

Tesis Doctoral

Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo en el Bajo Delta del Río Paraná: un enfoque multiescalar considerando la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición

Cardo, María Victoria

2012

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

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

Cita tipo APA:

Cardo, María Victoria. (2012). Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo en el Bajo Delta del Río Paraná: un enfoque multiescalar considerando la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Cardo, María Victoria. "Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo en el Bajo Delta del Río Paraná: un enfoque multiescalar considerando la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo
en el Bajo Delta del Río Paraná: un enfoque multiescalar considerando
la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

María Victoria Cardo

Director de tesis: Dr. Aníbal E. Carbajo
Director asistente: Dr. Darío Vezzani
Consejero de estudios: Dr. Rubén Quintana

Buenos Aires, 2012

Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo en el Bajo Delta del Río Paraná: un enfoque multiescalar considerando la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición

Resumen

Los humedales son ecosistemas muy favorables para los insectos con estadios acuáticos, y dada su compleja dinámica del agua, son escenarios ideales para evaluar la influencia de las características ecofisiológicas de las especies en la estructuración de las comunidades en función del ambiente. En esta tesis, se investigó cómo se estructuran las comunidades de mosquitos (Diptera: Culicidae) que habitan en cuerpos de agua en el suelo (CAS) en función de la heterogeneidad ambiental a tres escalas espaciales de un humedal considerando sus efectos sobre distintas estrategias de oviposición. Entre los 1.689 CAS inspeccionados durante 2008-2012 en el Bajo Delta del Río Paraná, se colectaron en total 10.626 inmaduros de mosquitos pertenecientes a 32 especies de siete géneros. Mediante el uso de modelos lineales generalizados y análisis de nicho se identificaron variaciones en la estructura de distintas comunidades en respuesta a la estacionalidad, a las características propias de los CAS, al uso de la tierra y al paisaje. Dichas respuestas dependieron de la estrategia de oviposición, siendo distintas las asociaciones entre la dinámica del agua (lluvia y mareas) y el uso de la tierra para mosquitos de inundación y de balsa. La composición del ensamble en CAS temporarios varió en función del paisaje, no así los otros atributos comunitarios; los patrones de recambio de especies estuvieron dominados por mosquitos de inundación. El conjunto de resultados sugiere que la heterogeneidad ambiental a distintas escalas espaciales afecta distintos atributos de las comunidades de mosquitos, y que las estrategias de oviposición tienen un rol central en dicha relación.

Palabras clave

Ecología de insectos, atributos de la comunidad, microambiente, usos de la tierra, paisaje, humedales, modelos lineales generalizados, análisis de nicho

Community structure of ground-water mosquitoes in the Paraná Lower Delta: a multiscale approach considering environmental heterogeneity and oviposition strategies

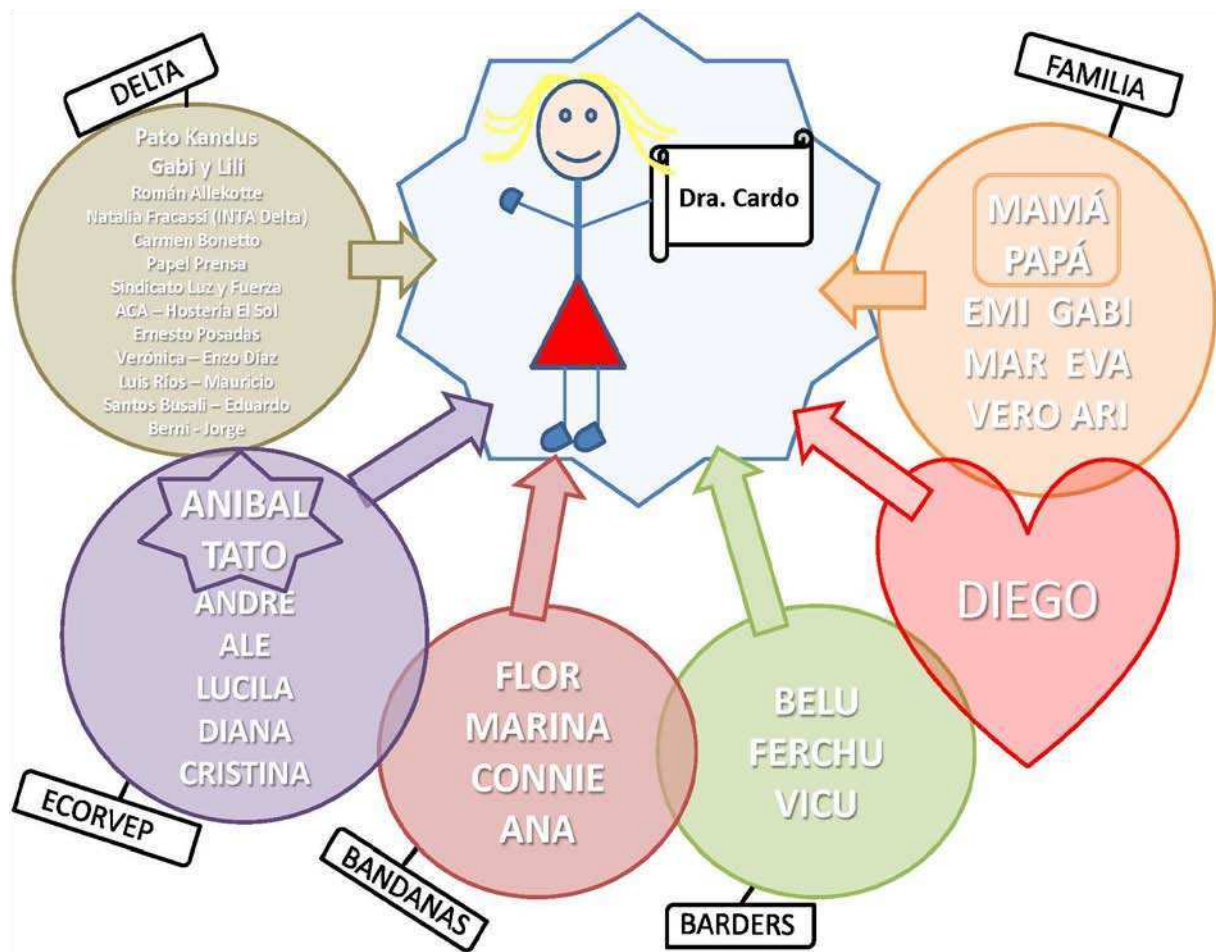
Abstract

Wetlands are highly favorable ecosystems for insects with aquatic stages and, given their complex water dynamics, they are the ideal setting to assess the influence of ecophysiological characteristics of the species in the structuring of the communities as a function of the environment. In this thesis, the structuring of mosquito (Diptera: Culicidae) communities breeding in ground-water habitats (GWH) as a function of environmental heterogeneity in a wetland was evaluated, considering its effects at three spatial scales on different oviposition strategies. A total of 10,626 mosquito immatures of 32 species from seven genera were collected among 1,689 GWH inspected during 2008-2012 in the Paraná Lower Delta. Using generalized linear models and outlying mean index analysis, variations in the structure of different communities were identified in response to seasonality, the characteristics intrinsic to each GWH type, the landuse and the landscape. Such variations depended on the oviposition strategy, with floodwater and raft-laying mosquitoes showing distinct associations between water dynamics (precipitation and tidal regime) and landuse. In contrast to all other community attributes evaluated, the composition of the assemblage of temporary GWH varied as a function of the landscape, with floodwater mosquitoes dominating species replacement patterns. These results suggest that the environmental heterogeneity at different spatial scales affect different attributes of mosquito communities, and that oviposition strategies play a central role in this relation.

Keywords

Insect ecology, community attributes, microenvironment, landuse, landscape, wetlands, generalized linear models, outlying mean index

AGRADECIMIENTOS



FINANCIAMIENTO

El presente trabajo de tesis fue posible gracias a los siguientes subsidios de investigación:

UBACYT 2008 Investigador Joven x608

Estructura de las comunidades de mosquitos en el bajo delta del Río Paraná: variaciones espacio-temporales en relación al ambiente

Titular AE Carbajo. Duración 2008 – 2010

PIP CONICET 112-200801-00743

Estructura de las comunidades de mosquitos en relación con el ambiente: un enfoque multiescalar en áreas urbanas y silvestres.

Titular D Vezzani. Duración 2009 – 2011

ÍNDICE

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN: PRESENTACIÓN DE CONCEPTOS, ACTORES Y ESCENARIO	1
Las comunidades	2
Ecología del paisaje y patrones de distribución	3
Los mosquitos	5
Los humedales	12
Objetivos e hipótesis	14

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS	17
Área de estudio	18
Trabajo de campo	23
Trabajo de laboratorio	25
Análisis de datos	25

CAPÍTULO III

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS EN FUNCIÓN DEL USO DE LA TIERRA	31
Metodología	32
Resultados	36
Discusión	45

CAPÍTULO IV

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS EN FUNCIÓN DE LA ESTACIONALIDAD, LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS CUERPOS DE AGUA Y EL USO DE LA TIERRA	48
Metodología	50
Resultados	54
Discusión	60

CAPÍTULO V

RELACIÓN ENTRE LAS ESTRATEGIAS DE OVIPOSICIÓN COMO FACTOR ESTRUCTURADOR DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS Y LA DINÁMICA DEL AGUA	63
Metodología	65
Resultados	70
Discusión	76

CAPÍTULO VI

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS EN FUNCIÓN DEL PAISAJE	83
Metodología	85
Resultados	90
Discusión	100

CAPÍTULO VII

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES	103
Consideraciones finales	104
Conclusiones	119
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	122
ANEXO 1 – Especies colectadas en el Bajo Delta del Río Paraná	135
ANEXO 2 – Cálculo de variables de mareas	136

Guía para leer esta tesis y no morir en el intento

El presente trabajo está organizado en 7 capítulos.

El **capítulo I** contiene una introducción breve de los conceptos y términos indispensables para comprender los objetivos planteados, y presenta a los actores y el escenario con los cuales se pondrán a prueba las hipótesis ecológicas.

El **capítulo II** describe los materiales y métodos de esta investigación, incluyendo una descripción detallada del área de estudio, cómo se realizó el trabajo de campo y de laboratorio en cuanto a toma y procesamiento de muestras, y lineamientos generales de tratamiento de la información y análisis de los datos.

Los **capítulos III a VI** presentan los resultados obtenidos, junto con el diseño específico de muestreo y las particularidades de análisis de los datos en cada caso. Están organizados en orden cronológico; el capítulo III corresponde a la primera campaña de campo de la tesis, los capítulos IV y V informan los resultados de la segunda campaña abordados desde distintos ángulos y, por último, el capítulo VI corresponde a la tercera campaña.

Finalmente, **el capítulo VII** pretende integrar todos los resultados enunciados y dar algunas conclusiones generales en respuesta a las hipótesis planteadas al comienzo, junto con las limitaciones del estudio y las proyecciones a futuro.

A continuación, se presenta un cuadro que contiene los rasgos principales, tanto de enfoque como de metodología, de cada capítulo. La intención es que sirva de consulta en cualquier momento en el que el lector se sienta perdido.

CUADRO SINÓPTICO DE CONTENIDOS Y ESPECIFICACIONES POR CAPÍTULO

Capítulo	Eje	Campaña	Diseño de muestreo	Extensión temporal	Grano temporal	Extensión espacial	Grano espacial	Tipo de análisis	Subset de datos usado
I	INTRODUCCIÓN								
II	MATERIALES Y MÉTODOS								
III	Usos de la tierra	1	Transectas al azar	anual	bimestral	UP IV 10 sitios	CAS	Estadística clásica GLM	Transectas + fuera de transectas Transectas
IV	Estacionalidad, CAS y uso de la tierra	2	Puntos al azar	anual	mensual	UP IV 4 sitios	CAS	Estadística clásica	Aleatorios + fuera de muestreo (mayores a 16m ²)
V	Estrategias de oviposición							GLM	Aleatorios (CAS temporarios)
VI	Asociación comunidad – paisaje	3	Censo de cuerpos de agua	temporada (nov – abr)	quincenal	UP I-II-IV-V 11 sitios	CAS	Estadística clásica OMI	CAS temporarios + permanentes CAS temporarios + permanentes
VI	Asociación especie – paisaje							GLM	CAS temporarios + permanentes
VII	CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES								

UP: unidad de paisaje; CAS: cuerpo de agua en el suelo; GLM: modelo lineal generalizado; OMI: análisis de nicho.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN:

PRESENTACIÓN DE CONCEPTOS, ACTORES Y ESCENARIO

En este capítulo, se desarrollan los conceptos generales abordados durante toda la investigación y se presenta el caso de estudio, incluyendo a los mosquitos como actores principales y a los humedales como escenario.

LAS COMUNIDADES

El término **comunidad** ha sido utilizado en ecología desde hace más de un siglo bajo distintas concepciones, desde el “superorganismo” de Clements a la visión individualista de Gleason. Sin embargo, en todos los casos se refiere a un grupo de especies que coexisten e interactúan en espacio y tiempo, y que forman un conjunto estable o autorregulado cuya composición se repite en ambientes similares. En su acepción más simple, una comunidad es un **conjunto de poblaciones de especies que coexisten en tiempo y espacio** (Begon *et al.* 1990). Dado que la definición no hace referencia a un nivel taxonómico o funcional determinado ni a una escala geográfica particular, el tamaño de la comunidad dependerá de los organismos bajo estudio y de la pregunta en cuestión.

Como todo nivel de organización, el comunitario presenta propiedades características de los elementos que la componen (*i.e.* las poblaciones) y otras denominadas emergentes, es decir, que son producto de las interacciones entre dichos elementos. Estas propiedades se denominan **atributos** y pueden dividirse en dos grandes grupos. Los atributos **de función** implican procesos, tales como las interacciones entre especies y flujos de materia y energía en el sistema. Los atributos **de estructura** se refieren a todo lo vinculado con patrones, e incluyen la cantidad, identidad y abundancias relativas de las especies que componen una comunidad. Según Vellend (2010), la estructura de las comunidades puede explicarse en función de cuatro fenómenos: especiación (creación de nuevas especies), dispersión (movimiento de organismos en el espacio), selección (diferencia en la aptitud entre individuos de distintas especies) y deriva (cambios aleatorios en la composición de especies). Los dos primeros determinan el número de especies presentes en las comunidades, mientras que los dos últimos moldean sus abundancias relativas.

El presente trabajo está enfocado en los atributos estructurales de las comunidades. Una forma de describir a una comunidad es contar o listar las especies que la componen, obteniendo así medidas de **riqueza** y **composición específica**. Pese a parecer sencilla, esta estimación suele enfrentarse a problemas de tipo no sólo taxonómico sino también metodológico, dado que el número de especies registradas depende del número de muestras y de individuos colectados (Magurran 2004). Las especies comunes o muy abundantes estarán representadas en las primeras muestras en tanto que las especies raras o poco abundantes se irán agregando paulatinamente. Por otro lado, estos atributos no tienen en cuenta la **abundancia relativa** de cada especie. La diversidad es una medida combinada de la riqueza de especies y la equitatividad, ésta última definida como el grado de repartición de los individuos en las especies presentes. Se denomina **diversidad α** a la diversidad específica local en un sitio o hábitat definido, en tanto que se llama **diversidad β** a la tasa de recambio de especies entre sitios dentro de una región (Whittaker 1972).

El término **ensamble**, en su denominación más restrictiva, se refiere a aquellos miembros de una comunidad que están relacionados filogenéticamente (Fauth *et al.* 1996). Sin embargo, entre la literatura especializada es usualmente utilizado como sinónimo de comunidad y a lo largo de este trabajo ambos términos serán usados indistintamente.

MÁS CONCEPTOS**ECOLOGIA DEL PAISAJE Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN**

El concepto de **paisaje** fue introducido a comienzos del siglo XX. Se refiere a un territorio genéticamente homogéneo, en el cual se observa la recurrencia regular y típica de las mismas combinaciones de interrelaciones entre estructura geológica, relieve, agua superficial y subterránea, microclima, suelo y fito y zoocenosis (Matteucci 1998). Por ende, para ser considerado como tal, un paisaje debe cumplir con las siguientes condiciones: 1) el mismo conjunto de ecosistemas (y usos de la tierra) se repite a través del espacio; 2) los flujos o interacciones entre los ecosistemas que lo conforman son los mismos en todas las interfases; 3) está sujeto al mismo tipo climático y tiene una geología común; 4) está sometido a un conjunto único de regímenes de perturbación. El paisaje es un fenómeno multidimensional y multivariante, moldeado continuamente por la acción conjunta de procesos físicos, bióticos y sociales.

Los **patrones** son consistencias que se repiten en el tiempo y el espacio (Begon *et al.* 1990). Reconocerlos es un paso importante en el desarrollo científico, que conlleva a formular hipótesis sobre los **procesos** subyacentes. Dado que una visión del patrón de paisaje con significado ecológico depende del rango de acción, capacidad de dispersión y velocidad con la cual los organismos utilizan los recursos (Milne 1992), la inclusión de un componente espacial explícito en un estudio ecológico implica una sensibilidad aguda a la escala a la cual se realizan las observaciones. Hablamos de **escala** al referirnos a la magnitud de un fenómeno. Este concepto tiene dos componentes básicos, **la extensión y el grano**. El primero define el alcance espacial y temporal de un conjunto de observaciones mientras que el segundo es la unidad mínima de información, y ambos interactúan en una estrecha relación de compromiso en cualquier diseño de muestreo. Los procesos que actúan a escala mayor que la extensión aparecen como tendencias o constantes en el conjunto de observaciones, mientras que aquellos que afectan a escala menor que el grano se transforman en ruido, al asumir homogeneidad dentro de cada unidad muestral. Si la escala no es la adecuada, seguramente se encontrarán patrones espaciales, pero éstos no tendrán significado en relación con el objeto de estudio y difícilmente puedan identificarse relaciones patrón – proceso (Mateucci 1998).

Tradicionalmente, los ecólogos han intentado explicar los patrones comunitarios a través de mecanismos a escala local, en tanto que los geógrafos han abordado estos patrones a escalas regionales, continentales y globales. Sin embargo, la estructura de las comunidades naturales es altamente compleja y emerge como resultante de la interacción entre múltiples factores físicos y biológicos que pueden estar organizados jerárquicamente tanto en el espacio como en el tiempo a diversas escalas. Los estudios de paisaje fusionan estas dos aproximaciones, por ello son altamente relevantes para entender los factores que determinan la estructura de las comunidades (Tschardt *et al.* 2012).

El concepto de **nicho**, definido por Hutchinson (1957), considera el nicho ecológico de una especie como el **multiespacio n-dimensional dentro del cual las poblaciones de una especie dada pueden sobrevivir**. Esta zona de persistencia está delimitada por la combinación de los gradientes ambientales, y es modulada por las relaciones funcionales entre especies (Whittaker *et al.* 1973) [Fig. I-1](#). En otras palabras, los nichos ecológicos representan las restricciones estables y a largo plazo en la distribución geográfica potencial de las especies (Peterson 2006).

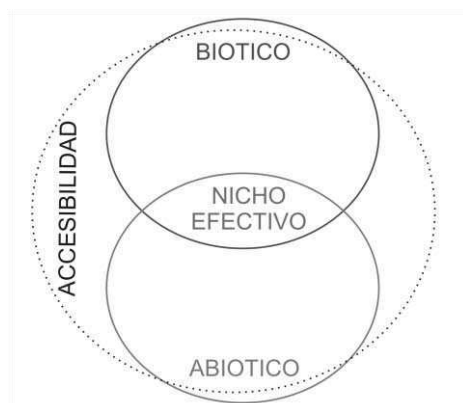


Figura I-1. Representación del nicho ecológico con sus dos componentes básicos, el biótico y el abiótico. La intersección entre ambos componentes marca el nicho efectivo de la especie. La accesibilidad no es restrictiva dada la escala regional del enfoque.

La existencia de heterogeneidad ambiental a gran escala puede crear alta diversidad de nichos y por lo tanto permitir la coexistencia de especies. A escala local, la heterogeneidad puede explicar parte de la variabilidad en la estructura de las comunidades pero suele estar relegada a un segundo plano después de las características abióticas y la disponibilidad de recursos (Pausas & Austin 2001). Según las características ecofisiológicas de los *taxa* bajo estudio, los atributos comunitarios pueden verse afectados diferencialmente por estos factores.

LOS MOSQUITOS

Generalidades y taxonomía

Los mosquitos son insectos dípteros pertenecientes a la familia Culicidae la cual incluye alrededor de 3.500 especies descritas, y probablemente más de 1.000 aún por describir, distribuidas en todo el mundo excepto en la Antártida (Service 1995, Rueda 2008). Es un grupo de gran importancia epidemiológica debido a que la mayoría de las especies son hematófagas y muchas de ellas son vectores de enfermedades que causan alta morbilidad y mortalidad a nivel mundial, tales como fiebre amarilla, dengue, malaria y filariasis (Hay 1997, WHO 2002). Además, debido a su picadura molesta, pueden restringir la calidad de vida comunitaria y el desarrollo recreacional (Russell & Whelan 1986), disminuir la productividad ganadera por irritación del ganado (Service 1991) y, al separar a los humanos de la naturaleza, potencialmente afectar en forma negativa nuestra valoración de la biodiversidad (Farajollahi *et al.* 2011). Sin embargo, también son un importante componente de la fauna acuática, colonizadores pioneros de ambientes efímeros y un eslabón esencial en las cadenas tróficas, usualmente en la base de las mismas (Rueda 2008). Además, son de gran utilidad para evaluar la biodiversidad ya que presentan especies tanto especialistas como generalistas, interactúan con la fauna acuática y terrestre y existe información sobre los requerimientos ecológicos de muchas especies (Beketov *et al.* 2010).

Dentro del grupo se reconocen dos subfamilias, Anophelinae y Culicinae. Para la primera, en Argentina se registran solamente dos géneros, con 28 especies de *Anopheles* y una de *Chagasia*. La subfamilia Culicinae se compone de 11 tribus, ocho de las cuales tienen representantes en nuestro país. Estas son: Aedeomyiini (comprende al género *Aedeomyia*), Aedini (*Ochlerotatus*, *Haemagogus*, *Howardina*, *Psorophora*, *Stegomyia*), Culicini (*Culex*, *Lutzia*), Mansoniini (*Coquillettidia*, *Mansonia*), Orthopodomyiini (*Orthopodomyia*), Sabethini (*Isostomyia*, *Limatus*, *Onirion*, *Runchomyia*, *Sabethes*, *Shannoniana*, *Trichoprosopon*, *Wyeomyia*), Toxorhynchitini (*Toxorhynchites*) y Uranotaeniini (*Uranotaenia*). La región comprendida por las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos presenta una alta riqueza específica, con el 28,8% de las 226 especies citadas para nuestro país (Darsie 1985, Rossi 1995, Rossi *et al.* 2006, WRBU 2012)

Fig. I-2a.

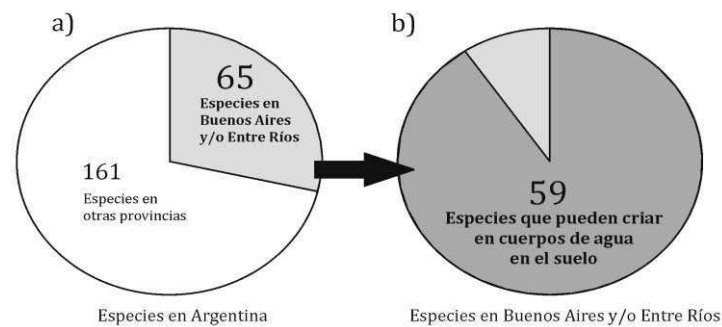


Figura I-2. a) Porcentaje de especies citadas para las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos respecto al total del país. b) Del subconjunto de a), porcentaje de las especies que pueden criar en cuerpos de agua en el suelo.

Ciclo de vida y tipos de criadero

Los mosquitos son holometábolos. Su ciclo de desarrollo incluye el huevo, cuatro estadios larvales, la pupa y el adulto, y tiene dos etapas bien diferenciadas, la fase aérea (adulto) y la fase acuática en la cual desarrollan los estadios inmaduros (huevo, larvas y pupa) [Fig. I-3]. La duración de cada estadio depende principalmente de la temperatura, pero oscila entre 1 y 3 semanas para las larvas, y entre 1 y 3 días para las pupas. La diapausa ocurre en distintos estadios según el género o la especie, *e.g.* como huevo resistente a la desecación en *Aedes*, *Ochlerotatus* y *Psorophora*, como larva en *Mansonia* y algunos *Culex*, y como hembras fecundadas en *Uranotaenia* y muchos *Culex*.

La fase acuática puede desarrollarse virtualmente en cualquier colección de agua (Aditya *et al.* 2006). De acuerdo con Service (1995), estos hábitats se clasifican en contenedores y cuerpos de agua en el suelo (en adelante, CAS) [Fig. I-4]. Entre los últimos, pueden diferenciarse aquellos con agua en movimiento (*e.g.* arroyos) de los de agua estancada (*e.g.* charcos), siendo los segundos más propicios para el desarrollo de inmaduros de mosquitos. **El presente trabajo se focalizó en CAS con agua estancada** de distinto hidropériodo (permanentes y temporarios) que pueden servir potencialmente como hábitat larval para el 90,8% (59/65) de las especies presentes en la región [Fig. I-2b]. Los CAS con hidropériodo largo, tales como lagunas, canales y zanjas, suelen presentar vegetación vascular arraigada o flotante y son colonizados por una gran variedad de mosquitos, incluyendo especies de *Anopheles*, *Uranotaenia*, *Aedeomyia*, *Mansonia* y algunos *Culex*. Los CAS temporarios incluyen charcos, suelo anegado y huellas de ganado, y son ocupados principalmente por especies de *Ochlerotatus* y *Psorophora* y algunas especies de *Culex*.

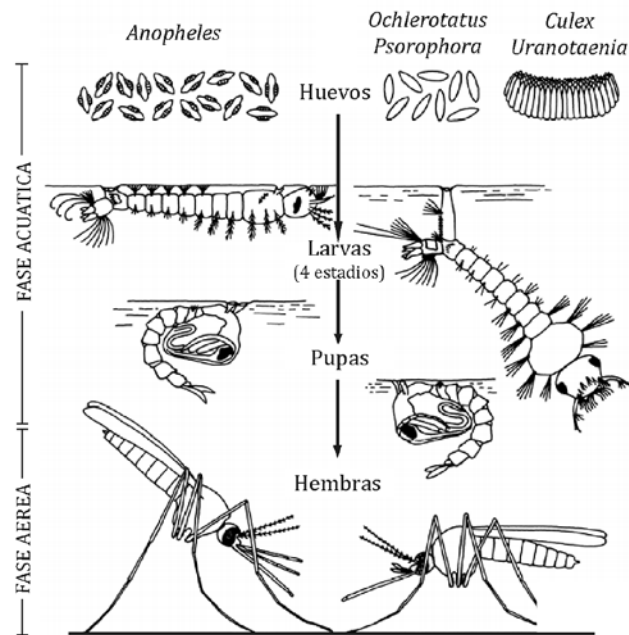


Figura I-3. Ciclo de vida general de los mosquitos, mostrando sus distintos estadios. Se ejemplifican tres grupos con distintas características principalmente en cuanto a la estructura de los huevos y la morfología de las larvas (adaptado de Springerimages.com).

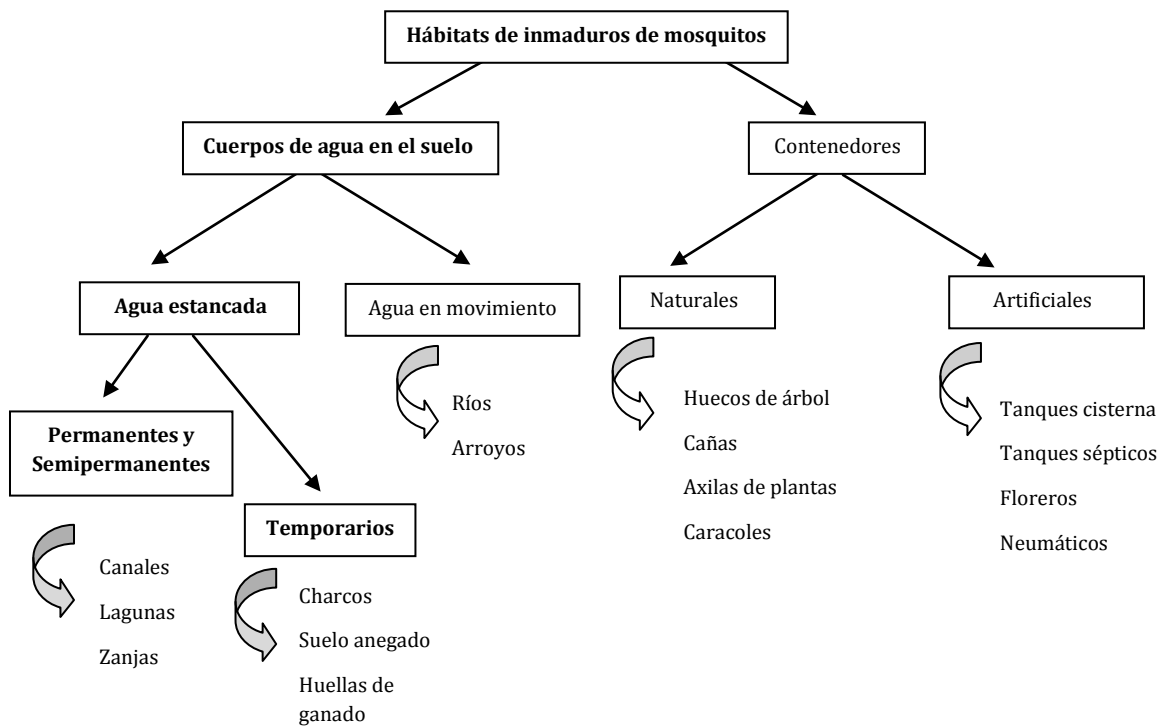


Figura I-4. Clasificación de los hábitats acuáticos utilizados por los inmaduros de mosquitos, adaptada de Service (1995). En negrita se resaltan los tipos de cuerpos de agua en los que se focalizó este trabajo.

Alimentación

Los adultos de ambos sexos se alimentan de fluidos azucarados (néctar, savia y jugos de frutos dañados) (Clements 1992). Además, las hembras de la mayoría de las especies son hematófagas; la relevancia de la ingesta de sangre radica en el aporte proteico, indispensable para producir huevos viables (excepto contadas excepciones, denominadas hembras autogénicas). Algunas especies son antropofílicas, otras pican mamíferos y aves y, las menos, peces expuestos al aire, reptiles, anfibios y larvas de otros insectos (Harris *et al.* 1969, Harwood & James 1979). Asimismo, pueden presentar un cambio de hospedero estacional que constituye un mecanismo para la transmisión de enfermedades de los animales al hombre (transmisión zoonótica). Las hembras se alimentan típicamente cada 3 a 5 días, e ingieren una cantidad de sangre superior a su propio peso en cada evento de alimentación. Algunas especies pican preferencialmente durante el amanecer, el atardecer y la noche, mientras que otras lo hacen durante el día.

En cuanto a los estadios inmaduros, la mayoría de las larvas son filtradoras, siendo su alimento principal la materia orgánica en descomposición y sus microbios asociados (Merritt *et al.* 1992, Leisnham *et al.* 2004). Las larvas de unas pocas especies son predadoras de larvas de otras especies de mosquitos o incluso de estadios más pequeños de su misma especie. Por su parte, las pupas tienen una vida efímera y no se alimentan.

Epidemiología y relevancia sanitaria

En Argentina, el mosquito de mayor relevancia epidemiológica en la actualidad es indudablemente el vector del dengue, *Aedes aegypti*, una especie que cría en recipientes artificiales (Vezzani & Carbajo 2008). Sin embargo, algunas especies que utilizan CAS como hábitats larvales cumplen un rol demostrado o potencial en la transmisión de enfermedades al hombre y/o animales domésticos. Las especies del complejo *Culex pipiens* (*i.e.* *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus*) han sido implicadas como vectores de la encefalitis de Saint Louis (Diaz *et al.* 2006), de la cual se han registrado casos humanos en Formosa, Córdoba y Buenos Aires (Spinsantini *et al.* 2000, Arselán *et al.* 2006, PAHO 2010). También son considerados vectores puente del virus del Oeste del Nilo (Hamer *et al.* 2008), detectado en caballos en Buenos Aires (Morales *et al.* 2006) y en aves en Córdoba, Tucumán y Chaco (Diaz *et al.* 2008). En cuanto a nematodos, el gusano de corazón de perro, *Dirofilaria immitis*, fue encontrado repetidamente en miembros del complejo (Vezzani *et al.* 2006, 2011). Otra especie común en charcos, *Ochlerotatus albifasciatus*, es ampliamente reconocida como mosquito de interés médico y veterinario por la transmisión del virus de la Encefalitis Equina del Oeste (Mitchell *et al.* 1987, Avilés *et al.* 1992). Además, distintos arbovirus han sido aislados de *Oc. scapularis*, *Oc. serratus*, *Aedeomyia squamipennis*, *Culex (Melanoconion)* y *Mansonia* spp. (Mitchell *et al.* 1985, Sabbatini *et al.* 1998, Travassos da Rosa *et al.* 2001). En cuanto a otros nematodos, larvas de la familia

Onchocercidae, de acción patógena desconocida, han sido aisladas de *Psorophora ferox* (Campos *et al.* 1995).

Debido a que, para adquirir patógenos, los mosquitos deben realizar al menos una ingesta de sangre, la transmisión de enfermedades requiere de la concreción de uno o más ciclos de oviposición previo a que el vector pueda transferir el patógeno a un huésped en una ingesta subsiguiente (Klowden 1990, Klowden & Briegel 1994, Gu *et al.* 2006). La estrategia de oviposición está íntimamente asociada con el tiempo de supervivencia de la hembra, por lo tanto el estudio del comportamiento de oviposición y sus implicancias en las poblaciones de adultos son de alta relevancia en el contexto de la transmisión de enfermedades por vectores (Bentley & Day 1989). La dependencia de los mosquitos en los ambientes acuáticos para la cría de inmaduros provee un punto de inicio lógico para el modelado de la transmisión de este tipo de enfermedades (Shaman *et al.* 2002).

Estrategias de oviposición

La distribución de los estadios acuáticos de los mosquitos es considerada una consecuencia del comportamiento de pre-oviposición de las hembras (Clements 1999), el cual está vinculado a factores ambientales, tales como precipitaciones, humedad relativa, temperatura y velocidad del viento e involucra claves visuales, olfativas y táctiles (Bentley & Day 1989). Algunas especies de mosquitos presentan un alto grado de especialización en cuanto a la selección de sus sitios de oviposición, en tanto que otras son completamente oportunistas. Se espera que las segundas, dado que pueden oviponer en mayor cantidad de hábitats, presenten una ventaja sobre aquellas que dependen de hábitats específicos o poco abundantes. De hecho, la distribución de las especies con alta selectividad de sus sitios de oviposición tiende a estar restringida por la disponibilidad de dichos hábitats (Bentley & Day 1989).

Según distintos autores (Bentley & Day 1989, Silver 2008), las estrategias de oviposición de los mosquitos pueden agruparse en cuatro categorías: (a) aquellos que depositan huevos individualmente en la superficie del agua, usualmente sin tocarla (*e.g. Anopheles*); (b) aquellos que adhieren sus huevos a la vegetación, usualmente debajo de la superficie del agua (*e.g. Mansonia, Aedeomyia*); (c) los que depositan huevos individuales en o sobre la línea de agua en un sustrato que está sujeto a inundaciones intermitentes (*e.g. Aedes, Ochlerotatus, Psorophora*); y (d) aquellos que depositan balsas flotantes en la superficie del agua (*e.g. Culex, Uranotaenia*).

Dentro de la estrategia (c), denominados mosquitos de inundación, el contenido de humedad del sustrato es un factor relevante para la selección del sitio de oviposición, con óptimos variables según la especie (compilado en Bentley & Day 1989). Asimismo, el número de inmersiones luego de las cuales eclosionan los huevos varía según la especie con registros de entre una y 18 inmersiones (Silver 2008). Se postula que este comportamiento es una adaptación a sitios de oviposición que sufren ciclos de inundación-sequía frecuentes.

Los mosquitos y el ambiente

La heterogeneidad ambiental condiciona los patrones de distribución y dinámica poblacional de todas las especies pero particularmente de los insectos, que son altamente dependientes de las condiciones climáticas y la configuración del paisaje (Cailly *et al.* 2011). En base al conocimiento actual de los requerimientos abióticos y bióticos de los mosquitos, se pueden identificar tres escalas espaciales a las cuales la heterogeneidad ambiental podría afectar sus distribuciones. A **microescala**, numerosos estudios han afirmado que la riqueza y abundancia de mosquitos en CAS están determinadas por características físicoquímicas y bióticas de los hábitats disponibles, *e.g.* temperatura del agua (Zeilhofer *et al.* 2007), turbidez (Muturi *et al.* 2007), contenido de oxígeno disuelto y pH (Berti *et al.* 2004), nutrientes disueltos en el agua (Leisnham *et al.* 2005, Mercer *et al.* 2005) y presencia de vegetación flotante y/o emergente (Almirón & Brewer 1996, Berti *et al.* 2004, Bond *et al.* 2004).

Si bien los estadios inmaduros están confinados a su hábitat debido a su condición de acuáticos obligados, los adultos son móviles y utilizan el ambiente a escalas variables, presumiblemente entre 100 y 2000 metros (Schäfer *et al.* 2006). Distintos factores a **meso** y **macroescala**, tales como la localización de los criaderos potenciales, de los sitios de refugio/descanso y de las fuentes de alimento, el tipo de cobertura vegetal, la altura y densidad de la vegetación y las características de las redes hidrológicas, condicionan los patrones de movimiento y oviposición de los mosquitos adultos, afectando en definitiva su distribución espacial (Bidlingmayer 1985, Wekesa *et al.* 1996, Overgaard *et al.* 2003, Schäfer *et al.* 2006, Cailly *et al.* 2011). Numerosos estudios han relacionado distintas características del paisaje con la distribución de algunas especies de mosquitos, en general de relevancia epidemiológica (*e.g.* Overgaard *et al.* 2003, Trawinski & Mackay 2010, Chuang *et al.* 2012). La marcada influencia de los tipos de cobertura del suelo en la distribución y abundancia de hábitats de cría de anofelinos ha sido estudiada en detalle debido al rol de éstos como vectores de malaria (*e.g.* Mushinzimana *et al.* 2006, Munga *et al.* 2009, Mutuku *et al.* 2009).

Respecto al estudio de ensamblajes completos, pocos trabajos han intentado vincular los atributos de las comunidades de mosquitos con su ambiente a gran escala en sistemas naturales. En Venezuela, la riqueza y composición de especies se asoció con las categorías del paisaje, siendo la primera mayor en bosque alto que en pradera y bosque bajo y presentando distintas especies indicadoras de cada categoría (Alfonzo *et al.* 2005). Por el contrario, en Australia la riqueza de especies fue mayor en pastizales y bordes de bosque que en el interior de los mismos, en tanto que cada uno presentó una composición característica (Steiger *et al.* 2012).

En cuanto a la dimensión temporal, es sabido que en regiones templadas la **estacionalidad** cumple un rol primordial en la estructuración de las comunidades de insectos (Williams 1996). En particular respecto a los mosquitos, la temperatura y humedad relativa determinan al menos parcialmente el inicio y duración de su ciclo de vida. Numerosos trabajos realizados en ambientes silvestres de Buenos Aires incluyen información sobre estacionalidad y otros aspectos de la bionomía de culícidos de CAS temporarios y permanentes (*e.g.* Campos *et al.* 1995, García *et al.* 1995, Maciá *et al.* 1997). Sin embargo, nuevamente la mayor parte de la literatura publicada está enfocada en una o pocas especies de importancia sanitaria y muy poco ha sido presentado respecto de la estacionalidad de los atributos comunitarios.

La cuantificación de la relación especies-ambiente (que representa el núcleo del modelado geográfico predictivo) está basada en hipótesis acerca del control de los factores ambientales sobre la distribución de especies y la estructuración de las comunidades y se ha convertido en una importante herramienta en diversos campos de aplicación (Guisan & Zimmermann 2000, Elith & Graham 2006). El conocimiento de las relaciones entre los factores ambientales que operan a distintas escalas y diversos atributos de los ensambles de mosquitos es altamente relevante para el estudio de procesos actuales, cambios futuros y posibles medidas efectivas de control (Beketov *et al.* 2010). En este contexto, caracterizar los hábitats de inmaduros de mosquitos es esencial para luego poder abordar las complejas interacciones entre ellos y los componentes bióticos y abióticos del ambiente (Laird 1988).

Estado de conocimiento

Los mosquitos son probablemente el grupo de insectos más estudiado a nivel mundial y la bibliografía existente es prácticamente inabarcable; ver por ejemplo las compilaciones de referencias en Clements (1992, 1999), Silver (2008) y WRBU (2012). Múltiples estudios en distintas disciplinas se han llevado a cabo, desde los tradicionales estudios taxonómicos hasta estudios genéticos y moleculares más recientes. Existen también numerosos estudios ecológicos, enfocados en una o pocas especies de relevancia epidemiológica. Sin embargo, la ecología de los ensambles de mosquitos sigue considerándose poco estudiada aún y falta mucho por comprender en cuanto a patrones y procesos a niveles de agregación supraespecíficos (Beketov *et al.* 2010).

LOS HUMEDALES

Los humedales son zonas donde el agua es el principal factor controlador del medio y la vida vegetal y animal asociada a él (ver [Fig. I-5](#) para algunos ejemplos). Constituyen áreas que suelen permanecer en condiciones de anegamiento o inundación o, como requisito mínimo, presentan un suelo saturado durante períodos de tiempo considerables. El aporte de agua puede ser de origen marino, fluvial, pluvial o freático. Los suelos poseen características particulares, y las plantas se encuentran adaptadas a las condiciones de inundación o a la alternancia de períodos de exceso y déficit hídrico. Se calcula que ocupan unas 570 millones de hectáreas, aproximadamente el 6% de la superficie del planeta (Ramsar 1971), y en Argentina aproximadamente el 15% de la superficie (Kandus *et al.* 2006).

Los humedales son ecosistemas muy apreciados, ya que proporcionan servicios tales como tratamiento de desechos, suplemento de agua, áreas de recreación y regulación de disturbios, además de tener un alto grado de productividad y proporcionar hábitats para gran variedad de especies. Estos valores sólo pueden mantenerse si se preservan los procesos ecológicos subyacentes. Desafortunadamente, y a pesar de los progresos realizados en los últimos decenios, los humedales siguen figurando entre los ecosistemas más amenazados del mundo, sobre todo a causa de la continua desecación, conversión, contaminación y sobreexplotación de sus recursos. Uno de los argumentos más utilizados para su protección y restauración es la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, dicha biodiversidad incluye organismos que son considerados perjudiciales para el hombre (Schäfer 2004). Los mosquitos son tal vez el grupo más controvertido entre los habitantes de los humedales, y su coexistencia con otras especies objeto de esfuerzos de conservación nos enfrentan al conocido dilema entre controlar y conservar.

Los humedales templados han sido tradicionalmente relegados en el estudio de mosquitos (Dale & Knight 2008), pese a ofrecer hábitats abundantes y diversos para los insectos en general, incluyendo vectores de distintas enfermedades (Grillet *et al.* 2002a, b). Si bien en líneas generales estos humedales están típicamente asociados a perjuicios y molestias por mosquitos, su distribución no es homogénea en tiempo y espacio sino que muestra variaciones marcadas a distintas escalas (Schäfer *et al.* 2008). Debido a su naturaleza dinámica, las fluctuaciones del nivel de agua representan un componente ambiental importante que influye en la organización de las comunidades de insectos (Wiggins *et al.* 1980). Distintas condiciones microambientales como consecuencia de variaciones en el flujo de agua y el aporte de nutrientes causadas tanto por procesos naturales como por actividades humanas pueden ser particularmente relevantes en este contexto.

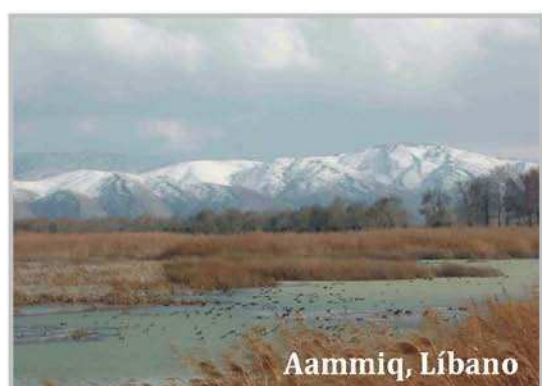
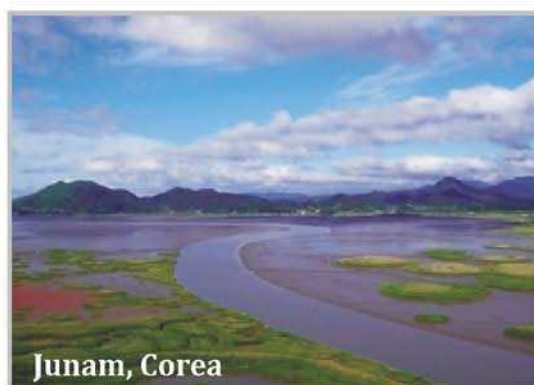


Figura I-5. Ejemplos de humedales en distintas partes del mundo.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El presente trabajo consta de dos objetivos principales. A continuación, se presenta cada uno de ellos junto con un breve marco contextual. Luego, se presentan los objetivos particulares derivados de cada objetivo principal junto con las hipótesis biológicas asociadas y se hace referencia al capítulo en el cual será abordado cada uno¹.

Objetivo principal 1: Investigar los efectos del ambiente sobre la estructura de las comunidades de mosquitos a diferentes escalas espaciales.

Los humedales son ambientes muy favorables para los mosquitos, con una alta diversidad y abundancia de cuerpos de agua en el suelo (CAS) con características adecuadas para el desarrollo de los estadios inmaduros. Dado que distintas especies de mosquitos presentan diferentes requerimientos de hábitat, algunas son generalistas y se encuentran en cualquier tipo de CAS (*e.g.* charco, canal, laguna), mientras que otras son especialistas y se localizan sólo en un tipo específico de CAS. La combinación de estos patrones genera distintos ensambles de mosquitos para CAS con distintas características. En el humedal templado bajo estudio, la heterogeneidad ambiental que puede afectar a las comunidades de mosquitos estaría estructurada *a priori* en tres escalas espaciales: las características propias del CAS (hidroperíodo y microambiente), el uso de la tierra y el paisaje. Cada una de estas escalas depende en forma directa de su escala inmediatamente superior, o dicho de otro modo, el paisaje determina la abundancia relativa de los usos de la tierra y en qué forma se disponen en el espacio, y el uso de la tierra afecta a su vez a la disponibilidad de CAS con distintas características. En este contexto, se espera que los distintos atributos de las comunidades de mosquitos (*i.e.* la riqueza de especies, la abundancia relativa de cada especie, la composición específica y la diversidad α y β) respondan de manera diferente a la heterogeneidad ambiental a estas tres escalas. Debido a que se trata de insectos en áreas templadas, dichos atributos tendrán un componente estacional importante, el cual deberá ser evaluado en conjunto con la heterogeneidad espacial para prever posibles efectos de interacción.

¹ Las hipótesis puestas a prueba en cada caso con sus correspondientes predicciones serán presentadas al inicio de cada capítulo de resultados (capítulos III a VI).

En función de estas consideraciones, se postula como primera hipótesis principal que **la heterogeneidad ambiental a distintas escalas espaciales afecta distintos atributos de las comunidades de mosquitos.**

Objetivo particular 1: Identificar los distintos tipos de CAS (*e.g.* charco, canal, laguna) que sirven como hábitat acuático para inmaduros de mosquitos.

Hipótesis asociada:

- La identidad de los ensamblajes de inmaduros de mosquitos (*i.e.* su composición específica) varía en función del tipo de CAS considerado. capítulo III

Objetivo particular 2: Evaluar el efecto del uso de la tierra y el patrón de paisaje sobre la oferta de CAS con distinto hidroperíodo (*e.g.* permanente o temporario) y la estructura de las comunidades de mosquitos asociadas.

Hipótesis asociadas:

- En un paisaje, distintos usos de la tierra presentan una disponibilidad diferente de CAS, lo cual afecta la estructura de las comunidades de mosquitos. capítulo III
- Los CAS de igual hidroperíodo en distintos usos de la tierra de un mismo paisaje presentan las mismas condiciones microambientales y albergan a la misma comunidad de inmaduros de mosquitos. capítulo IV
- El mismo uso de la tierra en distintos paisajes presenta la misma disponibilidad de CAS, los cuales albergan distintas comunidades de inmaduros debido al efecto del paisaje. capítulo VI

Objetivo principal 2: Evaluar el rol de las estrategias de oviposición en la estructuración de las comunidades de mosquitos en función del ambiente.

La oviposición es un aspecto fundamental en la bionomía de los mosquitos y está condicionada por los requerimientos de hábitat tanto de los adultos como de los estadios inmaduros. Dependiendo de la estrategia de oviposición de cada especie, los huevos son colocados en balsa o individualmente, sobre la superficie del agua o adheridos a algún sustrato (*e.g.* barro en espera de una futura inundación del hábitat o vegetación flotante o arraigada dentro de un CAS). Por lo tanto, la estrategia de oviposición está estrechamente ligada a la dinámica del agua por afectar de modo directo al hidroperíodo de los CAS, el cual determina las especies que pueden coexistir

en un mismo CAS y así influye de forma directa en la estructura de la comunidad. En el humedal templado bajo estudio, la dinámica del agua es compleja y responde a distintas combinaciones de las precipitaciones locales, el régimen de los Ríos Paraná y Uruguay y las mareas lunares y eólicas del Río de la Plata según el sector del Bajo Delta considerado. Es esperable entonces que, en función de sus características ecofisiológicas, las especies con distintas estrategias de oviposición presenten asociaciones diferentes con el ambiente a distintas escalas espaciales. En particular, se espera que las estrategias con mayores requerimientos de hábitat de oviposición sean más sensibles a la heterogeneidad ambiental. Los mosquitos de inundación presentan mayor especificidad de hábitat de oviposición debido a que precisan un sustrato con un rango específico de humedad y sujeto a uno o más ciclos de sequía-inundación o, en su defecto, de retracción del hábitat seguida por expansión del mismo. Los mosquitos que oviponen sobre la superficie del agua pueden aprovechar distintos tipos de hábitat sin importar su hidroperíodo, por lo tanto crían tanto en CAS temporarios como permanentes. Por su parte, las especies que adhieren sus huevos a la vegetación requieren CAS permanentes con presencia de macrófitas. Los CAS con estas características son hábitats muy estables y abundantes en toda la región.

En función de estas consideraciones, se postula como segunda hipótesis principal que **la respuesta de los atributos de las comunidades de mosquitos a la heterogeneidad ambiental depende de las estrategias de oviposición de las especies que las componen.**

Objetivo particular 3: Evaluar la relación entre las estrategias de oviposición y la dinámica del agua.

Hipótesis asociada:

- Las precipitaciones y las mareas afectan de distinta manera a los grupos de especies con distintas estrategias de oviposición. capítulo V

Objetivo particular 4: Evaluar la relación entre las estrategias de oviposición y la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje.

Hipótesis asociada:

- Las especies con estrategias de oviposición que implican mayor especificidad de hábitat son más sensibles a los cambios en el paisaje. capítulo VI

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

En este capítulo, se describen las consideraciones metodológicas generales, incluyendo la descripción del área de estudio, el trabajo de campo y de laboratorio realizado y el análisis de datos.

ÁREA DE ESTUDIO

El Delta del Río Paraná es uno de los sistemas de humedales más importantes de Argentina y de Sudamérica, con una relevancia preponderante en áreas temáticas diversas tales como conservación, biodiversidad, producción sustentable y turismo [Fig. II-1](#). Desde el punto de vista biogeográfico, presenta un número de especies de flora y fauna mayor a lo esperado para áreas continentales de latitudes similares (Kandus *et al.* 2003). Su mezcla única de elementos templados y tropicales, acoplado a su proximidad a áreas altamente urbanizadas, lo convierte en una piedra fundamental tanto en estudios ecológicos como en cuestiones relacionadas con la salud. Las islas del Delta han sufrido cambios drásticos en el uso de la tierra y su cobertura, resultando en un complejo mosaico de parches naturales y antropizados. Alrededor del 50% de su extensión está afectada por actividades humanas, principalmente el establecimiento de plantaciones de salicáceas (*Salix* y *Populus* spp.) y actividades asociadas al turismo y recreación (Kandus & Malvárez 2004). Sin embargo, la densidad poblacional es baja (<1/ha) y los asentamientos humanos son pequeños y están inmersos en la matriz natural circundante.

Los muestreos se realizaron en el Bajo Delta del Río Paraná, un humedal dulceacuícola ubicado en el norte de la Provincia de Buenos Aires y sur de Entre Ríos, siendo el propio Río Paraná (brazo Paraná Guazú) el límite interprovincial. El Bajo Delta se extiende a lo largo de 300 km por la porción terminal del Río de la Plata (Kandus *et al.* 1999), cubre aproximadamente 2.700 km² y se encuentra próximo a la Ciudad de Buenos Aires, la segunda megalópolis sudamericana con 14.451 hab/km² (INDEC 2010). Conforman un delta en fase de crecimiento (70 m/año en los últimos 160 años) por el desarrollo de nuevas islas y barras, debido al gran aporte de sedimentos transportados por el Río Paraná (Kandus *et al.* 2003, Kandus & Malvárez 2004). La región tiene un clima templado con condiciones moderadas que resultan del efecto modulador de las grandes masas de agua que la rodean (Kandus *et al.* 1999); la temperatura media anual es de 16,7°C (mínima: 6°C; máxima: 30°C) y la precipitación acumulada anual alcanza los 1.073 mm, sin una estacionalidad definida (Kandus & Malvárez 2004). Los patrones de paisaje son en gran medida el resultado de depósitos litorales derivados de procesos de ingresión y regresión marina ocurridos en el Holoceno Medio, sumado a fases fluviales y deltaicas recientes (Iriondo & Scota 1978). Las lluvias locales, el régimen de los Ríos Paraná y Uruguay y las mareas lunares y eólicas del Río de la Plata se combinan afectando diferencialmente a los distintos sectores de la región. Esta heterogeneidad, sumada a la variabilidad de geofformas presentes, permiten definir a esta zona como un extenso macromosaico de humedales (Kandus *et al.* 2006).

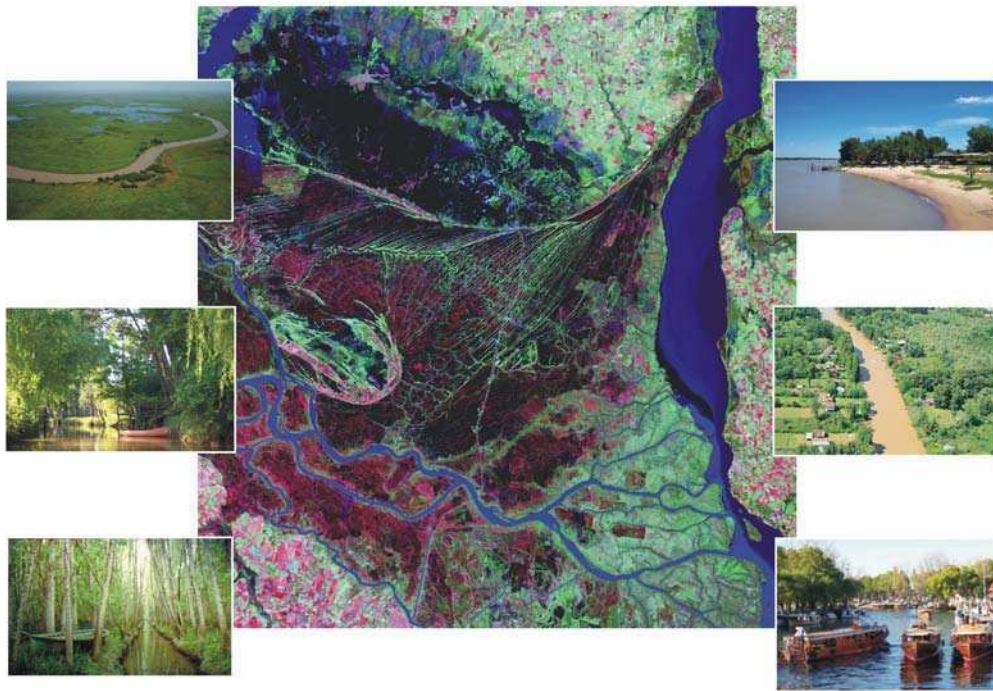


Figura II-1. Imagen satelital Landsat en falso color compuesto del Bajo Delta del Río Paraná. Los recuadros muestran algunos paisajes y usos típicos de la zona.

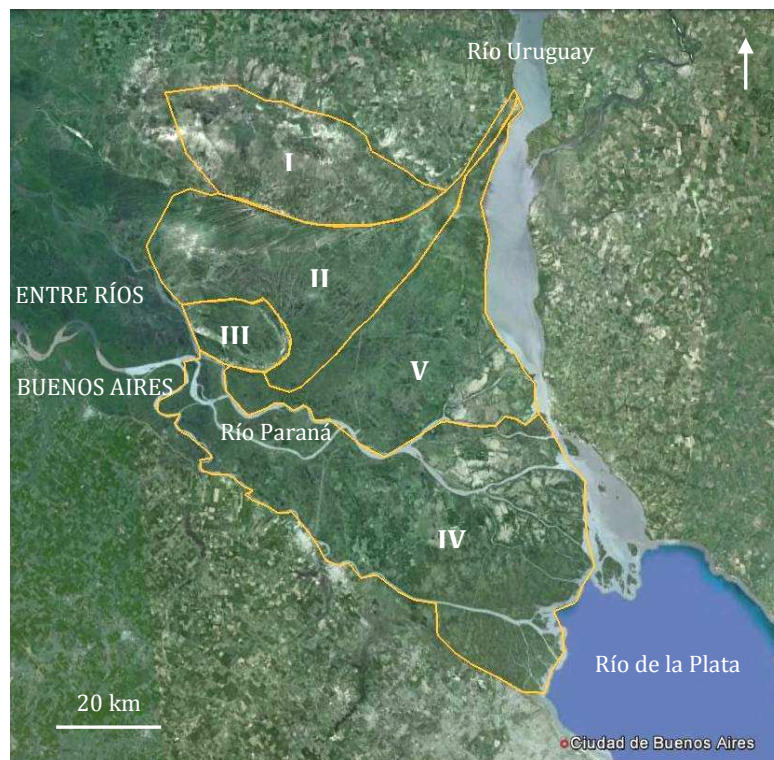


Figura II-2. Imagen satelital extraída de Google Earth 6.2 que muestra el área de estudio. Las unidades de paisaje están indicadas con números romanos.

Unidades de paisaje

Los patrones de paisaje han sido estudiados exhaustivamente mediante el uso de imágenes satelitales y muestreos de campo (Kandus *et al.* 2006). Se describieron cinco unidades producto de la asociación entre la geomorfología, el régimen hidrológico y el grado de intervención humana Fig. II-2:

- La **Unidad I** es una antigua laguna litoral rellena por depósitos aluviales y coluviales de las tierras circundantes que se encuentran más elevadas. Se conforma por una planicie de pendiente suave aislada del resto de la región por un cordón arenoso de importantes dimensiones. Es la única unidad que sigue un patrón climático-hidrológico de sequía-anegamiento no influenciado por los grandes ríos, dependiendo exclusivamente de las precipitaciones locales y la evapotranspiración (Srur 2001). El paisaje está dominado por una matriz de pastizal surcada por antiguos canales de marea con presencia de vegetación flotante de los géneros *Azolla*, *Salvinia*, *Pistia* y *Lemna*, entre otras. En sitios topográficamente más elevados, se presentan isletas de bosque abierto compuestas por *Acacia caven* y *Prosopis* spp. (Zoffoli *et al.* 2008).
- La **Unidad II** se caracteriza por suaves ondulaciones del terreno que corresponden a una sucesión de cordones arenosos separados por depresiones, sujeta a las inundaciones de los Ríos Paraná y Uruguay. Presenta dos sectores, una zona en la cual los cordones se hallan contiguos y otra en la que están más distanciados y segmentados por antiguos canales de marea y arroyos. Estos arroyos, junto con el Río Paranacito, integran una red de drenaje orientada hacia el Río Uruguay. Los cordones están dominados por pastizales de poca altura e isletas de bosque de espinillo. En los bajos inundables, predominan los mosaicos de juncales con parches de vegetación acuática flotante.
- La **Unidad III** está constituida por una isla relictual, anterior a la formación del delta actual. El régimen hidrológico está influenciado por las precipitaciones locales y por el Río Paraná, y presenta un drenaje deficiente debido a su relieve plano. Es altamente homogénea, con predominio de praderas de herbáceas.
- La **Unidad IV** constituye una llanura deltaica en activo crecimiento debido al depósito de sedimentos transportados por el Río Paraná. Sus características ecológicas particulares son el resultado de la acción conjunta de procesos fluviales (régimen de los ríos) y costeros (oleaje y mareas). Está conformada por islas de diversa extensión con albardones perimetrales y bajos centrales permanentemente inundados. Los bosques nativos presentes originalmente en los albardones han sido extraídos en su mayoría; actualmente predominan

plantaciones, establecimientos humanos y bosques secundarios. Los bajos están dominados por pajonales de *Scirpus giganteus* (“cortadera”) y otras especies herbáceas, mientras que los canales ciegos presentan diversas comunidades de plantas acuáticas. Las islas están fragmentadas por canales de navegación artificiales.

- La **Unidad V** comprende un área de transición; el patrón de paisaje constituye un complejo mosaico de ambientes naturales y antrópicos similares a los de las unidades vecinas. Está afectada por el régimen hidrológico del Río Paraná pero con una mayor influencia del Río Uruguay en su porción este. Alternan extensos juncales, pastizales y bosques de espinillo en los cordones arenosos con pajonales de cortadera y forestaciones de salicáceas típicas de la unidad anterior.

Dentro de estas cinco unidades, Kandus *et al.* (2006) identificaron 24 **mesoambientes**, entendiéndose por éstos a **ambientes caracterizados por la asociación de formas vegetales y cuerpos de agua**, con una fisonomía y composición florística y faunística particulares, los cuales poseen límites definidos y ecotonos estrechos. Por otro lado, las actividades económicas predominantes son la cría de ganado extensiva y extracción de madera de especies nativas hacia el norte de la región, mientras que hacia el sur dominan la pesca recreativa, las plantaciones de salicáceas y el turismo de fin de semana. Durante el desarrollo de esta tesis nos referiremos a cuatro **usos de la tierra** fácilmente diferenciables, los cuales son la **combinación de algunos mesoambientes vegetales y las principales actividades humanas**. Dichos usos de la tierra son: peridoméstico, plantación de salicáceas, bosque secundario y pajonal de *Scirpus giganteus* (Baigún *et al.* 2008) [Fig. II-3](#). Los dos primeros presentan un alto grado de intervención antrópica; las plantaciones tienen una fisonomía similar a los bosques, pero la cobertura de los distintos estratos (dosel y sotobosque) y el régimen hidrológico suelen estar muy modificados (Kandus *et al.* 1999). Por el contrario, bosques y pajonales se caracterizan por bajos o nulos niveles de intervención. Cada uso de la tierra tiene una localización particular en las islas, determinada principalmente por la acumulación de agua en el terreno; el peridoméstico en los albardones, el pajonal en los bajos inundables, y la plantación y el bosque secundario en las áreas intermedias. La presencia y combinaciones de usos de la tierra dependen de una variedad de factores, incluyendo condiciones de anegamiento y distancia a los principales puertos.

Hasta el inicio de esta tesis, el conocimiento de la fauna de mosquitos en el Delta del Río Paraná se limitaba a los trabajos pioneros de Prosen *et al.* (1960) y García & Casal (1965), y a un trabajo reciente que evaluó los patrones de actividad diaria y estacional de mosquitos adultos atraídos por cebo humano (Loetti *et al.* 2007) (ver Anexo 1).



Figura II-3. Usos de la tierra principales.

TRABAJO DE CAMPO

Los patrones de distribución y abundancia de mosquitos se estudiaron monitoreando las poblaciones de estadios inmaduros. El estudio de inmaduros permite, además de identificar los ambientes acuáticos que actúan como criaderos, obtener resultados inmediatos y trabajar exclusivamente de día con respecto a los muestreos de adultos (Shin *et al.* 2005). Se colectaron mosquitos inmaduros en cuerpos de agua en el suelo (CAS), adaptando las técnicas de colecta de acuerdo a las características de cada CAS (turbidez, profundidad y presencia de vegetación flotante) siguiendo las recomendaciones de Silver (2008). De modo general, se muestreó utilizando un colador de malla fina en los CAS poco turbios, una bandeja blanca (49x34x6cm) en los CAS muy turbios, y una red de boca rectangular (17x13x15cm) en caso de presencia de macrófitas flotantes. Debido a que la introducción del dispositivo de muestreo en el CAS provoca la inmersión de los inmaduros, cada muestra se tomó a una distancia prudencial de la anterior. El tiempo asignado al muestreo de cada CAS se determinó *in situ* en forma proporcional a su tamaño [Tabla II-1]. El contenido del dispositivo de muestreo fue examinado sobre la bandeja y los inmaduros colectados con una pipeta de 3ml [Fig. II-4]. Las plantas acuáticas que quedaron retenidas en las redes se agitaron vigorosamente antes de ser descartadas, para no excluir del muestreo inmaduros de los géneros *Coquillettidia* y *Mansonia*. Las larvas se fijaron a campo con alcohol etílico 70% para evitar predación, mientras que las pupas fueron criadas hasta el estadio adulto para su posterior identificación. Se registró en cada muestra la presencia de morfos predadores a nivel de familia.

Tabla II-1. Esfuerzo de muestreo (como tiempo de búsqueda activa de inmaduros) en función del tamaño del cuerpo de agua inspeccionado.

Tamaño del cuerpo de agua (en m ²)	Tiempo de muestreo (en minutos)
≤ 1	1
(1; 5]	4
(5; 10]	6
(10; 50]	12
(50; 100]	16
> 100	20



Figura II-4. Elementos de muestreo.
De arriba hacia abajo: bandeja y pipeta, colador, red.

Durante el desarrollo de la tesis, la recolección de datos se organizó en tres campañas de campo, con distintas especificaciones de grano y extensión espacial y temporal según los objetivos particulares que serán detalladas oportunamente en los capítulos de resultados correspondientes.

TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se analizó el contenido de las muestras colectadas a campo utilizando lupa binocular estereoscópica Nikon SMZ 645 con aumento máximo 100x, claves dicotómicas específicas (Darsie 1985, Forattini 2002, Rossi *et al.* 2002), descripciones y redescrpciones de especies (Hedeen 1959, Ronderos & Bachmann 1963, Guedes & de Souza 1964, Rossi *et al.* 2008, Senise & Sallum 2008, Stein *et al.* 2009, Laurito *et al.* 2011). Se contaron y determinaron a nivel de especie todas las larvas 3 y 4 colectadas y los adultos emergidos. Considerando que los especímenes larvales de *Cx. dolosus* y *Cx. eduardoi* han sido ampliamente confundidos y mal identificados (Almirón & Brewer 1995, Rossi 2000), y que ambas especies podrían pertenecer a un complejo (Senise & Sallum 2008), se decidió agruparlos y referirse a ellos como *Cx. dolosus s.l.*

ANÁLISIS DE DATOS

Atributos comunitarios

Las comunidades aparecen como las entidades naturales para comparar la biodiversidad en distintos dominios, la cual se cuantifica a través de índices o medidas resumen (Magurran 2004). Los índices son simplemente abstracciones útiles para estudiar las comunidades y hacer comparaciones entre ellas. En este contexto, se definieron los siguientes atributos:

- La **composición específica**, *i.e.* la identidad de las especies presentes en la unidad de estudio definida.
- La **riqueza** (S), *i.e.* el número de especies presentes en una unidad de estudio definida. Para evaluar cómo aumenta la riqueza a medida que se incrementa el número de criaderos muestreados y poder comparar la riqueza entre unidades de estudio con esfuerzo de muestreo desbalanceado, se calcularon diversos tipos de estimadores de riqueza esperada tales como Chao1 (en base a datos de abundancia), Chao2 (en base a datos de incidencia) (Chao 1987) y curvas de rarefacción (Colwell 2005) mediante el software EstimateS Win 8.20 (Colwell 2011).
- La **abundancia relativa**, *i.e.* el número de individuos colectados por unidad de tiempo o de volumen, es para los mosquitos en general un atributo altamente variable y con un componente aleatorio importante (Rochlin *et al.* 2009). Sumado a ello, en particular en el sistema de estudio los CAS inspeccionados presentaron grandes diferencias de tamaño, turbidez y profundidad, en función de las cuales varió el dispositivo de

muestreo utilizado (ver sección Trabajo de campo en este capítulo). Por ambos motivos, en lugar de considerar la abundancia directamente, se optó por utilizar dos estimadores de este atributo calculados en función de la presencia/ausencia de inmaduros. Estos fueron:

- 1- La **probabilidad de que un CAS** seleccionado al azar **presente inmaduros** de mosquitos, la cual es una función continua que varía entre 0 y 1.
- 2- El **índice de criaderos** global, que representa el porcentaje de hábitat ocupado y se define como:

$$IC = n^{\circ} \text{ de CAS con mosquitos} / n^{\circ} \text{ de CAS revisados}$$

De manera análoga, se definió el IC_i para cada especie como el número de CAS en los cuales la especie i estaba presente entre todos los CAS examinados.

- La **diversidad α** , entendida como la variedad y abundancia de especies en una unidad de estudio definida y cuantificada a través del índice de Shannon (Magurran 2004):

$$H' = - \sum p_i * \ln(p_i)$$

p_i es la proporción individuos de cada especie respecto del total de individuos presentes; la sumatoria se aplica desde $i = 1$ hasta $i = S$.

- La **diversidad β** entre dos unidades muestrales definidas, entendida como el grado de recambio de especies y cuantificada a través del índice de similitud de Sørensen (Magurran 2004):

$$IS = 2a / (2a + b + c)$$

a es el número de especies presentes en ambas unidades muestrales, b el número de especies presentes sólo en una unidad y c el número de especies presentes sólo en la otra unidad.

Tratamiento de la información

Toda la información de los muestreos fue ingresada a un sistema de información geográfica (SIG), sobre un mapa base de ríos y arroyos. Se añadieron además mapas MODIS de cobertura vegetal (% de cobertura de herbáceas, árboles y suelo desnudo) y capas de tipos de suelo, hidrología, clima y topografía así como imágenes de Google Earth 6.2 de todos los sitios. Se utilizaron dos métodos multivariados (descritos brevemente a continuación) para evaluar las asociaciones entre las comunidades de mosquitos y el ambiente a tres escalas espaciales: el paisaje (comprendido por las unidades descriptas más capas de información del SIG), el uso de la tierra (los cuatro usos definidos) y el CAS (que incluye tanto el hidroperíodo como distintas características microambientales cualitativas y cuantitativas). Estos análisis se realizaron por

separado y en conjunto para poder estimar la importancia relativa de cada escala y/o sus interacciones.

Todos los muestreos fueron realizados por la misma persona (M. V. Cardo), de modo que los muestreos por tiempo son comparables entre sí. Durante la primera campaña, sin embargo, se estaba adquiriendo experiencia en la colecta de inmaduros, y por consiguiente, las abundancias registradas en los primeros muestreos fueron inferiores a los últimos debido a un aumento en la eficiencia de captura. Por lo tanto, los datos del primer año se analizaron exclusivamente en términos de ocurrencia de inmaduros y recién a partir del segundo año de muestreo se consideraron las abundancias relativas.

Modelos lineales generalizados

Los modelos que cuantifican la relación especie-ambiente pueden considerarse hipótesis implícitas de cómo distintos factores ambientales controlan la distribución de las especies y, de este modo, afectan distintos atributos de las comunidades (Guisan & Zimmermann 2000). Los modelos de distribución de especies proporcionan predicciones detalladas de dichas distribuciones al relacionar la presencia o abundancia de especies a distintos predictores ambientales (Elith *et al.* 2006). En particular, los modelos lineales generalizados (GLM, siglas en inglés) son una herramienta útil para el estudio de estas asociaciones porque proveen ecuaciones sencillas que relacionan la ocurrencia de especies con variables ambientales (McCullagh & Nelder 1989) y son más flexibles que los modelos normales de regresión para analizar relaciones ecológicas debido a que permiten trabajar con estructuras de datos no lineales (Guisan *et al.* 2002). Los GLM han sido aplicados para la caracterización ecológica tanto de ensambles de mosquitos como de especies individuales (*e.g.* Bian & Li 2006, de Little *et al.* 2009). En estos modelos, una combinación de variables explicativas denominada predictor lineal (PL) se vincula con la media de la variable respuesta a través de una función nexa. Esta función permite la transformación a la linealidad y que los valores de las predicciones se mantengan dentro de un rango coherente para la variable respuesta (Guisan & Zimmermann 2000). Debido a que utilizan estimadores de máxima similitud, el grado de explicación del modelo se mide en términos de reducción de desviación en lugar de varianza, típica de estimaciones por cuadrados mínimos.

Los modelos generalizados lineales mixtos (GLMM, siglas en inglés) son un tipo particular de modelo mixto y constituyen una generalización de un GLM en el cual el PL contiene efectos aleatorios además de efectos fijos. Estos modelos son muy útiles para analizar datos que contienen errores no normales y, al mismo tiempo, controlar correlaciones entre

observaciones agrupadas (Paterson & Lello 2003). Dichas correlaciones pueden deberse a medidas repetidas en el tiempo o a datos espacialmente dependientes. En definitiva, los GLM son un tipo particular de GLMM en el cual el factor aleatorio es 1.

Como se mencionó anteriormente, dado que las estimaciones de abundancia de mosquitos son altamente variables y con un componente aleatorio importante (Rochlin *et al.* 2009), los análisis de ocurrencia (en términos del índice de criaderos o de la probabilidad de presencia de inmaduros en un CAS dado, como estimadores de abundancia relativa) no sólo son estadísticamente más sencillos sino también conceptualmente más apropiados para la escala del presente estudio. Por ello, en líneas generales se utilizaron variables respuesta binomiales en función de variables explicativas (x_1, x_2, \dots), vinculadas con la variable respuesta a través del PL de la forma $PL = a + bx_1 + cx_2\dots$, donde a, b, c, \dots son los parámetros a estimar. Se asumió una distribución binomial de los errores y se aplicó la función logística como nexo entre la variable respuesta y el PL. Esto restringe los valores predichos a una variable continua con rango $[0, 1]$. También se modeló la riqueza de especies, utilizando distribución Poisson de los errores y función logarítmica como nexo.

Como regla general, todas las variables explicativas continuas se utilizaron de dos modos, centradas y elevadas al cuadrado. La suma de una variable y su cuadrado en el PL permite trabajar con relaciones parabólicas con valores máximos o mínimos de la variable respuesta a valores intermedios de la variable explicativa, comportamiento típico de ciertos procesos biológicos tales como rendimiento en función de la temperatura. Para lidiar con la colinealidad entre variables explicativas continuas, se computaron coeficientes de correlación de Pearson y Spearman entre todos los pares de variables. El primero es un coeficiente paramétrico que asume linealidad entre ambas variables, mientras que el segundo es más exigente dado que no asume ninguna forma particular de relación entre las variables evaluadas (Zuur *et al.* 2009). Cuando el módulo de la correlación fue superior a un valor umbral establecido¹, la variable responsable del mayor cambio de desviación fue retenida, en tanto que la otra fue excluida del análisis subsiguiente. Por otro lado, para evaluar la correlación entre todas las variables continuas y categóricas presentes en un modelo, se calcularon los índices de inflación de varianza (VIF, siglas en inglés) (Davis *et al.* 1986). Estos índices evalúan a cada variable explicativa como variable respuesta en función del resto de las variables presentes en el modelo, de modo que si la correlación entre algunas de las variables es alta, el VIF es alto y se detectan potenciales problemas de colinealidad.

¹ Ver detalles metodológicos en los apartados de cada capítulo.

En general, el grado de ajuste de los modelos se evaluó a través del índice de información de Akaike (AIC); a menor valor de AIC, mejor el modelo (Akaike 1974). Aquellos modelos con $\Delta AIC \leq 2$ fueron considerados equivalentes. Para simplificar los modelos conteniendo variables categóricas, los niveles de un factor que no presentaban diferencias significativas entre sí se juntaron en un único nivel (Nicholls 1989). Este procedimiento se detuvo cuando la unión resultó en un incremento significativo en la desviación total explicada (prueba de χ^2 con 1 grado de libertad para el cambio de desviación entre modelos) o cuando la unión significó un incremento significativo ($\Delta > 2$) del AIC.

A fin de evaluar la efectividad de clasificación de los modelos binomiales, se calculó el índice Kappa (K), que informa el poder de clasificación del modelo por sobre el azar (Fielding & Bell 1997) y califica al modelo según los siguientes rangos: muy pobre $K < 0$; pobre $0 \leq K \leq 0,2$; leve $0,2 < K \leq 0,4$; moderado $0,4 < K \leq 0,6$; sustancial $0,6 < K \leq 0,8$; y casi perfecto $0,8 < K \leq 1$ (Landis & Koch 1977). Este índice permite solucionar el problema de presencias y ausencias desbalanceadas en la evaluación de un modelo (Titus & Mosher 1984). Dado que en los modelos binomiales los valores predichos son una probabilidad, en primera medida se asignó el valor 1 a los valores $> 0,5$ de la variable respuesta y 0 a $\leq 0,5$ y se calculó el valor del K. Luego, se recalculó el índice considerando 100 posibles puntos de corte equidistantes entre 0,01 y 0,99, y se seleccionó el mejor valor obtenido. Para los modelos Poisson, se calculó el porcentaje de explicación como la desviación explicada respecto a la desviación total. Por último, para descartar una posible autocorrelación espacial entre los residuos de los modelos seleccionados, se construyeron variogramas (Cressie 1993) en S-plus 8.0, tomando distancias crecientes hasta la mitad de la distancia máxima entre pares de datos.

A lo largo de la tesis, se exploraron distintos protocolos y aproximaciones al modelado. En una primera etapa, se utilizaron procedimientos hacia adelante (*forward*), en los cuales a partir de un modelo nulo se procede a la adición de distintas variables explicativas, de a una a la vez. En una etapa posterior, se incursionó en procedimientos hacia atrás (*backward*), en los cuales se parte del modelo más completo posible que se va reduciendo paulatinamente². Todos los análisis se realizaron utilizando S-Plus 8.0 y el software libre R (R Development Core Team 2012), con los paquetes *boot* (Canty & Ripley 2012), *lme4* (Bates *et al.* 2011), *glmmML* (Broström 2009) y *Design* (Harrell 2009).

² Ver detalles metodológicos en los apartados de cada capítulo.

Análisis de nicho

El *outlying mean index* (OMI) es un análisis de nicho diseñado para estudios de gradientes, en el cual la varianza en la distribución de las especies es maximizada a lo largo de ejes de ordenamiento derivados de datos ambientales proporcionados por el investigador (Dolédec *et al.* 2000). Su concepción es similar al análisis de correspondencia canónica (CCA, siglas en inglés) o el análisis de redundancia (RDA, siglas en inglés) en cuanto a que permite el análisis simultáneo de todas las especies de un ensamble, pero cuenta con dos grandes ventajas. Por un lado, otorga un peso más homogéneo a las unidades de muestreo incluso si presentan pocas especies o pocos individuos, y por otro lado no asume *a priori* ninguna forma en la curva de respuesta de cada especie al gradiente ambiental (como sí es el caso del CCA y RDA con respuestas unimodales y lineales, respectivamente). Además, el OMI permite el uso combinado de variables cuantitativas y categóricas, y es robusto a la existencia de multicolinealidad entre las variables explicativas (Dolédec *et al.* 2000, Randa & Yunker 2006).

A partir de dos matrices que consignan las variables ambientales y las especies por sitio de muestreo, se describe la respuesta de las distintas especies y de la comunidad en su conjunto al ambiente a través del cálculo de los siguientes parámetros. La **marginalidad** o el **valor de OMI** representa la desviación de la posición promedio de la especie *i* respecto del origen; en otras palabras, es una medida de la distancia entre las condiciones de hábitat promedio utilizadas por la especie *i* y las condiciones promedio del área de estudio, representadas por una especie teórica generalista que tolera todo el rango de condiciones ambientales abarcado. Se asume entonces que las especies con alto valor de marginalidad están influenciadas por un subconjunto de las variables ambientales registradas y son consideradas especialistas, es decir, tienen requerimientos de hábitat específicos y un nicho estrecho. La **inerencia** es proporcional a la marginalidad promedio de las especies y representa una cuantificación de la influencia del ambiente en la separación de nicho. Se calcula como la suma de las distancias entre cada sitio en el cual la especie está presente y el origen en el eje coordinado de ordenamiento. La **tolerancia** es una medida de la amplitud de nicho asociada con las variables ambientales, en función del número de sitios en los cuales la especie está presente y la ubicación de dichos sitios a lo largo del gradiente ambiental. En consecuencia, la **tolerancia residual** es la varianza en el nicho de las especies no tenido en cuenta por el eje de marginalidad.

El método utiliza una prueba de permutaciones de Monte Carlo para evaluar la significación de la marginalidad, bajo la hipótesis nula de que cada especie y el ensamble completo son indiferentes a su ambiente. Por lo tanto, rechazar esta hipótesis significa que la segregación de nicho de una especie dada y del ensamble completo es efectiva a lo largo del gradiente ambiental estudiado. Este análisis se realizó en el software R (R Development Core Team 2012), con el paquete *ade4* (Dray & Dufour 2007).

CAPÍTULO III

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS EN FUNCION DEL USO DE LA TIERRA

En este capítulo, se identifica la oferta relativa de los distintos tipos de cuerpos de agua en el suelo y la riqueza y composición específica de mosquitos asociadas a cada uno de ellos en función del uso de la tierra.

Debido a la extrema sequía registrada en el Bajo Delta Entrerriano durante 2008-2009, la etapa inicial de este trabajo se desarrolló en la unidad de paisaje IV del Bajo Delta Bonaerense. En la misma, se identificaron cuatro usos de la tierra principales: peridoméstico, plantación de salicáceas, bosque secundario y pajonal de *Scirpus giganteus*.

El **objetivo** de este capítulo es evaluar las asociaciones entre el uso de la tierra y las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo (CAS). Para ello, los cuatro usos predominantes en la unidad de paisaje IV se caracterizaron en cuanto a (i) la disponibilidad de CAS como hábitats de cría potenciales, y (ii) las especies de mosquitos que los habitan.

Hipótesis

Dentro de un mismo paisaje, el uso de la tierra afecta:

- (a) la disponibilidad de distintos tipos de CAS;
- (b) la estructura de las comunidades de mosquitos.

Predicciones

En la unidad de paisaje IV, al menos algunos de los usos de la tierra (peridoméstico, bosque secundario, forestación y pajonal) difieren entre sí en cuanto a:

- (a) la oferta relativa de tipos de CAS;
- (b) la riqueza y/o composición de especies de mosquitos.

METODOLOGÍA

Diseño de muestreo

Previo al inicio de las campañas, durante el período abril – octubre 2008, se visitaron recreos, predios municipales y domicilios particulares distribuidos en el área de estudio. En la selección de los sitios de muestreo se priorizó capturar la heterogeneidad del paisaje y obtener un adecuado número de réplicas de los usos de la tierra descriptos. También se evaluó la superficie del predio (mínimo 5 ha), la accesibilidad en términos de costos y distancias y la posibilidad de pernocte. En función de estos criterios, se seleccionaron 10 de un total de 15 sitios visitados, localizados en las municipalidades de Tigre, San Fernando y Campana [Fig. III-2](#), los cuales presentaron dos, tres o los cuatro usos de la tierra en distintas proporciones [Fig. III-3](#). De este modo, se aseguró la inclusión de las combinaciones típicas de usos de la tierra de esta unidad de paisaje en el diseño de muestreo. El trabajo de campo se desarrolló entre noviembre 2008 y septiembre 2009, dividido en seis campañas bimestrales de 12 días consecutivos cada una.



Figura III-2. Imagen satelital extraída de Google Earth 6.2 en la cual se indican los 10 sitios seleccionados.

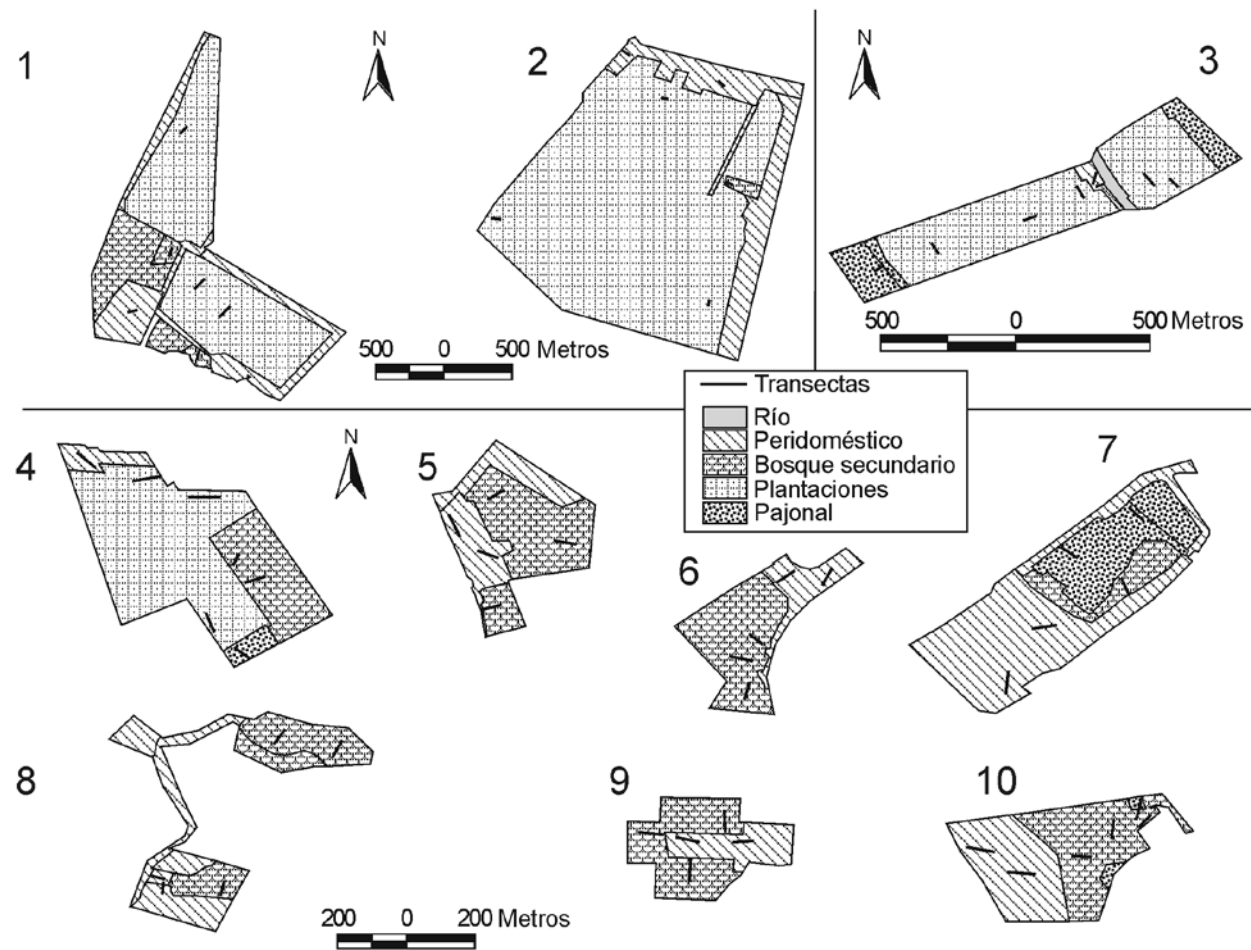


Figura III-3. Esquema de cada uno de los 10 sitios incluidos en la primera campaña. Se identifican los usos de la tierra presentes en cada uno y se muestran las transectas al azar inspeccionadas durante una de las seis campañas. La numeración de los sitios se corresponde con la Fig. III-2.

En cada sitio, se distribuyeron al azar de una a tres transectas por uso de la tierra, siendo el número de transectas proporcional al área ocupada por cada uno [Fig. III-3](#). Cada transecta, de un largo máximo de 50m, fue subdividida en estaciones de muestreo equidistantes 10m, cada una de las cuales consistió en un cuadrante de 4x4m. Las coordenadas geográficas de los puntos iniciales y finales de cada transecta se registraron con un geoposicionador satelital (Garmin eTrex Legend HCx) y se interpolaron los puntos intermedios. Todos los CAS localizados dentro de cada cuadrante fueron inspeccionados para inmaduros de mosquitos, siguiendo la metodología de muestreo detallada en el capítulo II. Debido al bajo número de criaderos encontrados dentro de las transectas, se realizó una búsqueda activa adicional de CAS fuera de las transectas con el único propósito de lograr una lista completa de la culicidofauna presente.

A su vez, cada CAS inspeccionado se categorizó para las siguientes variables: hidroperíodo (temporario, semipermanente o permanente), turbidez (claro o turbio, por estimación visual), nivel de insolación (nulo, parcial o total), movimiento del agua (si o no), profundidad (promedio de cinco mediciones tomadas con un palo graduado cada 5cm), contenido de materia orgánica (nulo, poco, intermedio o alto), cobertura de vegetación flotante (nula, parcial o total) y número de morfos predadores artrópodos o vertebrados (0, 1, 2 o ≥ 3).

Análisis de datos

Cuerpos de agua

Para cuantificar la disponibilidad de hábitats acuáticos en cada uso de la tierra, se calcularon valores de riqueza (número) y diversidad (índice de Shannon) de CAS. El efecto de los distintos períodos de muestreo y usos de la tierra sobre la diversidad se evaluó con un ANOVA de dos factores de efectos fijos. Se probó aditividad para descartar interacción entre los efectos principales (Tukey 1949) y se definieron contrastes *a priori* entre usos de la tierra con alto y bajo grado de intervención antrópica (peridoméstico + plantación vs. bosque secundario + pajonal) y dentro de cada nivel de intervención (peridoméstico vs. plantación y bosque secundario vs. pajonal). Por otro lado, la probabilidad de que un cuadrante seleccionado al azar contenga agua se modeló en función del uso de la tierra en un GLMM, incluyendo el período de muestreo como factor fijo y el sitio de muestreo como factor fijo o aleatorio. Se excluyeron los datos correspondientes a septiembre 2009 debido a la ausencia de cuadrantes secos en el pajonal. Las interacciones sitio \times uso de la tierra y sitio \times período de muestreo \times uso de la tierra no fueron incluidas debido a la falta de

ciertas combinaciones (*i.e.* no todos los usos de la tierra estaban presentes en todos los sitios, ver Fig. III-3).

Mosquitos

La presencia de mosquitos en función de las variables microambientales cualitativas registradas se evaluó con pruebas de proporciones independientes (Fleiss *et al.* 2003). Para comparar el número de especies presente en cada uso de la tierra, se estimó la riqueza esperada a través del índice Chao2, con sus respectivos intervalos de confianza al 95% (Chao 1987). La ocurrencia conjunta entre pares de especies se evaluó con una prueba de χ^2 que compara las frecuencias observadas y esperadas de co-ocurrencia bajo la hipótesis nula de independencia (Sokal & Rohlf 1969).

Además, se realizaron modelos lineales para dos variables respuesta, por un lado la probabilidad de que un CAS presente en un cuadrante seleccionado al azar contenga inmaduros de mosquitos y, por el otro, la riqueza de especies registrada en cada campaña. Ambas variables se modelaron en función del uso de la tierra con la distribución de errores correspondiente (binomial y Poisson, respectivamente) y las mismas especificaciones que el modelo de CAS presentado en la sección anterior.

La evaluación de disponibilidad de CAS y toda la estadística se realizó exclusivamente con datos colectados en transectas (*i.e.* al azar). Las capturas complementarias fuera de transecta sólo se incluyeron en las listas de composición de especies y en las estimaciones de riqueza de especies esperada.

RESULTADOS

Cuerpos de agua

El uso de la tierra fue un factor determinante en la composición y oferta relativa de tipos de CAS, en concordancia con la primera predicción. Se identificaron 10 tipos de CAS entre los 824 inspeccionados [Fig. III-4], caracterizados por combinaciones particulares de hidroperíodo, condiciones abióticas (turbidez, profundidad, movimiento del agua) y bióticas (presencia de vegetación flotante y morfos predadores) [Tabla III-1].

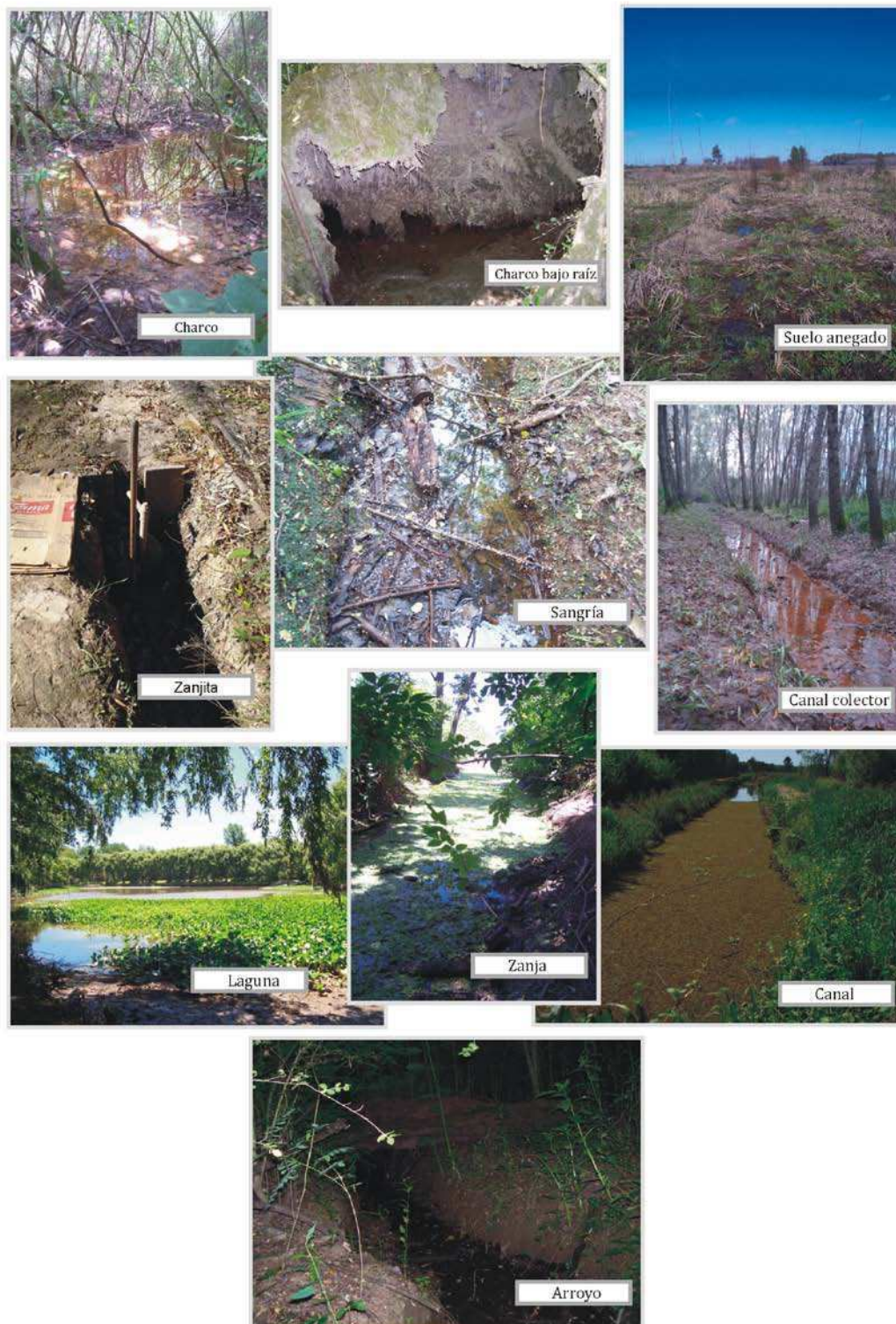


Figura III-4. Tipos de cuerpos de agua en el suelo identificados en la unidad de paisaje IV (Bajo Delta Bonaerense).

Tabla III-1. Caracterización de los tipos de cuerpos de agua en el suelo (CAS) encontrados en el Bajo Delta Bonaerense durante la primera campaña (Nov. 08 – Sep. 09). Para las variables cualitativas, se informa la categoría más frecuente.

Tipo de CAS	Nº revisados (%)	% con mosquitos	Hidoperíodo	Turbidez	Nivel de insolación	Movimiento	Profundidad media \pm SD (mín; máx), en cm	Contenido de materia orgánica	Cobertura de vegetación flotante	Predadores
Suelo anegado	295 (35,9)	45,1	temporario	claro	nulo parcial	no	7,9 \pm 6,8 (2; 42,5)	intermedio	nula	0
Charco	178 (21,7)	58,1	temporario	claro	nulo parcial	no	7,1 \pm 5,7 (2; 30)	intermedio alto	nula	0
Canal colector	117 (14,2)	44,4	semipermanente	turbio claro	nulo parcial	no	17,9 \pm 13,4 (2; 70)	intermedio	nula	0-1-2
Sangría	61 (7,4)	45,9	semipermanente	turbio claro	nulo parcial	no	14,1 \pm 25,4 (2; 50)	intermedio	nula	0
Canal	53 (6,4)	56,6	permanente	turbio claro	parcial	no	36,2 \pm 19,7 (5; 90)	intermedio	total	\geq 3
Zanja	42 (5,1)	47,6	permanente	claro	nulo parcial total	no	27,3 \pm 21,5 (2; 100)	intermedio	nula total	\geq 3
Laguna	25 (2,9)	56,0	permanente	turbio claro	parcial	no	41,7 \pm 25,4 (12,5; 100)	nulo poco	nula parcial total	0-1-2
Charco bajo raíz	20 (2,4)	65,0	semipermanente	turbio claro	nulo	no	9,7 \pm 5,4 (2; 20)	poco intermedio	nula	0
Arroyo	18 (2,2)	44,4	permanente	turbio claro	nulo	no si	25,9 \pm 20,6 (3,5; 70)	intermedio	nula	0
Zanjita	15 (1,8)	80,0	semipermanente	turbio claro	parcial	no	13,7 \pm 12,1 (2; 50)	nulo inter medio	nula	0-1

Algunos tipos de CAS estuvieron presentes en todos los usos de la tierra en proporciones variables (suelo anegado, charcos y canales de irrigación) en tanto que otros fueron específicos de un uso de la tierra determinado; las zanjitas se encontraron exclusivamente en peridoméstico, en tanto que lagunas y arroyos únicamente en bosque secundario [Tabla III-2]. Las áreas peridomésticas registraron una alta riqueza de CAS pero la mínima proporción de cuadrantes con agua. Los bosques secundarios presentaron la máxima riqueza, abarcando toda la gama de tipos de CAS con excepción de las zanjitas, y una alta proporción de cuadrantes con agua conformada principalmente por suelo anegado y charcos. Las plantaciones presentaron una oferta de CAS similar al bosque aunque menos rica en cuanto a tipos disponibles y con menor proporción de cuadrantes con agua. Por último, los pajonales presentaron el más alto porcentaje de suelo anegado y la mínima riqueza de CAS; no se registraron en este uso de la tierra cuerpos permanentes de ningún tipo.

Tabla III-2. Riqueza, diversidad (índice de Shannon) y disponibilidad (porcentaje de cuadrantes con agua) de cuerpos de agua en el suelo (CAS) en los cuatro usos de la tierra predominantes en el Bajo Delta Bonaerense durante la primera campaña (Nov. 08 – Sep. 09).

		USO DE LA TIERRA			
		Peridoméstico	Plantación de Salicaceae	Bosque secundario	Pajonal de <i>Scirpus giganteus</i>
Riqueza de CAS		7	6	9	4
Diversidad de CAS		1,79	1,42	1,60	0,35
Disponibilidad (%)	Suelo anegado	3,51	13,30	18,94	36,70
	Charco	3,01	1,77	5,49	2,75
	Canal colector	0,33	3,55	4,60	1,83
	Sangría	0,17	2,88	1,77	1,83
	Canal	0,67	0,89	0,18	0
	Zanja	0,83	0	0,18	0
	Laguna	0	0	0,18	0
	Charco bajo raíz	0	0,22	1,06	0
	Arroyo	0	0	1,95	0
	Zanjita	0,33	0	0	0
	Cualquier CAS		8,85	22,62	34,34

La diversidad de CAS varió significativamente en función del uso de la tierra ($F_{(3,15)} = 51,74$; $p < 0,001$), no así en función del período de muestreo ($F_{(5,15)} = 2,65$; $p = 0,066$) ni de la interacción entre ambos factores ($F_{(1,13)} = 0,16$; $p = 0,692$). Los valores máximos se registraron en los ambientes peridomésticos y los mínimos en los pajonales [Tabla III-2]. Agrupados por nivel de intervención antrópica, peridoméstico y plantación presentaron mayor diversidad que bosque y pajonal ($F_{(1,15)} = 97,46$; $p < 0,001$), en tanto que las diferencias también fueron significativas dentro de cada nivel de intervención (peridoméstico vs plantación: $F_{(1,15)} = 49,42$; $p < 0,001$; bosque vs pajonal: $F_{(1,15)} = 8,35$; $p < 0,05$).

La probabilidad de encontrar un cuadrante con agua, como estimador de la disponibilidad de hábitat, puede considerarse un indicador de cuán favorable es el ambiente para los mosquitos. Esta probabilidad **varió en función del uso de la tierra y del período de muestreo**, según el modelo seleccionado que incluyó al sitio como factor aleatorio y cuya efectividad de clasificación fue 50% mejor que el azar ($K = 0,5$; punto de corte = 0,46). La disponibilidad de agua fue significativamente **menor en el peridoméstico que en los otros tres usos de la tierra** y presentó valores mínimos en enero y máximos en noviembre [Fig. III-5]. La estacionalidad influyó a los cuatro usos de la tierra de manera equivalente, motivo por el cual la interacción entre ambos factores fue no significativa. La mínima probabilidad de encontrar agua durante enero es consecuencia del período seco registrado en la región durante el muestreo de verano [Fig. III-6]. En diciembre y enero, la evaporación potencial (representada por la curva de temperatura) superó a la precipitación, por lo cual se trataría de un período de déficit hídrico; datos meteorológicos tomados de la estación aeroparque Buenos Aires, NOAA Satellite and Information Service (2012).

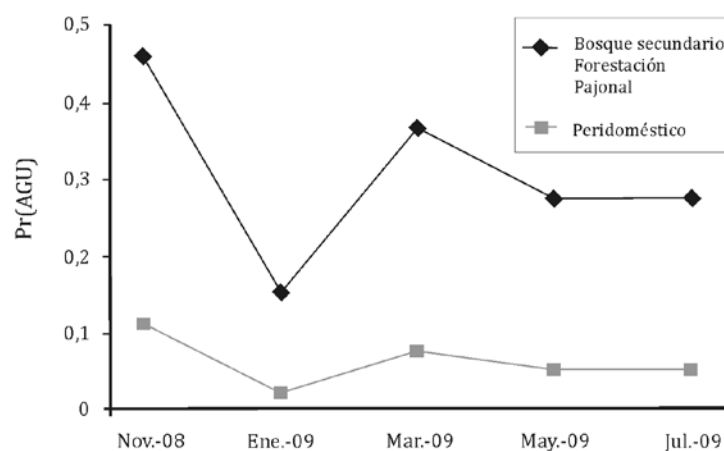


Figura III-5. Probabilidad media de encontrar un cuerpo de agua en el suelo en un cuadrante (prAGU) para cada uso de la tierra en función del período de muestreo.

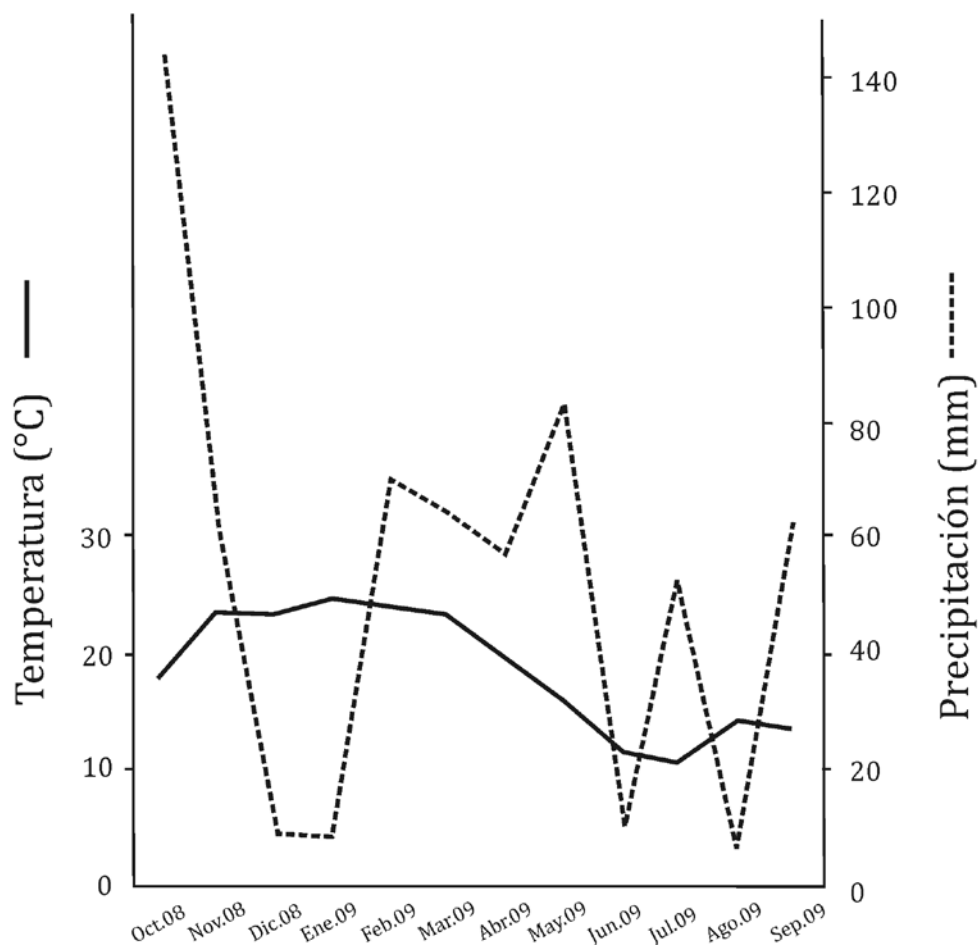


Figura III-6. Climatograma para el año de estudio, en donde se muestra el período de déficit hídrico pronunciado para los meses de diciembre y enero y moderado para junio y agosto.

Criaderos de mosquitos

Se colectaron inmaduros de mosquitos en los 10 tipos de CAS inspeccionados. El 33,8% de las 404 transectas presentó al menos un criadero y se encontraron en promedio dos criaderos por cada una (mínimo = 1,3 en julio; máximo = 2,4 en mayo). Casi la mitad (49,8%) de los CAS examinados fueron positivos para inmaduros, entre 44,8% y 56% para CAS dentro y fuera de transecta, respectivamente. En cuanto a las variables microambientales categóricas, **la presencia de inmaduros estuvo significativamente asociada con presencia de predadores** ($\chi^2_{(1)} = 6,7$; $p = 0,01$) y **abundante materia orgánica** ($\chi^2_{(3)} = 41,5$; $p < 0,001$). La primera variable estaría indicando un mayor hidroperíodo del criadero, dado que los predadores suelen demorar más en colonizar los hábitats y tienen ciclos de vida más largos. Por su parte, la

segunda puede estar vinculada a un mayor contenido de detrito (alimento para la mayoría de las larvas de culícidos) o a un dosel desarrollado, que provee tanto materia orgánica como sombreado.

La probabilidad de encontrar un criadero de mosquitos dependió del uso de la tierra, del período de muestreo y de la interacción entre ambos factores [Fig. III-7]. Áreas peridomésticas y pajonales presentaron el mismo patrón estacional con valores máximos en marzo y mínimos en mayo. Los bosques secundarios mostraron valores altos y sostenidos durante todo el año y las plantaciones presentaron los valores más altos en todos los períodos de muestreo exceptuando marzo. La efectividad de clasificación del modelo seleccionado fue 50% mejor que el azar ($K = 0,5$; punto de corte = 0,43).

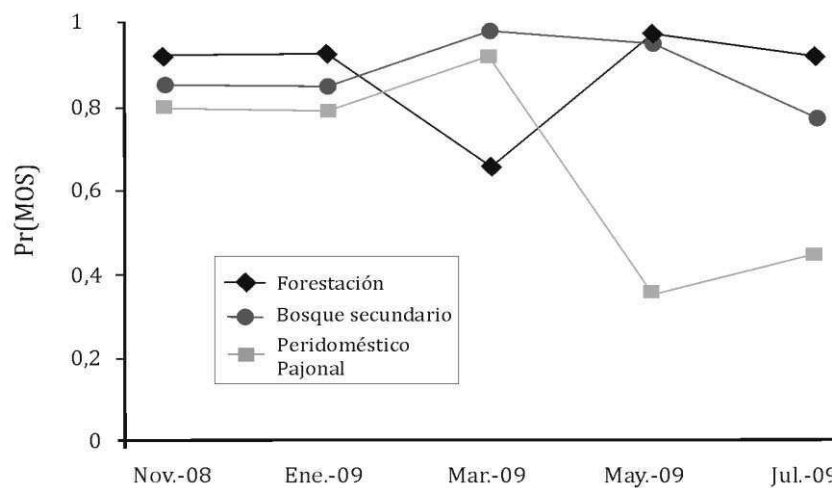


Figura III-7. Probabilidad media de que un cuerpo de agua en el suelo tenga inmaduros de mosquitos (prMOS) para cada uso de la tierra, en función del período de muestreo.

Especies de mosquitos

Se colectaron en total 4.569 ejemplares correspondientes a 23 especies distribuidas en 7 géneros: *Aedeomyia*, *Anopheles*, *Culex*, *Mansonia*, *Ochlerotatus*, *Psorophora* y *Uranotaenia*. Los géneros *Culex* y *Ochlerotatus* fueron los mejor representados, con registro de al menos un individuo en el 63,2 y 32,7% de los criaderos, respectivamente. Las especies con mayor ocurrencia también pertenecieron a estos géneros y fueron *Cx. dolosus* (42,9% de las muestras), *Oc. crinifer* (29,8%) y *Cx. intricatus* (21,7%). Estas tres especies estuvieron presentes durante todo el año, al igual que *Ad. squamipennis* (6,6%), en tanto que otras se registraron sólo en

períodos cortos aunque con elevadas abundancias (*Oc. serratus* 5,8% y *Ps. albigena/varipes* 10,4%).

Cada uso de la tierra presentó una riqueza y composición de especies característica, en concordancia con la segunda predicción. La riqueza observada fue mayor en áreas antropizadas y bosques secundarios que en pajonales. La riqueza esperada siguió la misma tendencia que los valores observados para cada uso de la tierra, siendo los pajonales el único uso de la tierra con intervalos de confianza no solapados [Fig. III-8]. Un grupo de seis especies (las tres especies más frecuentes junto con *Oc. serratus*, *Ps. albigena/varipes* y *Ps. ferox*) fueron colectadas en todos los usos de la tierra, aunque en distintas proporciones. Los valores máximos de índice de criaderos se registraron en bosque secundario para *Oc. crinifer* y *Cx. intricatus* (0,18 y 0,21; respectivamente) y en bosque y pajonal para *Cx. dolosus* (0,19). Otras siete especies sólo estuvieron ausentes en los pajonales, mientras que un último grupo de especies fue exclusivo de un uso de la tierra determinado [Tabla III-3]. **El mejor modelo para la riqueza incluyó al uso de la tierra y el período de muestreo** como factores fijos y al sitio como factor aleatorio, y explicó el 33,8% de la variabilidad.

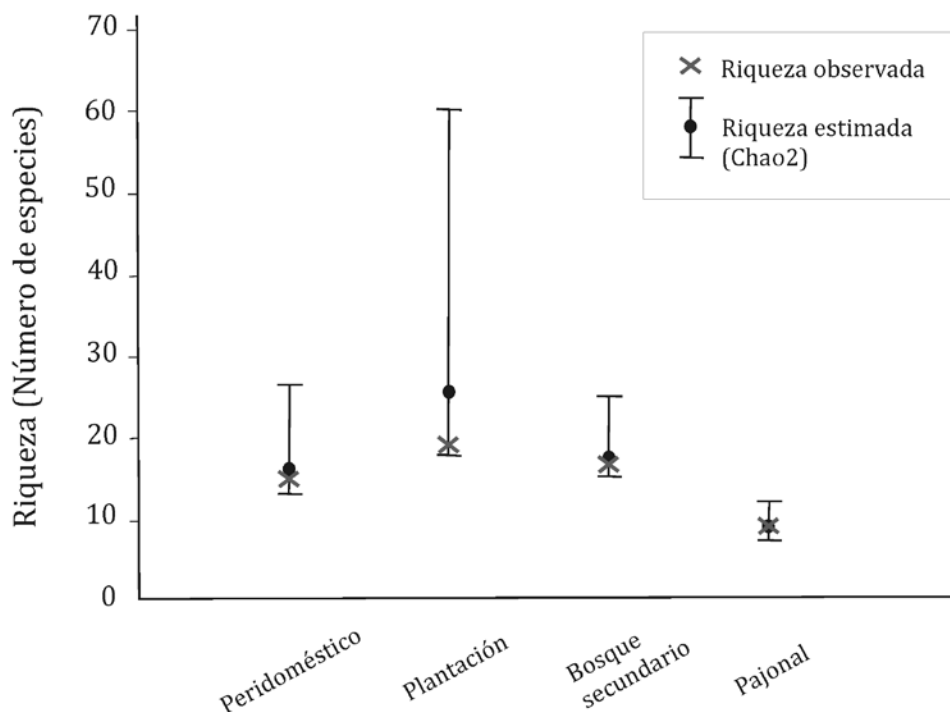


Figura III-8. Riqueza de especies observada y esperada (estimador Chao2, valor medio e intervalo de confianza) para cada uno de los cuatro usos de la tierra.

Tabla III-3. Composición de especies de mosquitos en cada tipo de cuerpo de agua en el suelo (CAS) para cada uso de la tierra, y riqueza observada global por CAS en el Bajo Delta Bonaerense durante la primera campaña de la tesis (Nov. 08 – Sep. 09). La presencia de cada especie está representada por la letra correspondiente al uso de la tierra en el cual se localizó el CAS criadero. D=peridoméstico, P=plantación de salicáceas, B=bosque secundario y M=pajonal de *Scirpus giganteus*. Las letras entre corchetes debajo de cada tipo de CAS indican el/los uso/s de la tierra en los cuales se encontró cada tipo de CAS, independientemente de si fue o no positivo para alguna especie.

	Nº muestras	CAS									
		Suelo anegado [D P B M]	Charco [D P B M]	Canal colector [D P B M]	Sangría [D P B M]	Canal [D P B]	Zanja [D B]	Laguna [D B]	Charco bajo raíz [P B]	Arroyo [B]	Zanjita [D]
<i>Aedeomyia squamipennis</i>	27			P		D P B	D	D			
<i>Anopheles</i> sp1	1		B								
<i>An.</i> sp2	1		P								
<i>Culex bidens</i>	4		P B	P					B		
<i>Cx. chidesteri</i>	3		B	P			D				
<i>Cx. dolosus</i>	174	P B M	D P B M	D P B	P B M	D P B	D B	D	P B	B	D
<i>Cx. lahillei</i>	1		P								
<i>Cx. maxi</i>	2		B								
<i>Cx. mollis</i>	8	B	P B	P			D				D
<i>Cx. pipiens</i>	18	D B	D	P		D			B		D
<i>Cx. tatoi</i>	15	P B	D P B	B	P B	D				B	
<i>Cx. intricatus</i>	88	P B M	D P B	P B	P B	D P B	D	D B	P B	B	
<i>Mansonia indubitans</i>	1					P					
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i>	9	P B	D	P		D					
<i>Oc. crinifer</i>	124	D P B M	D P B M	D P	D P B	D B	D	D	B	B	D
<i>Oc. scapularis</i>	4		D	B		D					D
<i>Oc. serratus</i>	24	P B M	D B	B				D			
<i>Psorophora albigena/varipes</i>	43	P B M	D B	D B	P B	B					
<i>Ps. discruciens</i>	1	M									
<i>Ps. ferox</i>	26	P B M	D P B	B	B		D		B		D
<i>Uranotaenia apicalis</i>	4	M		P				D			
<i>Ur. nataliae</i>	4			P M							
<i>Ur. pulcherrima</i>	8		P B	P		D B	D	D			
Riqueza		12	18	17	6	11	8	7	6	4	6

Las especies presentaron distinto grado de especificidad en relación a los tipos de criadero. *Cx. dolosus* y *Oc. crinifer* no mostraron restricciones ya que se colectaron en los 10 tipos de CAS. En este sentido, se registró una asociación positiva significativa entre ambas especies, que fueron colectadas juntas el doble de lo esperado por azar. Por su parte, se encontraron ejemplares de *Cx. intricatus* en todos los tipos de CAS con excepción de las zanjitas. *Uranotaenia nataliae* se presentó exclusivamente en canales colectores, mientras que *Mansonia indubitans* y *Ad. squamipennis* se asociaron a hábitats con vegetación flotante. **El tipo de criadero con mayor riqueza de especies fue el charco**, con inmaduros correspondientes a 18 especies [Tabla III-3]. Todas las especies presentes en charcos bajo raíz también se encontraron en los charcos, reafirmando la idea de que los primeros son en realidad una subcategoría dentro de los segundos. Lo mismo ocurrió con sangrías y zanjitas respecto de canales colectores.

DISCUSIÓN

El uso de la tierra fue un factor determinante de la disponibilidad de CAS y de la estructura de las comunidades de mosquitos en el Bajo Delta Bonaerense. Los cuatro usos considerados presentaron marcadas diferencias respecto a la oferta relativa y diversidad de hábitats acuáticos disponibles, las cuales se tradujeron en valores de riqueza y composición de especies característicos para cada uso de la tierra. Áreas peridomésticas, plantaciones de salicáceas y bosques secundarios presentaron valores altos y comparables de riqueza de especies, superando ampliamente a los pajonales. Algunas especies se colectaron en todos los usos, mientras que otras fueron exclusivas de uno particular y otras estuvieron ausentes únicamente en los pajonales. Si bien éstos últimos ambientes ofrecieron la mayor proporción de su superficie cubierta con agua, se trató principalmente de suelo homogéneamente anegado y la baja riqueza y diversidad de CAS disponibles como hábitats para los inmaduros de mosquitos estaría explicando el menor número de especies. En cuanto al nivel de antropización, en los ambientes con mayor grado de intervención se registró la mayor diversidad de tipos de CAS y la mayor riqueza de especies (en áreas peridomésticas y plantaciones, respectivamente). Sin embargo, por su localización en los albardones y el control del nivel del agua, ambos usos de la tierra antrópicos ofrecieron la menor superficie cubierta con agua, lo cual podría limitar la productividad de mosquitos en estos ambientes. Dado que la abundancia de inmaduros no fue evaluada, queda planteado el interrogante de cuál es la asociación real entre el grado de intervención humana y la productividad final de adultos. Al respecto, un estudio realizado en Nueva Zelanda determinó que el uso de la tierra no sólo está asociado a la oferta de tipos de criaderos, sino también a las densidades de inmaduros de mosquitos, siendo éstas

significativamente mayores en áreas urbanas y praderas que en bosques nativos (Leishnam *et al.* 2005).

La asociación entre el uso de la tierra y distintos atributos de las comunidades de mosquitos ya había sido descrita para distintos tipos de hábitats acuáticos en otras regiones. En concordancia con lo informado en este capítulo, en Venezuela la riqueza de especies en CAS fue mayor en ambientes con doseles desarrollados y mayor complejidad estructural (Alfonzo *et al.* 2005). Yanoviak *et al.* (2006) no encontraron diferencias en la riqueza pero sí en la composición de especies de macroinvertebrados en colecciones de agua en huecos de árboles (*i.e.* fitotelmata) entre ambientes forestados y no forestados del Amazonas peruano, con efectos tanto en los mosquitos como en sus predadores.

Como fue mencionado previamente, los humedales son considerados ambientes extremadamente favorables para la proliferación de mosquitos (Dale & Knight 2008). Esto se corroboró en la región del Bajo Delta Bonaerense, donde se identificaron diez tipos de CAS actuando como hábitat de inmaduros de un número variable de especies (máximo para los charcos y mínimo para los arroyos). **La mitad de los CAS fue positiva para inmaduros** y la probabilidad de encontrar criaderos fue superior al 65% en todos los usos de la tierra durante todo el año, con la excepción de áreas peridomésticas y pajonales durante el invierno. Dicho descenso podría deberse a la falta de dosel en estos ambientes, que ejerce un efecto protector contra las bajas temperaturas. Respecto al período seco durante el verano, es razonable asumir que la sequía afectó a todos los usos de la tierra en forma proporcional, por lo cual no se verían afectadas las conclusiones enunciadas respecto al efecto del uso de la tierra sobre la estructura de las comunidades de mosquitos.

En esta etapa inicial del estudio, se registraron 23 especies de culícidos. El género *Culex* fue el de mayor cantidad de especies, conformando aproximadamente el 40% de todos los inmaduros colectados, seguido por *Ochlerotatus*, *Psorophora* y *Uranotaenia*. Una representación similar de géneros y especies se registró en Punta Lara, una zona cercana (< 70km) pero no insular sujeta al mismo régimen climático (Balseiro 1989, Ronderos *et al.* 1992). Las distintas especies se encontraron en tipos de CAS con diferentes características, lo cual estaría reflejando la **partición de nichos entre el conjunto de especies de mosquitos** que crían en los ambientes acuáticos estudiados. Ciertas especies tales como *Cx. dolosus* y *Oc. crinifer* no mostraron restricciones en cuanto a sus requerimientos de hábitat, proliferando en todos los tipos de CAS, mientras que otras como *Ur. nataliae* y *Ma. indubitans* se asociaron a ambientes particulares y podrían clasificarse como especialistas. Éstas últimas son muy sensibles al cambio ambiental, dado que la reducción o potencial desaparición de su hábitat específico podría comprometer seriamente su subsistencia en la región. Sin embargo, el hecho de que las especies especialistas sean generalmente poco abundantes hace imposible establecer si los

patrones observados son consecuencia de una verdadera especificidad de hábitat o de la baja abundancia de una especie con hábitos generalistas.

Los resultados presentados hasta el momento se resumen en forma esquemática en la **Fig. III-8**. Dichos resultados apoyan las dos predicciones planteadas al comienzo de este capítulo en cuanto a que **el uso de la tierra afecta dos atributos de las comunidades de mosquitos, la riqueza y la composición de especies, a través de la oferta diferencial de CAS**. Aunque no se encontró una tendencia direccional clara de los atributos comunitarios en función de la antropización, sí se vio que distintas modificaciones hechas por el hombre influyen en los patrones de distribución de las especies. Muturi *et al.* (2007) advirtió que todos los usos de la tierra con distinto grado de intervención antrópica deben ser considerados si se pretende reducir las densidades de mosquitos a través del manejo de sus hábitats de cría. En consecuencia, es importante comprender los efectos del ambiente a mesoescala sobre la dinámica local de los mosquitos, lo cual sería de utilidad en la vigilancia y control de vectores.

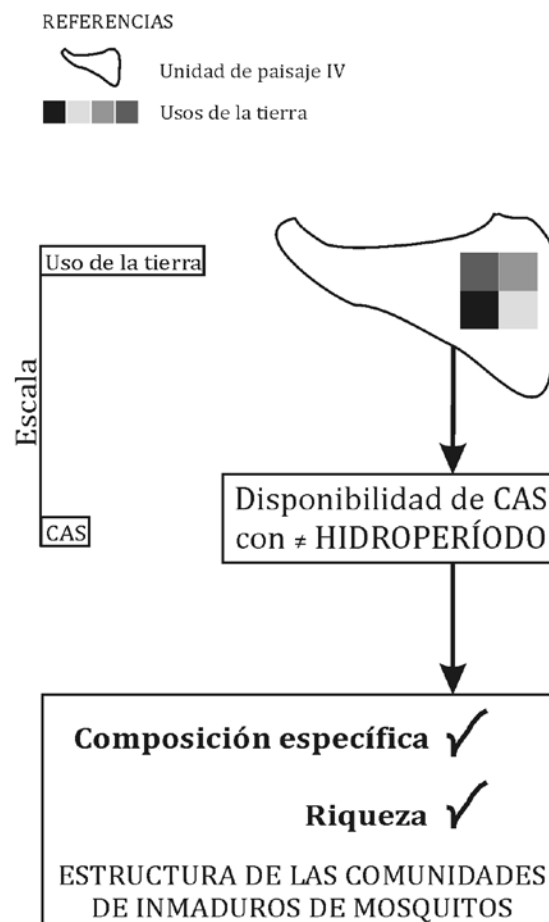


Figura III-8. Resumen esquemático del efecto del uso de la tierra sobre dos atributos de las comunidades de inmaduros de mosquitos, a través de la disponibilidad diferencial de cuerpos de agua en el suelo (CAS) con distinto hidroperíodo.

CAPÍTULO IV

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS EN FUNCION DE LA ESTACIONALIDAD, LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS CUERPOS DE AGUA Y EL USO DE LA TIERRA

En este capítulo, se estudia la variación de dos atributos comunitarios, la riqueza de especies y la diversidad α , en función de la estacionalidad, el uso de la tierra, el hidropérido y las características fisicoquímicas de los cuerpos de agua.

En el capítulo III, se concluyó que el uso de la tierra afecta a la riqueza y composición específica de mosquitos a través de la oferta diferencial de cuerpos de agua en el suelo (CAS) con distinto hidropériodo. Estos atributos comunitarios variaron significativamente en función del período de muestreo, mostrando también una tendencia estacional. Además, se encontraron asociaciones entre la presencia de mosquitos y variables cualitativas características del microambiente. En función de estos resultados, se establecieron como **objetivos** para la segunda campaña caracterizar la estructura de las comunidades de inmaduros de mosquitos de CAS en función de la estacionalidad, el uso de la tierra y las características de los CAS (tanto en cuanto al hidropériodo como a variables fisicoquímicas).

Hipótesis

H₁: la estructura de las comunidades de inmaduros de mosquitos varía a lo largo del año.

H₂: dentro de un uso de la tierra determinado, la estructura de la comunidad de inmaduros de mosquitos varía de acuerdo a la categoría de hidropériodo del CAS considerado.

H₃: un CAS de una categoría de hidropériodo dada presenta la misma estructura de la comunidad de inmaduros de mosquitos en distintos usos de la tierra.

H₄: un CAS de una categoría de hidropériodo dada presenta las mismas características fisicoquímicas en distintos usos de la tierra.

Predicciones

P₁: los valores de riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos varían a lo largo del año.

P₂: dentro de cada uso de la tierra (peridoméstico, bosque secundario, plantación y pajonal), los valores de riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos varían entre CAS temporarios, semipermanentes y permanentes.

P₃: los CAS temporarios, semipermanentes y permanentes presentan cada uno valores similares de riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos en peridoméstico, bosque secundario, plantación y pajonal.

P₄: los CAS temporarios, semipermanentes y permanentes presentan cada uno valores similares de temperatura del agua, pH, conductividad eléctrica y contenido de oxígeno disuelto en peridoméstico, bosque secundario, plantación y pajonal.

METODOLOGÍA

Diseño de muestreo

Las campañas se desarrollaron en cuatro de los 10 sitios utilizados durante el primer año **Fig. IV-1**. Este subconjunto de sitios presentó la mayor heterogeneidad y toda la gama de usos de la tierra, tipos de CAS y especies registrados durante la primera campaña. Los sitios se visitaron mensualmente en días consecutivos durante un año, desde diciembre de 2009 a noviembre de 2010.

Se definieron tres categorías de CAS en función de su hidroperíodo: permanente (> 3 meses), semipermanente (1 a 3 meses) y temporario (< 1 mes). Los CAS temporarios incluyen charcos, suelo anegado y charcos bajo raíz, que si bien fueron previamente clasificados como semipermanentes, se demostró que son una subcategoría dentro de los charcos dada su composición específica y por ello se incluyen aquí. La categoría semipermanente engloba canales colectores, sangrías y zanjitas, y la permanente, canales, zanjas y lagunas. Los arroyos fueron excluidos de este análisis por ser muy escasos y presentar un bajo índice de criaderos.

En cada uso de la tierra de cada sitio, se tomaron tres puntos al azar sobre el terreno y para cada punto se inspeccionó el CAS temporario, semipermanente y permanente más cercano hasta un radio máximo de 25m. Los muestreos de inmaduros se realizaron por tiempo, proporcional al tamaño del CAS para aquellos de extensión menor a 16m² (ver Tabla II-1); para CAS de mayor tamaño, se delimitó un cuadrante de 4x4m que se registró durante 12 minutos. En caso de ausencia de CAS de alguna de las categorías dentro del radio establecido, se procedió a la búsqueda no aleatoria dentro del uso de la tierra correspondiente hasta completar tres CAS de cada categoría de hidroperíodo por uso de la tierra. Se registraron las siguientes características de cada CAS: presencia y tipo de vegetación (flotante, emergente, sumergida), nivel de insolación (nulo, parcial o total) y presencia de materia orgánica (si o no). Además, se midieron las siguientes variables fisicoquímicas utilizando instrumentos específicos de medición a campo: pH, conductividad eléctrica (medidor combinado de pH/CE/TDS Hanna HI 9813), temperatura del agua y oxígeno disuelto (oxímetro portátil Hanna HI 9146). Estas mediciones se realizaron inmediatamente después del relevamiento de inmaduros dentro de los 10cm superficiales de agua, zona en la cual las larvas de mosquitos típicamente pasan la mayor parte del tiempo (Merritt *et al.* 1992, Beketov *et al.* 2010). Se registraron las coordenadas geográficas de los puntos aleatorios y de los CAS inspeccionados mediante un geoposicionador satelital (Garmin eTrex Legend HCx).

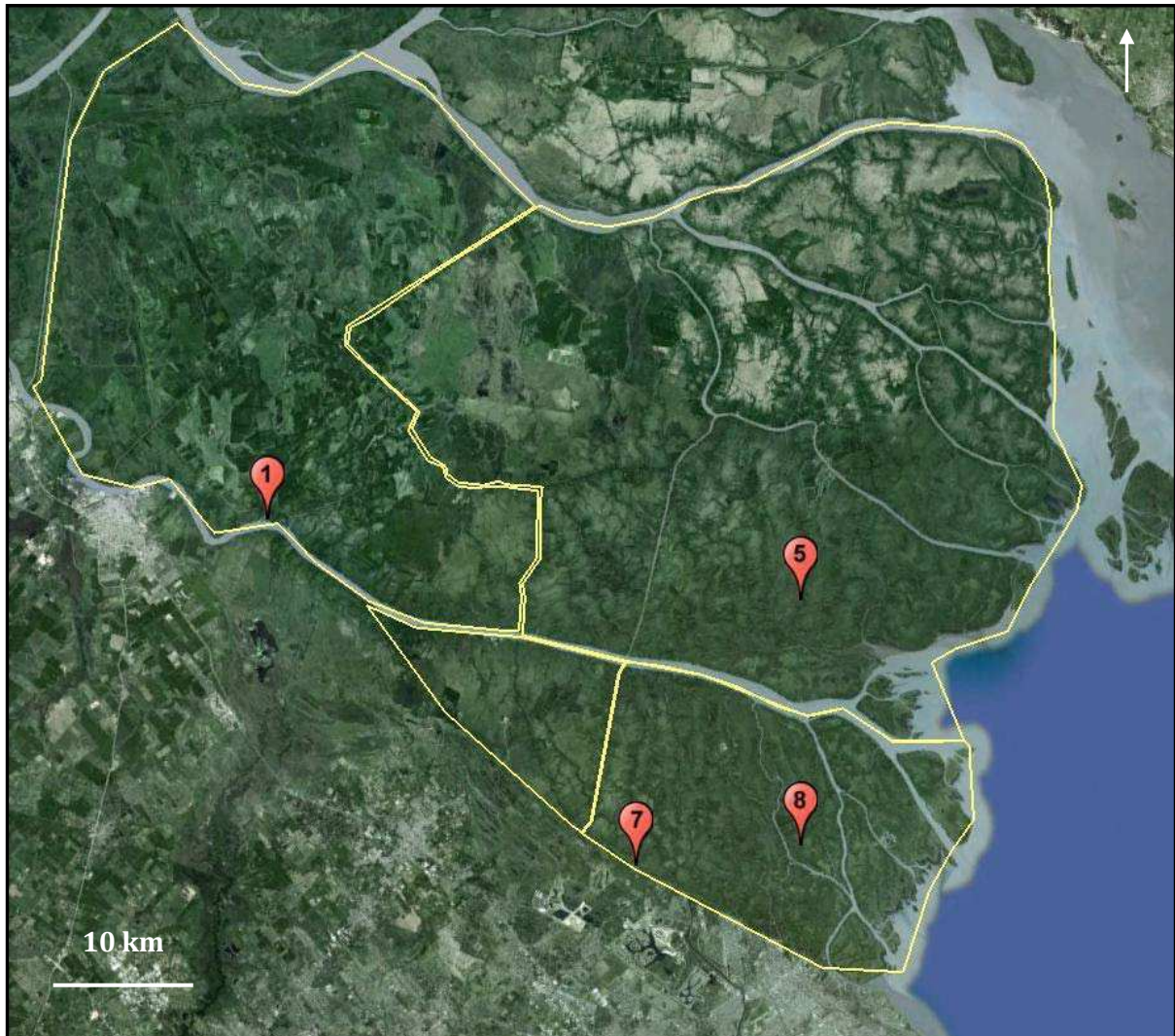


Figura IV-1. Imagen satelital extraída de Google Earth 6.2 en la cual se observan los cuatro sitios seleccionados para la segunda campaña. Se respetó la numeración de sitios del capítulo III.

Análisis de datos

Los CAS localizados en las plantaciones de salicáceas (< 11%) fueron excluidos por su alta variabilidad, lo cual dificultaba el análisis. De los restantes tres usos de la tierra, sólo se incluyeron en estos análisis los CAS de tamaño mayor a 16m², cuyas abundancias de inmaduros de mosquitos son comparables por haber sido inspeccionados a un tiempo de muestreo fijo.

Para evaluar cuán representativo de las condiciones meteorológicas promedio del área fue el año de estudio, los valores de temperatura promedio mensual y de precipitación acumulada del período diciembre 2009 – noviembre 2010 se compararon con los valores medios históricos de los últimos 30 años (1981-2010). Los datos de temperatura se obtuvieron de la estación meteorológica de San Fernando y los de precipitación, del aeroparque de Buenos Aires (NOAA Satellite and Information Service 2012).

Las 12 campañas de muestreo se agruparon en las cuatro estaciones climáticas: verano (diciembre-enero-febrero), otoño (marzo-abril-mayo), invierno (junio-julio-agosto) y primavera (septiembre-octubre-noviembre). Para caracterizar la estacionalidad de los distintos atributos comunitarios (H_1) se calcularon valores mensuales y estacionales de riqueza y diversidad α de especies. Si bien en la primera campaña ya se habían encontrado variaciones de los valores de riqueza en función del período de muestreo y del uso de la tierra, la ausencia de interacción entre ambos factores permitió el análisis temporal agrupando todos los usos de la tierra. Se graficaron curvas de rarefacción para visualizar la acumulación de especies en función del número de muestras y se calculó el estimador de riqueza Chao1 \pm desvío estándar (SD) para cada estación. Los valores de diversidad se compararon entre estaciones con la prueba de Hutcheson (Hutcheson 1970). Los valores mensuales de temperatura y precipitación acumulada y las anomalías de ambas variables respecto a los promedios históricos se asociaron a los valores mensuales de los atributos comunitarios a través de correlaciones de Spearman. Esto se analizó dentro del mismo mes y también con un retardo (“lag”) de un mes (*e.g.* la riqueza en febrero se correlacionó con la temperatura media en enero) para tener en cuenta posibles efectos de las variables ambientales mencionadas en la bionomía de inmaduros y adultos de mosquitos.

Para evaluar cómo varían la riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos de acuerdo al hidropériodo del CAS y al uso de la tierra, se realizó un análisis combinando bootstrap y ANOVA. Se consideraron tres factores, la estación (cuatro niveles), el uso de la tierra (tres niveles) y la categoría de hidropériodo del CAS (tres niveles). No pudieron evaluarse los tres factores simultáneamente debido a la ausencia de CAS permanentes en bosque secundario y de CAS semipermanentes y permanentes en pajonal. Dada esta restricción, la puesta a prueba

de las hipótesis planteadas pudo realizarse a través de ANOVAs de dos factores para las siguientes combinaciones: estación x categoría de CAS dentro del uso de la tierra peridoméstico (H_2) y estación x uso de la tierra para los CAS temporarios (H_3) [Tabla IV-1](#). Para ello, se seleccionaron al azar y con reposición cinco CAS con mosquitos de cada tratamiento (*i.e.* cada celda, *e.g.* verano-temporario para H_2 y verano-peridoméstico para H_3) y se calculó la riqueza (S) y diversidad α (H'). Este paso se repitió seis veces, obteniendo seis valores de S y H' para cada tratamiento. Con ellos se corrieron los ANOVAs de dos factores (estación x categoría de CAS y estación x uso de la tierra) y se obtuvieron valores de p para los efectos principales y para la interacción. El procedimiento completo (extracción de cinco CAS para cada tratamiento, cálculo de S y H' y corrida de los ANOVAs) se repitió 100 veces y se evaluó la distribución de los p para determinar cuáles factores eran significativos. Los análisis se efectuaron en R (R Development Core Team 2012).

El análisis de microambiente se basó en las cuatro variables continuas registradas, *i.e.* pH, conductividad eléctrica, temperatura del agua y oxígeno disuelto. Dichas variables presentaron valores bajos de correlación entre pares ($|r| < 0,3$), por lo tanto cada una se evaluó de manera independiente. Las diferencias en los valores de cada variable entre CAS con y sin mosquitos para todas las especies juntas y para las más frecuentemente colectadas se analizaron con regresiones logísticas. Nuevamente, debido a la ausencia de ciertas categorías de CAS en algunos ambientes, el efecto del uso de la tierra sobre las características microambientales de CAS con un determinado hidroperíodo (H_4) sólo pudo ponerse a prueba para CAS temporarios [Tabla IV-1](#). Estas diferencias se exploraron, en primer término, con pruebas de Kruskal-Wallis. Para desglosar el efecto del microambiente de un posible efecto estacional, aquellas variables que dieron significativas se ingresaron como variables respuesta en un GLM incluyendo el uso de la tierra y la estación como variables explicativas. La significación de cada variable se evaluó mediante la razón de desviación entre el modelo completo y aquel sin la variable puesta a prueba, según un χ^2 con un grado de libertad al excluir una variable microambiental (continua) y tres grados de libertad al remover la estación (cuatro niveles).

Tabla IV-1 – Representación gráfica de los tratamientos utilizados para poner a prueba tres de las hipótesis planteadas. El cuadrado negro representa la hipótesis 2 y el gris, las hipótesis 3 y 4. La tilde (√) y la cruz (X) indican presencia y ausencia de esa categoría de cuerpo de agua (CAS) en un uso de la tierra dado, respectivamente.

		USO DE LA TIERRA		
		peridoméstico	bosque secundario	pajonal
HIDROPERÍODO DEL CAS	temporario	√	√	√
	semipermanente	√	√	X
	permanente	√	X	X

RESULTADOS

En líneas generales, **el período de estudio fue representativo de las condiciones meteorológicas promedio del área**. Los valores de temperatura media registrados para el año de muestreo fueron muy similares a los valores históricos, en tanto que los de precipitación acumulada tuvieron un comportamiento similar la mayor parte del año pero mostraron un pico anómalo durante el mes de febrero [Fig. IV-2](#).

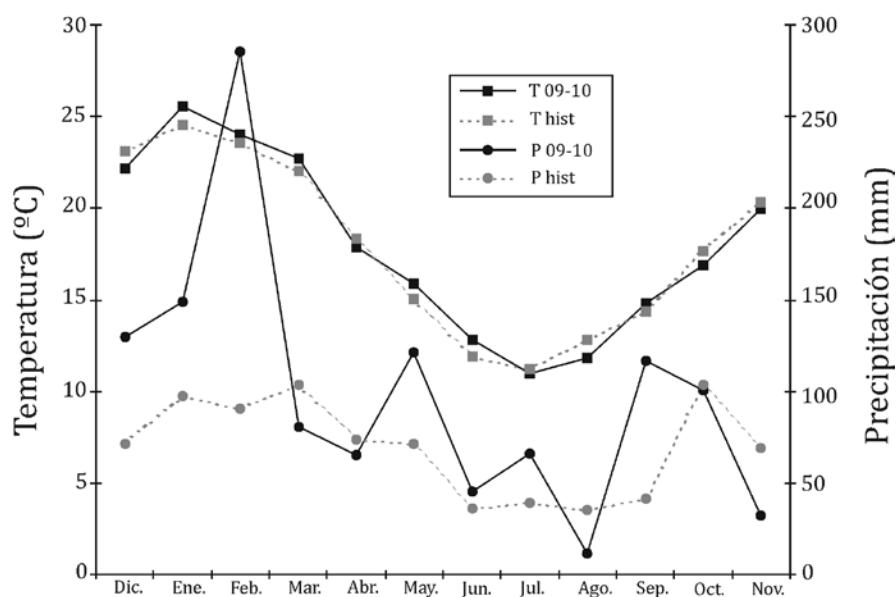


Figura IV-2. Temperatura media (eje izquierdo) y precipitación acumulada (eje derecho) mensuales del año de estudio ("T 09-10" y "P 09-10", respectivamente) comparadas con el promedio histórico de los últimos 30 años (1981-2010) ("T hist" y "P hist").

Atributos comunitarios en función de la estacionalidad

Al comparar los CAS dentro y fuera del radio de 25m, no se encontraron diferencias en el porcentaje de ocupación por mosquitos ni en las curvas de acumulación de riqueza de especies. Por lo tanto, todos los CAS se agruparon y analizaron en conjunto. Se inspeccionaron 322 CAS, de los cuales el 65,2% fue positivo para inmaduros de mosquitos. Se colectaron e identificaron un total de 2.313 ejemplares, pertenecientes a 19 especies distribuidas en los géneros *Anopheles*, *Aedeomyia*, *Culex*, *Ochlerotatus*, *Psorophora* y *Uranotaenia*. En líneas generales, la composición de géneros y especies fue similar a la registrada durante la primera campaña (capítulo III); se colectó solo una especie, *Cx. (Mel.) taeniopus*, que no había sido hallada con anterioridad. **Los distintos géneros mostraron patrones estacionales variados.** El género *Culex* estuvo presente durante todo el año, representado por ocho especies pero mayormente dominado por *Cx. dolosus* y *Cx. intricatus*. Las especies de *Psorophora* sólo se colectaron durante el verano y las de *Uranotaenia* estuvieron ausentes en el invierno [Fig. IV-3]. Al igual que en la campaña anterior, las especies más abundantes fueron *Cx. dolosus*, *Oc. crinifer* y *Cx. intricatus*; junto con *Ad. squamipennis*, *Oc. albifasciatus* y *Ps. ferox*, sumaron el 87,4% de todos los inmaduros colectados.

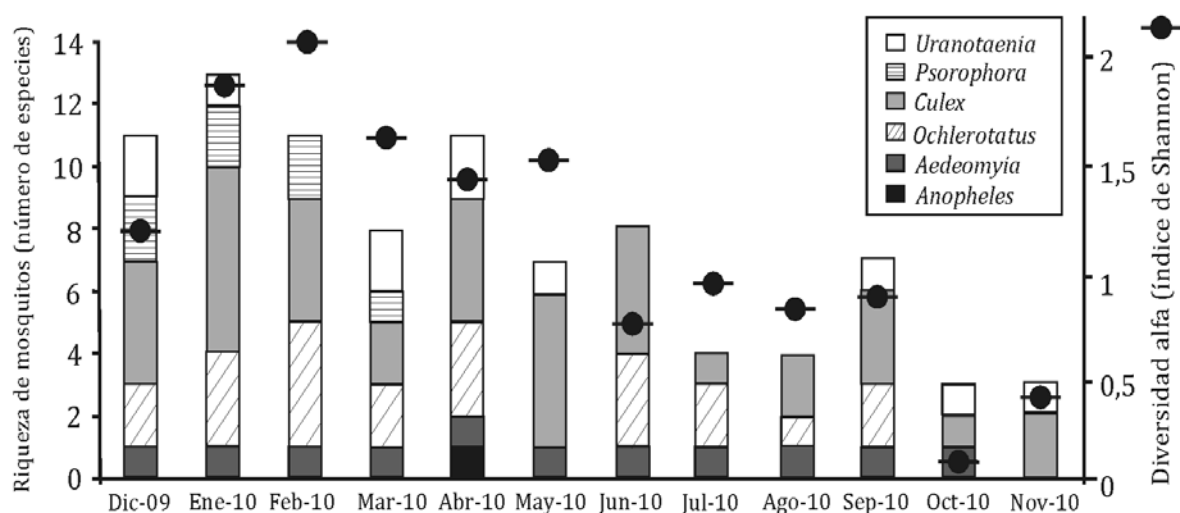


Figura IV-3. Riqueza por género (eje izquierdo) y diversidad α (eje derecho) mensuales de especies de mosquitos en cuerpos de agua en el suelo del Bajo Delta Bonaerense.

Tanto la riqueza como la diversidad α de especies presentaron tendencias estacionales significativas, en concordancia con la primera predicción planteada. La riqueza observada durante el verano fue mayor que en otoño y presentó valores mínimos en invierno y primavera [Fig. IV-3]. Los valores de riqueza esperada para cada estación fueron muy cercanos a los observados, con excepción de la primavera [Tabla IV-2]. La diversidad difirió significativamente entre todas las estaciones excepto entre invierno y primavera; el valor mensual más alto se registró en febrero y el mínimo en octubre [Fig. IV-3]. Se encontraron correlaciones positivas significativas entre las variables climáticas y la riqueza y diversidad mensuales [Tabla IV-3].

Tabla IV-2. Caracterización por estación de la comunidad de inmaduros de mosquitos que cría en cuerpos de agua en el suelo (CAS) en el Bajo Delta Bonaerense. En la columna de diversidad, letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) por prueba de Hutcheson. H' = índice de Shannon; SD = desvío estándar.

	Diversidad (H')	Equitatividad	Riqueza observada	Chao1 media \pm SD	Nº de CAS revisados	Nº de muestras	Nº de inmaduros
Verano (Dic.09-Feb.10)	2,10 ^a	0,74	17	17,5 \pm 1,3	96	64	891
Otoño (Mar.10-May.10)	1,85 ^b	0,72	13	13,0 \pm 0,3	76	48	444
Invierno (Jun.10-Ago.10)	0,84 ^c	0,38	9	9,3 \pm 0,9	79	60	349
Primavera (Sep.10-Nov.10)	0,76 ^c	0,37	8	12,5 \pm 7,2	71	38	528

Tabla IV-3. Coeficientes de correlación de Spearman entre las condiciones meteorológicas y los atributos de la comunidad de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo del Bajo Delta Bonaerense.

	Riqueza	Diversidad α
T 09-10	0,606 *	0,601 *
T 09-10 con retardo #	0,706 **	0,755 **
P 09-10	0,571 *	0,366
P 09-10 con retardo #	0,521	0,773 **
Anomalía T ##	0,404	0,476
Anomalía P ##	0,521	0,490

T: temperatura; P: precipitación

retardo de un mes (atributo de mosquitos en mes k correlacionado con variable climática en mes k -1)

anomalía calculada como la diferencia entre el período de estudio y el promedio histórico.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Atributos comunitarios en función del hidroperíodo

Con respecto a la variación de los atributos comunitarios entre categorías de CAS dentro del uso peridoméstico, para la riqueza se verificó un efecto significativo tanto de la estación como de la categoría de hidroperíodo junto con una interacción significativa entre ambos factores [Fig. IV-4a]. Esto indica que **la riqueza de especies en áreas peridomésticas difiere entre CAS con distinto hidroperíodo de manera no equivalente a lo largo del año**. Por ejemplo, los CAS temporarios presentaron los valores más altos de riqueza en verano y los más bajos en otoño. En cuanto a la diversidad α , en cambio, solamente se verificó el efecto estacional.

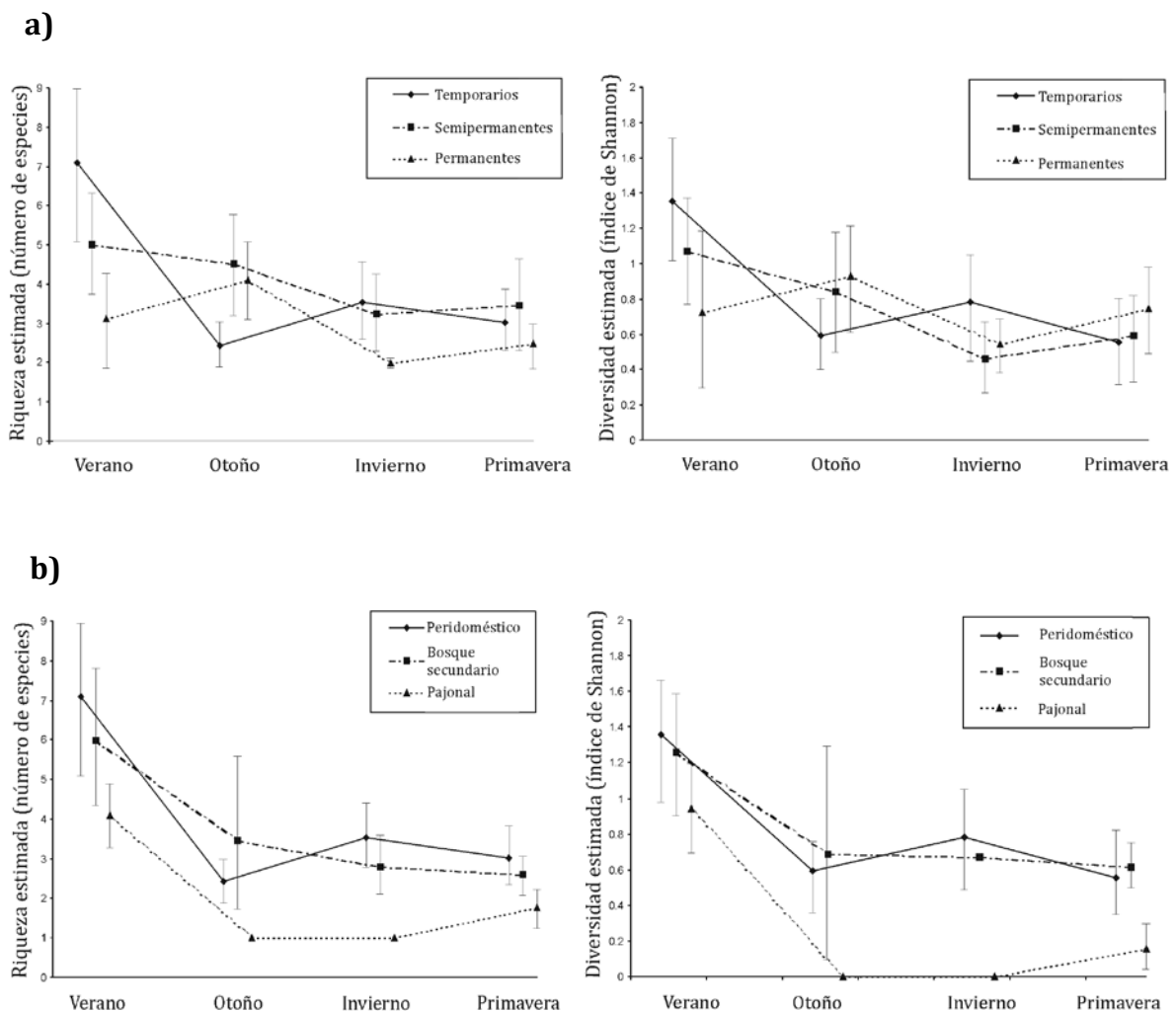


Figura IV-4. Riqueza y diversidad α de especies de mosquitos estimadas por bootstrap (medias y desvíos estándar) para a) distintas categorías de hidroperíodo (temporarios, semipermanentes y permanentes) en ambientes peridomésticos por estación; y b) cuerpos de agua temporarios en tres usos de la tierra (peridoméstico, bosque secundario y pajonal) por estación.

Atributos comunitarios en función del uso de la tierra

Con respecto a la variación de los atributos comunitarios de los CAS temporarios entre los distintos usos de la tierra, los resultados coincidieron para riqueza y diversidad α . Se registró un efecto significativo del uso de la tierra además del efecto estacional esperado, sin interacción [Fig. IV-4b]. En otras palabras, **los valores de riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos en los CAS temporarios variaron no sólo según la estación del año sino también según el uso de la tierra** en el cual se localizaron, en contraposición a la tercera predicción.

Microambiente

Si bien se registraron inmaduros de mosquitos en un amplio rango de condiciones microambientales, **la ocurrencia de inmaduros fue significativamente mayor en CAS con menor temperatura y oxígeno disuelto** [Tabla IV-4]. El análisis por especie mostró que *Cx. dolosus* ocurrió con mayor frecuencia a valores bajos de temperatura y conductividad. Por el contrario, *Cx. intricatus* se asoció con altas temperaturas y bajos niveles de las otras tres variables. Por su parte, *Oc. crinifer* no presentó asociaciones significativas con ninguna de las variables microambientales consideradas.

Respecto a las variaciones microambientales de los CAS temporarios en función del uso de la tierra (H_4), **se encontraron diferencias significativas en la conductividad eléctrica y la temperatura del agua entre los distintos usos de la tierra** [Tabla IV-5]. Según los GLM, los valores de conductividad en CAS localizados en áreas peridomésticas y pajonales fueron mayores que en bosques secundarios, sin un efecto estacional significativo. Los valores de temperatura fueron más altos en peridoméstico y bosque secundario que en pajonal, luego de descontar el lógico efecto estacional.

Tabla IV-4. Parámetros fisicoquímicos de los cuerpos de agua en el suelo del Bajo Delta Bonaerense. Se informa la mediana (1^{er} cuartil – 3^{er} cuartil) junto con los valores de t de la regresión logística comparando la ocurrencia global de inmaduros de mosquitos y de las especies más frecuentemente colectadas.

		Oxígeno disuelto (% saturación)	t	Temperatura del agua (°C)	t	pH	t	Conductividad eléctrica (mS/cm)	t	Nº de muestras
Mosquitos	presente	0# (0#-9,6)	-3,13 **	15,0 (11,4-22,4)	-2,02 *	6,8 (6,5-7,2)	-1,24	0,25 (0,18-0,40)	-0,10	210
	ausente	3,1 (0#-31,9)		17,0 (12,9-22,6)		6,9 (6,6-7,2)		0,26 (0,17-0,40)		112
<i>Cx. dolosus</i>	presente	0,8 (0#-23,9)	-2,42 **	13,6 (9,5-18,5)	-6,26 ***	6,8 (6,5-7,2)	0,29	0,28 (0,21-0,43)	-1,27	123
	ausente	0# (0#-12,5)		20,0 (14,0-23,1)		6,8 (6,6-7,2)		0,23 (0,17-0,35)		199
<i>Oc. crinifer</i>	presente	0# (0#-11,8)	-1,81	19,5 (11,8-22,8)	0,43	6,8 (6,6-7,3)	0,78	0,29 (0,19-0,59)	1,70	48
	ausente	0,8 (0#-17,3)		15,4 (11,9-22,3)		6,8 (6,6-7,2)		0,25 (0,18-0,39)		274
<i>Cx. intricatus</i>	presente	0# (0#-0#)	-2,46 *	21,6 (14,9-23,1)	2,95 **	6,6 (6,5-6,8)	-2,40 *	0,18 (0,17-0,21)	-3,37 ***	40
	ausente	1,7 (0#-18,7)		15,2 (11,6-22,2)		6,8 (6,6-7,2)		0,27 (0,18-0,43)		282

* p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001

no detectable

Tabla IV-5. Parámetros fisicoquímicos de cuerpos de agua temporarios con mosquitos en el Bajo Delta Bonaerense. Se informa la mediana (1^{er} cuartil – 3^{er} cuartil) junto con el estadístico de Kruskal-Wallis comparando los valores entre tres usos de la tierra.

	Oxígeno disuelto (% saturación)	Temperatura del agua (°C)	pH	Conductividad (mS/cm)	Nº de muestras
Peridoméstico	0,8 (0#-21,7)	19,1 (13,6-22,8)	6,9 (6,5-7,2)	0,25 (0,18-0,50)	37
Bosque secundario	0# (0-5,1)	19,8 (13,8-22,8)	6,7 (6,5-7,0)	0,20 (0,17-0,28)	41
Pajonal	0# (0-11,5)	10,0 (8,8-19,0)	6,8 (6,5-7,5)	0,30 (0,23-0,41)	28
Estadístico	4,0	13,2 **	1,1	12,9 **	

** p < 0,01; # no detectable

DISCUSIÓN

Los resultados de esta segunda etapa sugieren que la estructura de las comunidades de mosquitos en CAS difiere estacionalmente, y según el uso de la tierra y las características del criadero (hidroperíodo y fisicoquímica del agua). **En concordancia con la primera predicción, se registró una variación estacional significativa de la riqueza y diversidad α de inmaduros de mosquitos**, con un pico máximo durante el verano. Sin embargo, estudios en otras regiones reportaron patrones diferentes. En India, la riqueza de mosquitos fue marcadamente alta en otoño, en correspondencia con la estación lluviosa, y baja en verano e invierno, y esta tendencia fue consistente en tres ecosistemas costeros distintos (Balakrishnan *et al.* 2011). En el sur de Israel, se identificaron inmaduros de 20 especies de mosquitos, con valores mayores de riqueza también en otoño (Margalit *et al.* 1988). En Suecia, la riqueza de especies fue constante por varios años dentro de cada uno de tres tipos de humedales, pese a que la abundancia de mosquitos varió de forma pronunciada entre años (Schäfer *et al.* 2008). Estos autores concluyeron que, si bien hay un grupo de especies “disponible” en cada humedal, el ensamble final de culícidos depende principalmente de las condiciones hidrológicas particulares de cada período de estudio.

Al estimar valores esperados de riqueza y diversidad, un número desbalanceado de muestras por categoría no debería representar un problema si los estimadores se estabilizan en cada caso. Aquellas combinaciones con mayor variabilidad intrínseca requerirán lógicamente un mayor número de muestras para alcanzar su *plateau*. Si bien se realizó un esfuerzo de muestreo comparable en las cuatro estaciones, la cantidad de muestras obtenida durante la primavera fue considerablemente menor que en las otras estaciones. El total de inmaduros colectados en primavera fue, sin embargo, mayor que en otoño e invierno debido a que *Cx. dolosus* y *Oc. crinifer* presentaron altas abundancias (383 y 122 de un total de 528 inmaduros,

respectivamente). Pero como las seis especies restantes fueron colectadas en abundancias muy bajas (1-13 inmaduros), la mayoría de las especies registradas fueron consideradas “raras” y debido a ello el estimador no se estabilizó. En este tipo de estudios, el costo efectivo de obtener un registro completo de todas las especies en un ensamble es alto, sobre todo en situaciones con alta dominancia de una o pocas especies (Magurran 2004), lo cual usualmente caracteriza a las comunidades de mosquitos (Schäfer & Lundström 2001). En este caso, a pesar del muestreo intensivo, el número de muestras obtenido fue insuficiente para estabilizar los estimadores al distribuir los CAS inspeccionados en las combinaciones de los tres factores analizados (estación, uso de la tierra y categoría de hidropériodo del CAS). La metodología de estimación de atributos por *bootstrap* utilizada permitió salvar este inconveniente a través de la comparación de la pendiente de la curva de acumulación de especies a un esfuerzo de muestreo fijo entre categorías. Más aún, bajo el supuesto de que la forma de la curva es similar para cada tratamiento, las comparaciones realizadas son igualmente válidas para los *plateaus* correspondientes en términos de cuál tiene mayor riqueza total, aunque este valor sea desconocido.

En el capítulo III se concluyó que el uso de la tierra determina la riqueza y composición de las comunidades de mosquitos de CAS indirectamente a través de la disponibilidad de hábitat. En otras palabras, cada uso de la tierra presenta una combinación y proporciones características de distintos tipos de CAS, lo cual determina el número e identidad de las especies que encuentran hábitats de cría adecuados en cada uso de la tierra. En acuerdo con este resultado, **no se rechazó la segunda hipótesis aquí planteada; luego de descontar el efecto estacional, la categoría de hidropériodo del CAS afecta significativamente a la riqueza de mosquitos, no así a la diversidad α** . Sin embargo, **sí se rechazaron las hipótesis tres y cuatro**, esto indicaría que **un CAS de determinado hidropériodo no presenta los mismos atributos comunitarios ni las mismas condiciones microambientales al localizarse en distintos usos de la tierra**. Estos resultados añaden complejidad a las conclusiones del capítulo anterior, en el sentido de que el uso de la tierra no sólo influye en las comunidades de mosquitos indirectamente a través de la disponibilidad diferencial de tipos de CAS sino que también lo hace por medio de efectos de sombreado, aporte de materia orgánica y detrito, composición y abundancia de predadores, o algún otro proceso que afecta al microambiente de dichos CAS [Fig. IV-5]. Se postula que el uso de la tierra podría también afectar distintos aspectos de la bionomía de los adultos (*e.g.* a través de la oferta diferencial de fuentes de alimento y sitios de descanso y refugio o por diferencias en la humedad relativa del ambiente) no considerados en el presente estudio. En este contexto, es necesario mencionar que en este trabajo el hidropériodo sólo fue considerado de modo cualitativo en tres categorías amplias y su valor exacto (*i.e.* en término de número de días) para los CAS temporarios podría variar en función del uso de la tierra. En otras palabras, un CAS temporario podría durar 10 días en peridoméstico y

20 en bosque secundario, lo cual podría determinar marcadas diferencias en los atributos comunitarios. En CAS temporarios de un parque urbano, tanto la riqueza como la diversidad α de insectos se correlacionó positivamente con el hidropériodo (Fontanarroza *et al.* 2009).

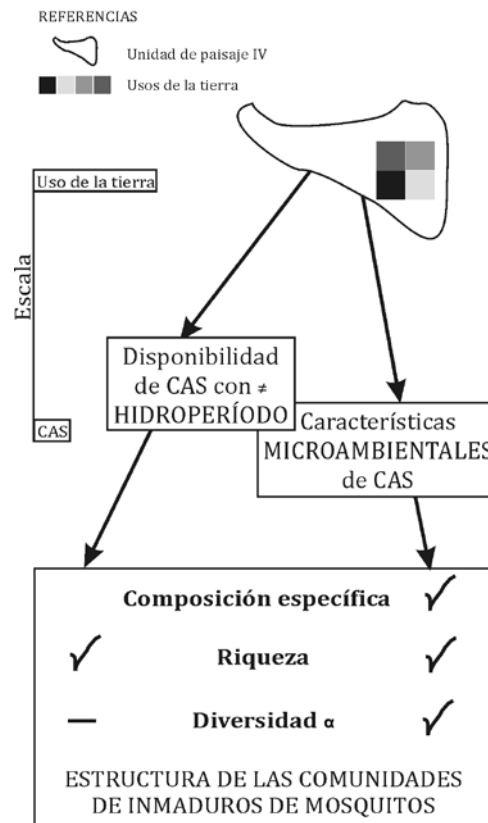


Figura IV-5. Resumen esquemático del efecto del uso de la tierra sobre la estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo (CAS), en base a los resultados presentados en este capítulo.

Los aportes de agua son indudablemente de máxima importancia en la formación y mantenimiento de hábitats acuáticos utilizados por los inmaduros de mosquitos. Por ello, se encontraron correlaciones significativas entre la riqueza y diversidad α de mosquitos y la precipitación acumulada. Sin embargo, las especies de mosquitos colectadas con mayor frecuencia en esta campaña que presentó un verano muy húmedo concuerdan con las registradas durante la primera campaña, en la cual el verano fue particularmente seco. Esto sugiere que las diferencias de precipitación no son determinantes en la composición del ensamble de especies de culícidos de este humedal templado y está relacionado con que la disponibilidad de agua en esta región está altamente influenciada por el régimen de mareas (Kandus *et al.* 1999, Kandus & Malvárez 2004). La dinámica e interrelaciones entre la precipitación y las mareas y su influencia en los ensambles de mosquitos serán estudiadas en detalle en el próximo capítulo.

CAPÍTULO V

RELACIÓN ENTRE LAS ESTRATEGIAS DE OVIPOSICIÓN COMO FACTOR ESTRUCTURADOR DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS Y LA DINÁMICA DEL AGUA

En este capítulo, se estudia el efecto de la precipitación y la marea sobre los mosquitos con distintas estrategias de oviposición y el consecuente efecto sobre la estructura de las comunidades.

La oviposición es un aspecto fundamental en la bionomía de los mosquitos y está condicionada por los requerimientos de hábitat tanto de los adultos como de los estadios inmaduros. Si bien las cuatro estrategias de oviposición (ver capítulo I) se encontraron representadas en los ensambles de culícidos de cuerpos de agua en el suelo (CAS) del Bajo Delta Bonaerense, la mayor parte de las especies colectadas pertenecieron a dos de ellas. Por un lado, aquellos que ponen huevos resistentes a la desecación en grietas o barro en el suelo, denominados mosquitos de inundación y representados por los géneros *Ochlerotatus* y *Psorophora*. Por el otro, los que depositan balsas de huevos sensibles a la sequía sobre la superficie del agua, llamados mosquitos de balsa y representados por los géneros *Culex* y *Uranotaenia* [Fig. V-1]. Es esperable que estas diferencias ecofisiológicas se traduzcan en distintas asociaciones entre las estrategias de oviposición y las condiciones ambientales, particularmente en relación a la dinámica del agua, caracterizada por la acción conjunta de las precipitaciones y las mareas. Las crecientes y desbordes de los cauces de los ríos del Delta crean extensos suelos anegados que reducen la superficie de oviposición disponible para los mosquitos de inundación y la incrementan para los que oviponen en balsa. Además, la marea modifica las condiciones fisicoquímicas del agua y produciría un efecto de homogeneización de la biota acuática (*i.e.* aporta especies predatoras y competidoras) y de lavado (*i.e.* arrastra inmaduros y balsas de huevos hacia el río al retirarse).

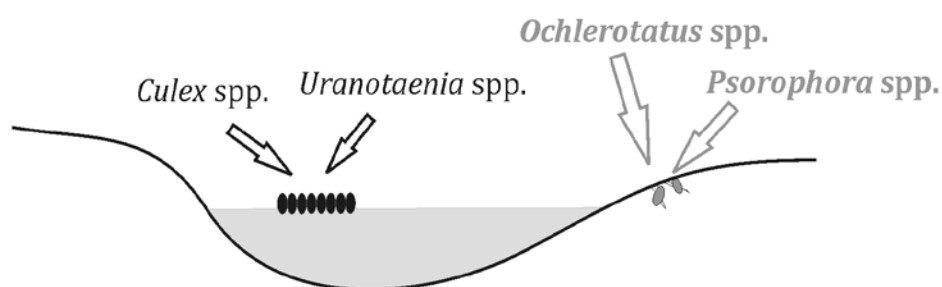


Figura V-1. Representación gráfica de las dos estrategias de oviposición principales y los géneros correspondientes a cada una en el Bajo Delta Bonaerense. Negro, mosquitos de balsa; gris, mosquitos de inundación.

En este contexto, el **objetivo** de este capítulo es analizar cómo influyen la precipitación y el régimen de mareas en la abundancia relativa de inmaduros de mosquitos con cada estrategia de oviposición y, en función de estas asociaciones, interpretar las posibles consecuencias de la dinámica hidrológica. Para ello, se estudiaron CAS temporarios dado que sirven de hábitat para inmaduros con ambas estrategias y su dinámica depende del aporte de agua por lluvias y por crecidas de ríos y arroyos. Teniendo en cuenta que en capítulos anteriores se demostró que los atributos de los ensambles de culícidos varían en función de la estacionalidad, el uso de la tierra y las características microambientales, estos aspectos fueron incluidos como parte de la variabilidad ambiental.

Hipótesis

El efecto de la dinámica del agua sobre la abundancia relativa de inmaduros de mosquitos depende de la estrategia de oviposición.

Predicciones

P₁: En CAS temporarios del Bajo Delta Bonaerense, la ocurrencia de mosquitos de inundación se asocia positivamente con la precipitación y negativamente con la marea.

P₂: En CAS temporarios del Bajo Delta Bonaerense, la ocurrencia de mosquitos que oviponen en balsa se asocia positivamente con la precipitación y la marea.

METODOLOGÍA

Análisis de datos

Variables respuesta

El análisis se basó en los CAS temporarios (charcos y suelos anegados) de todo el rango de tamaños inspeccionados al azar durante la segunda campaña (ver descripción detallada del diseño de muestreo en capítulo IV); en consecuencia, los resultados sobre composición específica son parcialmente un subconjunto de lo informado para todos los tipos de CAS de tamaño mayor a 16m² del capítulo anterior. Se colectaron e identificaron en total 1.044 inmaduros correspondientes a 15 especies de mosquitos. Seis de ellas fueron mosquitos de inundación (268 ejemplares) y siete, de balsa (690). Los primeros fueron *Oc. albifasciatus*, *Oc. crinifer*, *Oc. scapularis*, *Oc. serratus*, *Ps. albigenu/varipes* y *Ps. ferox*. Dentro del segundo grupo se incluyeron *Cx. dolosus*, *Cx. lahillei*, *Cx. maxi*, *Cx. pipiens*, *Cx. tatoi*, *Ur. apicalis* y *Ur. nataliae*. Las restantes especies colectadas, *Cx. intricatus* y *Ad. squamipennis*, adhieren sus huevos a la vegetación usualmente por debajo de la superficie del agua (Clements 1999, Petersen & Linley 1995). Esta estrategia de oviposición no fue analizada por su baja representatividad (17 muestras y 86 inmaduros en total).

Para evaluar si las dos estrategias se comportan de manera independiente, se analizó la co-ocurrencia entre ambas de dos maneras. Por un lado, se calculó el estadístico G con un grado de libertad y la corrección de Williams para N muestral < 200 (Zar 1999). Por el otro, se utilizó el coeficiente de asociación interespecífica C_s , que se basa en datos de presencia/ausencia y toma valores entre -1 y +1 para asociaciones máximas negativas y positivas, respectivamente (Hurlbert 1969). Dado que ninguno de los dos análisis mostró señales de asociación ($G = 2,27$, $p > 0,05$; $C_s = 0,37$), se modeló cada estrategia por separado, previo estudio de la ocurrencia de CAS temporarios en función del ambiente. De este modo, las variables respuesta quedaron definidas como:

- I- presencia (1) o ausencia (0) de un CAS temporario dentro del radio de 25m alrededor de cada punto al azar
- II- presencia (1) o ausencia (0) de mosquitos de inundación en los CAS temporarios inspeccionados
- III- presencia (1) o ausencia (0) de mosquitos de balsa en los CAS temporarios inspeccionados

Variables ambientales

Las condiciones ambientales se caracterizaron por medio de 34 variables agrupadas en cinco categorías: temperatura, precipitación, régimen de mareas, uso de la tierra y características del CAS [Tabla V-1]. En el cálculo de las variables de temperatura y precipitación, se aplicaron distintos desfases temporales a intervalos regulares (denominados “lags” de 15, 30 y 45 días) para incorporar potenciales efectos del ambiente en la bionomía de inmaduros y adultos de culícidos. En cuanto al régimen de mareas, se utilizaron dos fuentes de información, el nivel diario del río en los puertos de San Fernando, Tigre y Campana a las 2 a.m. (provistos por el Ing. Juan Borús, Instituto Nacional del Agua) y tablas de marea del puerto de San Fernando (Servicio de Hidrografía Naval 2009, 2010). Ambas fuentes se combinaron para obtener 12 variables, incluyendo dos correcciones que tienen en cuenta la distancia de cada sitio de muestreo al Río de la Plata, la cual afecta la altura del río debido a la influencia diferencial de mareas oceánicas y vientos del sud-sudeste¹. Se determinó la cota de 2m de altura del río para la ocurrencia de inundaciones dentro de las islas en base a observaciones de campo y conocimiento de pobladores locales. El uso de la tierra se mapeó en el laboratorio utilizando Google Earth 6.2 con anterioridad a los muestreos y las características de los CAS se registraron *in situ*.

¹ Ver Anexo 2 para el detalle del cálculo de las variables de marea y las correcciones mencionadas.

Tabla V-1. Variables explicativas incluidas en los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para la disponibilidad de cuerpos de agua en el suelo (CAS) temporarios, la ocurrencia de mosquitos de inundación y de mosquitos de balsa en el Bajo Delta Bonaerense.

Categoría de variables	Continua o categórica	Escala de medición	Fuente de información	Unidades	Código de variable	Descripción
Temperatura	Continua	Sitio	Estación San Fernando, NOAA satellite and information service	°C	tedia	Temp. media del día de muestreo
					te15	Temp. media de 15 días previos al muestreo
					te30	Temp. media de 30 días previos al muestreo
					te15L15	Temp. media de 30-15 días previos al muestreo
					te15L30	Temp. media de 45-30 días previos al muestreo
					te15L45	Temp. media de 60-45 días previos al muestreo
Precipitación	Continua	Sitio	Estación aeroparque, NOAA satellite and information service	mm	prdia	Precipitación del día de muestreo
					pr15	Precipitación acumulada en 15 días previos al muestreo
					pr30	Precipitación acumulada en 30 días previos al muestreo
					pr15L15	Precipitación acumulada en 30-15 días previos al muestreo
					pr30L15	Precipitación acumulada en 45-15 días previos al muestreo
				días	prcuenta	Nº de días previos al muestreo desde el último registro de precipitación
Regimen de mareas	Continua	Sitio	Instituto Nacional del Agua y Servicio de Hidrografía Naval	cm	tidia	Nivel del agua el día del muestreo
					tidiac1	Nivel del agua el día del muestreo corregido por la distancia al Río de la Plata
					tidiac2	Máximo nivel del agua del día del muestreo calculado con tablas de marea de San Fernando y valores registrados
					timax	Máximo nivel del agua registrado a las 2 a.m. en los 7 días previos al muestreo
					timaxc1	Máximo nivel del agua registrado a las 2 a.m. en los 7 días previos al muestreo corregido por la distancia al Río de la Plata

					timaxc2	Máximo nivel del agua en marea alta en los 7 días previos al muestreo, usando tablas de marea de San Fernando y valores registrados
				días	ticuenta	Nº de días previos al muestreo desde que el nivel del agua excedió la cota de 2m
					ticuentac1	Nº de días desde que el nivel del agua excedió los 2m, corregido por la distancia al Río de la Plata
					ticuentac2	Nº de días desde que el nivel del agua excedió los 2m, usando tablas de marea de San Fernando y valores registrados
					tisem	Nº de días en la semana previa al muestreo en los cuales el nivel del agua excedió los 2m
					tisemc1	Nº de días en la semana previa al muestreo en los cuales el nivel del agua excedió los 2m, corregido por la distancia al Río de la Plata
					tisemc2	Nº de días en la semana previa al muestreo en los cuales el nivel del agua excedió los 2m, usando tablas de marea de San Fernando y valores registrados
Uso de la tierra	Categórica (4 niveles)	Cada punto de muestreo	Imágenes satelitales y datos de campo	---	UT	Peridoméstico, plantación, bosque secundario o pajonal
Características del CAS	Continua	CAS	Datos de campo	% saturación	mio2	Contenido de oxígeno disuelto en el agua
				°C	miteag	Temperatura del agua
				---	miph	pH del agua
				mS/cm	mice	Conductividad eléctrica del agua
				m	mimts	Distancia desde el punto al azar al charco muestreado
	Categórica (2 niveles)	CAS	Datos de campo	---	miveg	Presencia de vegetación acuática flotante (si/no)
					miorg	Presencia de materia orgánica (si/no)
					misom	Nivel de insolación (nulo o parcial/total).
					mitur	Turbidez (turbio/limpio)

Variogramas temporales

Para descartar autocorrelación entre los muestreos mensuales, se construyeron variogramas considerando distancias crecientes hasta la mitad de la máxima distancia entre pares de observaciones (*i.e.* 6 meses). La estabilidad de los variogramas sugirió que las variables respuesta no dependen del tiempo transcurrido entre pares de muestras, es decir, que muestras tomadas en meses consecutivos no presentaron mayor grado de similitud que aquellas espaciadas cinco meses [Fig. V-2]. En consecuencia, se corrieron los modelos considerando las muestras como réplicas. Si bien la estacionalidad no se incorporó al modelado de manera explícita, se consideró en forma implícita al incluir las variables de temperatura, las cuales varían estacionalmente.

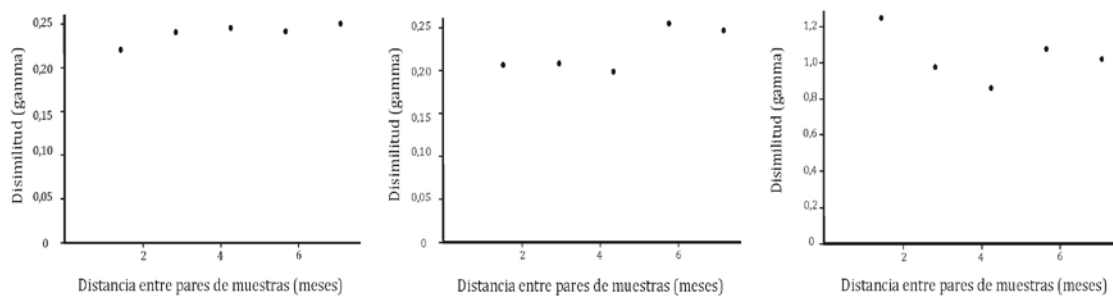


Figura V-2. Variogramas temporales para a) la ocurrencia de cuerpos de agua en el suelo (CAS) temporarios, b) la ocurrencia de mosquitos de inundación, y c) la ocurrencia de mosquitos que oviponen en balsa en dichos CAS del Bajo Delta Bonaerense. Especificaciones del variograma: $lag = 1$, mínimo número de pares = 20.

Modelado

Se desarrollaron tres modelos multivariados (I, II y III), uno para cada variable respuesta definida. Se corrieron GLM univariados para cada variable explicativa y las que resultaron significativas se incorporaron al modelado multivariado. Para lograr un subconjunto de variables explicativas sin colinealidad, se calculó el factor de inflación de varianza (VIF) ajustado por los grados de libertad (g.l.) como $VIF^{(1/(2*g.l.))}$ (Davis *et al.* 1986), se removió la variable con valor de VIF más alto y se iteró el proceso hasta que todos los VIF fueran menores a cinco (Zuur *et al.* 2010).

La potencial dependencia espacial entre las muestras fue considerada mediante la inclusión de tres agrupamientos como factores aleatorios en los modelos completos:

- a) cada sitio ($i = 4$);
- b) cada sitio durante cada mes de muestreo ($j = 12$) (ij , 48 grupos para el modelo I y 42 para los modelos II y III);
- c) cada uso de la tierra ($k = 4$) en cada sitio durante cada mes de muestreo (kij , 108 grupos para el modelo I y 96 para los modelos II y III).

El número de grupos fue en ocasiones menor al máximo debido a que no todos los usos de la tierra están presentes en cada sitio (ver capítulo II), y no todos ellos presentaron CAS temporarios todos los meses. El GLMM fue seleccionado si el AIC de alguno de los tres factores aleatorios era menor al del GLM con los mismos factores fijos y si el valor p del *bootstrap* era significativo al 5%. Una vez seleccionada la mejor estructura aleatoria, se realizó un procedimiento hacia atrás automático para seleccionar las variables explicativas significativas. Entre ellas, se probaron todas las interacciones entre pares de variables.

Para evaluar la efectividad de clasificación de los modelos seleccionados, se realizó una validación interna entrenando el modelo con un 90% de los datos tomados al azar y calculando el índice Kappa respecto al 10% restante. Este procedimiento se repitió 10 veces; se informan los valores medios del Kappa con su correspondiente desvío estándar.

RESULTADOS

Se encontraron CAS temporarios en casi la mitad de los puntos aleatorios. El 46,5% (125/269) de los puntos inspeccionados presentó al menos un charco o suelo anegado dentro del radio de 25m. Los mosquitos de balsa estuvieron mejor representados y fueron colectados en el 48,8% de los CAS, en tanto que los mosquitos de inundación ocuparon el 22,4% de los hábitats.

En líneas generales, los distintos aspectos ambientales se encontraron asociados entre sí, lo cual se vio reflejado en valores altos de correlación entre categorías de variables. Sin embargo, no se observaron correlaciones entre variables de precipitación y mareas, lo cual permitió distinguir ambos aportes de agua sin ambigüedad. Los análisis univariados mostraron que **variables de todas las categorías se asociaron significativamente con cada una de las variables respuesta** Tabla V-2.

Tabla V-2. Univariados de las variables explicativas utilizadas para modelar la disponibilidad de cuerpos de agua en el suelo (CAS) temporarios, la ocurrencia de mosquitos de inundación y de mosquitos de balsa en el Bajo Delta Bonaerense. Para las variables continuas y las variables categóricas con solamente dos estados (si/no), se informan los parámetros (B) y errores estándar (SE) del modelo lineal generalizado. Para las variables continuas, se informa solamente el mejor ajuste entre tres posibles, la variable, su cuadrado y la suma de ambos. Se informan además los valores de AIC para todos los ajustes significativos. Para el uso de la tierra, se realizó una prueba de χ^2 sobre la desviación con tres grados de libertad (g.l.) para la disponibilidad de cuerpos de agua y dos g.l. para la ocurrencia de ambas estrategias de oviposición (los ambientes peridomésticos y las plantaciones se unieron en un único grupo debido al bajo número de muestras en el segundo).

Código de variable	Disponibilidad de CAS temporarios		Ocurrencia de mosquitos de inundación		Ocurrencia de mosquitos de balsa	
	B ± SE	AIC	B ± SE	AIC	B ± SE	AIC
Nulo (~1)		373,6		135,0		175,2
tedia	0,050 ± 0,022 *	370,1	0,102 ± 0,040 *	129,8	-0,089 ± 0,032 ***	169,2
te15	0,061 ± 0,022 **	367,9	0,102 ± 0,040 *	129,8	-0,098 ± 0,032 **	167,0
te30	***	355,5 ##	0,106 ± 0,043 *	130,3	-0,111 ± 0,034 **	166,1
te15L15	---	---	0,104 ± 0,046 *	131,2	-0,118 ± 0,036 **	166,0
te15L30	---	---	0,063 ± 0,044		-0,143 ± 0,039 ***	161,8
te15L45	---	---	0,001 ± 0,042		-0,175 ± 0,042 ***	156,0
prdia	0,030 ± 0,021		-0,026 ± 0,035		-0,131 ± 0,087	
pr15	0,010 ± 0,003 **	363,4	0,019 ± 0,004 ***	116,6	-0,004 ± 0,004	
pr30	0,008 ± 0,002 **	360,2	0,018 ± 0,004 ***	115,5	-0,005 ± 0,003	
pr15L15	---	---	***	124,7 ##	-0,005 ± 0,005	
pr30L15	---	---	*	132,6 ##	-0,008 ± 0,003 **	169,4
prcuenta	0,019 ± 0,008 *	369,6 #	-0,116 ± 0,057 *	132,4	0,033 ± 0,042	
tidia	0,009 ± 0,003 ***	363,5	-0,003 ± 0,004		-0,010 ± 0,004 **	169,5
tidiac1	0,008 ± 0,003 **	366,1	-0,002 ± 0,004		-0,011 ± 0,004 **	168,2
tidiac2	*	368,8 ##	-0,011 ± 0,005 *	130,5	-0,011 ± 0,004 **	169,2

timax	0,014 ± 0,003 ***	343,0	0,001 ± 0,004		-0,006 ± 0,004	
timaxc1	0,014 ± 0,003 ***	345,2	0,002 ± 0,004		-0,007 ± 0,004	
timaxc2	0,010 ± 0,003 ***	361,9	0,004 ± 0,004		-0,008 ± 0,004 *	172,0
ticuenta	-0,011 ± 0,003 ***	361,5	0,007 ± 0,005		-0,001 ± 0,005	
ticuentac1	-0,010 ± 0,003 **	364,3	0,001 ± 0,006		*	171,0 ##
ticuentac2	***	356,2 ##	0,008 ± 0,007		*	172,8 ##
tisem	1,145 ± 0,324 ***	362,2	-0,064 ± 0,473		-0,163 ± 0,393	
tisemc1	1,244 ± 0,346 ***	361,4	-0,397 ± 0,512		-0,423 ± 0,407	
tisemc2	0,323 ± 0,108 ***	366,1	*	132,5 ##	-0,278 ± 0,171	
UT	***	320,0	No significativo		***	147,8
mio2	---	---	-0,006 ± 0,008		-0,011 ± 0,007	
miteag	---	---	0,076 ± 0,034 *	127,3 ^Ψ	-0,113 ± 0,031 ***	151,1 ^Ψ
miph	---	---	-0,128 ± 0,367		0,432 ± 0,332	
mice	---	---	-0,605 ± 0,559		0,099 ± 0,540	
mimts	---	---	0,092 ± 0,026 ***	124,0	-0,036 ± 0,023	
miveg	---	---	-0,909 ± 0,537		0,597 ± 0,391	
miorg	---	---	0,468 ± 0,545		1,037 ± 0,449 *	171,5
misom	---	---	-0,390 ± 0,487		0,751 ± 0,395	
mitur	---	---	0,056 ± 0,460		0,294 ± 0,387	

*** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05, resultados de la prueba Z (B/SE con 267 g.l. para disponibilidad de cuerpos de agua temporarios y 123 g.l. para cualquiera de las estrategias de oviposición) excepto para ##

El mejor ajuste es la variable al cuadrado.

El mejor ajuste es la suma de la variable y su cuadrado. En este caso, no se informan parámetros estimados y la significación es el resultado de una prueba de χ^2 comparando el univariado con el modelo nulo.

--- Estas variables no se evaluaron asociadas a la disponibilidad de cuerpos de agua temporarios.

^Ψ 8 observaciones eliminadas por falta de datos

La disponibilidad de CAS temporarios varió en función de la temperatura, la precipitación, la marea y el uso de la tierra [Tabla V-3]. Su ocurrencia se asoció negativamente con la temperatura media mensual, lo cual estaría reflejando la mayor tasa de evaporación a temperaturas elevadas. Además, se encontraron asociaciones positivas con ambas fuentes de agua, la precipitación acumulada los 15 y 30 días previos al muestreo y altos niveles de los ríos en dos escalas temporales (el mismo día y la semana anterior al muestreo). Respecto al uso de la tierra, la probabilidad de encontrar un CAS temporario fue mínima en peridomésticos y plantaciones, intermedia en bosques secundarios y máxima en pajonales. Este resultado concuerda con la estimación de disponibilidad de los 10 tipos de CAS realizada durante la primera campaña; mediante el muestreo de transectas, el porcentaje de cuadrantes que presentó CAS temporarios (charcos + suelo anegado) siguió el mismo orden, peridoméstico < plantación < bosque secundario < pajonal (ver Tabla III-2).

Tabla V-3. Modelo lineal generalizado seleccionado para la disponibilidad de cuerpos de agua temporarios en el Bajo Delta Bonaerense. Se informa el parámetro (B) y error estándar (SE) para cada variable explicativa. La significación es el resultado de B/SE según un t con 259 g.l.

Variable	B	SE
Ordenada al origen #	-1,5643 ***	0,2540
te30	-0,2874 ***	0,0702
pr30	0,0104 *	0,0048
pr15	0,0170 **	0,0065
tidia	0,0165 ***	0,0046
tisemc1	1,4714 **	0,5136
ticuentac1	-0,0159 **	0,0053
ticuentac2	0,0006 ***	0,0002
Bosque secundario	1,9098 ***	0,3506
Pajonal	3,4382 ***	0,5764
K(0,5) media ± SD	0,61 ± 0,01	
pc	0,48	
K(pc) media ± SD	0,62 ± 0,01	

*** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05

corresponde a peridoméstico y plantaciones

K(0,5), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > 0,5 como presencia de cuerpos de agua temporarios; SD, desvío estandar; pc, punto de corte ajustado; K(pc), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > pc como presencia de cuerpos de agua temporarios.

La ocurrencia de mosquitos de inundación se asoció negativamente con las mareas y positivamente con la precipitación y la distancia al punto aleatorio [Tabla V-4]. En promedio, baja altura del río, alta precipitación acumulada mensual y mayor distancia al punto aleatorio de inicio del muestreo presentaron una mayor probabilidad de encontrar individuos con esta estrategia de oviposición.

Tabla V-4. Modelo lineal generalizado seleccionado para la ocurrencia de mosquitos de inundación en el Bajo Delta Bonaerense. Se informa el parámetro (B) y error estándar (SE) para cada variable explicativa. La significación es el resultado de B/SE con 120 g.l.

Variable	B	SE
Ordenada al origen	-1,5764 ***	0,4120
pr30	0,0291 ***	0,0088
tidiac2	-0,0260 **	0,0082
tisemc2	-0,3255	0,1975
mimts	0,1035 **	0,0333
K(0,5) media \pm SD	0,51 \pm 0,08	
pc	0,49	
K(pc) media \pm SD	0,53 \pm 0,01	

*** p < 0,001; ** p < 0,01

K(0,5), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > 0,5 como presencia de esta estrategia; SD, desvío estandar; pc, punto de corte ajustado; K(pc), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > pc como presencia de esta estrategia.

Por su parte, los mosquitos que oviponen en balsa se asociaron negativamente con la temperatura y positiva o negativamente con la marea dependiendo del uso de la tierra [Tabla V-5]. Una mayor probabilidad de encontrar estas especies se observó a temperaturas bajas 45 días previo al muestreo. El tiempo transcurrido desde que el nivel del río sobrepasó los 2m se asoció a probabilidades de ocurrencia más bajas en peridoméstico, plantación y pajonal pero más alta en bosque secundario [Fig. V-2].

Tabla V-5. Modelo lineal generalizado seleccionado para la ocurrencia de mosquitos de balsa en el Bajo Delta Bonaerense. Se informa el parámetro (B) y error estándar (SE) para cada variable explicativa. La significación es el resultado de B/SE con 118 g.l.

Variable	B	SE
Ordenada al origen #	-0,5028	0,5777
te15L45	-0,2110 ***	0,0512
Bosque secundario	-0,1260	0,6973
Pajonal	2,7127 **	0,9663
ticuentac1	-0,0004	0,0003
Bosque secundario x ticuentac1	0,0008 *	0,0004
Pajonal x ticuentac1	0,0004	0,0007
K(0,5) media \pm SD	0,63 \pm 0,02	
pc	0,52	
K(pc) media \pm SD	0,65 \pm 0,01	

*** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05

corresponde a peridoméstico y plantaciones

K(0,5), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > 0,5 como presencia de esta estrategia; SD, desvío estandar; pc, punto de corte ajustado; K(pc), valor de índice Kappa considerando valores predichos por el modelo > pc como presencia de esta estrategia.

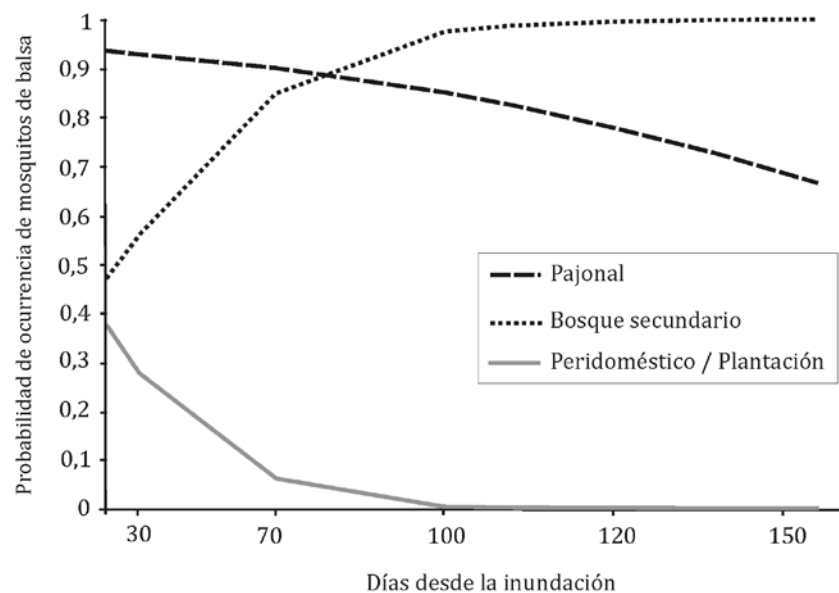


Figura V-2. Probabilidad de ocurrencia de mosquitos que oviponen en balsa en función de la marea (estimada como el número de días desde que el nivel del agua excedió una cota fijada en 2m). para cada uso de la tierra en el Bajo Delta Bonaerense.

Dado que **la inclusión de un componente aleatorio no mejoró significativamente ninguno de los modelos**, se seleccionaron los modelos de factores fijos. Los tres modelos fueron satisfactorios en cuanto a su capacidad de predicción respecto al azar; todos presentaron valores medios de Kappa entre 0,53 y 0,65, los cuales corresponden a efectividades de clasificación “moderadas” y “sustanciales” según Landis & Koch (1977). La [Fig. V-3](#) resume las asociaciones observadas de cada grupo de variables ambientales con cada estrategia de oviposición.

	Mosquitos de inundación (<i>Ochlerotatus</i> y <i>Psorophora</i> spp.)	Mosquitos de balsa (<i>Culex</i> y <i>Uranotaenia</i> spp.)
TEMPERATURA	No hay asociación	—
PRECIPITACIONES	+	No hay asociación
MAREAS	—	+ Peridoméstico Forestación Pajonal — Bosque secundario

Figura V-3. Resumen gráfico de los resultados de los modelos lineales generalizados, indicando las asociaciones halladas entre los distintos grupos de variables ambientales y las dos estrategias de oviposición más frecuentes en cuerpos de agua temporarios del Bajo Delta Bonaerense.

DISCUSIÓN

La oviposición es probablemente el evento más importante en la historia de vida de los mosquitos, moldeando tanto su *fitness* individual como su capacidad vectorial (Chaves & Kitron 2011). Por ello, las especies de culícidos pueden ser altamente selectivas de sus sitios de oviposición, dependiendo de condiciones ambientales e hidrológicas (SWS 2009). **En CAS temporarios del Bajo Delta Bonaerense, la ocurrencia de inmaduros de mosquitos como estimador de su abundancia relativa respondió a distintas variables ambientales según su estrategia de oviposición** [Fig. V-4](#). En concordancia parcial con las predicciones planteadas, las precipitaciones y el régimen de mareas fueron relevantes para los mosquitos de inundación, mientras que la temperatura y la marea lo fueron para los mosquitos de balsa.

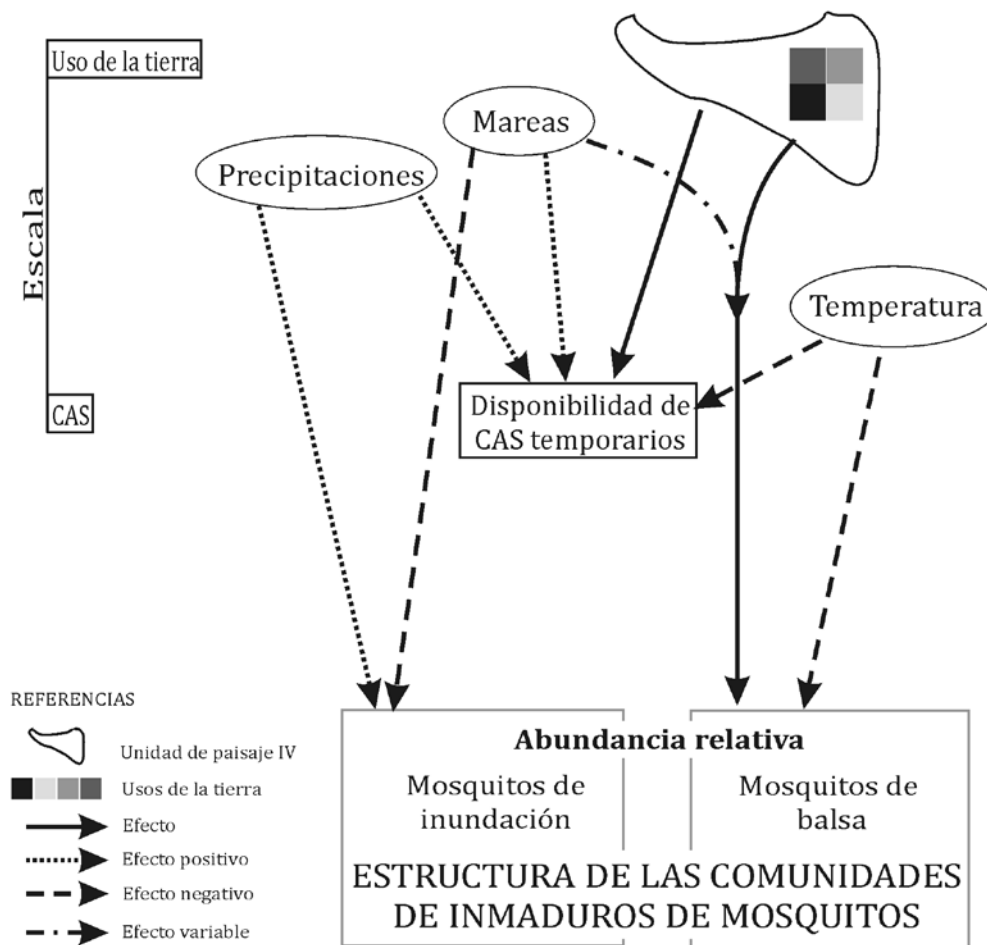


Figura V-4. Resumen esquemático del efecto conjunto de variables meteorológicas, hidrológicas y del uso de la tierra sobre la disponibilidad de cuerpos de agua (CAS) temporarios y sobre la estructura de las comunidades de inmaduros de mosquitos según su estrategia de oviposición (inundación y balsa). Para las variables continuas, las flechas indican además el signo del efecto (positivo, negativo o variable).

Para interpretar estos resultados es necesario considerar el efecto diferencial de ambas fuentes de agua sobre la bionomía de las especies con distintas estrategias de oviposición respecto de:

1. La extensión y calidad de la superficie de oviposición

Los mosquitos de inundación crían típicamente en charcos efímeros (Clements 1999). En zonas templadas de Argentina, las especies de *Ochlerotatus* y *Psorophora* estudiadas son multivoltinas y el número de generaciones depende de la frecuencia de inundación y del éxito de eclosión de los huevos (Maciá *et al.* 1995, Fontanarrosa *et al.* 2000, Campos *et al.* 2004). Los mosquitos de balsa, por su parte, explotan un rango más amplio de tipos de CAS para su reproducción. Dentro

de los CAS temporarios, usualmente se encuentran en charcos más grandes y estables (Clements 1999). En sistemas mareales, la extensión del área inundada se relaciona directamente con la cantidad de lluvia caída y la altura de ríos y arroyos, e inversamente con el tiempo transcurrido desde el último evento de precipitación o inundación, debido a procesos de evaporación e infiltración (Gleiser & Gorla 1997). La lluvia crea charcos pequeños y de bordes definidos, los cuales son más apropiados para los mosquitos de inundación, mezclados con parches secos y barrocos. Las mareas altas, por el contrario, crean grandes extensiones inundadas, que pueden sin embargo semejar a charcos de lluvia cuando el agua retrocede y comienza a secarse el terreno. Estas vastas áreas inundadas son presumiblemente más favorables para los mosquitos de balsa.

2. El lavado de inmaduros

Las crecidas por mareas (en contraposición a las precipitaciones) pueden arrastrar larvas, pupas y balsas de huevos fuera de los CAS hacia los cauces de los ríos y arroyos, no así los huevos de los mosquitos de inundación que son colocados individualmente en grietas en el suelo o entre el barro. Ha sido demostrado que precipitaciones excesivas pueden expulsar a las larvas de *Ae. sierrensis* de contenedores naturales y artificiales al rebalsar (Washburn & Anderson 1993). Sin embargo, no todas las especies se ven afectadas de igual manera. En contenedores, Koenraadt & Harrington (2008) probaron en condiciones de laboratorio que precipitaciones excesivas lavan de manera diferencial los estadios inmaduros de *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens* y que la intensidad de la respuesta de alarma (sumergirse) varía según la temperatura del agua. La explicación dada por estos autores es que la actividad larval aumenta a altas temperaturas, lo cual hace que las larvas pasen más tiempo en la superficie incrementando la probabilidad de ser arrastradas. Si un comportamiento similar pudiera aplicarse a los mosquitos de balsa en CAS, podría explicarse por qué se colectaron más larvas durante los meses más fríos y dar sustento a la recurrente asociación negativa entre los mosquitos de balsa y la temperatura.

3. La fisicoquímica del agua

El agua proveniente de lluvias y la que ingresa por crecidas producen en los CAS diferencias tanto físicas como químicas en cuanto a su dinámica y calidad. Como se demostró en el capítulo IV, la ocurrencia de distintas especies de mosquitos está asociada a condiciones microambientales particulares tales como la conductividad eléctrica, el pH o el contenido de oxígeno disuelto, las cuales pueden variar entre charcos formados por lluvias o por crecidas de ríos y arroyos. Si bien en el presente análisis no se encontraron asociaciones entre estas variables y la ocurrencia de mosquitos agrupados por estrategia de oviposición, las especies dentro de una misma estrategia podrían estar ocupando nichos distintos, “repartiéndose” los CAS temporarios con distintas características microambientales. Por otro lado, muchas otras características del agua que no han sido cuantificadas en este estudio han sido mencionadas como determinantes de la ocurrencia de distintas especies; algunos ejemplos son la concentración de nitratos, nitritos y fosfato inorgánico (Mercer *et al.* 2005), concentración de bacterias y carbono orgánico disuelto (Leishnam *et al.* 2005). Estudios a futuro deberían focalizarse en la identificación y cuantificación de estas diferencias a nivel de la fisicoquímica del agua y evaluar si cumplen algún rol en la ocurrencia de las distintas estrategias.

4. Las interacciones bióticas

Las especies de mosquitos que colonizan hábitats temporarios aprovechan la abundancia de recursos y la baja presión de predación comparada con ambientes permanentes (Williams 1996). El comportamiento de evitar sitios de oviposición con alta abundancia de predadores ha sido sugerido por diversos autores para distintas especies de mosquitos (compilado en Blaustein *et al.* 2005). Los charcos formados por lluvias se encuentran libres de predadores por lo menos en su etapa inicial. La inundación por crecida, por el contrario, conecta estos ambientes temporarios con otros hábitats acuáticos de mayor hidroperíodo, lo cual podría favorecer el contacto entre mosquitos y predadores que habitan CAS semipermanentes y permanentes. Si bien las técnicas de muestreo utilizadas no se diseñaron específicamente para coleccionar predadores (en particular, aquellos con hábitos bentónicos), durante los muestreos se recolectaron algunos morfos, mayormente ejemplares de Coleoptera, Hemiptera, larvas de Odonata y Ephemeroptera y renacuajos. Del total de CAS temporarios revisados, 40 estuvieron libres de predadores, en tanto que los restantes 85 presentaron entre uno y cinco morfos. Mientras que los mosquitos de inundación no mostraron una asociación a esta variable, aquellos que oviponen en balsa se encontraron más frecuentemente en charcos con presencia de

predadores. Esto refuerza la idea enunciada previamente referida a que las especies con esta estrategia están asociadas a CAS con mayor hidroperíodo, de origen mareal o factibles de ser conectados por la actividad mareal, y coincide con los resultados del capítulo III, en el cual la ocurrencia de mosquitos fue mayor en CAS con presencia de predadores.

En función de estas consideraciones, se interpretaron los resultados obtenidos en los modelos de ocurrencia de inmaduros con cada estrategia de oviposición. La precipitación favorece a los **mosquitos de inundación**, estimulando la eclosión de los huevos ya depositados en el suelo. Si bien las mareas pueden producir la eclosión de huevos ya depositados, el corto *lag* temporal de las variables de marea utilizadas en este análisis (el día del muestreo o la semana anterior) seguramente evitaron que esos inmaduros recientemente eclosionados alcanzaran el tercer estadio larval como para ser considerados en las muestras. Por el contrario, la inundación extensa provocada por las crecidas reduce la superficie apta para oviponer y podría arrastrar los inmaduros hacia los arroyos adyacentes al retirarse. Estas asociaciones concuerdan con la correlación positiva entre esta estrategia y la distancia a los puntos aleatorios, dado que una inundación homogénea presenta menor distancia respecto del punto al azar, no así los charcos de bordes definidos formados por precipitaciones. Por lo tanto, esta variable de carácter metodológico podría interpretarse como un indicador de disponibilidad de CAS; *i.e.* a menor disponibilidad, mayor es la distancia requerida para interceptar uno al azar.

Con respecto a los **mosquitos que oviponen en balsa**, se encontró una asociación diferencial con las mareas según el uso de la tierra. La inundación aumenta la superficie de oviposición pero puede a su vez lavar las balsas y las larvas y pupas ya presentes. La dinámica de los pajonales es independiente del tiempo transcurrido desde la inundación y presenta una probabilidad de encontrar mosquitos sostenidamente alta (94-67% para 0-145 días post-inundación). Una posible explicación a este patrón es que, dada su posición en el centro de las islas, los pajonales tienen una alta capacidad de retener agua y una baja tasa de escurrimiento hacia arroyos adyacentes. Por el contrario, en áreas peridomésticas y plantaciones se registró una caída brusca de la probabilidad de ocurrencia de estos mosquitos en función del tiempo. Este comportamiento puede estar relacionado con la baja capacidad de retención de agua característica de ambos ambientes. Un microclima favorable para los adultos dado por el efecto protector del dosel se crea presumiblemente tanto en plantaciones como en bosques secundarios, pero la escasez de agua en los primeros hace a este uso de la tierra poco adecuado

para los inmaduros (en cuanto a número de muestras en CAS temporarios, no así en cuanto a diversidad de tipos de CAS y riqueza de especies, ver capítulo III). Este microclima favorable sumado al agua retenida hace que los bosques sean particularmente favorables para la cría de mosquitos de balsa al transcurrir períodos sin inundación, evitando el efecto de lavado. La existencia de doseles desarrollados no solamente provee sombra que reduce la evaporación, también disminuye la velocidad del viento debajo del dosel lo cual incrementa la humedad cerca del suelo (Linthicum *et al.* 1999). Asimismo, debido a la complejidad estructural y al número de especies vegetales presentes los bosques suelen albergar una mayor riqueza de especies de aves y mamíferos (Bó & Quintana 1999), las cuales proveen fuentes de alimentación para los mosquitos adultos.

Los mosquitos de balsa mostraron además una asociación negativa con la temperatura. Si bien la variable incluida en el modelo final fue la temperatura media entre 45 y 60 días antes del muestreo, todas las variables de esta categoría se asociaron negativamente en el análisis univariado. Dicho resultado refleja la estacionalidad de las especies con esta estrategia de oviposición, principalmente del complejo *Cx. dolosus* que estuvo presente en el 88,5% de todas las muestras y cuya asociación con baja temperatura del agua ya había sido descrita en el capítulo IV. A simple vista, la asociación entre estas especies y la temperatura puede no resultar intuitiva. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, temperaturas más bajas pueden estar asociadas a una menor actividad larval, menos tiempo en la superficie y en consecuencia menor efecto de lavado. Por otro lado, la mayor riqueza de especies de mosquitos durante los meses cálidos podría causar un mayor grado de competencia interespecífica cuyo efecto se libera durante el invierno, permitiendo a estas especies ocupar un mayor número de charcos. Interacciones competitivas asimétricas en charcos temporarios han sido previamente descritas para *Culex* (Juliano 2009), sugiriendo que una exclusión competitiva local es posible para dichas especies. Tal vez resulte extraño considerar al invierno como la estación donde ocurre el pico de abundancia de una especie de mosquito. Sin embargo, es importante remarcar que si bien la percepción de los mosquitos suele darse a través de las picaduras de los adultos (cuya actividad es mayor durante el verano y principios del otoño), la abundancia de adultos no necesariamente correlaciona con la presencia de inmaduros en CAS, en particular para aquellas especies cuyo estadio de diapausa es el larval (Bentley & Day 1989).

La [Tabla V-6](#) resume los posibles efectos de cada fuente de agua sobre ambas estrategias de oviposición.

Tabla V-6. Resumen de los posibles efectos de ambas fuentes de agua, precipitaciones y mareas, sobre los mosquitos con las estrategias de oviposición más frecuentes en cuerpos de agua temporarios del Bajo Delta Bonaerense.

	Mosquitos de inundación (<i>Ochlerotatus</i> y <i>Psorophora</i> spp.)	Mosquitos de balsa (<i>Culex</i> y <i>Uranotaenia</i> spp.)
PRECIPITACIONES	Creación de hábitat	Creación de hábitat
	Dispara la eclosión de huevos presentes en el suelo	
MAREAS		Creación de hábitat
	Lavado de larvas y pupas	Lavado de huevos, larvas y pupas
	Ingreso de predadores	Ingreso de predadores

Los trabajos publicados sobre oviposición en mosquitos reportan estudios de campo y experimentales focalizados principalmente en el género *Culex*, no sólo por su importancia como vectores de enfermedades sino en la práctica porque las balsas de huevos son fáciles de coleccionar e identificar (Rubbo *et al.* 2011). La dinámica de oviposición de ciertas especies pertenecientes a este género ha sido asociada con variables climáticas en otras regiones (Zuharah & Lester 2010, Chaves & Kitron 2011). Por su parte, dos mosquitos de salinas del género *Aedes* se modelaron con éxito utilizando variables meteorológicas y de mareas (Kokkinn *et al.* 2009). Aunque el signo de la asociación con la temperatura varió según la especie, la ocurrencia de ambas se vio favorecida por bajos niveles de altura del agua. Según nuestro conocimiento, el presente es el primer estudio de las relaciones diferenciales entre los mosquitos y el ambiente en función de la estrategia de oviposición.

CAPÍTULO VI

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MOSQUITOS

EN FUNCIÓN DEL PAISAJE

En este capítulo, se investiga la asociación entre las características del paisaje y distintos atributos de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua temporarios y permanentes.

Hasta el momento, se ha descrito que la estructura de las comunidades de inmaduros de mosquitos dependen tanto de las características microambientales y el hidropérido de los cuerpos de agua en el suelo (CAS) como del uso de la tierra (capítulos III y IV) y que, en dicha dependencia, la estrategia de oviposición de las especies juega un rol fundamental (capítulo V). El **objetivo** de este capítulo es evaluar si las comunidades bajo estudio también están estructuradas por las características ambientales a escala del paisaje. Para ello, se estudiaron los ensambles de especies de CAS temporarios y permanentes asociados a ambientes peridomésticos a lo largo de una transecta longitudinal norte-sur que intersecta distintos paisajes del Bajo Delta Bonaerense y Entrerriano. Se seleccionaron las áreas peridomésticas porque, además de proveer la máxima diversidad de hábitats acuáticos para el desarrollo de inmaduros de mosquitos (ver capítulo III), son estructuralmente similares a lo largo de distancias grandes y constituyen el único uso de la tierra presente en todas las unidades de paisaje. Además, utilizando sólo áreas peridomésticas se excluye el efecto del uso de la tierra sobre los atributos comunitarios descrito en los capítulos anteriores.

Hipótesis

H₁: la estructura de los ensambles de mosquitos de CAS temporarios y permanentes en áreas peridomésticas del Bajo Delta depende de las características del paisaje en el cual están inmersos.

H₂: la estrategia de oviposición influye sobre la respuesta de las comunidades de inmaduros de mosquitos a la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje.

Predicciones

P₁: existe una asociación entre las características del paisaje y a) el índice de criaderos; b) la riqueza; c) la diversidad α ; d) la diversidad β y e) la composición específica de mosquitos que crían en CAS temporarios y permanentes en áreas peridomésticas del Bajo Delta.

P₂: por tener mayor especificidad de hábitat de oviposición, los mosquitos de inundación responden a la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje en tanto que los mosquitos de balsa y los que adhieren sus huevos a la vegetación no se ven afectados.

METODOLOGÍA

Diseño de muestreo

En el Bajo Delta, las áreas peridomésticas están destinadas a distintos usos tales como recreos de pesca, campings y puestos ganaderos. Se seleccionaron 11 sitios abarcando esta heterogeneidad, ubicados en una transecta sur-norte a lo largo de cuatro unidades de paisaje **Fig. VI-1**. Estos sitios se localizaron cercanos a la RN 12-14, la única ruta que atraviesa el área de estudio en sentido latitudinal. Debido a que los asentamientos humanos están emplazados en zonas naturalmente no inundables o modificadas a tal fin, los sitios no están influenciados por el régimen de mareas. La unidad III, de escasas dimensiones, difícil acceso y baja heterogeneidad de ambientes, fue excluida del estudio.

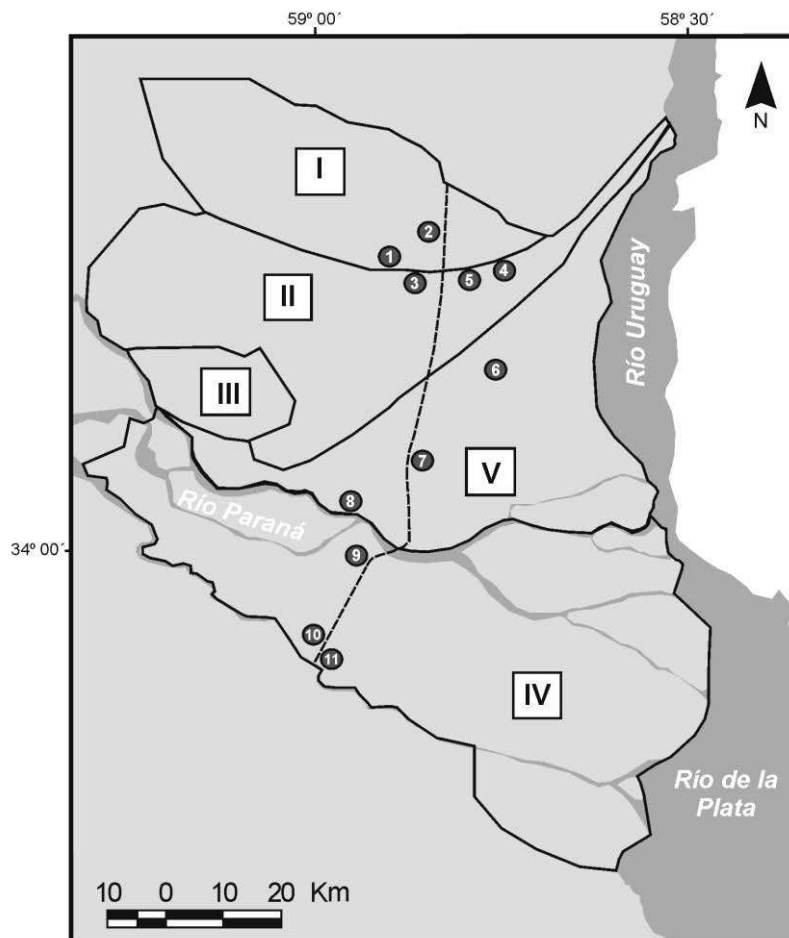


Figura VI-1. Localización de los 11 sitios de muestreo seleccionados para la tercera campaña. La línea punteada señala la RN 12-14. Las unidades de paisaje están indicadas con números romanos. Los sitios están numerados para referencias en el texto y las demás figuras.

Los CAS se agruparon en dos categorías en función de su hidroperíodo: temporarios (charcos y suelo anegado producto de las lluvias) y permanentes (zanjas, antiguos canales de marea y aguadas mantenidas tanto natural como artificialmente). Prácticamente no se encontraron representantes de la categoría semipermanente (*i.e.* canales colectores, sangrías y zanjitas), por lo que fueron excluidos.

Se realizaron 12 campañas quincenales entre noviembre de 2011 y abril de 2012. En cada una, se recorrió cada sitio y se confeccionó un croquis con los CAS presentes. Si el número de CAS era menor o igual a 10, todos fueron inspeccionados para inmaduros de mosquitos. Si el número era mayor, se tomó un subconjunto incluyendo representantes de cada categoría. Cada CAS se muestreó para inmaduros de mosquitos por tiempo proporcional a su tamaño y con distintos dispositivos de muestreo según sus particularidades (ver metodología detallada en el capítulo II).

Análisis de datos

Atributos por unidad de paisaje

Se calcularon los índices de criadero de CAS temporarios y permanentes en cada unidad de paisaje, los cuales se evaluaron estadísticamente con pruebas de múltiples proporciones independientes (Fleiss *et al.* 2003) y comparaciones pareadas de Tukey utilizando el software WINPEPI versión 11.24 (Abramson 2011). Asimismo, para ambas categorías de hidroperíodo se calcularon valores de riqueza esperada (Chao $1 \pm$ desvío estándar) a un esfuerzo de muestreo idéntico por unidad de paisaje, tomando como número de muestras el valor mínimo entre todas las unidades. También se calcularon valores de diversidad α (H' , índice de Shannon) por unidad de paisaje, los cuales se compararon entre sí por prueba de Hutcheson (Hutcheson 1970). La diversidad β , o grado de reemplazo de las especies, se estimó con el índice de similitud de Sørensen (IS) entre pares de unidades de paisaje.

Variables ambientales

Cada sitio de muestreo se describió a través de 24 variables que representaron distintas características del ambiente [Tabla VI-1](#).

Tabla VI-1. Variables ambientales que caracterizaron cada sitio de muestreo a lo largo de una transecta longitudinal N-S de 75km a través del Bajo Delta del Río Paraná.

Tipo de variable	Código	Descripción	Fuente de información
Geomorfológica	DRA	Drenaje del suelo, capacidad de retención de agua ($1 < 2 < 3$)	INTA 1990
Geográfica	RIV	Distancia al río permanente más cercano	IGN 2012
Económica	GAN	Presencia de ganado (si o no)	Datos de campo
Climática	TEM	Temperatura media anual, en °C	New <i>et al.</i> 2002
	PRE	Precipitación acumulada durante el período octubre - abril, en cm.	Registros en ambos extremos de la transecta + interpolación lineal
Descriptor general del paisaje a 0,5km	DIV	Índice de Shannon para heterogeneidad del paisaje	Google Earth + Arcview
Descriptor de tipo de cobertura a 0,5km	WAT _{0,5}	Proporción de la superficie cubierta por agua (ríos + canales artificiales y lagunas + canales temporarios)	Google Earth + Arcview
	FOD _{0,5}	Proporción de la superficie cubierta por bosque denso	Google Earth + Arcview
	FOS _{0,5}	Proporción de la superficie cubierta por bosque ralo	Google Earth + Arcview
	HER _{0,5}	Proporción de la superficie cubierta por herbáceas	Google Earth + Arcview
	RUT _{0,5}	Proporción de la superficie cubierta por caminos	Google Earth + Arcview
	WATap	Relación área/perímetro para parches de agua	Google Earth + Arcview
	FODap	Relación área/perímetro para parches de bosque denso	Google Earth + Arcview
	FOSap	Relación área/perímetro para parches de bosque ralo	Google Earth + Arcview
	HERap	Relación área/perímetro para parches de herbáceas	Google Earth + Arcview
	RUTap	Relación área/perímetro para parches de caminos	Google Earth + Arcview
Descriptor de tipo de cobertura a 1,5km	TRE _{1,5}	Porcentaje de cobertura de árboles alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 1,5km	MODIS (Hansen <i>et al.</i> 2003)
	HER _{1,5}	Porcentaje de cobertura de herbáceas alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 1,5km	MODIS
	BRO _{1,5}	Porcentaje de cobertura de hoja ancha alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 1,5km	MODIS
Descriptor de tipo de cobertura a 3km	TRE ₃	Porcentaje de cobertura de árboles alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 3km	MODIS
	HER ₃	Porcentaje de cobertura de herbáceas alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 3km	MODIS
	BRO ₃	Porcentaje de cobertura de hoja ancha alrededor de cada sitio, valor medio de ventana móvil 3km	MODIS
Topográfica	ALT _{1,5}	Altitud media alrededor de cada sitio, ventana móvil 1,5km, en m.s.n.m.	USGS 2005
	ALT ₃	Altitud media alrededor de cada sitio, ventana móvil 3km, en m.s.n.m.	USGS 2005

La elección de estas variables se hizo de acuerdo a los siguientes criterios. El drenaje del suelo afecta la disponibilidad de CAS y su hidropérido, en tanto que la distancia al río permanente más cercano es un indicador de humedad local, en especial si se trata de un brazo importante del Río Paraná. La presencia de ganado aumenta la disponibilidad de alimento para las larvas de mosquitos que son filtradoras, debido al aporte de productos de desecho (Leisnham *et al.* 2004). El gradiente climático latitudinal se describió en términos de la temperatura media y la precipitación acumulada. Se calcularon índices de paisaje, que proveen un nexo cuantitativo entre los patrones comunitarios y las condiciones ecológicas del ambiente (Miller *et al.* 1997), para distintos radios alrededor de cada sitio. Dentro del radio de 0,5km, se procesaron imágenes de Google Earth 6.2 en Arcview 3.2 para identificar los tipos de cobertura vegetal visualmente, dibujar cada parche y calcular su área y perímetro. Con esta información, se calcularon los cocientes área/perímetro para cada categoría de cobertura (indicadores de la forma de los parches) y la diversidad total de cobertura (que cuantifica la heterogeneidad del paisaje) estimada con el índice de Shannon. A las escalas 1,5 y 3km, se utilizaron ventanas móviles para las capas de altitud y cobertura (árboles, hierbas y vegetación de hoja ancha) y se extrajo el valor medio en cada sitio.

Previo a los análisis, se examinó la colinearidad entre las variables del mismo tipo y se eliminó una de cada par con un coeficiente de correlación de Pearson $|r| \geq 0,8$. Todos los índices área/perímetro para cada clase de cobertura dentro del buffer de 0,5km se correlacionaron significativamente con la proporción de superficie cubierta por la clase correspondiente ($r > 0,85$) y por lo tanto fueron excluidos. Cada variable estimada a 1,5 y 3km presentó un alto grado de correlación ($r > 0,88$) por lo tanto se retuvieron todas las de 3km para cubrir la mayor extensión del espacio posible. Luego, se examinó la colinealidad entre variables de distintos tipos para identificar las muy correlacionadas [Tabla VI-2](#). Ninguna variable se eliminó en esta instancia para asegurar que todos los tipos estuvieran bien representados pero fueron manejadas con cuidado en el modelado (ver sección Análisis por especie).

Tabla VI-2. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre pares de variables explicativas de distintos tipos. Se muestran únicamente los pares con valores de $|r| > 0,8$.

	PRE	DIV	FOR _{0,5}
FOD _{0,5}	-0,93		
HER _{0,5}		-0,90	
HER ₃			0,82
BRO ₃	-0,80		-0,91

FOD_{0,5}: forestación densa a 0,5km; HER_{0,5}: herbáceas a 0,5km; HER₃: herbáceas a 3km; BRO₃: vegetación de hoja ancha a 3km; PRE: precipitación acumulada; DIV: diversidad de cobertura de paisaje a 0,5km; FOR_{0,5}: forestación rala a 0,5km.

Análisis de toda la comunidad (OMI)

Se realizó un análisis de nicho (OMI, ver capítulo II para una descripción detallada del método). La matriz de especies consistió en el número de muestras de cada especie por sitio, mientras que la matriz de ambiente incluyó todas las variables ambientales seleccionadas más el número de CAS temporarios y permanentes inspeccionados por sitio, utilizado como un estimador de sus disponibilidades. Se calcularon los parámetros del OMI y se evaluó la significancia de los mismos.

Análisis por especie (GLM)

Dado que la identificación de las asociaciones especie-ambiente del OMI es esencialmente gráfica y cualitativa, se corrieron modelos lineales generalizados para cuantificarlas. Sólo se modelaron en forma individual aquellas especies que se colectaron en al menos tres sitios y con un total de muestras superior a 10.

Para las especies colectadas en sólo una de las dos categorías de CAS (temporarios o permanentes), se definieron dos variables respuesta equivalentes: i) el índice de criaderos de la especie i por sitio con distribución binomial de los errores; y ii) el número de CAS en los cuales la especie i estaba presente con distribución Poisson de los errores y el logaritmo del número de CAS inspeccionados como offset. Se seleccionó para modelar la variable con menor dispersión entre sitios, para disminuir el efecto de observaciones influyentes.

Para las especies colectadas en ambas categorías de CAS, se tuvo en cuenta una posible dependencia entre CAS temporarios y permanentes del mismo sitio. Para ello, se corrieron GLMM con el número de CAS en los cuales la especie i estaba presente en cada categoría por sitio como variable respuesta, distribución Poisson de los errores y "sitio" como factor aleatorio. La categoría de CAS se evaluó como factor fijo; en caso de no dar significativo, ambas se agruparon y se modelaron en conjunto. En caso de dar significativo, se modeló cada una por separado.

El mejor modelo para cada especie se obtuvo mediante un procedimiento manual *forward*. Las tres variables con mayor grado de explicación en los univariados se usaron alternativamente como punto de inicio, y se fueron agregando variables de a una con la restricción de que no estuvieran correlacionadas ($|r| > 0,8$) con ninguna de las variables ya incluidas. Se verificó la ausencia de colinealidad del modelo calculando los factores de inflación de varianza (VIF). Los parámetros del modelo final se sometieron a *bootstrap* para descartar el efecto de observaciones influyentes y compensar por la diferencia de CAS inspeccionados en cada sitio. Si el intervalo de confianza al 95% de un parámetro incluía el cero, ese término fue eliminado del modelo. Se verificó la validez de los modelos con diagramas de los residuos y se construyeron semivariogramas para descartar correlación espacial entre los mismos.

RESULTADOS

Los mosquitos proliferaron en CAS, tanto temporarios como permanentes, a lo largo de todo el gradiente latitudinal. Se colectaron e identificaron un total de 2.612 inmaduros que fueron asignados a 24 especies de siete géneros. Sólo seis de estas especies no habían sido encontradas en el Bajo Delta Bonaerense durante las dos campañas previas. El género *Psorophora* tuvo una representación mucho mayor en el Bajo Delta Entrerriano, con cinco de las seis especies nuevas registradas; la restante fue *Cx. bastagarius*. Las especies colectadas en mayor número fueron *Cx. maxi* y *Oc. crinifer* (21,2% y 20,8% de todos los inmaduros capturados, respectivamente), seguidas por *Cx. dolosus* (13,5%), *Ps. cyanescens* (11,1%) y *Ad. squamipennis* (8,3%). La única especie presente en todos los sitios fue *Cx. dolosus*, mientras que *Ad. squamipennis*, *Oc. albifasciatus*, *Cx. maxi*, *Ma. indubitans* y *Ur. pulcherrima* se colectaron en seis a 10 sitios ubicados a lo largo de la transecta.

Tipos de criadero y distribución espacial según la estrategia de oviposición

Los mosquitos de inundación se colectaron exclusivamente en CAS temporarios. Se registraron nueve especies en total, dos del género *Ochlerotatus* y siete de *Psorophora*. Del primer género, *Oc. albifasciatus* estuvo ampliamente distribuida mientras que *Oc. crinifer* se localizó restringida a los sitios del extremo sur de la transecta, en la unidad IV. En cuanto a las especies de *Psorophora*, la riqueza fue más elevada hacia el norte con cinco especies (*Ps. ciliata*, *Ps. cingulata*, *Ps. cyanescens*, *Ps. confinnis*, *Ps. pallescens* y *Ps. varinervis*) mientras que en el extremo sur se colectaron únicamente dos especies, características del Bajo Delta Bonaerense (*Ps. albigenu/varipes* y *Ps. ferox*).

Los mosquitos que oviponen en balsa se colectaron tanto en CAS temporarios como permanentes. Se registraron ocho especies del género *Culex* y dos de *Uranotaenia*. En general, los mosquitos con esta estrategia de oviposición se distribuyeron más equitativamente entre las unidades del paisaje, especialmente las más frecuentemente colectadas *Cx. maxi* y *Cx. dolosus*. Otras tres especies, i.e. *Cx. intricatus*, *Ur. nataliae* y *Ur. pulcherrima*, también estuvieron ampliamente distribuidas en tres unidades de paisaje a valores intermedios de abundancia relativa. Cuatro especies de *Culex* se colectaron en muy baja frecuencia (< 10 inmaduros).

Por último, y en concordancia con su dependencia de la presencia de vegetación flotante, las especies de *Aedeomyia* y *Mansonia* fueron colectadas exclusivamente en CAS permanentes a lo largo de todo el gradiente.

Asociaciones de los atributos comunitarios con el paisaje

En contraste con los ítems a-c de la primera predicción, no se encontraron diferencias marcadas en el índice de criaderos, la riqueza y la diversidad α de CAS temporarios ni de CAS permanentes entre unidades del paisaje. El porcentaje de CAS temporarios con mosquitos fue similar para las cuatro unidades ($\chi^2_{(3)} = 2,7$; $p = 0,4$), mientras que se detectaron diferencias para los CAS permanentes ($\chi^2_{(3)} = 9,9$; $p = 0,02$), en los cuales sólo un par de valores fue estadísticamente distinto [Tabla VI-3]. La diversidad α también mostró valores similares entre unidades; para CAS permanentes no se registraron diferencias en tanto que para CAS temporarios sólo el valor de la unidad II fue significativamente menor que los demás [Tabla VI-3].

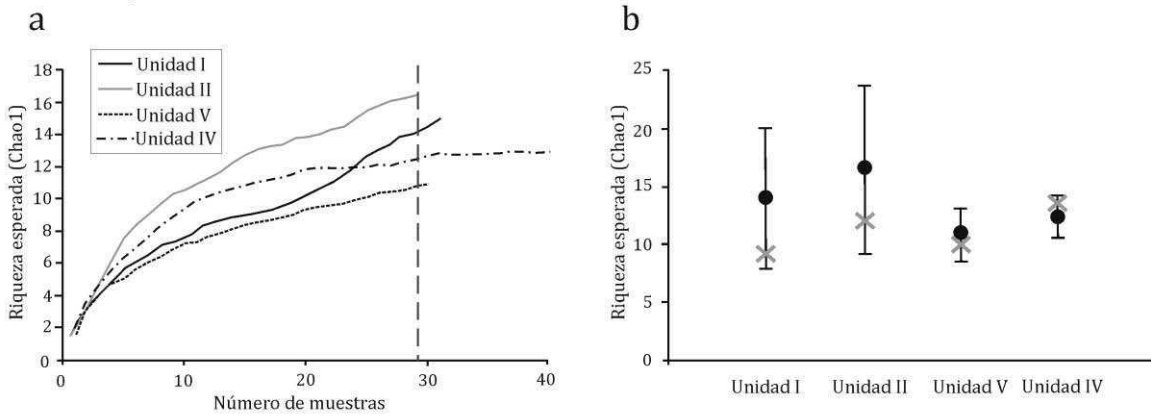
Tabla VI-3. Atributos de los ensambles de inmaduros de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo (CAS) temporarios y permanentes por unidad del paisaje. Para el índice de criaderos (IC) y la diversidad α , letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) por prueba de proporciones independientes y por prueba de Hucheson, respectivamente.

		UNIDAD DE PAISAJE				total
		I	II	V	IV	
IC (nº de CAS revisados)	Temporarios	0,49 (68)	0,60 (51)	0,46 (69)	0,52 (131)	0,51 (319)
	Permanentes	0,50 (28) ^{ab}	0,54 (37) ^{ab}	0,41 (22) ^a	0,78 (37) ^b	0,58 (124)
Diversidad α (H')	Temporarios	1,42 ^a	1,13 ^b	1,52 ^a	1,34 ^a	
	Permanentes	1,40	1,49	1,55	1,28	

H': Índice de Shannon

En cuanto a la riqueza esperada, tanto para CAS temporarios como permanentes se observó que los valores estimados por Chao1 se estabilizaron claramente sólo en la unidad IV [Fig. VI-2a]. Al comparar los valores a un mismo esfuerzo de muestreo en todas las unidades (seleccionando el mínimo número de muestras, *i.e.* 29 en CAS temporarios y 7 en CAS permanentes), no se observaron diferencias en los valores de riqueza estimada entre unidades de paisaje [Fig. VI-2b]. Los valores de riqueza observada se encontraron dentro del rango de valores esperados, excepto para CAS permanentes en la unidad II.

CAS temporarios



CAS permanentes

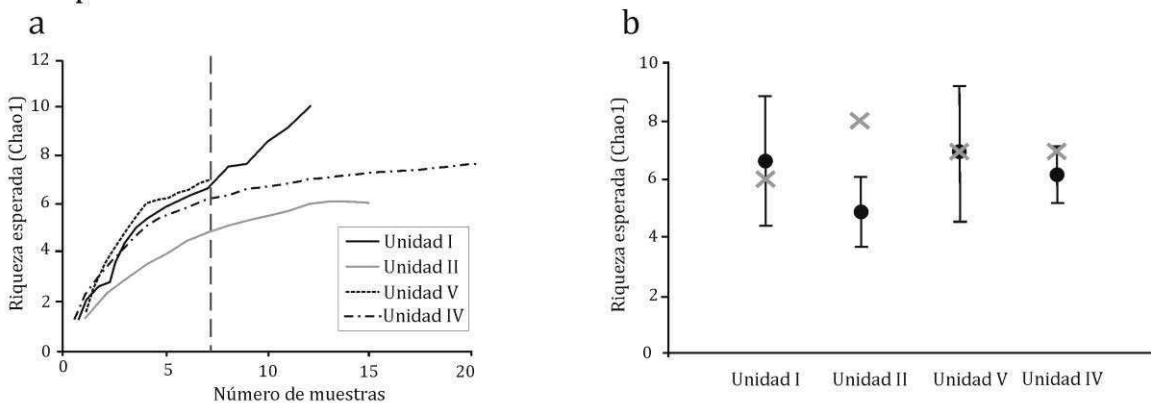


Figura VI-2. a) Riqueza estimada por Chao1 en función del número de muestras colectadas para cada unidad de paisaje. La línea interrumpida vertical indica el mínimo esfuerzo de muestreo utilizado en las comparaciones entre unidades. b) Riqueza (Chao1 \pm desvío estándar) estimada al mínimo esfuerzo de muestreo para las cuatro unidades de paisaje. La cruz gris indica el valor de riqueza observada al esfuerzo total de muestreo para cada unidad.

La tasa de recambio de las especies entre unidades de paisaje presentó patrones distintos en CAS temporarios y permanentes, lo cual está íntimamente vinculado con las estrategias de oviposición presentes en cada uno, en concordancia con la segunda predicción. Para CAS temporarios, las unidades de paisaje contiguas (I-II, II-V y V-IV) registraron los valores más elevados de similitud, las unidades intercaladas (I-V y II-IV) valores intermedios y el par de unidades más alejadas entre sí (I-IV) registró el valor más bajo, apoyando el ítem d de la primera predicción. Por el contrario, para CAS permanentes no se observó ninguna relación entre la distancia relativa entre unidades de paisaje y el índice de Sørensen [Fig. VI-3](#).

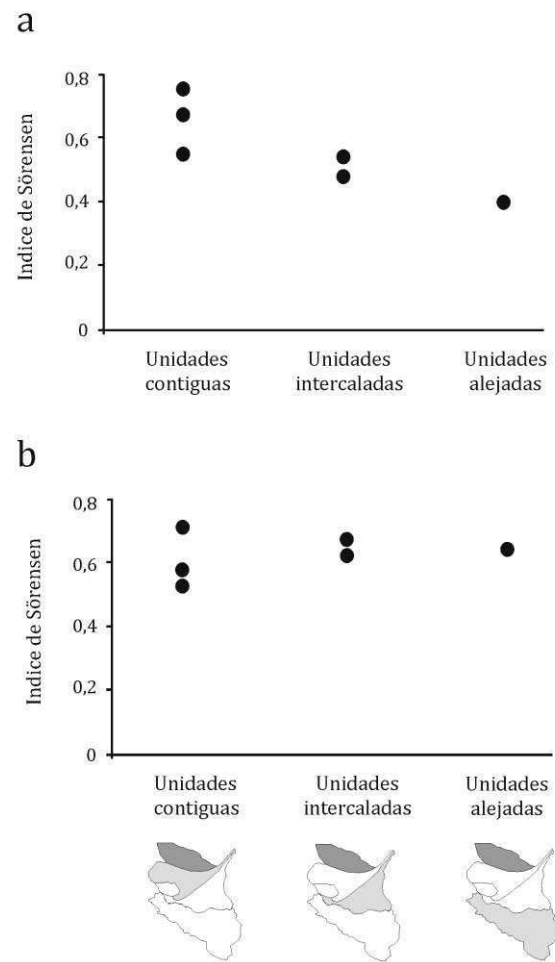


Figura VI-3. Índice de similitud de Sørensen (IS) en función de la distancia relativa entre unidades de paisaje para cuerpos de agua en el suelo (CAS) a) temporarios y b) permanentes. Los mapas muestran un ejemplo de cada categoría de pares de unidades.

Análisis de toda la comunidad (OMI)

El ensamble de inmaduros de mosquitos presentó un alto nivel de asociación al ambiente a lo largo del gradiente latitudinal. Los dos primeros ejes del análisis de nicho sumaron el 93,6% de la marginalidad de todas las especies. El eje 1 explicó el 77,2% de la variabilidad y se caracterizó por la presencia de ganado y por valores elevados de cobertura de bosque ralo, cobertura de herbáceas, precipitación acumulada y drenaje del suelo en el extremo norte de la transecta. Por el contrario, hacia el extremo sur se caracterizó por elevadas coberturas de vegetación de hoja ancha y de bosque denso y ausencia de ganado. El eje 2 explicó el 16,4% restante y se asoció principalmente con gradientes de altitud y de heterogeneidad del paisaje [Fig. VI-4](#).

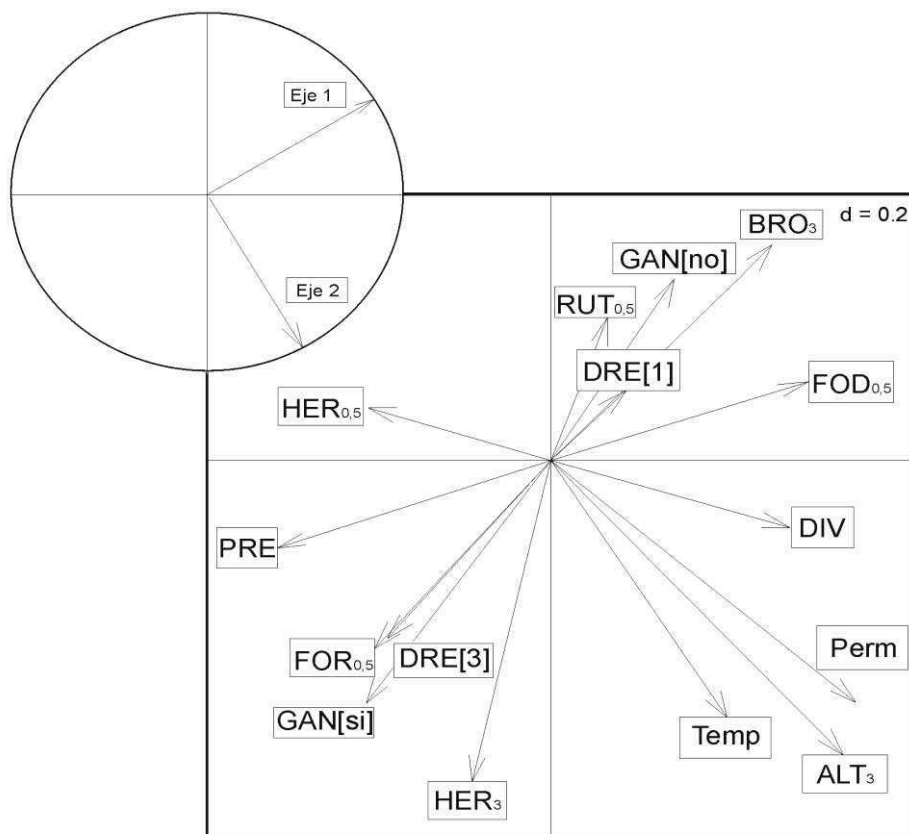


Figura VI-4. Primeros dos ejes del análisis de nicho (extremo superior izquierdo) y asociación de cada uno con las variables ambientales consideradas (centro). La disponibilidad de cuerpos de agua en el suelo temporarios y permanentes está indicada con Temp y Perm, respectivamente. Para las variables categóricas (DRE y GAN), los niveles se indican entre corchetes. DIV: diversidad de cobertura de paisaje a 0,5km; FOD_{0,5}: forestación densa a 0,5km; FOR_{0,5}: forestación rala a 0,5km; HER_{0,5}: herbáceas a 0,5km; RUT_{0,5}: caminos a 0,5km; HER₃: herbáceas a 3km; BRO₃: vegetación de hoja ancha a 3km; ALT₃: altitud a 3km; PRE: precipitación acumulada; DRE: drenaje del suelo; GAN: presencia de ganado.

El ordenamiento de los sitios en función de las variables ambientales resultó en el patrón presentado en la [Fig. VI-5a](#). El eje 1 separó a los sitios 1-5 del resto, en tanto que el eje 2 desagregó los sitios 6 a 11. En líneas generales, **el ordenamiento sobre cada eje coincidió con la posición de cada sitio en el gradiente latitudinal y ubicó juntos a los sitios localizados en la misma unidad de paisaje**. Sólo se registró una inversión a este patrón, dado que el sitio 9 de la unidad IV se ubicó más cerca de los sitios 6 y 7 de la unidad V que de los sitios 10 y 11 de su propia unidad, en tanto que el sitio 8 estuvo más cerca de los sitios 10 y 11 en el espacio de las variables ambientales.

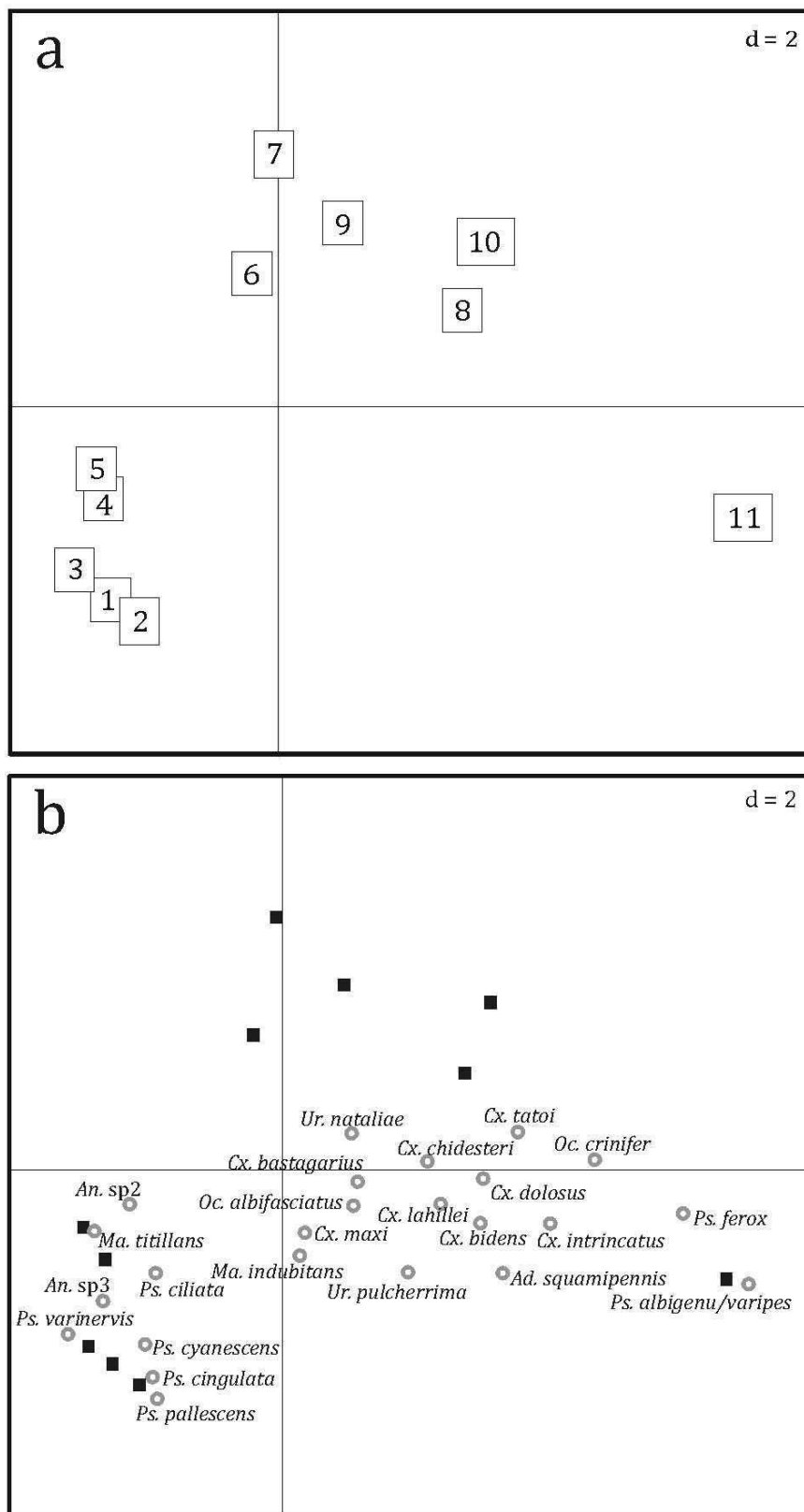


Figura VI-5. Ordenamiento de (a) los 11 sitios de muestreo y (b) las 24 especies colectadas en el espacio bidimensional definido por el análisis de nicho. Los sitios en (a) están numerados como en la Fig. VI-1. En (b), los anillos grises representan los promedios pesados de las especies y los cuadrados negros representan los sitios.

Se registró una fuerte asociación entre la composición de los ensambles de mosquitos y las variables ambientales a escala de paisaje, en concordancia con el ítem e de la primera predicción. Seis especies, *Oc. crinifer*, *Cx. dolosus*, *Cx. tatoi*, *Ps. ciliata*, *Ps. cyanescens* y *Ps. ferox*, presentaron distribuciones no uniformes a lo largo del gradiente ambiental. Tres de ellas resultaron altamente especializadas, con valores de OMI mayores a 10 [Tabla VI-4]. En los tres casos se trató de mosquitos de inundación, en concordancia con la segunda predicción. Por el contrario, cuatro especies (*Ma. titillans*, *Ps. albigenu/varipes*, *Ps. pallescens* y *Ps. varinervis*) fueron colectadas en un único sitio y por ello mostraron los valores máximos de OMI y valores nulos de tolerancia explicada y residual. Si bien el análisis fue exitoso en explicar un alto porcentaje de la variabilidad de las especies en función de las variables ambientales consideradas, los valores altos de tolerancia residual para algunas especies indican que existe una fuente de heterogeneidad no identificada.

Tabla VI-4. Composición específica, abundancia relativa por categoría de hidroperíodo de cuerpos de agua en el suelo (CAS) y parámetros del análisis de nicho (OMI) para las especies de mosquitos colectadas en un gradiente latitudinal a través del Bajo Delta del Río Paraná.

Especie	Nº muestras en CAS temp (Nº sitios)	Nº muestras en CAS perm (Nº sitios)	Valor OMI	Inercia	Tol	Tol res	p
<i>Ad. squamipennis</i>	0 (0)	26 (6)	8,28	24,21	10,97	4,95	0,113
<i>Anopheles sp2</i>	2 (2)	3 (3)	6,06	9,70	1,01	2,63	0,213
<i>Anopheles sp3</i>	0 (0)	2 (2)	8,36	11,73	0,24	3,13	0,381
<i>Oc. albifasciatus</i>	28 (8)	0 (0)	1,91	18,21	4,35	11,96	0,166
<i>Oc. crinifer</i>	35 (4)	0 (0)	14,06	23,46	3,67	5,73	0,006 **
<i>Cx. bastagarius</i>	3 (3)	0 (0)	1,94	16,69	4,26	10,49	0,836
<i>Cx. bidens/interfor</i>	4 (2)	2 (2)	6,69	21,34	7,78	6,88	0,247
<i>Cx. chidesteri</i>	4 (4)	1 (1)	3,40	19,96	8,22	8,34	0,360
<i>Cx. dolosus</i>	37 (7)	15 (5)	5,42	20,73	9,18	6,13	0,037 *
<i>Cx. intricatus</i>	3 (1)	6 (3)	7,34	22,21	9,27	5,60	0,216
<i>Cx. lahillei</i>	3 (3)	0 (0)	4,52	20,59	5,95	10,12	0,276
<i>Cx. maxi</i>	30 (8)	10 (4)	1,01	17,55	2,34	14,20	0,193
<i>Cx. tatoi</i>	8 (4)	0 (0)	9,32	21,43	3,46	8,64	0,014 *
<i>Ma. indubitans</i>	0 (0)	15 (6)	1,43	16,51	1,10	13,98	0,460
<i>Ma. titillans</i>	0 (0)	1 (1)	8,90	8,90	0	0	1
<i>Ps. albigenu/varipes</i>	5 (1)	0 (0)	32,00	32,00	0	0	0,086
<i>Ps. ciliata</i>	14 (6)	0 (0)	4,75	13,12	3,57	4,81	0,041 *
<i>Ps. cingulata</i>	12 (2)	0 (0)	12,88	13,83	0,12	0,83	0,316
<i>Ps. cyanescens</i>	26 (5)	0 (0)	10,25	13,69	0,27	3,16	0,001 **
<i>Ps. ferox</i>	16 (2)	0 (0)	22,97	27,66	1,82	2,87	0,019 *
<i>Ps. pallescens</i>	1 (1)	0 (0)	13,71	13,71	0	0	0,538
<i>Ps. varinervis</i>	1 (1)	0 (0)	15,14	15,14	0	0	0,276
<i>Ur. nataliae</i>	8 (4)	5 (1)	1,75	15,84	4,74	9,34	0,721
<i>Ur. pulcherrima</i>	4 (3)	14 (6)	4,18	20,66	5,60	10,88	0,297
OMI promedio			8,59				0,003 **

Tol: tolerancia; Tol res: tolerancia residual

p: valor de p de la prueba de permutación de Monte-Carlo. * p < 0,05; ** p < 0,01

La ubicación de cada especie en el diagrama de ordenamiento [Fig. VI-5b](#) refleja su asociación con los dos ejes de heterogeneidad ambiental descriptos. Por ejemplo, el reemplazo espacial de las especies de *Psorophora* en función de la latitud se evidencia a lo largo del eje 1, con cinco especies en el extremo de la transecta caracterizada por alta cobertura de bosque ralo, alta precipitación y presencia de ganado (extremo norte, sitios 1 a 5) y las restantes dos especies en el extremo opuesto. En el diagrama, el origen de coordenadas representa las condiciones de hábitat promedio del área de estudio en función de todos los sitios. Especies ubicadas cercanas al origen, e.g. *Oc. albifasciatus*, *Cx. maxi*, *Ma. indubitans* y *Ur. nataliae*, son por lo tanto las mejor representadas en el espacio y pueden ser consideradas generalistas.

Los diagramas de nicho indican la distribución y restricciones ambientales de cada especie [Fig. VI-6](#). En ellos se representa no sólo el centro de gravedad (como en la Fig. VI-5b), sino también la forma y la extensión del nicho junto con su ubicación en el eje coordenado definido por el análisis. De este modo, puede observarse que especies con un diagrama de nicho similar, tales como *Cx. tatoi* y *Oc. crinifer*, presentan requerimientos de hábitat comunes. En contraste, especies colectadas en el mismo número de sitios pueden presentar diagramas de nicho muy diferentes. Por ejemplo, *Ps. cyanescens* y *Ur. nataliae* se colectaron en cinco sitios cada una, sin embargo la primera estuvo restringida a los sitios más al norte en un rango estrecho de variabilidad ambiental, en tanto que la segunda se presentó a lo largo de todo el gradiente ambiental. Para algunas especies tales como *Cx. chidesteri*, *Cx. lahillei* y *Ur. nataliae*, algunos sitios de muestreo negativos se localizaron dentro del polígono delimitado como su diagrama de nicho. Esto indica que las condiciones ambientales de dichos sitios serían apropiadas para la cría de tales especies, que no fueron colectadas allí o bien por causas azarosas o porque estaban presentes pero no fueron detectadas.

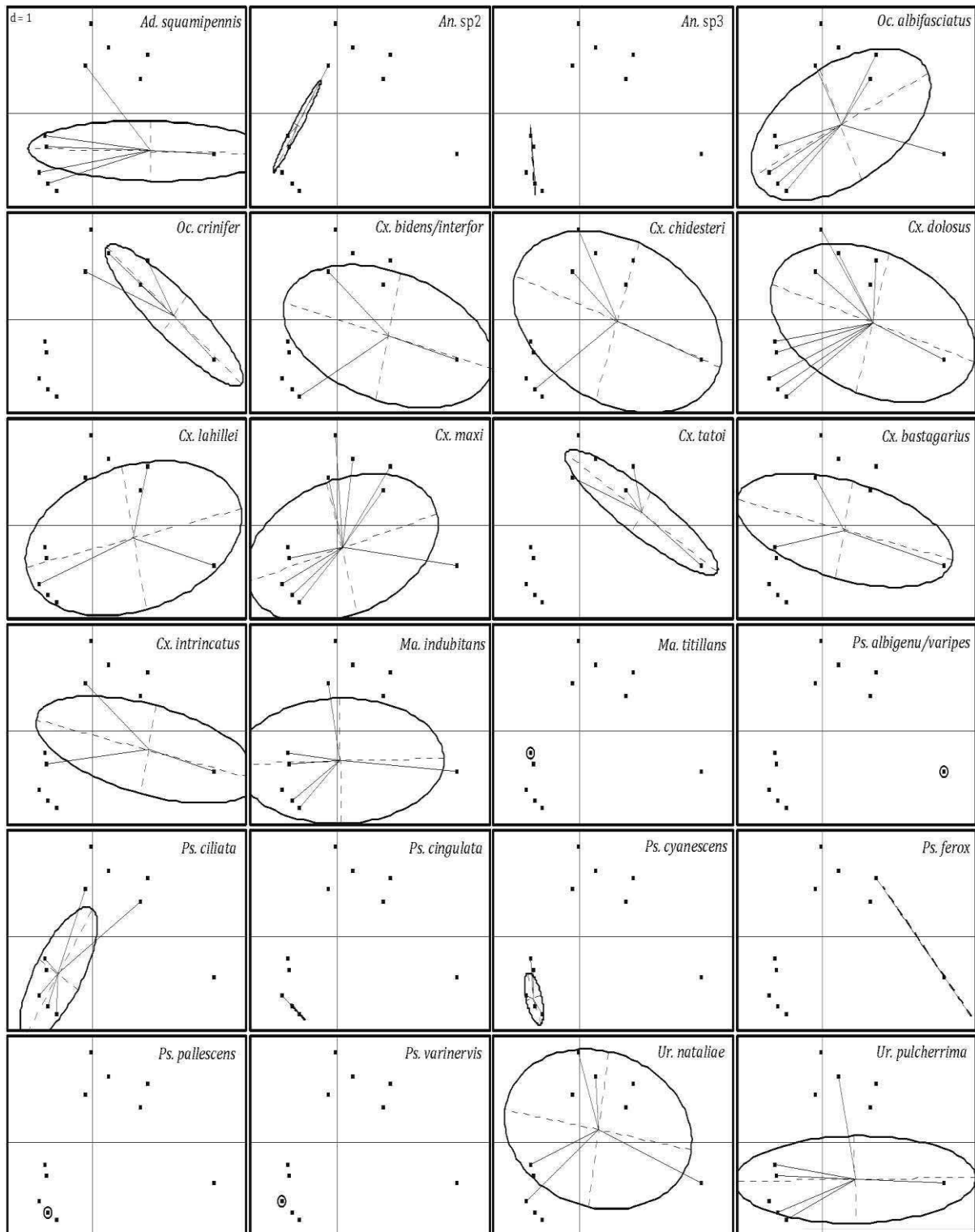


Figura VI-6. Diagramas de nicho para cada una de las 24 especies colectadas en el Bajo Delta. Los sitios están representados por puntos. Las líneas unen el centro de gravedad de cada especie con cada sitio en el cual dicha especie fue colectada.

Análisis por especie (GLM)

Siguiendo los criterios establecidos (*i.e.* número de sitios y muestras totales), 10 especies pudieron ser modeladas individualmente [Tabla VI-5]. Se obtuvo un modelo satisfactorio para cuatro de ellas (tres de las cuales fueron mosquitos de inundación), en tanto que las seis restantes no mostraron ninguna asociación con las variables ambientales consideradas. La abundancia relativa de *Oc. crinifer* se asoció positivamente con la cobertura de vegetación de hoja ancha a 3km, mientras que lo opuesto ocurrió con *Ps. cyanescens*, a niveles comparables de explicación (cerca al 80%). Estos resultados reflejan la partición de nicho en los CAS temporarios entre ambas especies, dado que la primera ocupa plantaciones y bosques secundarios densos en tanto que la segunda cría en bosques ralos xerófilos. Asimismo, el porcentaje de CAS con *Cx. dolosus* se asoció negativamente con la cobertura de bosque ralo a 0,5km, que correlaciona negativamente con vegetación de hoja ancha a 3km (BR0₃) [Tabla VI-2]. Por lo tanto, esta especie fue más abundante hacia el extremo sur de la transecta, al igual que *Oc. crinifer*. Por el contrario, *Ps. ciliata* se correlacionó positivamente con la precipitación, que también se asocia inversamente con BR0₃. Por lo tanto, esta especie es más abundante hacia el extremo norte y comparte hábitat con *Ps. cyanescens*.

Tabla VI-5. Modelos lineales generalizados para la abundancia relativa de 10 especies de mosquitos en el Bajo Delta. El signo entre paréntesis al lado de cada variable explicativa indica la dirección de la asociación. La descripción detallada de las variables y sus respectivos códigos se encuentran en la Tabla VI-1. Se muestra el resultado del análisis de nicho (OMI) para cada especie obtenido en la sección anterior para comparar ambos análisis.

Especie	% explicado por el mejor modelo	Variables explicativas incluidas en el mejor modelo	Resultado del OMI
<i>Ad. squamipennis</i>	---	---	n.s.
<i>Oc. albifasciatus</i>	---	---	n.s.
<i>Oc. crinifer</i>	76,5	BR0 ₃ (+)	**
<i>Cx. dolosus</i>	79,0	FOR _{0,5} (-), RUT _{0,5} (-)	*
<i>Cx. maxi</i>	---	---	n.s.
<i>Ma. indubitans</i>	---	---	n.s.
<i>Ps. ciliata</i>	65,5	PRE (+)	*
<i>Ps. cyanescens</i>	78,8	BR0 ₃ (-)	***
<i>Ur. nataliae</i>	---	---	n.s.
<i>Ur. pulcherrima</i>	---	---	n.s.

n.s.: no significativo; * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001
 --- : no se obtuvo un modelo significativo

DISCUSIÓN

Dado que en el humedal bajo estudio los asentamientos humanos son pequeños y rodeados por una matriz natural, muchos de los mosquitos que crían en contacto con las personas son especies nativas de los ambientes silvestres circundantes que aprovechan el ambiente peridoméstico, como ya fue descrito para otros *taxa* en otras regiones (McKinney 2006). Los CAS localizados en ambientes peridomésticos del Bajo Delta Bonaerense y Entrerriano albergaron un diverso ensamble de mosquitos. Entre las 24 especies colectadas se registraron representantes de las cuatro estrategias de oviposición descritas para la familia Culicidae, tres de las cuales estuvieron presentes a lo largo de todo el gradiente latitudinal. Sin embargo, **la mayoría de las especies que mostraron una asociación significativa con el ambiente fueron mosquitos de inundación.** Dentro de este grupo, se registró un notable recambio de especies probablemente relacionado a la variación de las condiciones ambientales adecuadas para cada especie a lo largo del gradiente latitudinal. El género *Ochlerotatus* presentó una distribución amplia para *Oc. albifasciatus* y restringida al extremo sur (unidad de paisaje IV) para *Oc. crinifer*. Al analizar la distribución de estas especies en áreas vecinas (< 100km) bajo el mismo régimen climático, *Oc. albifasciatus* fue la especie predominante en CAS temporarios de áreas urbanizadas (Fontanarrosa *et al.* 2000, 2009). Por el contrario, en zonas caracterizadas por alta humedad relativa y mayor desarrollo de dosel esta especie se registró ocasionalmente en tanto que *Oc. crinifer* fue muy abundante (Macía *et al.* 1995). Este patrón podría deberse a un requerimiento de varios ciclos de sequía-inundación por parte de los huevos de *Oc. albifasciatus* para eclosionar (Campos & Sy 2006) y/o una preferencia de los adultos de *Oc. crinifer* por ambientes más húmedos y con vegetación más densa (Macía *et al.* 1995). Al respecto, si bien la precipitación aumenta hacia el extremo norte del gradiente, un mayor drenaje del suelo en las unidades de paisaje I y II favorece períodos de sequía más intensos entre eventos de precipitación y el desarrollo de vegetación xerófila hacia el norte de la transecta.

El género *Psorophora* estuvo mejor representado en las unidades del norte. Allí, se registraron cinco especies incluyendo las dos únicas especies con larvas predatoras colectadas durante toda la tesis, *Ps. ciliata* y *Ps. pallescens*. Las dos especies más abundantes, *Ps. cyanescens* y *Ps. ciliata*, mostraron una asociación significativa con el ambiente y se encontraron en ambientes caracterizados por una baja cobertura vegetal. Esto concuerda con estudios previos que describen que ambas especies prefieren ambientes abiertos y oviponen en charcos temporarios formados por precipitaciones en terrenos despejados con alto nivel de insolación (Snow *et al.* 1960, Wallis & Whitman 1970). Por el contrario, la especie más abundante en el extremo sur, *Ps. ferox*, ovipone en charcos sombreados dentro de bosques (Wallis & Whitman 1970, Campos *et al.* 1995).

La categoría de hidroperíodo del CAS (i.e. temporario o permanente) fue determinante en la respuesta de los ensambles al ambiente. Se registró una tasa de

recambio de especies creciente a medida que aumentó la separación entre unidades de paisaje únicamente para el ensamble de CAS temporarios. Muchas especies características de CAS temporarios presentaron una asociación con el ambiente, en tanto que ninguna de las especies de CAS permanentes estuvo asociada y la respuesta de los mosquitos que crían en ambas categorías de hidropériodo fue especie-específica. Se plantean dos explicaciones posibles para estos resultados. Por un lado, que los CAS temporarios presenten diferencias microambientales a lo largo de la transecta, tal vez en términos de estabilidad, alcalinidad, contenido de materia orgánica o alguna otra característica influida por factores a escala de paisaje que en definitiva actúen como indicador de esa heterogeneidad a escala local (Vanwambeke *et al.* 2007). El tipo de cobertura vegetal puede afectar la temperatura del agua y la cantidad de detrito (Williams 2005), en tanto que la presencia de ganado puede influir en la cantidad de alimento disponible para las larvas (Leisnham *et al.* 2004). Por su parte, los CAS permanentes, de mayor tamaño y profundidad, serían más uniformes en cuanto a sus condiciones microambientales en toda la región. En otras palabras, las zanjas del extremo sur y las aguadas y antiguos canales de marea del norte aparentemente cumplen el mismo rol funcional ofreciendo un hábitat acuático estable con vegetación flotante (*Pistia*, *Lemna*, *Azolla* y *Salvinia* spp.) que alberga a los inmaduros del mismo conjunto de especies a lo largo de toda la transecta, principalmente *Ma. indubitans* y *Ad. squamipennis*. Esto remarca el concepto de que la heterogeneidad ambiental es percibida de maneras distintas por los humanos que por los taxa que estudiamos, como remarcó Haslett (2001) para dípteros en general. También alerta sobre el hecho de que actividades comunes en el Bajo Delta, tales como construcción de diques y canales de drenaje, podrían tener un impacto en la distribución de los mosquitos (Vanwambeke *et al.* 2007, Zeilhofer *et al.* 2007) por cambiar la disponibilidad espacio-temporal de los distintos tipos de CAS (Cailly *et al.* 2011).

La segunda explicación posible es que las características microambientales sean uniformes tanto para CAS temporarios como permanentes a lo largo del gradiente latitudinal, y que los patrones observados sean reflejo de una plasticidad diferencial de los mosquitos adultos con distintas estrategias de oviposición. En otras palabras, que la distribución de los mosquitos de inundación esté restringida a ciertos sectores del gradiente en función de las características ambientales adecuadas para los adultos en tanto que los mosquitos de balsa toleren un rango más amplio de condiciones y por ello se encuentren presentes en toda la región. Probablemente, el patrón observado sea consecuencia de la combinación de ambos procesos, *i.e.* que haya diferencias tanto a nivel del CAS que afectan la oviposición y la bionomía de los estadios inmaduros como diferencias a nivel del ambiente que influyen sobre la bionomía de los adultos.

La selección de las distancias que capten la heterogeneidad ambiental a una escala con sentido biológico para las especies de mosquitos bajo estudio se vio dificultada por la falta de información sobre los rangos de dispersión de las mismas en nuestro país. Aunque en condiciones de laboratorio algunas especies fueron capaces de viajar hasta 30km (Clements

1999), a campo muchas presentaron un rango de vuelo dentro del radio aquí considerado (Nielsen 1957, Schäfer *et al.* 1997, Alfonso *et al.* 2005, Russell *et al.* 2005, LaPointe 2008, Estep *et al.* 2010). Además, la selección del radio es crucial cuando se intenta modelar la distribución de una única especie, pero en los estudios a nivel comunitario se debe encontrar una solución de compromiso para todas las especies presentes en el ensamble.

La **Fig. VI-7** resume en forma esquemática los resultados presentados en este capítulo. Dichos resultados sugieren fuertemente que **el ambiente a escala de paisaje afecta a la composición del ensamble, y por ende a la diversidad β , de mosquitos de CAS temporarios, no así a los otros atributos comunitarios**. La estructura de la comunidad de CAS permanentes, por el contrario, no se vio afectada por el paisaje. **Los patrones de recambio de especies estuvieron dominados principalmente por mosquitos de inundación**, los cuales se distribuyeron diferencialmente a lo largo del gradiente latitudinal en función del tipo de cobertura vegetal, la precipitación y la presencia de ganado. Ambas aproximaciones metodológicas, el análisis de gradiente a nivel de toda la comunidad y los modelos lineales generalizados por especie, fueron altamente consistentes.

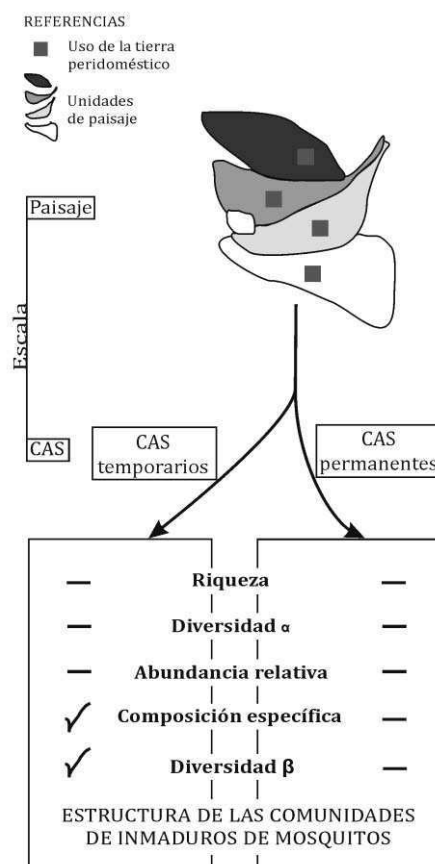


Figura VI-7. Resumen esquemático del efecto de la heterogeneidad a escala del paisaje sobre los atributos de los ensambles de inmaduros de mosquitos de CAS temporarios y permanentes en áreas peridomésticas del Bajo Delta del Río Paraná. Los tonos de gris indican distintas identidades.

CAPÍTULO VII

CONSIDERACIONES FINALES

Y CONCLUSIONES

En este capítulo, se integran los resultados enunciados a lo largo de toda la tesis y se presentan algunas conclusiones generales en respuesta a las hipótesis planteadas al comienzo, junto con algunas recomendaciones para el control de los mosquitos, las limitaciones del estudio y las proyecciones a futuro.

CONSIDERACIONES FINALES

Delimitación de los ensambles de mosquitos en función del hidroperíodo, el uso de la tierra, el paisaje y el efecto de la marea

En función de los estudios realizados y dada la naturaleza dinámica de los humedales, se evidencia que las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo (CAS) que habitan estos ambientes son difíciles de caracterizar en forma estática, y que el ensamble presente en un tiempo y espacio particulares es el producto final de la combinación de diversos factores. Si bien existe un *pool* regional de especies más o menos fijo, la estructura de las comunidades es altamente dinámica y dependiente en gran medida del régimen hidrológico y de las condiciones climáticas particulares de cada período de estudio (Schäfer *et al.* 2008). Dado que la definición de comunidad no especifica el nivel taxonómico o funcional ni la escala geográfica, y que la coexistencia de las poblaciones puede ocurrir en distintos estadios del ciclo de vida para las distintas especies de mosquitos (*e.g.* debido a que el estadio que atraviesa el invierno varía según la especie, durante los meses fríos sólo se encuentran larvas de *Mansonia* spp. y algunas especies de *Culex* en los CAS, pero hay bancos de huevos de *Ochlerotatus* y *Psorophora* en el sustrato y hembras fecundadas de *Uranotaenia* spp. y algunos *Culex* hibernando), sería igualmente correcto referirse a la comunidad de mosquitos de todo el Bajo Delta, como a la comunidad de una unidad de paisaje determinada, de un uso de la tierra o de un tipo de CAS. Esta elección depende del investigador en función de la pregunta de estudio (Begon *et al.* 1990).

Por su condición de humedal, el régimen hidrológico influye fuertemente en las características del Bajo Delta y en la dinámica de las poblaciones que lo habitan. Respecto al paisaje, la heterogeneidad ambiental en cuanto a número y yuxtaposición de patrones de vegetación distintos presentó un gradiente coincidente con el latitudinal, es decir, fue máxima en la unidad de paisaje del extremo sur (IV), intermedia en las unidades V y II y mínima en el extremo norte (I). Estas diferencias se deben principalmente a las características de drenaje de cada unidad. Las unidades con patrón de paisaje más complejo son principalmente las insulares, que están caracterizadas por redes de drenaje internas de mayor densidad. Los cursos de agua no sólo constituyen un elemento más del paisaje, sino que generan un modelado dentro del mismo y, con ello, mayor número de gradientes topográficos internos, lo que aumenta la cantidad de elementos con distinto hidroperíodo. Por el contrario, las unidades de patrón menos complejo constituyen, en general, extensas planicies inundables en forma mantiforme, con redes de drenaje de baja densidad.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, a grandes rasgos se identificaron cuatro ensambles de inmaduros de mosquitos en CAS del Bajo Delta, resultantes de la combinación entre la categoría de hidroperíodo del CAS, el uso de la tierra, el paisaje y el efecto de la marea **Fig. VII-1**. En el sector norte de la región, correspondiente al Bajo Delta Entrerriano y no sujeto a régimen de mareas, los CAS temporarios de áreas peridomésticas presentaron un conjunto de especies dominado por mosquitos de inundación, *i.e.* *Ochlerotatus* y *Psorophora*, sumado a algunas especies de *Culex* y *Uranotaenia* (**ensamble A**). Por su parte, el ensamble de CAS permanentes estuvo dominado por *Ad. squamipennis*, *Ma. indubitans* y algunos *Culex* (**ensamble B**). En otras palabras, en las unidades de paisaje regidas principalmente por precipitaciones las especies se encontraron en los tipos de CAS esperables según su estrategia de oviposición, *i.e.* los mosquitos de inundación exclusivamente en CAS temporarios, los que adhieren sus huevos a la vegetación exclusivamente en CAS permanentes y aquellos que oviponen en balsa sobre la superficie del agua en ambas categorías de CAS.

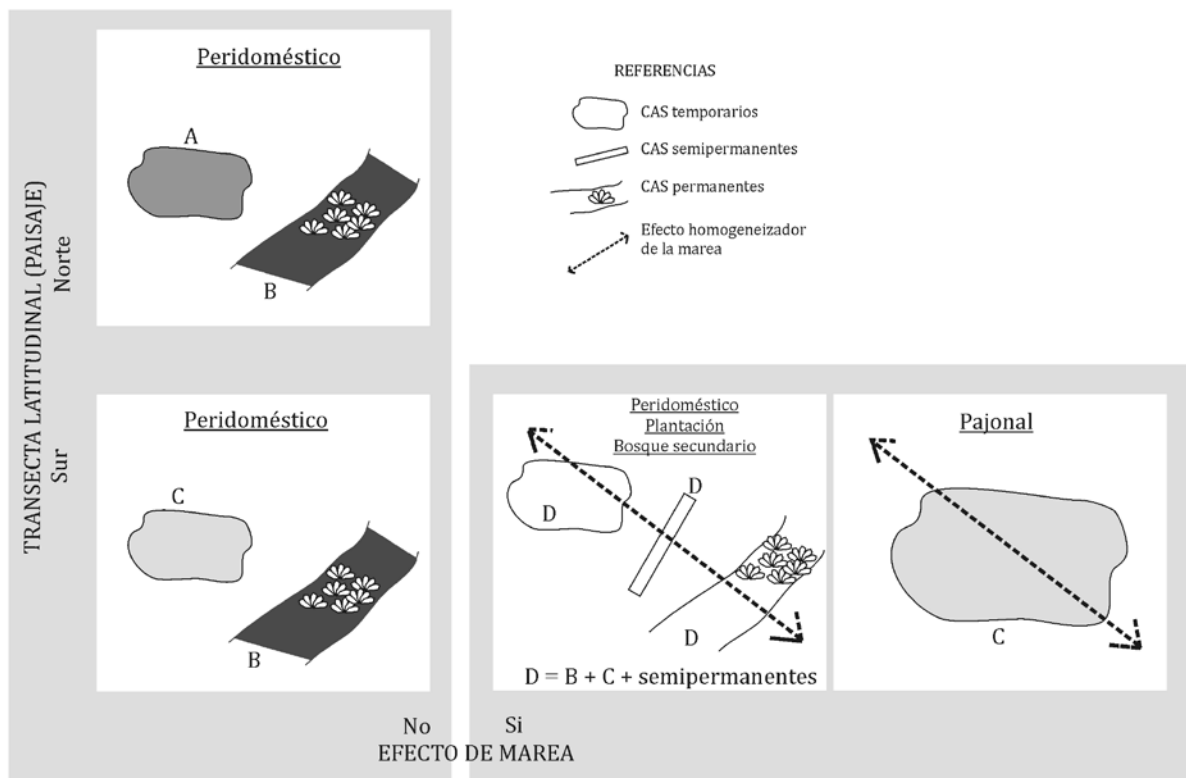


Figura VII-1. Delimitación de cuatro ensambles de inmaduros de mosquitos (A, B, C y D) de cuerpos de agua en el suelo (CAS) en función de la categoría de hidroperíodo del CAS, el uso de la tierra, el paisaje y el efecto de la marea.

En el sector sur de la región, correspondiente al Bajo Delta Bonaerense, pueden diferenciarse dos secciones en función de la dinámica hidrológica: la sección oeste sin influencia de mareas y la sección este sujeta a los regímenes de mareas lunares y eólicas de los ríos Paraná, Uruguay y de la Plata. En áreas peridomésticas de la sección oeste, el conjunto de especies de CAS permanentes fue similar al descripto para el sector norte (**ensamble B**), en tanto que el ensamble de CAS temporarios (**ensamble C**) presentó diferencias marcadas respecto al ensamble A en cuanto a la identidad de las especies presentes, en especial del género *Psorophora*.

Por su parte, en la sección este se identificaron dos ensamblajes distintos en función del uso de la tierra. En los usos con oferta de CAS con hidroperíodos variados (peridoméstico, plantación y bosque secundario), la composición de especies fue similar entre categorías de hidroperíodo; la mayoría de las especies (incluidas las de inundación) se registraron tanto en CAS temporarios, semipermanentes como permanentes (**ensamble D**), con la excepción de las especies asociadas a macrófitas (*Ad. squamipennis* y *Ma. indubitans*). Se postula que esto se debe al efecto homogeneizador de la biota que ejerce la marea al conectar los distintos tipos de CAS durante la inundación, la cual arrastra inmaduros de mosquitos, predadores e incluso vegetación flotante. Así, las especies respetarían sus restricciones de hábitat al momento de oviponer (*i.e.* previo al efecto de la marea, los conjuntos de especies en CAS permanentes y temporarios equivaldrían a los ensamblajes B y C, respectivamente) pero serían luego redistribuidas por la crecida y posterior retirada del agua. De ser esta explicación correcta, en la unidad de paisaje IV los inmaduros de mosquitos de CAS temporarios arrastrados por la marea no necesariamente tendrían como único destino los ríos y arroyos cercanos sino también otros CAS con agua estancada de forma permanente en los que podrían sobrevivir. Alternativamente, y dado que los mosquitos de inundación pueden oviponer en las márgenes de un CAS permanente que retrocede y eclosionar con el posterior aumento del nivel del agua, podría postularse que ciertas características del suelo en las cercanías de los CAS permanentes o mayores fluctuaciones del nivel de agua de los canales, zanjas y lagunas propician la cría de mosquitos de inundación en CAS permanentes de la unidad de paisaje IV sujeta a la acción de las mareas.

Por último, en los pajonales, caracterizados por suelo homogéneamente anegado, la marea no tendría un efecto homogeneizador al no haber CAS con distinta categoría de hidroperíodo factibles de ser conectados, de modo que el conjunto de especies presente es exclusivo de CAS temporarios y coincide con el **ensamble C**. Debido a que la dinámica del agua hacia dentro y fuera de cada isla es compleja, queda planteado el interrogante de si, por su posición en los bajos centrales inundables, este uso de la tierra puede recibir los inmaduros arrastrados desde otros usos cercanos. Pese a que en los CAS temporarios de los pajonales no se hallaron inmaduros típicos de otras categorías de hidroperíodo, es preciso mencionar que las condiciones de anegamiento típicas de este ambiente no permitieron el acceso a los bajos inundables centrales de las islas, en los cuales podrían encontrarse inmaduros asociados a CAS semipermanentes y permanentes que pudieran haber sido arrastrados desde usos adyacentes.

Variación de los atributos comunitarios a distintas escalas

Los ensambles identificados presentaron variaciones de sus atributos tanto en el espacio como en el tiempo a múltiples escalas. A continuación y en la [Tabla VII-1](#) se resumen los principales resultados obtenidos para cada atributo estudiado.

Riqueza de especies

La riqueza de especies de inmaduros de mosquitos varió en función del uso de la tierra y la estacionalidad, sin interacción. Presentó valores superiores en plantaciones, bosques secundarios y áreas peridomésticas que en pajonales y fue mayor en verano que en otoño y mínima en invierno y primavera. En concordancia con su variación estacional, se registraron correlaciones positivas de los valores mensuales de riqueza con la temperatura. También dependió de la categoría de hidroperíodo del CAS y de la estacionalidad, con un comportamiento complejo dado por la interacción de ambos factores. A escala de paisaje, no se encontraron diferencias en cuanto al número de especies en CAS temporarios ni permanentes de las cuatro unidades estudiadas.

En resumen, **la riqueza de especies se vio afectada por la estacionalidad y por la heterogeneidad ambiental a escala del CAS y del uso de la tierra, pero no del paisaje.**

Abundancia relativa

La abundancia relativa de inmaduros de mosquitos, estimada a través del índice de criaderos y de la probabilidad de que un CAS contenga inmaduros, presentó variabilidad tanto en el espacio como en el tiempo. A escala del CAS, se registraron asociaciones entre los mosquitos y características bióticas y fisicoquímicas del agua. Dentro de las características bióticas, la presencia de inmaduros se asoció con la ocurrencia de predadores y abundante materia orgánica. Dado que los predadores suelen demorar más en colonizar los hábitats y tienen ciclos de vida más largos, su presencia estaría indicando un mayor hidroperíodo del criadero. Un alto contenido de materia orgánica, por su parte, puede estar vinculado a un mayor contenido de detrito (alimento para la mayoría de las larvas de culícidos) o a un dosel desarrollado, que provee tanto materia orgánica como sombreado. Dentro de las características fisicoquímicas, la presencia de inmaduros se vio favorecida por valores bajos de temperatura del agua y oxígeno disuelto. Temperaturas más bajas pueden estar asociadas a una menor actividad larval, menos tiempo en la superficie y en consecuencia menor efecto de lavado fuera de los CAS por arrastre de la marea hacia ríos y arroyos adyacentes. Por otro lado, la mayor riqueza de especies de mosquitos durante los meses cálidos podría causar un mayor grado de competencia interespecífica cuyo efecto se libera durante el invierno, permitiendo ocupar un

mayor número de CAS a las especies que pasan el período desfavorable como larvas; *e.g. Cx. dolosus*, una de las especies más abundantes en el área de estudio. Por el contrario, no se encontraron asociaciones fuertes entre el índice de criaderos y el paisaje; únicamente se registraron diferencias en los valores para CAS permanentes entre las unidades V y IV.

La probabilidad de encontrar mosquitos en un CAS seleccionado al azar varió en función de la estacionalidad, el uso de la tierra y la interacción entre ambos, y fue superior al 65% en todos los usos de la tierra durante todo el año, con la excepción de áreas peridomésticas y pajonales durante el invierno. Este descenso podría deberse a la falta de dosel en ambos usos de la tierra, dado que la presencia de doseles desarrollados ejerce un efecto protector contra las bajas temperaturas, provee sombra que reduce la evaporación y disminuye la velocidad del viento debajo del dosel lo cual incrementa la humedad cerca del suelo (Linthicum *et al.* 1999).

Al separar el ensamble en las dos estrategias de oviposición más frecuentes (*i.e.* mosquitos de inundación y de balsa), la probabilidad de encontrar mosquitos en un CAS temporario seleccionado al azar dependió de distintas combinaciones de variables meteorológicas e hidrológicas y del uso de la tierra. La probabilidad de ocurrencia de mosquitos de inundación fue mayor a valores bajos de altura del río, alta precipitación y menor disponibilidad de CAS. Por su parte, una mayor probabilidad de encontrar especies de balsa se observó a bajas temperaturas, valores altos de mareas para los usos peridoméstico, plantación y pajonal y valores bajos de mareas para el bosque secundario.

En resumen, al igual que la riqueza de especies, **la abundancia relativa de inmaduros de mosquitos se vio afectada por la estacionalidad y por la heterogeneidad ambiental a escala del CAS y del uso de la tierra, pero no del paisaje.**

Diversidad α

La diversidad α , medida combinada de la riqueza de especies y su equitatividad en la comunidad, presentó un patrón estacional con máximos durante el verano y mínimos en la primavera. En concordancia, se registraron correlaciones positivas de los valores mensuales de diversidad α con la temperatura. Este atributo también varió en función del uso de la tierra, con valores mínimos en los pajonales. No se registraron variaciones de la diversidad α a escala del CAS en términos de la categoría de hidroperíodo, y sólo diferencias sutiles a escala de paisaje, en la cual la diversidad α de los CAS temporarios de la unidad II fue menor a la de las otras unidades.

En resumen, **la diversidad α de especies se vio afectada por la estacionalidad y por la heterogeneidad ambiental a escala del uso de la tierra.**

Composición específica

La identidad de las especies de inmaduros de mosquitos fue el único atributo que presentó variabilidad a todas las escalas analizadas. Los distintos géneros y especies mostraron patrones estacionales variados. El género *Culex* estuvo presente durante todo el año y fue el mejor representado, con un total de 11 especies pero mayormente dominado por *Cx. dolosus*, *Cx. intricatus* y *Cx. maxi*. Las especies de *Psorophora* sólo se colectaron durante el verano y las de *Uranotaenia* estuvieron ausentes en el invierno.

A escala del CAS, algunas especies fueron características de una categoría de hidroperíodo, otras se asociaron a ambientes con vegetación flotante (*Ad. squamipennis* y *Mansonia* spp.), y algunas se encontraron a valores particulares de parámetros fisicoquímicos del agua. Por ejemplo, *Cx. dolosus* ocurrió con mayor frecuencia a valores bajos de temperatura y conductividad eléctrica. Por el contrario, *Cx. intricatus* se asoció con altas temperaturas y bajos niveles de conductividad, pH y oxígeno disuelto.

Respecto al uso de la tierra, algunas especies (e.g. *Cx. dolosus*, *Oc. crinifer*, *Cx. intricatus*, *Oc. serratus*, *Ps. albigenu/varipes* y *Ps. ferox*) fueron colectadas en todos los usos. Otras sólo estuvieron ausentes en los pajonales, mientras que otro grupo de especies fue exclusivo de un uso de la tierra determinado (e.g. *Cx. maxi* en bosque secundario).

Finalmente, a escala de paisaje, se registró una fuerte asociación entre la composición de los ensambles de mosquitos y las variables ambientales. Seis especies, *Oc. crinifer*, *Cx. dolosus*, *Cx. tatoi*, *Ps. ciliata*, *Ps. cyanescens* y *Ps. ferox*, presentaron distribuciones no uniformes a lo largo del gradiente ambiental. El género *Psorophora* tuvo una representación mucho mayor en el Bajo Delta Entrerriano, con cinco especies que no se encontraron en el sector Bonaerense, caracterizado principalmente por dos especies (*Ps. albigenu/varipes* y *Ps. ferox*).

En resumen, **la composición específica de inmaduros de mosquitos se vio afectada por la estacionalidad y por la heterogeneidad ambiental a escala del CAS** (tanto en cuanto a su hidroperíodo como a características fisicoquímicas), **el uso de la tierra y el paisaje.**

Diversidad β

La restricción de la evaluación de este atributo exclusivamente a la escala de paisaje es intrínseca a su definición, i.e. la tasa de recambio de especies entre sitios dentro de una región. Este atributo presentó patrones distintos en CAS temporarios y permanentes. Para los primeros, se registró una tendencia de similitud decreciente al aumentar la distancia relativa entre unidades de paisaje. Por el contrario, no se registró ninguna variación para los CAS permanentes.

En resumen, **la diversidad β de especies se vio afectada por la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje sólo para CAS temporarios.**

Tabla VII-1. Resumen de los efectos de las distintas escalas sobre cinco atributos de las comunidades de inmaduros de mosquitos en cuerpos de agua en el suelo (CAS). La tilde indica que ese atributo varía en función de esa escala, el guión representa ausencia de variación, n.c. indica no corresponde y el signo de interrogación indica que esa asociación no fue evaluada en forma directa en este trabajo.

		TIEMPO		ESPACIO		
		Estacionalidad	CAS		Uso de la tierra	Paisaje
			Hidroperíodo	Microambiente		
ATRIBUTO COMUNITARIO	Riqueza	✓	✓	?	✓	-
	Abundancia relativa	✓	?	✓	✓	-
	Diversidad α	✓	-	?	✓	-
	Composición específica	✓	✓	✓	✓	✓*
	Diversidad β	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	✓*

* Sólo para CAS temporarios

El análisis conjunto de los resultados obtenidos resulta en la [Fig. VII-2](#), la cual resume en forma esquemática los efectos del ambiente a las tres escalas espaciales analizadas sobre la estructura de las comunidades de mosquitos. Las distintas unidades de paisaje presentan características particulares de cobertura vegetal, tipo de suelo y actividad económica, entre otras. Se postula que esta heterogeneidad a escala de paisaje incide sobre la estructura de las comunidades de mosquitos (en particular, sobre la composición de especies de CAS temporarios) de dos maneras. En primer lugar, cada unidad presenta condiciones diferentes de fuentes de alimento, sitios de descanso y refugio, sombreado, tipo y cantidad de vegetación, drenaje del suelo y un microclima particular generado por estas condiciones (*e.g.* mayor o menor humedad relativa, mayor o menor insolación), todas las cuales inciden sobre diversos aspectos de la bionomía de los adultos y favorecen la ocurrencia de mosquitos de distintas especies. En segundo lugar, estas condiciones afectan las características microambientales de los CAS, por efectos diferenciales de sombreado, aporte de materia orgánica y detrito, composición y abundancia de predadores, o algún otro proceso relacionado. En consecuencia, los CAS temporarios localizados en distintas unidades de paisaje presentan diferencias en términos de hidroperíodo, alcalinidad, contenido de materia orgánica o alguna otra

característica influida por factores a escala de paisaje que actúan como indicadores de esa heterogeneidad a escala local (Vanwambeke *et al.* 2007). El tipo de cobertura vegetal puede afectar la temperatura del agua y la cantidad de detrito (Williams 2005), en tanto que la presencia de ganado puede influir en la cantidad de alimento disponible para las larvas (Leisnham *et al.* 2004) y el drenaje del suelo puede afectar el hidroperíodo. Por el contrario, los CAS permanentes, de mayor tamaño y profundidad, serían más uniformes en cuanto a sus condiciones microambientales en toda la región. En otras palabras, las zanjas del extremo sur y las aguadas y antiguos canales de marea del norte aparentemente cumplen el mismo rol funcional ofreciendo un hábitat acuático estable con vegetación flotante (*Pistia*, *Lemna*, *Azolla* y *Salvinia* spp.) que alberga a los inmaduros del mismo conjunto de especies en todas las unidades, principalmente *Ma. indubitans* y *Ad. squamipennis*. De este modo, los patrones de variación de la estructura de las comunidades en CAS permanentes y temporarios del Bajo Delta a través de cuatro unidades de paisaje pueden ser explicados por la acción combinada del paisaje, las estrategias de oviposición y el hidroperíodo de los CAS.

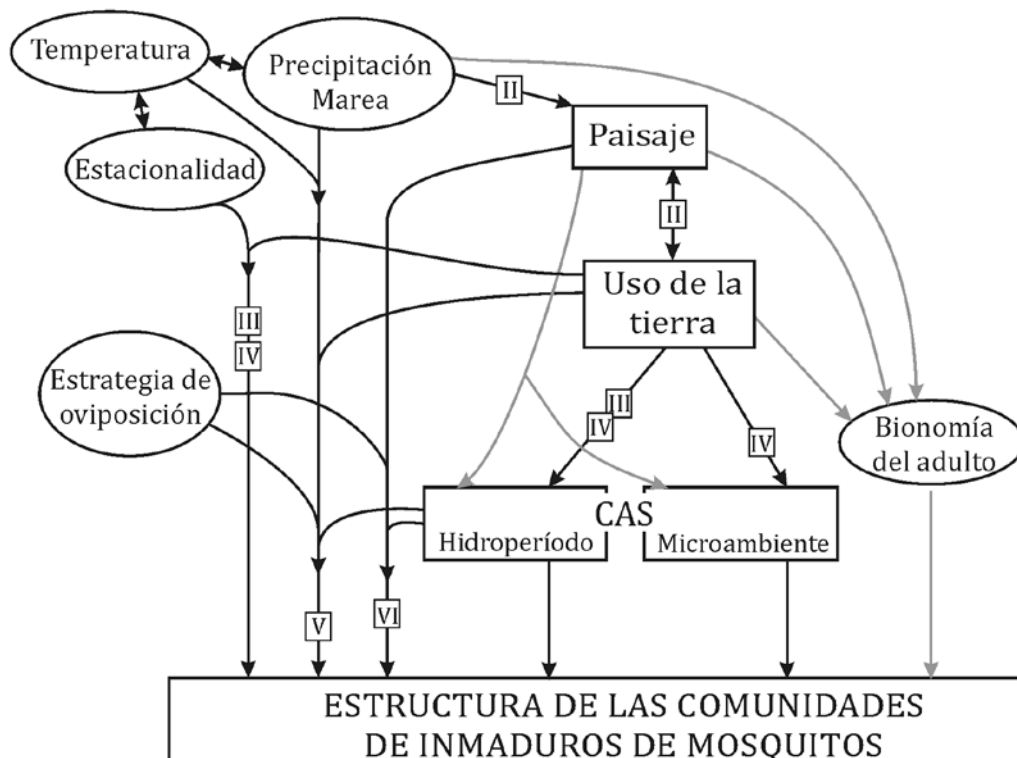


Figura VII-2. Resumen esquemático del efecto de la heterogeneidad ambiental a tres escalas espaciales sobre la estructura de las comunidades de mosquitos, y sus relaciones con las estrategias de oviposición y variables meteorológicas y de régimen hidrológico. Las flechas negras indican efectos probados y las grises, efectos postulados pero no puestos a prueba. Los números romanos indican el capítulo en el cual se describe cada efecto.

Cada unidad de paisaje presenta una disponibilidad de tipos de usos de la tierra característica. Los usos de la tierra afectan a la estructura de las comunidades de inmaduros de dos maneras, indirectamente a través de la oferta relativa de distintos tipos de CAS y en forma directa al modificar las características microambientales de los CAS por efectos diferenciales de sombreado, aporte de detrito, composición y abundancia de morfos predadores, etc. Esta estructura presenta además un componente estacional, el cual interactúa con el uso de la tierra de forma más o menos compleja para los distintos atributos. Nuevamente, los usos de la tierra estudiados pueden directamente reflejar los cambios en microclima y disponibilidad de tipos de CAS para las comunidades de mosquitos o pueden ser un *proxy* de relaciones ecológicas más complejas tales como disponibilidad de huéspedes vertebrados y vínculos de competencia y predación con otros invertebrados que afecten la bionomía tanto de los adultos como de los estadios inmaduros (Lambin *et al.* 2010, Steiger *et al.* 2012). La interacción entre las condiciones meteorológicas e hidrológicas, el uso de la tierra y las estrategias de oviposición definen los patrones de abundancia relativa de las comunidades de inmaduros de CAS temporarios.

En definitiva, los resultados sugieren que existe cierta cantidad estable de nichos vacantes en las distintas categorías de CAS a lo largo del Bajo Delta, que son ocupados por diferentes especies pero que en conjunto confieren a cada ensamble valores comparables de abundancia relativa, riqueza de especies y diversidad α . Únicamente varía a escala de paisaje la identidad de las especies de CAS temporarios, lo cual se traduce en un patrón de disminución de la similitud entre los ensambles de dichos CAS al aumentar la separación entre unidades.

Por último, cada especie tiene una visión única del ambiente y, como es el caso de los mosquitos, esa visión puede variar incluso para distintos estadios de desarrollo de la misma especie. Por su parte, los fenómenos naturales también presentan cada uno su escala o rango de escalas de acción. Por ambos motivos, no hay una escala “correcta” a la cual describir a las comunidades; la clave está en reconocer que los fenómenos ocurren simultáneamente a distintas escalas y que es esa interacción lo que debe ser objeto de estudio (Levin 1992).

Efectos de los cambios en el uso de la tierra sobre los mosquitos y medidas de control

Si bien los humedales han sido recientemente revalorizados por sus beneficios y los servicios que proveen (Willot 2004), constituyen un paisaje amenazado dado que históricamente las actividades humanas han reducido su número y área total (Schäfer 2004). Los mosquitos son un componente primordial de las comunidades de humedales y por ello cumplen un rol fundamental en los procesos involucrados en estos ambientes y en los servicios que proveen (Dale & Knight 2008, Schäfer *et al.* 2008). Sin embargo, la necesidad de controlar sus poblaciones debido a la molestia que generan y al riesgo para la salud de humanos y animales es inequívoca (Willot 2004). Por ello, el control de los mosquitos es actualmente un aspecto central de la conservación de los humedales (Mercer *et al.* 2005, Schäfer *et al.* 2008). Esto requiere el estudio de los factores que afectan la abundancia y distribución de los estadios inmaduros, los cuales son el determinante principal de las fluctuaciones de las poblaciones de adultos (Mwangangia *et al.* 2009). Debido a la baja capacidad de dispersión de larvas y pupas, el control de inmaduros es la herramienta principal y más efectiva para la prevención de las enfermedades transmitidas por mosquitos (Killeen *et al.* 2002).

En el presente trabajo se ha establecido, en concordancia con DeGroot *et al.* (2007), que la distribución espacio-temporal de los mosquitos está regulada por factores a múltiples escalas, desde el microambiente hasta el paisaje. En particular, se identificaron diferencias en los ensamblajes de inmaduros asociados a cada uno de los principales usos de la tierra. Por ello, los cambios que el hombre realiza en la utilización de la tierra tienen un fuerte impacto sobre la disponibilidad de distintos tipos de hábitats acuáticos y las condiciones locales que afectan la composición de especies (Norris 2004). Los efectos locales de la alteración de hábitat sobre las poblaciones de vectores están compuestos por una variedad de factores que requieren estudios particulares. Por ejemplo, los cambios en el uso de la tierra pueden crear condiciones favorables para la proliferación de criaderos de mosquitos (Matthys *et al.* 2006), pero no necesariamente llevar a densidades de mosquitos más altas porque también puede alterarse la comunidad de macroinvertebrados asociada (Leisnham *et al.* 2007), con la cual los mosquitos interactúan a través de vínculos de competencia y predación. Por lo tanto, los cambios en el uso de la tierra modifican la comunidad de insectos como un todo y el rol de los mosquitos supervivientes y potencialmente invasores como vectores de patógenos (Mouchet & Brengues 1990, Patz *et al.* 2000, Alfonso *et al.* 2005).

El endicado de tierras destinadas a la producción maderera y ganadera es una práctica habitual en la región (Kandus *et al.* 1999). El resultado es la independencia del régimen mareal y el control del nivel del agua dentro del dique. Si el terreno está en uso, el nivel del agua es bajo en forma constante y la apertura de las compuertas para la salida del agua favorecería el efecto de lavado de inmaduros hacia ríos y arroyos, disminuyendo la productividad de mosquitos. Por el contrario, si está abandonado tiene el efecto contrario *i.e.* fomenta el anegamiento, el cual impactaría positivamente principalmente a los mosquitos de balsa. Si bien el endicado en uso parecería disminuir las densidades de mosquitos producidas en CAS temporarios, estas modificaciones del terreno generan otros tipos de CAS (semipermanentes y permanentes, *e.g.* canales colectores, sangrías y zanjas) que albergan un ensamble de mosquitos rico y característico. En cuanto a especies potencialmente nocivas para el hombre, estos ambientes de hidroperíodo más prolongado sirven como hábitat de cría para representantes de los géneros *Culex* y *Mansonia*.

No obstante las consideraciones previas, y dado que los mosquitos de balsa se asociaron significativamente con bajas temperaturas (períodos en los que usualmente hay poca actividad de adultos), se especula que **las acciones de control deben ser dirigidas principalmente hacia los mosquitos de inundación**. Apoyando esta idea, tres mosquitos con esta estrategia (*Oc. crinifer*, *Ps. ferox* y *Oc. serratus*) representaron el 90% de todos los especímenes capturados utilizando cebo humano, en tanto que los mosquitos de balsa sumaron apenas el 0,6% (Loetti *et al.* 2007). Dado que los mosquitos que pican humanos no sólo son molestos sino que juegan un rol fundamental en la transmisión de enfermedades, es prioritario enfocar el control en ellos. Una posible medida contra este grupo (y adicionalmente contra mosquitos de balsa en bosques secundarios) sería generar un flujo de marea hacia adentro y afuera de las islas, a través de la construcción de canales y diques, que fomente el lavado de inmaduros y el ingreso de predadores. Sin embargo, en áreas peridomésticas y plantaciones esta medida generaría un aumento de la superficie de oviposición para balsas, lo cual podría acortar el tiempo de los ciclos gonadotróficos incrementando el número de inmaduros y adultos y, por ende, la frecuencia de picaduras (Gu *et al.* 2006). Drenar los pajonales podría ser una opción contra los mosquitos de balsa, sin embargo la alteración del hábitat (con todos sus perjuicios asociados) sería drástica y, por otro lado, un descenso en los niveles de agua podría favorecer a los mosquitos de inundación, creando un efecto contrario al deseado. La complejidad de este humedal requiere que cada medida de control propuesta sea evaluada previamente teniendo en cuenta a los diferentes actores del sistema y previendo potenciales reacciones en cadena.

Logros

A lo largo del presente trabajo, se logró captar el efecto de la heterogeneidad ambiental a distintas escalas sobre la estructura de las comunidades de inmaduros de mosquitos, pese al alto grado de variabilidad basal existente en el área de estudio por la combinación de múltiples factores de acción simultánea. El Bajo Delta es un sistema extremadamente dinámico debido a su régimen hidrológico, y las distintas fuentes de variabilidad pudieron incorporarse exitosamente al análisis en forma progresiva. La complejidad de las relaciones entre la presencia de CAS, culícidos y ambientes motivó el uso de métodos de análisis sofisticados para modelar la influencia de cada factor y sus interacciones.

Respecto a la ampliación del conocimiento sobre la culicidofauna de la región, se registraron en total 32 especies de siete géneros, cinco de las cuales (*Cx. bastagarius*, *Cx. lahillei*, *Cx. mollis*, *Cx. taeniopus* y *Cx. tatoí*) no habían sido nunca mencionadas para el Bajo Delta del Río Paraná (ver Anexo 1). Se confirma entonces que la región presenta una alta diversidad de este grupo, con el 54,2% (32/59) de las especies citadas para las provincias de Buenos Aires y Entre Ríos en menos del 1% de la extensión de territorio. La mitad de los CAS fueron positivos para inmaduros de mosquitos, lo cual los posiciona como los hábitat de inmaduros de mosquitos más importantes del Bajo Delta tanto en cuanto a la abundancia relativa como a la riqueza de especies de la comunidad que sostienen, superando ampliamente a los contenedores naturales (índice de criaderos = 0,28; 9 especies) (Albicócco *et al.* 2011) y artificiales (índice de criaderos = 0,15; 6 especies) (Rosin *et al.* 2012).

Limitaciones del estudio

La limitación más grande de este trabajo fue la imposibilidad de estimar de manera confiable la productividad de mosquitos por uso de la tierra, debido a problemas metodológicos. En primer lugar, la abundancia de inmaduros por CAS inspeccionado presentó una gran variabilidad intrínseca o debida a causas no relacionadas con los factores evaluados. Además, el número de pupas colectado fue bajo y sería incorrecto asumir una supervivencia de las larvas 3 y 4 comparable para todos los tratamientos.

Por otro lado, el diseño del estudio presentó las limitaciones lógicas de un muestreo de campo realizado por una sola persona, con una limitante de tiempo importante y una decisión de compromiso entre abarcar lo máximo posible tanto en el espacio como en el tiempo. Cada pregunta puntual requería un diseño particular, y se hizo el mejor intento por repartir el esfuerzo de manera óptima. En la evaluación de los patrones estacionales de los atributos, lo ideal hubiera sido hacer un seguimiento por varios años para obtener independencia de las particularidades climáticas de cada año de estudio. Sin embargo, esto hubiera implicado resignar la escala de paisaje, la cual se decidió priorizar.

Debido a ello y a cuestiones logísticas, se tuvieron pocas réplicas de sitios que son naturalmente muy heterogéneos. En todas las campañas, el efecto "sitio" fue muy importante, en referencia a la alta variabilidad observada entre sitios en cuanto a la comunidad de mosquitos que alberga cada uno, posiblemente determinada por la oferta diferencial de tipos de CAS. Además, la selección de los sitios de muestreo estuvo condicionada por la disponibilidad y la posibilidad de acceder a los predios. Si bien se intentó muestrear en sitios localizados en el interior de cada unidad del paisaje para evitar posibles efectos de borde, en algunas unidades sólo se consiguieron sitios cercanos a sus límites. Esto se manifestó principalmente en la tercera campaña, en la cual los sitios de las unidades de paisaje I y II (sitios 1 a 5) se ubicaron cerca del límite entre ambas unidades, y la estimación de las variables a 3km pudo haber sido afectada por las características de la unidad vecina. Sin embargo, las variables específicas de sitio (ganado y drenaje del suelo) y las estimadas a 0,5km (cobertura vegetal y heterogeneidad) caracterizaron a cada unidad de manera independiente.

Desde el punto de vista taxonómico, existieron tres inconvenientes: 1) el principal fue que las especies *Cx. dolosus* y *Cx. eduardoi* no pueden diferenciarse actualmente por morfología de los inmaduros y fueron agrupadas como *Cx. dolosus s.l.* Dado que este morfo fue uno de los más abundantes en todas las campañas, es imposible saber si ambas especies responden al ambiente del mismo modo o tienen efectos compensatorios para algunas de las variables analizadas; 2) los ejemplares del género *Anopheles* no pudieron ser identificados a nivel específico, pero dado las pocas especies y ejemplares colectados esto tiene un efecto realmente despreciable; 3) los predadores fueron identificados a campo a nivel de familia y no pudo hacerse un estudio más detallado de cuáles de ellos realmente podrían estar actuando como predadores para culícidos.

Proyecciones a futuro y aplicabilidad del enfoque

Las preguntas ecológicas planteadas como disparador de esta investigación presentan numerosas aristas. La intención de esta tesis fue plasmar algunos resultados en relación a la variación espacio-temporal de los atributos comunitarios utilizando como modelo biológico a los mosquitos, pero resta muchísimo por investigar.

El abordaje de agrupar a las especies según su estrategia de oviposición es una aproximación novedosa que vincula rasgos fisiológicos con requerimientos ecológicos y que, a nivel metodológico, permite independizarse del bajo número de muestras de cada especie. Sin embargo, la oviposición está vinculada a muchas variables además de al ambiente. Consideraciones respecto de la historia de vida de los mosquitos (tales como que hembras más viejas pueden ovipositar en hábitats subóptimos) y la influencia de las interacciones bióticas (Blaustein *et al.* 2005, Blaustein & Chase 2007, Rubbo *et al.* 2011) podrían ser incorporadas en estudios a futuro para lograr un entendimiento más completo de las asociaciones diferenciales de cada estrategia con el ambiente.

El estudio de las características microambientales de los CAS ubicados en distintas unidades de paisaje podría ayudar a identificar las causas de los patrones observados de recambio de especies de mosquitos de inundación, si éstos se deben a diferencias microambientales en los CAS temporarios o, caso contrario, a efectos de la heterogeneidad ambiental sobre la distribución de los adultos. Asimismo, para comprender en forma holística los patrones a distintas escalas de los diferentes estadios de mosquitos, el complemento ideal de esta tesis sería un estudio análogo con las asociaciones entre el ambiente y las comunidades de mosquitos adultos.

Respecto a la región de estudio, como se ha visto se trata de un sistema complejo con muchas fuentes de heterogeneidad ambiental que interactúan entre sí y con los organismos que viven en él. Algunos de los interrogantes que permanecen luego de las campañas realizadas se refieren a la dinámica hidrológica dentro de las islas, en particular hacia dónde circulan los inmaduros que son arrastrados y si ese destino determina su supervivencia. Por otro lado, lo que fue marcado como la principal limitación del estudio es que no pudo realizarse una estimación de productividad de mosquitos en función del uso de la tierra, para así evaluar el efecto de las distintas actividades antrópicas sobre el sistema y el riesgo que implican para las

poblaciones humanas. Para ello, es preciso lograr un muestreo confiable en términos de abundancia. En el marco de estudios de inmaduros, esto requiere una calibración precisa del tiempo y el método de muestreo en función del tamaño, la turbidez, la profundidad y la presencia de vegetación de cada CAS, y la colecta de un número significativo de pupas, estadio cuya mortalidad se considera despreciable dado su corto tiempo de vida y puede aproximarse de manera fehaciente a la productividad de adultos. Una aproximación alternativa es el empleo de otras técnicas de muestreo, tales como las trampas de emergencia de adultos (Silver 2008).

Por último, no hay en la región estudios del rol de las especies de mosquitos presentes en los ciclos de transmisión de arbovirus. Esto debe llevarse a cabo combinando estudios ecológicos y moleculares, para aislar los virus e identificar los vectores y sus hospedadores silvestres.

En cuanto a la aplicabilidad de este tipo de estudios ecológicos de base, el análisis de la disposición espacial de los elementos del paisaje puede dar indicios de su habitabilidad y calidad para una determinada especie o grupo de especies. Estos estudios son una herramienta para predecir cambios en la estructura de las comunidades de mosquitos ante ciertas modificaciones del paisaje y para promover el control de especies de importancia epidemiológica (Overgaard *et al.* 2003). Dichas asociaciones podrían aprovecharse en programas de control suministrando información sobre criaderos potenciales (*i.e.* modelos de distribución potencial) de forma más eficiente (en términos de costo y rapidez) que a través de monitoreos de campo. Siguiendo la propuesta de Balakrishnan *et al.* (2011), los índices de diversidad pueden ser utilizados para monitorear las especies de mosquitos vectores en relación al tipo de hábitat y uso de la tierra, y el uso de bases de datos con series de tiempo puede ayudar en la predicción de los efectos de cambios ambientales (tanto naturales como antrópicos) en las comunidades de mosquitos. Esta información contribuirá al manejo de los aspectos negativos de la fauna de humedales, para preservar sus valores y servicios al mismo tiempo que promover la sanidad ambiental (Dale & Conelly 2012).

CONCLUSIONES

Finalmente, en esta sección se retoman las hipótesis planteadas en el capítulo I de la tesis para concluir brevemente acerca de cada una.

Objetivo principal 1: Investigar los efectos del ambiente sobre la estructura de las comunidades de mosquitos a diferentes escalas espaciales.

Hipótesis principal 1: La heterogeneidad ambiental a distintas escalas espaciales afecta distintos atributos de las comunidades de mosquitos. ✓

Todos los atributos comunitarios estudiados respondieron al ambiente al menos a una escala espacial. La riqueza de especies y la abundancia relativa variaron a escalas del CAS y del uso de la tierra, pero no del paisaje. La diversidad α mostró variaciones solamente entre usos de la tierra, en tanto que la composición específica fue el único atributo que respondió a la heterogeneidad ambiental a las tres escalas estudiadas.

Objetivo particular 1: Identificar los distintos tipos de CAS (*e.g.* charco, canal, laguna) que sirven como hábitat acuático para inmaduros de mosquitos.

Hipótesis asociada:

- La identidad de los ensambles de inmaduros de mosquitos (*i.e.* su composición específica) varía en función del tipo de CAS considerado. ✓

Se identificaron cuatro ensambles de inmaduros de mosquitos en CAS del Bajo Delta, resultantes de la combinación entre la categoría de hidroperíodo del CAS, el uso de la tierra, el paisaje y el efecto de la marea.

Objetivo particular 2: Evaluar el efecto del uso de la tierra y el patrón de paisaje sobre la oferta de CAS con distinto hidroperíodo (*e.g.* permanente o temporario) y la estructura de las comunidades de mosquitos asociadas.

Hipótesis asociadas:

- En un paisaje, distintos usos de la tierra presentan una disponibilidad diferente de CAS, lo cual afecta la estructura de las comunidades de mosquitos. ✓

El uso de la tierra afectó la riqueza, la diversidad α y la composición de especies de las comunidades de inmaduros de mosquitos indirectamente a través de la oferta diferencial de CAS con distinto hidroperíodo.

- Los CAS de igual hidroperíodo en distintos usos de la tierra de un mismo paisaje presentan las mismas condiciones microambientales y albergan a la misma comunidad de inmaduros de mosquitos. ✗

Los CAS de una misma categoría de hidroperíodo localizados en distintos usos de la tierra presentaron diferencias fisicoquímicas y mostraron variaciones en la riqueza de mosquitos de las comunidades asociadas. Por lo tanto, además del efecto indirecto a través de la disponibilidad de CAS descrito previamente, el uso de la tierra afecta las comunidades de inmaduros de mosquitos de CAS en forma directa a través de características diferenciales de sombreado, aporte de materia orgánica y detrito, composición y abundancia de predadores, o algún otro proceso relacionado que afecta las condiciones ecológicas de dichos CAS.

- El mismo uso de la tierra en distintos paisajes presenta la misma disponibilidad de CAS, los cuales albergan distintas comunidades de inmaduros debido al efecto del paisaje. ✓

Las áreas peridomésticas presentaron la misma disponibilidad de CAS temporarios y permanentes en distintas unidades de paisaje. Sin embargo, debido a la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje, se encontraron diferencias en la composición del ensamble de inmaduros de mosquitos de CAS temporarios de cada unidad.

Objetivo principal 2: Evaluar el rol de las estrategias de oviposición en la estructuración de las comunidades de mosquitos en función del ambiente.

Hipótesis principal 2: La respuesta de los atributos de las comunidades de mosquitos a la heterogeneidad ambiental depende de las estrategias de oviposición de las especies que las componen. ✓

A dos escalas de análisis (uso de la tierra y paisaje), los patrones de respuesta de los atributos comunitarios al ambiente fueron distintos para mosquitos con distintas estrategias de oviposición.

Objetivo particular 3: Evaluar la relación entre las estrategias de oviposición y la dinámica del agua.

Hipótesis asociada:

- Las precipitaciones y las mareas afectan de distinta manera a los grupos de especies con distintas estrategias de oviposición. ✓

La abundancia relativa de inmaduros de mosquitos en CAS temporarios dependió de manera diferente de las condiciones meteorológicas, el régimen hidrológico y el uso de la tierra según sus estrategias de oviposición. La ocurrencia de mosquitos de inundación se asoció negativamente con las mareas y positivamente con la precipitación. Por su parte, los mosquitos de balsa se asociaron negativamente con la temperatura y positiva o negativamente con la marea dependiendo del uso de la tierra (asociación positiva en peridoméstico, plantación y pajonal y negativa en bosque secundario).

Objetivo particular 4: Evaluar la relación entre las estrategias de oviposición y la heterogeneidad ambiental a escala de paisaje.

Hipótesis asociada:

- Las especies con estrategias de oviposición que implican mayor especificidad de hábitat son más sensibles a los cambios en el paisaje. ✓

Los mosquitos de inundación (*Ochlerotatus* y *Psorophora* spp.), que presentan mayor especificidad de hábitat de oviposición, respondieron al gradiente ambiental a escala de paisaje. Los mosquitos de balsa (*Culex* y *Uranotaenia* spp.) y los que oviponen en vegetación (*Ad. squamipennis* y *Mansonia* spp.), por el contrario, se encontraron en CAS temporarios y permanentes de todas las unidades de paisaje.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abramson JH. 2011. WINPEPI updated: computer programs for epidemiologists, and their teaching potential. *Epidemiol Perspect Innov* 8: 1.
- Aditya G, Pramanik MK, Saha GK. 2006. Larval habitats and species composition of mosquitoes in Darjeeling Himalayas, India. *J Vector Borne Dis* 43: 7-15.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans Automatic Control* 9: 716-23.
- Albicocco AP, Carbajo AE, Vezzani D. 2011. Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. *J Vector Ecol* 36: 437-446.
- Alfonzo D, Grillet ME, Liria J, Navarro JC, Weaver SC, et al. 2005. Ecological characterization of the aquatic habitats of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in enzootic foci of Venezuelan Equine Encephalitis Virus in Western Venezuela. *J Med Entomol* 42: 278-284.
- Almirón W, Brewer M. 1995. Distribución estacional de Culicidae (Diptera) en áreas periféricas de Córdoba (Argentina). *Ecol Austral* 5: 81-86.
- Almirón W, Brewer M. 1996. Classification of immature stage habitats of Culicidae (Diptera) collected in Córdoba, Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 91: 1-9.
- Arselán SD, Cevallos Recalde MF, Abril ML, Brarda M. 2006. Encefalitis por el virus de San Luis en la provincia de Córdoba: comunicación sobre nueve casos de un brote en el año 2005. *Rev Arg Zoon* 3: 17-20.
- Avilés G, Sabattini MS, Mitchell CJ. 1992. Transmission of western equine encephalomyelitis virus by Argentine *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 29: 850-853.
- Baigún CR, Puig A, Minotti PG, Kandus P, Quintana R, et al. 2008. Resource use in the Parana River Delta (Argentina): moving away from an ecohydrological approach? *Ecohydrol Hydrobiol* 2-4: 245-262.
- Balakrishnan S, Srinivasan M, Elumalai K. 2011. A survey on mosquito diversity in Parangipettai Coast, southeast coast of Tamilnadu, India. *J Entomol* 8: 259-266.
- Balseiro E. 1989. Análisis de la actividad diaria de dípteros nematóceros en Punta Lara (Pdo. de Ensenada, Prov. de Buenos Aires). I. Culicidae. *Rev Soc Entomol Argent* 47: 157-161.
- Bates D, Maechler M, Bolker B. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-42. Disponible online en: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell, Londres.
- Beketov MA, Yurchenko YA, Belevich OE, Liess M. 2010. What environmental factors are important determinants of structure, species richness, and abundance of mosquito assemblages? *J Med Entomol* 47: 129-139.

- Bentley MD, Day FJ. 1989. Chemical ecology and behavioural aspects of mosquito oviposition. *Annu Rev Entomol* 34: 401-421.
- Berti J, Gutiérrez A, Zimmerman R. 2004. Relaciones entre tipos de hábitat, algunas variables químicas y la presencia de larvas de *Anopheles aquasalis* Curry y *Anopheles pseudopunctipennis* Theobald en un área costera del estado Sucre, Venezuela. *Entomotropica* 19: 79-84.
- Bian L, Li I. 2006. Combining global and local estimates for spatial distribution of mosquito larval habitats. *GISci Remote Sens* 43: 95-108.
- Bidlingmayer WL. 1985. The measurement of adult mosquito population changes - some considerations. *J Am Mosq Control Assoc* 1: 328-348.
- Blaustein L, Blaustein J, Chase J. 2005. Chemical detection of predator *Notonecta irrorata* by ovipositing *Culex* mosquitoes. *J Vector Ecol* 30: 299-301.
- Blaustein L, Chase JM. 2007. The role of species sharing the same trophic level as mosquitoes on mosquito populations. *Ann Rev Entomol* 52: 489-507.
- Bond JG, Rojas JC, Arredondo-Jiménez JI, Quiroz-Martínez H, Valle J, et al. 2004. Population control of the malaria vector *Anopheles pseudopunctipennis* by habitat manipulation. *Proc R Sol Lond* 271: 2161-2169.
- Bó RF, Quintana RD. 1999. Actividades humanas y biodiversidad en humedales: el caso del Bajo Delta del Río Paraná. En: Matteucci SD, Solbrig OT, Morello J, Halffter G (Eds) *Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica*, pp. 291-315, EUDEBA, Buenos Aires.
- Broström G. 2009. glmmML: Generalized linear models with clustering. R package version 0.81-6. Disponible online en: <http://CRAN.R-project.org/package=glmmML>
- Cailly P, Balenghien T, Ezanno P, Fontenille D, Toty C, et al. 2011. Role of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of *Anopheles* and *Culex*, human disease vectors in Southern France. *Parasit Vectors* 4:65
- Campos RE, Maciá A, García JJ. 1995. Variación estacional de las poblaciones de *Psorophora* spp. (Diptera: Culicidae) y detección de sus parásitos y patógenos en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Acta En Chilena* 19: 113-121.
- Campos RE, Fernández LA, Sy VE. 2004. Study of the insects associated with the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and their possible predators in Buenos Aires Province, Argentina. *Hydrobiologia* 524: 91-102.
- Campos RE, Sy VE. 2006. Variation in the hatching response of *Ochlerotatus albifasciatus* egg batches (Diptera: Culicidae) in temperate Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 101: 47-53.
- Canty A, Ripley B. 2012. boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-4. Disponible online en: <http://CRAN.R-project.org/package=boot>
- Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.

- Chaves LF, Kitron UD. 2011. Weather variability impacts on oviposition dynamics of the southern house mosquito at intermediate time scales. *Bull Entomol Res* 6: 1-9.
- Chuang TW, Hockett CW, Kightlinger L, Wimberly MC. 2012. Landscape-level spatial patterns of West Nile Virus risk in the Northern Great Plains. *Am J Trop Med Hyg* 86: 724-731.
- Clements AN. 1992. *The biology of mosquitoes. Vol. 1- Development, nutrition and reproduction*. CABI Publishing, Wallingford.
- Clements AN. 1999. *The biology of mosquitoes. Vol. 2- Sensory, reception and behaviour*. CABI Publishing, Wallingford.
- Colwell RK. 2005. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5, User's guide and application.
- Colwell RK. 2011. EstimateS, Version 8.2: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide).
- Creessie NAC. 1993. *Statistics for spatial data*. Wiley, New York.
- Dale PER, Knight JM. 2008. Wetlands and mosquitoes: a review. *Wetl Ecol Manag* 16: 255-276.
- Dale PER, Connelly R. 2012. Wetlands and human health: an overview. *Wetl Ecol Manag* 20: 165-171.
- Darsie RF. 1985. Mosquitoes of Argentina. Part I, keys for identification of adult females and fourth stage larvae in English and Spanish (Diptera, Culicidae). *Mosq Syst* 17: 153-253.
- Davis CE, Hyde JE, Bangdiwala SI, Nelson JJ. 1986. An example of dependencies among variables in a conditional logistic regression. En: Moolgavkar SH, Prentice RL (Eds) *Modern statistical methods in chronic disease epidemiology*, pp. 140-147, Wiley, New York.
- DeGrootte J, Mercer DR, Fisher J, Sugumaran R. 2007. Spatiotemporal investigation of adult mosquito (Diptera: Culicidae) populations in an Eastern Iowa County, USA. *J Med Entomol* 44: 1139-1150.
- de Little SC, Bowman DM, Whelan PI, Brook BW, Bradshaw CJA. 2009. Quantifying the drivers of larval density patterns in two tropical mosquito species to maximize control efficiency. *Environ Entomol* 38: 1013-1021.
- Diaz LA, Ré V, Almirón WR, Farías A, Vázquez A, Sanchez-Seco MP. 2006. Genotype III Saint Louis encephalitis virus outbreak, Argentina, 2005. *Emerg Infect Dis* 12: 1752-1754.
- Diaz LA, Komar N, Visintin A, Juri MJD, Stein M, et al. 2008. West Nile virus in birds, Argentina. *Emerg Infect Dis* 14: 689-690.
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81: 2914-2927.
- Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Soft* 22: 1-20.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.

- Estep LK, Burkett-Cadena ND, Hill GE, Unnasch RS, Unnasch TR. 2010. Estimation of dispersal distances of *Culex erraticus* in a focus of Eastern Equine Encephalitis Virus in the Southeastern United States. *J Med Entomol* 47: 977-986.
- Farajollahi A, Fonseca DM, Kramer LD, Kilpatrick AM. 2011. "Bird biting" mosquitoes and human disease: a review of the role of *Culex pipiens* complex mosquitoes in epidemiology. *Infect Genet Evol* 11: 1577-1585.
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits WJ, Van Buskirk J, et al. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am Nat* 147: 282-286.
- Fielding AH, Bell JF. 1997. A review of the methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24: 38-49.
- Fleiss JL, Levin B, Paik MC. 2003. *Statistical methods for rates and proportions*. Wiley, New York.
- Fontanarrosa MS, Marinone MC, Fischer S, Orellano PW, Schweigmann N. 2000. Effects of flooding and temperature on *Aedes albifasciatus* development time and larval density in two rain pools at Buenos Aires University City. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 95: 787-793.
- Fontanarrosa MS, Collantes MB, Bachmann AO. 2009. Seasonal patterns of the insect community structure in urban rain pools of temperate Argentina. *J Insect Sci* 9:10.
- Forattini O. 2002. *Culicidologia medica, vol. 2*. Editora da Universidade de São Paulo, San Pablo.
- García MO, Casal H. 1965. Culicidae (Diptera) del Delta del Paraná. II Apuntes sistemáticos y biológicos. *Delta del Paraná* 5: 5-16.
- García JJ, Campos R, Maciá A. 1995. Observaciones ecológicas sobre *Mansonia indubitans* y *Ma. titillans* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Argentina. *Rev Soc Entomol Argent* 54: 43-50.
- Gleiser RM, Gorla DE. 1997. Abundancia de *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en el sur de la laguna Mar Chiquita. *Ecol Austral* 7: 20-27.
- Grillet M, Legendre P, Borcard D. 2002a. Community structure of Neotropical wetland insects in Northern Venezuela. I. Temporal and environmental factors. *Arch Hydrobiol* 155: 413-436.
- Grillet M, Legendre P, Borcard D. 2002b. Community structure of Neotropical wetland insects in Northern Venezuela. II. Habitat type and environmental factors. *Arch Hydrobiol* 155: 437-453.
- Guedes AS, de Souza MA. 1964. Sobre *Psorophora (Janthinosoma) albigenu* Lutz, 1908 e *Psorophora (Janthinosoma) albipes* (Theobald, 1907) (Diptera, Culicidae). *Rev Bras Malariol Doencas Trop* 4: 471-486.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135: 147-186.
- Guisan A, Edwards TC, Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol Model* 157: 89-100.

- Gu W, Regens JL, Beier JC, Novak RJ. 2006. Source reduction of mosquito larval habitats has unexpected consequences on malaria transmission. *P Natl Acad Sci USA* 103: 17560-17563.
- Hamer GL, Kitron UD, Brawn JD, Loss SR, Ruiz MO, *et al.* 2008. *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae): a bridge vector of West Nile virus to humans. *J Med Entomol* 45: 125-128.
- Hansen M, DeFries R, Townshend JR, Carroll M, Dimiceli C, *et al.* 2003. Vegetation Continuous Fields MOD44B, 2001 Percent Tree Cover, Collection 3. University of Maryland, Maryland.
- Harrell Jr FE. 2009. Design: Design Package. R package version 2.3-0. Disponible online en: <http://CRAN.R-project.org/package=Design>.
- Harris P, Riordan DF, Cooke D. 1969. Mosquitoes feeding on insect larvae. *Science* 164: 184-185.
- Harwood RF, James MT. 1979. *Entomology in human and animal health*. Macmillan, New York.
- Haslett JR. 2001. Biodiversity and conservation of Diptera in heterogeneous land mosaics: a fly's eye view. *J Insect Conserv* 5: 71-75.
- Hay SI. 1997. Remote sensing and disease control: past, present and future. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 91: 105-106.
- Hedeem RA. 1959. Taxonomical studies on the larvae of the Genus *Psorophora* in the United States with particular reference to the common species of the Subgenus *Grabhamia* (Diptera: Culicidae). *Ann Entomol Soc Am* 52: 668-674.
- Hurlbert SH. 1969. A coefficient of interspecific association. *Ecology* 50: 1-9.
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J Theor Biol* 29: 151-154.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22: 415-427.
- IGN – Instituto Geográfico Nacional. 2012. Sistema de información geográfica escala 1:250.000. Disponible online en: <http://www.ign.gob.ar/sig250>
- INDEC – Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. 2010. Censo nacional de población y viviendas, Secretaría de planeación/Presidencia de la Nación/República Argentina, Buenos Aires. Disponible online en: <http://www.indec.mecon.ar>
- INTA – Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 1990. Atlas de suelos de la República Argentina. Proyecto PNUD Arg-85/019, Buenos Aires. Disponible online en: <http://geointa.inta.gov.ar/suelos>
- Iriondo M, Scotta E. 1979. The evolution of the Paraná River Delta. En: *Proceedings of the 1978 International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary, São Paulo, Brazil*, pp. 405-418, INQUA, San Pablo.
- Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. *Ann Rev Entomol* 54: 37-56.

- Kandus P, Karszenbaum H, Frulla L. 1999. Land cover classification system of the Lower Delta of the Parana River (Argentina): its relationship with Landsat Thematic Mapper Spectral Classes. *J Coastal Res* 15: 909-926.
- Kandus P, Malvárez AI, Madanes N. 2003. Estudio de las comunidades de plantas herbáceas de las islas bonaerenses del Bajo Delta del Río Paraná (Argentina). *Darwiniana* 41: 1-16.
- Kandus P, Malvárez AI. 2004. Vegetation patterns and change analysis in the lower Delta Island of the Paraná River (Argentina). *Wetlands* 24: 620-632.
- Kandus P, Quintana RD, Bó RF. 2006. *Patrones de paisaje y biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Mapa de ambientes*. Pablo Casamajor, Buenos Aires.
- Killeen G, Fillinger U, Knols B. 2002. Advantages of larval control for African malaria vectors: low mobility and behavioural responsiveness of immature mosquito stages allow high effective coverage. *Malar J* 1: 8.
- Klowden MJ. 1990. The endogenous regulation of mosquito reproductive behavior. *Experientia* 46: 60-670.
- Klowden MJ, Brieger H. 1994. Mosquito gonotrophic cycle and multiple feeding potential: contrasts between *Anopheles* and *Aedes* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 31: 618-622.
- Koenraadt CJM, Harrington LC. 2008. Flushing effect of rain on container-inhabiting mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 45: 28-35.
- Kokkinn MJ, Duval DJ, Williams CR. 2009. Modelling the ecology of the coastal mosquitoes *Aedes vigilax* and *Aedes camptorhynchus* at Port Pirie, South Australia. *Med Vet Entomol* 23: 85-91.
- Laird M. 1988. *The natural history of larval mosquito habitats*. Academic Press, Londres.
- Lambin E, Trans A, Vanwambeke S, Linard C, Soti V. 2010. Pathogenic landscape: interactions between land, people, disease vectors and their animal hosts. *Int J Health Geogr* 9: 54-67.
- Landis JR, Koch GC. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33: 159-174.
- LaPointe DA. 2008. Dispersal of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in a Hawaiian Rain Forest. *J Med Entomol* 45: 600-609.
- Laurito M, Almirón WR, Rossi GC. 2011. Description of the immature stages and redescription of the adults of *Culex (Culex) lahillei* Bachmann & Casal (Diptera: Culicidae). *Zootaxa* 2915: 29-38.
- Leisnham PT, Lester PJ, Slaney DP, Weinstein P. 2004. Anthropogenic environmental change increases container-breeding mosquito productivity: a case study from New Zealand lowland swamp forest. *EcoHealth* 1: 306-316.
- Leisnham PT, Slaney DP, Lester PJ, Weinstein P. 2005. Increased larval mosquito densities from modified land uses in the Kapiti Region, New Zealand: vegetation, water quality, and predators as associated environmental factors. *EcoHealth* 2: 1-10.

- Leisnham PT, Slaney DP, Lester PJ, Weinstein P, Heath ACG. 2007. Mosquito density, macroinvertebrate diversity, and water chemistry in water-filled containers: relationships to land use. *New Zeal J Zool* 34: 203-218.
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Linthicum KJ, Anyamba A, Tucker CJ, Kelley PW, Meyers MF, *et al.* 1999. Climate and satellite indicators to forecast Rift valley fever epidemics in Kenya. *Science* 285: 397-400.
- Loetti V, Burroni N, Vezzani D. 2007. Seasonal and daily activity patterns of human-biting mosquitoes in a wetland system in Argentina. *J Vector Ecol* 32: 358-365.
- Maciá A, García JJ, Campos RE. 1995. Bionomía de *Aedes albifasciatus* y *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Buenos Aires. *Neotropica* 41: 43-50.
- Maciá A, García JJ, Campos RE. 1997. Seasonal variation of three *Culex* species (Diptera: Culicidae) and its parasites and pathogens in Punta Lara, Buenos Aires, Argentina. *Rev Biol Trop* 44-45: 267-275.
- Magurran AE. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Margalit J, Dimentman C, Tahori AS. 1988. Geographical, seasonal and ecological distribution of mosquito larvae (Diptera: Culicidae) in Southern Israel. *Arch Hydrobiol* 112: 233-249.
- Matteucci SD. 1998. La cuantificación de la estructura del paisaje. En: Matteucci SD, Buzai GD (Eds) *Sistemas ambientales complejos: herramientas de análisis espacial*, pp. 117-150, EUDEBA, Buenos Aires.
- Matthys B, N'Goran EK, Koné M, Koudou BG, Vounatsou P, *et al.* 2006. Urban agricultural land use and characterization of mosquito larval habitats in a medium-sized town of Côte d'Ivoire. *J Vector Ecol* 31: 319-333.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. *Generalized linear models*. Chapman & Hall, Londres.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127: 247-260.
- Mercer DR, Sheeley SL, Brown EJ. 2005. Mosquito (Diptera: Culicidae) development within microhabitats of an Iowa wetland. *J Med Entomol* 42: 685-693.
- Merritt RW, Dadd RH, Walker ED. 1992. Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. *Annu Rev Entomol* 37: 349-374.
- Miller JN, Brooks RP, Croonquist MJ. 1997. Effects of landscape patterns on biotic communities. *Landscape Ecol* 12: 137-153.
- Milne BT. 1992. Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *Am Nat* 139: 32-57.
- Mitchell CJ, Monath TP, Sabattini MS, Cropp C, Daffner J, *et al.* 1985. Arbovirus investigations in Argentina. II. Arthropod collections and virus isolations from mosquitoes, 1977-1980. *Am J Trop Med Hyg* 34: 945-955.

- Mitchell CJ, Monath TP, Sabbatini MS, Christensen HA, Darsie RF Jr., *et al.* 1987. Host-feeding patterns of argentine mosquitoes (Diptera: Culicidae) collected during and after an epizootic of Western Equine Encephalitis. *J Med Entomol* 24: 260-267.
- Mouchet J, Brengues J. 1990. Vector-borne diseases and vector control at the public health-agriculture interface. *Bull Soc Pathol Exot* 83: 376-393.
- Munga S, Yakob L, Mushinzimana E, Zhou G, Ouna T, *et al.* 2009. Land use and land cover changes and spatiotemporal dynamics of anopheline larval habitats during a four-year period in a highland community of Africa. *Am J Trop Med Hyg* 81: 1079-1084.
- Mushinzimana E, Munga S, Minakawa N, Li L, Feng C, *et al.* 2006. Landscape determinants and remote sensing of anopheline mosquito larval habitats in the western Kenia highlands. *Malar J* 5: 13.
- Mutuku FM, Bayoh MN, Hightower AW, Vulule JM, Gimnig JE, *et al.* 2009. A supervised land cover classification of a western Kenia lowland endemic for human malaria: associations of land cover with larval *Anopheles* habitats. *Int J Health Geogr* 8: 19.
- Muturi EJ, Shililu JI, Gu W, Jacob BG, Githure JI, *et al.* 2007. Larval habitat dynamics and diversity of *Culex* mosquitoes in rice agro-ecosystem in Mwea, Kenya. *Am J Trop Med Hyg* 76: 95-102.
- Mwangangia JM, Maturib EJ, Mbogoa CM. 2009. Seasonal mosquito larval abundance and composition in Kibwezi, lower eastern Kenya. *J Vector Borne Dis* 46: 65-71.
- New M, Lister D, Hulme M, Makin I. 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Res* 21: 1-25.
- Nicholls AO. 1989. How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biol Conserv* 50: 51-75.
- Nielsen LT. 1957. Notes on the flight ranges of Rocky Mountain mosquitoes of the genus *Aedes*. *Utah Acad Proc* 34: 27-29.
- NOAA Satellite and Information Service. 2012. NNDC climate data online. Disponible online en: <http://www7.ncdc.noaa.gov/CDO/cdoselect.cmd?datasetabbv=GSOD&countryabbv=ge>
- Norris D. 2004. Mosquito-borne diseases as a consequence of land use change. *EcoHealth* 1: 19-24.
- Overgaard HJ, Ekbom B, Suwonkerd W, Takagi M. 2003. Effect of landscape structure on anopheline mosquito density and diversity in northern Thailand: implications for malaria transmission and control. *Landscape Ecol* 18: 605-619.
- PAHO – Panamerican Health Organization. 2010. Epidemiological alert: new confirmed cases of Saint Louis Encephalitis in Capital City and Province of Buenos Aires, risk of viral circulation (31 March 2010).
- Paterson S, Lello J. 2003. Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends Parasitol* 19: 370-375.
- Patz JA, McGeehin MA, Bernard SM, Ebi KL, Epstein PR, *et al.* 2000. The potential health impacts of climate variability and change for the United States: executive summary of the report

- of the health sector of the US National Assessment. *Environ Health Perspect* 108: 367-376.
- Pausas JG, Austin MP. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *J Veg Sci* 12: 153-66.
- Petersen JL, Linley JR. 1995. Description of the egg of *Aedeomyia squamipennis* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 32: 888-894.
- Peterson AT. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3: 59-72.
- Prosen AF, Martinez A, Carcavallo RU. 1960. La familia Culicidae (Diptera) en la ribera fluvial de la Provincia de Buenos Aires. *Anales Inst Medicina Regional, Resistencia* 5: 101-113.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponible online en: <http://www.R-project.org>.
- Ramsar. 1971. Documento informativo N° 1. Disponible online en: <http://www.ramsar.org/pdf/about/info2007sp-01.pdf>
- Randa LA, Yuger JA. 2006. Carnivore occurrence along an urban-rural gradient: a landscape-level analysis. *J Mammal* 87: 1154-1164.
- Rochlin I, Iwanejko T, Dempsey ME, Ninivaggi DV. 2009. Geostatistical evaluation of integrated marsh management impact on mosquito vectors using before-after-control-impact (BACI) design. *Int J Health Geogr* 8: 35.
- Ronderos R, Schnack J, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical pampásico (Insecta, Diptera). *Graellsia* 48: 3-8.
- Rosin P, Cardo MV, Carbajo AE, Vezzani D. 2012. Comunidad de mosquitos en recipientes artificiales y primer registro de *Aedes aegypti* en las islas del bajo delta bonaerense. En: *Libro de resúmenes de la 25° Reunión Argentina de Ecología*, Luján.
- Rossi GC. 1995. Culícidos nuevos para las provincias de Entre Ríos y Corrientes. *Rev Soc Entomol Argent* 54: 97-98.
- Rossi GC. 2000. Las especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev Soc Entomol Argent* 59: 141-145.
- Rossi GC, Mariluis JC, Schnack JA, Spinelli GR. 2002. *Dípteros vectores (Culicidae y Calliphoridae) de la Provincia de Buenos Aires*. Secretaría de Política Ambiental y Universidad de La Plata, Buenos Aires.
- Rossi GC, Lestani EA, D'Oría JM. 2006. Nuevos registros y distribución de mosquitos de la Argentina (Diptera: Culicidae). *Rev Soc Entomol Argent* 65: 51-56.
- Rossi GC, Stein M, Almirón WR. 2008. *Psorophora (Grabhamia) varinervis* (Diptera: Culicidae) morphological description including pupa and fourth-stage larva previously unknown. *J Med Entomol* 45: 342-346.

- Rubbo MJ, Lanterman JL, Falco RC, Daniels TJ. 2011. The influence of amphibians on mosquitoes in seasonal pools: can wetlands protection help to minimize disease risk? *Wetlands* 31: 799-804.
- Rueda LM. 2008. Global diversity of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 477-487.
- Russell RC, Webb CE, Williams CR, Ritchie SA. 2005. Mark-release-recapture study to measure dispersal of the mosquito *Aedes aegypti* in Cairns, Queensland, Australia. *Med Vet Entomol* 19:451-457.
- Russell RC, Whelan PI. 1986. Seasonal prevalence of adult mosquitoes at Casuarina and Leanyer, Darwin. *Aust J Ecol* 11: 99-105.
- Sabattini MS, Avilés G, Monath T. 1998. Historical, epidemiological and ecological aspects of arboviruses in Argentina: Flaviviridae, Bunyaviridae and Rhabdoviridae. En: Travassos da Rosa APA, Vasconcelos PFC, Travassos da Rosa JFS (Eds) *An overview of arbovirology in Brazil and neighbouring countries*, pp. 113-134, Instituto Evandro Chagas, Belem.
- Schäfer M, Storch V, Kaiser A, Beck M, Becker N. 1997. Dispersal behavior of adult mosquitoes in the Upper Rhine Valley, Germany. *J Vector Ecol* 22: 1-5.
- Schäfer M, Lundström JO. 2001. A comparison of mosquito (Diptera: Culicidae) fauna characteristics of Swedish forested wetlands. *Ann Entomol Soc Am* 94: 576-582.
- Schäfer ML. 2004. *Mosquitoes as a part of wetland biodiversity*. Tesis doctoral, Uppsala University.
- Schäfer ML, Lundkvist E, Landin J, Persson TZ, Lundström JO. 2006. Influence of landscape structure on mosquitoes (Diptera: Culicidae) and dytiscids (Coleoptera: Dytiscidae) at five spatial scales in Swedish wetlands. *Wetlands* 26: 57-68.
- Schäfer ML, Lundström JO, Petersson E. 2008. Comparison of mosquito (Diptera: Culicidae) populations by wetland type and year in the lower River Dalälven region, Central Sweden. *J Vector Ecol* 33: 150-157.
- Senise LV, Sallum MA. 2008. Redescription of *Culex (Culex) dolosus* (Lynch Arribáizaga) (Diptera: Culicidae), based on specimens from Pico do Itapeva, Serra da Mantiqueira, São Paulo, Brazil. *Zootaxa* 1683: 51-62.
- Service MW. 1991. Agricultural development and arthropod-borne diseases: a review. *Rev Saúde publ* 25: 165-178.
- Service MW. 1995. Mosquitoes (Culicidae). En: Lane RP, Crosskey RW (Eds) *Medical insects and arachnids*, pp. 120-240, Chapman & Hall, Londres.
- Servicio de Hidrografía Naval. 2009. Tablas de marea – Puertos de la República Argentina y algunos puertos de Brasil, Uruguay y Chile. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires.
- Servicio de Hidrografía Naval. 2010. Tablas de marea – Puertos de la República Argentina y algunos puertos del Uruguay. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires.
- Shaman J, Stieglitz M, Stark C, Le Blancq S, Cane M. 2002. Using a dynamic hydrology model to predict mosquito abundances in flood and swamp water. *Emerg Infect Dis* 8: 8-13.

- Shin EH, Lee WJ, Lee HI, Lee DK, Klein TA. 2005. Seasonal population density and daily survival of anopheline mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a malaria endemic area, Republic of Korea. *J Vector Ecol* 30: 33-40.
- Silver JB. 2008. *Mosquito ecology. Field sampling methods*. Springer, Dordrecht.
- Snow WE, Pickard E, Hawkins JL. 1960. Observations on the biology of *Psorophora cyaneescens*. *J Econ Entomol* 53: 619-621.
- Sokal RR, Rohlf FI. 1969. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, San Francisco.
- Spinsanti LI, Re V, Basualdo MA, Díaz G, Yacci MR, et al. 2000. Seroprevalencia de infección por el virus Encefalitis San Luis en la provincia de Formosa. *Medicina (Buenos Aires)* 60: 474-476.
- Srur M. 2001. *Identificación de patrones de paisaje e inundación en áreas del Delta del Río Paraná en Entre Ríos: el caso de una antigua llanura litoral*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Steiger DM, Johnson P, Hilbert DW, Ritchie S, Jones D, et al. 2012. Effects of landscape disturbance on mosquito community composition in tropical Australia. *J Vector Ecol* 37: 69-76.
- Stein M, Laurito M, Rossi GC, Almirón WR. 2009. Morphological description of the pupa and fourth-instar larva and redescription of the adults of *Psorophora (Psorophora) pallescens* Edwards (Diptera: Culicidae). *Zootaxa* 2306: 51-58.
- SWS – Society of Wetland Scientists. 2009. *Current practices in wetland management for mosquito control*. Disponible online en: http://www.sws.org/wetland_concerns/docs/SWS-MosquitoWhitePaperFinal.pdf
- Titus K, Mosher JA. 1984. Chance-corrected classification for use in discriminant analysis: ecological applications. *Am Midl Nat* 111: 1-7.
- Travassos Da Rosa APA, Turell MJ, Watts DM, Powers AM, Vasconcelos PF, et al. 2001. Trocara virus: a newly recognized Alphavirus (Togaviridae) isolated from mosquitoes in the Amazon Basin. *Am J Trop Med Hyg* 64: 93-97.
- Trawinski PR, Mackay DS. 2010. Identification of environmental covariates of West Nile virus vector mosquito population abundance. *Vector Borne Zoonotic Dis* 10: 515-526.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, et al. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev* en prensa. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- Tukey J. 1949. One degree of freedom for non-additivity. *Biometrics* 5: 232-242.
- Vanwambeke SO, Somboon P, Harbach RE, Isenstadt M, Lambin EF, et al. 2007. Landscape and land cover factors influence the presence of *Aedes* and *Anopheles* larvae. *J Med Entomol* 44: 133-144.
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol* 85: 183-206.

- Vezzani D, Eiras DF, Wisnivesky C. 2006. Dirofilariasis in Argentina: Historical review and first report of *Dirofilaria immitis* in a natural mosquito population. *Vet Parasitol* 136: 259-273.
- Vezzani D, Carbajo AE. 2008. *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and dengue in Argentina: current knowledge and future directions. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 103: 66-74.
- Vezzani D, Mesplet M, Eiras DF, Fontanarrosa MF, Schnittger L. 2011. PCR detection of *Dirofilaria immitis* in *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* from urban temperate Argentina. *Parasitol Res* 108: 985-989.
- Wallis RC, Whitman L. 1970. New collection records of *Psorophora ciliata* (Fabricius), *Psorophora ferox* (Humboldt) and *Anopheles earlei* Vargas in Connecticut (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 8: 336-337.
- Washburn JO, Anderson JR. 1993. Habitat overflow, a source of larval mortality for *Aedes sierrensis* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 30: 802-804.
- Wekesa JW, Yubal B, Washino RK. 1996. Spatial distribution of adult mosquitoes (Diptera: Culicidae) in habitats associated with the rice agroecosystem of Northern California. *J Med Entomol* 33: 344-350.
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker RH, Levin SA, Root RB. 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am Nat* 107: 21-338.
- WHO- World Health Organization. 2002. *World health report: reducing risks, promoting healthy life*. World Health Organization, Génova.
- Wiggins GB, MacKay RJ, Smith IM. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Arch Hydrobiol* 58 (Supp): 97-206.
- Williams DD. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *J N Am Benthol Soc* 15: 634-650.
- Williams DD. 2005. Temporary forest pools: can we see the water for the trees? *Wetl Ecol Manag* 13: 213-233.
- Willot E. 2004. Restoring nature, without mosquitoes? *Restor Ecol* 12: 147-153.
- WRBU – Walter Reed Biosystematic Unit. 2012. Systematic catalog of Culicidae. Disponible online en: <http://www.wrbu.si.edu>.
- Yanoviak SP, Lounibos LP, Weaver SC. 2006. Land use affects macroinvertebrate community composition in phytotelmata in the Peruvian Amazon. *Ann Entomol Soc Am* 99: 1172-1181.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zeilhofer P, Soares dos Santos E, Ribeiro ALM, Miyazaki RD, Atanaka dos Santos M. 2007. Habitat suitability mapping of *Anopheles darlingi* in the surroundings of the Manso hydropower plant reservoir, Mato Grosso, Central Brazil. *Int J Health Geogr* 6: 7.

- Zoffoli ML, Kandus P, Madanes N, Calvo DH. 2008. Seasonal and interannual analysis of wetlands in South America using NOAA-AVHRR NDVI time series: the case of the Paraná Delta Region. *Landscape Ecol* 23: 833-848.
- Zuharah WF, Lester PJ. 2010. Can adults of the New Zealand mosquito *Culex pervigilans* (Bergorth) detect the presence of a key predator in larval habitats? *J Vector Ecol* 35: 100-105.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1: 3-14.

ANEXO 1

ESPECIES COLECTADAS EN EL BAJO DELTA DEL RÍO PARANÁ

Género	Subgénero ¹	Especie	Autor, año	Referencia
<i>Aedeomyia</i>	<i>Aedeomyia</i>	<i>squamipennis</i>	(Lynch Arribáizaga, 1878)	B
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>bidens/interfor</i>	Dyar, 1922	C
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>chidesteri</i>	Dyar, 1921	B
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>dolosus</i>	(Lynch Arribáizaga, 1891)	A
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>eduardoi</i>	Casal & García, 1968	C
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>lahillei</i>	Bachmann & Casal, 1962	
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>maxi</i>	Dyar, 1928	B,C
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>mollis</i>	Dyar & Knab, 1906	
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>pipiens s.l.</i>	Linnaeus, 1758	A,B
<i>Culex</i>	<i>Culex</i>	<i>tatoi</i>	Casal & García, 1971	
<i>Culex</i>	<i>Melanoconion</i>	<i>bastagarius</i>	Dyar & Knab, 1906	
<i>Culex</i>	<i>Melanoconion</i>	<i>intrincatus</i>	Brèthes, 1916	A
<i>Culex</i>	<i>Melanoconion</i>	<i>taeniopus</i>	Dyar & Knab, 1907	
<i>Mansonia</i>	<i>Mansonia</i>	<i>indubitans</i>	Dyar & Shannon, 1925	B,C
<i>Mansonia</i>	<i>Mansonia</i>	<i>titillans</i>	(Walker, 1848)	B,C
<i>Ochlerotatus</i>	<i>Ochlerotatus?</i>	<i>albifasciatus</i>	(Macquart, 1836)	B
<i>Ochlerotatus</i>	<i>Ochlerotatus</i>	<i>crinifer</i>	(Theobald, 1903)	A,B,C
<i>Ochlerotatus</i>	<i>Ochlerotatus</i>	<i>scapularis</i>	(Rondoni, 1848)	A,B,C
<i>Ochlerotatus</i>	<i>Protoculex</i>	<i>serratus</i>	(Theobald, 1901)	C
<i>Psorophora</i>	<i>Grabhamia</i>	<i>cingulata</i>	(Fabricius, 1805)	A
<i>Psorophora</i>	<i>Grabhamia</i>	<i>varinervis</i>	Edwards, 1922	B
<i>Psorophora</i>	<i>Janthinosoma</i>	<i>albigenu/varipes</i>	(Peryassu, 1908)	C
<i>Psorophora</i>	<i>Janthinosoma</i>	<i>cyanescens</i>	(Coquillett, 1902)	B,C
<i>Psorophora</i>	<i>Janthinosoma</i>	<i>discrucians</i>	(Walker, 1856)	A,B
<i>Psorophora</i>	<i>Janthinosoma</i>	<i>ferox</i>	(Von Humboldt, 1819)	A,B,C
<i>Psorophora</i>	<i>Psorophora</i>	<i>ciliata</i>	(Fabricius, 1794)	A,B
<i>Psorophora</i>	<i>Psorophora</i>	<i>pallescens</i>	Edwards, 1922	A
<i>Uranotaenia</i>	<i>Uranotaenia</i>	<i>apicalis</i>	Theobald, 1903	B
<i>Uranotaenia</i>	<i>Uranotaenia</i>	<i>nataliae</i>	Lynch Arribáizaga, 1891	B
<i>Uranotaenia</i>	<i>Uranotaenia</i>	<i>pulcherrima</i>	Lynch Arribáizaga, 1891	B

- A: Prosen AF, Martínez A, Carcavallo RU. 1960. La familia Culicidae (Diptera) en la ribera fluvial de la Provincia de Buenos Aires. *Anales Inst Medicina Regional, Resistencia* 5: 101-113.
- B: García MO, Casal H. 1965. Culicidae (Diptera) del Delta del Paraná. II Apuntes sistemáticos y biológicos. *Delta del Paraná* 5: 5-16.
- C: Loetti V, Burrioni N, Vezzani D. 2007. Seasonal and daily activity patterns of human-biting mosquitoes in a wetland system in Argentina. *J Vector Ecol* 32: 358-365.

¹ Según WRBU – Walter Reed Biosystematic Unit. 2012. Systematic catalog of Culicidae. Disponible online en: <http://www.wrbu.si.edu>

ANEXO 2

CÁLCULO DE VARIABLES DE MAREAS

Datos crudos (sin corrección)

Variables: tidia, timax, ticuenta, tistem

Se consideraron los valores de altura de los ríos a las 2 a.m. tomados en el puerto de Campana para el sitio 1 y en San Fernando para los sitios 5, 7 y 8.

Corrección por distancia al Río de la Plata

Variables: tidia_{c1}, timax_{c1}, ticuenta_{c1}, tistem_{c1}

Por su ubicación, el sitio 1 no está influido por el efecto mareal del Río de la Plata. Para obtener un índice de corrección para los registros de niveles del agua en los sitios 5, 7 y 8 en relación a su distancia al Río de la Plata, en primer lugar se promediaron los registros diarios de dos años completos (2009-2010) para cada uno de los tres puertos (San Fernando, Tigre y Campana). Estos promedios en cada puerto correlacionaron con la distancia a través de la fórmula:

$$\text{Altura promedio} = -0,9196 * \text{distancia} + 118,45 \quad (R^2=0,999)$$

Luego, se calculó el valor promedio de altura del río en cada sitio basado en su distancia, se comparó con el valor de altura promedio en el puerto de San Fernando y se calculó la diferencia, la cual se substrajo a los valores diarios (ver la Tabla para los valores en cm).

Tabla. Ubicación y factores de corrección aplicados a las variables de mareas para cada uno de los cuatro sitios inspeccionados durante la segunda etapa del muestreo.

Ubicación	Distancia al Río de la Plata (en km)	Factor de corrección c1 (en cm)	Factor de corrección c2 (SD sitio / SD puerto San Fernando)
Puerto San Fernando	5	0	1
Puerto Tigre	9		
Sitio 8	10	-4,4	0,98
Sitio 5	11	-5,3	0,97
Sitio 7	18	-11,3	0,94
Puerto Campana, Sitio 1	44		0,83

Corrección por máximo nivel del agua teórico Variables: tidia2, timaxc2, ticuentac2, tise2

En primer lugar, se calcularon los valores esperados de altura del río en el Puerto de San Fernando a las 2 a.m. Para ello, y dado que el nivel del agua no fluctúa linealmente entre períodos de pleamar y bajamar sino que sigue curvas sigmoideas, nos basamos en la regla de los duodécimos. Esta regla establece el siguiente procedimiento para calcular la altura del río: se divide el periodo de tiempo entre plea y bajamar en seis partes iguales y el tiempo que demora dicho cambio en 12 partes iguales, y se considera la variación en el nivel del agua como 1/12, 2/12, 3/12, 3/12, 2/12 y 1/12 para cada sexta parte del tiempo.

Los valores esperados a las 2 a.m. por este método se compararon con los valores observados. Esta diferencia entre la predicción por tabla de marea y el valor observado se multiplicó por un factor de corrección que tiene en cuenta la distancia al Río de la Plata, dado que los sitios más alejados están menos influenciados por los vientos del sud-sudeste y por lo tanto tienden a presentar menos amplitud de marea diaria (ver la Tabla para los valores del factor de corrección). El desvío estándar (SD) de los registros de dos años (2009-2010) para cada puerto siguió la fórmula:

$$SD = -0,2299 * distancia + 54,112 \quad (R^2=0,999)$$

Finalmente, para obtener el valor máximo diario, la diferencia entre el valor esperado y el registrado a las 2 a.m., multiplicado por el factor de corrección, se adicionó al valor máximo por tabla.

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTE TRABAJO DE TESIS:

- **Cardo MV**, Vezzani D, Carbajo AE (2011). Community structure of ground-water breeding mosquitoes driven by land use in a temperate wetland of Argentina. *Acta Tropica* 119: 76-83.
- **Cardo MV**, Vezzani D, Carbajo AE (2011) Environmental predictors of the occurrence of ground-water mosquito immatures in the Paraná Lower Delta, Argentina. *Journal of Medical Entomology* 48: 991-998.
- **Cardo MV**, Vezzani D, Carbajo AE (2012). Oviposition strategies of temporary pool mosquitoes in relation to weather, tidal regime, and land use in a temperate wetland. *Bulletin of Entomological Research* 102: 651-662.
- **Cardo MV**, Vezzani D, Carbajo AE (2012) Immature mosquitoes from ground-water habitats in a temperate wetland of Argentina: environmental associations and seasonal variation of community attributes. *Journal of the American Mosquito Control Association* 28: 151-159.
- **Cardo MV**, Vezzani D, Carbajo AE (2013). The role of the landscape in structuring immature mosquito assemblages in wetlands. *Wetlands Ecology and Management* 21: 55-70.