
Paleoecología: el uso de los quironómidos fósiles (Diptera: Chironomidae) en reconstrucciones paleoambientales durante el Cuaternario en la Patagonia

MASSAFERRO, Julieta

INIBIOMA, CONICET, San Martín 24, 8400 Bariloche, Argentina; e-mail: julimassafferro@crub.uncoma.edu.ar

Paleoecology: the use of fossil chironomids (Diptera: Chironomidae) for paleoenvironmental reconstructions in Patagonia

■ **ABSTRACT.** Pollen, ostracods, diatoms and insects such as beetles and chironomids are the biological indicators from lake sediments more useful in environmental reconstructions. Chironomids have recently acquired great importance due to the promising results obtained regarding climatic reconstructions mainly in Europe and North America. In South America, the use of fossil chironomids in Quaternary studies is still limited and the reason for that is the little regional taxonomic knowledge. Most of these studies were developed in glacial lakes in Patagonia both in Argentina and Chile. The larvae of chironomids are an invaluable paleolimnological tool due to the sensitiveness of these insects to natural and non-natural environmental changes. In addition to that, this group of insects is widely distributed with a high abundance and diversity. Their head capsules can preserve in sediments holding characters which allow their generic and sometimes specific identification. The study of chironomid assemblages can be used with different goals, for instance, to study eutrofication due to their quick response to changes in organic matter, nutrients and heavy metals. However, one of the most significant potentials of this group is its sensitivity to temperature variations, which is why the most important implementation of their study in sediments is centered in climatic reconstructions. This article is a review of the studies developed in Argentinean and Chilean Patagonia, using fossil chironomids for paleoenvironmental reconstructions.

KEY WORDS. Lake sediments. Paleoenvironmental reconstructions. Chironomid insects. Quaternary. Patagonia.

■ **RESUMEN.** Entre los indicadores biológicos lacustres más utilizados en las reconstrucciones ambientales, se encuentran el polen, los ostrácodos y las diatomeas, y entre los insectos, los coleópteros y los quironómidos. Este grupo ha cobrado gran importancia en los últimos tiempos, debido a los resultados prometedores que se han obtenido en reconstrucciones climáticas realizadas en América del Norte y Europa. En América del Sur, el uso de los quironómidos fósiles en estudios cuaternarios es relativamente limitado, principalmente por su escaso conocimiento taxonómico regional. La mayor

parte de estos estudios fueron realizados en lagos glaciares patagónicos de Argentina y Chile. Las larvas de quironómidos constituyen una valiosa herramienta paleolimnológica, por ser un grupo de organismos altamente sensible a cambios ambientales, tanto naturales como artificiales. Además, es un grupo de insectos ampliamente distribuido y con una abundancia y diversidad relativamente altas. Sus cápsulas cefálicas se preservan en los sedimentos lacustres y poseen caracteres importantes que permiten identificar géneros y muchas veces especies. El estudio de los ensambles de quironómidos en sedimentos lacustres puede ser utilizado con distintos objetivos, por ejemplo, para estudios de eutrofización, ya que responden rápidamente a cambios en la concentración de nutrientes, materia orgánica y otros elementos, como metales pesados. No obstante, uno de los potenciales más importantes de este grupo de insectos es su sensibilidad a los cambios de temperatura, por este motivo, la aplicación más importante de su estudio en sedimentos se centra en las reconstrucciones climáticas. Esta contribución es una síntesis de los resultados de los trabajos publicados en la Patagonia argentina y chilena, sobre la base del uso de los quironómidos fósiles en reconstrucciones paleoambientales.

PALABRAS CLAVE. Sedimentos lacustres. Reconstrucciones paleoambientales. Insectos quironómidos. Cuaternario. Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Los insectos fósiles son abundantes en una amplia gama de depósitos cuaternarios. Muchos de los órdenes de insectos pueden ser encontrados en sedimentos de sistemas fluviales o lacustres, por ejemplo el orden Hemiptera, incluyendo las familias Gerridae, Corixidae y Notonectidae. Algunos grupos, como por ejemplo las larvas de tricópteros, cuyos escleritos se preservan en los sedimentos lacustres, aportan una valiosa información acerca de la calidad del agua (Elias, 1994). Dentro de los dípteros, los simúlidos constituyen un grupo importante en paleolimnología. Este grupo ha sido estudiado por Currie & Walker (1992) quienes demostraron que ciertas especies son indicadoras de cambios en las precipitaciones. Sin embargo, hasta el presente, los grupos de insectos más utilizados en reconstrucciones ambientales son los coleópteros (familias Carabidae, Scarabaeidae, Cydnidae, Chrysomelidae y Coccinellidae) y los quironómidos (orden Diptera, familia Chironomidae).

Este trabajo se centra en el uso de los quironómidos fósiles del Cuaternario,

especialmente el Pleistoceno tardío y el Holoceno, periodos en los cuales se concentra la mayor cantidad de registros subfósiles de este grupo de insectos.

El uso de los quironómidos fósiles en estudios cuaternarios en latitudes medias de América del Sur es relativamente limitado y el motivo principal es el escaso conocimiento taxonómico del grupo, fundamental para la identificación de los restos en los sedimentos. La mayor parte de estos estudios se han realizado en la Patagonia andina norte y central en Argentina y Chile (Massaferro & Brooks, 2002; Massaferro *et al.*, 2004, 2005, 2007; Massaferro & Vandergoes, 2008).

LOS QUIRONÓMIDOS Y SU FUNCIÓN COMO PALEOINDICADORES

Las larvas de la mayor parte de las especies de Chironomidae son acuáticas y constituyen uno de los grupos más abundantes de macroinvertebrados bentónicos de aguas dulces. La distribución de los diferentes taxones de quironómidos depende de las condiciones ambientales. Muchas de las especies son estenotópicas

(tienen un rango estrecho de adaptación a las condiciones del medio) y responden rápidamente al cambio ambiental. Gracias a la sensibilidad a diferentes condiciones del medio, como oxígeno disuelto, pH, salinidad y concentración de nutrientes, se los considera excelentes indicadores de calidad de aguas.

Las cápsulas cefálicas de las larvas de estos insectos se preservan en los sedimentos lacustres constituyendo un importante grupo de estudio en trabajos paleolimnológicos. La aplicación de los quironómidos fósiles como paleoindicadores lacustres comienza en América del Norte y Europa a partir de los años 50 (Walter & Owynar, 2006), en el Hemisferio Sur este tipo de estudios es posterior. En América del Sur existen dos trabajos aislados que utilizan subfósiles de larvas de quironómidos en estudios paleolimnológicos (Binford, 1982). Ambos trabajos, analizan quironómidos subfósiles en sedimentos lacustres; sin embargo, por la falta de resolución taxonómica y por no contar con un marco cronológico adecuado, la interpretación de los resultados es imprecisa. Recién durante la década de los 90, en el marco del Programa GEA de CONICET, sobre la base del estudio de sedimentos lacustres de lagos patagónicos, se comienzan a realizar en Bariloche los primeros trabajos que muestran y enfatizan la importancia de los restos fósiles de quironómidos en reconstrucciones ambientales del Cuaternario (Ariztegui *et al.*, 1997; Bianchi *et al.*, 1997, 1999; Corley & Massaferro, 1998; Massaferro & Corley, 1998).

Actualmente, casi la totalidad de los trabajos sobre quironómidos fósiles en América del Sur se concentran en la Patagonia norte, en ambientes lacustres argentinos y chilenos a los 41°S; y en Chile central en lagos de la península de Taitao y el Archipiélago de Chonos, a los 46°S (Massaferro & Brooks, 2002; Massaferro *et al.*, 2004; Massaferro *et al.*, 2005, 2007; Massaferro & Vandergoes, 2008; Massaferro *et al.*, 2009). En esta revisión se presenta una síntesis de los resultados de estos trabajos.

RESULTADOS DE LAS INVESTIGACIONES

Reconstrucciones climáticas. La mayoría de los trabajos de quironómidos fósiles en la Patagonia representan estudios multidisciplinarios, en los cuales se estudian los cambios climáticos que ocurrieron después de la última glaciación, durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno. En estos trabajos, se proponen reconstrucciones del clima pasado, poniendo especial énfasis en el enfriamiento conocido como Younger Dryas (YD), ocurrido en el Hemisferio Norte alrededor de 10.000 años atrás. En Ariztegui *et al.* (1997), los cambios en polen, quironómidos y las características geoquímicas de los sedimentos del lago Mascardi (41°20'S, 71°34'W) ocurridos durante los últimos 15.000 años BP, son interpretados como una respuesta al enfriamiento climático coincidente con el YD del Hemisferio Norte. Los resultados de este trabajo (Fig. 1) muestran que entre los 13.470 y los 11.960 años BP hubo una disminución del polen y un incremento en la sedimentación inorgánica, acompañados por la desaparición de *Chironomus* y la disminución de la abundancia total de quironómidos. Los autores interpretan estos cambios como un enfriamiento, acompañado por un incremento en la erosión del glaciar del monte Tronador que alimenta este lago.

Posteriormente, en otro trabajo interdisciplinario desarrollado en el lago El Trébol (41°04'S, 71°30'W (Bianchi *et al.*, 1997)), los cambios en la abundancia de quironómidos asociados a las variaciones en el flujo polínico y la geoquímica indicaron la presencia de fluctuaciones climáticas durante los últimos 14.000 años BP. Asimismo, el incremento de los fósiles de quironómidos a los 12.420 años BP, junto con el cambio en la proporción de materia orgánica, de la sílice biogénica y de los nutrientes fueron interpretados como cambios en la productividad lacustre, gracias a un mejoramiento (calentamiento) climático. En Bianchi *et al.* (1999), los resultados combinados de polen,

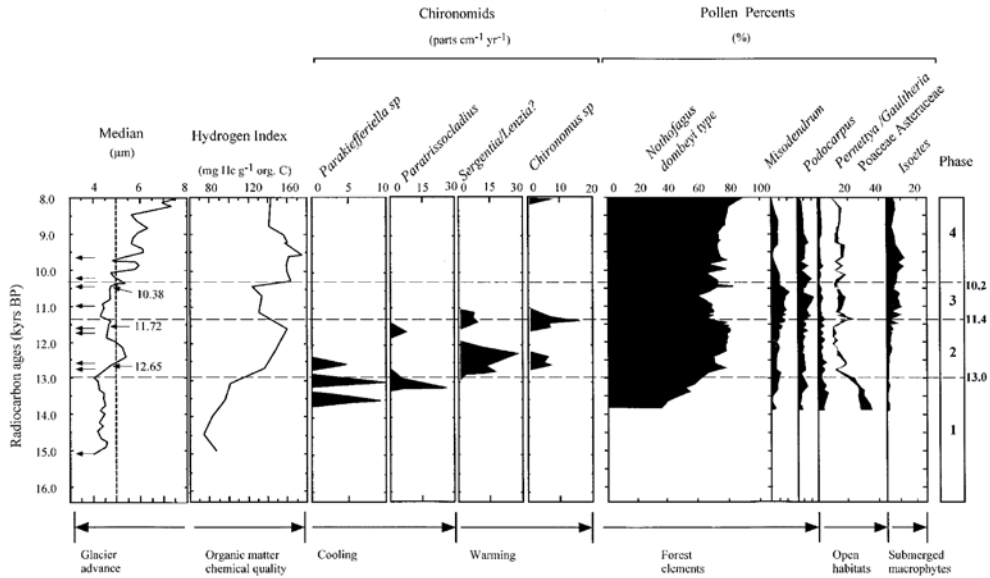


Fig. 1. Registro sedimentario del lago Mascardi (Argentina), muestra las cuatro fases mayores de deglaciación. Las flechas marcan las dataciones AMS. Los resultados indican que la fase 3 coincide con el Younger Dryas.

quironómidos, pigmentos fósiles, metales pesados y tierras raras mostraron la evolución postglacial del paisaje y la biota en la zona aledaña al lago Trébol, proveyendo la base para futuras reconstrucciones climáticas regionales. En este trabajo, sobre la base de los quironómidos fósiles, se reconocen tres zonas diferentes a lo largo de la secuencia sedimentaria de 11 m de longitud que abarcó el postglacial, un periodo de transición y el Holoceno. A lo largo del testigo, los quironómidos mostraron un reemplazo gradual de especies litorales (subfamilia Orthoclaadiinae), especialmente abundantes durante la transición Pleistoceno/Holoceno y relacionados con aportes alóctonos, hacia especies profundas presentes durante el Holoceno (tribu Tanytarsini), que indicarían una productividad lacustre de tipo autóctona. Los cambios en el polen y en los pigmentos fotosintéticos fueron consistentes con los resultados de quironómidos, lo que sugiere un mejoramiento climático en la transición Pleistoceno/Holoceno. Las interpretaciones finales también estuvieron de acuerdo con lo observado en el lago Mascardi (Ariztegui *et al.*, 1997).

El primer trabajo de reconstrucción climática de alta resolución, en el que se usan quironómidos fósiles en América del Sur fue desarrollado por Massferro & Brooks (2002). En este trabajo, la bioestratigrafía de los quironómidos fósiles a lo largo de un testigo de 17.000 años extraído en la laguna Stibnite (46°25'S, 74°24'W), en la península de Taitao en Chile, mostró que durante el YD (13.000 -11.200 años BP) el clima fue frío y seco. Durante este episodio, los miembros de la subfamilia Podonominae, estenotérmicos fríos, estuvieron presentes en su máxima abundancia, lo que indica, junto con la baja concentración de cápsulas cefálicas, un periodo de enfriamiento (Fig. 2). La escasa abundancia de restos fósiles fue también interpretada como una baja productividad del sistema lacustre. La dinámica de los ensambles de quironómidos evidenció un patrón cíclico que fue relacionado con cambios en las precipitaciones. Durante el Holoceno, la presencia del ensamble *Limnophyes / Chironomus / Phaenopsectra / Parachironomus*, entre los 10.600 y 7.200 años BP y entre los 2.500-1.500 años BP, indicó periodos secos y bajo nivel de las

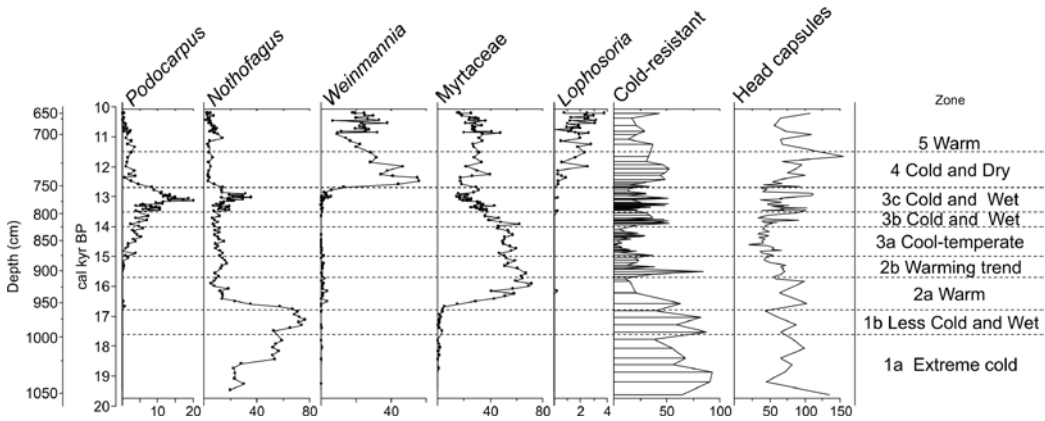


Fig. 3. Registro sedimentario del sitio Huelmo (Chile). Se muestran los taxones más importantes de quironómidos y de polen. Las líneas de puntos indican las zonas más importantes sobre la base de un análisis de cluster CONISS.

húmedos a lo largo de toda la secuencia sedimentaria (Fig. 3).

Reconstrucciones tróficas. En 1998, Massaferro & Corley publican un estudio de paleodiversidad en el lago Mascardi. Este estudio demuestra cómo eventos ambientales catastróficos como las erupciones volcánicas, el calentamiento climático y cambios en las variaciones de nivel de las aguas del lago durante el periodo post-glacial, afectaron los patrones de diversidad de estos insectos. En este trabajo, se resalta la importancia de los estudios de reconstrucción de la paleodiversidad para el manejo y la conservación de especies. Conjuntamente con este artículo, Corley & Massaferro en 1998, publican el primer estudio de dinámica de comunidades de insectos fósiles en la Patagonia. Los autores muestran el patrón de extinción/inmigración de los quironómidos a lo largo de un testigo sedimentario de 10 m (ca. 15.000 años). Este tipo de estudios también es importante desde una perspectiva ecológica, ya que facilita la interpretación de tendencias actuales de diversidad y patrones de sucesión.

Posteriormente, Massaferro (2000) publica un inventario completo de las morfoespecies de quironómidos presentes en el lago Mascardi, en los últimos 15.000 años, donde compara los cambios en las abundancias de quironómidos con distintos índices de diversidad y con los cambios en

el contenido orgánico del sedimento. Los resultados mostraron que los cambios en la fauna de quironómidos estaban relacionados no solamente con la temperatura, sino también con la productividad del lago. Por otra parte, Massaferro *et al.* (2004) analizan la geoquímica y los quironómidos fósiles de un testigo corto del lago Morenito (41°03' S, 71°31' W), situado en los alrededores de San Carlos de Bariloche. La particularidad de este lago radica en que es un sistema cerrado y hasta 1960 formaba parte del lago Moreno Oeste. Además, debido al crecimiento de la población de Bariloche, actualmente este ambiente experimenta una moderada eutrofización. El trabajo muestra la respuesta de los quironómidos a los cambios ambientales naturales y artificiales durante los últimos 200 años. Los mayores cambios en los ensambles de quironómidos se relacionaron con el impacto humano, lo que demuestra claramente la potencialidad de estos insectos para examinar la productividad. Además, muestra la importancia de los trabajos multidisciplinarios para reconstruir cambios pasados (Fig. 4).

ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS FUTURAS DE LAS INVESTIGACIONES DE QUIRONÓMIDOS FÓSILES EN AMÉRICA DEL SUR

Debido al potencial de los quironómidos para reconstruir cambios de temperatura es

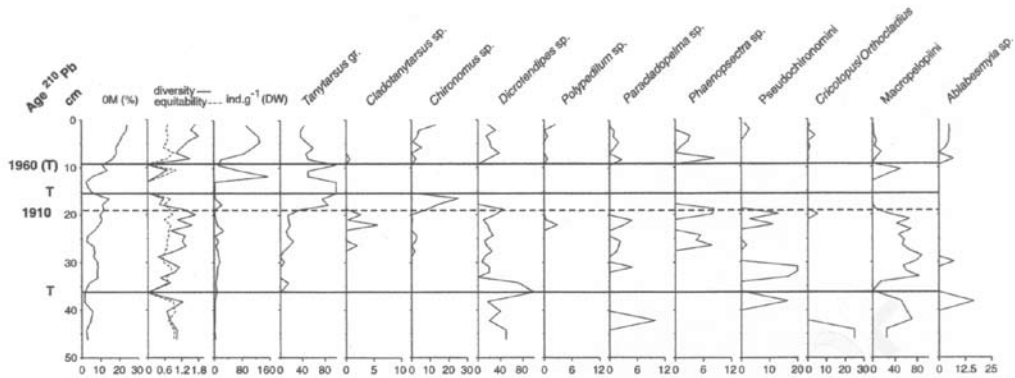


Fig. 4. Registro sedimentario del lago Morenito (Argentina). El testigo corto muestra los cambios en los ensambles de quironómidos en los últimos 200 años. Las T significan tefras y corresponden a los eventos volcánicos ocurridos durante ese lapso de tiempo.

importante continuar el desarrollo de este tipo de estudios en América del Sur. En combinación con otros indicadores biológicos como las diatomeas, los ostrácodos, el polen, etc. contribuyen sustancialmente al desarrollo de modelos climáticos robustos. Con la obtención de modelos cuantitativos de temperatura en América del Sur, se podrán clarificar las relaciones climáticas entre ambos hemisferios y discernir posibles mecanismos de acción sincrónica climática. Si bien se ha avanzado notoriamente en este tipo de investigaciones, es necesario poner énfasis principalmente en dos áreas principales:

Taxonomía y Ecología actual. Además del trabajo de Edwards (1929) en América del Sur, el cual fue el primero en reconocer la posibilidad de una conexión circumantártica a través del estudio de quironómidos, la contribución más antigua a la taxonomía y biogeografía de quironómidos del Hemisferio Sur fue realizada por Brundin (1949, 1958, 1966). A partir de los trabajos de Brundin, otros investigadores de Australia (Cranston 1995, 2000), Nueva Zelanda (Forsyth, 1971; Boothroyd, 2002; Boothroyd & Cranston, 1995) y América del Sur (Andersen & Contrera-Ramos, 1999; Cranston, 2000; Cranston & Edwards, 1999; Gonser & Spies, 1997; Paggi, 1992; Paggi & Añón Suárez, 2000; Reiss, 1972) continuaron realizando

importantes aportes al conocimiento de los aspectos taxonómicos y de distribución de las especies de quironómidos del Hemisferio Sur. Sin embargo, queda aún mucho por hacer, ya que existe una enorme cantidad de especies no descritas y no existen claves de identificación confiables.

Esta falta de información básica dificulta la determinación de las cápsulas cefálicas de las larvas subfósiles, las cuales requieren un conocimiento previo de la taxonomía regional. Como consecuencia, muchas especies no han sido aún descritas y por ende se desconoce su ecología y distribución. Sin esta información taxonómica y ecológica de base, los estudios paleoecológicos se ven limitados.

En el Hemisferio Sur, hay solamente una clave de identificación para la fauna de quironómidos de Australia (Cranston, 2000). Recientemente, Massaferrro & Brooks (2002) describieron por primera vez la fauna subfósil de quironómidos de la Patagonia e identificaron grupos taxonómicos adicionales, que podrían estar relacionados con los taxones europeos. Es necesario mejorar la información taxonómica que se tiene de los quironómidos modernos y fósiles. La optimización de la taxonomía actual permitirá comparaciones directas con investigaciones emergentes en Australia, Nueva Zelanda, África y América del Sur, proporcionando así una invaluable

herramienta para estudios biogeográficos y paleolimnológicos.

Modelos de inferencia de temperatura basados en quironómidos. Las estimaciones cuantitativas de paleotemperaturas pueden ser solamente adquiridas a partir del desarrollo de funciones de transferencia. Éstas se establecen desde el relevamiento de la biodiversidad y de las afinidades ecológicas actuales de especies biológicas halladas como fósiles, asumiendo que las relaciones organismo-ambiente no han variado con el tiempo, al menos en el Cuaternario tardío. Las estimaciones cuantitativas a partir de bioindicadores como los quironómidos se han incrementado enormemente en los últimos 10 años, y los modelos climáticos que de ellas derivan son específicos para cada región geográfica. Si bien existen en el Hemisferio Norte muchos modelos climáticos basados sobre quironómidos, en el Hemisferio Sur hay solamente dos, uno en Australia y uno en Nueva Zelanda (Dieffenbacher-Krall *et al.*, 2007; Dimidriatis & Cranston, 2001).

La falta de un modelo climático en América del Sur es un serio impedimento para proveer una estima robusta y cuantificable de la temperatura existente durante el período postglacial y holoceno del Cuaternario. Por todas estas razones, la creación de un modelo climático para América del Sur constituye una urgente necesidad para realizar reconstrucciones climáticas confiables.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Programa Iniciativa DARWIN por subsidiar el proyecto *Capacity building for biodiversity studies of freshwater insects in Patagonia*, a mis colegas integrantes del proyecto y responsables de todos los logros del mismo y al desinteresado apoyo del Intendente, guardaparques, técnicos y administrativos del Parque Nacional Nahuel Huapi, quienes posibilitaron y posibilitan el desarrollo de este estudio.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANDERSEN, T. & A. CONTRERA-RAMOS. 1999. First record of *Antilocladius* Saether from continental South America (Chironomidae: Orthoclaadiinae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 45 (2): 159-154.
- ARIZTEGUI, D., M. M. BIANCHI, J. MASSAFERRO, E. LAFARGUE & F. NIESEN. 1997. Interhemispheric synchrony of Late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Masecardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 12: 333-338.
- ASHWORTH A.C., V. MARKGRAF & C. VILLAGRÁN. 1991. Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science* 6: 279-291.
- BIANCHI, M. M., J. MASSAFERRO, G. ROMÁN ROSS, R. DEL VALLE, A. TATUR & A. AMOS. 1997. The Pleistocene-Holocene boundary from cores of Lake El Trébol, Patagonia, Argentina. *Archiv für Limnologie* 26: 805-808.
- BIANCHI, M. M., J. MASSAFERRO, G. ROMAN ROSS & A. LAMI. 1999. Geochemical and biological tracers of climate fluctuations during Late Pleistocene and Holocene in Lake El Trébol, Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleolimnology* 22: 137-148.
- BINFORD, M. W. 1982. Ecological history of Lake Valencia, Venezuela: interpretation of animal microfossils and some chemical, physical and geological features. *Ecological Monographs* 52: 307-333.
- BOOTHROYD, I. K. G. 2002. *Cricotopus* and *Paratricocladius* (Chironomidae; Diptera) in New Zealand with description of *C. hollyfordensis* and redescription of adult and immature stages of *C. zealandicus* and *P. plurisetrialis*. *New Zealand Journal of Freshwaters and Marine Research* 36: 775-778.
- BOOTHROYD, I. K. G. & P. CRANSTON. 1995. Two Orthoclaadiinae (Chironomidae) genera common to New Zealand and Australia: *Pirara* n. gen. and *Eukiefferiella* Thienemann. *En: Cranston, P. S. (ed). Chironomids from genes to ecosystems, Proceedings 12th International Symposium on Chironomidae, Canberra, CSIRO Australia, pp 389-408.*
- BRUNDIN, L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *Report of the Institute of Freshwater Research* 30: 1-914.
- BRUNDIN, L. 1958. The bottom faunistic lake type system and its application to the Southern Hemisphere. Moreover, a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 13: 228-297.
- BRUNDIN, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiinae. *Kungl Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 11: 1-472.
- CORLEY, J. C. & J. MASSAFERRO. 1998. Long term turnover of a fossil community of chironomids (Diptera) from Lake Masecardi (Patagonia, Argentina). *Journal of the Kansas Entomological Society* 71: 407-413.
- CRANSTON, P. S. 1995. Morphology of Chironomidae. *En: Armitage, P., Cranston, P., Pinder, L.V. (Eds.), The Chironomidae: the biology and ecology of non-biting midges*, Chapman and Hall, London, pp. 11-30.
- CRANSTON, P. S. 2000. *Parapsectrocladius*: a new genus of Orthoclaadiinae Chironomidae (Diptera) from Patagonia, the southern Andes. *Insect Systematics and Evolution* 31(1): 103-120.

15. CRANSTON, P. S. & D. H. D. EDWARDS. 1999. *Botryocladius* gen.n: a new transantarctic genus of Orthoclaadiinae midge (Diptera: Chironomidae). *Systematic Entomology* 24: 305-333.
16. CURRIE, D. & I. WALKER. 1992. Recognition and palaeohydrologic significance of fossil black fly larvae, with a key to the Nearctic genera (Diptera: Simuliidae). *Journal of Paleolimnology* 7: 37-54.
17. DIEFFENBACHER-KRALL, A. C., M. J. VANDERGOES & G.H. DENTON. 2007. An inference model for mean summer air temperatures in the Southern Alps, New Zealand, using subfossil chironomids. *Quaternary Sciences Reviews* 26: 2487-2504.
18. DIMIDIATRIS, S. & P. S. CRANSTON. 2001. An Australian Holocene climate reconstruction using Chironomidae from a tropical volcanic maar lake. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 176: 109-131.
19. EDWARDS, F. W. 1929. British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 77: 279-430.
20. ELIAS, S.A. 1994. *Quaternary insects and their environments*, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
21. FORSYTH, D. J. 1971. Some New Zealand Chironomidae. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 17: 122-134.
22. GONSER, T. & M. SPIES. 1997. Southern Hemisphere *Symbiocladius* (Diptera, Chironomidae) and their mayfly hosts (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *En: Landolt, P. & Sartori, M. (Eds), Ephemeroptera & Plecoptera. Biology - ecology - systematics*. MTL, Fribourg, Switzerland, pp 455-466.
23. HEUSSER, C. J. 1993. Late-glacial of southern South America. *Quaternary Science Reviews* 12: 345-350.
24. HEUSSER, C. J., & J. RABASSA. 1987. Cold climate episode of Younger Dryas age in Tierra del Fuego. *Nature* 328: 609-611.
25. HEUSSER, C. J., T. V. LOWELL, L. E. HEUSSER, A. HAUSER, B. G. ANDERSEN & G. H. DENTON. 1996. Full-glacial - late-glacial palaeoclimate of the Southern Andes: evidence from pollen, beetle and glacial records. *Journal of Quaternary Science* 11: 173-184.
26. MASSAFERRO, J. 2000. Fossil assemblages in an oligotrophic lake of Patagonia (Lago Mascaridi, Argentina). *En: Odwin Hoffrichter (Ed.). Late 20th Century Research on Chironomidae: an Anthology from the 13th International Symposium on Chironomidae*. Shaker Verlag, Aachen, pp. 535-542.
27. MASSAFERRO, J. & S. J. BROOKS. 2002. The response of Chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, Southern Chile. *Journal of Quaternary Science* 17(2): 101-111.
28. MASSAFERRO, J. & J. CORLEY. 1998. Environmental disturbance and chironomid paleodiversity: 15 kyr BP of history at Lake Mascaridi (Patagonia, Argentina). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem* 8: 315-323.
29. MASSAFERRO, J., S. RIBEIRO GUEVARA, A. RIZZO & M. ARRIBERE. 2004. Short term environmental changes in Lake Morenito (41° S, Patagonia, Argentina) from the analysis of subfossil chironomids. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 123-134.
30. MASSAFERRO, J., S. BROOKS & S. HABERLE. 2005. The dynamics of vegetation and chironomid assemblages during the Late Quaternary at Laguna Fácil, Chonos Archipelago, southern Chile. *Quaternary Sciences Reviews* 24: 2510-2522.
31. MASSAFERRO, J., A. ASHWORTH & S. BROOKS. 2008. Quaternary Fossil Insects from South America. *En: Rabassa, J. (Ed). The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego*. Developments on Quaternary Sciences, Elsevier, pp. 393-409.
32. MASSAFERRO, J. & M. VANDERGOES. 2008. Postglacial Chironomid records from Australia, New Zealand and South America. *En: Elias, S (Ed), Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier, MS 287: 398-409.
33. MASSAFERRO, J., P. I. MORENO, G. H. DENTON, M. VANDERGOES & A. DIEFFENBACHER-KRALL. 2009. Chironomid and pollen evidence for climate fluctuations during the last glacial termination in NW Patagonia. *Quaternary Science Reviews* 28: 518-525.
34. MCCULLOCH, R. D., M. J. BENTLEY, R. S PURVES, N. R. J. HULTON, D. E. SUGDEN & C. M. CLAPPERTON. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15: 409-417.
35. MORENO, P. I. 1997. Vegetation and climate near Lago Llanquihue in the Chilean Lake District between 20,200 and 9500 ¹⁴C yr BP. *Journal of Quaternary Science* 12: 485-500.
36. PAGGI, A. C. 1992. Two new species of genus *Tanytarsus* from Argentina (Diptera, Chironomidae). *Fragmenta Entomologica* 23: 299-306.
37. PAGGI, A. C. & D. AÑÓN SUÁREZ. 2000. *Ablabesmyia reissi*, spec. nov., a new species of Tanytopodinae from Rio Negro province, Argentina, with descriptions of the adult female and preimaginal stages (Insecta, Diptera, Chironomidae). *Spixiana* 23: 259-266.
38. RABASSA, J., C. J. HEUSSER & N. RUTTER. 1990. Late-glacial and Holocene of Argentine Tierra del Fuego. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 327-351. A.A.Balkema Publishers, Rotterdam.
39. REISS, F. 1972. Die Tanytarsini (Chironomidae, Diptera) Südciles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropis. *Studies Neotropical Fauna and Environment* 7: 49-94.
40. WALKER, I. R. & L. C. OWYNAR. 2006. Midges and paleotemperature reconstruction - the North American experience. *Quaternary Science Reviews* 25: 1911-1925.