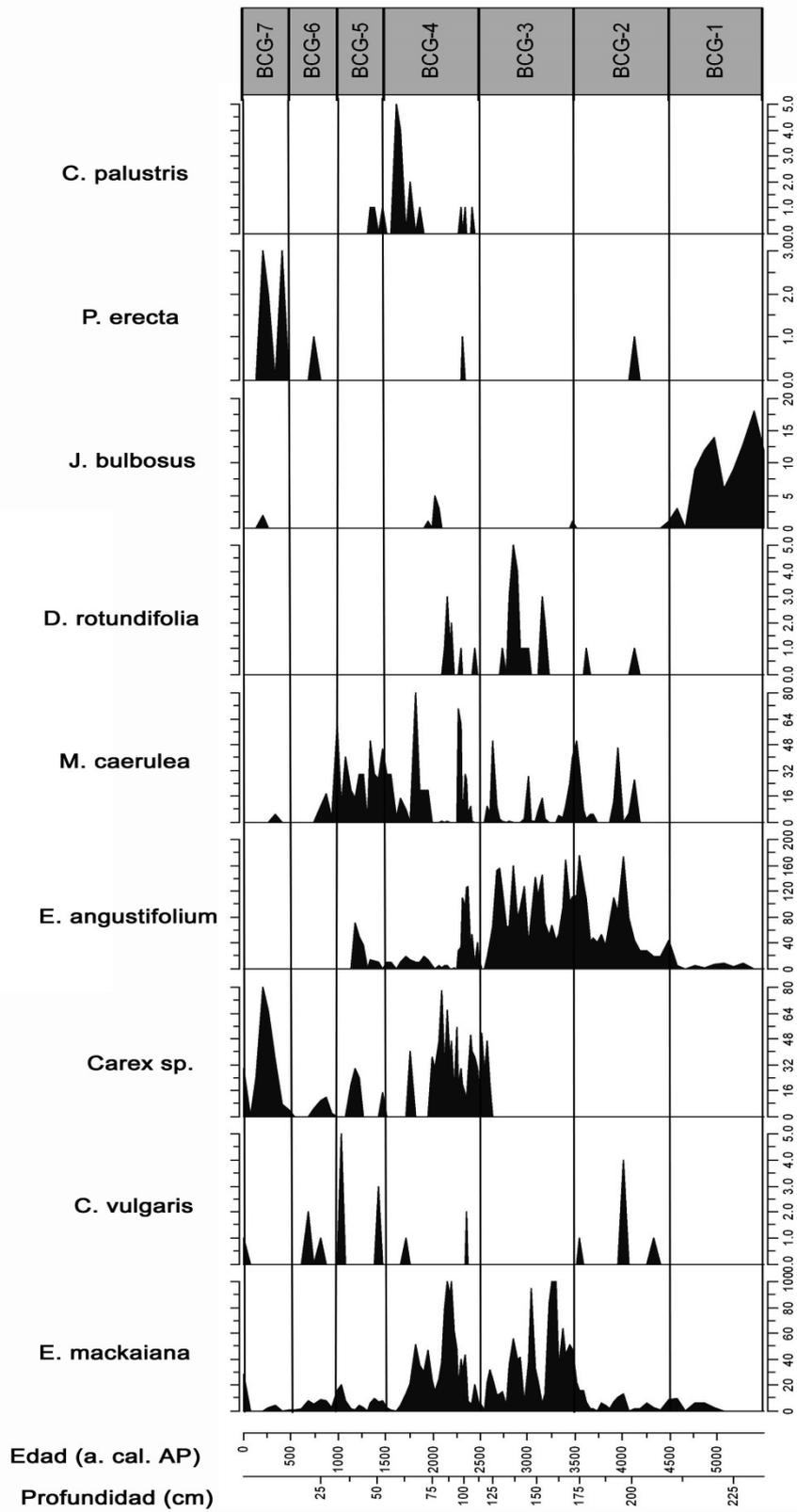


Figura 6.11. Diagrama del perfil de Borralleiras de Cal Grande: macrofósiles de plantas vasculares identificadas. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

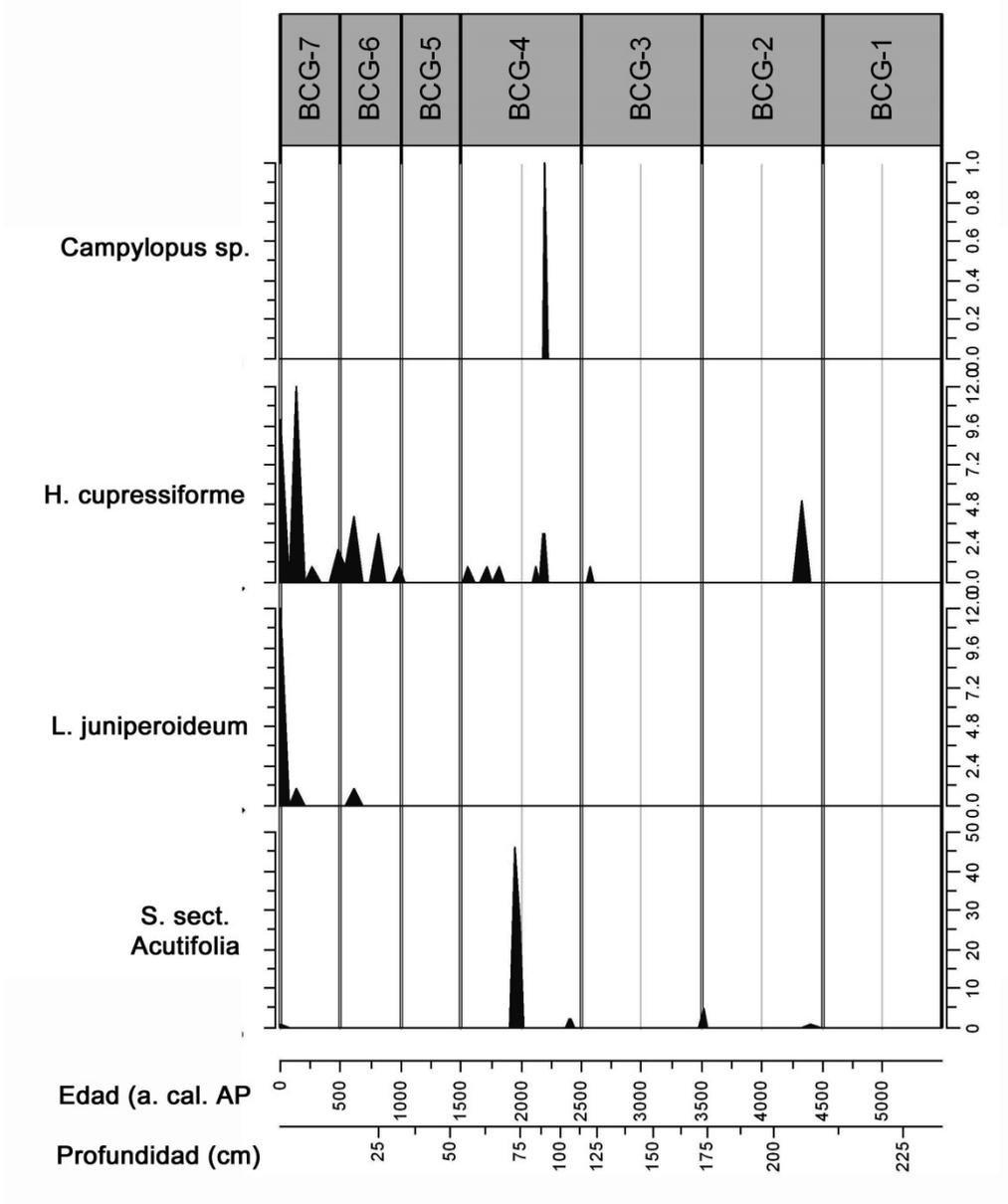


Figura 6.12. Diagrama del perfil de Borralleiras de Cal Grande: macrofósiles de briófitos identificados. En la fila superior se representan las zonas diferenciadas dentro del perfil (ver zonación estratigráfica)

6.3.5. Índice hidroclimático (IH)

Los valores asignados a las especies y géneros de macrofósiles vegetales, de acuerdo con sus preferencias hidrológicas en turberas se muestran en la Tabla 6.3. Se han seguido los mismos criterios que en el capítulo anterior, otorgando valores desde 1 (con preferencia por los ambientes más húmedos), a 5 (las que muestran preferencia por los ambientes más secos). En la figura 6.13 se expone la evolución del índice hidroclimático a lo largo del perfil, los valores positivos indican condiciones húmedas en la superficie de la turbera, cuanto más altos, mayor es el nivel de humedad, mientras que los valores negativos muestran condiciones ambientales secas y/o el nivel de la capa freática por debajo de la superficie de la turbera.

Tabla 6.3 Valores asignados a los taxones de macrofósiles identificados, de acuerdo con sus preferencias hidrológicas. (* valores modificados con respecto a los asignados para turberas británicas (Dupont, 1986). ** valores nuevos para esta turbera).

Taxon	Valor
<i>Drosera rotundifolia</i>	1**
<i>Caltha palustris</i>	1**
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2*
<i>Sphagnum</i> sec. <i>Acutifolia</i>	2*
<i>Molinia caerulea</i>	3**
<i>Juncus squarrosus</i>	3**
<i>Carex</i> sp	3**
<i>Erica mackaiana</i>	4*
<i>Calluna vulgaris</i>	5*
<i>Potentilla erecta</i>	5**
<i>Leucobryum</i> sp.	5**
<i>Hypnum cupressiforme</i>	5**

6.3.6. Índice de Humificación (IHu)

A partir de la transmitancia corregida (fig. 6.9) se calculó el índice de humificación según el método de Chambers *et al.* (2010) (véase sección 3, apartado 3.7). Los datos obtenidos se muestran en la figura 6.13. Al igual que en el caso del índice hidroclimático anterior, los distintos períodos que se pueden establecer se comentan en el apartado de zonación estratigráfica (apartado 6.3.8). Ambos índices muestran una similitud a grandes rasgos bastante alta. Independientemente de la coincidencia de los distintos picos, lo más importante es la marcada sincronía entre las tendencias hacia condiciones de mayor o menor humedad y/o sequía. A partir de estos datos se pueden identificar los patrones cambiantes de la humedad superficial de la turbera (BSW, apartado 1.3) como resultado de cambios climáticos producidos a lo largo de la evolución de la turbera. En la figura 6.13 puede verse la mayor similitud en los últimos 1000 años desde la actualidad y otra fase de gran concordancia del 3500 a. cal. AP hasta el inicio de formación de la turbera en torno al 5500 a. cal. AP.

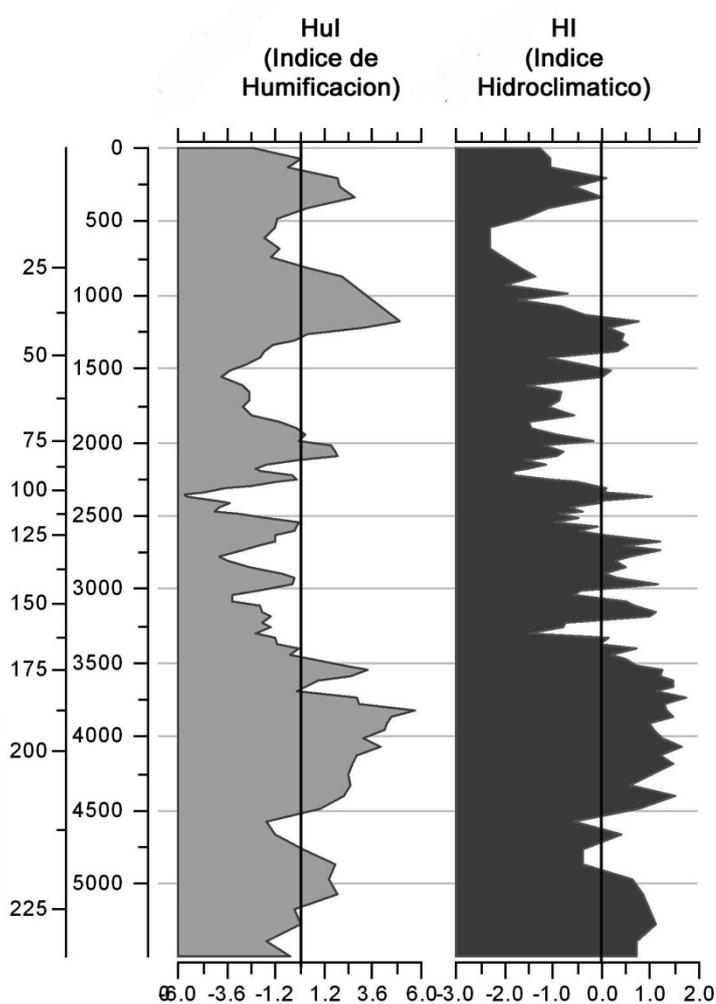


Figura 6.13. Índice de Humificación (IHu) e Índice Hidroclimático normalizado (IH). Valores positivos muestran condiciones ambientales húmedas y valores negativos condiciones ambientales secas.

6.3.7. Tasa de crecimiento vertical de la turbera

Aunque la tasa media de crecimiento vertical de BCG es de $0,50 \pm 0,19 \text{ mm a}^{-1}$ y no se observan indicios de la presencia de hiatos estratigráficos, esta tasa no ha sido continua desde el Holoceno medio, identificándose variaciones de la misma, con incrementos sobre la media entre 2000-2600 a.cal AP. (fig. 6.14).

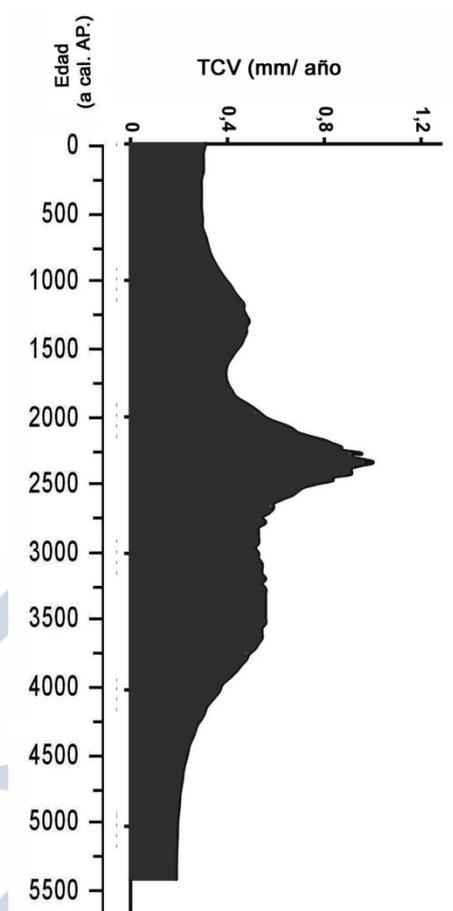


Figura 6.14. Tasas de crecimiento vertical (TCV) de la turbera (mm a^{-1}).

6.3.8. Zonación estratigráfica

El análisis conjunto de todos los factores ambientales ha permitido establecer diferentes zonas, a lo largo del perfil. El índice de humificación (IHu) de la turba y el índice hidroclimático (IH) (fig. 6.13) muestran en general una buena concordancia; en base a lo cual hemos podido establecer una alternancia entre fases húmedas y secas a lo largo del perfil de la turbera.

A continuación se describen las siete zonas que hemos diferenciado a lo largo del perfil:

BCG-1 (5500 - 4500 a cal. AP) (231-211 cm): Turba de color negro con un grado de descomposición alto. Los datos del índice de humificación (IHu) y del índice hidrológico (IH) indican una tendencia progresiva hacia condiciones de menor humedad al inicio y final de este período, en comparación con la parte central del mismo. Los macrofósiles encontrados corresponden en su mayoría a semillas de *J. bulbosus*, y una leve presencia de *E. angustifolium* ca. 5000 a cal. AP, también aparecen los primeros restos de *E. mackaiana* (fig. 6.15).

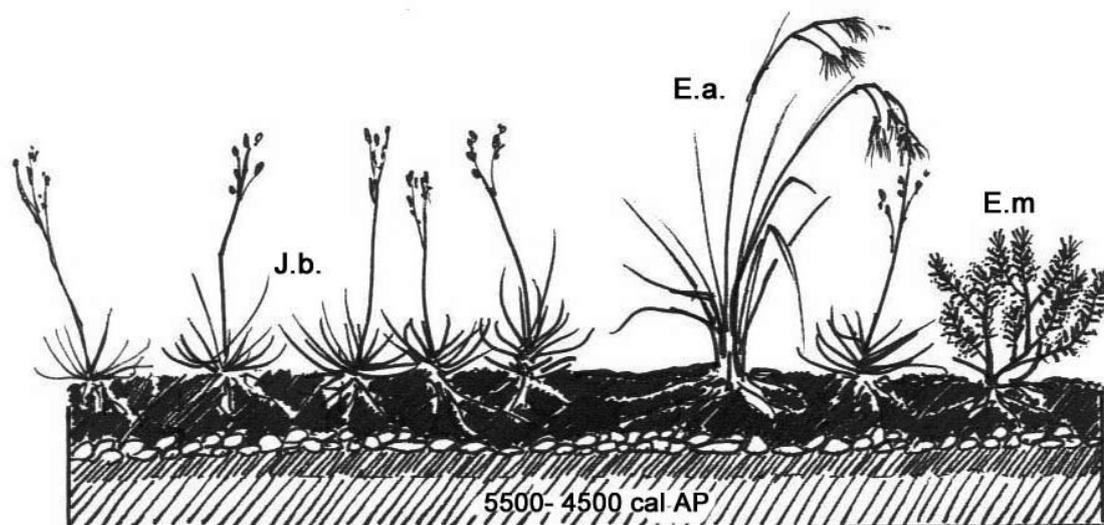


Figura 6.15. Representación de la cubierta vegetal en BCG-1: *J. bulbosus* (J.b.), *E. mackaiana* (E. m), *E. angustifolium* (E.a.).

BCG-2 (4500 - 3500 a cal. AP) (211-172 cm): Turba muy fibrosa, marrón rojiza oscura. El IHu y el IH coinciden en indicar un periodo húmedo. Los restos vegetales encontrados pertenecen principalmente a *E. angustifolium*, algún resto de madera de Ericaceae, los primeros restos de *C. vulgaris* y *M. caerulea*; puntualmente también se registra algún resto de *Sphagnum*, *H. cupressiforme* y *D. rotundifolia* (fig. 6.16). Asimismo, los carbones son abundantes al inicio de este periodo. Los valores de concentración de elementos litogénicos, aun con oscilaciones, permanecen cercanos al nivel más bajo de estos elementos.

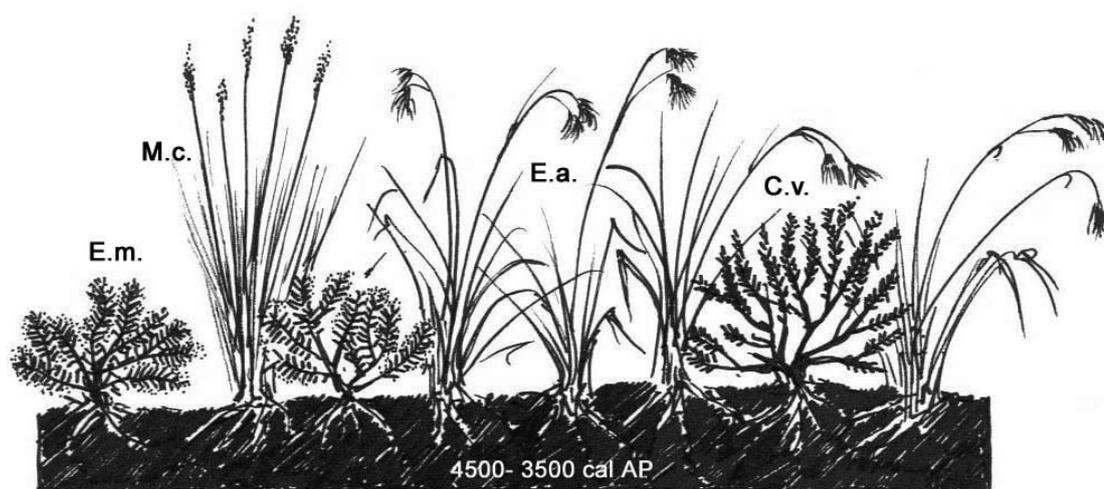


Figura 6.16. Representación de la cubierta vegetal en BCG-2: *M. caerulea* (M.c.), *E. mackaiana* (E. m), *E. angustifolium* (E.a.), *C. vulgaris* (C.v.).

BCG-3 (3500 - 2500 a cal. AP) (172-116 cm): Turba muy fibrosa, marrón rojiza oscura. Los índices hidroclimático y de humificación muestran valores fluctuantes, al principio bajos

indicando condiciones ambientales secas entre 3500 -3250 a cal. AP; luego experimentan un incremento que muestra una reducción de la sequía. En torno a 2750 a cal. AP y al final del período no hay concordancia entre los dos índices. Al igual que en BCG-2 los restos más abundantes pertenecen a *E. angustifolium*, los restos de *M. caerulea* son discontinuos y en el caso de las ericáceas no hay indicios de restos de *C. vulgaris* y sin embargo se produce un notable incremento de los macrofósiles de *E. mackaiana*. Destaca también la presencia puntual de *D. rotundifolia* (fig. 6.17). El flujo de elementos litogénicos a la turbera no muestra cambios significativos respecto a la fase anterior.

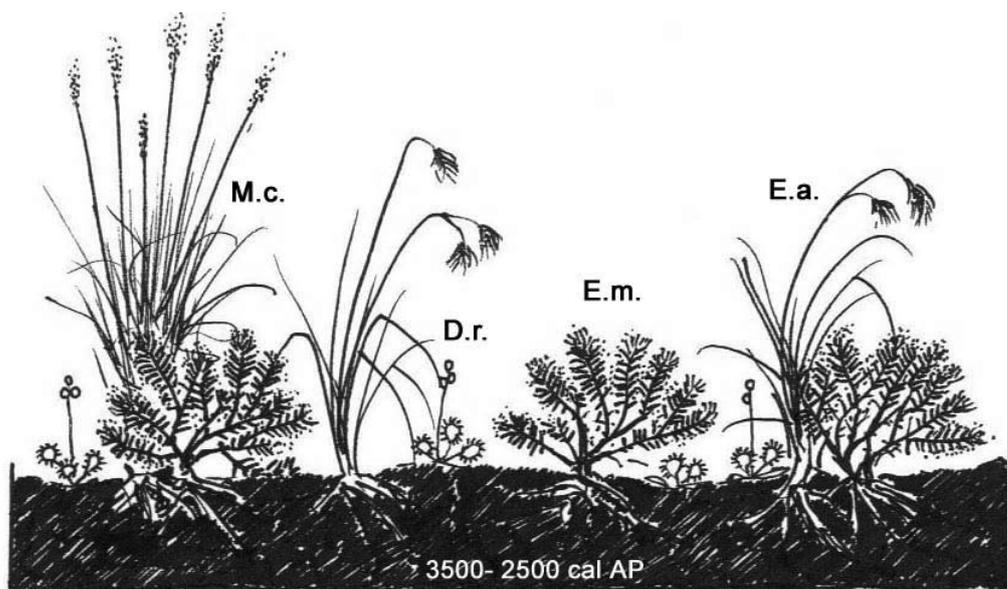


Figura 6.17. Representación de la cubierta vegetal en BCG-3: *M. caerulea* (M.c.), *E. mackaiana* (E. m.), *E. angustifolium* (E.a.), *D. rotundifolia* (D.r.).

BCG-4 (2500 - 1500 a cal. AP) (116-54 cm): Turba muy fibrosa, marrón rojiza. Al inicio y al final de este período no hay buena concordancia entre los dos índices, aunque la tendencia general de ambos en el conjunto del período apunta a condiciones ambientales secas, con un incremento de humedad en torno a 2000 a cal AP. La cubierta vegetal sufre un fuerte cambio, *E. angustifolium*, dominante en los dos milenios anteriores reduce su presencia, siendo desplazado por *M. caerulea* y *Carex* sp. Asimismo, se observa un importante aumento en los restos de madera de Ericaceae y aparecen de nuevo semillas de *J. bulbosus* (fig. 6.18). Coincidiendo con este cambio general en la cubierta vegetal y en los marcadores de menor humedad, también se registran los mayores incrementos pre-históricos en la concentración de Ti y Zr, entre ca. 2600 a 1700 cal. AP.

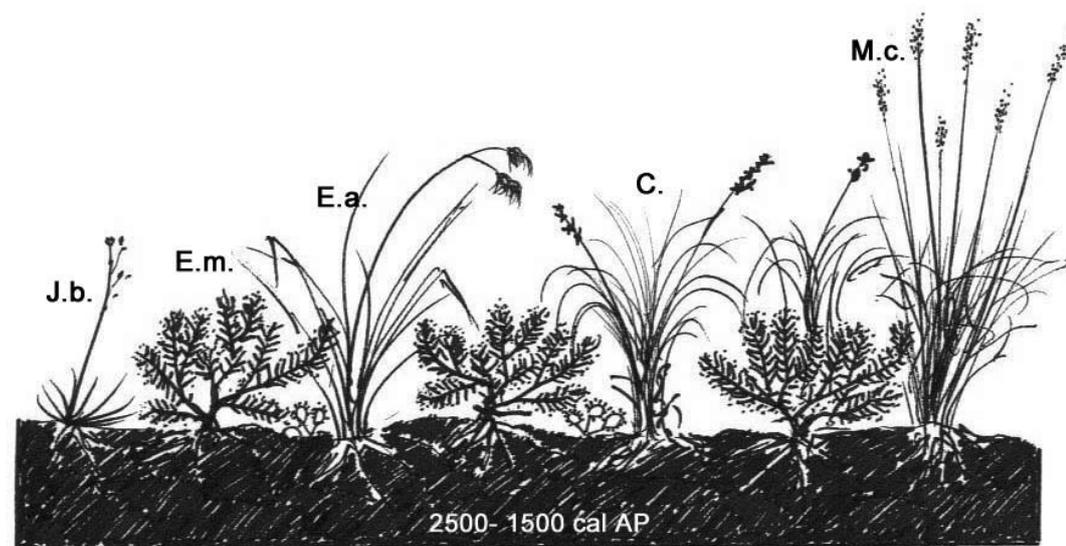


Figura 6.18. Representación de la cubierta vegetal en BCG-4: *M. caerulea* (M.c.), *J. bulbosus* (J.b.), *E. mackaiana* (E. m), *E. angustifolium* (E.a.), *Carex* sp.(C.).

BCG-5 (1500 - 1000 a cal. AP) (54-32 cm): Turba muy fibrosa, marrón rojiza. Se observa un aumento del IHu y del IH hacia condiciones de mayor humedad. Los restos más abundantes durante este período corresponden a *M. caerulea*, acompañados por algún resto de *E. angustifolium* y *Carex* sp. Los restos de ericáceas disminuyen durante estos 500 años, aunque se han observado macrofósiles tanto de *E. mackaiana* como de *C. vulgaris* (fig. 6.19). A inicios de esta zona (ca. 1500-1300 cal. AP) se detecta un incremento en la concentración de elementos litogénicos.

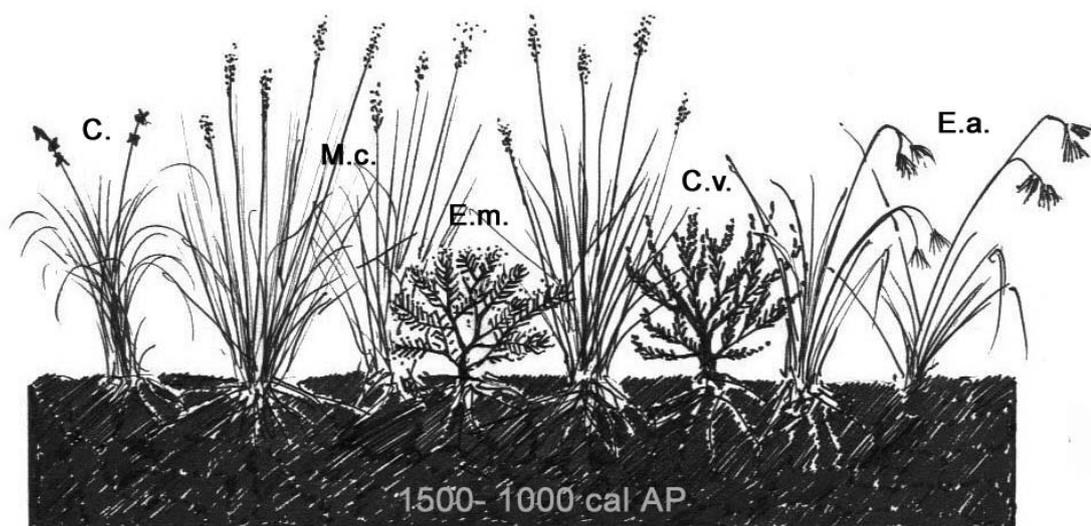


Figura 6.19. Representación de la cubierta vegetal en BCG-5: *M. caerulea* (M.c.), *C. vulgaris* (C.v.), *E. mackaiana* (E. m), *E. angustifolium* (E.a.), *Carex* sp.(C.).

BCG-6 (1000 - 500 a cal. AP) (32-16 cm) Turba muy fibrosa, marrón rojiza que progresivamente se transforma en turba rubia. Los índices IHu y IH indican un período seco. La cubierta vegetal sufre un fuerte cambio, se reduce el estrato herbáceo, representado por *Carex* sp. y *M. caerulea* (fig. 6.20) y aumenta el arbustivo de ericáceas, registrado por altos porcentajes de madera. Continúa aumentado el contenido en carbones como una prolongación del iniciado en ca. 1200 a cal. AP, del período anterior. En este período, a partir de ca. 1000 cal. AP comienza un incremento constante en la concentración de de Ti y Zr depositado en la superficie de la turbera que continúa hasta la actualidad.

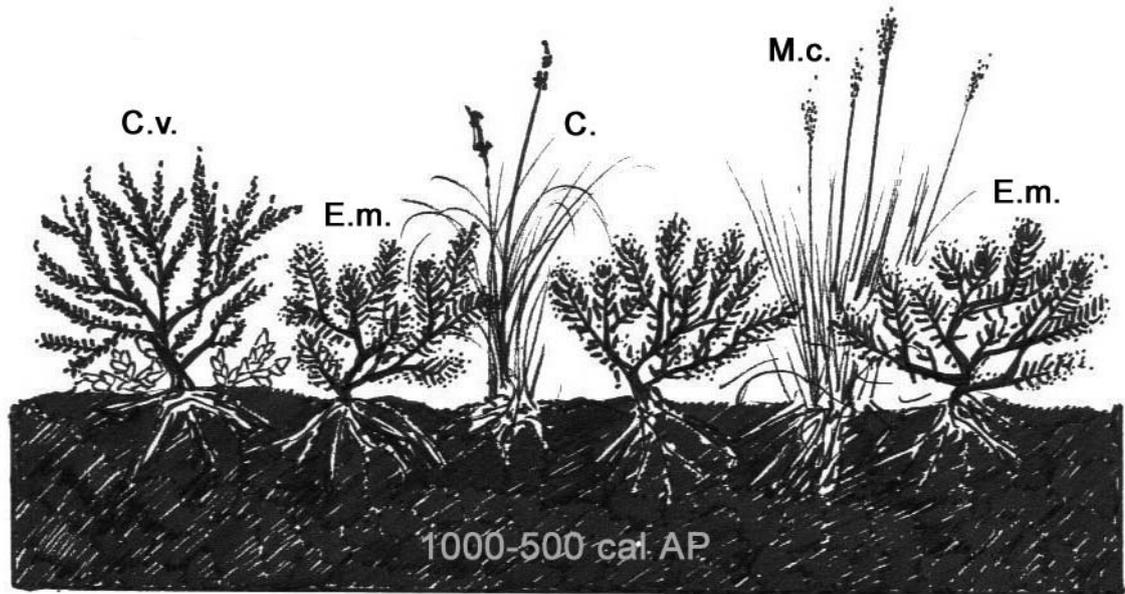


Figura 6.20. Representación de la cubierta vegetal en BCG-6: *M. caerulea* (M.c.), *C. vulgaris* (C.v.), *E. mackaiana* (E. m), *Carex* sp.(C.).

BCG-7 (500 - 0 a cal. AP) (16 - 0 cm): Turba rubia con un alto contenido en restos vegetales sin descomponer. Ambos índices muestran concordancia, indicando unas condiciones húmedas iniciales, que se vuelven más secas en la actualidad. Las ericáceas sufren un brusco descenso, paralelo a un incremento de *Carex* sp. Se observaron también restos de semillas de *P. erecta*. Destaca la presencia de musgos como *L. juniperoideum* e *H. cupressiforme* y de esclerocios del hongo *C. geophilum* (fig. 6.21).

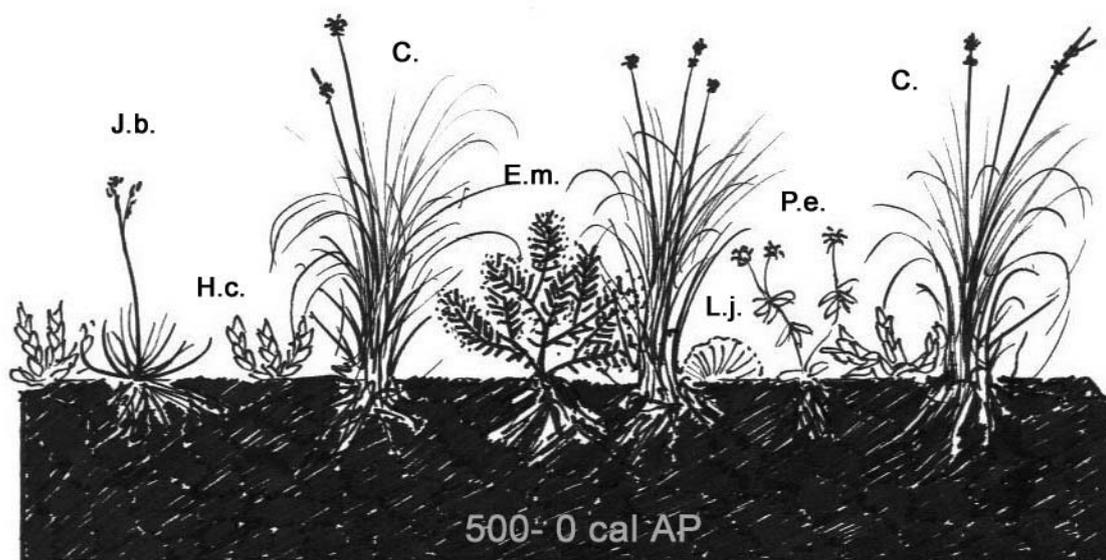


Figura 6.21. Representación de la cubierta vegetal en BCG-7: *Carex* sp. (C.), *J. bulbosus* (J.b.), *Hypnum cupressiforme* (H.c.), *E. mackaiana* (E. m), *L. juniperoideum* (L.j.), *P. erecta* (P.e.).

6.4. DISCUSION

La turbera de cobertor de Borralleiras de Cal Grande tiene una datación basal de 5493 a cal. AP, semejante a otras turberas cercanas de la Serra do Xistral, como Pena da Cadela con 5300 a. cal. AP (Castro *et al.*, 2015), que coincide con la segunda fase principal de inicio de formación por paludificación de las turberas de cobertor y turberas elevadas en Galicia, entre 6.000 y 5.000 a. cal. AP. (Pontevedra-Pombal, 2002; Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017). Cronológicamente, esto nos sitúa en la parte final del Holoceno medio y la transición del Neolítico a la Edad de Cobre.

Es difícil establecer el posible origen antrópico y/o natural de los cambios ocurridos en la cubierta vegetal en épocas pasadas. Tanto la información cronológica como los restos arqueológicos (López *et al.*, 1993) indican que es muy posible que la actividad humana haya influido en esta turbera o en su entorno desde el origen de la misma, de forma que los cambios de origen antrópico probablemente se han acoplado a los cambios de origen natural, ya sean climáticos o de la propia evolución de la turbera. Esto dificulta enormemente la interpretación de los mismos, cuando no es posible discernir cuál es su origen. Para soslayar esta dificultad, es necesario evaluar y aplicar una aproximación multiseñal, con registros complementarios que aporten información de diferente escala. Contrastando la información de todas las variables que hemos analizado podemos valorar, por una parte, la influencia de factores ambientales, especialmente cambios en la humedad superficial de la turbera a través de los cambios observados en la paleoflora, las preferencias hidrológicas de los taxones identificados, así como características fisicoquímicas de la turba y especialmente el grado de humificación o descomposición de la misma y, por otra parte, los cambios en el contenido en Ti y Zr, así como en carbones, que han resultado buenos indicadores de procesos de erosión del suelo, que pueden ser atribuidos tanto a actividades antrópicas como a fenómenos naturales.

En cuanto a la influencia del clima, se ha comprobado que las turberas de cobertor no deben ser consideradas como simples receptores de los cambios climáticos, sino como ecosistemas complejos, donde las especies compiten entre sí y unas especies desplazan a otras, comportándose algunas, especialmente de los géneros *Carex* y *Sphagnum* (Svensson, 1995), como ingenieros ecológicos (Jones *et al.*, 1994; Charmann, 2002; Wright & Jones, 2006) modificadores del entorno. Este hecho puede ser la causa de algunas discrepancias que hemos observado en los resultados de los índices hidroclimático y de humificación.

Varios trabajos realizados en el Noroeste de la Península Ibérica han detectado numerosos indicios de erosión de laderas, coluviación o acumulación de carbones (Fábregas Valcarce *et al.*, 2003; Martínez-Cortizas *et al.*, 2008) y períodos de regresión del arbolado (Gómez-Orellana *et al.*, 1998; Gómez-Orellana, 2002; Muñoz Sobrino *et al.*, 2001), atribuidos al sistema neolítico de tala y pastoreo. Asimismo, a partir de secuencias polínicas procedentes de turberas cercanas a Borralleiras de Cal Grande, se han establecido que el inicio de la agricultura en el noroeste de la península tuvo lugar hacia el 5490 a cal. AP en "Chao de Lamoso" (Ramil-Rego, 1992), ca. 4500 BP en los Montes do Buio (van Mourik, 1986; Sa Otero *et al.*, 2005), o más al sur, ca. 4340 a cal. AP en "Lagoa Comprida" en la Serra da Estrela (van den Brink & Janssen, 1985 a,b). Aunque todas estas dataciones indican un retraso con respecto a zonas más meridionales de la península, donde los inicios de la agricultura se sitúan en torno a 6000- 5500 a cal. AP, se puede considerar que cuando comenzaron a formarse las turberas de las Serras Septentrionais, entre las que está incluida BCG, los sistemas de tala-quema-pastoreo y agricultura ya estaban presentes.

Al hacer una valoración global de la dinámica de la paleoflora, comparando nuestros resultados con los del análisis polínico realizado por Mighall *et al.* (2006) con muestras del mismo testigo que nosotros hemos estudiado, se constata que en la turba se ha depositado polen procedente no solo de la cubierta vegetal de BCG, sino también de diversas comunidades vegetales del entorno, más o menos alejadas de la misma y sin vinculación relevante con la turbera. La información aportada por el análisis de microfósiles refleja la dinámica de la cubierta vegetal de la propia turbera, es decir precisa cuales eran las especies dominantes en la misma, a lo largo de su historia. Además el nivel de precisión de los taxones como indicadores ambientales es mucho mayor en nuestro caso que en el de la información polínica, ya que en ésta última la identificación es solamente a nivel de género o familia, mientras que nosotros hemos podido realizar identificaciones específicas. A modo de ejemplo, nuestros datos establecen la presencia de ciperáceas de forma constante desde una profundidad de 210 cm, igual que en el estudio de Mighall *et al.* (2006), sin embargo los análisis polínicos no diferencian especies, mientras que el de los de microfósiles nos ha permitido conocer que dentro de las ciperáceas, de 4500 a 2500 a cal. AP la especie dominante era *E. angustifolium* posteriormente reemplazada por *Carex* sp.

Turbera de Borralleiras de Cal Grande

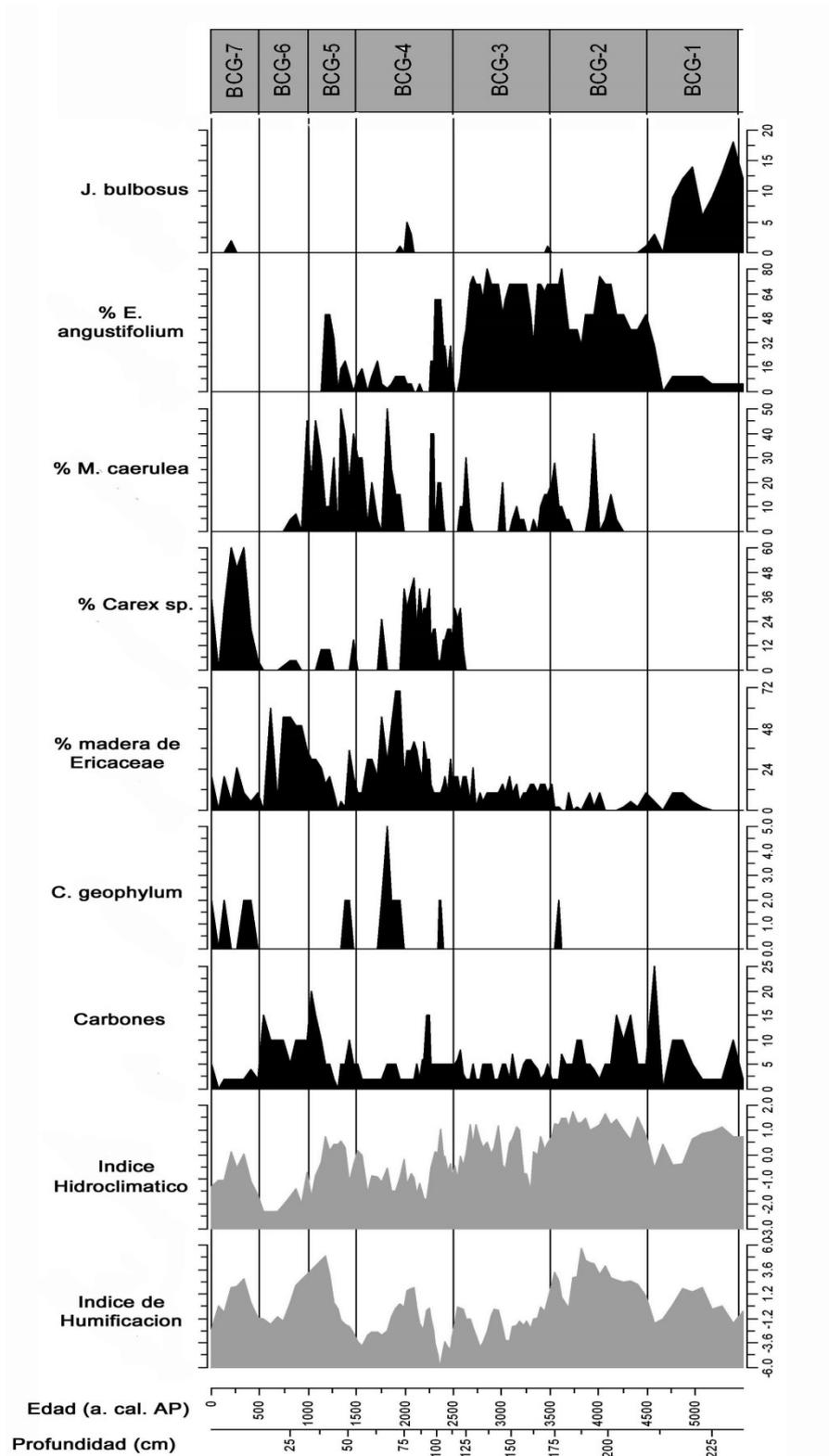


Figura 6.23. Diagrama estratigráfico de Borralleiras de Cal Grande. Resumen de los principales factores ambientales y taxones de macrofósiles.

6.4.1.1 Reconstrucción paleoambiental del testigo de Borralleiras de Cal Grande

BCG-1 (5500- 4500 a cal. AP)

Esta fase se caracteriza por abundantes restos de semillas de *J. bulbosus* y gran cantidad de materia orgánica indeterminada (UOM). Hace ca. 5000 a cal. AP se produce un cambio en la cubierta vegetal y aparecen los primeros restos de *E. mackaiana* y *E. angustifolium* que marcan la transición FBT, el límite entre las fases ombrotrófica y minerotrófica (fig. 6.6). Los cambios aquí observados pueden deberse, en parte, a los propios cambios autogénicos que sufre la cubierta vegetal de la turbera, es decir pueden ser inducidos por las nuevas especies mejor adaptadas a las condiciones ombrotróficas que se establecen y que acaban por dominar las comunidades vegetales anteriores de preferencias más vinculadas a ambientes minerotróficos.

Esta fase coincide con la Neoglaciación (Magny *et al.*, 2006), un período climático de enfriamiento a escala global acompañado de condiciones más áridas, cuyo inicio puede establecerse en torno al 5500 a cal. AP y que afectará de forma continua a los siguientes 1000-1500 años (Dahl-Jensen *et al.*, 1998).

En el Noroeste de la Península Ibérica se ha constatado un descenso de temperaturas de 5° C desde el hypsitermal al 4700 a cal. AP (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999); es decir 1-2° C menos que en la actualidad (Carrión *et al.*, 2010). Dicho período ha sido registrado también en otras turberas ibéricas como Roñanzas (Ortiz *et al.*, 2010) y Pena da Cadela (Castro *et al.*, 2015) y parece haber afectado significativamente a los procesos de paludificación (Ruppel *et al.*, 2013), que son el inicio de muchas turberas ombrotróficas durante el final del Holoceno Medio.

BCG-2 (4500-3500 a cal. AP)

Durante este período se produce una recuperación térmica y de humedad que alcanza su óptimo ca. 4300 a cal. AP y que, aun con pulsaciones más frías y secas, pone fin a la neoglaciación (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999; Fábregas-Valcarce *et al.*, 2003). Esta mejoría climática ha sido detectada en turberas ibéricas y de Europa septentrional (Ortiz *et al.*, 2010, Ruppel *et al.*, 2013) y en lagos de montaña ibéricos (Moreno *et al.*, 2011).

A pesar de unas condiciones generales de mayor humedad, en esta fase hemos observado un aumento en la cantidad de carbones en la turba.

Bond *et al.* (1997) establecen una serie de fluctuaciones climáticas durante el Holoceno a partir del estudio de restos arrastrados por los glaciares a los sedimentos del Atlántico Norte (IRD, ice-rafted debris) y su relación con un debilitamiento de la circulación termohalina del Atlántico (THC, Atlantic thermohaline circulation). Más tarde relacionaron esto con la radiación solar (Bond *et al.*, 2001) y establecieron una serie de ciclos, llamados "ciclos o eventos Bond" que sugieren que esta variación solar influye en la variación climática del Holoceno, en las regiones bajo las que actúa la circulación del Atlántico. Aunque muchos de los eventos Bond no tienen una clara señal climática (Burjachs & Expósito, 2015), algunos si tienen correspondencia con períodos fríos o períodos áridos. A este respecto varios autores han puesto de manifiesto que los incendios están más condicionados por el clima que por causas antrópicas, sobre todo los ocurridos en los eventos Bond 3 y 4.

Pérez-Obiol *et al.* (2016) establecen a partir de la acumulación de carbones (CHAR, charcoal accumulation rates), en la turbera de La Molina (Cantabria) un progresivo incremento en la actividad del fuego que coincide con el evento Bond 4 entre el 5500-5300 a cal. AP; y nuevos acúmulos de carbones ca. 4850, 4430, y 4170 a cal. AP, en este caso coincidentes con el evento Bond 3.

En BCG puede verse un aumento de la cantidad de carbones no muy claro en el caso de Bond 4, debido a que este período es el de inicio de la turbera; sin embargo en la franja temporal de Bond 3 y unos intervalos temporales muy similares a las de La Molina aparece un claro acumulo de carbones en 4850, 4750, 4550 y 4300-4200 a cal. AP. Dicho aumento en la cantidad de carbones también se observa en la cercana turbera de Pena da Cadela (Martínez-Cortizas *et al.*, 2005). Entre el 3970 y 3640 cal yr BP Pérez-Obiol *et al.* (2016) vuelven a registrar un aumento de carbones, sincrónico en BCG, ca. 3820 y 3780 a cal. AP. Este período es también citado por numerosos autores como el de mayor regresión del *Quercus* (Muñoz Sobrino *et al.*, 2001; Sa Otero *et al.*, 2005); Aunque todos estos indicios coinciden temporal y espacialmente en numerosas turberas, es difícil establecer si su origen es natural o antrópico, si bien es cierto que los índices de IHu e IH -a pesar de las posibles evidencias de incendios- indican unas condiciones de mayor y más continuada humedad de esta turbera. Los restos de *E. mackaiana* siguen siendo escasos, pero se consolida la presencia de *E. angustifolium* y otros taxones con clara preferencia por condiciones ambientales húmedas.

BCG-3 (3500-2500 a cal. AP)

Históricamente estamos en la transición de la Edad de Bronce al Hierro.

Los índices hidroclimático y de humificación indican unas condiciones generales más secas que en el período anterior, con episodios de incremento de humedad, reflejados principalmente por los índices hidroclimáticos. En lo que respecta a la paleoflora, los porcentajes de composición parecen bastante homogéneos durante este período (fig. 6.10) en el caso de *E. angustifolium* y Ericaceae; pero varían en otras especies. Destaca la presencia de *D. rotundifolia* (fig. 6.11), que aunque indicadora de condiciones húmedas, lo es también de hábitats alterados debido a su capacidad de crecer también en pequeños taludes, canales y microhábitats resultantes de pisadas de ganado. Los restos de *D. rotundifolia* más abundantes aparecen ca. 3000 a cal. AP y coinciden con los registrados para esta misma escala temporal en Zalama (capítulo 5, fig.5.11.) y en Pena da Cadela (Castro *et al.*, 2015). En otras turberas europeas se ha detectado un período frío y húmedo ca. 2800 a cal. AP. relacionado con una menor actividad solar (Blaauw & Mauquoy, 2012). Al final de este período ca. 2400 a cal. AP, se produce un importante cambio en la composición florística de la turba.

BCG-4 (2500- 1500 a cal. AP)

Para este período, en turberas ombrotáficas próximas a BCG se ha observado un marcado evento húmedo y cálido (Martínez-Cortizas *et al.*, 1999; Ortiz *et al.*, 2010; Castro *et al.*, 2015); similar al registrado en Borralleiras de Cal Grande ca. 2100 a cal. AP.

Durante este período, que corresponde al Período Cálido Romano (RWP), se observa un incremento de elementos litogénicos (Ti y Zr), así como un aumento de carbones; ambos datos indican condiciones de erosión y coinciden con eventos de deforestación descritos por Martínez-Cortizas *et al.* (2005) en Pena da Cadela y con un período de avance del matorral (deforestación) en Galicia, en torno al 1700 a cal. AP (Carrión *et al.*, 2010).

Si se comparan estos indicios de erosión para el mismo período en Zalama, puede verse que en BCG comienzan en torno al 2500 a. cal. AP coincidiendo con la cultura Castreña y en ZAL 500 años después, ya en período propiamente Romano.

A pesar de estos indicios de alteración, la tasa de crecimiento vertical muestra un fuerte incremento entre el 2000 y 2500 a cal. AP, posiblemente debido a la combinación de condiciones climáticas favorables y al cambio en la cubierta vegetal que del dominio de *E. angustifolium* pasa a estar constituida por ericáceas y *Carex* sp; este último taxón es especialmente abundante durante la fase de mayor crecimiento; dando lugar a lo que en otras turberas europeas se conoce como Sedge peat, (turba de *Carex*). (Eggelsmann *et al.*, 1993). Un aumento en la cantidad de restos de *Carex* fue también observado en la misma época en la turbera de Pena da Cadela (Castro *et al.*, 2015). Este cambio en la composición de la cubierta vegetal puede estar en el origen del aumento en el crecimiento de la turbera, al ser especies con un mayor aporte de materia orgánica a la turba.

BCG-5 (1500- 1000 a cal. AP)

Este período se caracteriza por un incremento en las condiciones de humedad de la turbera marcado por el índice hidroclimático y por el de humificación. Los datos de microfósiles indican un ligero repunte en la abundancia de *E. angustifolium* y *C. palustris* y es el periodo con mayor proporción de *M. caerulea*. La tasa de crecimiento vertical de la turbera muestra un repunte en esta época y es muy probable que la causa sea la gran cantidad de materia vegetal aportada por las macollas que forma esta gramínea. Históricamente se corresponde con la Alta Edad Media. Los datos de Ti y Zr junto con un aumento progresivo de los carbonos indican un aumento de los procesos erosivos en la turbera.

BCG-6 (1000- 500 a cal. AP)

Durante este período ambos índices muestran una transición de las condiciones húmedas anteriores a una época más seca, observada en otras turberas y conocido como el Período Cálido Medieval. Destaca la abundancia de carbonos indicativos de incendios. Este mismo indicio aparece en la turbera de cobertor de Penido Vello, muy cercana a BCG, donde Pontevedra-Pombal *et al.* (2012) estudiaron el contenido de hidrocarburos aromáticos policíclicos (PAH,s) en la turba y observaron fuertes acúmulos de los mismos entre los siglos XII y XIII (ca. 850- 650 a cal. AP), probablemente procedentes de la quema intensiva de biomasa realizada en la Baja Edad Media. Dado que en la actualidad dichos compuestos proceden de la quema de combustibles fósiles, su origen en épocas pasadas solo pudo ser causado por incendios forestales.

BCG-7 (500- 0 a cal. AP)

De acuerdo con los valores de IHu y IH se produjo un incremento de la humedad de la superficie de la turbera, observada también en otras turberas cercanas a BCG, como Pena da Cadela (Castro *et al.*, 2015) y Chao de Veiga Mol (Castro, 2017) que coincide con la Pequeña Edad del Hielo (LIA) que tuvo lugar entre los siglos XV y XIX. Durante este período los datos de temperaturas obtenidos a partir del estudio de registros de Hg (Martínez-Cortizas *et*

al., 1999) indican bajas temperaturas en el área de BCG. Además, documentos históricos registran en esta época fríos extremos, especialmente anómalos en verano y un marcado aumento de la construcción de pozos de nieve (Fernández-Cortizo, 1996). A escala geográfica más amplia, en Europa se constata el avance máximo de los glaciares (Denton & Broecker, 2008), coincidente con el Mínimo de Spörer.

Los datos de alta resolución proporcionados por la turbera de Chao de Veiga Mol (Castro, 2017) han permitido discernir varios periodos dentro de la LIA; sin embargo la menor resolución de las muestras en BCG no nos permite conocer mucho más sobre esta época.





7 DISCUSIÓN

Las turberas juegan un papel importante en la biosfera global debido a la gran proporción de C edáfico que almacenan, aproximadamente 1500 Gt de acuerdo con Amundson (2001) o 530-694 Gt según Yu *et al.* (2010). También es destacable su influencia en el sistema climático, debido a la susceptibilidad a las emisiones de CH₄ e intercambio de CO₂ de los aproximadamente cuatro millones de km² de turberas del Hemisferio Norte (MacDonald *et al.*, 2006). Además, constituyen importante registro de los cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno, al almacenar una gran cantidad de información paleoambiental de forma continua.

Después del agua, la materia orgánica es el componente esencial de la turba, y las condiciones biofísicas de estos suelos permiten la acumulación y conservación de una enorme cantidad de registros bióticos (polen, tecamebas, diatomeas, microfósiles, ADN-fósil,...). Los primeros trabajos que aprovecharon dicho potencial, se centraron en la Palinología y a partir de ella, se realizaron las primeras interpretaciones, a escala regional, de los avances de las distintas comunidades vegetales, tras la retirada de los hielos y de la influencia de la actividad humana sobre el medio ambiente y los inicios de la agricultura.

En las últimas décadas las mejoras en las dataciones, las técnicas de muestreo más precisas y el incremento en el número de técnicas analíticas, han permitido la combinación de distintas técnicas mediante enfoques multianálisis. Entre estas técnicas destacamos aquí el estudio de los microfósiles vegetales. Los restos vegetales acumulados en la turba constituyen un registro de la cubierta vegetal existente en cada momento, a lo largo de la historia de la turbera. Su principal ventaja es que se pueden identificar a nivel de especie, proporcionando información mucho más precisa que otros restos como polen o carbones (Birks & Birks, 1980) y al depositarse *in situ* aportan información precisa a escala local.

En función de las especies de microfósiles existentes a lo largo de perfiles de turba, se pueden reconstruir los cambios producidos en la cubierta vegetal a lo largo del tiempo, permitiendo establecer patrones de cambios en la humedad superficial de la turbera (BSW: Bog Surface Wetness), resultado de cambios climáticos que han afectado a la evolución de la turbera. Estos patrones han sido ampliamente estudiados y corroborados en turberas británicas y de otros países europeos (Blackford & Chambers 1993; van Geel *et al.*, 1996, Barber *et al.*, 1998, Hughes *et al.*, 2000, Mauquoy *et al.*, 2008; Lamentowicz *et al.*, 2015; Castro *et al.*, 2015) convirtiendo la Paleoecología y Paleoclimatología basadas en el estudio de turberas en disciplinas más precisas.

7.1. Microfósiles vegetales

En la Península Ibérica son pocos los trabajos que se han centrado en el estudio de este tipo de restos de una forma sistemática (Castro *et al.*, 2015; Castro, 2017; Souto *et al.*, 2016, 2017) y la biografía existente es escasa y fragmentada (Grosse-Brauckmann, 1972, 1974; Grosse-Brauckmann y Streitz, 1992; Mauquoy y Van Geel, 2007; Tomlinson, 1985; Velichkevich y Zastawniak, 2006, 2008); por lo que nos propusimos realizar un estudio descriptivo exhaustivo de microfósiles vegetales en turberas del norte de la península.

En testigos de turba de cuatro turberas se han extraído, caracterizado e identificado macrorrestos vegetales de 39 taxones: 17 taxones de briófitos (2 hepáticas y 15 musgos) y de 22 taxones de plantas vasculares (12 monocotiledóneas y 10 dicotiledóneas) (tabla 4.2). En la mayor parte de los taxones, las identificaciones se han realizado a nivel de especie, un destacable logro si se compara con las identificaciones a partir de polen. Como resultado del análisis de los microfósiles extraídos de las muestras de turba se presentan descripciones, dibujos y fotografías, resaltando los caracteres de mayor valor taxonómico para facilitar su identificación (Tablas 4.3 a 4.19, figuras 4.3 a 4.40).

La mayoría de los restos vegetales extraídos de las muestras de turba, eran de pequeño tamaño (0.5–10 mm), una limitación de tamaño en parte causada por el método de sondeo, que solo permite trabajar con muestras de turba pequeñas, en nuestro caso 5 cm³.

Los microfósiles de Ericaceae (géneros *Erica* y *Calluna*) son en general los más abundantes, seguidos de Cyperaceae (géneros *Carex* y *Eriophorum*) y Poaceae (*M. caerulea*). Estos taxones resultaron relativamente fáciles de identificar a nivel de familia y género, pero las mayores dificultades fueron a nivel específico, especialmente entre especies estrechamente relacionadas como *E. mackaiana* y *E. tetralix* o las distintas especies del género *Carex*. A excepción de las especies del género *Erica*, cuyas semillas son abundantes en el registro fósil, el resto de géneros citados anteriormente muestran una muy baja abundancia de semillas en la turba por lo que las identificaciones se han basado casi en exclusiva en restos de material vegetativo. Los restos de Cyperaceae y Poaceae proceden en su mayor parte de rizomas muy fragmentados, donde es necesario encontrar diferentes estructuras en buen estado de conservación para las identificaciones, como es el caso de epidermis de las bases foliares, fragmentos de tallos con restos de vainas foliares, estomas o yemas, etc.

En el caso de taxones de otras plantas vasculares aunque no tan abundantes, las características de sus frutos y semillas han permitido identificaciones fiables a nivel de especie. Las semillas y frutos son los elementos estructurales generalmente mejor conservados y con frecuencia aparecen enteros. Además, su relativamente fácil identificación y abundancia, hacen de ellos uno de los principales focos en la investigación Paleobotánica (Grosse-Brauckmann & Streitz, 1992; Birks, 2001).

Los restos pertenecientes a briófitos son más escasos. En la tabla 4.20 se presentan las frecuencias relativas de los microfósiles vegetales de briófitos identificados; donde *S. sect. Acutifolia* e *H. cupressiforme* son los más frecuentes y fueron observados en las cuatro turberas; de los otros briófitos *S. papillosum*, *S. tenellum*, *R. lanuginosum* y *L. juniperoideum* son las únicas especies con frecuencias medias superiores al 5%, para el conjunto de las turberas analizadas.

Dada la estructura de los briófitos, más sencilla que la de las plantas vasculares, es posible identificar numerosos taxones a partir de menos cantidad de material vegetativo, siendo en ocasiones suficientes un reducido número de filidios en buen estado; sin embargo en el caso del género *Sphagnum*, con frecuencia es necesario disponer de filidios en buen estado de conservación en número suficiente para poder analizar secciones transversales que garanticen la correcta identificación de especies.

Los resultados obtenidos muestran una fuerte concordancia entre la flora actual y la paleoflora de las turberas estudiadas, todas las especies registradas como microfósiles también forman parte de la cubierta vegetal actual. En comparación con las turberas del norte de Europa, donde los musgos, especialmente el género *Sphagnum*, son dominantes y los principales componentes de la turba (Dickinson & Maggs, 1974; Granath, 2012), en nuestras turberas generalmente son menos frecuentes y abundantes que las plantas vasculares. Tres de

las turberas estudiadas son de cobertor y este tipo de turberas se caracteriza por una menor importancia del estrato muscinal y en la actualidad por un dominio del componente graminoide, principalmente especies pertenecientes a las familias Cyperaceae y Poaceae.

Como consideración final, queremos enfatizar que, aunque a menudo se considera que las identificaciones de material subfósil pueden hacerse usando métodos similares a los empleados en la identificación de material moderno, no siempre es así ya que es también necesario saber cómo los procesos de descomposición afectan a las distintas estructuras y conocer qué caracteres conservados en muestras fosilizadas pueden ser más valiosos en la identificación de los distintos taxones.

7.2. Las turberas de cobertor de Zalama y Borralleiras de Cal Grande

Las turberas de cobertor (Blanket Bogs) son ecosistemas muy escasos a nivel mundial, constituyendo solo un 3% de las turberas mundiales (Lindsay *et al.*, 1988; Lindsay, 1995; Foss *et al.*, 2001), su distribución tiene una fuerte dependencia climática, ya que requieren condiciones oceánicas de alta precipitación y hasta hace poco su distribución se consideraba restringida al Noroeste de Europa (Islas Británicas y Península Escandinava). El descubrimiento de turberas de cobertor en la Península Ibérica constituye ahora el límite de distribución más meridional de Europa (Pontevedra *et al.*, 2006).

Las dos turberas de cobertor estudiadas en este trabajo Zalama (ZAL) y Borralleiras de Cal Grande (BCG) son del tipo "Mountain blanket bogs", turberas de cobertor situadas a elevadas altitudes y de entre ellas corresponden a "Watershed bogs" turberas de cima (fig. 1.11), se trata del tipo más raro según Conaghan *et al.* (2000).

La vegetación de estas turberas de cobertor tiene características particulares que las diferencian de turberas semejantes de otras zonas europeas, como las Islas Británicas (Fraga *et al.*, 2001; Heras, 2002; Heras & Infante, 2004; Fraga *et al.*, 2008; Castro *et al.*, 2015). En el caso de Galicia, las turberas de cobertor presentan una importante abundancia de especies endémicas como *Carex durieui* y *Sphagnum pylaessii* que las separan claramente del resto de turberas de cobertor europeas (Romero-Pedreira *et al.*, 2008; Romero-Pedreira, 2015).

En las últimas décadas los análisis de macrofósiles en muestras contiguas (p.e. cada cm) están dando registros de muy alta resolución, que permiten conocer en detalle períodos concretos de cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno (Hughes, 2000; Castro *et al.*, 2015, Castro, 2017). La rareza y amenazas que sufren estas turberas de cobertor hacen prioritario su estudio en profundidad para conocer su origen, la evolución pasada, presente y futura y las medidas de protección que necesiten estos ecosistemas.

En este trabajo, a partir del estudio previo de los macrofósiles vegetales en el capítulo 4, se realiza un análisis múltiple utilizando registros bióticos y abióticos en dos turberas de cobertor del Norte de la Península Ibérica, para, por un lado, conocer la evolución de la turbera y su cubierta vegetal y, por otro, para reconstruir la dinámica de las condiciones hidrológicas, es decir, de la humedad superficial de la turbera (BSW, bog surface wetness) e inferir, a partir de la misma, características climáticas pasadas.

Es difícil establecer estimaciones muy precisas de las condiciones del pasado, sin comprender los factores que operan en la turbera, como su crecimiento, la dinámica de la flora y vegetación local y la microtopografía, para así poder entender los cambios que sufre la BSW. El Holoceno es un período que ha sufrido una serie de oscilaciones climáticas, explicadas básicamente por cambios a gran escala en la circulación oceánica y cambios en la radiación solar (Stuivier *et al.*, 1997; Chapman & Shackleton, 2000; Bond *et al.*, 2001). A pequeña

escala estos cambios pueden variar con relación a la temperatura, precipitación, composición florística o alteraciones de origen antrópico en un determinado territorio; por lo que es importante evaluar las relaciones entre estos parámetros a nivel local y regional.

7.3. Evolución de la paleoflora

Los primeros trabajos sobre sucesiones ecológicas vegetales se basaron en evidencias palinológicas (Walker, 1970); más tarde los trabajos a partir de macrofósiles vegetales proporcionaron medios más precisos para conocer las sucesiones a largo plazo en turberas (Leah *et al.*, 1998; Hughes *et al.*, 2000; Hughes & Dumayne-Peaty, 2002) De acuerdo con dichos trabajos, parece difícil determinar la sucesión autogénica a largo plazo, ya que suele estar influenciada por numerosos factores alogénicos.

El estudio de la composición de macrofósiles vegetales en tres turberas de cobertor y una turbera elevada en la Península Ibérica y su comparación con otros testigos similares, nos ha permitido comprobar ciertos paralelismos existentes entre distintas turberas.

Las fases basales de las turberas aquí estudiadas se caracterizan por abundantes restos de semillas de *Juncus* (*J. bulbosus* y *J. squarrosus*), tanto en las de cobertor ZAL y BCG como en la elevada CVM. En PDC no se observa acumulo de semillas de juncos, ya que no fue posible extraer la parte basal del testigo. La abundancia de juncos parece estar asociada al inicio de la formación de la turbera, cuando la competencia con otras especies sería mucho menor; la necesidad de luz durante la germinación, el lento crecimiento y la poca capacidad competitiva pudieron ser factores mucho más importantes que el tipo de suelo y humedad, de acuerdo con Welch (1966 a, b, 1967).

En la fase inicial de estas turberas se produce el cambio de condiciones minerotróficas a ombrotólicas, la transición FBT (fen-bog transition) implica cambios en la cubierta vegetal, dichos cambios pueden deberse a la evolución de las propiedades físico-químicas de la propia turbera y también pueden ser inducidos por las nuevas especies que se establecen y que acaban por hacerse dominantes y desplazar a las anteriores, menos competitivas en condiciones de ombrotrofia. En la turbera de Zalama esta transición ocurre ca. 7700 a cal AP. y en Borralleiras de Cal Grande ca. 4600 a cal. AP. En el caso de la cubierta vegetal el cambio más evidente es la sustitución paulatina de las comunidades de *Juncus* spp. por *Eriophorum* sp. y la progresiva aparición de ericáceas. En el caso de las propiedades físico-químicas analizadas, este cambio es mucho más brusco y repentino que la transformación que sufren las comunidades de plantas.

En la turbera de Zalama hemos podido diferenciar una fase en la primera mitad del Holoceno Medio -ZAL 2 (7400-6400 a cal. AP)- donde la cubierta vegetal estaba constituida por *C. vulgaris*, *M. caerulea* y *Eriophorum* sp. La resistencia a la degradación que presentan los restos de *Eriophorum* sp. y *M. caerulea* producen una turba fibrosa que retiene el agua, contribuyendo a la impermeabilización de la turbera y a la posible creación o establecimiento del catotermo. Posteriormente en la fase ZAL 3 unas condiciones de mayor humedad superficial de la turbera (BSW) favorecieron el establecimiento de *S. sect. Acutifolia* que pudo repercutir en el rápido incremento, hacia el 6500 a cal. AP de la tasa de crecimiento de la turbera (fig. 7.3) y que ZAL 3 haya resultado ser la fase más rica en macrofósiles vegetales. Posteriormente constatamos una fase muy pobre en restos vegetales (ZAL 4) hasta el 3500 a. cal. AP y a partir de entonces (ZAL 5) la composición florística de la turbera de Zalama refleja una cubierta vegetal dominada por *E. tetralix* y *M. caerulea*; que en el último período descrito ZAL 8 (los últimos 500 años) pasa a estar dominada por *E. tetralix* y *C. vulgaris*.

En el caso de Borralleiras de Cal Grande hemos observado ciertas similitudes con Pena da Cadela (PDC, Castro *et al.*, 2015), en cuanto a la sucesión de la cubierta vegetal. Los restos de ericáceas comienzan a ser comunes al inicio de Holoceno tardío ca. 4200 a cal AP y perduran hasta la actualidad. Aunque hoy en día conviven en las turberas de cobertor *E. mackaiana* y *C. vulgaris*, la presencia de esta última en el registro fósil es solo puntual en ambas turberas. Asumiendo que los restos de madera de Ericaceae corresponden a *E. mackaiana*, los patrones de abundancia de esta especie en el registro de las turberas (BCG y PDC) son muy similares. Algo parecido ocurre con el registro de *M. caerulea*, *Carex* sp. y *D. rotundifolia* entre estas dos turberas de cobertor, separadas tan solo por pocos km.

Sin embargo, hay ciertas diferencias al comparar la presencia *E. angustifolium*, puntual en PDC y con una clara fase de dominancia en BCG 2 y 3 (4500- 2500 a.cal. AP). De forma semejante *Sphagnum* spp. aparece de forma muy clara en dos zonas de PDC, mientras que en BCG, solo aparece de forma puntual.

Otro aspecto a destacar en el caso de musgos es que un porcentaje alto de los microfósiles encontrados aparecen en las capas de turba más recientes, en el acrotelmo. Desconocemos por el momento si su aparición aquí está ligada a las condiciones ambientales de cuando se formaron estas capas, o si por el contrario, su presencia responde a una conservación selectiva y en turba más antigua se degradaron por completo por lo que han desaparecido del registro fósil.

7.4. Humedad superficial de la turbera

Los resultados de los análisis realizados han permitido inferir las características climáticas pasadas, de acuerdo con lo observado previamente por otros autores (Aaby, 1976; Barber, 1981; Barber *et al.*, 1994; van Geel *et al.*, 1996; Blackford, 2000). La robustez que ofrece la comparación de los distintos análisis, nos permite emitir un juicio sólido sobre los cambios observados.

A continuación se comentan los principales cambios observados en las dos turberas en base a los resultados obtenidos a partir de los análisis realizados del Índice de Humificación (IHu) y del Índice Hidroclimático (IH).

El Índice de Humificación (IHu) muestra un grado razonable de similitud entre las dos turberas. En la figura 7.1 se comparan ambos índices entre sí y con los obtenidos en otras dos turberas de cobertor, Pena da Cadela (Castro *et al.*, 2015) y Chan de Veiga Mol (CVM) (Castro, 2017) a pocos km de BCG y una turbera de las Islas Británicas Temple Hill Moss (Langdon *et al.*, 2003) cerca de Edimburgo.

En la figura 7.1 puede apreciarse la distinta resolución de los registros de cada turbera. Mientras que en las turberas de cobertor BCG, PDC y ZAL los perfiles rondan los 200 cm de profundidad, en el caso de CVM el testigo, con una edad próxima a la de Zalama (8000 años) alcanza uno 845 cm. En Zalama los cambios aparecen suavizados, en comparación con Chan de Veiga Mol, donde la sensibilidad a los cambios es mucho mayor.

En el caso de Zalama el registro de la turbera comienza en 8000 a cal. AP coincidiendo con la génesis de otras turberas ombrotáficas en Europa, como Temple Hill Moss, 7500 a. cal. AP (Langdon *et al.*, 2003) o Bolton Fell Moss (Barber *et al.*, 2003).

Los análisis muestran un inicio de la turbera bajo condiciones humedad (ZAL 1), que posteriormente pasan a un período más seco (ZAL 2), , luego ZAL 3 aparece como un período de mayor humedad. En la figura 7.2 pueden verse los períodos en que hemos dividido las turberas y el IH de ambas. Datos similares aparecen en la turbera elevada de Chao de Veiga

Mol (Castro, 2017) y en turberas de las Islas Británicas como Bolton Fell Moss (Barber *et al.*, 2003) y de Finlandia (Korhola, 1995). Numerosos autores identifican este cambio en las condiciones climáticas con la transición (EMHT) entre el Holoceno temprano y medio 8,2-7,8 Ka. (Stager & Mayewski, 1997; Alley *et al.*, 1997).

La datación basal de Borralleiras de Cal Grande (5500 a cal. AP) y Pena da Cadela, (5360 a cal. AP). coinciden con el período de mayor humedad en Zalama (ZAL 3). Varios autores sitúan en esta época un nuevo pulso en el inicio de muchas de estas turberas de cobertor durante el final del Holoceno Medio (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017) tanto en la Península Ibérica como el Reino Unido Coom Rigg Moss, 5400 yrs BP (Charman *et al.*, 1999) o Talla Moss, 5500 yrs BP (Chambers *et al.*, 1997).

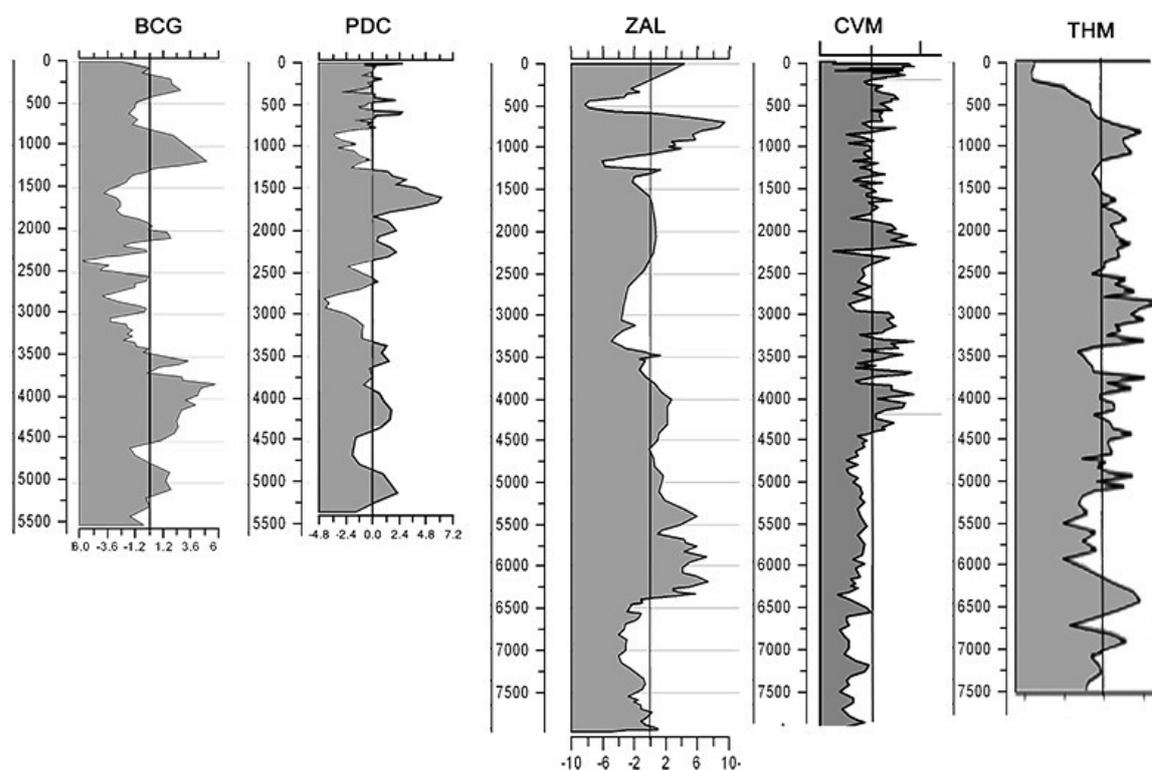


Figura 7.1. Índice de Humificación (IHu) de cinco turberas. Las escalas del eje y corresponden a la edad a cal. AP. valores positivos reflejan condiciones húmedas, los valores negativos condiciones más secas. Borralleiras de Cal Grande (BCG); Pena da Cadela (PDC) (Castro *et al.*, 2015); Zalama (ZAL); Chan de Veiga Mol (CVM) (Castro, 2017); Temple Hill Moss, Edimburgo (THM) (Langdon *et al.*, 2003).

Los siguientes 2000 años (5500-3500 a. cal. AP) que engloban las zonas BCG 1 y BCG 2 y finales de ZAL 3 y ZAL 4, muestran una gran similitud entre sí y con la turbera de cobertor de Pena da Cadela. Hay tres períodos húmedos que podemos centrar ca. 5000, 4000 y 3500 a. cal. AP entre los que alternan otros tres períodos más secos. Los datos que ofrece el testigo de CVM son en general similares, excepto que el primero de estos períodos -centrado en torno al 5000 a. cal. AP, no parece muy evidente en CVM.

El IHu en BCG 3 (3500-2500 a. cal. AP) y la primera mitad de ZAL 5 (3500-2500 a. cal. AP) refleja una turba muy degradada, por lo que parece indicar un desarrollo durante este tiempo en ambiente seco. Sin embargo, el IH corresponde a una cubierta vegetal de ambientes

húmedos. Estas discrepancias pueden estar causadas porque el IH se basa en las preferencias hidroecológicas numéricas asignadas a cada especie, y los rangos de tolerancia de muchas de estas plantas en cuanto a sus necesidades hídricas pueden variar. Es destacable también que las tasas de crecimiento de las turberas durante esta época son superiores a la media y serán comentadas en el siguiente apartado de esta discusión.

A partir de 2500 a. cal. AP la comparación entre las distintas turberas se hace más difícil, y una de las posibles causas puede ser la influencia de la actividad humana, que se comentará en el último apartado de este capítulo.

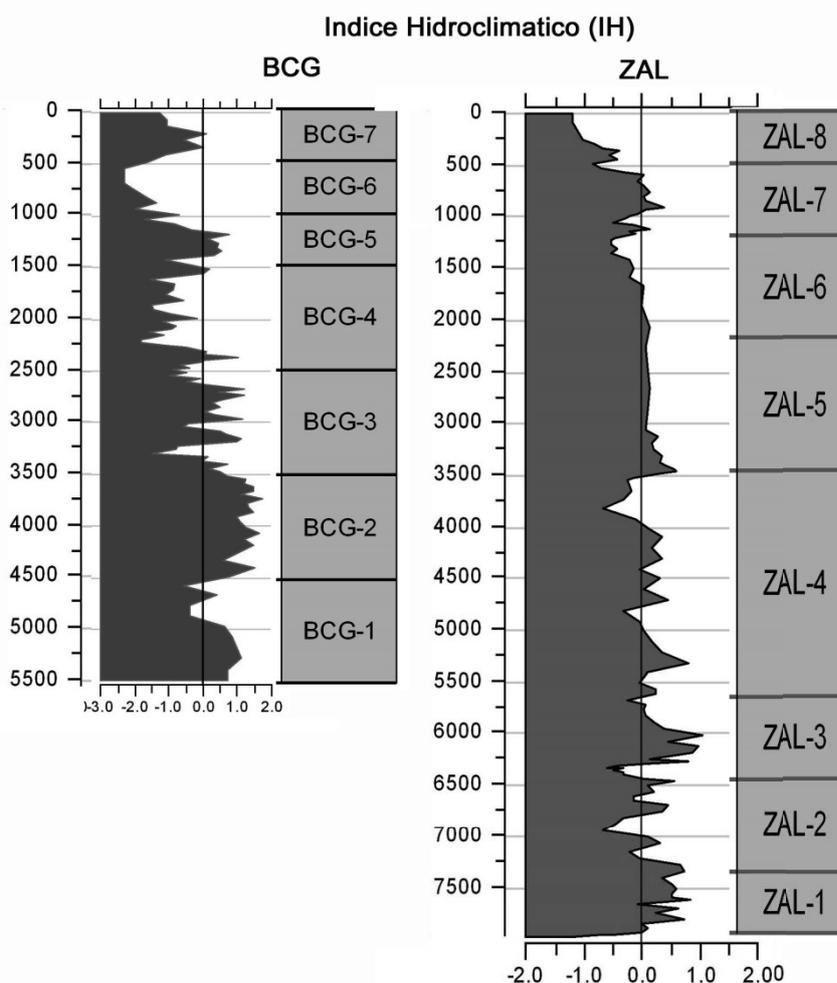


Figura 7.2. Índice Hidroclimático de las turberas de cobertor de Borralleiras de Cal Grande (BCG) y Zalama (ZAL), con las correspondientes zonas en que han sido divididas.

7.5. Tasa de crecimiento vertical de las turberas

Las tasas medias de crecimiento vertical (TCV) de Zalama $0,047 \text{ cm a}^{-1}$ y de Borralleiras de cal Grande $0,049 \text{ cm a}^{-1}$ concuerdan con el intervalo de $0,047-0,036 \text{ cm a}^{-1}$ determinado en otras turberas ombrotóricas ibéricas (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017) y con el valor de $0,05 \text{ cm a}^{-1}$ establecido a escala global (Gorham, 1991). Aunque las turberas de cobertor son el tipo menos variable en cuanto a su TCV (Pontevedra-Pombal *et al.*, 2017), cada una posee un ritmo de crecimiento distinto que depende de las condiciones ambientales a las que ha estado sometida. En términos de sensibilidad y resolución para el establecimiento

de un archivo ambiental ideal, es importante tener en cuenta este aspecto; así BCG posee mucha más resolución que ZAL, los 5500 años de BCG aportaron un registro de 225 cm, mientras que para esa misma edad, ZAL acumuló aproximadamente la mitad de turba (fig. 7.3, 7.4).

La tasa de crecimiento no es homogénea y los datos muestran varios pulsos de mayor crecimiento por encima de la media. El principal componente de la turba es determinado por las distintas especies de vegetales (Bohlin *et al.*, 1983, Bohlin, 1993) y a partir de esta premisa una de las explicaciones que puede darse a estos incrementos, es el cambio en la composición de la cubierta vegetal.

En Zalama observamos en el período de transición entre ZAL 2 y ZAL 3 (6800-5800 a. cal. AP) un incremento de TCV que coincide con una fase de mayor humedad ambiental, los datos de macrofósiles vegetales muestran la transición de *M. caerulea* a *Eriophorum* sp. y *S. sect. Acutifolia* (fig. 5.10).

El siguiente incremento en ZAL se observa en torno al 3500 a. cal. AP, momento en el que la cubierta vegetal está formada principalmente por *M. caerulea* y *E. tetralix*. Dado que en el apartado anterior hemos puesto de manifiesto que *M. caerulea* no parece contribuir sustancialmente en la acumulación de turba, es probable que en este caso haya sido *E. tetralix* la especie que haya aportado más restos en el desarrollo de la turba.

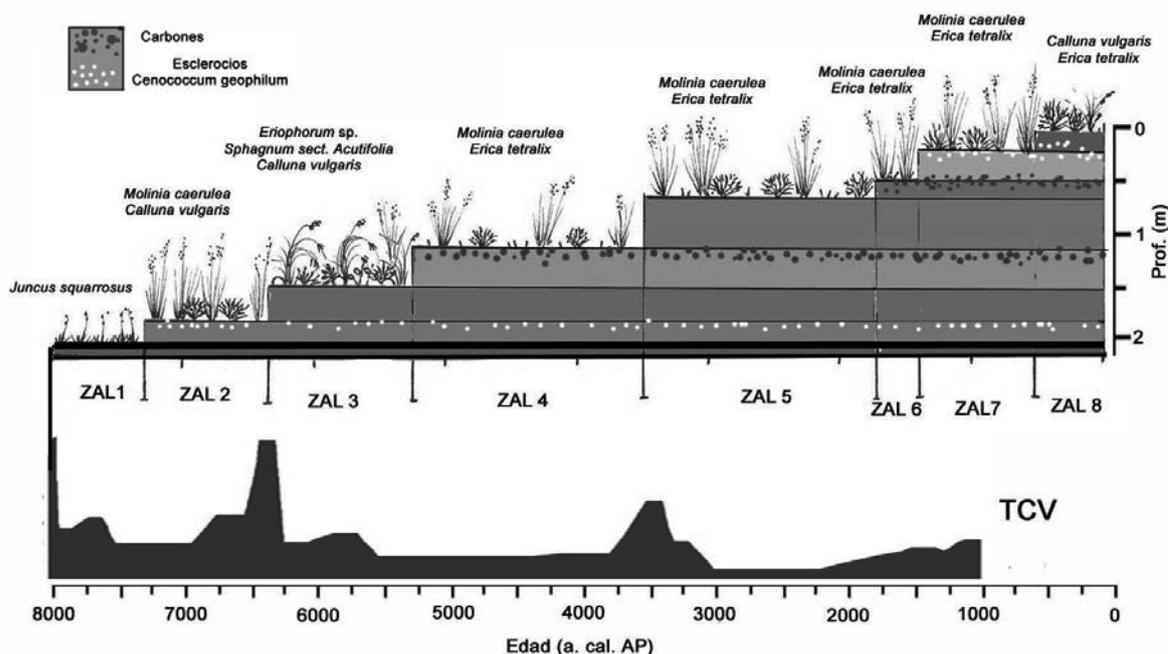


Figura 7.3. Representación esquemática de los cambios ocurridos en la cubierta vegetal de la turbera de Zalama. Tasa de crecimiento vertical (TCV) (cm a-1). Se ha eliminado la parte superficial del acrotelmo.

En el caso de Borralleiras observamos un incremento en la tasa de crecimiento en BCG 2 y 3 (4500-3000 a. cal. AP) que coincide también con una fase húmeda en la que *E. angustifolium* es abundante; a partir de aquí la TCV se mantiene constante hasta el 2500-2000 a. ca. AP, momento en el que aparece un mayor crecimiento que coincide cuando el registro fósil muestra de nuevo un cambio en la composición de la cubierta vegetal, *E. angustifolium* es sustituido por *Carex* sp. y hay un aumento en la abundancia de ericáceas (fig. 7.4). De

forma semejante a lo expuesto anteriormente, es probable que en este caso haya sido *E. mackaiana* la especie que haya aportado más restos en el desarrollo de la turba.

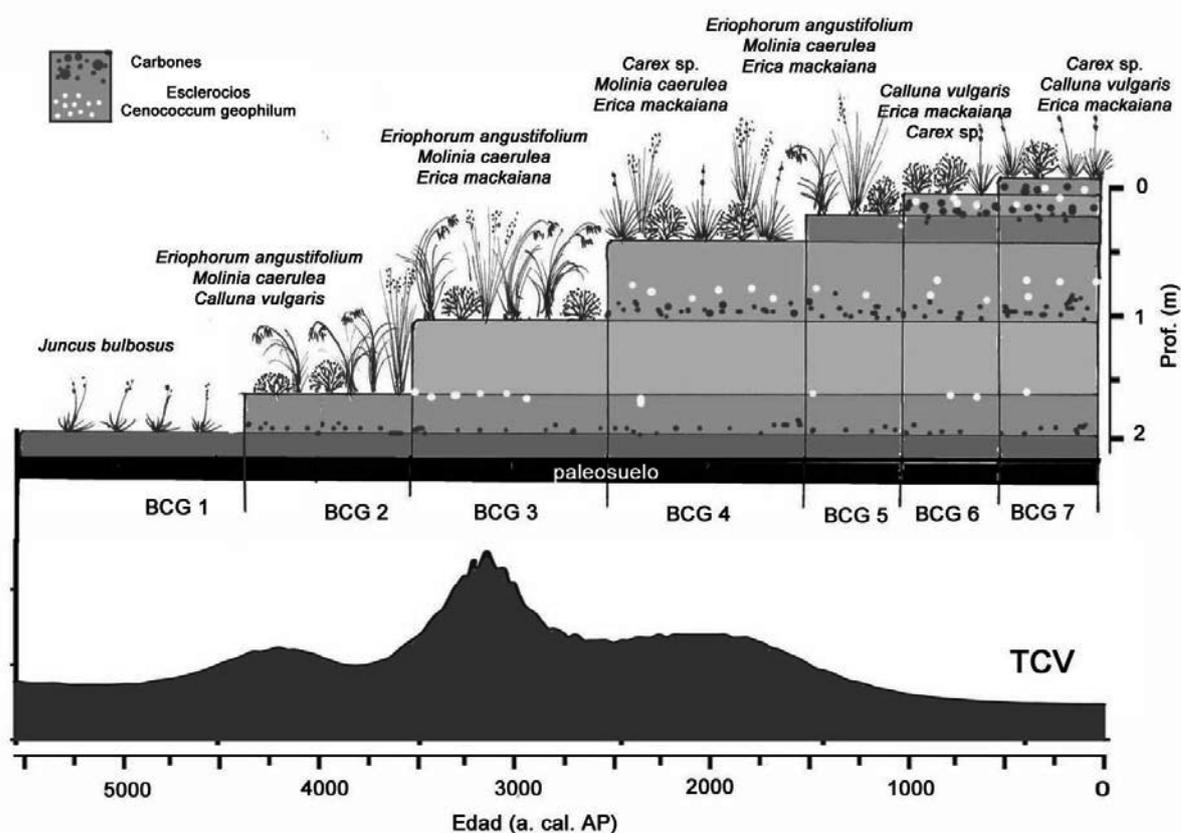


Figura 7.4. Representación esquemática de los cambios ocurridos en la cubierta vegetal de la turbera de Borralleiras de Cal Grande. Tasa de crecimiento vertical (TCV) (cm a-1).

Es destacable que los dos fuertes incrementos en la TCV en ambas turberas, coincidan con sendos picos de disminución del índice de humificación (valores bajos del IHu indican condiciones de fuerte humificación de la turba); esta degradación de la materia orgánica, en principio contribuiría a que no se acumulase turba de forma activa. Una explicación coherente es que las comunidades de ericáceas y monocotiledóneas poseen en conjunto una tasa de producción mayor que la tasa de descomposición durante esos períodos más secos.

7.6. Indicios de los posibles efectos de actividades antrópicas en la evolución de las turberas de Zalama y Borralleiras de Cal Grande.

Es difícil establecer el posible origen antrópico y/o natural de los cambios ocurridos en la cubierta vegetal en épocas pasadas. La actividad humana ha influido en estas turberas, de forma que los cambios de origen antrópico probablemente se han sumado a los cambios de origen natural, ya sean climáticos o derivados de la propia evolución de la turbera. Esto dificulta enormemente la interpretación de los mismos cuando no es posible discernir con certeza cuál es su origen.

Sin embargo, contrastando la información de todas las variables que hemos analizado

podemos valorar, por una parte, la influencia de factores ambientales, como cambios en la humedad superficial de la turbera a través de la variación de la paleoflora y las preferencias hidrológicas de los taxones identificados, así como características fisicoquímicas de la turba y especialmente el grado de humificación o descomposición de la misma. Por otra parte, los resultados de los análisis del contenido en elementos litófilos como Al, Ti, V y Zr, buenos indicadores de erosión del suelo (Hölzer & Hölzer, 1998; Shotyk *et al.*, 2001; Lomas-Clarke & Barber, 2007; Kempter *et al.*, 2017) y el análisis de carbones, para cuyas altas concentraciones en turba varios autores han propuesto un origen antrópico (Martinez-Cortizas *et al.*, 2000; López-Saenz *et al.*, 2017), ofrecen argumentos plausibles en relación a la implicación de las actividades antrópicas en la evolución ambiental registrada en estas turberas. Numerosos autores han puesto de manifiesto la fuerte modificación que sufre la cubierta vegetal por la influencia humana (quema y pastoreo) (Lindsay *et al.*, 1988; Tallis, 1998).

En el caso de Zalama aparece una fuerte concordancia entre el contenido en carbones y elementos litófilos (fig. 7.4) que indica varios procesos erosivos, el primero de ellos abarca la segunda mitad del Holoceno medio del 5750 al 4200 a. cal. AP, que coincide con la asignación que numerosos autores han hecho al megalitismo Cantábrico (Delibes *et al.*, 1987; Zulueta & Zumalave, 1990; Gorrochategui & Yarruti, 1995). Un segundo incremento de la erosión e incendios, entre el 2000-1500 a. cal. AP, coincide con la época Romana y una última fase erosiva entre el 1000-500 a. cal. AP, se sitúa en la Baja Edad Media. Podemos destacar aquí que en los tres procesos erosivos descritos se han encontrado restos de *Polytrichum* sp., un musgo reconocido como colonizador de superficie de turba quemada o alterada (Foster, 1984; Lavoie *et al.*, 2001; Yeloff *et al.*, 2006).

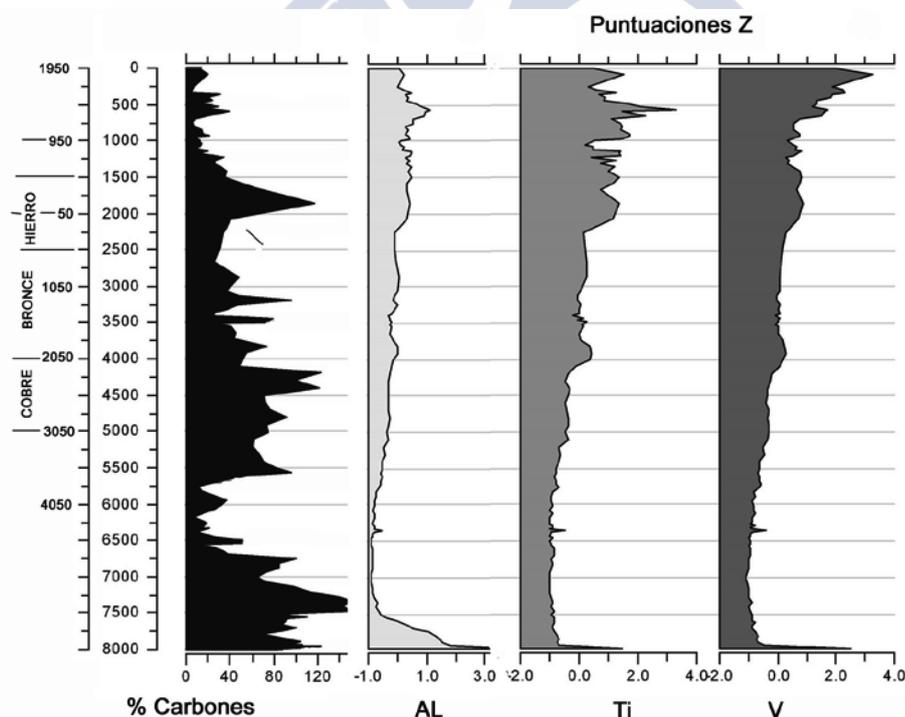


Figura 7.5. Comparación entre el % de carbones y elementos litogénicos (Al, Ti y V) en el perfil de Zalama.

Los datos de contenido en elementos litogénicos y el contenido en carbones (fig. 7.6) tienen también en Borralleiras de Cal Grande una buena correlación. La parte basal de la turbera muestra pequeñas concordancias erosivas que podrían ser achacadas al megalitismo (Edad de Cobre-Bronce); pero es en la Edad de Hierro donde podemos ver los primeros acúmulos de elementos erosivos así como altos y continuos porcentajes de carbones en la turba. En Galicia durante este período se desarrolló la cultura Castreña. El fuerte incremento erosivo de la época Romana está aquí más diluido. Al igual que en Zalama el siguiente período erosivo se sitúa en la Baja Edad Media, en este caso con una mayor abundancia en carbones, de significado concordante con los resultados del análisis de hidrocarburos aromáticos policíclicos (PAH,s) realizado por Pontevedra-Pombal *et al.* (2012) en la turbera de cobertor de Penido Vello, muy cercana a BCG, en el que observaron fuertes acúmulos entre los siglos XII y XIII (ca. 850- 650 a cal. AP), probablemente procedentes de la quema intensiva de biomasa realizada en la Baja Edad Media. Estos datos corroboran en muchos aspectos los aportados por Mighall *et al.* (2006) a partir del mismo testigo de Borralleiras de Cal Grande.

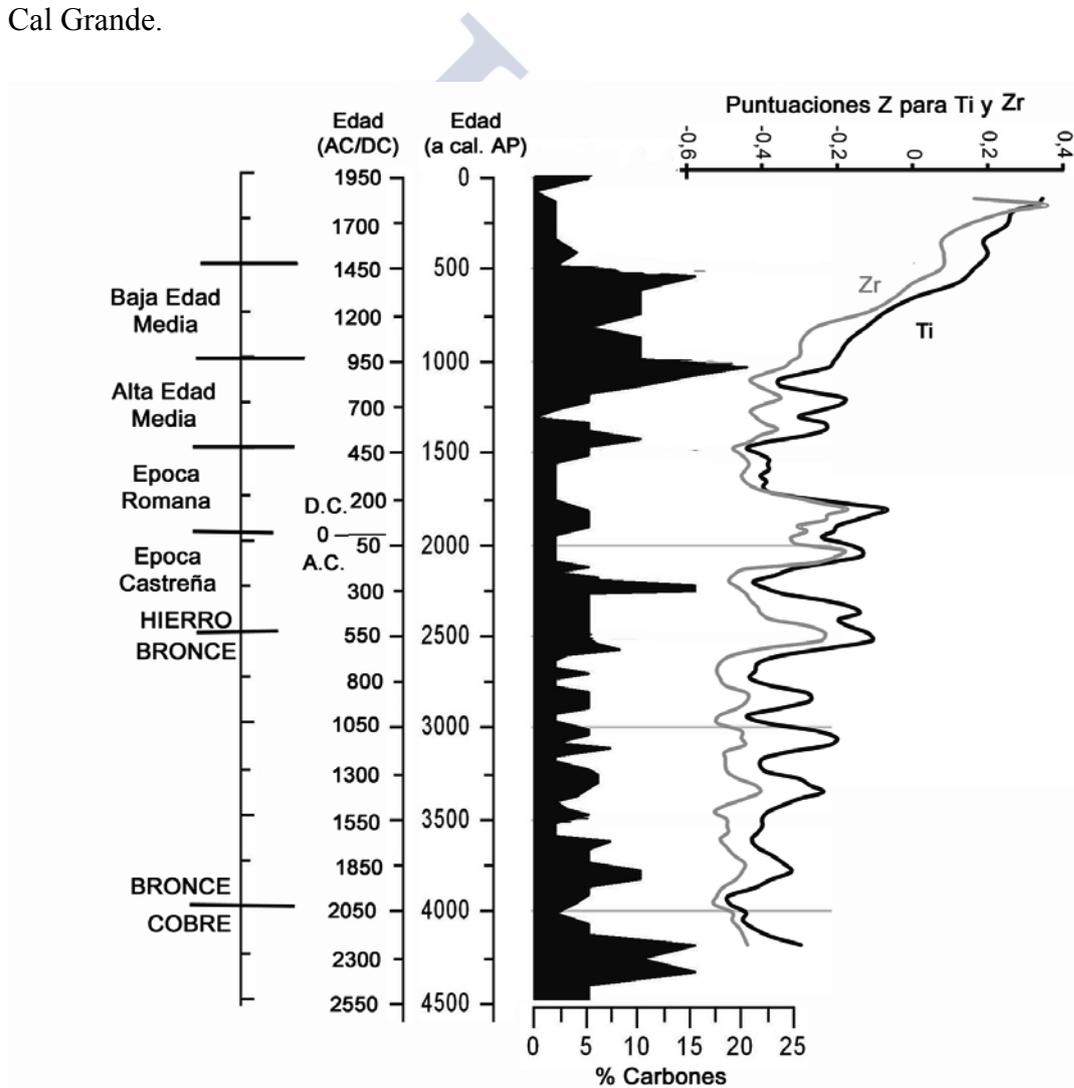
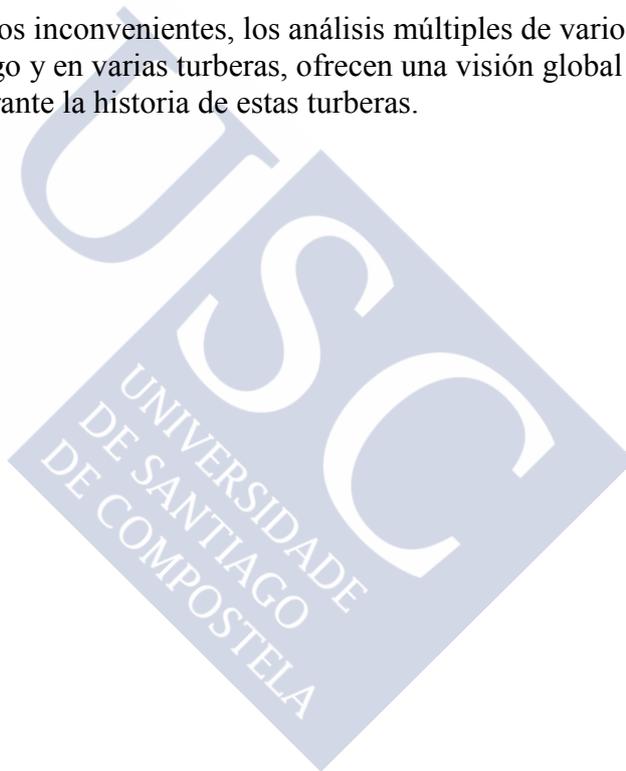


Figura 7.6. Comparación entre el % de carbones y elementos litogénicos (Ti, línea negra) (Zr, línea gris), en el perfil de Borralleiras de Cal Grande.

Existe abundante bibliografía sobre la historia climática del Holoceno basada en estudios de turberas del Noroeste de Europa; sin embargo los datos y coincidencias de períodos deben valorarse con cautela, como consecuencia de la interpretación que cada autor realiza de sus propios datos, la calidad variable de la cronología utilizada, ya que muchos modelos de edad-profundidad se basan en pocas dataciones, y la variabilidad espacial-principalmente latitudinal- de localización de cada turbera, que dificulta la comparación de períodos entre turberas alejadas y de tipos diferentes.

Los datos analizados en las turberas de Zalama y Borralleiras de Cal Grande, pueden llevar a interpretaciones erróneas analizados por separado; es normal observar ciertas incongruencias entre los índices de humificación e hidroclimático. En el caso del índice hidroclimático, los valores de ponderación de humedad que se atribuyen a cada especie son orientativos, ya que muchas de las especies poseen una elevada amplitud ecológica. y también es importante tener en cuenta la diferente resiliencia de cada especie frente a los cambio ambientales.

A pesar de todos estos inconvenientes, los análisis múltiples de varios factores al mismo tiempo en un mismo testigo y en varias turberas, ofrecen una visión global bastante sólida de los cambios acaecidos durante la historia de estas turberas.



8 CONCLUSIONES

1- Los métodos utilizados para la extracción, identificación y caracterización de microfósiles vegetales en muestras de turba, procedentes de turberas ombrotáficas, resultaron adecuados para los objetivos propuestos y han permitido identificar 39 taxones: 17 de briófitos (2 hepáticas y 15 musgos) y 22 de plantas vasculares (12 monocotiledóneas y 10 dicotiledóneas).

2- La composición de la paleoflora de las turberas de Zalama y Borralleiras de Cal Grande es similar a la de otras turberas estudiadas previamente en Galicia, con un fuerte dominio del componente graminoide (Poaceae y Cyperaceae) y arbustivo (Ericaceae), mientras que los musgos del género *Sphagnum* son poco frecuentes.

3- Todos los microfósiles identificados corresponden a taxones característicos de la cubierta vegetal actual de las turberas estudiadas, lo que implica su deposición *in situ* y su importancia como registros de valor para reconstrucciones paleoambientales, a nivel local.

4- Las dataciones basales de las dos turberas de cobertor, Zalama y Borralleiras de Cal Grande, que hemos analizado en detalle, coinciden con épocas de intensa activación de procesos de formación de este tipo de turberas en otras áreas, tanto de la Península Ibérica como europeas.

5- En general, las características físico-químicas de la turba, como los valores de carbono orgánico, densidad y relaciones Ca/Mg, así como la tasa de crecimiento vertical, son semejantes a los observados en otras turberas ombrotáficas europeas.

6- Los resultados de los análisis físico-químicos de las muestras de turba han permitido diferenciar dos fases tróficas en la evolución de las turberas, además de sus estructuras diplotélmicas. Tanto en Zalama como en Borralleiras de Cal Grande se ha constatado la existencia de un período basal corto de carácter minerotáfico, que enseguida adquiere rasgos de ombrotrofia, en torno al 7750 a cal. AP. en el caso de Zalama, mientras que en Borralleiras de Cal Grande se prolonga desde el 5500 a. cal. AP hasta el 5000 a. cal. AP. En ambas turberas durante este período inicial la cubierta vegetal estaba constituida básicamente por juncal.

7- En base a las características físico-químicas de la turba, especialmente su contenido en carbono total, la transición del acrotelmo al catotelmo se ha podido identificar, tanto en ZAL como en BCG, en torno a 30 cm de profundidad.

8 - Los cambios producidos en la humedad superficial de ZAL y BCG a lo largo de su evolución en el tiempo han podido ser determinados mediante el análisis de dos índices, el índice de humificación de la turba (IHu) y el índice hidroclimático (IH). El primero basado en la tasa de descomposición de la turba y el segundo en las preferencias hidroecológicas asignadas a los macrofósiles vegetales identificados en las muestras de turba.

9 - La buena concordancia general de los dos índices, junto con la paleoflora y con las características fisicoquímicas de la turba, permitió conocer la dinámica de ZAL y BCG en relación con factores autogénicos y alogénicos de carácter local. Los análisis múltiples han dado como resultado la determinación de los cambios ocurridos en la humedad superficial de ambas turberas, interpretados como cambios en las condiciones ambientales pretéritas, que en la mayor parte de los casos coinciden en ambas, tanto en el sentido como en la intensidad de los cambios climáticos.

10- Entre 5500 y 2500 a cal. AP es cuando se ha observado un mayor paralelismo en los cambios ocurridos en la humedad superficial de las dos turberas. Durante este tiempo se han observado tres períodos húmedos, datados en ca. 5000, 4000 y 3500 a cal. AP, entre los que hubo otros tres períodos de características más secas.

11- Desde 2500 a cal. AP hasta la actualidad los cambios en las dos turberas siguen un patrón general semejante, pero con algunos desajustes temporales, probablemente causados más por acciones antrópicas que por factores ambientales naturales.

12- La fuerte concordancia entre altas concentraciones de carbones y elementos litogénicos, ha permitido establecer distintas fases erosivas en las dos turberas, que por comparación con otros registros erosivos y datos históricos, parecen indicar un posible origen antrópico. En el caso de ZAL con un fuerte incremento durante el neolítico (entre el 5000 y 4000 a cal. AP) y durante el período romano y en el caso de BCG desde la edad de Hierro a la actualidad.

13- Las tasas medias de crecimiento vertical (TCV) de Zalama $0,047 \text{ cm a}^{-1}$ y de Borralleiras de Cal Grande $0,049 \text{ cm a}^{-1}$ concuerdan con el intervalo de $0,047-0,036 \text{ cm a}^{-1}$ determinado en otras turberas ombrotóricas y con el valor ($0,05 \text{ cm a}^{-1}$) establecido a escala global, aunque las tasas de crecimiento no han resultado homogéneas en las dos turberas y los resultados muestran en ambas varios pulsos de mayor crecimiento por encima de la media.

14- A modo de síntesis global los resultados de este trabajo aportan información sobre cambios paleoambientales, a nivel local, que pueden ser de gran utilidad para un mejor conocimiento de los cambios de origen natural, especialmente climáticos y de naturaleza antrópica, ocurridos durante el Holoceno en el norte de la Península Ibérica

9 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aaby, B., (1976) Cyclic climatic variations in climate over the past 5500 years reflected in raised bogs. *Nature*, 263: 281–284.
- Aaby, B. & Tauber, H., (1975) Rates of peat formation in relation to degree of humification and local environment, as shown by studies of a raised bog in Denmark. *Boreas*, 4: 1–14.
- Aguirre, M., Benito, I., & Galera, A. (2018) Recorrido de la turbera del Zalama (Bizkaia) en los últimos treinta años. cap. 2. En: José María Fernández-García & Francisco Javier Pérez (Eds.), *Identificación, valoración y restauración de turberas: contribuciones recientes*. LIFE11 NAT/ES/704 “Sustainable Ordunte”, 23–34.
- Aira Rodríguez, M.J. & Guitián Ojea, F. (1986a) Contribución al estudio de los suelos y sedimentos de montaña de Galicia y su cronología por análisis polínico. I. Sierra del Cauarel (Lugo). *Anales de edafología y agrobiología*, 45: 1189–1202.
- Aira Rodríguez, M.J. & Guitián Ojea, F. (1986b) Contribución al estudio de los suelos y sedimentos de montaña de Galicia y su cronología por análisis polínico. II. Perfiles de la penillanura de cumbres de la Sierra de Queixa (Orense). *Anales de edafología y agrobiología*, 45: 1203–1218.
- Aira Rodríguez, M.J., Ramil Rego, P. & Alvarez Nuñez, A. (1990) Estudio paleocarpológico realizado en el Castro de Penalba, Campolameiro, Pontevedra, España). *Botánica Complutensis*, 16: 81–89.
- Aira Rodríguez, M.J. & Ramil Rego, P. (1995) Datos paleobotánicos del norte de Portugal (Baixo Miño) estudio polínico y paleocarpológico. *Lagascalía*, 18: 25–38.
- Alcalde, C., García-Amorena, I., Gómez Manzaneque, F., Maldonado, J., Morla, C. & Postigo Mijarra, J.M. (2000) Estudio de los macrorrestos vegetales del yacimiento de Lomilla (Aguilar de Campo, Palencia, España). *Anales Jardin. Botanico. Madrid*, 59 (1): 101–112.
- Alcalde, C., Gómez Manzaneque, F., Postigo Mijarra, J. Ma, Sanz & Menéndez-Pidal, I. (2003) *Pinus sylvestris* L. en el Pleistoceno superior del Duero (Vega Cintora, Soria, España). *Revista. Cuaternario & Geología*, 17 (1-2): 21–28.
- Allan, M., Le Roux, G., De Vleeschouwer, F., Bindler, R., Blaauw, M., Piotrowska, N., Sikorski, J. & Fagel, N. (2013) High-resolution reconstruction of atmospheric deposition of trace metals and metalloids since AD 1400 recorded by ombrotrophic peat cores in Hautes-Fagnes, Belgium. *Environmental Pollution*, 178: 381–394.
- Alley, R.B., Mayewski, P.A., Sowers, T., Stuvier, M., Taylor, K.C. & Clark, P.U. (1997) Holocene climatic instability: a prominent widespread event at 8200 yr ago. *Geology*, 25 (6): 483–486.
- Alley, R.B., Clark, P.U., Keigwin, L.D. & Webb, R.S., (1999) Making sense of millennial-scale climate change. American Geophysical Union. Geophysical Monograph 112: 385–394.
- Alley R.B. & Ágústsdóttir A.M. (2005) The 8 k event: cause and consequences of a major

- Holocene abrupt climate change. *Quaternary Science Reviews.*, 24: 1123–1149.
- Alloway, B.J. (1990) *Heavy metals in soils*. Blackie and Son Ltd. Glasgow. 339 pp.
- Alonso, N., & López, D., (2005) Esclerocios de *Cenococcum geophilum* Fr. en yacimientos protohistóricos del nordeste peninsular, En *Avances en Arqueometría*, VI Congreso Ibérico de Arqueometría, 213–217.
- Amundson, R. (2001) The carbon budget in soils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29: 535–562.
- Andersen, C., Koc, N., Jennings, A. & Andrews, J. T. (2004) Non uniform response of the major surface currents in the Nordic Seas to insolation forcing: Implications for the Holocene climate variability. *Paleoceanography*, 19: 1–16.
- Anderson, D.E., Binney, H.A. & Smith, M.A. (1998) Evidence for abrupt climatic change in northern Scotland between 3900 and 3500 calendar years BP. *The Holocene*, 8: 97–103.
- Anderson, L.E. (1954) Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *The Bryologist*, 57: 242–244.
- Arnanz, A.M. & Chamorro, J. (1990) Estudio de frutos y semillas procedentes de cuatro Castros gallegos. Problemas en la interpretación de resultados. *Actas dos Encantos sobre Paleoconomía e Paleoambiente*. Vila Nova de Famalicao.
- Aseginolaza, C., Gómez, D., Lizaur, X., Monserrat, G., Morante, G., Salaverria, M. R., Uribe-Echarria, P.M. & Alejandre, J.A. (1984) *Catálogo florístico de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.
- Averdieck, F.R., Hayen, H., Heathwaite, A.L. & Willkomm, H. (1993) The chronology of mire development. En: Heathwaite, A. L. & Göttlich, K. (eds.) *Mires: Process, Exploitation and Conservation*, John Wiley & Sons, Chichester, England, 123–170.
- Bahnsen, H. (1968) Kolorimetriske bestemmelser af humificeringstal i højmosetørve fra Fuglsø mose på Djursland (Colorimetric determination of humification for bog peat from Fuglsø Mire in Jutland). *Meddelelser fra Dansk Geologisk Føreling*, 18: 55–63.
- Bannister, P. (1966) *Erica tetralix* L. *Journal of Ecology*, 54: 795–813.
- Barber, K.E. (1981) *Peat Stratigraphy and Climatic Change: a Palaeoecological Test of the Theory of Cyclic Peat Bog Regeneration*. Balkema, Rotterdam. 220 pp.
- Barber, K. E., Chambers, F. M., Maddy, D., Stoneman, R. E. & Brew, J. S. (1994) A sensitive high-resolution record of Late Holocene climatic change from a raised bog in Northern England. *The Holocene*, 4: 198–205.
- Barber, K., Dumayne-Peaty, L., Hughes, P., Mauquoy, D. & Scaife, R., (1998). Replicability and variability of the recent macrofossil and proxy-climate record from raised bogs: field stratigraphy and macrofossil data from Bolton Fell Moss and Walton Moss, Cumbria, England. *Journal of Quaternary Science*. 13, 515–528.
- Barber, K.E., Chambers, F.M. & Maddy, D. (2003) Holocene palaeoclimates from peat stratigraphy: macrofossil proxy climate records from three oceanic raised bogs in England and Ireland. *Quaternary Science Review*, 22: 521–539.
- Bellot Rodríguez, F. & Vieitez Cortizo, E. (1945) Primeros resultados del análisis polínico de las turberas galaicas. *Anales Instituto de Edafología*, 2: 281–303.

Referencias bibliográficas

- Belyea, L.R. & Malmer, N. (2004) Carbon sequestration in peatland: patterns and mechanisms of response to climate change. *Global Change Biology*, 10: 1043–1052.
- Beijerinck, W. (1947) *Zadenatlas der Nederlandsche flora. (Seed Atlas of the Dutch flora)*, Veenman, H. & Zonen, Wageningen, 316 pp.
- Berggren, G. (1969) *Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species, part 2 Cyperaceae*. Swedish Natural Science Research Council, Stockholm, 107 pp.
- Bertsch, K. (1941) *Früchte und Samen. Ein Bestimmungsbuch zur Pflanzenkunde der vorgeschichtlichen Zeit. Hand- bücher der praktischen Vorgeschichtsforschung*. Band 1 (Fruits and seeds. A field guide to the botany of prehistoric times. Manuals of practical prehistoric research. Volume 1), Ferdinand Enke, Stuttgart.
- Biester, H., Knorr, K.H., Schellekens, J., Basler, A. & Hermanns, Y.M. (2014) Comparison of different methods to determine the degree of peat decomposition in peat bogs. *Biogeosciences*, 11: 2691–2707.
- Bindler, R., Renberg, I. & Klaminder, J. (2008) Bridging the gap between ancient metal pollution and contemporary biogeochemistry. *Journal of Paleolimnology*, 40: 755–770.
- Birks, H.H. (2001) Plant Macrofossils. En: Smol, J.P., Birks, H.J.B. & Last, W.M. (eds). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, Volume 3: 49–74.
- Birks, H.H. (2007) Plant macrofossil introduction. En: Elias, S.A. (ed.) *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, 2266–2287.
- Birks, H.H. & Birks, H.J.B. (2000) Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27: 31–35.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H. (1980) Plant Macrofossils. En: Arnold, E. (Ed.) *Quaternary Palaeoecology*, London, 66–84.
- Birks, H.J.B. (1982) Quaternary bryophyte palaeoecology. En: Smith, A.J.E. (ed.) *Bryophyte Ecology*, Chapman & Hall, London, 473–490.
- Birks, H.J.B., (1986) Late-Quaternary biotic changes on terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to northwest Europe. En: Berglund, B.E. (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester, 743–774.
- Blaauw, M. Christen, J.A. Mauquoy, D. *et al.* (2007) Testing the timing of radiocarbon-dated events between proxy archives. *The Holocene*, 17: 283–288.
- Blaauw, M., Mauquoy, D., (2012) Signal and variability within a Holocene peat bog - chronological uncertainties of pollen, macrofossil and fungal proxies. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 186: 5–15.
- Blackford, J. & Chambers, F.M. (1991) Proxy records of climate from blanket mires: evidence for a Dark Age (1400 BP) climatic deterioration in the British Isles. *The Holocene*, 1: 63–67.
- Blackford, J. & Chambers, F. M. (1993) Determining the degree of peat decomposition for peat based palaeoclimatic studies. *International Peat Journal*, 5: 7–24.

- Blackford J. (2000) Palaeoclimatic records from peat bogs *Trends in Ecology & Evolution*, 15(5):193–198.
- Boatman, D.J. (1972) The growth of *Schoenus nigricans* on blanket bog peats.II. Growth on Irish and Scottish peats. *Journal of Ecology*, 60: 531–546.
- Boatman, D.J. (1983) The Silver Flowe National Nature Reserve, Galloway, Scotland. *Journal of Biogeography*, 10: 163–274.
- Bohlin, E.M., (1993) Botanical composition of peat. Ph.D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Umea.
- Bohlin, E.M., Hämäläinen, M. & Sundén, T. (1989) Botanical and chemical characterization of peat using multivariate methods. *Soil Science*, 147: 252-63.
- Bojnanský, V. & Fargasová, A. (2007) *Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region*. Springer. 750 pp.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., de Menocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I. & Bonani, G. (1997). A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science*, 278: 1257–1266.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M.N., Showers, W., Hoffmann, S., Loti-Bond, R., Hajdas, I. & Bonani, G. (2001) Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science*, 294: 2130–2136.
- Bragg, O. (1989) The importance of water in mire ecosystem. *Res. Surv. Nat. Conserv.*, 24: 61–82.
- Braun-Blanquet, J. & Tüxen, R. (1952) Irische pflanzengesellschaften. *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel*, Zürich 25: 224–415. (En aleman).
- Brugués, M., Muñoz, J., Ruiz, E. & Heras, P. (2004) Sphagnaceae. En: Guerra, J. & Cros. (eds.). *Flora Briofítica Ibérica*, Volume 1, Sociedad Española de Briología, Murcia, 1–79.
- Brugués, M. & González-Mancebo, J.M. (2012) Lista Roja de los briófitos de España. En: Garilleti, R. & Albertos, B. (eds.) *Atlas y Libro Rojo de los Briófitos amenazados de España*. Organismo Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid 290 pp.
- Burjachs, F. & Expósito, I. (2015) Charcoal and pollen analysis: Examples of Holocene fire dynamics in Mediterranean Iberian Peninsula. *Catena*, 135: 340–349.
- Buurman, P., Nierop, K.G.J., Pontevedra-Pombal, X. & Martínez-Cortizas, A. (2006) Molecular chemistry by pyrolysis-GC/MS of selected samples of the Penido Vello peat deposit, Galicia, NW Spain. En: Martini, I.P., Martínez, A. & Chesworth, W. (eds.), *Peatlands: basin evolution and repositories of records of environmental and climate changes*. Elsevier (Developments in Earth Surface Processes), London, 219–242.
- Carlson A.E., Legrande A.N., Oppo D.W., et al. (2008) Rapid early Holocene deglaciation of the Laurentide ice sheet. *Nature Geoscience*, 1: 620–624.
- Cappers, R.T.J. & Neef, R. (2012) *Handbook of Plant Palaeoecology*. GIA (RUG)/DAI (Berlin) Groningen Archaeological Studies 19. Barkhuis - Eelde Groningen University Library. 475 pp.
- Carrión, Y., Kaal, J., López-Sáez, J.A., López-Merino, L. & Martínez Cortizas, A. (2010)

Referencias bibliográficas

- Holocene vegetation changes in NW Iberia revealed by anthracological and palynological records from a colluvial soil. *The Holocene*, 20: 53–66.
- Casas, C., Brugés, M., Cross R.M., & Sérgio, C. (2006) *Handbook of Mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands*. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona, 349 pp.
- Casparie, W.A. & Streefkerk, J.G. (1992) Climatological, stratigraphic and palaeo-ecological aspects of mire development. En: Verhoeven, J.T.A. (ed.) *Fens and bogs in the Netherlands: vegetation, history, nutrient dynamics and conservation*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 81–129.
- Castro, D., Souto, M., Garcia-Rodeja, E., Pontevedra-Pombal, X. & Fraga, M.I. (2015) Climate change records between the mid- and late Holocene in a peat bog from Serra do Xistral (SW Europe) using plant macrofossils and peat humification analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 420: 82–95.
- Castro, D. (2017) Reconstrucción paleoambiental das turbeiras da Serra do Xistral mediante análises paleobotánicas. Tesis Doctoral. Dpto. Botánica, Fac. Biología, Univ. Santiago de Compostela. 207 pp.
- Castroviejo, S. et al. (eds.).(1986-2015) *Flora iberica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. <http://www.floraiberica.org/>
- Chambers, F.M., Barber, K.E., Maddy, D., Brew, J. (1997) A 5500-year proxy-climate and vegetation record from blanket mire at Talla Moss, Borders, Scotland. *Holocene*, 7: 391–399.
- Chambers, F.M., Mauquoy, D., Cloutman, E. W., Daniell, J.R.G. & Jones, P.S. (2007) Recent vegetation history of Drygarn Fawr (Elenydd SSSI), Cambrian Mountains, Wales: implications for conservation management of degraded blanket mires. *Biodiversity & Conservation*, 16: 2821–2846.
- Chambers, F.M., Beilman, D.W., Yu, Z., (2010) Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics. *Mires & Peat*, 7: 1–10.
- Chambers, F.M., Daniell, J.R.G. & ACCROTELM Members. (2010) Peatland archives of late-Holocene climate change in northern Europe. 18: 4–9.
- Chapman, S.B. (1964) The ecology of Coom Rigg Moss, Northumberland. I. Stratigraphy and present vegetation. *Journal of Ecology*, 52: 299–313.
- Charman, D.J. (2002) *Peatlands and Environmental Change*. Chichester, UK, John Wiley & Sons. 301 pp
- Chartres, C.J. & Pain, C.F. (1984) A climosequence of soils on late Quaternary volcanic ash in Highland Papua New Guinea. *Geoderma*, 32: 131–155.
- Cheburkin, A.K. & Shotyk, W. (1996) An energy dispersive miniprobe multielement analyzer (EMMA) for direct analysis of Pb and other trace elements in peats. *Fresenius Journal of Analytical Chemistry*, 354: 688–691.
- Clark, J.M., Gallego-Sala, A. V., Allott, T. E. H., Chapman, S. J., Farewell, T., Freeman, C., House, J. I., Orr, H. G., Prentice, I. C., and Smith, P. (2010) Assessing the vulnerability of blanket peat to climate change using an ensemble of statistical bioclimatic envelope models. *Climate. Research.*, 45: 131–150.

- Clarke, G.K., Leverington, D.W., Teller, J.T. & Dyke, A.S. (2004) Paleohydraulics of the last outburst flood from glacial Lake Agassiz and the 8200 BP cold event'. *Quaternary Science Reviews*, 23 (3):389-407.
- Cloy, J.M., Farmer, J.G., Graham, M.C. & MacKenzie, A.B. (2011) Scottish peat bog records of atmospheric vanadium deposition over the past 150 years: comparison with other records and emission trends. *Journal of Environmental Monitoring*, 13: 58–65.
- Clymo, R.S. (1983) Peat. In: Gore, A.J.P. (Ed.), *Ecosystems of the World. Volume 4A Mires: Swamp, bog, fen and moor*, 159–224. Amsterdam: Elsevier.
- Clymo, R.S. (1984) The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, Series B 303: 605–654.
- Coggins, A.M., Jennings, S.G. & Ebinghaus, R. (2006) Accumulation rates of the heavy metals lead, mercury and cadmium in ombrotrophic peatlands in the west of Ireland. *Atmospheric Environment*, 40: 260–278.
- Coll, J., Bourke, D., Sheehy Skeffington, M., Gormally, M. & Sweeney, J. (2014) Projected loss of active blanket bogs in Ireland. *Climate Research*, 59: 103–115.
- Conaghan, J., Douglas, C., Grogan, H., O'Sullivan, A., Kelly, L., Garvey, L., & Goodwillie, R. (2000) *The distribution, ecology and conservation of blanket bog in Ireland*. National Parks and Wildlife Service, Department of Environment, Heritage and Local Government, Dublin, Ireland. 137 pp.
- Conway, V.M. (1947) Ringinglow bog, near Sheffield. I. Historical. *Journal of Ecology*, 34: 149–181.
- Conway, V.M. (1954) Stratigraphy and pollen analysis of southern pennine blanket peats. *Journal of Ecology*, 42: 117–147.
- Couwenberg, J. & Joosten, H. (2005) Self-organization in raised bog patterning: the origin of microtopo zonation and mesotopo diversity. *Journal of Ecology*, 93: 1238–1248.
- Crum, H. (1988) *A Focus on Peatlands and Peat Mosses*. The University of Michigan Press. 306 pp.
- Dahl-Jensen, D., Mosegaard, K., Gundestrup, N., Clow, G.D., Johnsen, S.J., Hansé, H.W. & Balling, N. (1998) Past temperatures directly from the Greenland ice sheet, *Science*, 282: 268–271.
- Daley, T.J. & Barber, K. E. (2012) Multi-proxy Holocene palaeoclimate records from Walton Moss, northern England and Dosenmoor, northern Germany, assessed using three statistical approaches. *Quaternary International*, 268: 111–127.
- Damman, A.W.H. (1965) Thin iron pans. their occurrence and the conditions leading to their development. Canadian Forest Service, Newfoundland Forest Research Center, Info. Rep. N-X-2.
- Daniels, R.E. (1978) Floristic analyses of British mires and mire communities. *Journal of Ecology*, 66: 773–802.
- Daniels, R.E. & Eddy, A. (1990) *Handbook of European Sphagna*. second edition. HMSO, London, 284 pp.
- De Jong, R., Blaauw, M., Chambers, F.M., Christensen, T.R., de Vleeschouwer, F., Fronzek, S., et al. (2010) Peatlands and climate, In: Dodson J. (Ed.) *Changing Climates, Earth*

Referencias bibliográficas

- Systems, and Society*. Dordrecht: Springer, 85–121.
- Delibes, G., Alonso, M. & Rojo, M. A. (1987) Los sepulcros colectivos del Duero medio y Las Loras y su conexión con el foco dolménico riojano. En: *El megalitismo en la Península Ibérica*, 181–197. Ministerio de Cultura, Madrid.
- Denton, G.H. & Broecker, W. S. (2008) Wobbly ocean conveyor circulation during the Holocene? *Quaternary Science Reviews*, 21: 1939–1950.
- Dickinson, C.H. & Maggs, G.H. (1974) Aspects of decomposition of Sphagnum leaves in an ombrophilous mire. *New Phytologist*, 73: 1249–1257.
- Dickson, C.A. (1970) The study of plant macrofossils in British Quaternary deposits. En: Walker, D. & West, R.G. (eds.) *Studies in the vegetation history of the British Isles*, Cambridge, Cambridge University Press, 233–254.
- Dickson, J.H. (1973) *Bryophytes of the Pleistocene*. The British Record and its Chronological and Ecological Implications. Cambridge University Press, Cambridge, 256 pp.
- Dickson, J.H. (1986) Bryophyte analysis. En Berglund, B.E. (ed.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. J. Wiley & Sons Ltd. Chichester: 627–643.
- Dilcher, D.L. (1974) Approaches to identification of angiosperm leaf remains. *Botanical Review*, 40 (1): 1–157.
- Dinel, H.A., Larouche & Lévesque, P.E.M. (1983) Evaluation de deux méthodes de quantification de macrofossiles dans les matériaux tourbeux. *Naturaliste Canadien*, 110: 429–434.
- Disnar, J.R., Jacob, J., Morched-Issa, M., Lottier, N. & Arnaud, F. (2008) Assessment of peat quality by molecular and bulk geochemical analysis: application to the Holocene record of the Chautagne marsh (Haute Savoie, France). *Chemical Geology*, 254: 101–112.
- Doyle, G.J. & Moore, J.J. (1980) Western blanket bog (*Pleurozium purpureum*-*Ericetum tetralicis*) in Ireland and Great Britain. *Coll. Phytosoc.*, 7: 213–223.
- Doyle, G.J., O'Connell, C. A. & Foss, P. J. (1987) The vegetation of peat islands in bog lakes in County Mayo, Western Ireland. *Glasra*, 10: 23–25.
- Doyle, G.J. (1982) The vegetation, ecology and productivity of Atlantic blanket bog in Mayo and Galway, western Ireland. *Journal of Life Sciences Royal Dublin Society*, 3: 147–164.
- Du Rietz, G.E. (1954) Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigleiderung der nord- und mitteleuropäischen Moore. *Vegetatio*, 5-6: 571–585.
- Dupont, L.M., (1986) Temperature and rainfall variation in the Holocene based on comparative paleoecology and isotope geology of a hummock and a hollow (Bourtangerveen, the Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 48: 71–159.
- Dupont, L.M., Brenninkmeijer, C.A.M., (1984) Palaeobotanic and isotopic analysis of late Subboreal and early Subatlantic peat from Engbertsdijksveen-Vii, the Netherlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 41: 241–247.
- Durno, S.E. (1957), Certain aspects of vegetational history in north-east Scotland, *Scottish geographical journal*, 73, 176–184,

- Dwyer, R.B. & Mitchell, F.J.G. (1997) Investigation of the environmental impact of remote volcanic activity on north Mayo, Ireland, during the mid-Holocene, *The Holocene*, 7: 113–118.
- Eide, W., Birks, H.H., Bigelow, N.H., Peglar, S.M., & Birks, H.J.B. (2006) Holocene forest development along the Setesdal valley, southern Norway, reconstructed from macrofossil and pollen evidence. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15: 65–85.
- Eddy, A., Welch, D. & Rawes, M. (1969) The vegetation of the Moor House National Nature Reserve in the Northern Pennines, England. *Vegetatio*, 16: 239–84.
- Eggelsmann, R., Heathwaite, A.L., Grosse-Brauckmann, G., Kuster, E., Naucke, W., Schuch, M. & Schweickle, V. (1993) Mires: 4. Physical processes and properties of mires. En: Heathwaite, A.L. (ed) *Mires: Process, Exploitation and Conservation*. Wiley-Blackwell, Chichester, 171–262.
- Ellis, C.J. & Tallis J.H. (2000) Climatic control of blanket mire development at Kentra Moss, north-west Scotland. *Journal of Ecology*, 88: 869–889.
- Ellis C.J. & Tallis J.H. (2001) Climatic control of peat erosion in a North Wales blanket mire. *New Phytologist*, 152: 313–324.
- Ellis C.J. & Tallis J.H. (2003) Ecology of *Racomitrium lanuginosum* in British blanket mire, evidence from the palaeoecological record. *Journal of Bryology*, 25: 7–15.
- Ellis, R.P. (1979) A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia*, 12 4: 641–671.
- European Commission. (2013) Interpretation manual of European union habitats, vers. EUR28. Brussel: European Commission, DG Environment.
- EUSKALMET (2011) Tabla de parámetros meteorológicos. Available at: [http://www.euskalmet.euskadi.net/s07-5853x/es/contenidos/informacion/cli_2013/es_clieus/adjuntos/capitulo03\(2013\).pdf](http://www.euskalmet.euskadi.net/s07-5853x/es/contenidos/informacion/cli_2013/es_clieus/adjuntos/capitulo03(2013).pdf) (acceso Octubre 2017).
- Evans, M., Warburton, J. & Yang, J. (2006) Eroding blanket peat catchments: Global and local implications of upland organic sediment budgets. *Geomorphology*, 79: 45–57.
- Fábregas-Valcarce, R., Martínez Cortizas, A., Blanco Chao, R., Chesworth, W., (2003) Environmental change and social dynamics in the 2nd–3rd millennium BC in NW Iberia. *Journal of Archaeological Sciences*, 30: 859–871.
- Fagundez, J. & Izco, J. (2004a) Seed morphology of *Calluna Salisb.* (Ericaceae). *Acta Botanica Malacitana*, 29: 215–220.
- Fagundez, J. & Izco, J. (2004b) Seed morphology of *Daboecia* (Ericaceae). *Belgian Journal of Botany*, 137 (2): 188–192.
- FAO, (2006) *Guidelines for Soil Description*. 4th ed. FAO, Roma (Italy) 97 pp.
- Fernández Prieto J.A., Fernández Ordóñez M.C. & Collado Prieto M.A. (1987) Datos sobre la vegetación de las “turberas de esfagnos” galaico-asturianas y orocantábricas. *Lazaroa*, 7: 443–471.
- Feurdean, A. & Bennike, O. (2008) Plant macrofossils analysis from Steregoiu, NW Romania: taphonomy, representation, and comparison with pollen analysis. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Geologia*, 53 (1): 5–10.

Referencias bibliográficas

- Ficken, K. J., Barber, K. E. & Eglinton, G. (1998) Lipid biomarker, $\delta^{13}\text{C}$ and plant macrofossil stratigraphy of a Scottish montane peat bog over the last two millennia. *Organic Geochemistry*, 28, 3/4: 217–237.
- Forrest, G. I. (1971) Structure and production of north Pennine blanket bog vegetation. *Journal of Ecology*, 59: 453–79.
- Forrest, G. I. & Smith, R.A.H. (1975). The Productivity of a Range of Blanket Bog Vegetation Types in the Northern Pennines. *Journal of Ecology*, 63, 1: 173–202.
- Foss, P. J., O'Connell, C. A. & Crushell, P. H. (2001) Bogs & Fens of Ireland. Conservation Plan 2005. Irish Peatland Conservation Council, Dublin, Ireland.
- Foster, D. (1984) The Dynamics of *Sphagnum* in Forest and Peatland Communities in Southeastern Labrador, Canada. *Arctic*, 37: 133–140.
- Fraga, M.I. (1983) Notes on the morphology and distribution of *Erica* and *Calluna* in Galicia, North-Western Spain. *Glasra*, 7: 11–23.
- Fraga, M.I. (1984) Valor taxonómico de la morfología de las semillas en las especies del género *Erica* presentes en el NO de España (Taxonomic value of the seed morphology of *Erica* species present in NW Spain). *Acta Botanica Malacitana*, 9: 147–152.
- Fraga, M.I., Sahuquillo, E. & García-Tasende, M., (2001) Vegetación característica de las turberas de Galicia (Peatland vegetation of Galicia) En: Martínez-Cortizas, A., García-Rodeja Gayoso, E. (eds.) *Turberas de Montaña de Galicia (Galicia Mountain peatlands)*, Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, 79–98.
- Fraga, M.I., Romero-Pedreira, D., Souto, M., Castro, D. & Sahuquillo, E. (2008) Assessing the impact of wind farms on the plant diversity of blanket bogs in the Xistral Mountains (NW Spain). *Mires and Peat*, 4: 1–10.
- Fraga, M.I., García-Rodeja, E., Xabier Pontevedra-Pombal, X., Sahuquillo, E., Romero-Pedreira, D., Nóvoa Muñoz, J.C., Martín Souto, M. & Castro, D. (2008) *Wind Farms on Peatlands of Serras Septentrionais* (Galicia, NW Spain). 52 pp. Santiago de Compostela.
- Fraga, M.I., García-Rodeja, E., Xabier Pontevedra-Pombal, X., Sahuquillo, E., Romero-Pedreira, D., Nóvoa Muñoz, J.C., Martín Souto, M. & Castro, D. (2008) *Mountain mires of Galicia*. 72 pp. Santiago de Compostela.
- Frankland, J.C. (1974) Decomposition of Lower Plants. En: Dickinson, C.H. & Pugh, G.J.F., (Eds.) *Biology of Plant Litter Decomposition*. Volume 1, Academic Press, New York, 3–36.
- Gałka, M. (2009) A *Juncus subnodulosus* Schrank fossil site in Holocene biogenic deposits of Lake Kojle. *Studia Limnologica et Telmatologica*, 3, 2: 55–59.
- Gałka, M., Miotk-Szpiganowicz, G., Goslar, T., Ješko, M., van der Knaap, W. O. & Lamentowicz, M. (2013) Palaeohydrology, fires and vegetation succession in the southern Baltic during the last 7500 years reconstructed from a raised bog based on multi-proxy data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370: 209–221.
- Gallego-Sala, A.V., & Prentice, I.C. (2013) Blanket peat biome endangered by climate change, *Nature Climate Change*, 3: 152–155.
- Gallego-Sala, A.V., Charman, D.J., Harrison, S.P., Li, G. & Prentice, I.C. (2015) Climate-driven expansion of blanket bogs in Britain during the Holocene. *Climate of the Past*

Discussions, 11: 4811–4832.

- Gallego-Sala, A.V., Charman, D. J., Harrison, S. P. & Prentice, I. C. (2016) Climate-driven expansion of blanket bogs in Britain during the Holocene. *Climate of the Past*, 12: 129–136.
- García-Amorena, I., Gómez Manzaneque, F., Rubiales, J.M., Granja, H.M., Soares de Carvalho, G. & Morla, C. (2007) The Late Quaternary coastal forests of western Iberia: A study of their macroremains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254: 448–461.
- García-Amorena, I., Morla, C., Rubiales, J.M. & Gómez Manzaneque, F. (2008) Taxonomic composition of the Holocene forests of the northern coast of Spain, as determined from their macroremains. *The Holocene*, 18, 5: 819–829.
- García-Antón, M., Franco Múgica, F., Maldonado Ruiz, J., Morla Juaristi, C. & Sainz Ollero, H.; (1995) Una secuencia polínica en Quintana Redonda (Soria). Evolución holocena del tapiz vegetal en el Sistema Ibérico Septentrional, *Anales Jardín. Botánico. Madrid*, 52 (2): 187-195.
- García-Antón, M., Ruiz, B. & Ugarte, F.M. (1989) Análisis geomorfológico y palinológico de la turbera de Saldropo (Barazar. Zeanuri/ Bizkaia) Lurralde: Inv. Espac, 12: 25–44.
- Gimingham, C.H. (1960) *Calluna* Salisb. *Journal of Ecology*, 48: 455–83.
- Gimingham, C. H. (1972) *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall Ltd, London, 266 pp.
- Glime, J.M. (2006) Chapter 13 Decomposition. En: Glime, J.M. (ed.) *Bryophyte Ecology. Volume 1: Physiological Ecology*. Michigan Technological University, Botanical Society of America and the International Association of Bryologists. 1–10. <http://www.bryocol.mtu.edu/> (Accessed on 20-X-2017).
- Godwin, H. (1946) the relationship of bog stratigraphy to climatic change and archaeology. *Proceedings of the Prehistoric Society*, 1: 1-11.
- Godwin, H. (1975) *History of the British Flora- a factual basis for phytogeography*. 2nd Ed. Cambridge University Press. 541 pp.
- Gómez-Orellana, L. (2002) *El último ciclo glacial-interglacial en el litoral del NW ibérico: Dinámica Climática y Paisajística*. PhD Thesis. Escola Politécnica Superior, Universidade de Santiago de Compostela, 355 pp.
- Gómez-Orellana, L., Ramil-Rego, P. & Muñoz Sobrino, C. (1998) Una nueva secuencia polínica y cronológica para el depósito pleistoceno de Mougás (NW de la Península Ibérica). *Revue de Paléobiologie*, 17: 35–47.
- González, A.V., Díaz, E. & Sá, M.P. (1993) Aportación al conocimiento de la dinámica de la lluvia polínica en la sierra del Buyo (Lugo, N.O. de España). *Nova Acta Científica Compostela (Biología)*, 4: 41–48.
- González, A.V. & Sá, M.P. (2000) Analyse pollinique d'une tourbière Holocène dans les Montes do Buio: Cuadramon (Galice, nordouest de l'Espagne). *Quaternaire*, 11: 257–268.
- Goodwillie, R. & Mooney, E. (1991). Mountain blanket bog survey. A report commissioned by The National Parks and Wildlife Service, Office of Public Works, Dublin
- Gore, A.J.P. (1983) Introduction. En: Gore, A. J. P. (eds.) *Ecosystems of the world 4A - Mires:*

Referencias bibliográficas

- swamp, bog, fen and moor, pp. 1–34. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Gore, A.J.P. & Urquhart, C. (1966) The effects of waterlogging on the growth of *Molinia caerulea* and *Eriophorum vaginatum*. *Journal of Ecology*, 54: 617–633.
- Gorham, E. & Janssens, J.A. (1992) Concepts of fen and bog reexamined in relation to bryophyte cover and the acidity of surface waters. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 61: 7–20.
- Gorham, E. (1991) Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications*, 1: 182–195.
- Gorham, E. (1995) The biogeochemistry of northern peatland and its possible responses to global warming En E. Gorham, G. M. Woodwell y E T. Mackenzie (Eds.): Biotic feedbacks in the global climatic system, 169–186. Oxford University Press, Oxford.
- Gorham, E., Lehman, C., Dyke, A., Janssens, J. & Dyke, L. (2007) Temporal and spatial aspects of peatland initiation following deglaciation in North America. *Quaternary Science Reviews*, 26: 300–311.
- Gorochategui, J. & Yarruti, M. J. (1995) El Poblamiento al aire libre durante el Neolítico y el Calcolítico en el Cantábrico Oriental. Los Poblados de Zalama, Ordunte (Valle de Mena, Burgos) e Ilso Betaio (Garape-Artzendariz, Enkarterria, Euskal Herria). *Cuadernos de Sección. Prehistoria-Arqueología*, 6: 199–250.
- Granath, G., (2012) *Peatland Bryophytes in a Changing Environment: Ecophysiological Traits and Ecosystem Function*. Acta Universitatis Upsaliensis, Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Diussions from the Faculty of Science and Technology 889, Uppsala, 38 pp
- Grosse-Brauckmann, G. (1972) Über pflanzliche Makrofossilien mitteleuropäischer Torfe. I. Gewebereste krautiger Pflanzen und ihre Merkmale (Sobre los microfósiles vegetales de la turba de Europa Central. I. Restos de plantas herbáceas y sus características). *Telma*, 2: 19–55.
- Grosse-Brauckmann, G. (1974) Über pflanzliche Makrofossilien mitteleuropäischer Torfe. II. Weitere Reste (Früchte und Samen, Moose u.a.) und ihre Bestimmungsmöglichkeiten (Sobre los microfósiles vegetales de la turba de Europa Central. II. Otros restos (frutos, semillas, musgos y otros restos) y sus opciones de determinación). *Telma*, 4: 51–117.
- Grosse-Brauckmann, G. & Streitz, B. (1992) Pflanzliche Makrofossilien mitteleuropäischer Torfe. III. Früchte, Samen und einige Gewebe (Fotos von fossilen Pflanzenresten) (Macrofósiles de plantas de la turba de Europa Central III Frutas, semillas y algunos tejidos (Imágenes de restos de plantas fósiles)). *Telma*, 22: 53–102.
- Hammond, R.F. (1979) *The peatlands of Ireland*. Soil Survey Bulletin 35. An Foras Taluntais, Dublin, 58 pp.
- Hammond, R.F. , van der Krogt G. & Osinga, T. (1990) Vegetation and water tables on two raised bog remnants in County Kildare. En: Doyle, G.J. , (ed.) *Ecology and conservation of Irish peatlands*, Dublin, Royal Irish Academy, 121–134.
- Heathwaite, A. L., Gottlich, Kh., Burrmeister, E. G., Kaule, G. & Grospietsch, Th. (1993) Mires: definition and form En: Heathwaite , A. L. & Gottlich , Kh. (Eds.): *Mires: process, exploitation and conservation*, 1-76. John Wiley y Sons Ltd., Chichester.

- Heijden, E. & Boon, J. (1994) A combined pyrolysis mass spectrometric and light microscopic study of peatified *Calluna* wood isolated from raised bog peat deposits. *Organic Geochemistry*, 22: 903–919.
- Heijden, E., Bouman, F. & Boon, J. (1994) Anatomy of recent and peatified *Calluna vulgaris* stems: implications for coal maceral formation. *International Journal of Coal Geology*, 25(1): 1–25.
- Heras P. (1990) Estudio briológico de las turberas de los Tornos y Zalama. *Cuadernos de Sección. Ciencias Naturales*, 7:117–137. Sociedad de estudios Vasco-Eusko Ikaskuntza. San Sebastián.
- Heras, P. (2002) *Determinación de los valores ambientales de la turbera del Zalama (Carranza, Bizkaia) y propuestas de actuación para su conservación*. Dirección de Aguas del Departamento de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente del Gobierno Vasco. 85 pp.
- Heras, P. & Infante, M. (2004) La turbera cobertor del Zalama (Burgos-Vizcaya): un enclave único en riesgo de desaparición. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 18–19, 49–57
- Heras, P. & Infante, M. (2005) More about windmills and blanket bogs. Zalama in Northern Spain. *IMGC Newsletter 2005 (1)*: 22.
- Heras, P. & Infante, M. (2012) Red preliminar de áreas importantes para los briófitos (IBrA). En: Garilleti, R. & Albertos, B. (eds.) *Atlas y Libro Rojo de los Briófitos amenazados de España*, Organismo Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura y Medio Ambiente, Madrid, 215–287.
- Heras, P., Infante, M., Pontevedra-Pombal, X. & Nóvoa-Muñoz, J.C. (2017) Mires and peatlands of Spain. En: Joosten, H., Tanneberger, F. & Moen, A. (eds.), *Mires and peatlands of Europe: Status, distribution, and nature conservation*. 639–656. Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart.
- Heras, P. & Infante, M. (2018) La turbera cobertor del Zalama. cap. 10. En: José María Fernández-García & Francisco Javier Pérez (Eds.), *Identificación, valoración y restauración de turberas: contribuciones recientes*. LIFE11 NAT/ES/704 “Sustainable Ordunte”, 187-205.
- Holden, J. (2005) Piping and woody plants in peatlands: Cause or effect?, *Water Resources Research*, 41.
- Hölzer, A. & Hölzer, A. (1998) Silicon and titanium in peat profiles as indicators of human impact. *Holocene*, 8: 685–696.
- Huckerby, E. Marchant, R. & Oldfield, F. (1972) Identification of fossil seeds of *Erica* and *Calluna* by scanning electron microscopy. *New Phytologist*, 71: 387–392.
- Hughes, P.D.M., (1997) *The palaeoecology of the Fen/Bog Transition during the early to mid-Holocene in Britain*. Ph.D. Thesis, University of Southampton.
- Hughes, P.D.M., (2000) A reappraisal of the mechanisms leading to ombrotrophy in British raised mires. *Ecology Letters*, 3: 7–9.
- Hughes, P.D.M., Mauquoy, D., Barber, K.E., Langdon, P.G., (2000) Mire development pathways and palaeoclimatic records from a full Holocene peat archive at Walton Moss,

Referencias bibliográficas

- Cumbria, England. *The Holocene*, 10: 465–479.
- Hughes, P.D.M. & K. E. Barber (2003) Mire Development across the Fen-Bog Transition on the Teifi Floodplain at Tregaron Bog, Ceredigion, Wales, and a Comparison with 13 Other Raised Bogs. *Journal of Ecology*, 91(2): 253–264.
- Hughes, P.D.M., Lomas-Clarke, S.H., Schulz, J. & Jones, P., (2007) The declining quality of late-Holocene ombrotrophic communities and the loss of *Sphagnum austinii* (Sull. ex Aust.) on raised bogs in Wales. *The Holocene*, 17(5): 613–625.
- Hughes, P.D.M. & Dumayne- Peaty, L. (2002) Testing theories of mire development using multiple successions at Crymlyn Bog, West Glamorgan, South Wales, UK. *Journal of Ecology*, 90: 456–471.
- Hulme, P.D. & Birnie, R.V. (1997). Grazing-induced degradation of blanket mire: its measurement and management. En: Tallis, J.H., Meade, R. and Hulme, P.D. (eds.) *Blanket Mire Degradation, Causes, Consequences and Challenges*, pp. 163–173, British Ecological Society, Peterborough.
- Ingram H.A.P. (1978) Soil layers in mires: function and terminology. *Journal of Soil Science*, 29: 224–227.
- Ingram H.A.P. (1982) Size and shape in raised mire ecosystems: a geophysical model. *Nature*, 297: 300–303.
- Ingram H.A.P. (1983) Hydrology. En: Gore, A.J.P. (Ed.) *Ecosystems of the World: Mires, Swamp, Bog, Fen and Moor. General Studies*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York. 67–158.
- Ivanov, K. E. (1981) *Water Movement in Mirelands*. Academic Press, London. 276 pp.
- Iversen, J. (1941) Landnam i Danmarks stenalder (Land occupation in Denmark's stone age). *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, II 66: 1–68.
- Janssens, J.A. (1983) A quantitative method for stratigraphic analysis of bryophytes in Holocene peat. *Journal of Ecology*, 71, 189–196.
- Janssens, J.A. (1988) Fossil bryophytes and paleoenvironmental reconstruction of peatlands. En: Glime, J.M (ed.) *Methods in Bryology. Proceedings of the Bryological Methods Workshop, Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japan*, 299–306.
- Janssens, J.A. (1990) Methods in Quaternary ecology II. Bryophytes. *Geoscience Canada*, 17: 13–24.
- Jensen, H. A. (1974) *Cenococcum geophilum* Fr. in arable soil in Denmark. *Friesia*, 10(4-5): 300–14.
- Jiménez-Mejías, P. & Martinetto, E. (2013) Toward an Accurate taxonomic interpretation of *Carex* fossil fruits (Cyperaceae): A case study in section *Phacocystis* in the Western Palearctic. *American Journal of Botany*, 100(8): 1580–1603.
- Johnson, L.C., Damman, A.W.H. & Malmer, N. (1990) *Sphagnum* macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic South Swedish peat-bog. *Journal of Ecology*, 78 (3): 633–647.
- Jones C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystems engineers. *Oikos*, 69: 373–386.

- Jones, P.D. & Bradley, R.S. (1992) *Climatic variations over the last 500 years*. En: Bradley, R.S. & Jones, P.D. (Eds.) *Climate since A. D. 1500*. Routledge, London, 649–665.
- Joosten, H., Tanneberger, F. & Moen, A. (Eds.) (2017) *Mires and peatlands of Europe. Status, distribution and conservation*. Schweizerbart Science Publishers, 780 pp.
- Juggins, S., (2011) C2 Version 1.7.2.
- Kaal, J., Baldock J.A., Buurman, P, Nierop, K.G.J., Pontevedra-Pombal, X., Martínez-Cortizas, A. (2007) Evaluating pyrolysis–GC/MS and ¹³C CPMAS NMR in conjunction with a molecular mixing model of the Penido Vello peat deposit, NW Spain. *Organic Geochemistry*, 38: 1097–1111.
- Kabata-Pendias, A. & Pendias, H. (2001) *Trace elements in soils and plants*. CRC press. New York. 413 pp.
- Katz, N. J., Katz, S. V., & Kipiani, M.G. (1965) *Atlas and keys of fruits and seeds occurring in the Quaternary deposits of the USSR*. Moscow, Nauka Publishing House, 365 pp
- Katz, N.J., Katz, S.V., & Skobiejeva, E.I. (1977) *Atlas über die pflanzlichen Grobreste (Atlas of macrofossils from peats)*. Njedra, Moscow, Nauka Publishing House, 370 pp.
- Kempton, H. & Frenzel, B. (2008) Titanium in ombrotrophic Sphagnum mosses from various peat bogs of Germany and Belgium. *Science of Total Environment*, 392: 324–334.
- Kempton, H., Krachler, M., Shotyck, W. & C. Zaccone. C. (2017) Major and trace elements in Sphagnum moss from four southern German bogs, and comparison with available moss monitoring data. *Ecological Indicators*, 78: 19–25.
- Kilian, M. R., van der Plicht, J. & van Geel, B. (1995) Dating raised bogs: new aspects of AMS ¹⁴C wiggle matching, a reservoir effect and climatic change. *Quaternary Science Reviews*, 14, 959–966.
- Kivinen, E. & Pakarinen, P. (1981) Geographical distribution of peat resources and major peatland complex types in the world. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A III*, 132: 1-28.
- Klinger, P.U. (1968) *Feinstratigraphische Untersuchungen an Hochmooren. Mit Hinweisen zur Bestimmung der wichtigsten Großreste in nordwestdeutschen Hochmoortorfen und einer gesonderten Bearbeitung der mitteleuropäischen Sphagnum cuspidata* (Fine stratigraphic studies on bogs. With clues to determine the main bulk residues in northwestern Germany Hochmoortorfen and a separate processing of the central European *Sphagna cuspidata*). PhD thesis, Kiel University, 135 pp.
- Körber-Grohne, U. (1964) Bestimmungsschlüssel für subfossile Juncus-samen und Gramineen-Früchtchen (Identification keys for subfossil Juncus seeds and grasses fruits). En: Haarnagel, W. (ed.) *Probleme der Küstenforschung im Südlichen Nordseegebiet (Problems of Coastal Research in the Southern North Sea area)*. Lax, Hildesheim, 1: 1–47.
- Korhola, A. A. (1995) Holocene climatic variations in southern Finland reconstructed from peat-initiation data. *The Holocene*, 5: 43–58
- Kuder, T., Krüge, M.A., (1998) Preservation of biomolecules in sub-fossil plants from raised peat bogs – a potential palaeoenvironmental proxy. *Organic Geochemistry*, 29: 1355–1368.

Referencias bibliográficas

- Kummerow, J., Mills, J. N., Ellis, B. A. & Kummerow, A. (1988) Growth dynamics of cotton-grass (*Eriophorum vaginatum*). *Canadian Journal of Botany*, 66: 253–256.
- Kylander, M.E., Weiss, D.J., Martínez-Cortizas, A., Spiro, B., Garcia-Sanchez, R. & Coles, B.J., (2005) Refining the pre-industrial atmospheric Pb isotope evolution curve in Europe using an 8000 year old peat core from NW Spain. *Earth and Planetary Science Letters*, 240: 467–485.
- Laine, J., Silvola, J., Tolonen, K., Alm, J., Nykänen, H., Vasander, H., Sallantausta, T., Savolainen, I., Sinisalo, J. & Martikainen, P.J. (1996) Effect of water-level drawdown on global climatic warming: northern peatlands. *Ambio*, 25: 179–184.
- Lamentowicz, M., Milecka, K., Gałka, M., Cedro, A., Pawlyta, J., Piotrowska, N., Lamentowicz, Ł. & van der Knaap, W.O. (2009) Climate- and human-induced hydrological change since AD 800 in an ombrotrophic mire in Pomerania (N Poland) tracked by testate amoebae, macro-fossils, pollen, and tree-rings of pine. *Boreas*, 38: 214–229.
- Lamentowicz, M., Gałka, M., Lamentowicz, Ł., Obremaska, M., Kühl, N., Lücke, A. & Jasse, V.E.J. (2015) Reconstructing climate change and ombrotrophic bog development during the last 4000 years in northern Poland using biotic proxies, stable isotopes and trait-based approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 418: 261–277.
- Langdon, P.G., Barber, K.E. & Hughes, P.D.M., (2003) A 7500-year peat-based palaeoclimatic reconstruction and evidence for an 1100-year cyclicity in bog surface wetness from Temple Hill Moss, Pentland Hills, southeast Scotland. *Quaternary Science Review*, 22: 259–274.
- Lavoie C, Elias S.A. & Filion L. (1997 a) A 7000-year record of insect communities from a peatland environment, southern Québec. *Ékoscience*, 4: 394–403.
- Lavoie C, Elias S.A., Payette S. (1997 b) Holocene fossil beetles from a treeline peatland in subarctic Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 227–236.
- Lavoie, C., Zimmermann, C. & Pellerin, S. (2001) Peatland restoration in southern Québec (Canada): A paleoecological perspective. *Écoscience*, 8 (2): 247–258.
- Lawson, I.T., Church, M.J., Edwards, K.J., Cook, G.T., & Dugmore, A.J. (2007) Peat initiation in the Faroe Islands: climate change, pedogenesis or human impact?. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 98: 15–28.
- Legg, C.J., Maltby, E., & Proctor, M.C.F. (1992) The ecology of severe moorland fire on the North York Moors: seed distribution and seedling establishment of *Calluna vulgaris*. *Journal of Ecology*, 80, 737–752.
- Lindsay R.A., Charman D.J., Everingham F., O'Reilly, R.M., Palmer, M.A., Rowell, T.A. & Stroud, D.A. (1988) *The Flow Country - The peatlands of Caithness and Sutherland*, Edited by Ratcliffe, D. A. & Oswald, P.H. JNCC Joint Nature Conservation Committee, UK. 163 pp.
- Lindsay, R.A., (1995) *Bogs: the ecology, classification and conservation of ombrotrophic mires*. Edinburgh: Scottish Natural Heritage. 124 pp.
- Limpens, J., Berendse, F. & Klees, H. (2003) N deposition affects N availability in interstitial water, growth of *Sphagnum* and invasion of vascular plants in bog vegetation. *New Phytologist*, 157: 339–347.

- LoBuglio, K.F. (1999) Cenococcum. Ectomycorrhizal Fungi Key Genera En: John WG & Chambers SM, (eds), *Profile Cairney JWG* . 287–309. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Locquin M.V. & Langeron, M. (1983) *Handbook of Microscopy*, Butterworths, London, 322 pp.
- Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D.W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M.J., Anderson, D., Andersson, S., Bochicchio, C., Barber, K.E., Belyea, L.R., Bunbury, J., Chambers, F.M., Charman, D.J., De Vleeschouwer, F., Fiałkiewicz-Kozieł, B., Finkelstein, S.A., Galka, M., Garneau, M., Hammarlund, D., Hinchcliffe, W., Holmquist, J., Hughes, P.D.M., Jones, M.C., Klein, E.S., Kokfelt, U., Korhola, A., Kuhry, P., Lamarre, A., Lamentowicz, M., Large, D., Lavoie, M., MacDonald, G., Magnan, G., Makila, M., Mallon, G., Mathijssen, P., Mauquoy, D., McCarroll, J., Moore, T.R., Nichols, J., O'Reilly, B., Oksanen, P., Packalen, M., Peteet, D., Richard, P.J.H., Robinson, S., Ronkainen, T., Rundgren, M., Sannel, A.B.K., Tarnocai, C., Thom, T., Tuittila, E.S., Turetsky, M., Valiranta, M., van der Linden, M., van Geel, B., van Bellen, S., Vitt, D., Zhao, Y. & Zhou, W. (2014) A database and synthesis of northern peatland soil properties and Holocene carbon and nitrogen accumulation. *The Holocene*, 24: 1028–1042.
- Lomas-Clarke, S.H. & Barber, K.E. (2007) Human impact signals from peat bogs – a combined palynological and geochemical approach. *Vegetation History & Archaeobotany*, 16: 419–429.
- Lopez, P., Lopez, J. A., Aira, M. J. & Saa, P. (1993) Analisis paleobotánico de cinco yacimientos arqueológicos de la sierra del Bocelo (La Coruña, Galicia). *Anales de la Asociación de Palinológica de Lengua Española*, 6: 59–73.
- López-Sáez, J.A., Vargas, G., Ruiz-Fernández, J., Blarquez, O., Alba-Sánchez, F., Oliva, M., Pérez-Díaz, S., Robles-López, S. & Abel-Schaad, D. (2017) Paleofire dynamics in central Spain during the late Holocene: the role of climatic and anthropogenic forcing. *Land Degradation and Development*, 1–15.
- Lu, X. Q., Hanna, J. V. & Johnson, W. D. (2000) Source indicators of humic substances: an elemental composition, solid state ¹³C CPMAS-NMR and Py-GC/MS study. *Applied Geochemistry*, 15: 1019–1033.
- Lundqvist, G. (1955) *Myrar. Atlas över Sverige (Vegetation)*, 41-42: 1–6.
- Lynn, W., McKinzie, W.F. & Grossman, R.B. (1974) Field laboratory tests for characterization of Histosols. En: Aandahl, A.R., Buol, S.W., Hill, D.E. & Bailey, H. (eds.), *Histosols: their characteristics, classification, and use*. Madison: *Soil Science Soc America: Inc.* 11–20.
- MacDonald, G.M., Beilman, D.W., Kremenetski, K.V., Sheng, Y., Smith, L.C. & Velichko, A.A. (2006) Rapid Early Development of Circumarctic Peatlands and Atmospheric CH₄ and CO₂ variations. *Science*, 314: 285–288.
- Magny, M. (2004) Holocene climate variability as reflected by mid-European lake- level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. *Quaternary International*, 113: 65–79.
- Magny, M., Leuzinger, U., Bortenschlager, S., & Haas, J. (2006). Tripartite climate reversal in Central Europe 5600-5300 years ago. *Quaternary Research*, 65: 3–19.
- Magyari, E., Sumegi, P., Braun, M., Jakab, G. & Molnar, M. (2001) Retarded wetland

Referencias bibliográficas

- succession: anthropogenic and climatic signals in a Holocene peat bog profile from north-east Hungary. *Journal of Ecology*, 89: 1019–1032.
- Maldonado, F.J., Roch, V., Rubiales, J.M., Morla, C. & García-Amorena, I. (2005) *Caracterización y significación de los yacimientos paleobotánicos (paleoxilológicos) de la Sierra de Gredos*. IV Congreso Forestal Nacional, Zaragoza, Septiembre de 2005.
- Maldonado Ruiz, F.J. (1994) *Evolución tardiglaciaria y Holocena de la vegetación en los macizos del Noroeste Peninsular*. Ph. D. Thesis, Universidad politécnica de Madrid.
- Mallon, G. (2012) *Patterns of mid-Holocene climate change – Evidence from the peat archive* – University of Southampton, PhD Thesis, 365 pp.
- Malmer, N. (1975) Development of Bog mires. En: Hassler, A. D. (ed.) *Coupling of land and water systems*. Ecological Studies 10, Springer – Verlag, New York, 85-92.
- Malmer, N. (1988) Patterns in the growth and the accumulation of inorganic constituents in the Sphagnum cover on ombrotrophic bogs in Scandinavia. *Oikos*, 53: 105–120.
- Malmer, N., Albinsson, C., Svensson, B.M. & Wallén, B. (2003) Interferences between Sphagnum and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos*, 100: 469–482.
- Mäkilä, M. (1997) Holocene lateral expansion, peat growth and carbon accumulation on Haukkasuo, a raised bog in southeastern Finland. *Boreas*, 26: 1–14.
- Mariscal, B. (1983) Estudio polínico de la turbera del Cueto de la Avellanosa, Polaciones (Cantabria). *Cuadernos de Laboratorio Xeológico de Laxe*, 5: 205–226.
- Mariscal, B. (1986). Análisis polínico de la turbera del pico del Sertal. Reconstrucción de la Paleoflora y de la Paleoclimatología durante el Holoceno en la zona oriental de la Cordillera Cantábrica. En: *Quaternary Climate in Western Mediterranean*. Universidad Autónoma de Madrid, 205-220.
- Mariscal, B. (1993) Variación de la vegetación holocena (4300-280 BP) de Cantabria a través del análisis polínico de la turbera de Alsa. *Estudios Geológicos*, 49: 63–68.
- Marlon JR, Bartlein PJ, Daniiau A-L, et al. (2013) Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews*, 65: 5–25.
- Martin-Puertas, C., Matthes, K., Brauer, A., Muscheler, R., Hansen, F., Petrick, C., Aldahan, A., Possnert, G. & van Geel, B. (2012) Regional atmospheric circulation shifts induced by a grand solar minimum. *Nature Geoscience*, 5: 397–401.
- Martínez-Cortizas, A. & Moares, C. (1995) *Edafología y Arqueología: estudio de yacimientos arqueológicos al aire libre en Galicia*. Consellería de Cultura. Xunta de Galicia. Santiago de Compostela, Spain. 199 pp.
- Martínez-Cortizas, A., Pontevedra-Pombal, X., Muñoz, J.N., & García-Rodeja, E. (1997) Four Thousand Years of Atmospheric Pb, Cd and Zn Deposition Recorded by the Ombrotrophic Peat Bog of Penido Vello (Northwestern Spain) *Water, Air, & Soil Pollution*, 100: 387–403.
- Martínez-Cortizas, A. & Pérez-Alberti, A. (Eds) (1999) *Atlas Climático de Galicia (Climate Atlas of Galicia)*, Xunta de Galicia. 207 pp.
- Martínez Cortizas, A., Pontevedra Pombal, X., García Rodeja, E., Nóvoa Muñoz, J.C. &

- Shotyk, W. (1999) Mercury in a Spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition. *Science*, 284: 939–942.
- Martínez Cortizas, A. & García-Rodeja, E. (Eds.) (2001) *Turberas de montaña de Galicia*. Xunta de Galicia. Consellería de medio Ambiente. Santiago de Compostela. 254 pp.
- Martínez Cortizas, A., García-Rodeja, E., Pontevedra Pombal, E., Nóvoa Muñoz, J.C., Weiss, D. & Cheburkin, A. (2002) Atmospheric Pb deposition in Spain during the last 4600 years recorded by two ombrotrophic peat bogs and implications for the use of peat as a geochemical archive. *The Science of The Total Environment*, 292: 33–44.
- Martínez Cortizas, A., Mighall, T.M., Pontevedra Pombal, X., Nóvoa Muñoz, J.C., Peiteado Varela, E. & Piñeiro Rebolo, R. (2005) Linking changes in atmospheric dust deposition, vegetation evolution and human activities in NW Spain during the last 5300 years. *The Holocene*, 15: 698–706.
- Martínez-Cortizas A, Pontevedra-Pombal X, Nóvoa-Muñoz JC, Rodríguez-Fernández R, López-Sáez JA, Rodríguez Racedo J, Costa-Casais M, Ferro-Vázquez C and Ferrín-Prieto C (2009) 7130 Turberas de cobertor. En: *VVAA Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, 1–34.
- Martínez-García, B., Bodego, A., Mendicoa, J., Pascual, A. & Rodríguez-Lázaro, J. (2014) Late Quaternary (Marine Isotope Stage 3 to Recent) sedimentary evolution of the Basque shelf (southern Bay of Biscay). *Boreas*, 43: 973–988.
- Mary, Y., Eynaud, F., Colin, C., Rossignol, L., Brocheray, S., Mojtahid, M., Garcia, J., Peral, M., Howa, H., Zaragosi, S., Cremer, M. (2016) Changes in Holocene meridional circulation and poleward Atlantic flow: the Bay of Biscay as a nodal point. *Climate of the Past Discussion*. 1–30.
- Massicotte H.B., Trappe J.M., Peterson R.L. & Melville L.H. (1992) Studies on *Cenococcum geophilum*. II. Sclerotium morphology, germination, and formation in pure culture and growth pouches. *Canadian Journal of Botany*, 70: 125–132.
- Mauquoy, D. (1997) *Testing the sensitivity of the palaeoclimatic signal from ombrotrophic peat stratigraphy*. PhD thesis, University of Southampton.
- Mauquoy, D., Barber, K., (1999) A replicated 3000 yr proxy-climate record from Coom Rigg Moss and Felecia Moss, the Border Mires, northern England. *Journal Quaternary Science*, 14: 263–275.
- Mauquoy, D., Barber, K., (2002) Testing the sensitivity of the palaeoclimatic signal from ombrotrophic peat bogs in northern England and the Scottish borders. *Review Palaeobotany Palynology*, 119: 219–240.
- Mauquoy, D. & Van Geel, B. (2007) Plant macrofossil methods and studies: Mire and Peat Macros. En: Elias, S.A. (ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands, 2315–2336.
- Mauquoy, D. & Yeloff, D. (2008) Raised peat bog development and possible responses to environmental changes during the mid- to late-Holocene. Can the palaeoecological record be used to predict the nature and response of raised peat bogs to future climate change? *Biodivers Conserv* (2008) 17:2139–2151
- Mauquoy, D., Hughes, P.D.M. & van Geel, B. (2010/11) A protocol for plant macrofossil

Referencias bibliográficas

- analysis of peat deposits. *Mires and Peat*, 7: 1–5.
- Mayewski, P. A., Rohling, E. E., Curt Stager, J., Karlén, W., Maasch, K. A., David Meeker, L., Meyerson, E. A., Gasse, F., van Kreveld, S., Holmgren, K., Lee-Thorpe, J., Rosqvist, G., Racki, F., Staubwasser, M., Schneider, R. R., & Steigl, E. J. (2004) Holocene climate variability, *Quaternary Research*, 62: 243–255.
- Meade, R. (Ed) (2015) ‘Managing Molinia’ Conference, 14-16 September 2015, Huddersfield, UK; National Trust, 234 pp.
- Menéndez Amor J., Florschütz, F., (1961) Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. *Estudios Geológicos XVII*, 83-99.
- Merryfield, D. L. and Moore, P. D. (1974) Prehistoric human activity and blanket peat initiation on Exmoor, *Nature*, 250: 439–441.
- Michaelis, D. (2001) Schlüssel zur Bestimmung von Braunmoosen aus Torfen anhand einzelner Blättchen (Key for the identification of brown mosses from peats based on single leaves). *Telma*, 31: 79–104.
- Mighall, T., Martínez Cortizas, A., Biester, H., Turner, S., (2006) Proxy climate and vegetation changes during the last five millennia in NW Iberia: pollen and non-pollen palynomorph data from two ombrotrophic peat bogs in the North Western Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141: 203–223.
- Milnes, AR. & Fitzpatrick, RW. (1989) Titanium and zirconium minerals. In: Dixon JB, Weed SB, editors. Minerals in Soil Environment. Madison: *Soil Science Society of America Journal*; 1131–1205.
- Miller, J.J. (1997) *An Archaeobotanical Investigation of Oakbank Crannog, a Prehistoric Lake Dwelling in Loch Tay, the Scottish Highlands*. Ph.D thesis. University of Glasgow. 267 pp.
- Miller, N.G. (1984) Tertiary and Quaternary fossils. En: Schuster, R.M. (ed.) *New Manual of Bryology*, Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japan. 1194–1232.
- Mitchell, G.F. (1972) Soil deterioration associated with prehistoric agriculture in Ireland. *Proceedings of the 24th International Geological Congress*, Montréal, Canada, Symposium 1: Earth Sciences and the Quality of Life, 59–68.
- Mitchell, F. J. G. & Conboy, P. (1993) Early blanket bog development in the Wicklow Mountains, *The Irish Naturalists’ Journal*, 24, p.: 229.
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J., van der Knaap, W.O., Lamentowicz, L., Gąbka, M. & Lamentowicz, M. (2013) The performance of single- and multi-proxy transfer functions (testate amoebae, bryophytes, vascular plants) for reconstructing mire surface wetness and pH. *Quaternary Research*, 79: 6–13.
- Moen, A., Joosten, H., Tanneberger, F. (2017) Mire diversity in Europe: mire regional diversity. En: Joosten, H., Tanneberger, F. & Moen, A. (Eds.), *Mires and peatlands of Europe: Status, distribution, and nature conservation*.: 97–149. Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart.
- Moizuk, G.A. & R.B. Livingston. (1966) Ecology of red maple (*Acer rubrum* L.) in a Massachusetts bog. *Ecology*, 47 (6): 942–950.
- Mojtahid, M., Jorissen, F. J., Garcia, J., Schiebel, R., Michel, E., Eynaud, F., Gillet, H.,

- Cremer, M., Diz Ferreiro, P., Siccha, M. & Howa, H. (2013) High resolution Holocene record in the southeastern Bay of Biscay: global versus regional climate signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 377: 28–44.
- Mooney, S.D. & Tinner, W. (2010/11) The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires and Peat*, 7: 1–18.
- Moore, J.J. (1968) A classification of the bogs and wet heaths of northern Europe (Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943). En: Tüxen, R. (Ed.) *Pflanzensoziologische Systematik. Bericht über das internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1964 der Internationale Vereinigung für Vegetationskunde*. Junk, Den Haag. 306 - 320.
- Moore, P.D. (1973) The influence of prehistoric cultures upon the initiation and spread of blanket bog in upland Wales, *Nature*, 241: 350–353.
- Moore, P.D. (1975) Origin of blanket mires, *Nature*, 256: 267–269.
- Moore, P.D. (1984) *European Mires*. Academic Press, London. 367 pp.
- Moore, P.D. (1989) The ecology of peat-forming processes: a review. *International Journal of Coal Geology*, 12: 89–103.
- Moore, P.D. (1993) The origin of blanket mires, revisited, En: Chambers, F. M. (Ed.) *Climate Change and Human Impact on the Landscape*, Chapman and Hall, London. 217–224.
- Moore, P.D., Merryfield, D.L. & Price, M.D.R. (1984) The vegetation and development of blanket mires. En: Moore, P. (ed.), *European mires*. Academic Press, London, 203–235.
- Moreno, A., Lopez-Merino, L., Leira, M., Marco-Barba, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B.L., López-Sáez, J. A., Santos, L., Mata, P. & Ito, E. (2011) Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *J Paleolimnol*, 46: 327–349.
- Muller, N., Schnyder, N. & Schubiger, C. (2002) Feldschlüssel für die Bestimmung der Moose in Mooren. (Keys for determination of Bryophytes of Peatlands and wetlands) *Meylania, Journal de l' Association Suisse de Bryologie et Lichénologie*, 25: 36 pp.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P., Delibes de Castro, G. & Rojo Guerra, M. (1996) Datos paleobotánicos sobre la turbera de la Piedra (Páramo de Tozo, Burgos), En: Ramil Rego, P., Fernández Rodríguez, C., Rodríguez Guitián, M., (Eds.), *Biogeografía Pleistocena-Holocena de la Península Ibérica*. Santiago de Compostela, Xunta de Galicia, 149-162.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Rodríguez Guitián, M.A. (2001) Vegetation in the mountains of northwest Iberia during the last glacial–interglacial transition. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10: 7–21.
- Muñoz Sobrino, C., Ramil-Rego, P. & Gomez-Orellana, L. (2005) Palynological data about major Holocene climatic events in NW Iberia. *Boreas*, 34: 381–400.
- Murphy, P. L.; Wiltshire, P. E. J. (1994) A proposed scheme for evaluating plant macrofossil preservation in some archaeological deposits. *Circaea*, 11: 1–6.
- Naafs, B.D., Inglis, G.N., Zheng, Y., Amesbury, J.M., Biester, H., Bindler, R., Blewett, J., Burrows, M.A., Castillo Torres, D., Chambers, F.M., Cohen, A.D., Evershed, R., Feakins, S.J., Gallego-Sala, A., Gandois, L., Dennis M Gray; Patrick G Hatcher; Euridice N Honorio Coronado; Paul D Hughes; Arnaud Huguet; Mari Könönen; Fatima Laggoun-Défarge; Outi Lähteenoja; Robert Marchant; Erin McClymont; Xabier Pontevedra-

Referencias bibliográficas

- Pombal; Camilo Ponton; Ali Pourmand; Anthony M Rizzuti; Line Rochefort; Judith Schellekens; Francois De Vleeschouwer; Rich D Pancost. (2017) Introducing global peat-specific temperature and pH calibrations based on brGDGT bacterial lipids. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 208: 285–301.
- Naughton, F., Bourillet, J.F., Sánchez Goñi, M.F., Turon, J.L., Jouanneau, J.M. (2007) Long-term and millennial-scale climate variability in northwestern France during the last 8850 years. *The Holocene*, 17: 939–953.
- Nelson, E.C. & Fraga, M.I. (1983) Studies in *Erica mackaiana* Bab. 2: distribution in northern Spain. *Glasra*, 7: 25–33.
- Nesje, A., Lie, Ø. & Dahl, S.O. (2000) Is the North Atlantic Oscillation reflected in Scandinavian glacier mass balance records? *Journal of Quaternary Science*, 15: 587–601.
- Science 15, 587–601.
- Nilssen, E. & Vorren, K., (1991) Peat humification and climate history. *Norwegian Journal of Geology*, 71: 215–217.
- Nilsson, M., Klarqvist, M., Bohlin, E. & Possnert, G. (2001) Variation in ^{14}C age of macrofossils and different fractions of minute peat samples dated by AMS. *The Holocene*, 11: 579–586.
- Nordbakken, J.F. (2001) Fine-scale five-year vegetation change in boreal bog vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 12: 771–78.
- Obase, K., Douhan, J.W., Matsuda, Y. & Smith, M. (2014) Culturable fungal assemblages growing within Cenococcum sclerotia in forest soils. *FEMS Microbiological Ecology*, 90: 708–717.
- O'Brien SR, Mayewski PA, Meeker LD, Meese DA, Twickler MS, Whitlow SI (1995) Complexity of Holocene climate as reconstructed from a Greenland Ice core. *Science*, 270: 1962–1964.
- Økland, R.H. (1990) A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradients by detrended (canonical) correspondence analysis. *Nordic Journal of Botany*, 10: 79–108.
- Onaindia, M. (1986) *Ecología vegetal de las Encartaciones y Macizo del Gorbea -Vizcaya-*. Universidad del País Vasco. Bilbao.
- Onaindia, M. & Navarro, C. (1985/86) Comunidades vegetales en los ambientes de turbera de Vizcaya: Vegetación de carácter relicto en nuestro territorio. KOBIE (Serie Ciencias Naturales). Bilbao, Diputación Foral de Vizcaya, 15: 200–206.
- Ortiz, J.E., Gallego, J.L.R., Torres, T., Díaz-Bautista, A., Sierra, C., (2010) Palaeoenvironmental reconstruction of Northern Spain during the last 8000 cal yr BP based on the biomarker content of the Roñanzas peat bog (Asturias). *Organic Geochemistry*, 41: 454–466.
- O'Sullivan, A. M. (1974) Possible mapping schemes for the heath and bog vegetation of north-west Ireland. En *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation*, Sommer, W.H. & Tüxen, R. (eds.) Cramer, Vaduz, 327–340.
- Overbeck, F. & Griez, I. (1954) Mooruntersuchungen zur Rekurrenz- flächenfrage und Siedlungsgeschichte in der Rhön. *Flora* 141, 51–94.
- Overbeck, F. (1975) *Botanisch-geologische Moorkunde*. Neumünster: Karl Wachholtz Verlag,

719 pp.

- Paton J.A. (1999) *The liverwort flora of the British Isles*, Harley Books, Colchester, 626 pp.
- Payne, R. & Blackford, J. (2008) Peat humification and climate change: a multisite comparison from mires in southeast Alaska. *Mires and Peat*, 3: 1–11.
- Peech, M., Alexander, L.T., Dean, L. & Reed, J.F. (1947) *Methods of soil analysis for soil fertility investigations*. U.S. Department of Agriculture Circular, 757, 25 pp.
- Pena, L.D., Frances, G., Diz, P., Esparza, M., Grimalt, J.O., Nombela, M.A. & Alejo, I. (2010) Climate fluctuations during the Holocene in NW Iberia: High and low latitude linkages. *Continental Shelf Research*, 30: 1487–1496
- Peña Santos, A. (1985/86) La mámoa de As Pereiras (Mos, Pontevedra) *Pontevedra Arqueológica*, II: 7–12.
- Peñalba, C. (1989) Dynamique de végétation tardiglaciare et holocene du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique. Thèse doctoral. Université d'Aix-Marseille III.
- Pérez-Díaz, S., López-Sáez, J. A., Pontevedra-Pombal, X., Souto-Souto, M. & Galop, D. (2016) 8000 years of vegetation history in the northern Iberian Peninsula inferred from the palaeoenvironmental study of the Zalama ombrotrophic bog (Basque Cantabrian Mountains, Spain). *Boreas* 10.1111/bor.12182. ISSN 0300-9483.
- Pérez-Obiol, R., García-Codron, J.C., Pélachs, A., Pérez-Haase, A. & Soriano, J.M. (2016) Landscape dynamics and fire activity since 6740 cal yr BP in the Cantabrian region (La Molina peat bog, Puente Viesgo, Spain). *Quaternary Science Reviews*, 135: 65–78.
- Petr, L. (2013) *Environmental gradients during Late Glacial in Central Europe*. Ph.D thesis. Charles University, Prague. 186 pp.
- Pontevedra-Pombal, X. (2002) *Turberas de Montaña de Galicia. Génesis, propiedades y su aplicación como registros ambientales geoquímicos*. Tesis Doctoral. Dpto. Edafología e Química Agrícola, Fac. Biología, Univ. Santiago de Compostela. 483 pp. Editorial de la USC. Formato CD; ISBN: 84-9750-159-4.
- Pontevedra-Pombal, X., Nóvoa-Muñoz, J.C., García-Rodeja, E. & Martínez-Cortizas, A. (2006) Mountain mires from Galicia (NW Spain). En: Martini, I.P., Martínez, A. & Chesworth, W. (eds.), *Peatlands: basin evolution and repositories of records of environmental and climate changes*. Elsevier (Development in Earth Surface Processes), London, 83–108.
- Pontevedra-Pombal, X., Muñoz, J. N., García-Rodeja, E., & Martínez Cortizas, A. (2006) Mountain mires from Galicia (NW Spain). *Developments in Earth Surface Processes*, 9: 85–109.
- Pontevedra-Pombal, X. & Martínez Cortizas, A. (2004) Turberas de Galicia: procesos formativos, distribución y valor medioambiental. El caso particular de las "Serras Septentrionais", *Chioglossa*, 2: 103–121.
- Pontevedra-Pombal, X., Nóvoa Muñoz JC, Martínez Cortizas A. (2008) Peat. En: W. Chesworth (Ed) *Encyclopedia of Soil Science*, Springer, 510–511.
- Pontevedra-Pombal, X., Rey-Salgueiro, L., García-Falcón, M., Martínez-Carballo, E., Simal-Gándara, J. & Martínez-Cortizas, A. (2012) Pre-industrial accumulation of anthropogenic polycyclic aromatic hydrocarbons found in a blanket bog of the Iberian

Referencias bibliográficas

- Peninsula. *Environmental Research*, 116: 36–43.
- Pontevedra-Pombal, X., Mighall, T.M., Nóvoa-Muñoz, J.C., Peiteado-Varela, E., Rodríguez-Racedo, J., García-Rodeja, E., Martínez-Cortizas, A. (2013) Five thousand years of atmospheric Ni, Zn, As, and Cd deposition recorded in bogs from NW Iberia: prehistoric and historic anthropogenic contributions. *Journal of Archaeological Science*, 40: 764–777.
- Pontevedra-Pombal X, García-Rodeja E, Valcárcel-Díaz M, Carrera P, & Castro D. (2014) Dynamic of temperature and humidity of a histosol in the Serra do Xistral (NW Iberian Peninsula): implications for the sink-source carbon balance. *Actas VI Congreso Ibérico de la Ciencia del Suelo* 1: 599-602.
- Pontevedra-Pombal, X., Castro, D., Carballeira, R., Souto, M., López-Sáez, J.A., Pérez-Díaz, S., Fraga, M.I., Valcárcel, M. & García-Rodeja, E. (2017) Iberian acid peatlands: types, origin and general trends of development. *Mires and Peat*, 19: 1–19.
- Pontevedra-Pombal, X., Souto, M., Castro, D., López-Sáez, J.A., Pérez-Díaz, S., Fraga, M.I., & García-Rodeja, E. (2018) Origen y evolución de la turbera de cobertura de Zalama (Montes de Ordunte, Norte de la Península Ibérica) cap. 12. En: José María Fernández-García & Francisco Javier Pérez (Eds.), *Identificación, valoración y restauración de turberas: contribuciones recientes*. LIFE11 NAT/ES/704 “Sustainable Ordunte”, 227–240.
- Pydoplytcka, A. P. (1936) *Identification of herbaceous remains and green mosses (Bryales) in peat*. Publishing House of the Academy of BSSR, Minsk, 41 pp. (En Ruso).
- Ramil Rego, P., Aira Rodríguez, M. J., González Méndez, M. & Criado Boado, F. (1990) Donnes Paleobotaniques sur la presence de graines de Brassicaceae au N.O. de la Peninsule Iberique. *Revue de Paléobiologie*, 9-2: 263–272.
- Ramil Rego P. (1992) *La vegetación cuaternaria de las Sierras Septentrionales de Lugo a través del análisis polínico*. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidade de Santiago de Compostela. 356 pp.
- Ramil Rego, P. (1993) Paleoethnobotánica de yacimientos arqueológicos holocenos de Galicia. (N.O.Cantábrico). *Munibe*, 45: 165–174.
- Ramil Rego, P. & Aira, J.M. (1993a) Estudio palinológico de la turbera de Sever (Lugo) *Acta Botanica Malacitana*, 18: 125–133
- Ramil Rego, P. & Aira, M.J. (1993b). Estudio palinológico de la turbera de Pena Veira (Lugo). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 51: 111–122.
- Ramil Rego, P., Aira, M.J. & Taboada Castro, T. (1994). Análisis polínico y sedimentológico de dos turberas en las Sierras Septentrionales de Galicia (NO de España). *Revue de Paléobiologie*, 12(1): 9–28.
- Ramil, P., Rodríguez, M. A. & Muñoz-Sobrino C. (1996). Distribución, génesis y caracterización botánica de las turberas ombrotáficas de Galicia. Tomo Extraordinario. 125 *Aniversario de la Real Sociedad Española de Historia Natural*: 253–256.
- Ramil Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Guitián, M. & Gómez-Orellana, L. (1998) Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. *Plant Ecology*, 138: 41–62.

- Ramil Rego, P., Rodríguez-Gutián, M.A., Muñoz-Sobrino, C., & Gómez-Orellana, L. (2000) Some considerations about the postglacial history and recent distribution of *Fagus sylvatica* in the NW Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica*, 35: 241–271.
- Ratcliffe, D.A. (1964) Mires and bogs. En: Burnett, J.H. (Ed.) *The Vegetation of Scotland* 426-78. Edinburgh.
- Reed, J. M., Stevenson, A. C. & Juggins, S. (2001). A multi-proxy record of Holocene climatic change in southwestern Spain: the laguna de Medina, Cádiz. *The Holocene*, 11: 707–719
- Rehell, S. & Virtanen, R. (2015) Rich-fen bryophytes in past and recent mire vegetation in a successional land uplift area. *The Holocene*: 1–11.
- Reimer, R.W., Remmele, S., Southon, J.R., Stuiver, M., Tálamo, S., Taylor, F.W., et al. (2004) IntCal04-terrestrial radiocarbon age calibration 0-26 cal kyr BP. *Radiocarbon*, 46: 1029–1058.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P.G., Bronk, Ramsey. C., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M. & van der Plicht, J. (2013) Intcal13 and marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55: 1869–1887.
- Rivas-Martínez, S. (1987) Memoria del mapa de series de vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación ICONA. Madrid.
- Rivas-Martínez, S., Fernández-González, F. & Loidi, J. (1999) Checklist of plant communities of Iberian Peninsula, Balearic and Canary Islands to suballiance level. *Itinera Geobotánica*, 13, 353-451.
- Robinson, D. E. & Dickson, J. H. (1988) Vegetational history and land use: A radiocarbon-dated pollen diagram from Machrie Moor, Arran, Scotland, *New Phytologist*, 109: 223–235.
- Rodríguez Gutiérrez, M.; Ramil-Rego, P., Real Rodríguez, C.; Díaz Varela, R.A.; Ferreiro da Costa, J. & Cillero, C. (2009) Caracterización vegetacional de los complejos de turberas de cobertura activas del SW europeo. En: Félix Llamas García & Carmen Aedo (Coord.). *Botánica pirenaico-cantábrica en el siglo XXI*. León: Universidad de León: 633–654.
- Rodríguez-Oubiña J. (1986) *Estudio fitosociológico de las brañas de la provincia de A Coruña*. Tesis doctoral. Facultad de Farmacia. Universidad de Santiago de Compostela. 355 pp.
- Rodríguez-Oubiña, J., Izco J. & Ramil-Rego P. (2001) Phytosociological characterization of *Sphagnum pylaesii* Brid. communities in Northwest Spain. *Acta Botanica Gallica*, 148(3): 201–213.
- Rodwell, J.S., Pigott, C.D., Ratcliffe, D.A., et al. (1991) *British plant communities, 2: Mires and heaths*, Cambridge University Press, Cambridge, 640 pp.
- Rodwell, J.S., Pigott, C.D., Ratcliffe, D.A., et al. (1995) *British Plant Communities: Volume 4. Aquatic Communities, Swamps and Tall-Herb Fens*. University Press, Cambridge. 270 pp.

Referencias bibliográficas

- Roig, S., Gómez Manzaneque, F., Masedo, F., Morla, C. & Sanchez Hernando, L.J. (1997) Estudio paleobotánico de estróbilos y maderas subfósiles holocenas en el yacimiento de Cevico Navero (Palencia, España). *Anales del Jardín Botánico*, Madrid, 55: 111–123.
- Romero-Pedreira, D., Perille M., Pimentel M. & Sahuquillo E. (2006) Botanical interest of mountain peatlands from NW Iberian Peninsula: implications for their conservation. *Bocconea*, 19: 201–208.
- Romero-Pedreira, D., M. I. Fraga & E. Sahuquillo. (2008) NW Iberian Peninsula blanket bogs: their vegetation and relationships with the British blanket bogs. En Farrell, C. & Feehan, J. (Eds.) *After wise use- the future of peatlands* vol. 2. The international peat society, Finland. 45–48.
- Romero-Pedreira, D. (2015) *Caracterización Florística y Fitoecológica de las Turberas de las Sierras de Xistral y Ancares. (NW Península Ibérica)*, Tesis Doctoral. Universidad de Coruña. 275 pp.
- Romero Zarco, C. (2010) El género *Juncus* L. (Juncaceae) en Andalucía (España): datos sobre la distribución regional de sus especies. *Acta Botanica Malacitana*, 35: 37–55.
- Roos-Barraclough, F., van der Knaap, W.O., van Leeuwen, J.F.N. & Shotyk, W. (2004) A Late Glacial and Holocene record of climate change and possible modern anthropogenic influences from a Swiss peat humification profile. *The Holocene*, 14: 7–19.
- Ruppel, M., Välranta, M., Virtanen, T. & Korhola, A. (2013) Postglacial spatiotemporal peatland initiation and lateral expansion dynamics in North America and northern Europe. *The Holocene*, 23: 1596–1606.
- Rutter, A. J. (1955) The composition of wet-heath vegetation in relation to the water-table. *Journal Ecology*. 43: 507–543.
- Rybniček, K. (1973) A comparison of the present and past mire communities of Central Europe. *Quaternary Plant Ecology*, 237–261, Oxford.
- Rydin, H. & Jeglum, J.K. (2013) *The Biology of Peatlands*, 2 ed. Oxford, UK: Oxford University Press. 381pp.
- Sa Otero, M. P., Díaz Losada, E. & Gonzalez Porto, A. V. (2005) A study of the post-glacial vegetation in "Montes do Buio" (NW Spain). *Lagascalia*, 25: 91–114.
- Santos, L. (1992) Estudio polínico de una turbera reciente en la Serra de Queixa (Orense, Galicia, España) *Cuaderno del laboratorio Xeolóxico de Laxe* (Coruña) 17: 137–143.
- Santos, L. (2004) Late Holocene forest history and deforestation dynamics in the Queixa Sierra, Galicia, northwest Iberian Peninsula. *Mountain Research and Development* 24.
- Santos, L., Vidal Romani, J.R. & Jalut, G. (2000) History of vegetation during the Holocene in the Courel and Queixa Sierras, Galicia, northwest Iberian Peninsula. *Journal of Quaternary Science*, 15: 621–632.
- Savoretti, A., Andres Fernández, D., Iglesias, A. & Ponce, J.F. (2017) Propuesta metodológica para el estudio de macrorrestos de briofitas en turberas. *Boletín Sociedad Argentina Botánica*, 52 (2): 371–381.
- Shay, C.T. & Kapinga, M.R.M. (1997) *Cenococcum Geophilum Sclerotia* from an Archaeological Site in Western Canada. *North American Archaeologist*, 18(4): 363–370.
- Schellekens, J., Buurman, P., Fraga, I. & Martínez-Cortizas, A. (2011) Holocene vegetation

- and hydrologic changes inferred from molecular vegetation markers in peat, Penido Vello (Galicia, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299: 56–69.
- Schellekens, J., Buurman, P., Kuyper, T.W., Abbott, G.D., Pontevedra-Pombal, X. & Martínez-Cortizas, A. (2015 a) Influence of source vegetation and redox conditions on lignin-based decomposition proxies in graminoid-dominated ombrotrophic peat (Penido Vello, NWSpain). *Geoderma*, 237–238, 270–282.
- Schellekens, J., Bradley, J.A., Kuyper, T.W., Fraga, I., Pontevedra-Pombal, X., Vidal-Torrado, P., Abbott, G.D. & Peter Buurman, P. (2015 b) The use of plant-specific pyrolysis products as biomarkers in peat deposits. *Quaternary Science Reviews*, 123: 254–264.
- Schumacker, R. & Noirfalise, A. (1973) *Les Hautes Fagnes*, 48 pp.
- Scott, A.C., Cripps, J.A., Collinson, M.E. & Nichols, G.J. (2000) The taphonomy of charcoal following a recent heathland fire and some implications for the interpretation of fossil charcoal deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164: 1–31.
- Shotyk, W. (1996) Peat bog archives of atmospheric metal deposition: geochemical evaluation of peat profiles, natural variations in metal concentrations, and metal enrichment factors. *Environmental Reviews*, 4: 149–183.
- Shotyk, W., Krachler, M., Martínez-Cortizas, A., Cheburkin, A.K., Emons, H. (2002) A peat bog record of natural, pre-anthropogenic enrichments of trace elements in atmospheric aerosols since 12370 14C yr BP, and their variation with Holocene climate change. *Earth and Planetary Science Letters*, 199: 21–37.
- Shotyk, W., Weiss, D., Kramers, J.D., Frei, R., Cheburkin, A.K., Gloor, M. & Reese, S. (2001) Geochemistry of the peat bog at Etang de la Gruère, Jura Mountains, Switzerland, and its record of atmospheric Pb and lithogenic trace metals (Sc, Ti, Y, Zr, and REE) since 12,370 14C yr BP. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65: 2337–2360.
- Sievers, C. (2013) What's the rush? Scanning electron micrographs of *Juncus* (Juncaceae) seeds. *Southern African Humanities*, 25: 207–16.
- Silven, N., Tuittila, E.S., Vasander, H. & Laine, J. (2004) *Eriophorum vaginatum* plays a major role in nutrient immobilisation in boreal peatlands. *Annales Botanici Fennici*, 41: 189–199.
- Sillasoo, U., Mauquoy, D., Blundell, A., Charman, D., Blaauw, M., Daniell, J.R., Toms, P., Newberry, J., Chambers, F.M., Karofeld, E., (2007) Peat multiproxy data from Männikjärve bog as indicators of late Holocene climate changes in Estonia. *Boreas*, 36: 20–37.
- Sjörs, H. (1948) Myrvegetation i Bergslagen: Mire vegetation in Bergslagen, Sweden. *Acta phytogeographica Suecica* 21: 1–299.
- Sjörs, H. (1982) The zonation of northern peatlands and their importance for the carbon balance of the atmosphere. En: Gopal, B., Turner, R. E., Wetzel, R. G. & Whigham, D. F. (eds.), *Wetlands: ecology and management*. National Institute of Ecology and International Scientific Publ., Jaipur, India. 11–14.
- Smith, A.J.E. (2004) *The moss flora of Britain and Ireland*, second edition. Cambridge University Press, Cambridge, 1012 pp.
- Smith, R. A.H. & Forrest, G.I. (1978) Field estimates of primary production. En: Heal, O.W.

Referencias bibliográficas

- & Perkins, D. F. (Eds), *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*, Springer, New York : 17–37.
- Soil Survey Staff, (2014) *Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. Agriculture Handbook 436. USDA Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.
- Sottocornola, M., Laine, A., Kiely, G., Byrne, K.A. & Tuittila, E.-S., (2009) Vegetation and environmental variation in an Atlantic blanket bog in South-western Ireland. *Plant Ecology* 203 (1): 69–81.
- Souto M, Pontevedra-Pombal X, Castro D, López-Sáez JA, Pérez-Díaz S, García-Rodeja E, Fraga MI. (2014) Reconstrucción paleoambiental de los últimos 8.000 años de la turbera de Zalama (Sierra de Ordunte, País Vasco). En: Macías, F., Díaz, M. & Barral, MT. (Eds), *Retos y oportunidades en la Ciencia del Suelo*. Andavira, 53–56.
- Souto, M., Castro, D., Pancotto, V. & Fraga, M.I. (2015) Liverworts of *Sphagnum magellanicum* Brid. raised bogs from Tierra del Fuego National Park, Ushuaia (Argentina). *Journal of Bryology*, 37 (2): 104–111.
- Souto, M., Castro, D., Pontevedra-Pombal, X., García-Rodeja, E., Fraga, M.I. (2016) Characterisation of Holocene plant macrofossils from North Spanish ombrotrophic mires: vascular plants. *Mires and Peat*, 18(11): 1–21.
- Souto, M., Castro, D., Pontevedra-Pombal, X., García-Rodeja, E., Fraga, M.I. (2017) Characterisation of Holocene plant macrofossils from North Spanish ombrotrophic mires: bryophytes. *Mires and Peat*, 19(11): 1–12.
- Stace, C.A. (1965). Cuticular studies as an aid to taxonomy. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany*, 4 (1): 1–78.
- Stager, J.C., Mayewski, P.A. (1997) Abrupt early to mid-Holocene climatic transition registered at the equator and the poles. *Science* 276: 1834–1836.
- Starr, J.R. & Ford, B.A. (2001) The taxonomic and phylogenetic utility of vegetative anatomy and fruit epidermal silica bodies in *Carex* section *Phyllostachys* (Cyperaceae). *Canadian Journal of Botany*, 79: 362–379.
- Stewart, J.M. & Durno, E. (1969) Structural variations in peat. *New phytology*, 68: 167–182.
- Succow, M. (1988) *Landschaftsökologische Moorkunde*, Gustav Fischer Verlag, Jena. 340 pp.
- Svensson, B.M. (1995) Competition between *Sphagnum fuscum* and *Drosera rotundifolia*: a case of ecosystem engineering. *Oikos*, 74: 205–212.
- Svensson, G. (1988) Bog development and environmental conditions as shown by the stratigraphy of Store Mosse mire in southern Sweden. *Boreas*, 17: 89–111.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M. (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*, Studies in ecology vol.5, Blackwell, London 372 pp.
- Swindles, G.T., Plunkett, G. & Roe, H.M., (2007) A multiproxy climate record from a raised bog in County Fermanagh, Northern Ireland: a critical examination of the link between bog surface wetness and solar variability. *Journal Quaternary Science*, 22: 667–679.
- Szczepanik-Janyszek, M. & Klimko, M. (1999) Application of anatomical methods in the taxonomy of sedges (*Carex* L.) from the section *Muehlenbergianae* (L.K. Bailey) Kuk. occurring in Poland. *Rocz. AR Pozn. CCCXVI, Bot*, 2: 97–107.

- Taboada, M.T., Aira, M.J. Díaz-Fierros, F. (1993) Formación de turberas en la Sierra de O Bocelo. Relación con las condiciones paleoambientales del Holoceno. *Cuaderno del laboratorio Xeolóxico de Laxe* (Coruña) 18: 365–377.
- Taboada, M.T., Aira, M.J. Díaz-Fierros, F. (1995) Reconstrucción del paisaje de la Sierra del Bocelo (A Coruña) desde el período Atlántico. En: *Biogeografía Pleistocena-Holocena en la Península Ibérica*, 173–182.
- Tallis, J.H. (1964) Studies on Southern Pennine Peats: III. The Behaviour of *Sphagnum*. *Journal of Ecology*, 52: 345–353.
- Tallis, J.H. (1969) The blanket bog vegetation of the Berwyn Mountains, North Wales. *Journal of Ecology*, 57: 765–787.
- Tallis, J.H. (1994) Pool-and-Hummock Patterning in a Southern Pennine Blanket Mire II. The Formation and Erosion of the Pool System. *Journal of Ecology*, 82 (4): 789–803.
- Tallis, J.H. (1995) Climate and erosion signals in British blanket peats: the significance of *Racomitrium lanuginosum* remains. *Journal of Ecology*, 83: 1021–1030.
- Tallis, J.H. (1998) Growth and degradation of British and Irish blanket mires. *Environmental Reviews* 6: 81–122.
- Tansley, A.G. (1965) *The British islands and their vegetation*. vol.: 2. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 474 pp.
- Telford, R.J., Heegaard, E. & Birks, H.J.B. (2004) The intercept is a poor estimate of a calibrated radiocarbon age. *The Holocene*, 14: 296–298.
- Tinner, W. & Lotter, A.F. (2001) Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology*, 29(6): 551–554
- Tipping, R. (2008) Blanket peat in the Scottish Highlands: timing, cause, spread and the myth of environmental determinism, *Biodiversity and Conservation*, 17: 2097–2113.
- Tomlinson, P. (1985) An aid to the identification of fossil buds, bud-scales and catkin-bracts of British trees and shrubs. *Circaea*, 3: 45–130.
- Törnqvist T.E. & Hijma, M.P. (2012) Links between early Holocene ice- sheet decay, sea-level rise and abrupt climate change. *Nature Geoscience*, 5: 601–606.
- Törnqvist T.E., Janssen, C.R. & Pérez Alberti, A. (1989) Degradación antropogénica de la vegetación en el noroeste de Galicia durante los últimos 2500 años. *Cuadernos de Estudios Gallegos*, 38: 175–198.
- Trappe, J.M., (1964) Mycorrhizal hosts and distribution of *Cenococcum graniforme*. *Lloydia*, 27: 100–106.
- Trappe, J.M. (1969) Studies on *Cenococcum graniforme*. I. An efficient method for isolation from sclerotia. *Canadian Journal of Botany*, 47: 1389–1390.
- Trass, H. & Malmer, N. (1978) North European approaches to classification. En: Whittaker, R.H. (Ed.) *Classification of plant communities*. W. Junk bv Publishers, The Hague, NL., 201–245.
- Turner, C. & Hannon, E. (1988) Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence or the North Atlantic Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 318: 451–485.

Referencias bibliográficas

- Turunen, J., Roulet, N.T., Moore, T.R. & Richard P.J.H. (2004) Nitrogen deposition and increased carbon accumulation in ombrotrophic peatlands in eastern Canada. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, GB3002.
- Tüxen, R., Miyawaki, A. & Fujiwara, K. (1972) Eine erweiterte Gliederung der Oxycocco-Sphagnetea. En: Tuxen, R. (Ed.) *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. Junk, Den Haag. 500–520.
- Tüxen, R. (1980) Remarques sur la synsystème de la classe des Oxycocco-Sphagnetea. En: Gehu, J.M. (Ed.), *Colloques Phytosociologiques. VII. La Végétation Des Sols Tourbeux, Lille, 1978* 383–393. J. Cramer Publishing, Vaduz.
- Tucker, G.C. & Miller, N. G. (1990) Achene microstructure in *Eriophorum* L. (Cyperaceae): Taxonomic implications and paleobotanical applications. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 117(3): 266–283.
- Tutin, T.G. et al., (eds). (1964-1980) *Flora Europaea*, Vols. 1–5 Cambridge University Press.
- Valcarcel Díaz, M. & Pérez Alberti A. (1998) Límite máximo de la glaciación y línea de equilibrio glaciario en el noroeste de la Península Ibérica durante el último periodo frío. En Gómez Ortiz, A. & Salvador Franch F. (eds.). *Investigaciones recientes de la geomorfología española*. Huesca: Servei de Paisatge-UB, Geofoma Ed., 455-464.
- Valladares, L. F. & Miguélez, D. (2004) Fauna actual de Coleópteros y Heterópteros acuáticos de la turbera fósil de Espinosa de Cerrato (Palencia). *Boletín Asociación. española de Entomología*, 28 (1-2): 71–88.
- van Breemen, N. (1995) How *Sphagnum* bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 270–75.
- Van der Brink, L.M. & Janssen, C.R. (1985) The effect of human activities during cultural phases on the development of montane vegetation in the Serra da Estrela, Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 44: 193-215.
- van Doorslaer, L. (1990) *The Ecology of Erica mackaiana Bab with reference to its conservation in Connemara (Ireland)*. Ph.D. thesis. National University of Ireland.
- van Geel, B., (1972) Palynology of a section from the raised peat bog “Wietmarscher Moor” with special reference to fungal remains. *Acta Botanica Neerlandica*, 21 (3): 261–284.
- van Geel, B. (1978) A paleoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals, *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25: 1–120.
- van Geel, B. (1972) Palynology of a section from the raised peat bog ‘Wietmarscher Moor’, with special reference to fungal remains. *Acta Botanica Neerlandica*, 21: 261–284.
- van Geel, B., Buurman, J. & Waterbolk, H. T. (1996) Archaeological and palaeoecological indications of an abrupt climate change in The Netherlands, and evidence for climatological teleconnections around 2650 BP. *Journal of Quaternary Science* 11: 451–460.
- Van Mourik, J.M. (1986) Pollen profiles on slope deposits in the Galician area (N.W. Spain). *Nederlandse Geografische Studies*, 12: Amsterdam. 171 pp.
- Vazquez- Varela, J. M. (1975) Hallazgo de bellotas en el Castro de Vixil. Reflexiones sobre la agricultura gallega. *Boletín Comisión Histórica y Arqueológica de Lugo*, 9: 185–198.

- Velichkevich, F.U. & Zastawniak, E. (2006) *Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 1: Pteridophytes and Monocotyledons*. Instytut Botaniki W. Szafera, Polska Akademia Nauk, Krakow, 223 pp.
- Velichkevich, F.U. & Zastawniak, E. (2008) *Atlas of the Pleistocene Vascular Plant Macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 2: Pteridophytes and Monocotyledons*. Instytut Botaniki W. Szafera, Polska Akademia Nauk, Krakow, 379 pp.
- Villar, L. (2008) *Eriophorum*. En Castroviejo, S. et al. (eds.) *Flora iberica*, vol, 18: 71–75. C.S.I.C. Madrid.
- Vishnu-Mittre, (1975) Studies on fungal remains from the Flandrian deposits in the Whittlesey Mere region, Hunts, England. *The Palaeobotanist*, vol. 22: 89–110.
- von Grafenstein, U., Erlenkeuser, H., Muller, J., Jouzel, J. & Johnsen, S. (1998) The cold event 8200 years ago documented in oxygen isotope records of precipitation in Europe and Greenland. *Climate Dynamics*, 14: 75–81.
- von Post, L. & Granlund, E. (1926) "Peat resources in southern Sweden". *Sveriges geologiska undersökning, Yearbook*, 19.2 Series C, No. 335, 127 pp., Stockholm.
- Warner, B.G. (1988) Plant Macrofossils, Methods in Quaternary Ecology *Geoscience Canada*, 15 (2): 121–129.
- Wasylikowa, K. (1986) Analysis of fossil fruits and seeds. En: Berglund, B.E. (Ed.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley & Sons Ltd. Chichester, UK. 571–590.
- Watts, W. A. (1978) Plant Macrofossils and Quaternary Paleocology. En: D. Walker & J.C. Guppy (Eds.) *Biology and Quaternary Environments*. Australian Academy of Science, Canberra. 53–67.
- Watts, W. A. (1986) Stages of climatic change from full Glacial to Holocene in Northwest Spain, Southern France and Italy: comparison of the Atlantic coast and Mediterranean basin. En: Ghanzi, A. & Fantechi, R. (Eds.) *Current Issues in Climate Research*. Proceedings of the EC Climatology Programme Symposium Sophia Antipolis France October 1984: 101-111.
- Webb, D.A. (1955) Biological flora of the British Isles. *Erica mackaiana*, *Journal of Ecology*, 43: 319–340.
- Weber, C.A. (1900) Über die Moore, mit besonderer Berücksichtigung der zeischen Unterwesens und Unterselbe liegenden. *Jahresbericht der männer von Morgen-stern*, 3.
- Wein, R. W. (1973) *Eriophorum vaginatum* L. *Journal of Ecology*, 61: 601-615.
- Welch, D. (1966a) Biological Flora of the British Isles: *Juncus squarrosus* L. *Journal of Ecology*, 54, No. 2, 535–548.
- Welch, D. (1966b) The reproductive capacity of *Juncus squarrosus*. *New Phytology*, 65: 77–86.
- Welch, D. (1967) Studies in the germination and establishment of *Juncus squarrosus*. *New Phytology*, 66: 89–98.
- Wells, E.D. & Pollett, F.C. (1983) Peatlands. En: South, G.R. (Ed.) *Biogeography and ecology of the island of Newfoundland*, 207-265 Dr. W Junk Publishers, The Hague.

Referencias bibliográficas

- Wheeler, B.D. & Proctor, M.C.F. (2000) Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology*, 88: 187–203.
- White, A.F. (1995) Chemical weathering rates of silicate minerals in soil. En: White, A.F., Brantley, S.L. (eds.) *Chemical Weathering Rates of Silicate Minerals in Soil*. 1st ed. Washington: Reviews in Mineralogy, vol. 13. Mineralogical Society of America, 407–461.
- Whittaker, E. & Gimingham, C.H. (1962) The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. from seed. *Journal of Ecology*, 50: 815–822.
- Wright, J.P. & Jones, C.G. (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience*, 56: 203–209.
- Yeloff, D. E. & Mauquoy, D. (2006) The influence of vegetation composition on peat humification: implications for palaeoclimatic studies. *Boreas*, 35: 662–673.
- Yeloff, D.E., Labadz, J.C. & Hunt, C.O. (2006) Causes of degradation and erosion of a blanket mire in the southern Pennines, UK. *Mires and Peat*, 1: 1–18.
- Yeloff, D.E., Blokker, P. & Bartlett, S.A. (2008) Decomposition of *Juncus* seeds in a valley mire (Faroe Islands) over a 900 year period. *Organic Geochemistry*, 39(3):329–341.
- Yu, Z., Loisel, J., Brosseau, D.P., Beilman, D.W. & Hunt, S.J. (2010) Global peatland dynamics since the last glacial maximum. *Geophysical Research Letters*, 37: 1–5.
- Zulueta, M.J. & Zumalave, F.J. (1990) Cartografía de los yacimientos Pre y Protohistóricos del País Vasco. *Munibe (Antropología - Arkeología)* 42: 305–318.

