

Tesis Doctoral

# Los quironómidos fósiles como paleoindicadores de cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en Patagonia

Scagliotti, Juan José

2014-12-04

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

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

Cita tipo APA:

Scagliotti, Juan José. (2014-12-04). Los quironómidos fósiles como paleoindicadores de cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en Patagonia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Scagliotti, Juan José. "Los quironómidos fósiles como paleoindicadores de cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en Patagonia". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014-12-04.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

## **Los quironómidos fósiles como paleoindicadores de cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en Patagonia**

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

**Juan José Scagliotti**

Directora de Tesis: Dra. Julieta Massafarro

Directora Asistente: Dra. Andrea María Josefa Coronato

Consejera de Estudios: Dra. Nora Irene Maidana

Lugar de trabajo: Instituto de Limnología “Dr. Raúl A. Ringuelet” (ILPLA), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Buenos Aires, 2014

# Los quironómidos fósiles como paleoindicadores de cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno en Patagonia

## RESUMEN

En esta investigación se presentan los resultados del estudio de los registros de quironómidos fósiles de Laguna Potrok Aike (Santa Cruz, Argentina) y de Lago Lepué (Distrito de los Lagos Chilenos, Chile), obtenidos a partir del análisis de testigos sedimentarios lacustres, los cuales se extienden hasta los 15500 años cal BP y los 17500 años cal BP respectivamente, abarcando el Tardiglacial y Holoceno.

El estudio realizado en Laguna Potrok Aike constituye uno de los registros más completos de quironómidos fósiles de la estepa patagónica austral abarcando el Tardiglacial y el Holoceno. Este trabajo permitió identificar la presencia de 3141 restos de cápsulas cefálicas de larvas de quironómidos representados por cuatro morfogéneros pertenecientes a las subfamilias Chironominae (53%) y Orthoclaadiinae (47%). En este registro se observa una clara alternancia en las abundancias de los ensambles de quironómidos asociada a cambios en el nivel del lago, los cuales reflejan variaciones en las condiciones hidrológicas locales. Durante el Tardiglacial se observa inicialmente un intervalo más seco, seguido de uno más húmedo, aunque para todo este período el nivel de las aguas y la humedad habrían sido mayores a lo registrado durante la mayor parte del Holoceno. Si bien se detecta una perturbación contemporánea al YD, dicha señal no puede ser interpretada como una respuesta a un descenso en los registros térmicos, probablemente debido a que la fuerte influencia de las precipitaciones y los vientos en la distribución de los ensambles de quironómidos en Potrok Aike enmascaran la señal climática durante este intervalo. Tampoco se registran otros eventos fríos como el ACR o el HMCR. Los cambios más pronunciados en el ensamble de quironómidos de Laguna Potrok Aike se observan a partir de los 8700 años cal BP, evidenciando el inicio de una etapa de sequía extrema, durante la cual se alcanza el nivel más bajo de las aguas de todo este registro. A partir de los últimos 5000 años cal BP se detecta un período de oscilaciones, con alternancia de pulsos húmedos/secos durante los cuales el nivel de las aguas fue altamente variable.

El registro de quironómidos de Lago Lepué arrojó un total de 1818 restos de cápsulas cefálicas de larvas de quironómidos, representados por las subfamilias Chironominae (57,53%), Orthoclaadiinae (26,67%), Tanypodinae (14,96%), Prodiamesinae (0,55%) y Podonominae (0,28%). Los cambios en los ensambles de quironómidos fósiles de Lago Lepué responden principalmente a cambios climáticos, en especial a la temperatura y a variaciones en el patrón de precipitaciones. Durante el Tardiglacial, los ensambles de quironómidos muestran condiciones frías y húmedas, con un período de registros térmicos más bajos entre los 17500- 15500 años cal BP y uno más húmedo entre los 12500-9000 años cal BP, sin evidencias de reversiones climáticas significativas. A partir de los 8800, hasta los 6800 años cal BP se identifica el inicio de una fase más cálida y seca, seguida de un intervalo caracterizado por un progresivo aumento en las precipitaciones y un descenso en la temperatura, el cual se extiende hasta el presente inclusive.

Al integrar los resultados de los quironómidos de Lago Lepué y Laguna Potrok Aike con estudios paleoambientales preexistentes en la región no se observa una clara señal en relación a un patrón de temperatura, aunque resulta claro que el régimen de precipitaciones de Patagonia, al menos durante el Holoceno, obedecería a cambios en la posición latitudinal de los Westerlies.

**Palabras clave:** Patagonia, Tardiglacial, Holoceno, quironómidos, Westerlies, testigos sedimentarios lacustres, cambio climático.

# Use of fossil chironomids as paleoindicators of climate change during the Lateglacial and Holocene in Patagonia

## ABSTRACT

This research presents the results of the study of fossil chironomid records from Laguna Potrok Aike (Santa Cruz, Argentina) and Lago Lepu  (Chilean Lake District, Chile), obtained from the analysis of lake sediment cores which extend to 15500 cal yr BP and 17500 cal yr BP respectively, embracing the Lateglacial and Holocene.

The study in Laguna Potrok Aike is one of the few fossil chironomid records from Patagonian steppe, allowing the identification of 3141 fossil remains represented by 4 morphogenera belonging to the subfamilies Chironominae (53%) and Orthocladiinae (47%). Potrok Aike's record presents a clear alternation in the abundance of chironomids genera associated with changes in lake level, reflecting variations in hydrological conditions. During the Late Glacial a drier interval was detected, followed by a wetter one, although along this period the water level and humidity were higher than those recorded during the Holocene. Despite disturbance is detected contemporaneously with YD, this signal can not be interpreted as a response to a drop in temperature recordings, probably due to the strong influence of precipitation and winds in the distribution of chironomid assemblages in Potrok Aike that mask the climate signal during this interval. There is also no evidence in this record of other cold events such as ACR or HMCR. The most pronounced change in chironomid assemblages from Laguna Potrok Aike is observed from 8700 cal yr BP, showing the beginning of a period of extreme drought, during which waters reached the lowest lake level according to this record. During the last 5000 cal yr BP, a period of oscillations is detected, alternating wet/dry pulses, during which lake level was extremely variable.

Lepu 's chironomid record yielded a total of 1818 head capsules remains of chironomid larvae, represented by the subfamilies Chironominae (57,53%), Orthocladiinae (26,67%), Prodiamesinae (0,55%) and Podonominae (0,28%). Changes in fossil chironomid assemblages from Lepu  respond primarily to climate changes, particularly temperature and rainfall patterns. During the Lateglacial chironomids displayed cold and wet conditions, with a period of lower temperature between 17500-15500 cal yr BP, and a more humid period between 12500-9000 cal yr BP, with no evidence of significant climatic reversals. From 8800 to 6800 cal yr BP a warm and dry phase is identified, followed by an interval characterized by a progressive increase in precipitation and a reduction in temperature, which extends to the present inclusive.

By integrating the results of chironomids from Lepu  and Potrok Aike with existing paleoenvironmental studies from the region no clear signal regarding temperature pattern is found, although it emerges that the rainfall regime of Patagonia, at least during the Holocene, might be due to changes in the latitudinal position of the Southern Westerlies.

**Keywords:** Patagonia, Lateglacial, Holocene, chironomids, Southern Westerlies, lake sediments cores, climate change.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Julieta Massaferrero y Andrea Coronato por aportar su conocimiento y experiencia en la elaboración de esta tesis. A Cecilia Laprida por facilitarme el laboratorio para poder finalizar la investigación. A Nora Maidana por sus consejos. A mis amigos y a mi familia, especialmente a Caro y a Sofi, por apoyarme y tenerme paciencia en este largo camino.

## **DEDICATORIA**

*A Caro y a Sofi.....*

## INDICE

<i>Resumen</i> .....	2
<i>Abstract</i> .....	3
<i>Indice</i> .....	6
<i>Nomenclatura y abreviaturas</i> .....	9
<b>1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES</b> .....	<b>10</b>
1.1. <i>Introducción a la reconstrucción paleoambiental del período Cuaternario</i> .....	10
1.2. <i>Presentación de esta tesis</i> .....	14
1.3. <i>Objetivos generales y específicos</i> .....	14
1.4. <i>Hipótesis de trabajo</i> .....	16
1.5. <i>Por qué estudiar el cambio climático?</i> .....	17
1.6. <i>El valor de los estudios paleoecológicos</i> .....	20
1.7. <i>Cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno</i> .....	22
1.7.1. <i>La transición Pleistoceno/Holoceno</i> .....	22
1.7.2. <i>Principales eventos climáticos durante el Tardiglacial</i> .....	22
1.7.3. <i>Tardiglacial en Patagonia</i> .....	26
1.7.4. <i>Holoceno en Patagonia</i> .....	29
1.8. <i>Los quironómidos y su aplicación como proxy paleoecológico</i> .....	31
1.8.1. <i>Biología y ecología de quironómidos actuales</i> .....	31
1.8.2. <i>Clasificación y taxonomía de quironómidos en Sudamérica</i> .....	34
1.8.3. <i>Taxonomía de quironómidos en Patagonia</i> .....	37
1.8.4. <i>Morfología larval y tafonomía de la cápsula cefálica</i> .....	37
1.8.5. <i>Los quironómidos como bioindicadores paleoambientales</i> .....	42
1.8.6. <i>Los quironómidos y la temperatura</i> .....	45
1.8.7. <i>Los quironómidos y el clima, reconstrucciones cualitativas y cuantitativas</i> ....	47
1.9. <i>Marco ambiental, área de estudio y antecedentes: Laguna Potrok Aike</i> .....	50
1.9.1. <i>Potrok Aike: lugar para estudiar cambios climáticos del Cuaternario</i> .....	50
1.9.2. <i>Área de estudio</i> .....	51
1.9.3. <i>Clima</i> .....	53
1.9.4. <i>Vegetación</i> .....	54
1.9.5. <i>Geología</i> .....	55
1.9.6. <i>Antecedentes: Litología y análisis de sedimentos</i> .....	57
1.10. <i>Marco ambiental y área de estudio: Lago Lepué</i> .....	60
1.10.1. <i>Lago Lepué: lugar para estudiar cambios climáticos del Cuaternario</i> .....	60
1.10.2. <i>Área de estudio</i> .....	61
1.10.3. <i>Clima</i> .....	62
1.10.4. <i>Geología</i> .....	63
1.10.5. <i>Glaciaciones</i> .....	64
1.10.6. <i>Vulcanismo</i> .....	65
1.10.7. <i>Vegetación</i> .....	66

<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>69</b>
2.1. Elección de los sitios.....	69
2.2. Procedimientos previos (no realizados en el marco de esta tesis)*.....	69
2.2.1. Extracción de los testigos.....	69
2.2.2. Muestreo y análisis de los testigos en el laboratorio.....	70
2.2.3. Dataciones.....	72
2.3. Análisis de quironómidos.....	76
2.4. Notas taxonómicas.....	78
2.5. Análisis estadístico.....	79
2.6. Análisis multidisciplinario.....	79
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>80</b>
3.1. Laguna Potrok Aike.....	80
3.1.1. Análisis de quironómidos.....	80
3.1.2. Estratigrafía de quironómidos de Potrok Aike.....	84
3.2. Lago Lepué.....	87
3.2.1. Análisis de quironómidos.....	87
3.2.2. Estratigrafía de quironómidos de Lepué.....	94
<b>4. DISCUSIÓN.....</b>	<b>97</b>
4.1. Discusión en un contexto local.....	97
4.1.1. Ecología de quironómidos de Potrok Aike.....	97
4.1.2. Interpretación de los datos.....	97
4.1.3. Comparación de resultados con otros proxies paleoambientales en Potrok Aike.....	100
4.1.4. Reconstrucción paleoambiental en Laguna potrok Aike.....	100
4.1.5. Últimas investigaciones en Potrok Aike.....	106
4.1.6. Ecología de quironómidos de Lepué.....	107
4.1.7. Interpretación de los datos.....	108
4.1.8. Comparación de resultados con estudios palinológicos en Lago Lepué.....	110
4.1.9. Reconstrucción paleoambiental en Lago Lepué.....	112
4.2. Discusión en un contexto regional.....	115
4.2.1. Elección de los sitios.....	115
4.2.2. Comparación e integración de resultados en el sector norte.....	117
4.2.3. Laguna Stibnite, nexo entre sector norte y sur.....	118
4.2.4. Laguna Potrok Aike y Lago Cardiel.....	118
4.3. Discusión en un contexto global.....	119
4.3.1. Comparaciones interhemisféricas.....	119
4.3.2. Discusión general.....	122
<b>5. CONCLUSIONES.....</b>	<b>127</b>
5.1. Conclusiones.....	127
5.2. Consideraciones finales.....	129



<b>6. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>130</b>
<b>7. ANEXOS.....</b>	<b>140</b>
7.1. <i>Anexo I. Análisis de quironómidos del perfil compuesto de Potro Aike.....</i>	<b>140</b>
7.2. <i>Anexo II. Análisis de quironómidos del testigo 0201 DT de Lago Lepué.....</i>	<b>142</b>

## **Nomenclatura y abreviaturas**

**Ma BP:** Millones de años antes del presente (1950).

**Ka BP:** Miles de años antes del presente (1950).

**Años C<sup>14</sup> BP:** Años radiocarbónicos antes del presente. Se utiliza para indicar edades radiocarbono sin calibrar en años antes del presente (1950).

**Años cal BP:** Años calendarios antes del presente. Se utiliza para indicar edades en años calibrados antes del presente (1950).

**LGM:** Last Glacial Maximum.

**YD:** Younger Dryas.

**ACR:** Antarctic Cold Reversal.

**HMCR:** Huelmo Mascardi Cold Reversal.

**ENSO:** El Niño Southern Oscillation.

**IPCC:** Intergovernmental Panel on Climate Change.

**IBCP:** Inter Bølling Cold Period.

**IACP:** Inter Allerød Cold Period.

**AMS:** Accelerator Mass Spectrometer.

**CONISS:** Constrained Incremental Sum of Squares.

## **1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES**

### **1.1. Introducción a la reconstrucción paleoambiental del período Cuaternario**

El período Cuaternario comprende la más reciente subdivisión del registro geológico, extendiéndose hasta la actualidad. Junto con el Terciario conforman el Cenozoico, la cuarta de las grandes eras geológicas (Lowe & Walker, 1997). Convencionalmente el período Cuaternario ha sido dividido en 2 épocas: el Pleistoceno y el Holoceno. En la actualidad, se estima el inicio del Cuaternario hace 2,6 millones de años, abarcando el Pleistoceno el intervalo de tiempo comprendido entre los 2,6 Ma BP y los 10 ka BP. Los últimos 10000 años del Cuaternario se conocen como Holoceno, el cual se extiende hasta el presente.

Una de las características distintivas del Cuaternario ha sido la actividad glaciaria periódica durante los períodos fríos, con el desarrollo de mantos de hielo continental y la expansión de glaciares de montaña en muchas partes del mundo. Sin embargo, estas fases frías o glaciales estuvieron intercaladas con episodios cálidos, (interglaciales) durante los cuales las temperaturas en las regiones de latitudes medias y altas fueron ocasionalmente superiores a las registradas en la actualidad. El carácter verdaderamente distintivo del período Cuaternario, es la combinación de la gran amplitud y frecuencia de estas oscilaciones climáticas, unidas con la intensidad de los períodos fríos en particular. En algunos sitios, las temperaturas pudieron fluctuar en un rango mayor a los 15° C, entre fases frías y cálidas (Lowe & Walker, 1997). Basándose en evidencia obtenida a partir de registros de sedimentos marinos profundos, Shackelton et al. (1990), estiman un número elevado de ciclos climáticos, de hasta cincuenta fases frías o glaciales y sus correspondientes fases cálidas o interglaciares para todo el Cuaternario. De acuerdo al registro más completo obtenido hasta el momento, (perteneciente al continente Europeo) el período correspondiente al fin del último estadio glacial, conocido como Tardiglacial, corresponde aproximadamente al intervalo comprendido entre los 15 y los 9 ka BP (miles de años antes del presente) (Walker, 1995).

Estos repetidos y cíclicos cambios climáticos ocurridos durante los últimos 2,6 millones de años dieron lugar a un rico, pero a la vez extremadamente complejo registro de geoformas, sedimentos marinos, terrestres, lacustres y restos biológicos (Lowe & Walker, 1997). Estos archivos naturales tienen la capacidad de preservar respuestas ambientales al cambio climático. La información climática en estos archivos es

almacenada en forma de propiedades físicas, químicas o biológicas conocidas como proxies (HOLIVAR, 2003). El término proxy o proxy record es también utilizado para referirse a cualquier tipo de evidencia que provea una medida indirecta de climas o ambientes pasados (Bell & Walker, 1992). Cada uno de estos archivos contiene un rango de proxies (por ej: isótopos estables, quironómidos) y algunos de estos proxies pueden encontrarse en más de un tipo de archivo (HOLIVAR, 2003).

Dentro de este conjunto de archivos, los depósitos lacustres se destacan por constituir una herramienta útil en la reconstrucción de las condiciones ambientales de determinados intervalos del Cuaternario, en especial, y a menudo con cierto detalle y precisión, de los períodos correspondientes al Tardiglacial y Holoceno. En particular, resultan de utilidad aquellos sedimentos lacustres donde variaciones en las propiedades físico-químicas reflejen alteraciones en el ecosistema del lago. Asimismo, estos sedimentos junto con determinados caracteres de la línea de costa frecuentemente son capaces de revelar un registro de las fluctuaciones en los niveles del lago en respuesta a cambios climáticos ocurridos durante la última parte del Cuaternario (Lowe & Walker, 1997). Si bien los lagos pueden presentar variados orígenes, (hasta 11 tipos diferentes según Hakanson y Jansson, 1983), sólo los tectónicos, volcánicos y glaciares presentan registros sedimentarios continuos y suficientemente detallados como para intentar realizar una reconstrucción paleoambiental. Los lagos volcánicos ocurren en calderas y cráteres, dependiendo la antigüedad del registro sedimentario de la finalización o cese de la actividad volcánica. Por su parte, los lagos glaciares son aquellos que se forman en regiones donde hubo actividad glaciar. Los mismos pueden formarse a partir de depresiones formadas por erosión glaciar y derretimiento de los hielos, sobre o entre hielo glaciar, o a partir del avance glaciar que provoque un bloqueo en el drenaje del agua (Lowe & Walker, 1997). Ambos tipos de lagos se encuentran ampliamente distribuidos alrededor del mundo, brindando la posibilidad de evaluar variaciones en el clima a nivel local, regional, a través de los distintos continentes, e incluso, en algunos casos, pudiendo correlacionarse con registros marinos y de testigos de hielo, reflejando de esta manera patrones de cambio supraregionales y globales (Battarbee, 2000). Además de su aplicación a distintas escalas espaciales, estos lagos son capaces de registrar fluctuaciones a diferentes escalas temporales, pudiendo alcanzar resoluciones por debajo de una década (subdecadales) y en el caso de algunos sedimentos varvados (laminados), hasta anuales inclusive (O'Sullivan 1983).

En los sedimentos lacustres, se encuentran preservados numerosos restos fósiles, pertenecientes a organismos que alguna vez habitaron en las aguas, en áreas adyacentes o incluso lejanas (transportados por el viento o el agua) del lugar donde el sedimento finalmente se depositó (Margalef, 1983). Estos fósiles se encuentran representados mayoritariamente por diatomeas, polen, microfósiles de plantas, insectos y moluscos. Cada uno de estos proxies presenta sus ventajas y sus desventajas como indicadores de cambios ambientales. De esta manera, sólo a través de un enfoque multi-proxy, integrando evidencias obtenidas a partir de distintas fuentes biológicas, físicas y geoquímicas, es posible obtener una adecuada reconstrucción paleoambiental.

El estudio paleoambiental a partir de estos indicadores biológicos se basa en algunos supuestos y condiciones. En primer lugar, el análisis de esta evidencia fósil asume que los factores que influyen la distribución y abundancia de los organismos actuales permiten realizar inferencias acerca de las variables ambientales que controlaban las poblaciones animales en el pasado. Para poder emplear este principio hay que asumir que es posible aislar los parámetros ambientales que determinan la distribución actual de plantas y animales, y que esas poblaciones de animales y plantas están en equilibrio con dichas variables. Asimismo, al examinar el registro fósil es necesario asumir que las poblaciones en el pasado han alcanzado el equilibrio con las variables ambientales, que los ensambles de animales y plantas del pasado poseen análogos modernos y que las afinidades ecológicas se han mantenido estables a través del tiempo. Por otra parte, es preciso comprender la tafonomía (el estudio de los procesos que llevan a la formación de un ensamble fósil) de los distintos grupos fósiles en estudio (Lowe & Walker, 1997). Además, los restos deben ser identificables, sensibles a cambios de hábitat y en particular a las variables ambientales que se desean estudiar, y se debe poder datar el sedimento a partir de técnicas radiométricas (Porinchu & McDonald, 2003; Smol et al, 1995).

Los fósiles de insectos son abundantes en un amplio rango de depósitos Cuaternarios, pudiéndose hallar distintos órdenes en sedimentos fluviales y lacustres. La mayoría de los estudios paleoambientales hasta la fecha se han concentrado en el Orden Coleoptera (Familias Carabidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae, Coccinellidae) y dentro del Orden Diptera, la Familia Chironomidae (Massaferro et al., 2008). Actualmente, el uso de restos fósiles de quironómidos como indicadores de condiciones ambientales pasadas se encuentra bastante extendido, especialmente en el Hemisferio Norte. Estudios realizados en Europa y América del Norte muestran que la distribución y abundancia de

las comunidades de quironómidos está en relación directa con la temperatura y que dicha relación puede utilizarse para inferir cambio climático a partir del análisis de los ensambles fósiles de quironómidos en sedimentos lacustres (Walker et al., 1997; Lotter et al., 1997). En algunos casos, también referidos al Hemisferio Norte, incluso ha sido posible cuantificar cambios climáticos ocurridos durante el Tardiglacial y Holoceno (Levesque et al., 1996; Lotter et al., 1999; Brooks, 2000; Brooks and Birks, 2001). Si bien en el Hemisferio Sur, y especialmente en Sudamérica, el uso de estos insectos en reconstrucciones paleoambientales ha sido escaso, en los últimos años se han conducido estudios en el sur de los Andes, en Argentina y Chile (Ariztegui et al., 1997; Bianchi et al., 1997, Corley & Massafarro, 1998; Massafarro & Brooks, 2002; Massafarro et al., 2005). Estas primeras aproximaciones centradas principalmente en el estudio del clima durante el Tardiglacial, arrojaron evidencias de señales climáticas documentadas en el Hemisferio Norte. (Por ejemplo, el Younger Dryas, evento frío registrado en el Hemisferio Norte entre 10 y 11 ka C<sup>14</sup> BP) (Massafarro & Brooks, 2002). Sin embargo, otros autores, a través de distintos registros fósiles (Hoganson & Ashworth, 1992; Lumley & Switsur, 1993; Markgraf, 1993; 2001; McCulloch et al., 2000) no detectan ningún cambio que justifique una etapa fría en ese periodo de tiempo. Asimismo, ensambles de quironómidos indicarían la existencia de un período frío alrededor de los 14,4 ka cal BP, coincidente con el enfriamiento detectado en testigos de hielo Antárticos (evento conocido como ACR, por Antarctic Cold Reversal), pero su completa interpretación se encuentra limitada por falta de información taxonómica, cronologías precisas, desarrollo de modelos de inferencia suficientemente robustos y la insuficiencia de registros diseminados a través del Hemisferio Sur (Massafarro & Vandergoes, 2007). Otras cuestiones relacionadas con asincronía o sincronía de este tipo de eventos, junto con su duración y amplitud constituyen temas de debate actual entre los científicos que estudian cambio climático a través de distintos registros fósiles, analizándose el tema más exhaustivamente en las siguientes secciones.

## **1.2. Presentación de esta tesis**

En Patagonia, hasta el momento, se han llevado a cabo diversos estudios paleoambientales basados en diferentes proxies (Heusser & Rabassa, 1987; Hoganson & Ashworth, 1992; Markgraf, 1991; Moreno & León, 2004; Zolitschka et al., 2006) que han identificado respuestas climáticas durante la transición Tardiglacial/Holoceno. Sin embargo, como se ha visto, los estudios paleoambientales basados en quironómidos han sido escasos, centrados principalmente en Patagonia Noroeste. En esta investigación se presenta uno de los primeros registros de quironómidos fósiles de la estepa patagónica austral, elaborado a partir del análisis de testigos sedimentarios lacustres obtenidos en Laguna Potrok Aike (51° 58'S; 70° 23'O), ubicada en el sur de la provincia de Santa Cruz, el cual se extiende hasta los 15500 años cal BP. Asimismo, se estudiaron los quironómidos de un testigo de 17500 años, obtenido en este caso de Lago Lepué (42° 48'S, 72° 42'O), ubicado en el Distrito de los Lagos Chilenos, constituyendo un nuevo aporte a los estudios preexistentes en esta región.

La resolución temporal de estos testigos, de aproximadamente 100 años promedio entre muestras, permite caracterizar los cambios en los ensambles de quironómidos y en el paleoclima a escalas temporales centenales, lo que facilita el estudio acerca de la existencia de eventos climáticos registrados en la región y en otras partes del mundo. De la misma manera, dada la localización de ambos cuerpos de agua a distintas latitudes, se puede analizar el efecto de la ubicación y de la intensidad de los vientos Westerlies en la región, establecer cual/es variables ambientales resultan/ron determinantes en la distribución de quironómidos en cada zona y registrar la presencia de los diferentes taxa presentes en ambos lagos.

## **1.3. Objetivos generales y particulares**

### *Objetivos generales*

Ampliar el conocimiento sobre el modo de cambio del clima durante el Cuaternario, especialmente durante la transición Tardiglacial/Holoceno en el extremo sur de Sudamérica, a través del uso de quironómidos fósiles.

### *Objetivos particulares*

- Estudiar los quironómidos fósiles a partir del análisis de testigos sedimentarios lacustres de la Laguna Potrok Aike y Lago Lepas.
- Ampliar el conocimiento taxonómico del grupo en la región patagónica a partir del estudio de la fauna fósil.
- Identificar respuestas paleoclimáticas y/o paleoecológicas a partir del material fósil extraído de los testigos.
- Plantear una reconstrucción climática en ambos sitios.
- Analizar la influencia de los Westerlies (vientos del oeste), en el clima del extremo sur de América del Sur a partir de la comparación de dos testigos obtenidos en lagos ubicados a distintas latitudes y separados por la Cordillera de Los Andes.
- Correlacionar los resultados de este estudio con otras evidencias fósiles (polen, diatomeas) y paleoambientales (isótopos, parámetros físico-químicos) previamente estudiadas y junto a un marco cronológico adecuado proveer de información adicional que contribuya a resolver los temas controversiales de presencia, tiempo y duración de cambios climáticos en la zona más austral del continente.
- Determinar la existencia y magnitud de eventos climáticos registrados en otras regiones del mundo, como por ejemplo el Younger Dryas (evento frío registrado en el Hemisferio Norte entre 10 y 11 ka C<sup>14</sup> BP) y la Reversión Antártica Fría (enfriamiento detectado en testigos de hielo Antárticos alrededor de los 14,4 ka cal BP).



#### **1.4. Hipótesis de trabajo**

En la actualidad existen estudios paleoambientales previos realizados en Laguna Potrok Aike (Schäbitz et al., 2003; Wille et al., 2007; Haberzettl et al., 2005, 2007; Mayr et al., 2009; Gebhardt et al., 2012) y Lago Lepué (Pesce Gómez, 2011). Así, el registro de quironómidos permite poner a prueba los hallazgos descritos previamente en estos cuerpos de agua, así como comparar con otras investigaciones llevadas a cabo en la región (Massaferro & Brooks (2002) en Laguna Stibnite; Markgraf et al. (2003) en Lago Cardiel; Moreno (2004) en Lago Condorito; Massaferro et al. (2009) en Sitio Huelmo). De esta forma resulta posible formular las siguientes hipótesis:

##### **Hipótesis 1: Respuesta a cambios en la posición e intensidad de los Westerlies.**

*La posición latitudinal e intensidad de los Westerlies determina el patrón de precipitaciones de Patagonia y los ensambles de quironómidos en los testigos sedimentarios de Potrok Aike y Lepué responden a ese patrón.*

Diferentes estudios han propuesto que los cambios en la posición latitudinal de los Westerlies se relacionarían con el régimen de precipitaciones observado en el sur de Sudamérica determinando de esta forma diferentes patrones para las diferentes bandas latitudinales (Markgraf, 1993; Markgraf et al., 2003; Gilli et al., 2005; Mancini et al., 2008). Los registros de quironómidos de Lago Lepué y Laguna Potrok Aike, dada la ubicación de estos cuerpos de agua a distintas latitudes, permitirán determinar si existe vinculación entre la posición de los vientos del oeste y el patrón de precipitaciones.

Algunos autores (Mayr et al., 2007) consideran que la precipitación en el sureste de Patagonia se encuentra asociada a la dirección del viento. De esta forma, las masas de aire provenientes del este aportan más precipitaciones, mientras que una gran intensidad en los vientos del oeste establece la persistencia de condiciones secas. Así, el registro de quironómidos de Laguna Potrok Aike puede aportar información para determinar si existe relación entre la intensidad de los Westerlies y las precipitaciones en Patagonia sureste.

## **Hipótesis 2: Respuesta a cambios en la temperatura**

*Los ensambles de quironómidos de Lepué y Potrok Aike responden a los cambios de temperatura ocurridos durante el Tardiglacial/ Holoceno en Patagonia y se reflejan en cambios en la composición y abundancia de dichos ensambles.*

En Patagonia, diversos estudios paleoambientales han registrado fluctuaciones significativas de temperatura durante el Tardiglacial, y aunque de menor magnitud, también durante el Holoceno. Algunos de estos estudios detectan reversiones climáticas durante el Tardiglacial compatibles con el YD (Ariztegui et al., 1997; Massaferró & Brooks, 2002; Moreno & León, 2004; Becker et al., 2005), mientras que otras investigaciones registran un descenso en los registros térmicos contemporáneo al ACR (Fogwill & Kubik, 2005; Sudgen et al., 2005; Pesce Gómez, 2011). Asimismo, otros estudios basados en distintos registros encuentran cambios de temperatura durante distintos lapsos del Holoceno (Heusser, 1974; Heusser & Streeter, 1980; Glasser et al., 2004; Rabassa, 2008). En este sentido, los cambios en la composición y abundancia de las comunidades de quironómidos fósiles de Lepué y Potrok Aike en respuesta a los cambios de temperatura ocurridos durante los últimos 16000 años permitirán detectar la existencia de eventos tales como el YD y el ACR, u otras fluctuaciones de menor escala.

### **1.5. Por qué estudiar el cambio climático?**

El cambio climático y ambiental existe y ha existido desde el origen mismo de la Tierra. El clima de nuestro planeta ha variado en todas las escalas temporales y continuará variando en el futuro. Estos cambios han ejercido un profundo impacto en la historia de la vida, provocando extinciones y radiaciones, modelando de esta forma la propia evolución de los organismos vivos (Markgraf, 2001). Asimismo, los seres vivos han afectado los procesos geoquímicos que determinan el clima desde el origen de la vida. Así, los primeros organismos fotosintéticos modificaron la atmósfera primitiva a partir de la liberación de oxígeno, los organismos planctónicos tuvieron (y tienen) la capacidad de transferir  $\text{CaCO}_3$  a la litósfera, la vegetación fue (y es) capaz de afectar la tasa de meteorización química regulando de esta manera la concentración de  $\text{CO}_2$

atmosférico. Estos fenómenos llevaron a Lovelock (1969) a postular la hipótesis Gaia que sostiene que la Tierra es un ser vivo creador de su propio hábitat, y que la evolución ocurre con el fin de mantener la Tierra habitable. Sin el afán de ahondar en esta controvertida hipótesis, queda en evidencia las complejas interacciones que involucran a los seres vivos con el clima y su ambiente. El ser humano no constituye una excepción, e incluso el propio origen del *Homo sapiens* pudo estar desencadenado por cambios ambientales ocurridos en el este africano a fines del Terciario, cuando la regresión de la cubierta forestal en detrimento de la sabana obligó a los antecesores de los homínidos a abandonar el modo de vida arborícola (Acot, 2003).

Durante el período histórico, la conjunción clima-historia de la humanidad se vuelve patente. Se puede considerar que las variaciones climáticas, si bien no determinan los acontecimientos históricos, tienen un papel importante en algunos de ellos. Un ejemplo lo constituye el clima cálido conocido como óptimo del Holoceno, alrededor de los 6000 años BP, que permitió el nacimiento y desarrollo de la agricultura en el sur de Palestina, y que los historiadores bautizaron como la “medialuna fértil”. Asimismo, se piensa que la notable extensión en la superficie cultivada ocurrida en la templada Europa del siglo XIII se debe al período clemente que se inició a partir del año 900 hasta el 1200 aproximadamente, conocido como Optimo Medieval. Como contrapartida, entre 1650 y 1850, se produjo un deterioro general del clima en Europa, al que los climatólogos calificaron como “pequeña edad del hielo”. Este período se caracterizó por inviernos largos y rigurosos, veranos relativamente frescos y húmedos y por el avance de los glaciares en las zonas de montaña. Esto trajo aparejado inconvenientes en la economía de distintas regiones, principalmente con perjuicios para la ganadería y la agricultura, dificultando la navegación y afectando al comercio (Acot, 2003).

En la actualidad el cambio climático ocupa un lugar destacado, de intenso debate, no sólo en lo concerniente a la comunidad científica sino también involucrando a distintos sectores políticos, económicos y sociales. Actualmente, existe un consenso general de que hay una tendencia a un incremento en la temperatura media del planeta. Sin embargo, el disenso surge a partir de las distintas posturas acerca de las posibles causas de dicho incremento, y de las diferentes proyecciones estimadas por los distintos grupos. Por un lado, encontramos posiciones que apoyan la idea de que el escenario actual es el resultado de oscilaciones naturales, tan solo un episodio más dentro de los numerosos cambios y ciclos ocurridos a lo largo de la historia del planeta. Algunos autores atribuyen un rol preponderante al sol como principal causante del aumento en la

temperatura. Así, por ejemplo, Solanki & Fligge (1999, 2003) consideran que la radiación solar total explica las fluctuaciones de temperatura de los últimos siglos. Por otra parte, un amplio espectro de la comunidad científica, quizás con mayor capacidad de difusión por tratarse del paradigma vigente, considera que el aumento de temperatura observado en la actualidad es el resultado de la actividad humana (efecto antrópico) principalmente a través de la emisión de los gases de efecto de invernadero (postura defendida por los integrantes del IPCC, el panel intergubernamental de expertos sobre cambio climático). Incluso entre aquellos que defienden esta postura no hay acuerdo definitivo en lo concerniente al impacto y las consecuencias que el aumento de temperatura tendrá sobre el planeta. De esta manera, por ejemplo, el IPCC en su Tercer Informe de Evaluación (2001), predice un aumento en la temperatura media de la superficie terrestre entre 1,4 y 5,8 °C para el año 2100, dependiendo de cuanto se incrementen las emisiones de gases de efecto invernadero. Asimismo, dicho informe prevé un aumento de las temperaturas máximas y de la cantidad de días calurosos, así como un incremento de eventos climáticos extremos (olas de calor, precipitaciones, vientos intensos) en la mayor parte del planeta durante el siglo XXI. Otros efectos previstos para fines del presente siglo incluyen un debilitamiento de la circulación termohalina (CTH), una recesión general de los glaciares y casquetes de hielo, y un aumento en el nivel del mar, debido a la expansión térmica y al derretimiento de hielo y nieve, calculado entre 0,09 y 0,88 m. La magnitud de estos efectos sería variable en diferentes regiones del mundo, siendo más afectadas las zonas donde el incremento de temperatura sea mayor. Las implicancias sobre la humanidad, de acuerdo al informe del IPCC, incluyen el impacto negativo sobre la agricultura, un aumento tanto en regiones como en poblaciones sometidas a stress hídrico, inundaciones y falta de alimento entre las más dramáticas. Las críticas a los informes confeccionados por el IPCC han sido muchas y de naturaleza variada. Mc Lean (2007) cuestiona desde la obtención de los registros de temperatura, hasta el propio sistema de revisión del IPCC. Otros cuestionamientos apuntan principalmente a las predicciones señaladas en el informe. Carter (2006) menciona que el estudio del clima y sus modelos involucra lidiar con sistemas no lineales, y que dada la naturaleza caótica de estos sistemas, la predicción a largo plazo de los estados del clima es imposible. En la misma línea argumentativa, Spencer (2006) considera que la mayor parte de los científicos no son capaces de apreciar la complejidad del sistema climático. En su opinión, los modelos climáticos actuales no contemplan todos los procesos estabilizadores que existen en la naturaleza,

cuyo rol limitando las tendencias en el aumento de temperatura a largo plazo sería de vital importancia.

En definitiva, con independencia de la postura adoptada, la influencia del clima y del cambio climático en general, sobre los seres vivos, la agricultura, política, economía, y demografía es, y probablemente será considerable (Dyson, 2005), constituyendo su estudio en el presente y en el futuro un asunto relevante, abarcando el interés de diversas disciplinas.

## **1.6. El valor de los estudios paleoecológicos**

Los registros instrumentales continuos de temperatura, precipitación, y otras variables relacionadas con el clima sólo están disponibles para los últimos dos siglos. Estos registros no son suficientemente largos para capturar la variabilidad más allá de escalas centenales, pero resultan fundamentales en brindar una verificación para los resultados de los modelos y un medio bastante confiable para calibrar los registros proxy (HOLIVAR, 2003). Sin embargo, incluso estos registros instrumentales no están exentos de algunos sesgos y errores. Así, por ejemplo, los primeros termómetros sólo permitían mostrar la temperatura al momento de la medición, dando como resultado la obtención de un solo registro por día. Posteriormente, fueron capaces de registrar la temperatura máxima y la mínima diaria, pudiendo obtener dos registros cada 24 horas. Sólo a partir de los últimos 20 o 30 años estos instrumentos han sido capaces de registrar la temperatura a intervalos regulares permitiendo obtener así un promedio diario, en condiciones estandarizadas. No obstante estas dificultades, los registros instrumentales resultan infinitamente más precisos que cualquier estimación a partir de un método indirecto (como los proxies) (Mc Lean, 2007).

La única forma de extenderse más allá del registro instrumental es a través del registro documental y de los registros proxy (proxy records) contenidos en archivos naturales, como por ejemplo sedimentos lacustres, marinos, testigos de hielo y anillos de árboles, por mencionar algunos de los archivos más comunes del período Cuaternario.

Los registros documentales pueden cubrir un lapso de tiempo mayor al de los instrumentales, aunque tienden a ser discontinuos en tiempo y espacio, y frecuentemente resultan difíciles de cuantificar. Sin embargo, son particularmente

valiosos como fuente de información acerca de eventos extremos, como inundaciones, sequías o congelamientos (HOLIVAR, 2003).

Sólo a través de los registros proxies resulta posible estudiar los ambientes y climas pasados en escalas temporales más profundas que no resultan abarcables por los registros documentales, y mucho menos por los instrumentales. La relación exacta entre estos proxies y las variables climáticas como temperatura, precipitación o el viento puede ser indirecta y muy compleja. Es por ello que una correcta reconstrucción climática a partir de estos registros proxies depende de una adecuada comprensión de los procesos involucrados en su formación y preservación (Lowe & Walker, 1997). Debido a que cada proxy presenta sus ventajas y debilidades, la confianza en las reconstrucciones ambientales puede ser incrementada integrando datos de diferentes proxies y a través del uso de distintos archivos. Para poder combinar estos datos es necesario que las técnicas de datación sean exactas y precisas, y que los modelos de edades utilizados para comparar de manera independiente distintos set de datos sean suficientemente robustos (HOLIVAR, 2003).

Otro aporte de los registros proxies está relacionado con el desarrollo de modelos de circulación general. Cambios en el sistema climático a través del tiempo pueden ser simulados utilizando modelos de distinto tipo y complejidad. Estos incluyen modelos de circulación atmosférico-oceánicos (AOGCMs), o modelos más simples de balance energético entre otros (HOLIVAR, 2003). Se trata de modelos matemáticos, esencialmente de simulaciones en computadora, que en el caso de los GCMs (modelos de circulación general) representan simulaciones del modo de operación de la atmósfera y sus distintas interacciones. Para el desarrollo de simulaciones de climas modernos se utilizan datos de ingreso obtenidos a partir de registros instrumentales actuales, mientras que para modelar climas pasados es necesario usar estimaciones obtenidas a partir de registros proxies. Asimismo, por tratarse de experimentos matemáticos, los GCMs necesitan alguna forma de comprobación independiente. La única forma es comparando los resultados de los modelos para un período determinado con los obtenidos a partir de reconstrucciones paleoclimáticas utilizando registros proxies para el mismo intervalo de tiempo (Wright et al, 1993). Estos modelos, cuyo rol en la investigación paleoclimática es cada vez más importante, permiten sintetizar un amplio rango de información ambiental a escala global, cuantificar los principales procesos que influyen el clima global, investigar las posibles causas de la variabilidad climática en el pasado, y abordar el estudio de futuras respuestas y predicciones (Lowe & Walker, 1997).

## **1.7. Cambios climáticos durante el Tardiglacial y Holoceno**

### **1.7.1. La transición Pleistoceno /Holoceno**

La transición al período Cuaternario (2.6 Ma BP) estuvo marcada por el inicio de cambios cíclicos, globales, alternando entre condiciones glaciares e interglaciares pronunciadas que ocurrieron en frecuencias de 19-21, 40 y 100 Ka (Lowe and Walker, 1997). La presencia de fluctuaciones climáticas “alta frecuencia” o “sub-Milankovitch” fueron descubiertas debido al incremento y avance en la resolución de los registros paleoambientales y recursos técnicos disponibles. La resolución más detallada proviene de las mediciones de temperatura a través de isotopos estables realizadas en testigos de hielo restringidas a Groenlandia y Antártida (Blunier & Brook, 2001; Pedro et al., 2011). Además de producir reconstrucciones cuantificables, los registros de hielo de Groenlandia constituyen el registro más robusto y confiable debido a la presencia de capas anuales en los últimos 15000 años que permite una cronología extremadamente precisa (con un error de solo 70 años) para la detección de periodos fríos-cálidos dentro de la ventana temporal que abarcan. Las reconstrucciones de temperatura inferida a partir de los testigos de hielo han sido y siguen siendo complementadas con estudios paleoambientales marinos (Shackelton, 1990, 2000) y continentales (Ariztegui et al., 1997; Massferro et al., 2002; Moreno & León 2004, Wille et al., 2007; Recasens et al., 2012). A partir de estas comparaciones surgen hipótesis de cambios climáticos “en fase” o “desfasados” en el Hemisferio Sur con respecto al Hemisferio Norte y las respectivas forzantes que pudieron estar involucradas en esta sincronía (o asincronía) de eventos climáticos en ambos hemisferios.

### **1.8.2. Principales eventos climáticos del Tardiglacial**

El Tardiglacial abarca el período de transición entre el Último Máximo Glacial (LGM) y el Holoceno. En el Hemisferio Norte, el Tardiglacial ha sido caracterizado por tres oscilaciones climáticas de corta duración, el Oldest Dryas, el Older Dryas y el Younger Dryas (Ledru & Mourguiart, 2001). Esta subdivisión, basada originalmente en el registro bioestratigráfico del fin del último período glacial en Dinamarca (Lowe & Walker, 1997), fue posteriormente datada para distintos sitios de Europa, obteniéndose de esta forma la cronología actual. La misma estima que la fase fría conocida como Oldest Dryas se extendió entre los 15500 y los 14500 años cal BP, seguido por dos episodios relativamente cálidos como el Bølling / Allerød entre los 14500 y los 12500

años cal BP, interrumpidos por tres eventos fríos de corta duración (entre 30 años y un siglo), el Inter Bølling Cold Period (IBCP), el Older Dryas y el Inter Allerød Cold Period (IACP). Por último la fase fría denominada Younger Dryas (YD) abarcó el lapso temporal comprendido entre los 12500 y los 11000 años cal BP (Fig. 1) (Ledru & Mourguiart, 2001).

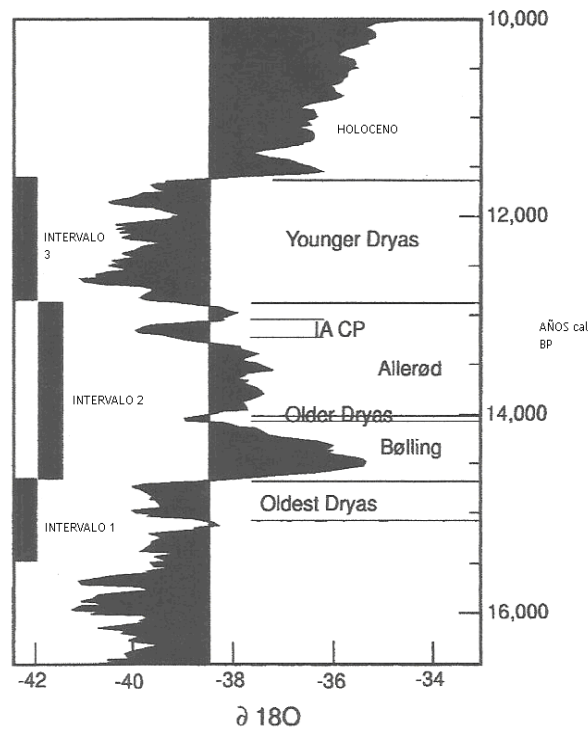


Figura 1. Principales variaciones de  $\delta O^{18}$  en Europa durante la Transición Tardiglacial/Holoceno. Durante el Tardiglacial se distinguen dos intervalos fríos de una duración aproximada de 1000 años, el Oldest Dryas y el Younger Dryas, separados por dos intervalos cálidos conocidos como Bølling y Allerød, entre los cuales se intercalan eventos fríos de corta duración (Ledru & Mourguiart, 2001).

Actualmente, existe un debate acerca de la existencia y magnitud de estos eventos en el Hemisferio Sur, así como en lo concerniente al sincronismo de estos eventos entre ambos hemisferios. Algunas hipótesis señalan que los episodios en el Hemisferio Norte anteceden a los del Hemisferio Sur y viceversa, mientras que otras apoyan una sincronía entre ambos hemisferios (MacCulloch et al., 2000). Si bien estudios recientes en sedimentos marinos obtenidos en la región del Atlántico Norte, en el Mar Arábigo y cerca de las costas de Venezuela, han permitido identificar la misma secuencia de drásticos cambios climáticos de corta duración, en los registros terrestres persiste una



gran incertidumbre en cuanto a la fecha exacta, tasa y magnitud de estos cambios. Aparentemente, la respuesta del sistema atmosférico-terrestre a estas oscilaciones climáticas no es regionalmente uniforme, manteniendo el debate acerca del alcance global de estos cambios (Ledru & Mourguiart, 2001).

Una gran cantidad de datos obtenidos a partir de testigos de hielo, sedimentarios, paleoecológicos y geomorfológicos apoyan la idea que los cambios climáticos ocurridos durante el Tardiglacial ocurrieron sincrónicamente a nivel global (Denton et al., 1999).

Ariztegui et al. (1997), a partir del estudio de un registro sedimentario del Lago Mascardi (Argentina), detectaron un período de inestabilidad climática en el mismo intervalo que el Younger Dryas, proponiendo una interacción océano-atmósfera para explicar la conexión interhemisférica durante este período. Testigos de hielo obtenidos en la costa este de la Antártida (Taylor Dome) arrojaron modelos de edades que se correlacionaban bien con la cronología y cronozonas de testigos de Groenlandia (GISP 2), sugiriendo una marcada sincronía entre ambas regiones. El perfil del isótopo  $\delta D$  del testigo de Taylor Dome coincidía con el patrón de fluctuaciones halladas en la estratigrafía de polen de Puerto del Hambre, en Sudamérica, identificándose los principales eventos reconocidos en el Hemisferio Norte, evidenciando así una sincronía entre ambos hemisferios (Heusser, 2003).

Sin embargo, otros registros Antárticos (Vostok, Dome C) registraron una respuesta interhemisférica desfasada, contradiciendo los resultados de Taylor Dome (Heusser, 2003). Pedro et al. (2011) analizaron otros testigos de hielo Antártico para compararlos posteriormente con testigos de Groenlandia, encontrando que los episodios cálidos (y los fríos) en Antártida coincidían con exactitud con los eventos fríos (y los cálidos) registrados en Groenlandia en escalas temporales mileniales, hallando un patrón característico para cada zona (Fig. 2). Asimismo, estos autores detectaron señales en eventos interhemisféricos a escalas sub-mileniales, reconociendo un intervalo de máximo enfriamiento en Antártida coincidente con el pronunciado calentamiento observado en el norte durante el Bølling. Esta asincronía se debería a rápidos mecanismos de acoplamiento interhemisférico, que incluirían conexiones atmosféricas bipolares y/o rápidas conexiones oceánicas bipolares.

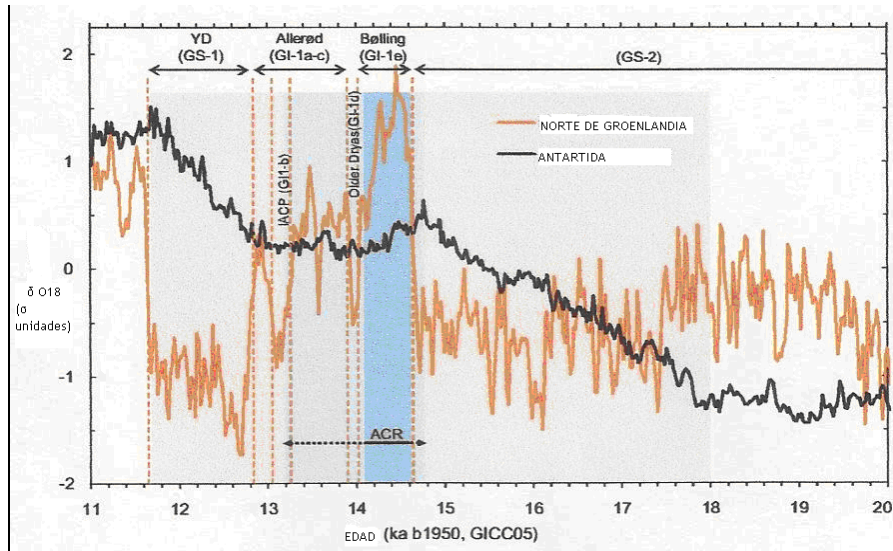


Figura 2. Comparación entre los principales eventos de cambio climático durante el Tardiglacial en la región del Atlántico Norte y la Antártida a partir del  $\delta O^{18}$  obtenido de un testigo de hielo de Groenlandia y otro de la Antártida (Pedro et al., 2011). La mínima duración del ACR (Antarctic Cold Reversal) se indica en azul oscuro, la máxima duración se extiende a la porción celeste (indicada por la línea punteada). Los cambios registrados en la Antártida son opuestos a los eventos observados en Groenlandia, coincidiendo el máximo enfriamiento en el sur con el máximo calentamiento en el norte (Bølling). El último calentamiento Antártico antes del Holoceno se iniciaría durante el IACP (fase fría) en Groenlandia, algunos cientos de años antes del YD, aunque el núcleo de este período frío registrado en el Hemisferio Norte coincidiría con el período de más rápido y uniforme calentamiento Antártico.

Otros estudios realizados a partir de testigos de hielo en Groenlandia y la Antártida (Blunier & Brook 2001), encontraron que el comienzo de siete eventos cálidos de escala milenial en Antártida precedían el inicio de períodos equivalentes en Groenlandia por 1500-3000 años. En concordancia con Pedro et al. (2011), estos autores hallaron un patrón general en el cual los períodos de incremento de temperatura en Antártida eran acompañados por un descenso en los registros térmicos (o se mantenían constantes) en Groenlandia. De la misma manera, la terminación de un episodio cálido en Antártida era coincidente con el comienzo de un episodio de iguales características en el norte. Este carácter desfasado evidenciado por los testigos de hielo ha sido igualmente registrado en testigos obtenidos a partir de sedimentos marinos en el Océano Sur (Heusser, 2003). Otros autores que apoyan la idea de que los eventos en el Hemisferio Sur anteceden a los del Hemisferio Norte incluyen a Hajdas et al. (2003), quienes identificaron un episodio frío en Patagonia denominado “Huelmo/Mascardi Cold Reversal”, entre los 11400 y los 10200 años  $C^{14}$  BP, el cual precedería el comienzo del Younger Dryas en aproximadamente 550 años calendarios.

Por su parte, la revisión de 28 trabajos de registros de polen, abarcando desde Alaska hasta Tierra del Fuego, por Ledru & Mourguiart (2001), no permitió detectar sincronía en eventos entre América del Norte y América del Sur. Estos autores proponen que cambios en la intensidad de la circulación termohalina constituiría el principal mecanismo capaz de explicar las fluctuaciones climáticas desfasadas entre ambos hemisferios. No obstante, mencionan la existencia de eventos sincrónicos durante el Tardiglacial entre Groenlandia, Costa Rica, Andes Colombianos y Andes Peruanos. Sugieren que este patrón responde a procesos que afectan el clima sincrónicamente desde el Hemisferio Norte hasta la región Norte de Sudamérica a través de la influencia de masas de aire frío provenientes del Ártico. De esta forma, los cambios climáticos observados en los registros terrestres estarían relacionados con un incremento (o una disminución durante los intervalos cálidos) en la penetración de estas masas de aire polar de origen Ártico.

En definitiva, la existencia de reversiones frías durante la transición Tardiglacial/Holoceno en el Hemisferio sur es controversial (Massaferro et al., 2008). Mientras que algunos estudios (Turney et al., 2003) detectan en Sudamérica un período frío coincidente con la Reversión Antártica Fría (período frío ocurrido alrededor de los 14400 cal BP detectado en testigos de hielo Antárticos) otras investigaciones (Ariztegui et al., 1997; Massaferro et al., 2002) encuentran señales coincidentes con el YD, e incluso algunos autores como Bennett et al. (2000) sugieren un calentamiento progresivo sin la presencia de reversiones frías para esta región.

### **1.7.3. Tardiglacial en Patagonia**

Las evidencias de cambios climáticos en Patagonia durante el Tardiglacial provienen de numerosos registros paleoecológicos, entre los que destacan registros sedimentológicos, evidencias geomorfológicas de avance y retroceso glacial, y algunos proxies biológicos como el polen, diatomeas, coleópteros y quironómidos. Las controversias en cuanto a presencia, duración y magnitud de eventos registrados en otras partes del mundo (como el Hemisferio Norte y Antártida) constituyen temas de debate actual entre aquellos que estudian los cambios ocurridos durante el Tardiglacial en el extremo sur de Sudamérica. De acuerdo a Glasser et al. (2004), los glaciares cubrían gran parte de Patagonia alrededor de los 14600 años  $C^{14}$  BP, pero, según estos autores, un rápido y uniforme calentamiento ocurrió a partir de los 13000 años  $C^{14}$  BP, sin reversiones climáticas significativas durante el Tardiglacial. En la misma línea, Bennett et al. (2000) a partir de

la observación de estudios de polen, sugieren un calentamiento gradual sin reversiones para el Hemisferio Sur. Esta opinión es también avalada por estudios de coleópteros fósiles en la Región de los Lagos Chilenos por parte de Hoganson & Ashworth (1992) y por estudios de polen realizados por Markgraf (1991, 1993) en el este de Patagonia. Ambos autores concluyen que la tendencia al calentamiento iniciada a los 13000 años C<sup>14</sup> BP no fue interrumpida por ningún episodio de enfriamiento. Sin embargo, otros estudios parecen desafiar el concepto de que el clima en Patagonia se caracterizó por un calentamiento sin interrupciones después de la terminación del Último Máximo Glacial (Rabassa, 2008). Así, por ejemplo, Marden (1997) presentó evidencias de dos avances glaciares en el Campo de Hielo Patagónico Sur, hace alrededor de 11880-9180 años C<sup>14</sup> BP, coincidente con evidencias palinológicas (Heusser y Rabassa 1987, Heusser, 1987, 1993, 2003) que indicaban un enfriamiento y deterioro climático alrededor de los 11000-10000 años C<sup>14</sup> BP. Fogwill & Kubik (2005) analizando datos de rayos cosmogénicos encontraron un avance de glaciares Patagónicos hace alrededor de 12-15 ka, con una edad promedio de 13,2 ka. Este evento sería parcialmente coincidente con el ACR (14,5-12,9 ka). Según estos autores, el avance y retroceso glacial en Patagonia se encontraría desfasado con respecto al Hemisferio Norte, siguiendo un patrón climático similar al Antártico durante el Tardiglacial. Esta posición es compartida por Sudgen et al. (2005), quienes consideran que el ACR es predominante en el clima del extremo sur de Patagonia. En contraposición, Becker et al. (2005), luego del estudio de las morenas de Puerto Banderas en el Lago Argentino, concluyen que el avance glacial en esta región ocurrió durante o apenas después del YD. Asimismo, Moreno & León (2004) habiendo estudiado registros de polen en el Distrito de los Lagos Chilenos, apoyan la idea de que los cambios climáticos registrados durante el Tardiglacial en latitudes medias de Sudamérica estarían en fase con los eventos ocurridos en el Hemisferio Norte. Según Rabassa (2008), no todo el clima de Patagonia Sur estaría en fase con el clima Antártico, dependiendo el patrón observado de la posición del frente polar y de los vientos Westerlies. Así, a medida que dicho frente y los Westerlies migran, la frontera entre respuestas coincidentes con el Hemisferio Norte y Antártida sería desplazada latitudinalmente de igual forma. De la misma manera, McCulloch et al. (2000), consideran que el gran avance glacial registrado en el Estrecho de Magallanes a los 15350-12250 años cal BP, (período que incluye tanto el ACR como a la primera parte del YD) habría estado influido por el desplazamiento hacia el sur de los vientos

Westerlies, ocurrido hace 14300 años cal BP, cuando estos vientos migraron desde su posición latitudinal durante el último período glacial al norte hasta su ubicación actual. En cuanto a los quironómidos, la mayor parte de los estudios relacionados con reconstrucciones climáticas hasta la fecha se han concentrado en Patagonia Norte en Argentina, y en el sur de Chile. Ariztegui et al. (1997), en un estudio multiproxy que incluía además del análisis de quironómidos fósiles, al polen y la geoquímica del Lago Mascaradi, encontraron una reversión climática coincidente con el YD. Entre los 13470 y los 11960 años cal BP un decaimiento en la abundancia total de quironómidos, junto con una caída en el influjo polínico y en el índice de hidrógeno fueron interpretados como un enfriamiento acompañado por un incremento en la erosión subglacial debido a un avance en capa de hielo del Tronador que alimenta el lago proglacial (Massaferro & Vandergoes, 2007). Massaferro & Brooks (2002), realizaron la primer reconstrucción ambiental de alta resolución en Chile utilizando quironómidos fósiles obtenidos a partir de testigos sedimentarios de la Laguna Stibnite, en la Península de Taitao. El análisis de los cambios en ensambles de quironómidos permitió determinar que el clima en el sur de Chile alcanzó un máximo enfriamiento durante el YD. Además, durante este período se registró una caída en la concentración de cápsulas cefálicas, fenómeno indicativo de baja productividad, consistente con bajas temperaturas durante este evento. No obstante, un estudio de polen y quironómidos fósiles (Massaferro et al., 2005) realizado en la Laguna Fácil en el Archipiélago de Chonos (Chile), no arrojó evidencias de ningún evento frío coincidente con el YD. Estos autores argumentan que la discrepancia en los resultados de Laguna Fácil y Laguna Stibnite, a pesar de presentar faunas similares y de encontrarse próximas entre sí, se debería a que la ubicación más norteña de Laguna Fácil resultaría en una menor influencia por cualquier resurgencia que pudieran haber experimentado los Glaciares Andinos durante el YD. La variabilidad geográfica en la actividad glacial podría indicar que las condiciones climáticas fueron insuficientemente intensas y/o de insuficiente duración para afectar de manera uniforme cambios paleobióticos, de esta manera, una respuesta durante el YD podría ser reconocida en algunos sitios, pero en otros no (Massaferro & Vandergoes, 2007). Recientemente, Massaferro (2010), a partir del estudio de muestras del Lago Mascaradi detectó un deterioro climático entre los 11200-10300 años  $C^{14}$  BP (13100-11500 años cal BP), coincidente con el evento identificado para latitudes medias del Hemisferio Sur (Hajdas et al., 2003) conocido como Huelmo Mascaradi Cold Reversal (HMCR). Asimismo, los ensambles de quironómidos estarían indicando un enfriamiento a los 12650 años  $C^{14}$  BP

(14400 años cal BP) simultáneo al ACR. La comparación de estos resultados con testigos de hielo de Antártida y Groenlandia revelan eventos climáticos similares durante el Tardiglacial, pero su completa interpretación se encuentra limitada por falta de información taxonómica, desarrollo de modelos de inferencia suficientemente robustos, cronologías precisas, y la insuficiencia de registros diseminados a través del Hemisferio Sur (Massferro & Vandergoes, 2007).

#### **1.7.4. Holoceno en Patagonia**

Durante el Holoceno se han registrado cambios climáticos, con fluctuaciones de temperatura, y también de precipitación, con alternancia de períodos secos y húmedos, hasta alcanzar las condiciones actuales. Habitualmente, el Holoceno temprano (10000-5000 años C<sup>14</sup> BP) ha sido considerado como un intervalo de mejoramiento climático, con un consenso general de que los avances glaciares sugeridos para este período han sido incorrectamente datados o malinterpretados (Rabassa, 2008). Sin embargo, Douglass et al. (2005), demostraron que al menos un glaciar en el lado Chileno del Lago Buenos Aires avanzó entre los 8500-6200 años C<sup>14</sup> BP. Según estos autores, el avance en el hielo sería el resultado del desplazamiento hacia el norte de los Westerlies, lo que habría causado un aumento en las precipitaciones y/o un descenso en la temperatura a estas latitudes. Por otra parte, investigaciones palinológicas llevadas a cabo por Heusser (1974) reconocieron que el intervalo más cálido registrado para el Holoceno temprano ocurrió entre los 8500-6500 años C<sup>14</sup> BP, aunque posteriormente Heusser & Streeter (1980), sugirieron una edad entre 9410-8600 años C<sup>14</sup> para el episodio de máximo mejoramiento climático durante esta parte del Holoceno. De acuerdo a Glasser et al. (2004), la temperatura atmosférica al este de Los Andes, entre los 8500-6500 años C<sup>14</sup> BP, era 2 °C por encima de los valores actuales.

A partir del Holoceno medio comienzan a registrarse evidencias generalizadas de reversiones climáticas en Patagonia. Glasser et al. (2004) consideran que los avances glaciares registrados en Patagonia comenzaron alrededor de los 5000 años C<sup>14</sup> BP, en coincidencia con un fuerte enfriamiento registrado durante esta época (intervalo Neoglacial). Estudios pioneros llevados a cabo por Mercer (1968, 1976) en morenas a ambos lados (este y oeste) de los dos Campos de Hielo Patagónicos arrojaron evidencias de tres avances glaciares ocurridos durante los últimos 5000 años. El primer evento aconteció a los 4700-4200 años C<sup>14</sup> BP, el segundo a los 2700-2000 años C<sup>14</sup> BP, y el tercero durante los últimos 300 años (siglos XVII a XX, comprendiendo el intervalo frío

conocido como “Pequeña Edad de Hielo”). Evidencias palinológicas a partir de testigos obtenidos en el Distrito de los Lagos Chilenos (Heusser, 1974; Heusser & Streeter, 1980), identificaron, de la misma manera, tres episodios fríos en los últimos 5 ka BP, con edades estimadas en 4950-3160 años C<sup>14</sup> BP para el primero, entre los 3160-890 años C<sup>14</sup> para el segundo, y durante los últimos 350 años. Coincidentemente con el primero de estos episodios, hace alrededor de 5000 años cal BP, se registró un abrupto enfriamiento de las aguas superficiales en el sector del Atlántico Sur, lo que conllevó a una expansión del hielo marino Antártico (Heusser, 2003). Asimismo, Rabassa (2008), a partir de la topografía de los valles glaciares próximos al Glaciar Vinciguerra (Tierra del Fuego) identificó dos eventos bien definidos para el Holoceno Medio y Tardío; un primer evento de estabilización del glaciar alrededor de los 5000 años C<sup>14</sup> BP, y una segunda fase de estabilización ocurrida durante la “Pequeña Edad de Hielo”.

Por otra parte, Ariztegui et al. (2008) consideran que, al menos durante el Holoceno Tardío, los avances glaciares observados en el extremo sur de Patagonia estarían respondiendo a un cambio en el patrón de precipitaciones más que a un descenso en la temperatura. Markgraf et al. (2003), proponen que estos cambios en las precipitaciones observados en el sur de Sudamérica durante el Holoceno obedecerían a modificaciones en la posición e intensidad de los Southern Westerlies. De acuerdo a estos autores, durante el Holoceno temprano las franjas latitudinales del norte (36° S a 43° S) y sur (52° S a 56° S) de Patagonia estaban caracterizadas por ambientes secos, mientras que latitudes intermedias (43° S a 52° S), donde se encontraban localizados los Westerlies, presentaban un elevado nivel de humedad. A partir de los 8500 años cal BP, la situación se invirtió, posiblemente debido a una posición más meridional de los Westerlies, alternando estacionalmente su ubicación a través de toda la franja latitudinal. Durante el Holoceno medio (6000 años cal BP) los Westerlies habrían llevado humedad a la región Andina y al extremo sur de Patagonia, mientras que las condiciones semiáridas en la región extra-Andina parecerían sugerir que los Westerlies eran menos intensos que en el presente (Mancini et al., 2008). Finalmente, después de los 5000 años cal BP, se habrían establecido los ambientes y climas actuales, caracterizados por una gran variabilidad, asociada a la influencia de “El Niño” (ENSO) (Markgraf et al., 2003). En concordancia, estudios de quironómidos en Laguna Stibnite (Península de Taitao, Chile) muestran una respuesta a un patrón cíclico en las precipitaciones durante el Holoceno.

## 1.8. Los quironómidos y su aplicación como proxy paleoecológico

### 1.8.1. Biología y ecología de quironómidos actuales

Los quironómidos (Diptera: Chironomidae) son insectos holometábolos (con metamorfosis completa), presentando, en la mayoría de las especies, un estadio adulto alado con desarrollo de larva y pupa acuáticas (Fig. 3). Los huevos (hasta 3000 por oviposición) son depositados cerca de la superficie del agua en una matriz gelatinosa protectora, a menudo adherida a la vegetación circundante. La forma y el arreglo de la masa de huevos varían en las distintas subfamilias, desde un tipo lineal en los Orthocladiinae y Diamesinae hasta esférica en los Tanypodinae y Chironominae (Oliver, 1971). Mientras que la duración de este estadio depende principalmente de la temperatura (Oliver, 1971), la cantidad total de huevos que finalmente se desarrolla está influida por la competencia intraespecífica, pH, fotoperíodo, temperatura y oxígeno disuelto (Pinder, 1995).

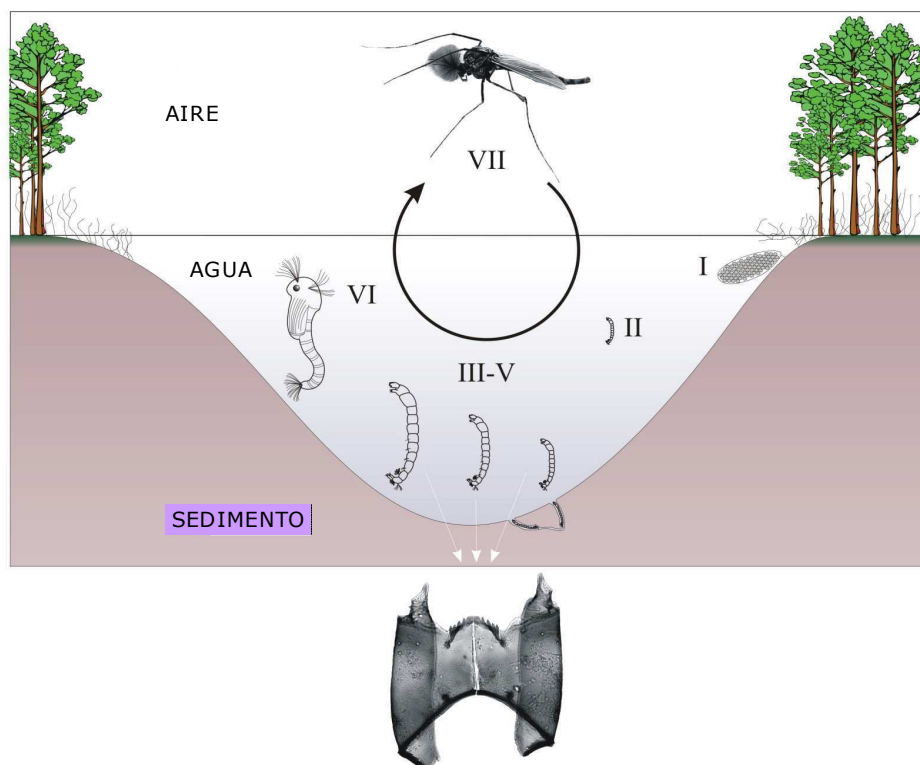


Figura 3. Ciclo de vida de la mayor parte de las especies de quironómidos (de Larocque & Rolland, 2006). Las masas de huevos (I) son depositadas por los adultos cerca de la superficie del agua y habitualmente adheridas a la vegetación circundante. Luego de la eclosión emerge la larva 1 (II), alcanzando a partir de sucesivas mudas los estadios larvales 2, 3, 4 (III-V) y finalmente pupa (VI). Cuando la pupa madura, luego de recibir los estímulos correspondientes, se desplaza hasta la superficie y ocurre la eclosión del adulto (VII), completándose de esta manera el ciclo. En detalle, se observa la cápsula cefálica preservada en los sedimentos lacustres.



El estadio larval es aquel que ocupa la mayor parte del ciclo de vida de los quironómidos, durante el cual se acumulan las reservas energéticas necesarias para completar el ciclo (Oliver, 1971). El mismo consta de 4 estadios, que se diferencian entre sí principalmente en el tamaño, aunque en los primeros las principales estructuras pueden resultar difíciles de apreciar. El tamaño de la larva oscila entre 1 y 30 mm, variando la duración de esta etapa entre 2 semanas y 4 años (dependiendo de la especie, temperatura y disponibilidad de alimento) (Coffman, 1978). En los trópicos, donde predominan condiciones ambientales uniformes, el desarrollo es ininterrumpido. En contraposición, en las regiones polares y templadas la larva se debe ajustar a las condiciones desfavorables durante los meses de invierno, produciéndose una disminución de la actividad, e incluso un cese del crecimiento y desarrollo (Oliver, 1971). El primer estadio larval es planctónico, fotopositivo, y es el responsable de la dispersión de la especie (Walker, 1987). En el hábitat adecuado, el primer o segundo estadio establece el modo de vida bentónico (generalmente penetran unos pocos cm en el sustrato) y sedentario que usualmente continúa a través de las siguientes etapas larvales (excepto en las Tanypodinae, que son nadadoras) En la mayoría de estas especies las larvas construyen tubos a partir de partículas del sustrato, variando la estructura de los mismos con los distintos géneros, e incluso especies. La alimentación es diversa: algunas especies de Tanypodinae son carnívoras, las Chironominae suelen ser detritívoras, mientras que las especies de Orthoclaadiinae son generalmente fitófagas. Otras especies de Chironominae y Orthoclaadiinae parasitan quironómidos, gasterópodos y efemerópteros, entre otros invertebrados acuáticos (Oliver, 1971). La fase de pupa es de corta duración, variando entre unas pocas horas y unos pocos días. Excepto por los Tanypodinae, prácticamente todas las pupas son sedentarias (Walker, 1987). Cuando la pupa madura se desplaza hacia la superficie del agua ayudada por el aire acumulado entre su piel, y ocurre la eclosión del adulto (Oliver, 1971). El imago suele vivir escasos días, aunque a veces alcance hasta un par de semanas de vida, durante los cuales se llevan a cabo las actividades reproductivas (también de dispersión) (Coffman, 1978). Una de las características más distintivas de los adultos es su capacidad de agruparse formando enjambres. Aparentemente el período de enjambramiento se encuentra gobernado por la intensidad de la luz, aunque puede ser modificado por la temperatura. Los enjambres pueden estar constituidos enteramente por machos, machos de diversas especies, o una mezcla de machos y hembras (Oliver, 1971).

Los quironómidos pueden desarrollarse en una gran diversidad de hábitats, alcanzando la familia una distribución mundial. Las dos especies encontradas en la Antártida constituyen los insectos holometábolos de distribución más austral (Oliver, 1971). Otros ambientes extremos colonizados por quironómidos incluyen los glaciares de Nepal a 5600 m de altura o las profundidades (1000 m) del Lago Bikal en Siberia (Epler, 2001). La mayor parte de los quironómidos se encuentran en aguas calmas e iluminadas, con fácil accesibilidad a la materia orgánica presente, constituyendo junto con los oligoquetos importantes agentes de intercambio de materiales en la interfase agua-sedimento (Margalef, 1983). Por su parte, la distribución de cada subfamilia, dentro de su rango geográfico, se encuentra determinada principalmente por la disponibilidad de agua adecuada a los requerimientos de la larva. Así, los Podonominae son reofílicos y adaptados a condiciones frías, muy comunes en el extremo sur del Hemisfero Sur (Oliver, 1971). Las larvas de algunas especies de esta subfamilia se encuentran en ríos alimentados por glaciares, y en corrientes cercanas a los glaciares, con temperaturas próximas a los 0 °C (Ashe et al., 1987). Los Diamesinae también son reofílicos y adaptados al frío, aunque es posible hallar algunos géneros en hábitats lénticos (Oliver, 1971). Los Prodiamesinae son característicos de aguas frías, en zonas profundas en lagos oligotróficos, o en zonas litorales en lagos de alta montaña (Ashe et al., 1987). La mayoría de las especies de quironómidos pertenecen a las subfamilias Tanypodinae, Chironominae y Orthoclaadiinae, las cuales presentan una distribución mundial. La mayor parte de los Tanypodinae y Chironominae son termófilos y adaptados a condiciones lénticas, aunque especies de ambas subfamilias ocurren en hábitats fríos y corrientosos (Oliver, 1971). Algunas especies de Chironominae poseen hemoglobina, lo que les permite sobrevivir en aguas con baja concentración de oxígeno (Ashe et al., 1987). Los Orthoclaadiinae ocupan el rango de hábitats más amplio de todos los quironómidos. Las larvas de esta subfamilia, primariamente adaptada a condiciones frías, prosperan en todo tipo de ambientes, tanto lótico como lénticos, e incluso en hábitats terrestres (Oliver, 1971). En resumen, y como regla general para las distintas subfamilias, progresando desde las regiones polares al Ecuador (desde latitudes altas a bajas), o desde regiones montañosas a zonas llanas (desde elevada altitud a baja altitud) hay un incremento en la diversidad y número de especies de Chironominae y Tanypodinae, con un correspondiente descenso en Orthoclaadiinae, Podonominae y Diamesinae (la relación se invierte desplazándose desde el ecuador a los polos). Esta distribución es el reflejo de las adaptaciones de las principales subfamilias a las distintas

condiciones ambientales imperantes (oxígeno disuelto, temperatura del agua, clima, altitud y corriente) (Ashe et al., 1987). Por último, los Telmatogetoninae, con sus representantes marinos, escapan a esta generalización dado que su distribución responde a otros factores. Los representantes de esta subfamilia se encuentran en regiones del litoral marino, en zonas rocosas periféricas, sometidas a la constante acción de las mareas (Oliver, 1971), con especiales adaptaciones a este medio inhóspito y altamente inestable (Ashe et al., 1987).

Actualmente, se considera que las adaptaciones básicas y los primeros pasos en la evolución filogenética de la familia Chironomidae tuvieron lugar en pequeños arroyos de montaña y manantiales, en aguas frías, y que la presencia actual de estos insectos en otros hábitats constituye una radiación adaptativa secundaria (Oliver, 1971; Ashe et al., 1987). Desde una perspectiva biogeográfica, la distribución actual de los distintos géneros de quironómidos se puede explicar por eventos de vicarianza, y en tiempos recientes, por fenómenos de dispersión. Aparentemente, se han registrado numerosos intercambios de fauna de quironómidos entre la región Neártica y la Neotropical, tanto en grupos adaptados a condiciones frías como cálidas. La existencia de una cadena montañosa continua desde Alaska hasta Centroamérica, conectándose luego con la Cordillera de los Andes, proporcionó un corredor a través del cual las especies adaptadas al frío de Norteamérica y Sudamérica pudieron migrar latitudinalmente en ambas direcciones (Ashe et al., 1987).

### **1.8.2. Clasificación y taxonomía de quironómidos en Sudamérica**

La familia Chironomidae pertenece al orden Díptera, (Tabla 1), constituyendo una familia primitiva dentro de este grupo, estrechamente relacionada con los Culicidae y Ceratopogonidae (Epler, 2001). Hasta la fecha se han descrito cerca de 5000 especies, (agrupadas en 339 géneros) aunque se estima que el número real de especies asciende a unas 15000 (Callisto et al., 2002).

Tabla 1. Clasificación biológica de la familia Chironomidae

Reino:	Animalia
Phylum:	Arthropoda
Clase:	Insecta
Orden:	Diptera
Suborden:	Nematocera
Infraorden:	Culicomorpha
Superfamilia:	Chironomoidea
Familia:	Chironomidae

Ferrington Jr. (2008) reconoce 11 subfamilias dentro de la familia Chironomidae: Telamtogetoninae, Usambaromyiinae, Aphroteniinae, Podonominae, Chilenomyiinae, Tanypodinae, Buchonomyiinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae y Chironominae. Asimismo, algunas de estas subfamilias se subdividen en tribus (Tabla 2).

En Sudamérica están representadas 9 de las 11 subfamilias, con unos 87 géneros y 448 especies citadas válidas (Paggi, 2009). La subfamilia Chironominae es dominante con cerca del 33% del total de especies de quironómidos, seguida por los Orthoclaadiinae (aprox. 23%), Podonominae (22,5%), Tanypodinae (13,8%), y el resto de especies correspondiente a las subfamilias restantes (Ashe et al., 1987). Por su parte, en la zona templada de Sudamérica se pueden reconocer dos regiones de fauna distinta. Las aguas corrientes de los Andes y de la Cordillera de la Costa, junto con los lagos del sur de Chile y Patagonia conforman una de estas regiones, predominando aquí los Podonominae y los Orthoclaadiinae, con escasa participación de los Chironominae (Reiss, 1977). Asimismo, en esta región se encuentran representadas las subfamilias Podonominae, Diamesinae, Aphroteniinae y Chilenomyiinae, ausentes en las zonas tropicales (Ashe et al., 1987). Por el contrario, las tierras bajas de Uruguay, el norte de Argentina, y Paraguay, las cuales constituyen la segunda región, están dominadas por los Tanypodinae y Chironominae, compartiendo un número considerable de especies con la zona tropical sudamericana (Reiss, 1977). Por otra parte, del total de géneros registrados para Sudamérica, cerca de 15 son endémicos, destacándose *Chilenomyia*,

cuya única especie *Chilenomyia paradoxa* (única representante de la subfamilia Chilenomyiinae), es exclusivamente neotropical, habiéndosela encontrado únicamente en el sur de Chile, en los bosques de *Nothofagus* (Ashe et al., 1987, Paggi, 2009).

Tabla 2. Subfamilias de Chironomidae con sus respectivas tribus (Ferrington Jr., 2008)

Subfamilia	Tribu
Telmatogetoninae	-
Usambaromyiinae	-
Aphroteniinae	-
Chilenomyiinae	-
Podonominae	Boreochlini Podonomini
Tanypodinae	Anatopynyyiinae Coelopyiini Coelotanypodini Macropelopiini Natarsiini Pentaneurini Procladiiini Tanypodini
Diamesinae	Boreoheptagyiini Diamesini Harrisonini Lobodiamesinae Protanypodinae
Prodiamesinae	-
Orthocladiinae	Corynoneurini Metriocnemini Orthocladiiini
Chironominae	Chironomini Tanytarsini Pseudochironomini
Buchonomyiinae	-

### **1.8.3. Taxonomía de quironómidos en Patagonia**

Los primeros estudios taxonómicos de quironómidos en Patagonia fueron llevados a cabo por Edwards (1931) a partir de su trabajo denominado “Diptera of Patagonia and South Chile”. En tiempos más recientes, Paggi (1979, 2007); Reiss (1972); Sæther (1990) y Sæther & Andersen (2003) han abordado la taxonomía y biodiversidad de este grupo en la región. Asimismo, investigaciones centradas en reconstrucciones paleoambientales llevados a cabo por Massaferró & Brooks (2002) y Massaferró et al. (2009) en el sur de Chile han arrojado nueva luz acerca de la taxonomía y sistemática de estos insectos, principalmente a través del estudio de larvas fósiles. Recientemente, Massaferró et al. (en prensa) han desarrollado una clave para identificar los nueve morfotipos fósiles de la tribu Tanytarsini (Subfamilia Chironominae) descritos para Patagonia argentina y chilena, constituyendo una de las primeras claves de quironómidos fósiles para la región, transformándose en el futuro en una referencia para el estudio de quironómidos fósiles de Patagonia y otras regiones del Hemisferio Sur. Sin embargo, a pesar de los avances conseguidos en estos últimos tiempos, aún existen numerosas especies sin describir, persistiendo una elevada incertidumbre en distintos aspectos de la taxonomía y sistemática de este grupo en el extremo sur de Sudamérica.

### **1.8.4. Morfología larval y tafonomía de la cápsula cefálica**

Las larvas de quironómidos son elongadas, usualmente cilíndricas, alcanzando en la madurez un tamaño final de entre 1 y 30 mm de largo. El cuerpo posee 12 segmentos; 3 torácicos y 9 abdominales, con escasa diferenciación entre tórax y abdomen (excepto previo a la pupación, donde los segmentos torácicos se agrandan). El primer segmento torácico alberga un par de parápodos (parápodos anteriores), mientras que el extremo anal usualmente presenta otro par de parápodos (parápodos posteriores), un par de procerco con setas, y de uno a tres pares de túbulos anales (Oliver & Roussel, 1983). Asimismo, algunos Chironominae pueden presentar túbulos ventrales en el penúltimo segmento abdominal, los cuales le permiten aumentar la superficie de respiración (Fig. 4). Las larvas de quironómidos no poseen espiráculos funcionales y la respiración se realiza a través del tegumento (Paggi, 2009). El color es variable, desde blanco a

traslúcido, pasando por amarillo, marrón, rojo, verde o violeta, siendo la cabeza generalmente más oscura que el cuerpo (Oliver & Roussel, 1983).

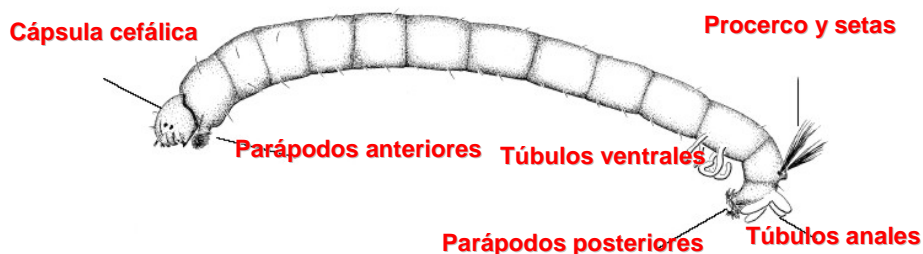


Figura 4. Morfología de una larva de quironómido, en este caso *Chironomus* (Epler, 2001).

La morfología y estructuras de la cápsula cefálica varían ampliamente entre las distintas subfamilias, e incluso entre géneros y hasta especies. Generalmente la cápsula cefálica es más larga que ancha y más estrecha hacia la parte anterior, presentando de una a tres manchas oculares. La antena presenta un número variable de segmentos, entre 4 y 8 (comúnmente 5), presentando habitualmente en el segmento basal un órgano conocido como “ring organ”, y un denominado órgano de Lauterborn, el cual surge generalmente a partir de los segmentos antenales (Figs. 6 y 7). Las piezas bucales consisten en un mentum en posición medio ventral, un par de placas ventromentales a cada lado del mentum; mandíbulas, un labro y palatum dorsales, llevando las premandíbulas; y un par de maxilas entre la base de las mandíbulas y el mentum (Figs. 6 y 7) (Oliver & Roussel, 1983). La mayor parte de la variación encontrada entre cápsulas cefálicas de larvas de quironómidos puede ser ilustrada en referencia a las subfamilias Chironominae, Orthocladiinae y Tanypodinae (Walker, 1987).

La cápsula cefálica de los Tanypodinae (Fig. 5) presenta escasa pigmentación y un aspecto elongado (Walker, 1987). En esta subfamilia la antena es retráctil, compuesta por 4 segmentos (Oliver & Russel, 1983). En la región media anterior, en posición ventral, se distingue la lígula, cuya forma y número de dientes sirven de caracteres diagnósticos para su identificación (Walker, 1987). El mentum presenta un apéndice membranoso (apéndice M) con pseudorádula, a menudo acompañado lateralmente por los dientes dorsomentales (Paggi, 2009).

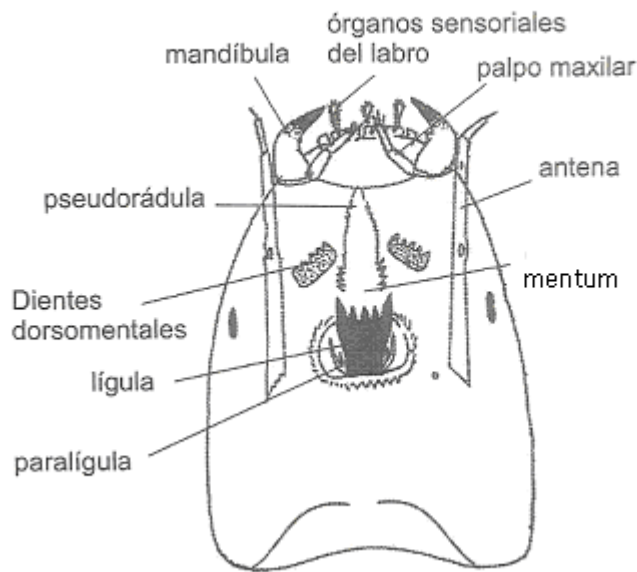


Figura 5. Esquema de la cápsula cefálica de un Tanypodinae típico (vista ventral), con los principales caracteres taxonómicos utilizados para su identificación (Paggi, 2009).

Los principales caracteres que permiten la identificación de fósiles de Chironominae (Fig. 6) y Orthoclaadiinae (Fig. 7) son las placas ventrometales y los dientes del mentum (Walker, 1987).

En los Chironominae, las placas son grandes y frecuentemente presentan estriaciones, en forma de abanico en la tribu Chironomini, y elongadas en los Tanitarsini (Walker, 1987). El mentum se encuentra conformado por numerosos dientes esclerotizados, cuyo tamaño y disposición es característico para cada taxa (Paggi, 2009).

Los Orthoclaadiinae, por su parte, son la subfamilia que presenta mayor variabilidad estructural entre todos los quironómidos (Oliver & Roussel, 1983). Presentan placas ventrometales poco conspicuas, sin estriaciones, ocasionalmente vestigiales (Walker, 1987). Al igual que en los Chironominae, el número, tamaño y disposición de los dientes del mentum constituyen caracteres diagnósticos útiles para diferenciar géneros (Paggi, 2009).



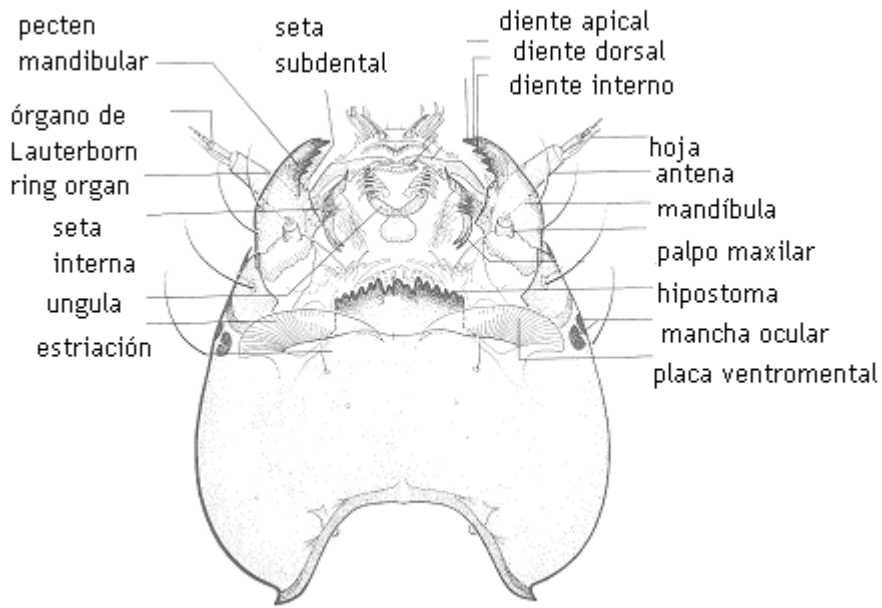


Figura 6. Esquema de la cápsula cefálica de *Chironomus* (en vista ventral), representativo de la subfamilia Chironominae. Se destacan las placas ventromentales estriadas en forma de abanico, características de la tribu Chironomini, pudiéndose apreciar en detalle los distintos segmentos antenales con sus órganos y las diferentes piezas bucales (Oliver & Roussel, 1983).

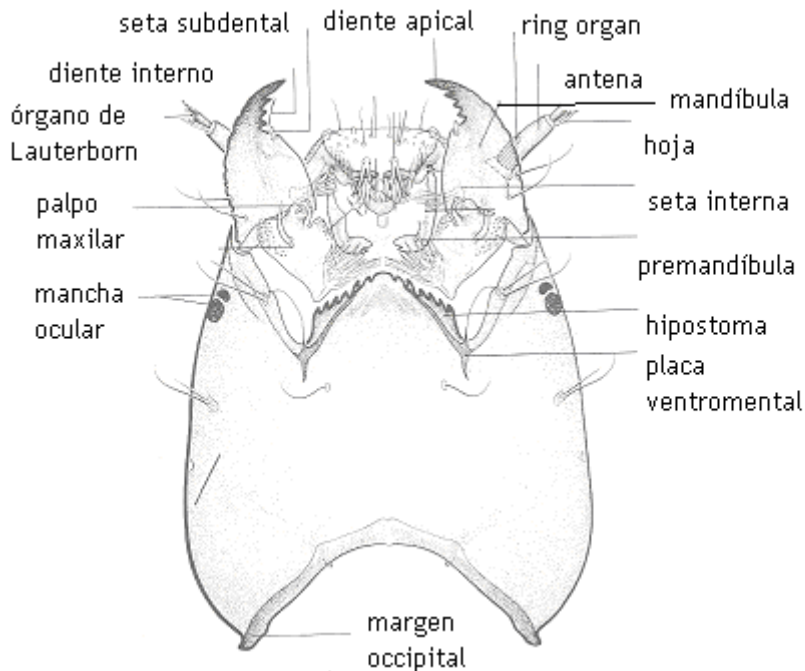


Figura 7. Esquema de la cápsula cefálica de *Cricotopus* (vista ventral), un Orthocladiinae. En esta subfamilia las placas ventromentales se encuentran escasamente desarrolladas (Oliver & Roussel, 1983).

Las cápsulas cefálicas son producidas por cada individuo durante cada estadio larval, de manera que un quironómido capaz de sobrevivir hasta el cuarto estadio habrá originado cuatro cápsulas cefálicas. De esta forma, las cápsulas preservadas en el sedimento pueden provenir de la exuvia durante la muda o de los restos de larvas muertas. Existen un conjunto de razones por lo cual la abundancia de restos fósiles podría no reflejar la abundancia real de las larvas vivientes de las cuales derivan dichos fósiles, entre las que se pueden mencionar una diferente calidad de preservación entre distintos taxa, entre distintos estadios, y entre cápsulas originadas a partir de exuvias y aquellas dejadas por insectos muertos (Walker, 1987). Así, por ejemplo, es más frecuente encontrar larvas del 3er y 4to estadio ya que éstas son más grandes y quitinosas, en contraposición con las del 1er y 2do estadio, cuyo pequeño tamaño y delgadez cuticular las hacen más susceptibles a la descomposición por parte de hongos y bacterias (Walker, 1987; Broderson & Anderson, 2000; Porinchi & McDonald, 2003). Aparentemente, este principio es aplicable a distintos taxa, por lo que la abundancia relativa de cada grupo estaría bien representada en una muestra dada. Asimismo, si bien algunos estudios (Bryce, 1962; Roback, 1970), sugieren una deficiente preservación en algunos Tanypodinae, Walker (1984) ha encontrado una buena correlación entre la composición de quironómidos vivientes actuales y la de los ensambles fósiles.

Por otra parte, la redistribución de las cápsulas cefálicas puede influir la concentración y composición de los ensambles fósiles. Algunos estudios han demostrado que puede existir desplazamiento de las cápsulas fuera de la costa, particularmente en lagos poco profundos, o en las zonas litorales/sublitorales en lagos estratificados (Walker, 1987). De la misma forma, el sitio de sedimentación de los restos no constituye necesariamente el hábitat del organismo vivo. En este sentido es necesario considerar que los testigos lacustres son tomados habitualmente de la parte más profunda del cuerpo de agua (es el sitio óptimo para obtener un perfil completo e imperturbado), y que estos sedimentos profundos contienen una mezcla de restos, tanto profundos como litorales (Hofmann, 1986).

### 1.8.5. Los quironómidos como bioindicadores paleoambientales

Los fósiles de quironómidos han sido utilizados extensivamente como indicadores de condiciones ambientales pasadas (Massaferro et al., 2008). Estos insectos han demostrado ser una herramienta útil como indicadores de condiciones tróficas en lagos, de cambios de pH (acidificación), de cambios en el nivel del agua, salinidad, y más recientemente de cambios climáticos, especialmente de temperatura (ver 1.8.7).

Brooks (2003), enumera una serie de atributos que identifican a las larvas de quironómidos como excelentes indicadores de condiciones ambientales:

- Estenotópicos: presentan un estrecho rango ecológico, respondiendo cada grupo de manera particular a diferentes perturbaciones ambientales. Una gran proporción de taxa son estenotópicos.
- Ubicuos: Las larvas de quironómidos se encuentran en prácticamente todos los hábitats acuáticos, e incluso algunos Orthoclaadiinae en ambientes semiterrestres y terrestres.
- Abundantes: Se encuentran entre los invertebrados acuáticos más abundantes (sólo superados por los oligoquetos), lo que permite obtener suficientes cápsulas cefálicas a partir de una pequeña muestra de sedimento (usualmente alcanza con 2 a 4 g).
- Identificables: Las cápsulas cefálicas se preservan en buenas condiciones en la mayor parte de los sedimentos, permitiendo la identificación de la mayoría de los especímenes hasta nivel genérico, resolución suficiente para realizar inferencias ecológicas a partir de un ensamble de quironómidos fósiles.
- Riqueza específica: Usualmente se encuentran numerosos taxa en una secuencia dada, aunque esto depende del tipo de lago, la naturaleza del sedimento y la ubicación geográfica del cuerpo de agua.
- Complementarios: Las inferencias realizadas a partir de un ensamble de quironómidos pueden complementar la información obtenida a partir de otros

proxies. Así, por ejemplo, las diatomeas constituyen excelentes indicadores de las condiciones pelágicas de un cuerpo de agua, análisis que puede ser complementado utilizando a los quironómidos como indicadores de zonas bentónicas y profundas.

- Sensibles: Debido al corto tiempo generacional y a la capacidad de los adultos alados de desplazarse de un sitio a otro, la respuesta de los quironómidos a un cambio ambiental es prácticamente instantánea. Las larvas de estos insectos se desarrollan en el lugar donde se fosilizan, lo que significa que están respondiendo a condiciones ambientales locales.

Aprovechando estos atributos, en una de las primeras aplicaciones de los quironómidos en reconstrucciones ambientales, estos insectos han sido utilizados como indicadores de condiciones tróficas en lagos. En las regiones templadas las zonas profundas de un lago estratificado pueden presentar diferentes comunidades de quironómidos de acuerdo al régimen de oxígeno durante los períodos de estancamiento. Si el contenido de oxígeno es permanentemente alto en los lagos de la Europa templada, éstos son ocupados por una comunidad de *Tanytarsus lugens*; o por alguno de sus equivalentes en la región Neártica o Neotropical (Hofmann, 1986). Bajo condiciones de anoxia severa, especies del género *Chironomus*, que cuentan con hemoglobina de invertebrados como principal adaptación a estas condiciones (Ashe et al., 1987) se vuelven predominantes.

La composición de especies de la fauna profunda de quironómidos depende entonces del oxígeno disponible en esta zona, lo cual habitualmente se encuentra relacionado con la condición trófica de un lago (Hofmann, 1986). Cuando un lago es pobre en nutrientes, la productividad orgánica es escasa (lago oligotrófico), y las tasas de producción y descomposición son tan bajas que la concentración de oxígeno en el hipolimnio permanece constante (Hofmann, 1986; Lowe & Walker, 1997). Por el contrario, un incremento en la cantidad de nutrientes resulta en una elevada productividad orgánica (lago eutrófico), con la consiguiente deficiencia en la concentración de oxígeno en las zonas profundas (Walker, 1987). Basándose en este principio se adoptaron distintas clasificaciones tróficas, reconociendo distintos tipos de lagos de acuerdo a la fauna profunda de quironómidos. Por su parte, Hofmann (1986), resalta la existencia de factores adicionales (como la relación de volumen hipolimnio/epilimnio, la duración del período de estancamiento y la temperatura del

agua del hipolimnio) que también pueden afectar la concentración de oxígeno en el hipolimnio. De esta forma, según este autor, un reemplazo en la comunidad de *Tanytarsus lugens* por *Chironomus* sería indicativa de eutrofización, siempre y cuando el nivel de oxígeno del lago esté respondiendo principalmente a un incremento en nutrientes, en oposición a los otros factores enumerados.

En Patagonia, hasta la fecha, se han realizado unos pocos estudios utilizando quironómidos como indicadores de condiciones tróficas, todos de carácter cualitativo, principalmente relacionados con el impacto de determinadas actividades humanas sobre el ecosistema (Bianchi et al., 1997, 2000; Massaferró et al., 2004).

Estos insectos también han sido utilizados para medir el impacto de la lluvia ácida sobre los ecosistemas acuáticos en Europa y Norteamérica durante los siglos XIX y XX. La consecuencia inmediata de este fenómeno es disminuir el pH, afectando la función del ecosistema (Massaferró et al., 2008). Algunas especies de quironómidos tienen la capacidad de sobrevivir en ambientes extremadamente ácidos (pH 3.5 a 5.5) (Walker, 1987), entre las cuales destacan especies de los géneros *Chironomus*, *Zavrelia*, *Zalutschia*, *Psectrocladius* (Massaferró et al., 2008). En el Hemisferio Norte existen algunos trabajos que documentan el impacto de la acidificación sobre las poblaciones de quironómidos (Henrikson et al., 1982; Walker & Paterson, 1983), aunque este tipo de estudios aún no se han desarrollado en el extremo sur de Sudamérica.

Asimismo, los quironómidos se han empleado para estudiar cambios en el nivel de las aguas de los lagos. Los cambios en el nivel de un lago pueden influenciar la proporción y volumen de las zonas litorales y profundas, causando cambios en la composición y distribución de los ensambles de quironómidos. Cuando el nivel de las aguas baja, la proporción de especies de zonas profundas desciende, aumentando la proporción de especies litorales. Existe una clara separación entre especies litorales como *Dicrotendipes*, *Glyptotendipes* y *Polypedilum*; semiterrestres como *Limnophyes*, *Smittia* y *Gymnometriocnemus* y taxa profundos como *Chironomus*, *Tanytarsus lugens* y *Procladius* (Massaferró et al., 2008).

Por último, los quironómidos han demostrado responder a cambios en la salinidad de los lagos, lo que constituye un importante indicador de cambios climáticos, especialmente en las zonas semiáridas (Brooks, 2003). Investigaciones realizadas en el Lago Werowrap, en Australia (Paterson & Walker, 1974) evidenciaron un reemplazo de *Chironomus duplex* por *Tanytarsus barbitarsus* y *Procladius paludicola* al registrarse un aumento en la salinidad. Aparentemente, *T. barbitarsus* era incapaz de competir con

otros quironómidos en condiciones de baja salinidad pero resultaba dominante una vez que estos eran eliminados. De la misma forma, Walker et al. (1995) desarrollaron una función de transferencia de quironómidos/salinidad a partir de un set de calibración que incluía 86 lagos del oeste de Canadá. Este set de calibración fue utilizado para comparar cambios en la salinidad en un lago de la Columbia Británica (Canadá) a través del Holoceno, utilizando modelos de inferencia basados en quironómidos y diatomeas. El ensamble de quironómidos cambió de una diversa comunidad de agua dulce apenas terminado el último glacial, a una comunidad indicativa de condiciones salinas (2.4-55.2 g/L), dominada por *Cricotopus/Orthocaldius* y *Tanypus*, la cual perduró a lo largo de todo el Holoceno (Brooks, 2003).

#### **1.8.6. Los quironómidos y la temperatura**

La temperatura tiene una gran importancia en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. Ward & Stanford (1982) atribuyen un rol fundamental a la temperatura en la ecología y evolución de los insectos acuáticos, reconociendo un marcado efecto de la misma sobre diversos aspectos ecológicos y del ciclo de vida de estos hexápodos, entre los que destacan:

- Fecundidad: Los efectos de la temperatura sobre la fecundidad, y las respuestas de los huevos al régimen térmico, afectan el patrón de distribución de las especies en un sitio determinado. La temperatura puede influenciar el período de incubación de los huevos así como el éxito y duración de la eclosión. La fecundidad en los insectos acuáticos se encuentra en relación directa con el tamaño corporal de las hembras, el cual se encuentra influenciado por la temperatura.
- Quiescencia o diapausa: Este fenómeno se ha reportado en numerosos estadios del ciclo de vida de los insectos acuáticos, estando gobernado su inicio y terminación principalmente por la temperatura. Además de servir como un estadio de resistencia, la diapausa puede funcionar para sincronizar ciclos de vida, segregar temporalmente especies relacionadas, y brindar la flexibilidad necesaria para la supervivencia en ambientes impredecibles.

- Crecimiento y maduración: La temperatura ejerce un rol fundamental en la regulación de la tasa de crecimiento de los insectos acuáticos, operando, hasta cierto punto, de manera independiente a los factores nutricionales. Algunas especies presentan umbrales de temperatura muy precisos para su crecimiento, otras responden a una sumatoria térmica (acumulación de grados/hora).
- Voltinismo: La flexibilidad en el número de generaciones por año puede ocurrir en respuesta a diferencias térmicas entre hábitats a diferentes altitudes o latitudes.
- Emergencia: El tiempo y duración de la emergencia en los insectos acuáticos involucra respuestas a la temperatura, interactuando frecuentemente con el fotoperíodo. El patrón de emergencia diario que presentan algunas especies de quironómidos se encuentra estrechamente relacionado con las fluctuaciones diarias en la temperatura del agua. En latitudes altas la emergencia ocurre durante el mediodía, restringida al período más cálido del año. En latitudes más bajas la emergencia ocurre durante el mediodía en primavera, o al atardecer durante el verano, evitando de esta manera las bajas temperaturas y la predación.
- Longevidad: La longevidad del estadio adulto en los insectos acuáticos se encuentra determinada en parte, por la temperatura del agua a la cual fueron expuestas los estadios inmaduros, y por la temperatura del aire con la que se encuentran después de emerger.
- Comportamiento: La temperatura tiene efecto sobre diversos aspectos del comportamiento de los quironómidos, desde la construcción de los tubos en las larvas hasta el vuelo y la formación de enjambres en los adultos.
- Relaciones tróficas: La temperatura influye en las dinámicas tróficas, de manera directa a través de distintos fenómenos como las tasa de alimentación e indirecta sobre la disponibilidad de alimento.

- **Diversidad:** Los ambientes acuáticos presentan una gran heterogeneidad térmica, tanto espacial como temporalmente. El altamente variable, pero relativamente predecible (en escala evolutiva) régimen natural de temperatura ha permitido el desarrollo de una diversa comunidad de insectos a través de mecanismos de segregación de nichos que evolucionaron en respuesta a la diversidad térmica. La impredecibilidad, dentro de ciertos límites, puede incrementar la diversidad específica en una escala temporal ecológica a través de una reducción en la exclusión competitiva. En general, un amplio rango de variación anual en la temperatura aumenta la diversidad específica brindando condiciones adecuadas tanto para especies estenotérmicas cálidas como frías. La existencia de bajas temperatura durante el invierno y elevados registros térmicos durante el verano facilitan la evolución de mecanismos de diapausa en ambos extremos, lo cual evita la competencia durante una parte del año. Además, la presencia de una gran amplitud térmica diaria favorece una elevada diversidad ya que permite la disponibilidad de un vasto rango de óptimos térmicos, aún cuando ocurran condiciones subóptimas para cada especie durante una porción del ciclo diario.

#### **1.8.7. Los quironómidos y el clima, reconstrucciones cualitativas y cuantitativas**

Los quironómidos fósiles comenzaron a utilizarse como indicadores de cambio climático a principios de los 90', acumulando desde entonces una abrumadora evidencia acerca de la importancia de la temperatura como controlador de la distribución y abundancia de estos insectos, especialmente durante el Tardiglacial. Estudios pioneros (Walker & Mathewes, 1987; Walker et al., 1991) realizados en el Hemisferio Norte en lagos árticos y alpinos, demostraron una sucesión en las comunidades de quironómidos durante la transición Tardiglacial/Holoceno. Una fauna dominada durante el Tardiglacial por taxa estenotérmicos fríos como *Heterotrissocladius* y *Tanytarsus lugens* desapareció como resultado del mejoramiento climático ocurrido a principios del Holoceno, siendo reemplazada por una diversa comunidad de especies adaptadas a condiciones cálidas, representada principalmente por algunos Chironomini. De la misma manera, Levesque et al. (1996), luego del análisis de sedimentos lacustres del Tardiglacial obtenidos a partir de cuatro lagos en New Brunswick (Canadá), detectaron una modificación en las comunidades de quironómidos en respuesta al cambio



climático. Estos autores encontraron que la diversidad y la riqueza de los ensamblajes de quironómidos fósiles, para los cuatro lagos, alcanzaban sus valores más bajos inmediatamente después de la deglaciación y durante el Younger Dryas (los períodos más fríos detectados para el Tardiglacial). Asimismo, durante estos eventos se registró la presencia de taxa estenotérmicos fríos, aunque los taxa constituyentes variaron en cada sitio. Idéntico resultado hallaron durante los intervalos cálidos, con presencia de taxa termófilos, pero diferentes en cada cuerpo de agua. Las discrepancias durante los intervalos fríos fueron interpretadas como resultado de diferencias en la disponibilidad de oxígeno, o por la existencia de distintos ensamblajes antes del inicio de los eventos fríos. En cuanto a los períodos cálidos, las diferencias se deberían a que los sitios más sureños habrían experimentado temperaturas más altas, desarrollando una mayor variedad de taxa. Asimismo, estudios realizados en el norte de Europa evidenciaron la presencia dominante de determinados taxa termófilos durante el óptimo del Holoceno, período cálido comprendido entre los 8000 y 5000 años cal BP (Hofmann, 1991, Brooks, 1996).

La relación entre la temperatura y la distribución y abundancia de quironómidos fue utilizada para desarrollar modelos de inferencia quironómidos-temperatura (Brooks, 2003). Los primeros modelos, basados en la temperatura del agua, arrojaban errores muy grandes. Para mejorar la performance de estos modelos se incrementaron el número de lagos, se mejoró la resolución taxonómica y se mejoraron la calidad de los datos de temperatura (utilizando datos de temperatura del aire). Esta segunda generación de modelos demostró una mayor robustez, permitiendo una mejor utilización para cuantificar el cambio climático. La mayoría de estos estudios se han concentrado en el Tardiglacial (Levesque et al., 1996; Brooks & Birks, 2000) ya que las fluctuaciones de temperatura acontecidas durante el Holoceno, mucho menores que las ocurridas durante el Tardiglacial, se encuentran próximas al error de los modelos actuales. No obstante, se han llevado a cabo reconstrucciones cuantitativas exitosas durante el Holoceno, centradas casi exclusivamente en el Hemisferio Norte. Así, por ejemplo, Brooks & Birks, (2001) identificaron dos oscilaciones frías durante el Holoceno Temprano a partir del cambio en los ensamblajes de quironómidos en el Lago Krakenes (Noruega). Durante la primera, alrededor de los 11100-11300 años cal BP, la temperatura media de Julio inferida a partir de los quironómidos cayó de 10.8 °C a 10.2 °C. La misma fue precedida por una segunda oscilación, entre los 10800-10500 años cal BP, donde la inferencia a partir de los quironómidos muestran una caída de 11.9 °C a 10.8 °C en la temperatura

media de Julio. En el este de Canadá, Pellatt et al. (2000) detectaron un descenso en la temperatura media de Julio entre los 7000 y los 3500 años C<sup>14</sup> BP, inferida a partir de quironómidos cuyos hábitats corresponden entre 13 °C a 11-12 °C.

Por otra parte, en el Hemisferio Sur el uso de quironómidos fósiles en reconstrucciones paleoclimáticas ha sido escaso. En los últimos años, como resultado del éxito registrado en el Hemisferio Norte, se han comenzado a desarrollar algunas investigaciones, en especial en Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica. El único estudio cuantitativo de todo el Hemisferio Sur se llevó a cabo en Australia, en el Lago Barrier (Queensland). Dimitriadis & Cranston (2001), a partir del examen de 68 cuerpos de agua, encontraron que la temperatura del aire constituía la variable ambiental que mejor explicaba la distribución de los quironómidos, desarrollando una función de transferencia que aplicaron en la reconstrucción de la temperatura del Lago Barrier durante los últimos 9000 años. La misma indicó que la temperatura anual era 2.5 °C más alta entre los 9000 y los 6890 años cal BP. Entre los 6890 y los 6090 años cal BP, se registró una caída en la temperatura de hasta 6.6 °C durante los meses de verano. Si bien este valor parece excesivo para un cambio climático ocurrido durante el Holoceno, estudios de polen realizados en la región parecen avalar estos resultados, lo cual podría ser confirmado en la medida en que se pueda disponer de una mayor información acerca de la distribución de los quironómidos australianos.

En Sudamérica, la mayor parte de las reconstrucciones paleoclimáticas se han llevado a cabo en el sur de Chile y Argentina. Las mismas han sido de carácter cualitativo, concentrándose en el Tardiglacial. Ariztegui et al., (1997) en un estudio realizado en el Lago Mascaradi que incluía polen, datos geoquímicos y quironómidos, encontraron un enfriamiento entre los 13470 y los 11960 años cal BP coincidente con el YD. De la misma manera, Massafarro & Brooks (2002), en la primera reconstrucción ambiental de alta resolución utilizando quironómidos para Sudamérica, efectuada en la Laguna Stibnite (Chile), identificaron un período frío entre los 13200 y los 11200 años cal BP compatible con el YD. Sin embargo, otros estudios (Massafarro et al., 2005) no arrojaron evidencias de un enfriamiento similar durante la transición Tardiglacial/Holoceno (para una información más detallada ver 1.7.3).

## **1.9. Marco ambiental, área de estudio y antecedentes: Laguna Potrok Aike**

### **1.9.1. Potrok Aike: lugar para estudiar cambios climáticos del Cuaternario**

El Hemisferio Sur tiene un rol fundamental en el funcionamiento del clima a nivel global. Los vastos glaciares continentales y mantos de hielo del continente Antártico, los cuales constituyen hasta el 90% de cubierta de hielo de toda la Tierra, tienen un rol significativo en el control del presupuesto global de calor y la circulación atmosférica (Pittock, 1978). La presencia de las masas antárticas afecta, asimismo, la dinámica de la circulación oceánica, modificando la temperatura superficial de estas masas de agua y el gradiente de presión meridional entre los 38° y los 50° de latitud sur (Heusser, 2003). A estas latitudes, la única masa continental presente, la constituye el cono sur de América del Sur, la cual se extiende entre los océanos Pacífico Sur, Atlántico y Antártico, constituyendo un sitio clave para la comprensión del clima a nivel global (Kastner, 2010a). El clima de esta región se encuentra fuertemente influenciado por patrones internos de oscilaciones atmosféricas como el Niño (ENSO), la corriente Antártica (AO) y los Westerlies. La mayor parte de los registros climáticos terrestres del extremo sur de Sudamérica para el Cuaternario han estado restringidos a estudios de polen (Schäbitz et al., 2003; Wille et al. 2007) e isótopos estables (Mayr et al., 2009) en sedimentos lacustres, resultando escasos los archivos climáticos de alta resolución (Haberzettl et al., 2005; Zolitschka et al., 2006). Aprovechando el potencial de los registros continuos lacustres del sur de Patagonia, se desarrolló el proyecto interdisciplinario “South Argentinian Lake Sediment Archives and Modelling” (SALSA) en el marco del cual se investigaron registros sedimentarios lacustres de alta resolución en el Campo Volcánico de Pali Aike. Estudios sísmicos realizados dentro de este proyecto revelaron la presencia de un cuerpo de agua con un sedimento de un vasto espesor (aproximadamente 400 m de sedimentos pelágicos depositados en el centro del lago), Laguna Potrok Aike, transformando a este lago en un lugar clave para el desarrollo de estudios paleoambientales (Kastner, 2010a, Zolitschka et al., 2010). De esta forma, en el marco del ICDP (International Continental Scientific Drilling Program) evolucionó el proyecto PASADO (Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project) dentro del cual se recuperaron más de 500 m de testigos sedimentarios lacustres del lago, constituyendo a Potrok Aike en el sitio de perforación más austral de todo el proyecto ICDP, y una de las pocas plazas de exploración profunda de Sudamérica (Kastner, 2010a; Zolitschka et al., 2009; Zolitschka et al., 2010).

### 1.9.2. Área de estudio

La Laguna Potrok Aike ( $51^{\circ} 58'S$ ;  $70^{\circ} 23'W$ ; 150 m.s.n.m) se encuentra emplazada en el Campo Volcánico de Pali Aike ( $52^{\circ} S$ ,  $70^{\circ} W$ ), en la Provincia de Santa Cruz, Argentina (Fig. 8). Esta área se caracteriza por la presencia de numerosos lagos formados en cráteres profundos capaces de presentar largos y continuos registros sedimentarios con una alta resolución (Fig. 9). Potrok Aike es, por lo tanto, un lago de origen volcánico. Este cuerpo de agua se originó a partir de una erupción freatomagmática, causada por el contacto del magma ascendente con agua subterránea o con hielo del suelo, formando así un cráter profundo (Corbella, 2002). El cráter posee un diámetro aproximado de unos 5 km, con paredes interiores escasamente empinadas (Zolitschka et al., 2006). En la actualidad, el lago alcanza un diámetro máximo de 3740 m, presentando una forma casi circular. La profundidad máxima es de 100 m, con un fondo casi plano, característico de este tipo de lagos. La variación interanual en el nivel del lago se encuentra en el rango de los 0 a 7 m (Haberzettl et al., 2005).

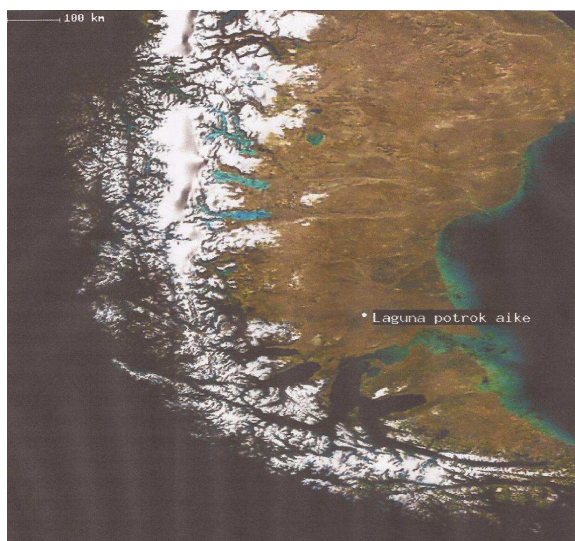


Figura 8. Imagen satelital del extremo sur de Sudamérica. Se indica la ubicación de la Laguna Potrok Aike ( $51^{\circ} 58'S$ ;  $70^{\circ} 23'W$ ), en el sur de la Provincia de Santa Cruz, Argentina.

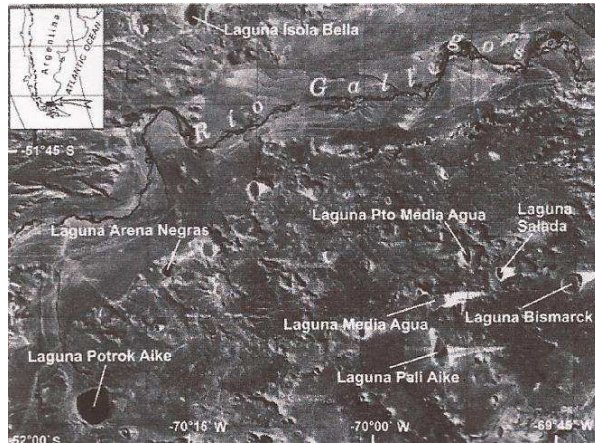


Figura 9. Imagen satelital del Campo Volcánico de Pali Aike con sus numerosos lagos permanentes y efímeros formados en cráteres. Potrok Aike destaca por su gran tamaño y forma casi circular (Zolitschka et al., 2006).

Este lago es alimentado principalmente por agua subterránea (Kastner et al., 2010b). No obstante, ocasionalmente flujos de escorrentía entran en el cuerpo de agua a través de cárcavas profundas y cursos de agua temporarios, con los principales flujos de entrada localizados en la costa oeste, careciendo durante el presente de flujo de salida (Fig. 10). De esta forma, Laguna Potrok Aike es extremadamente sensible a cambios en la tasa de evaporación/precipitación, con el consiguiente aumento en el nivel del lago durante los períodos húmedos y una disminución del mismo durante los períodos secos (Haberzettl et al., 2005; Haberzettl et al., 2007; Kastner et al., 2010c).

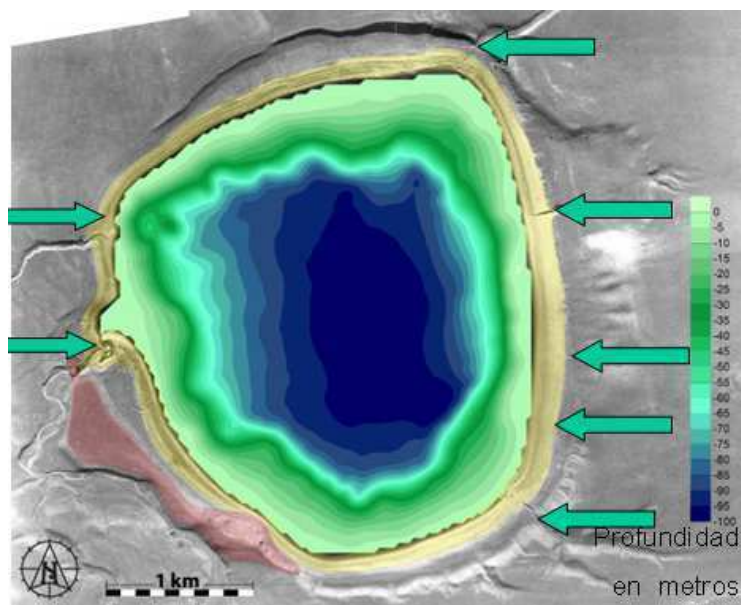


Figura 10. Batimetría de Laguna Potrok Aike. Las flechas verdes indican la localización de los principales flujos de escorrentía de Potrok Aike (Kastner et al., 2010c).

Las evidentes terrazas lacustres (Fig. 11) y subacuáticas (30m de profundidad) presentes en Potrok Aike evidencian variaciones hidrológicas marcadas a lo largo de todo el Holoceno, las cuales obedecen principalmente a cambios en las precipitaciones gobernadas por la intensidad de los Westerlies (Haberzettl et al, 2007; Kastner et al., 2010c). Asimismo, la influencia de estos vientos determina en la actualidad condiciones polimícticas sin estratificación de la columna de agua (Kastner et al., 2010c).

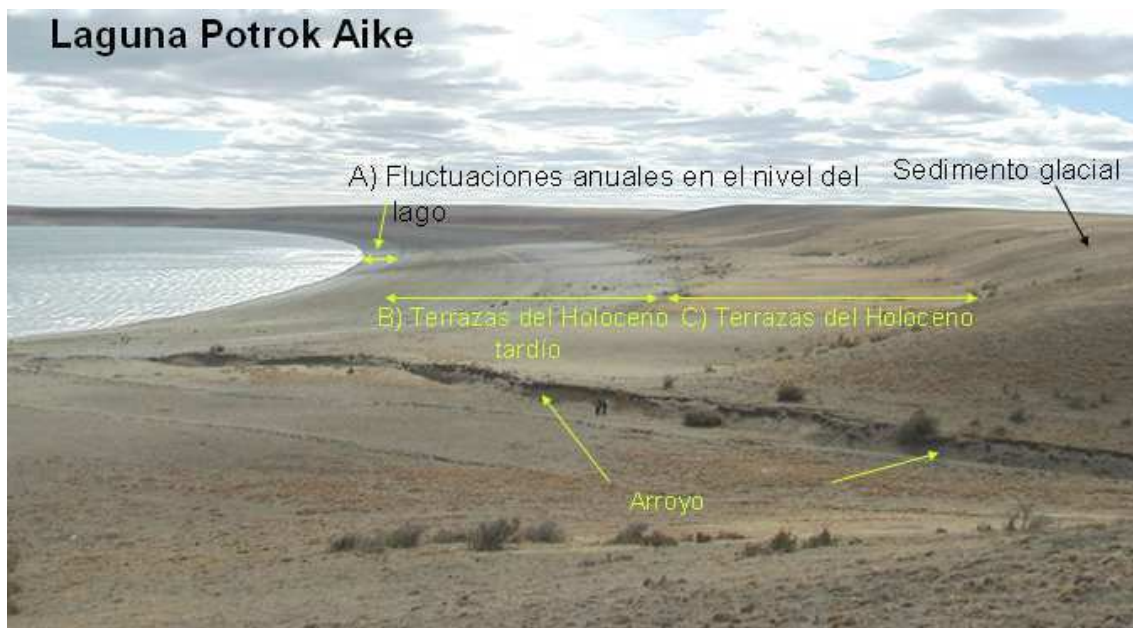


Figura 11. Terrazas presentes en Laguna Potrok Aike. La terraza moderna (A) representa los cambios estacionales que ocurren durante el presente. Más allá de este rango se encuentran una terraza sin desarrollo de vegetación (B), ubicada entre 10 y 15 m por encima del nivel actual de lago. Por último, la terraza más alta (C), ubicada 20 m por encima del lago, se encuentra cubierta por una vegetación de estepa, con un suelo de estepa (Aridisol) bien conformado y una edad aproximada de 10000 a 9000 años  $C^{14}$  BP (Zolitschka et al., 2006).

### 1.9.3. Clima

Las condiciones climáticas actuales en Patagonia Sur determinan la prevalencia de veranos frescos e inviernos moderados en esta porción del continente. Debido a la particular distribución de la masa continental y de los mares a estas latitudes, junto con la proximidad al continente Antártico, el calentamiento de Patagonia durante el verano es exiguu. Además, las corrientes oceánicas frías de Humboldt (a lo largo de la costa oeste Sudamérica) y Malvinas (a lo largo de la costa este de Sudamérica) actúan



reduciendo aún más el calentamiento atmosférico. Por su parte, la estrecha forma del continente y su proximidad con los océanos establecen la existencia de inviernos con registros térmicos moderados (Zolitschka et al., 2006). De esta forma, la morfología del continente (que presenta unos 1100 km de ancho a los 33° S para luego angostarse hasta alcanzar tan sólo unos 300 km a los 50° S) determina que la amplitud térmica media anual en Patagonia sur se reduzca a tan sólo 8 °C (Coronato et al., 2008). Asimismo, la irrupción de masas de aire polar, más frecuentes durante el invierno, afecta el clima del sur de Sudamérica, penetrando incluso hasta las regiones tropicales y subtropicales de Brasil (Marengo & Rogers, 2001).

Dada su ubicación geográfica, Patagonia sur se encuentra ubicada entre el cinturón subtropical de alta presión del Pacífico Sur y la zona subpolar de baja presión, estando completamente incluida en la zona de circulación de los vientos conocidos como “Southern Westerlies” (con dirección predominante del oeste, en ocasiones cambian a NO o SO). A estas latitudes estos vientos no se encuentran en su recorrido con ningún otro continente, alcanzado una fuerte intensidad. La Cordillera de Los Andes intersecta la trayectoria de estos vientos perpendicularmente, creando un marcado contraste climático entre la ladera del Pacífico (expuesta directamente a los vientos), y la del Atlántico (Coronato et al., 2008). El flujo de aire, al impactar con la cordillera se eleva y es enfriado hasta niveles de condensación. Como resultado la pendiente expuesta al viento resulta más húmeda y templada en contraposición a la pendiente resguardada, más cálida y seca (Heusser, 2003). Así, el efecto barrera impuesto por la Cordillera de Los Andes establece un régimen de precipitación de 4000 a 6000 mm anuales a lo largo de la costa oeste del sur de Sudamérica, decreciendo hacia el este a menos de 400 mm anuales en la región de los Campos Volcánicos de Pali Aike, habiendo registros de tan sólo 150 mm en la estación meteorológica de Potrok Aike (Zolitschka et al., 2006). Otro factor que influye en la baja precipitación al este de Los Andes es la disminución de la humedad relativa relacionada con el incremento de la temperatura (Schäbitz et al., 2003).

#### **1.9.4. Vegetación**

La distribución y composición de la vegetación en Patagonia sur está determinada principalmente por la precipitación anual promedio, influyendo también la temperatura y el viento (Heusser, 2003). El Campo Volcánico de Pali Aike se encuentra localizado

dentro de la formación conocida como estepa Magallánica (Zolitschka et al., 2006). La flora de esta formación es principalmente de altura media (20-80 cm), baja densidad, de tipo estepa arbustiva herbácea con un gradiente O-E en la composición florística siguiendo el índice de precipitación (Coronato et al., 2008). Hacia el oeste la vegetación predominante está constituida por un tipo xérico de estepa Magallánica dominada por *Festuca gracillina*. Hacia el sur/ sureste, cerca del Estrecho de Magallanes y el Océano Atlántico la vegetación cambia a un tipo más húmedo de estepa Magallánica, caracterizada por *Festuca pallescens*. Desde la introducción del ganado ovino por parte de los europeos en el año 1880 AD la región ha sido alterada por el sobrepastoreo, con la consiguiente erosión del suelo y la modificación de la flora original (Haberzettl et al., 2005; Wille et al., 2007).

Laguna Potrok Aike presenta numerosas terrazas, las cuales reflejan fluctuaciones en el nivel del lago ocurridas durante el pasado (Fig. 11). La zona por encima de la línea de agua se encuentra libre de vegetación. Por encima de esta franja *Acaena sp.* domina la escena, indicando una perturbación frecuente. En la costa oeste del lago se desarrolla *Adesmia boronioides*. En la costa norte, sur y este del cuerpo de agua, las terrazas por encima del cinturón de *Acaena* se encuentran cubiertas por pastos (*Festuca*, *Stipa*, *Poa*), mezcladas con otras plantas como *Colobanthus subulatus*, *Nardophyllum bryoides*, *Perezia recurvada* y *Berberis heterophylla*. Por su parte, en la costa noroeste es posible hallar parches de *Empetrum rubrum*. La zona litoral está cubierta principalmente por *Potamogeton pectinatus* y *Myriophyllum quitense*, entre los 1.5 y los 15 m de profundidad (Wille et al., 2007).

### **1.9.5. Geología**

De acuerdo a su estructura geológica, Patagonia puede ser dividida en dos subregiones claramente definidas: la subregión Andina Patagónica y la extra Andino Patagónica (Coronato et al., 2008). La subregión extra Andino Patagónica, a la cual pertenece Laguna Potrok Aike, se destaca por la presencia de mesetas con valles fluviales, formados a partir del relleno de los bloques tectónicos ancestrales con sedimentos Mesozoicos y Cenozoicos.

De acuerdo a su configuración estructural, se pueden reconocer distintas provincias geológicas en Patagonia. Laguna Potrok Aike se encuentra ubicada en la provincia conocida como Mesetas de Patagonia Sur (Ramos, 1999). Su sustrato corresponde a



rocas sedimentarias Mesozoicas y Terciarias, hallándose basaltos alcalinos correspondientes a eventos volcánicos ocurridos durante el Mioceno. Hacia el sur de la región se encuentran mesetas relativamente bajas y flujos de lava que reflejan la intensa actividad volcánica acontecida durante el Plioceno y el Pleistoceno Temprano, seguido de episodios fríos que produjeron la expansión de los glaciares Andinos. (Rabassa, 2008). De esta forma, el campo volcánico de Pali-Aike, un cinturón volcánico de 50 km de ancho y más de 150 km de largo, situado a 90 km al oeste de Río Gallegos y 80 km al norte del Estrecho de Magallanes (Corbella & Ercolano, 2002), donde se encuentra emplazada Laguna Potrok Aike, consiste en basaltos alcalinos con un rango de edades comprendido entre 3.8 millones de años (Plioceno) en el margen oeste y 10000 años (Holoceno) hacia el este, próximo al Océano Atlántico (Fig. 12) (Corbella, 2002).

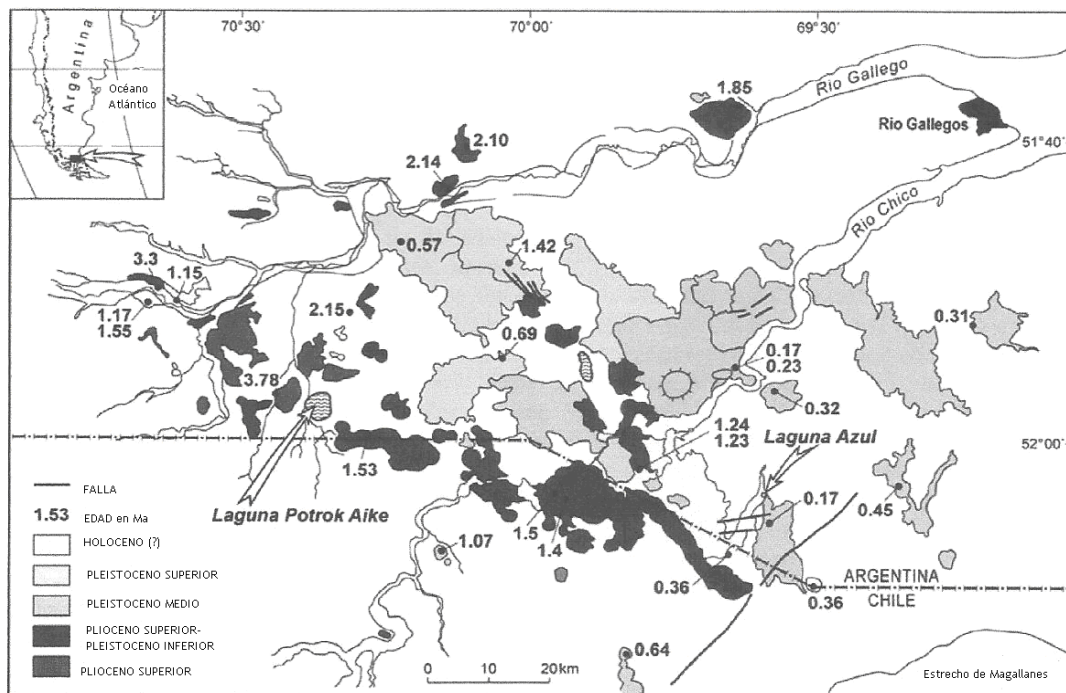


Figura 12. Mapa volcánico del Campo Volcánico de Pali Aike con sus distintas edades radiométricas expresadas en millones de años (Corbella, 2002) modificado por Zolitschka et al. (2006).

Durante parte del Plioceno y Pleistoceno esta región estuvo cubierta por glaciares provenientes del sur, originados en el Estrecho de Magallanes. Estas glaciaciones ocurrieron repetidamente entre los 3.78 y 1.0 Ma AP, aunque las evidencias y dataciones son imprecisas. Asimismo, durante la Gran Glaciación Patagónica (1 Ma) los glaciares alcanzaron el área desde el sur, preservando caracteres glaciales en la meseta (Coronato et al., 2012). Por su parte, durante el Pleistoceno Tardío esta zona no sufrió

glaciaciones ya que la denominada Glaciación Llanquihue, registrada en Patagonia Norte o la Glaciación Segunda Angostura, en la región del Estrecho de Magallanes, no se extendió lo suficiente hacia el este como para alcanzar el Campo Volcánico de Pali Aike (Zolitschka et al., 2006).

### 1.9.6. Antecedentes: Litología y análisis de sedimentos

El testigo más largo de Potrok Aike está compuesto por los testigos denominados PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13 abarcando 1892 cm, extendiéndose hasta los 15600 años años cal BP (ver métodos). Basándose en las características litológicas tales como las variaciones de color y textura, y la presencia de restos orgánicos y gasterópodos, Haberzettl et al. (2007) distinguen siete facies o unidades litológicas (Fig. 13):

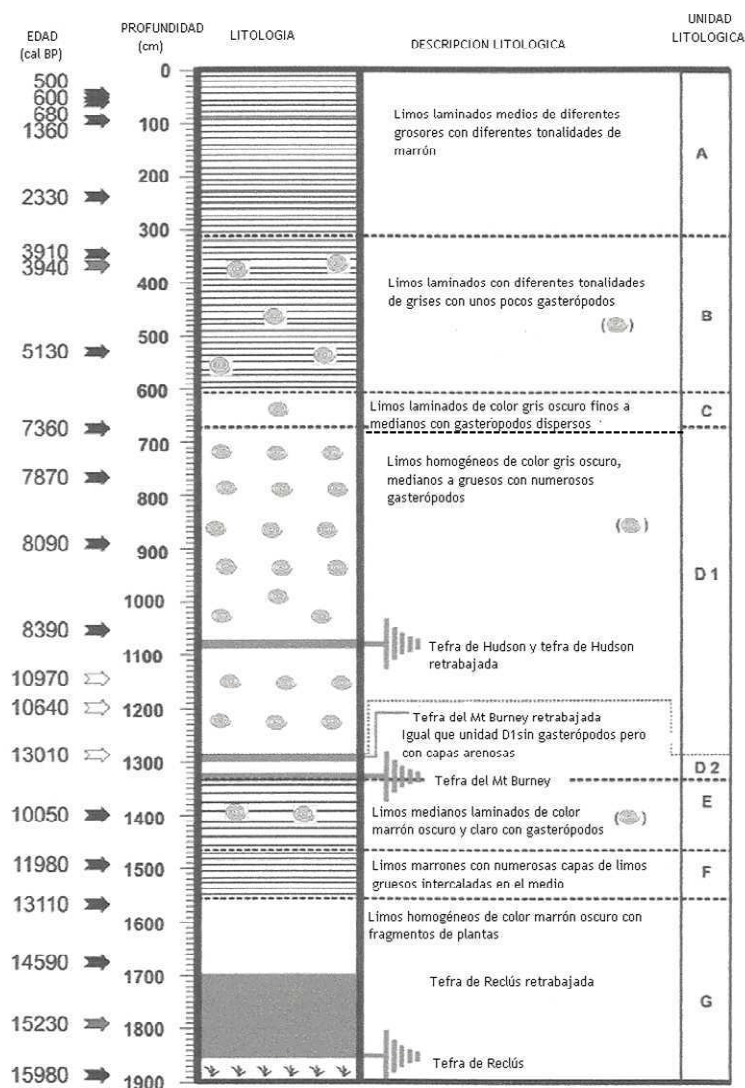


Fig. 13. Litología del testigo compuesto PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13 de Laguna Potrok Aike en el cual se distinguen siete unidades litológicas (A-G). Se incluyen las medianas de las edades radiocarbónicas calibradas. (Haberzettl et al., 2007).

La unidad litológica G (1892-1557 cm) está conformada principalmente por limos homogéneos de color marrón oscuro, conteniendo fragmentos de plantas. Esta unidad se encuentra subdividida por tefra y cenizas del volcán Reclús (Fig. 13). Los valores de titanio (Ti) y las curvas de porcentaje de nitrógeno total (TN), carbono orgánico total (TOC) y contenido de agua (WC) presentan un pico máximo en la parte más baja de la facies y valores elevados en la porción superior de la unidad (Fig.14). En la parte media, lugar de deposición de tefra y cenizas, los valores de estos parámetros son mínimos. A lo largo de toda la unidad el índice de gasterópodos (GI), calcio (Ca) y carbono inorgánico total (TIC) presentan escasas variaciones y valores bajos, excepto por el pico de TIC y Ca en la parte superior de la facie (Fig. 14).

La unidad F (1557-1465 cm) presenta limos marrones con numerosas capas de limos gruesos intercaladas en el medio. Asimismo, se destaca la presencia del alga *Phacotus lenticularis*, hallada exclusivamente en esta unidad. Otra característica distintiva de esta facie son los picos de TIC, Ca, TOC, TN y WC (Fig. 14).

La unidad E (1465-1320 cm) se caracteriza por la presencia de limos medianos laminados de color marrón oscuro y claro conteniendo un gran número de gasterópodos. A lo largo de toda la unidad el Ti presenta valores elevados, mientras que los valores de TIC, Ca, TOC y TN son bajos. En la base de esta facie se observa un pico en la susceptibilidad magnética ( $\kappa$ ) (Fig. 14).

La unidad D (1320-669 cm) se encuentra subdividida en dos subunidades, D1 (1320-1298 cm) y D2 (1286-669 cm) separadas por cenizas retrabajadas del Monte Burney (1297-1287 cm). Ambas subunidades presentan limos homogéneos de color gris oscuro, de medianos a gruesos. La subunidad D1 exhibe un elevado número de gasterópodos, los cuales estuvieron ausentes en D2. En el comienzo de la unidad D (subunidad D 2) se destaca un elevado valor de susceptibilidad magnética ( $\kappa$ ) (en escala logarítmica) relacionado con la capa de tefra de Monte Burney y la porción retrabajada de la misma. En esta sección los valores de TIC y Ca resultan bajos (Fig. 14). Por encima de la porción retrabajada de tefra los valores absolutos de TIC y Ca se incrementan, registrándose en esta porción la mayor densidad de gasterópodos de todo el testigo. Entre los 1036 y los 843 cm se observa un valor bajo de TIC, Ca, TN, TOC y WC, alcanzándose el valor más bajo de  $\kappa$  de todo el registro entre los 856 y los 669 cm (Fig. 14). Otra característica distintiva de esta unidad es la presencia de monohidrocalcita ( $\text{CaCO}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ).

La unidad C está conformada por limos finos a medianos laminados, de color gris oscuro, con escasa presencia de gasterópodos. Los valores de TIC y Ca resultan bajos en la parte superior e inferior de la unidad con un marcado pico en el medio, observándose lo opuesto para el Ti y el WC (Fig. 14).

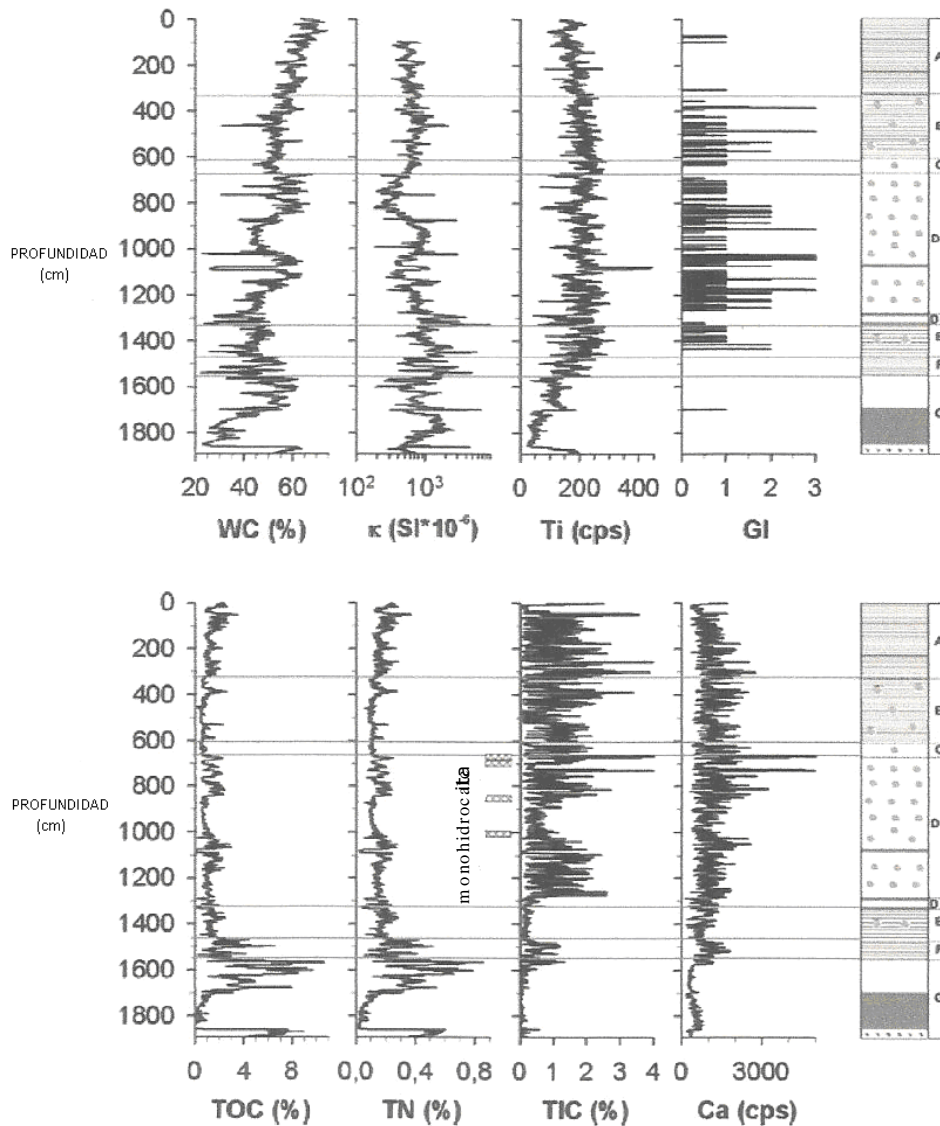


Figura 14. Parámetros geoquímicos y geofísicos en función de la profundidad (WC, contenido de agua;  $\kappa$ , susceptibilidad magnética (en escala logarítmica); Ti, titanio; GI, índice de gasterópodos; TOC, carbono orgánico total; TN, nitrógeno total; TIC, carbono inorgánico total; Ca, calcio). El Ti y el Ca se expresan en conteos por segundo (cps). A la derecha se observa la litología del testigo compuesto donde se distinguen las siete unidades (A-G) (Haberzettl et al., 2007).

La unidad litológica B se caracteriza por la secuencia de dos máximos de TIC y Ca seguido de dos mínimos (Fig. 14). El WC, TOC y TN presentan escasas variaciones con un ligero máximo cerca de la parte superior de la unidad (aprox. 387 cm).

La unidad A (313-0 cm) está definida por la presencia de limos medianos laminados de variado grosor, presentando diferentes tonalidades de marrón y la ausencia casi total de gasterópodos. El TIC, Ca, TOC y TN registran un mínimo justo antes de un incremento en la parte superior del registro (Fig. 14).

Cabe destacar que, dada su localización, Laguna Potrok Aike ha registrado tres eventos explosivos ocurridos durante los últimos 16 ka cal BP. La capa de tefra más joven (1074.5 cm de profundidad) correspondería a la erupción del Volcán Hudson. La segunda capa de tefra (1320 cm) pertenecería a la eyección del Monte Burney. Finalmente, la capa más profunda de tefra (1861 cm) estaría relacionada con la erupción del Volcán Reclús (Haberzettl et al., 2007).

## **1.10. Marco ambiental y área de estudio: Lago Lepué**

### **1.10.1. Lago Lepué: lugar para estudiar cambios climáticos del Cuaternario**

La región del Noroeste de Patagonia constituye un sitio ideal para el estudio de cambios climáticos debido a la existencia de un bosque templado altamente sensible a gradientes climáticos, a la presencia de numerosos lagos con altas tasas de acumulación de sedimentos y continua deposición desde la última glaciación y a la posibilidad de estudiar variaciones en los Westerlies durante el Tardiglacial y Holoceno (Moreno, 1997; Heusser, 2003; Moreno, 2004). Los lagos de esta región se caracterizan asimismo por albergar indicadores climáticos altamente sensibles, como es el caso del polen, diatomeas, coleópteros y quironómidos (Ashworth et al., 1991; Moreno, 2004; Massaferró et al., 2005). Esta zona resulta clave para el estudio de vínculos interhemisféricos a través del Cuaternario ya que presenta regímenes de insolación desfasados con respecto a latitudes nórdicas y se encuentra apartada de la influencia directa de los mantos de hielo del Hemisferio Norte y de la circulación termohalina del Atlántico Norte (Moreno & León, 2004). Patagonia Norte es también un sitio ideal para el estudio de variaciones climáticas interanuales y decadales como El Niño (ENSO), que afecta el Océano Pacífico, dejando evidencias paleoecológicas en registros sedimentarios lacustres (Dettinger et al., 2001; Massaferró et al., 2008)





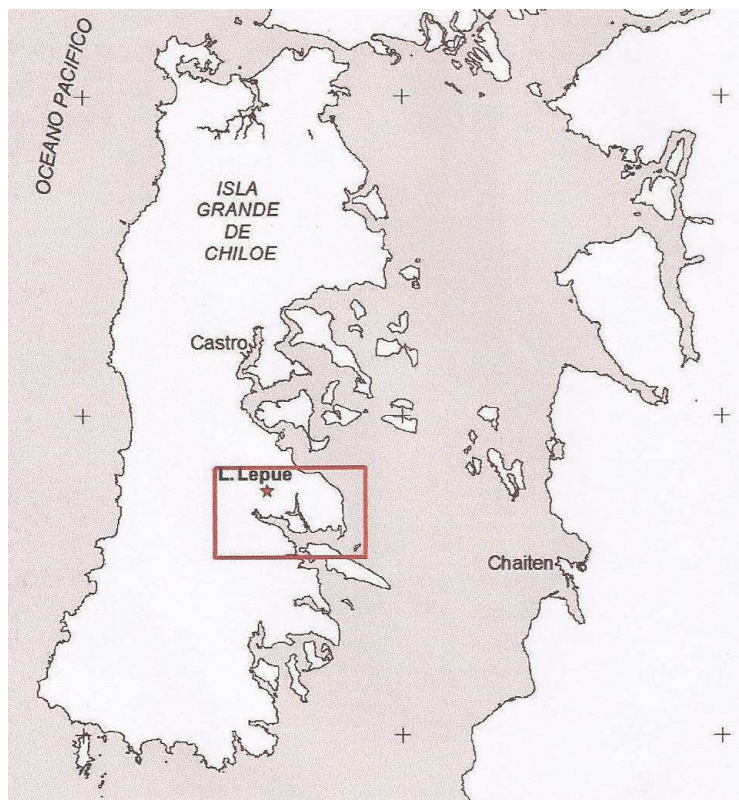


Figura 16. Ubicación geográfica de Lago Lepué.

### 1.10.3. Clima

El clima de la Región de los Lagos se encuentra fuertemente influenciado por tres variables fundamentales: Los Westerlies, los gradientes topográficos y la corriente de Humboldt (Miller, 1976). La precipitación en esta región es abundante, distribuida a lo largo de todo el año, aunque incrementada durante el invierno y con un descenso moderado durante el verano. Este fenómeno se encuentra relacionado con cambios estacionales en la posición de los frentes de tormenta del oeste como resultado de gradientes de temperatura de la superficie del mar y de la interacción entre la celda de alta presión del Pacífico Subtropical y del cinturón de baja presión subpolar (Moreno, 2004). El efecto orográfico de La Cordillera de la Costa y Los Andes se manifiesta en la existencia de un gradiente de precipitación entre las vertientes occidentales y orientales de ambas cadenas. Así, por ejemplo, la ladera oeste de la Cordillera de la Costa en Isla Grande de Chiloé presenta una precipitación anual de 5000 mm en oposición a los 2000 mm registrados en la porción este, mientras que en algunos sitios de la ladera oeste de Los Andes se alcanzan los 5000 mm anuales (Heusser et al., 1999, Heusser, 2003).

Según Heusser (2003) existen otros factores que también ejercen cierto control sobre el clima de la región, entre los que se encuentran el forzamiento solar, la circulación de las celdas de Hadley y el fenómeno conocido como “El niño” (ENSO). Mientras que un reducido forzamiento solar se asocia a fases frías, la circulación de las celdas de Hadley (el ascenso de aire cálido en los trópicos y su subsecuente transporte y descensos en latitudes medias y altas) parece afectar al clima provocando un ascenso de temperatura durante el invierno en latitudes altas. El fenómeno de “El Niño” es un cambio en los patrones de circulación del sistema atmosférico-oceánico que genera una relación desfasada en la presión a nivel del mar entre la región de Australia-Indonesia y el Pacífico tropical oriental. Una presión por encima de lo normal que provoca sequía severa en Australasia oscila con presiones por debajo de lo normal que provocan abundantes precipitaciones en las costas de Perú y Ecuador. Este evento, cuya frecuencia normal es de unos 4 a 5 años, es particularmente intenso cada 6 o 7 años (Enfield, 1992). En la Región de los Lagos Chilenos “El Niño” se encuentra asociado a veranos secos, mientras que durante los eventos “La Niña” se registra un aumento en las precipitaciones estivales (Moreno, 2004).

#### **1.10.4. Geología**

Lago Lepué pertenece a la subregión Andina Patagónica, la cual se caracteriza por la presencia de cadenas montañosas generadas a partir de actividad plutónica y volcánica, además de plegamiento Terciario. Por su parte, este lago está incluido en la provincia de Los Andes de Patagonia Norte (Ramos, 1999), la cual se extiende entre los 39° S y los 45° S. Morfológicamente, se compone de altas cadenas montañosas (entre 1600 y 1900 msnm) con orientación N-S, separados por valles profundos. Entre estos valles, se encuentran numerosos lagos de origen glaciar, así como profundos valles glaciofluviales de edad Cuaternaria. Las rocas más antiguas corresponden a unidades metamórficas de grado bajo a medio, con una disposición N-S. Asimismo, son comunes cuerpos graníticos, de edad Paleozoica, distribuidos a través del eje N-S de la región, albergando profundos valles, excavados y erosionados durante las glaciaciones ocurridas durante el Cuaternario. A lo largo de toda la región, se extienden flujos basálticos y rocas piroclásticas que conforman planicies estructurales de edad Pliocénica. La actividad volcánica ocurrida durante el Holoceno, se manifiesta en la presencia de pequeños conos en las zonas de mesetas, y en los flujos de lava en las zonas de valles. Los



depósitos modernos incluyen gravas y limos aluviales en valles tributarios a los grandes arroyos, así como depósitos de movimiento de masas, con bloques desmoronados, rocas y suelos deslizados, y depósitos de pedemonte a lo largo de las principales cadenas montañosas (Coronato et al., 2008).

### 1.10.5. Glaciaciones

Estudios geológicos de mapeo glacial en el Distrito de los Lagos Chilenos y en la Isla Grande Chiloé permitieron reconocer seis máximos glaciales durante la última glaciación, conocida como Glaciación Llanquihue (Andersen et al., 1999). Entre los 39° y los 41.33°S el hielo avanzó en la Región de Los Lagos y más hacia el sur (Fig. 17), ocupando el Seno Reloncaví, el Golfo de Ancud y el de Corcovado, extendiéndose al noreste de Isla Grande de Chiloé y cubriendo la porción suroeste de la isla hasta alcanzar el Océano Pacífico (Heusser, 2003).

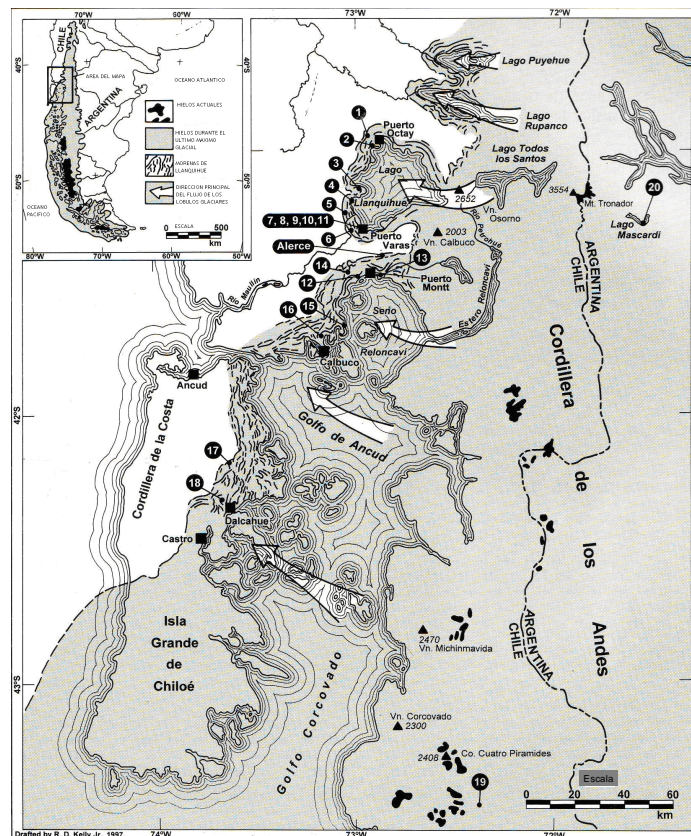


Figura 17. Mapa de la región sur del Distrito de los Lagos Chilenos. En color gris se indica la extensión del hielo durante el Último Máximo Glacial (LGM). En negro se señala la distribución actual del hielo, mientras que las flechas blancas revelan la dirección principal del flujo de los lóbulos glaciares (Denton et al., 1999).

Posteriormente, cerca de los 14600 C<sup>14</sup> BP, se produjo un rápido colapso de los glaciares, continuando la recesión glacial hasta los 12400 C<sup>14</sup> BP, interrumpida por un nuevo avance glacial entre los 12200-10300 C<sup>14</sup> BP (Moreno & León, 2004). Luego de estas oscilaciones, los glaciares permanecieron inactivos, sin avanzar significativamente hasta el Holoceno tardío. Registros cronológicos de morenas en sitios al sur de la Región de los Lagos, ubican estos avances entre los 4000-4500 C<sup>14</sup> BP, 2000-2700 C<sup>14</sup> BP y durante los últimos siglos, aunque estudios recientes parecen desafiar esta cronología (Heusser, 2003).

#### **1.10.6. Vulcanismo**

La actividad volcánica durante el Cuaternario en la Región de los Lagos queda evidenciada en la abundancia de depósitos volcánicos, intercalados con sedimentos glaciares y biogénicos (Moreno & León, 2004). Entre estas evidencias de actividad volcánica pasada se encuentran los flujos piroclásticos originados a partir de la erupción del volcán Calbuco, datados aproximadamente en 14500 C<sup>14</sup> BP. Más antigua resulta la tefra hallada en la vecindad del Lago Llanquihue, de una edad aproximada entre 16085-17530 C<sup>14</sup> BP, atribuible a una actividad más temprana del Calbuco. Asimismo, una erupción de este mismo volcán durante el Holoceno Temprano dejó como evidencia una gruesa capa de tefra de 10 cm de espesor datada entre 9380-9500 C<sup>14</sup> BP (Moreno et al., 1999). El alcance de esta erupción habría comprendido hasta la Isla Grande de Chiloé. Por su parte, la actividad del Volcán Puyehue queda manifestada en la presencia de tefras encontradas en la proximidad del Lago Ranco. Estas tefras tienen una edad de 11680-12810 C<sup>14</sup> BP y 10440-11290 C<sup>14</sup> BP respectivamente (Ashworth & Hoganson, 1984). Asimismo, el Volcán Llaima (38.75° S), ubicado al norte de los lagos, entró en erupción en numerosas ocasiones entre los 7200-13200 C<sup>14</sup> BP (Heusser, 2003). La totalidad de estos volcanes (Calbuco, Puyehue y Llaima) han presentado actividad durante tiempos recientes, constituyendo actualmente a la Región de los Lagos en un sitio de intensa actividad volcánica. De especial impacto en la región fueron las erupciones recientes del volcán Chaitén, el cual comenzó a mostrar actividad durante 2008 (posterior a la fecha de muestreo), las cuales provocaron masivas evacuaciones de la población de la ciudad de Chaitén y alrededores.

### 1.10.7. Vegetación

La distribución y composición de las formaciones vegetales en esta región está sujeta a fuertes gradientes climáticos altitudinales y latitudinales (Fig.20) (Heusser, 2003). El factor latitudinal se origina en el bloqueo al aporte de las precipitaciones de los vientos del oeste por parte del Anticiclón del Pacífico, lo que determina una disminución en las precipitaciones desde los polos al ecuador a lo largo de la Costa del Pacífico Sudamericano. El factor altitudinal, por su parte, se origina a raíz del efecto orográfico provocado por el choque de las masas de viento húmedo y frío con la Cordillera de la Costa y la Cordillera de los Andes, con el consiguiente aumento en la precipitación y disminución de la temperatura. Adicionalmente, el efecto barrera impuesto por ambas cordilleras, lo que determina una disminución de la precipitación en las laderas orientales, constituye un factor adicional de importancia en la distribución y composición florística de la región (Pesce Gómez, 2011).

En última instancia, los principales parámetros climáticos controladores de dicha distribución y composición son la temperatura, las precipitaciones y el viento (Heusser, 2003). De esta forma, en la Isla Grande de Chiloé se pueden reconocer distintos tipos de formaciones boscosas a lo largo de una transecta de altitud creciente (Fig.20):

- *Bosque Valdiviano*: Se extiende en zonas de baja altitud en el norte de Isla Grande de Chiloé con una cota superior altitudinal de 250 m.s.n.m. y con un límite sur ubicado en Lago Huillenco. Característico de esta formación son, *Gevuina avellana*, *Aextoxicon punctatum* y *Eucryphia cordifolia* (Figura 18).



Figura 18. Bosque Valdiviano dominado por *Eucryphia cordifolia* (Heusser et al., 1999).

- *Bosque Norpatagónico*: Se distribuye a ambos lados de la Cordillera de Piuchué entre 250-450 m.s.n.m. en la ladera occidental y entre 200-350 m.s.n.m. en la ladera oriental. Se caracteriza por la dominancia de mirtáceas, y presencia de *Weinmannia trichosperma* y *Nothophagus dombeyi* (Figura 19).



Figura 19. Bosque Norpatagónico dominado por *Weinmannia trichosperma* y *Nothophagus dombeyi* (Heusser et al., 1999).

- *Bosque Norpatagónico-Subantártico*: Se extiende por sobre los 450 m.s.n.m. por ambas laderas de la Cordillera de Piuchué. Se destacan los componentes arbóreos como las coníferas *Saxegothaea conspicua*, *Podocarpus nubigena*, *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum*. Además, proliferan distintas especies de *Nothophagus*, como *Nothophagus dombeyi*, *Nothophagus betuloides* y *N. nitida*.
- *Tundra*: Por encima de la línea arbórea la vegetación está compuesta por distintas comunidades vegetales representadas por pastos, hierbas y arbustos. Incluye especies como *Donatia fascicularis*, *Astelia pumila*, *Taipenia pumila*, *Gaimarda australis*, *Tetroncium magellanicum*, entre otras.



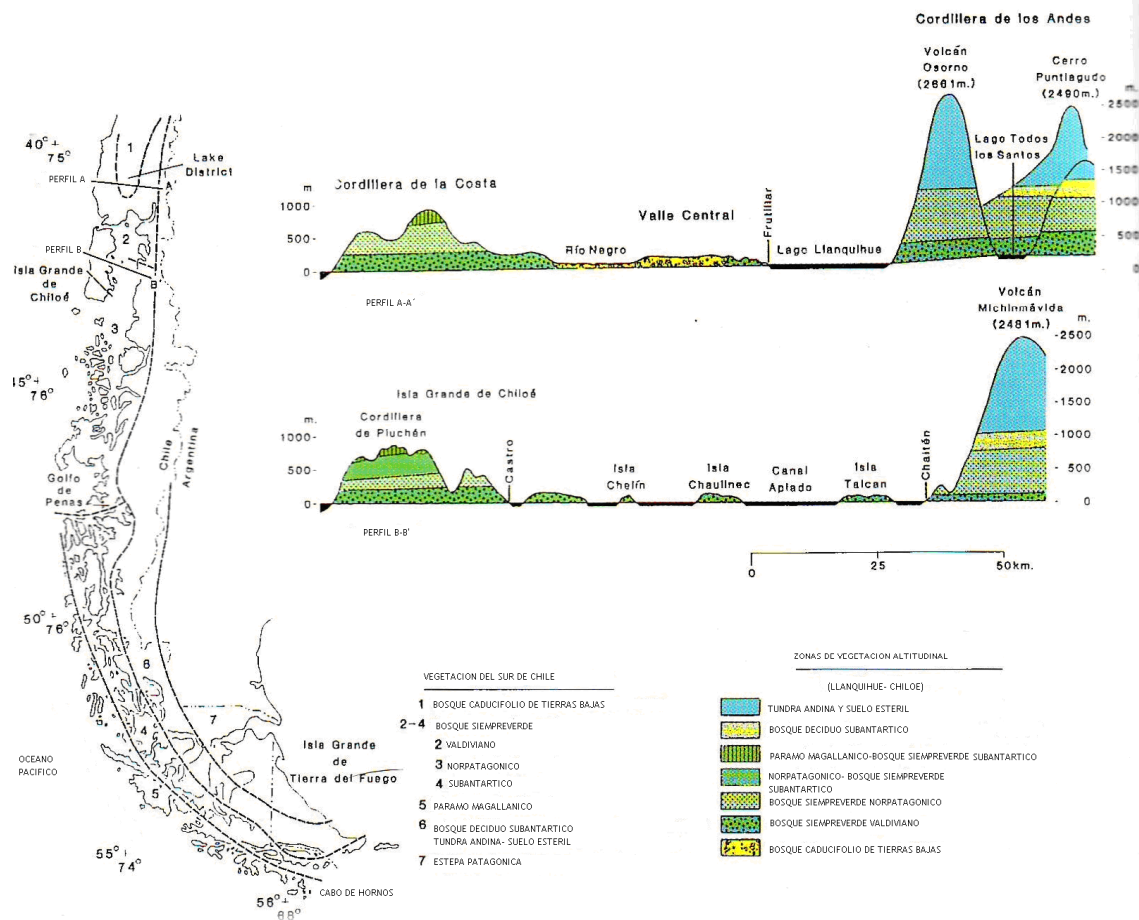


Figura 20. Distribución latitudinal y altitudinal de la vegetación en la porción sur del Distrito de los Lagos Chilenos (perfil A-A') y en la Isla Grande de Chiloé (perfil B-B'). A través de cada perfil y a lo largo de una transecta de altitud creciente se pueden identificar distintos tipos de formaciones boscosas. El efecto latitudinal se manifiesta en las diferencias encontradas entre ambos perfiles (Heusser et al., 1999).

La zonación de estas comunidades son el reflejo de un incremento en las precipitaciones, una disminución en la temperatura media anual y estacionalidad en las precipitaciones (Moreno, 2004).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Elección de los sitios

La investigación se llevó a cabo en dos lagos: Laguna Potrok Aike (51° 58'S; 70° 23'O) ubicada en la provincia de Santa Cruz, Argentina y Lago Lepué (42°48'; 72°42'O) localizado en la República de Chile. La elección de los cuerpos de agua se debió a la existencia de estudios de base, paleoambientales y de geología glacial en marcha y preexistentes en ellos, así como a la posibilidad de obtener los testigos sin la necesidad de realizar una perforación (ver 2.2 y 2.2.1). Ambos lagos presentaron sedimentos continuos, lo cual habilitó, mediante un muestreo de alta resolución, a una reconstrucción altamente detallada de los cambios climáticos/ ambientales ocurridos durante el período en el que se centró esta investigación. Asimismo, la ubicación geográfica de estos cuerpos de agua fue determinante en su elección. El hecho de que ambos lagos se encontraran ubicados en lados opuestos de la Cordillera de Los Andes y a distintas latitudes brindó la posibilidad de evaluar el efecto barrera impuesto por esta última y la influencia de los vientos del oeste conocidos como “Westlerlies” en el clima del extremo sur de América del Sur.

### 2.2. Procedimientos previos (no realizados en el marco de esta tesis)\*

\* En esta sección se describen los procedimientos realizados para la obtención, análisis físico-químicos y datación de las muestras finalmente destinadas para el estudio de quironómidos. En esta primera etapa no hubo intervención por parte del tesista, cuya labor se restringió al análisis de quironómidos (ver sección 2.3).

#### 2.2.1. Extracción de los testigos

De la Laguna Potrok Aike se obtuvieron 2 testigos, uno largo (1871 cm) y otro corto (39 cm). El testigo largo es un perfil compuesto por tres testigos (denominados PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) tomados de la parte más profunda del lago (aprox. 100 m) en los años 2002 (PTA 02/4) y 2003 (PTA 03/12 y 03/13). Este perfil compuesto fue construido por el solapamiento de secuencias de testigos con la ayuda de horizontes marcadores y por coincidencia de datos geoquímicos (Wille, 2007). El testigo corto

(denominación 05/34), también sacado de la porción más profunda del lago, corresponde a uno de los 46 testigos cortos (hasta 49 cm) obtenidos durante el año 2005.

La elección de los sitios de perforación se realizó sobre la base de estudios batimétricos y sísmicos previos. Ambos testigos fueron recuperados a través de sacatestigos de gravedad ETH modificados y de sacatestigos de sistemas de pistón UWITEC (Haberzettel et al., 2007), en el marco de los proyectos interdisciplinarios SALSA (South Argentinean Lake Sediment Archives and Modeling) y el ICDP (International Continental Scientific Drilling Programm) - PASADO (Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project).

En el lago Lepué se obtuvo un testigo largo (1210 cm) compuesto por tres testigos, denominados 0403 SC, 0403 AT1 y 0201 DT. El testigo 0201 DT, el más largo, fue tomado en el año 2002 mediante una plataforma de barrenaje y un barreno de pistón Wright. Posteriormente, en el año 2004, se tomó el testigo corto 0403 SC (cubre la interfase de agua/sedimento) y el 0403 AT1, los cuales permitieron completar el perfil compuesto. Ambas extracciones se realizaron en el marco del proyecto “Milenium” (FONDECYT, Chile) dirigido por el Dr. P Moreno de la Universidad de Santiago.

### **2.2.2. Muestreo y análisis de los testigos en el laboratorio**

El procedimiento en el laboratorio, una vez obtenidos los testigos que componen el testigo largo de la Laguna Potrok Aike, fue el siguiente:

Los testigos fueron almacenados en oscuridad a 4 °C. Se dividieron secciones de testigos de 1 m de largo. Estas secciones fueron fotografiadas y descritas desde una perspectiva litológica. Se realizaron mediciones de susceptibilidad magnética en estos testigos con un sensor Bartington MS2F con una resolución de 1 cm. Con un scanner XRF se efectuó el análisis de K, Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sr y Pb a intervalos de 1 cm de profundidad. Se utilizaron datos geoquímicos para correlacionar y establecer el perfil compuesto en el cual PTA 03/13 fue utilizado para completar los intervalos faltantes de PTA 03/12 (Haberzettel et al., 2007). Los 95 cm de la parte superior del registro sedimentario fueron cubiertos con el previamente estudiado PTA 02/4 (Haberzettel et al., 2005). Luego de correlacionar estos tres testigos se obtuvo un registro compuesto de 1892 cm. Todas las secciones del testigo fueron muestreadas de

forma continua y volumétrica (6 cm<sup>3</sup>) a intervalos de 1 cm. Un total de 1892 muestras fueron liofilizadas para determinar el contenido de agua (WC). El número de gasterópodos de agua dulce (Lymnaeidae) hallados en muestras de igual volumen fue utilizado como índice de gasterópodos (GI). Se determinó el contenido total de nitrógeno (TN), carbono total (TC) y sulfuro total (TS) con un analizador CNS. Para determinar el carbono orgánico total (TOC) las submuestras se trataron subsecuentemente con HCl del 3% al 20% a 80 °C para eliminar los carbonatos, para luego analizarlos nuevamente con el CNS. El carbono inorgánico total (TIC) fue calculado por diferencia entre el TC y el TOC. Las posibles capas de tefra fueron caracterizadas geoquímica y microscópicamente para poder definir la fuente volcánica.

Para el testigo corto de Potrok Aike se procedió de manera similar a lo descrito para el largo, aunque la resolución del XRF fue cada 1mm, mientras que las medidas de susceptibilidad magnética se efectuaron con una resolución de 4 mm. Asimismo, para estas muestras se determinó el fósforo total (TP) para lo cual las mismas fueron digeridas con 6 ml de HNO<sub>3</sub> y 2 ml de HCl en un sistema de digestión de microondas. Posteriormente las muestras fueron calentadas a 180 °C durante 25 minutos para luego ser filtradas y analizadas. El tamaño de los granos de todas las muestras fue analizado con un contador láser (LS 200), para lo cual fueron tratadas previamente con H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 30%, HCl 10% y Na(OH) para remover el material orgánico. Asimismo, en este caso, una alícuota de las submuestras fue investigada para isótopos estables de materia orgánica y carbonatos (Haberzettl et al., 2005; Haberzettl et al., 2007).

Los sedimentos obtenidos a partir del Lago Lepué fueron descriptos sobre la base de variaciones texturales, suplementado posteriormente con imágenes de rayos X de los testigos. Luego, se llevó a cabo el análisis de materia orgánica por pérdida por ignición, para lo cual se tomaron muestras de 1 cm<sup>3</sup> las cuales fueron sometidas a exposiciones sucesivas de 550 °C durante 2 horas y 925 °C durante 4 horas para determinar el contenido de materia orgánica, carbonatos y siliciclastos (Pesce Gómez, 2011). Los testigos 0403 SC, 0403 AT1 y 0201 DT fueron correlacionados utilizando la densidad seca de materia inorgánica, lo que permitió generar un perfil compuesto que abarcara desde el inicio de la sedimentación lacustre en el sitio hasta el presente.



### 2.2.3. Dataciones

Las dataciones de los testigos de Laguna Potrok Aike fueron realizadas en el Laboratorio de Radiocarbono de Poznań (Polonia). Del testigo PTA 02/4 (el que conforma la parte superior del testigo compuesto largo) se seleccionaron 13 muestras para determinaciones AMS (Accelerator Mass Spectrometry) de edad  $C^{14}$ . Los análisis de radiocarbono se llevaron a cabo en 5 muestras de sedimento a granel, cuatro muestras conteniendo restos de macrófitas acuáticas, y en la fracción de calcita de una muestra. Adicionalmente, se dataron un hueso de guanaco (*Lama guanicoe*) y uno de caballo (*Equus caballus*) hallados en sedimentos fluvio-lacustres por encima del actual nivel del lago, así como tallos de plantas acuáticas modernas (*Potamogeton pectinatus*) recuperados de la zona litoral del cuerpo de agua (Tabla 3). El  $C^{14}$  datado a partir de estas plantas modernas arrojó  $115.2 \pm 0.4$  pMC (porcentaje de carbono moderno) y ningún indicio de carbono viejo, lo que junto a una inspección de la cuenca del lago en la que no se detectaron carbonatos, permitió descartar un efecto de agua dura (Haberzettl et al., 2005).

Las edades de radiocarbono se calibraron con la curva de calibración para el Hemisferio Sur (Mc Cormack et al., 2002) utilizando el software CALIB 4.4 (Stuiver et al., 2003), obteniéndose así un modelo de edad/profundidad (Fig. 21). Las dataciones  $C^{14}$  arrojaron edades entre 440 y 3760 años BP, aunque algunas de las dataciones debieron ser desechadas ya que se encontraban contaminadas con carbono viejo (probablemente re-trabajado a partir de terrazas lacustres indicadoras de niveles altos del lago), razón por la cual sólo fueron consideradas las más jóvenes. Asimismo, se practicaron análisis de datación por  $Cs^{137}$  y  $Pb^{210}$  en los sedimentos superficiales de este testigo, pero los mismos fallaron debido a los bajos contenidos hallados de estos radionucleidos (Haberzettl et al., 2005).

Los testigos PTA 03/12 y 03/13 fueron extraídos en el año 2003 por lo que se dataron con posterioridad al PTA 02/4. Para la datación de estos 2 testigos (correspondientes a la parte media e inferior del perfil compuesto) por AMS radiocarbono se utilizaron la fracción de calcita de muestras a granel, tallos de musgos acuáticos, una rama de *Berberis*, y un hueso de *Ctenomys*. (En la tabla 4 se presenta un resumen de las dataciones por AMS radiocarbono para el perfil compuesto, integrando los datos de los testigos PTA 03/12 y 03/13 con las 4 dataciones aceptadas correspondientes al testigo PTA 02/4.)

Tabla 3. Dataciones radiocarbónicas y edades calibradas del testigo PTA02/4. (SHC= Southern hemisphere calibration, pMC= percent of modern carbon) (Haberzettl et al., 2005)

PROFUNDIDAD DE SEDIMENTO/UBICACION	EDAD 14C	ERROR	DESCRIPCIÓN DE MUESTRA	SHC EDAD MEDIANA (BC/AD)	SHC ERROR AL PRESENTE	SHC ERROR AL PASADO
19–20 cm	2190 BP	± 40	SEDIMENTO A GRANEL	190 BC	140	155
29–30 cm	3760 BP	± 50	SEDIMENTO A GRANEL	2110 BC	155	175
43–44 cm	440 BP	± 30	UNA PARTE GRANDE (1CM) DE UNA PLANTA ACUATICA	AD 1500	125	55
49.5–50.5 cm	655 BP	± 25	SEDIMENTO A GRANEL	AD 1350	55	45
57–58 cm	735 BP	± 25	CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	AD 1310	75	40
69–71 cm	1330 BP	± 35	UNAS POCAS PARTES DE PLANTAS ACUATICAS (mm)	AD 740	115	80
73–74 cm	1580 BP	± 30	CAPA CON NUMEROSAS PARTES DE PLANTAS ACUATICAS	AD 520	85	85
81–82 cm	2440 BP	± 40	SEDIMENTO A GRANEL	540 BC	145	225
92–93 cm	1470 BP	± 40	CAPA CON NUMEROSAS PARTES DE PLANTAS ACUATICAS	AD 610	50	50
97–98 cm	2140 BP	± 35	UNA PEQUEÑA PARTE DE UNA PLANTA ACUATICA (mm)	120 BC	120	225
SEDIMENTOS FLUVIALES LACUSTRES POR ARRIBA DEL NIVEL ACTUAL DEL LAGO	160 BP	± 50	HUESO DE GUANACO	AD 1820	135	150
SEDIMENTOS FLUVIALES LACUSTRES POR ARRIBA DEL NIVEL ACTUAL DEL LAGO	65 BP	± 35	HUESO DE CABALLO	AD 1870	95	165
COSTA INUNDADA	115.2 pMC	± 0.4	PLANTA ACUATICA MODERNA	AD 1991 or AD 1957		

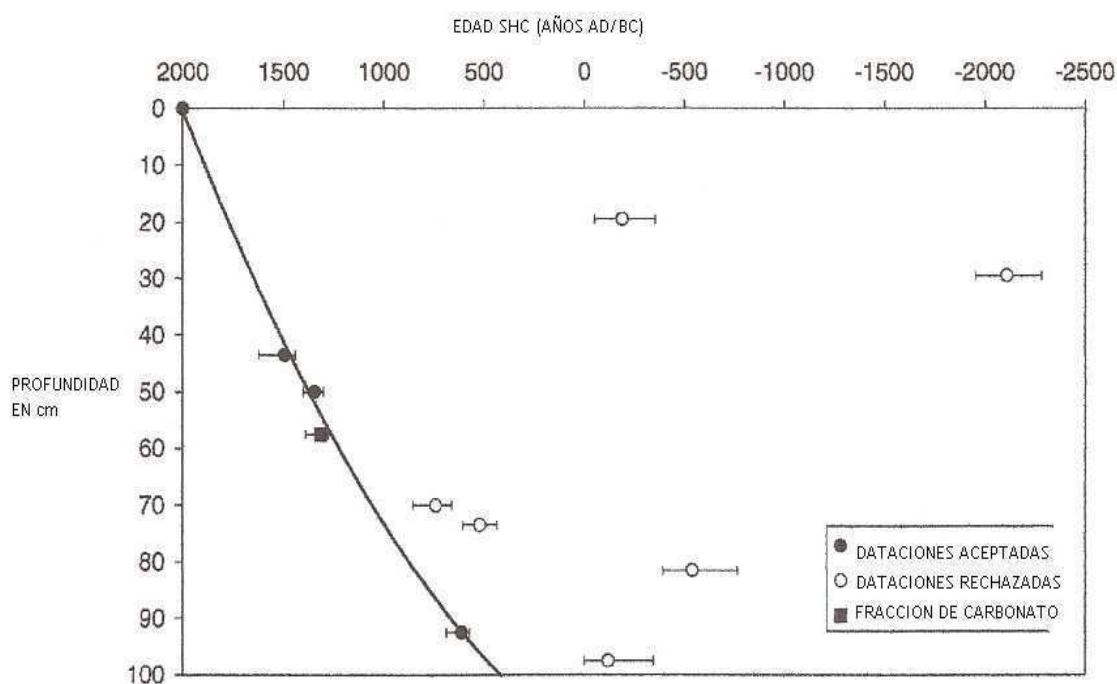


Figura 21. Modelo de Edad/Profundidad correspondiente al testigo PTA 02/4 inferido a partir de las dataciones AMS C<sup>14</sup>. Los círculos abiertos corresponden a las dataciones rechazadas debido a contaminación con carbono viejo, los círculos rellenos a las dataciones aceptadas. La interfase agua-sedimento fue utilizada como marcador de tiempo para el año de muestreo (2002). El cuadrado corresponde a la datación de la fracción de carbonatos de una muestra a granel (Ver tabla 3). Cada edad calibrada (SHC) se muestra como la mediana con sus errores (Haberzettl et al., 2005).

Las edades C<sup>14</sup> de PTA 03/12 y 03/13 se calibraron con la curva de calibración del Hemisferio Norte utilizando el software CALIB 5.0.2 (Stuvier & Reimer, 1993).

Combinando los datos de los tres testigos se obtuvo el modelo de edades para el perfil compuesto (Fig. 22), basado en 16 dataciones por radiocarbono (incluyendo las 4 dataciones AMS del PTA 02/4) y una correspondiente a tefra del Monte Burney (esta medición tuvo que ser incluida ya que las tres dataciones obtenidas por radiocarbono por encima de la capa de cenizas eran muy viejas ya que contenían carbono re TRABAJADO). Los rangos de edad de tefra de los volcanes Hudson y Reclús sirvieron como validación del modelo edad/profundidad (Haberzettl et al., 2007).

Tabla 4. Dataciones AMS radiocarbono y edades calibradas para el perfil compuesto (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) de Laguna Potrok Aike. (\*Datación de validación, \*\*datación excluida del modelo de edades por re trabajo, \*\*\*Datación de tefra obtenida por literatura, calibrada con CALIB 5.0.2) (Haberzettl et al., 2007)

PROFUNDIDAD DE SEDIMENTO (cm)	EDAD C14 (BP)	ERROR	DESCRIPCION DE LA MUESTRA	EDAD CALIBRADA MEDIANA (cal BP)	EDAD CALIBRADA MINIMA (cal BP)	EDAD CALIBRADA MAXIMA (cal BP)
43.5	440	30	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	500	340	535
50.0	655	25	SEDIMENTO A GRANEL	600	560	670
57.5	735	25	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	680	660	720
92.5	1470	40	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	1360	1295	1485
237.5	2300	35	RAMA DE <i>Berberis</i> sp.	2330	2160	2360
345.5	3600	35	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	3910	3785	4065
368.5*	3625	35	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	3940	3840	4080
529.5	4465	50	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	5130	4890	5300
673.5	6440	70	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	7360	7185	7485
763.0	7025	50	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	7870	7740	7955
890.5	7260	50	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	8090	7980	8175
1052.5	7580	50	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	8390	8220	8515
1074.5***	6915	40	HUDSON	8100	7670	8535
	7635	40				
1142.5**	9640	50	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	10970	10780	11190
1198.5**	9410	50	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	10640	10510	10755
1286**	11090	60	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	13010	12895	13115
1320***	7635	40	MONTE BURNEY	8680	8380	8975
	7890	40				
1398.5	8930	50	HUESOS DE <i>Ctenomys</i> sp.	10050	9905	10215
1493.5	10240	60	FRACCION DE CALCITA DE SEDIMENTO A GRANEL	11980	11715	12345
1578.5	11200	60	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	13110	12960	13220
1676.5	12490	70	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	14590	14205	14960
1790.5*	12850	70	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	15230	14440	15820
1861***	12638	60	RECLUS	14900	14605	15190
1888.5	13450	70	TALLOS DE MUSGOS ACUATICOS	15980	15605	16410

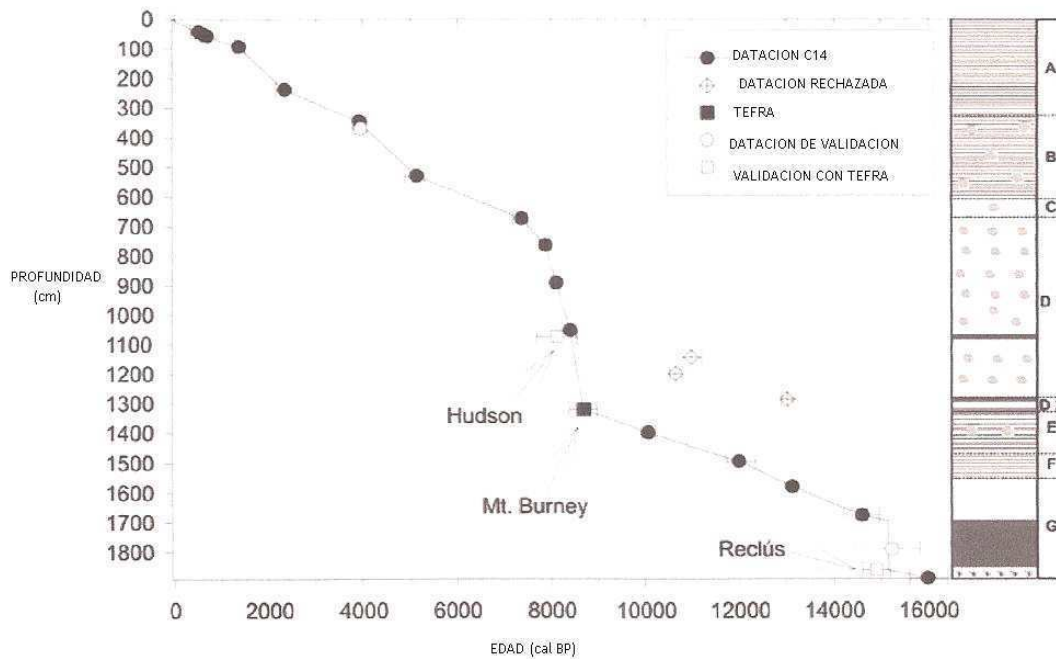


Figura 22. Modelo de Edad/Profundidad del perfil compuesto (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) de Laguna Potrok Aike. El modelo se construyó a partir de 16 dataciones de radiocarbono (círculo relleno) y una datación de tefra del Monte Burney (cuadrado relleno). Se rechazaron tres dataciones de radiocarbono por contaminación con carbono retrabajado. La tefra de los volcanes Hudson y Reclús, junto con dos dataciones de radiocarbono fueron utilizadas para validación del modelo, y por lo tanto excluidas del mismo. A la derecha del gráfico se presenta la litología del perfil compuesto (ver 1.9.6.). (Haberzettl et al., 2007).

El testigo corto PTA 05/34 fue correlacionado (utilizando los datos geoquímicos y otros parámetros como susceptibilidad magnética) con el PTA 02/4, lo que permitió transferir el modelo de edades existente al PTA 05/34 (Kastner et al., 2010a).

La cronología del Lago Lepué se basó en 27 dataciones de radiocarbono AMS obtenidas a partir de muestras de 1 cm de espesor o de restos vegetales. Las edades radiocarbónicas se calibraron utilizando el programa CALIB 6.0, empleando el data set INTCAL09 y SH Atmosphere (Stuvier, 2005). Sobre la base de estos resultados se desarrolló el modelo de edades abarcando los últimos 17600 años (Fig. 23). En el modelo de edades se modificó la profundidad asociada a tefras considerando su instantaneidad deposicional (Pesce Gómez, 2011).

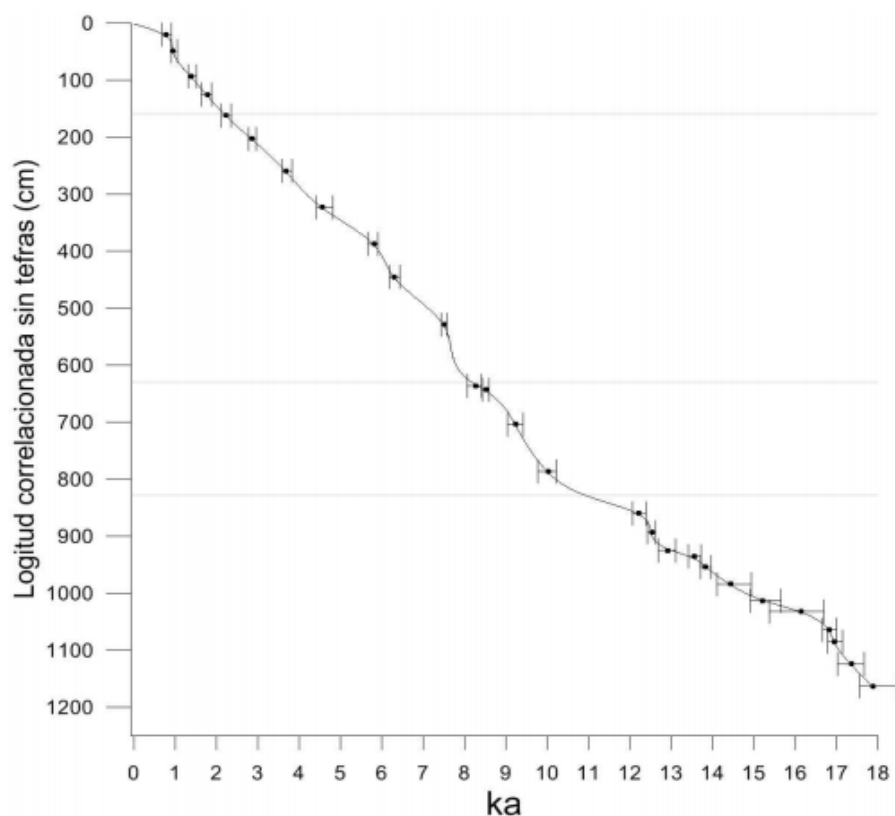


Figura 23. Modelo de Edad/Profundidad del perfil compuesto (0403 SC, 0403 AT1, 0201 DT) de Lago Lepué. El modelo se construyó a partir de 27 dataciones de radiocarbono (Pesce Gómez, 2011).

### 2.3. Análisis de quironómidos

Para el análisis de quironómidos del perfil compuesto (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) de Laguna Potrok Aike se tomaron secciones del testigo de 5 a 50 cm, las cuales representaron de 4 a 10 g de sedimento fresco. Las mismas se extrajeron con una hoja de metal y fueron colocadas en bolsas “ziplock”. Las muestras fueron tomadas con una resolución cercana a los 100 años, teniendo en cuenta los cambios en la tasa de acumulación de sedimentos (Haberzettl et al., 2005). Así, de los 0 a 650 cm (tasa de sedimentación de 0.89 mm/año) se obtuvieron 65 muestras (resolución de muestreo de 10 cm) con una resolución de 112 años, abarcando 7300 años. De los 650 a los 1300 cm, habiendo presentado una tasa de sedimentación de 6,5 mm/año, se consiguieron 13 muestras (resolución de muestreo de 50 cm) con una resolución de 77 años, abarcando unos 1000 años. Por último, de los 1300 a los 1871 cm (incluyendo cerca de 170 cm de tefra, de los 1695 a los 1862 que no se muestrearon), con una tasa de sedimentación de 0.52 mm/año, se obtuvieron 76 muestras (resolución de 5 cm) con una resolución de 96 años, extendiéndose unos 7300 años. De esta forma, se obtuvieron 154 muestras en

total, abarcando un lapso temporal de unos 15600 años (el testigo original se extendía hasta los 1892 cm, pero se perdieron los últimos 21 cm).

Del testigo corto PTA 05/34 (39 cm), para el análisis de quironómidos, se tomaron 6 secciones de 1 cm las que constituyeron de 0,7 a 1,5 g de sedimento fresco. Esta selección se realizó escogiendo 6 ventanas temporales que incluyeran distintas condiciones en el nivel del lago, para lo cual se utilizó una curva cualitativa de nivel de lago previamente construida por Haberzettl et al. (2005). Así, se escogieron el año 2005 (fecha de la extracción del testigo), AD 1960, 1800, 1610, 1500 y 1380. Las ventanas AD 1800 y 1610 corresponden a altos niveles del lago, mientras que AD 1500 representa una etapa de transición.

Por tratarse de sedimentos arcillosos las muestras de Potrok Aike fueron tratadas con ultrasonido para preparar y romper el sedimento permitiendo reducirlo a un tamaño de partícula menor a 65  $\mu\text{m}$  de manera tal que la cantidad de sedimento sobrante para la etapa de reconocimiento de cápsulas fuera menor y que las muestras estuvieran más limpias. El procedimiento estuvo basado en Lang et al. (2003) aunque fue modificado para estas muestras en particular. Cada una de las submuestras fue tratada de la siguiente manera:

Se las colocó en un vaso de precipitados y se las pesó. Posteriormente se agregó unos 75 ml de agua (hasta unos  $\frac{3}{4}$  del vaso de precipitado) y se las sumergió en baño de ultrasonido durante unos 5 segundos, (en ningún momento las muestras fueron tratadas con KOH al 10%). Luego, directamente se procedió a filtrar las muestras en tamices de 90  $\mu\text{m}$  y 200  $\mu\text{m}$  de apertura de malla. El filtrado remanente de cada fracción (gruesa y fina) fue lavado con agua y volcado en sendas cajas de Petri. Con una pipeta se procedió a tomar una alícuota de una caja y se trasladó su contenido a un Kolmogorov para facilitar el reconocimiento de las cápsulas cefálicas. Este procedimiento se repitió hasta trasladar el contenido total de la caja de Petri y abarcar así toda la fracción de una muestra dada (esto se repitió para la otra fracción). Ambas fracciones se analizaron bajo lupa, recolectando las cápsulas cefálicas de quironómidos con agujas enmangadas para depositarlas en alcohol 80%, luego pasarlas a alcohol 100%, esencia de Euparal® y finalmente realizar el montaje en Euparal®. Los preparados así obtenidos se colocaron en estufa a 50 °C durante no menos de un mes para luego identificar las larvas bajo microscopio óptico. Para la identificación se utilizaron las claves de Wiederholm (1983), Cranston (1997), Massaferrero & Brooks (2002), así como fotos de material de otros ambientes patagónicos previamente estudiados.

El análisis de quironómidos del perfil compuesto del Lago Lepué se abordó separadamente para cada uno de los testigos (0403 SC, 0403 AT1 y 0201 DT). Para el testigo 0403 SC, correspondiente a la porción superior o superficial, se tomaron secciones de 1 cm del testigo (cada 3 cm) las cuales representaron de 1 a 3 g de sedimento fresco. Se obtuvieron así, 23 muestras extendiéndose unos 1300 años (desde el presente hasta los 1259 años cal BP). Del testigo 0403AT1 se tomaron 3 secciones de 1 cm (cada 6 cm) las que constituyeron de 2 a 3 g de sedimento fresco. Estas tres muestras abarcaron el lapso temporal comprendido entre los 1300 y los 1440 años cal BP). Por último, del testigo 0201 DT se tomaron secciones de 2 cm (cada 4 cm) representando de 1 a 4 g de sedimento fresco, arrojando un total de 171 muestras (desde los 1474 a los 17598 años cal BP). El testigo original constaba de 179 muestras pero se perdieron las muestras que abarcaban entre los 8900 y los 9270 años cal BP.

Por tratarse de sedimentos con un alto contenido orgánico el tratamiento de las muestras fue ligeramente diferente al de Laguna Potrok Aike. En este caso el material sedimentario se trató con 10% KOH caliente durante 20 minutos, luego se filtró en tamices de 90  $\mu\text{m}$  y 200  $\mu\text{m}$  de apertura de malla, ambas fracciones se analizaron bajo lupa, recolectando las cápsulas cefálicas de quironómidos para depositarlas en alcohol 80%, luego alcohol 100%, esencia de Euparal® y finalmente montaje en Euparal®. Las determinaciones se realizaron siguiendo las mismas guías y claves utilizadas para Potrok Aike.

#### **2.4. Notas taxonómicas**

Las cápsulas cefálicas obtenidas a partir de Potrok Aike y Lepué presentaron diversos grados de meteorización. Debido a este proceso, se obtuvieron una gran proporción de cápsulas fragmentadas, (generalmente en mitades), considerándose en estos casos a cada mitad identificable como un individuo. Este criterio es adoptado por distintos autores (Walker et al., 1991; Brooks & Birks, 2000; Masferro & Brooks 2002), particularmente por aquellos especialistas que realizan investigaciones en regiones donde la abundancia total de cápsulas cefálicas es baja, como es el caso de Potrok Aike y Lepué.

En el Lago Lepué, los miembros de la tribu Tanytarsini fueron determinados en base a Masferro y Brooks (2002), cuya clave aún se encuentra en desarrollo, identificándose distintos “tipos” principalmente de acuerdo a la morfología de la base antenal. Asimismo, los Tanypodinae fueron identificados de acuerdo al arreglo de sus poros

cefálicos, (Massferro & Brooks, 2002), y a la morfología de la lígula en aquellos individuos que conservaban dicha estructura.

## **2.5. Análisis estadístico**

Los diagramas de quironómidos se realizaron empleando los programas Tilia 2.0 (Grimm, 1991) para Laguna Potrok Aike y el programa C2 versión 1.5 (2007) para Lago Lepué. La razón por la que se utilizaron distintos programas es debido a que el registro de quironómidos de Lago Lepué arrojó la presencia de 28 taxa y para esta cantidad de variables el programa C2 resulta más adecuado ya que este programa en combinación con el Bstick versión 1.0 permite determinar la significancia de las zonas con más precisión, mientras que para los cuatro taxa hallados en Potrok Aike resultó suficiente con el Tilia, utilizándose el programa TGview 2.0.2 para visualizar los gráficos y el CONISS (Grimm, 1987) para el análisis de clusters mediante el método de incremento de la suma de cuadrados.

## **2.6. Análisis multidisciplinario**

La presente tesis ha sido abordada a través de un enfoque multidisciplinario en el cual se han integrado evidencias obtenidas a partir de diversas fuentes. Tanto Laguna Potrok Aike como el Lago Lepué han sido intensivamente estudiados. Esto permitió disponer de abundante información acerca de la litología, geoquímica y parámetros físicos de los sedimentos lacustres investigados, en especial de Laguna Potrok Aike. Asimismo, se desarrollaron modelos de edades robustos para los testigos analizados en esta investigación. Además, en ambos cuerpos de agua se realizaron estudios paleoambientales previos, incluyendo otros proxies biológicos como polen (Schäbitz et al., 2003; Wille et al., 2007; Pesce Gómez, 2011) en ambos cuerpos de agua, y diatomeas (Wille et al., 2007) en Laguna Potrok Aike, lo que permitió integrar y complementar el análisis de quironómidos para cada lago. De esta forma, la reconstrucción paleoambiental de cada sitio se aborda en subsecciones separadas. En la discusión se comparan los resultados obtenidos en estos cuerpos de agua con otros lagos de Patagonia, abarcando una franja latitudinal comprendida entre los 41°S y los 52° S, lo que brinda la posibilidad de abordar una discusión más general, en un contexto regional, de los cambios climáticos ocurridos durante el Tardiglacial/Holoceno en esta región.



### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Laguna Potrok Aike

##### 3.1.1. Análisis de quironómidos

A partir del análisis de los sedimentos del testigo compuesto (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) de Laguna Potrok Aike se obtuvieron un total de 3440 restos de cápsulas cefálicas de larvas de quironómidos fósiles, de las cuales 3141 fueron identificadas hasta nivel de género (Tabla 5 en Anexos). Sólo dos subfamilias, representadas por 4 morfogéneros, estuvieron presentes en este cuerpo de agua: Chironominae y Orthoclaadiinae. Los Chironominae (sólo se encontraron miembros de la tribu Chironomini) representaron el 53 % del total, comprendiendo los Orthoclaadiinae el 47 % restante.

La mayor parte de las cápsulas cefálicas presentaron algún grado de desgaste, lo que determinó que una gran parte de ellas se encontraran fraccionadas en mitades, considerándose en este caso a cada mitad como un individuo. A pesar de las dificultades inherentes a la determinación de cápsulas en mal estado de preservación se consiguió identificarlas hasta nivel de género. Los Chironomini hallados, *Phaenopsectra* (Fig. 24) y *Polypedilum* (Fig. 25), presentaron placas ventromentales conspicuas y de una morfología característica, lo que junto a la particular distribución y tamaño de los dientes del mentum facilitaron su identificación, aún en lo casos en que se dispuso únicamente de una mitad.

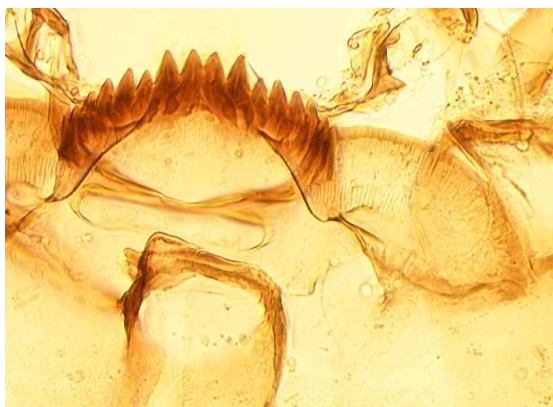


Figura 24. Detalle del mentum y placas ventromentales de *Phaenopsectra*. Los dientes del mentum destacan por su color oscuro, presentando cuatro dientes medios, siendo el par central más pequeños que los más externos. Las conspicuas placas ventromentales se encuentran separadas entre sí por el ancho de la sección media.



Figura 25. *Polypedilum*. En este género el par central de los dientes medios es mayor al par más externo.

En cuanto a los Orthoclaadiinae, representados por *Cricotopus* (Fig. 26) y *Smittia* (Fig. 27), la diferenciación y determinación resultó más dificultosa. Por un lado, el morfogénero *Cricotopus* incluye a diversas morfologías o tipos, y los ejemplares encontrados en Potrok Aike presentaron diversos grados de erosión en los dientes del mentum. Este fenómeno se repitió en los individuos pertenecientes al género *Smittia*, y dado que la principal forma de diferenciar entre ambos géneros involucra a los dientes del mentum, el discernimiento se tornó a menudo imposible. No obstante, en aquellos ejemplares mejor conservados la diferenciación resultó alcanzable.

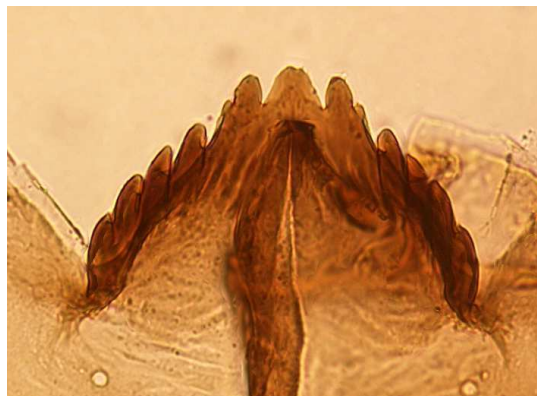


Figura 26. *Cricotopus*. Este género presenta un diente medio redondeado y de cinco a seis pares de dientes laterales, con la placa ventromental escasamente desarrollada.

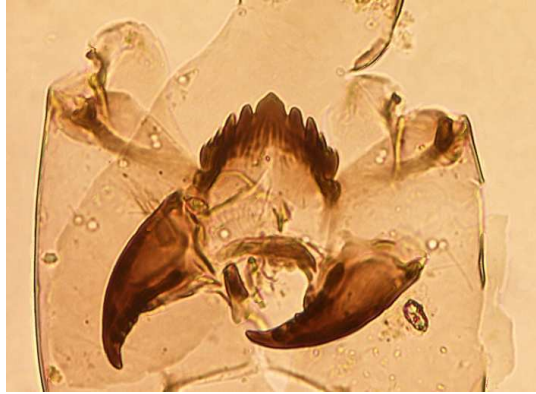


Figura 27. *Smittia*. Destaca su diente medio que termina en punta, principal característica que lo diferencia de *Cricotopus*.

A lo largo de todo el perfil compuesto se encontraron cápsulas cefálicas (Fig. 28). Sin embargo, entre los 465 y los 485 cm de profundidad (correspondiente a los 4735 y 4868 años cal BP) y entre los 1105 y los 1135 cm (11807- 12066 años cal BP) el número total de cápsulas resultó escaso, registrándose a los 1115 cm (11909 cal BP) una ausencia total de restos.

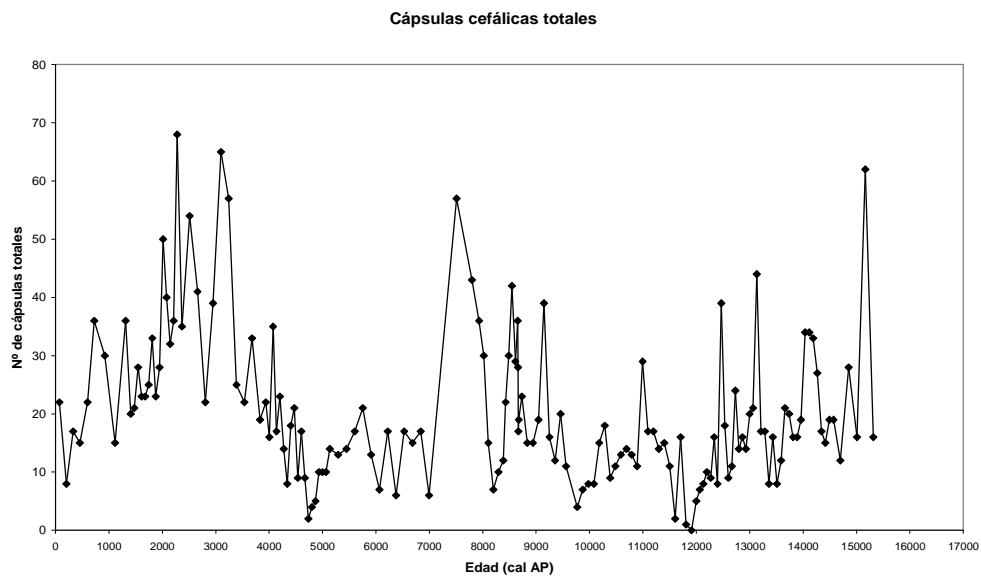


Figura 28. Variaciones en el número total de cápsulas cefálicas de quironómidos a través del tiempo en Laguna Potrok Aike.

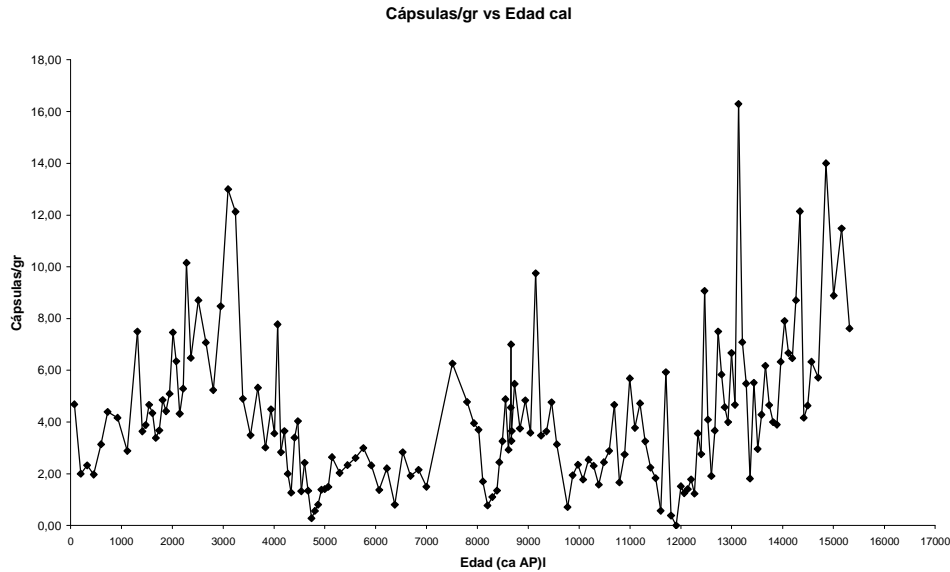


Figura 29. Variación en la abundancia total de quironómidos de Potrok Aike, considerando la cantidad de cápsulas por gramo de muestra (cápsulas/gr), a través del tiempo.

Dado que la cantidad de sedimento obtenido para cada muestra osciló entre los 4 y los 10 g aproximadamente, se graficó el número de cápsulas por gramo (Fig. 29), lo cual representaría mejor la evolución de la abundancia total de quironómidos en el tiempo, obteniéndose una curva de similares características. Sin embargo, en este caso se registró una menor abundancia total de quironómidos desde el presente hasta los 4000 años cal BP y una mayor abundancia total a partir de los 13000 años cal BP hasta el final del registro inclusive.

A través de todo el registro de quironómidos se observó la presencia de unos pocos taxa. Asimismo, si bien la cantidad de cápsulas por gramo resultó escasa, (en algunos casos se necesitó analizar hasta 10 g de sedimento fresco) resultó suficiente para abordar una reconstrucción paleoambiental en Laguna Potrok Aike.

El análisis del testigo corto (PTA 05/34) de Laguna Potrok Aike reveló la casi total ausencia de cápsulas cefálicas en todas las muestras, excepto en la correspondiente al año 1960, donde la abundancia total fue alta, con elevada abundancia relativa de *Phaenopsectra* (87%) (Tabla 6). Para esta ventana temporal la concentración de cápsulas (cápsulas/gramo) resultó la más alta de todo el registro, incluso considerando a la totalidad de muestras del perfil compuesto.

Tabla 6. Determinaciones para las seis ventanas temporales escogidas para el testigo corto (05/34) de Laguna Potrok Aike.

Profundidad (cm)	Ventana temporal	gramos	<i>Phaenopsectra</i>	<i>Polypedilum</i>	<i>Cricotopus</i>	<i>Smittia</i>	Cápsulas totales	Cápsulas/gramos
0-1	2005	1,5	0	1	2	0	3	2
3-4	1960	0,8	40	1	5	0	46	57,5
13-14	1800	1,2	4	0	2	0	6	5
26-27	1610	0,9	2	1	0	0	3	3,3
31-32	1500	0,7	0	0	0	0	0	0
38-39	1380	1	0	1	0	0	1	1

### 3.1.2. Estratigrafía de quironómidos de Potrok Aike

El diagrama estratigráfico de quironómidos (Fig. 30) obtenido a partir de los datos (programa CONISS, TILIA 2.0) permitió identificar cuatro zonas y cinco subzonas:

#### **Zona 1 (16000-12000 cal BP)**

Esta zona está definida por una clara dominancia de *Cricotopus*, una menor abundancia relativa de *Phaenopsectra* y por la presencia de *Smittia*. La concentración de cápsulas cefálicas por gramo resulta elevada.

#### **Zona 2 (12000-8700 cal BP)**

Esta zona está caracterizada por un descenso en la abundancia relativa de *Cricotopus*, un aumento en *Phaenopsectra* y por la casi total desaparición de *Smittia*.

#### **Zona 3 (8700-4800 cal BP)**

Reaparición de *Smittia*, irrupción de *Polypedilum* con un marcado pico de abundancia, disminución de *Cricotopus* y *Phaenopsectra*. Presencia de los 4 taxa.

#### **Subzona 3 a (8700-6000 cal BP)**

Aparición abrupta de *Polypedilum*, con marcado pico a los 7500 cal BP, luego descenso brusco, presencia de *Smittia*.

### **Subzona 3b (6000- 4800 cal BP)**

En primera instancia, de los 6000 a los 5500 cal BP, cae la abundancia relativa de *Phaenopsectra*, con un ascenso en la abundancia de *Cricotopus*. Reaparece *Polypedilum* con pico secundario. Luego a partir de los 5500 cal BP se recupera *Phaenopsectra*, descende la abundancia relativa de *Cricotopus*, desaparece *Smittia* y oscila *Polypedilum*.

### **Zona 4 (4800 cal BP hasta el presente)**

Zona de transición, ausencia de señal clara.

Presencia de *Smittia*, elevado número de cápsulas cefálicas totales. Presencia de los 4 taxa.

### **Sub-zona 4 a (4800-3200 cal BP)**

Pico de *Polypedilum* y *Smittia* cerca de los 4600 cal BP, con mínimo de *Phaenopsectra* y máximo de *Cricotopus*. Luego desaparece *Smittia*, se incrementa *Phaenopsectra* y cae *Polypedilum*.

### **Sub-zona 4 b (3200-1700 cal BP)**

Al inicio pico de *Smittia* y *Polypedilum* con bajos valores de *Phaenopsectra*. Luego ascenso en la abundancia relativa de *Phaenopsectra* y descenso en la de *Cricotopus*. Máximo de cápsulas cefálicas totales.

### **Sub-zona 4 c (1700 hasta el presente)**

Tendencia a un incremento de *Phaenopsectra* y descenso de *Cricotopus*, oscilaciones de *Smittia* y *Polypedilum*.

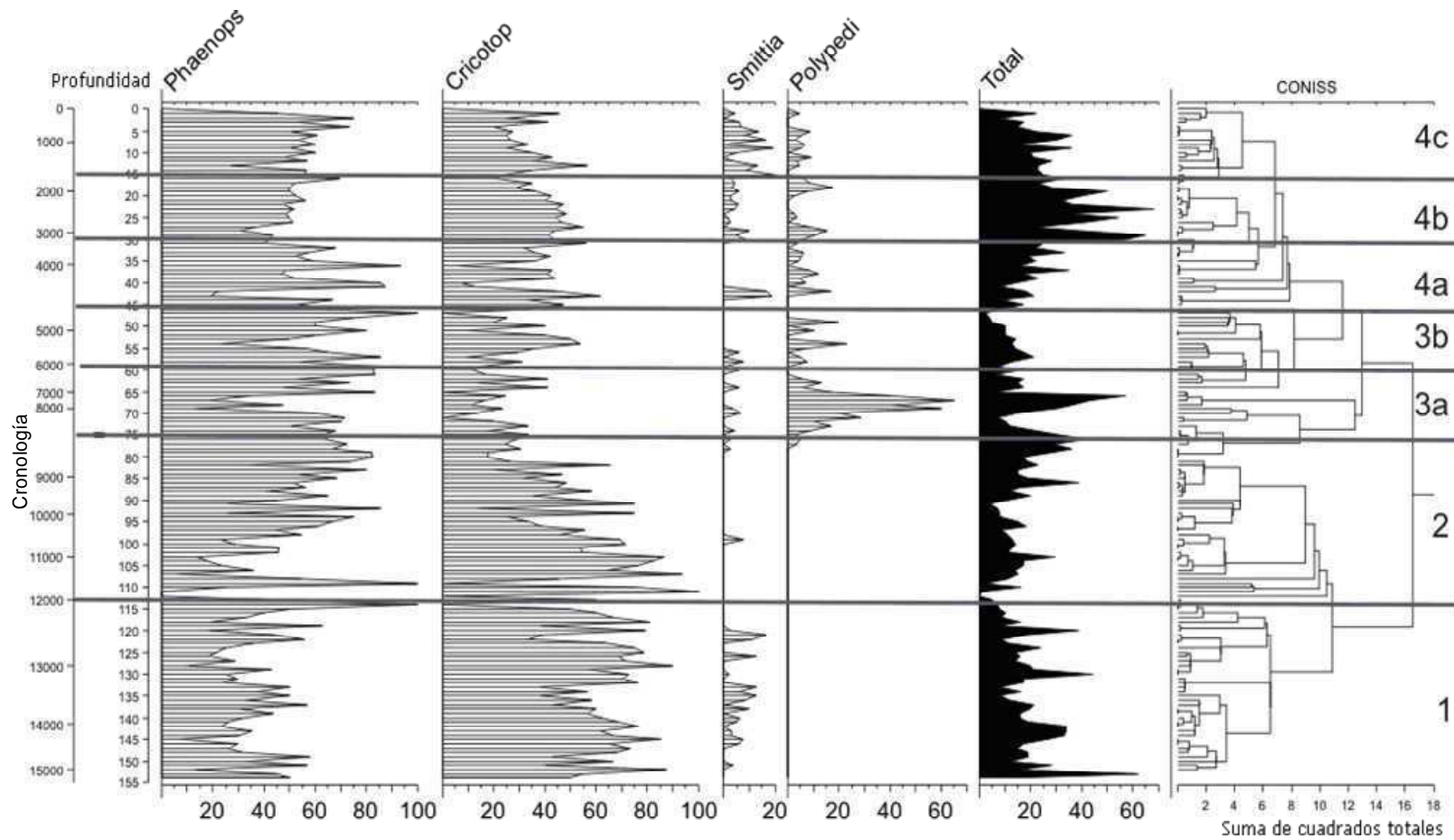


Figura 30. Diagrama estratigráfico de quironómidos correspondiente al perfil compuesto de Potrok Aike (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13) extendiéndose hasta los 16000 años cal BP. El análisis (programa CONISS, TILIA 2.0) permitió identificar cuatro zonas y cinco subzonas.

## 3.2. Lago Lepué

### 3.2.1. Análisis de quironómidos

A partir del análisis de los sedimentos del testigo compuesto (0403 SC, 0403 AT1 y 0201 DT) de Lago Lepué se obtuvieron un total de 2486 restos de cápsulas cefálicas de larvas de quironómidos fósiles, de las cuales 1818 fueron identificadas hasta nivel de género (ver detalle del testigo 0201 DT en Tabla 7 en Anexos). Las subfamilias Chironominae, Orthoclaadiinae, Tanypodinae, Podonominae y Prodiamesinae estuvieron presentes en este cuerpo de agua. Dentro de los Chironominae se encontraron representantes de las tribus Chironomini y Tanytarsini. Los Chironomini hallados fueron *Chironomus*, *Cryptochironomus* (Fig. 31), *Cryptotendipes*, *Dicrotendipes* (Fig. 32), *Phaenopsectra*, *Polypedilum*, *Apedilum*, *Stelechomya* y *Riethia*. Dentro del género *Chironomus* se identificaron dos tipos, *plumosus* (Fig. 33) y *antracynus* (Fig. 34), aunque actualmente se debate acerca de la posibilidad de diferenciar entre ambos tipos.



Figura 31. *Cryptochironomus*. Característico de este género es la presencia de un diente medio ancho flanqueado por 6 o 7 pares de dientes laterales más oscuros.

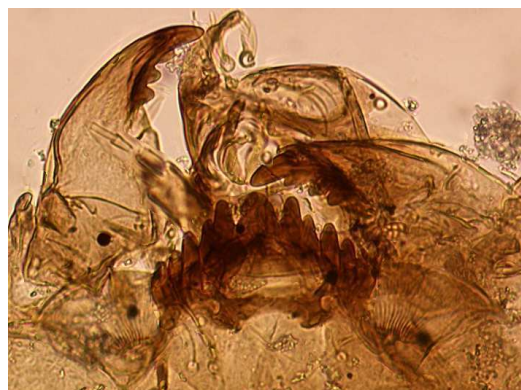


Figura 32. *Dicrotendipes*. Destaca el diente medio robusto, con el primer par de dientes laterales fusionados con el segundo par.





Figura 33. *Chironomus plumosus*. Presenta seis dientes laterales decreciendo uniformemente en tamaño desde el medio hasta el final del mentum.

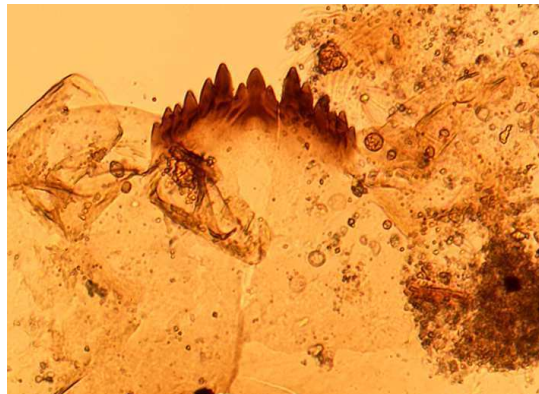


Figura 34. *Chironomus antracinus*. Presenta seis dientes laterales, siendo el cuarto diente lateral más corto que el tercero y el quinto.

La otra tribu, los Tanytarsini, estuvieron representados por los taxa denominados Tanytarsini 1 A (Fig. 35), 1 C (Fig. 36), B (Fig. 37) y D, de acuerdo a Massaferrro & Brooks (2002), cuya clasificación está aún pendiente.



Figura 35. Tanytarsini 1 A: el pedestal de la antena presenta un espolón corto y ancho, redondeado apicalmente.

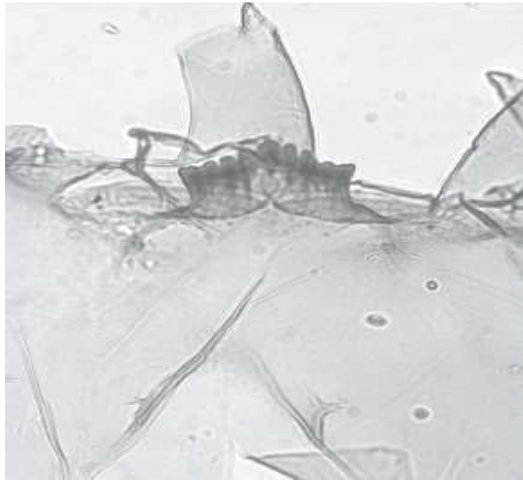


Figura 36. Tanytarsini 1 C: pedestal de la antena con espolón corto y ancho, con espículas.

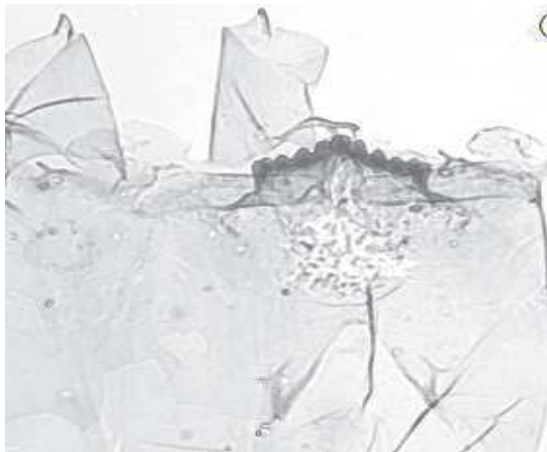


Figura 37. Tanytarsini B: pedestal de la antena con diente corto y triangular.

Los Orthoclaadiinae encontrados fueron *Limnophyes* (Fig. 38), *Parakiefferiella* (Figs. 39 y 40), *Parapsectrocladius* (Fig. 41), *Stictocladus*, *Cricotopus*, *Corynoneura* y *Psectrocladius*.

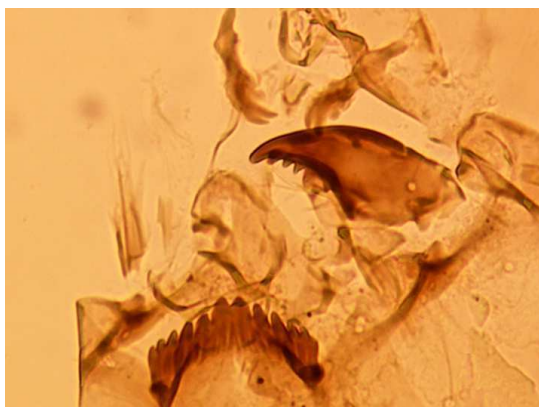


Figura 38. *Limnophyes*. Este género presenta dos dientes medios bien definidos. La placa ventromental se encuentra esclerotizada en su extremo posterior otorgándole un aspecto circular característico.

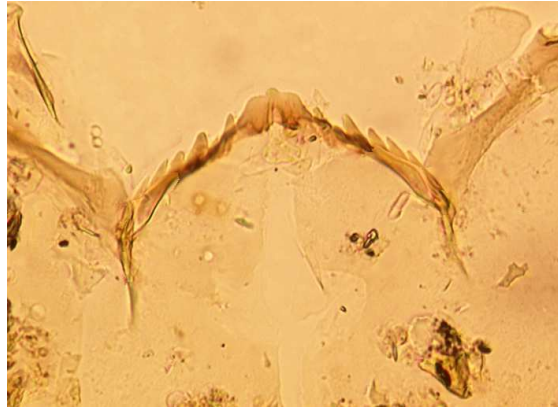


Figura 39. *Parakiefferiella* (entera). Se distingue por su prominente diente medio, con el primer par de dientes laterales próximos al diente medio.



Figura 40. *Parakiefferiella* (fraccionada). Su característico diente medio permite identificarla aún cuando se preserve sólo la mitad de la cápsula cefálica.

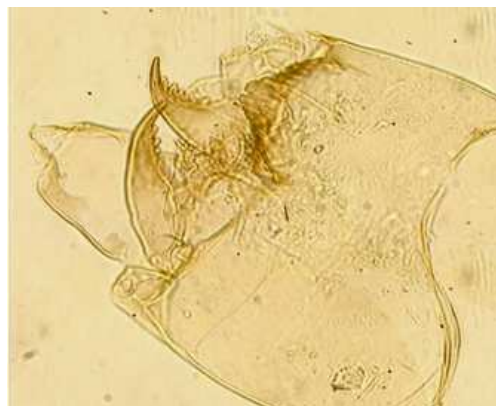


Figura 41. *Parapsectrocladius*. Presenta un par de dientes medios con cinco pares de dientes laterales disminuyendo con una pendiente uniforme.

Los géneros *Ablabesmya* (Figs. 42 y 43), *Apsectrotanypus*, *Alotanypus*, *Labrundinia* (Fig. 44), *Macropelopia* y conformaron a los miembros de la subfamilia Tanypodinae.

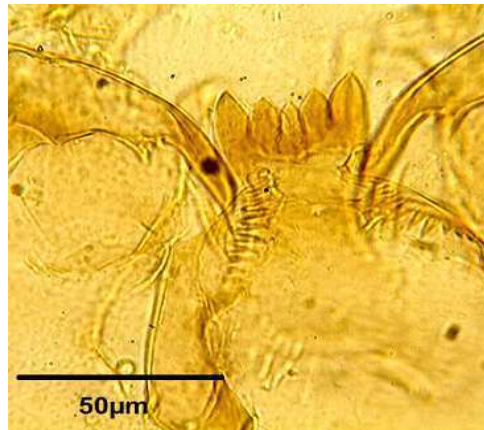


Figura 42. Detalle de la l gula de *Ablabesmya*, compuesta por cinco dientes, siendo los laterales mayores que el medio.

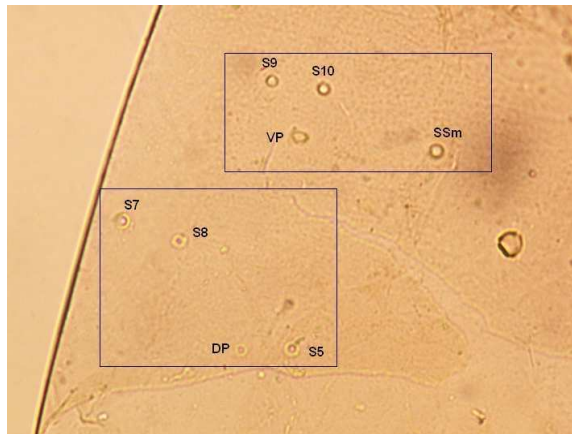


Figura 43. *Ablabesmya*. Detalle de los poros cef licos dorsales y ventrales utilizados para su identificaci n.



Figura 44. *Labrundinia*. En este g nero la l gula resulta un caracter  til para su identificaci n, presentando un diente medio prominente y robusto.



Por último, la subfamilia Podonominae, representada por *Parochlus* (Figura 45), y los Prodiamesinae, con *Monodiamesa* (Figura 46) completan los taxa hallados en Lago Lepué.

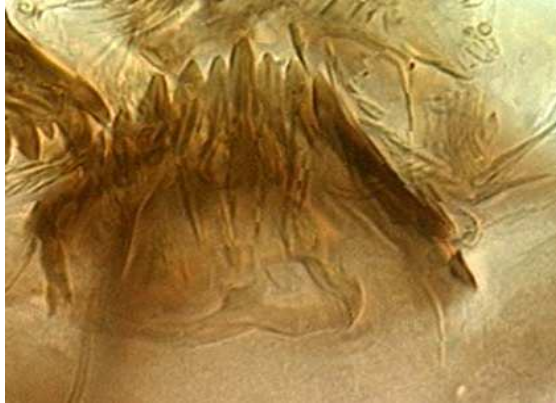


Figura 45. *Parochlus*. Se distingue por su diente medio elevado, presentando el tercer par de dientes laterales mayor tamaño que los restantes.

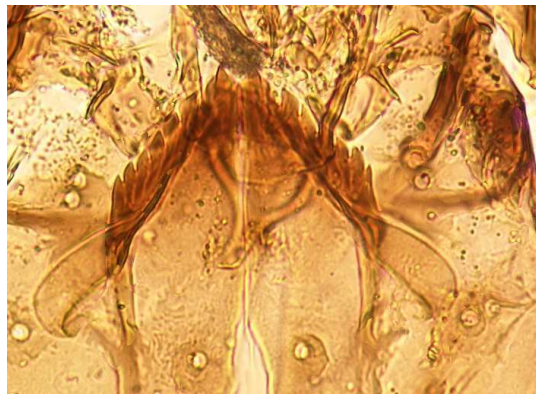


Figura 46. *Monodiamesa*. Se observan los 13 dientes en el mentum, destacándose su placa ventromental elongada y angosta.

Los Chironominae, con el 57,53% del total de restos fósiles hallados resultaron la subfamilia dominante, seguidos por los Orthoclaudiinae (26,67%) y los Tanypodinae (14,96%). Los Prodiamesinae y los Podonominae, con el 0,55 y 0,28% respectivamente, conformaron los grupos minoritarios en este cuerpo de agua.

La conservación de las cápsulas fue relativamente buena, aunque se presentaron numerosos restos cuya identificación resultó imposible (fraccionados o con insuficientes caracteres). No obstante, aquellos ejemplares identificados hasta nivel genérico presentaron escaso grado de desgaste, (a excepción de algunos Tanytarsini y Tanypodinae) y buen estado de conservación de los principales caracteres diagnósticos.

En los Tanytarsini, la porción basal de la antena (importante carácter diagnóstico) presentó diversos grados de erosión o estuvo ausente, dificultando la identificación de algunos ejemplares. Por su parte, la subfamilia Tanypodinae, cuyos representantes suelen preservarse pobremente en sedimentos, presentaron en numerosos casos pérdida de las principales estructuras. En efecto, muchos ejemplares carecían de lígula y/o paralígula por lo que se utilizaron los poros cefálicos para su identificación. Dentro de los Orthoclaadiinae, las cápsulas cefálicas de *Parapsectrocladius* y *Parakiefferiella* frecuentemente se encontraron fraccionadas en dos mitades, considerándose en estos casos a cada mitad como un individuo.

La presencia de cápsulas cefálicas a lo largo del perfil compuesto fue irregular (Fig. 47). La mayor cantidad de cápsulas se concentró entre los 17500 y los 16500 años cal BP, y entre los 5000 años cal BP y el presente. El período comprendido entre los 16000 años cal BP y los 5500 años cal BP presentó escaso número de cápsulas totales, e incluso varias muestras registraron una ausencia total de quironómidos. (los valores nulos entre los 9200 y los 8900 años cal BP se deben a la falta de estas muestras, no obstante la escasa o nula presencia de ejemplares detectada entre los 13000 y los 7000 años cal BP permite inferir que las muestras faltantes no alteran el patrón general encontrado).

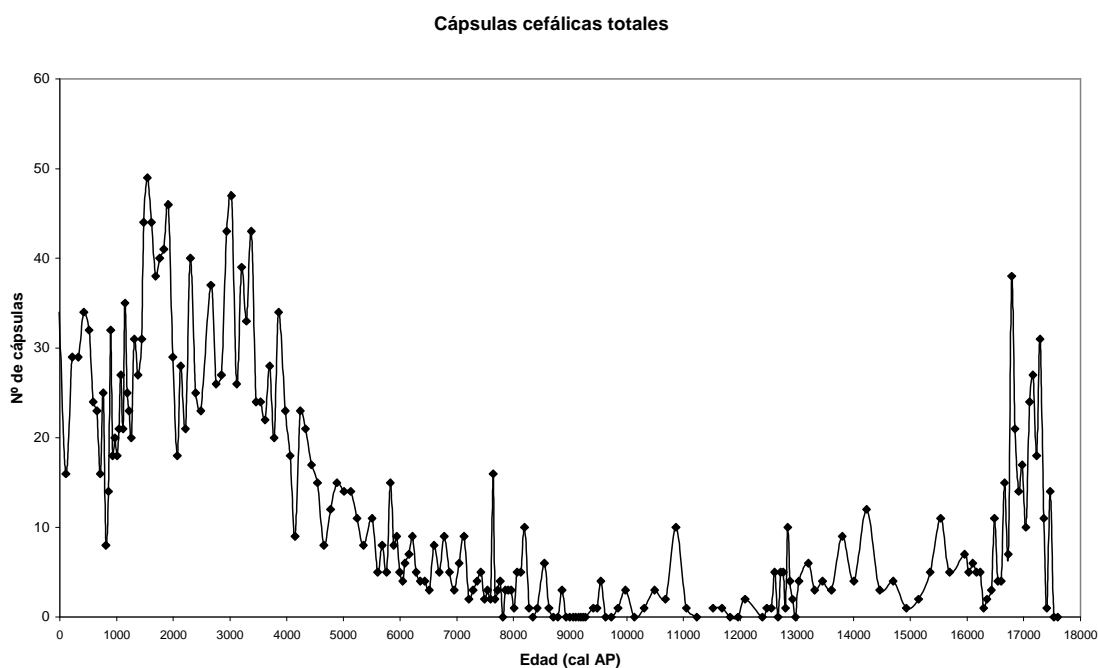


Figura 47. Variaciones en el número total de cápsulas cefálicas de quironómidos a través del tiempo en Lago Lepué.

Dado que la cantidad de sedimento por cada muestra fue bastante uniforme (entre 2 y 4g en la mayoría de los casos) el número de cápsulas totales fue representativo de la abundancia total de quironómidos en el tiempo, por lo que no fue necesario expresar la abundancia como cantidad de cápsulas por gramo.

### **3.2.2. Estratigrafía de quironómidos de Lepué**

El registro de quironómidos de Lago Lepué se extiende entre los 17600 años cal BP y el presente, con una resolución temporal promedio de 87 años. Se identificaron un total de 28 taxa, de los cuales se escogieron 15 para el desarrollo del diagrama estratigráfico (Fig. 48). Se eligieron aquellos taxa que alcanzaron un porcentaje de abundancia mayor al 5 %, así como otros taxa que resultan indicadores de condiciones ambientales particulares, aunque su abundancia fuera menor. El número promedio de cápsulas cefálicas fue 12 a través de todo el registro, con un máximo de 49 a los 1543 años cal BP, y valores mínimos de 0 en varias muestras entre los 13000 y los 7800 años cal BP. En este intervalo 52 muestras presentaron menos de 5 cápsulas cefálicas. Cabe destacar que la mayor riqueza específica y variedad de grupos ecológicos se encontró en el intervalo comprendido entre los 17500 y los 15000 años cal BP.

El diagrama estratigráfico de quironómidos fue realizado empleando el programa C2 versión 1.5 (2007). Las zonas se definieron con el programa ZONE versión 1.2. La significancia de las zonas fue testeada utilizando el programa Bstick versión 1.0. De esta forma se identificaron cinco zonas y dos subzonas:

#### **Zona 1 (17500-15500 cal BP)**

Presencia de *Monodiamesa*, *Parochlus* y *Dicrotendipes*. Elevada abundancia relativa de Tanytarsini 1 A y *Riethia*. Elevada riqueza específica y abundancia total.

#### **Zona 2 (15500-12500 cal BP)**

Presencia de *Stictocladius* y *Limnophyes*, elevada abundancia relativa de *Parakiefferiella* y *Parapsectrocladius*.

#### **Zona 3 (12500- 8800 cal BP)**

Descenso brusco en abundancia total. Desaparición de numerosos grupos. Presencia de *Parakiefferilla*, *Parapsectrocladius* y Tanytarsini 1 A.

#### **Zona 4 (8800-6800 cal BP)**

Incremento gradual en la abundancia total. Aparición de *Phaenopsectra*. Reparición de *Chironomus*. Disminución en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A.





**Zona 5 (6800 años cal BP hasta el presente)**

Marcado incremento en la abundancia total. Presencia de *Stictocladius* y *Limnophyes*. Presencia de *Riethia*. Tendencia a un incremento en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A y descenso en la abundancia relativa de *Chironomus*.

**Subzona 5 a (6800-1500 cal BP)**

Desaparición de *Phaenopsectra*. Aparición de *Stictocladius*. Descenso en la abundancia relativa de *Chironomus*.

**Subzona 5 b (1500 años cal BP hasta el presente)**

Marcado incremento de Tanytarsini 1 A. Reparición de *Phaenopsectra*, presencia de *Limnophyes*, *Stictocladius* y *Riethia*. Baja abundancia relativa de *Chironomus*.

## 4. DISCUSIÓN

### 4.1. Discusión en un contexto local

#### 4.1.1. Ecología de quironómidos de Potrok Aike

Si bien tres de los cuatro morfogéneros hallados pueden considerarse representativos de zonas litorales, cada uno presenta rangos ecológicos y adaptaciones particulares a hábitats específicos.

Las larvas de *Cricotopus* se encuentran en todo tipo de ambientes de agua dulce, e incluso es posible hallarlas en aguas salobres. La mayoría habita en zonas litorales altas, generalmente asociadas a la vegetación sumergida, incluyendo musgos e incluso sobre piedras (Oliver & Roussel, 1983). En este caso, un aumento en la abundancia relativa de este género estaría indicando un descenso gradual en el nivel de las aguas.

Por su parte, las larvas de *Smittia* son una de las pocas larvas de quironómidos capaces de desarrollarse en hábitats semiterrestres y terrestres (Oliver & Roussel, 1983). Una elevada abundancia relativa de este grupo se encuentra asociada a un bajo nivel de las aguas, incluso a un descenso abrupto de las mismas, dada sus particulares adaptaciones al medio terrestre.

Las larvas de *Polypedilum* habitan en todo tipo de ambientes de agua dulce y salobre, algunas incluso tienen la capacidad de penetrar el tejido vivo de las plantas (Oliver & Roussel, 1983). *Polypedilum* posee estructuras de resistencia que le confieren gran tolerancia a la sequía, adaptación que le permite sobrevivir a abruptas caídas en el nivel de las aguas (Armitage et al., 1995).

Las larvas de *Phaenopsectra* se encuentran en todo tipo de ambientes lóticos y lénticos, incluyendo las zonas profundas de lagos fríos (Oliver & Roussel, 1983). Un aumento en la abundancia relativa de este género estaría indicando un ascenso en el nivel de las aguas.

#### 4.1.2. Interpretación de los datos

El registro de Potrok Aike presenta una clara alternancia en las abundancias de los géneros de quironómidos asociada a cambios en el nivel del lago. Los cambios en los niveles de agua de un lago producidos por factores ambientales diversos (vientos, cambios en las precipitaciones, cambios en las tasas de E/P) pueden influenciar la proporción y volumen de las zonas litorales y profundas de un ambiente acuático

causando cambios en la composición y distribución de las comunidades de quironómidos (Massaferro et. al., 2008). Cuando el nivel de las aguas desciende, la proporción de especies de aguas profundas desciende y aumenta la proporción de especies litorales. Existe una clara separación entre especies semiterrestres como *Smittia* sp y *Polypedilum* sp, litorales altas como *Cricotopus* sp (asociadas a macrófitas), y de zonas más profundas como *Phaenopsectra* sp.

Entre los 16000 y los 12000 años cal BP el registro de quironómidos se encuentra dominado por *Cricotopus*, que en combinación con la presencia de *Smittia*, de hábitat semiterrestre, estarían indicando un nivel relativamente bajo del lago. Esta situación es acompañada por una menor abundancia relativa de *Phaenopsectra* de hábitat más profundo, apuntando de la misma manera a un bajo nivel de las aguas.

Entre los 12000 y los 8700 años cal BP el registro de quironómidos detecta un incremento en la abundancia relativa de *Phaenopsectra*, junto con una disminución de *Cricotopus* y la casi total desaparición de *Smittia*, lo que estaría indicando un aumento progresivo en el nivel de las aguas. Asimismo, a partir de los 12800 años cal BP se registra una disminución en la abundancia total de cápsulas cefálicas, alcanzándose un mínimo a los 11900 años cal BP (Fig. 28) donde la ausencia de cápsulas fue total. Luego, a partir de los 11500 años cal BP se observa un aumento gradual en la abundancia total. Este repentino descenso en la abundancia total de quironómidos es contemporáneo al evento frío Younger Dryas registrado entre los 12700-11500 años cal BP en el Hemisferio Norte. Coincidentemente, en Laguna Stibnite (46° 25' S), Massaferro et al. (2002) hallaron un descenso en la abundancia total de quironómidos junto con un incremento marcado en la abundancia relativa de taxa estenotérmicos fríos, lo cual fue interpretado como una respuesta a condiciones frías imperantes durante este período. Si bien en Potrok Aike los quironómidos detectan una perturbación durante el YD, no se observa aquí una clara evidencia de descenso de temperatura, probablemente debido a que la señal de temperatura se encuentra enmascarada por la señal de precipitación, de mayor intensidad y principal controlador de la distribución de ensambles de quironómidos en este lago.

Aproximadamente a los 8700 años cal BP en el registro de quironómidos se produce la irrupción de *Polypedilum*, (alcanzando un pico de abundancia a los 7500 años cal BP) (Fig. 30), la reaparición de *Smittia* y una caída en la abundancia de *Phaenopsectra* y *Cricotopus*. *Polypedilum* posee estructuras de resistencia que le confieren gran tolerancia a la sequía. Por otra parte, *Cricotopus*, se encuentra asociada generalmente a

macrofitas, siendo susceptible a condiciones de estrés hídrico. Todo lo expuesto apuntaría a una abrupta caída en el nivel del lago, alcanzando durante este período, entre los 8700 y los 7500 años cal BP, su nivel más bajo de acuerdo a este registro. Asimismo, la presencia de los 4 taxa estaría indicando una reestructuración de la comunidad asociada a este evento.

Luego del mínimo registro de nivel del lago, alcanzado aproximadamente a los 7500 cal BP, comienza un descenso abrupto en la abundancia relativa de *Polypedilum*, alcanzando un mínimo a los 6000 años cal BP, acompañado de un incremento en *Phaenopsectra*, compatible con una transgresión o aumento en el nivel del lago durante este intervalo. Después de los 6000 cal BP se verifica una caída en la abundancia relativa de *Phaenopsectra*, con un aumento de *Cricotopus*, *Polypedilum* y con presencia de *Smittia*, apuntando a una nueva caída en el nivel de las aguas o el inicio de un período más seco. Finalmente, aproximadamente a partir de los 5500 cal BP hasta los 4800 cal BP inclusive, la recuperación de la abundancia relativa de *Phaenopsectra*, el descenso en la abundancia de *Cricotopus* y la desaparición de *Smittia* apuntarían a una nueva transgresión.

A partir de los 4800 años cal BP, extendiéndose hasta el presente inclusive, en el registro de quironómidos se observa un período de oscilaciones que estaría indicando variaciones breves, tanto en lapso como en amplitud, en el nivel del lago. Estas variaciones podrían darse en el marco de una alternancia de pulsos secos/húmedos, aunque durante este intervalo comienzan a influenciar otras variables, como el mejoramiento climático. En este escenario, la combinación de un clima más cálido, junto con un patrón variable en la intensidad de los vientos y las precipitaciones estarían explicando el patrón observado en el registro de quironómidos, aunque se necesitaría un estudio a mayor resolución para determinar fluctuaciones de tan pequeña magnitud.

Por su parte, el análisis del testigo corto de Laguna Potrok Aike reveló la casi total ausencia de cápsulas cefálicas en todas las submuestras, excepto en la correspondiente al año 1960 AD, donde la abundancia total fue elevada, con elevada abundancia relativa de *Phaenopsectra*. La ausencia de cápsulas puede ser explicada por la escasa cantidad de sedimento disponible. La elevada concentración de cápsulas (cápsulas/gramo) encontrada en 1960 AD (la mayor de todo el registro, incluso teniendo en cuenta a la totalidad de muestras del perfil compuesto) resulta llamativa. Debido a una creciente influencia antrópica resulta difícil precisar si esta señal puede interpretarse como una

respuesta a un factor climático o a un impacto de la actividad humana, como el pastoreo intensivo registrado en esta zona (Haberzettl et al., 2005). En el futuro, un estudio a mayor resolución podría revelar la verdadera naturaleza de esta señal.

#### **4.1.3. Comparación de resultados con otros proxies paleoambientales en Potrok Aike**

Si bien la estepa árida del sur de la Patagonia ha sido escasamente estudiada en relación al paleoclima durante el Cuaternario, la Laguna Potrok Aike cuenta con numerosos estudios paleolimnológicos y limnogeológicos debido a los proyectos mencionados anteriormente (ver 1.9.1). Entre algunas de las investigaciones llevadas a cabo en este cuerpo de agua se destacan estudios de polen (Schäbitz et al., 2003; Wille et al., 2007), diatomeas (Wille et al., 2007), sísmicos (Anselmetti et al., 2009; Gebhardt et al., 2012), isotópicos (Mayr et al., 2009) y geoquímicos (Haberzettl et al., 2005; Haberzettl et al., 2007; Recasens et al., 2012). La mayoría de estas investigaciones han sido abordadas con una aproximación multi-proxy en la cual se integran resultados obtenidos a partir de distintas fuentes. De esta forma, resulta posible comparar las respuestas derivadas a partir de estos registros con los de quironómidos y los análisis litológicos y sedimentarios, permitiendo realizar una reconstrucción paleoambiental más confiable.

En una de estas investigaciones Wille et al. (2007) realizan un estudio combinado de polen y diatomeas a partir del mismo testigo en el cual se analizaron los quironómidos (PTA 02/4, PTA 03/12 y PTA 03/13), cubriendo los últimos 16000 años cal BP. El análisis de polen permitió identificar seis zonas (Fig.49). La primera de estas zonas (16100-13890 cal BP) estuvo dominada por pastos, con una elevada contribución de Poaceae, indicadora de una alta disponibilidad de humedad (Wille et al., 2007). Estos resultados coinciden con los datos geoquímicos ya que los bajos valores de Ca, TIC y la baja relación Ca/Ti (Fig.50) apuntan a un elevado nivel de las aguas (Haberzettl et al., 2007). Por otro lado, la ocurrencia de *Acaena*, *Empetrum* y Ericaceae señalan la existencia de una cubierta vegetal abierta, asociada a bajas temperaturas. La abundancia de polen del taxon acuático *Myriophyllum* sería indicativo de baja velocidad del viento, ya que las olas producidas por acción del viento intenso destruyen las plantas cercanas a la superficie del lago. En cuanto a las diatomeas, los géneros encontrados son indicativos de aguas frías y claras durante este intervalo (Wille et al., 2007).

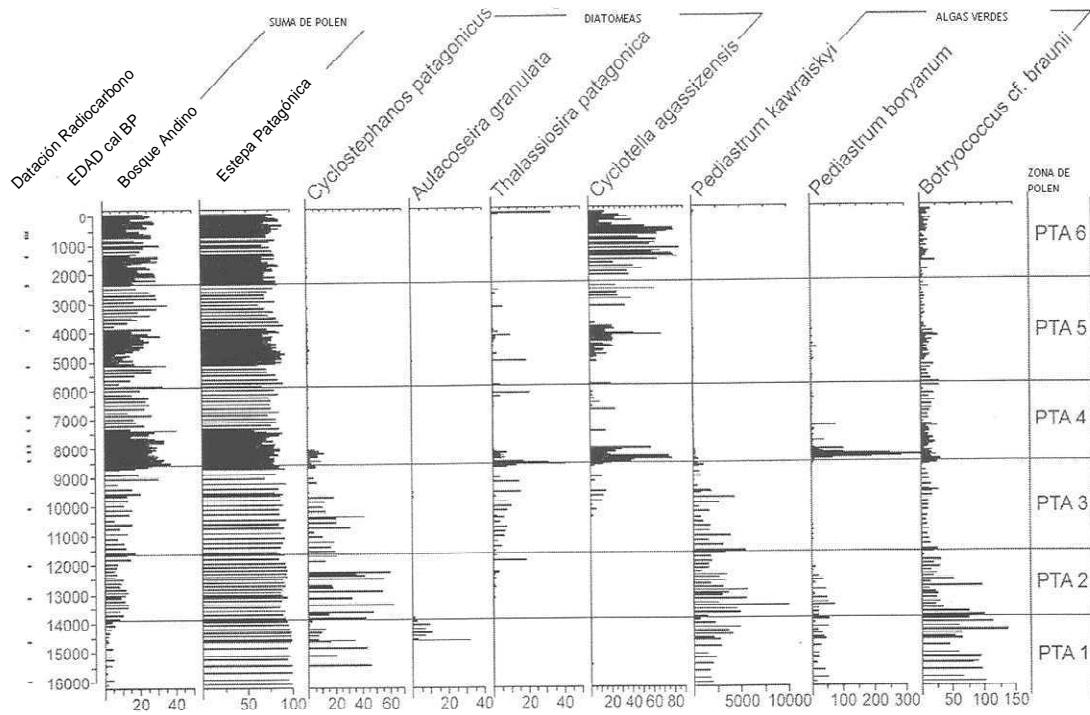


Figura 49. Diagramas de polen y diatomeas correspondiente al testigo compuesto de Potrok Aike (Wille et al., 2007).

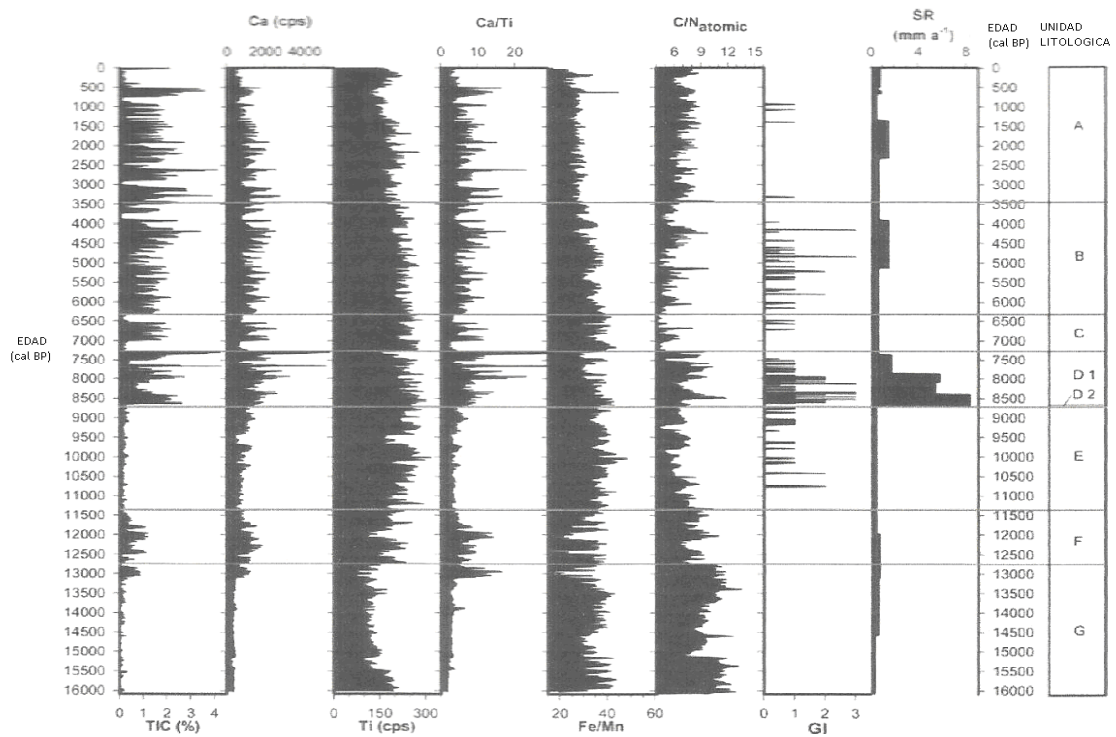


Figura 50. Principales parámetros geoquímicos y sedimentarios indicadores de cambios en el nivel del lago (Haberzettl et al., 2007).

La segunda zona (13890-11675 años cal BP) también estuvo dominada por pastos. La presencia de carbón y de Asteracea sugiere una disminución en la humedad disponible, así como un incremento en la temperatura en esta zona (Wille et al., 2007). Estos resultados son compatibles con el período seco (12800-11400 cal B.P.) detectado en los datos geoquímicos, evidenciado en la elevada relación Ca/Ti (Haberzettl et al., 2007). Asimismo, los quironómidos registran un bajo nivel de las aguas del lago hasta los 12000 años cal BP.

El registro de polen de la Estepa Patagónica austral no muestra ninguna reacción ni cambio alguno durante el Younger Dryas (Markgraf et al., 2003; Schäbitz et al., 2003). No obstante, el descenso en los taxa Andinos entre los 12520 y los 11990 cal BP, coincidente con el Younger Dryas, podría estar indicando una más fase fría o seca (Wille et al., 2007). Una respuesta similar se observa en el registro de quironómidos de Potrok Aike, donde el marcado descenso en la abundancia total de cápsulas cefálicas podría ser interpretado como una respuesta a condiciones similares.

Entre los 8590 y los 7640 cal BP la proporción y composición de polen de la Estepa Patagónica se mantuvo relativamente constante. La presencia de la diatomea *Cyclotella agassizensis*, asociada a bajos niveles de las aguas, demuestra que el nivel del lago fue bajo. Entre los 7640 y los 5880 cal BP, el incremento en la contribución de Asteraceae sugieren una continuación de cambios hacia condiciones más secas (Wille et al., 2007). Estos resultados son coherentes con los obtenidos a partir de los quironómidos, donde la irrupción de *Polypedilum* fue interpretada como una respuesta a una abrupta caída en el nivel de las aguas. En la misma línea, los datos geoquímicos, expresados en diversos parámetros como la elevada relación Ca/Ti, el decrecimiento en el aporte (Ti), las altas tasas de sedimentación, la abundancia de gasterópodos, la alta relación C/N y la presencia de monohidrocalcita (Fig. 50) son compatibles con condiciones de sequía severa (Haberzettl et al., 2007). Por su parte, estudios sísmicos (Anselmetti et al., 2009) revelaron el inicio de una marcada caída en el nivel del lago a los 8700 años cal BP evidenciado en un incremento en el aporte de sedimento originado en la erosión de las terrazas expuestas. De acuerdo a este registro, el máximo descenso en el nivel de las aguas alcanzó unos 33 m por debajo del nivel actual, aproximadamente a los 6800 años cal BP. Asimismo, entre los 8470 y los 7300 cal BP la composición isotópica es congruente con un elevado aporte de MO del suelo, compatible con una marcada caída en el nivel del lago (Mayr et al., 2009). Por último, de acuerdo a Mayr et al. (2007) los

vientos Westerlies alcanzaron su máxima intensidad en esta región entre los 8700 y los 7400 años cal BP.

Después de alcanzar este mínimo nivel, Anselmetti et al. (2009) registran un aumento secuencial en el nivel del lago evidenciado en la existencia de 11 paleolíneas de costas perfectamente preservadas. De acuerdo a estos autores esta tendencia general a la transgresión habría sido interrumpida por dos fases de regresión abarcando los períodos comprendidos entre 5800-5400 cal BP y 4700-4000 cal BP.

Entre los 6000 y los 2330 cal BP las fluctuaciones en el registro de polen estarían respondiendo a cambios en la intensidad del viento y/o incremento en la variabilidad climática (Wille et al., 2007). Aproximadamente a partir de esta fecha, cerca de los 5000 cal BP, tanto el registro de quironómidos como el sedimentario muestran un incremento en la variabilidad de las condiciones hidrológicas. Así, los indicadores de nivel del lago TIC, Ca, Ca/Ti y C/N revelan un incremento en la variabilidad con períodos puntuales con abundante agua, asociados a un incremento en el aporte minerogénico (Ti). Estos proxies geoquímicos ubican los períodos con mayor aporte de humedad a los 4800 cal BP, 3900-3700 cal BP, alrededor de los 3000 cal BP y cerca de los 2500 cal BP. Coincidentemente, Mayr et al (2007) detectan una mínima intensidad o dominancia en los westerlies a los 4800, 3700 y 2400 cal BP.

Después de los 2330 cal BP, hasta los 330 cal BP el registro de polen se encuentra dominado por Poaceae, en detrimento de los taxa de Bosque Andino, lo cual sugiere un incremento en la humedad disponible en la estepa y condiciones más secas en Los Andes (Wille et al., 2007). Este intervalo se superpone con los períodos húmedos identificados a partir de los datos geoquímicos, estimados a los 2500 cal BP, 1980 cal BP, 950-750 cal BP y 530-20 cal BP respectivamente (Haberzettl et al., 2007). Asimismo, la tendencia isotópica durante los últimos 1100 años cal BP refleja un incremento en la depositación de materia orgánica de diatomeas y del suelo, lo cual es interpretado como una respuesta a un incremento en el nivel de las aguas (Mayr et al., 2009). El registro de quironómidos, por su parte, no permite identificar una señal clara durante este lapso temporal, probablemente debido a la insuficiente resolución del registro y a la escasa magnitud de la señal.

A partir de los 330 cal BP la presencia de la diatomea *Thalassiora patagonica* señala un incremento en la salinidad compatible con condiciones más secas (Wille et al., 2007).



#### **4.1.4. Reconstrucción paleoambiental en Laguna Potrok Aike**

Los datos obtenidos en Potrok Aike constituyen uno de los primeros registros de quironómidos fósiles de la estepa patagónica austral, sin duda el más completo y de mayor resolución para la transición glacial/posglacial. El registro de quironómidos aporta información adicional a los estudios paleoambientales previamente realizados en Potrok Aike. A través de todo este registro se observa la presencia de unos pocos taxa que, sin embargo, contienen mucha información ambiental. El escaso número de taxa puede explicarse por la ubicación geográfica del lago. La región donde se encuentra emplazada Laguna Potrok Aike es una estepa semiárida, constituyendo un ambiente donde la diversidad y abundancia faunística en general, y la de quironómidos en particular resulta escasa, tanto en el presente como en toda la ventana temporal analizada.

Por su parte, la preservación de los restos fósiles fue regular. La mayor parte de las cápsulas cefálicas presentaron algún grado de desgaste como resultado de los constantes cambios de nivel y a la exposición a fuertes corrientes registradas durante el intervalo de tiempo en el cual se centró este estudio. Los escasos taxa encontrados en Laguna Potrok Aike han sido hallados en otros estudios paleoambientales llevados a cabo en el sur de Chile y en Patagonia Norte, en Argentina. Las inferencias ecológicas fueron realizadas principalmente en base a estudios acerca de los mismos géneros para el Hemisferio Norte, bajo la premisa de que especies congenericas ocupan nichos ecológicos similares en distintas regiones (Masferro et al., 2005).

Todos los proxies estudiados en este cuerpo de agua indican cambios marcados en el nivel del lago a lo largo de los últimos 16000 años cal BP. Dada las características de Potrok Aike estos cambios reflejan las variaciones hidrológicas ocurridas en el lago durante el Tardiglacial y el Holoceno. El análisis del registro de quironómidos sugiere que entre los 16000 y los 12000 años cal BP el nivel del lago fue relativamente bajo. Gilli (2003) detecta en Lago Cardiel (49° S), un lago ubicado 350 km al norte de Potrok Aike, un bajo nivel de las aguas durante el Tardiglacial, con una fase de desecación alrededor de los 13100 años cal BP. En oposición, los datos geoquímicos y el polen en Potrok Aike (Haberzettl et al., 2007; Wille et al., 2007) revelan un nivel alto de las aguas compatible con condiciones de elevada disponibilidad de humedad. En este sentido, los quironómidos en Potrok Aike estarían reflejando una respuesta regional, similar a la registrada en Lago Cardiel, mientras que el polen estaría mostrando una

respuesta local, diferente en ambos sitios. No obstante, algunos autores (Berman et al., 2012; Irurzun et al., 2014) consideran que estos lagos no se pueden correlacionar ya que corresponden a diferentes regímenes climáticos.

Por su parte, el decaimiento en la abundancia total de quironómidos entre los 12800 cal BP, hasta los 11500 cal BP constituye una posible evidencia de un deterioro climático coincidente con el YD. Idéntica señal fue identificada durante este período en estudios de quironómidos realizados en el Lago Masecardi (Ariztegui et al., 1997) y en Laguna Stibnite (Massaferro et al., 2002) donde la caída en la abundancia de estos insectos fue interpretada como resultado de un enfriamiento. No obstante, la fuerte influencia de las precipitaciones y los vientos en la distribución de los ensambles de quironómidos en Potrok Aike enmascararían la señal climática durante este intervalo en este cuerpo de agua, dificultando la interpretación de los resultados.

Entre los 12000 y los 8700 cal BP la composición de quironómidos estaría demostrando que el lago alcanzó el mayor nivel de todo el registro. En coincidencia, entre los 11400 y los 8700 años cal BP los datos geoquímicos en Potrok Aike indican un aumento en el nivel de las aguas consistente con condiciones más húmedas. Condiciones similares se registraron en Lago Cardiel (49°S) entre los 10000 y los 8500 cal BP. De acuerdo a Markgraf et al. (2003), estas condiciones obedecerían a la posición latitudinal de los Westerlies, que durante este intervalo temporal habrían estado localizados entre los 43° y los 52°S, permitiendo a los frentes fríos Antárticos llevar humedad a Patagonia Sur. En este sentido los resultados obtenidos en Potrok Aike parecerían avalar este escenario.

La totalidad de los proxies, incluyendo isótopos, datos geoquímicos, sísmicos, polen, diatomeas y quironómidos registran cambios drásticos a partir de los 8700 cal BP. Los cambios en los ensambles de quironómidos, con la aparición repentina de taxa semiterrestres y/o con especiales adaptaciones a la desecación revelan un marcado descenso en el nivel de las aguas entre los 8700 y los 7500 cal BP. El resto de los proxies indican de igual forma un pronunciado descenso en el nivel del lago, de hasta 33 m por debajo del nivel del actual (Anselmetti et al., 2009) y condiciones de sequía severa, con una fase regresional que se habría extendido hasta los 6750 cal BP (Gebhardt et al., 2012). Esta fase seca estaría causada por un aumento en la intensidad de los Westerlies, los cuales habrían alcanzado en esta región un máximo durante este período. De acuerdo a Mayr et al. (2007), las precipitaciones en el sudeste de la Patagonia están acopladas a la dirección del viento. Así, las masas de aire provenientes

del este aportan más precipitaciones, mientras que un aumento en la prevalencia de los Westerlies favorece el desarrollo de condiciones áridas, como las registradas en Potrok Aike durante este intervalo.

A partir de los 4800 cal BP se inicia un período de oscilaciones, con un incremento en la variabilidad de las condiciones hidrológicas detectado en el registro de quironómidos y manifestado en la mayoría de los proxies. En este contexto, los períodos húmedos coincidirían con los episodios de menor predominancia de los Westerlies (Mayr et al., 2007), evidenciando nuevamente el rol de estos vientos como uno de los principales controladores del clima en esta región. Asimismo, la intensificación del fenómeno “El Niño” (ENSO) detectada a partir de los 5000 cal BP (Abarzúa, 2004; Markgraf et al., 2003) podría causar la variabilidad observada en los registros y la tendencia a una transgresión general detectada en estudios sísmicos (Anselmetti et al., 2009) en Potrok Aike. Esta variabilidad también ha sido hallada en el Lago Cardiel, asociada nuevamente a la ubicación de los Westerlies, los cuales habrían alternado estacionalmente su posición a través de toda la franja latitudinal, generando así el patrón observado (Markgraf et al., 2003).

Finalmente, el boom de *Phaenopsectra* registrado en 1960 AD, por tratarse de un evento puntual, podría responder a un incremento en la disponibilidad de nutrientes como resultado de una intensificación en el uso del suelo, detectado desde el arribo de los criadores de ovejas a principios del siglo XIX. En este sentido, en un estudio de polen (Haberzettl et al., 2005) la presencia de *Rumex*, *Pediastrum* y *Berberis* registrada durante este intervalo se considera asociada a una intensificación en el uso de la tierra.

#### **4.1.5. Últimas investigaciones en Potrok Aike**

Los últimos estudios paleoambientales llevados a cabo en el lago, contemporáneos con la finalización de esta tesis, muestran que persisten las discrepancias en los resultados obtenidos a partir de distintos proxies en relación a los cambios de nivel de las aguas de Potrok Aike, en especial durante la transición Tardiglacial/Holoceno (Hahn et al., 2013; Jouve et al., 2013; Kliem et al., 2013; Massaferró et al., 2013; Schäbitz et al., 2013; Zolitschka et al., 2013; Irurzun et al., 2014). En un estudio comparativo de quironómidos y diatomeas (Massaferró et al., 2013) los autores interpretan el registro comparativamente indicando que los cambios en los ensambles de ambos proxies

sugieren altos niveles de las aguas durante el YD. Otros trabajos muestran condiciones opuestas, es decir, bajos niveles de las aguas del lago compatibles con condiciones más secas y cálidas, durante el mismo periodo (Hahn et al., 2013; Jouve et al., 2013; Irurzun et al., 2014). Zolitschka et al., (2013) propone dos alternativas para explicar los cambios del nivel de Potrok Aike entre los 17000 y los 10500 años cal BP: la primera opción representa una caída en el nivel del lago similar a los niveles actuales, con un ligero incremento entre los 12500 y los 11000 años cal BP, representando un patrón similar a lo observado en el registro de quironómidos, y una segunda opción que apoya la idea de un alto nivel de las aguas, prácticamente constante o con algún ligero descenso durante el transcurso de este período.

En concordancia con el registro de quironómidos, existe un consenso general de que durante el comienzo del Holoceno el nivel del lago fue alto (Anselmetti et al., 2009; Kliem et al., 2013; Schäbitz et al., 2013; Irurzun et al., 2014). Asimismo, a partir de los 9000 años cal BP, la mayoría de los proxies registra una caída en el nivel de las aguas (Anselmetti et al., 2009; Hahn et al., 2013; Kliem et al., 2013; Massaferrero et al., 2013; Schäbitz et al., 2013; Irurzun et al., 2014), con algunas evidencias de incrementos en el nivel del lago y de las precipitaciones a partir de los 7000 años cal BP (Anselmetti et al., 2009; Hahn et al., 2013; Massaferrero et al., 2013; Irurzun et al., 2014), resultando coherente con los resultados obtenidos a partir de los quironómidos.

Por su parte, Irurzun et al., (2014), consideran que las aguas de Laguna Potrok Aike estuvieron estratificadas al menos cuatro veces durante los últimos 16000 años cal BP, aproximadamente a los 10300, 8900, 8500 y 8300 años cal BP. Según estos autores, la estratificación térmica podría haber sido causada por un ligero enfriamiento del área disparado por un debilitamiento de los Westerlies y/o una menor actividad solar, sumado al efecto de la descarga de agua de deshielo en el Atlántico Norte.

#### **4.1.6. Ecología de quironómidos del Lepué**

En los últimos años, estudios pioneros realizados en Patagonia Norte (Massaferrero & Brooks, 2002; Massaferrero et al., 2005; Massaferrero et al., 2009) han comenzado a abordar la taxonomía y ecología de estos insectos en la región. Algunas de estas investigaciones, centradas en reconstrucciones paleoambientales, se han basado en el principio de que especies congénéricas ocupan nichos ecológicos similares en distintas

regiones (Massaferro et al., 2005). Asimismo, estudios recientes (Eggermont and Verschuren 2004; Eggermont et al., 2006; Dieffenbacher-Krall et al., 2008) han arrojado nueva información acerca de la diversidad y ecología de quironómidos en África, Australia y Nueva Zelanda, permitiendo comparar el material fósil con el moderno, brindando la posibilidad de realizar inferencias ecológicas para otras zonas del Hemisferio Sur. Apoyándose en estos conceptos, Massaferro et al. (2009) hicieron este tipo de inferencias con los taxa hallados en el sitio Huelmo (41° 30'S), próximo a Lago Lepué, con el cual comparten gran cantidad de géneros. De acuerdo a estos autores, el género *Chironomus* es un indicador de temperaturas frías extremas en el Hemisferio Sur, en oposición a lo registrado en el Hemisferio Norte, donde se lo considera un taxa termófilo. Sin embargo, en ambos hemisferios este género se adapta bien a ambientes acuáticos perturbados. De la misma forma, *Chironomus* constituye un representante típico de la fauna profunda, por lo que la distribución de este género responde a distintas variables ambientales. También indicadores de condiciones frías extremas son *Parochlus*, *Monodiamesa* y *Riethia*. Asimismo, *Parakiefferiella* y *Parapsectrocladius* son considerados taxa estenotérmicos fríos. Por su parte, *Ablabesmya*, *Apsectrotanypus* y *Polypedilum* son cosmopolitas, pudiendo estar asociados a temperaturas más cálidas. Tanytarsini 1 A es un taxa generalista, adaptable a distintas condiciones ambientales, capaz de soportar también condiciones frías extremas. Finalmente, *Limnophyes*, *Stictocladius* y *Cricotopus* son típicos de zonas litorales, mientras que *Phaenopsectra* habita las zonas profundas de lagos fríos.

#### **4.1.7. Interpretación de los datos**

Los cambios en los ensambles de quironómidos fósiles de Lago Lepué responden principalmente a cambios climáticos, en especial a la temperatura y a variaciones en el patrón de precipitaciones.

Entre los 17500 y 15500 años cal BP el registro de quironómidos se encuentra dominado por especies adaptadas a frío extremo como *Riethia* sp, *Parochlus* sp, *Monodiamesa* sp y *Chironomus* sp. Este último género se encuentra asociado a condiciones frías en el Hemisferio Sur (Eggermont and Verschuren 2004; Eggermont et al., 2006; Dieffenbacher-Krall et al., 2008, Massaferro et al., 2009), en oposición a lo encontrado en el Hemisferio Norte, donde tradicionalmente se lo considera un taxa

indicador de temperaturas más elevadas. Durante este intervalo se detecta una gran riqueza específica, la mayor de todo el registro, y una elevada abundancia total. Condiciones menos severas, pero aún frías, se observan entre 15500-12500 años cal BP, evidenciadas en la desaparición de la mayoría de los taxa asociados a condiciones frías extremas (*Riethia*, *Parochlus*, *Monodiamesa*) pero con presencia de especies tolerantes al frío como *Parakiefferiella* sp y *Parapsectrocladius* sp. Asimismo, la presencia de taxa litorales como *Limnophyes* y *Stictocladus* estaría indicando un aporte exógeno, posiblemente provocado por derretimiento glaciar y/o incremento del transporte por escurrimiento superficial. Esto señalaría el comienzo de la deglaciación, iniciando una etapa de mejoramiento pero con persistencia de condiciones frías.

A partir de los 12500 años cal BP se registra una caída brusca en la abundancia total de quironómidos. Esto podría deberse a un efecto de dilución, generado por un incremento en el aporte como resultado de un aumento en las precipitaciones y/o derretimiento, lo cual explicaría la escasez de material hallado. Estas condiciones prevalecen hasta aproximadamente los 8800 años cal BP, donde una recuperación gradual en la abundancia total estaría señalando el inicio del mejoramiento en el Holoceno. En esta etapa aparece *Phaenopsectra*, un posible colonizador temprano, se produce la reaparición de *Chironomus* y se registra una disminución en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A. La presencia de *Phaenopsectra* y *Chironomus*, componentes típicos de una fauna profunda, junto con la ausencia de taxa litorales estarían indicando ausencia de aporte alóctono. Por su parte, la recuperación en la abundancia total y la disminución en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A indicarían una recomposición en los registros térmicos. Estos cambios en la composición en los ensambles de quironómidos apuntarían al inicio de un período más cálido y seco durante el intervalo comprendido entre los 8800 y los 6800 años cal BP.

A partir de los 6800 años cal BP, con la aparición de *Stictocladus* y la desaparición de *Phaenopsectra* se iniciaría una nueva etapa de aporte, compatible con una tendencia general hacia un incremento en las precipitaciones. Asimismo, durante este período la reaparición de *Riethia* y el incremento en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A estarían indicando una tendencia general hacia una disminución de la temperatura. Estas condiciones prevalecerían hasta el presente, aunque se habrían intensificado en los últimos 1500 años, manifestado en el pronunciado incremento en la abundancia relativa de Tanytarsini 1 A, en la presencia de *Riethia* y en la coexistencia de *Limnophyes* y *Stictocladus*.

#### 4.1.8. Comparación de resultados con estudios palinológicos en Lago Lepué

Además del registro de quironómidos, en Lago Lepué se han realizado estudios de polen (Pesce Gómez, 2011) lo que brinda la posibilidad de comparar las respuestas de ambos proxies biológicos e integrar los resultados obtenidos a partir de estas dos fuentes.

De acuerdo al registro de polen, entre los 17500-16900 años cal BP la vegetación estaba dominada por Poaceae y Ericaceae, lo que sugiere la existencia de un paisaje abierto con condiciones relativamente frías. El incremento en la planta acuática *Isoetes* sugiere un sostenido descenso en el nivel de las aguas durante este período. A los 17000 años cal BP se registra un cambio en la vegetación al reemplazarse una vegetación herbácea por una vegetación arbórea, dominada por *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Fitzroya/Pilgerondendron*. La disminución de *Isoetes* sugiere un aumento del nivel lacustre. En conjunto, entre los 17500 y los 16100 años cal BP se registran condiciones frías, con un incremento en la humedad a partir de los 17000 años cal BP. En concordancia, los quironómidos detectan el período más frío de todo el registro entre los 17500 y los 15500 años cal BP, manifestado en la presencia de taxa tolerantes a frío extremo como *Riethia*, *Paroclhus* y *Monodiamesa*. Incluso, la breve irrupción de *Limnophyes* y *Stictocladius* a los aproximadamente 16700 años cal BP, indicadores de aporte exógeno, podrían estar indicando un ligero aumento en las precipitaciones como las observadas en el registro de polen a partir de esta fecha.

Entre los 16100 y los 14200 años cal BP disminuye la abundancia de *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Fitzroya/Pilgerondendron*, lo que, junto a la aparición de taxa tolerantes a la sombra es interpretado como el establecimiento de un bosque Norpatagónico con un mayor grado de cobertura asociado a un incremento en la temperatura (Pesce Gómez, 2011). Una respuesta similar se observa en el registro de quironómidos, en el cual se registra un aumento de temperatura evidenciado en la desaparición de los taxa adaptados a condiciones frías extremas, pero con presencia de taxa estenotérmicas frías, como *Parakiefferiella* y *Parapsectrocladius*, lo que indica un mejoramiento pero con persistencia de condiciones frías desde los 15500 hasta los 12500 años cal BP. Sin embargo, el polen detecta en el incremento de *Podocarpus nubigena* y en la disminución de *Myrtaceae* la existencia de un pulso frío cerca de los 14300 años cal BP, el cual no es observado en el registro de quironómidos.

Otro pulso frío es evidenciado en el registro de polen a los 13800 años cal BP al registrarse un nuevo aumento en *Podocarpus nubigena* y una disminución de *Myrtaceae*. En este caso, los quironómidos tampoco detectan la existencia de un pulso frío, ya que la breve irrupción de *Chironomus*, el cual puede considerarse un taxa estenotérmico frío ocurre recién a los 12800 años cal BP.

En el análisis palinológico, entre 11700 y los 10900 años cal BP se registra un descenso abrupto en *Nothofagus* tipo *dombeyi* y *Podocarpus nubigena*, mientras que *Weinmannia trichosperma*, resistente a la sequía e intolerante a la sombra, presenta un incremento marcado, lo que sugiere un aumento en la temperatura y una disminución de la precipitación con respecto al período anterior. A partir de los 10900 años cal BP el descenso en *Nothofagus* tipo *dombeyi* junto con el aumento en *Isoetes* y *Weinmannia*, señalan la persistencia de condiciones secas y cálidas. Luego, cerca de los 9900 años cal BP, comienza un incremento en *Eucriphya/Caldcluvia*, taxón termófilo indicador de bosque Valdiviano, reafirmando menor precipitación y aumento sostenido de temperatura (Pesce Gómez, 2011). En resumen, como tendencia general el registro de polen detecta el inicio de una fase más seca y cálida entre los 11700 y los 7800 años cal BP. Por su parte, el registro de quironómidos muestra una caída brusca en la abundancia total de quironómidos a partir de los 12500 años cal BP, la cual esboza una recuperación recién a los 8800 años cal BP, compatible con el inicio del mejoramiento del Holoceno. El comienzo de esta etapa está marcado por la presencia de taxa típicamente profundos, como *Phaenopsectra* y *Chironomus*, y ausencia de taxa litorales, lo que estaría relacionado con una disminución de aporte exógeno. En conjunto, estas evidencias apuntarían al inicio de un período más cálido y seco a partir de los 8800 años cal BP.

Posteriormente, a partir de los 7800 años cal BP el registro palinológico registra un incremento de los taxa de bosque Norpatagónico, señalando el inicio de un período con un aumento en las precipitaciones junto con una disminución en la temperatura. Asimismo, el descenso en la abundancia relativa de *Isoetes*, lo que indica un aumento en el nivel del lago, resulta compatible con un incremento en las precipitaciones. Luego, a partir de los 2100 años cal BP se observa un período de alta inestabilidad. La tendencia general hacia un incremento en *Nothofagus* tipo *dombeyi*, *Podocarpus nubigena* y *Drymis*, y el descenso en *Hydrangea*, *Eucriphya/Caldcluvia* y *Myrtaceae* sugieren un progresivo aumento en las precipitaciones y un descenso en los registros térmicos (Pesce Gómez, 2011). En concordancia con el polen, los quironómidos registran una



tendencia general hacia un incremento en las precipitaciones y una disminución de la temperatura a partir de los 6800 años cal BP manifestado en la presencia de taxa asociados a un incremento en el aporte alóctono (*Stictocladius*, *Limnophyes*) y un descenso en los registros térmicos (*Riethia*, Tanytarsini 1 A). Asimismo, de acuerdo a este registro, estas condiciones se habrían intensificado durante los últimos 1500 años.

#### **4.1.9. Reconstrucción paleoambiental en Lago Lepué**

El presente trabajo constituye uno de las escasas investigaciones en reconstrucciones paleoambientales basadas en quironómidos fósiles realizadas en la región, junto a los estudios realizados por Massafiero & Brooks (2002) en Laguna Stibnite (46° 25´S), Massafiero et al. (2005) en Laguna Fácil (44° 19´S) y Massafiero et al. (2008) en Sitio Huelmo (41° 30´S) (ver discusión en contexto regional). Además, el registro de quironómidos aporta información adicional a los estudios de polen previamente realizados en Lepué, lo cual permite realizar una reconstrucción paleoambiental de este sitio más completa y adecuada.

A través de todo el registro de quironómidos de Lago Lepué se encontraron un total de 28 taxa. No obstante, sólo 15 de ellos aportaron información en relación a cambios ambientales. El elevado número de taxa hallados puede explicarse, al igual que en Potrok Aike, por la ubicación geográfica del lago. Lago Lepué se encuentra ubicado en el Distrito de los Lagos Chilenos. Esta región se caracteriza por una abundante precipitación a lo largo de todo el año, determinada principalmente por los Westerlies. La vegetación predominante es el bosque templado, donde los gradientes climáticos determinan una zonación en las comunidades boscosas a lo largo de un gradiente altitudinal y latitudinal (Heusser, 1974; Paez et al., 1996). Estas condiciones actuales, así como las ocurridas durante la ventana temporal analizada, han favorecido el desarrollo de una abundante fauna de quironómidos.

Por su parte, el estado de preservación de los fósiles en Lepué fue bastante bueno, aún cuando numerosas muestras presentaron escasa cantidad de cápsulas cefálicas. La totalidad de los taxa hallados en Lepué han sido encontrados en estudios previos llevados a cabo en otros sitios de Patagonia.

Tanto el registro de polen como el de quironómidos de Lago Lepué presentan respuestas a cambios en la temperatura y precipitación a lo largo de los últimos 17500 años cal BP. Ambos proxies registran un período frío entre los 17500 y los 16000 / 15500 años cal BP, aún cuando el polen presenta una clara señal de un aumento en las precipitaciones a

partir de los 17000 años cal BP, no detectable en los ensambles de quironómidos. No obstante, un esbozo de esta señal podría manifestarse en el registro de quironómidos a partir de una breve irrupción de taxa indicadores de aporte exógeno a los 16700 años cal BP, lo cual podría estar relacionado con un aumento en las precipitaciones.

Entre los 15500 – 12500 años cal BP los quironómidos registran un período de mejoramiento climático, con registros térmicos más elevados, pero con persistencia de condiciones frías. Asimismo, durante este período se observa un marcado incremento en las precipitaciones. Coincidentemente, entre los 16000 y los 14300 años cal BP la vegetación estuvo dominada por un bosque Norpatagónico con mayor cobertura asociado a un incremento en la temperatura (Pesce Gómez, 2011). Por otra parte, el polen detecta la existencia de dos pulsos fríos, a los 14300 y a los 13800 años cal BP respectivamente, los cuales no se manifiestan con claridad en el registro de quironómidos.

A partir de los 12500 años cal BP se observa una brusca caída en la abundancia total en el registro de quironómidos. Esto podría darse en un contexto de incremento de aporte originado a partir de un aumento en las precipitaciones. En oposición, el polen registra la persistencia de condiciones más cálidas y secas a partir de los 11700 y hasta los 7800 años cal BP. Condiciones similares, de mayores registros térmicos y menores precipitaciones, se perciben en el registro de quironómidos a partir de los 8800 hasta los 6800 años cal BP inclusive.

En conjunto, entre los 17500 y los 9000 años cal BP el registro de quironómidos de Lago Lepué muestra condiciones climáticas frías y húmedas, con períodos de frío más intenso y otros de menor magnitud, pero con persistencia de registros térmicos bajos. El polen, por su parte, indica en conjunto un clima frío y húmedo entre los 17500 y los 11700 años cal BP. Ambos proxies sugieren que a continuación de este período de bajas temperaturas y elevada humedad sobrevino un intervalo más cálido y seco, aunque el polen ubica este episodio entre los 11700–7800 años cal BP y los quironómidos entre los 8800-6800 años cal BP. Si bien el registro palinológico detecta el inicio de este período a los 11700 años cal BP, estas condiciones se habrían intensificado a partir de los 9900 años cal BP con el establecimiento de una vegetación de bosque Valdiviano, lo que determina una coincidencia mayor con los quironómidos.

Finalmente, ambos registros, el polen a partir de los 7800 años cal BP y los quironómidos a partir de los 6800 años cal BP, detectan una tendencia general a un incremento en las precipitaciones y a un descenso en los registros térmicos, acrecentada

a partir de los últimos 2100 años en el registro palinológico y a partir de los últimos 1500 años en el de quironómidos. Esta tendencia a un aumento en las precipitaciones durante los últimos 5000 a 6000 años ha sido documentada en otros estudios en Patagonia (Abarzúa, 2004; Markgraf et al., 2003) asociado a una intensificación del fenómeno “El Niño” (ENSO). En la misma línea, Anselmetti et al (2009) identifican en Laguna Potrok Aike un aumento secuencial en el nivel del lago durante los últimos 7400 años.

Al analizar los datos de polen y quironómidos colectivamente a través de todo el registro se evidencia una respuesta bastante similar, aunque ligeramente desfasada. Las diferencias encontradas pueden atribuirse a las características particulares de cada uno de estos proxies. Los quironómidos se desarrollan *in situ*, lo que determina que están respondiendo a condiciones ambientales locales, mientras que el polen en ocasiones puede ser transportado desde otros sitios. Además, debido al corto tiempo generacional y a la capacidad de los adultos alados de desplazarse de un sitio a otro, la respuesta de los insectos a un cambio ambiental es prácticamente instantánea (Brooks, 2003) mientras que los tiempos de respuesta de la vegetación pueden ser distintos. La existencia de un “lag” en los tiempos de respuesta entre estos proxies ha sido documentada en otros estudios paleoambientales abordados en conjunto (Massaferro et al., 2009). Lo que se observa, dependiendo del registro, es que en algunos casos la respuesta del polen antecede a la de los quironómidos, mientras que en otros casos se da el fenómeno inverso. Una posible explicación podría ser que, en el caso en que el polen responde con antelación, la respuesta sea regional. De esta forma, en este caso el polen estaría mostrando una escala de cambio más grande, que afecta no sólo a la depresión lacustre sino a toda un área o región. Por otra parte, cuando los quironómidos responden antes, podría tratarse de una respuesta local, circunscripta al cuerpo de agua y alrededores cercanos. En este contexto, la respuesta de los quironómidos sería inmediata, mientras que el polen, cuya fuente puede o no ser más lejana, presentaría una respuesta retardada. Sin embargo, el elevado grado de congruencia en los resultados obtenidos a partir de ambos proxies pone de manifiesto la complementariedad existente entre estos indicadores biológicos.

## 4.2. Discusión en un contexto regional

### 4.2.1. Elección de los sitios

Las investigaciones realizadas en los lagos Potrok Aike y Lepué aportan información adicional a los estudios paleoambientales preexistentes en el extremo sur de Sudamérica, brindando la posibilidad de analizar los cambios climáticos ocurridos durante el Tardiglacial y Holoceno a nivel regional a partir de la integración con los resultados obtenidos en otros sitios. A tal efecto, se escogieron distintos sitios localizados entre los 41° y los 52° S, (Fig. 51), de los cuales se dispone de reconstrucciones paleoambientales previas basadas en diversos proxies biológicos (quironómidos, polen, diatomeas, cladóceros, ostrácodos).



Figura 51. Ubicación geográfica de los sitios elegidos para el análisis regional, comprendidos entre los 41° y los 52° S, a ambos lados de la Cordillera de los Andes.

Los sitios elegidos fueron Huelmo (41°30'S, 73° 00'O), Lago Condorito (41°45'S, 73° 07'O) y Laguna Stibnite (46° 25'S, 74° 24'O) al oeste de la Cordillera de los Andes, y Lago Mascardi (41° 20'S, 71° 33'O) y Lago Cardiel (48° 48'S, 71° 13'O) al este de esta cadena montañosa. De esta forma, de acuerdo a su posición latitudinal, Lago Lepué (42°48'S, 72°42'O) se integra junto a Huelmo, Lago Condorito y Lago Mascardi conformando un sector norte (Fig. 52); Laguna Stibnite representa un punto intermedio,

actuando como nexos; y Laguna Potrok Aike ( $51^{\circ} 58'S$ ;  $70^{\circ} 23'W$ ) y Lago Cardiel constituyen el sector sur (Fig. 53) dentro de este enfoque. Asimismo, la ubicación de estos sitios a ambos lados de la cordillera permite evaluar el efecto de esta última en el clima de la región.

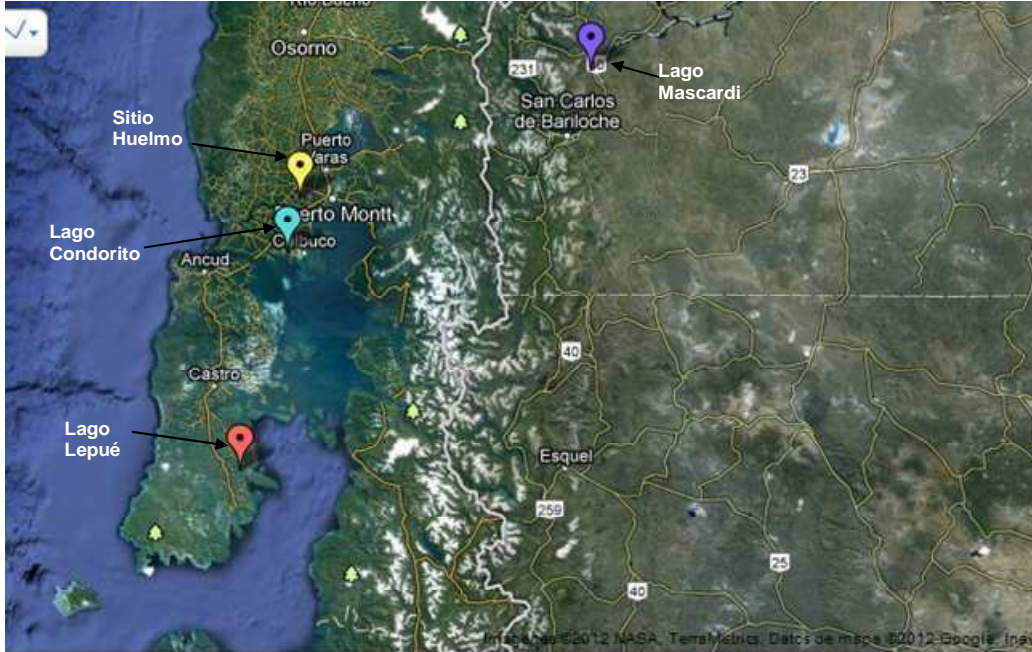


Figura 52. Localización de los cuerpos de agua que conforman el denominado sector norte (ver texto). Sitio Huelmo, Lago Condorito y Lago Lepué están ubicados en Chile, mientras que Lago Mascardi se encuentra emplazado en la República Argentina.



Figura 53. Localización de los sitios que conforman el sector sur. Lago Cardiel y Laguna Potrok Aike se encuentran emplazados en la República Argentina, al este de la Cordillera de Los Andes.

#### 4.2.2. Comparación e integración de resultados en el sector norte

En Huelmo (41°30' S), a partir del análisis conjunto de quironómidos y polen, Massaferró et al. (2009) detectan la prevalencia de un clima frío y húmedo durante el Último Máximo Glacial (LGM) seguido de un calentamiento asociado al inicio de la deglaciación entre los 17600 y los 16800 años cal BP. De acuerdo a este registro, entre los 15000 y 14000 años cal BP el clima era relativamente cálido. Esta tendencia fue interrumpida por pulsos fríos a los 14000 y 13500 años cal BP, cuyo inicio es coincidente con el ACR, aunque se habría intensificado durante el HMCR (13500-11500 cal BP), durante el cual se identifica una fase más húmeda (13500-12800 cal BP) y una fase más seca (12800-11500 años cal BP), esta última coincidente con YD.

Por su parte, el análisis de un registro de polen en Lago Condorito (41°45'S) (Moreno, 2004), próximo a Sitio Huelmo, reveló la existencia de un clima húmedo y frío entre los 15000 y los 11000 años cal BP. Estas condiciones habrían sido interrumpidas por una fase más seca y cálida, la cual se extendió entre los 11000 y los 7600 años cal BP. Posteriormente, el clima se volvió más frío y húmedo, registrando un pico a los 5000 años cal BP, hasta alcanzar las condiciones actuales a los 1800 años cal BP.

Del otro lado de la Cordillera de los Andes, en Lago Mascardi, un estudio multi-bioproxie, en el que se integraron respuestas de diatomeas, cladóceros y quironómidos (Massaferró et al., 2010) arrojó una serie de oscilaciones climáticas durante la secuencia Tardiglacial /Holoceno Temprano. Estos indicadores registran una fase fría y húmeda entre los 15000 y los 13200 años cal BP, con una acentuación de las condiciones frías entre los 13200 y los 13100 años cal BP. Entre los 13100 y los 12900 años cal BP se identificó un período cálido y seco, seguido de una fase fría y seca, la cual se extendió entre los 12900 y los 11700 años cal BP. Finalmente, a partir de los 11700 y hasta los 11000 años cal BP inclusive, se detectó una etapa de mejoramiento climático.

Al comparar las repuestas obtenidas en los distintos sitios e incorporar los resultados del Lago Lepué se encuentran similitudes y diferencias. El registro de quironómidos de Lago Lepué coincide con el registro de polen de Lago Condorito. Ambos detectan un período frío y húmedo durante el Tardiglacial seguido de una fase más cálida y seca al inicio del Holoceno y un subsiguiente deterioro climático con aumento de las precipitaciones hasta tiempos recientes. Coincidentemente, en Lago Mascardi los indicadores biológicos registran condiciones frías y húmedas entre los 15000 y los 13200 años cal BP e identifican el inicio de un mejoramiento climático a los 11700 años



cal BP. Sin embargo, en este sitio se observa una intensificación de las condiciones frías a los 13100 cal BP, coincidente con el HMCR, interrumpido por condiciones cálidas y secas entre los 13100 y 12900 años cal BP, seguido de una fase fría y seca entre los 12900 y los 11700 años cal BP contemporánea al YD. Por su parte, en Sitio Huelmo las condiciones frías y húmedas se encontraron restringidas al LGM. A diferencia de los otros cuerpos de agua, en Sitio Huelmo se detectaron condiciones cálidas durante un lapso significativo del Tardiglacial (15000-14000 años cal BP). Aquí se identifican con claridad reversiones climáticas coincidentes con el ACR y HMCR, con una fase fría y seca en sincronía con el YD.

#### **4.2.3. Laguna Stibnite, nexo entre sector norte y sur**

Laguna Stibnite (46° 25´S) se encuentra ubicada en la Península de Taitao, en el sur de Chile. En este sitio Massferro & Brooks (2002), realizaron la primera reconstrucción ambiental de alta resolución utilizando quironómidos en Sudamérica. Este estudio mostró que durante el YD (13000-11200 años cal BP) el clima fue frío, aunque una caída en las precipitaciones y/o un incremento en el status trófico podrían haber causado una respuesta similar en los quironómidos. Durante el Holoceno la dinámica de los ensambles de quironómidos fósiles se interpretó asociada a cambios en el régimen de las precipitaciones.

#### **4.2.4. Sector sur, Laguna Potrok Aike y Lago Cardiel**

En Patagonia Este, Lago Cardiel y Laguna Potrok Aike han sido estudiados intensivamente. En Cardiel se llevaron a cabo estudios de caracteres geomorfológicos (Stine & Stine, 1990), sísmicos (Gilli et al., 2001; Gilli, 2003) e investigaciones paleoambientales y paleolimnológicas (Markgraf et al., 2003), con un elevado grado de similitud en las respuestas obtenidas. Los estudios paleoambientales, basados en indicadores sedimentológicos (susceptibilidad magnética, carbono orgánico e inorgánico) y biológicos (polen, ostrácodos y diatomeas) mostraron una fase de desecación del lago a los 11200 años C<sup>14</sup> BP, igualmente detectada en los estudios sísmicos. Ambas investigaciones coinciden en que a continuación siguió un repentino aumento en el nivel de las aguas, que se habrían mantenido por encima del nivel actual a través de todo el Holoceno Temprano (Gilli et al., 2001, Markgraf et al., 2003).

Después de los 6100 años C<sup>14</sup> BP los indicadores biológicos registran una caída en el nivel de las aguas, comenzando a partir de los 4900 años C<sup>14</sup> BP un período de cambios cíclicos asociados a un incremento en la variabilidad.

Si bien no hay registros de quironómidos fósiles en Cardiel, otros registros de paleobioindicadores lacustres de este lago (Stine & Stine, 1990; Gilli et al., 2001; Gilli, 2003; Markgraf et al., 2003) sugieren, al igual que el registro de quironómidos de Laguna Potrok Aike, que entre los 16000 y los 12000 años cal BP el nivel del lago fue relativamente bajo aunque no tan bajo como los niveles que se registran que durante el Holoceno. Asimismo, las interpretaciones paleoambientales durante el Holoceno Temprano en ambos sitios son coincidentes y muestra aumento del nivel de las aguas. Esta tendencia se interrumpe por un período de sequía, débil en Cardiel e intensa en Potrok Aike (8700 años cal BP), evidenciada en los registros sedimentarios en ambos sitios. Finalmente, a partir de los 5000 años cal BP los registros de Cardiel y Potrok Aike detectan un período de oscilaciones, con un incremento en la variabilidad de las condiciones hidrológicas (Markgraf et al., 2003, Haberzettl et al., 2007). Cabe mencionar que algunos autores (Berman et al., 2012; Irurzun et al., 2014) consideran que estos lagos no se pueden correlacionar ya que corresponden a diferentes regimenes climáticos.

### **4.3. Discusión en un contexto global**

#### **4.3.1. Comparaciones interhemisféricas**

Los patrones de cambio climático durante la transición Tardiglacial/Holoceno son bien conocidos para el Hemisferio Norte. Por otra parte, los estudios en el Hemisferio Sur han sido escasos y dispersos por lo que persiste cierta incertidumbre acerca de los principales acontecimientos de cambio climático ocurridos para este hemisferio durante este período. Sin embargo, en tiempos recientes se han realizado distintos estudios paleoambientales en Antártida, Australia y Nueva Zelanda, lo que junto a las investigaciones llevadas a cabo en Sudamérica, contribuye a una mejor comprensión del paleoclima de la región. En Australia, Turney et al. (2006), integraron resultados de testigos de hielo y registros sedimentarios marinos y terrestres identificando un esquema de eventos para el Tardiglacial y el Holoceno Temprano. En Australia continental, los registros terrestres muestran un aumento sostenido de la temperatura a partir de los



17000 cal BP, sin reversiones climáticas durante el Tardiglacial. Por el contrario, estudios de avance y retroceso glaciar realizado en diversos sitios de Tasmania, identifican un calentamiento progresivo desde los 19000 cal BP hasta los 15000-14000 cal BP. A partir de los 14000 cal BP se registra un avance glaciar, contemporáneo al ACR. Asimismo, Turney et al. (2007), detectan un avance en el glaciar Franz Josef en Nueva Zelanda a los 13100 cal BP, coincidente con la última parte del ACR.

En la Antártida, los análisis isotópicos realizados en testigos de hielo encuentran una respuesta desfasada entre el Hemisferio Norte y el Hemisferio Sur durante la transición Tardiglacial/Holoceno (Pedro et al., 2011). De acuerdo a estos registros, los episodios cálidos en Antártida coinciden con exactitud con los eventos fríos registrados en Groenlandia y viceversa. Estos estudios reconocen una única reversión climática, el Antarctic Cold Reversal (ACR) (ocurrido entre los 14600- 14000 cal BP), mientras que en Groenlandia los cambios climáticos al final del Tardiglacial presentarían un patrón más complejo, con mayor cantidad de reversiones, entre las que destacan por su duración e intensidad el YD (12800-11500 cal BP). Otro estudio llevado a cabo en testigos de hielo Antárticos (Blunier et al., 1998) ha arrojado un patrón de cambio similar para esta región, registrando un descenso de la temperatura entre los 15000-13000 cal BP, confirmando la presencia del ACR en la Antártida.

En la figura 54 se presenta a modo de esquema un resumen de los distintos registros presentados para Patagonia junto con testigos de hielo Antárticos (EPICA) y de Groenlandia (GISP 2) facilitando la identificación de los principales eventos registrados en los diferentes sitios analizados.

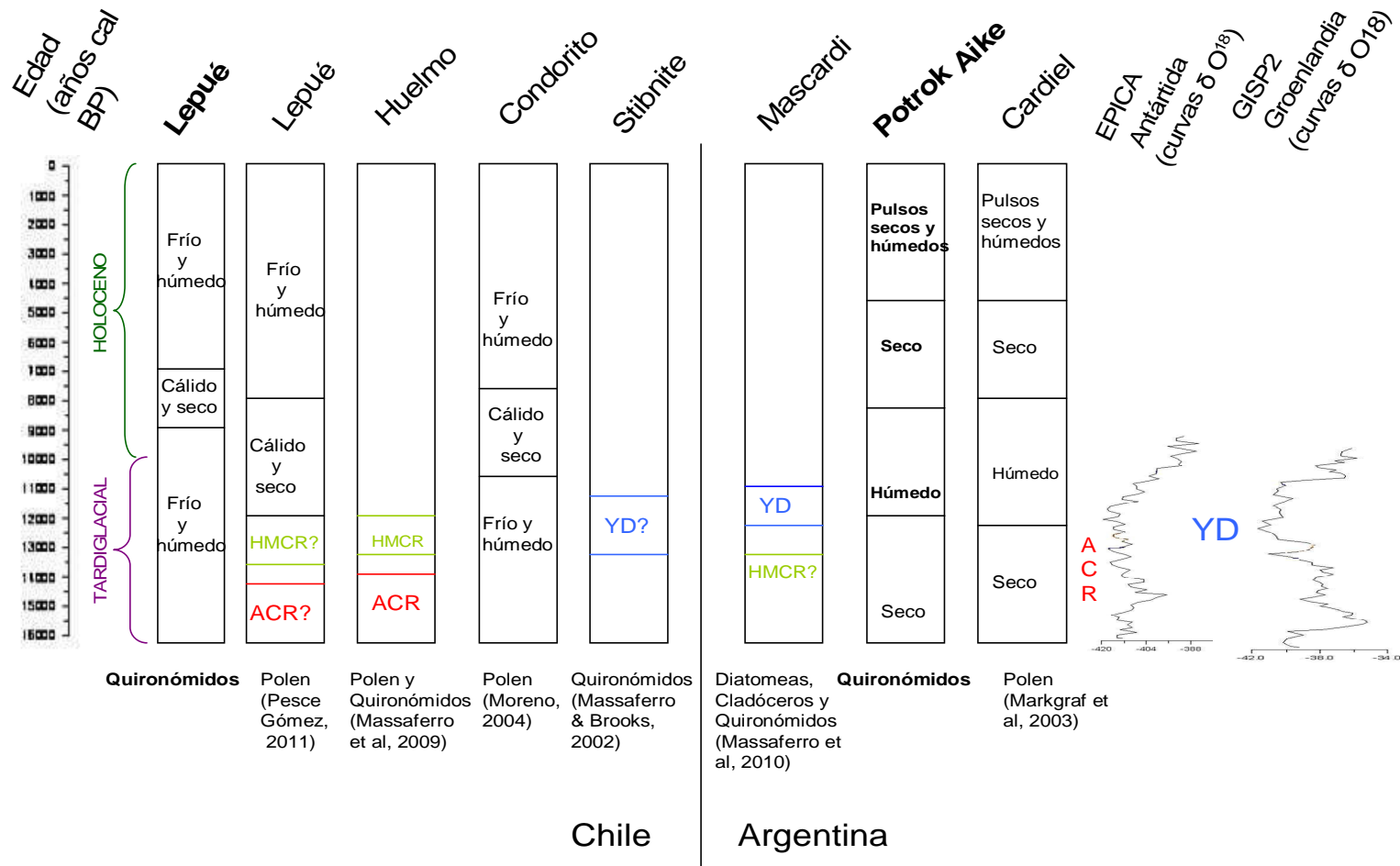


Figura 54. Representación esquemática de los principales eventos registrados a partir de sus respectivos proxies en los distintos sitios seleccionados de Patagonia. A modo de comparación se incluyen las curvas de  $\delta O^{18}$  correspondientes a testigos de hielo Antártico (EPICA) y de Groenlandia (GISP 2).

### 4.3.2. Discusión general

El análisis conjunto de los distintos sitios permite abordar el estudio del cambio climático durante el Tardiglacial/Holoceno desde una perspectiva regional, a partir de la integración de los resultados obtenidos en los diferentes sectores de Patagonia. Si bien en cada sitio los proxies pueden responder a determinadas condiciones locales, la comparación entre varios sitios y con otros proxies permite la interpretación de patrones climáticos generales dentro de cada sector y entre los distintos sectores.

De esta forma, en el sector norte, aunque existen diferencias entre los sitios, e incluso entre ciertos proxies en un mismo sitio, los registros muestran que durante la mayor parte del Tardiglacial el clima fue más frío y húmedo que durante el Holoceno. Sin embargo, mientras algunos de estos registros detectan reversiones climáticas significativas durante este período (Massaferro et al., 2009; Massaferro et al., 2010) otros apuntan a una tendencia general fría y húmeda más uniforme hasta llegar al Holoceno (Moreno, 2004). Incluso entre aquellos que identifican la ocurrencia de pulsos fríos existen diferencias en la duración y *timing* de estos eventos. Así por ejemplo, en Sitio Huelmo los quironómidos y el polen (Massaferro et al., 2009) revelan la existencia de un período frío cuyo inicio es coincidente con el ACR (14000 cal BP), registrando una intensificación de estas condiciones durante el HMCR (13500-11500 cal BP) dentro de la cual se distingue una fase fría y seca coincidente con el YD (12800-11500 cal BP). En concordancia, en Lago Mascardi los quironómidos muestran una intensificación de las condiciones frías a los 13100 cal BP, lo que podría significar una evidencia del comienzo del HMCR o del fin del ACR (Massaferro et al., 2010). En este mismo lago, Bianchi & Ariztegui (2012) en un estudio palinológico registran un retroceso en la cobertura forestal atribuible a un descenso en los registros térmicos entre los 13700 y los 11500 años cal BP, constituyendo una señal inequívoca del HMCR. Por su parte, el registro de polen de Lago Lepué (Pesce Gómez, 2011) evidencia dos pulsos fríos a los 14300 y a los 13800 años cal BP, los cuales, si bien contemporáneos con el ACR y el inicio del HMCR, resultan demasiado cortos y/o insuficientemente intensos como para constituir una clara señal climática. En oposición, el registro de polen de Condorito (Moreno, 2004) y el de quironómidos de Lago Lepué apuntan a la persistencia de condiciones frías y húmedas durante el Tardiglacial, sin evidencias de reversiones climáticas significativas. Coincidentemente, estudios de coleópteros fósiles llevados a

cabo en la Región de los Lagos Chilenos (Hoganson & Ashworth, 1992) consideran que la transición del Tardiglacial al Holoceno no fue interrumpida por ningún episodio de enfriamiento.

Continuando con el análisis del sector norte, la totalidad de los registros parecen coincidir en el inicio del mejoramiento del Holoceno a partir de los 11000 años cal BP. En Lago Condorito y Lago Lepué donde el registro se extendió a través de todo el Holoceno, se detecta el inicio de una fase más seca y cálida durante el Holoceno Temprano. Luego, a partir de los 7500-7000 años cal BP, hasta el presente inclusive, comienza una etapa caracterizada por una tendencia general hacia un descenso en los registros térmicos acompañada por un aumento en las precipitaciones. Esta tendencia se habría acentuado durante los últimos 1500 años, lo cual se manifiesta con claridad en el registro de quironómidos de Lago Lepué. En concordancia, el polen en Lago Mascardi (Bianchi & Ariztegui, 2012) muestra un incremento de las precipitaciones en los últimos dos milenios. De acuerdo a Abarzúa (2004) desde fines del Holoceno Medio y durante el Holoceno Tardío se registró una intensificación del fenómeno “El Niño” (ENSO) lo cual podría explicar la tendencia observada en estos cuerpos de agua. En resumen, en el sector norte, a pesar de la controversia en relación a la existencia de reversiones climáticas durante el Tardiglacial, resulta evidente la respuesta de los distintos proxies a la temperatura, la cual impacta decisivamente en la distribución de la mayoría de estos indicadores, constituyendo un factor climático de importancia a estas latitudes medias bajas (40° S).

En Laguna Stibnite, en latitudes intermedias, el registro de quironómidos (Massferro & Brooks, 2002) detecta un enfriamiento contemporáneo al YD, aunque esta señal podría responder a otros factores ambientales de igual forma. Luego, durante el Holoceno los ensambles de quironómidos responden a cambios en el patrón de precipitaciones. Dentro de un contexto regional, un estudio de coleópteros en Puerto Edén (49° 08' S) (Ashworth et al., 1991), ubicado 300 km al sur de Stibnite, reveló cambios en las precipitaciones durante el Holoceno, aunque desfasados con respecto a Laguna Stibnite. Ambos trabajos sugieren que estos cambios en los patrones de precipitaciones estarían causados por migraciones latitudinales de los Westerlies (Massferro et al., 2009). En este sector, no existiría un factor climático preponderante ya que lo que se observa es una mezcla de señales de precipitación, vientos y temperatura.

Por su parte, en el sector sur las evidencias obtenidas a partir de distintos estudios paleoambientales en Lago Cardiel (Stine & Stine, 1990; Gilli et al., 2001; Gilli, 2003; Markgraf et al., 2003) y del registro de quironómidos de Laguna Potrok Aike sugieren que durante el inicio del Tardiglacial el nivel de las aguas fue relativamente bajo. A partir del Holoceno temprano se registra un aumento en el nivel de las aguas en ambos sitios compatible con un incremento en las precipitaciones, seguido de un período de sequía, el cual al menos en Potrok Aike provocó una caída abrupta en el nivel de las aguas. De acuerdo a Mayr et al. (2007) la precipitación en el sureste de Patagonia se encuentra asociada a la dirección del viento. En este contexto, las masas de aire provenientes del este (Easterlies) aportan más precipitaciones, mientras que una predominancia en los vientos del oeste (Westerlies) determinan la prevalencia de condiciones áridas. En concordancia, el período de mayor dominancia de los Westerlies coincide con el menor nivel de Laguna Potrok Aike. Sin embargo, Wagner et al. (2007) a partir del estudio de simulaciones climáticas transitorias acopladas a un modelo de circulación general atmósfera-océano (GCM) durante el Holoceno Medio para el extremo sur de Sudamérica encontraron una relación moderada entre una débil intensidad de los Westerlies y un aumento en las precipitaciones en la región de Laguna Potrok Aike lo que desafía la suposición acerca de la existencia de un fuerte vínculo entre la predominancia de los Westerlies y las precipitaciones en el sureste de Patagonia. Por otra parte, el período de oscilaciones detectado en este sector a partir de los 5000 años cal BP podría deberse, entre otros factores, a la influencia de “El Niño” (ENSO) el cual afecta fuertemente estas latitudes al este de los Andes (Markgraf et al., 2003). En definitiva, en el sector sur las precipitaciones constituirían el factor climático dominante, enmascarando así el efecto de la temperatura.

Al analizar las respuestas obtenidas a partir de los registros incorporando a los distintos sectores conjuntamente se observan ciertas pautas, en especial en relación a las precipitaciones. Numerosos estudios basados en diferentes proxies han propuesto que los cambios en la posición latitudinal de los Westerlies estarían relacionados con el régimen de precipitaciones observado en el sur de Sudamérica, determinando diferentes patrones para las diferentes bandas latitudinales (Markgraf, 1993; Markgraf et al., 2003; Gilli et al., 2005; Manzini et al., 2008). Según Markgraf et al. (2003) durante el Holoceno temprano los Westerlies habrían estado localizados entre los 43° y los 52° S, lo que determinó altos niveles de humedad para esta región, coincidente con las

condiciones registradas en Cardiel y Potrok Aike durante este intervalo. Asimismo, este posicionamiento de los Westerlies durante este lapso habría determinado la prevalencia de ambientes secos en el sector norte, por encima de los 43° S, lo cual resulta coherente con lo observado en Lago Lepué y Lago Condorito. Después de los 8500 años cal BP los niveles de humedad se incrementaron en el sector norte mientras que en Laguna Potrok Aike y Lago Cardiel comenzó un período seco, lo cual se explicaría por una ubicación más meridional de los Westerlies, oscilando estacionalmente a través de toda la banda latitudinal (Markgraf et al., 2003; Mancini et al., 2008). Finalmente, las condiciones altamente variables registradas en el sector sur a partir de los 5000 años cal BP responderían, además de la influencia del ENSO antes mencionada, al establecimiento definitivo de un desplazamiento estacional de los Westerlies, hacia latitudes más altas en verano, y hacia el ecuador en invierno (Markgraf et al., 2003). Otros autores (Wagner et al., 2007) enfatizan la dificultad de establecer relaciones entre los vientos del oeste y las precipitaciones dado los insuficientes registros meteorológicos instrumentales y las potenciales diferencias entre los climas modernos y pasados. Como consecuencia, argumentan que no es posible acordar si los cambios en las precipitaciones se encuentran relacionados con cambios en la posición o en la intensidad de los Westerlies, o con ambos factores, pudiendo variar la respuesta de acuerdo a la estación y a la localidad. En cualquier caso, el presente análisis parece avalar el escenario propuesto de que la posición, y en algunos casos la intensidad de los Westerlies, determinan el patrón de precipitaciones observado a través de los distintos sectores confirmando su rol fundamental como controlador del clima a estas latitudes.

Desde una perspectiva global, la respuesta de los registros de Patagonia durante la transición Tardiglacial/Holoceno presenta similitudes con las respuestas obtenidas a partir de registros de Antártida, Nueva Zelanda y Australia, aunque con características propias. Esto se manifiesta principalmente en Patagonia Norte, donde es posible detectar cambios de temperatura significativos durante este lapso. En este sentido, si bien algunos registros de Patagonia detectan evidencias del YD (Massaferro & Brooks, 2002), los eventos climáticos más prevalentes en la región son el HMCR (Massaferro et al., 2009; Massaferro et al., 2010; Pesce Gómez, 2011; Bianchi & Ariztegui, 2012) y el ACR (Massaferro et al., 2009; Pesce Gómez, 2011). Este último ha sido documentado en otros sitios del Hemisferio Sur, principalmente en testigos de hielo antárticos (Blunier et al., 1998, Pedro et al., 2011), y en estudios de avance y retroceso glaciar en

Nueva Zelanda (Turney et al., 2007). De esta forma, el Hemisferio Sur presentaría un patrón de cambio climático característico, en antifase a lo hallado en el Hemisferio Norte. Otros registros, como el de quironómidos de Lago Lepué, el de polen de Lago Condorito (Moreno, 2004) o distintos registros sedimentarios terrestres de Australia continental (Turney et al., 2006) no detectan reversiones climáticas significativas durante la transición Tardiglacial/Holoceno. Esto puede deberse a que los distintos proxies estén respondiendo a condiciones climáticas locales o a otros factores ambientales distintos a la temperatura, a la sensibilidad de cada proxy y/o a la ubicación geográfica de los sitios lo que podría determinar que en ciertos cuerpos de agua las condiciones climáticas fueran de menor intensidad como para registrar estos cambios.

## 5. CONCLUSIONES

### 5.1. Conclusiones

La alternancia en los taxa de quironómidos hallados en el registro sedimentario de Laguna Potrok Aike refleja variaciones en el nivel del lago, dominando especies semiterrestres y litorales como *Smittia* sp y *Cricotopus* sp durante fases de regresión o descenso en el nivel de las aguas, siendo reemplazadas por especies profundas como *Phaenopsectra* sp durante transgresiones o aumento en el nivel del lago. Dada las características de Laguna Potrok Aike estos cambios en el nivel de las aguas reflejan variaciones en las condiciones hidrológicas. De esta forma, el registro de quironómidos muestra dos intervalos durante el Tardiglacial: uno relativamente más seco desde los 16000 hasta los 12000 años cal BP y otro definitivamente más húmedo desde los 12000 años cal BP hasta el inicio del Holoceno inclusive. Durante todo este período el nivel de las aguas y la humedad habrían sido mayores a lo registrado durante la mayor parte del Holoceno. Si bien se detecta una perturbación contemporánea al YD, manifestada en un marcado descenso en la abundancia total de quironómidos entre los 12800 y los 11500 años cal BP, dicha señal no puede ser interpretada como una respuesta a un descenso en los registros térmicos. Tampoco hay evidencias en este registro de otros eventos fríos como el ACR o el HMCR. Los cambios más pronunciados en el ensamble de quironómidos de Laguna Potrok Aike se observan a partir de los 8700 años cal BP, revelados en la irrupción abrupta de *Polypedilum*, dando inicio a una etapa seca, alcanzando el nivel más bajo de las aguas de todo el registro. Este evento de marcada sequía es identificado en la mayoría de los proxies estudiados en este cuerpo de agua. A partir de los últimos 5000 años cal BP se detecta en el registro de quironómidos un período de oscilaciones, con alternancia de pulsos húmedos/secos durante los cuales el nivel de las aguas fue altamente variable.

Por su parte, el registro de quironómidos de Lago Lepué revela un patrón de cambios en la temperatura y precipitación de la Región de los Lagos Chilenos durante los últimos 17500 años. Estos cambios se manifiestan en los distintos ensambles de quironómidos hallados a través del registro. Algunos de estos ensambles, constituidos por taxa adaptados a condiciones frías extremas, como *Riethia*, *Parochlus* o *Monodiamesa* resultan indicadores de bajas temperaturas; mientras que otros agrupamientos como el conformado por *Stictocladus* y *Limnophyes* indican un incremento de aporte exógeno,



lo cual puede estar asociado a un aumento en las precipitaciones. De esta forma, los quironómidos de Lago Lepué muestran condiciones frías y húmedas entre los 17500 – 9000 años cal BP, con un período de registros térmicos más bajos entre los 17500-15500 años cal BP y uno más húmedo entre los 12500-9000 años cal BP. A diferencia del registro de polen, en el registro de quironómidos de Lago Lepué no hay evidencias de reversiones climáticas significativas durante el Tardiglacial, no habiéndose encontrado señales claras de eventos tales como ACR, HMCR y/o YD. A partir de los 8800, hasta los 6800 años cal BP se identifica el inicio de una fase más cálida y seca, seguida de un intervalo caracterizado por un progresivo aumento en las precipitaciones y un descenso en la temperatura, el cual se extiende hasta el presente inclusive.

El análisis de los diferentes proxies a nivel regional revela que los factores climáticos predominantes, que son la temperatura y las precipitaciones, influyen de distinta manera en cada sector, siendo preponderante la temperatura en el sector norte y las precipitaciones en el sector sur de Patagonia. A pesar de la marcada influencia de la temperatura en el sector norte, la respuesta de los distintos proxies no es uniforme; mientras algunos registros detectan evidencias de reversiones climáticas significativas durante el Tardiglacial, mayormente relacionadas con el HMCR, otros sugieren un clima frío más uniforme durante este período. En este sentido los quironómidos de Lago Lepué avalan este último escenario ya que si bien responden a cambios en la temperatura no registran ninguno de los eventos asociados a reversiones climáticas.

En el sector sur las precipitaciones constituyen el factor climático más importante, estando asociadas a la dirección e intensidad de los vientos. La influencia de las precipitaciones en esta región se manifiesta en el registro de quironómidos de Potrok Aike, en el cual se detectan variaciones en el nivel del lago asociadas a variaciones en las condiciones hidrológicas.

Asimismo, el régimen de precipitaciones de toda la región Patagónica obedecería a cambios en la posición latitudinal de los Westerlies lo que determinaría un patrón característico para cada sector, verificado en los registros de quironómidos de Lago Lepué y Laguna Potrok Aike.

Finalmente, los eventos climáticos más significativos detectados en Patagonia durante el Tardiglacial serían el HMCR y el ACR, este último también registrado en Antártida, Nueva Zelanda y Australia, lo que daría como resultado una secuencia de cambios climáticos común para el Hemisferio Sur, en antifase con respecto al Hemisferio Norte.

## 5.2. Consideraciones finales

En la actualidad persiste el debate acerca del modo del cambio del clima durante el Tardiglacial y Holoceno en el extremo sur de Sudamérica, en especial en relación a la existencia, magnitud y sincronía de eventos registrados en otras partes del mundo. En este sentido los quironómidos fósiles emergen como una herramienta útil en la reconstrucción de condiciones ambientales pasadas, en especial de temperatura y precipitaciones. En el presente, se están desarrollando los primeros modelos cuantitativos de temperatura y precipitación basados en quironómidos para América del Sur, lo cual constituirá un aporte valioso en la clarificación de relaciones climáticas interhemisféricas y en el discernimiento de posibles mecanismos de acción sincrónica climática (Massaferro et al., 2009). A pesar de los avances obtenidos sobre quironómidos en Patagonia durante los últimos años, incluidos los desarrollados en el marco de esta tesis, es necesario profundizar en el futuro líneas de trabajo en taxonomía y ecología de estos insectos en la región. Estos estudios de base facilitarán el desarrollo de las funciones de transferencia, mejorarán la resolución de las reconstrucciones paleoambientales y permitirán comparaciones directas entre investigaciones de quironómidos de Australia, Nueva Zelanda, África y Sudamérica proporcionando una herramienta invaluable para las investigaciones paleolimnológicas futuras (Massaferro & Vandergoes, 2007).

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Abarzúa, A. 2004. *Historia Deglacial y Postglacial de los bosques Templado-lluviosos en la Isla Grabde de Chiloé, Chile*. Tesis para optar al Grado de Magister en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, pp. 79.
- Acot, P. 2003. *Histoire du climat*. Perrin, Paris, pp. 14.
- Andersen, B.G., Denton, G.H. & Lowell, T.V. 1999. Glacial geomorphologic maps of the Llanquihue drift in the area of the Southern Lake District, Chile. *Geografiska Annaler Series A- Physical Geography* **81 A**: 155-166.
- Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Marc de Batist, A., Gebhardt, C., Haberzettl, T., Niessen, F., Ohlendorf, C. & Zolitschka, B. 2009. Environmental history of southern Patagonia unravelled by the seismic stratigraphy of Laguna Potrok Aike. *Sedimentology* **56**: 873-892.
- Ariztegui, D., Bianchi, M.M., Massaferró, J., Lafargue E. & Niessen, F. 1997. Interhemispheric synchrony of Late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science* **12**: 333-338.
- Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., Gilli, A. & Waldmann, N. Late Pleistocene Environmental Change in Eastern Patagonia and Tierra del Fuego-A Limnogeological Approach. 2008. En: Rabassa, J. (Editor) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Development in Quaternary Sciences*, Elsevier, Amsterdam, pp. 241-253.
- Armitage, P.D., Cranston, P.S. & Pinder, L.C. 1995. *The Chironomidae: Biology and Ecology of non-biting midges*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 572.
- Ashe, P., Murray, D.A. & Reiss, F. 1987. The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annales de Limnologie* **23**: 27-60.
- Ashworth, A.C. & Hoganson, J.W. 1984. Testing the late Quaternary climatic record of southern Chile with evidence from fossil coleoptera. En: Vogel, J.C. (Editor) *Late Cenozoic Palaeoclimates of the Southern Hemisphere*, Balkema, Rotterdam, pp. 85-102.
- Ashworth, A.C., Markgraf, V. & Villagrán, C. 1991. Late Quaternary climatic history of the Chilean channels based on pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science* **6**: 279-291.
- Battarbee, R.W. 2000. Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews* **19**: 107-124.
- Becker, R.A., Ackert, R., Singer, B., Douglass, D.C., Caffee, M., Kurz, M., Mickelson, D.M. & Rabassa, J. 2005.  $Be^{10}$  and  $Cl^{36}$  surface exposure age of the Puerto Bandera Moraine, Lago Argentino, 50° S. *Geophysical Research Abstracts* **7**: 5-22.
- Bell, M. & Walker, M.J.C. 1992. *Late Quaternary Environmental Change: Physical and Human Perspectives*. Longman, London.
- Bennet, K.D., Haberle, S.G. & Lumley, S. H. 2000. The Last Glacial-Holocene transition in Southern Chile. *Science* **290**: 325-328.
- Berman, A.L., Silvestri, G. & Compagnucci, R. 2012. On the variability of seasonal temperature in southern South America. *Climate Dynamics* **40** (7-8), 1863-1878.
- Bianchi, M.M. & Ariztegui, D. 2012. Vegetation history of the Río Manso Superior catchment area, Northern Patagonia (Argentina), since the last deglaciation. *The Holocene* **22** (11): 1283-1295.
- Bianchi, M.M., Massaferró, J., Roman Ross, G., Ribeiro Guevara, S.R., Arribere, M., & Amos, A. 1997. The Pleistocene-Holocene boundary from cores of Lake El Trébol, Patagonia, Argentina. *Archive für Limnologie* **26**: 805-808.
- Bianchi, M.M., Massaferró, J., Román Ross, G. & Lami, A. 2000. Geochemical and Biological traces of climate fluctuations during late Pleistocene and Holocene in Lake El Trébol, Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleolimnology* **22**: 137-148.

- Blunier, T. & Brook, E.J. Timing of Millennial-Scale Climate Change in Antarctica and Greenland During the Last Glacial Period. 2001. *Science* **291**: 109-112.
- Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Dallenbach, A., Stauffer, B., Stocker, T.F., Raynaud, D., Jouzel, J., Clausen, H.B., Hammer, C.U. & Johnsen, S. J. 1998. Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature* **384**: 739-743.
- Brodersen, K.P. & Anderson, N.J. 2000. Subfossil insect remains (Chironomidae) and lake-water temperature inference in the Sisimiut-Kangerlussuaq region, southern West Greenland. *Geology of Greenland Survey Bulletin* **186**: 78-82.
- Brooks, S.J. 2000. Late-glacial fossil midge stratigraphies (Insecta: Diptera: Chironomidae) from the Swiss Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **159**: 261-279.
- Brooks, S.J. 2003. Chironomid analysis to interpret and quantify Holocene climate change. En: Mackay, A., Battarbee, R., Birks, J. & Oldfield, F. (Editores) *Global change in the Holocene*. Arnold, Londres, pp. 329-341.
- Brooks, S.J. & Birks, H.J.B. 2000. Chironomid inferred Lateglacial and early Holocene mean July air temperatures for Krakenes lake, western Norway. *Journal of Paleolimnology* **23**: 77-89.
- Brooks, S.J. & Birks, H.J.B. 2001. Chironomid inferred air temperatures from Lateglacial and Holocene sites in north-west Europe: progress and problems. *Quaternary Science Reviews* **20**: 1723-1741.
- Brooks, S.J., Bennion, H. & Birks, H.J.B. 2001. Tracing lake trophic history with a chironomid-total phosphorus inference model. *Freshwater Biology* **46**: 413-533.
- Bryce, D. 1962. Chironomidae (Diptera) from freshwater sediments with special reference to Malham Tarn (Yorks). *Transactions of the Society for British Entomology* **15**: 41-54.
- Callisto, M., Moreno, P., Goncalves, J.F., Fonseca, J. & Esteves, F. 2002. Diversity and biomass of Chironomidae (Diptera) larvae in an impacted coastal lagoon in Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **62**: 77-84.
- Carter, R.M., Freitas, C.R., Goklany, I.M., Holland, D. & Lindzen, R.S. 2006. The Stern Review: A Dual Critique. *World Economics* **7** (4): 165-230.
- Coffman, W.P. 1978. Chironomidae. En: Merritt, W. (Editor) *An introduction of the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt, Iowa, pp. 345-376.
- Corbella, H. 2002. El campo volcano-tectónico de Pali Aike. En: Haller, M. (Editor) *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz*. Asociación Geológica Argentina. Buenos Aires.
- Corbella, H. & Ercolano, B. 2002. Acerca del valle medio e inferior del río Gallegos. Patagonia austral -Argentina. En: Cabaleri N., Cingolani, C.A., Linares, E., López de Luchi, M.G., Ostera, H.A. y Panarello, H.O. (Editores): *Actas del 15° Congreso Geológico Argentino, (El Calafate)*, **2**: 661-666. Buenos Aires.
- Corley, J.C. & Massaferró, J.I. 1998. Long term turnover of a fossil community of chironomids (Diptera) from Lake Mascardi (Patagonia, Argentina). *Journal of the Kansas Entomological Society* **71**: 407-413.
- Coronato, A., Coronato, F., Mazzoni, E. & Vázquez, M. 2008. Physical Geography of Patagonia and Tierra del Fuego. En: Rabassa, J. (Editor) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Development in Quaternary Sciences*. Elsevier, Amsterdam, pp. 13-55.
- Coronato, A., Ercolano, B., Corbella, H. & Tiberi, P. 2012. Glacial, fluvial and volcanic landscape evolution in the Laguna Potrok Aike maar area, Southern Patagonia, Argentina. *Quaternary Science Reviews*, en prensa.
- Cranston, P.S. 1997. *Identification Guide to the Chironomidae of New South Wales*. Australian Water Technologies Pty Ltd, West Ryde.
- Denton, G.H., Heusser, C.J., Lowell, T.V., Moreno, P.I., Andersen, B.G., Heusser, L.E., Schlüchter, C. & Marchant, D.R. 1999. Interhemispheric Linkage of Paleoclimate During the Last Glaciation. *Geografiska Annaler* **81 A**, 2: 107-153.
- Dettinger, M.D., Battisti, D.S., Garreaud, R.D., McCabe, G.J. & Bitz, C.M. 2001. Interhemispheric Effects of Interannual and Decadal ENSO-Like Climate Variations on the Americas. En: Markgraf, V. (Editor) *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, San Diego, pp. 1-16.

- Dieffenbacher-Krall, A.C., Vandergoes, M.J., Woodward, C.A. & Boothroyd, I.K. 2008. Guide to identification and Ecology of New Zealand Subfossil Chironomids Found in Lake Sediment. University of Maine, Climate Change Institute, Orono, Maine. <http://www.climatechange.umaine.edu/Research/facilities/perl/nzguide.html>.
- Dimitriadis, S. & Cranston, P.S. 2001. An Australian Holocene climate reconstruction using Chironomidae from a tropical volcanic maar lake. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **176**: 109-131.
- Douglass, D., Singer, B., Kaplan, M., Ackert, R.P., Mickelson, D.M. & Caffee, M.W. 2005. Evidence of early Holocene glacial advances in southern South America from cosmogenic surface-exposure dating. *Geology* **33**: 237-240.
- Dyson, T. 2005. *On development, demography and climate change: The end of the world as we know it?* XXVth Conference of the International Union for the Scientific Study of Population, Tours, 18-23 July, 2005.
- Edwards, F.W. 1931. Chironomidae, En *Diptera of Patagonia and South Chile* 2 (5) 233-231. Natural History Museum, Londres.
- Eggermont, H. & Verschuren, D. 2004. Sub-fossil Chironomidae from East Africa. 2. Chironomini and Tanytarsini. *Journal of Paleolimnology* **32**: 413-455.
- Eggermont, H., Hieri, O. & Verschuren, D. 2006. Fossil Chironomidae (Insecta: Diptera) as quantitative indicators of past salinity in African lakes. *Quaternary Science Reviews* **25**: 1966-1994.
- Enfield, D.B. 1992. Historical and prehistoric overview of El Niño/Southern Oscillation. En: Díaz, H.F. & Markgraf, V. (Editores) *El Niño, Historical and Paleoclimatic Aspects of the Southern Oscillation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 95-117.
- Epler, J.H. 2001. *Identification manual of the Larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida*. Special publication SJ2001-SP13. North Carolina Department of Environmental and Natural Resources, Raleigh, NC, and St John's River water Management District, Palatka, FL, pp 526.
- Ferrington Jr., L.C. 2008. Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia* **19**: 447-455.
- Fogwill, C. & Kubik, P. 2005. A glacial stage spanning the Antarctic Cold Reversal in Torres del Paine (51° S), Chile, based on preliminary cosmogenic exposure ages. *Geografiska Annaler* **87 A**: 403-408.
- Gebhardt, A.C., Ohlendorf, C., Niessen, F., De Batist, M., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D. & Zolitschka, B. 2012. Seismic evidence of a highly dynamic lake development in Southeastern Patagonia during the Late Pleistocene. *Sedimentology* **59**: 1087-1100.
- Gilli, A., Anselmetti, F., Ariztegui, D., Bradbury, P., Kelts, K.R., Markgraf, V. & McKenzie, J.A. 2001. Tracking abrupt climate change in the Southern Hemisphere: a seismic stratigraphic study of Lago Cardiel, Argentina (49°S). *Terra Nova* **13**: 443-448.
- Gilli, A. 2003. Tracking late Quaternary environmental change in southernmost South America using lake sediments in Lago Cardiel (49° S), Patagonia, Argentina. Tesis para optar por el grado de Doctor, ETH Zurich, pp 172.
- Gilli, A., Ariztegui, D., Anselmetti, F.S., McKenzie, J.A., Markgraf, V., Hajdas, I. & McCulloch, R.D. 2005. Mid-Holocene strengthening of the Southern westerlies in South America – Sedimentological evidences from Lago Cardiel, Argentina (49° S). *Global and Planetary Change* **49**: 75-93.
- Glasser, N.F., Harrison, S., Winchester, V. & Masamu, A. 2004. Late Pleistocene and Holocene paleoclimate and glacier fluctuations in Patagonia. *Global and Planetary Change* **43**: 79-101.
- Grimm, E. 1987. CONISS: A Fortran 77 Programm for stratigraphically constrained Cluster Analysis by the method of Incremental sum of Squares. *Computers & Geosciences* **13**: 13-35.
- Grimm, E. 1991. TILIA software. Illinois State Museum. Research & Collection Center. Springfield.

- Haberzettl, T., Fey, M., Lücke, A., Maidana, N., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Schleser, G.H., Wille, M., & Zolitschka, B. 2005. Climatically induced lake level changes during the last two millennia as reflected in sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia (Santa Cruz, Argentina). *Journal of Paleolimnology* **33**: 283-302.
- Haberzettl, T., Corbella, H., Fey, M., Janssen, S., Lücke, A., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Schleser, G.H., Wille, M., Wulf, S. & Zolitschka, B. 2007. Lateglacial and Holocene wet-dry cycles in southern Patagonia: chronology, sedimentology and geochemistry of a lacustrine record from Laguna Potrok Aike, Argentina. *The Holocene* **17**: 297-310.
- Hahn, A., Kliem, P., Ohlendorf, C., Zolitschka, B. & Rosen P. 2013. Climate induced changes as registered in inorganic and organic sediment components from Laguna Potrok Aike (Argentina) during the past 51 ka. *Quaternary Science Reviews* **71**: 154-166.
- Hajdas, I., Bonani, G., Moreno, P. & Ariztegui, D. 2003. Precise radiocarbon dating of Late-Glacial cooling in mid-latitude South America. *Quaternary Research* **59**: 70-78.
- Hakansson, L. & Jansson, M. 1983. *Principles of Lake Sedimentology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Henrikson, L., Olofsson, J.B. & Oscarson, H.G. 1982. The impact of acidification on Chironomidae (Diptera) as indicated by subfossil stratification. *Hydrobiologia* **86**: 223-229.
- Heusser, C.J. 1974. Vegetation and climate of the southern Chilean lake District during and since the Last Interglaciation. *Quaternary Research* **4**: 290-315.
- Heusser, C.J. 1993. Late-Glacial of Southern South America. *Quaternary Science Reviews* **12**: 345-350.
- Heusser, C.J. 2003. *Ice Age Southern Andes, a Chronicle of Paleocological events. Developments in Quaternary Science*, Elsevier, Amsterdam.
- Heusser, C.J. & Streeter, S. 1980. A temperature and precipitation record of the past 16,000 years in Southern Chile. *Science* **210**: 1345-1347.
- Heusser, C.J. & Rabassa, J. 1987. Cold climate episode of younger Dryas age in Tierra del Fuego. *Nature* **328**: 609-611.
- Heusser, C.J., Heusser, L.E. & Lowell, T.V. 1999. Paleocology of the southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during the middle-late Llanquihue glaciation and deglaciation. 1999. *Geografiska Annaler* **81 A**, 2: 231-284.
- Heusser, C.J., Lowell, T.V., Heusser, L.E., Moreira, A. & Simón Moreira, M. 2000. Pollen sequence from the Chilean Lake District during the Llanquihue glaciation in marine Oxygen Isotope Stages 4-2. *Journal of Quaternary Science* **15** (2): 115-125.
- Hofmann, W. 1988. The significance of chironomid analysis (Insecta:Diptera) for paleolimnological research. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **62**: 501-509.
- Hofmann, W. 1991. Stratigraphy of Chironomidae (Insecta: Diptera) and Cladocera (Crustacea) in Holocene and Wurm sediments from Lac du Bouchet (Haute Loire, France). *Documents du C.E.R.L.A.T* **2**: 363-386.
- Hoganson, J.W. & Ashworth, A.C. 1992. Fossil beetle evidence for climatic change 18,000-10,000 years B.P. in south-central Chile. *Quaternary Research* **37**: 101-116.
- HOLIVAR. 2003. An ESF scientific programme. European Science Foundation, March, 2003.
- IPCC, Resumen para responsables de políticas, en Cambio climático 2001: La base científica: Contribución del grupo de trabajo I al Tercer Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático.
- Irurzun, M.A., Orgeira, M.J., Gogorza, C.S., Sinito, A.M., Compagnucci, R. & Zolitschka, B. 2014. Magnetic parameters and their climatic implications –the sediment record of the last 15500 cal BP from Laguna Potrok Aike. *Geophysical Journal International Advance Access* 1:17.
- Jouve, G., Francus, P., Lamoureux, S., Provencher-Nolet, L., Hahn, A., Haberzettl, T., Fortin, D. & Nuttin, L. The PASADO Science team. 2013. Microsedimentological characterization using image analysis and m-XRF as

indicators of sedimentary processes and climate changes during Lateglacial al Laguna Potrok Aike, Santa Cruz, Argentina. *Quaternary Science Reviews* **71**: 191-204.

- Juggins, S. 2007. C2 Version 1.5 user guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle University, Newcastle.

- Kastner, S. 2010a. *Patagonian lacustrine sediment records as paleoclimate archives: multiproxy investigations at Lago del Desierto and Laguna Potrok Aike*. Dissertation for the degree Doctor of Natural Science, University of Bremen, Bremen, pp. 3.

- Kastner, S., Ohlendorf, C., Haberzettl, T., Lücke, A., Maidana, N.I., Mayr, C., Schäbitz, F. & Zolitschka, B. 2010b. Southern Hemispheric Westerlies control spacial sediment distribution of modern sediments (Laguna Potrok Aike, Argentina). En: *Patagonian lacustrine sediment records as paleoclimate archives: multiproxy investigations at Lago del Desierto and Laguna Potrok Aike*. Dissertation for the degree Doctor of Natural Science, University of Bremen, Bremen, pp. 47-75.

- Kastner, S., Ohlendorf, C., Haberzettl, T., Lücke, A., Maidana, N.I., Mayr, C. & Zolitschka, B. 2010c. Spatial variability of Late Holocene sediment proxies controlled by internal depositional dynamics, Laguna Potrok Aike (southern Patagonia, Argentina). En: *Patagonian lacustrine sediment records as paleoclimate archives: multiproxy investigations at Lago del Desierto and Laguna Potrok Aike*. Dissertation for the degree Doctor of Natural Science, University of Bremen, Bremen, pp. 79-104.

- Kliem, P. Et al., 2013. Magnitude, geomorphologic response and climate links of lake level oscillations al Laguna Potrok Aike, Patagonian steppe (Argentina). *Quaternary Science Reviews* **71**: 131-146.

- Koskeniemi, E. 1992. The role of chironomids (Diptera) in the profundal macrozoobenthos in finnish reservoirs. *Netherlands journal of Aquatic Ecology* **26**: (2-4) 503- 508.

- Lang, B., Bedford, A., Richardson, N. & Brooks, S. 2003. The use of ultra-sound in the preparation of carbonate and clay sediments for chironomid analysis. *Journal of Paleolimnology* **00**: 0-00.

- Larocque, I. & Rolland, N. 2006. Le guide visual des chironomids sub-fossiles, du Québec à l'île d' Ellesmere. *Institut National de Recherche Scientifique*, Rapport de Recherche R-900, ISBN 2-89146-3.

- Leavitt, P.R., D.L. Findlay., Hall R.I. & Smol J.P. 1999. Algal responses to dissolved organic carbon loss and pH decline during whole-lake acidification: Evidence from paleolimnology. *Limnology and Oceanography*: **44** (3, part 2) 757-773.

- Ledru, M.P. & Mourguiart, P. 2001. Late Glacial Vegetation Records in the Americas and Climatic Implications. En: Markgraf, V. (Editor) *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, San Diego.

- Levesque, A., Cwynar, L.C. & Walker, I. R. 1996. Richness, diversity and succession of late- glacial chironomid assemblages in New Brunswick, Canada. *Journal of Paleolimnology* **16**: 257-274.

- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Hofmann, W. & Marchetto, A. 1997. Modern diatom, cladocera, chironomids and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology* **18**: 395-420.

- Lotter, A.F., Walker, I., Brooks, S. & Hofmann, W. 1999. An intercontinental comparison of chironomid paleotemperature inference models: Europe vs. North America. *Quaternary Science Reviews* **18**: 717-735.

- Lovelock, J.E. 1969. *Caving*. Batsford, Londres.

- Lowe, J.J. & Walker, M.J.C. 1997. *Reconstructing Quaternary Environments*, 2<sup>nd</sup> edition. Longman, Londres.

- Lumley, S.H. & Switsur, R. 1993. Late Quaternary chronology of the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science* **8**: 161-165.

- Mancini, M.V., Prieto, A.R., Paez, M.M. & Schäbitz, F. Late Quaternary Vegetation and Climate of Patagonia. 2008. En: Rabassa, J. (Editor) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Development in Quaternary Sciences*, Elsevier, Amsterdam, pp. 351-367.

- Marden, C. 1997. Late-Glacial fluctuations of South Patagonian Icefield, Torres del Paine National Park, southern Chile. *Quaternary International* **38/39**: 61-68.

- Marengo, J.A. & Rogers J.C. 2001. Polar Air Outbreaks in the Americas: Assessments and Impacts During Modern and Past Climates. En: Markgraf, V. (Editor) *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, San Diego, pp. 31-51.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona, pp 1010.
- Markgraf, V. 1991. Younger Dryas in southern South America? *Boreas* **20**: 63-69.
- Markgraf, V., 1993. Paleoenvironments and paleoclimates in Tierra del Fuego and southernmost Patagonia, South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **102**: 53-68.
- Markgraf, V. 2001. *Interhemispheric climate linkages*. Academic Press, San Diego.
- Markgraf, V., Baumgartner, T.R., Bradbury, J.P., Diaz, H.F., Dunbar, R.B., Luckman, B.H., Seltzer, G.O., Swetnam, T.W. & Villalba, R. 2000. Paleoclimate reconstruction along the Pole-Equator-Pole transect of the Americas (PEP 1). *Quaternary Science Reviews* **19**: 125-140.
- Markgraf, V., Bradbury Platt, J., Schwab, A., Burns, S.J., Stern, C., Ariztegui, D., Gilli, A., Anselmetti, F., Stine, S. & Maidana, N. 2003. Holocene palaeoclimates of southern Patagonia: limnological and environmental history of Lago Cardiel, Argentina. 2003. *The Holocene* **13** (3): 597-607.
- Massaferro, J. & Brooks, S. 2002. Response of chironomids to Late Quaternary environmental change in the Taitao Peninsula, southern Chile. *Journal of Quaternary Science* **17**: (2) 101- 111.
- Massaferro, J. & Vandergoes, M. 2007. Postglacial Chironomid records from Australia, New Zealand and South America. *Encyclopedia of Quaternary Sciences*. MS 287: 398-409. Elias, S. (Editor) Elsevier.
- Massaferro, J., Ribeiro Guevara, S., Rizza, A. & Arribere, M. 2004. Short term environmental changes in Lake Morenito (41° S Patagonia, Argentina) from análisis of subfossil chironomids. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **14**: 123-134.
- Massaferro, J., Brooks, S. & Haberle, S. 2005. The dynamics of vegetation and chironomid assemblages during the Late Quaternary at Laguna Facil, Chonos Archipelago, Southern Chile. *Quaternary Sciences* **24**: 2510-2522.
- Massaferro, J., Ashworth, A. & Brooks, S. 2008. Quaternary Fossil Insects from Patagonia. En: Rabassa, J. (Editor) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Development in Quaternary Sciences*. Elsevier, Amsterdam, pp. 393-410.
- Massaferro, J., Moreno, P.I., Denton, G.H., Vandergoes, M. & Dieffenbacher-Krall. 2009. Chironomid and pollen evidence for climate fluctuations during the Last Glacial Termination in NW Patagonia. 2009. *Quaternary Science Reviews* **28**: 517-525.
- Massaferro, J., Manca, M., Sylvestre, F. & Ariztegui, D. 2010. Multi-bio-proxy reconstruction of environmental changes during the Lateglacial-Holocene transition in northern Patagonia east of the Andes. *II International Symposium*. Valdivia.
- Massaferro, J., Recasens, C., Larocque Tobler, I., Maidana, N. & Zolitschka, B. 2013. Major lake levels fluctuations and climate changes for the past 16,000 years as reflected by diatoms and chironomids preserved in the sediments of Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews* **71**: 167-174.
- Massaferro, J., Ortega, C., Fuentes, R. & Araneda, A. En prensa. Clave para la identificación de Tanytarsini (Insecta: Diptera: Chironomidae: Chironominae) Cuaternarios de la Patagonia. *Ameghiniana*.
- Mayr, C., Wille, M., Haberzettl, T., Fey, M., Janssen, S., Lücke, A., Ohlendorf, C., Oliva, G., Schäbitz, F., Schleser, G.H. & Zolitschka, B. 2007. Holocene variability of the Southern Hemisphere westerlies in Argentinian Patagonia (52°S). *Quaternary Science Reviews* **26**: 579-584.
- Mayr, C., Lücke, A., Maidana, N.I., Wille, M., Haberzettl, T., Corbella, H., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., Fey, M., Janssen, S. & Zolitschka, B. 2009. Isotopic fingerprints on lacustrine organic matter from Laguna Potrok Aike (southern Patagonia, Argentina) reflect environmental changes during the last 16000 years. *Journal of Paleolimnology* **42**: 81-102.
- McCormac F.G., Reimer, P.J., Hogg, A.G., Higham, T.F. Baillie, M.G. Palmer, J. & Stuiver, M. 2002. Calibration of the Radiocarbon Time Scale for the Southern Hemisphere: AD 1850-950. *Radiocarbon* **44**: 641-651.



- McCulloch, R.D., Bentley, M.J., Purves, R.S., Hulton, N.R.J., Sugden, D.E. & Clapperton, C.M. 2000. Climatic inferences from glacial and paleoecological evidence at the last glacial termination, southern South-America. *Journal of Quaternary Science* **15**: 409-417.
- Mc Lean, J. 2007. Fallacies about Global Warming. Science & Public Policy Institute. [www.scienceandpublicpolicy.org](http://www.scienceandpublicpolicy.org).
- Mercer, J.H. 1965. Glacier variations in southern Patagonia. *Geographical Review* **55**: 390-413.
- Mercer, J.H. 1968. Variations of some Patagonian glaciers since the Late-Glacial. *American Journal of Science* **266**: 91-109.
- Miller, A. 1976. The climate of Chile. En: Schwerdtfeger (Editor) *World Survey of Climatology. Vol 12. Climate of Central and South America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 113-145.
- Moreno, P.I. 1997. Vegetation and Climate near Lago Llanquihue in the in the Chilean District between 20,200 and 9500 C<sup>14</sup> yr BP. *Journal of Quaternary Science* **12**: 485-500.
- Moreno, P.I. 2004. Millennial-scale climate variability in northwest Patagonia over the last 15000 yr. *Journal of Quaternary Science* **19** (1): 35-47.
- Moreno, P.I. & León, A. 2004. Abrupt vegetation changes during the last glacial to Holocene transition in mid latitude South America. *Journal of Quaternary Science* **18**: 1-14.
- Moreno, P.I., Lowell, T.V., Jacobson, G.L. & Denton G.H. 1999. Abrupt vegetation and climatic changes during the last glacial maximum and last termination in the Chilean Lake District: A case study from Canal de la Puntilla (41° S). *Geografiska Annaler*: **81 A**: 285-311.
- Moreno, P.I., Jacobson Jr., G.L., Lowells, T.V. & Denton, G.H. 2001. Interhemispheric-climate links revealed by a late-glacial cooling episode in southern Chile. *Nature* **409**: 804-808.
- Oliver, D.R. 1971. Life History Of The Chironomidae. *Annual Review Of Entomology* **16**: 211-230.
- Oliver, D.R. & Roussel, M.E. 1983. The Insects and Arachnids of Canada. Part 11. The Genera of Larval Midges of Canada. Diptera: Chironomidae. Publication 1746. Minister of Supply and Services, Canada.
- O'Brien, W. J., Barfield, M., Neil Bettez, N., Hershey, A. E., Hobbie, J.E., Kling, G. & Miller, M.C. 2005. Long-term and recovery to nutrient addition of a partitioned arctic lake. *Freshwater Biology* **50**: 731-741
- O'Sullivan, P.E. 1983. Annually-laminated lake sediments and the study of Quaternary environmental changes a review. *Quaternary Science Reviews* **1**: 245-313.
- Paez, M., Villagrán, C., Stutz, S., Hinojosa, F. & Villa, R. 1996. Vegetation and pollen dispersal in the subtropical – temperate climatic transition of Chile and Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* **96**: 169-181.
- Paggi, A.C. 1979. Dos nuevas especies del género *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae) y nuevas citas de quironómidos para la República Argentina. *Physis Secc. B* **38**: 47-54.
- Paggi, A.C. 2007. A new Neotropical species of the genus *Thienemanniella* Kieffer, 1911 (Diptera: Chironomidae, Orthoclaadiinae). En: T. Andersen (Editor), *Contributions to the Systematics and Ecology of Aquatic Diptera: A tribute to Ole A. Sæther*. The Caddis Press Columbus, Ohio. pp. 247-254.
- Paggi, A.C. 2009. Diptera Chironomidae. En: Domínguez, E. & Fernández, H.R. (Editores) *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, pp. 383-409.
- Patterson, C.G. & Walker, K.F. 1974. Recent history of *Tanytarsus barbitarsis* Freeman (Diptera: Chironomidae) in the sediments of a shallow saline lake. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **25**: 315-325.
- Pedro, J.B., Van Ommen, T.D., Rasmussen, S.O., Morgan, V.I., Chappellaz, J., Moy, A.D., Masson-Delmotte, V. & Delmotte, M. 2011. The last deglaciation: timing the bipolar seesaw. *Climate of the Past Discussions* **7**: 397-430.
- Pellat, M.G., Smith, M.J., Mathewes, R.W., Walker, I.R. & Palmer, S.L. 2000. Holocene treeline and climate change in the subalpine zone near Stoyoma Mountain, Cascade Mountains, southwestern British Columbia, Canada. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **32**: 73-83.

- Pesce Gómez, O. H. 2011. *Variabilidad climática y vegetacional a escala milenial/submilenial durante los últimos 18000 años en Lago Lepué, Isla Grande de Chiloé, Chile*. Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, Universidad de Chile.
- Pinder, L.C. 1995. Biology of the eggs and first-instar larvae. En: Armitage, P.D., Cranston, P.S. & Pinder, L.C. (Eds) *The Chironomidae: the biology and ecology of non-biting midges*. Chapman and Hall, Londres, pp 87-106.
- Pittock, A.B. 1978. An overview. En: Pittock, A.B., Frakes, L.A., Janssen, D., Peterson, J.A. & Zilman, J.W. (Editores) *Climatic Change and Variability. A Southern Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-8.
- Porinchu, D. F. & MacDonald, G.M. 2003. The use and application of freshwater midges (Chironomidae: Insecta: Diptera) in geographical research. *Progress in Physical Geography* **27**: 378-422.
- Rabassa, J. 2008. Late Cenozoic Glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. En: Rabassa, J. (Editor) *Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Development in Quaternary Sciences*. Elsevier, Amsterdam, pp. 151-200.
- Ramos, V. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. En: SEGEMAR (Ed), *Geología Argentina, Anales* **29**: 341-396. Instituto de Geología y Recursos Minerales. Buenos Aires.
- Recasens, C., Ariztegui, D., Gebhardt, C., Gogorza, C., Haberzettl, T., Hahn, A., Kliem, P., Lisé-Pronovost, A., Lücke, A., Maidana, N.I., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F., St-Onge, G., Wille, M., Zolitschka, B. and the PASADO ScienceTeam 2012. New insights into paleoenvironmental changes in Laguna Potrok Aike, Southern Patagonia, since the Late Pleistocene: the PASADO multiproxy record. *The Holocene* **22**: (11) 1323-1335.
- Reiss, F. 1972. Die Tanytarsini (Chironomidae, Diptera) Südchiles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropics. *Studies Neotropical Fauna and Environment* **7**: 49-94.
- Reiss, F. 1977. Chironomidae. En: Hurlbert, S.H. (Editor) *Biota acuática de Sudamérica Austral*, San Diego State University, San Diego, pp. 342.
- Roback, S.S. 1970. The Chironomidae. En: Hutchinson, G.E. (Editor) *Ianula: an account of the history and development of the Lago di Monterosi, Latium, Italy*. *Transactions of the American Philosophical Society* **60**: 1-178.
- Sæther, O.A. 1990. A revision of the Neotropical types described as *Spaniotoma* (Limnophyes) by Edwards 1931, with the description of *Edwardsiadiagen*. (Diptera: Chironomidae). *Entomol. Scand.* **21**: 305-319.
- Sæther, O.A. & Andersen, T. 2003. Redescription of *Rhinocladius* Edwards (Diptera: Chironomidae: Orthoclaadiinae). *Zootaxa* **217**: 1-20.
- Sayago, J. 1982. Rasgos geomorfológicos del territorio argentino. En: Chiozza, E. & Figueira, R. (Editores) *Atlas Total de la República Argentina*. Centro Editor de América Latina, Buenos Aires, pp. 284-285.
- Schäbitz, F., Paez, M.M., Mancini, M.V., Quintana, F.A., Wille, M., Corbella, H., Habberzettl, T., Lücke, A., Prieto, A., Maidana, N., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schlessler, G. & Zolitschka, B. 2003. Estudios paleoambientales en lagos volcánicos en la Región Volcánica de Pali Aike, sur de Patagonia (Argentina): palinología. 2003. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* **5** (2): 301-316.
- Schäbitz, F. et al., 2013. Reconstruction of paleoprecipitation based on pollen transfer functions—the record of the last 16 ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia. *Quaternary Science Reviews*. **71**: 175-190.
- Shackleton, N. J. 2000. The 100.000 year ice- age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide and orbital eccentricity. *Science* **289**: 1897-1901.
- Shackleton, N.J., Berger, A. & Peltier, W.R. 1990. An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* **81**: 251-261.
- Smol, J.P., Cumming, B.F., Douglas, M.S.V. & Pienitz, R. 1995. Inferring past climatic changes in Canada using paleolimnological techniques. *GeoScience Canada* **21**: 112-117.
- Solanki, S.K. & Fligge, M. A reconstruction of total solar irradiance since 1700. *Geophysical Research Letters* **26** (16): 2465-2468.

- Spencer, R. 2008. *Climate confusion: how global warming hysteria leads to science, pandering politicians and misguided policies that hurt the poor*. Encounter Books, New York.
- Stine, S. & Stine, M. 1990. A record from Lake Cardiel of climate in southern South America. *Nature* **345**: 705-708.
- Stuiver, M., Reimer, P.J. & Reimer, R. 2003. CALIB Radiocarbon Calibration, version 4.4. University of Washington, Quaternary Isotope Lab.
- Stuiver, M., Reimer, P. J., and Reimer, R. 2005. CALIB 5.0. (WWW program and documentation).
- Sudgen, D.E., Bentley, M.J., Fogwill, C.J., Hulton, N.R.J., McCulloch & Purves, R.S. 2005. Lateglacial glacier events in Southernmost South America: a blend of “northern” and “southern” hemispheric climatic signals? *Geografiska Annaler* **87 A**: 273-288.
- Turney, C.S.M., McGlone, M.S. & Wilmshurst, J.M. 2003. Asynchronous climate change between New Zealand and the North Atlantic during the last glaciation. *Geology* **31**: 223-226.
- Turney, C.S.M., Haberle, S., Fink, D., Kershaw, A.P., Barbetti, M., Barrows, T.T., Black, M., Cohen, T.J., Corregge, T., Hesse, P.P., Hua, Q., Johnston, R., Morgan, V., Moss, P., Nanso, G., Van Ommen, T., Rule, S., Williams, N.J., Zhao, J.X., D'Costa, D., Feng, Y.X., Gagan, M., Mooney, S. & Xia, Q. 2006. Integration of ice-core, marine and terrestrial records for the Australian Last Glacial Maximum and Termination: a contribution from the OZ INTIMATE group. *Journal of Quaternary Science* **21** (7): 751-761.
- Turney, C.S.M., Roberts, R.G., de Jonge, N., Prior, C., Wilmshurst, J.M., McGlone, M.S. & Cooper, J. 2007. Redating the advance of the New Zealand Franz Josef Glacier during the Last Termination: evidence for asynchronous climate change. *Quaternary Science Reviews* **26**: 3037-3042.
- Verbruggen, F., Heiri, O., Reichert, G.J. & Lotter, A.F. 2010. Chironomid  $\delta^{18}\text{O}$  as a proxy for past lake water  $\delta^{18}\text{O}$ : a Lateglacial record from Rotsee (Switzerland). *Quaternary Science Reviews* **29**: 2271- 2279.
- Wagner, S., Widman, M., Jones, J., Haberzettl, T., Lücke, A., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schäbitz, F. & Zolitschka, B. 2007. Transient simulations, empirical reconstructions and forcing mechanisms for the Mid-Holocene hydrological climate in southern Patagonia. *Climate Dynamics* **29**: 333-355.
- Walker, I.R. 1987. Chironomidae (Diptera) in Paleocology. *Quaternary Science Reviews* **6**: 29-40.
- Walker, I.R. & Paterson, C.G. 1983. Post-glacial chironomid succession in two small humid lakes in the New Brunswick-Nova Scotia (Canada) border area. *Freshwater Invertebrate Biology* **2**: 61-73.
- Walker, I.R. & Mathewes, R.W. 1987. Chironomidae (Diptera) and Postglacial Climate at Marion Lake, British Columbia, Canada. *Quaternary Research* **27**: 89-102.
- Walker, I.R., Fernando, C.H. & Paterson, C.G. 1984. The Chironomid fauna of four shallow humid lakes and their representation by subfossil assemblages in the surficial sediments. *Hydrobiologia* **112**: 61-67.
- Walker, I.R., Smol, J.P., Engstrom, D.R. & Birks. 1991. An assesment of Chironomidae as quantitative indicator of past climate change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 975-987.
- Walker, I.R., Wilson, S.E. & Smol, J.P. 1995. Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52** (5): 950-960.
- Walker, I.R., Levesque, A.J., Cwynar, L.C. & Lotter, A.F. 1997. An expanded surface-water paleotemperature inference model for use with fossil midges from eastern Canada. *Journal of Paleolimnology* **18**: 165-178.
- Walker, M.J.C. 1995. Climatic changes in Europe during the last glacial-interglacial transition. *Quaternary International* **28**: 63-67.
- Ward, J.V. & Stanford, J.A. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* **27**: 97-117.
- Webb, D. W. 1980. The effects of toxaphene piscicide on benthic macroinvertebrates. *Journal of the Kansas Entomology Society* **53**: (4) 731-744.
- Wiederholm, T. 1983. Chironomidae of the Holarctic region Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. *Entomologica Scandinavica Supplement* **19**: 1-457.

- Wille, M., Maidana, N.I. Schäbitz, F., Fey, M., Haberzettl, T., Janssen, S., Lücke, A., Mayr, C., Ohlendorf, C., Schleser, G.H. & Zolitschka, B. 2007. Vegetation and climate dynamics in southern South America: The microfossil record of Laguna Potrok Aike, Santa Cruz, Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology* **146**: 234-246.
- Wright, H.E., Kutzbach, J.E., Webb, T., Ruddiman, W.F., Street Perrott, A.F. & Bartlein, P.J. 1993. *Global Climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minneapolis Press, Minnesota.
- Zolitschka, B. 2010. Technical Report about the Potrok Aike Maar Lake Sediment Archive Drilling Project (PASADO). *2<sup>nd</sup> International ICDP Workshop PASADO*, Viena (Austria), Mayo 1 y 2, 2010, pp. 69-88.
- Zolitschka, B. et al., 2009. The Laguna Potrok Aike Scientific Drilling Project PASADO (ICDP, Expedition 5022). *Scientific Drilling* **8**: 29-34.
- Zolitschka, B., Schäbitz, F., Lücke, A., Corbella, H., Ercolano, B., Fey, M., Haberzettl, T., Janssen, S., Maidana, N., Mayr, C., Ohlendorf, C., Oliva, G., Paez, M.M., Schleser, G.H., Soto, J., Tiberi, P. & Wille, M. 2006. Crater lakes of the Pali Aike Volcanic Field as key sites for paleoclimatic and paleoecological reconstructions in southern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* **21**: 294- 309.
- Zolitschka; B. et al., 2013. Environment and climate of the last 51,000 years, a new insights from the Potrok Aike maar lake Sediment Archive Drilling project (PASADO). *Quaternary Science Reviews* **71**: 1-12.

## 7. ANEXOS

### 7.1. Anexo I

Tabla 5. Análisis de quironómidos del perfil compuesto de Laguna Potrok Aike.

Sample ID	depth	calibrated age	Phaenopsectra	Cricotopus	Smittia	Polypedilum	Total
			ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	nr de cabezas
PTA 1	5	73	45.45	45.45	4.55	4.55	22
PTA 2	15	201	75.00	25.00	0.00	0.00	8
PTA 3	25	328	52.94	41.18	5.86	0.00	17
PTA 4	35	455	73.33	20.00	6.67	0.00	15
PTA 5	45	600	50.00	27.27	13.64	9.09	22
PTA 6	55	729	61.11	25.00	8.33	5.56	36
PTA 7	65	923	53.33	26.67	16.67	3.33	30
PTA 8	75	1117	60.00	33.33	0.00	6.67	15
PTA 9	85	1311	50.00	25.00	19.44	5.56	36
PTA 10	95	1410	60.00	35.00	5.00	0.00	20
PTA 11	105	1477	47.62	42.86	0.00	9.52	21
PTA 12	115	1544	57.14	35.71	3.57	3.57	28
PTA 13	125	1611	26.09	56.52	13.04	4.35	23
PTA 14	135	1678	56.52	34.78	8.70	0.00	23
PTA 15	145	1745	56.00	24.00	20.00	0.00	25
PTA 16	155	1812	69.70	21.21	3.03	6.06	33
PTA 17	165	1878	52.17	34.78	4.35	8.70	23
PTA 18	175	1945	50.00	28.57	3.57	17.86	28
PTA 19	185	2012	50.00	36.00	6.00	8.00	50
PTA 20	195	2079	52.50	42.50	2.50	2.50	40
PTA 21	205	2146	56.25	40.63	3.13	0.00	32
PTA 22	215	2213	47.22	47.22	5.66	0.00	36
PTA 23	225	2280	51.47	44.12	4.41	0.00	68
PTA 24	235	2367	48.57	48.57	0.00	2.86	35
PTA 25	245	2513	50.00	44.44	1.85	3.70	54
PTA 26	255	2659	51.22	46.34	2.44	0.00	41
PTA 27	265	2805	36.36	54.55	0.00	9.09	22
PTA 28	275	2952	30.77	43.59	10.26	15.38	39
PTA 29	285	3098	43.08	41.54	4.62	10.77	65
PTA 30	295	3244	42.11	43.86	8.77	5.26	57
PTA 31	305	3391	40.00	56.00	0.00	4.00	25
PTA 32	315	3537	68.18	31.82	0.00	0.00	22
PTA 33	325	3683	57.58	36.36	0.00	6.06	33
PTA 34	335	3830	52.63	42.11	0.00	5.26	19
PTA 35	345	3940	59.09	36.36	0.00	4.55	22
PTA 36	355	4006	93.75	6.25	0.00	0.00	16
PTA 37	365	4072	48.57	42.86	0.00	8.57	35
PTA 38	375	4138	47.06	41.18	0.00	11.76	17
PTA 39	385	4205	52.17	43.48	0.00	4.35	23
PTA 40	395	4271	65.71	7.14	0.00	7.14	14
PTA 41	405	4338	87.50	12.50	0.00	0.00	8
PTA 42	415	4404	22.22	44.44	16.67	16.67	18
PTA 43	425	4470	19.05	61.90	19.05	0.00	21
PTA 44	435	4537	66.67	33.33	0.00	0.00	9
PTA 45	445	4603	52.94	47.06	0.00	0.00	17
PTA 46	455	4669	66.67	33.33	0.00	0.00	9
PTA 47	465	4735	100.00	0.00	0.00	0.00	2
PTA 48	475	4802	75.00	25.00	0.00	0.00	4
PTA 49	485	4868	60.00	20.00	0.00	20.00	5
PTA 50	495	4934	60.00	40.00	0.00	0.00	10
PTA 51	505	5001	80.00	10.00	0.00	10.00	10
PTA 52	515	5067	60.00	40.00	0.00	0.00	10
PTA 53	525	5138	50.00	50.00	0.00	0.00	14
PTA 54	535	5293	23.08	53.85	0.00	23.08	13
PTA 55	545	5447	57.14	35.71	0.00	7.14	14
PTA 56	555	5602	64.71	29.41	5.86	0.00	17
PTA 57	565	5757	85.71	9.52	0.00	4.76	21
PTA 58	575	5912	53.85	30.77	7.69	7.69	13
PTA 59	585	6067	65.71	14.29	0.00	0.00	7
PTA 60	595	6222	62.35	11.76	5.86	0.00	17
PTA 61	605	6377	83.33	16.67	0.00	0.00	6
PTA 62	615	6531	52.94	41.18	0.00	5.86	17
PTA 63	625	6686	73.33	13.33	0.00	13.33	15
PTA 64	635	6841	47.06	41.18	5.86	5.86	17
PTA 65	645	6996	83.33	0.00	0.00	16.67	6
PTA 66	655	7151	35.09	24.56	0.00	40.35	57
PTA 67	665	7296	18.50	16.26	0.00	65.12	43
PTA 68	675	7454	47.22	11.11	0.00	41.67	36
PTA 69	685	8020	13.33	23.33	3.33	60.00	30
PTA 70	695	8108	60.00	13.33	6.67	20.00	15
PTA 71	705	8200	71.43	0.00	0.00	28.57	7

Continuación tabla 5

PTA 72	715	8293	70,00	20,00	0,00	10,00	10
PTA 73	725	8385	50,00	33,33	0,00	16,67	12
PTA 74	735	8429	68,18	18,18	4,55	9,09	22
PTA 75	745	8489	63,33	33,33	0,00	3,33	30
PTA 76	755	8549	64,29	28,57	2,38	4,76	42
PTA 77	765	8610	72,41	24,14	0,00	3,45	29
PTA 78	775	8657	66,67	30,56	2,78	0,00	36
PTA 79	785	8663	82,14	17,86	0,00	0,00	28
PTA 80	795	8669	82,35	17,65	0,00	0,00	17
PTA 81	805	8675	73,68	26,32	0,00	0,00	19
PTA 82	815	8732	34,78	65,22	0,00	0,00	23
PTA 83	825	8836	80,00	20,00	0,00	0,00	15
PTA 84	835	8939	53,33	46,67	0,00	0,00	15
PTA 85	845	9043	68,42	31,58	0,00	0,00	19
PTA 86	855	9147	51,28	48,72	0,00	0,00	39
PTA 87	865	9251	56,25	43,75	0,00	0,00	16
PTA 88	875	9355	41,67	58,33	0,00	0,00	12
PTA 89	885	9458	65,00	35,00	0,00	0,00	20
PTA 90	895	9562	45,45	54,55	0,00	0,00	11
PTA 91	905	9770	25,00	75,00	0,00	0,00	4
PTA 92	915	9874	85,71	14,29	0,00	0,00	7
PTA 93	925	9977	25,00	75,00	0,00	0,00	8
PTA 94	935	10080	75,00	25,00	0,00	0,00	8
PTA 95	945	10182	66,67	33,33	0,00	0,00	15
PTA 96	955	10284	61,11	38,89	0,00	0,00	18
PTA 97	965	10385	44,44	55,56	0,00	0,00	9
PTA 98	975	10487	54,55	45,45	0,00	0,00	11
PTA 99	985	10588	23,08	69,23	7,69	0,00	13
PTA 100	995	10690	28,57	71,43	0,00	0,00	14
PTA 101	1005	10792	46,15	53,85	0,00	0,00	13
PTA 102	1015	10893	45,45	54,55	0,00	0,00	11
PTA 103	1025	10995	13,79	86,21	0,00	0,00	29
PTA 104	1035	11096	17,65	82,35	0,00	0,00	17
PTA 105	1045	11198	23,53	76,47	0,00	0,00	17
PTA 106	1055	11299	35,71	64,29	0,00	0,00	14
PTA 107	1065	11401	6,67	93,33	0,00	0,00	15
PTA 108	1075	11503	54,55	45,45	0,00	0,00	11
PTA 109	1085	11604	100,00	0,00	0,00	0,00	2
PTA 110	1095	11706	25,00	75,00	0,00	0,00	16
PTA 111	1105	11807	0,00	100,00	0,00	0,00	1
PTA 112	1115	11909	0,00	0,00	0,00	0,00	0
PTA 113	1125	12000	40,00	60,00	0,00	0,00	5
PTA 114	1135	12066	100,00	0,00	0,00	0,00	7
PTA 115	1145	12133	50,00	50,00	0,00	0,00	8
PTA 116	1155	12199	40,00	60,00	0,00	0,00	10
PTA 117	1165	12266	33,33	66,67	0,00	0,00	9
PTA 118	1175	12332	18,75	81,25	0,00	0,00	16
PTA 119	1185	12399	62,50	37,50	0,00	0,00	8
PTA 120	1195	12465	17,95	79,49	2,56	0,00	39
PTA 121	1205	12532	44,44	38,89	16,67	0,00	18
PTA 122	1215	12598	55,56	33,33	11,11	0,00	9
PTA 123	1225	12665	36,36	63,64	0,00	0,00	11
PTA 124	1235	12731	25,00	75,00	0,00	0,00	24
PTA 125	1245	12798	21,43	78,57	0,00	0,00	14
PTA 126	1255	12864	18,75	68,75	12,50	0,00	16
PTA 127	1265	12931	28,57	71,43	0,00	0,00	14
PTA 128	1275	12997	10,00	90,00	0,00	0,00	20
PTA 129	1285	13063	42,86	57,14	0,00	0,00	21
PTA 130	1295	13133	25,00	72,73	2,27	0,00	44
PTA 131	1305	13208	29,41	70,59	0,00	0,00	17
PTA 132	1315	13284	23,53	76,47	0,00	0,00	17
PTA 133	1325	13359	50,00	37,50	12,50	0,00	8
PTA 134	1335	13435	37,50	56,25	6,25	0,00	16
PTA 135	1345	13510	50,00	37,50	12,50	0,00	8
PTA 136	1355	13586	33,33	58,33	8,33	0,00	12
PTA 137	1365	13661	57,14	42,86	0,00	0,00	21
PTA 138	1375	13737	30,00	60,00	10,00	0,00	20
PTA 139	1385	13812	43,75	56,25	0,00	0,00	16
PTA 140	1395	13888	31,25	62,50	6,25	0,00	16
PTA 141	1405	13963	26,32	68,42	5,26	0,00	19
PTA 142	1415	14039	23,53	76,47	0,00	0,00	34
PTA 143	1425	14114	35,29	61,76	2,94	0,00	34
PTA 144	1435	14190	30,30	66,67	3,03	0,00	33
PTA 145	1445	14265	7,41	85,19	7,41	0,00	27
PTA 146	1455	14341	29,41	64,71	5,88	0,00	17
PTA 147	1465	14416	26,67	73,33	0,00	0,00	15
PTA 148	1475	14492	31,58	68,42	0,00	0,00	19
PTA 149	1485	14567	57,89	42,11	0,00	0,00	19
PTA 150	1495	14698	33,33	66,67	0,00	0,00	12
PTA 151	1505	14853	57,14	39,29	3,57	0,00	28
PTA 152	1515	15007	12,50	87,50	0,00	0,00	16
PTA 153	1525	15161	45,16	54,84	0,00	0,00	62
PTA 154	1535	15316	50,00	50,00	0,00	0,00	16

## 7.2. Anexo II

Tabla 7. Análisis de quironómidos del testigo largo 0201DT de Lago Lepué.

Sample ID	Depth cm	calibrated age cal.yr BP	Chirplu	Chira	Cryptch	Phae	Rhieth	Criptote	Apedil	Tany1A	TanyB	Tany1C	Tany1D	Lymno	Paraki	Parapse	Polype	Aspsect	Ablabe	Labrun	Macrope	Alotany	Stictoc	Cricoto	Coryno	Psectroc	Stelec	Parochl	Monodia	Dicroten	Total
			ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel	ab rel
LP1	1080-1082	1474.5	0.0	20.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.5	0.0	5.9	0.0	0.0	17.6	11.8	8.8	0.0	5.9	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	34
LP2	1086-1088	1543.5	0.0	22.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.4	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	12.2	24.4	0.0	9.8	0.0	4.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	41
LP3	1092-1094	1614	5.3	13.2	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	23.7	0.0	0.0	0.0	0.0	13.2	21.1	13.2	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	38	
LP4	1098-1100	1686	0.0	6.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19.4	0.0	0.0	0.0	0.0	32.3	3.2	16.1	12.9	0.0	6.5	3.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	31	
LP5	1104-1106	1759.5	0.0	15.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	18.8	0.0	0.0	0.0	0.0	21.9	15.6	21.9	3.1	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32	
LP6	1110-1112	1834.5	20.6	14.7	0.0	0.0	0.0	5.9	2.9	20.6	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	11.8	2.9	5.9	2.9	2.9	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	34	
LP7	1116-1118	1912	3.7	3.7	0.0	0.0	0.0	3.7	3.7	22.2	0.0	0.0	0.0	0.0	18.5	18.5	18.5	3.7	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27	
LP8	1122-1124	1991	4.5	22.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22.7	4.5	0.0	0.0	0.0	13.6	4.5	18.2	4.5	4.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22	
LP9	1128-1130	2072.5	7.7	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.7	0.0	0.0	15.4	0.0	7.7	30.8	23.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13	
LP10	1134-1136	2128	5.3	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.8	10.5	0.0	0.0	0.0	10.5	10.5	26.3	0.0	5.3	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19	
LP11	1140-1142	2213.5	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	12.5	25.0	6.3	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16	
LP12	1146-1148	2302	3.3	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3	23.3	3.3	0.0	0.0	0.0	3.3	20.0	10.0	0.0	10.0	6.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	30	
LP13	1152-1154	2391.5	5.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.0	5.0	0.0	0.0	0.0	20.0	10.0	15.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20	
LP14	1158-1160	2482.5	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	12.5	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	37.5	6.3	12.5	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16	
LP15	1170-1172	2666	9.7	6.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.1	3.2	0.0	3.2	0.0	9.7	19.4	22.6	0.0	3.2	3.2	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	31	
LP16	1176-1178	2757.5	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0	5.0	0.0	15.0	15.0	10.0	15.0	10.0	5.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20	
LP17	1182-1184	2849	6.3	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	0.0	0.0	12.5	0.0	6.3	31.3	18.8	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16	
LP18	1188-1190	2939	3.1	9.4	0.0	0.0	0.0	3.1	6.3	28.1	3.1	0.0	0.0	0.0	3.1	9.4	25.0	0.0	3.1	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32	
LP19	1194-1196	3029	2.5	7.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.0	2.5	0.0	0.0	0.0	5.0	15.0	15.0	22.5	7.5	7.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	40	
LP20	1200-1202	3117.5	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	21.1	0.0	0.0	0.0	0.0	15.8	10.5	26.3	0.0	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19	
LP21	1206-1208	3204.5	9.1	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	39.4	0.0	0.0	0.0	0.0	12.1	18.2	18.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33	
LP22	1212-1214	3291	19.2	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	3.8	0.0	0.0	0.0	19.2	7.7	26.9	0.0	15.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26	
LP23	1218-1220	3376	14.3	10.7	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	17.9	3.6	0.0	0.0	0.0	14.3	7.1	17.9	3.6	3.6	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	28	
LP24	1224-1226	3459	4.5	18.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.6	0.0	0.0	4.5	0.0	18.2	18.2	13.6	0.0	9.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22	
LP25	1230-1232	3540.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	25.0	25.0	12.5	12.5	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8	
LP26	1236-1238	3621	11.8	0.0	0.0	0.0	17.6	0.0	0.0	11.8	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	29.4	5.9	5.9	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	17	
LP27	1242-1244	3700	13.0	13.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.7	39.1	0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	8.7	4.3	8.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23	
LP28	1248-1250	3778.5	39.5	15.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	23.1	0.0	0.0	0.0	0.0	7.7	0.0	7.7	0.0	0.0	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13	
LP29	1254-1256	3857.5	23.3	3.3	0.0	0.0	0.0	3.3	0.0	20.0	0.0	3.3	0.0	3.3	13.3	16.7	6.7	3.3	3.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	30	
LP30	1263-1265	3976.5	41.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	17.6	0.0	0.0	0.0	0.0	11.8	5.9	11.8	0.0	11.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	17	
LP31	1269-1271	4062	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	37.5	0.0	6.3	0.0	6.3	0.0	18.8	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16	
LP32	1275-1277	4149	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	44.4	0.0	11.1	0.0	22.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9	
LP33	1281-1283	4239.5	26.3	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	21.1	0.0	15.8	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19	
LP34	1287-1289	4334.5	21.1	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0	26.3	15.8	5.3	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	19	
LP35	1293-1295	4435.0	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22.2	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9	
LP36	1299-1301	4542.5	33.3	22.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9	
LP37	1305-1307	4655	37.5	37.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8	
LP38	1311-1313	4770.5	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	40.0	10.0	20.0	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10	
LP39	1317-1319	4899	53.8	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.4	15.4	0.0	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13	
LP40	1323-1325	5008	63.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.1	0.0	0.0	0.0	0.0	9.1	9.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11	
LP41	1329-1331	5126.5	30.0	30.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.0	30.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10	
LP42	1335-1337	5241.5	44.4	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	22.2	0.0	11.1	0.0	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9	
LP43	1341-1343	5352.5	33.3	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6	
LP44	1350-1352	5508	28.6	0.0	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.3	28.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7	
LP45	1356-1358	5601.5	0.0	0.0	0.0	0.0																									





