

ESTUDIOS ECOLÓGICOS Y TAXONÓMICOS DE LOS MOSQUITOS (DIPTERA: CULICIDAE) QUE CRÍAN EN FITOTELMATA DEL NORESTE ARGENTINO

2021

ALVAREZ, CARLA NOEL
TESIS DOCTORAL



FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AGRIMENSURA
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE



FACULTAD DE CIENCIAS
EXACTAS Y NATURALES
Y AGRIMENSURA



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DEL NORDESTE

Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura

Estudios ecológicos y taxonómicos de los mosquitos (Diptera: Culicidae) que crían en fitotelmata del noreste argentino

Alvarez, Carla Noel

Tesis para la obtención del grado académico de doctor en Ciencias Biológicas

Director de tesis: Dra. Marina Stein

Codirector de tesis: Dr. Raúl E. Campos

Lugar de realización: Instituto de Medicina Regional-UNNE
Resistencia-Chaco 2021

CONICET



Consejo Nacional de Investigaciones
Científicas y Técnicas



INSTITUTO DE MEDICINA REGIONAL
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

RECONOCIMIENTO

Mi reconocimiento a la entidad que cooperó con el financiamiento para desarrollar esta tesis el Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

AGRADECIMIENTOS

A mi directora, la **Dra. Marina Stein** con quien compartí varios años de trabajo en el laboratorio, por darme la oportunidad de formar parte de un cálido equipo de trabajo, por haber depositado su voto de confianza en mí y en esta tesis. A mi codirector, el **Dr. Raúl E. Campos** por su calidez, paciencia y transmisión de conocimientos. A ambos gracias por dedicar su tiempo, por ser guías y referentes en este apasionante camino de la investigación y por haber hecho posible la realización de este trabajo de tesis doctoral.

A cada uno de los colegas del laboratorio del área de entomología del Instituto de Medicina Regional, por brindarme sus alegrías, sus enseñanzas, consejos y aportes, fueron un estímulo permanente en este largo camino recorrido. A aquellos compañeros que en este recorrido se han convertido en amigos de campo y laboratorio; *Carolina, Jannina, Ornella, Griselda y Javier* por brindarme su ayuda y cariño desde mi llegada al instituto.

Al personal técnico de área, *Juana Willener*, que siempre se mostró muy atenta y dispuesta a ofrecer su ayuda.

A mis amigas de la facultad *Daniela, Romina y Mariana*, que desde la distancia siempre me apoyaron y brindaron los consejos necesarios para poder encarar esta investigación.

A toda mi familia, mi pilar, mi contención. Mis padres *Ester y Carlos* que siempre han confiado en mí. Mis hermanos, mi sobrino y mi madrina que han soportado mis crisis, llantos, alegrías y me han sabido aconsejar y acompañar desde el amor y la comprensión. A todos ellos mi ETERNO AGRADECIMIENTO.

RESUMEN

Las fitotelmata son microambientes con características particulares propias de los sistemas acuáticos temporales y constituyen uno de los principales hábitats larvales para las especies de mosquitos silvestres. Para estudiar las comunidades de culícidos asociadas a este tipo de hábitats en el Noreste de Argentina en esta tesis se plantearon como objetivos, 1) identificar las fitotelmata y las especies de Culicidae que se desarrollan en ellas en tres provincias, Chaco, Corrientes y Formosa; 2) estudiar la estructura y composición de las comunidades de mosquitos presentes en las fitotelmata; 3) analizar la distribución estacional de las especies de Culicidae que se desarrollan en dichos microhábitats y su relación con las variables meteorológicas; y 4) actualizar la distribución de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata presentes en dichas provincias del noreste argentino.

Durante febrero 2015 a julio 2017 en tres localidades, Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colona Benítez (Chaco), se registraron 17 tipos de fitotelmata y se colectaron de ellas un total de 6.761 individuos pertenecientes a 11 especies de culícidos correspondientes a cuatro géneros.

La mayor variedad de tipos de fitotelmata se registró en Herradura (9), las cuales albergaron la menor abundancia de culícidos con valores intermedios de riqueza específica, probablemente debido a que la mayoría de estos microhábitats se formaron en plantas introducidas. En segundo lugar, estuvo Colonia Benítez, donde los distintos tipos de fitotelmata (6), perteneciente tanto a especies nativas como introducidas, albergaron mayor abundancia y menor riqueza. Y por último San Cayetano, donde toda la variedad fitotelmata (5) fue registrada en plantas nativas con valores intermedios para la abundancia de mosquitos y la mayor riqueza de especies. Las familias de plantas en las que se registró el mayor porcentaje de inmaduros de Culicidae fueron; Bromeliaceae (73,2%), Poaceae (21,9%) y Apiaceae (4,5%), siendo menor al 1% para otras familias. *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) fue la fitotelma en la que se colectó la mayor cantidad de culícidos ($N_C = 4.904$), registrándose 5 especies pertenecientes a las tribus Culicini (2), Toxorhynchitini (2) y Sabethini (1); seguida por *Guadua chacoensis* (Poaceae) ($N_C = 1.460$) con seis especies de culícidos de las tribus Sabethini (4) y Toxorhynchitini (2).

La estructura y composición de las comunidades de mosquitos que habitan los internudos de bambú está compuesta por seis especies; *Wyeomyia* (*Miomyia*) *codiocalpa* fue la especie más abundante, seguida por *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *guadeloupensis*, *Tx.* (*Lyn.*) *theobaldi*, *Sabethes* (*Peytonulus*) *identicus* y *Sa.* (*Pey.*) *undosus*, estas últimas dos especies fueron menos frecuentes, y *Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *medioalbipes* una especie rara; las primeras tres especies fueron colectadas en ambos sitios mientras que las últimas tres solo en San Cayetano. En cuanto a las asociaciones entre especies en San Cayetano se observó asociación negativa entre *Tx. guadeloupensis*, *Sa. undosus* y *Wy. medioalbipes* con la especie predominante *Wy. codiocalpa*; y en Herradura entre las dos especies predadoras, *Tx. guadeloupensis* y *Tx. theobaldi*, y *Wy. codiocalpa*. En ambos sitios se observó relación entre la presencia de *Toxorhynchites* y la presencia de otras especies de culícidos co-habitando la misma fitotelma, existiendo correlación negativa entre el número de larvas predadoras y la abundancia de otras larvas, presas potenciales, por internudo.

Por otra parte, la comunidad de mosquitos que habitan en las bromeliáceas está compuesta por *Culex* (*Microculex*) *imitator* fue la más dominante, seguida por *Cx.* (*Mcx.*) *davisi* y *Tx.* (*Lyn.*) *h. separatus*, todas ellas presentes en los tres sitios de estudio; además de *Wy.* (*Phoniomyia*) *muehlensi* que estuvo presente en San Cayetano y Colonia Benítez y *Tx.* (*Lyn.*) *bambusicola* que solo fue colectada en San Cayetano. Algunas especies presentaron asociación entre sus abundancias y las características fisicoquímicas de las plantas hospedadoras. Además, se observó asociación negativa entre *Cx. imitator* y *Tx. h. separatus* en Herradura y entre *Cx. davisi* y *Wy. muehlensi* en Colonia Benítez; mientras que en San Cayetano la asociación fue positiva entre *Tx. h. separatus* y *Wy. muehlensi*. En cuanto a la relación de los mosquitos con el predador *Toxorhynchites*, se encontró asociación positiva significativa, aunque débil, entre el número de larvas predadoras y la abundancia de otras especies de culícidos en Colonia Benítez y en San Cayetano, y una fuerte asociación negativa en Herradura.

No se registró marcada estacionalidad a lo largo del año para la estructura de las comunidades de mosquitos que se desarrollaron en los internudos de *Guadua chacoensis* y en las axilas de *Aechmea distichantha*, aunque algunas variables climáticas pueden influir más sobre una u otra comunidad, resultando ser ciertas estaciones climáticas más propicias para su desarrollo. También se observó que el grado de incidencia de las condiciones

climáticas sobre dichas comunidades se encuentra condicionada principalmente, a las características del hábitat larval, de este modo las poblaciones de culícidos que se desarrollan en los bambúes son menos propensas a ser influenciadas por las variaciones climáticas mientras que aquellas que se desarrollan en las bromeliáceas se encuentran más expuestas a dichos cambios.

En los culmos de los bambúes se observó que la mayor abundancia, riqueza, diversidad y equidad de especies se registró durante el otoño en San Cayetano y en verano en Herradura, a excepción de la riqueza que en este sitio alcanzó su pico en invierno. Ninguna de estas especies que componen esta comunidad presentó estacionalidad significativa en su distribución. Tanto en Herradura como en San Cayetano *Wy. codiocampa* se registró en todas las estaciones climáticas muestreadas; *Tx. guadeloupensis* en casi todas excepto en la primavera del 2015 en Herradura y en invierno del 2017 en San Cayetano; mientras que *Tx. theobaldi* no se colectó la en la primavera del 2015 y en el otoño 2017 en Herradura, y en invierno del 2016 y del 2017 en San Cayetano. Solo en Herradura las abundancias de las especies de culícidos mostraron relación con las variables ambientales; *Wy. codiocampa* se vio afectada de forma negativa con el incremento de la humedad relativa mínima y de forma positiva con el aumento en las precipitaciones; *Tx. guadeloupensis* aumentó con el incremento de la humedad relativa máxima y disminuyó con el aumento de las precipitaciones y *Tx. theobaldi* aumentó con el incremento de la presión de vapor de agua.

En cuanto a las comunidades de mosquitos que albergan las axilas de bromeliáceas en Colonia Benítez y San Cayetano se caracterizaron por ser más abundantes y dominantes en la composición de especies en las estaciones frías (otoño e invierno, respectivamente), y más ricas y diversas en la primavera en Colonia Benítez y en otoño en San Cayetano; además en Colonia Benítez se encontró correlación positiva entre la diversidad de culícidos y la humedad relativa mínima; y en San Cayetano la correlación positiva se observó entre la riqueza y las precipitaciones acumuladas, entre la equidad de especies y la presión de vapor de agua, y una correlación negativa entre la abundancia y la humedad relativa máxima. En ambos sitios *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi* se registraron en todas las estaciones climáticas; *Tx. h. separatus* se registró en todas las estaciones climáticas excepto en el invierno del 2017, siendo en ambos sitios significativamente menos abundante durante el invierno que

en la primavera; en cuanto a *Cx. davisi* estuvo presente en todas las estaciones en Colonia Benítez, pero en San Cayetano solamente se colectó en otoño, invierno y primavera del 2015, invierno del 2016 y verano e invierno del 2017; además en este sitio también se colectó *Tx. bambusicola* en la primavera del 2015 y verano del 2016.

Se amplía el conocimiento sobre la distribución de *Culex (Phytotelmatomyia) castroi* a la provincia del Chaco; *Cx. (Mcx.) davisi* y *Toxorhynchites (Lyn.) guadeloupensis* a la provincia de Formosa; y *Sabethes (Pey.) undosus*, *Wyeomyia (Mia.) codiocampa*, *Tx. (Lyn.) bambusicola* y *Tx. (Lyn.) theobaldi* a la provincia de Corrientes; quedando compuesta de esta manera la culicidofauna que habita en fitotelmata para estas tres provincias del NEA representada por 16 especies para Chaco, 28 especies para Corrientes, y 12 especies para Formosa.

ABSTRACT

Fitotelmata are microenvironments with particular characteristics typical of temporary aquatic systems and constitute one of the main larval habitats for wild mosquito species. In order to study culicid communities associated with this sort of habitat in northeast Argentina following objectives were settle: 1) to identify fitotelmata and its Culicidae species in three provinces, Chaco, Corrientes and Formosa; 2) to study the structure and composition of mosquito communities present in fitotelmata; 3) to analyze seasonal distribution of Culicidae species that develop in these microhabitats and their association with meteorological variables; and 4) to update the distribution of the species of culicids that inhabit fitotelmata present in these three provinces of northeastern Argentina.

During February 2015 to July 2017 in three localities, Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes), and Colona Benítez (Chaco), 17 plants that form fitotelmata were recorded and a total of 6,761 individuals belonging to 11 species and four genera of Culicidae were collected from them.

The greatest variety of fitotelmata was recorded in Herradura (9), which harbored the lowest abundance of culicids with intermediate values of specific richness, probably due to most of these microhabitats are formed in exotic plants. In second place was Colonia Benítez, where the different types of fitotelmata (6), belonging to native and introduced species, had greater abundance and less richness. Finally, in San Cayetano the entire fitotelmata variety (5) was recorded in native plants with intermediate values of mosquitos' abundance and the highest species richness. Families of plant in which the highest percentage of immature Culicidae was recorded were; Bromeliaceae (73.2%), Poaceae (21.9%) and Apiaceae (4.5%), and less than 1% belonging to other families. *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) was the phytotelm in which highest amount of culicids was collected (NC = 4,904), registering 5 species belonging to Culicini (2), Toxorhynchitini (2) and Sabethini (1) tribes; followed by *Guadua chacoensis* (Poaceae) (NC = 1,460) with six species of culicids from Sabethini (4) and Toxorhynchitini (2) tribes.

Structure and composition of mosquito communities that inhabit bamboo internodes is conformed by six species; *Wyeomyia* (*Miamiya*) *codiocampa* was the most abundant species, followed by *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *guadeloupensis*, Tx. (*Lyn.*) *theobaldi*, *Sabethes* (*Peytonulus*) *identicus* and Sa. (*Pey.*) *undosus*, last two were less frequent, and

Wyeomyia (*Wyeomyia*) *medioalbipes* a rare species; first three species were collected in both sites while the last three only in San Cayetano. In San Cayetano negative association was observed between *Tx. guadeloupensis*, *Sa. undosus* and *Wy. medioalbipes* with dominant species *Wy. codiocampa*; and in Herradura between the two predators, *Tx. guadeloupensis* and *Tx. theobaldi*, with *Wy. codiocampa*. At both sites, there was an association between presence of *Toxorhynchites* and the presence of other species of mosquitoes co-inhabiting same phytotelm, with a negative correlation between amount of predator larvae and abundance of other larvae, potential prey, per internode.

Regarding mosquitos' community that inhabit bromeliads it was composed by *Culex* (*Microculex*) *imitator*, the most dominant, followed by *Cx. (Mcx.) davis* and *Tx. (Lyn.) h. separatus*, all present in three study sites. Besides in San Cayetano and Colonia Benítez there was found *Wy. (Phoniomyia) muehlensi*. *Toxorhynchites* (*Lyn.*) *bambusicola* was only collected in San Cayetano. There was found association between abundances of some species and physicochemical characteristics of their host plants. In addition, there was negative association between *Cx. imitator* and *Tx. h. separatus* in Herradura and between *Cx. davis* and *Wy. muehlensi* in Colonia Benítez; while in San Cayetano the association was positive between *Tx. h. separatus* and *Wy. muehlensi*. Regarding relation of mosquitoes with predator *Toxorhynchites* in Colonia Benítez and San Cayetano a significant, but weak, positive association was found between number of predator larvae and abundance of other culicids species and in Herradura association was strong and negative.

Seasonality was not observed throughout the year for the mosquito communities' structure that developed in internodes of *Guadua chacoensis* and axils of *Aechmea distichantha*, although some climatic variables may have a higher influence on them, as resulting certain climatic seasons were more conducive to its development. Probably degree of incidence of climatic conditions on these communities is mainly conditioned to characteristics of larval habitat; in this case populations of culicids that develop in bamboos are less likely to be influenced by climatic variations while those that develop in bromeliads are more exposed to such changes.

In bamboos culms the greatest abundance, richness, diversity, and equity of species was recorded during fall in San Cayetano and in summer in Herradura, except richness that

reached its peak in winter at Herradura. None of the species that composed those communities showed significant seasonality in their distribution. In Herradura and San Cayetano, *Wy. codiocampa* was recorded in all seasons sampled; *Tx. guadeloupensis* in all of them except in spring 2015 in Herradura and in winter 2017 in San Cayetano; while *Tx. theobaldi* was not collected in spring 2015 and fall 2017 in Herradura, and in winter 2016 and 2017 in San Cayetano. Only in Herradura abundance of Culicidae were related to environmental variables; *Wy. codiocampa* was negatively affected by increasing minimum relative humidity and positively by increasing rainfall; *Tx. guadeloupensis* increased by increasing maximum relative humidity and decreased by increasing rainfall and *Tx. theobaldi* increased by increasing water vapor pressure.

Regarding mosquito communities that harbor bromeliad axils in Colonia Benítez and San Cayetano, they were characterized by being more abundant and dominant in their composition of species in cold seasons (autumn and winter, respectively), and richer and more diverse in spring in Colonia Benítez and autumn in San Cayetano. Furthermore, in Colonia Benítez a positive correlation was found between culicids diversity and minimum relative humidity; and in San Cayetano positive correlation was recorded between richness and accumulated rainfall, between species equity and water vapor pressure, and a negative correlation between abundance and maximum relative humidity. At both sites *Cx. imitator* and *Wy. muehlensi* were recorded in all seasons. *Toxorhynchites h. separatus* was recorded in all seasons except winter 2017, being less abundant in winter than in spring in both sites. *Culex davis* was present in all seasons in Colonia Benítez but in San Cayetano it was only collected in autumn, winter, and spring 2015, winter 2016 and summer and winter 2017. In San Cayetano, *Tx. bambusicola* was collected in spring 2015 and summer 2016.

Knowledge about distribution of some species is expanded; *Culex (Phytotelmatomyia) castroi* to Chaco province, *Cx. (Mcx.) davis* and *Toxorhynchites (Lyn.) guadeloupensis* to Formosa province, and *Sabethes (Pey.) undosus*, *Wyeomyia (Mia.) codiocampa*, *Tx. (Lyn.) bambusicola* and *Tx. (Lyn.) theobaldi* to Corrientes province; consequently, culicidofauna that inhabits fitotelmata for these three NEA provinces is represented by 16 species in Chaco, 28 species in Corrientes, and 12 species in Formosa.

INDICE

CAPÍTULO I: Introducción general.....	13
Biología y ecología de los mosquitos	14
Importancia sanitaria de los mosquitos	17
Control de mosquitos.....	19
Conceptos teóricos sobre fitotelmata y clasificación.....	20
Importancia (biológica, ecológica y sanitaria) de las fitotelmata	24
La relación entre las fitotelmata y los mosquitos que las habitan.....	25
Antecedentes sobre estudios realizados en Argentina.....	26
Objetivos generales	28
Objetivos específicos	28
CAPÍTULO II: Metodología general	30
Área de estudio.....	31
Sitio de muestreo	31
Colecta de inmaduros	42
Cría e identificación en laboratorio.....	44
CAPÍTULO III: Fitotelmata y las especies de Culicidae que se desarrollan en ellas en el noreste argentino	46
Introducción	47
Materiales y métodos.....	50
Resultados.....	57
Discusión	70
CAPÍTULO IV: Estructura y composición de los ensambles de Culicidae presentes en las fitotelmata	79
Introducción	80
Materiales y métodos.....	82
Resultados.....	86
Poaceae.....	87
Bromeliaceae.....	89
Discusión	94
CAPÍTULO V: Estacionalidad de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata en el noreste argentino.....	102
Introducción	103
Materiales y métodos.....	104
Análisis de las variables climáticas en cada estación y sitio de muestreo	105
Resultados.....	111
Discusión	131

CAPÍTULO VI: Distribución por provincia de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata en el noreste argentino	141
Introducción	142
Materiales y métodos.....	144
Resultados.....	144
Discusión	150
CAPÍTULO VII: Consideraciones finales	154
Referencias bibliográficas.....	158

CAPÍTULO I: Introducción general

Biología y ecología de los mosquitos

Los mosquitos pertenecen a la clase Insecta, se encuentran dentro del orden Diptera (insectos con dos alas), familia Culicidae (Rossi y Almirón, 2003). Esta familia es un grupo grande y abundante con alrededor de 3.578 especies reconocidas en la actualidad clasificadas en dos subfamilias, la subfamilia Anophelinae (tres géneros) y Culicinae (110 géneros segregados en 11 tribus), que se distribuyen en todas las regiones templadas, subtropicales y tropicales del mundo, incluso más allá del Círculo Ártico (Harbach, 2013).

Presentan desarrollo holometábolo (metamorfosis completa). Para completar su ciclo biológico atraviesan cuatro estados que ocupan dos ambientes totalmente distintos; huevo, larva, pupa son estados inmaduros de vida acuática y el adulto o imago es terrestre (Figura 1) (Rueda, 2008).

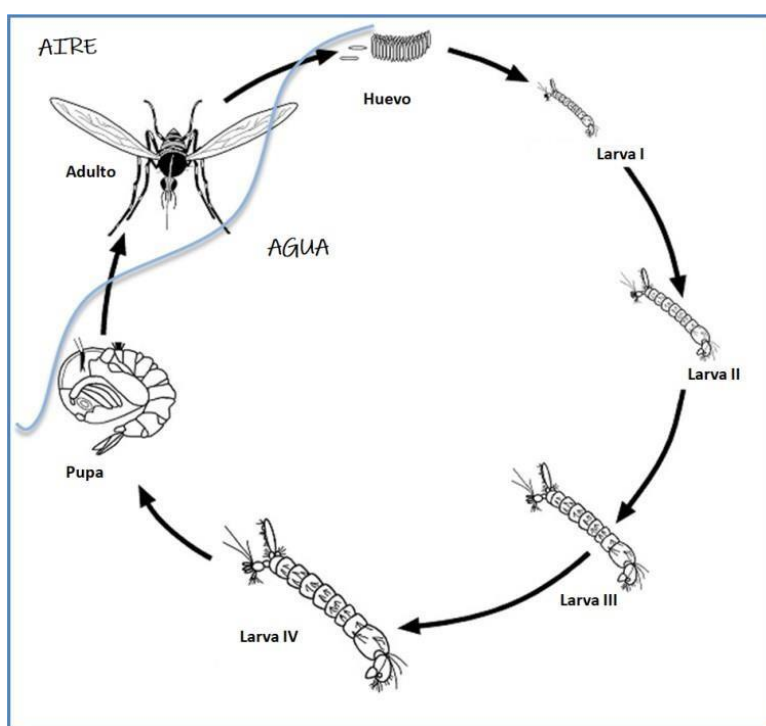


Figura 1- Ciclo de vida generalizado de mosquitos. Tomado y adaptado de <http://norfolkcountymosquito.org/mosquito-biology/>

La hembra grávida selecciona el hábitat donde van a desarrollarse las larvas recién nacida, garantizando su supervivencia. Este paso es crucial en el proceso reproductivo, ya que de ello depende la aparición de la próxima generación (Laird, 1988; Day, 2016). Por

otra parte, se ha observado que las hembras de algunas especies pueden exhibir comportamientos de oviposición que garanticen la supervivencia del huevo y de la larva; por ejemplo las hembras del género *Toxorhynchites* Theobald distribuyen los huevos en varios sitios de cría y en un período de tiempo relativamente largo, de esta manera reducen la densidad larval evitando la competencia por los recursos alimenticios ya que sus larvas son predadoras de otras larvas de insectos, incluidas varias especies de mosquitos. Especies como *Sabethes chloropterus* von Humboldt y las hembras de *Toxorhynchites* presentan oviposición aérea es decir que arrojan los huevos individuales al agua durante el vuelo. Este tipo de comportamiento tiene varias ventajas ya que permite oviponer en hábitats donde la hembra no podría tener fácil acceso a la superficie del agua (los agujeros de árboles y bambú), y puede reducir la probabilidad de que sea capturada por depredadores (Steffan y Evenhuis, 1981).

Los estados inmaduros pueden desarrollarse en los más diversos hábitats acuáticos, por lo que cualquier cuerpo de agua es un potencial sitio de cría, no obstante, determinadas interacciones entre factores bióticos (relaciones intra e interespecíficas) y abióticos (luz, temperatura, pH, disponibilidad de nutrientes) deben darse para que los mismos brinden las condiciones óptimas para el desarrollo de las larvas (Forattini, 2002; Beketov *et al.*, 2010).

Los huevos pueden ser depositados de forma individual o en grupos, sobre o fuera de la superficie del agua, pero de forma tal que luego de la eclosión, las larvas puedan acceder fácilmente a esta (Rossi y Almirón, 2003). En líneas generales los mosquitos han desarrollado dos estrategias en cuanto a la eclosión de los huevos se refiere, huevos con eclosión rápida y huevos con eclosión retardada (Day, 2016); los primeros eclosionan inmediatamente después de haber finalizado el desarrollo embrionario (*Anopheles* Meigen, *Culex* Linnaeus, *Mansonia* Blanchard, *Uranotenia* Lynch Arribálzaga y *Orthopodomyia* Theobald) mientras que, los segundos presentan un período de dormancia luego del desarrollo embrionario y que antecede a la eclosión (*Aedes* Meigen y *Psorophora* Robineau-Desvoidy y algunas especies del género *Haemagogus* Williston), además son resistentes a la desecación y eclosionan cuando el agua los cubre (Consoli y Lourenço De Oliveira, 1994; Rossi y Almirón, 2003; Day, 2016).

El siguiente paso en el ciclo biológico es el estado de larva cuya principal función es la acumulación de reservas, donde por medio de la ecdisis larval atraviesa cuatro estadios larvales. En esta etapa acuática la fase larval es la más vulnerable a la infección con

patógenos y parásitos (Forattini, 2002). La mayoría de ellas son filtradoras, se alimentan de partículas suspendidas y microorganismos que extraen del medio con cepillos bucales filamentosos sin discriminar cualitativamente lo que ingieren. También existen larvas predadoras, algunas de ellas son de carácter obligado como las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites* y *Lutzia* Theobald y al subgénero *Psorophora* Robineau-Desvoidy mientras que, otras son de carácter facultativo como las especies de varios géneros de la tribu Sabethini que usan este método de alimentación cuando el recurso es escaso o cuando se producen encuentros casuales con las presas (Machado-Allison, 1981; Harbach, 2013). Las larvas predadoras capturan y se alimentan en gran medida de los estados inmaduros de otros organismos, inclusive algunas son tan voraces que recurren al canibalismo cuando la comida escasea (Harbach, 2013).

La multiplicidad de procesos de oviposición, desarrollo embrionario, eclosión y desarrollo de las formas inmaduras que los mosquitos presentan se traduce en adaptaciones para desarrollarse en los más diversos ambientes (Forattini, 2002).

Del último estadio larval emerge la pupa, fase de transición en la que ocurre la transformación total de la larva adaptada para la vida en el ambiente acuático al adulto de vida terrestre (Forattini, 2002). Este estadio, comparado con los estadios larvales, es de poca susceptibilidad a las infecciones y de poca mortalidad ya que no se alimenta (Rueda, 2008).

Luego de la emergencia, los mosquitos adultos generalmente procuran lugares húmedos y sin corrientes de aire en los que permanecer en reposo, tales como arbustos, hojas, raíces y troncos huecos (Rossi y Almirón, 2003). El metabolismo energético, tanto de machos como hembras, depende de la ingesta de carbohidratos generalmente de savia, flores y frutas. La alimentación de sangre en las hembras está relacionada principalmente con el desarrollo de los huevos. La mayoría de las hembras de mosquitos requieren una ingesta sanguínea para iniciar la ovogénesis, sin embargo, algunas especies pueden producir huevos viables de forma autógena; es decir, sin necesidad de ingerir sangre (Downes, 1958; Consoli y Lourenço De Oliveira, 1994).

Las hembras de los géneros *Malaya* Leicester y *Toxorhynchites* no son hematófagas por lo que carecen de importancia médica o económica. Las hembras del primer género se alimentan de la regurgitación de las hormigas, que a su vez recolectan la melaza de las cochinillas (Hemiptera: Coccoidea) (Downes, 1958). Mientras que, las hembras del

segundo género se alimentan de jugos vegetales; en este caso las larvas son predadoras y almacenan suficientes reservas para el desarrollo de los huevos (Steffan y Evenhuis, 1981).

La longevidad de los mosquitos adultos no solo está sujeta a condiciones climáticas y a los numerosos infortunios a los que están expuestos en la naturaleza, sino que también su longevidad es determinada por el sexo, siendo las hembras más longevas que los machos. Las principales funciones del estado adulto son la reproducción y la dispersión; se considera que una hembra puede colocar entre 100 y 300 huevos luego de una ingesta sanguínea (Rossi y Almirón, 2003).

Importancia sanitaria de los mosquitos

La condición de insecto hematófago convierte a las hembras de mosquitos en una verdadera molestia, afectando actividades de recreación al aire libre y en algunos casos extremos dificultan el desarrollo inmobiliario, la industria del turismo y la industria ganadera por el estrés que causan en los animales; no obstante su principal importancia subyace en el rol que tienen algunas especies como vectores de parásitos y virus causantes de enfermedades tanto en el hombre como en animales (Byford *et al.*, 1992; Rueda, 2008).

De acuerdo a la Organización Mundial de la Salud (OMS) los agentes patógenos transmitidos por vectores representan más del 17% de todas las enfermedades infecciosas, provocando cada año más de 700.000 defunciones; siendo los mosquitos los principales vectores de los virus y parásitos responsables de estas muertes. La distribución de las enfermedades transmitidas por vectores está determinada por complejos factores demográficos, medioambientales y sociales. Alrededor de la mitad de la población de las Américas (500 millones de personas) están en riesgo de contraer una o más de estas infecciones (OPS/OMS, 2014).

Dentro de los patógenos que estos dípteros pueden transmitir se encuentran: helmintos, como los nemátodos de la familia Filarioidea que causan filariosis linfática; protozoos, como el parásito *Plasmodium* que causa la malaria o paludismo; y virus, entre los que se destacan el virus de la fiebre amarilla, dengue, chikungunya, Zika, y los virus que provocan encefalitis como el virus de la encefalitis de San Luis y el virus West Nile.

El paludismo provoca más de 400.000 defunciones al año en todo el mundo, y es transmitido a través de la picadura de las hembras de algunas especies del género

Anopheles Meigen (OMS, 2017). En Argentina, las provincias que registraron los últimos casos autóctonos de malaria son Salta, Jujuy y Misiones, detectándose la mayor parte de los casos (80%) en dos departamentos de la provincia de Salta. En la actualidad Argentina ha sido reconocida oficialmente por la OMS como libre de malaria recibiendo por parte de dicho organismo una certificación, lo que implica haber conseguido interrumpir la transmisión autóctona de la enfermedad durante al menos 3 años consecutivos (OPS/OMS, 2019).

En Argentina *Aedes aegypti*, que es vector de importantes arbovirosis como fiebre amarilla, dengue, chikungunya y Zika, posee una amplia distribución (Vezzani y Carbajo, 2008). La FA (Fiebre Amarilla) en América presenta dos ciclos de transmisión, un ciclo selvático (FAS) y un ciclo urbano. En el ciclo selvático la infección se trasmite al ser humano por la picadura de hembras de mosquitos de los géneros *Sabethes* Robineau-Desvoidy y *Haemagogus* Williston infectadas a través de la picadura previa a monos virémicos (MSN, 2010). Estos mosquitos poseen hábitos selváticos desarrollándose mayormente en internudos de bambúes y huecos de árboles, y ocasionalmente en axilas de bromelias (Harbach, 2008). En el ciclo urbano la circulación del virus se da entre personas virémicas y personas susceptibles a través del vector *Ae. aegypti* que posee hábitos domésticos (MSN, 2010). Durante el 2008-2009 se detectó en Argentina la reemergencia de la FAS con la confirmación de 9 casos humanos en la provincia de Misiones; siendo en los meses previos confirmada la ocurrencia de epizootias en *Alouatta caraya* Humboldt (mono aullador) en diversas localidades de dicha provincia; previamente a esta situación en Argentina no se registraban casos de FAS desde 1967 y no se reporta FA urbana desde 1905 (MSN, 2017). En los últimos años la FA se ha intensificado, y ha pasado de una actividad restringida a zonas selváticas a presentar brotes urbanos (Espinal *et al.*, 2019).

De acuerdo a un informe presentado por la organización internacional Médicos del Mundo Argentina (2009), alrededor de dos tercios de la población estarían en distintos niveles de riesgo, según la zona del país que se considere, de contraer dengue. En los últimos quince años Argentina ha sufrido tres grandes brotes de dengue; en el 2009 con 26.000 casos confirmados, en 2016 con 66.000 casos confirmados y en el 2020 con más de 43.000 casos confirmados (MSN, 2009; 2016; 2020). En cuanto a los otros dos arbovirus transmitidos por *Ae. aegypti*, en el 2016 en Argentina fue confirmada la circulación autóctona virus chikungunya en las provincias de Salta y Jujuy; mientras que ese mismo

año se confirmó la infección por virus Zika de un caso de transmisión local en Córdoba y 17 casos importados (MSN, 2016).

Mosquitos pertenecientes al género *Culex* Linnaeus son los principales vectores de arbovirus que provocan encefalitis. El virus de la encefalitis de San Luis es endémico en Argentina y posee amplia distribución geográfica, durante el año 2015 se registraron un total de 7 casos en las provincias de Buenos Aires, Córdoba y San Luis (MSN, 2015), siendo posibles causas asociadas a esta reemergencia la introducción y circulación de una nueva cepa con mayor potencial virémico y patogénico (Díaz *et al.*, 2012; Rivarola *et al.*, 2014). En cuanto a la encefalitis provocada por el virus West Nile existen pocos datos disponibles respecto a la actividad de este virus; se cuenta con registros de casos aislados de encefalitis y síndromes febriles en las provincias de Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, Santa Fe y Santiago del Estero (Contingiani *et al.*, 2016); siendo el caso más reciente el registrado en la ciudad de San Nicolas (Buenos Aires) en el año 2016 (MSN, 2016).

Control de mosquitos

Del apartado anterior se desprende la necesidad de diseñar programas de control de vectores que sean efectivos. La forma más práctica para reducir una población local de mosquitos es a través de la eliminación de los hábitats larvales, particularmente las fuentes de agua estancada o, en caso que la eliminación no sea posible, la modificación del hábitat con el uso de agentes de control biológico (depredadores, microbios) (Ruedas, 2008).

El control biológico de las poblaciones de insectos vectores es una estrategia que posee la ventaja ecológica de no causar daño ambiental al ecosistema. Se fundamenta en la introducción e utilización de enemigos naturales de las poblaciones, tales como los patógenos (bacterias, hongos y virus), los parasitoides, los depredadores (vertebrados e invertebrados), nemátodos entomófagos y protozoarios parasíticos, entre otros (Berti y Zimmermann, 1998). Particularmente en los programas integrales de control de mosquitos, los predadores pueden ser herramientas importantes para eliminar los estados inmaduros sin la necesidad del uso de pesticidas (Fischer *et al.*, 2016). Los depredadores naturales son especies nativas previamente identificadas como enemigos naturales autóctonos encargados de regular la densidad de las poblaciones de insectos en la naturaleza (Berti, 2021).

Las larvas de *Toxorhynchites* son voraces predadores obligados y su dieta incluye larvas de otros mosquitos, además de otros pequeños artrópodos acuáticos, habitan en una amplia gama de fitotelmata principalmente en internudos y tocones de bambú y huecos árboles, y eventualmente puede encontrarse en contenedores artificiales (Steffan y Evenhuis, 1981; Harbach, 2008). Si bien se los considera aliados potencialmente valiosos en programas integrales para el control biológico de especies de mosquitos plaga o vectores de enfermedades, su efectividad como predador no está garantizada ya que intervienen otros factores, como por ejemplo la presencia de presa alternativas que sean más palatables o de fácil captura (Fischer *et al.*, 2016). Lounibos *et al.* (1987) por medio de ensayos en los que introducen a estas larvas experimentalmente, confirman que los *Toxorhynchites* prefieren ciertos taxones como presas y que la dieta depende del hábitat.

Los programas de saneamiento ambiental y eliminación de criaderos no han sido suficientes por sí solos dando lugar a la implementación de métodos químicos sea la principal medida alternativa. Estos métodos consisten en la aplicación de larvicidas y el rociado con adulticidas durante epidemias o cuando las densidades del vector sean elevadas. Sin embargo, son muchas las desventajas que conlleva el mal uso de estos productos incluyendo los efectos de impacto ambiental que provoca su uso excesivo (Harburguer *et al.*, 2016).

Cabe destacar que el control químico debe considerarse como un componente del sistema de Manejo Integrado de Vectores y no como la principal actividad o actividad básica del control vectorial (Berti, 2021). Ninguno de los métodos - sean químicos, biológicos o de saneamiento ambiental - dan resultados por sí solos, siendo necesario abordar esta problemática desde una mirada integral; sin dejar de lado que, además de la importancia económica y sanitaria, los mosquitos tienen un relevante rol ecológico en la naturaleza ya que forman parte de las cadenas alimenticias tanto en los ecosistemas lacustres o fluviales (en sus estados inmaduros) como en el medio aéreo terrestre (en su estado adulto) (Fang, 2010).

Conceptos teóricos sobre fitotelmata y clasificación

Los cuerpos de agua donde crían los estados inmaduros de mosquitos pueden ser clasificados de acuerdo a Service (1995) en dos grandes grupos: los cuerpos de agua que se

forman en el suelo, que a su vez se dividen en agua estancada o agua en movimiento; y los cuerpos de agua que se encuentran en contenedores, que pueden ser artificiales o naturales, dentro de estos últimos se encuentran las fitotelmata. Se denomina fitotelmata a aquellas plantas que presentan estructuras que permiten acumular agua. Inicialmente se utilizó este término para referirse a los microambientes acuáticos que se formaban en las oquedades de las plantas vivas (Vargas, 1928), pero luego la denominación se extendió abarcando hojas, brácteas y frutos caídos que pudieran delimitar una superficie capaz de retener agua. Debido a sus características son consideradas como microambientes acuáticos temporales, donde las comunidades que albergan se encuentran sometidas a extinciones locales (Campos y Gleiser, 2016).

Su existencia está condicionada a dos factores: presencia de agua y estructuras de origen vegetal que puedan contenerla; por lo que puede ser encontrada en todos los continentes, excepto en la Antártida, sin embargo el mayor desarrollo de las comunidades que habitan estos microambientes, en cuanto a diversidad y tamaño, se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales, donde casi todos los grandes grupos de organismos dulceacuícolas están representados (Maguire, 1971; Greeney, 2001; Campos y Gleiser, 2016).

Kitching (1971), continuando con la clasificación de Thienemann (1954), ordena la gran variedad de fitotelmata conocida de acuerdo a su posición dentro de la planta y a la naturaleza del líquido que estas contienen. De esta manera se obtienen dos grupos: la fitotelmata con líquido derivado, al menos en parte, de secreciones de la planta y las que contienen líquido predominantemente de agua de lluvia. Dentro de los primeros se encuentran las plantas insectívoras pertenecientes a las familias Sarraceniaceae y Nepenthaceae que contienen secreciones digestivas, y las inflorescencias de la familia Zingiberaceae que contienen otro tipo de secreciones. El segundo grupo, mucho más amplio, abarca cuerpos de agua retenidos en las partes de la planta, como las axilas de las hojas, flores, tallos, huecos de árboles, entre otras. Greeney (2001) completa la clasificación al considerar las hojas caídas (incluyendo brácteas o espatas) como un tipo de fitotelma diferente, ya que estas se presentan exclusivamente a nivel del suelo con una estructura mucho más frágil. Este trabajo seguirá la clasificación detallada por Campos y Gleiser (2016) la cual, de acuerdo a la estructura de la planta donde se forma el cuerpo de agua, señala 7 categorías de fitotelmata: axilas de hojas, hojas modificadas, huecos en los

troncos de los árboles, tallos de bambú, flores, frutos y vainas y hongos; este último es un grupo raro y poco conocido que se forma en las oquedades de los cuerpos fructíferos de algunas especies de hongos. Cabe destacar que las fitotelmata formadas por hojas modificadas (familias Nepenthaceae y Sarraceniaceae), al igual que las formadas por flores, no han sido registradas en Argentina (Campos y Gleiser, 2016).

- Axila de hojas: Este es el tipo más común de fitotelmata, muchas plantas herbáceas con hojas envainadas e imbricadas tienen la capacidad de retener agua de lluvia (Frank, 1983; Campos y Gleiser, 2016). La mayor diversidad se encuentra en los trópicos, algunas de sus representantes son especies de las familias Araceae, Bromeliaceae, Cannaceae, Pandanaceae, Palmae, Graminae, entre muchas otras; mientras que en las regiones templadas estas se tornan menos comunes (Kitching, 1971; Soria *et al.*, 1973; Fish, 1983). Las plantas pueden retener distintas cantidades de agua en relación a la forma de la hoja y disposición que estas adoptan, por ejemplo, algunas bromelias forman un arreglo tipo tanque o cisternas que pueden contener varios litros de agua, *Ravenala madagascariensis* Sonn. (Strelitziaceae) (conocida como palmera del viajero) es popular en los jardines de los trópicos por su valor ornamental y puede albergar grandes cantidades de agua en sus axilas profundas, mientras que ocurre lo contrario con otras plantas de estructuras más simples, por ejemplo, especies del género *Eryngium* (Apiaceae) (Mogi, 1999; Campos, 2010; Cruz-García *et al.*, 2010).
- Hojas modificadas: Las plantas insectívoras pertenecientes a las familias Nepenthaceae y Sarraceniaceae, la primera nativa de los trópicos de Asia y la segunda de Norteamérica y Sudamérica, poseen hojas modificadas que forman un recipiente a modo de jarrón donde se acumulan fluidos formados por secreciones de origen vegetal, que contienen enzimas digestivas y agua de lluvia (Heywood, 1985).
- Huecos en los troncos de los árboles: Esta categoría (y la siguiente) pertenecen al grupo dendrotelmata o fitotelmata leñosas. De acuerdo a la naturaleza de su origen pueden clasificarse en huecos formados por bifurcación de las ramas durante el crecimiento y huecos formados por rotura y putrefacción del tronco. Los primeros dependen de la forma de crecimiento del árbol y mantienen un revestimiento de corteza ininterrumpido a lo largo de su existencia, mientras que los segundos carecen de este revestimiento ya que penetran la madera hasta el corazón del tronco y requieren de agentes externos para su formación, en la mayoría de los casos se originan debido a algún daño provocado en

la corteza (Kitching, 1971; Campos y Gleiser, 2016). Mattingly (1969) clasifica los huecos de acuerdo al origen del agua que contienen, observando dos tipos: aquellos que se forman en árboles que se encuentran próximos a cursos de agua, estos se llenan constantemente con el agua extraída por las raíces del árbol, y en segundo lugar aquellos que dependen directamente de las lluvias.

- Tallos de bambú: Los bambúes leñosos (Poaceae) tienen una amplia distribución, pero crecen fundamentalmente en regiones tropicales y subtropicales, en Argentina la mayor diversidad de especies nativas se encuentra en el noreste, con representantes de los géneros *Guadua* Kunth, *Colantheia* McClure & E.W.Sm., *Chusquea* Kunth, *Merostachys* Spreng.; también se encuentran representados géneros asiáticos *Arundinaria* Michx.; *Bambusa* Schreb. y *Phyllostachy* Ziebold & Zucc., inclusive son ampliamente cultivados y naturalizados (Lizararu, 2012). Dentro de estos géneros hay especies que poseen tallos con nudos sólidos y entrenudos huecos, sólidos o fistulosos (Guerreiro, 2013). Las especies con tallos huecos acumulan agua y pueden originar fitotelmata. Cada internudo es un cilindro hueco con paredes verticales suaves donde uno de sus extremos está totalmente cerrado y el otro está parcial o totalmente cerrado (Louton *et al.*, 1996; Campos, 2013). Se denomina “tocón” cuando el tallo se quiebra o es cortado en la parte superior del internudo quedando delimitado por encima de ellos un espacio aéreo que es ocupado por macroinvertebrados terrestres que aportan nutrientes al agua a través de sus excrementos y el transporte de desechos, en este caso el agua acumulada proviene principalmente de las precipitaciones; mientras que otro tipo de fitotelmata se forma cuando la caña es perforada por un insecto barrenador permaneciendo intacto ambos tabiques nodales siendo el agua acumulada proveniente principalmente de los fluidos exudados por la planta (Kitching, 2004; Campos y Gleiser, 2016).

Las dos últimas categorías son menos frecuentes, sin embargo, algunos autores han encontrado y descripto las comunidades en ellas presentes.

- Flores: Thienemann (1934) registró larvas de culícidos en flores de *Rafflesia tuanmudae* Beccari (Rafflesiaceae) en Sumatra. Algunas especies de la familia Heliconiaceae tiene sus flores dispuestas de tal forma que pueden acumular agua de lluvia. Mogi (1999) considera a estas dentro de la categoría “hojas modificadas” ya que son las hojas de brácteas florales (hojas modificadas ubicadas usualmente en la base de la flor) de la

inflorescencia las que retienen agua y es por sus colores brillantes que muchas veces son confundidas con flores. Seifert (1982) ha estudiado en detalle la comunidad de insectos asociada a las plantas del género *Heliconia*.

- Frutos y vainas: Este tipo de fitotelmata es más frecuente en las selvas húmedas. Algunos frutos con cáscaras gruesas cuando caen al suelo se abren, delimitando una cavidad capaz de acumular agua de lluvia dando origen a la fitotelmata, algo similar ocurre con las vainas florales coriáceas, estas retienen agua por un largo tiempo suministrando un microambiente susceptible de ser colonizado por insectos acuáticos (Campos y Gleiser, 2016).

Importancia (biológica, ecológica y sanitaria) de las fitotelmata

Estos ambientes acuáticos conforman los más diversos microcosmos naturales y poseen atributos inherentes que los convierten en modelos adecuados para estudios ecológicos. Al ser de tamaños reducidos, presentarse en grandes cantidades y con distintos grados de aislamiento, son susceptibles a experimentación de manipulación y permiten la replicación, incluso aquellos hábitats con comunidades simples pueden ser reproducidos en condiciones seminaturales o artificiales. Los procesos ecológicos en ellos se suceden rápidamente, especialmente aquellos de dispersión, colonización, interacción de especies y efecto fundador (Kitching, 2004; Srivastava *et al.*, 2004). Todos estos procesos se combinan para producir la estructura de la comunidad que albergan las fitotelmata. Aunque son sistemas relativamente simples tienen un verdadero significado ecológico ya que han evolucionado durante mucho tiempo (Maguire, 1971). De acuerdo a Blaustein y Schwartz (2001) su estudio puede contribuir a nuestra comprensión de lo efímero, especialmente en lo relacionado con las historias de vida, la dinámica de las poblaciones y la organización de la comunidad.

Entre las 70 familias de 11 órdenes de insectos que han sido citadas criando en fitotelmata, los mosquitos fueron los más estudiados debido a su rol como vectores de patógenos. Por ese motivo las fitotelmata han sido consideradas como importantes hábitats de mosquitos de interés sanitario (O'Meara *et al.*, 1995; Greeney, 2001). Hay claros ejemplos de mosquitos de interés médico que crían en ellas: *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* (Skuse), *An. bellator* Dyar & Knab, *Hg. janthinomys* Dyar y *Hg. leucocelaenus* (Dyar &

Shannon) y especies del género *Sabethes* Robineau-Desvoidy, todas ellas son vectores principales (o potenciales en el caso de algunas especies de *Sabethes*), de diversos agentes patógenos que causan enfermedades como dengue, malaria y fiebre amarilla selvática (WRBU, 2001). De las anteriores las dos especies de *Aedes*, de *Haemagogus* y 13 especies de *Sabethes* (*Sa. petrocchiae* Shannon & Del Ponte, *Sa. identicus* Dyar & Knab, *Sa. soperi* Lane & Cerqueira, *Sa. undosus* Coquillett, *Sa. aurescens* Lutz, *Sa. albiprivus* Theobald, *Sa. belisaro* Neiva, *Sa. cyaneus* Fabricius, *Sa. purpureus* Theobald, *Sa. intermedius* Lutz, *Sa. melanonymphes* Dyar, *Sa. chloropterus* y *Sa. glaucodaemon* Dyar & Shannon) se encuentran citadas para Argentina.

Las fitotelmata albergan muchas especies importantes desde el aspecto de la biodiversidad (Lounibos, 1979; Machado-Allison *et al.*, 1986; Derraik, 2009). En Argentina varias investigaciones han estudiado la comunidad de macroinvertebrados que en ellas se desarrollan, siendo el orden Díptera el mejor representado (Campos, 2010; Campos *et al.*, 2011; Campos, 2013, 2015a, b). A su vez, de las 246 especies de mosquitos citadas para nuestro país, 89 de ellas pueden desarrollarse en este tipo de microhábitats (Campos y Gleiser, 2016; Stein *et al.*, 2018), pertenecientes a la subfamilia Anophelinae (3) y a las tribus Aedini (7), Culicini (20), Orthopodomyiini (3), Sabethini (49) y Toxorhynchitini (7) pertenecientes a la subfamilia Culicinae (Campos y Gleiser 2016; Stein *et al.* 2018).

La relación entre las fitotelmata y los mosquitos que las habitan

Las comunidades que habitan fitotelmata están sometidas a extinciones locales ya que debido a su naturaleza temporaria estos microambientes experimentan, con mayor o menor frecuencia, fases de sequía. La supervivencia de las especies que componen esta comunidad depende de su tolerancia fisiológica, habilidades para migrar a otros microambientes (algunas de ellas han llegado a colonizar microambientes creados por el hombre) o bien de mecanismos de adaptación, tales como la latencia, para hacer frente a la pérdida de agua (Williams, 2006; Campos y Gleiser, 2016). Por ejemplo, las hembras de *Haemagogus* y algunas especies de *Aedes* oviponen en huecos de árboles, siendo los huevos de estas especies resistentes a la desecación (Service, 1993).

Las características fisicoquímicas y los factores biológicos de estas aguas temporales influyen fuertemente en la biota. La naturaleza química del agua contenida varía desde

aquella compuesta por agua de lluvia, hasta mezcla de esta con distintos niveles de secreciones producidas por la planta, como es el caso de las plantas jarrones (Nepenthaceae) que está compuesta casi en su totalidad por fluidos de la planta. Las especies que las habitan se han adaptado para sobrevivir en ellas, evidenciando procesos evolutivos estrechos entre la planta hospedador y las larvas huéspedes; inclusive algunas especies de *Uranotaenia* Lynch Arribálzaga dependen de los organismos “atrapados” por la planta para alimentarse (Maguire, 1971; Ratsirarson y Silander, 1996).

También se ha observado que la relación entre los organismos y las plantas que conforman estos microhábitats está condicionada por las características de los ciclos de vida; por ejemplo, las flores de algunas Heliconiaceae son de muy breve duración y los organismos que en ellas se desarrollan poseen ciclos de vida cortos (Seifert, 1982).

La relación entre planta hospedadora-insecto huésped también se presenta en la especificidad del hábitat, que suele estar mediada por señales químicas producidas por las plantas para la oviposición (Fish, 1983). Por ejemplo, las hembras del subgénero *Phytotelmatomyia* Rossi & Harbach al momento de oviponer manifiestan una selectividad por plantas de *Eryngium* (Balseiro, 1981). Se sugiere que la selectividad de *Cx. (Phy.) hepperi* Casal & García y *Cx. (Phy.) renatoi* Lane & Ramalho para *E. pandanufolium* Cham. & Schltdl. y *E. cabreræ* Pontiroli, respectivamente, podría deberse al uso de señales químicas específicas de la planta hospedadora para que estas especies de mosquitos consigan localizarlas (Campos y Lounibos, 1999).

Entre las más de 3500 especies de mosquitos conocidas, más de 400 pertenecientes a 15 géneros se ha estimado que pueden habitar en fitotelmata (Fish, 1983). De las 246 especies de Culicidae citadas para Argentina, 49 pertenecen a la tribu Sabethini, 7 a Toxorhynchitini, 13 a Culicini, 6 a Aedini y 3 a Orthopodomyiini (subfamilia Culicinae), y 3 especies de la subfamilia Anophelinae son todas habitantes exclusivas de fitotelmata (Mitchell y Darsie, 1985; Campos y Gleiser, 2016; Stein et al., 2018).

Antecedentes sobre estudios realizados en Argentina

En Argentina, las primeras publicaciones sobre mosquitos que se desarrollan en fitotelmata datan de fines de la década de '50 y '60 del siglo XX. Estos fueron realizados en zonas templadas y se ocuparon del registro de especies y descripciones originales de los

estados inmaduros, con mención de las plantas hospedadoras (Martínez *et al.*, 1959; Casal *et al.*, 1966; Casal y García, 1966; Casal y García, 1967a, b, García y Casal, 1967, 1968a, b). Torales *et al.* (1972) realizaron el primer registro sobre la fauna de Culicidae de fitotelmata, además de ser el primer estudio con un perfil ecológico, en una región subtropical de Argentina (provincia de Corrientes). En él se describió las características físicas y químicas del agua presente en *Aechmea distichantha* Lemaire (Bromeliaceae), destacando la presencia de los estados inmaduros de cuatro especies de mosquitos, tres del género *Culex* Linnaeus y uno de *Phoniomyia* Theobald (actualmente un subgénero del género *Wyeomyia* Theobald). Once años después, continuando con los aspectos ecológicos del tema, Balseiro (1983) publica un trabajo que trata la selección de área de postura de *Cx. castroi*; y dieciséis años más tarde Campos y Lounibos (1999) estudiaron la comunidad de tres especies de *Culex* que se desarrollan en plantas de *Eryngium*.

Si bien en los últimos años se ha prestado más atención a las comunidades que albergan las fitotelmata, siguen siendo pocos los estudios ecológicos que se centraron en los climas templados de Argentina (Marti *et al.*, 2007; Campos, 2010; Albicocco *et al.*, 2011; Campos, 2015a; Junges *et al.*, 2016) siendo también escasos los realizados en clima subtropical (Rossi *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2011; Stein *et al.*, 2012, 2013, 2018; Campos, 2013, 2015b).

A pesar de los avances reflejados en las recientes publicaciones, la información sobre fitotelmata en la región subtropical de Argentina aún es escasa. El presente estudio busca ampliar la información existente, sobre la comunidad de mosquitos que habitan en fitotelmata de la región subtropical noreste de Argentina, aportando conocimientos referidos a la conservación de estos microambientes y a la detección de especies de mosquitos de interés médico. La información básica sobre la estructura de la comunidad de mosquitos que habitan en las fitotelmata es necesaria para conocer el rol que estas plantas tienen como hábitats de especies de interés médico como así también conocer las interacciones ecológicas que involucran a las especies de mosquitos de estos hábitats larvales y aportar datos para su conservación.

Objetivos generales

- Realizar un inventario de fitotelmata y de las especies de Culicidae que las habitan, de la región subtropical noreste de Argentina.
- Aportar conocimientos sobre las comunidades y asociaciones de las diferentes especies de mosquitos, y describir nuevas especies y estados inmaduros desconocidos.

Objetivos específicos

- Identificar las fitotelmata y las especies de Culicidae que se desarrollan en ellas en tres provincias del noreste argentino (Chaco, Formosa y Corrientes).
- Estudiar la estructura y composición de las comunidades de mosquitos presentes en las fitotelmata.
- Estudiar la abundancia estacional de las diferentes especies de mosquitos que habitan en las fitotelmata.
- Ampliar los conocimientos taxonómicos de especies de Culicidae que se desarrollan en fitotelmata, describiendo nuevas especies y estados inmaduros desconocidos para la ciencia y/o re-describiendo otras pobremente descriptas.
- Ampliar el conocimiento sobre la distribución actual de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata, presentes en tres provincias del noreste argentino.

Hipótesis

La riqueza específica y la estructura de las comunidades de culícidos que habitan en una clase específica de fitotelmata difieren de las otras clases y de la localización geográfica. Asimismo, la abundancia de las diferentes especies de Culicidae presentes en las fitotelmata y en cada región geográfica varía dependiendo de las estaciones del año.

CAPÍTULO II: Metodología general

Área de estudio

Las provincias de Formosa, Chaco y Corrientes se encuentran en el noreste argentino que corresponden a la región fitogeográfica Provincia Chaqueña, Distrito Oriental (Cabrera, 1971). Esta región está dentro de una llanura de inundación, donde la permeabilidad del suelo es moderada o moderadamente lenta y el escurrimiento es superficial con áreas anegadizas o que se inundan fácilmente (Bruniard, 1978). La presencia de bosques, palmares, selvas ribereñas, cañadas, esteros, bañados y áreas cubiertas con vegetación herbácea es característica. La comunidad clímax está constituida por quebrachales, como el Quebracho colorado *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae) y la comunidad subclímax por selvas ribereñas. El bosque es la asociación vegetal predominante, con bosques xerófilos en las zonas más altas, y palmares de *Copernicia alba* Morong. (Arecaceae) en las más bajas inundables. Los bosques pueden alcanzar una altura superior a 25 m. (Cabrera, 1971). Los arbustos son muy abundantes, siendo frecuentes el vinal *Prosopis ruscifolia* Griseb. (Fabaceae) que tiene carácter invasor, el garabato negro *Acacia praecox* Griseb. (Fabaceae), la granadilla *Castela coccinea* Griseb. (Simaroubaceae), el poleo *Aloysia gratissima* (Gill. et Hook) Tronc. (Verbenaceae) y muchos más. Entre las cactáceas son frecuentes *Opuntia chakensis* Link & Otto ex Salm-Dyck, *Opuntia retrorsa* Speg., *Eriocereus martinii* (Labour.) Britton, *Eriocereus guelichii* (Speg.) A. Berger (Cactaceae) y otras. Completan la comunidad muchas otras especies herbáceas y varias enredaderas. Los sotos con lianas y bromeliáceas son casi impenetrables. Las bromeliáceas son tanto terrestres como epífitas, aunque estas últimas no son muy abundantes. Bromeliáceas de hojas espinosas, como *Bromelia serra* Griseb., *Dyckia ferox* Mez y *Aechmea distinchantha* Lem. se destacan en el estrato herbáceo (Cabrera, 1971; Bruniard, 1978)

Sitio de muestreo

Se seleccionaron tres sitios de muestreo (Figura 2). La localidad Herradura (Formosa) (sitio 1) y San Cayetano (Corrientes) (sitio 2), se encuentran ubicados en la subregión Chaco Húmedo zona planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay (MDS y MA, 1999) (Figura 2). El clima corresponde a un régimen hídrico húmedo-subhúmedo. Los valores de las precipitaciones, la temperatura y el período libre de heladas son mayores en

el norte (Formosa) por tratarse de clima subtropical. Sin embargo, la humedad es mayor en el sur como consecuencia de la menor evapotranspiración (CIRN-INTA, 1982). La precipitación media anual varía de norte a sur entre 1200-1300 mm a 1000 mm al año. La temperatura media anual alcanza 22 °C en Formosa y 21,5°C en el norte de Corrientes (CIRN-INTA, 1982; Carnevali, 2003). En Formosa la temperatura mínima absoluta anual es -2.5 °C y 0,8 de frecuencia media de días con heladas y en Corrientes es -1.1 °C con 0,2 de frecuencia media de días con heladas en el año; dentro de la región la variación de la temperatura media es amplia, en enero el área presenta una media de 10 a 14 °C al sur y entre 24 y 27 °C al norte (Ragonese y Castiglioni, 1970). Las numerosas islas de las riberas del Paraná y Paraguay se encuentran ocupadas por inmensos pajonales, selvas en galería en los albardones y una rica flora acuática y palustre en los remansos de los ríos y arroyos (Ragonese y Castiglioni, 1970). El bosque es la formación más importante y está constituida por especies arbóreas con especies de la familia Fabaceae como Espinillo o Aromillo *Acacia caven* (Mol.) Mol, Ceibo *Erythrina crista-galli* L., Timbó blanco *Cathormion polyanthum* (A. Spreng.) Burkart; también hay Laureles *Ocotea suaveolens* (Meins.) Mez y *Nectandra membranacea* var. *Falcifolia* (Nees) Hassl. (Lauraceae); representantes de la familia Euphorbiaceae, Curupí *Sapium haemospermum* Müll. Arg. y Sangre de drago *Croton urucurana* Baill.; además de Ubajay *Eugenia myrcianthes* Nied. (Myrtaceae), Sauce criollo *Salix humboldtiana* Willd. (Salicaceae), Aliso de río *Tessaria integrifolia* Ruiz & Pav. (Asteraceae), con abundantes enredaderas. Hacia el norte se enriquece en especies, pudiéndose agregar el Ibirá pitá guazú *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (Fabaceae) y de la familia Poaceae Picanillas *Guadua paraguayana* Döll. y bambúes *Guadua angustifolia* Kunth (Manzi 1972), mientras que hacia el sur la vegetación se empobrece observándose en los albardones frente a la ciudad de Santa Fe árboles aislados o en pequeños grupos constituidos por pocas especies (Ragonese y Castiglioni, 1970).

Colonia Benítez (sitio 3) en la provincia del Chaco se ubica en la subregión Chaco húmedo zona esteros, cañadas y selva de ribera (MDS y MA, 1999), muy próximo a la zona descrita anteriormente por lo que podría presentar algunas características de la misma (Figura 2). Esta zona corresponde a la porción húmeda de las cuencas de los ríos Pilcomayo y Bermejo (Morello y Adámoli, 1974). La zona de esteros, cañadas y selva de ribera se encuentra constituida por llanuras aluviales de 1 a 5 km. de ancho, con meandros antiguos y

actuales y grandes cañadas dándose una intrincada red de ríos, alternando con albardones e interfluvios (CIRN-INTA, 1982). El clima es subhúmedo y más hacia el río Paraguay húmedo-subhúmedo, la precipitación media anual se encuentra entre 1100 y 800 mm de este a oeste con concentración estival, pero sin invierno seco (CIRN-INTA, 1982). La temperatura media anual va de 21 a 23 °C con valores medios para el mes de enero de 27-28 °C y para el mes de junio de 17-18 °C (CIRN-INTA, 1982). La provincia de Chaco constituye un modelado de vegetación heterogéneo cuya fisonomía se caracteriza por: bosques en galería, pajonales y esteros (Morello y Adámoli, 1974). Los bosques ocupan una estrecha franja a ambos lados de los ríos Negro y Tragadero, en el estrato superior (ejemplares de 12 hasta los 25 metros de altura) predominan especies de las familias Fabaceae, como Ibirá-pitá *P. dubium*, la Espina corona *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub, el Timbó colorado u Oreja de negro *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong y el Guayacán *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart, Lapachos *Tabebuia* spp. (Bignoniaceae), el Palo piedra *Diplokeleba floribunda* N.E. Br. (Sapindaceae), y el Palo lanza *Phyllostylon rhamnoides* (J.Poiss.) Taub. (Ulmaceae). El estrato inferior (8 - 12 metros de alto) está integrado por árboles bajos entre ellos palmeras de la familia Arecaceae, como palmeras Pindó *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassman y Mbocayá *Acrocomia totai* Mart., Aguay *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae), Tembetarí *Zanthoxylum* L. (Rutaceae), y arbustos Ñangapirí *Eugenia uniflora* L. y Guabiyú *Eugenia pungens* O. Berg. (Myrtaceae). Sobre los árboles crecen plantas epífitas de la familia Orchidaceae, como las orquídeas de los géneros *Brassavola* R. Br., *Oncidium* Sw., *Campylocentrum* Lindl.; claveles del aire y barbas de viejo o cabellos de ángel *Tillandsias* L. (Bromeliaceae), cardos *A. distichantha* (Bromaliacea), y algunas tunas epífitas *Rhipsalis* Gaertn., *Epiphyllum* Haw. (Cactaceae); y distintos tipos de helechos *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota, *M. vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel., *Polypodium squalidum* Vell. (Polipodiáceas), etc. Juntos a numerosas enredaderas. En el sotobosque prosperan doradillas y otros helechos nativos, algunas tunas que soportan sombra y humedad, agriales *Begonia cucullata* Willd. (Begoniaceae), calagualas *Anthurium paraguarenis* Eng. (Araceae), achiras (*Canna* L.) (Cannaceae) y tres variedades de cardos (Bromeliacea); el caraguatá en el interior del monte *Pseudananas macrodentes* (E.Morren)

Harms, el chaguar o cardo gancho *B. serra* y el cardo chuza *A. distichantha*, en los bordes del bosque hacia formaciones más abiertas y bajas, por ende, expuestos a una mayor insolación, mayores temperaturas, mayor evaporación y menor humedad como así también suelos más alcalinos (Schulz, 1961).

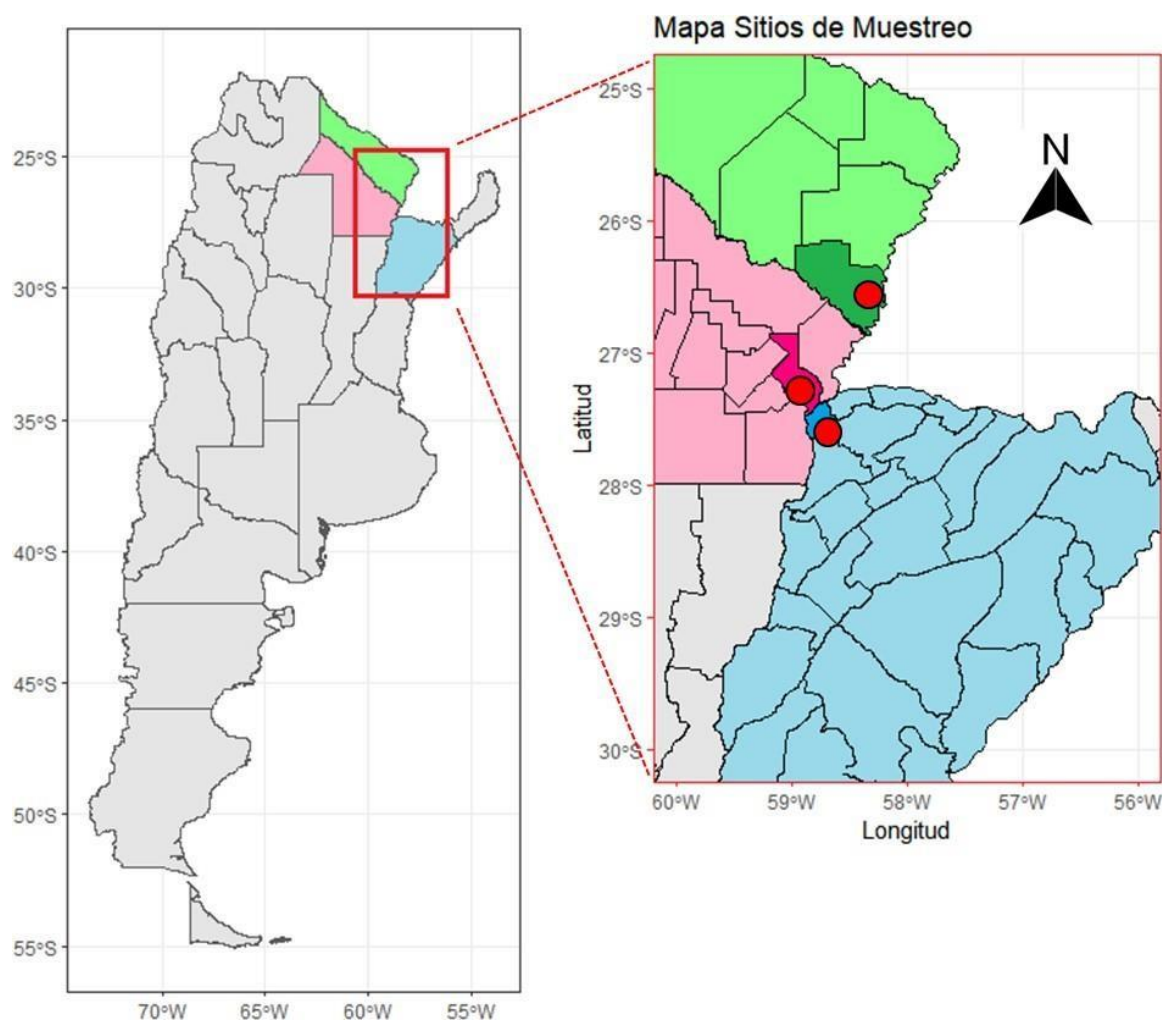


Figura 2 – Mapa con los sitios de muestreo. Azul; Provincia de Corrientes - Departamento de Riachuelo, Rosado; Provincia del Chaco - Departamento Primero de Mayo, Verde; Provincia de Formosa - Departamento Laishi. Círculo rojo; indica la localidad de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco).

A continuación, se realiza una descripción de cada uno de los sitios.

Herradura (Formosa): localidad perteneciente al departamento Laishí, ubicada sobre las márgenes del río Paraguay al sureste de la provincia de Formosa a unos 41 Km de la ciudad capital; cuenta con 2660 habitantes (INDEC, 2010). Surcada por los ríos Salado, el riacho Cortapick y riacho Ramírez; los dos primeros desembocan en la laguna Herradura y este a su vez en el río Paraguay (Figura 2 y 3). Existen otras dos lagunas de menor importancia como "La verde" y "Laguna Verde". Durante el período de estudio (febrero 2015- julio 2017) se registró una temperatura mínima promedio de 17,6 °C y temperatura máxima promedio de 28,2 °C, con precipitaciones medias de 12,5 mm (tabla 1). La colecta del material biológico se llevó a cabo en un vivero ubicado en las afueras del pueblo y en una estancia cercana a la ruta de ingreso al pueblo.

- Vivero (26°29'30,82"S 58°18'22,79"O): ubicado al noreste del pueblo, es un predio de aproximadamente 8 hectáreas que cuenta con tres invernáculos donde se cultivan una amplia variedad de plantas nativas y exóticas para su comercio. Al noreste el predio limita con una laguna y dentro de la vegetación autóctona del lugar se destaca un relicto de tacuaral de *G. chacoensis*.
- Estancia La Florencia (26°29'2,50"S 58°18'12,90"O): es un predio cuya superficie abarca aproximadamente tres hectáreas, a 400 metros del pueblo emplazado sobre el Riacho "El Salado" que bordea casi en su totalidad el lugar. El complejo resguarda el ecosistema ribereño de flora exuberante compuesta entre otras especies por lapachos, timbóes, ceibos y guayacanes, y fauna nativa. Cuenta con 3 piletas en depresiones naturales en la que se practica la piscicultura, y un puente colgante que permite cruzar el riacho "El Salado" hacia un islote de once hectáreas de vegetación autóctona (Gobierno de Formosa, 2020) (Figura 2).

San Cayetano (Corrientes): al noroeste de la provincia de Corrientes a 20 km de Corrientes Capital, cuenta con 872 habitantes (INDEC, 2010). Durante el período de estudio la temperatura mínima y máxima promedio fueron de 16,8 °C y 26,9 °C, respectivamente, con precipitaciones medias de 14,3 mm (tabla 1). La colecta del material biológico se realizó en el Parque Provincial San Cayetano, en campos aledaños al parque y en una vivienda particular, denominada Casa del médico.

Tabla 1- Medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) de las variables meteorológicas de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco).

Variable	Estación	Media ($\pm$ D.E.)		
		Herradura	San Cayetano	Colonia Benítez
T_{min} (°C)	otoño 2015	16,91 ($\pm$ 3,98)	15,88 ($\pm$ 4,38)	15,09 ($\pm$ 4,66)
	otoño 2016	15,01 ($\pm$ 7,07)	13,88 ($\pm$ 6,51)	12,76 ($\pm$ 7,37)
	otoño 2017	16,36 ($\pm$ 4,48)	15,65 ($\pm$ 4,25)	15,02 ($\pm$ 4,91)
	invierno 2015	14,79 ($\pm$ 4,64)	13,8 ($\pm$ 4,62)	13 ($\pm$ 5,23)
	invierno 2016	11,65 ($\pm$ 4,86)	11,33 ($\pm$ 4,36)	10,36 ($\pm$ 4,8)
	invierno 2017	14,73 ($\pm$ 5,45)	14,2 ($\pm$ 5,1)	13,53 ($\pm$ 5,63)
	primavera 2015	19,64 ($\pm$ 3,47)	18,28 ($\pm$ 3,35)	18,11 ($\pm$ 3,61)
	primavera 2016	17,81 ($\pm$ 4,22)	16,99 ($\pm$ 4,02)	16,38 ($\pm$ 4,39)
	primavera 2017	18,59 ($\pm$ 3,35)	17,41 ($\pm$ 3,59)	17,04 ($\pm$ 3,75)
	verano 2015	22,86 ($\pm$ 1,96)	22,26 ($\pm$ 2,18)	21,83 ($\pm$ 2,37)
	verano 2016	23,49 ($\pm$ 2,42)	22,43 ($\pm$ 2,94)	22,25 ($\pm$ 2,99)
	verano 2017	22,09 ($\pm$ 3,24)	21,33 ($\pm$ 3,27)	20,94 ($\pm$ 3,65)
T_{max} (°C)	otoño 2015	26,31 ($\pm$ 4,30)	25,68 ($\pm$ 4,19)	25,93 ($\pm$ 4,22)
	otoño 2016	24,26 ($\pm$ 6,28)	23,11 ($\pm$ 5,67)	23,45 ($\pm$ 5,64)
	otoño 2017	25,04 ($\pm$ 5,08)	23,75 ($\pm$ 4,72)	24,22 ($\pm$ 4,83)
	invierno 2015	25,58 ($\pm$ 5,58)	24,03 ($\pm$ 5,23)	24,18 ($\pm$ 5,57)
	invierno 2016	24,63 ($\pm$ 6,18)	22,66 ($\pm$ 5,72)	23,04 ($\pm$ 6,09)
	invierno 2017	27,75 ($\pm$ 5,78)	25,21 ($\pm$ 5,16)	26,02 ($\pm$ 5,35)
	primavera 2015	29,82 ($\pm$ 4,97)	28,26 ($\pm$ 4,49)	28,57 ($\pm$ 4,62)
	primavera 2016	29,35 ($\pm$ 4,01)	28,21 ($\pm$ 4,12)	28,52 ($\pm$ 4,13)
	primavera 2017	30,66 ($\pm$ 4,41)	29,46 ($\pm$ 4,82)	29,93 ($\pm$ 4,97)
	verano 2015	33,69 ($\pm$ 2,46)	32,47 ($\pm$ 2,43)	33,06 ($\pm$ 2,61)
	verano 2016	32,97 ($\pm$ 3,03)	32,13 ($\pm$ 3,53)	32,68 ($\pm$ 3,68)
	verano 2017	33,52 ($\pm$ 3,49)	32,18 ($\pm$ 3,49)	32,8 ($\pm$ 3,56)
HR_{min} (%)	otoño 2015	64,21 ($\pm$ 13,72)	57,12 ($\pm$ 13,98)	57,43 ($\pm$ 13,99)
	otoño 2016	60,67 ($\pm$ 14,89)	57,33 ($\pm$ 15,18)	59,27 ($\pm$ 15,35)
	otoño 2017	67 ($\pm$ 15,64)	64,71 ($\pm$ 15,9)	63,72 ($\pm$ 16,89)
	invierno 2015	57,32 ($\pm$ 18,19)	55,04 ($\pm$ 18,22)	55,15 ($\pm$ 19,38)
	invierno 2016	50,97 ($\pm$ 18,77)	49,76 ($\pm$ 18,85)	49,67 ($\pm$ 20,11)
	invierno 2017	47 ($\pm$ 15,90)	48,99 ($\pm$ 15,77)	46,39 ($\pm$ 17,11)
	primavera 2015	57,69 ($\pm$ 14,28)	54,26 ($\pm$ 14,69)	54,79 ($\pm$ 14,84)
	primavera 2016	52,43 ($\pm$ 14,93)	48,44 ($\pm$ 15,19)	49,36 ($\pm$ 14,82)
	primavera 2017	48,78 ($\pm$ 16,32)	46,02 ($\pm$ 18,17)	46,78 ($\pm$ 18,43)
	verano 2015	57,81 ($\pm$ 9,88)	54,54 ($\pm$ 10,12)	54,39 ($\pm$ 11,04)
	verano 2016	58,96 ($\pm$ 10,92)	54,59 ($\pm$ 12,16)	55,78 ($\pm$ 12,21)
	verano 2017	52,48 ($\pm$ 11,35)	52,63 ($\pm$ 10,88)	52,59 ($\pm$ 11,09)
HR_{max} (%)	otoño 2015	97,88 ($\pm$ 3,51)	94,3 ($\pm$ 4,84)	97,23 ($\pm$ 3,15)
	otoño 2016	96,75 ($\pm$ 4,34)	93,17 ($\pm$ 4,07)	97,38 ($\pm$ 3,13)
	otoño 2017	98,24 ($\pm$ 2,85)	95,95 ($\pm$ 3,47)	97,71 ($\pm$ 2,51)
	invierno 2015	94,30 ($\pm$ 8,05)	90,18 ($\pm$ 7,69)	93,5 ($\pm$ 7,65)
	invierno 2016	94,75 ($\pm$ 6,81)	89,51 ($\pm$ 6,66)	93,84 ($\pm$ 7,33)

Tabla 1- Medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) de las variables meteorológicas continuación.

	invierno 2017	90,68 ($\pm$ 10,35)	87,84 ($\pm$ 8,33)	91,14 ($\pm$ 8,58)
	primavera 2015	93,80 ($\pm$ 6,87)	91,57 ($\pm$ 6,86)	92,92 ($\pm$ 7,32)
	primavera 2016	95,60 ($\pm$ 5,05)	91,88 ($\pm$ 5,74)	95,08 ($\pm$ 4,22)
	primavera 2017	94,77 ($\pm$ 6,25)	90,52 ($\pm$ 7,95)	92,37 ($\pm$ 7,07)
	verano 2015	96,21 ($\pm$ 4,18)	94,54 ($\pm$ 3,75)	96,57 ($\pm$ 3,37)
	verano 2016	95,11 ($\pm$ 4,52)	93,58 ($\pm$ 4,17)	95,6 ($\pm$ 3,99)
	verano 2017	95,56 ($\pm$ 3,63)	93,92 ($\pm$ 4,16)	95,72 ($\pm$ 4,03)
PVA (hPa)	otoño 2015	20,17 ($\pm$ 4,28)	18,9 ($\pm$ 4,44)	19,01 ($\pm$ 4,41)
	otoño 2016	18,18 ($\pm$ 7,15)	17,14 ($\pm$ 7,09)	17,34 ($\pm$ 7,11)
	otoño 2017	20,81 ($\pm$ 4,87)	19,04 ($\pm$ 4,79)	18,98 ($\pm$ 4,93)
	invierno 2015	16,81 ($\pm$ 3,81)	15,9 ($\pm$ 3,99)	15,94 ($\pm$ 4,02)
	invierno 2016	14,14 ($\pm$ 3,44)	13,32 ($\pm$ 3,52)	13,33 ($\pm$ 3,43)
	invierno 2017	16,67 ($\pm$ 3,49)	15,46 ($\pm$ 3,84)	15,41 ($\pm$ 3,84)
	primavera 2015	22,01 ($\pm$ 4,63)	20,6 ($\pm$ 4,98)	20,76 ($\pm$ 4,8)
	primavera 2016	20,36 ($\pm$ 5,15)	19,2 ($\pm$ 5,29)	19,44 ($\pm$ 5,35)
	primavera 2017	21,29 ($\pm$ 4,23)	18,72 ($\pm$ 4,05)	18,95 ($\pm$ 4,1)
	verano 2015	27,99 ($\pm$ 2,58)	26,63 ($\pm$ 2,9)	27,03 ($\pm$ 3,08)
	verano 2016	27,92 ($\pm$ 28,54)	26,39 ($\pm$ 3,95)	26,81 ($\pm$ 3,94)
	verano 2017	27,05 ($\pm$ 4,12)	25,32 ($\pm$ 4,29)	25,52 ($\pm$ 4,29)
Prec (mm)	otoño 2015	6,12 ($\pm$ 17,20)	3,1 ($\pm$ 7,95)	3,51 ($\pm$ 10,51)
	otoño 2016	1,62 ($\pm$ 5,11)	3,12 ($\pm$ 13,87)	2,78 ($\pm$ 12,33)
	otoño 2017	6,72 ($\pm$ 17,98)	8,96 ($\pm$ 24,3)	8,58 ($\pm$ 23,7)
	invierno 2015	1,26 ($\pm$ 3,5)	2,46 ($\pm$ 9,85)	2,45 ($\pm$ 9,5)
	invierno 2016	1,10 ($\pm$ 4,06)	3,78 ($\pm$ 15,49)	3,82 ($\pm$ 15,24)
	invierno 2017	0,49 ($\pm$ 2,76)	1,21 ($\pm$ 4,1)	0,99 ($\pm$ 3,6)
	primavera 2015	6,60 ($\pm$ 16,06)	5,13 ($\pm$ 13,41)	5,7 ($\pm$ 19,01)
	primavera 2016	6,57 ($\pm$ 15,54)	5,74 ($\pm$ 17,89)	5,08 ($\pm$ 13,61)
	primavera 2017	4,16 ($\pm$ 11,82)	1,81 ($\pm$ 4,38)	2,6 ($\pm$ 5,95)
	verano 2015	6,50 ($\pm$ 19,02)	5,56 ($\pm$ 14,67)	5,61 ($\pm$ 14,06)
	verano 2016	6,59 ($\pm$ 18,01)	5,71 ($\pm$ 13,72)	5,79 ($\pm$ 17,14)
	verano 2017	3,30 ($\pm$ 8,18)	5,57 ($\pm$ 13,49)	5,16 ($\pm$ 12,26)

Abreviaciones: Tmin, temperatura mínima; Tmax, temperatura máxima; HRmin, humedad relativa mínima; HRmax, humedad relativa máxima; PVA, presión de vapor de agua; Prec, precipitaciones.



Figura 2 - Esteros en el riacho Cortapick. Formosa, Herradura.



Figura 3 - Selvas en galería en los albardones del Riacho “El Salado” con abundante vegetación acuática. Herradura, Formosa.

- Parque Provincial San Cayetano (27°33'6,22"S 58°40'38,75"O): Posee una superficie de 89 ha, que se expresa en una zona de paisaje ondulado, determinado por cordones arenosos y depresiones por erosión fluvial, en el desarrolla una variedad de ambientes. Se caracteriza por presentar numerosos cuerpos de agua que forman ríos, lagunas, esteros y el mismo cauce del Riachuelo; entremezclados con estos se desarrollan selva en galería, pastizales, bosques y palmares (EBCo, 2015) (Figura 4).



Figura 4 - Selva en galería con árboles de gran porte y sotobosque en el Parque Provincial San Cayetano. San Cayetano, Corrientes.

- Campo (27°33'11.18"S 58°40'30.96"O): predio contiguo al Parque provincial, se caracteriza por formaciones de pastizales, palmares, y el pastoreo de ganado (Figura 5).
- Casa del médico (27°34'0.65"S 58°42'57.92"O): a 2,5 km de la ruta de ingreso, es un predio de aproximadamente 2 hectáreas, con cañaveral de *G. chacoensis*, limoneros y palmeras entre la vegetación, además de que el predio es recorrido por un pequeño brazo del riachuelo.



Figura 5 - Palmares y estrato herbáceo con bromeliáceas y cactáceas en campos aledaños al parque. San Cayetano, Corrientes.

Colonia Benítez (Chaco): Pequeño municipio de aproximadamente 3.500 habitantes, ubicado en el departamento Primero de Mayo a 15 kilómetros de la ciudad de Resistencia. Cuentan con exuberantes arboledas típicas del monte chaqueño húmedo, tanto en los llanos como en la selva de galería formada alrededor del río Tragadero (Municipalidad de Colonia Benítez, 2020). Durante el período de estudio la temperatura mínima y máximas promedio fueron de 16,1 °C y 27,3 °C, respectivamente, con precipitaciones medias de 14,3 mm (tabla 1). La colecta del material biológico se realizó en la Reserva Natural Los Chaguares y en los caminos aledaños a la reserva. (Figura 6 y 7).

- Reserva Natural Los Chaguares (27°20'5.91"S 58°58'2.26"O): El predio que abarca 19 hectáreas de bosque nativo en el que se puede observar formaciones de esteros, cañadas y lagunas, en gran parte pertenecientes al riacho Tragadero (Figura 6). Una parte de la reserva se encuentra en estado de conservación total, sin ser afectado por la mano del hombre (APN, 2020).

- Caminos (27°20'7.07"S 58°57'46.61"O): este abarca el recorrido por una de las calles del pueblo en las proximidades a la vera del río Tragadero, próximo a la Reserva Natural Los Chaguares. Ingresando en mayor o menor medida a los predios lindantes a la calle (Figura 7).



Figura 6 - Estructura del paisaje, bosque y sotobosque en la Reserva Natural Los Chaguares. Colonia Benítez, Chaco.



Figura 7 - Bosque en galería en las márgenes del río Tragadero. Colonia Benítez, Chaco.

Colecta de inmaduros

Las colectas de los estados inmaduros de culícidos se llevaron a cabo en los tres sitios de muestreo durante 2 años y medios consecutivos, abarcando el período de febrero 2015 a julio 2017. Los muestreos se realizaron cada dos meses, con el fin de registrar los cambios estacionales de las diferentes especies. El número de muestra correspondiente a cada sitio se detalla en la sección “Materiales y métodos” de cada uno de los siguientes capítulos. Se tomaron muestras sin reposición de inmaduros de Culicidae que habitaban en el agua contenida en todos los tipos de fitotelmata presentes en los tres sitios.

Se extrajo toda el agua contenida en cada planta utilizando una pipeta provista de una pera de goma o un frasco aspirador, según las características de las fitotelmata. El frasco aspirador consiste en un frasco de vidrio cerrado herméticamente con un tapón de goma, el que cuenta con dos orificios por donde se colocan dos mangueras plásticas flexibles utilizadas para la aspiración (Consoli y Oliveira, 1994), todo en conjunto actúa a modo de sifón succionando el agua presente en las fitotelmata. En el caso particular de las fitotelmata caña de bambú, las muestras fueron tomadas mediante la apertura de un agujero con un taladro en el extremo superior de los internudos para poder acceder al interior del mismo para luego extraer el contenido del mismo mediante el uso del frasco aspirador, finalizando con dos lavados para remover la totalidad de los organismos (Figura 8). Los tocones (internudos que quedan abiertos luego de la caída de un bambú) y bambúes rotos, los huecos de árboles y las axilas de bromelias fueron muestreados utilizando un frasco aspirador mientras que, otras fitotelmata de estructura más sencillas y que acumulan menor volumen de agua (como las axilas de *Eryngium*) fueron muestreadas utilizando una pipeta. En el campo, el material recolectado fue transferido a bandejas de plástico con fondo blanco y con pipetas apropiadas se transfirieron larvas y pupas de las bandejas a envases, los que fueron tapados y rotulados con los correspondientes datos de colección (fecha de colecta, número y tipo de fitotelmata) (Figura 9). Las larvas y pupas extraídas fueron trasladadas al laboratorio para su recuento y determinación específica.

En planillas de campo se registraron los siguientes parámetros físico-químicos para caracterizar cada tipo de fitotelmata: pH, temperatura del agua (°C), color del agua (transparente claro, transparente oscuro, ocre claro, ocre oscuro, marrón claro, marrón

oscuro, negro claro y negro oscuro), turbidez del agua (baja, media y alta), volumen del agua (ml) y altura desde el suelo (cm) a la que se encuentra la fitotelmata, además se registró el grado de exposición al sol de la fitotelmata (expuesta al sol, sombra parcial, sombra total). La turbidez fue estimada visualmente, para ello se agitaba el contenido de agua colectada dentro del frasco aspirador y luego este era volcado a un recipiente de fondo blanco; se consideraba turbidez alta cuando no se veía el fondo del recipiente, turbidez baja cuando si se podía ver el fondo, y turbidez media si el grado de cobertura del fondo del recipiente era intermedio a las dos situaciones anteriores. El pH y la temperatura del agua fueron medidos con un phmetro portátil "Adwa" AD12 Pocket Tester Waterproof IP67 Multiparamétrico pH/Temperatura. La temperatura máxima, mínima y media del aire, precipitación, humedad máxima, mínima y media, y la tensión de vapor del aire fueron provistos por el Servicio Meterológico Nacional.



Figura 8- Colecta del material. Derecha: perforación de un internudo por medio de taladro manual. Izquierda: separación de estados inmaduros con bandejas plásticas de fondo blanco.



Figura 9 - Equipo para registro y recolección de culícidos en el campo: planilla de registro, tubos y frascos para transportar material, frascos aspiradores, bandejas plásticas.

Cría e identificación en laboratorio

Las larvas recolectadas de los primeros estadios fueron colocadas en vasos de plástico de 70 ml con una mezcla de agua del propio hábitat y agua declorada (agua corriente de red previo descanso de 2-3 días), y fueron criadas en grupos de hasta 20 individuos (siempre que fueran provenientes de la misma fitotelmata) hasta alcanzar el cuarto estadio (Figura 10). Las larvas predadoras fueron criadas en forma individual. Las larvas filtradoras fueron alimentadas con hígado en polvo y las larvas predadoras con larvas de otros mosquitos. Las larvas de cuarto estadio fueron matadas con alcohol 80%, y fijadas posteriormente con alcohol 70%. Las pupas provenientes de la misma fitotelmata, se colocaron en grupos de hasta 5 individuos, en vasos de plástico cubiertos con una tela de tul hasta la emergencia de los adultos. Una vez emergidos los adultos, estos fueron extraídos mediante un aspirador manual y traspasados a un vaso plástico cubierto con una tela de tul, fueron alimentados con agua azucarada al 10% embebida en trozos de algodón. Los adultos se mataron luego de 48 horas de emergidos, tiempo suficiente para que endurezca el tegumento y rote la genitalia de los machos, características éstas de importancia taxonómica.

Algunas larvas fueron criadas hasta adulto para facilitar la identificación de las especies; en estos casos la cría se realizó de forma individual, lo que permitió contar con las exuvias de la larva de estadio IV, de la pupa y el adulto correspondiente, y conformar una colección de referencia. El montaje de estados inmaduros se realizó siguiendo los protocolos estándares y se depositaron en la colección entomológica del Instituto de Medicina Regional (IMR).

En el laboratorio, bajo lupa y estereomicroscopio se determinaron específicamente larvas de estadio IV y adultos. La identificación se basó en claves dicotómicas y descripciones originales (Lane, 1953; Correa y Ramalho, 1956; Darsie, 1985); también en descripciones originales (Lynch Arribáizaga, 1891; Coquillett, 1906; Dyar y Knab, 1907a, b; Casal y García, 1967a; Casal y García, 1967b) y redescripciones (Augier *et al*, 2003; Rossi y Harbach, 2008). Los ejemplares quedaron depositados en el Instituto de Medicina Regional de la Universidad Nacional del Nordeste, en la provincia de Chaco.

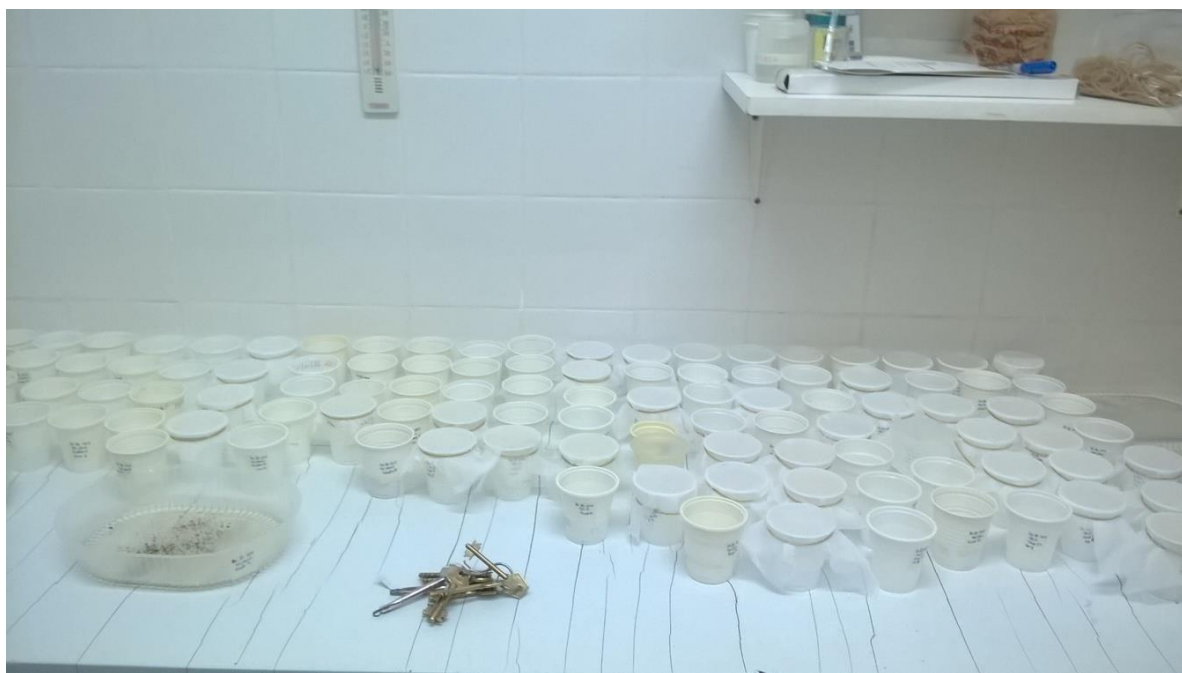


Figura 10 - Insectario, cría en vasos plásticos de larvas y pupas colectadas a campo.

CAPÍTULO III: Fitotelmata y las especies de Culicidae que se desarrollan en ellas en el noreste argentino

Introducción

En las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa la fauna de culícidos que utiliza fitotelmata como hábitat para el desarrollo de los estados inmaduros se encuentra representada por los géneros; *Haemagogus* Williston (con 3 especies), *Isostomyia* Coquillett (1), *Limatus* Theobald (1), *Sabethes* Robineau-Desvoidy (5), *Wyeomyia* Theobald (8) y *Toxorhynchites* Theobald (5); y los subgéneros *Microculex* Theobald (2) y *Phytotelmatomyia* Rossi y Harbach (2), pertenecientes al género *Culex* Linnaeus (Rossi, 2015; Stein *et al.*, 2018).

Estudios previos realizados en Chaco (Stein *et al.*, 2011a) y Corrientes (Torales *et al.*, 1972; Campos *et al.*, 2011; Campos, 2015b) han puesto de manifiesto que entre la flora del lugar *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae) y *Guadua chacoensis* (Rojas) Londoño y P.M. Peterson (Poaceae), se destacan como fitotelmata. De acuerdo a Greeney (2001) y Kitching (1971) las bromeliáceas (fitotelmata herbáceas) e internudos de bambú junto a los huecos de árboles (fitotelmata leñosas) son los tipos de fitotelmata más estudiados.

La familia Bromeliaceae predomina en los trópicos e incluye cerca de 1.000 especies, se caracteriza por la presencia de una roseta donde la disposición de las hojas puede variar produciendo distintos tipos de arreglos, siendo la disposición en forma de tanque o cisterna central la que acumula agua generando microambientes ricos en hojarasca y nutrientes que favorecen el crecimiento y desarrollo de organismos dulceacuícolas (Greeney, 2001; Cruz-García *et al.*, 2010). *Aechmea distichantha* es una bromeliácea terrestre y epífita que crece en bosques caducifolios, semidecíduos y perennes en el sur de Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina (Smith y Downs, 1979). Posee una alta plasticidad morfológica como respuesta al grado de exposición al sol, por lo que este factor ambiental incide en el tamaño de la planta actuando directamente sobre la capacidad de acumular agua e indirectamente en sus interacciones ecológicas; sin embargo, algunos estudios consideran que esto afectaría principalmente la macrofauna del follaje de las bromelias, pero no así a la macrofauna acuática de la fitotelmata (Cavallero *et al.*, 2009; Montero *et al.*, 2010). Las plantas que crecen a la sombra tienen mayor diámetro, menor cantidad de hojas, vainas más angostas y acumulan menos materia orgánica y menos agua, mientras que las plantas expuestas al sol acumulan mayor cantidad de agua y presentan mayor área de evaporación (Cavallero *et al.*, 2009). Especies de mosquitos pertenecientes a *Microculex* y

Phoniomyia son de las más frecuentes de encontrar en este tipo de microhábitat (Müller y Marcondes, 2006; Cardoso *et al.*, 2015). Se ha registrado que esta planta en Chaco y Corrientes alberga las especies *Culex* (Mcx.) *imitator* Theobald, *Culex* (Mcx.) *davisi* Kumm, *Wyeomyia* (Pho.) *muehlensi* Petrocchi, además de larvas predadoras de *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *haemorrhoidalis separatus* Lynch Arribálzaga (Torales *et al.*, 1972; Campos *et al.*, 2011; Stein *et al.*, 2011a)

En la misma categoría de fitotelmata herbácea, pero con una composición estructural más sencilla, se encuentran algunas especies del género *Eryngium* L. perteneciente a la familia Apiaceae. Este género es cosmopolita con 31 especies presentes en Argentina (Martínez, 2005) y solo algunas retienen agua en sus axilas (Campos, 2010). Son pocas las especies de mosquitos que se desarrollan en ellas, siendo las del subgénero *Phytotelmatomyia* específicas de esta planta (Balseiro, 1983; Campos y Lounibos, 1999), aunque se ha encontrado ocupándolas accidentalmente a *Aedes albifasciatus* Macquart en un área del Río de La Plata en la provincia de Buenos Aires, y a *Culex* (Cux.) *dolosus* Lynch Arribálzaga y *Culex* (Cux.) *spinosus* Lutz en Brasil (Lozovei y Lutz, 1976; Da Silva Mattos *et al.*, 1978; Campos y Lounibos, 1999).

En las fitotelmata leñosas el tamaño y la posición del orificio de apertura es un factor importante ya que limita el ingreso de la materia orgánica presente, determinando la cantidad y tamaño de la misma (Louton *et al.*, 1996). La profundidad del hueco incide sobre la estabilidad del ambiente acuático, por lo que un hueco pequeño pero profundo es más estable que uno grande y poco profundo, debido en este último caso a la pérdida de agua por evaporación; y por último también incide en el número de especies, de individuos y porcentaje de la fauna total presente (Louton *et al.*, 1996; Sota, 1996; Campos, 2015b). Los huecos de árboles, tocones e internudos de bambúes tienen distintas características morfológicas y brindan distintos recursos para la macrofauna presente en ellos. Los dos primeros generan ambientes menos estables ya que hay mayor pérdida de agua por evaporación que en los internudos, además en estos últimos la capacidad de retener el agua no depende tanto de su longitud como sí de la altura donde está el orificio lateral (Campos, 2015b).

Los huecos de árboles son microhábitats para distintas especies neotropicales vectores de organismos patógenos y por tal motivo muchas investigaciones se realizaron sobre este tipo de fitotelma (ej.: Yanoviak, 1999a; b). Estudios llevados a cabo en Panamá y

en América del Sur (Venezuela, Brasil y Argentina) han registrado especies de los géneros *Aedes* Meigen, *Anopheles* Meigen, *Culex*, *Haemagogus*, *Limatus*, *Orthopodomyia* Theobald, *Sabethes*, *Toxorhynchites*, *Trichoprosopon* Theobald y *Wyeomyia* criando en este microhábitat (Machado-Allison *et al.*, 1986; Yanoviak, 1999a; Yanoviak *et al.*, 2006; Pinto *et al.*, 2009).

Los representantes de bambúes leñosos que tienen distribución en Argentina pertenecen a cinco géneros nativos: *Chusquea* Kunth (Noroeste, Noreste y Andino-patagónica), *Colantheia* McClure y E. W. Sm. (Noreste), *Guadua* Kunth (Noreste), *Merostachys* Spreng. (Noreste) y *Rhipidocladum* McClure (Noroeste); mientras que las especies introducidas pertenecen a tres géneros de origen asiático: *Arundinaria* Michx., *Bambusa* Schreb. y *Phyllostachys* Siebold y Zucc. (Guerreiro, 2013; Lizarazu, 2013).

El género *Bambusa* originario del viejo mundo fue introducido y cultivado en América por su importancia económica, encontrando entre sus representantes *Bambusa tuldoide* Munro que se utiliza para la construcción, y *Bambusa vulgaris* var. *vittata* Rivière y C. Rivière que es ornamental (Lizarazu, 2013). En los culmos de estas plantas se desarrollan estados inmaduros de varias especies de mosquitos (Lounibos y Machado-allison, 1993; Müller, 2008; Navarro *et al.*, 2007; Ceretti-júnior *et al.*, 2014).

Los ejemplares del género nativo *Guadua* son huecos y sus internudos sanos son bien conocidos por la capacidad de bombear y albergar grandes cantidades de agua, ésta al ser suministrada por secreciones de la misma planta resulta un hábitat acuático que persiste inclusive durante una marcada estación seca local (Louton *et al.*, 1996). Los internudos de bambúes son uno de los hábitats más comunes para las larvas de mosquitos siendo la fauna característica de este tipo de fitotelmata las especies de la tribu Sabethini (Louton *et al.*, 1996; Lozovei, 2001; Campos *et al.*, 2011). En la selva paranaense se han identificado 11 especies de Culicidae capaces de desarrollarse en internudos de bambú, nueve de las cuales se encontraron en el Parque Nacional Iguazú, un punto de alta diversidad biológica de Argentina (Campos *et al.*, 2011; Stein *et al.*, 2018).

Frank (1983) señala que existe una estrecha relación entre la planta hospedadora y la comunidad de insectos que se desarrolla en ella, por lo que la presencia de estructuras capaces de acumular agua es un requisito necesario, pero no suficiente para que la fitotelmata pueda albergar organismos. La asociación y especificidad entre especies nativas de mosquitos y plantas hospedadoras indican procesos co-evolutivos estrechos entre ellas

(Delgado-Petrocelli y Machado-Allison, 2009). Sin embargo, en algunos casos plantas cultivadas fuera de su área de distribución natural se han convertido en un hábitat apto para algunas especies de mosquitos autóctonas; el éxito de estos dípteros a desarrollarse en los microambientes que les ofrecen las plantas introducidas podría deberse a las relaciones filogenéticas de éstas últimas con las especies nativas que también retienen agua, ya que cuanto mayor sea la cercanía evolutiva entre ellas, mayor es su semejanza morfológica (Delgado-Petrocelli y Machado-Allison, 2009; Lounibos y Frank, 2009).

Objetivo: el objetivo del presente capítulo es identificar las fitotelmata y las especies de Culicidae que se desarrollan en ellas en tres provincias del noreste argentino, Chaco, Corrientes y Formosa.

Materiales y métodos

Sitios de muestreo: se seleccionaron tres localidades en la subregión Chaco Húmedo, dos de ellas, Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes), pertenecientes a la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay; y Colonia Benítez (Chaco) en la zona esteros, cañadas y selva de ribera (MDS y MA, 1999). Los sitios y la metodología de muestreo empleada fueron previamente descriptos en el apartado Metodología general.

Análisis generales de las fitotelmata de la región y los culícidos presentes: se realizó un inventario de las plantas que fueron identificadas como fitotelmata en los tres sitios de muestreo para las tres localidades de estudio. Se registró la abundancia (N_C) y riqueza específica (Mg) de culícidos presentes en cada fitotelmata por sitio (Herradura N_{C_H} , Mg_H ; San Cayetano $N_{C_{SC}}$, Mg_{SC} ; Colonia Benítez $N_{C_{CB}}$, Mg_{CB}). Para la estimación de la riqueza específica se utilizó el índice de riqueza de Margalef $Mg = (S - 1) / \ln N$, siendo S el número de especies de culícidos hallada en ese sitio y N el número total de individuos colectados en las fitotelmata de ese sitio, este índice tiene un valor mínimo igual a cero cuando solo existe una especie en la muestra.

Tamaño de la muestra para las familias Bromeliaceae y Poaceae: en un primer muestro exploratorio del área de estudio se observó que bambúes y bromelias eran particularmente abundantes en los sitios de muestreo, por lo que para estos tipos de fitotelmata se estableció

determinar el tamaño mínimo de la muestra por medio de curvas de acumulación de especies ajustadas con la ecuación de Clench de acuerdo a lo establecido por Jiménez-Valverde y Hortal (2003). La ecuación de Clench permite modelar la relación entre esfuerzo de muestreo y número de especies encontradas, proporcionando un buen ajuste para diversos taxones de artrópodos (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halfpeter, 2000). Mediante el cálculo de la pendiente al final de la curva (valor menor de 0,1 indica un inventario bastante completo y altamente fiable) y la proporción de la fauna registrada se evaluó la calidad del muestreo, para luego establecer un número mínimo de muestra.

Ecuación de Clench:

$$S_n = a \cdot n / (1 + b \cdot n)$$

a = tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario.

b = parámetro relacionado con la forma de la curva.

n = número de muestras

S_{obs} = número de especies observadas

Pendiente (en un punto n) = $a / (1 + b \cdot n)^2$

Proporción de la fauna registrada = $S_{obs} / (a/b)$

Para registrar el 95% de la fauna $n_{0,95} = 0,95 / [b \cdot (1 - 0,95)]$

R^2 = Coeficiente de determinación, valores cercanos a 1 indican un buen ajuste del modelo.

Se evaluó la calidad del inventario para culícidos que habitan en axilas de bromelias en Colonia Benítez considerando un muestreo exploratorio de 26 bromelias en las cuales se registró cuatro especies de mosquitos; y para San Cayetano una muestra de siete bromelias con un registro de cuatro especies de culícidos (Figura 11). En ambos casos se observó un buen ajuste del modelo siendo el R^2 mayor al 85%. Se consiguió un registro bastante completo y fiable de la fauna (pendientes < 0,1; fauna registrada > 90%). Para obtener un registro del 95% de la fauna de culícidos que crían en axilas de bromelias, se requiere como número mínimo de muestras ocho bromelias en San Cayetano y 20 bromelias en Colonia Benítez (Tabla 2).

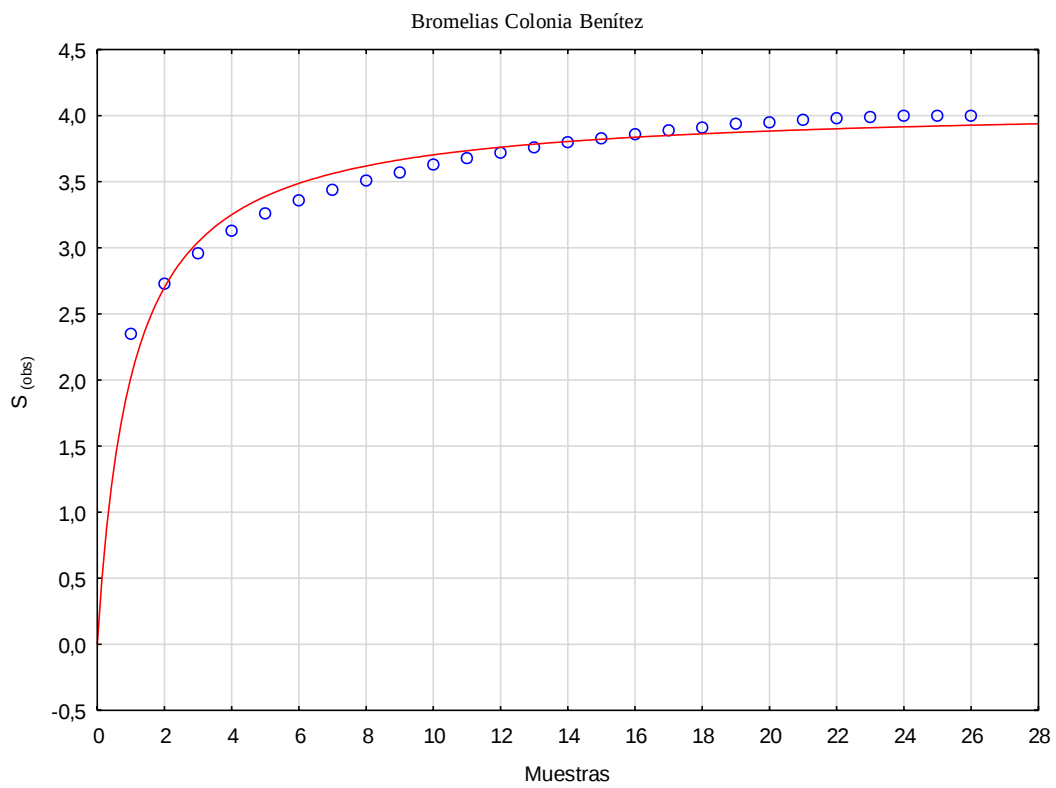
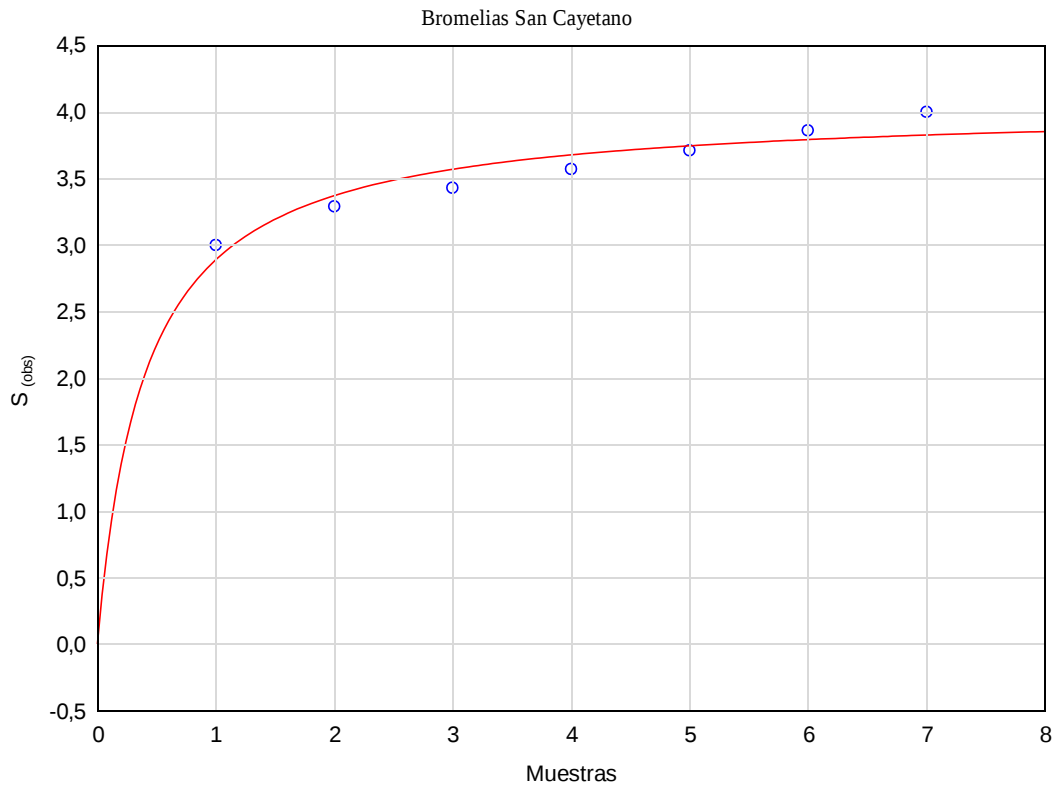


Figura 11- Curva de acumulación de especies. Arriba: bromelias de San Cayetano. Abajo: bromelias de Colonia Benítez. $S_{(obs)}$: número de especies registradas.

Tabla 2 - Parámetros de la ecuación de Clench para las bromelias en San Cayetano y Colonia Benítez.

Parámetros	San Cayetano	Colonia Benítez
a	10,1	3,99
b	2,49	0,97
n	7	26
S	4	4
R^2	88%	98%
$(1 + b*n)$	24,43	51,22
Pendiente	0,017	0,0015
fauna registrada	98,61%	97,24%
$n_{0,95}$	7,63	19,59

Se evaluó la calidad del inventario para culícidos que habitan en internudos de bambúes en Herradura considerando un muestreo exploratorio de 14 internudos de las cuales se registró tres especies de mosquitos; y para San Cayetano una muestra de 13 internudos con un registro de tres especies de culícidos (Figura 12). En ambos casos se observó un buen ajuste del modelo siendo el R^2 mayor al 90%. Se consiguió un registro bastante completo y fiable de la fauna (para ambos sitios pendiente $< 0,01$; fauna registrada $> 95\%$). Para obtener un registro del 95% de la fauna de culícidos que crían en internudos de bambúes, se requiere como número mínimo de muestras 7 internudos para San Cayetano y 21 internudos para Herradura (Tabla 3).

Tabla 3- Parámetros de la ecuación de Clench para los internudos en San Cayetano y Herradura.

Parámetros	San Cayetano	Herradura
a	8,74	2,78
b	2,78	0,92
n	13	14
S	3	3
R^2	95,04%	90,41%
$(1+b*n)$	49,14	26,88
Pendiente	0,0036	0,0038
fauna registrada	95,42%	99,28%
$n_{0,95}$	6,83	20,65

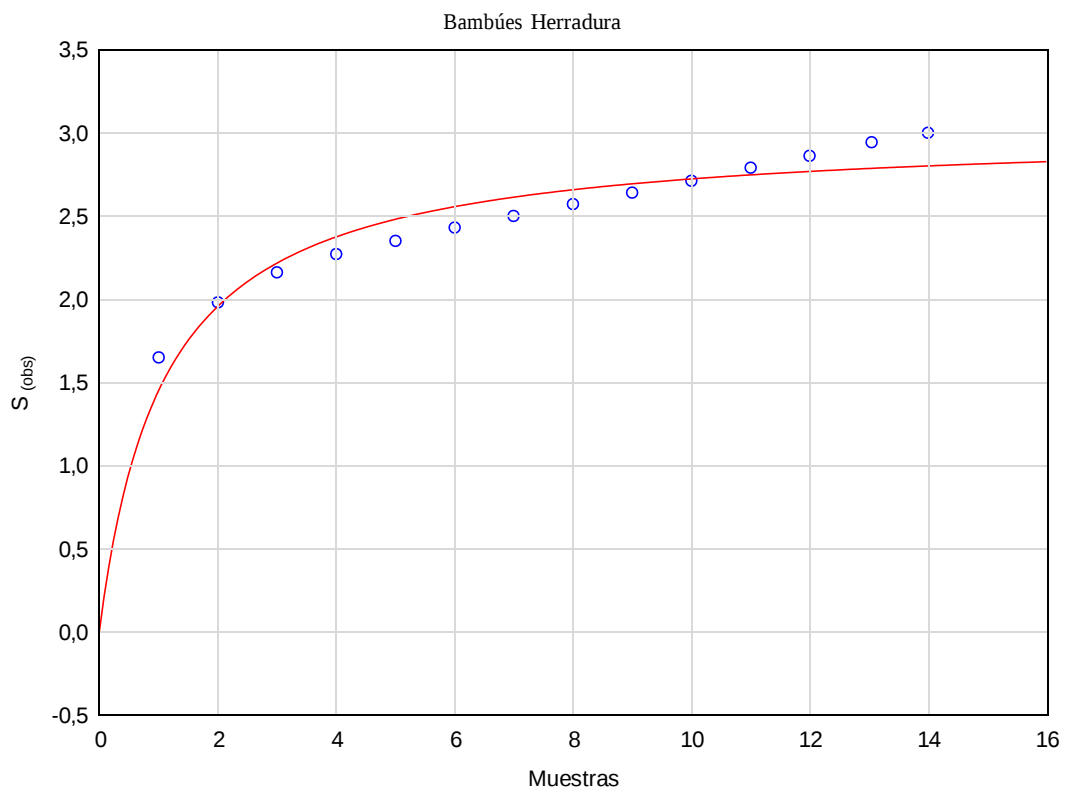
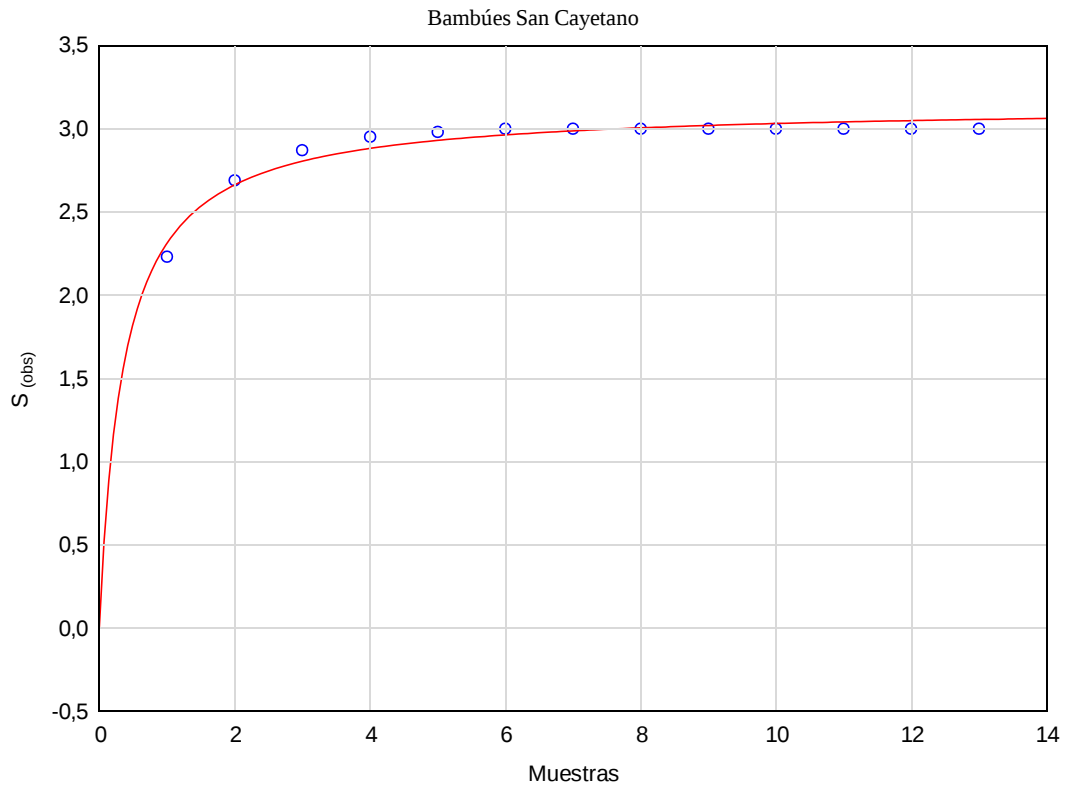


Figura 12- Curva de acumulación de especies. Arriba: bambúes de San Cayetano. Abajo: bambúes de Herradura. $S_{(obs)}$: número de especies registradas.

En base al análisis anterior y a estudios previos realizados en el área de estudio (Stein *et al.*, 2011a; Campos, 2015b) se estableció un tamaño mínimo de muestra para los internudos de bambúes en San Cayetano y en Herradura de $N = 80$; y tamaño mínimo de muestra para bromelias de $N = 25$ en Colonia Benítez y San Cayetano. Respecto a las bromeliáceas revisadas en Herradura estas conforman un grupo de 6 plantas, por lo que el tamaño de la muestra en este sitio quedó restringido a $N = 6$. Para aquellas fitotelmata que fueran menos abundantes o eventuales (huecos de árboles, brácteas de palmeras, hojas caídas, etc.) se consideró como tamaño de muestra todas las fitotelmata que presentaron estados inmaduros de culícidos.

Caracterización del tipo de fitotelmata en las localidades de estudio: *Familia Poaceae*, se consideró el período comprendido entre septiembre de 2016 a julio de 2017, en el cual se revisaron 80 internudos de bambúes y en aquellos que albergaran larvas de culícidos se registraron las siguientes variables morfométricas para su caracterización, diámetro externo, altura del internudo (considerada desde la base del internudo al orificio lateral del mismo), espesor del internudo, altura del orificio lateral del internudo al suelo, volumen, temperatura y pH del agua contenida; se obtuvo la capacidad máxima del internudo por medio de la ecuación ($\pi * i^2 * d/4$), donde i = diámetro interno (diámetro externo menos el espesor) y d = altura del internudo (Sota y Mogi, 1996). Además, se registraron las variables cualitativas: estado de la caña (viva, muerta) y presencia o ausencia de agua acumulada.

Análisis de los datos

Se calculó la media y los desvíos estándares (D.E.) de cada variable. Se estudió la fluctuación estacional del volumen del agua contenida en las plantas, estimando la proporción de plantas conteniendo agua por localidad y estación. Por medio del análisis de la prueba U de Mann-Whitney se buscaron diferencias significativas entre las variables morfométricas y entre la cantidad de internudos con agua en las distintas estaciones en cada localidad. Mediante el coeficiente de correlación de Spearman se analizó para cada localidad la relación entre las variables morfométricas y el volumen de agua retenida por cada internudo, entre el número de internudos con agua y la abundancia total de larvas y/o pupas, y entre las variables morfométricas y la abundancia de larvas y/o pupas colectadas por cada internudo. Para evaluar la intensidad de la correlación de los rangos de Spearman

se tendrá en cuenta la escala propuesta por Martínez Ortega (2009).

Familia Bromeliaceae, se muestrearon 25 plantas en las localidades de San Cayetano y Colonia Benítez, y seis plantas en Herradura, durante el período de muestreo (septiembre de 2016 a julio de 2017). Se registraron las variables físico-químicas del agua contenida en ellas: volumen, pH y temperatura. Para el análisis morfométrico de las plantas se estableció una sub-muestra por cada localidad a partir del tamaño mínimo de la muestra presente en Herradura (Herradura = 6, San Cayetano = 6 y Colonia Benítez = 6); y se registraron las siguientes variables por única vez, número de hojas totales por planta, número de hojas que contienen agua, ancho de la vaina foliar, largo de la hoja y volumen de agua retenido por hoja (capacidad de la hoja). Las seis bromeliáceas que se muestrearon en Colonia Benítez corresponden a tres plantas ubicadas bajo la sombra profunda en la Reserva los Chaguares y tres plantas bajo la exposición directa del sol en el camino próximo a la reserva, ya que es el único de los tres sitios en que las bromeliáceas se encontraban bajo estos dos grados de exposición al sol.

Análisis de los datos

Se calculó la media y el desvío estándar (D.E.) para todas las variables físico-químicas del agua y de las variables morfométricas de las plantas. Por medio del análisis de la varianza de Kruskal-Wallis con el posterior el test de Dunn para comparaciones múltiples para los datos no-paramétrico, y del análisis de la varianza ANOVA con el posterior test de Holm-Sidak para comparaciones múltiples para datos con distribución normal, se buscaron diferencias significativas entre las variables medidas para las muestras y de las sub-muestras de cada localidad. Utilizando los datos registrados en las muestras se estudió la fluctuación estacional del volumen de agua contenida en las bromeliáceas, estimando y graficando la proporción de plantas conteniendo agua para cada localidad y estación. Luego mediante el coeficiente de correlación de Spearman se estudió para cada localidad la relación entre el número de bromeliáceas con agua y la abundancia de larvas y/o pupas colectadas, y entre el volumen, la temperatura y el pH del agua acumulada con la abundancia de larvas y/o pupas colectadas. Para evaluar la intensidad de la correlación de los rangos de Spearman se tendrá en cuenta la escala propuesta por Martínez Ortega (2009). Utilizando los datos de las sub-muestras y mediante el coeficiente de correlación de Spearman se estudió para cada localidad la relación entre las variables morfométricas y el volumen de agua retenida por la planta.

Resultados

Se registraron un total de 17 plantas que forman fitotelmata en las localidades de Herradura (Figura 13), Colonia Benítez (Figura 14) y San Cayetano (Figura 15), y tanto nativas como introducidas albergaron representantes de la fauna de culícidos. Once fueron identificadas hasta el nivel de especie (Tabla 4), todas nativas excepto 4: *Bambusa vulgaris* var. *vittata* Rivière y C. Rivière, *Aechmea miniata* var. *discolor* (Beer) Beer ex Baker, *Alocasia macrorrhiza* (L.) Don in Sweet y *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook.

Las familias de plantas en las que se registró el mayor porcentaje de inmaduros de Culicidae fueron: Bromeliaceae (73,2%), Poaceae (21,9%) y Apiaceae (4,5%), siendo menor al 1% para el resto de las familias. *Aechmea distichantha* fue la fitotelmata en la que se colectó la mayor cantidad de culícidos ($N_C = 4.945$), registrándose 5 especies pertenecientes a las tribus Culicini (2), Toxorhynchitini (2) y Sabethini (1), y fueron encontradas hasta cuatro especies habitando en la misma planta. *Guadua chacoensis* fue la segunda fitotelmata en la que se colectó la mayor cantidad de mosquitos ($N_C = 1.480$), con seis especies de culícidos de las tribus Sabethini (4) y Toxorhynchitini (2) (Tabla 5). Tanto en *G. chacoensis* como en *B. vulgaris* se registró un máximo de tres especies de culícidos habitando juntas en un mismo internudo.

En Herradura se registraron siete árboles de gran porte con huecos en sus troncos que acumularon agua, de los cuales en solo uno de ellos se encontró una larva de mosquito. Estos árboles no han sido identificados taxonómicamente por lo que fueron agrupados dentro de la categoría, hueco de árbol sin identificar. En esta localidad también fueron encontradas eventualmente hojas de árboles caídas en el suelo que acumularon agua, pero no albergaron culícidos, estas se las catalogó en la categoría hoja caída sin identificar.

Otras fitotelmata fueron las vainas secas (2) de hojas de las palmeras *Roystonea regia* (Kunth) O. F. Cook y *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae), en Herradura y San Cayetano respectivamente, la primera es una especie exótica cultivada por su valor ornamental y la segunda es una especie nativa, solo en esta última se registraron larvas de culícidos ($N_C = 18$).

En Herradura se registró el mayor número de fitotelmata (9) y en cuanto a los culícidos, presentó la menor abundancia y valores diferentes de riqueza específica ($N_{CH} = 1.069$; $Mg_H = 1,004$) comparada con las otras dos localidades.



Figura 13- Fitotelmata registradas en Herradura (Formosa) durante el período 2015-2017. A: *Aechmea miniata* var. *discolor*. B: Bromeliaceae ornamental epífita (morfo-especie 2). C: Bromeliaceae terrestre (morfo-especie 1). D: Hoja de árbol caída E: Bráctea floral de palmera *Roystonea regia*. F: *Ravenela madagascariensis*. G: agua acumulada en la bifurcación del tronco del árbol.



Figura 14- Fitotelmata registradas en Colonia Benítez (Chaco) durante el período 2015 - 2017. A: *Aechmea distichantha* con alta exposición al sol. B: *A. distichantha* con baja exposición al sol. C: *Alocasia macrorrhiza*. D: Detalle de la axila de la hoja de *A. macrorrhiza*. E: Detalle del hueco formado en el tronco del árbol *Prosopis nigra*. F: *P. nigra* en la Reserva Natural Los Chaguares. G: Detalle de la axila de la hoja de *Eryngium stenophyllum*. H: especie exótica *Bambusa tuldoide*, con una perforación realizada con taladro. I: especie exótica *Bambusa vulgaris* var. *vittata*.



Figura 15- Fitotelmata registradas en San Cayetano (Corrientes) durante el período 2015- 2017. A: *Aechmea distichantha* epífita con inflorescencia. B: Detalle de la axila de la hoja de *Eryngium* sp. C: Bromeliácea ornamental con inflorescencia (morfo-especie 3). D: Bráctea floral de *Acrocomia aculeata* acumulando agua. E: *Guadua chacoensis* con perforación natural en el internudo.

Tabla 4- Lista de plantas que forman fitotelmata en Herradura (Formosa), Colonia Benítez (Chaco) y San Cayetano (Corrientes). E: estructura, O: origen, H: hábitat, Ax: axilas de las hojas, Ex: exótica, Te: terrestre, Ep: epífita, N: nativa, ND: no determinado, Bp: brácteas de palmeras, In: internudos, To: tocones, Hu: huecos en los troncos y ramas, Lf: lámina foliar.

Fitotelmata	E	O	H	Provincia y Área biogeográfica
Acaceae				
<i>Alocasia macrorrhiza</i> (L.) Don in Sweet	Ax	Ex	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selvade ribera.
Apiaceae				
<i>Eryngium stenophyllum</i> Urb.	Ax	N	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selvade ribera.
<i>Eryngium</i> sp.	Ax	N	Te	Corrientes: planicie de inundación de los ríos Paraná yParaguay.
Bromeliaceae				
<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	Ax	N	Te/ Ep	Chaco: esteros, cañadas y Selvade ribera. Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
<i>Aechmea miniata</i> var. discolor Beer ex Baker.	Ax	Ex	Te/ Ep	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Morfo-especie 1	Ax	ND	Te/ Ep	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Morfo-especie 2	Ax	ND	Ep	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Morfo-especie 3	Ax	ND	Te	Corrientes: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Strelitziaceae				
<i>Ravenela madagascariensis</i> Sonn.	Ax	Ex	Te	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Arecaceae				
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	Bp	N	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selvade ribera.
<i>Roystonea regia</i> (Kunth) O.F. Cook	Bp	Ex	Te	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Fabacea				
<i>Prosopis nigra</i> Griseb.	Hu	N	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selvade ribera.
Poaceae				
<i>Bambusa tuldoidea</i> Munro	In/ To	Ex	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selva de ribera.
<i>Bambusa vulgaris</i> var. vittata Riviére y C. Riviére	In/To	Ex	Te	Chaco: esteros, cañadas y Selva de ribera. Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
<i>Guadua chacoensis</i> (Rojas) Londoño y P.M. Peterson	In/ To	N	Te	Corrientes: planicie de inundación de los ríos Paraná yParaguay. Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Árbol sin identificar	Hu	ND	Te	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.
Hojas caídas sin identificar	Lf	ND	Te	Formosa: planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay.

Tabla 5- Culicidae y planta hospedadora halladas en Herradura (Formosa), Colonia Benítez (Chaco) y San Cayetano (Corrientes).

Subfamilia -Tribu	Especies	Planta hospedadora
Toxorhynchitinae		
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) bambusicola</i> Lutz y Neiva		<i>Aechmea distichantha</i>
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis</i> Dyar y Knab		<i>Guadua chacoensis</i> <i>Bambusa vulgaris</i> var. <i>vittata</i>
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) haemorrhoidalis separatus</i> Lynch Arribalzaga		<i>Aechmea distichantha</i> Morfo-especie 1
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi</i> Dyar y Knab		<i>Guadua chacoensis</i> <i>Bambusa vulgaris</i> var. <i>vittata</i>
Culicinae		
Sabethini		
<i>Sabethes (Peytonulus) identicus</i> Dyar y Knab		<i>Guadua chacoensis</i>
<i>Sabethes (Peytonulus) undosus</i> Coquillett		<i>Guadua chacoensis</i>
<i>Wyeomyia (Miamiya) codiocampa</i> Dyar y Knab		<i>Guadua chacoensis</i> <i>Bambusa vulgaris</i> var. <i>vittata</i>
<i>Wyeomyia (Wyeomyia) medioalbipes</i> Lutz		<i>Guadua chacoensis</i>
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) muehlensi</i> Petrocci		<i>Aechmea distichantha</i>
Culicini		
<i>Culex (Culex) coronator</i> Dyar y Knab		<i>Acrocomia aculeata</i>
<i>Culex (Microculex) davisi</i> Kumm		<i>Aechmea distichantha</i> <i>Aechmea miniata</i> Morfo-especie 1
<i>Culex (Microculex) imitator</i> Theobald		<i>Alocasia macrorrhiza</i> <i>Aechmea distichantha</i> Morfo-especie 1 <i>Alocasia macrorrhiza</i>
<i>Culex (Phytotelmatomyia) castroi</i> Casal y García		<i>Eryngium</i> sp. <i>Eryngium stenophyllum</i>
<i>Culex (Phytotelmatomyia) renatoi</i> Lane y Ramallho		<i>Eryngium</i> sp.
Aedini		
<i>Haemagogus (Haemagogus) spegazzinii</i> Brèthes		<i>Prosopis nigra</i> Árbol sin identificar

En Colonia Benítez se registraron seis tipos de fitotelmata, en esta localidad se observó la mayor abundancia y menor riqueza de culícidos ($N_{C\ CB} = 3.288$; $Mg_{CB} = 0,7409$). Mientras que la menor cantidad de fitotelmata se registró en San Cayetano (5), con valores intermedios para la abundancia de culícidos y la mayor riqueza de especies ($N_{C\ SC} = 2.495$; $Mg_{SC} = 2,046$) respecto de las otras dos localidades.

En Herradura y Colonia Benítez se registraron algunos ejemplares de la especie

exótica *B. vulgaris* var. *vittata*. En Herradura *B. vulgaris* var. *vittata* se encontró en el borde de un parche de *G. chacoensis*, y en ambas especies se encontraron larvas y/o pupas de *Toxorhynchites theobaldi* Dyar y Knab, *Tx. guadeloupensis* Dyar y Knab y *Wy. codiocampa* Dyar y Knab. Mientras que en Colonia Benítez *B. vulgaris* var. *vittata* fue hallada con *B. tuldoidea*, especie también exótica, sin hallarse culícidos en ellas.

Eryngium stenophyllum Urb. (Apiaceae) fue registrada en Colonia Benítez y *Eryngium* sp. en el parque provincial San Cayetano. En las axilas de ambas apiáceas, la especie dominante fue *Culex* (Phy.) *castroi*, encontrándose también, un ejemplar de *Cx.* (Phy.) *renatoi* en *Eryngium* sp.

Poaceae: *Guadua chacoensis*

Representantes de la familia Poaceae se registraron en las tres localidades mientras que *G. chacoensis* se encontró en dos de ellas, Herradura y San Cayetano.

Se revisaron 926 internudos de *G. chacoensis* (San Cayetano = 476; Herradura = 450). En San Cayetano el 80,7% (384 /476) eran internudos de bambúes vivos, de las cuales el 56,8% (218/384) contenían agua, mientras que del 19,3% (92/476) que corresponden a internudos de bambúes muertos, solo el 35,9% (33/92) contenía agua. Las larvas y/o pupas de culícidos colectadas en esta localidad corresponden a 59 (27,1%) internudos con agua de bambúes vivos. En Herradura el 85,3% (384/450) de los internudos correspondieron a bambúes vivos y el 49,7% (191/384) de ellas contenían agua; en tanto que, del 14, 7% (66/450) de los internudos de los bambúes muertos revisados el 39,4% (26/66) contenía agua. Del total de internudos revisados en esta localidad 88 (46,1%) correspondientes a bambúes vivos y 1 (0,5%) a bambúes muertos albergaron larvas y/o pupas de culícidos.

Los internudos de los bambúes de San Cayetano presentaron mayor diámetro, menor altura del orificio a la base del internudo y mayor volumen de agua que los de Herradura (Tabla 6). El análisis de U de Mann-Whitney indica que las diferencias entre estas variables son significativas ($p < 0,05$), no así las diferencias en la capacidad máxima de los internudos ($p = 0,093$). El resto de las variables (altura desde el suelo, espesor de la pared del internudo, pH y temperatura del agua) no presentaron diferencias significativas.

Tabla 6- Media ($\pm$ desvío estándar) de los parámetros físico-químicos y parámetros morfométricos de internudos de bambú, en las localidades de Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes). Entre corchetes se indica el número total de fitotelmata muestreadas en cada localidad.

Parámetro	Herradura [89]	San Cayetano [59]
Altura desde el suelo (m)	1,70 ($\pm$ 0,60)	1,71 ($\pm$ 0,57)
Altura del orificio (cm)	16,10 ($\pm$ 4,73)	12,35 ($\pm$ 4,39)
Diámetro (cm)	8,93 ($\pm$ 1,24)	10,22 ($\pm$ 2,14)
Espesor de la pared (cm)	2,41 ($\pm$ 0,44)	2,47 ($\pm$ 0,63)
Capacidad máxima (ml)	234,46 ($\pm$ 146,75)	298,63 ($\pm$ 205,30)
Volumen (ml)	127,64 ($\pm$ 92,19)	184,07 ($\pm$ 109,22)
pH	8,95 ($\pm$ 1,93)	9,68 ($\pm$ 2,82)
Temperatura del agua ($^{\circ}$ C)	22,41 ($\pm$ 5,22)	22,56 ($\pm$ 4,24)

El promedio de la cantidad de internudos que contenían agua fue mayor en San Cayetano (media: 41,83; desvío estándar: $\pm$ 16,14) que en Herradura (36,17 $\pm$ 14,22), aunque esta diferencia no fue significativa ($p = 0,53$), mientras que las medias de internudos sin agua fueron similares para ambos sitios (Herradura = 38,83 $\pm$ 16,17; San Cayetano = 37,5 $\pm$ 15,55; $p = 0,89$). La mayor proporción de internudos con agua se registró en invierno, en septiembre de 2016 para Herradura y en julio de 2017 para San Cayetano, y la menor proporción de internudos con agua se registró en el otoño tardío (mayo 2017) para ambas localidades (Figura 16).

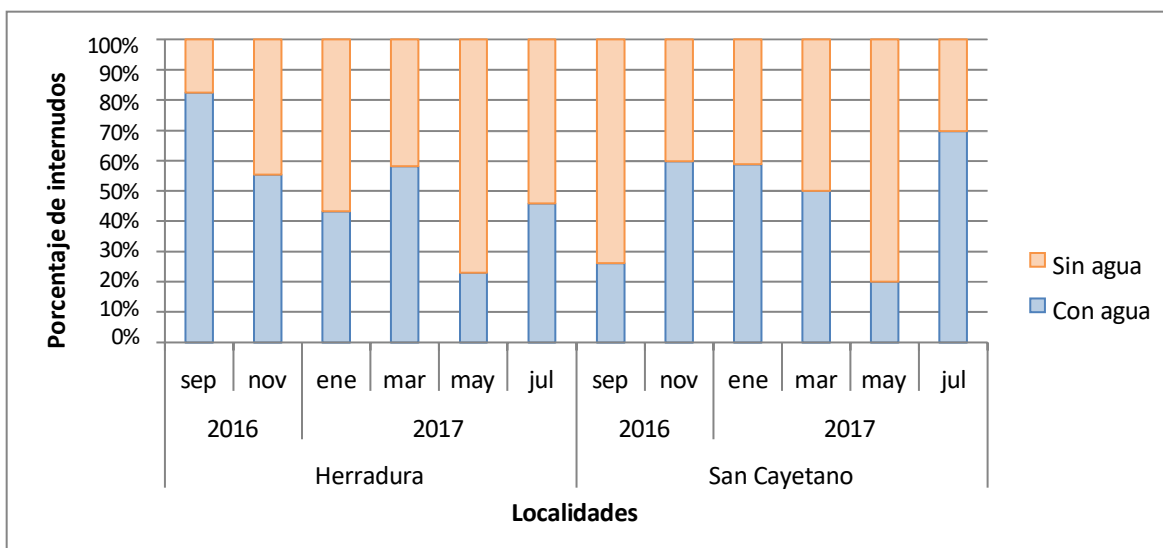


Figura 16- Fluctuación estacional de la proporción de Poaceae con y sin agua en las localidades de Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes).

El análisis de las correlaciones mostró significancia ($p = 0,0173$) entre el espesor del bambú y la abundancia de larvas y/o pupas colectadas por internudo en Herradura, sin embargo, la correlación entre estas variables fue nula ($r = 0,25$). En esta localidad, además, el volumen de agua retenida en los internudos de los bambúes mostró débil correlación positiva y significativa con: la capacidad ($r = 0,4$; $p = 0,0001$), el diámetro ($r = 0,37$; $p = 0,0004$) y la altura del internudo desde el suelo ($r = 0,28$; $p = 0,0087$). Mientras que, en San Cayetano el volumen de agua retenida presentó correlación débil, positiva y significativa con el espesor ($r = 0,34$; $p = 0,0087$) y el diámetro del internudo ($r = 0,33$; $p = 0,0117$).

Bromeliaceae

Para las localidades de estudio se registraron dos especies de la familia Bromeliaceae pertenecientes al género *Aechmea* Ruiz y Pav. (Tabla 4). En Herradura se encontraron dos bromeliáceas en un vivero: *Aechmea miniata* var. *discolor* originaria del este de Brasil que es cultivada como planta ornamental para su venta, y un pequeño grupo (seis ejemplares) de bromeliáceas expuestas parcialmente al sol, que no pudieron ser determinadas hasta el nivel de especie debido a que durante el período de estudio las mismas no se encontraban en floración, por lo que tampoco se pudo especificar si es nativa o introducida, nombradas de ahora en adelante como morfo-especie 1 (Figura 17-A). De *A. miniata* se colectó en una sola oportunidad una larva de *Cx. (Mcx.) davis*, mientras que la fitotelmata morfo-especie 1 albergó una abundancia de 40 individuos pertenecientes a tres especies: *Cx. imitator*, *Cx. davis* y *Tx. (Lyn.) haemorrhoidalis separatus*. En las localidades de San Cayetano y Colonia Benítez se registró una sola especie de bromeliácea capaz de acumular agua y albergar culícidos en sus hojas, *A. distichantha*. En San Cayetano estas plantas se encontraron en un campo con una alta exposición al sol dispuestas en grupos reducidos de hasta siete individuos, registrando en ellas un total de 1.679 larvas y/o pupas pertenecientes a cinco especies de culícidos: *Cx. imitator*, *Cx. davis*, *Wy. muehlensi*, *Tx. separatus* y *Tx. bambusicola* Lutz y Neiva. En Colonia Benítez las bromeliáceas se encontraban dispuestas en dos grupos bien diferenciados, un grupo (denominado de ahora en adelante como Camino) donde las bromeliáceas estaban expuestas al sol directo disgregadas en dos parches, al costado de un camino en el pueblo y sobre el mismo camino pero accediendo al predio de una vivienda (Figura 17-B); y el otro grupo dentro de la reserva natural donde *A.*

distichantha se encontraba bajo la sombra profunda de la vegetación dominada por árboles (Figura 17-C) (grupo denominado de ahora en adelante como RN-Los Chaguares). La abundancia total de larvas y/o pupas colectadas de estas fitotelmata en esta localidad fue de 3.225 individuos y las especies fueron las mismas que aquellas registradas en San Cayetano, a excepción de *Tx. bambusicola*.



Figura 17- Bromeliáceas de Herradura (Formosa) y Colonia Benítez (Chaco). A: Detalle de la hoja y el fruto seco de la inflorescencia de la bromeliácea morfo-especie 1 en Herradura. B: vista superior de la hoja de una bromelia *A. distichantha* morfotipo expuesto al sol al costado de un camino en Colonia Benítez. C: vista frontal del largo de una hojas *A. distichantha* morfotipo expuesto a la sombra en el interior de la Reserva Natural Los Chaguares.

Los parámetros físico-químicos del agua retenida en las axilas de las hojas de las bromeliáceas se detallan en la Tabla 7. El análisis de Kruskal-Wallis, y posterior test de Dunn, arrojó diferencias significativas entre las tres localidades. El volumen de agua colectado en Herradura fue significativamente menor ($H = 18,83$; $p = 0,0001$) al

colectado en San Cayetano y Colonia Benítez, el pH del agua fue significativamente ($H = 64,41$; $p < 0,0001$) más alcalino en San Cayetano que en las otras dos localidades mientras que, la temperatura del agua fue diferente ($H = 25,92$; $p < 0,0001$) para las tres localidades. Considerando el grado de exposición al sol de *A. distichantha* en Colonia Benítez se encontró que, solo el volumen de agua retenido fue significativamente diferente ($U = 2634$; $p = 0,0271$), siendo mayor la cantidad de agua acumulada por las *A. distichantha* ubicadas en el camino con alta exposición al sol (media = 292,9 ml) que las expuestas a la sombra en el sotobosque de la RN-Los Chaguares (media = 215,98 ml).

Table 7- Media, desvíos estándar (D.E.), valores mínimos (min) y máximos (máx) de los parámetros físico-químicos del agua retenida en Bromeliaceae en las localidades de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco) en el período de septiembre 2016 a julio 2017.

Parámetro	Localidad	Media	D.E.	Min	Max
Volumen (ml)	Herradura	65,58	39,95	15	130
	San Cayetano	274,44	213,89	10	950
	Colonia Benítez	266,49	216,02	10	900
pH	Herradura	7,8	2,59	4,62	10,8
	San Cayetano	10,3	2,19	6,3	13,7
	Colonia Benítez	7,05	2,23	3,9	11,04
Temperatura (°C)	Herradura	26,38	4,39	20,9	30,8
	San Cayetano	16,96	6,68	6,1	27,9
	Colonia Benítez	20,32	5,05	11,2	29,6

Para el análisis morfométrico de las plantas solo se pudo acceder a cinco de las seis bromeliáceas morfo-especie 1 de la localidad de Herradura, los valores de las variables se detallan en la Tabla 8. Las comparaciones múltiples arrojaron diferencias entre los tres sitios respecto al número de hojas totales de las bromeliáceas ($H = 73,79$; $p < 0,0001$), a la cantidad de hojas con agua acumulada en sus axilas ($H = 82,56$; $p < 0,0001$) y el ancho basal de la vaina de la hoja ($H = 61,87$; $p < 0,0001$). Las diferencias entre el volumen de agua acumulado en las hojas de las bromeliáceas morfo-especie 1 de Herradura y las *A. distichantha* de las otras dos localidades fue significativo ($H = 32,87$; $p < 0,0001$). El largo de las hojas de las plantas de Colonia Benítez fue mayor ($H = 19,08$; $p = 0,0001$) que las bromeliáceas de Herradura y San Cayetano (Tabla 9).

Table 8- Media ($\pm$ desvío estándar) de los parámetros morfométricos y el volumen de agua de Bromeliaceae en las localidades de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco). Se indica entre corchete el tamaño de la sub-muestra considerada.

Parámetro	Herradura [5]	San Cayetano [6]	Colonia Benítez [6]
Ancho de la vaina foliar (cm)	4,1 ($\pm$ 0,65)	8,61 ($\pm$ 1,81)	5,81 ($\pm$ 1,82)
Largo de la hoja (cm)	50,67 ($\pm$ 17,58)	47,68 ($\pm$ 18,72)	68,69 ($\pm$ 23,1)
Capacidad de la hoja (ml)	10,89 ($\pm$ 10,36)	59,72 ($\pm$ 33,64)	55,53 ($\pm$ 41,86)
Número de hojas con agua	3 ($\pm$ 1,58)	26,5 ($\pm$ 5,43)	11,33 ($\pm$ 6,28)
Número total de hojas	9,4 ($\pm$ 1,52)	28,33 ($\pm$ 5,96)	21,33 ($\pm$ 4,13)

Table 9- Medias y desvíos estándar (D.E.) de las variables morfométricas de Bromeliaceae en Colonia Benítez (Chaco) con distinto grado de exposición al sol. U: estadístico del test Mann-Whitney para un valor de significancia de $p < 0,05$.

Variable	Exposición	Media	D.E.	U ($p < 0,05$)
Ancho de la vaina foliar (cm)	sol	7,06	1,7	469,5
	sombra	4,56	0,8	
Largo de la hoja (cm)	sol	48,33	7,44	171
	sombra	89,06	12,85	
Capacidad de la hoja (ml)	sol	86,39	34,29	146
	sombra	20,81	9,72	
Número de hojas con agua	sol	16,67	2,7	495
	sombra	6	1,46	
Número total de hojas	sol	18,67	2,57	207
	sombra	24	2,91	

El análisis de Kruskal-Wallis arrojó diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,0037$) entre la cantidad de bromeliáceas con agua para los distintos sitios, siendo mayor en Colonia Benítez (media = 17,5; desvío estándar = $\pm$ 1,76) y San Cayetano ($16,8 \pm 2,59$), y menor en Herradura ($2,17 \pm 2,48$). Durante la mitad del período de muestreo las bromeliáceas de Herradura permanecieron secas, y en verano (enero 2017) y otoño (mayo 2017) cinco de seis plantas acumularon agua. Las estaciones en las que se registraron la mayor la cantidad de plantas con agua fueron otoño (marzo 2017) (20 plantas con agua / 25 plantas totales revisadas) para San Cayetano y verano (enero 2017), otoño (marzo 2017) e invierno (julio 2017) (19 plantas con agua / 25 plantas totales revisadas) para Colonia Benítez (Figura 18). En mayo de 2017, la localidad de San Cayetano sufrió una importante inundación debido al desborde del arroyo Riachuelo por lo que durante ese mes no se pudo

acceder al lugar donde se encontraban las bromeliáceas.

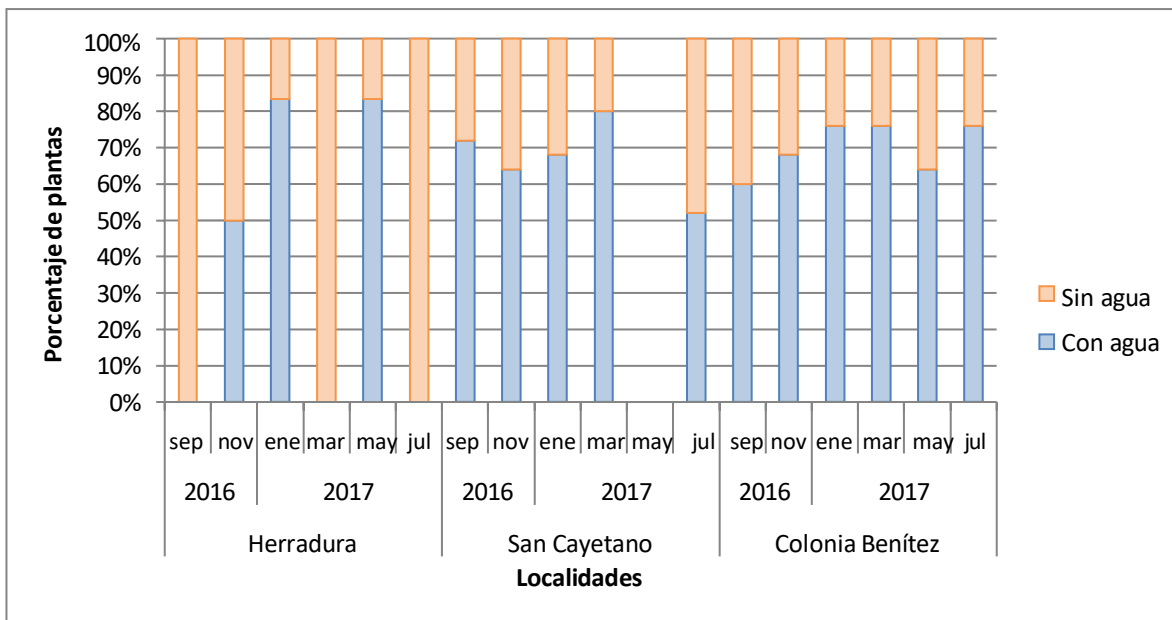


Figura 18 - Fluctuación estacional de la proporción de bromeliáceas con y sin agua en las localidades de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco).

En San Cayetano y Colonia Benítez se registró correlación débil, positiva y significativa entre el volumen de agua retenido por las plantas de *A. distichantha* presentes y el ancho basal de sus hojas ($r = 0,46$; $p < 0,0001$), no se registró correlación significativa entre las variables morfométricas de la morfo-especie 1 y el volumen de agua acumulado en las axilas de sus hojas ($p > 0,05$). A su vez, la correlación entre el volumen del agua retenido en las hojas de *A. distichantha* con la abundancia de culícidos albergada fue positiva, débil y significativa en la RN-Los Chaguares en Colonia Benítez ($r_{RN-Los Chaguares} = 0,44$; $p = 0,0022$) y positiva, moderada y significativa para las bromeliáceas ubicadas en el campo en San Cayetano ($r_{Campo} = 0,54$; $p < 0,0001$). También se encontró correlación positiva y significativa entre la abundancia de culícidos y el pH del agua de *A. distichantha* en Colonia Benítez, siendo dicha asociación moderada en las plantas ubicadas dentro de la reserva ($r_{RN-Los Chaguares} = 0,56$; $p = 0,0001$) y débil en aquellas ubicadas fuera de la reserva ($r_{Camino} = 0,28$ $p = 0,0082$). Mientras que en San Cayetano se observó una débil correlación negativa y significativa entre el número de culícidos y la temperatura del agua contenida en las axilas de *A. distichantha* ($r_{Camino} = -0,35$ $p = 0,0047$). No se registró correlación para Morfo-especie 1 en ningún caso.

Además, se observó una fuerte correlación negativa ($r = -0,94$; $p = 0,0051$) entre el número de plantas con agua y la abundancia de culícidos registrados en Colonia Benítez, y una alta correlación positiva ($r = 0,89$; $p = 0,019$) entre estas variables en Herradura. No se registró correlación significativa en San Cayetano ($p = 0,5485$).

Discusión

Fitotelmata

Las comunidades vegetales son diferentes según la región climática en donde se desarrollan. En la región subtropical del noreste de Argentina las fitotelmata están representadas por especies que pertenecen a la familia Poaceae albergando una riqueza de 15 especie de culícidos, seguida por la Bromeliaceae (6) y Arecaceae (4) (Campos *et al.*, 2011), mientras que las fitotelmata presentes en regiones templadas pertenecen principalmente a la familia Apiaceae, con tres especies de culícidos capaces de desarrollarse en ellas (Campos y Lounibos, 1999; Albicocco *et al.*, 2011; Campos, 2010, 2015b). En el presente estudio, en concordancia con otros autores (Torales *et al.*, 1972; Campos, 2013, 2015a) se observó que las fitotelmata más comunes para la región noreste del área subtropical de Argentina pertenecen a las familias Poaceae (albergando seis especies de culícidos), Bromeliaceae (5) y Apiaceae (2), y que el mayor número de larvas y/o pupas de mosquitos lo alberga la familia Bromeliaceae.

En Herradura, la especie introducida *Bambusa vulgaris* var. *vittata* se encontraba junto al bambú nativo *G. chacoensis* mientras que, en Colonia Benítez junto a *B. tuldoide*, especie también introducida, lo que podría explicar la ausencia de macrofauna en esta fitotelmata para esta última localidad. Ninguna de las dos especies de bambú de Colonia Benítez presentó perforaciones en sus tallos leñosos; lo que quizás se deba a la falta de insectos capaces de perforarlas. Müller (2008) realizó un estudio en la mata atlántica en Brasil donde la especie introducida *B. tuldoide* se encuentra naturalizada, y considera que la fauna silvestre del área interactúa de alguna forma con ella, ya sea en busca de alimento o sitios de oviposición, lo que permite la perforación del culmo y la formación de potenciales criaderos. En aquella investigación se registraron cinco especies de la tribu Sabethini y tres de la tribu Toxorhynchitini. Entre las especies halladas por Müller (2008) se citan a *Sa. aurescens* Lutz, *Shannoniana fluviatilis* Theobald, *Wy. limai* Lane & Cerqueira, *Tx. bambusicola* y *Tx. theobaldi* todas ellas con distribución en Argentina, y la última de ellas

citada para la provincia de Chaco (Rossi, 2015); sin embargo, en el presente estudio esta fitotelmata no fue hallada colonizada por especies de Culicidae. Otra especie introducida, que acumula grandes cantidades de agua en la vaina de sus hojas (Lehtinen 2002), y sin embargo en el presente estudio no se encontraron larvas de culícidos desarrollándose en ella, es *Ravenela madagascariensis* Sonn. (Strelitziaceae) endémica de Madagascar.

En las tres localidades de estudio se registraron bambúes, pero solo en Herradura y San Cayetano se encontró *G. chacoensis*, albergando seis especies de culícidos, en su mayoría de la tribu Sabethini. Al igual que Campos (2013), no se registraron especies del género *Culex*. Sin embargo, Stein *et al.* (2018) registraron *Cx. (Car.) secundus* Bonne-Wepster y Bonne, junto a *Cx. (Cux.) mollis* Dyar y Knab y *Cx. (Cux.) tatoï* Casal y García criando en bambúes en la provincia de Misiones, mientras que Lozovei (2001) registró larvas de *Cx. (Mcx.) neglectus* Lutz y *Cx. (Car.) soperi* Antunes y Lane, en Brasil. Ambas especies fueron citadas para Argentina (Rossi 2015), sin mencionarse los sitios de cría.

En Misiones, Campos (2013) encontró un promedio de 4,6 especies de culícidos por internudo de *G. chacoensis*, mientras que en el presente estudio se registraron tres especies por internudo en Herradura, y dos en San Cayetano, valores similares a lo encontrado por Louton *et al.* (1996) en *Guadua weberbaueri* Pilg. en bosques tropicales de Perú. Por otro lado, Albicocco *et al.* (2011) señalan que en la región templada las poáceas parecen no acumular suficiente agua como para permitir el desarrollo de larvas de mosquitos.

En cuanto a las variables morfométricas analizadas para *G. chacoensis* la capacidad máxima y el volumen de agua en las dos localidades fueron mayores a lo registrado por Campos (2015a) para la provincia de Corrientes, pero menores que en la provincia de Misiones (Campos 2013), donde esta especie de bambú nunca superó el 60% de la capacidad máxima del internudo. En Herradura encontramos que *G. chacoensis* tuvo una capacidad máxima de 54,4%, pero las de San Cayetano superaron el 60% (61,6%).

El fluido de los bambúes de la mata atlántica, en general tienen un pH ácido (Lozovei, 2001) al igual que el agua contenida en *G. chacoensis* en la selva paranaense de Misiones (Campos 2013). Mientras que en Corrientes el pH registrado por Campos (2015b) osciló dentro de valores neutros y ligeramente alcalinos, similar a lo encontrado en este estudio donde el pH del agua fue alcalino (8,9 y 9,7) y, además, no mostró relación con el número de culícidos presentes. En los bambúes de Herradura la abundancia de larvas se relacionó con el espesor de las paredes del internudo, así es que las mayores abundancias se

encontraron en los internudos con paredes más gruesas donde la capacidad, y por lo tanto el volumen de agua acumulado, es menor. Barajas *et al.* (2013) señalan al volumen de agua de los criaderos como una variable determinante para la distribución de las especies, puesto que la disponibilidad de agua genera un microhábitat propicio para que los estados inmaduros culminen su desarrollo; sin embargo, y al igual que en esta investigación, no encontraron asociación entre los volúmenes de agua medidos en los internudos y la presencia de culícidos. Tampoco hemos observado relación entre la abundancia de culícidos y la altura a la que se encuentra el internudo, mientras que Zequi y Lopes (2001) indican que esta variable afecta la composición de la comunidad y que la mayor diversidad y abundancia de mosquitos se registran en estratos menores a 2 metros.

Durante el período analizado (septiembre 2016 - julio 2017) el porcentaje de internudos de *G. chacoensis* con agua acumulada respecto a los internudos sin agua fue siempre mayor al 20% del total de internudos revisados, tanto para Herradura como para San Cayetano; y en el paso de una estación climática con abundantes precipitaciones a otra con menores precipitaciones, esa proporción puede duplicarse o incluso superar el triple de los valores anteriores. Del otoño de 2017 al invierno de 2017, en Herradura, el porcentaje de internudos con agua se incrementó de 23% a 46% y en San Cayetano de 20% a 70%. Louton *et al.* (1996), consideran que debido a que el agua que contienen los internudos de *Guadua* proviene de la acción metabólica de la planta, esta puede perdurar incluso durante épocas de sequía por lo que esta fitotelmata representaría un sitio de cría seguro para el desarrollo de los culícidos incluso en condiciones climáticas no favorables como las épocas de menores precipitaciones.

El hecho de que parte del agua que contienen los bambúes provenga de su actividad metabólica explicaría por qué un amplio porcentaje (87,4%) de los internudos con agua registrados en este estudio corresponden a bambúes vivos; los mismos deben estar sanos para poder bombear y albergar grandes cantidades de líquido (Louton, *et al.*, 1996; Kitching, 2004) mientras que, los internudos correspondientes a bambúes muertos (12,6%) se comportarían como recipientes inertes cuyo volumen de agua proviene solo de las lluvias, y estaría expuesto a mayores variaciones.

Entre las plantas que forman la fitotelma en las axilas de hojas, se encontraron representantes de las familias Bromeliaceae y Apiaceae, siendo *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) la fitotelmata más abundante de la región Chaco húmedo (Heywood, 1985;

Martínez, 2005). Cavallero *et al.* (2009) y Montero *et al.* (2010) señalan que *A. distichantha* posee plasticidad fenotípica expresando dos morfologías de acuerdo al grado de exposición al sol al cual se encuentre la planta. Aquellas expuestas al sol son más bajas, presentan mayor área de la vaina, acumulan mayor volumen de agua en sus tanques y menor biomasa de hojarasca que aquellas que se encuentran en el sotobosque; estas últimas expuestas a la sombra se caracterizan por ser más altas, tener mayor diámetro y sus hojas son más largas (mayor área foliar proyectada); lo que pudo evidenciarse en el presente trabajo. En Colonia Benítez (CB) se presentan los dos morfotipos de *A. distichantha*; uno de ellos con mayor número de hojas, ancho de las vainas y capacidad de acumular agua, morfotipo que también se encontró en San Cayetano, en ambos sitios las bromeliáceas se encontraron expuestas al sol; y el segundo morfotipo situado en el sotobosque de la Reserva Natural (CB). El volumen de agua que acumula *A. distichantha* está en relación directa con el ancho de la vaina de sus hojas, en concordancia con lo expuesto por Cavallero *et al.* (2009) mientras que, para las bromeliáceas de Herradura no se pudo encontrar una asociación entre el volumen de agua retenido y la morfología de la planta.

Jocque y Kolby (2012) señalan que en las bromelias el factor clave de estructuración de la comunidad es el pH. En el presente estudio hemos encontrado una asociación positiva entre este parámetro y la abundancia de culícidos presente en el tanque de las bromeliáceas de Colonia Benítez, opuesto a lo registrado por Stein *et al.* (2011) en *A. distichantha* en la ciudad de Resistencia (Chaco) y alrededores; por su parte Torales *et al.* (1972) cita en su estudio, en la provincia de Corrientes, una cierta tendencia de *Wy. muehlensi* y *Cx. imitator* a criarse en aguas poco ácidas. Una particularidad observada en la presente investigación es la ligera alcalinidad del agua contenida en las bromeliáceas en los sitios de estudio, alcanzando en algunas oportunidades valores altamente alcalinos como los registrados en San Cayetano (pH max. = 13,7) en contraposición a lo observado por otros investigadores (Torales *et al.*, 1972; Benzing, 2000; Stein *et al.*, 2011a; Liria, 2007; Jocque y Kolby, 2012).

Las *A. distichantha* en San Cayetano y las que se ubicaban en el sotobosque de la Reserva Natural en Colonia Benítez son las plantas de mayor tamaño respecto al resto de las bromeliáceas muestreadas en este estudio; estas fitotelmata mostraron relación positiva entre el volumen de agua acumulada y su abundancia de culícido fauna. Un mayor tamaño en la bromeliácea permitiría sustentar una mayor abundancia de culícidos habitando en sus

axilas debido al mayor volumen de agua que acumula, esta relación positiva entre el tamaño de las bromeliáceas y el volumen de agua que albergan ha sido señalado por otros investigadores (ej.: Richarson 1999; Cardoso *et al.*, 2015). También se ha señalado que la variabilidad de la temperatura del agua y el tamaño de la bromelia tienen una fuerte correlación negativa; como explican Jocque y Kolby (2012), un mayor volumen de agua ofrece mayor capacidad de amortiguación contra cambios en la temperatura del aire generando ambientes más estables. En relación a los otros sitios, el agua de *A. distichantha* en San Cayetano fue relativamente fría, alcanzando un rango de 6 a 13 °C durante el invierno de 2016. Esta variable microambiental ha evidenciado una asociación, aunque débil, negativa con la abundancia de culícidos en esta localidad mientras que, Torales *et al.* (1972) y Stein *et al.* (2011) no lograron establecer correlaciones entre este factor y la comunidad de culícidos.

La variación estacional de la proporción de bromeliáceas con agua sobre las plantas sin agua que se han registrado en las tres localidades, podría explicarse por el tipo de arreglo y disposición de las hojas de las bromeliáceas presentes en dichos sitios, ya que la organización de las hojas afecta la cantidad de agua que la planta puede acumular (Benzing, 2000). En Herradura durante el período de estudio la fluctuación del porcentaje de bromeliáceas con agua fue marcada, observándose al comienzo del verano (enero 2017) un 83% de plantas con agua en sus hojas llegando dicho valor a cero al finalizar la estación (marzo 2017), y tomando nuevamente valores elevados (83%) en la siguiente estación (mayo 2017, otoño). En San Cayetano y Colonia Benítez, localidades donde se encontraba *A. distichantha*, el porcentaje de bromeliáceas con agua respecto de las sin agua fue siempre superior al 50% y la amplitud en la variación de dicha proporción no fue tan marcada. El máximo porcentaje (80%) fue registrado durante el otoño de 2017 en San Cayetano, donde predomina el morfotipo de *A. distichantha* que al desarrollarse bajo una alta exposición al sol posee mayor capacidad de acumular agua.

En Colonia Benítez se encontró que cuando aumenta el número de plantas con agua, disminuye la abundancia de larvas de mosquitos, lo que podría deberse a ciertas estrategias de oviposición que utilizan algunas hembras para asegurar la supervivencia de sus huevos (Day 2016). Mogi y Mokry (1980) proponen el término “saltar la oviposición” para el comportamiento de algunos mosquitos que crían en pequeños recipientes, en el que las hembras distribuyen un lote de huevos entre distintos contenedores cuando pueden acceder

a varios recipientes adecuados, como por ejemplo *Wyeomyia smithii* Coquillett que cría en las plantas insectívoras conocidas como “pitcher plants” o *Aedes albopictus* Skuse que cría en hueco de árboles, además de contenedores artificiales. Por lo que un aumento en la disponibilidad de microhábitats permitiría que las hembras dispersen más sus huevos oviponiendo poco en distintas plantas de igual tipo. Mientras que la relación positiva que se encontró entre el número de plantas y la abundancia de culícidos en Herradura podría deberse a la baja abundancia de bromeliáceas (seis plantas), por lo que la menor cantidad de plantas permitiría a las hembras explotar más este microhábitat con un consecuente aumento en el número de larvas.

Otra fitotelma con axilas foliares es *Alocasia macrorrhiza* (L.) Don in Sweet, originaria del Sudeste de Asia (Crisci y Katinas, 1997) y cultivada en Argentina por su valor ornamental. En Venezuela y Brasil encontraron que las axilas foliares de esta planta soportan una alta riqueza de especies de mosquitos y que los Sabethini es la tribu dominante de esta comunidad, además de hallarse en ocasiones otras dos especies de importancia sanitaria *Aedes aegypti* L. y *Ae. albopictus* (Delgado-Petrocelli y Machado-Allison, 2006; Ferreira-Keppler *et al.*, 2017). En la selva paranaense de Argentina se encuentra *Alocasia odora* (Lodd.) considerada una subespecie de la anterior (Crisci y Katinas, 1997), y en el agua contenida en las axilas de sus hojas Campos *et al.* (2011) no encontraron culícidos, sin embargo, en el presente estudio se hallaron en muy baja frecuencia y abundancia, larvas de *Cx. imitator* en las plantas de Colonia Benítez.

Greeney (2001) denomina como “partes caídas de plantas” a todas aquellas partes de las plantas que al desprenderse y caer al suelo forman fitotelmata, esto incluye hojas, brácteas o espatas; estas fitotelmata difieren en su duración y ocurrencia por lo que cualquier especie generalista podría ocuparla como sitio de cría. Si bien en las localidades de estudio se encontraron hojas de árboles y vainas de hojas de palmeras en el suelo, acumulando agua, solo se encontraron larvas de mosquitos en la hoja de la palmera nativa *Acrocomia aculeata*.

Culícidos

En el presente estudio se han registrado 15 de las 27 especies de culícidos que crían exclusivamente en fitotelmata citadas para el noreste de Argentina.

La tribu Toxorhynchitini fue la mejor representada registrándose cuatro de cinco

especies citadas para Chaco, Corrientes y Formosa. Al igual que lo registrado por Campos *et al.* (2011) y Campos (2011), *Toxorhynchites* (Lyn.) *bambusicola* y *Tx.* (Lyn.) *h. separatus* fueron halladas en Misiones y Corrientes, respectivamente, criando en las axilas de *A. distichantha*; *Tx. bambusicola* también ha sido encontrada en internudos de bambúes (García y Casal, 1968; Campos *et al.*, 2011) aunque no en el presente estudio. *Toxorhynchites* (Lyn.) *guadeloupensis* fue encontrada en internudos de bambúes en coincidencia con lo registrado en investigaciones anteriores (Campos *et al.*, 2011; Rossi y Lestani, 2014; Campos, 2015b), aunque no ha sido hallada en axilas de bromeliáceas ni en hueco de árboles, a diferencia de lo que ocurre en el noroeste de Argentina (Stein *et al.*, 2013; Mangudo *et al.*, 2015). Mangudo *et al.*, (2014) encontraron larvas de *Tx. theobaldi* en hueco de árboles y Campos *et al.* (2011) en internudo de *Merostachys claussoni* Munro, en el presente estudio se ha encontrado esta especie criando en internudos de *G. chacoensis* y *A. vulgaris*.

De las especies pertenecientes a la tribu Sabethini, dos corresponden al género *Sabethes* y tres al género *Wyeomyia*. *Sabethes identicus* Dyar & Knab y *Sa. undosus* Coquillett han sido citadas criando en internudos de *Guadua* spp. en Misiones (Campos *et al.*, 2011) y en Corrientes (Campos 2015b), además *Sa. undosus* fue colectada por medio de trampas de bambú en el Chaco (Stein *et al.*, 2012). En el presente estudio estas especies fueron encontradas en los internudos de *G. chacoensis* solo en Corrientes.

Wyeomyia codiocampa fue encontrada en internudo de *G. chacoensis* en Herradura y San Cayetano, al igual que lo registrado previamente por Campos *et al.* (2011) en Misiones y en Corrientes (Campos 2015a), en Herradura este mosquito también se halló en *B. vulgaris*. En los internudos de *G. chacoensis* también se registró a *Wy. medioalbipes*, previamente citada para Misiones criando en axilas de bromelias (Rossi y Lestani, 2014).

Wyeomyia (Pho.) *muehlensi* fue colectada en la axila de *A. distichantha*. Esta especie de culícido se encontraba junto a *Cx. (Mcx.) imitator*, *Cx. (Mcx.) davisii* y *Tx. (Lyn.) h. separatus* y, de acuerdo a estudios anteriores (Torales *et al.*, 1972; Stein *et al.*, 2011a), todas ellas componen parte de la comunidad característica de esta fitotelmata, siendo las especies de los subgéneros *Microculex* y *Phoniomyia* las más generalistas ya que no solo se presentan en distintos tipos de bromeliáceas sino también en un amplio rango de plantas que acumulan agua (Cardoso *et al.* 2015). En este estudio se han encontrado larvas de *Microculex* criando en la fitotelmata formada en 5 especies de plantas: *A. distichantha*, *A.*

miniata, Morfo-especie 1, y *Alocasia macrorrhiza*; mientras que *Phoniomyia* solo en la axila de *A. distichantha*.

En Argentina, 15 especies de culícidos han sido citadas criando en hueco de árboles, de las cuales nueve tienen distribución en el noreste del país: *Ae. aegypti*, *Ae. terreus* Walker, *Cx. eduardoi* Casal & García, *Haemagogus* (Con.) *leucocelaenus* Dyar, y Shannon *Hg.* (Hae.) *spgazzinii* Brethes, *Sa.* (Sab.) *albiprivus* Theobald, *Sa.* (Dav.) *petrocchiaie* Shannon y Del Ponte, *Sa.* (Sab.) *purpureus* Theobald, *Tx.* (Lyn.) *guadeloupensis* y *Tx.* (Lyn.) *theobaldi* (Duret, 1951; Campos y Gleiser, 2016); en el presente estudio solo *Hg. spgazzinii* ha sido registrada. Este hallazgo pudo ser azaroso ya que Pinto *et al.* (2009) señalan que especies del género *Haemagogus* son acrodendrofílicas (Roberts *et al.*, 1981), es decir que prefieren los estratos selváticos altos donde se encuentran los animales arborícolas, principalmente monos, de los cuales se alimentan las hembras. En ciertas oportunidades ejemplares de *Haemagogus* han sido encontrados en estratos más bajos. Investigaciones registraron a *Hg. leucocelaenus* y *Hg. spgazzinii* en huecos de árboles y ovitrampas en el sotobosque en el parque provincial Pampa del Indio, provincia del Chaco (Oria *et al.*, 2012), y en huecos de árboles por debajo de los dos metros en ambientes selváticos y urbanos en la provincia de Salta (Mangudo *et al.*, 2018); de acuerdo a Marcondes y Alencar (2010) este comportamiento podría ser una respuesta a las variaciones de temperatura y humedad del ambiente. Además, los mosquitos de este género generalmente son silvestres y rara vez salen de la selva siendo sensibles a las modificaciones antrópicas, excepto *Hg. leucocelaenus* que mostró mayor capacidad de adaptarse a los ambientes modificados que las otras especies del género (Camargo-Neves *et al.*, 2005); lo que podría explicar la baja frecuencia y escasa abundancia de los ejemplares de *Haemagogus* colectados en el presente estudio, ya que los huecos de los árboles revisados se encontraban alrededor de un metro de altura sobre el nivel del suelo, y en el caso de Herradura se encontraba en un área perturbada, con cierto grado de actividad antrópica.

Se han encontrado larvas de *Culex* (Cux.) *coronator* Dyar y Knab en una vaina seca de *Acrocomia aculeata*; esta especie de culícido cría en recipientes artificiales (Lestani *et al.*, 2002; Rossi y Almirón, 2003) y cuerpos de agua permanente (Ronderos *et al.*, 1991; D'Oria *et al.*, 2010). Este es el primer registro de *Cx. coronator* ocupando este tipo de microhábitat natural.

Se destaca una fuerte asociación entre las especies del subgénero *Phytotelmatomyia* del género *Culex* y *Eryngium* spp., comportamiento que ya había sido observado en estudios previos (Campos y Lounibos, 1999; Campos, 2010, 2011). En la región subtropical del país *Cx. castroi* es la especie de culícidos dominante en este microhábitat larval mientras que, en la región templada, al centro del país, *Cx. renatoi* predomina respecto de *Cx. castroi* (Campos, 2010, 2015b).

La mayoría de las fitotelmata encontradas en Herradura son plantas introducidas, por lo que probablemente la baja abundancia y escasa riqueza de culícidos registrada se deba a que estos dípteros aún no han sido capaces de colonizar estos microambientes, por el contrario, en San Cayetano todas las especies de fitotelmata registradas son nativas lo que explicaría la mayor riqueza específica de culícidos presente. Un escenario intermedio es el que se presentó en Colonia Benítez donde las fitotelmata pertenecieron tanto a especies nativas como introducidas, siendo *A. distichantha* la fitotelma más abundante y de la cual fueron colectados el 98,1% de los inmaduros de mosquitos.

CAPÍTULO IV: Estructura y composición de los ensambles de Culicidae presentes en las fitotelmata

Introducción

La distribución, presencia, abundancia y riqueza de los estados inmaduros de mosquitos dependen de factores abióticos, como las características ambientales y fisicoquímicas del hábitat (volumen de agua, pH, disponibilidad de recursos alimenticios, etc.), y bióticos, como la ocurrencia de distintos tipos de interacciones entre especies (competencia intra o interespecífica, depredación y mutualismo) (Beketov, 2010; Grech *et al.*, 2019).

Tanto los factores ambientales como la morfología del hábitat son consideradas determinantes en la supervivencia de un organismo dentro de las fitotelmata; por ejemplo, la capacidad de las estructuras de las plantas que acumulan agua va desde algunos centímetros cúbicos a unos pocos litros, siendo la frecuencia de los eventos de sequía importantes para la habitabilidad a largo plazo de la fauna que albergan (Kitching, 2001; 2004). La capacidad de las fitotelmata también influye en la disolución de los nutrientes afectando potencialmente a la presencia o ausencia y al desempeño de los miembros de la cadena trófica dentro de la fitotelmata (Kitching, 2001). A su vez, el tamaño del hábitat influye de manera significativa en la organización de las comunidades en fitotelmata ya que un aumento en la capacidad provoca aumentos en la biomasa y en el número de especies de habitantes de metazoos (Sota, 1996). En el caso de las bromeliáceas el tamaño de la roseta influye en su capacidad de acumular agua y hojarasca del dosel arbóreo, lo que afecta indirectamente a las características fisicoquímicas del agua (concentración de sales disueltas, pH, conductividad, tasa de evaporación); condicionando la fauna asociada a estas fitotelmata (Richardson, 1999; Ospina-Bautista *et al.*, 2004; 2008).

En las fitotelmata el agua se caracteriza por su acidez, considerándose en general como acidófilas a las comunidades que las habitan (Kitching, 2001). En las bromeliáceas se ha demostrado que una disminución en la acidez aumenta la probabilidad de eutrofización de las algas en el agua acumulada en los tanques provocando efectos negativos asociados en la fauna (Benzing *et al.*, 1972). En otros casos la supervivencia del organismo se encuentra relacionada inversamente con el aumento de la acidez, por ejemplo, las larvas de mosquitos en los huecos de los árboles (Carpenter, 1982). En ocasiones bromeliáceas muy próximas entre sí pueden presentar grandes diferencias en el pH (con valores de pH tan bajo como 3,3 y alcanzar valores tan altos como 9,3) por lo tanto, en estas situaciones el pH

puede servir como un factor clave de estructuración de la comunidad (Jocque y Kolby, 2012). En estos microambientes acuáticos con características ambientales inestables se requieren habitantes con un alto grado de tolerancia a la variabilidad, por lo que solo persisten aquellos capaces de soportar valores extremos (Williams, 2006).

Otra variable determinante es la distribución en el espacio de las fitotelmata dentro del ecosistema que las contiene, factor que trasciende las propiedades del agua acumulada por la planta en particular (Kitching, 2001). Algunas fitotelmata ofrecen microambientes estables, pese a las alteraciones que pueda sufrir el paisaje que las rodea, como es el caso de las bromeliáceas en los bosques fragmentados en el estado de Minas Gerais en Brasil (Júnior *et al.*, 2017). La distribución vertical también afecta a la composición de la comunidad; algunos huecos de árboles varían en la diversidad y riqueza de especies de culícidos que albergan dependiendo de la altura del suelo a la que se encuentren; estudios realizados en los huecos de los árboles en los bosques de Panamá (Yanoviak, 1999a) y en la selva Atlántica en Brasil (Alencar *et al.*, 2016) sugieren que las condiciones para los mosquitos son generalmente mejores en las cercanías al suelo; mientras que en bromeliáceas las comunidades de mosquitos pueden depender no solo de la altura en la que se ubican en el bosque (nivel del suelo o dosel) sino también del soporte de la planta (epífita, terrestre o litofítica) (Frank y Lounibos, 2008).

Las interacciones entre especies son importantes en todos los niveles de organización ecológica y fundamentales para la comprensión de los patrones de diversidad (Juliano, 2009). La depredación es uno de los principales procesos a través del cual se intenta explicar la estructuración de comunidades de organismos dentro de los ecosistemas (Kitching, 2004). Las larvas del género *Toxorhynchites* Theobald, voraces predadores, habitan principalmente hueco de árboles, aunque también se las puede encontrar en una variedad de contenedores artificiales, así como en toda la gama de otras fitotelmata (Harbach, 2008). En áreas donde coexisten dos o más especies de *Toxorhynchites*, cada una generalmente ocupa un nicho diferente, ya sea diferenciando su hábitat larval o su distribución vertical (Steffan y Evenhuis, 1981). El rol de las larvas de *Toxorhynchites* en la estructuración de comunidades de fitotelmata ha sido objeto de estudio de varias investigaciones (ej. Bradshaw y Holzapfel, 1983; Lounibos *et al.*, 1987; Mogi y Yong, 1992).

La presencia y calidad de los hábitats larvales es uno de los factores determinantes para la abundancia y mantenimiento de las poblaciones de adultos, como así también para su distribución espacial y temporal (Grech *et al.*, 2019). Además, principios básicos de la ecología de comunidades deben aplicarse en los estudios de mosquitos, particularmente a sus hábitats larvales donde ocurren importantes interacciones entre los recursos, depredadores, presas y especies controvertidas, que son aquellas especies que comparten el mismo nivel trófico que una especie objetivo y pueden tener grandes efectos directos e indirectos sobre la especie objetivo al compartir recursos y / o al servir como presa alternativa para los depredadores (Blaustein y Chase, 2007).

Objetivo: el objetivo del presente capítulo es estudiar la estructura y composición de las comunidades de mosquitos presentes en las fitotelmata en tres provincias del noreste argentino, Chaco, Formosa y Corrientes.

Materiales y métodos

Sitios de muestreo: se seleccionaron tres localidades en la subregión Chaco Húmedo, dos de ellas, Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes), pertenecientes a la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay; y Colonia Benítez (Chaco) en la zona esteros, cañadas y selva de ribera (MDS y MA, 1999). Los sitios y la metodología de muestreo empleada fueron previamente descriptos en el apartado Metodología general.

Los siguientes análisis de la comunidad fueron realizados en aquellas fitotelmata que hubieran registrado más de una especie de culícido en más de una oportunidad durante el período de muestreo (axila de hoja de bromeliáceas e internudos de bambúes).

Análisis de los datos

Análisis de la composición, abundancia y diversidad de especies del ensamble de mosquitos: Se calculó el Índice de abundancia de especies (ISA) (Roberts y Hsi, 1979) para cada fitotelmata. Para esto se realizó una tabla bidireccional en la que se ordenaron las especies correspondientes a una determinada fitotelma y los sitios, en S filas y K columnas respectivamente, y en cada celda se ingresó el número de individuos recolectados por sitio. Luego cada sitio (columna) se rankeó por separado. El valor más alto en cada columna

recibió el rango de 1, la segunda puntuación más alta fue 2 y así sucesivamente. Se asignó un rango promedio a especies con igual número de especímenes. El valor C se obtuvo sumando 1 al rango asignado más grande en las columnas K. El valor a se calculó multiplicando el número de observaciones cero, en K columnas para cada fila, por C. La suma de los rangos, R_j , se obtuvieron sumando los rangos asignados en cada fila sobre K columnas. Estos valores se utilizaron para calcular un índice de abundancia de especies (ISA) para cada especie, con la fórmula:

$$ISA = \frac{a + R_j}{K}$$

Finalmente, se calculó el ISA estandarizado $ISA^* = (C-ISA) / (C-1)$, que toma valores entre 0 y 1, siendo 1 la especie más abundante. Valores elevados de ISA^* ($> 0,5$) indican que la especie estuvo presente en más de un sitio, por el contrario, valores bajos de ISA^* indican que la especie no estaba presente o bien que no fue abundante cuando estuvo presente.

La riqueza de especies se estimó por medio del índice de Margalef (Mg), y la diversidad mediante el índice de Shannon-Wiener (H') el cual toma valores entre 0 (cero), cuando hay una sola especie, y el logaritmo del número de especies presentes, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988). La equidad se estimó con el índice de Pielou (J'); este índice mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada, su valor va de 0 a 1 de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988, Moreno, 2001). La dominancia fue medida con el índice de Berger-Parker (D) que varía entre 0 y 1, cuanto más se acerca a 1 mayor es la dominancia y menor la diversidad (Magurran, 1988).

Índice de Margalef

$$Mg = (S-1) / \ln N$$

Donde

S= número de especies presentes N= número de individuos

Índice de Shannon-Wiener

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde p_i = proporción de individuos de la especie i

Índice de Pielou

$$J' = H'/H'_{\max}$$

Siendo:

$$H'_{\max} = \ln S$$

Índice de Berger-Parker

$$D = N / N_{\max}$$

Donde $N_{\max}$ = es el número de individuos en la especie más abundante.

Los índices que caracterizan a la comunidad para cada tipo de fitotelmata (axila de hoja de bromeliáceas e internudos de bambúes) fueron calculados para cada uno de los sitios de estudio (San Cayetano H'_{SC} , J'_{SC} y D_{SC} ; Colonia Benítez H'_{CB} , J'_{CB} y D_{CB} ; Herradura H'_H , J'_H y D_H). Las comparaciones entre los índices de diversidad, equidad y dominancia se realizaron utilizando un ANOVA, test de Kruskal-Wallis, t-Student y test U de Mann-Whitney según correspondió. Las comparaciones múltiples se realizaron por medio de los tests de Holm- Sidak y Dunn según la naturaleza de los datos (paramétricos, no paramétricos).

Estructura de la comunidad y su relación con las variables ambientales: para estudiar la asociación entre las características ambientales y la composición de la comunidad de culícidos se utilizaron técnicas de ordenación multivariada (Ter Braak, 1986). Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis - DCA) para determinar el tipo de comportamiento, lineal o unimodal, de las abundancias de especies de culícidos. El primer eje de ordenación del DCA, expresado en unidades de desvío estándar (D.E.), permite estimar la longitud del gradiente ambiental y el método de ordenación a utilizar. Una longitud menor a 3 D.E. sugiere datos homogéneos y una respuesta lineal de

las especies al gradiente ambiental subyacente siendo adecuado como método de ordenación el análisis de redundancia (Redundancy Analysis - RDA); una longitud mayor a 4 D.E. sugiere una estructura heterogénea de los datos y una respuesta unimodal de las especies por lo que el método de ordenación adecuado es el análisis de correspondencia canónica (Canonical Correspondence Analysis - CCA); para valores intermedios entre 3-4 D.E. puede utilizarse cualquiera de ambos métodos (Lepš y Šmilauer, 2003). Para verificar la significancia de los primeros ejes, se utilizó la prueba de permutación de Monte Carlo (permutaciones no restringidas) (Borcard *et al.*, 2011). Las variables microambientales consideradas para el análisis multivariado de ordenación restringida fueron la altura de la fitotelmata al suelo (cm), el color, la turbidez, el pH, el volumen y la temperatura (°C) del agua, para las poáceas además se consideró la altura (cm), el espesor (cm) y el diámetro (cm) del internudo. Aquellas especies que solo estuvieron presentes en un sitio no fueron consideradas en este análisis para evitar sesgos (Borcard *et al.*, 2011)

Asociación con el depredador *Toxorhynchites*: Se analizó la relación entre la presencia del depredador *Toxorhynchites* versus la presencia /ausencia de otras especies de mosquitos por cada tipo de fitotelma, la asociación de significancia fue probada por test Chi-cuadrado. Mediante el coeficiente de correlación de Spearman se estudió la relación entre la cantidad de larvas predadoras (ninguna larva, 1 larva, 2 larvas, 3 larvas y 4 larvas) y la abundancia de otras especies de mosquitos habitando en el mismo hábitat larval. Para evaluar la intensidad de la correlación de los rangos de Spearman se tendrá en cuenta la escala propuesta por Martínez Ortega (2009).

Asociación interespecífica dentro de cada tipo de fitotelmata: La asociación entre especies que co-existen dentro de cada tipo de fitotelmata fue estimada mediante el coeficiente de asociación interespecífica de Hulbert (C8) que utiliza los datos de presencia-ausencia (Hurlbert, 1969). Los valores para el C8 van de -1 a +1 para asociaciones negativas y positivas respectivamente. La fórmula utilizada para el cálculo del índice es la siguiente:

$$C8 = \frac{ad - bc}{|ad - bc|} \sqrt{\frac{\text{Obs } \chi^2 - \text{Min } \chi^2}{\text{Max } \chi^2 - \text{Min } \chi^2}}$$

donde *a*, *b*, *c*, y *d* son los valores en las cuatro celdas de una tabla de contingencia de 2x2; Obs χ^2 se refiere al valor de χ^2 asociado a los valores observados de *a*, *b*, *c* y *d*; Max χ^2 es

referido al valor de χ^2 cuando a es tan grande (si $ad \geq bc$) o tan pequeño (si $ad < bc$) como permita los totales marginales de la tabla 2×2 ; y Min_{χ^2} se refiere al valor de χ^2 cuando el observado a difiere de su valor esperado ($\hat{a}$) en menos de 1,00.

Resultados

Se colectaron 6.425 individuos pertenecientes a 11 especies. El 62,9% de los ejemplares corresponden a la tribu Culicini la cual estuvo representada por el género *Culex* Linnaeus, el 32,8% perteneciente a la tribu Sabethini con los géneros *Sabethes* Robineau-Desvoidy y *Wyeomyia* Theobald, y por último el 4,3% de los ejemplares pertenecientes a la tribu Toxorhynchitini representada por el género el género *Toxorhynchites* (Tabla 10). Solo tres de las 11 especies registradas fueron encontradas en las tres localidades de estudio, *Toxorhynchites (Lynchiella) h. separatus* Lynch Arribálzaga, *Culex (Microculex) davisi* Kumm y *Culex (Microculex) imitator* Theobald. Otros 91 ejemplares quedaron determinados solamente hasta el nivel de géneros, *Culex* (5), *Toxorhynchites* (34) y *Wyeomyia* (52), debido a los daños que sufrieron en sus caracteres diagnósticos. Las fitotelmata internudos de bambúes (Poaceae) estuvieron dominadas por especies de la tribu Sabethini mientras que las fitotelmata axila de hojas (Bromeliaceae) por la tribu Culicini.

Tabla 10- Especies de Culicidae colectadas de fitotelmata formadas en bromeliáceas y poáceas en Herradura (Formosa), Colonia Benítez (Chaco) y San Cayetano (Corrientes).

Especies	Herradura	Colonia Benítez	San Cayetano
<i>Culex (Microculex) imitator</i> Theobald	32	2274	1166
<i>Culex (Microculex) davisi</i> Kumm	5	511	64
<i>Sabethes (Peytonulus) identicus</i> Dyar y Knab	0	0	34
<i>Sabethes (Peytonulus) undosus</i> Coquillett	0	0	17
<i>Wyeomyia (Miamyia) codiocampa</i> Dyar y Knab	950	0	364
<i>Wyeomyia (Wyeomyia) medioalbipes</i> Lutz	0	0	2
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) muehlensi</i> Petrocci	0	383	358
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) bambusicola</i> Lutz y Neiva	0	0	2
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis</i> Dyar y Knab	46	0	33
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) h. separatus</i> Lynch Arribálzaga	4	68	89
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi</i> Dyar y Knab	17	0	17

Por otra parte, cabe señalar que también se registraron especies de culícidos asociadas a un tipo de fitotelma y colectados en una sola oportunidad como *Culex (Microculex) davisi*

Kumm (10) y *Cx. imitator* (1) en las axilas de *Alocasia macrorrhiza* (L.) Don in Sweet (Araceae) en Colonia Benítez, larvas de *Haemagogus* (*Haemagogus*) *spgazzinii* Brèthes en huecos de árboles en Herradura (1) y en Colonia Benítez (1), *Culex* (*Culex*) *coronator* Dyar y Knab (18) en la bráctea de palmera de *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae) en San Cayetano y *Culex* (*Phytotelmatomyia*) *renatoi* Lane y Ramallho (1) en *Eryngium* L. en San Cayetano; o bien, fueron colectados en varias oportunidades, pero sin estar acompañadas de otras especies como *Culex* (*Phytotelmatomyia*) *castroi* en las axilas de *Eryngium stenophyllum* Urb. en Colonia Benítez (25) y *Eryngium* sp. en San Cayetano (279); cualquiera sea el caso estas especies no fueron consideradas para los siguientes análisis de comunidad.

Poaceae:

Composición, abundancia y diversidad de especies del ensamble de mosquitos

La comunidad de mosquitos que habitan los internudos de bambú (N = 1.480) está compuesta por seis especies. *Wyeomyia* (*Miamyia*) *codiocrampa* Dyar y Knab fue la especie más abundante (ISA* = 1), seguida por *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *guadeloupensis* Dyar y Knab (ISA* = 0,75). *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *theobaldi* Dyar y Knab (ISA* = 0,54), *Sabethes* (*Peytonulus*) *identicus* Dyar y Knab (ISA* = 0,42) y *Sabethes* (*Peytonulus*) *undosus* Coquillett (ISA* = 0,21) fueron menos frecuentes, mientras que *Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *medioalbipes* Lutz (ISA* = 0,08) fue una especie rara con solo 2 ejemplares colectados en San Cayetano.

Los índices de riqueza ($t = -3,39$; $p = 0,002$), diversidad ($U = 279,50$; $p = 0,002$), equidad ($t = -3,46$; $p = 0,002$) y dominancia ($U = 141,50$; $p = 0,003$) fueron significativamente diferentes entre los sitios. La comunidad de mosquitos de San Cayetano se caracterizó por presentar una mayor riqueza de especies ($Mg_{SC} = 0,81$), mayor diversidad ($H'_{SC} = 0,84$) y equidad ($J'_{SC} = 0,47$), y menor dominancia ($D_{SC} = 0,78$) de especies que la comunidad encontrada en Herradura ($Mg_H = 0,29$; $H'_H = 0,27$; $J'_H = 0,24$; $D_H = 0,94$).

Relación entre características fisicoquímicas de las fitotelmata y las especies decúlidos

El análisis multivariado arrojó una longitud del primer eje DCA igual a 1,56 D.E. (< 3 D.E.) indicando un conjunto de datos homogéneo y una respuesta lineal de las

abundancias de especies. En el análisis del RDA se observó que las variables consideradas no explicaron la varianza de la distribución de las especies, siendo el modelo global no significativo ($F = 1,32$; $p = 0,18$), al igual que los ejes canónicos RDA 1 ($F = 15,18$; $p = 0,11$), RDA 2 ($F = 1,46$; $p = 1$) y RDA 3 ($F = 0,43$; $p = 1$). Las especies raras *Sa. (Pey.) undosus*, *Sa. (Pey.) identicus* y *Wy. (Wyo.) medioalbipes* no fueron consideradas en este análisis.

Predador Toxorhynchites

Se registraron dos especies de larvas predadoras obligatorias *Toxorhynchites guadeloupensis* (79) y *Tx. theobaldi* (34). Del total de larvas de *Toxorhynchites* colectadas la mayoría provienen de *Guadua chacoensis* (Rojas) Londoño y P.M. Peterson (internudos = 108; tocones = 2), mientras que solo tres larvas fueron colectadas de internudos de *Bambusa vulgaris* var. *vittata* Riviére y C. Riviére. Todos los internudos contenían una larva, excepto en tres oportunidades en verano (Herradura en enero de 2016 y 2017, San Cayetano en enero de 2016) y una vez en primavera (Herradura en noviembre de 2016) donde se registraron dos ejemplares en un mismo internudo; en Herradura fueron larvas de *Tx. guadeloupensis* y *Tx. theobaldi*, mientras que en San Cayetano fueron dos larvas de *Tx. guadeloupensis*.

Durante el período septiembre de 2016 a julio de 2017 se revisaron 461 internudos de *G. chacoensis*, el 11,3% (52 /461) registró la presencia del predador, de los cuales el 42,3% (22/52) contenían otras especies de culícidos y 57,7% (30/52) solo la presencia de *Toxorhynchites*. Asimismo, del 88,7% (409/461) de los internudos que no registraron presencia del predador, el 23,7% (97/409) contenían otras especies de culícidos y el 76,3% (312/409) no registraron larvas de culícidos de ninguna especie (Figura 19). La relación entre la presencia del predador *Toxorhynchites* y la presencia de otras especies de culícidos co-habitando la misma fitotelma fue significativa ($\chi^2 = 8,33$; $p = 0,0039$); también se observó una correlación negativa significativa ($p < 0,0001$) entre el número de larvas predadoras y la abundancia de presas por internudo, siendo dicha asociación más marcada en San Cayetano ($r = -0,65$) que en Herradura ($r = -0,54$).

Además, en este tipo de fitotelmata en San Cayetano también se encontraron larvas predadoras facultativas de *Sa. identicus* (34) y *Sa. undosus* (17), la primera especie fue encontrada en dos oportunidades (otoño de 2015 y 2016) compartiendo el mismo internudo

con las especies de *Toxorhynchites*.

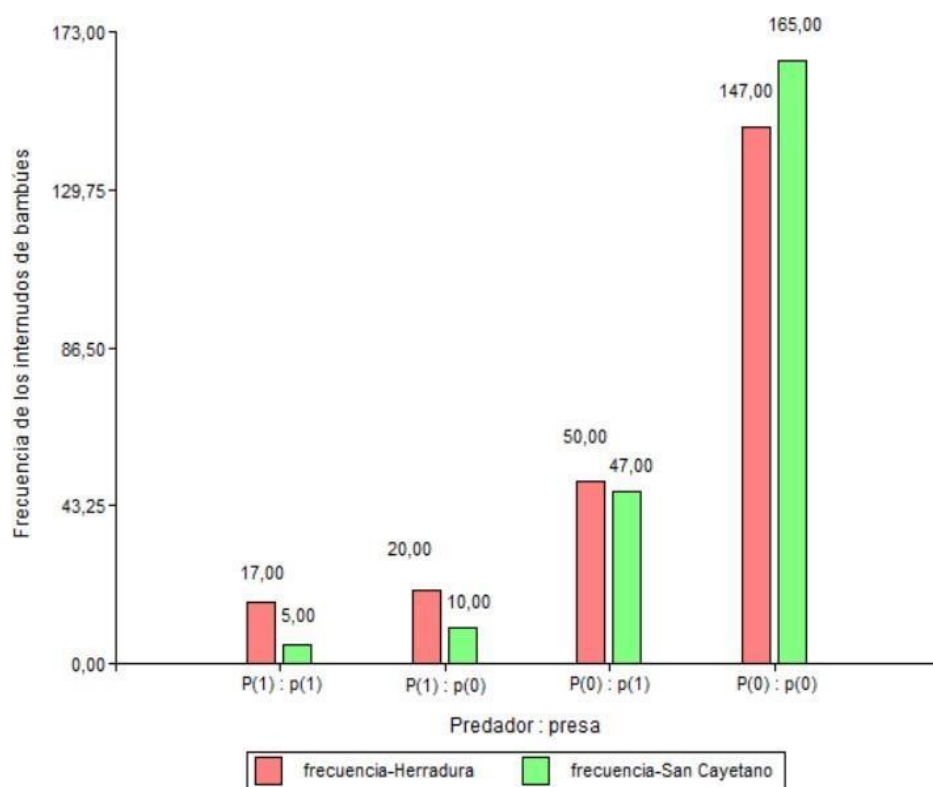


Figura 19- Frecuencia de internodos de bambúes donde *Toxorhynchites* Theobald co-habita con otras especies de culícidos en las localidades de Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes). P(1): predador presente, P(0): predador ausente, p(1): presa presente, p(0): presa ausente.

Asociación interespecífica dentro de las fitotelmata

Para los culícidos que habitan en los culmos de bambúes en San Cayetano tres valores de C8 fueron significativos; se observó asociación negativa entre *Wy. codiocampa* y *Tx. guadeloupensis* ($C8 = -0,86$; $\chi^2 = 21,5$; $p < 0,0001$), *Wy. codiocampa* y *Sa. undosus* ($C8 = -1$; $\chi^2 = 10,45$; $p = 0,001$) y entre *Wy. codiocampa* y *Wy. medioalbipes* ($C8 = -1$; $\chi^2 = 5,05$; $p = 0,024$). En Herradura la asociación negativa se observó entre *Wy. codiocampa* y las dos especies predatoras *Tx. guadeloupensis* ($C8 = -0,63$; $\chi^2 = 21,3$; $p < 0,0001$) y *Tx. theobaldi* ($C8 = -0,29$; $\chi^2 = 4,24$; $p = 0,039$).

Bromeliaceae

Composición, abundancia y diversidad de especies del ensamble de mosquitos

La comunidad de mosquitos que habitan en las bromeliáceas ($N = 4.945$) está compuesta por cinco especies, tres de ellas con elevado ISA^* ($> 0,5$) fueron registradas en todos los sitios de muestreo, dominando *Culex (Mcx.) imitator* ($ISA^* = 1$), seguida por *Cx. (Mcx.) davisi* ($ISA^* = 0,67$) y *Tx. (Lyn.) h. separatus* ($ISA^* = 0,53$). *Wyeomyia (Phoniomyia) muehlensi* Petrocci ($ISA^* = 0,47$) estuvo presente en San Cayetano y Colonia Benítez, mientras que *Tx. (Lynchiella) bambusicola* Lutz y Neiva ($ISA^* = 0,07$) solo fue colectada en San Cayetano.

Los índices de riqueza en San Cayetano ($Mg_{SC} = 0,54$), Colonia Benítez ($Mg_{CB} = 0,37$) y Herradura ($Mg_H = 0,54$) no presentaron diferencias significativas ($W = 4,02$; $p = 0,13$). El índice de diversidad no presentó diferencias significativas entre San Cayetano ($H'_{SC} = 0,87$), Colonia Benítez ($H'_{CB} = 0,87$) y Herradura ($H'_H = 0,68$) ($W = 2,68$; $p = 0,26$). Tanto la equidad ($W = 2,87$; $p = 0,24$) como la dominancia ($F = 1,11$; $p = 0,34$) no presentaron diferencias significativas entre sitios ($J'_{SC} = 0,54$; $J'_{CB} = 0,63$; $J'_H = 0,62$ y $D_{SC} = 0,69$; $D_{CB} = 0,7$; $D_H = 0,78$).

Relación entre las características fisicoquímicas de la fitotelmata y las especies de culícidos

El análisis multivariado indicó que la longitud del primer eje DCA fue de 2,88 D.E. (< 3 D.E.) sugiriendo un conjunto de datos homogéneo y una respuesta lineal de las abundancias de especies. EL RDA arrojó que la contribución acumulada de 4 ejes canónicos explica el 14,12% de la varianza total. Los dos primeros ejes y el modelo global del RDA fueron significativos ($p < 0,05$) (Tabla 11).

Tabla 11- Significancia de la prueba de permutación de Monte- Carlo para el modelo global de RDA y los ejes canónicos. G.L.: grados de libertad.

Ejes	G.L.	valor F	valor p
RDA 1	1	30,02	0,001
RDA 2	1	9,18	0,01
RDA 3	1	5,98	0,33
RDA 4	1	1,63	1
Test global	9	5,69	0,001

El triplot de los microhábitats larvales, las especies de mosquitos y las variables ambientales utilizando los dos primeros ejes canónicos explicó el 12,44% de la varianza de

los datos, valores ajustados en base a R^2 ajustado = 0,12. El eje RDA 1 (9,77%) estuvo definido por la altura del suelo (Alt_s) y el volumen de agua acumulado, junto al pH y temperatura de agua que se diferenciaron en el eje RDA 2 (2,67%) (Tabla 12).

Tabla 12- Resultados del Análisis de Redundancia para los dos primeros ejes canónicos (RDA 1 y RDA 2) con los valores propios restringidos acumulados y el aporte de las variables restrictivas.

Análisis de Redundancia	RDA 1	RDA 2
Valores propios restringidos		
Eigenvalores	0,33	0,1
Proporción explicada	0,066	0,02
Proporción acumulada	0,066	0,087
Variables restringidas		
Alt_s	-0,56	-0,51
pH	-0,12	0,57
Vol	0,58	0,011
T agua	0,14	-0,32
ColNe	-0,27	-0,034
ColOc	0,075	-0,41
ColTr	0,38	-0,007
TurB	0,33	-0,33
TurM	-0,25	0,089

Abreviaciones: Alt_s, Altura desde el suelo; Vol, volumen de agua; T agua, temperatura del agua; ColNe, color negro; ColOc, color ocre; ColTr, color transparente; TurB, turbidez baja; TurM, turbidez media.

La abundancia de *Cx. imitator* presentó asociación positiva con el pH del agua y asociación negativa con la altura del suelo a la que se encuentra la planta, temperatura y el volumen del agua. *Wyeomyia muehlensi* se registró principalmente en bromeliáceas que acumularon abundante volumen de agua, y se observó una relación inversa entre su abundancia y la altura respecto al suelo de la planta y el pH del agua acumulada, mientras que la asociación con la temperatura fue débil. La abundancia de *Cx. davisi* presentó

asociación positiva con la altura del suelo a la cual se ubica la bromeliácea y con la temperatura del agua, y asociación negativa con el pH del agua. *Toxorhynchites h. separatus* no estuvo asociada con ninguna de las variables microambientales consideradas (Figura 20). En este análisis no se consideró a *Toxorhynchites (Lyn.) bambusicola* por ser una especie rara.

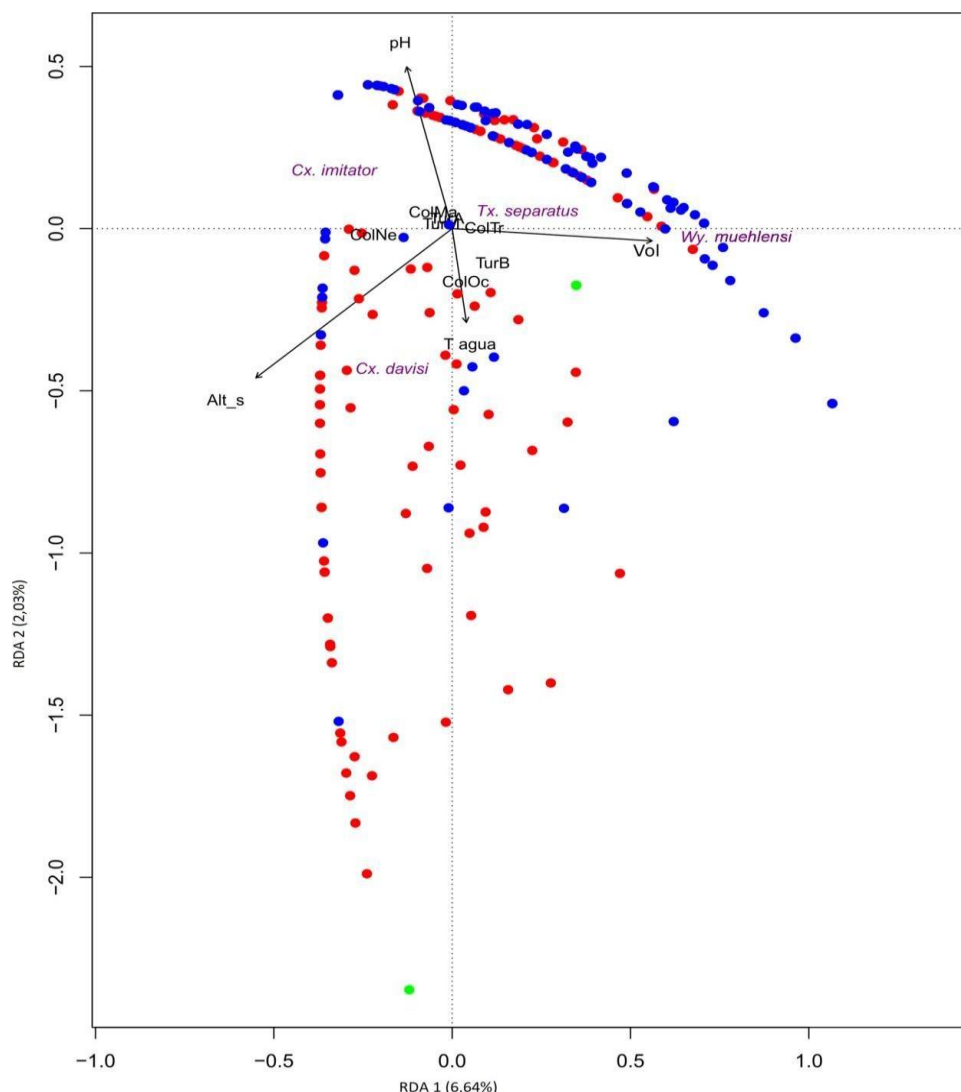


Figura 20- Diagrama de ordenación del análisis de redundancia. Triplote RDA con sitios (círculos), especies de mosquitos y variables ambientales (flechas). Los sitios se muestran con puntos de colores: Herradura (verde); San Cayetano (azul) y Colonia Benítez (rojo). Alt_s, altura de la fitotelmata al suelo; Vol, volumen de agua; T agua, temperatura del agua; ColNe, color negro; ColMa, color marrón; ColOc, color ocre; ColTr, color transparente; TurA, turbidez alta; TurM, turbidez media; TurB, turbidez baja.

Efecto del depredador Toxorhynchites

En bromeliáceas se registraron dos especies de larvas predadoras obligatorias *Tx. h. separatus* (161) y *Tx. bambusicola* (2), esta última especie colectada solo en San Cayetano. En Herradura se colectaron 4 larvas de *Tx. h. separatus* de bromeliáceas Morfo-especie 1 (ver identificación en Capítulo 1), en San Cayetano 89 larvas de las axilas de *Aechmea distichantha* Lem., con alta exposición al sol y en Colonia Benítez se colectaron un total de 68 larvas de *A. distichantha*, en plantas con alta exposición al sol (35) y ubicadas en la sombra profunda (33).

Se revisaron 396 bromeliáceas, el 28,5% (113/396) de ellas registró la presencia del predador de las cuales el 93,8% (106/113) contenían otras especies de culícidos y 6,19% (7/113) solo la presencia de *Toxorhynchites*. Mientras que, el 71,5% (283/396) de las bromeliáceas no registraron presencia del predador, de los cuales el 92,57% (262/283) contenían otras especies de culícidos y el 7,42% (21/396) no registraron larvas de culícidos de ninguna especie (Figura 21).

No se encontró asociación significativa entre la presencia del predador *Toxorhynchites* y la presencia de otras especies de culícidos co-habitando la misma fitotelma ($\chi^2 = 0,18$; $p = 0,67$). La correlación observada entre el número de larvas predadoras y la abundancia de otras especies de culícidos fue nula, aunque fue significativa, en Colonia Benítez ($r = 0,14$; $p = 0,034$) y en San Cayetano ($r = 0,18$; $p = 0,036$); mientras que, en Herradura se observó una fuerte asociación negativa y significativa ($r = -0,76$; $p = 0,0018$).

De 113 bromeliáceas positivas para *Toxorhynchites*, en el 71,7% (81/113) se encontró solo una larva, dos larvas en el 17,7% (20/113), tres larvas en 6,2% (7/113) de las bromeliáceas y un máximo de cuatro larvas predadoras de *Toxorhynchites* en 4,4% (5/113) contenidas en una misma planta.

Asociación interespecífica dentro de la fitotelma

Tres valores del coeficiente de asociación interespecífico fueron significativos (C8) para culícidos que habitan en las axilas de bromeliáceas. En Herradura se observó una asociación negativa entre *Cx. imitator* y *Tx. h. separatus* (C8= -0,58; $\chi^2 = 3,76$; $p = 0,05$); en Colonia Benítez la asociación negativa ocurrió entre *Cx. davisii* y *Wy. muehlensi* (C8 = -0,17; $\chi^2 = 3,62$; $p = 0,05$); mientras que en San Cayetano la asociación fue positiva entre *Tx. h. separatus* y *Wy. muehlensi* (C8 = 0,11; $\chi^2 = 4,76$; $p = 0,029$).

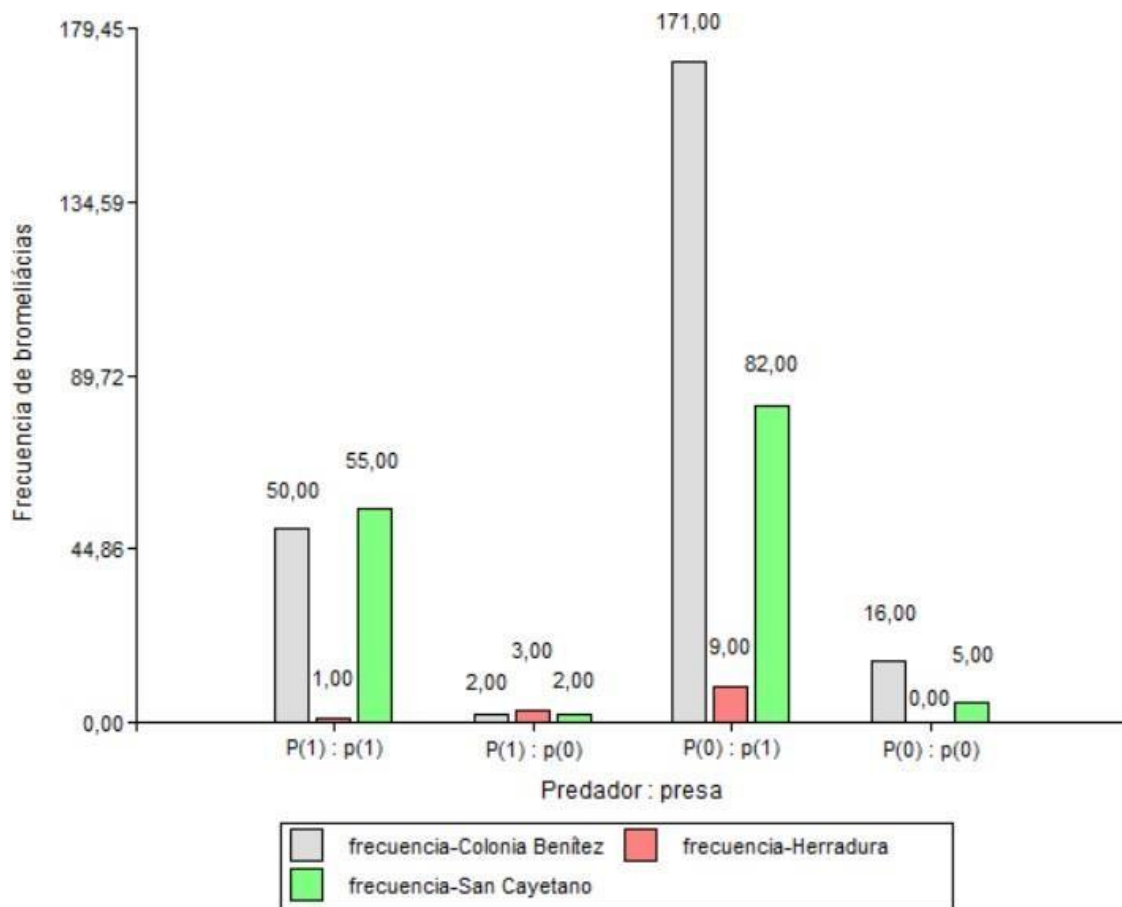


Figura 21- Frecuencia de bromeliáceas donde *Toxorhynchites* Theobald co-habita con otras especies de culícidos en las localidades de Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco). P(1): predador presente, P(0): predador ausente, p(1): presa presente, p(0): presa.

Discusión

En este estudio se han registrado fitotelmatas con comunidades de culícidos bien establecidas, fitotelmatas con poblaciones esporádicas de mosquitos y otras donde solo se registraron larvas individuales. Ejemplos de los primeros, y al igual que lo registrado en investigaciones previas para esta región, son las comunidades en los internodos de bambúes (Campos, 2015b) y las axilas de bromeliáceas (Stein *et al.*, 2011a; Torales *et al.*, 1972). El segundo escenario corresponde a las poblaciones de *Phytotelmatomyia* Rossi & Harbach en *Eryngium* ya que, a diferencia de lo registrado por otros investigadores en áreas templadas

de Argentina (Albicocco *et al.*, 2011; Campos, 2010; 2015b), en esta área subtropical no se ha observado una comunidad de culícidos establecida en las axilas de estas plantas, sólo se ha encontrado eventualmente poblaciones de *Cx. castroi*. También se registró en una ocasión una población de *Cx. coronator* en la bráctea caída de una palmera, al parecer esto podría responder a la selección oportunista de la hembra para oviponer en este microhábitat efímero que reúne varias de las características señaladas por Almirón y Brewer (1996) para los hábitats larvales de esta especie generalista (hábitats naturales, de tamaño mediano a grande, ubicados en el suelo, parcialmente iluminadas, relativamente cerca de las casas). El último esenario corresponde a las larvas de *Haemagogus spegazzinii* en los huecos de árboles; el registro de larvas individuales se podría deber a la baja altura a la que se encontraban los huecos ya que esta especie se caracteriza por habitar la parte alta de los árboles (Campos y Gleiser, 2016), no obstante Stein (2012) también ha registrado una baja abundancia y frecuencia de esta especie para la provincia del Chaco.

Composición, abundancia y diversidad de especies del ensamble de mosquitos

Culicidae es la familia predominante en la comunidad acuática que habita los culmos de los bambúes, siendo las tribus Toxorhynchitini y Sabethini los principales colonizadores (Zequi y Lopes 2001; Campos, 2013). En Colombia y Perú se han registrado ejemplares de Sabethini, Culicini, Aedini, Orthopodomyiini, Toxorhynchitini (Louton *et al.*, 1996 Yanoviak *et al.*, 2006; Barajas *et al.*, 2013); mientras que al sur de Brasil la comunidad estuvo representada por Sabethini, Culicini, Aedini y Toxorhynchitini (Zequi y Lopes 2001; Ceretti-junior *et al.*, 2014). En Argentina en una zona subtropical considerada de elevada diversidad para la región (Provincia de Misiones), Campos *et al.* (2011) registraron la presencia de Sabethini (8), Culicini (5) y Toxorhynchitini (2); en tanto que desplazándonos hacia el suroeste, provincia de Corrientes, la composición registrada fue Sabethini (3), Toxorhynchitini (1) y Aedini (1) (Campos, 2015b), más hacia el sur, en la zona templada de Argentina en la provincia de Buenos Aires, Albicocco *et al.* (2011) no registraron culícidos en este tipo de fitotelmata. En el presente estudio, la culicidofauna para Corrientes y Formosa estuvo compuesta por individuos de las tribus Toxorhynchitini (2 y 2 respectivamente) y Sabethini (4 y 1 respectivamente) observándose para Formosa una disminución de 3,1 veces el índice de diversidad de Shannon al mismo tiempo que una disminución en la equidad (1,9 veces) de la composición específica, así el 93,8% de los

mosquitos colectados en Herradura (Formosa) pertenecieron a una sola especie y a su vez, la comunidad de San Cayetano (Corrientes) fue más diversa, más rica y más equitativa en su composición de especies aunque con menor abundancia de individuos. A través de estas investigaciones realizadas en América del Sur se puede observar una marcada disminución en la diversidad de la comunidad de culícidos a lo largo del gradiente latitudinal, desde los trópicos hacia las regiones más templadas, y además se aprecia un cambio en la composición de las especies que se encuentran en los culmos de los bambúes, donde la tribu culicini va perdiendo representatividad en tanto Sabethini adquiere mayor relevancia. *Wyeomyia* es el género mejor representado en las fitotelmata formadas por los internudos de *Guadua* (Campos *et al.*, 2011; Campos, 2013), siendo *Wy. codiocampa* la especie más abundante del género (Campos, 2013). En Herradura se han llegado a colectar hasta 70 individuos de *Wy. codiocampa* en un mismo internudo. Esta especie fue predominante en los internudos de *G. chacoensis*, seguida en abundancia por *Tx. guadeloupensis* y *Sa. identicus*, resultados similares a los encontrados por Campos (2015b). En Corrientes, a diferencia de Campos (2015b) no se han colectado estados inmaduros de *Aedes terreus* Walker (Aedinii) ni de *Sa. aurescens* Lutz (Sabethini), siendo *Wy. medioalbipes* la especie rara registrada en esta comunidad.

En las provincias de Chaco, Corrientes y Formosa, hemos identificado que la culicidofauna que habitan en las axilas de *A. distichantha* es constante en cuanto al registro de tres representantes característicos *Culex imitator*, *Cx. davisii* y *Tx. h. separatus*; incorporando a *Wy. muehlensi* a la composición de especies de la comunidad en las dos primeras provincias. Estos resultados son consistentes con investigaciones previas (Torales *et al.*, 1972; Stein *et al.*, 2011a). Las bromeliáceas en la mata atlántica de Brasil albergan una alta abundancia y riqueza de especies pertenecientes al subgénero *Microculex* Theobald (Müller y Marcondes, 2006; Marques y Foratini, 2008; Cardoso *et al.*, 2015), uno de los tres subgéneros de *Culex* que son habitantes estrictos de fitotelmata en Argentina (Harbach, 2008; Campos y Gleiser, 2016). Estudios realizados en Brasil (Marques y Forattini, 2008) y Venezuela (Machado-Allison *et al.*, 1986) señalan a *Cx. (Mcx.) pleuristriatus* Theobald como la especie más abundante para estas fitotelmata, sin embargo, y pese a que esta fue recientemente citada en la provincia de Misiones (Rossi y Lestani, 2014), en Argentina *Culex (Mcx.) imitator* es predominante en este microhábitat. En el presente estudio se ha registrado a *Cx. imitator* como la más abundante en estos microhábitats, con el 70,1% de

los ejemplares colectados pertenecientes a ella, seguida por *Wy. muehlensi* con el 15%. Los estados inmaduros del subgénero *Phoniomyia* Theobald son habitantes casi exclusivos de bromeliáceas terrestres o epífitas, con algunas especies particularmente abundantes (Correa y Ramalho, 1956). En la selva subtropical en Misiones, *Wy. muehlensi* fue registrada por Campos *et al.* (2011) en una bráctea de la palmera nativa *Euterpe edulis* Mart. y ningún ejemplar en las axilas de *A. distichantha*, donde si se registraron otras especies del género *Wyeomyia*. Además, en esa misma investigación estos autores han registrado a *Tx. bambusicola* habitando en *A. distichantha* y en los internudos de *G. chacoensis* mientras que en este trabajo hemos colectado a esta especie de las axilas de *A. distichantha* en Corrientes, lo que constituye un nuevo registro para la provincia; siendo esta información publicada como parte de una investigación para la actualización de la fauna de culícidos en el noreste argentino (Stein *et al.*, 2018).

De acuerdo a Machado-Allison *et al.*, (1985) la riqueza de especies que la planta puede albergar está asociada a la complejidad estructural de la misma, siendo el número de hojas una medida de esta complejidad indicando el número de compartimentos disponibles para colonización (Armbruster *et al.*, 2002); así se ha registrado una relación significativa entre la riqueza y diversidad de la comunidad, con el contenido de agua obtenido a partir de variables morfométricas de las hojas (Ospina-Bautista *et al.*, 2004) . En contraposición a lo anterior, en el presente estudio se ha encontrado que, si bien las bromeliáceas de Formosa eran estructuralmente más sencillas que las bromeliáceas de Corrientes y Chaco, la comunidad de culícidos albergada fue similar en su diversidad, riqueza y equidad de especies.

Relación entre características fisicoquímicas de las fitotelmata y las especies de culícidos

Investigaciones previas han demostrado que determinadas características morfométricas de los culmos de bambúes al igual que las características fisicoquímicas del agua acumulada en estas fitotelmata influyen sobre la abundancia, distribución y número de especies de mosquitos que las habitan (Barajas *et al.*, 2013; Campos, 2013; 2015b). Las variables microclimáticas en los lugares de cría condicionadas por la altura sobre el nivel del suelo a la que se encuentra el hábitat larval, el volumen de agua y la permanencia de esta dentro del recipiente natural son consideradas variables determinantes en la distribución de los sabethinos (Navarro y Machado-allison, 1995; Zequi y Lopes, 2001; Barajas *et al.*,

2013). Pese a esto, en el presente estudio no se ha encontrado asociación entre las variables métricas de los internudos de *G. chacoensis* ni de los parámetros fisicoquímicos del agua, con la presencia de las especies de mosquitos que los habitan. Probablemente esto se deba a que las especies que son afectadas por las variables consideradas en este estudio sean precisamente aquellas que fueron desestimadas del análisis debido a su baja frecuencia, o bien que las especies tenidas en cuenta para el análisis sean afectadas por otras variables. Por ejemplo, Zequi y Lopes (2001) señalan que las especies silvestres de mosquitos que proliferan en los internudos de bambúes estarían asociadas a sus hábitos hematófagos; se podría suponer que en esta región las hembras de *Wy. codiocampa* se alimentan de monos carayá (*Alouatta caraya*) (se han observado tropas de estos primates desplazándose por la cima de los bambúes durante las campañas de colecta en Herradura y San Cayetano) y por lo tanto esta especie de culícido estaría condicionada a la presencia de estos primates.

Culex imitator y *Wy. muehlensi*, especies abundantes en las axilas de bromeliáceas, se encontraron asociadas positivamente a plantas ubicadas a nivel del suelo, sin embargo, *Cx. imitator* mostró preferencia por aquellas fitotelmata que acumulan un reducido volumen de agua, pH alcalino y bajas temperaturas mientras que *Wy. muehlensi* lo hizo por las plantas con abundante volumen de agua y con pH ácido. La tendencia de *Cx. imitator* a criarse en aguas poco ácidas, tendencia también registrada para *Wy. muehlensi*, ya había sido documentada por Torales *et al.* (1972) en la provincia de Corrientes. Durante estudios realizados en Brasil (Mocellin *et al.*, 2009; Cardoso *et al.*, 2015), han observado una relación positiva entre el volumen de agua que acumulan las bromeliáceas con la abundancia de larvas de *Wyeomyia* (*Phoniomyia*) y *Culex* (*Microculex*) sin embargo, en el presente estudio esta variable fue determinante para la segregación espacial de las especies pertenecientes a estos subgéneros. Por su parte *Culex davisii* fue asociado positivamente a bromeliáceas epífitas que contienen agua con pH ácido y elevada temperatura. Lo anteriormente expuesto evidenciaría una forma de segregación espacial de las especies más abundantes en las axilas de bromeliáceas, minimizado así la interferencia por competencia del recurso en las especies filtradoras. El hecho de que *Tx. h. separatus* no haya estado asociada a las variables microambientales podría deberse a que la abundancia de este predador se encuentra condicionada por la disponibilidad de las presas.

Asociación interespecífica entre los culícidos no depredadores y el predador

Toxorhynchites

Toxorhynchites Theobald ha sido el predador más grande registrado en los internudos de bambúes en el noreste argentino (Campos *et al.*, 2011; Campos, 2013; 2015b). En Corrientes, Campos (2015b) ha registrado a *Tx. guadeloupensis* como la única especie de este género habitando los internudos de *G. chacoensis*, en esta oportunidad además agregamos el registro de *Tx. theobaldi*. *Toxorhynchites theobaldi* es un reconocido predador natural en los bambúes (Lounibos *et al.*, 1987); en Misiones fue colectada de los internudos de *Merostachys clauseni* Munro (Campos *et al.*, 2011), mientras que en Formosa ha sido registrada habitando neumáticos abandonados (Hoyos *et al.*, 2011), y en el presente estudio se agregan como hábitats naturales de esta especie a *G. chacoensis* y a *B. vulgaris*. En coincidencia con otros investigadores (Louton y Bouchard, 1996; Campos, 2013; 2015b) fue frecuente observar a los ejemplares de este género criando individualmente en estos microhábitats. Las larvas son muy voraces llegando a depredar sobre individuos de su misma especie (canibalismo) (Steffan y Evenhuis, 1981); Lounibos y Campos (2002) han podido observar una alta proporción relativa de muertes en larvas del cuarto estadio de *Tx. rutilus* Coquillett debido al canibalismo. Se podría suponer que en los internudos de bambúes donde el espacio es reducido, la frecuencia de encuentro entre larvas es alta aumentando las probabilidades de ese comportamiento.

En el presente estudio se ha registrado que en los internudos de *G. chacoensis* *Toxorhynchites* se encuentra relacionado con otras especies de culícidos, observando que cuando aumenta la cantidad de larvas de este predador disminuye la abundancia de otros mosquitos. Esto podría indicar que la dieta de *Toxorhynchites* se basa principalmente en otras especies de culícidos dentro del internudo. Lo anterior sumado a la fuerte asociación negativa registrada entre *Tx. guadeloupensis* y *Wy. codiocampa*, tanto en Herradura como en San cayetano, sugiere una intensa presión del predador sobre la población de esta especie. Estos resultados son similares a los registrados por Campos (2013, 2015b). Un escenario similar ocurriría con *Tx. theobaldi* y *Wy. codiocampa* en Herradura, aunque con una intensidad menor de predación.

En los internudos de *Guadua*, además de *Toxorhynchites* es frecuente encontrar larvas de *Sabethes* (predadoras facultativas). Las hembras de mosquitos seleccionan los hábitats para minimizar las interacciones con predadores y competidores ya que estos afectan no solo a la supervivencia de los estados inmaduros sino también su crecimiento y

desarrollo (Knight *et al.*, 2004; Arav y Blaustein 2006). En este estudio se observó asociación negativa entre las especies de mosquitos que habitan en los internudos. Esto podría deberse a que en microambientes acuáticos de tamaño reducido la cantidad de recurso disponible sería menor lo que aumentaría la competencia entre las especies filtradoras, como en el caso de *Wy. codiocampa* con *Wy. medioalbipes*, y de *Wy. codiocampa* con *Sa. undosus*. Por otra parte, la tasa de encuentro entre especies sería mayor lo que aumentaría la depredación de las especies *Tx. guadeloupensis* y *Tx. theobaldi* sobre *Wy. codiocampa*.

En cuanto a la relación entre *Sabethes* y *Wy. codiocampa*, Campos (2013) encontró una asociación positiva señalando que la misma podría indicar que la competencia por el recurso es baja, esto considerando a *Sabethes* en su carácter de larva filtradora. Sin embargo, en el presente estudio se encontró una fuerte asociación negativa entre *Sa. undosus* y *Wy. codiocampa*, lo que podría indicar que sí hay una competencia por el recurso cuando *Sabethes* es filtrador, o bien que *Wy. codiocampa* sería una presa seleccionada por este predador. Navarro y Machado-Allison (1995) observaron una interacción similar entre *Sa. chloropterus* Von Humboldt y *Wy. arthrostigma* Lutz, y señalan que la condición de predador facultativo de la primera sería posiblemente la causa de que el efecto de esta interacción no fuera estadísticamente significativo en la reducción poblacional de la segunda.

Toxorhynchites h. separatus es el principal predador en las axilas de bromeliáceas en la región noreste de Argentina (Campos, 2011; Stein *et al.*, 2011a; b), siendo en el presente estudio la especie más abundante del género. Campos (2011) ha reportado la presencia de larvas de *Tx. h. separatus* en las axilas de *A. distichantha* en la provincia de Corrientes y Stein *et al.*, (2011a; b) en Chaco. *Toxorhynchites bambusicola* fue registrada en Misiones en los internudos de *Guadua* (Campos *et al.*, 2011; Campos, 2013) y, al igual que en el presente estudio, en las axilas de *A. distichantha* (Campos *et al.*, 2011).

A diferencia de lo que ocurre en los bambúes, en las axilas de *A. distichantha* se han llegado a registrar hasta 4 larvas de *Tx. h. separatus* en la misma planta. Esto podría deberse a que en bromeliáceas existen múltiples compartimentos donde cada hoja conforma un cubículo separado de agua y detritos, proporcionando hábitats muy complejos donde la mayoría de los insectos acuáticos, a excepción de los mosquitos, pueden moverse entre compartimentos atravesando la unión entre las hojas superpuestas (Srivastava, 2006).

Lounibos *et al.* (1987) señala que en *A. nudicaulis* Griseb. *Toxorhynchites* generalmente no pueden moverse de una axila a otra a menos que sean transportadas por desbordamiento durante lluvia, lo que provoca que las potenciales presas sean menos accesibles. Se podría suponer que las bases foliares de *A. distichanta* generan compartimentos lo suficientemente aislado dentro del microambiente reduciendo la movilidad de *Tx. h. separatus* y la posibilidad de preda a las larvas de otras axilas.

En San Cayetano y en Colonia Benítez se ha observado que la abundancia de las larvas predadoras no afecta a la población de otras larvas de mosquitos, lo que podría sugerir que en bromeliáceas *Tx. h. separatus* se alimenta de otros organismos no culícidos. Lounibos y Campos (2002) han registrado que dentro de la diversidad de presas que componen la dieta de *Tx. rutilus* los mosquitos no fueron las más frecuentes.

En San Cayetano la asociación positiva entre *Tx. h. separatus* y *Wy. muehlensi* indicaría que *Wy. muehlensi* no es una presa seleccionada por este predador; resultados similares para la asociación entre estas dos especies han sido registrados por Stein (2012) en Chaco. También se podría pensar que la asociación positiva entre estas especies se deba a que *Tx. h. separatus* podría estar depredando sobre especies que compiten con *Wy. muehlensi* por algún recurso, por lo que la eliminación del competidor favorecería a la población de *Wy. muehlensi*. Paine (1966) postula que en determinados sistemas existe una especie depredadora superior, cuya abundancia y eficiencia para preda evita que una sola especie monopolice algunos recursos importantes y limitantes, asegurando la diversidad de especies animales dentro del sistema. Kneiteli y Miller (2002) encontraron que en la comunidad que habita en *Sarracenia purpurea* L. (Sarraceniaceae) los aumentos en la densidad de *Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *smithi* Coquillett, predador superior, disminuye la abundancia de algunos taxa mientras que aumentan la abundancia de otros macroorganismos.

Mientras que en Herradura ocurre el escenario contrario, a medida que aumenta el número de larvas de *Tx. h. separatus* disminuye la abundancia de otros culícidos, observándose efectos negativos de *Tx. h. separatus* sobre la abundancia de *Cx. imitator*. En Colonia Benítez la asociación negativa entre *Cx. davisii* y *Wy. muehlensi* indicarían que ambas especies filtradoras compiten por el recurso, y para evitar esta situación presentan una segregación espacial, donde *Cx. davisii* presenta preferencia por oviponer en plantas epífitas y *Wy. muehlensi* en plantas terrestres.

CAPÍTULO V: Estacionalidad de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata en el noreste argentino

Introducción

Las características climáticas del medio son algunos de los factores que afectan a la distribución espacial de las especies de Culicidae (Townroe y Callaghan, 2014). El régimen climático influye directa e indirectamente en las interacciones de las especies de animales que habitan en las fitotelmata explicando la composición y estructura de las redes tróficas que se observan dentro de estos microhábitats (Kitching, 2001).

En las zonas tropicales los cambios estacionales de las especies están relacionados con los períodos de sequía, mientras que en las zonas templadas con los períodos de bajas temperaturas (Bates, 1949). La temperatura es una variable muy importante que afecta a los hábitats acuáticos, no solo estacionalmente, sino también durante el día (Williams, 2006). Los efectos de la temperatura sobre los rasgos del ciclo de vida de los mosquitos están bien documentados observándose una relación inversa entre ambos; el tiempo de desarrollo de las larvas y pupas aumenta a medida que disminuye la temperatura (p. ej., Hayes, 1975; Dominguez *et al.*, 2000; Grech *et al.*, 2015). En climas más cálidos el desarrollo de los estados inmaduros y adultos se ralentiza durante las estaciones más frías, sin embargo, el crecimiento de la población puede disminuir más como consecuencia de la reducción del hábitat que de las temperaturas (Almirón y Brewer, 1994).

En el caso particular de las especies de mosquitos que crían en recipientes naturales su distribución se encuentra afectada por la mayor o menor posibilidad de desecación de los mismos, es decir que la población puede reducirse más por falta de agua y consecuente reducción del hábitat, que por las bajas temperaturas (Bates, 1949); por lo que a menudo la abundancia de mosquitos se relaciona positivamente con la precipitación (Lounibos, 1981). Por otra parte, las excesivas lluvias pueden lavar los huevos de mosquitos depositados en las axilas de las hojas, especialmente en las brácteas más jóvenes que son las más expuestas (Frank y Curtis 1977; Campos y Lounibos 1999; Stein *et al.*, 2016b). Por consiguiente, las comunidades de invertebrados que habitan en las bromeliáceas son mayormente afectada por la magnitud de las precipitaciones más que por la frecuencia de las mismas (Ospina-Batista, 2015). El impacto de los períodos de sequía dependerá de las características de los hábitats larvales, por ejemplo, las fluctuaciones del agua en los huecos de los árboles protegidos no son tan abruptas como en contenedores más expuestos (hojas caídas, cáscaras de cocos,

etc.), provocando que los cambios en las poblaciones adultas sean en consecuencia más graduales (Bates, 1949).

Si bien en los hábitats estacionales la frecuencia de los eventos de sequía es un factor importante para la ocupación de estos microhábitats (Kitching, 2001), existen determinadas condiciones dadas por la combinación de distintos factores que afectan a la temporalidad de los culícidos en un determinado hábitat larval; por ejemplo, en algunas comunidades de Culicidae la mayor abundancia de mosquitos se observa durante períodos de alternancia de temperatura, humedad relativa y lluvia (Guimarães *et al.*, 2000; Alencar *et al.*, 2015, Santos *et al.*, 2019); otro ejemplo son los mosquitos que se desarrollan en los agujeros de los árboles cuyo patrón estacional está determinado por la desecación, la depredación y los cambios estacionales en la temperatura y el fotoperíodo (Bradshaw y Holzapfel, 1984).

Las investigaciones relacionadas con cambios en las condiciones climáticas que alteran la estructura de las poblaciones y comunidades de Culicidae son necesarias (Semenza y Suk, 2018). De acuerdo a Fischer (2016) en Argentina son escasos los estudios que han analizado la variación estacional y la distribución temporal de los estados inmaduros de culícidos en charcos temporarios (ej. Ronderos *et al.*, 1992; García y Micieli, 2000; Stein *et al.*, 2016b); siendo aún menores los realizados en comunidades de culícidos que habitan en fitotelmata (Campos y Lounibos, 1999; Campos 2015a; Campos 2015b).

Objetivo: analizar la distribución estacional de las especies de Culicidae que se desarrollan en fitotelmata del noreste argentino, y su relación con las variables meteorológicas.

Materiales y métodos

Sitios de muestreo: se seleccionaron tres localidades en la subregión Chaco Húmedo, dos de ellas, Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes), pertenecientes a la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay; y Colonia Benítez (Chaco) en la zona esteros, cañadas y selva de ribera (MDS y MA, 1999). Los sitios y la metodología de muestreo empleada fueron previamente descriptos en el apartado Metodología general.

Caracterización meteorológica de los sitios de estudio: para cada localidad se estudió la fluctuación estacional de las variables meteorológicas (Tmax, temperatura máxima; Tmin, temperatura mínima; HRmax, humedad relativa máxima; HRmin, humedad relativa mínima; PVA, presión de vapor de agua, promedio para la estación climática considerada y Prec, precipitaciones acumuladas para la estación climática considerada). Se analizaron las variables meteorológicas registradas a lo largo de los años de muestreo (2015, 2016 y 2017) durante las distintas estaciones climáticas (otoño, invierno, primavera y verano) y en los tres sitios de estudio utilizando el test de Kruskal-Wallis. Las comparaciones múltiples se realizaron por medio del test de Dunn. Los datos meteorológicos fueron proporcionados por las estaciones meteorológicas del Servicio Meteorológico Nacional de las ciudades de Resistencia, Corrientes y Formosa.

Análisis de las variables climáticas en cada estación y sitio de muestreo

Las mayores diferencias ($p < 0,05$) entre los años de estudio se observaron en la Tmin, HRmin y PVA para las tres localidades de estudio.

Temperatura mínima y máxima

La Tmin no registró diferencias estadísticamente significativas en otoño en la localidad de Herradura y en primavera en San Cayetano durante los tres años del estudio, mientras que en el caso de la Tmax la no significancia se registró en verano y primavera para las tres localidades en los tres años de estudio (Figura 22).

La Tmin del verano en Herradura, San Cayetano y Colonia Benítez fue más elevada en el 2016. En la primavera la Tmin fue más alta en 2015 tanto para Herradura como para Colonia Benítez presentando diferencias estadísticamente significativas (Figura 22). En invierno los valores más bajos se registraron en el 2016 en las tres localidades de estudio siendo las diferencias significativas. En otoño San Cayetano y Colonia Benítez se presentaron los registros más bajos en 2016, siendo significativas las diferencias con los otros dos años del estudio (Figura 22).

En relación a la Tmax las tres localidades presentaron registros significativamente elevados en el otoño de 2015 y en invierno del 2017 (Figura 22).

Humedad relativa mínima y máxima

No se registraron diferencias estadísticamente significativas para la HRmin durante el verano en las localidades de San Cayetano y Colonia Benítez en los tres años del estudio.

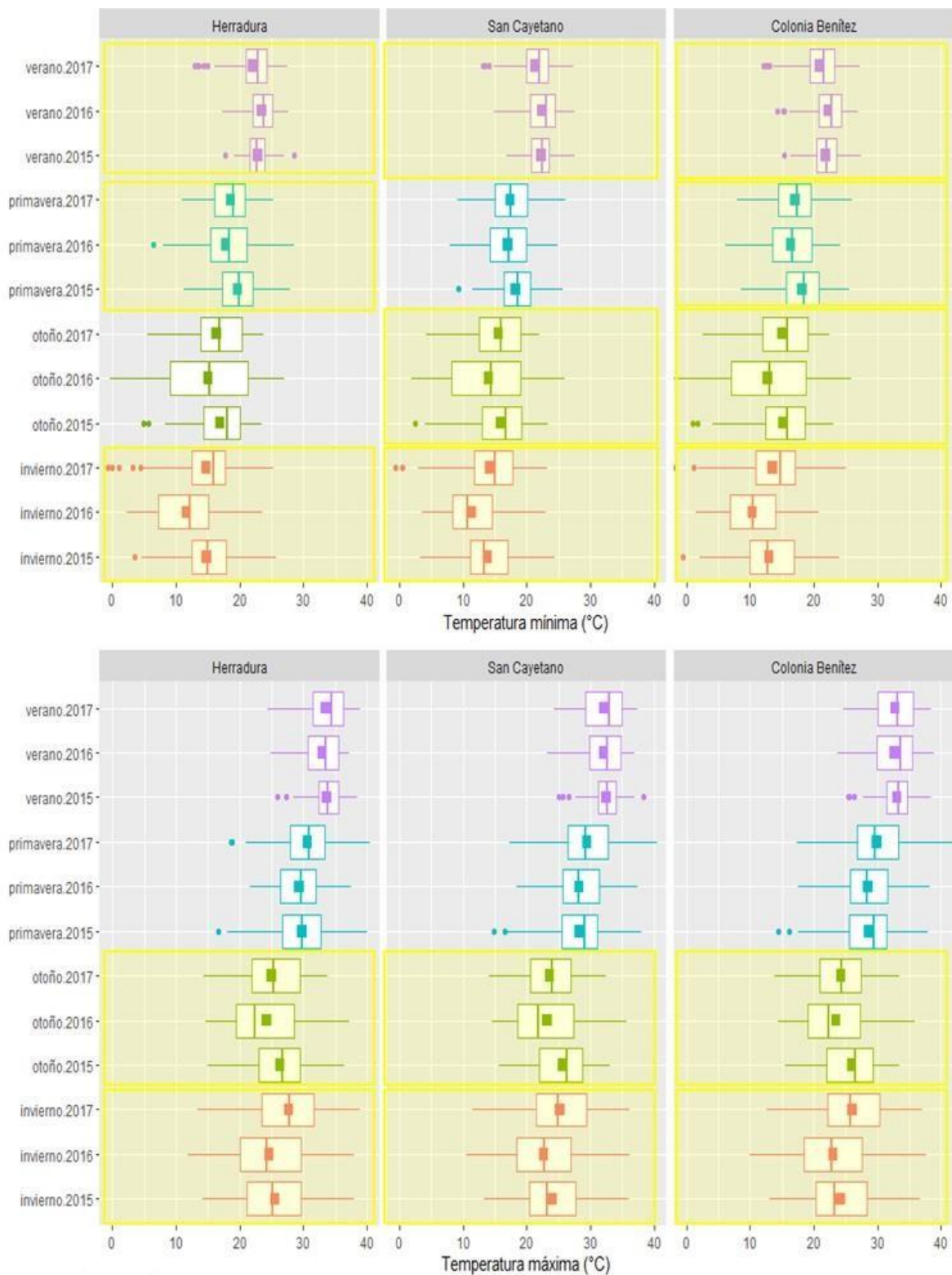


Figura 22- Variación estacional de la temperatura (°C) mínima y máxima en Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco) en el período 2015 - 2017. Con recuadro amarillo las estaciones que presentaron diferencias significativas

Para la HRmax no hubo significancias en primavera-verano de las tres localidades y entre los inviernos en San Cayetano y otoños en Colonia Benítez comparando los tres años de estudio (Figura 23).

En Herradura la HRmin en verano de 2017 fue más baja que en 2015 y 2016. En otoño para las tres localidades se registraron diferencias en la HRmin que fueron superiores en el 2017. Los valores de la HRmin en invierno y primavera fueron significativamente elevados en el año 2015 para las tres localidades (Figura 23).

La HRmax en otoño fue significativamente superior en 2017 en Herradura y San Cayetano (Figura 23). La HRmax en el invierno de 2017 tanto en Herradura como en Colonia Benítez registró los valores más bajos, siendo significativa en relación a los otros dos años de estudio.

Presión de vapor de agua y precipitaciones acumuladas

No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre la PVA para las tres localidades en la estación climática verano. En Herradura tampoco se registraron diferencias entre la PVA en la primavera durante los tres años del estudio. Las precipitaciones acumuladas no presentaron diferencias significativas en las estaciones de verano y primavera para las tres localidades estudiadas en los tres años analizados. Además, el otoño en Herradura y el invierno en San Cayetano y Colonia Benítez no registraron diferencias significativas en el mismo período (Figura 24).

En la primavera la PVA tanto en San Cayetano como en Colonia Benítez registró valores significativamente más altos en 2015 respecto a 2017 (Figura 24). Los registros de PVA en el otoño de 2016 resultaron significativamente más bajos que en 2017 en Herradura; y significativamente más bajos que en 2015 y 2017 en San Cayetano y Colonia Benítez; mientras que, en invierno los valores más bajos de PVA se registraron en 2016 para las tres localidades estudiadas (Figura 24).

En cuanto a las precipitaciones acumuladas se observó que los registros del año 2015 fueron significativamente más elevados que en el 2017 para la estación invierno en Herradura (Prec acumuladas = 115,6 mm) y en San Cayetano las diferencias se registraron en otoño (Prec acumuladas = 824 mm); mientras que en Colonia Benítez (Prec acumuladas = 789,6 mm) los registros de las precipitaciones fueron más elevados en invierno 2017 que en los dos años anteriores (Figura 24).

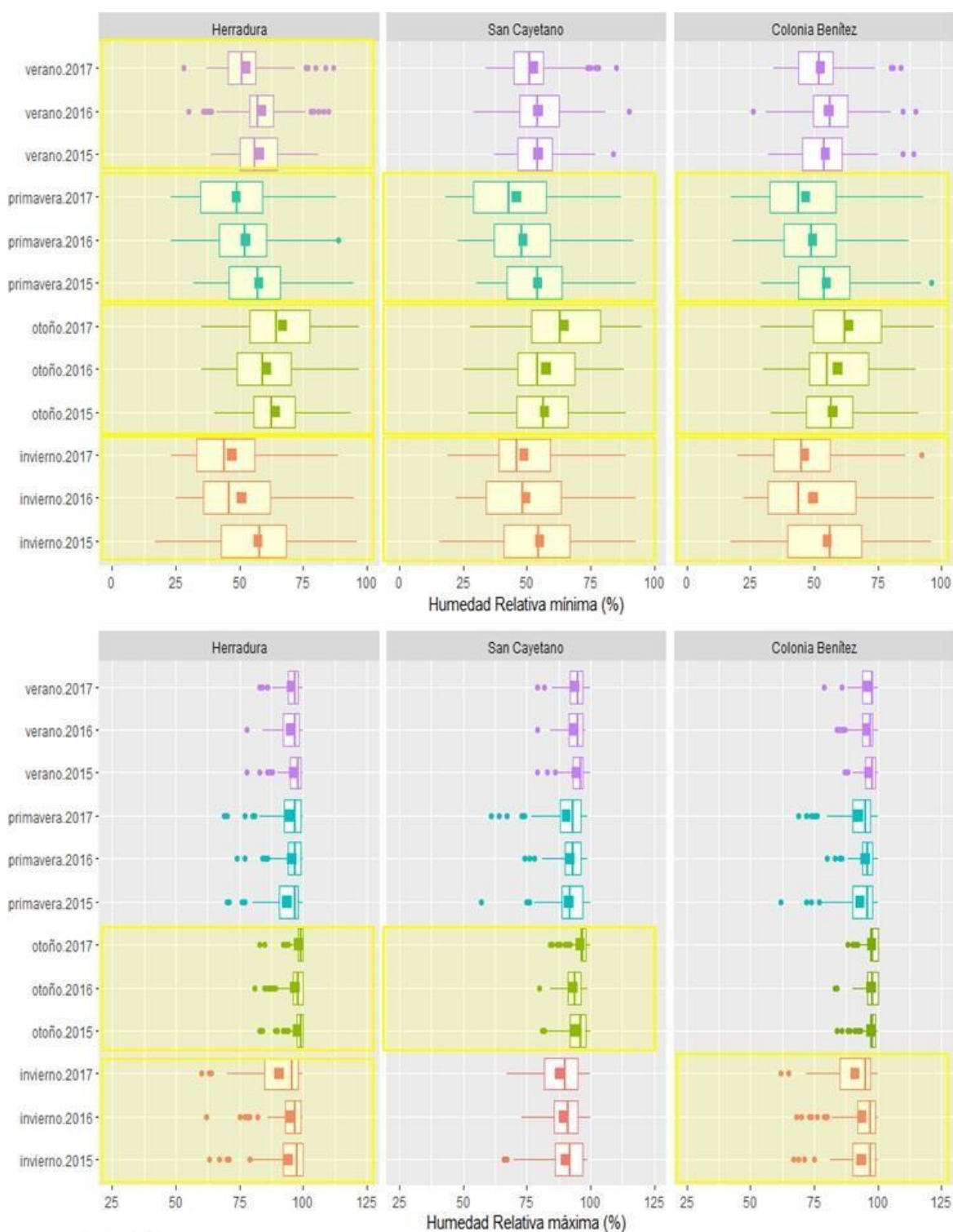


Figura 23- Variación estacional de la humedad relativa (%) mínima y máxima Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco) en el período 2015 - 2017. Con recuadro amarillo las estaciones que presentaron diferencias significativas

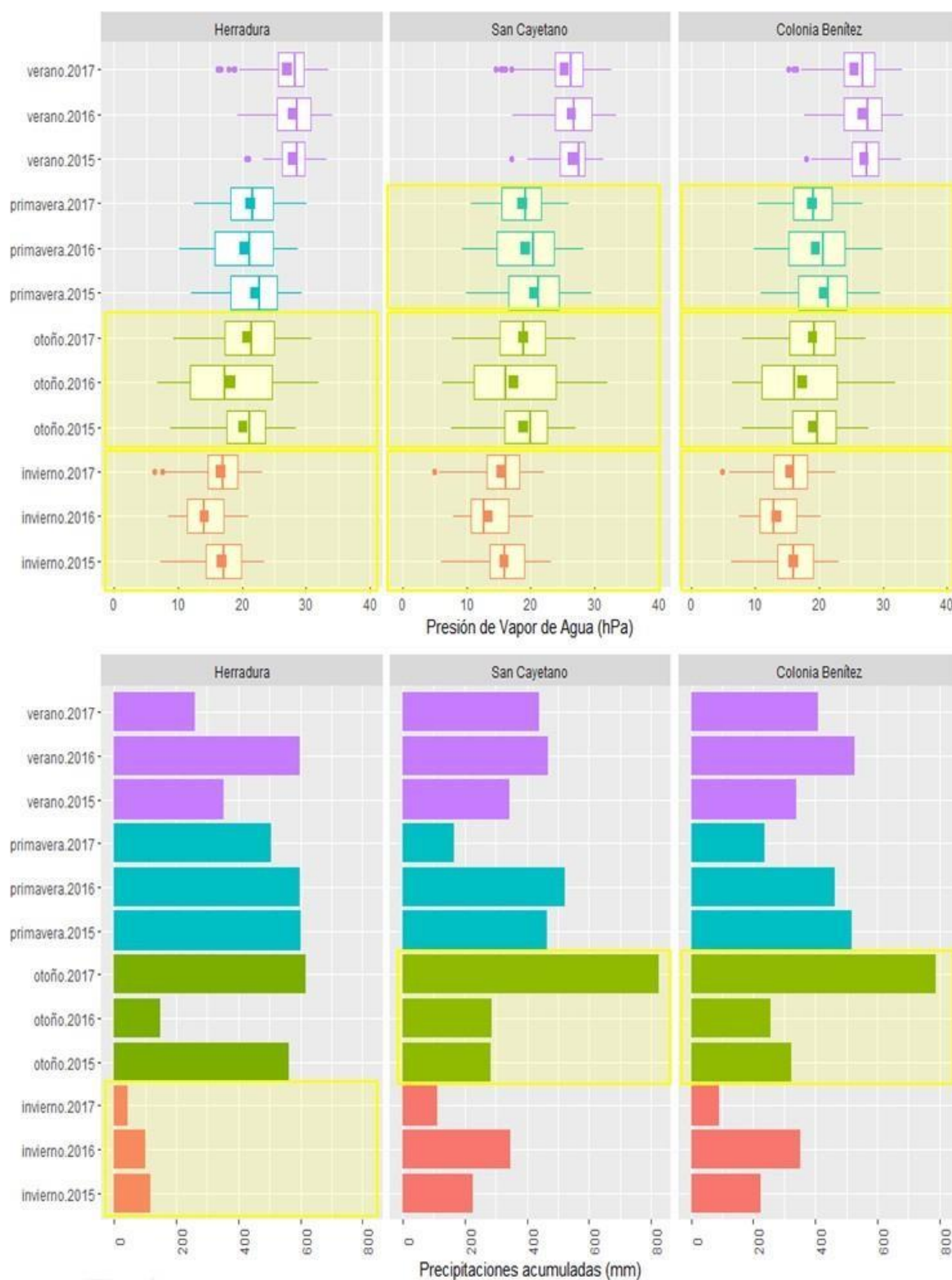


Figura 24- Variación estacional de las precipitaciones acumuladas (mm) en Herradura (Formosa), San Cayetano (Corrientes) y Colonia Benítez (Chaco) en el período 2015 - 2017. Con recuadro amarillo las estaciones que presentaron diferencias significativas

Análisis de los datos

Los siguientes análisis para los ensambles de culícidos fueron realizados en aquellas fitotelmata que hubieran registrado más de una especie de mosquitos en más de una estación climática durante el período de muestreo considerado desde febrero de 2015 a julio de 2017 (ensambles de culícidos presentes en las axilas de las hojas de bromeliáceas en Colonia Benítez y San Cayetano e internudos de bambúes en Herradura y en San Cayetano).

Análisis estacional del ensamble de culícidos: se determinaron los índices de riqueza de Margalef (Mg); diversidad de Shannon (H'), que toma valores entre 0 (cero) cuando hay una sola especie y el logaritmo del número de especies presentes cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988); equidad de Pielou (J') que toma valores entre 0 a 1 donde 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988, Moreno, 2001); y dominancia de Berger-Parker (D'), con valores entre 0 y 1 cuanto más se acerca a 1 mayor es la dominancia y menor la diversidad (Magurran, 1988); junto a la abundancia total de culícidos (N) por fitotelmata para cada sitio en cada estación climática. Se buscaron diferencias significativas entre los índices de la comunidad (Mg, H', J' y D) y la abundancia de culícidos (N) registrados por año en cada estación climática por medio del ANOVA y test de Kruskal-Wallis, según correspondió. Las comparaciones múltiples se realizaron por medio de los test de Holm-Sidak y Dunn según la naturaleza de los datos (paramétricos, no paramétricos). Se analizó la similitud entre las estaciones climáticas en los distintos años de muestreo por medio de un análisis de conglomerados (Clusters) utilizando los promedios aritméticos (UPGMA), para ello se determinaron las distancias y formas de agrupamiento considerando como variables los índices que describen la comunidad (Mg, H', J', D') y la abundancia de culícidos (N) colectados estacionalmente en cada año.

Análisis de la composición estacional de especies del ensamble: se describió la composición de especies a través de las estaciones climáticas. Se buscaron diferencias significativas en las abundancias estacionales de las especies utilizando ANOVA y test de Kruskal-Wallis, según correspondió. Las comparaciones múltiples se realizaron por medio

de los test de Holm-Sidak y Dunn según la naturaleza de los datos (paramétricos, no paramétricos).

Relación de las especies más abundantes con las variables meteorológicas: se estudiaron los efectos de las estaciones climáticas y las variables meteorológicas sobre las abundancias de las especies predominantes. Se utilizó la regresión lineal múltiple como análisis paramétricos y los Modelos Lineales Generalizados (MLG) para los no paramétricos. Al ser la abundancia una variable de conteo se utilizó la distribución binomial negativa (función de enlace Log) para los datos con sobredispersión y la distribución de Poisson (función de enlace Log) para los datos sin sobredispersión. Se calculó el VIF para las variables explicativas y se eliminaron aquellas con elevado valor de VIF, luego se recalculó el valor del VIF repitiendo el proceso hasta que todos los valores fueron menor o igual a cinco (Zuur *et al.*, 2010). La selección de las variables explicativas se realizó por medio del procedimiento Stepwise Regression. Para la validación de la regresión múltiple se evaluó el R^2 – ajustado de los modelos mientras que para en los MLG se realizó el análisis de la devianza, el cálculo D^2 (equivalente a R^2 en los modelos de mínimos cuadrados) (Guisan y Zimmermann, 2000) y el test Chi cuadrado.

Se consideraron como especies predominantes aquellas que tuvieran un ISA* mayor a 0,5 (ver capítulo II); siendo dichas especies *Culex (Microculex) imitator* Theobald, *Culex (Microculex) davisii* Kumm y *Toxorhynchites (Lynchiella) h. separatus* Lynch Arribalzaga en las axilas de las bromeliáceas y en los culmos de bambúes *Wyeomyia (Miamiomyia) codiocampa* Dyar y Knab, *Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis* Dyar y Knab, *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* Dyar y Knab.

Resultados

Poaceae

Análisis estacional de la comunidad de culícidos

Herradura: del total de los culícidos que habitan en los culmos de bambúes en verano se colectó el 37,12% (N = 376), en otoño el 29,12% (N = 295), en primavera el 23,40 % (N = 237) y en invierno el 10,37% (N = 105). No se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre la riqueza ($Mg_{\text{verano}} = 0,34$; $Mg_{\text{otoño}} = 0,35$; $Mg_{\text{primavera}} = 0$,

36 y $Mg_{\text{invierno}} = 0,43$), diversidad ($H'_{\text{verano}} = 0,39$; $H'_{\text{otoño}} = 0,16$; $H'_{\text{primavera}} = 0,13$ y $H'_{\text{invierno}} = 0,32$), equidad ($J'_{\text{verano}} = 0,35$; $J'_{\text{otoño}} = 0,15$; $J'_{\text{primavera}} = 0,12$ y $J'_{\text{invierno}} = 0,23$) y dominancia de especies ($D_{\text{verano}} = 0,90$; $D_{\text{otoño}} = 0,97$; $D_{\text{primavera}} = 0,97$ y $D_{\text{invierno}} = 0,91$) como tampoco en la abundancia de individuos colectados en las distintas estaciones climáticas.

En el año 2015 la comunidad de culícidos se caracterizó por presentar mayores abundancias en primavera ($N = 201$), seguida por el otoño ($N=141$) y por último el verano ($N = 29$) (Tabla 13). Sin embargo, esta última estación presentó valores más altos de diversidad, riqueza y equidad. La dominancia de especies fue máxima ($D = 1$) en primavera ya que solo se registró una especie, seguida por el otoño y por último al verano (Tabla 13).

Tabla 13- Índices y abundancia estacional de la comunidad de culícidos que se desarrollan en los culmos de *Guadua chacoensis* en Herradura (Formosa) desde febrero del 2015 a julio del 2017.

Índices	2015			2016				2017	
	Ver	Oto	Prim	Ver	Oto	Inv	Prim	Ver	Oto
Abundancia (N)	29	141	201	188	52	105	36	159	102
Diversidad (H')	0,58	0,12	0	0,22	0,19	0,32	0,56	0,52	0,2
Riqueza (Mg)	0,59	0,4	0	0,38	0,51	0,43	0,56	0,39	0,22
Equidad (J')	0,52	0,11	0	0,2	0,17	0,29	0,51	0,47	0,28
Dominancia (D)	0,83	0,98	1	0,95	0,96	0,91	0,83	0,85	0,95

Abreviaciones: Ver, verano; Oto, otoño; Inv, invierno; Prim, primavera

En el año 2016 la comunidad de culícidos se caracterizó por presentar las mayores abundancias en verano ($N = 188$) y en invierno ($N=105$) seguidas por el otoño y por último la primavera (Tabla 13). La riqueza de especies fue mayor en primavera ($Mg = 0,56$), con valores similares el otoño ($Mg = 0,51$) seguidos por la primavera y con los valores más bajos el verano ($Mg = 0,38$) (Tabla 13). Los mayores valores de diversidad y equidad se registraron en la primavera y los más bajos en el otoño (Tabla 13). Los valores de dominancia fueron elevados para las 4 estaciones, aunque en la primavera se registró la menor dominancia de especies ($D = 0,83$) (Tabla 13).

En el año 2017 Herradura se visitó en verano y otoño, siendo la comunidad de culícidos más abundante en verano ($N = 159$), con valores de diversidad ($H' = 0,52$),

riqueza ($Mg = 0,39$) y equidad de especies ($J' = 0,47$), más altos que en otoño (Tabla 13), presentando la dominancia los valores más altos en otoño ($D = 0,95$) (Tabla 13).

En el análisis de agrupamiento del ensamble de culícidos que habitan en los culmos de los bambúes de Herradura, se observó un buen ajuste de las distancias (coeficiente de correlación cofenética = 0,76) (Figura 25). Se conformaron tres grupos considerando la distancia 2,94 (75% de la distancia máxima 3,93 entre grupos) como criterio de corte. El cluster de mayor tamaño agrupó la comunidad de mosquitos registrada en el otoño de 2015; verano, otoño e invierno de 2016 y otoño y verano de 2017. De este grupo se desprendió un segundo cluster formado por la primavera de 2015. El tercer cluster lo integraron las estaciones cálidas (verano de 2015 y primavera de 2016), que además presentaron la menor distancia cofenética (Figura 25).

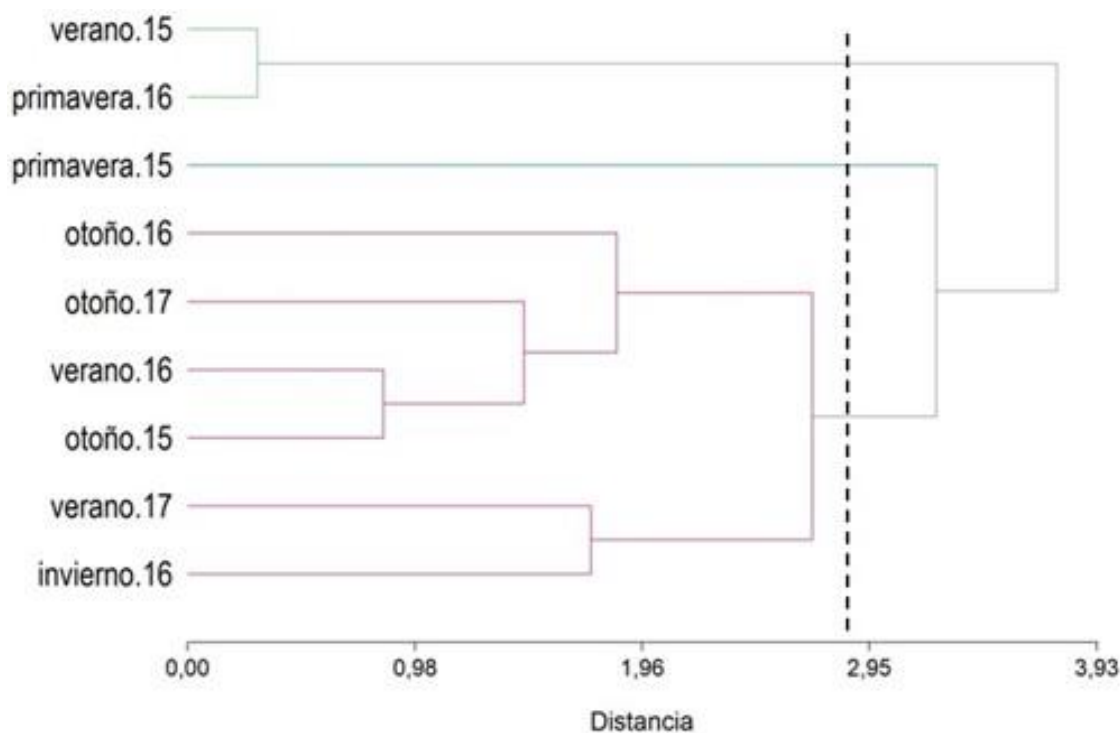


Figura 25- Análisis de conglomerados (enlace UPGMA) del ensamble de Culicidae que habitan en bambúes en Herradura (Formosa). Línea punteada indica la distancia del criterio de corte.

San Cayetano: del total de los culícidos que habitan en los culmos de bambúes en otoño se colectó el 39,61% ($N = 185$), en primavera el 25,27% ($N = 118$), en verano el 21,84 % ($N = 102$) y en invierno el 13,28% ($N = 62$). No se encontraron diferencias

significativas ($p > 0,05$) entre la riqueza ($Mg_{otoño} = 0,77$; $Mg_{primavera} = 0,42$; $Mg_{verano} = 0,65$ y $Mg_{invierno} = 0,73$), diversidad ($H'_{otoño} = 1,08$; $H'_{primavera} = 0,40$; $H'_{verano} = 0,56$ y $H'_{invierno} = 0,63$), equidad ($J'_{otoño} = 0,67$; $J'_{primavera} = 0,36$; $J'_{verano} = 0,40$ y $J'_{invierno} = 0,45$) y dominancia de especies ($D_{otoño} = 0,65$; $D_{primavera} = 0,90$; $D_{verano} = 0,85$ y $D_{invierno} = 0,82$) como tampoco en la abundancia de individuos colectados en las distintas estaciones climáticas.

En el año 2015 la comunidad de culícidos fue más abundante en otoño ($N = 92$), seguida por la primavera ($N = 72$) y por último el invierno con muy pocos individuos ($N=15$). La diversidad ($H' = 1,1$), riqueza ($Mg = 0,88$) y equidad de especies ($J' = 0,68$), también fue mayor en otoño, registrándose los valores más bajos en primavera (Tabla 3). Los más altos valores de dominancia se registraron en invierno ($D=0,87$) (Tabla 14).

En el año 2016 las mayores abundancias de la comunidad de culícidos se registraron en verano ($N = 87$) y las más bajas en invierno ($N = 34$) (Tabla 14). El otoño registró los más altos valores de riqueza y diversidad de especies ($Mg = 0,79$, $H' = 0,87$), mientras que el verano los más bajos ($H' = 0,37$; $Mg = 0,45$) (Tabla 14). Los mayores valores de equidad de especies se registraron en invierno ($J' = 0,69$), mientras que los más bajos en verano ($J' = 0,34$) (Tabla 14). El año 2017 se caracterizó en general por bajas abundancias de culícidos en relación a los colectados en los dos anteriores. El otoño presentó la mayor abundancia ($N = 48$), seguido por el verano y por último el invierno (Tabla 14). La mayor diversidad, riqueza y equidad de especies se registró en verano ($H' = 1,14$; $Mg = 1,11$; $J' = 0,82$), siéndola dominancia máxima en invierno con el registro de una especie (Tabla 14).

Tabla 14- Índices y abundancia estacional de la comunidad de culícidos que se desarrollan en los culmos de *Guadua chacoensis* en San Cayetano (Corrientes) desde febrero del 2015 a julio del 2017.

Índices	2015			2016				2017		
	Oto	Inv	Prim	Ver	Oto	Inv	Prim	Ver	Oto	Inv
Abundancia (N)	92	15	72	87	45	34	46	15	48	13
Diversidad (H')	1,09	0,49	0,32	0,37	0,87	0,76	0,47	1,14	1,1	0
Riqueza (Mg)	0,88	0,74	0,47	0,45	0,79	0,57	0,52	1,11	1,03	0
Equidad (J')	0,68	0,44	0,3	0,34	0,63	0,69	0,43	0,82	0,69	0
Dominancia (D)	0,63	0,87	0,92	0,91	0,69	0,74	0,87	0,53	0,65	1

Abreviaciones: Ver, verano; Oto, otoño; Inv, invierno; Prim, primavera

En cuanto al análisis de agrupamiento de las comunidades de culícidos en San Cayetano, se observó un buen ajuste de las distancias (coeficiente de correlación cofenética = 0,76) (Figura 26). Se conformaron dos grupos considerando la distancia 3,35 (75% de la distancia máxima 4,47 entre grupos) como criterio de corte. El cluster de mayor tamaño agrupó la comunidad de mosquitos registrada en casi todas las estaciones muestreadas durante el período 2015-2017, a excepción del invierno de 2017 que se separa del resto del árbol formando un segundo cluster. La mayor similitud se observó entre la primavera de 2015 y el verano de 2016, seguida por la similitud entre el otoño e invierno de 2016, y el invierno de 2015 y la primavera de 2016 (Figura 26).

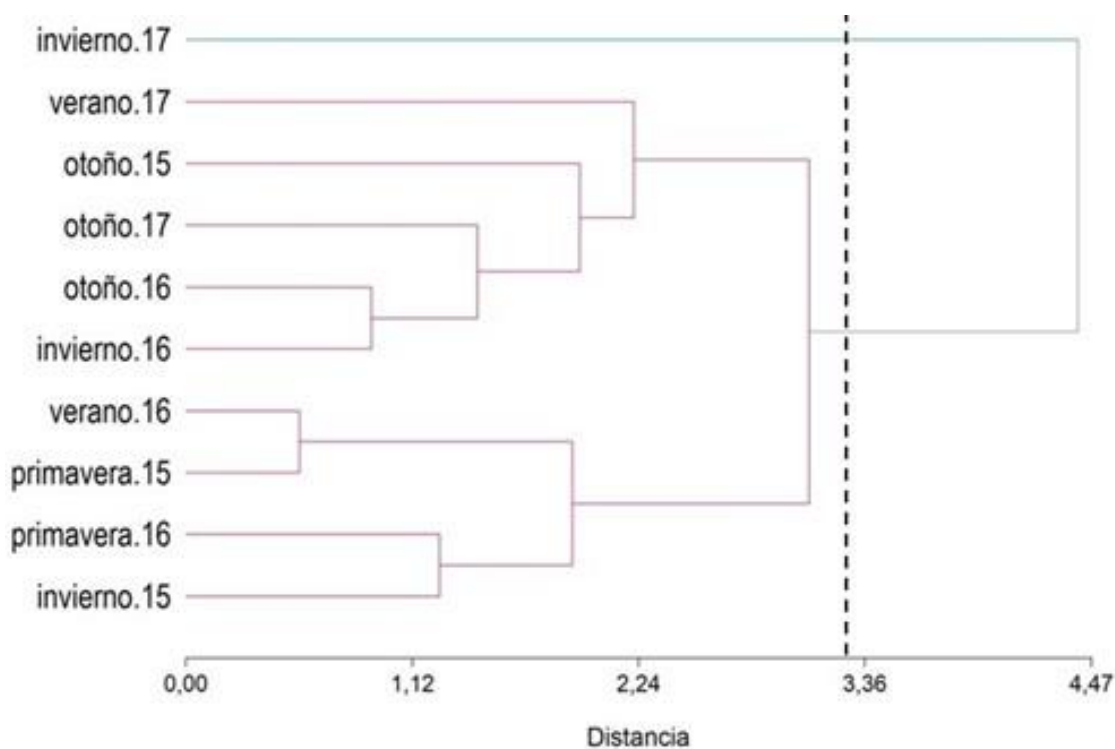


Figura 26- Análisis de conglomerados (enlace UPGMA) del ensamble de Culicidae que habitan en bambúes en San Cayetano (Corrientes). Línea punteada indica la distancia del criterio de corte.

Relación entre la estructura del ensamble con las variables climáticas

Tanto en Herradura como en San Cayetano no se encontraron asociaciones significativas ($p > 0,05$) entre los índices que describen al ensamble de culícidos que habitan en los culmos de bambúes y las variables climáticas registradas en cada sitio.

Distribución estacional de las especies

Herradura: la comunidad de culícidos estuvo integrada por *Wyeomyia* (*Miamiya*) *codiocrampa*, *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *guadeloupensis* y *Tx.* (*Lyn.*) *theobaldi*; donde *Wy. codiocrampa* fue registrada en todas las estaciones climáticas muestreadas, *Tx. guadeloupensis* en casi todas excepto en la primavera del 2015 mientras que *Tx. theobaldi* no fue colectada en la primavera del 2015 y otoño de 2017 (Figura 27).

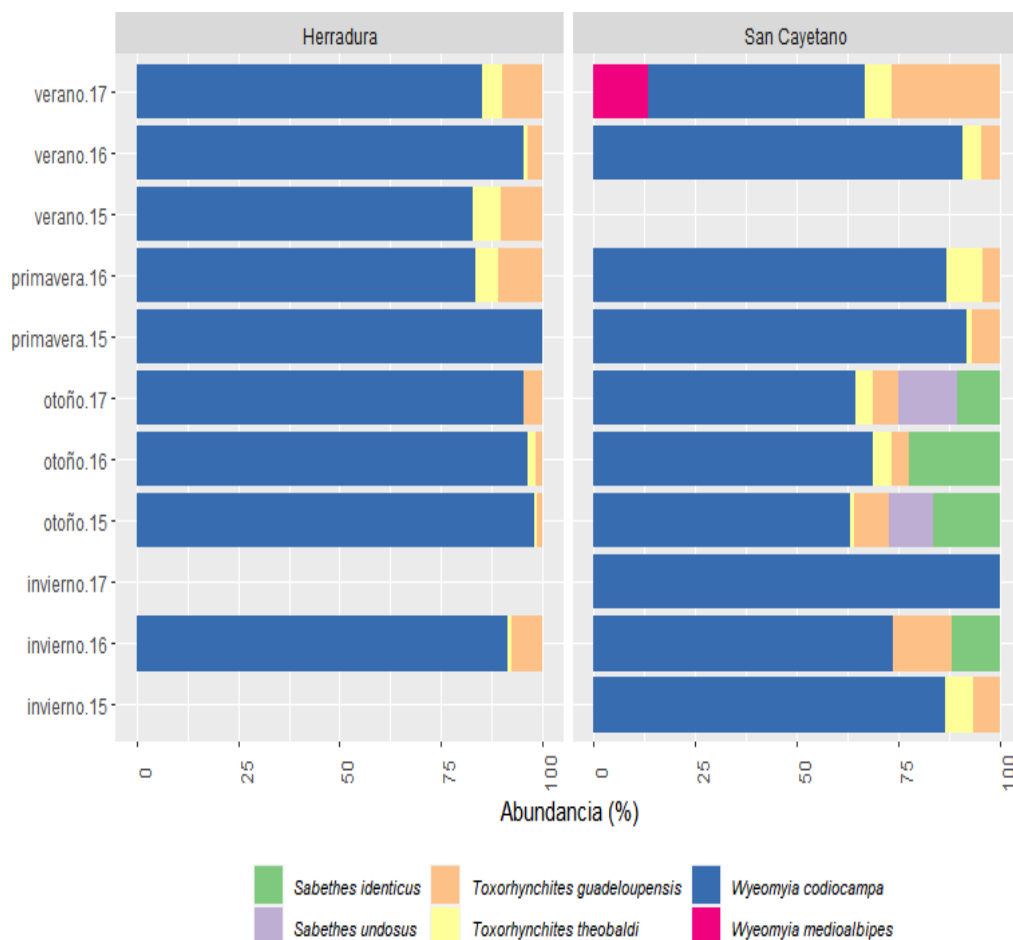


Figura 27 - Distribución estacional de las especies de Culicidae que habitan en los culmos de bambúes en Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes).

No se hallaron diferencias estadísticamente significativas en las abundancias de las especies entre las estaciones climáticas (Tabla 15). El mayor número de individuos de *Wy. codiocrampa* se colectó durante la primavera del 2015 ($\bar{x} = 100,5$), mientras que de *Tx. guadeloupensis* ($\bar{x} = 8$) y *Tx. theobaldi* ($\bar{x} = 4$) fue en el verano del 2017. La menor cantidad de ejemplares de *Wy. codiocrampa* se colectó en verano del 2015 ($\bar{x} = 24$), de *Tx.*

guadeloupensis ($\bar{x} = 1$) otoño del 2016 y de *Tx. theobaldi* en otoño del 2015 y del 2016 e invierno del 2016 ($\bar{x} = 1$).

Tabla 15- Abundancia, medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) estacional de las especies que se desarrollan en los culmos de *Guadua chacoensis* en Herradura (Formosa).

Especies	Estación	N	Media $\pm$ D.E.	Estadístico	p - valor
<i>Wyeomyia codiocampa</i>	Otoño	285	55,75 $\pm$ 21,55	F = 0,22	0,88
	invierno	96	52,67 $\pm$ 12,86		
	primavera	231	77 $\pm$ 90,21		
	verano	338	67,6 $\pm$ 32,94		
<i>Toxorhynchites guadeloupensis</i>	Otoño	8	1,25 $\pm$ 0,96	F = 3,2	0,066
	invierno	8	3,67 $\pm$ 1,15		
	primavera	4	1,33 $\pm$ 2,31		
	verano	26	5,2 $\pm$ 2,86		
<i>Toxorhynchites theobaldi</i>	Otoño	2	0,5 $\pm$ 0,58	F = 3,22	0,3
	invierno	1	0,33 $\pm$ 0,58		
	primavera	2	0,67 $\pm$ 1,15		
	verano	12	2,4 $\pm$ 2,7		

p- valor de significancia < 0,05

San Cayetano: la comunidad de culícidos estuvo integrada por *Wy. codiocampa* que se colectó en todas las estaciones climáticas muestreadas; *Tx. guadeloupensis* solo en invierno del 2017 no fue colectada; *Tx. theobaldi* se colectó en casi todas las estaciones muestreadas excepto en invierno del 2016 y 2017; *Sabethes (Peytonulus) identicus* Dyar y Knab se colectó en otoño del 2015, 2016 y 2017 y el invierno del 2016; *Sa. (Pey.) undosus* Coquillett se colectó en otoño del 2015 y 2017; y *Wy. (Wyeomyia) medioalbipes* Lutz que solo fue colectada en verano del 2017 (Figura 27).

Las abundancias de *Wy. codiocampa*, *Tx. guadeloupensis* y *Tx. theobaldi* no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones climáticas (Tabla 16). Debido a la baja frecuencia de ocurrencia de *Sa. identicus* (N = 30), *Sa. undosus* (N = 17) y *Wy. medioalbipes* (N = 2) no se realizó este análisis para estas especies. La mayor abundancia de *Wy. codiocampa* ($\bar{x} = 66$) y *Tx. guadeloupensis* ($\bar{x} = 5$) se registró en

la primavera de 2015, y de *Tx. theobaldi* ($\bar{x} = 4$) en la primavera de 2016; mientras que la menor abundancia correspondió al verano de 2017 para *Wy. codiocrampa* ($\bar{x} = 8$), en invierno de 2015 para *Tx. guadeloupensis* ($\bar{x} = 1$); e invierno -primavera de 2015 y otoño-verano de 2017 para *Tx. theobaldi* ($\bar{x} = 1$).

Tabla 16- Abundancia, medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) estacional de las especies que se desarrollan en los culmos de *Guadua chacoensis* en San Cayetano (Corrientes).

Especies	Estación	N	Media $\pm$ D.E.	Estadístico	<i>p</i> - valor
<i>Wyeomyia codiocrampa</i>	otoño	120	63 $\pm$ 52,48	F = 3,17	0,072
	invierno	51	12,75 $\pm$ 3,69		
	primavera	106	53 $\pm$ 18,38		
	verano	87	29 $\pm$ 24,56		
<i>Toxorhynchites guadeloupensis</i>	otoño	13	2,6 $\pm$ 1,67	F = 0,8	0,52
	invierno	6	1,5 $\pm$ 1,29		
	primavera	7	3,5 $\pm$ 2,12		
	verano	8	2,67 $\pm$ 1,53		
<i>Toxorhynchites theobaldi</i>	otoño	5	1 $\pm$ 0,71	F = 0,59	0,64
	invierno	5	1,25 $\pm$ 1,89		
	primavera	5	2,5 $\pm$ 2,12		
	verano	5	1,67 $\pm$ 1,15		

p- valor de significancia < 0,05

Especies más abundantes y su relación con las variables climáticas

Herradura: los errores de la abundancia de *Wy. codiocrampa* presentaron distribución no normal y no homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p < 0,05$); el modelo final no fue significativo (AIC = 157,69; $D^2 = 0,25$; $p = 0,51$) incluyó como variables predictoras: la Tmin, HRmin, las precipitaciones acumuladas y el factor estación climática.

Los errores de la abundancia de *Tx. guadeloupensis* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene ($p > 0,05$); el modelo final significativo (AIC = 62,79; $R^2_{\text{ajustado}} = 0,63$; $p = 0,02$) incluyó como variables predictoras: la HRmin, HRmax y precipitaciones acumuladas más

el factor estaciones climáticas (Stepwise, VIF ≤ 5), siendo significativas la HRmax y las precipitaciones acumuladas (Tabla 17). Estos resultados mostraron que se registró en promedio 1,68 más ejemplares inmaduros de *Tx. guadeloupensis* cuando aumentó en una unidad la HRmax y un promedio de 1,96 ejemplares más cuando disminuyeron en una unidad las precipitaciones.

Tabla 17- Resultados de la Regresión Lineal Múltiple de la abundancia estacional de *Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis* Dyar y Knab versus las variables meteorológicas y el efecto de las estaciones climáticas, para Herradura (Formosa) durante el período 2015-2017. E.E.: Error Estándar; gl: grados de libertad.

Modelo	Variables	Coefficientes	E.E.	t - valor	Pr ($> t $)
Herradura F = 5,03; E.E. Residual = 1,58; gl = 8	Intercepto	2,48	1,28	1,94	0,089
	Otoño	-0,45	1,51	-0,29	0,77
	Primavera	-2,61	1,53	-1,70	0,13
	Verano	3,77	2	1,88	0,096
	HRmin	-1,58	0,85	-1,86	0,1
	HRmax	1,68	0,73	2,31	0,049*
	Precipitaciones	-1,96	0,69	-2,81	0,023*

* Valores significativos ($p < 0,05$).

La abundancia de *Tx. theobaldi* presentó errores con distribución no normal y no homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p < 0,05$); el modelo final fue significativo (AIC = 41,71; $D^2 = 0,61$; $p = 0,0007$) e incluyó como variables predictoras: la HRmin, HRmax, las precipitaciones acumuladas y la PVA, solo esta última variable fue significativa (Tabla 18); es decir que la abundancia de *Tx. theobaldi* aumentó 1,08 veces cuando la PVA aumentó en una unidad de hPa.

San Cayetano: los errores de la abundancia de *Wy. codiocampa* presentaron distribución no normal y no homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p < 0,05$); el modelo final fue significativo (AIC = 111,46; $D^2 = 0,62$; $p = 4.42 \text{ e-}05$) e incluyó como variables predictoras: la HRmin, HRmax y las precipitaciones acumuladas, siendo la HRmin y las precipitaciones acumuladas significativas (Tabla 19). Los resultados mostraron que la abundancia de *Wy. codiocampa* aumenta 0,063 veces cuando la HRmin disminuye en una unidad y aumenta en 0,051 veces cuando aumentan en una unidad las precipitaciones.

Los errores de la abundancia de *Tx. guadeloupensis* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p > 0,05$); el modelo final no fue significativo ($AIC = 63,03$; $R^2_{ajustado} = -0,39$; $p = 0,86$) e incluyó como variables predictoras: la Tmax, HRmin, HRmax más el factor estaciones climáticas (Stepwise, VIF ≤ 5).

La abundancia de *Tx. theobaldi* presentó errores con distribución no normal y no homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p < 0,05$); el modelo final no fue significativo ($AIC = 43,89$; $D^2 = 0,43$; $p = 0,06$) e incluyó como variables predictoras: la HRmin, HRmax y las precipitaciones acumuladas, ninguna de ellas fue significativa.

Tabla 18- Resultados del Modelo Lineal Generalizado de la abundancia estacional de *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* Dyar y Knab versus las variables meteorológicas y el efecto de las estaciones climáticas, para Herradura (Formosa) durante el período 2015-2017. E.E.: Error estándar; R.R.: Rate Ratio; gl: grados de libertad.

Modelo	Variables	Coeficientes	E.E.	R.R.	p- valor
GLM-distribución Poisson Devianza Residual = 12,06 gl = 10	Intercepto	-0,54	0,42	0,58	0,19
	HRmin	-0,79	0,43	0,45	0,067
	HRmax	0,79	0,48	2,19	0,1
	Precipitaciones	-0,43	0,29	0,65	0,13
	PVA	1,08	0,44	2,95	0,013*

* Valores significativos ($p < 0,05$).

Tabla 19- Resultados del Modelo Lineal Generalizado (distribución binomial negativa) de la abundancia estacional de *Wyeomyia (Miamiya) codiocampa* Dyar y Knab (GLM-distribución binomial negativa) y versus las variables meteorológicas y el efecto de las estaciones climáticas, para SC (San Cayetano) durante el período 2015-2017. E.E.: Error estándar; R.R.: Rate Ratio; gl: grados de libertad.

Modelo	Variables	Coeficientes	E.E.	R.R.	p- valor
GLM-distribución binomial negativa Devianza Residual = gl = 10	Intercepto	-3,01	4,59	0,049	0,51
	HRmin	-0,063	0,017	0,94	0,00028*
	HRmax	0,100	0,055	1,11	0,069
	Precipitaciones	0,051	0,019	1,05	0,0062*

* Valores significativos ($p < 0,05$).

Bromeliaceae

Análisis estacional de la comunidad de culícidos

Colonia Benítez: del total de los culícidos colectados en las bromeliáceas en el otoño se halló la mayor abundancia con el 38,29% (N = 1235), seguido por la primavera con el 23,75% (N = 766), luego el invierno con el 20,06 % (N = 647) y por último verano con el 17,89% (N = 577), no se registraron diferencias significativas entre estaciones ($p > 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los índices que caracterizan a la comunidad, sin embargo se observó que la riqueza ($Mg_{otoño} = 0,42$; $Mg_{invierno} = 0,46$; $Mg_{primavera} = 0,45$ y $Mg_{verano} = 0,47$) incrementó de otoño a verano mientras que la diversidad ($H'_{otoño} = 0,86$; $H'_{invierno} = 0,92$; $H'_{primavera} = 1,07$ y $H'_{verano} = 0,89$) y la equidad de especies ($J'_{otoño} = 0,62$; $J'_{invierno} = 0,66$; $J'_{primavera} = 0,77$ y $J'_{verano} = 0,64$) aumentaron de otoño a primavera con un leve descenso en verano.

En el año 2015 la comunidad de culícidos se caracterizó por presentar la mayor abundancia de individuos (N = 467), mayor diversidad ($H' = 0,97$) y equidad ($J' = 0,70$) de especies en otoño, registrándose para esos índices los valores más bajos en la primavera (Tabla 20). Mientras que esta última estación climática registró las mayor riqueza y dominancia de especies ($Mg = 0,58$; $D = 0,68$) (Tabla 20).

En el año 2016 la primavera registró la mayor abundancia de individuos (N = 585), mayor diversidad ($H' = 1,07$) y equidad ($J' = 0,77$) de especies (Tabla 20). En el verano se registró una disminución en los valores de la abundancia (N = 343), diversidad ($H' = 0,96$) y equidad ($J' = 0,70$) respecto a la primavera, mientras que la riqueza ($Mg = 0,51$) y la dominancia de especies ($D = 0,54$) se incrementó. En otoño se registró el mayor índice de dominancia de especies ($D = 0,80$) mientras que la equidad ($J' = 0,49$) y diversidad de especies ($H' = 0,68$) registraron los valores más bajos. En invierno se registró la menor abundancia de mosquitos (N = 128) y la mayor riqueza ($Mg = 0,62$) de especies (Tabla 20).

En el año 2017 la comunidad de culícidos fue más abundante y diversa en otoño (N = 576; $H' = 0,81$) (Tabla 20). En verano se registraron los valores más bajos de equidad ($J' = 0,40$) y diversidad ($H' = 0,56$); mientras que la riqueza ($Mg = 0,55$) y dominancia ($D = 0,85$) los más altos del año. En el invierno la comunidad de mosquitos presentó la menor abundancia de individuos (N = 232) y riqueza ($Mg = 0,37$) de especies, con los valores más altos de equidad ($J' = 0,62$) (Tabla 20).

Tabla 20- Índices y abundancia estacional del ensamble de culícidos que se desarrollan en las axilas de *Aechmea distichantha* en Colonia Benítez (Chaco) desde febrero del 2015 a julio del 2017.

Índices	2015				2016				2017	
	Oto	Inv	Prim	Ver	Oto	Inv	Prim	Ver	Oto	Inv
Abundancia (N)	467	287	181	343	192	128	585	234	576	232
Diversidad (H')	0,97	0,94	0,93	0,96	0,68	0,72	1,07	0,56	0,81	0,68
Riqueza (Mg)	0,49	0,53	0,58	0,51	0,57	0,62	0,47	0,55	0,47	0,37
Equidad (J')	0,70	0,68	0,67	0,70	0,49	0,52	0,77	0,40	0,59	0,62
Dominancia (D)	0,65	0,49	0,68	0,55	0,80	0,77	0,46	0,85	0,73	0,74

Abreviaciones: Ver, verano; Oto, otoño; Inv, invierno; Prim, primavera

En cuanto al análisis de agrupamiento se observó un buen ajuste de las distancias (coeficiente de correlación cofenética = 0,79) (Figura 28). Se conformaron tres grupos considerando la distancia 2,84 (75% de la distancia máxima 3,79 entre grupos) como criterio de corte.

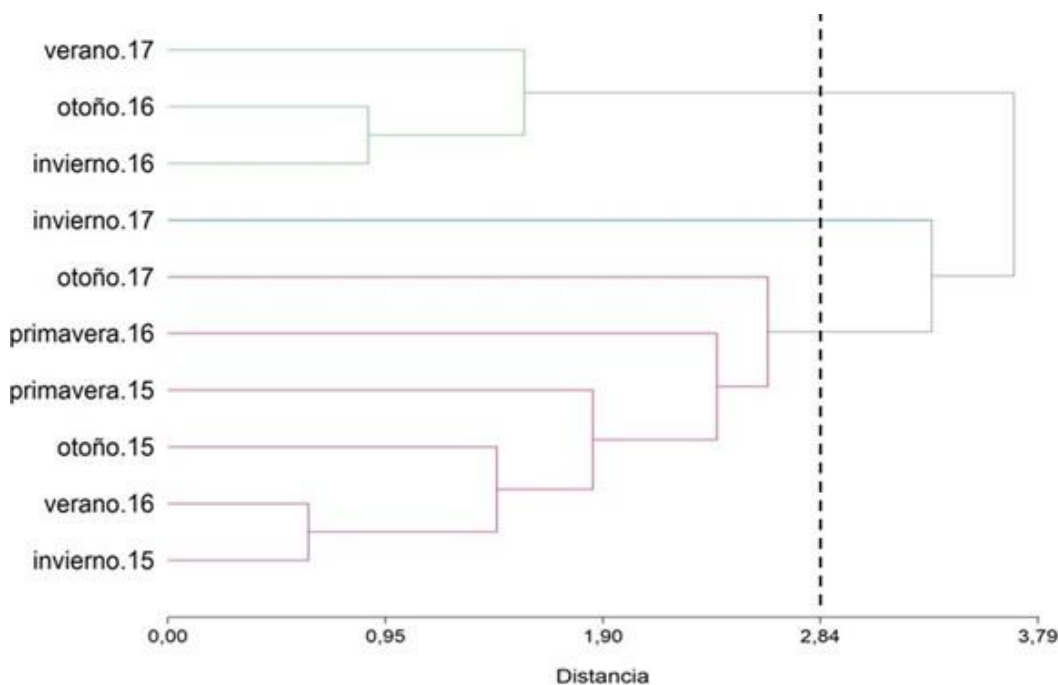


Figura 28- Análisis de conglomerados (enlace UPGMA) del ensamble de Culicidae que habitan en bromeliáceas en Colonia Benítez (Chaco). Línea punteada indica la distancia del criterio de corte.

El grupo de mayor tamaño se conformó por la comunidad de mosquitos de las estaciones climáticas del año 2015 (otoño, invierno y primavera), junto a las estaciones

cálidas del 2016 (primavera y verano) y el otoño del 2017, dentro de este cluster la mayor similitud se observó entre el invierno del 2015 y el verano del 2016. El invierno del 2017 conformó el segundo cluster. Mientras que el tercer cluster del árbol se conformó con el otoño e invierno del 2016 junto al verano del 2017 (Figura 28).

San Cayetano: del total de los culícidos que fueron colectados en las bromeliáceas las mayores abundancias se registraron en invierno con el 43,66% ($N = 733$), luego en otoño el 22,28% ($N = 374$), el verano con el 19,54% ($N = 328$) y por último la primavera con el 14,53% ($N = 244$), no encontrándose diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las estaciones. Tampoco se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) para los índices que caracterizan a la comunidad entre las estaciones, sin embargo, se observó que el incremento de la abundancia de primavera a invierno fue acompañado por la disminución de la riqueza ($Mg_{\text{primavera}} = 0,72$; $Mg_{\text{verano}} = 0,69$; $Mg_{\text{otoño}} = 0,50$ e $Mg_{\text{invierno}} = 0,45$). La diversidad ($H'_{\text{primavera}} = 0,95$; $H'_{\text{verano}} = 0,92$; $H'_{\text{otoño}} = 1,25$ e $H'_{\text{invierno}} = 0,74$) y la equidad ($J'_{\text{primavera}} = 0,59$; $J'_{\text{verano}} = 0,57$; $J'_{\text{otoño}} = 0,9$ e $J'_{\text{invierno}} = 0,53$) aumentaron de primavera a otoño donde alcanzaron su máximo y luego cayeron abruptamente en invierno; mientras que la dominancia ($D_{\text{primavera}} = 0,61$; $D_{\text{verano}} = 0,60$; $D_{\text{otoño}} = 0,36$ e $D_{\text{invierno}} = 0,77$) descendió de primavera a otoño donde llegó al mínimo y luego alcanzó el máximo valor en invierno.

En esta comunidad de culícidos la mayor abundancia para el año 2015 se registró en invierno ($N = 342$), con los valores más altos también de equidad ($J' = 0,69$) y dominancia ($D = 0,65$) de especies (Tabla 21). En primavera se registraron los valores más altos en la riqueza ($Mg = 0,86$) y diversidad ($H' = 1,09$), de especies. El otoño de este año se caracterizó por tener valores bajos de abundancia de individuos ($N = 100$), y de diversidad ($H' = 0,87$) y equidad ($J' = 0,62$) de especies (Tabla 21).

En el año 2016 la comunidad de culícidos también presentó la mayor abundancia de individuos durante el invierno ($N = 310$), como también la mayor diversidad ($H' = 0,95$), mientras que en el verano se registraron los mayores valores de riqueza de especies ($Mg = 0,58$) y la primavera el de equidad ($J' = 0,72$) (Tabla 21). La dominancia de especies alcanzó sus mayores valores en el otoño ($D = 0,77$) (Tabla 21).

En el año 2017 la comunidad de culícidos registró mayores abundancias en otoño ($N = 155$), seguida por el verano ($N = 148$) y por último el invierno ($N=81$) (Tabla 21). En verano se registraron los valores más altos de diversidad ($H' = 0,92$), riqueza ($Mg = 0,60$) y

equidad ($J' = 0,66$) (Tabla 21). Este año se caracterizó por presentar en otoño, además de elevada abundancia, valores intermedios de diversidad ($H' = 0,67$), equitatividad ($J' = 0,61$) y dominancia de especie ($D = 0,76$); mientras que la riqueza ($Mg = 0,40$) registró los valores más bajos del año. En el invierno la comunidad de Culicidae presentó el valor más elevado de dominancia ($D = 0,91$) de especies (Tabla 21).

Tabla 21- Índices y abundancia estacional del ensamble de culícidos que se desarrollan en las axilas de *Aechmea distichantha* en San Cayetano (Corrientes) desde febrero del 2015 a julio del 2017.

Índices	2015			Ver	2016			ver	2017	
	Oto	Inv	Prim		Oto	Inv	Prim		Oto	Inv
Abundancia (N)	100	342	104	180	119	310	140	148	155	81
Diversidad (H')	0,87	0,95	1,09	0,90	0,66	0,95	0,79	0,92	0,67	0,35
Riqueza (Mg)	0,65	0,51	0,86	0,58	0,42	0,51	0,40	0,60	0,40	0,46
Equidad (J')	0,63	0,69	0,68	0,65	0,60	0,69	0,72	0,66	0,61	0,32
Dominancia (D)	0,55	0,65	0,48	0,59	0,79	0,65	0,71	0,63	0,76	0,91

Abreviaciones: Ver, verano; Oto, otoño; Inv, invierno; Prim, primavera

El análisis de agrupamiento de las comunidades de culícidos arrojó un buen ajuste de las distancias (coeficiente de correlación cofenética = 0,88) (Figura 29). Se conformaron dos grupos considerando la distancia 3,64 (75% de la distancia máxima 4,86 entre grupos) como criterio de corte. El cluster de mayor tamaño agrupó la comunidad de mosquitos registrada la mayoría de las estaciones muestreadas durante el período 2015-2017, a excepción del invierno del 2017 que se separan del resto del árbol formando un segundo cluster. La mayor similitud se observó entre el invierno del 2015 y 2016, seguida por la similitud entre el otoño del 2016 y 2017, y el verano del 2016 y 2017 (Figura 29).

Relación entre la estructura del ensamble y las variables climáticas

Colonia Benítez: se encontró correlación positiva y significativa entre la diversidad de especies de culícidos que habitan en las axilas de las bromeliáceas y la HRmin ($r = 0,57$; $p = 0,027$). No se encontró asociación significativa ($p > 0,05$) entre el resto de los índices estudiados que describen la comunidad y las variables climáticas.

San Cayetano: se observó una correlación positiva y significativa entre la riqueza de especies de culícidos y las precipitaciones acumuladas ($r = 0,59$; $p = 0,026$) y también entre

la equidad de las especies y la PVA ($r = 0,63$; $p = 0,015$); mientras que la abundancia de mosquitos arrojó una correlación negativa y significativa con la HRmax ($r = -0,54$; $p = 0,046$) y con la PVA ($r = -0,71$; $p = 0,0041$). No se encontró asociación significativa ($p > 0,05$) entre el resto de los índices que describen la comunidad y las variables climáticas.

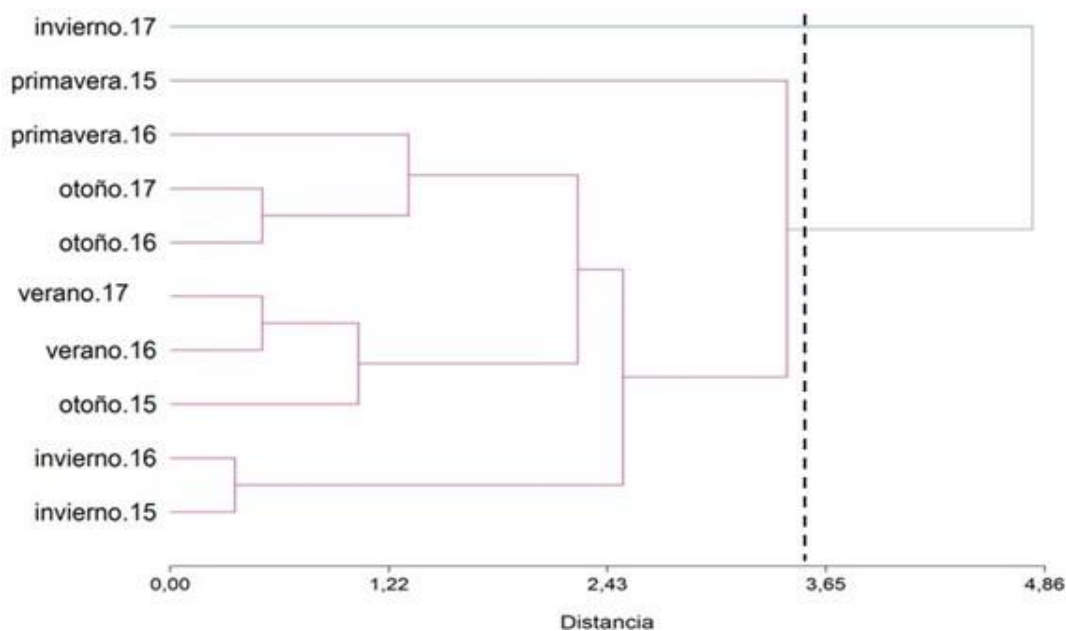


Figura 29- Análisis de conglomerados (enlace UPGMA) del ensamble de Culicidae que habitan en bromeliáceas en San Cayetano (Corrientes). Línea punteada indica la distancia del criterio de corte.

Distribución estacional de las especies

Colonia Benítez: en bromeliáceas la comunidad de culícidos se integró por *Culex* (*Microculex*) *imitator*, *Cx. (Mcx.) davis*, *Wyeomyia (Phoniomyia) muehlensi* Petrocci y *Toxorhynchites (Lynchiella) h. separatus* que fueron registradas en todas las estaciones climáticas muestreadas, a excepción de la última especie que no se colectó en el invierno del 2017 (Figura 30).

Las abundancias de *Cx. imitator*, *Cx. davis* y *Wy. muehlensi* no presentaron diferencias significativas entre las estaciones climáticas (Tabla 22). Durante el período de muestreo la mayor abundancia de *Cx. imitator* ($\bar{x} = 211,5$) se colectó en otoño del 2017 y la menor ($\bar{x} = 70$) en invierno del 2015. La mayor abundancia de *Cx. davis* ($\bar{x} = 133,5$) se colectó en la primavera del 2016 y la menor ($\bar{x} = 7$) en el verano del 2015. *Wyeomyia muehlensi* su mayor abundancia ($\bar{x} = 51$) se registró en el invierno del 2017 y la menor ($\bar{x} =$

8) en otoño del 2016. La abundancia de *Tx. h. separatus* presentó diferencias significativas entre estaciones siendo menos abundante durante el invierno que en la primavera, mientras que no se registraron diferencias significativas entre la abundancia de la primavera, el verano y el otoño (Tabla 22).

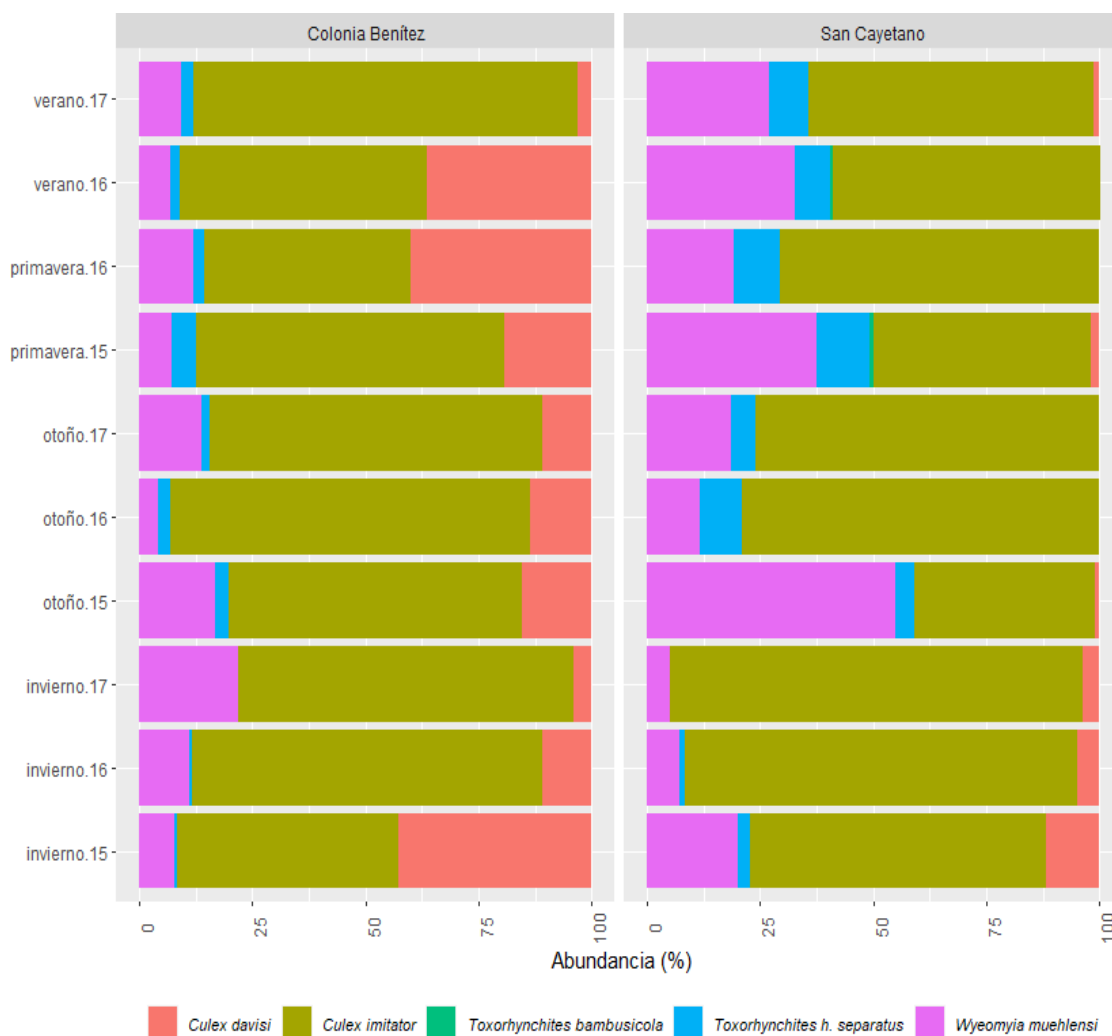


Figura 30- Distribución estacional de las especies de Culicidae que habitan en bromeliáceas en Colonia Benítez (Chaco) y San Cayetano (Corrientes).

Tabla 22- Abundancia, medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) estacional de las especies que se desarrollan en las axilas de la *Aechmea distichantha* en Colonia Benítez (Chaco).

		N	Media $\pm$ D.E.	Estadístico	p - valor
<i>Culex imitator</i>	otoño	879	175,8 $\pm$ 53,42	F = 1,8	0,2
	invierno	411	102,75 $\pm$ 67,53		
	primavera	597	199 $\pm$ 68,51		
	verano	386	28,67 $\pm$ 62,85		
<i>Culex davisi</i>	otoño	161	32,2 $\pm$ 9,68	H = 2,3	0,51
	invierno	146	36,5 $\pm$ 43,94		
	primavera	62	20,67 $\pm$ 12,66		
	verano	132	44 $\pm$ 68,46		
<i>Wyeomyia muehlensi</i>	otoño	167	33,4 $\pm$ 17,95	F = 0,65	0,6
	invierno	87	21,75 $\pm$ 21,52		
	primavera	83	27,67 $\pm$ 23,69		
	verano	46	15,33 $\pm$ 6,51		
<i>Toxorhynchites h. separatus</i>	otoño	28	5,6 $\pm$ 3,85	F = 4,4	0,03 *
	invierno	3	0,75 $\pm$ 0,5		
	primavera	24	8 $\pm$ 1,73		
	verano	13	4,33 $\pm$ 2,89		

* Indican diferencias significancia ($p < 0,05$).

San Cayetano: la comunidad de culícidos se integró por *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi* que se registraron en todas las estaciones climáticas muestreadas, también se colectó *Tx. h. separatus* que se registró en casi todas las estaciones climáticas excepto en el invierno del 2017, y *Cx. davisi* que se colectó en otoño, invierno y primavera del 2015, invierno del 2016 y verano e invierno del 2017. Además, se colectaron ejemplares de *Toxorhynchites (Lyn.) bambusicola* Lutz y Neiva en la primavera del 2015 y verano del 2016 (Figura 30).

Las abundancias de *Cx. imitator*, *Cx. davisi* y *Wy. muehlensi* no registraron diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones climáticas (Tabla 23). Se colectó la mayor abundancia de *Cx. imitator* en invierno de 2016 ($\bar{x}$ = 134,5), *Cx. davisi* en invierno de 2015 ($\bar{x}$ = 41) y *Wy. muehlensi* en verano de 2017 ($\bar{x}$ = 40); mientras que la

menor abundancia de *Cx. imitator* ($\bar{x} = 20$) y de *Cx. davisii* ($\bar{x} = 1$) fue en otoño del 2015, y en invierno del 2017 de *Wy. muehlensi* ($\bar{x} = 4$). La abundancia de *Tx. h. separatus* (N = 89) presentó diferencias entre estaciones siendo menos abundante durante el invierno que en la primavera, mientras que no se registraron diferencias significativas entre el verano y el otoño (Tabla 23); su mayor abundancia fue registrada en la primavera del 2016 ($\bar{x} = 14$) y la menor en invierno del 2016 ($\bar{x} = 2$). Debido a la baja frecuencia de ocurrencia *Tx. bambusicola* (N = 2) no se realizó este análisis para esta especie.

Tabla 23- Abundancia, medias y desvíos estándar ($\pm$ D.E.) estacional de las especies que se desarrollan en las axilas de *Aechmea distichantha* en San cayetano (Corrientes).

		N	media $\pm$ D.E.	F	p - valor
<i>Culex imitator</i>	otoño	252	63 $\pm$ 52,48	F = 0,57	0,65
	invierno	581	116,2 $\pm$ 95,82		
	primavera	149	74,5 $\pm$ 34,65		
	verano	199	66,33 $\pm$ 24,44		
<i>Culex davisii</i>	otoño	1	0,25 $\pm$ 0,5	H = 0,67	0,82
	invierno	44	8,8 $\pm$ 18,05		
	primavera	2	1 $\pm$ 1,41		
	verano	2	0,67 $\pm$ 1,15		
<i>Wyeomyia muehlensi</i>	otoño	98	24,5 $\pm$ 23,69	F = 1,09	0,4
	invierno	95	19 $\pm$ 14,54		
	primavera	66	33 $\pm$ 8,49		
	verano	99	33 $\pm$ 13,89		
<i>Toxorhynchites h. separatus</i>	otoño	23	5,75 $\pm$ 4,79	F = 5,04	0,022*
	invierno	13	2,6 $\pm$ 2,07		
	primavera	26	13 $\pm$ 1,41		
	verano	27	9 $\pm$ 4		

* Indican diferencias significancia ($p < 0,05$)

Especies más abundantes y su relación con las variables climáticas

Colonia Benítez: tanto los errores de la abundancia de *Cx. imitator* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p > 0,05$); sin embargo, el modelo final no fue significativo (AIC = 177,4; $R^2_{ajustado} = -0,14$; $p = 0,66$) e incluyó como variables predictoras: la Tmin, HRmin y precipitaciones acumuladas, más el factor estaciones climáticas (Stepwise, VIF ≤ 5).

La abundancia de *Cx. davis* presentó errores con distribución no normal, y no homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p < 0,05$); el modelo final no fue significativo (AIC = 145,99; $D^2 = 0,36$; $p = 0,25$) incluyó como variables predictoras: la Tmin, Tmax, HRmax, las precipitaciones acumuladas y el factor estación climática.

Los errores de la abundancia de *Tx. h. separatus* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p > 0,05$); el modelo final fue significativo (AIC = 77,23; $R^2_{ajustado} = 0,47$; $p = 0,03$) e incluyó como variables predictoras: la Tmax y al factor estación climática (Stepwise, VIF ≤ 5) siendo significativas las estaciones de otoño y primavera (Tabla 24). Estos resultados mostraron que en otoño se registró en promedio 4,45 más ejemplares inmaduros de *Tx. h. separatus* que en invierno; mientras que en primavera el promedio fue de 5,62 más ejemplares que en invierno.

San Cayetano: los errores de la abundancia de *Cx. imitator* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p > 0,05$); el modelo final no fue significativo (AIC = 163,64; $R^2 = -0,044$; $p = 0,54$) e incluyó como variables predictoras: la Tmin, HRmin y HRmax más el factor estaciones climáticas (Stepwise, VIF ≤ 5).

La abundancia de *Cx. davis* presentó errores con distribución no normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks $p < 0,05$ y test de Levene $p > 0,05$); el modelo final fue significativo (AIC = 49,27; $D^2 = 0,88$; $p = 1,29 \times 10^{-36}$) e incluyó las variables: Tmin, Tmax y HRmax, todas ellas significativas (Tabla 25). Los resultados mostraron que la abundancia de *Cx. davis* aumenta 0,72 veces cuando la Tmin disminuye en 1°C y aumenta en 1,33 veces cuando la Tmax aumenta en 1°C; también aumenta en 0,61 veces cuando disminuye en una unidad la HRmax.

Los errores de la abundancia de *Tx. h. separatus* y los residuos del modelo presentaron distribución normal y homogeneidad de varianza (Shapiro-Wilks y test de Levene $p > 0,05$);

el modelo final fue significativo ($AIC = 79,68$; $R^2 = 0,51$; $p = 0,032$) e incluyó como variables predictoras: Tmin y el factor estación climática (Stepwise, $VIF \leq 5$) siendo significativas las estaciones de primavera y verano (Tabla 24). Estos resultados indican que en verano se registró en promedio 10,01 más ejemplares inmaduros de *Tx. h. separatus* que en invierno; mientras que en primavera el promedio fue de 13,17 más ejemplares que en invierno.

Tabla 24- Resultados de la Regresión Lineal Múltiple de la abundancia estacional de *Toxorhynchites (Lynchiella) h. separatus* Lynch Arribalzaga versus las variables meteorológicas y el efecto de las estaciones climáticas, para Colonia Benítez (Chaco) y San Cayetano (Corrientes) durante el período 2015-2017. E.E.: error estándar; gl: grados de libertad.

Modelo	Variables	Coeficientes	E.E.	t - valor	Pr ($> t $)
Colonia Benítez F = 4,19; E.E. Residual = 2,61; gl = 10	Intercepto	1,91	1,52	1,25	0,24
	Otoño	4,45	1,77	2,52	0,031*
	Primavera	5,62	2,28	2,46	0,033*
	Verano	0,09	3,10	0,03	0,98
	Tmin	1,69	1,15	1,47	0,17
San Cayetano F = 4,33; E.E. Residual = 3,38; gl = 9	Intercepto	6,3700	3,45	1,84	0,10
	Otoño	4,64	2,58	1,80	0,11
	Primavera	13,17	3,64	3,62	0,01*
	Verano	10,01	3,87	2,59	0,03*
	Tmax	-0,37	0,30	-1,21	0,25

* Valores significativos ($p < 0,05$).

Tabla 25- Resultados del Modelo Lineal Generalizado (binomial negativa) de la abundancia estacional de *Culex (Microculex) davisi* Kumm versus las variables meteorológicas y el efecto de las estaciones climáticas, para San Cayetano (Corrientes) durante el período 2015-2017. E.E.: error estándar; R.R.: rate ratio; gl: grados de libertad.

Modelo	Variables	Coeficientes	E.E.	R.R.	p- valor
GLM-binomial negativa Devianza Residual = 23,49 gl = 10	Intercepto	4,16 e+01	12,35	1,17 e+18	0,00075 ***
	Tmin	-0,32	0,097	0,72	0,00092 ***
	Tmax	0,29	0,10	1,33	0,0054 **
	HRmax	-0,49	0,13	0,61	0,00024 ***

* Valores significativos ($p < 0,05$).

Discusión

Estacionalidad del ensamble de culícidos y su relación con las variables climáticas

Según lo registrado en el presente estudio, en la región subtropical ubicada al noreste de Argentina, la estructura de las comunidades de mosquitos que se desarrollan en los internudos de bambúes de *Guadua chacoensis* y en las axilas de las bromeliáceas *Aechmea distichantha* no muestran marcada estacionalidad a lo largo del año, no resultando significativas sus relaciones de abundancias con las diferentes estaciones climáticas aunque sí se ha podido observar ciertas particularidades en cada una de ellas.

Poaceae

Entre las comunidades que se desarrollan en los culmos de los bambúes se pudo observar diferencias en cuanto a las abundancias, riqueza, diversidad y equidad entre los dos sitios analizados, el otoño presentó los mayores valores en San Cayetano mientras que en el verano en Herradura.

La comunidad de culícidos en Herradura en los otoños se caracterizó por presentar similares abundancias, baja diversidad y alta dominancia de especies, lo que se vio reflejado en el análisis de cluster dónde los otoños de los tres años de estudio, y el verano 2016, se agrupan por sus similitudes y luego este grupo se une con el cluster formado por el invierno de 2016 y el verano de 2017. Esto indicaría que durante el período que abarca el otoño 2015 al otoño del 2017 la comunidad fue similar en su estructura, mostrando poca variación entre estas estaciones; con dos excepciones, la primavera del 2015 y 2016 donde la comunidad cambia su estructura abruptamente. En la primavera del 2015 sólo se registró una especie (*Wy. codiocampa*) dando como resultado una comunidad con máxima dominancia ($D = 1$); mientras que la primavera de 2016 se caracterizó por su alta diversidad y equidad en la composición de especies y baja abundancia, asemejándose a la del verano de 2015. La similitud entre las comunidades de mosquitos del otoño 2015 y del verano 2016 probablemente se deba a características meteorológicas particulares que se registraron en esas estaciones; el otoño 2015 fue más caluroso (temperatura máxima significativamente más elevadas que en los años posteriores) y el verano de 2016 fue considerablemente fresco (temperatura mínima significativamente elevada respecto a la registrada en 2015 y 2017). Dado que la temperatura es un factor abiótico particularmente importante para los

mosquitos (Fontanarroza *et al.*, 2009; Ciotta *et al.*, 2014; Estallo *et al.*, 2015) y en particular la temperatura mínima suele ser crítica en muchas regiones para que se mantenga el umbral de supervivencia y desarrollo de estos insectos (Wu *et al.*, 2007), las condiciones ambientales similares permitieron el desarrollo de comunidades semejantes.

Por otra parte, en San Cayetano se encontró que la comunidad de mosquitos fue más diversa en el verano y menos rica en su composición de especies durante el otoño. A diferencia de lo observado en Herradura, el análisis de cluster en este sitio mostró una leve similitud entre la comunidad de mosquitos de una estación y la siguiente, y mayor similitud entre las comunidades de una misma estación en los distintos años; lo que resultaría en comunidades que cambian en su estructura estacionalmente pasando de comunidades con elevada abundancia de mosquitos, diversas, ricas en su composición de especies y equitativas en la distribución de las mismas (otoño de 2015 y 2017), a comunidades con baja abundancia, poco diversas y altamente dominantes (invierno 2015 y 2017) y luego comunidades con abundancias moderadas, baja diversidad y riqueza (primavera 2015 y 2016). Campos (2015b), quien en un estudio realizado también en San Cayetano y para el mismo tipo de fitotelmata, detectó una significativa variación estacional y encontró que la menor abundancia de macroinvertebrados (culícidos entre otros) y mayor dominancia ocurre en otoño, y que esto se revierte en las estaciones cálidas. En cuanto a las similitudes entre las comunidades de culícidos de las distintas estaciones las observaciones de este investigador fueron ligeramente aproximadas a las nuestras ya que encontró mayor similitud entre las comunidades de primavera y verano, y estas con las de invierno, mientras que las de otoño se diferencian de las anteriores.

En ambos sitios la explosión en la abundancia de culícidos y diversidad de especies coincide con la temporada de lluvias en la región, que ocurre predominantemente en el verano (noviembre a abril), con picos de precipitaciones en primavera (septiembre a octubre) y otoño (marzo a abril) (Bruniard, 1978; Cabrera y Willink, 1980); sin embargo, probablemente este no sea el factor climático de mayor influencia en el desarrollo de las comunidades de culícidos ya que de acuerdo a Louton y colaboradores (1996) el agua en el culmo del bambú vivo, como es el caso de este estudio, es suministrada por secreciones de plantas por lo que se genera un hábitat acuático que persiste incluso durante la estación seca, mientras que las fitotelmata formadas en las cañas de bambúes rotas son las que

dependen en mayor medida de las precipitaciones del lugar para regular su volumen de agua. Observaciones similares realizaron Sunahara y Mogi (1997) que encontraron que los tocones de tipo semi-cerrados retuvieron el agua de manera más persistentes que los tocones completamente abiertos, provocando que los últimos fluctúen estacionalmente en respuesta a las variaciones en las precipitaciones.

En este estudio no se encontraron relaciones directas entre las variables meteorológicas y las comunidades de mosquitos. Müller (2008) en una investigación realizada en bambúes en la región de la mata atlántica de Brasil atribuyó esto a las características del clima mesotérmico húmedo cuyas variaciones en la temperatura y la humedad son muy pequeñas; sin embargo, Guimarães y colaboradores (2000) en la misma área tropical sí encuentran relación entre las variables climáticas (humedad relativa, lluvia y temperatura) y la actividad de sabethinos adultos. Se debe tener en cuenta que el presente estudio se realizó con las etapas inmaduras, por lo que probablemente la no correlación observada entre estos culícidos y las variables meteorológicas se deba a que las mismas afectan indirectamente a las comunidades que habitan en estos microhábitats larvales.

Bromeliaceae

De acuerdo a Kitching (2000) las fitotelma que forman las bromeliáceas poseen ciertas características similares a las registradas en los hábitats permanentes, por lo que es posible observar en ellas procesos relacionados con la estacionalidad, como ser las diferencias encontradas en las comunidades de culícidos entre estaciones secas y húmedas registradas por Lounibos *et al.* (1987), Liria (2007) y Müller y Marcondes (2006). En el presente estudio las comunidades de mosquitos que albergan estos hábitats larvales en Colonia Benítez y San Cayetano mostraron una dinámica estacional que se caracterizó por presentar la mayor abundancia y dominancia en la composición de especies en las estaciones frías (otoño e invierno, respectivamente); mientras que la mayor riqueza y diversidad se presentaron en la primavera en Colonia Benítez y en otoño en San Cayetano. Lo observado en Colonia Benítez coincide con el pico de precipitaciones de otoño (marzo a abril), lo que podría explicar que las poblaciones de algunas especies predominantes aumentaron el número de individuos, luego la abundancia se redujo un poco más del 50% durante el invierno (período de sequía) generando una comunidad de transición

caracterizada por presentar valores de diversidad, riqueza y equidad intermedios comparados con las otras estaciones climáticas; llegada la primavera con las primeras lluvias (septiembre a octubre) esta comunidad aumentó su riqueza y diversidad. Mientras que en San Cayetano, lo registrado en otoño también podría corresponder con el régimen de precipitaciones. Llama la atención la elevada abundancia registrada en el invierno (período de sequía). Torales y colaboradores (1972) realizaron un estudio en la provincia de Corrientes, en sitios próximos a San Cayetano, y aunque dicha investigación no fue estacional los resultados arrojados se asemejan a nuestras observaciones. Estos investigadores realizaron la colecta en marzo, junio, julio y agosto donde el 56,9% de los ejemplares fueron colectados de seis bromelias en invierno de 1969, contra el 24,32% de los ejemplares colectados de ocho bromelias a principios del otoño del mismo año. Otras investigaciones realizadas en Brasil (Müller y Marcondes, 2006) y Venezuela (Liria, 2007) también registran las mayores abundancias y riquezas de culícidos en estaciones de sequía y sus autores atribuyen esto a que durante la estación seca las bromelias representaban los únicos reservorios húmedos disponibles. Según Frank y Lounibos (2009) en las áreas tropicales con pronunciadas estaciones lluviosas y secas, la importancia de las bromeliáceas radica en que éstas proporcionan refugios húmedos para los insectos y presa para los depredadores durante los períodos de sequía. Stein y colaboradores (2011) señalan que en la región noreste de Argentina durante la estación seca los hábitats de las larvas están restringidos casi exclusivamente a lagunas, bromelias y zanjas o canales con vegetación acuática.

Se ha observado que la humedad relativa, la presión de vapor de agua y las precipitaciones tienen una fuerte influencia sobre la estructura de la comunidad de culícidos que alberga las axilas de la bromeliácea *A. distichantha* L. En Colonia Benítez cuando aumentó la humedad relativa mínima aumentó la diversidad de especies; mientras que en San Cayetano cuando aumentaron las precipitaciones se incrementó la riqueza, mientras que frente al aumento de humedad relativa máxima y la presión de vapor de agua disminuyó la abundancia, sin embargo, al aumento de la PVA aumentó la equidad de especies de mosquitos. A diferencia de nuestros resultados, Stein (2009) encontró que las precipitaciones y la temperatura media fueron las dos variables que más se relacionaron con las variaciones de abundancia, diversidad y riqueza de los culícidos colectados de *A.*

distichantha en tres sitios en la provincia del Chaco, y que la humedad relativa solo fue un factor importante en el sitio más urbanizado. En la zona templada de Argentina, Estallo y colaboradores (2015) encontraron asociación positiva entre la presión de vapor de agua y el número de huevos de *Aedes aegypti* Linnaeus y lo atribuyeron a que esta variable se calcula en función de la temperatura y la humedad, dos factores climáticos que tienen un alto impacto en la actividad de oviposición de la hembra de esta especie. Mientras que en la región tropical se ha observado que la relación entre las variables climáticas y la comunidad de culícidos varía de acuerdo a la planta hospedadora; por ejemplo, se encontró que las lluvias, pero no las temperaturas medias, influyen significativamente en la abundancia de los estados inmaduros que alberga *Vriesea philippocoburgi* Wawra (bromelia) (Müller y Marcondes, 2006) mientras que para los mosquitos que se desarrollan en *Nidularium innocentii* Lem. var. *paxianum* (Mez) L.B. Sm. (Nidulario y Nido de ave) la variable que más afecta su abundancia es la temperatura media (Müller y Marcondes, 2007).

Las correlaciones entre variables climáticas y comunidad de culícidos podrían explicar las similitudes observadas en cada estación climática. En San Cayetano las comunidades de culícidos de las cuatro estaciones fueron diferentes entre ellas, aunque se observaron similitudes en las comunidades de los inviernos del 2015 y 2016, entre los otoños de 2016 y 2017 y entre los veranos del 2016 y 2017. Por otra parte, que la comunidad registrada en la estación fría del otoño del 2015 se asemejara a las registradas en las estaciones cálidas de verano 2016 y 2017 podría deberse a que el otoño 2015 fue menos frío y más caluroso (temperatura mínima y máxima elevadas) que en los años posteriores. También se han podido apreciar diferencias entre los patrones estacionales en cada año de estudio lo que, según Fischer (2016), probablemente respondan a diferencias interanuales en el patrón de las variables climáticas de los sitios estudiados. Así es como en Colonia Benítez el año 2016 la mayor abundancia no fue registrada en otoño, como si en el 2015 y 2017, sino en primavera donde además la diversidad alcanzó el mayor registro del período de estudio. Esto podría deberse a que el otoño 2016 fue más frío y seco que en el 2015 y 2017 (temperatura mínima y presión de vapor de agua más bajas a las registradas para el 2015 y 2017) generando condiciones más hostiles para los culícidos. En un estudio realizado en la provincia de Santa Fé, Montero (2010) sugiere que las bajas abundancias registradas en invierno se deben a que las bajas temperaturas en esta estación establecen el

límite inferior de la capacidad de carga para la macrofauna que habita en las bromeliáceas. Por otra parte, la primavera del 2016 fue menos calurosa, con una temperatura mínima significativamente menor a la registrada en primavera del 2015, lo que pudo generar condiciones menos hostiles para el desarrollo de los mosquitos. El comportamiento atípico en los valores registrados para la primavera del 2016 también ha sido observado en el análisis de cluster. El agrupamiento del otoño y el invierno del 2016 junto al verano del 2017 probablemente se debieron a las similitudes que presentaron estas estaciones respecto a los valores en la diversidad (intermedia), equidad (baja) y dominancia (elevada) de sus comunidades de mosquitos. Temporalmente se podría suponer que la transición de la comunidad de culícidos entre estas estaciones hubiera sido gradual, si no fuera interrumpida abruptamente por los registros de la primavera del 2016 cuyos valores de elevada abundancia y diversidad se asemejan más al otoño, invierno y primavera del 2015 y verano del 2016.

Estacionalidad de las especies predominantes y su relación con las variables climáticas

Poaceae

Tanto en Herradura como en San Cayetano *Wy. codiocampa* fue registrada durante todo el período de muestreo sin presentar estacionalidad marcada, aunque la mayor colecta de ejemplares se obtuvo en primavera del 2015 y del 2016, respectivamente. Además, en este último sitio se encontró que la humedad relativa mínima afectó de forma negativa la abundancia de esta especie y las precipitaciones de forma positiva, aunque las incidencias de estas fueron mínimas. Estos resultados, aunque parecen diferentes de lo registrado por Campos (2015b), quien en San Cayetano colectó de los internudos de bambúes la mayor abundancia de *Wyeomyia* sp. durante el otoño, presentan similitud en cuanto a que esta colecta de ejemplares se dio en el período de mayores precipitaciones. Similares observaciones fueron encontradas en regiones tropicales para otras especies del género. Zequi y Lopes (2001) en Brasil colectaron la mayor abundancia de *Wy. (Mia.) limai* Lane y Cerqueira en verano (febrero) cuando se registraron las mayores precipitaciones y temperaturas, por su parte Navarro y Machado-Allison (1995) en Venezuela, encontraron que la abundancia de *Wy. (Wyeomyia) arthrostigma* Lutz aumenta en noviembre - diciembre (período de lluvias) y disminuye en marzo - abril (período de sequía). Guimarães

y colaboradores (2000), en Brasil también, encontraron asociación entre la temperatura del aire y la actividad de las hembras de algunas especies de *Wyeomyia* que crían en bambúes y hueco de árboles, señalando que las características de estas fitotelmata de retener agua, permiten la reproducción de estos mosquitos durante los períodos de sequía.

Las especies predadoras *Tx. guadeloupensis* y *Tx. theobaldi* tampoco presentaron estacionalidad en ninguno de los sitios; sin embargo, en Herradura ambas especies fueron colectadas en mayor abundancia en el verano del 2017 mientras que en San Cayetano la mayor colecta de *Tx. guadeloupensis* fue en la primavera del 2015 y *Tx. theobaldi* en la primavera del 2016. Lounibos (1979) encontró que en la costa de Kenia la prevalencia de *Tx. brevipalpi* Theobald es estacional, sufriendo reducciones en su población durante la estación seca, aunque dicho estudio fue realizado con trampas de bambúes (similar a los tocones que se presentan en la naturaleza) por lo que los episodios de sequía pudieron ser más frecuentes debido a la amplia fluctuación que sufren este tipo hábitats larvales. En Herradura estos predadores se colectaron durante el período de lluvias (verano) sin embargo, esta variable climática no fue la de mayor incidencia sobre estas especies. *Toxorhynchites theobaldi* aumentó con el incremento de la presión de vapor de agua y *Tx. guadeloupensis* con la humedad relativa mínima y disminuyó con el aumento de las precipitaciones, además el verano 2017 fue menos húmedo (humedad relativa mínima baja) que en el 2016 y 2015, por lo que probablemente existan otros factores que estén influenciando sobre la abundancia de este predador, como por ejemplo la abundancia de sus presas (Lounibos, 1979; Lounibos *et al.*, 1987). De acuerdo a lo observado en el capítulo 2 del presente estudio, existe una fuerte asociación negativa entre las especies predadoras *Tx. guadeloupensis*, *Tx. theobaldi* y *Wy. codiocampa* lo cual sugiere el rol de presa potencial de esta última, y cuya abundancia fue moderada durante el verano del 2017 cuando la abundancia del predador *Toxorhynchites* fue elevada.

Otras especies menos abundantes que se restringieron solo a las estaciones frías fueron las especies de los predadores facultativos *Sa. identicus* (otoño e invierno) y *Sa. undosus* (otoño); en Brasil Zequi y Lopes (2001) encontraron también que la mayor abundancia poblacional de *Sa. (Pey.) aurescens* Lutz ocurre en invierno, cuando la temperatura y precipitación presentaron los valores más bajos del período de estudio. El hecho de que estas especies de *Sabethes* presenten su mayor abundancia cuando las

especies de *Toxorhynchites* son menos abundantes podría representar una estrategia para evitar la competencia por el recurso alimenticio (presas) o bien como una estrategia de escape del predador obligado; este tipo de segregación temporal entre especies predatoras obligadas (*Toxorhynchitinos*) y facultativas (*sabethinos*) ha sido observado por Navarro y Machado –Allison (1995) en un estudio realizado con trampas de bambú en los bosques de Venezuela, donde *Sabethes* (*Sabethoides*) *chloropterus* von Humboldt coexiste principalmente con *Wy. arthrostigma* y *Tx. theobaldi*, entre otras especies que cohabitan el hábitat larval, utilizando la segregación temporal, y espacial, como estrategia para disminuir las interacciones competitivas entre ellas.

Bromeliaceae

En zonas tropicales Müller y Marcondes (2007) registraron que el mayor porcentaje de los ejemplares pertenecientes al subgénero *Microculex* son colectados en otoño y verano, con muy pocos registros en primavera y un solo ejemplar en invierno; mientras que en el presente estudio para esta región subtropical las especies de *Microculex* han sido registradas a lo largo de todo el período de muestreo sin presentar estacionalidad significativa en su abundancia aunque su colecta fue mayor en algunas estaciones particulares. En Colonia Benítez *Cx imitator* y *Cx. davis* han sido colectado en mayor abundancia en otoño del 2017 y primavera del 2016, respectivamente. Estos resultados no se asemejan a los obtenidos por Stein (2009) en dos sitios silvestres en la provincia del Chaco, donde si bien *Cx. imitator* también fue registrado en las cuatro estaciones los picos de abundancia fueron registrados en primavera, principios de verano e invierno; en cuanto a *Cx. davis* solo fue registrado en primavera, al igual que lo observado en este estudio, y en verano. En San Cayetano la mayor colecta de estos ejemplares se ha obtenido en invierno del 2016 para *Cx imitator* y del 2015 para *Cx. davis*. Estos resultados coinciden con lo registrado por Torales y colaboradores (1972), en la provincia de Corrientes, que en otoño e invierno registraron el mayor porcentaje de *Cx. imitator* (83,33% de los ejemplares colectados de 10 bromeliáceas) y de *Cx. davis* (98,20% de los ejemplares colectados de tres bromeliáceas). En el presente estudio, en San Cayetano la abundancia de *Cx. davis* se vio afectada por las temperaturas mínimas y máximas y la humedad relativa máxima. Se observó que *Cx. davis* posee un amplio rango de tolerancia térmica ya que su abundancia

aumentó con la disminución de las temperaturas mínimas y con el aumento de las temperaturas máximas; no así con la humedad relativa máxima que cuando esta incrementa disminuyó la abundancia de la especie. Aún no se conoce con precisión el efecto de los factores climáticos sobre el desarrollo de *Cx. davis*, probablemente a causa de que esta especie no posee importancia sanitaria; sin embargo, hay investigaciones que cubren estos aspectos en otras especies como por ejemplo la actividad de ovipostura de *Ae. aegypti*, importante vector de arbovirus. Giménez y colaboradores (2020) en Resistencia, región subtropical, encontraron que la abundancia de huevos de *Ae. aegypti* se relaciona positivamente con la humedad relativa del ambiente; mientras que Costa-Monteiro y colaboradores (2014) en una región tropical obtuvieron resultados similares, donde la humedad relativa máxima se correlacionó negativamente con la abundancia de *Ae. aegypti*.

Tanto en Colonia Benítez como en San Cayetano, *Tx. h separatus* ha sido significativamente más abundante en primavera que en invierno. Además, en otoño en Colonia Benítez y en verano en San Cayetano también la colecta fue significativamente mayor que en invierno. Estos resultados mostraron que la abundancia de esta especie presentó una estacionalidad que coincide con la temporada de precipitaciones en la región. Lounibos y colaboradores (1987) obtuvieron observaciones similares para *Tx. haemorrhoidalis* en Venezuela, estos investigadores consideran además que la rápida recuperación de la población de este predador en la estación húmeda se asocia con una mayor abundancia de presas.

Wyeomyia muehlensi ha sido registrada en todas las estaciones y a lo largo de todo el período de muestreo sin presentar estacionalidad en su distribución, estos resultados se condicen a lo obtenido por Stein (2009) quien tampoco registró marcada estacionalidad para esta especie siendo colectada en las cuatro estaciones.

De acuerdo a lo observado en el presente estudio no se observó una marcada estacionalidad en las comunidades de culícidos que se desarrollan en las fitotelmata predominantes en el NEA, aunque algunas variables climáticas pueden influir más sobre sus abundancias, resultando ser ciertas estaciones climáticas más propicias para su desarrollo, pero también se observó que el grado de incidencia de las condiciones climáticas sobre dichas comunidades se encuentra condicionada principalmente, a las

características del hábitat larval, de este modo las poblaciones de culícidos que se desarrollan en los bambúes son menos propensas a ser influenciadas por las variaciones climáticas mientras que aquellas que se desarrollan en las bromeliáceas se encuentran más expuestas a dichos cambios.

CAPÍTULO VI: Distribución por provincia de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata en el noreste argentino

Introducción

En la actualidad se conocen más de 3500 especies de mosquitos (Harbach, 2008); y su diversidad varía entre las diferentes regiones geográficas del mundo, siendo la región Neotropical la más rica (31% del total de especies conocidas) (Rueda, 2008). En el Neotrópico el mayor número de especies se encuentra bajo la tribu Culicini, seguida de Aedini y Sabethini. En esta región se registran los géneros *Anopheles* Meigen, *Aedeomyia* Theobald, *Aedes* Meigen, *Coquillettidia* Dyar, *Culex* Linnaeus, *Culiseta* Felt, *Deinocerites* Theobald, *Haemagogus* Williston, *Lutzia* Theobald, *Orthopodomyia* Theobald, *Psorophora* Robineau-Desvoidy, *Toxorhynchites* Theobald, *Uranotaenia* Lynch Arribálzaga, *Wyeomyia* Theobald; además de nueve géneros endémicos *Chagasia* Cruz, *Galindomyia* Stone & Barreto, *Isostomyia* Coquillett, *Johnbelkinia* Zavortink, *Limatus* Theobald, *Onirion* Peyton & Harbach, *Sabethes* Robineau-Desvoidy, *Shannoniana* Lane & Cerqueira y *Trichoprosopon* Theobald (Rueda, 2008; Harbach, 2008).

El territorio argentino se extiende sobre tres regiones biogeográficas (Neotropical, Andina y la zona de transición de América del Sur) siendo la región Neotropical la más extensa abarcando el noreste y centro del país (Morrone, 2014; Arana *et al.*, 2017).

Hasta el año 2018 en Argentina se conocía el registro de 246 especies de culícidos (Rossi, 2015; Stein *et al.*, 2018; Campos y Laurito, 2021). La mayor diversidad se concentra en la región noreste del país (NEA) con 218 (88,62%) especie, donde la provincia fitogeográfica Selva Paranaense y bosques de Araucaria, que abarca a la provincia de Misiones (Morrone, 2014; Arana *et al.*, 2017), registra 194 (78,86%) de ellas (Rossi, 2015; Stein *et al.*, 2018).

La provincia de Corrientes se extiende sobre las provincias fitogeográficas Chaqueña y Pampeana (Morrone, 2014) y registra 133 (54,06%) especies de culícidos de las cuales, las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites* (5), *Haemagogus* (3), *Limatus* (1), *Isostomyia* (1), *Sabethes* (6), *Wyeomyia* (6), y los subgéneros del género *Culex*, *Microculex* Theobald (2) y *Phytotelmatomyia* Rossi y Harbach (2) son habitantes exclusivos de fitotelmata (Campos y Gleiser, 2016; Campos y Laurito, 2021).

Las provincias de Chaco y Formosa pertenecen a la provincia fitogeográfica Chaqueña (Morrone, 2014). Chaco registra 102 (41,46%) especies de mosquitos de las cuales *Toxorhynchites* (2), *Haemagogus* (2), *Limatus* (1), *Sabethes* (2), *Wyeomyia* (4),

Microculex (2) habitan exclusivamente en fitotelmata; mientras que Formosa registra 93 (37,8%) especies de culícidos, siendo habitantes exclusivos de fitotelmata los representantes de los géneros *Toxorhynchites* (2), *Haemagogus* (2), *Limatus* (1), *Sabethes* (2), *Wyeomyia* (2) y *Microculex* (2) (Campos y Gleiser, 2016; Campos y Laurito, 2021).

Las modificaciones ambientales causadas por el hombre suelen ocasionar la eliminación, alteración y/o sustitución de los hábitats larvales por lo que algunas especies muy sensibles, como aquellas que crían en fitotelmata, pueden quedar restringidas a los ambientes silvestres (Stein *et al.*, 2016a). En las especies de mosquitos que habitan en fitotelmata, la dispersión quedará restringida a los ambientes que ofrezcan estos hábitats larvales, teniendo en cuenta que muchas de ellas son específicas de una especie de planta (Campos, 2011); por ejemplo para tres especies de este subgénero *Phytotelmatomyia*, Campos y Lounibos (1999) proponen tres niveles de especificidad de acuerdo a si la especie de culícido se desarrolla únicamente en una especie de planta, en más de una especie de planta o bien, si utiliza más de un tipo de hábitat, como es el caso de las especies generalistas. Esto significa que el grado de especificidad entre las especies de culícidos y las especies de plantas es un factor condicionante en la distribución de los primeros ya que los mismos dependerán, en gran medida, de la presencia de un determinado tipo de micro-hábitat para su desarrollo.

El conocimiento de la distribución de las especies de mosquitos es fundamental no solo desde el punto de vista sanitario, ya que permite determinar las áreas de riesgo potencial de transmisión de patógenos (Rossi y Lestani, 2014), sino también desde el punto de vista ecológico, pues permite identificar zonas de alta diversidad y preservar aquellas especies vulnerables con distribución más restringida (Campos 2011). En Argentina las más recientes investigaciones que contribuyeron al campo de la distribución, fueron las realizadas por Visintín *et al.*, (2010) quienes citan nuevos registros de culícidos para Córdoba, Chaco, Jujuy, La Pampa, La Rioja y Salta; Campos (2011) con nuevos registros para Corrientes y Buenos Aires; Hoyos *et al.*, (2011) para la provincia de Formosa, Stein *et al.*, (2012) para Chaco y Formosa; Laurito *et al.*, (2013) para Catamarca y Santa Fe; Linares *et al.*, (2016) para Jujuy, La Rioja y Santiago del Estero; y Stein *et al.*, (2018).

Objetivo: el objetivo del presente capítulo es actualizar el conocimiento sobre la distribución de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata presentes en tres provincias del noreste argentino, Chaco, Corrientes y Formosa.

Materiales y métodos

Sitios de muestreo: durante el período comprendido entre febrero de 2015 y julio de 2017 se colectaron estados inmaduros de culícidos de las fitotelmata encontradas en tres localidades en la subregión Chaco Húmedo; dos de ellas, Herradura (Formosa) y San Cayetano (Corrientes), pertenecientes a la planicie de inundación de los ríos Paraná y Paraguay; y Colonia Benítez (Chaco) en la zona de esteros, cañadas y selva de ribera (MDS y MA, 1999). Los sitios y la metodología de colecta empleada fueron descriptos en el apartado Metodología general.

Los ejemplares examinados fueron recolectados como larvas, y cuando fuera necesario, criadas individualmente para obtener los adultos con sus respectivas exuvias larvales y pupales (L = larva del cuarto estadio, P = pupa, Le = exuvia larval, Pe = exuvia pupal, M = macho, F = hembra) (Service, 1993). Las especies se determinaron a partir de larvas y adultos utilizando las claves de Darsie (1985) y Lane (1953); para los especímenes pertenecientes a *Culex* (*Phytotelmatomyia*) se utilizó el trabajo de Rossi y Harbach (2008), y para las especies de *Toxorhynchites* se recurrió a las descripciones originales y la actual descripción de Augier *et al.*, (2003). Las muestras que estuvieran mejor conservadas fueron montadas utilizando protocolos estándar y depositadas como ejemplares *voucher* en la colección entomológica del Instituto de Medicina Regional (IMR), Universidad Nacional del Nordeste, Argentina.

Resultados

Se amplía la distribución de dos especies de la tribu Culicini, dos de Sabethini y tres de Toxorhynchitini para la culicidofauna que habita exclusivamente en las fitotelmata de las provincias Chaco, Corrientes y Formosa (Tabla 26).

Culex (*Phytotelmatomyia*) castroi Casal & García

Bionomía y distribución: se recolectaron larvas y pupas de las axilas de *Eryngium* L. (Apiaceae) (Martínez, 2005; Campos, 2010).

Distribución actual en Argentina y Uruguay (Rossi y Harbach, 2008): *Culex castroi* está citada para las provincias de Buenos Aires, Corrientes, Entre Ríos, Misiones y Río Negro. Como resultado del presente estudio su distribución se amplía para la provincia de Chaco.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 3L noviembre 2016, provincia del Chaco, departamento Primero de mayo, localidad Colonia Benítez.

Culex (*Microculex*) davisi Kumm

Bionomía y distribución: las larvas fueron colectadas de axilas de bromeliáceas (especie no identificada) junto a larvas de *Culex (Microculex) imitator* Theobald. Distribución actual en Argentina, Brasil, Paraguay (WRBU, 2013): *Culex davisi* se registró previamente en las provincias de Chaco y Corrientes. Como resultado del presente estudio se registra para la provincia de Formosa.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 3L enero 2017, provincia de Formosa, departamento Laishi, localidad Herradura.

Sabethes (*Peytonulus*) undosus Coquillett

Bionomía y distribución: los estados inmaduros de esta especie se encontraron junto a *Wyeomyia (Miamyia) codiocampa* Dyar & Knab en los internudos de *Guadua chacoensis* (Rojas) Londoño & P.M. Peterson. La distribución actual de la especie es; Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa, Guyana, Honduras, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Trinidad y Tobago, Venezuela (WRBU, 2013). *Sabethes undosus* se citó previamente para las provincias de Chaco y Misiones (Rossi, 2015). Como resultado del presente estudio se registra para la provincia de Corrientes (. Material conservado como ejemplares de *voucher*: 1L septiembre 2012; 2L junio 2015, provincia de Corrientes, departamento Riachuelo, localidad San Cayetano.

Wyeomyia (Miamyia) codiocampa Dyar & Knab

Bionomía y distribución: los estados inmaduros de esta especie se encontraron en los entrenudos de *G. chacoensis* con larvas de *Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis* Dyar & Knab, *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* Dyar & Knab, *Sabethes (Peytonolus) identius* Dyar & Knab y *Sa. undosus*. Distribución actual en Argentina, Brasil, Colombia, Ecuador, Panamá, Paraguay, Trinidad y Tobago (WRBU, 2013). *Wyeomyia codiocampa* se registró previamente en la provincia de Misiones. Como resultado del presente estudio se registra para las provincias de Corrientes y Formosa.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 1L, 2F, 2Le, 2Pe, 2M, 2Le, 2Pe, 2MG febrero 2015; 1L, 1M, 1Le, 1Pe abril 2015; 2L junio 2015, provincia de Formosa, departamento Laishi, localidad de Herradura; 1L junio 2015; 1L, 1F, 1Le, 1Pe julio 2015; 1L enero 2016, provincia de Corrientes, departamento Riachuelo, localidad San Cayetano.

Toxorhynchites (Lynchiella) bambusicola Lutz & Neiva

Bionomía y distribución: los estados inmaduros de esta especie se encontraron junto a *Toxorhynchites (Lynchiella) haemorrhoidalis separatus* Lynch Arribálzaga y *Wyeomyia (Phoniomyia) muhlensis* Petrocchi en las axilas de *Aechmea distichantha* L. Distribución actual de la especie; Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Panamá, Paraguay, Perú, Surinam, Venezuela (WRBU, 2013). *Toxorhynchites bambusicola* se citó previamente para la provincia de Misiones (Rossi, 2015). Como resultado del presente estudio se registra para la provincia de Corrientes.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 1F, 1Le, 1Pe enero 2016, provincia de Corrientes, departamento Riachuelo, localidad San Cayetano.

Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis Dyar & Knab

Bionomía y distribución: se encontró junto a *Tx. theobaldi* y *Wy. codiocampa* en los internudos de *G. chacoensi* y *Bambusa vulgaris* var. *vittata* Riviére y C. Riviére. Distribución actual de la especie: Argentina, Brasil, Colombia, Dominica, Granada, Guadalupe, Haití, Montserrat, San Cristóbal y Nieves, Santa Lucía, Surinam, Trinidad y Tobago, Venezuela (WRBU, 2013). *Toxorhynchites guadeloupensis* se citó para la provincia de Catamarca, Corrientes, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán (Rossi, 2015). Como resultado del presente estudio se registra para la provincia de Formosa.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 1F, 1Le, 1Pe septiembre 2016; 1F, 1Le, 1Pe, noviembre 2016; 1F, 1Le, 1Pe, enero 2017; 1F, 1Le, 1Pe, marzo 2017; 1M, 1Le, 1Pe, mayo 2017, provincia de Formosa, departamento Laishi, localidad Herradura.

Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi Dyar & Knab

Bionomía y distribución: se encontró junto a *Tx. guadeloupensis*, *Wy. codiocampa* y *Sa. identicus* en los internudos de *G. chacoensis*. La distribución actual de la especie es Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Trinidad y Tobago, Venezuela (WRBU, 2013). *Toxorhynchites theobaldi* se citó para la provincia de Buenos Aires, Chaco, Formosa, Misiones y Salta (Rossi, 2015). Como resultado del presente estudio se registra para la provincia de Corrientes.

Material conservado como ejemplares de *voucher*: 1F, 1Le, 1Pe junio 2015, provincia de Corrientes, departamento Riachuelo, localidad San Cayetano.

Tabla 26- Distribución de las especies de culícidos que crían exclusivamente en fitotelmata en las provincias del noreste de Argentina. Ch: Chaco, Ctes: Corrientes, Fsa: Formosa, Mns: Misiones. Datos extraídos de: (*) Rossi (2015); (*) verdes, Stein *et al.*, (2018); (*) azules, Campos y Laurito (2021); (*) rojos, nuevos registros

Especies	Ch	Ctes	Fsa	Mns
<i>Kerteszia bambusicolus</i> Komp				*
<i>Kerteszia cruzi</i> Dyar & Knab				*
<i>Kerteszia laneanus</i> Correa & Cerqueira				*
<i>Aedes (Georgecraigius) fluviatilis</i> Lutz		*		*
<i>Aedes</i> subgenus uncertain <i>terrens</i> Walker	*	*	*	*
<i>Haemagogus (Conopostegus) leucocelaenus</i> Dyar & Shannon	*	*	*	*
<i>Haemagogus (Haemagogus) spegazzini</i> Bréthes	*	*	*	*
<i>Haemagogus (Haemagogus) capricornii</i> Lutz		*		*
<i>Culex (Anoediopora) canaanensis</i> Lane & Withman				*
<i>Culex (Anoediopora) chaguanco</i> Casal, García & Fernández				*

Tabla 26- Distribución de las especies de culícidos que crían exclusivamente en fitotelmata en las provincias del noreste de Argentina continuación.

Especies	Ch	Ctes	Fsa	Mns
<i>Culex (Anoediopora) originator</i> Gordon & Evans				*
<i>Culex (Carrollia) soperi</i> Antunes & Lane				*
<i>Culex (Culex) spinosus</i> Lutz				*
<i>Culex (Microculex) davisi</i> Kumm	*	*	*	
<i>Culex (Microculex) imitator</i> Theobald	*	*	*	*
<i>Culex (Microculex) neglectus</i> Lutz				*
<i>Culex (Microculex) pleuristriatus</i> Theobald				*
<i>Culex (Phytotelmatomyia) castroi</i> Casal & García	*	*		*
<i>Culex (Phytotelmatomyia) renatoi</i> Lane & Ramalho	*	*		*
<i>Orthopodomyia fascipes</i> Coquillett				*
<i>Orthopodomyia sampaioi</i> Da Costa Lima				*
<i>Isostomyia espinii</i> Martini				*
<i>Isostomyia paranensis</i> Bréthes		*		*
<i>Limatus durhamii</i> Theobald	*	*	*	*
<i>Onirion brucei</i> del Ponte & Cerqueira				*
<i>Onirion personatum</i> Lutz				*
<i>Runchomyia (Runchomyia) frontosa</i> Theobald				*
<i>Runchomyia (Runchomyia) reversa</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Sabethes (Davisomyia) petrocchiai</i> Shannon & Del Ponte			*	*
<i>Sabethes (Peytonulus) identicus</i> Dyar & Knab		*		*
<i>Sabethes (Peytonulus) soperi</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Sabethes (Peytonulus) undosus</i> Coquillett	*	*		*
<i>Sabethes (Peytonulus) aurescens</i> Lutz		*		*
<i>Sabethes (Sabethes) albiprivus</i> Theobald		*		*
<i>Sabethes (Sabethes) belisarioi</i> Neiva		*		*
<i>Sabethes (Sabethes) cyaneus</i> Fabricius				*

Tabla 26- Distribución de las especies de culícidos que crían exclusivamente en fitotelmata en las provincias del noreste de Argentina continuación.

Especies	Ch	Ctes	Fsa	Mns
<i>Sabethes (Sabethes) purpureus</i> Theobald				*
<i>Sabethes (Sabethinus) intermedius</i> Lutz		*		*
<i>Sabethes (Sabethinus) melanonymphe</i> Dyar	*			*
<i>Sabethes (Sabethoides) chloropterus</i> von Humboldt				*
<i>Sabethes (Sabethoides) glaucodaemon</i> Dyar & Shannon				*
<i>Shannoniana fluviatilis</i> Theobald				*
<i>Trichoprosopon castroi</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Trichoprosopon compressum</i> Lutz				*
<i>Trichoprosopon obscurum</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Trichoprosopon pallidiventer</i> Lutz				*
<i>Trichoprosopon simile</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Wyeomyia (Dendromyia) luteoventralis</i> Theobald		*		*
<i>Wyeomyia (Dodecamyia) aphobema</i> Dyar				*
<i>Wyeomyia (Menolepis) leucostigma</i> Lutz		*		*
<i>Wyeomyia (Miamyia) codiocampa</i> Dyar & Knab		*	*	*
<i>Wyeomyia (Miamyia) limai</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Wyeomyia (Miamyia) lutzi</i> Da Costa Lima				*
<i>Wyeomyia (Miamyia) oblita</i> Lutz				*
<i>Wyeomyia (Miamyia) sabethea</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Wyeomyia (Miamyia) serrata</i> Lutz				*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) diabolica</i> Lane & Forattini	*			*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) flabellata</i> Lane & Cerqueira				*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) fuscipes</i> Edwards				*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) muehlensi</i> Petrocchi	*	*	*	*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) pilicauda</i> Root				*

Tabla 26- Distribución de las especies de culícidos que crían exclusivamente en fitotelmata en las provincias del noreste de Argentina continuación.

Especies	Ch	Ctes	Fsa	Mns
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) quasilingirostris</i> Theobald				*
<i>Wyeomyia (Phoniomyia) tripartita</i> Bonne-Wepster & Bonne	*	*		
<i>Wyeomyia serratoria</i> Dyar & Nuñez Tovar		*		*
<i>Wyeomyia (Spilonympha) mystes</i> Dyar				*
<i>Wyeomyia (Triamyia) aporonoma</i> Dyar & Knab				*
<i>Wyeomyia (Wyeomyia) medioalbipes</i> Lutz				*
<i>Wyeomyia melanocephala</i> Dyar & Knab	*			*
<i>Toxorhynchites (Ankylorhynchus) purpureus</i> Theobald		*		*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) bambusicola</i> Lutz & Neiva		*		*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) cavallierii</i> García & Casal				*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis</i> Dyar & Knab		*	*	*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) haemorrhoidalis separatus</i> Lynch Arribalzaga	*	*	*	*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) solstitialis</i> Lutz				*
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi</i> Dyar & Knab	*	*	*	*

Discusión

En Argentina la mayor diversidad de culícidos se registra en la región noreste (NEA) con 218 especies de mosquitos, 194 de ellas se han citado para Misiones (Rossi, 2015; Stein *et al.*, 2018); correspondiendo la mayoría de los registros a mosquitos que crían en fitotelmata proveniente de la selva Paranaense, una zona de alta diversidad que abarca esta provincia (Campos y Gleiser, 2016). Por otra parte, son escasas las investigaciones que se han realizado en las Yungas, selva de altura característica del NOA (Campos y Gleiser, 2016), prueba de ello es la baja riqueza de culícidos detectada en Salta (96) y Jujuy (61) (Rossi, 2015; Linares *et al.*, 2016) en comparación con lo registrado en la provincia fitogeográfica Chaqueña, donde este estudio permite elevar el registro de especies de mosquitos a 133 para Corrientes, 102 para Chaco y 93 para Formosa.

Se registran cuatro especies del subgénero *Microculex* Theobald en Argentina, siendo la especie *Cx. imitator* la de mayor distribución abarcando cuatro provincias en el NEA (Chaco, Corrientes, Formosa y Misiones), dos en el NOA (Salta y Tucumán) y dos en centro del país (Buenos Aires y Santa Fe) (Ronderos *et al.*, 1992; Rossi, 2015); seguida en extensión por *Cx. davis* que fue registrada en las provincias de Chaco, Corrientes y, a partir del presente estudio en Formosa. Las especies de este subgénero son habitantes exclusivos de fitotelmata (Harbach, 2008) y si bien se podría esperar una distribución continua coincidente con la distribución de sus plantas hospedadoras Torales *et al.* (1972), quienes realizaron uno de los primeros estudios en este campo de la investigación para esta área geográfica, señalan que dentro del subgénero los distintos requerimientos ecológicos de las especies afectan a la distribución. Stein *et al.*, (2011) encontraron a *Cx. imitator* en agua con un amplio rango de temperatura y pH, estas bajas exigencias ecológicas se reflejan en su amplia variedad de ambientes en donde fue encontrado (selva Paranaense y de las Yungas y en los bosques xerófilos del Espinal y ecotonos pampeanos) (Campos y Gleiser, 2016), por el contrario, *Cx. davis* sería afectada por factores ecológicos, climáticos o estacionales (Torales *et al.*, 1972) que, considerando las investigaciones realizadas hasta la actualidad, restringirían su dispersión al NEA. De acuerdo a Bangher y Stein (2017) las larvas de *Cx. davis* pueden confundirse con las de la especie *Culex (Microculex) pleuristriatus* Theobald, que también cría exclusivamente en axilas de bromeliáceas, pero posee una distribución restringida a la provincia de Misiones (Rossi, 2015; Campos y Gleiser, 2016).

En Argentina se registran tres especies pertenecientes al subgénero *Phytotelmatomia* Rossi & Harbach; de ellas *Cx. castroi* es la de mayor distribución ocupando el NEA (Misiones, Corrientes y Chaco, en esta última reportada en el presente estudio), centro (Buenos Aires, Entre Ríos) y sur (Río Negro) (Stein *et al.*, 2016a). La distribución de *Cx. castroi* manifiesta su tolerancia a diversos climas ya que se lo ha encontrado desde la selva subtropical en la provincia de Misiones, atravesando las regiones templadas de la provincia de Buenos Aires hasta las zonas frías en la provincia de Río Negro. Sin embargo, y en concordancia con lo expuesto por Campos y Gleiser (2016), se podría esperar que todas las especies del subgénero *Phytotelmatomyia* tengan una mayor distribución geográfica a la registrada actualmente debido a la alta especificidad entre estos mosquitos con la Apiacea del género *Eryngium*, cosmopolita, ampliamente distribuida en

Argentina (Martinez, 2005), que es utilizada como hábitat larval por la especie.

En Argentina se registran veinticuatro especies de *Wyeomyia* pertenecientes a 10 subgéneros (Rossi, 2015; Stein *et al.*, 2018). El subgénero *Miamyia* Dyar con seis especies posee una distribución restringida casi exclusivamente a la provincia de Misiones, a excepción de *Wyeomyia (Miamyia) oblita* Lutz que fue citada además en Salta y Tucumán. En el presente estudio se amplía la distribución de *Wy. codiocampa* a las provincias de Formosa y Corrientes convirtiéndose, junto a *Wy. oblita*, en las especies del subgénero con mayor distribución en Argentina. Al igual que lo registrado por García y Casal (1968) en Misiones, hemos colectado las larvas de *Wy. codiocampa* de los culmos de bambú del género *Guadua* Kunth, hábitat común de las especies *Wyeomyia* Theobald (Campos, 2013). Para Argentina, trece especies del género *Sabethes* fueron citadas, cuatro de ellas pertenecientes al subgénero *Peytonolus* Harbach; *Sa. (Pey.) identicus*, *Sabethes (Peytonolus) soperi* Lane & Cerqueira, *Sabethes (Peytonolus) aurescens* Lutz y *Sa. (Pey.) undosus*, todas ellas se encuentran restringidas a la región del NEA a excepción de *Sa. identicus* que fue registrada también en el NOA (Salta) (Rossi 2015; Stein *et al.*, 2016a; Stein *et al.*, 2018). *Sabethes undosus* fue citada para Misiones por Bejarano y Duret (1950) ampliándose su distribución a la provincia de Chaco, por Stein *et al.* (2012). Estos investigadores colectaron las larvas de trampas de oviposición de bambú. El presente estudio permite actualizar el conocimiento sobre la distribución de *Sa. undosus* a la provincia de Corrientes donde fue encontrada criando en el mismo tipo de fitotelmata que Stein *et al.*, (2012). Estos hallazgos se complementan a los obtenidos por Campos (2015), quien en su estudio ecológico menciona la presencia de este sabethino en los internudos de bambúes en Corrientes, sin detallar características taxonómicas que aseguren un primer registro de la especie para esa provincia.

Siete especies de *Toxorhynchites* tienen distribución en Argentina; *Toxorhynchites (Ankylorhynchus) purpureus* Theobald, *Toxorhynchites (Lynchiella) cavallierii* García & Casal, *Toxorhynchites (Lynchiella) solstitialis* Lutz y *Tx. (Lyn.) bambusicola* se encuentran restringidas en la región NEA mientras que *Tx. (Lyn.) guadeloupensis*, *Tx. (Lyn.) h. separatus* y *Tx. (Lyn.) theobaldi* se distribuyen en el NOA y NEA (Stein *et al.*, 2016a), esta última especie alcanza la distribución más austral dentro del género al ser registrada en Buenos Aires (Campos, 1994). *Toxorhynchites bambusicola* ha sido citado para la provincia de Misiones por García y Casal (1968) y luego por Campos *et al.*, (2011) estos

últimos investigadores colectaron a esta especie de las axilas de *A. distichantha* y en los internudos de bambú. En el presente estudio *Tx. bambusicola* se cita por primera vez para la provincia de Corrientes siendo colectada solamente de las axilas de *A. distichantha*, pese a la disponibilidad de internudos de *G. chacoensis*. *Toxorhynchites guadeloupensis* es la especie dentro del género con mayor distribución, abarcando desde el NOA (Catamarca, Jujuy, Salta y Tucumán) (Rossi, 2015) en donde sus hábitats larvales son las axilas de bromeliáceas y hueco de árboles (Augier *et al.*, 2003; Campos *et al.*, 2011, Mangudo *et al.*, 2015) extendiéndose hacia al NEA (Misiones y Corrientes) donde cría en los internudos de *G. chacoensis* (Campos *et al.*, 2011; Rossi y Lestani, 2014; Campos, 2015b). A partir del presente estudio se amplía su distribución y la planta hospedadora, debido a que fue hallada en los internudos de *B. vulgaris*, en Formosa. El cambio en la selección del tipo de fitotelmata utilizada como hábitat larvario de acuerdo a la distribución geográfica (al Este internudos de bambúes y al Oeste axila de hojas y hueco de árboles) se podría deber a la reducida presencia de *Guadua* en el NOA (Tucumán) (Lizarazu, 2013). *Toxorhynchites theobaldi*, junto con *Tx. h. separatus*, son las que siguen a *Tx. guadeloupensis* en cuanto a lo extenso de su distribución. De acuerdo a Campos (1994), *Tx. theobaldi* ingresa a la región templada (Buenos Aires) a través de la selva en galería que se dispone a lo largo de la costa del Río de la Plata. Si bien esta especie es considerada silvestre y habitante exclusivo de fitotelmata, tal vez su amplia distribución también se deba a su capacidad de utilizar otros hábitats larvales ya que en Buenos Aires (región templada) no solo se la colectó de hueco de árbol sino también de recipientes artificiales (Rossi y Almirón, 2004; Rubio y Vezzani, 2011).

De esta manera la distribución de las especies de culícidos que habitan en fitotelmata en el NEA queda representada por 16 especies pertenecientes a siete géneros correspondientes a cuatro tribus de culícidos para la provincia del Chaco, 28 especies pertenecientes a ocho géneros correspondientes a cuatro tribus de culícidos para la provincia de Corrientes, 12 especies pertenecientes a siete géneros correspondientes a cuatro tribus de culícidos para la provincia de Formosa y 73 especies pertenecientes a 14 géneros correspondientes a seis tribus de culícidos para la provincia de Misiones.

CAPÍTULO VII: Consideraciones finales

Los estudios realizados han contribuido a profundizar el conocimiento de los ensambles de culícidos que se desarrollan en las fitotelmata presentes en la región noreste de Argentina. Como resultado de este proyecto hemos podido evidenciar que diversas plantas que componen la flora nativa del monte chaqueño constituyen importantes hábitats larvales para las especies silvestres de mosquitos; y entre ellas *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) y *Guadua chacoensis* (Poaceae) se destacan por su gran capacidad de acumular agua actuando como oasis para el establecimiento de estos dípteros incluso durante las épocas de sequía (Capítulo 3). Los capítulos 4 y 5 fueron dedicados a describir los ensambles que se desarrollan en estas dos fitotelmata de relevancia, caracterizándolos espacial y temporalmente.

Se presentaron como principales colonizadores de los culmos de bambúes las especies de la tribu Sabethini y Toxorhynchitini, siendo notoria la predominancia de *Wyeomyia codiocampa*, esta especie junto a *Toxorhynchites guadeloupensis* y *Tx. theobaldi* constituyen una comunidad bien establecida a lo largo de todo el año, que en San Cayetano durante las estaciones frías de invierno-otoño se diversifica con la aparición de *Sabethes identicus* y *Sa. undosus*. *Guadua chacoensis* ofrece un ambiente considerablemente estable por lo que las variables climáticas ambientales y micro climáticas del hábitat no afectan significativamente a la estructura general de la comunidad; pero sí a nivel específico. En Herradura la abundancia de las tres especies de mosquitos registradas se vio condicionada negativamente por alguna de las variables meteorológicas; *Wy. codiocampa* por la disminución en las precipitaciones y la humedad relativa mínima, *Tx. guadeloupensis* por el aumento de las lluvias y el descenso de la humedad relativa máxima; y *Tx. theobaldi* por el descenso de la presión de vapor de agua. Probablemente sean necesarios futuros estudios sobre la actividad de las hembras para comprender mejor estos resultados.

Cabe destacar que las especies de *Sabethes* tienen importancia sanitaria dado su rol como vectores silvestres de la fiebre amarilla; este estudio realiza importantes aportes sobre algunos aspectos de la estacionalidad, ecología y distribución de estas especies que pueden servir como punto de partida para el diseño de futuros monitoreos epidemiológicos en la región.

En cuanto *A. distichantha*, en los tres sitios de estudio se ha podido observar que sus axilas estuvieron colonizadas principales por especies de la tribu Culicini; con *Cx. imitator* como especie predominante del ecosistema, seguida por *Cx. davisi* y *Tx. h. separatus*. La diversidad de especies se incrementó en Colonia Benítez y en San Cayetano con la presencia de *Wy. muehlensi*.

Si bien no se ha observado estacionalidad en la estructura de estas comunidades sí se ha podido observar que las variables meteorológicas ejercen mayor presión sobre este sistema quedando en evidencia su acción modeladora de la comunidad. En Colonia Benítez el incremento de la humedad relativa mínima conduce a un aumento en la diversidad de especies de culícidos que logran establecerse en las axilas de las bromeliáceas; en tanto que en San Cayetano la riqueza de especies de culícidos se vio favorecida con el incremento en las precipitaciones, la equidad de las especies con la PVA, y la abundancia de mosquitos disminuye con el aumento de la humedad relativa máxima y con la presión de vapor de agua. Esta considerable diferencia entre la cantidad de variables ambientales que inciden sobre las características estructurales de las comunidades de uno y otro sitio pueden encontrarse sesgadas por el morfotipo de la *A. distichantha* que predomine en la zona, ya que la plasticidad fenotípica de esta especie de bromeliácea podría generar variaciones significativas en la estabilidad del microhábitat, por lo que nuevas investigaciones donde este factor sea tenido en cuenta permitirán obtener información más precisa de estas comunidades.

Se ha podido evidenciar el rol de *Toxorhynchites* como predador top en estos ecosistemas analizando como su presencia afecta la abundancia de los culícidos con los que co-habita. En sus interacciones con otras especies se destaca las asociaciones negativas que indicarían fuertes presiones sobre las potenciales poblaciones presas; por otra parte, su estacionalidad y la segregación temporal con que se separa de otras especies predatoras facultativas constituyen estrategias relevantes para disminuir la competencia por el recurso. Sin embargo, futuros estudios son necesarios para dilucidar con precisión el funcionamiento de la compleja trama de redes tróficas que existen en estos ambientes larvales, donde además se discutan la depredación y competencia intraespecífica.

Este trabajo, como otros previamente realizados, ha reafirmado el estrecho vínculo que existe entre las apiáceas del género *Eryngium* con las especies de mosquitos del

subgénero *Phytotelmatomyia*. En San Cayetano y Colonia Benítez estas plantas albergaron en sus axilas esporádicamente poblaciones de *Cx. castroi*. Estos hallazgos fomentan las hipótesis de encontrar la presencia de estos culícidos donde sea esta planta nativa se encuentre si el muestreo es lo suficientemente exhaustivo.

Este proyecto ha permitido ampliar el área conocida de distribución geográfica de *Culex (Phytotelmatomyia) castroi* en la provincia del Chaco; *Cx. (Mcx.) davisii* y *Toxorhynchites (Lyn.) guadeloupensis* en la provincia de Formosa; y *Sabethes (Pey.) undosus*, *Wyeomyia (Mia.) codiocampa*, *Tx. (Lyn.) bambusicola* y *Tx. (Lyn.) theobaldi* en Corrientes (Capítulo 6).

Si bien el presente estudio permitirá ampliar algunos aspectos ecológicos de las comunidades de mosquitos que se desarrollan en estos sistemas ecológicos aún falta mucho por investigar, no solo para comprender el funcionamiento de las complejas redes de interacciones que se establecen entre sus habitantes sino también para dimensionar el alcance e impacto de la biodiversidad y conservación de estos hábitats larvales en la culicidofauna de nuestra región.

Referencias bibliográficas

Albicocco AP, Carbajo AE, Vezzani D. 2011. Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. *Journal of Vector Ecology*, 36:437-46. Doi:10.1111/j.1948-7134.2011.00185.x.

Alencar J, Ferreira de Mello C, Gil-Santana HR, Guimarães AE, Silva de Almeida SA, Gleiser RM. 2016. Vertical oviposition activity of mosquitoes in the Atlantic Forest of Brazil with emphasis on the sylvan vector, *Haemagogus leucocelaenus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Vector Ecology*, 41(1): 18-26.

Alencar J, Ferreira de Mello C; Guimarães AE, Gil Santana HR, dos Santos Silva J, Santos Mallet JR, Gleiser RM. 2015. Culicidae community composition and temporal dynamics in Guapiaçu Ecological Reserve, Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro, Brazil. *PloS ONE*, 10(3): e0122268.

Almirón WR, Brewer ME. 1994. Immature stage of mosquitoes (Diptera) Culicidae collected during the autumn-winter period in Córdoba, Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 89 (4): 625-628.

Almirón WR, Brewer ME. 1996. Classification of Immature Stage Habitats of Culicidae (Diptera) Collected in Córdoba, Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 91: 1-9.

APN. Administración de Parques Nacionales. 2020. Reserva Natural Educativa Colonia Benítez. <https://www.argentina.gob.ar/parquesnacionales/coloniabenitez> (accedido 15 de marzo de 2020).

Arana MD, Martínez GA, Oggero AJ, Natale ES, Morrone JJ. 2017. Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa*, 4341(3): 420–422. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4341.3.6>

Arav D, Blaustein L. 2006. Effects of pool depth and risk of predation on oviposition

habitat selection by temporary pool dipterans. *Journal of Medical Entomology*, 43: 493- 97.

Armbruster P, Hutchinson RA, Cotgreave P. 2002. Factors influencing community structure in South America tank bromeliad fauna. *Oikos*, 96: 225-234.

Augier LM, Dantur-Juri MJ, Molina GA. 2003. Redescrición de la larva y la pupa de *Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis* (Diptera: Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62(1-2): 99-106.

Balseiro EG. 1983. Observaciones sobre la selectividad de áreas de postura en una población local de *Culex castroi* Casal y Garcia (Díptera, Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 42:125-30.

Bangher DN, Stein M. 2017. Morphological redescription of *Culex (Microculex) davisi* and *Cx. (Mcx.) imitator* (Diptera: Culicidae) including structures and stages not previously described. *Zootaxa*, 4347(1): 056–070.

Barajas JG, Suaza JDV, Torres CG, León Rúa G, Urribe-Soto S, Porter CH. 2013. Mosquitoes (Diptera: Culicidae) associated to guadua in municipalities of Anserma, Hispania and Jardín, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 39(1): 132-40.

Bates, M. 1949. *The Natural History of Mosquitoes*. McMillan Company, NewYork, 363 pp.

Bejarano JFR, Duret JP. 1950. Notas sobre entomo-epidemiología médicas. *Revista de Sanidad Militar Argentina*, 49: 150–154.

Beketov MA, Yurchenko YA, Belevich OE, Liess M .2010. What environmental factors are important determinants of structure, species richness, and abundance of mosquito assemblages? *Journal of Medical Entomology*, 47(2): 129-139. Doi: 10.1603/ME09150

Benzing DH. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive*. Bennett B, Brown G, Dimmitt

M, Luther H, Ramírez I, Terry R y Till W (eds.), Cambridge University Press, New York, 708 pp.

Benzing DH, Derr JA, Titus JE. 1972. The water chemistry of microcosms associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. *American Midland Naturalist*, 87:60-70.

Blaustein L, Chase JM. 2007. Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. *Annual Review of Entomology*, 52: 489-507.

Blaustein L, Schwartz SS. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*, 47:303-12. Doi:10.1092/CKMU-Q2PM-HTGC-P9C8.

Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer Press, New York, 319 pp.

Bradshaw WE, Holzapfel CM. 1983. Predator-mediated non-equilibrium coexistence of tree-hole mosquitoes in south-eastern North America. *Oecologia*, 57:239-256.

Bradshaw WE, Holzapfel CM. 1984. Seasonal development of tree-hole mosquitoes (Diptera: Culicidae) and Chaoborids in relation to weather and predation. *Journal of Medical*, 21(4): 366-378.

Bruniard ED. 1978. *El gran Chaco argentino. Un ensayo de interpretación geográfica*. Geografía, Vol 4. Instituto de Geografía, Facultad de Humanidades, Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia, 259 pp.

Byford RL, Craig ME, Crosby BL. 1992. A review of ectoparasites and their effect on cattle production. *Journal of Animal Science*, 70:597-602. Doi:10.2527/1992.702597x.

Cabrera AL, Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Monografía 13, Ed. 2da, Organization of American States, Washington (DC), 122 pp.

Camargo-Neves, VLF, Poletto DW, Rodas LAC, Pachioli ML, Cardoso RP, Scandar SAS, Sampaio SMP, Koyanagui PH, Botti MV, Mucci LF, Gomes A. de C. 2005. Entomological investigation of a sylvatic yellow fever area in São Paulo State, Brazil. *Cadernos de Saúde Pública*, 4: 1278–1286.

Campos RE. 1994. Presencia de *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 53(1-4): 120.

Campos RE. 2010. *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macro-invertebrate communities, including a review and bibliography. *Hydrobiologia*, 652: 311-28. Doi: 10.1007/s10750-010-0364-y.

Campos RE. 2011. Expanding the distribution of two species of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Argentina and notes on their bionomics. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70(3-4): 379-381.

Campos RE. 2013. The Aquatic Communities Inhabiting Internodes of Two Sympatric Bamboos in Argentinean Subtropical Forest. *Journal of Insect Science*, 13: 1-17. Doi:10.1673/031.013.9301.

Campos RE. 2015a. Aquatic Diptera (Insecta) assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. *Journal of Natural History*, 50: 905-21. Doi:10.1080/00222933.2015.1091097.

Campos RE. 2015b. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. *Journal of Natural History*, 50: 923-41. Doi:10.1080/00222933.2015.1091096.

Campos RE, Gleiser RM. 2016. *Mosquitos que crían en microambientes acuáticos naturales*. En: Berón CM, Campos RE, Díaz Nieto L, Schweigmann N, Salomón OD, Gleiser RM, editores. *Investigaciones sobre mosquitos Argentina*. 1º Edición, Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata, 119-41 pp.

Campos RE, Laurito M. 2021. Culicidae (Diptera) species from Argentina and Uruguay. <https://biodar.unlp.edu.ar/culicidae/> (accedido 11 de septiembre de 2021).

Campos RE, Lounibos LP. 1999. *Eryngium* spp. (Umbelliferae) as phytotelmata and their *Culex* (*Culex*) inhabitants in temperate Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 15: 493-9.

Campos RE, Spinelli G, Mogi M. 2011. Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones province, subtropical Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70(1-2): 111-8

Cardoso CAA, Lourenço-De-Oliveira R, Codeço CT, Motta MA. 2015. Mosquitoes in bromeliads at ground level of the brazilian atlantic forest: The relationship between mosquito fauna, water volume, and plant type. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(4): 449-58.

Carnevali R. 2003. *El Iberá y su entorno fitogeográfico*. EUDENE, Corrientes, p. 112.

Carpenter SR. 1982. Stem flow chemistry: effects on population dynamics of detritivorous mosquitoes in tree-hole ecosystems. *Oecologia*, 53:1-6.

Casal OH, García M, Cavalieri F. 1966. *Culex* (*Culex*) *fernandezi*: una nueva especie bromelicola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis*, 26: 185-92.

Casal OH, García M. 1966. Una nueva especie de *Wyeomyia* (*Dendromyia*) de la República Argentina (Diptera: Culicidae). *Physis*, XXVI: 155-62.

Casal OH, García M. 1967a. *Culex* (*Culex*) *hepperi*, nueva especie del Delta Bonaerense del Río Paraná (Diptera, Culicidae). *Physis*, Tomo XXVII: 87-94.

Casal OH, García M. 1967b. *Culex* (*Culex*) *castroi*, una nueva especie de la República

Argentina (Diptera, Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 30(1-4): 105-11.

Cavallero L, López D, Barberis IM. 2009. Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco Forest: habitat and size-related effects. *Plant Biology*, 11: 379-91.

Ceretti-júnior W, Medeiros-sousa AR, Multini LC, Urbinati PR, Vendrami DP, Natal D, Marques S, Fernandes A, Ogata H, Marrelli MT. 2014. Immature mosquitoes in bamboo internodes in municipal parks, city of São Paulo, Brazil. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 30(4): 268-74.

Ciota AT , Matacchiero AC , Marm Kilpatrick A, Kramer LD. 2014. The effect of temperature on life history traits of *Culex Mosquitoes*. *Journal of Medical Entomology*, 51(1): 55–62.

CIRN-INTA. Centro de Investigación de Recursos Naturales - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 1982. *Regionalización Ecológica de la República Argentina*. Publicación N° 173. Departamento de Suelos - Departamento Botánica, Castelar, 109 pp.

Connell, JH. 1978 Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

Consoli RA, Lourenço-De-Oliveira R. 1994. *Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil*. Vol. 11. Fiocruz, Ed. Cadernos de Saúde Pública, Rio de Janeiro, 228 pp. <https://doi.org/10.1590/s0102-311x1995000100027>

Coquillett DW. 1906. New Culicidae from the West Indies and Central America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 7: 182-186.

Correa RR, Ramalho GR. 1956. Revisão de *Phoniomyia* Theobald, 1903 (Diptera, Culicidae, Sabethini). *Folia Clinica et Biologica*, 25(1/6): 1-176.

Costa-Monteiro FJ, Tavares Carvalho JC, Picanco Souto RN. 2014. Distribuição e Dinâmica Temporal do *Aedes aegypti* (Linnaeus) por Meio de Ovitampas. *EntomolBrasilis*, 7 (3): 188–192.

Crisci JV, Katinas L. 1997. *Araceae*. Flora Fanerogamica Argentina, Proflora- CONICET, Córdoba, 1–19 pp.

Cruz-García S, Garrido-Jiménez I, Hornung- Leoni ST. 2010. Las bromelias como importantes fitotelmatas. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*, 7: 08-10. Doi:10.1111/j.1365-2230.2011.04318.x.

D’Oria J, Marti D, Rossi GC. 2010. Culicidae, province of Misiones, northeastern Argentina. *Check List*, 6: 176-179.

Da Silva Mattos S, Da Silva Guedes A, Hamilton SX. 1978. Uma espécie nova de *Culex* (*Culex*) que cria em Umberlífera (Diptera, Culicidae). *Revista Brasileira de Biología*, 38: 31–5.

Darsie RF Jr. 1985. Mosquitoes of Argentina. Keys for identification of adults females and fourth stage larvae in English and Spanish (Diptera, Culicidae). Part I. *Mosquito Systematics*, 17(3): 153–253.

Day JF. 2016. Mosquito oviposition behavior and vector control. *Insects*, 7(4): 65. Doi:10.3390/insects7040065.

Delgado-Petrocelli L, Machado-allison CE. 2006. La comunidad de insectos acuáticos asociados a *Alocasia macrorrhiza* en Venezuela. Composición de la fauna y aspectos de su historia natural. *Entomotropica*, 21(2): 105–15.

Derraik JGB. 2009. The mosquito fauna of phytotelmatas in native forest habitats in the Auckland region of New Zealand. *Journal of Vector Ecology*, 34: 157-9.

Domínguez MC, Ludueña-Almeida FF, Almirón WR. 2000. Dinámica poblacional de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Córdoba capital. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 59: 41–50.

Downes JA. 1958. The feeding habits of biting flies and their significance in classification. *Annual Review of Entomology*, 3(1): 249-266. Doi:10.1146/annurev.en.03.010158.001341

Duret JP. 1951. Contribución al conocimiento de la distribución geográfica de los culicidos argentinos (Diptera: Culicidae), parte IV. *Revista de la Sanidad Militar Argentina*, 50:372–388.

Dyar HG, Knab F. 1907a. Descriptions of New Mosquitoes from the Panama Canal Zone. *Journal of the New York Entomological Society*, 15(4): 197-212.

Dyar HG, Knab F. 1907b. The species of mosquitoes in the genus *Megarhinus*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 48(17): 241–258.

EBCo. Estación Biológica Corrientes. 2015. <https://biologicaestacion.wixsite.com/> (accedido 15 de marzo de 2020).

Espinal MA, Andrus JK, Jauregui B, Hull Waterman S, Morens DM, Santos JI, Horstick OF, Lorraine A, Olson D. 2019. Emerging and reemerging *Aedes*-transmitted arbovirus infections in the Region of the Americas: implications for health policy. *Revista Panamericana de Salud Pública*, 43: 1-8.

Estallo EL, Ludueña-Almeida FF, Introini MV, Zaidenberg M, Almirón WR. 2015. Weather variability associated with *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Dengue Vector) oviposition dynamics in Northwestern Argentina. *PLoS ONE*, 10 (5): e0127820.

Fang, J. 2010. Ecology: A world without mosquitoes. *Nature*, 466: 432–434.

Ferreira-Keppler RL, Neiss UG, Da Silva Torreias SR, Campos CM. 2017. The community

of Diptera (Insecta) colonizing axils of *Alocasia macrorrhizos* (L.) G. Don (Araceae), with records of *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in urban areas of Manaus, Amazonas. *Biota Neotropica*, 17(3): e20160291.

Fischer S. 2016. Mosquitos que crían en cuerpos de agua temporarios. 105-118 pp. En: Berón CM, Campos RE, Díaz Nieto L, Schweigmann N, Salomón OD, Gleiser RM, editores. Investigaciones sobre mosquitos Argentina. 1° Edición, Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata.

Fish D. 1983. *Phytotelmata Flora and Fauna*. Phytotelmata Terrestrial plants as hosts Aquatic insect communities, Medford Plexus Publishing, New Jersey, 161-90 pp.

Fontanarrosa MS, Collantes MB, Bachmann AO. 2009. Seasonal patterns of the insect community structure in urban rain pools of temperate Argentina, *Journal of Insect Science*, 9 (10): 1-18.

Forattini OP. 2002. *Culicidología Médica*. Vol. 2. Editora da Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo, 859 pp.

Frank JH. 1983. *Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes*. En: Frank JH, Lounibos LP, editores. Phytotelmata Terrestrial plants as hosts Aquatic insect communities, Medford Plexus Publishing, New Jersey, 101-28 pp.

Frank JH, Curtis GA. 1977. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. IV. Egg mortality of *Wyeomyia vanduzeei* caused by rainfall. *Mosquito News*, 37: 23-245.

Frank JH, Lounibos LP. 2008. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1:125–153. Doi: 10.1163/187498308X414742.

García JJ, Micieli MV. 2000. Estacionalidad poblacional de los estados inmaduros de *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 48: 623-628.

García M, Casal OH. 1967. *Toxorhynchites (Lynchiella) cavalierii*, nueva especie bromelícola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis*, 26: 435-41.

García M, Casal OH. 1968a. *Sabethes (Sabethinus) melanonymphe*; *Wyeomyia* (W.) *sabethea* y W. (*Dendromya*) *aporonoma*, nuevas para la entomofauna argentina. (Diptera, Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, Tomo XXX: 61-3.

García M, Casal OH. 1968b. Siete especies de Culicidae (Diptera) nuevas para la entomofauna argentina. *Physis*, 28: 107-9.

Gimenez JO, Alvarez CN, Almirón WR, Stein M. 2020. Meteorological variables associated with the temporal oviposition rate of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Resistencia city, Chaco province, Northeastern Argentina. *Acta Tropica* 212(6):105678.

Gobierno de Formosa. 2020. Dirección de estadística, censos y documentación. <https://www.formosa.gob.ar/> (accedido 15 de marzo de 2020).

Grech MG, Manzo LM, Epele LB, Laurito M, Claverie AÑ, Ludueña-Almeida FF, Miserendino ML, Almirón WR. 2019. Mosquito (Diptera: Culicidae) larval ecology in natural habitats in the cold temperate Patagonia region of Argentina. *Parasites Vectors*, 12: 1-214. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3459-y>

Grech MG, Sartor PD, Almirón WR, Ludueña-Almeida FF. 2015. Effect of temperature on life history traits during immature development of *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) from Córdoba city, Argentina. *Acta Tropica*, 146 (6):1-6.

Greeney HF. 2001. The insects of plant-held waters: A review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology*, 17:241-60. Doi:10.1017/S026646740100116X.

Guerreiro CI. 2013. Análisis fenológico de los bambúes leñosos (Poaceae, Bambusoideae,

Bambuseae) nativos y exóticos de América austral, con la aplicación de estudios ecológicos, sistemáticos, morfológicos y anatómicos. *Tesis*, Universidad de Buenos Aires-Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires, 195pp.

Guimarães AE, Mello RP, Lopes CM, Gentile C. 2000. Ecology of mosquitoes (Diptera, Culicidae) in areas of Serra do Mar State Park, State of São Paulo, Brazil. I – monthly frequency and climatic factors. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95 (1): 1-16.

Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147–186.

Harbach RE. 2008. Mosquito taxonomic inventory. <http://mosquito-taxonomic-inventory.info/> (accedido 20 de diciembre de 2018).

Hayes J. 1975. Seasonal changes in population structure of *Culex pipiens quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae): study of an isolated population. *Journal of Medical Entomology*, 12 (2): 167-178.

Heywood VH. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté S.A., Barcelona, 331 pp.

Hoyos CB, Bangher D, Jara GA, Stein M. 2011. New records of mosquito species in the province of Formosa, northeastern region of Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 27(1):77-78. Doi: 10.2987/10-6054.1

Hurlbert SH. 1969. A coefficient of interspecific association. *Ecology*, 50:1–9.

INDEC. Instituto Nacional de Estadística y Censo. 2010. *Atlas Estadístico de la República Argentina*. Buenos Aires, 300 p.

Jiménez-Valverde A, Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8:151-161.

Jocque M, Kolby JE. 2012. Acidity of tank bromeliad water in a cloud forest, Cusuco National Park, Honduras. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 4(4): 59-70.

Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. *Annual Review of Entomology*, 54:37–56.

Júnior ATP, Rosa BFJV, Alves RG, Divino AC. 2017. Aquatic invertebrates associated with bromeliads in atlantic forest fragments. *Biota Neotropica*, 17(1): e20160188. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0188>

Kitching RL. 1971. An Ecological Study of Water Filled Tree Holes. *Journal of Tropical Ecology*, 40: 281-302.

Kitching RL. 2001. Food webs in phytotelmata: “Bottom-Up” and “Top-Down” explanations for community structure. *Annual Review of Entomology*, 46: 729-60.

Kitching RL. 2004. *Food webs and container habitats*. The natural history and ecology of phytotelmata. Vol. 91, Cambridge University Press, New York, 447 pp.

Kneiteli JM, Miller TE. 2002. Resource and Top-Predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *Ecology*, 83(3): 680-688.

Knight, TM, Chase JM, Goss CW, Knight JJ. 2004. Effects of interspecific competition, predation, and their interaction on survival and development time of immature *Anopheles quadrimaculatus*. *Journal of Vector Ecology*, 29: 277-284.

Laird M. 1988. *The Natural History of Larval Mosquito Habitats*. Academic Press Limited, Londres, 555 pp.

Lane J. 1953. *Neotropical Culicidae*. 1st/2nd ed. Editora da Universidade de Sao Paulo,

Indústria Grafica Siqueira SA, São Paulo, 1112 pp.

Laurito M, Visintín AM, Lorenzo PR, Berrón CI, Diez N, Almirón WR. 2013. New records of mosquito species (Diptera: Culicidae) from Catamarca and Santa Fe provinces, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 72: 215-217.

Lehtinen RM. 2002. The use of screw pines (*Pandanus* spp.) by amphibians and reptiles in Madagascar. *Herpetological Bulletin*, 82: 20–25.

Lepš J, Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, 283 pp.

Lestani EA, Stein M, Liotta DJ, Martínez HV, Tonón SA. 2002. Estudio preliminar de diversidad de culicidofauna en recipientes artificiales en la ciudad de Posadas, Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del nordeste, Universidad Nacional del nordeste.

Linares MA, Laurito M, Visintín AM, Rossi GC, Stein M, Almirón WR. 2016. New mosquito records (Diptera: Culicidae) from northwestern Argentina. *Check List*, 12: 1–8.

Liria J. 2007. Fauna fitotelmata en las bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia stellata* Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Revista Peruana de Biología*, 14(1): 033- 038.

Lizarazu MA. 2013. Bambúes leñosos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) del Noreste Argentino y regiones limítrofes: estudios taxonómicos, morfológicos, anatómicos y biogeográficos. Tesis, Universidad de Buenos Aires- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Buenos Aires, 255pp.

Lounibos LP. 1979. Mosquitoes occurring in the axils of *Pandanus rabaiensis* Rendle on the Kenya coast; *Cah. O.R.S.T.O.M. Serie Entomologie Médecine et Parasitology*, XVII: 25-9.

Lounibos LP. 1981. Habitat segregation among African treehole mosquitoes. *Ecological Entomology*, 6: 129-154.

Lounibos LP, Campos RE. 2002. Investigaciones recientes sobre *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) con referencia al control biológico de mosquitos habitantes en recipientes. *Boletín de Entomología Venezolana*, 17(2):145-156.

Lounibos LP, Frank JH. 2009. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1(2): 125–53.

Lounibos LP, Frank JH, Machado-Allison CE, Ocanto P, Navarro JC. 1987. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 221-242. Doi:10.1017/S0266467400002091

Lounibos LP, Machado-allison CE. 1993. Field test of mosquito ovipositional cues from venezuelan phytotelmata. *Florida Entomologist*, 76(4): 593–9.

Louton J, Gelhaus J, Bouchard R. 1996. The aquatic macrofauna of water-filled bamboo (Poaceae: Bambusoideae: *Guadua*) internodes in a peruvian lowland tropical forest. *Biotropica*, 28(2): 228-242.

Lozovei AL. 2001. Microhábitats de mosquitos (Diptera, Culicidae) em internódios de taquara na Mata Atlantica, Paraná, Brasil. *Iheringia, Serie Zoología*, 90: 3–13.

Lozovei AL, Lutz E. 1976. Diptera Culicidae em Curitiba e arredores I Ocorrência. *Arquivos de Biologia e Tecnologia Instituto de Biologia e Pesquisas Tecnológicas*, 19: 25– 42.

Lynch Arribálzaga F. 1891. Dipterología argentina II. *Revista del Museo de La Plata*, 2(1): 131-173.

Machado-Allison CE. 1981. Ecología de los mosquitos (Culicidae). II. Larvas y pupas. *Acta Biologica Venezuelica*, 11(1): 51-129.

Machado-Allison CE, Barrera RR, Delgado L, Gomez-Cova C, Navarro JC. 1986. Mosquitoes (Diptera: Culicidae) of phytotelmata in Panaquire, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 12:1-12.

Machado-Allison CE, Barrera RR, Frank JH, Delgado L, Gómez-Cova C. 1985. *Mosquito communities in Venezuela phytotelmata*. 79-93 pp. En: Lounibos LP, Rey JR, Frank JH, editores. *Ecology of mosquitoes*. Vero Beach, Florida, USA.

Maguire B. 1971. Phytotelmata (Greek phyton + telm = plant + pond) are small bodies of water held by leaves or flowers of plants or in tree communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2: 439-464.

Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton Press, New Jersey, 179 pp.

Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2014. Notes on the occurrence and habitats of *Sabethes purpureus* in Salta Province, Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 30(1): 57-60.

Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2015. Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in urban, suburban and forest habitats in a dengue affected area. *Bulletin of Entomological Research*, 105: 679-684.

Mangudo C, Aparicio JP, Rossi GC, Gleiser RM. 2018. Tree hole mosquito species composition and relative abundances differ between urban and adjacent forest habitats in northwestern Argentina. *Bulletin of Entomological Research*, 108(2): 203-212

Manzi R. 1972. *Unidades ecológicas de la llanura santafesina*. Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos, vol. XV. 27 pp.

Marcondes CB, Alencar J. 2010. Revisão de mosquitos *Haemagogus* Williston (Diptera: Culicidae) do Brasil. *Revista Biomedica*, 21(3): 221-238.

Marques GRAM, Forattini OP. 2008. Culicídeos em bromélias: diversidade de fauna segundo influencia antrópica, litoral de Sao Paulo. *Revista de Saúde Pública*, 42: 979–985.

Marti GA, Micieli M V, Macia A, Lounibos LP, Garcia JJ. 2007. Seasonality and abundance of the mosquito *Isostomyia paranensis* from phytotelmata in temperate Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 23: 252-8.

Martínez A, Prosen A, Carcavallo R. 1959. Algunos culicidos interesantes de la R. Argentina (Diptera, Culicidae). *Anales del Instituto de Medicina Regional*, 5: 109-120.

Martínez Ortega R. 2009. El coeficiente de correlación de los rangos de Spearman. Caracterización. *Revista Habanera de Ciencias Médicas La Habana*, 8(2): 1-19.

Martínez SG. 2005. *Flora Fanerogámica Argentina*. Fascículo 94. 228. Apiaceae, parte 2. Subfamilia III. Saniculoideae. Buenos Aires, Argentina: Programa Proflora, CONICET, 27pp.

Mattingly PF. 1969. *The Biology of Mosquito-Borne Disease*. The Science and biology series 1. George Allen and Unwin LTD, London, Reino Unido.

MDS y MA. Ministerio de Desarrollo Social y Medio Ambiente. 1999. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas. Estudio Integral de la Región del Parque Chaqueño. Secretaría de Desarrollo Sustentable y Política Ambiental, 32 pp.

Médicos del Mundo Argentina. 2009. Epidemia de Dengue en Argentina. Documento Institucional, secretaria de Planificación en Salud – Médicos del Mundo Argentina, Ciudad Autónoma de Buenos Aires. <http://www.mdm.org.ar/informes/12/Epidemia-de-DENGUE-en-Argentina.pdf> (accedido 20 de marzo de 2019).

Mitchell CJ, Darsie RFJ. 1985. The mosquitoes of Argentina Parts II, Geographic distribution and bibliography (Diptera, Culicidae). *Mosquito Systematics*, 17: 279-362.

Mocellin MG, Simoes TC, Silva-do-Nascimento TF, Teixeira MLF, Lounibos LP, Lourenco de-Oliveira, R. 2009. Bromeliad-inhabiting mosquitoes in an urban botanical garden of dengue endemic Rio de Janeiro - Are bromeliads productive habitats for the invasive vectors *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*? *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104: 1171–1176.

Mogi M. 1999. *Phytotelmata: Small habitats support biodiversity*. Kaiyasha, Tokio.

Mogi M, Mokry J. 1980. Distribution of *Wyeomyia smithii* (Diptera, Culicidae) eggs in pitcher plants in Newfoundland, Canada. *Tropical Medicine*, 22(1): 1–12.

Mogi M, Yong HS. 1992. Aquatic arthropod communities in *Nepenthes pitchers*: the role of niche differentiation, aggregation, predation and competition in community organization. *Oecologia*, 90:172–184.

Montero G, Feruglio C, Barberis IM. 2010. The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity*, 3: 92–102.

Morello JH, Adámoli, J. 1974. *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino*. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica N°13, INTA, Buenos Aires, 130 pp.

Moreno CE, Halffter G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.

Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Vol I. CYTED, ORCYT UNESCO & Sociedad Entomologica Aragonesa (SEA), Zaragoza, 88pp.

Morrone J. 2014. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1): 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>

MSN. Ministerio de Salud de la Nación. 2010. Enfermedades infecciosas. Fiebre Amarilla. Diagnóstico de Fiebre Amarilla. Guía para el equipo de salud Nro. 1. 2da. Edición, Buenos Aires, 32 pp.

Müller GA. 2008. Culicídeos asociados a internódios de bambu, com ênfase em *Sabethes aurescens* (Diptera, Culicidae), na mata atlântica, Santa Catarina, Brasil. *Tesis*, Universidade Federal do Paraná, Curitiba - Brasil, 64 pp.

Müller GA, Marcondes CB. 2006. Bromeliad-associated mosquitoes from Atlantic forest in Santa Catarina Island, southern Brazil (Diptera, Culicidae), with new records for the State of Santa Catarina. *Iheringia, Serie Zoología*, 96(3): 315–9.

Müller GA, Marcondes CB. 2007. Immature mosquitoes (Diptera: Culicidae) on the bromeliad *Nidularium innocentii* in ombrophilous dense forest of Santa Catarina Island, Florianópolis, Santa Catarina State, southern Brazil. *Biotemas*, 20 (2): 27-31.

Navarro CJ, Machado-Allison C. 1995. Aspectos ecológicos de *Sabethes chloropterus* (Humboldt) (Diptera: Culicidae) en un bosque húmedo del Edo. Miranda, Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana*, N.S. 10(1): 91-104.

Navarro J, Liria J, Piñango H, Barrera R. 2007. Biogeographic area relationships in Venezuela: A Parsimony analysis of Culicidae - Phytotelmata distribution in National Parks. *Zootaxa*, 1547: 1–19.

O'Meara GF, Evans LFJ, Gettman AD, Patteson AW. 1995. Exotic tank bromeliads harboring immature *Aedes albopictus* and *Aedes bahamensis* (Diptera: Culicidae) in Florida. *Journal of Vector Ecology*, 20: 216-24.

OMS. Organización Mundial de la Salud. 2017. <http://apps.who.int/mediacentre/factsheets/fs387/es/index.html> (accedido 21 de diciembre de 2018).

OPS/OMS. Organización Panamericana de la Salud/ Organización Mundial de la Salud. 2014. La mitad la población las Américas, en riesgo contraer enfermedades transmitidas por pequeños insectos. https://www.paho.org/hq/index.php?option=com_content&view=article&id=9436:2014-half-population-americas-at-risk-diseases-carried-small-insects&Itemid=1926&lang=es (accedido 21 de diciembre de 2018).

OPS/OMS. Organización Panamericana de la Salud/ Organización Mundial de la Salud. 2019. La OMS certifica a Argentina como libre de malaria. https://www.paho.org/hq/index.php?option=com_content&view=article&id=15191:la-oms-certifica-a-argelia-y-argentina-como-libres-de-malaria&Itemid=1926&lang=es (accedido 13 de octubre de 2020).

Oria GI, Bangher D, Delgado C, Cuevas M, Almiron WR, Stein M. 2012. *Haemagogus spegazzini* y *Haemagogus leucocelaenus* (Diptera: Culicidae) capturados en el Parque Provincial Pampa del Indio, Chaco, Argentina. 3º Encuentro Internacional Sobre Enfermedades Olvidadas. XV Simposio sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por Vectores. *Resúmenes de presentaciones*, Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, Argentina, 79 pp.

Ospina-Bautista F. 2015. Effects of the precipitation regimen and spatial scale on the invertebrate communities and ecosystem processes in phytotelmata. *Tesis*, Universidad de los Andes, Bogotá, 199 pp.

Ospina-Bautista F, Estévez Varón JV, Betancur J, Realpe E. 2004. Invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (bromeliaceae) en un bosque altoandino (Cundinamarca, Colombia). *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1): 153-166.

Ospina-Bautista F, Estévez Varón JV, Realpe E, Gast F. 2008. Diversity of aquatic invertebrates associated to Bromeliaceae in the mountain cloud forest. *Revista Colombiana de Entomología*, 34(2): 224-229.

Paine, RT. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 65-67.

Pinto CS, Confalonieri UEC y Mascarenhas BM. 2009. Ecology of *Haemagogus* sp. and *Sabethes* sp. (Diptera: Culicidae) in relation to the microclimates of the Caxiuanã National Forest, Pará, Brazil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104(4): 592–8.

Ragonese AE, Castiglioni JC. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 11(1): 133-160.

Ratsirarson J, Silander JA. 1996. Structure and Dynamics in *Nepenthes madagascariensis* Pitcher Plant Micro-Communities. *Biotropica*, 28: 218. Doi:10.2307/2389076.

Richardson BA. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of fauna diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica*, 31(2): 321-336.

Roberts DR, Hsi BP. 1979. An index of species abundance for use with mosquito surveillance data. *Environmental Entomology*, 8: 1007-1013.

Ronderos RA, Schnack JA, Spinelli GR. 1991. Species composition and ecology of Culicidae from areas influenced by the Salto Grande dam lake. *Revista Brasileira de Entomologia*, 35: 17-28.

Ronderos RA, Schnack JA, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical Pampásico (Insecta, Diptera). *Graellsia*, 48: 3-8.

Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the

mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. *Check List*, 11. Doi:10.15560/11.4.1712.

Rossi GC, Almirón WR. 2003. *Clave ilustrada para la identificación de larvas de mosquitos de interés sanitario encontradas en criaderos aritificales en la Argentina*. Enfermedades Transmisibles. Monografía N° 5. Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, 53 pp.

Rossi GC, Almirón WR. 2004. *Clave ilustrada para la identificación de larvas de mosquitos de interés sanitario encontradas en criaderos artificiales en Argentina*. Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, Argentina, 49 pp.

Rossi GC, Harbach RE. 2008. *Phytotelmatomyia*, a new Neotropical subgenus of *Culex* (Diptera: Culicidae). *Zootaxa*, 1879: 1–17.

Rossi GC, Lestani EA. 2014. New records of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from Misiones Province, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73(1-2): 49-53.

Rossi GC, Pascual NT, Kristicevic FJ. 1999. First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 15: 422.

Rubio A, Vezzani D. 2011. Cubiertas de auto abandonadas como sitios de cría de *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) en el Parque Provincial Pereyra Iraola, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70(1-2): 119-122.

Rueda LM. 2008. Global diversity of mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 477-87. Doi: 10.1007/s10750-007-9037-x.

Santos EB, Favretto MA, Navarro-Silva MA. 2019. Community structure of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the coast of Southern Brazil. *Australian Entomological Society*, 58 (4): 826-835.

- Schulz AG. 1961. Nota sobre la vegetación acuática chaqueña "esteros" y "embalsados". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 9: 141-150.
- Seifert RP. 1982. Neotropical Heliconia Insect Communities. *The Quarterly Review of Biology*, 57: 1-28.
- Semenza JC, Suk JE. 2018. Vector-borne diseases and climate change: a European perspective. *FEMS Microbiology Letters*, 365 (2): 1-9.
- Service MW. 1993. *Mosquito Ecology. Field sampling methods*. Springer Netherlands, 349-498 pp.
- Service MW. 1995. *Mosquitoes (Culicidae)*. En: Crosskey RW, Lane RP, editores. *Medical insects and arachnids*, Chapman & Hall, London, 20-240 pp.
- Smith LB y Downs RJ. 1979. Bromelioidae (Bromeliaceae). *Flora neotropica*, 14: 1493-2142.
- Soberón J, Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Soria S de J, Wirth WW, Besmer HA. 1973. Breeding places and sites of collection of adults of *Forcipomyia* spp. midges (Diptera: Ceratopogonidae) in cacao plantations in Bahia, Brazil: A progress report. *Revista Theobroma*, 8: 21-9.
- Sota T. 1996. Effects of Capacity on Resource Input and the Aquatic Metazoan Community Structure in Phytotelmata. *Researches on Population Ecology*, 38(1): 65-73.
- Sota T, Mogi M. 1996. Species richness and altitudinal variation in the aquatic metazoan community in bamboo phytotelmata from North Sulawesi. *Researches on Population Ecology*, 38(2): 275-81.

Srivastava DS. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia*, 149:493–504. Doi: 10.1007/s00442-006-0467-3.

Srivastava DS, Kolasa J, Bengtsson J, Gonzalez A, Lawler SP, Miller TE, Munguia P, Romanuk T, Schneider DC, Trzcinski MK. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology?. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 379-84. doi:10.1016/j.tree.2004.04.010.

Steffan WA, Evenhuis NL. 1981. Biology of *Toxorhynchites*. *Annual Review of Entomology*, 26: 159-81.

Stein M. 2009. Bionomía y taxonomía de Culicidae (Diptera) recolectados en el departamento de San Fernando, provincia del Chaco. Tesis, Universidad Nacional del Noreste- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Resistencia, Chaco. 292 pp.

Stein M, Alvarez CN, Alonso AC, Bangher DN, Willener JA, Campos RE. 2018. New records of mosquitoes (Diptera: Culicidae) found in phytotelmata in Northern Argentina. *Zootaxa*, 4399:87-100. Doi:10.11646/zootaxa.4399.1.5.

Stein M, Hoyos CB, Oria GI, Bangher D, Weinberg D, Almirón WR. 2012. New Records of Mosquito Species in the Provinces of Chaco and Formosa, Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 28: 307-8. Doi:10.2987/12-6284R.1.

Stein M, Juri MJD, Oria GI, Ramirez PG. 2013. *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) Epiphytes, Potential New Habitat for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) Collected in the Province of Tucumán, Northwestern Argentina. *Florida Entomologist*, 96: 1202-6. Doi:10.1653/024.096.0368.

Stein M, Ludueña-Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011a. Classification of

immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(4): 400–7.

Stein M, Oria G, Bangher D, Delgado C, Almirón W. 2011b. Mosquitos colectados en criaderos naturales en el Parque Provincial Pampa del Indio (Provincia del Chaco). 2º Encuentro Nacional sobre enfermedades olvidadas, XIV Simposio Internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Fundación Mundo Sano. Buenos Aires.

Stein M, Rossi GC, Almirón WR. 2016a. *Distribución Geográfica de Culicidae de Argentina*. 47-56 pp. En: Berón CM, Campos RE, Díaz Nieto L, Schweigmann N, Salomón OD, Gleiser RM, editores. Investigaciones sobre mosquitos Argentina. 1º Edición, Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata.

Stein M, Santana M, Galindo LM, Etchepare E, Willener JA, Almirón WR. 2016b. Culicidae (Diptera) community structure, spatial and temporal distribution in three environments of the province of Chaco, Argentina. *Acta Tropica*, 156: 57-67.

Sunahara T, Mogi M. 1997. Distributions of Larval Mosquitoes among Bamboo-Stump. *Research on Population Ecology*, 39 (2): 173-179.

Ter Braak CJF. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

Thienemann A. 1934. Die Tierwelt der tropischen Pflanzengewässer. *Archiv für Hydrobiologie , Supplement*, 13: 1-91.

Thienemann A. 1954. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Binnengewässer*, 20: 1-834.

Torales GJ, Hack WH, Turn B. 1972. Criaderos de culícidos en bromeliáceas de NW de

Corrientes. *Acta Zoológica Lilloana*, 29: 293-208.

Townroe S, Callaghan A. 2014. British Container Breeding Mosquitoes: The impact of urbanisation and climate change on community composition and phenology. *Plos one*, 9(4): e95325.

Vargas L. 1928. Ein interessanter Biotop der Biocönose von Wasserorganismen. *Biologisches Zentralblatt*, 48: 143–62.

Vezzani D, Carbajo AE. 2008. *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and dengue in Argentina: Current knowledge and future directions. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 103: 66-74. Doi:10.1590/S0074-02762008005000003.

Visintín AM, Laurito M, Stein M, Ramírez P, Molina G, Lorenzo PR, Almirón WR. 2010. Two new mosquito species and six new provincial records in Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 26(1): 91–94.

Williams DD. 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, Oxford, 315 pp.

WRBU. Walter Reed Biosystematics Unit. 2001. Systematic Catalog of Culicidae. <http://www.mosquitocatalog.org/default.aspx>. (accedido 15 de marzo de 2019).

Wu PC, Guo HR, Lung SC, Lin CY, Su HJ. 2007. Weather as an effective predictor for occurrence of dengue fever in Taiwan. *Acta Tropica*, 103: 50–57.

Yanoviak SP. 1999a. Community structure in water-filled tree holes of Panamá: effects of hole height and size. *Selbyana*, 20(1): 106-115.

Yanoviak SP. 1999b. Effects of leaf litter species on macroinvertebrate community properties and mosquito yield in Neotropical tree hole microcosms. *Oecologia*, 120: 147–55.

Yanoviak SP, Lounibos LP, Weaver SC. 2006. Land use affects macroinvertebrate community composition in phytotelmata in the peruvian amazon. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(6): 1172-81.

Young, K. 2001. Habitat diversity and species diversity: testing the competition hypothesis with juvenile salmonids. *Oikos*, 95: 87-93.

Zequi JAC, Lopes J. 2001. Culicidaeofauna (Diptera) encontrada em entrenós de taquara de uma mata residual na área urbana de Londrina, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(2): 429-38.

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS, 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3–14.