

MATEUSZ PŁÓCIENNIK

*Zakład Biologii Polarnej i Oceanobiologii
Katedra Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
e-mail: mplociennik10@wp.pl*

ZASTOSOWANIE SUBFOSYLNÝCH SZCZĄTKÓW OCHOTKOWATYCH (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) W BADANIACH NAD PALEOKLIMATEM I REKONSTRUKCJĄ ZMIAN W ŚRODOWISKU

WSTĘP

Przedmiotem badań ekologii jest środowisko życia organizmów. Ważnym zagadnieniem jest tu poznanie powiązań pomiędzy organizmami i ich biotopem. Określone gatunki wymagają odpowiednich warunków otoczenia. Znając te wymagania można z pewnym prawdopodobieństwem przewidywać czy dany gatunek występuje trwale na określonym obszarze czy też nie. Dotyczy to także zgrupowań organizmów zasiedlających dany teren i powiązanych wzajemnymi oddziaływaniami. Wiedza taka pozwala też na działanie odwrotne, czyli odtwarzanie warunków środowiska na podstawie pojawiających się w nim organizmów, ich szczątków lub śladów działalności. Ma to szczególne znaczenie w rekonstrukcji najbliższej przeszłości, tj. okresu występowania gatunków współcze-

snych o dokładnie poznanych preferencjach siedliskowych.

Postępujące zmiany klimatu stają się coraz częściej poruszonym problemem naszych czasów. Skutki globalnego ocieplenia dla środowiska i człowieka wskazują na konieczność poznania przyczyn i kierunków zmian klimatycznych. Współczesne badania meteorologiczne okazują się zbyt krótkotrwałe i nie pozwalają na obserwację zachodzących zmian klimatu. Coraz więcej argumentów przemawia za koniecznością sięgnięcia po nowoczesne metody rekonstrukcji paleoklimatu, do których zalicza się badania szczątków owadów zachowanych w osadach jeziornych (OLANDER i współaut. 1999, LAROCQUE i współaut. 2001).

OCHOTKOWATE

Ochotkowate (Chironomidae) stanowią rodzinę należącą do podrzędu muchówek długoczułkich (Diptera: Nematocera). Są to owady niewielkich wymiarów, gdyż postaci dorosłe osiągają długość ciała do 12 mm, zaś larwy do 30 mm. Larwy i poczwarki ochotkowatych zamieszkują głównie dno wód słodkich, ale znane są również gatunki morskie oraz takie, które żyją w wilgotnej glebie (ROMANISZYN 1958, STAŃCZYKOWSKA i SAWIC-

KA-JANCZAREK 1986). Owady dorosłe swoim wyglądem przypominają komary, żyją krótko i zazwyczaj się nie odżywiają. Często pojawiają się masowo, a ich liczebne roje unoszą się nad wodą (OLIVER 1971, STAŃCZYKOWSKA i SAWICKA-JANCZAREK 1986, ARMITAGE i współaut. 1995).

Duże znaczenie, jakie odgrywają Chironomidae w badaniach ekologicznych, wynika z ogromnej różnorodności gatunkowej

tej rodziny i jej liczebnego występowania. W Europie znanych jest ok. 1200 gatunków i podgatunków (www.faunaeur.org) notowanych w rozmaitych siedliskach – od zimnych potoków lodowcowych i górskich (głównie ochotkowate z podrodziny Diamesinae, m.in. gatunki z rodzaju *Diamesa* czy *Pseudodiamesa arctica*), przez chłodne, czyste i dobrze natlenione strumienie wyżynne (podrodzina Orthocladinae oraz plemię Tanytarsini z pod-

rodziny Chironominae), po wody cieplejsze i dna jezior, gdzie często problemem jest brak tlenu (plemię Chironomini z podrodziny Chironominae). Do ochotkowatych występujących masowo w wodach zanieczyszczonych należy np. *Chironomus plumosus* (STAŃCZYKOWSKA i SAWICKA-JANCZAREK 1986, ARMITAGE i współaut. 1995, LODS-CROZET i współaut. 2001).

WYSTĘPOWANIE CHIRONOMIDAE A CZYNNIKI KLIMATYCZNE

Badania paleolimnologiczne polegają przede wszystkim na analizie osadu jeziornego, zaś cennym materiałem badawczym są zachowane w nim puszki głowowe larw Chironomidae. Datowanie kolejnych warstw osadu metodą radiowęglową i analiza jego składu pozwalają na śledzenie historii badanego zbiornika i jego zlewiska. Zarówno w osadach jezior Kanady, jak i północnej Europy, na przestrzeni czasu od ostatniego zlodowacenia (10 000 lat temu), następowały istotne zmiany w składzie i liczebności szczątków poszczególnych taksonów Chironomidae.¹

Ochotkowate reagują na różne czynniki środowiska wodnego i lądowego. Są to czynniki zarówno chemiczne, fizyczne, jak i morfometryczne. Odnajdowane szczątki tych drobnych muchówek mogą nam wiele powiedzieć o historii jeziora, w którym występowały.

Dotychczas ochotkowate uznawano głównie za wskaźnik trofii zbiornika. Trzeba jednak uwzględnić także wpływ temperatury powietrza. Po ustaniu zlodowaceń ocieplenie klimatu zapewne zepchnęło gatunki wód zimnych (oligostenotermiczne) i ubogich (oligotroficzne) do głębszych partii jezior i chłodnych źródeł. Do takich należą m.in. gatunki z rodzaju *Heterotrissocladius*. Mniej więcej w tym samym okresie (12 000 a 8 000 BP²), w części jezior Kanady i Niemiec, *Heterotrissocladius* drastycznie zmniejszał swoją liczebność i w końcu stał się bardzo rzadki. W miarę upływu czasu wzrastała też trofia jezior. Ten czynnik wydaje się być jednak wtórny wobec zmian klimatycznych. Rozwój roślin wodnych i lądowych nastąpił ze względu na wydłużenie się termicznego lata i wzrost temperatur (WALKER i MATHEWES 1987).

W celu określenia wpływu poszczególnych czynników środowiskowych na zbiorowiska ochotkowatych na przełomie Plejstoenu i Holocenu warto zwrócić uwagę na to, jak Chironomidae reagują na warunki arktyczne.

Dominującą rolę zdaje się tu odgrywać klimat, a zwłaszcza stopniowy spadek temperatury wraz z wzrostem szerokości geograficznej i wysokości n.p.m. (WALKER i MATHEWES 1989).

W płytkich jeziorach wody zbiornika mają ciągły kontakt z masami powietrza. Zarówno więc temperatura powietrza jak i wody ma dla larw i poczwerek istotne znaczenie (LAROCQUE i współaut. 2001). Warto zaznaczyć, że dla owada dorosłego, zdolnego do dyspersji i kolonizacji nowych zbiorników, ważniejsza jest temperatura powietrza niż wody (OLANDER i współaut. 1999). Temperatura powietrza w okresie wegetacyjnym jest decydująca dla metabolizmu zwierzęcia. Wzrost, odżywianie, rozwój jaj, larw i poczwerek, wylot osobników dorosłych z poczwerek, a także zdolność lotu mają określone minima i maksima termiczne, poza którymi czynności życiowe nie zachodzą. Larwy wielu gatunków Orthocladinae nie rosną powyżej temperatury 5°C, z kolei larwy *Chironomus plumosus* nie odżywiają się poniżej tej temperatury (WALKER i MATHEWES 1989).

Pokrywa lodowa zalegająca przez większą część roku, zwykle powoduje deficyt tlenu. Niska temperatura latem, polimiktyczny charakter płytkich zbiorników oraz brak procesów gnilnych sprzyja wysokiemu natlenieniu. Arktyczne gatunki muszą być więc przystosowane do tak zmiennej ilości tlenu rozpuszczonego w wodzie. Istotnym problemem w szerokościach arktycznych i na dużych wy-

¹Paleolimnologia zajmuje się badaniem historii jezior (WALKER i MATHEWES 1987) i wpływu człowieka na zbiorowiska organizmów wodnych w minionych czasach (WALKER 1993, ARMITAGE i współaut. 1995).

²BP – Before Present – od czasów współczesnych.

sokościach staje się zamarzanie wody. Poza Tanypodinae, prawie wszystkie główne grupy gatunków Chironomidae tolerują zamarzanie. Ta zdolność ma jednak swoją granicę, wyznacza ją zazwyczaj temperatura -15°C (WALKER i MATHEWES 1989).

Przypuszczenia o wpływie klimatu na ochotkowate zweryfikowano na podstawie współczesnych zbiorowisk Chironomidae.

Obszarem szczególnie interesującym jest, ze względu na swoje warunki, Północna Szwecja. Panuje tam klimat przejściowy, pomiędzy morskim a kontynentalnym. To obszar, gdzie zbiorniki wodne uległy stosunkowo słabej presji ze strony człowieka w porównaniu z Europą Środkową. Badania te przeprowadzono na 100 jeziorach położonych od 169 m n.p.m. do 1183 m n.p.m. i od 100 km do 300 km na północ od koła podbiegunowego. Zmieniające się położenie jezior w transekcie wysokości nad poziomem morza i szerokości geograficznej korelowało

z wysokością średnich temperatur lipca, która wahała się w granicach $7-14^{\circ}\text{C}$ (LAROCQUE i współaut. 2001).

Wyniki wieloczynnikowych analiz porównawczych wskazują, że na 42 zebrane gatunki, 30 (ok. 70%) ma widoczne optima rozwojowe względem temperatury lipca. Stwierdzono także, iż temperatury tego okresu są jednym z najistotniejszych warunków kształtujących zbiorowiska Chironomidae. Uzasadnia to przydatność subfosalnych szczątków ochotkowatych w określaniu zmian klimatycznych na przestrzeni Holocenu (LAROCQUE i współaut. 2001).

Wyniki podobnych badań w Północnej Finlandii potwierdzają przechowywanie się informacji o klimacie w tanatocenozach (zbiorowiskach fosylnych szczątków) Chironomidae. Okazuje się jednak, że nasza zdolność do odczytywania tego typu informacji jest jeszcze dość słaba (OLANDER i współaut. 1999).

OCHOTKOWATE W BADANIACH NAD PALEOKLIMATEM

Przykładem wykorzystania subfosalnych Chironomidae w badaniach nad paleoklimatem może być analiza osadów jezior Kolumbii Brytyjskiej (Kanada). Badania prowadzono m.in. na Frozen Lake (ROSENBERG i współaut. 2004). Jest to małe subalpejskie jezioro na wysokości 1180 m n.p.m. w Górach Nadbrzeżnych. W tanatocenozach Chironomidae rozpoznanych w rdzeniu osadów z dna tego jeziora wyróżniono dwie strefy. Pierwsza jest datowana na okres pomiędzy 10 100–6 500 lat BP. Dominują w niej puszki głowowe ochotkowatych z podrodziny Chironominae, głównie podplemienia Tanytarsina, liczne są też szczątki ciepłolubnego rodzaju *Microtendipes* i muchówek z rodziny Chaoboridae. Ze składu gatunkowego i stosunków ilościowych panujących w zbiorowiskach tego okresu wynika, że był to okres cieplejszy. Średnia temperatura lipca była najwyższa w okresie 10 000–9 400 lat BP i wynosiła około $15,5^{\circ}\text{C}$. W późniejszych osadach następuje spadek ilości szczątków *Microtendipes*. Temperatura lipca wyraźnie spada do ok. 13°C w okresie między 8 000 a 7 000 lat BP. Druga strefa obejmuje okres od 6 500 do czasów współczesnych. W tym czasie spada liczba Chironominae, *Microtendipes* staje się rzadki. Wzrasta natomiast liczba puszek głowowych Orthocladinae, pojawia się *Diamesa*. Wyraż-

nie spada liczebność Chaoboridae. Świadczy to, że klimat tego obszaru dalej się ochładza i staje się coraz bardziej wilgotny. Powyższe wyniki potwierdza większość podobnych badań przeprowadzonych na innych zbiornikach w Kolumbii Brytyjskiej oraz różne źródła wiedzy o paleoklimacie tego regionu (ROSENBERG i współaut. 2004).

W latach 90. XX w. w osadach jezior Nowego Brunswiku i Nowej Szkocji (wschodnie wybrzeże Kanady) odkryto ślady, nie stwierdzonego wcześniej na terenie Ameryki Północnej, chłodnego okresu we wczesnym Holocenie (LEVESQUE i współaut. 1993). Deglacja tego obszaru rozpoczęła się 14 000 lat temu, a zakończyła się 11 000 lat BP. O tym, że 10 770 lat BP klimat uległ ponownemu ochłodzeniu w okresie Młodsze-go Dryasu, wiadomo było już wcześniej. Na podstawie zawartości materii organicznej, pyłków roślin zdeponowanych w osadach i szczątków Chironomidae ustalono jednak, że w czasie 11 160–10 910 lat BP miało miejsce wcześniejsze wyraźne ochłodzenie (LEVESQUE i współaut. 1993).

W tanocenozach Chironomidae z Kil-larney Lake z tego okresu zaobserwowano wyraźny wzrost ilości szczątków rodzajów oligostenotermicznych (charakterystycznych dla wód o niskiej temperaturze i słabo zno-

szących jej wahania), jak *Heterotrissocladius*, *Paracladius* czy *Procladius*. Nastąpił natomiast spadek zagęszczenia charakterystycznych dla klimatu umiarkowanego rodzajów z podrodzin Chironominae i Tanypodinae. Na podstawie zebranych danych stwierdzono, że średnia temperatura lipca na poziomie lustra wody spadła wtedy o 4,5°C. Chłodny okres nazwano Killarney Oscillation. W tym samym czasie nastąpiło podobne ochłodzenie w Europie. Świadczy o tym spadek stosunku izotopów tlenu $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ w osadach sprzed 11 000 lat w jeziorach Szwajcarii (LEVESQUE i współaut. 1993).

Szersze badania nad tanatocenozy Chironomidae jezior wschodniego wybrzeża Kanady, w osadach z końca epoki lodowcowej, pozwoliły na zaskakujące odkrycie (LEVESQUE i współaut. 1997). Porównanie temperatur powierzchni wody dały sposobność określenia gradientu temperatur panującego pod koniec epoki lodowcowej w transekcie północ-południe o długości 250 km w Nowym Brunswiku. W obecnym czasie nie zaznacza się tam żaden widoczny gradient temperatur, a temperatury lipca na całej tej długości oscylują w granicach 25–27°C. W okresie 11 000–10 000 lat temu zaznaczały się tu wyraźne

różnice między temperaturą w okolicach leżącego na północy transektu jeziora Joe Lake a leżącym na południu Trout Pond i wynosiły około 10–11°C. Na przykład, w okresie Killarney Oscillation średnia temperatura lata w okolicach Trout Pond wynosiła ok. 25°C, a 250 km na północ (Joe Lake) nie osiągała 15°C. Różnice te wówczas nie zawsze były tak duże i w okresie Młodszy Dryas temperatura lipca na całym tym obszarze kształtowała się w okolicach 9°C.

Przyczyny tak dużych różnic były zapewne dwie. Bliska obecność lądolodu, który znajdował się niewiele dalej od Joe Lake, na północy, a jednocześnie docierające do ziemi promieniowanie słoneczne, silniejsze wtedy o 9% w szerokościach umiarkowanych.

Obecność tak silnego gradientu temperatur na przełomie Plejstocenu i Holocenu, w porównaniu z dzisiejszym jego brakiem, wyjaśnia nieporównywalność współczesnych zbiorowisk roślinnych ze zbiorowiskami pyłkowymi sprzed 10 000 lat. Dzieje się tak, ponieważ zasięgi gatunków roślin, które dziś są rozdzielone na dużej odległości, kiedyś koncentrowały się w wąskim pasie pomiędzy zbiorowiskami leśnymi klimatu umiarkowanego a tundrą (LEVESQUE i współaut. 1997).

TANATOCENOZY CHIRONOMIDAE JAKO INDYKATOR WPŁYWU ZANIECZYSZCZENIA POWIETRZA NA ŚRODOWISKA SŁODKOWODNE

Ważnym problemem powstałym w wyniku rewolucji przemysłowej, szczególnie nasilonym w drugiej połowie XX w., jest zanieczyszczenie powietrza tlenkami siarki i azotu. Powoduje ono wzrastające zakwaszenie wód i stanowi zagrożenie dla gatunków wrażliwych na niskie pH. W ostatniej dekadzie w słowackich Tatrach Wysokich prowadzono badania w ramach programów AL:PE (Acidification of Mountain Lakes: Paleolimnology and Ecology), MOLAR (Mountain Lake Research) i projektu EMERGE, których celem jest ocena wpływu rosnącego zanieczyszczenia powietrza na faunę jezior wysokogórskich. Kluczową rolę odgrywają w nich badania paleolimnologiczne, prowadzone również na tanatocenozy Chironomidae (KUBOVČIK 2003). Jak wykazano, większość jezior, zarówno w polskiej, jak i słowackiej części Tatr, jest dość odporna na acydyfikację i utrzymuje oligotroficzny charakter. *Micropsectra radialis*, wrażliwa na zakwaszenie wody, wciąż dominuje w jeziorze L'adové pleso, Zmarzłym Stawie i jeziorze Nižné Te-

rianske pleso, a z osadów tych zbiorników wynika, że w ciągu ostatnich dwóch stuleci nie nastąpił istotny spadek jej liczebności. Spowodowane jest to zapewne dużą ilością wapnia (Ca), który buforuje aniony kwasów. Mimo to, puszki głowowe larw gatunków z rodzaju *Diamesa* są stale obecne w starszych osadach jeziora Nižné Terianske pleso, w osadach powstałych od drugiej połowy XIX w. trafiają się nieregularnie, a od połowy XX w. nie występują. Rodzaj ten związany jest z litoralem (strefą przybrzeżną) jezior wysokogórskich. Jego zanik wskazuje na silniejszą degradację tej strefy jeziora i większą czułość gatunków charakterystycznych dla strefy litoralu na zanieczyszczenie wód (BITUŠIK i KUBOVČIK 1999, KUBOVČIK 2004).

Inne badania, prowadzone na dwóch wysokogórskich jeziorach w Czechach (Jeziorze Černé i Jeziorze Prášílské), świadczą o silnym wpływie zanieczyszczeń powietrza na faunę Chironomidae. W ostatnich 7 cm rdzenia z Jeziora Prášílské widać wyraźny spadek a potem zanik większości gatunków Chiro-

nomidae, także wrażliwych na zakwaszenie wody jak *Corynoneura* sp. i *Pagastiella orophila*. Świadczy to o wzrastającej acydyfikacji wód jeziora, co potwierdzają równoległe badania prowadzone na okrzemkach. W osadach Jeziora Černe, powstałych po drugiej

wojnie światowej, widać wyraźny spadek wszystkich stwierdzonych taksonów Chironomidae, nawet odpornych na acydyfikację. Odpowiedzialny jest za to wzrost stężenia glinu i innych metali w wodach i osadach jeziora (BITUŠIK i KUBOVČIK 2000).

TANATOCENOZY OCHOTKOWATYCH JAKO OBRAZ ŻYJĄCYCH ZBIOROWISK CHIRONOMIDAE ZBIORONIKA

Współczesne tanatocenozy mogą okazać się miarodajnym obrazem zbiorowisk Chironomidae rozwijających się w niewielkich stawach i jeziorach.

Zbiorniki te można charakteryzować na podstawie oznaczeń osobników dorosłych pozyskanych w ich sąsiedztwie, żyjących tam larw albo ich subfosylnych szczątków zachowanych w osadach powierzchniowych. Badania, stosunkowo łatwych do zebrania osobników dorosłych, pozwalają na sporządzenie dokładnej listy gatunków zbiornika (dorosłe samce Chironomidae umożliwiają precyzyjne oznaczenie gatunku). Należy jednak pamiętać, że pośród zebranych osobników mogą się znaleźć i takie, które należały do pułapek znad sąsiednich zbiorników i cieków, a nawet i te, których larwy rozwijają się w glebie. Skład jakościowy zebranych prób będzie w dużej mierze zależał od pory sezonu i warunków meteorologicznych. Trzeba również uwzględnić masowe wyloty pewnych gatunków, które mogą fałszować stosunki ilościowe w próbie, w porównaniu do stanu faktycznego. Problemem będą też wieloletnie fluktuacje w liczebności poszczególnych gatunków. Niewątpliwie należy się liczyć z tym, że powyższe czynniki będą się nakładać (BRODERSEN i LINDEGAARD 1997).

Podobne problemy zachodzą w przypadku zbiorowisk żyjących larw. Ich rozmiesz-

czenie na terenie zbiornika uwarunkowane jest wieloma czynnikami abiotycznymi (np. charakterem dna w miejscu poboru próby) i biotycznymi (np. konkurencją międzygatunkową). Obraz zbiornika zależy od miejsca zbioru próby, więc będzie nierównomierny. Jeżeli dane mają być wiarygodne, potrzebne będzie uśrednienie wyników różnych prób z terenu całego jeziora. Liczba taksonów stwierdzonych na tej podstawie jest o wiele niższa w porównaniu z wynikiem opartym na połowach osobników dorosłych (BRODERSEN i LINDEGAARD 1997).

Powyższych trudności i błędów można uniknąć, badając subfosylne tanatocenozy ochotkowatych. Wprawdzie puszki głowowe pozostałe w osadzie można oznaczać jedynie do rodzaju, najwyżej do grupy gatunków. Jednak badania na jeziorze Stigsholm w Danii wykazały że, w osadach tych brak jedynie 6–8% taksonów obecnych przy połowach osobników dorosłych. Osady te nakładają się przez wiele lat, co wyklucza sezonową zmienność materiału w próbach. Mieszanie się osadów dzięki prądom wodnym, powoduje równomierne rozłożenie szczątków Chironomidae w całym zbiorniku, dzięki czemu próby są równocenne w różnych punktach jeziora (BRODERSEN i LINDEGAARD 1997).

PODSUMOWANIE

Subfosylne zgrupowania larw ochotkowatych są dobrym odzwierciedleniem faktycznego stanu zbiorowisk Chironomidae. Owady te są wrażliwe nawet na niewielkie zmiany swojego środowiska życia. W tanatocenozach ochotkowatych zachowują się zarówno informacje o zmianach lokalnych, jak i tych o charakterze globalnym. Wewnętrzne zróżnicowanie tej rodziny daje sposobność do szerokiej analizy wielu czynników środowiska. Klimat ma wśród nich szczególne znaczenie. Wciąż

trwają spory o przyczyny globalnego ocieplenia w ostatnich czasach. Analiza osadów jeziornych, a szczególnie pozyskanych z nich szczątków Chironomidae, świadczy o tym, że jest to proces co najmniej nierównomierny i bardziej złożony niż mogłoby się wydawać. Może także dzięki ochotkowatym w przyszłości odpowiemy na pytanie, jak dalece człowiek ma wpływ na zmiany klimatyczne, a na ile jest to proces naturalny. Dalsze badania nad związkami pomiędzy paleoklimatem

a ochotkowatymi z całą pewnością przyczynią się do określenia wpływu, jaki wywierają

zmiany atmosferyczne na świat organizmów żywych.

THANATOCENOSES OF NON-BITING MIDGES (DIPTERA: CHIRONOMIDAE) IN PALEOCLIMATIC AND ENVIRONMENTAL RESEARCHES

Summary

Water sediments are good indicators of past conditions. Studies on sub-fossil chironomids (Diptera: Chironomidae) have a special significance in the paleolimnology. Geographical distribution of chironomids is closely related to air temperatures changing in high latitudes and altitudes in a long time period. For this reason Chironomids are excellent indicators used as a modern tool in the paleoclimate reconstruction, especially past July mean temperatures. Fossil remains of these midges allow us to reconstruct climatic conditions from the beginning of the Holocene. Among others achievements, they

have contributed to indicating the previously unrecognized cold events and water temperature north-south gradients in east Canada coast during the last deglaciation. The changes in non-biting midges sub-fossil communities that occurred in a relatively short time period (through the last two centuries) are helpful in showing the impact of pollution on water life. Nowadays paleolimnology is a scientific discipline that shows dynamic progress. Increased knowledge about them will provide answers to main questions concerning present climate.

LITERATURA

- ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V., 1995. *The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras, 572.
- BITUŠÍK P., KUBOVČÍK V., 1999. *Sub-fossil chironomids (Diptera: Chironomidae) from the sediments of the Nižné Terianske pleso (High Tatra Mts., Slovakia)*. Dipterologica bohemoslovaca 9, 11–20.
- BITUŠÍK P., KUBOVČÍK V., 2000. *Sub-fossil chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) from the Černe lake and Prášilské lake (Bohemian Forest, Czech Republic)*. Silva Gabreta 4, 253–258.
- BRODERSEN K. P., LINDEGAARD C., 1997. *Significance of subfossil chironomid remains in classification of shallow lakes*. Hydrobiologia 342/343, 125–132.
- KUBOVČÍK V., 2003. *Tanatocenózy pakomárov (Diptera: Chironomidae) v sedimentoch plies Vysokých Tatier*. Entomologická konferencia 2003 Zborník abstraktov, Mošovce, Penzión Drienok, 12.
- KUBOVČÍK V., 2004. *Chironomid tanatocenoses (Diptera: Chironomidae) in the sediments of the lakes of the High Tatra Mts*. Dipteron 20, 18–19.
- LAROCQUE I., HALL R. I., GRAHN E., 2001. *Chironomids as indicators of climate change: a 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland)*. J. Paleolimnol. 26, 307–322.
- LEVESQUE A. J., MAYLE F. E., WALKER I. R., Cwynar L. C., 1993. *A previously unrecognized late-glacial cold event in eastern North America*. Nature 361, 623–626.
- LEVESQUE A. J., Cwynar L. C., WALKER I. R., 1997. *Exceptionally steep north-south gradients in lake temperatures during the last deglaciation*. Nature 385, 423–426.
- LODS-CROZET B., LENCIONI V., ÓLAFSSON J. S., SNOOK D. L., VELLE G., BRITAIN J. E., CASTELLA E., ROSARIO B., 2001. *Chironomid (Diptera: Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams*. Freshwater Biol. 46, 1791–1809.
- OLANDER H., BIRKS H. J. B., KORHOLA A., BLOM T., 1999. *An expanded calibration model for inferring lakewater and air temperatures from fossil chironomid assemblages in northern Fennoscandia*. Holocene 9, 279–294.
- OLIVER D. R., 1971. *Life history of the Chironomidae*. Annu. Rev. Entomol. 16, 211–230.
- ROMANISZYN W., 1958. *Klucze do oznaczania owadów Polski. Część XXVIII. Zeszyt 14 a. Ochotkowate – Tendipedidae*. PWN, Warszawa.
- ROSENBERG S. M., WALKER I. R., MATHEWES R. W., HALLET D. J., 2004. *Midge-inferred Holocene climate history of two subalpine lakes in southern British Columbia, Canada*. Holocene 14, 258–271.
- STAŃCZYKOWSKA A., SAWICKA-JANCZAREK B. (red.), 1986. *Zwierzęta bezkręgowce naszych wód*. WSiP, Warszawa.
- WALKER I. R. 1993. *Paleolimnological biomonitoring using freshwater benthic macroinvertebrates*. [W:] *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. ROSENBERG D. M., RESH V. H. (red.) Chapman & Hall, New York-London, 306–343.
- WALKER I. R., MATHEWES R. W., 1987. *Chironomidae (Diptera) and postglacial climate at Marion Lake, British Columbia, Canada*. Quaternary Res. 27, 89–102.
- WALKER I. R., MATHEWES R. W., 1989. *Chironomidae (Diptera) remains in surficial lake sediments from Canadian Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient*. J. Paleolimnol. 2, 61–80.