

SECRETOS GUARDADOS EN EL FONDO DEL LAGO

LARVAS COMO SEÑALES DEL PASADO

Todos los ecosistemas lacustres tienen un pasado que contar, y el estudio de los restos de larvas de insectos nos permite interpretar cómo era el ambiente hace miles de años.

Natalia N. Williams

El sedimento del fondo lacustre (tanto de lagos como de lagunas) es considerado un archivo de información ambiental ya que contiene un registro temporal de la depositación del sedimento en el lago, así como las condiciones y procesos a los que estuvo expuesto. En el fondo de los lagos se generan las condiciones óptimas para la conservación del sedimento ya que, luego de su depositación, es poco alterado por los posteriores procesos de desintegración o descomposición (lo cual se conoce como meteorización) y mezcla del material. Esto permite la formación de un registro continuo de material sedimentario, el cual puede incluir miles de años de depositación de material, en el que se preservan diversos indicadores biológicos y geoquímicos. El estudio de dichos indicadores proporciona el conocimiento acerca de los cambios ocurridos a través del tiempo, lo cual se logra mediante el análisis de las "secuencias sedimentarias" que los contienen (el procedimiento se explica más adelante) (ver Figura 1).

Los cambios ambientales son una alteración o modificación en las condiciones del medio como resultado de un conjunto de acciones y procesos que actúan sobre un sistema (por ejemplo en un lago). Estos cambios, que afectan cada hábitat y los organismos que allí se desarrollan, pueden clasificarse según su origen en naturales o antrópicos (producto de la actividad humana). Entre los primeros podemos mencionar por

ejemplo a las erupciones volcánicas, los deslizamientos de tierra, los huracanes, etc. Por otra parte, entre las actividades humanas se encuentran la deforestación, la contaminación de la atmósfera debido a la emisión de sustancias de origen industrial, el uso de la tierra, las aglomeraciones urbanas, entre otras. En conjunto, estos impactos pueden generar cambios en la composición de especies, prevaleciendo aquellas más "preparadas" para soportar las nuevas condiciones.

La paleolimnología es una ciencia multidisciplinaria que utiliza la información física, química y biológica preservada en los sedimentos lacustres, para reconstruir cómo fueron las condiciones ambientales pasadas. Procesos como la actividad geológica, la fluctuación climática y la actividad humana, dejan diversas señales en los sedimentos, que los convierten en herramientas útiles para interpretar los cambios que afectaron al cuerpo de agua y su cuenca. Entonces, mediante el análisis de indicadores sedimentológicos (color, textura, granulometría del sedimento), geoquímicos (contenido de materia orgánica, sílice biogénica (ver Glosario), concentraciones de metales pesados) y biológicos (restos de organismos que habitaron allí) preservados en el sedimento, el paleolimnólogo puede reconocer los impactos ocurridos a través del tiempo y cómo los mismos afectaron al ecosistema. Cada indicador analizado contribuye con nuevos datos que ayudan a comprender una parte del escenario ambiental. Esto hace posible realizar una reconstrucción paleoambiental (ver Glosario) más completa y precisa de la zona de estudio.

Las reconstrucciones paleolimnológicas se hacen teniendo en cuenta la información disponible acerca de cómo son los ambientes acuáticos actuales, incluyendo las comunidades biológicas que los conforman. Conociendo las condiciones óptimas en las que las distintas especies viven y se desarrollan (temperatura, oxígeno, nutrientes, salinidad) podemos conocer en qué rangos ecológicos prospera cada especie. Esto es fundamental para interpretar las alteraciones pasadas inferidas a partir de los cambios en las asociaciones de especies, dado que estos cambios representan las

Palabras clave: bioindicadores, insectos, paleolimnología, quironómidos, sistemas acuáticos.

Natalia N. Williams^{1,2}

Dra. en Biología
natywilliams86@gmail.com

¹Laboratorio de Análisis por Activación Neutrónica (LAAN), Centro Atómico Bariloche, Centro Nacional de Energía Atómica (CNEA).

²Centro Científico Tecnológico CONICET, Patagonia Norte, Argentina.

Recibido: 04/10/2023. Aceptado: 15/05/2023.

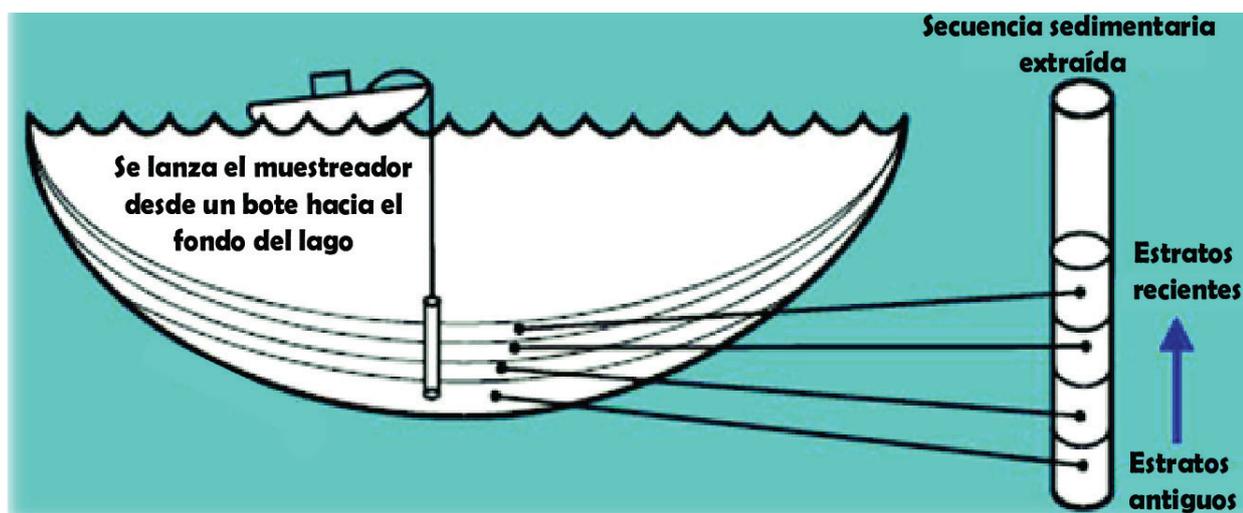


Figura 1. Representación de la extracción de una secuencia sedimentaria del fondo de un lago. A la derecha se detalla la secuencia con los estratos más recientes (superiores) y los más antiguos (inferiores).

respuestas que manifestaron los organismos frente a las perturbaciones del medio. En este contexto, mediante estudios comparativos entre el estado actual de algunas comunidades acuáticas (y sus rangos ecológicos óptimos) y cómo fue cambiando la composición sus especies a través del tiempo, es posible inferir alteraciones pasadas, entender cómo afectaron el ambiente y cómo se restableció la comunidad frente a ellos. Esto nos permite no sólo conocer la respuesta de los ecosistemas ante dichos disturbios, sino también predecir cambios ante los impactos previstos para el futuro.

En este contexto, este artículo invita a conocer un componente muy importante de las comunidades biológicas que habitan el fondo de los lagos, los dípteros quironómidos, una familia de insectos cuyas larvas son conocidas por ser abundantes y diversas en los ecosistemas acuáticos. Las distintas especies de quironómidos presentan diferentes grados de tolerancia frente a los cambios en las condiciones ambientales, lo que los hace responder diferencialmente frente a ellos. Entonces, las variaciones en la estructura de la comunidad de quironómidos (composición específica y su abundancia relativa), nos permite inferir alteraciones pasadas, motivo por el cual también han sido utilizadas en estudios de impacto y calidad ambiental. Aquí particularmente, se detalla uno de los aspectos más interesantes de este grupo de insectos, y es que a partir de la recuperación y determinación de los restos de sus larvas que quedan en el sedimento (particularmente la cabeza o cápsula cefálica), es posible interpretar cómo era el ambiente hace miles de años en base a la reconstrucción de sus comunidades.

¿Qué son los indicadores biológicos?

Se considera un indicador biológico o bioindicador, a una especie o grupo de especies, ya sean animales, vegetales o microorganismos, que presentan una

alta sensibilidad frente a la variabilidad ambiental. A veces estos grupos pueden incluir especies capaces de tolerar condiciones desfavorables para el resto de la comunidad, como bajos niveles de oxígeno o altas concentraciones de contaminantes, sin que estas circunstancias causen efectos letales en los organismos. Sin embargo, modifican la composición de sus especies, por lo que se sigue teniendo un registro de ellos durante situaciones adversas. Los organismos o comunidades bioindicadoras proporcionan información sobre características ecológicas del ambiente (físicas, químicas, micro-climáticas, biológicas y funcionales). Sus respuestas son reconocidas, dando una medida de la condición de todo el ecosistema. Ante determinadas variaciones, estos bioindicadores manifiestan respuestas medibles, por lo que se suelen utilizar como sistemas de alarma, advirtiendo sobre posibles riesgos relacionados, por ejemplo, con algún tipo de contaminación. Estas respuestas pueden manifestarse como variaciones en las abundancias relativas de sus especies, modificaciones en la composición de la comunidad o alteraciones en la morfología de los organismos.

Existen diferentes clases de bioindicadores según dónde se desarrolla el ecosistema bajo estudio: aire, agua (lagos, lagunas, mar), suelo, zonas urbanas, etc. Entre los organismos comúnmente utilizados como bioindicadores ambientales pueden mencionarse desde bacterias o pequeños microorganismos (como parásitos, ácaros, hongos y lombrices) hasta insectos, aves, anfibios, peces y cetáceos. Para seleccionar y analizar una especie o comunidad bioindicadora, se debe conocer bien su ecología y su ciclo de vida.

Quironómidos, su uso como bioindicadores

Los quironómidos comprenden un grupo de insectos muy bien representado en los sistemas acuáticos (ver Recuadro: El ciclo de vida de los quironómidos).

Estos organismos son “primos” de las moscas y mosquitos, y sus larvas habitan en casi todos los tipos de ambientes acuáticos y prácticamente en todas las regiones del planeta (incluso en las regiones polares), siendo la gran mayoría de sus especies de agua dulce (hay algunas terrestres o semi-terrestres y sólo unas pocas marinas). Este grupo de insectos ha sido motivo de numerosos estudios científicos que han revelado aspectos fascinantes de su biología y de su adaptación a sobrevivir bajo condiciones extremas. Por ejemplo, las larvas de algunas de sus especies son de un color rojo brillante (por lo que en inglés se denominan *bloodworm*, “gusanos de sangre”) debido a la presencia de hemoglobina (ver Glosario y Figura 2), lo que les permite vivir con bajos niveles de oxígeno disuelto en agua. Esta situación se presenta por ejemplo en el fondo de lagos profundos o sistemas lacustres eutróficos (ver Glosario), que son aquellos que tienen un exceso de nutrientes (principalmente nitrógeno y



Imagen: N. N. Williams.

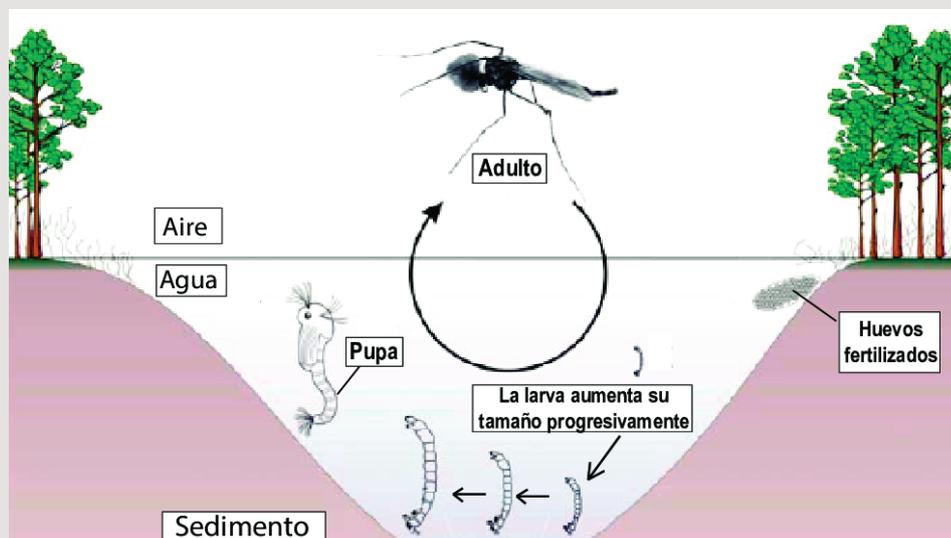
Figura 2. Larva de quironómido (*Riethia truncatocaudata*) de color rojizo debido a su alto contenido de hemoglobina.

fósforo), procedentes mayoritariamente de la actividad humana.

Las larvas de muchas especies de quironómidos son muy sensibles a las variaciones de los factores ambientales. Esto puede resultar en modificaciones de la estructura de la comunidad, en la cual algunas especies desaparecen y otras aparecen, o bien

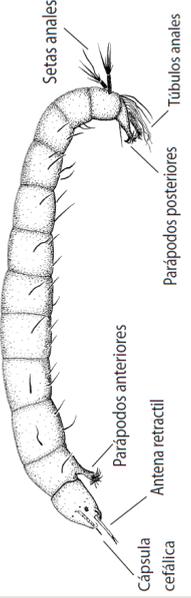
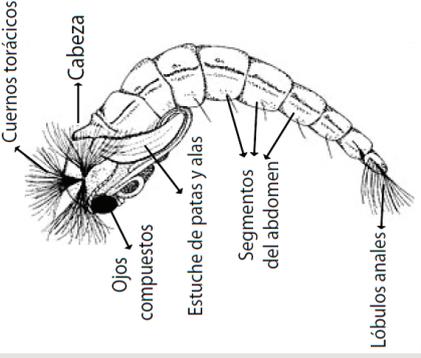
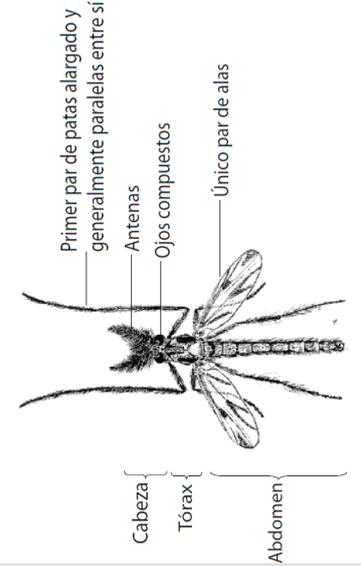
El ciclo de vida de los quironómidos

Este ciclo comprende cuatro estados llamados huevo, larva, pupa y adulto (ver Esquema). Comienza cuando las hembras adultas depositan los huevos fertilizados sobre la superficie del agua; éstos caen lentamente y se depositan en el fondo del lago. Después de aproximadamente un mes, nacen las larvas, que pasan por cuatro estadios a medida que crecen y se desprenden de sus cabezas, que se depositan y conservan en los sedimentos lacustres. Viven mayormente apoyadas sobre el sedimento, muchas dentro de tubos que construyen gracias a la recolección y aglutinamiento de pequeñas piedritas, ramas y granos de arena. Generalmente, estas larvas se alimentan de algas, detritos (ver Glosario) y microorganismos asociados, macrófitas (ver Glosario), desechos de madera e invertebrados. Las larvas pasan al estado de pupa, en el que permanecen inactivas mientras comienzan a formarse las estructuras del adulto como las alas, patas y ojos compuestos. Las pupas viven generalmente unos pocos días a diferencia de las larvas que pueden requerir semanas, meses o incluso años para completar la etapa, dependiendo principalmente de la temperatura. Luego de unos días, las pupas nadan hacia la superficie del agua donde emergen los adultos. Estos vuelan cercanos a los cuerpos de agua formando enjambres, donde realizan el apareamiento, completando así su ciclo de vida. Ellos actúan como fase dispersiva, depositando sus huevos en otros ambientes y colonizando nuevos hábitats. En la Tabla 1 se sintetizan las principales características de los estados (larva, pupa y adulto) del ciclo de vida de los quironómidos.



Esquema de un ciclo de vida típico de un insecto quironómido. Extraído y modificado de Larocque-Tobler & Rolland 2006.

Tabla 1. Cuadro comparativo de las principales características de los estados del ciclo de vida de un insecto quironómico. Esquemas extraídos y modificados de Epler (2001).

Taxa	Morfología general	Tiempo de vida	Habitat	Rol principal	Alimentación	Esquema	Foto
Larva	Cuerpo delgado y cilíndrico con una cabeza (cápsula cefálica) cubierta por una cutícula gruesa de quitina.	Desde algunas semanas a meses, o incluso años.	Acuático (cercanos al fondo del lago o laguna).	Alimentación y dispersión.	Algas, detritos y microorganismos asociados, macrófitas, desechos de madera e invertebrados.		
Pupa	Cabeza con un par de ojos compuestos y un par de órganos respiratorios (cuernos torácicos). En el tórax posee "estuches" donde se forman las patas y las alas del futuro adulto.	Pocos días.	Acuático (cercanos a la superficie del agua).	Inactivos o aletargados mientras se forman las estructuras del adulto.	No se alimentan.		
Adulto	Pequeños (1 – 20 mm) y muy similares de aspecto a los mosquitos comunes.	Pocos días.	Terrestre.	Dispersión y reproducción.	Si bien la mayoría no se alimentan ya que poseen sus piezas bucales reducidas, algunas especies se alimentan de néctar o polen.		

modifican su abundancia, reestructurando de este modo dicha comunidad en respuesta a las nuevas condiciones del medio. Esto hace que las larvas de muchas especies de quironómidos sean utilizadas como bioindicadores de cambios ambientales, tanto en sistemas acuáticos naturales (lagos, lagunas, etc.) como artificiales (embalses, estanques, etc.). En este sentido, los quironómidos presentan características particulares como grupo bioindicador:

- Son muy abundantes, tienen elevada riqueza específica (ver Glosario) y están ampliamente distribuidos en los sistemas acuáticos;
- Son fácilmente identificables, o sea, las cápsulas cefálicas fuertemente quitinizadas (ver Glosario) se preservan en buenas condiciones en los sedimentos lacustres, permitiendo la determinación de la mayoría de los especímenes, al menos a nivel genérico, lo cual es suficiente para hacer inferencias ecológicas;
- Poseen baja movilidad o son sedentarios, lo que permite reflejar las condiciones locales;
- Son estenotópicos, lo que significa que tienen rangos ecológicos óptimos muy estrechos, que les brindan una alta sensibilidad frente a determinados cambios en el ambiente.

Entre los factores que influyen en la distribución de los quironómidos podemos mencionar características del agua como temperatura, cantidad de oxígeno disuelto, conductividad, pH, salinidad, concentración de nutrientes, etc. Otros factores se asocian con las propiedades del sustrato, como el tipo y composición del sedimento (arena, limo, arcilla), el contenido de materia orgánica, y la presencia y abundancia de vegetación sumergida. La profundidad es una variable que se encuentra asociada con otros parámetros

ambientales, ya sea directa o indirectamente. Sólo unas pocas especies de quironómidos están adaptadas a vivir en la parte más profunda de los lagos, debido a sus características particulares, como menor temperatura del agua, baja concentración de oxígeno, ausencia de vegetación, menor disponibilidad y calidad de alimento, etc. Por el contrario, las zonas cercanas a la costa de los lagos presentan una mayor abundancia, diversidad y riqueza de organismos, dado que la amplia variedad de sustratos disponibles junto a las mejores condiciones ecológicas, resultan en una condición más favorable para el establecimiento y la supervivencia de las larvas de quironómidos.

Más allá del uso de estas larvas como indicadores de condiciones ambientales actuales, en este artículo nos centramos en explicar su utilidad como indicadores de condiciones pasadas. Esto se ve facilitado gracias a que su cápsula cefálica está compuesta por una gruesa cubierta de quitina (ver Figura 3). La larva es acuática y luego de su eclosión, la cápsula cefálica permanece en el sedimento del fondo lacustre, donde se conserva durante cientos o miles de años. Luego de la extracción del sedimento, se procede a la determinación de estos restos, tarea que se realiza con ayuda de un microscopio, pudiendo conocer a qué género o especie pertenecen las cápsulas recolectadas. Esto hace que los quironómidos sean muy utilizados como paleoindicadores biológicos, ya que funcionan como microfósiles (ver Glosario), dejando restos de su cuerpo en el sedimento y brindándonos información acerca del ambiente pasado.

Para la determinación de las especies de quironómidos, es importante conocer la morfología de las piezas bucales presentes en la cápsula cefálica. Entre las estructuras más notables se destaca un par

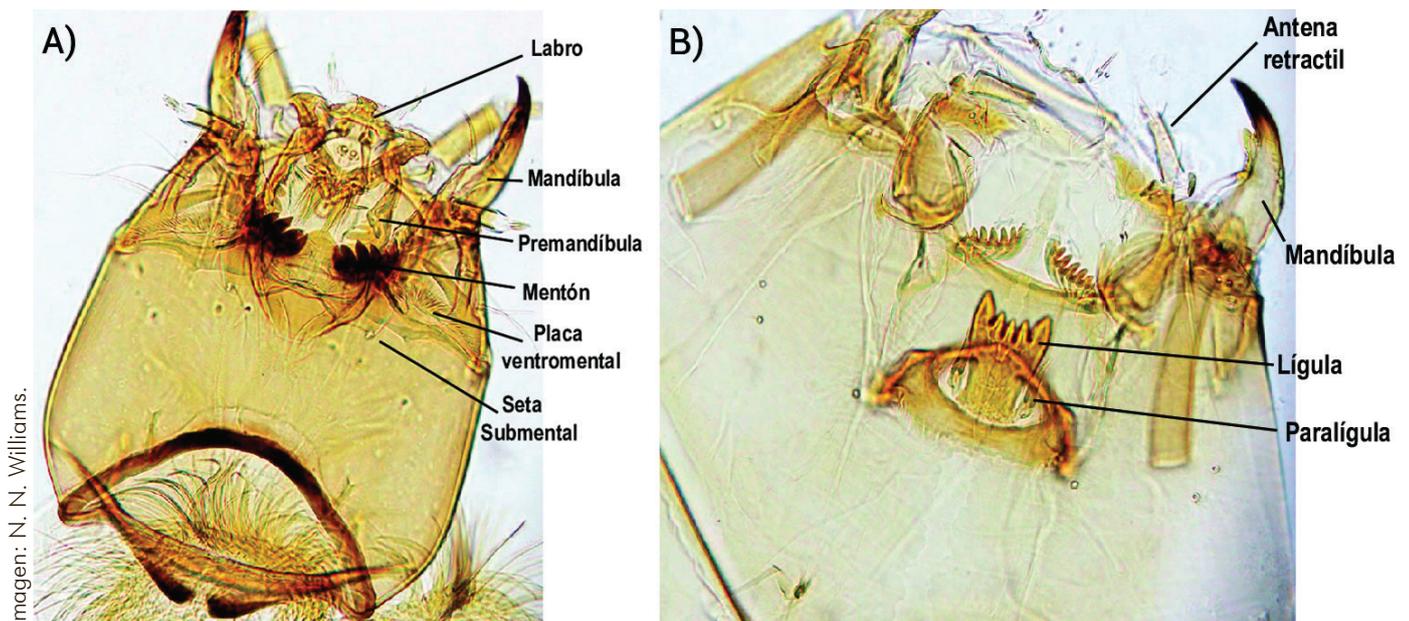


Figura 3. Vista desde abajo de una cápsula con sus principales estructuras de A) *Cryptochironomus* sp., y B) *Alotanypus vittigera*.

de mandíbulas (ver Figura 3). Muchas especies de quironómidos poseen una estructura denominada mentón, cuyas características, como la forma y el número de dientes, son de gran importancia para la determinación taxonómica (ver Figura 3A). Otras especies poseen una estructura denominada lígula, compuesta de cuatro a siete dientes y acompañada lateralmente por un par de estructuras muy delgadas, llamadas paralígulas (ver Figura 3B).

Para comprender cómo fueron los ambientes pasados y sus cambios a través del tiempo usando los restos de larvas de quironómidos, es importante conocer las especies actuales, saber cuál es su distribución y cuáles son sus requerimientos ecológicos, identificando las condiciones óptimas (temperatura, salinidad, oxígeno, pH, preferencias de sustrato, tipo de alimentación, etc.) en las que se desarrollan. Luego, analizando cómo fue variando la comunidad de quironómidos a lo largo de un determinado período de tiempo, podemos deducir cómo fueron las características ambientales en las que vivieron las larvas e inferir condiciones o cambios pasados que impactaron a nivel local, regional o global.

A continuación, se detalla el procedimiento de extracción y análisis de estos restos y se explican los principales aportes de nuestro grupo de trabajo con relación a reconstrucciones paleoambientales en Patagonia.

¿Cómo se obtienen los restos de las larvas?

El primer paso consiste en tomar una secuencia sedimentaria (o testigo) del fondo de un lago a partir de la que se van a extraer y determinar los restos de las larvas. Para tomar esta muestra, es necesario un equipo de muestreo denominado "sacatestigos", que consiste en un cabezal que sostiene un tubo acrílico que permite tomar una columna de sedimento del fondo del lago a la manera de un sacabocado (ver Figura 4). Este tubo es bajado en posición vertical, desde un bote, con la ayuda de una soga. Una vez que el tubo toca

fondo y se entierra en el sedimento, a través de la soga que lo sostiene se envía una pequeña pieza de plomo (llamada mensajero) que acciona el sistema de cierre. Este mecanismo genera condiciones de vacío adentro del tubo permitiendo la extracción de la columna de sedimento. A continuación, el tubo con el sedimento es llevado hacia la superficie y antes de sacarlo del agua, se coloca una tapa en la parte inferior para evitar la pérdida de material (ver Figura 4). Esta columna contiene una secuencia temporal (puede contener desde cientos hasta miles de años de la historia del lago), donde los estratos inferiores son los más antiguos y los superficiales son los más recientes (ver Figura 1) (Ver Recuadro Fechado de la secuencia sedimentaria). Además de larvas de quironómidos, también pueden identificarse restos de otros organismos, como ostrácodos (pequeños crustáceos formados por un cuerpo blando y dos valvas, que pueden vivir tanto en agua dulce como en agua salada), polen (partículas reproductivas de las flores) o diatomeas (algas unicelulares de caparazón silíceo formado por dos valvas); además de variaciones en indicadores geoquímicos como el contenido de materia orgánica, sílice biogénica, metales o elementos traza.

Una vez en el laboratorio, se procede a cortar el tubo acrílico por la mitad en sentido longitudinal utilizando una sierra eléctrica. Posteriormente, se introduce una placa de cobre que facilita la apertura de la secuencia sedimentaria en mitades. Una vez abierto, se realiza una descripción general del sedimento, incluyendo la identificación de los estratos que contienen ceniza volcánica (color, posición), los cuales nos indican la ocurrencia y frecuencia de erupciones volcánicas que afectaron el ambiente. Finalmente, en frascos rotulados con etiqueta y nombre, se almacena el material de toda la columna sedimentaria, separándolo preferentemente cada 1 cm de espesor (dependiendo del objetivo del estudio), para luego realizar los análisis correspondientes.

Fechado de la secuencia sedimentaria

Uno de los análisis más importantes en este tipo de estudios es el fechado de la secuencia sedimentaria. Este proceso consiste en estimar para cada estrato de la secuencia, la fecha aproximada en la que ese sedimento fue depositado en el fondo del lago. De este modo, es posible asociar los cambios que se observen en la comunidad a lo largo de la secuencia con determinados periodos o eventos ambientales que hayan impactado en el lago a nivel local, regional y/o global. Los métodos más utilizados son la datación radiométrica y la tefrocronología. La primera estudia el decaimiento de la actividad de los isótopos ^{210}Pb , ^{137}Cs y ^{14}C mediante cálculos de sus tiempos de vida media. La masa de la muestra requerida para la medición de ^{210}Pb y ^{137}Cs (dos a cinco gramos) no se altera de forma alguna, por lo que luego puede ser utilizada para realizar otros análisis, como el contenido de materia orgánica, de sílice biogénica, de metales pesados, entre otros. Por su parte, la tefrocronología es una técnica basada en la identificación de los niveles de ceniza volcánica (o tefras) a lo largo de una secuencia sedimentaria, de modo que puedan ser asociados con un evento eruptivo de fecha conocida, en base al estudio detallado (morfológico, geoquímico, mineralógico) de sus partículas de ceniza.

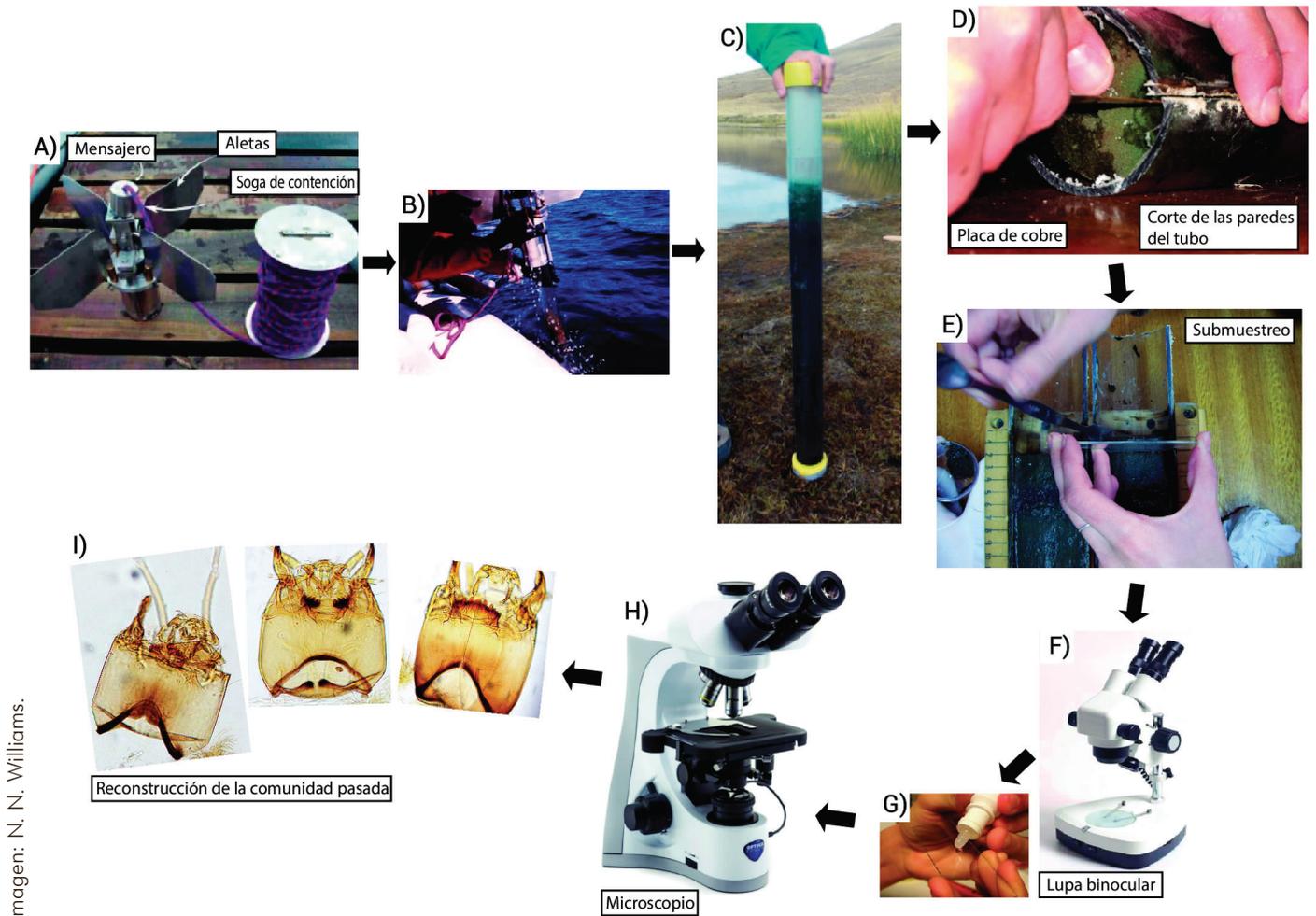


Imagen: N. N. Williams.

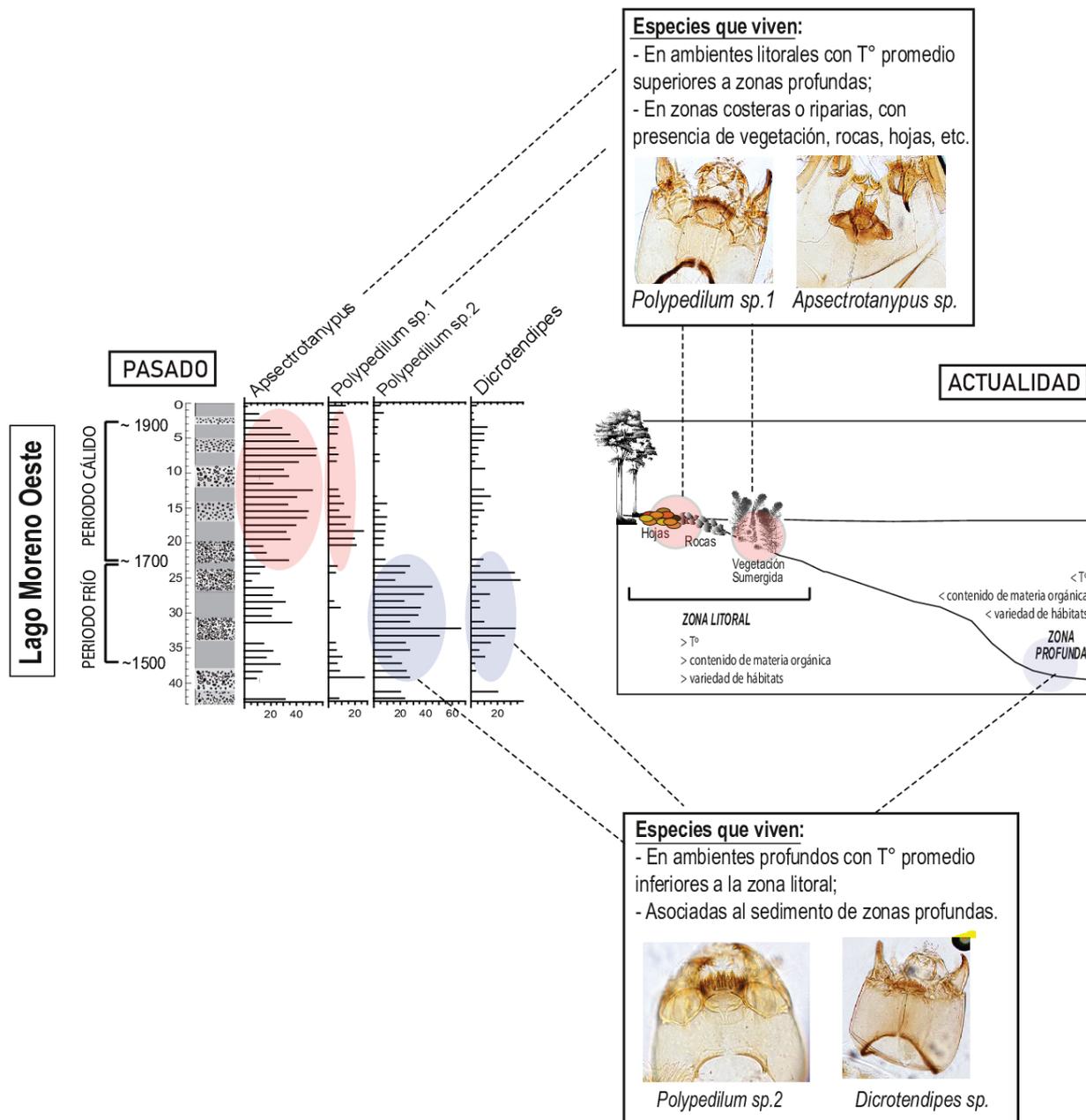
Figura 4. Metodología utilizada para la extracción de la secuencia sedimentaria, obtención de las submuestras y separación e identificación taxonómica de las cápsulas cefálicas de las larvas de quironómidos: A) Principales componentes del equipo de muestreo, B) Momento en el que el equipo es lanzado al agua, C) Vista general del tubo acrílico conteniendo la secuencia sedimentaria extraída del lago, D) Realización del corte longitudinal de la secuencia con ayuda de una placa de cobre, E) Submuestreo del sedimento cada 1cm de material, F) Análisis de muestras de sedimento bajo lupa binocular, G) Preparación de las cápsulas cefálicas de quironómidos entre porta y cubre objetos para ser identificadas, H) Identificación taxonómica de las cápsulas bajo microscopio óptico, I) Reconstrucción y análisis de la comunidad en el pasado.

Para la separación y determinación de los restos de quironómidos, se toma una pequeña cantidad de muestra de sedimento de cada estrato (entre uno y dos gramos), de la que se extraen las cápsulas cefálicas de las larvas, bajo una lupa binocular con la ayuda de una aguja para *picking* (que en inglés significa "recoger"). Este método insume muchísimo tiempo, ya que la extracción es manual. Dado el diminuto tamaño de estas cabezas (menos de un milímetro), y su gran abundancia, es posible obtener grandes cantidades a partir de una pequeña muestra de sedimento. Una vez extraídas del sedimento, las cabezas se colocan sobre un líquido conservante entre un portaobjetos y un cubreobjetos de vidrio, con su cara ventral dirigida hacia arriba, para luego ser observadas bajo el microscopio y así realizar la determinación y recuento de las diferentes especies (ver Figura 4). De este modo, es posible conocer la estructura de la comunidad de quironómidos a lo largo de la columna, y analizar cómo fue su evolución

a través del tiempo. Luego, mediante la aplicación de análisis estadísticos, es posible obtener diversos índices que ayudan a establecer relaciones entre las especies y el ambiente. Entonces, en base al estudio de estos restos de quironómidos, y mediante la comparación con ejemplares que viven en la actualidad (de los que ya conocemos su distribución, requerimientos ecológicos, ciclo de vida, etc.), podemos inferir características pasadas e identificar distintos impactos, ya sean de origen natural o humano. Esto nos permite conocer la respuesta de estos organismos frente a un determinado cambio y estimar el tiempo que le tomó a la comunidad recuperarse o restablecerse (lo que se conoce como "resiliencia").

Nuestras reconstrucciones en Patagonia

En la región patagónica, los impactos de origen natural están asociados principalmente al cambio climático en secuencias históricas y a la frecuente



actividad volcánica en la zona. Dentro de esta región existen al menos 60 volcanes potencialmente activos en Argentina y Chile, y numerosos centros eruptivos menores. Estos eventos volcánicos tienen sus efectos tanto a nivel local como regional, produciendo diversos impactos en el ambiente, incluyendo los cuerpos de agua y sus comunidades.

Con relación al clima, en varios estudios de lagos de la región patagónica, se identificaron períodos climáticos a lo largo de los últimos siglos, relacionados principalmente con variaciones de temperatura o de precipitaciones. En un estudio realizado a partir de una secuencia sedimentaria tomada del Lago Moreno Oeste (San Carlos de Bariloche), fueron evidentes dos secciones con diferentes especies dominantes de

quironómidos. Una parte de esa secuencia, que abarca el período comprendido entre los años 1500 y 1700, en base a la composición y abundancia de cápsulas cefálicas, dominaron *Polypedilum sp.2* y *Dicrotendipes sp.* Si analizamos los requerimientos ecológicos actuales de estos organismos (es decir qué zona del lago es más apta para su desarrollo, incluyendo el rango de temperatura, presencia o no de vegetación, tipo de sedimento) observamos que se distinguen por vivir en las zonas profundas, caracterizadas por temperaturas bajas y sedimentos finos (con alta proporción de limo y arcilla) y sin presencia de vegetación (ver Figura 5). A partir de ello, podemos inferir que, durante esos 200 años, el clima se caracterizó por las bajas temperaturas y un alto nivel de precipitaciones. Las características de este

periodo climático también han sido reconocidas a partir de estudios dendrocronológicos (estudios realizados a partir de los anillos de crecimiento de los árboles) y de variaciones de isótopos de carbono (^{13}C) en otros lagos de la región. La coincidencia entre indicadores confirma que, entre los años 1500 y 1700, el clima en el hemisferio Sur fue más húmedo y frío que en otros períodos.

En la sección intermedia de la secuencia sedimentaria que comprende los años entre 1740 y 1900, el registro mostró la presencia dominante de otras dos especies de quironómidos: *Apsectrotanypus* sp. y *Polypedilum* sp.1. En la actualidad, estas especies habitan la zona litoral de los lagos, en la cual la temperatura promedio es mayor que en la zona profunda y donde hay un mayor desarrollo de vegetación (ver Figura 5). Esto nos sugiere que, durante ese período, el clima fue más cálido y seco. Las condiciones ambientales inferidas para este período también fueron corroboradas por estudios dendrocronológicos y de retrocesos de glaciares.

Un estudio similar fue desarrollado en un cuerpo de agua de alta montaña conocido como Lago Tonček (Cerro Catedral, San Carlos de Bariloche). Este lago se encuentra rodeado de un ambiente rocoso y casi sin desarrollo de vegetación, presenta una abrupta pendiente hacia la zona profunda y se caracteriza por congelarse durante seis a ocho meses al año, formando una capa de hielo de hasta dos metros de espesor. Estudiando los restos de quironómidos de una secuencia sedimentaria de los últimos 900 años, se reconstruyeron las condiciones pasadas, distinguiéndose cambios en la composición de comunidades como resultado de cambios en los promedios de temperatura, así como también por cambios en la frecuencia y cantidad de precipitaciones. A diferencia del Lago Moreno Oeste, los estudios en el Lago Tonček no mostraron reemplazos en las principales especies (*Pseudosmittia* sp., *Cricotopus* sp., *Apsectrotanypus* sp. y *Podonomus* sp.). El taxón dominante a lo largo de toda la secuencia fue *Pseudosmittia* sp., y entre 1450 y 1790, su abundancia fue en aumento. En la actualidad esta especie es predominantemente semiterrestre a terrestre, por lo que dicho aumento podría explicarse por el mayor desarrollo de humedales que rodean el lago como resultado del incremento de las precipitaciones. Asimismo, durante el período 1790 -1900, también se registró un aumento en la abundancia de *Cricotopus* sp. Dado que en la actualidad dicha especie es característica de la zona litoral, asociada a la vegetación acuática, el aumento en su abundancia nos estaría indicando condiciones climáticas más cálidas y menores precipitaciones, resultando en un mayor desarrollo de vegetación acuática (compuesta mayormente por musgos) y mayor disponibilidad de alimento, condición óptima para el desarrollo de *Cricotopus* sp.

Otro impacto natural son las frecuentes erupciones volcánicas, que se caracterizan por producir un efecto inmediato en la comunidad de quironómidos, especialmente disminución de su abundancia. A pesar de la inmediatez del efecto de las erupciones, una vez que las condiciones se estabilizan, la comunidad se recupera rápidamente, demostrando su alta resiliencia. Además, un efecto adicional de los eventos volcánicos es el mayor daño o desgaste en las piezas bucales de las cápsulas cefálicas, seguramente debido una mayor frecuencia o intensidad de roturas y abrasión debida a la presencia de ceniza (ver Figura 6).

Si bien a largo plazo la comunidad de quironómidos ha respondido a eventos naturales como el cambio climático y las erupciones volcánicas, a partir del siglo XX también comenzaron a evidenciarse cambios, pero esta vez asociados al desarrollo de actividades humanas en la región, como el crecimiento poblacional y los consecuentes avances en la urbanización. Por ejemplo, a partir del año 1900, tanto en el Lago Morenito como en el Moreno Oeste se observaron aumentos en las abundancias de *Cricotopus* sp., *Parapsectrocladius* sp., *Apedilum* sp. y *Ablabesmyia* sp.. En la actualidad, estos taxones se caracterizan por vivir en la zona litoral de los lagos, con presencia de abundante vegetación acuática y mayores temperaturas promedio que la zona profunda. Por lo tanto, el aumento en sus abundancias seguramente está relacionado al mayor desarrollo de vegetación asociado con la introducción de peces cerca del año 1910, las primeras edificaciones en los alrededores del lago (fundación de la Villa Llao Llao en 1937 y del hotel Llao Llao en 1938), y la construcción de un camino que aisló el lago Morenito en 1960 (ya que hasta ese momento era una bahía del lago Moreno Oeste). La introducción de peces influye directamente en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (es decir que habitan en el fondo) a través de la depredación e indirectamente debido al aumento de nutrientes y la alteración o modificación del hábitat. Por su parte, la separación del lago Morenito del lago Moreno Oeste, causó una expansión de la zona litoral y un aumento en la carga de nutrientes en ambos lagos, resultando en un aumento en el desarrollo de vegetación sumergida, generando un hábitat propicio para sostener una mayor abundancia y diversidad de especies típicas de esta zona.

Para realizar interpretaciones paleoambientales de forma más precisa, es importante contar con la mayor cantidad posible de determinaciones específicas, junto con datos acerca de sus requerimientos ecológicos actuales y de cuáles son los factores que más afectan la distribución y diversidad de las especies. Toda esta información es indispensable para respaldar la validez de las inferencias acerca de las condiciones ambientales pasadas. En la Tabla 2 se resumen los

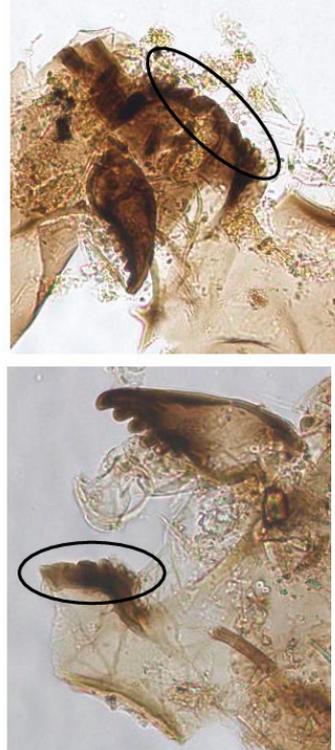
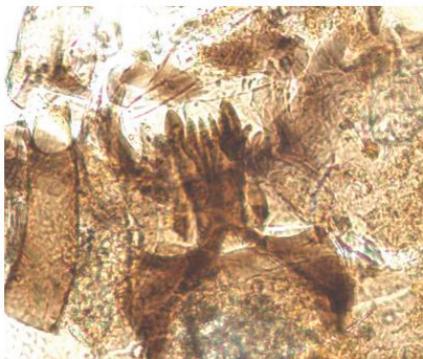
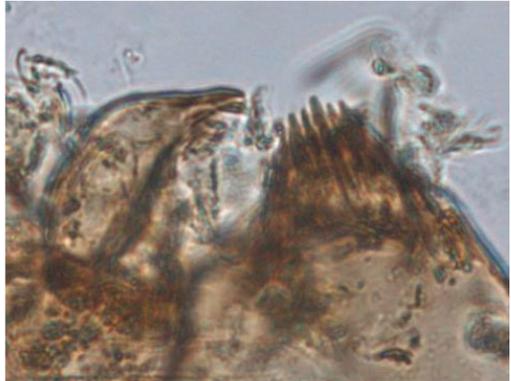
Cápsulas cefálicas en condiciones normales	Cápsulas cefálicas durante eventos volcánicos
 <p data-bbox="255 963 590 1008"><i>Pseudosmittia</i> cf. <i>P. sp. 2</i></p>	 <p data-bbox="829 985 1324 1052"><i>Pseudosmittia</i> cf. <i>P. sp. 2</i> con mentón notablemente desgastado.</p>
 <p data-bbox="255 1456 582 1500">Lígula de <i>Alotanypus</i> sp.</p>	 <p data-bbox="782 1467 1364 1545">Lígula de <i>Alotanypus</i> con dos de sus dientes laterales ausentes.</p>
 <p data-bbox="159 1971 686 2016">Ejemplar de la Subfamilia Podonominae</p>	 <p data-bbox="782 1948 1364 2027">Ejemplar de la Subfamilia Podonominae con desgaste en mentón y mandíbula.</p>

Imagen: N. N. Williams.

Figura 6. Cuadro comparativo entre cápsulas cefálicas de distintos taxa de quironómidos en condiciones normales y expuestas a eventos volcánicos. Se indican quiebres o desgastes en sus estructuras bucales.

principales taxones de quironómidos registrados en nuestros estudios, los períodos estacionales y tipos de sustrato en los que dominaron, sus hábitos de vida y alimentación y sus principales implicancias en estudios paleolimnológicos. Los datos actuales sobre la ecología de sus larvas proporcionan información indispensable para reconstruir los cambios pasados y, sobre esa base, permiten elaborar modelos de predicción de cambio climático y ambiental más apropiados. Además, son útiles para redefinir las acciones humanas sobre el territorio y planificar estrategias de intervención teniendo en consideración la dimensión climática.

Para finalizar

Estudios como el que presentamos en este artículo nos brindan información fundamental para evaluar el grado de amplitud de los cambios climáticos y analizar cómo impactaron sobre las comunidades lacustres. Además de las inferencias acerca del clima, el uso

de restos de larvas ha revelado diferentes efectos y tipos de respuestas frente a otro tipo de eventos naturales como las erupciones volcánicas, o frente a disturbios producidos por la actividad humana, como la urbanización y la contaminación. De este modo, no sólo es posible conocer el impacto que causaron dichos eventos sobre los ecosistemas, sino también vislumbrar cambios en los mismos en respuesta a las variaciones ambientales futuras.

Se trata de estudios multidisciplinarios que requieren del análisis conjunto de varios paleoindicadores (además de los restos de larvas de quironómidos). Esto permite procesar de forma comparativa toda la información brindada por los distintos indicadores y poder realizar así, reconstrucciones más precisas y confiables.

Agradecimientos

A la Dra. Andrea Rizzo por sus valiosos sugerencias y comentarios.

Tabla 2. Resumen de los principales taxa de quironómidos registrados en nuestros estudios, períodos estacionales y tipos de sustrato en los que fueron dominantes, aspectos de vida y alimentación, y principales implicancias en estudios paleolimnológicos.

Taxa	Subfamilia	Estación del año en la que domina	Preferencia de sustrato	Hábito alimenticio	Hábito de vida	Señales Paleolimnológicas
<i>Ablabesmyia</i> sp.	Tanypodinae Tribu Pentaneurini	Primavera-verano	Hojas sumergidas en la zona riparia	<u>Colectores-recolectores</u> (primeros estadios) <u>Depredadores</u> (últimos estadios)	Muy extendido. Litoral léntico	Indicativo de hábitos litorales, generalmente asociado a zonas riparias con abundante vegetación
<i>Apsectrotanypus</i> sp.	Tanypodinae Tribu Macropelopiini	Primavera-verano	<u>Generalista</u> , adaptado a varios tipos de sustrato	<u>Colectores-recolectores</u> (primeros estadios) <u>Depredadores</u> (últimos estadios)	Lótico	Indicativo de mayores temperaturas y zonas litorales
<i>Polypedilum</i> sp.1	Chironominae Tribu Chironomini	Añual	Generalista	Trituradores, colectores, depredadores	Léntico-lótico	Indicativo de mayores temperaturas y zonas litorales
<i>Polypedilum</i> sp.2	Chironominae Tribu Chironomini	Añual	Sedimento del fondo lacustre	Trituradores, colectores, depredadores.	Léntico-lótico	Indicativo de zonas profundas, frías y de sedimentos finos
<i>Dicrotendipes</i> sp.	Chironominae Tribu Chironomini	Primavera-verano	Sedimento de la zona sublitoral	Colectores, filtradores, raspadores	Litoral léntico	Indicativo de bajas temperaturas
<i>Apedilum</i> sp.	Chironominae Tribu Chironomini	Verano	Sobre la vegetación acuática sumergida (<i>Myriophyllum</i> sp.)		Léntico-lótico	Generalmente asociado con <i>Parachironomus</i> sp. y <i>Cricotopus</i> sp. Su presencia es indicativa de condiciones litorales y cálidas
<i>Parapsectrocladius</i> sp.	Orthoclaadiinae	Otoño-invierno	Sobre la vegetación acuática sumergida (<i>Myriophyllum</i> sp.)	Colectores, raspadores	Vegetación acuática. Ambientes poco profundos	Indicativo de zonas litorales y desarrollo de vegetación sumergida
<i>Cricotopus</i> sp.	Orthoclaadiinae	Primavera	Sobre la vegetación acuática sumergida	Colectores, raspadores	Litoral	Indicativo de zonas litorales y desarrollo de vegetación sumergida
<i>Pseudosmittia</i> cf. <i>P.</i> sp. 2	Orthoclaadiinae			Colectores, raspadores	Muy extendido. Terrestre a semiterrestre	Indicativo de menores temperaturas y aumento de precipitaciones

Glosario

Hemoglobina: hemoproteína encargada del transporte de oxígeno, y su color rojo característico se debe al hierro que constituye el grupo hemo.

Detritos: materia orgánica muerta (restos de plantas y animales) y sus microorganismos asociados.

Eutrofización: acumulación de residuos orgánicos en el litoral marino o en un lago, laguna, embalse, etc., que causa la proliferación de ciertas algas.

Macrófitas: formas macroscópicas de vegetación acuática.

Quitina: carbohidrato que forma una parte principal del resistente exoesqueleto de los artrópodos (arácnidos, crustáceos, insectos), de las paredes celulares de los hongos, y algunos otros animales (quetas de anélidos, perisarco de cnidarios).

Microfósil: fósil que sólo se puede estudiar con lupa o mediante un microscopio óptico o electrónico de

barrido, cuyos tamaños oscilan entre algunos milímetros y algunas decenas de micras. Los microfósiles pueden corresponder a organismos enteros, o microbiota o a fragmentos de las partes duras de organismos de mayor tamaño.

Isótopos: átomos de un mismo elemento químico que poseen el mismo número de protones, pero un número diferente de neutrones.

Paleoambiente: conjunto de características que componen el entorno de una era geológica.

Riqueza específica: se refiere al número de especies diferentes en una comunidad particular.

Sílice: Combinación de silicio con oxígeno (SiO_2) que entra en la composición de ciertos minerales;

***biogénica:** hace referencia a un producto derivado mayormente de algas silíceas y esponjas. La sílice biogénica provee un índice de la abundancia de diatomeas y en muchos sistemas, de su productividad.

Resumen

El sedimento del fondo lacustre guarda valiosa información sobre las características ambientales pasadas. Allí, se preservan los restos de diversos organismos acuáticos, incluso muchos años después de su muerte. Su estudio nos permite identificar y comprender los cambios a través del tiempo. Un ejemplo son las larvas de dípteros quironómidos (insectos "primos" de las moscas y mosquitos) que son organismos muy diversos y abundantes en los sistemas acuáticos. Aquí, explicamos cómo a partir de los restos que dejan sus larvas en el sedimento, se pueden inferir las condiciones ambientales según los cambios en la composición de las especies encontradas.

Para ampliar este tema

Holt, E. A., Miller, S. W. (2011). Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*, 2: 2-8.

Massaferró, J. (2009). Paleoecología: el uso de los quironómidos fósiles (Diptera: Chironomidae) en reconstrucciones paleoambientales durante el Cuaternario en la Patagonia. *Revista de la sociedad entomológica Argentina*, 68: 209-217.

Paggi, A. C. (2001). Diptera: Chironomidae. En: Fernández, H. R. & Domínguez, E. (eds.). *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, pp. 167-193.

Williams, N., Rieradevall, M., Añón Suárez, D., Rizzo, A., Daga, R., Ribeiro Guevara, S., Arribére, M. A. (2016). Chironomids as indicators of natural and human impacts in a 700 year record from the northern Patagonian Andes. *Quaternary Research*, 86: 120-132.

Williams, N., Añón Suárez, D., Juncos, R., Donato, M., Ribeiro Guevara, S., Rizzo, A. (2020). Spatio-temporal structuring factors in the Chironomidae larvae (Insecta: Diptera) assemblages of an ultraoligotrophic lake from northern Patagonia Andean range: implications for palaeolimnological interpretations. *Hydrobiologia*, 847: 267-291.