

Mosquitos que crían en cuerpos de agua temporarios

Sylvia Fischer

Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución. CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

sylvia@ege.fcen.uba.ar

Las especies de mosquitos que se desarrollan en charcos temporarios tienen adaptaciones específicas a la disponibilidad y fluctuaciones del nivel de agua. Las especies que utilizan estos ambientes tienen huevos de resistencia para sobrevivir a los períodos sin agua (géneros *Aedes* y *Psorophora*) o son generalistas en el uso del hábitat y aprovechan los charcos temporarios en forma oportunista cuando los mismos tienen agua. La composición de especies presentes en los ambien-

tes acuáticos temporarios depende de procesos que ocurren a escala regional (determinados principalmente por el régimen climático y la geografía), de paisaje (determinados por la organización espacial de los hábitats larvales y de las características predominantes en el entorno), o a escala local (donde actúan las características físicoquímicas de los hábitats larvales y las interacciones biológicas que ocurren en ellos). En Argentina se identificaron más de 30 especies de mosquitos en charcos temporarios, entre las cuales sólo unas pocas son abundantes y están ampliamente distribuidas [*Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus*, *Aedes (Ochlerotatus) crinifer*, *Culex dolosus*, *Culex maxi*, *Culex pipiens*]. En este capítulo se hace una revisión de los factores asociados a la presencia de mosquitos en charcos temporarios a escala regional, de paisaje y local, y se describen los resultados de los estudios realizados hasta el momento en Argentina. Además, se presenta la información conocida hasta el momento sobre las dinámicas temporales y los factores ambientales y climáticos asociados con las fluctuaciones interanuales, estacionales y de corto plazo de la abundancia de las especies más relevantes en Argentina.

Revisión y actualización general del tema

Los cuerpos de agua temporarios abarcan un grupo heterogéneo de ambientes acuáticos, que tienen en común los ciclos de inundación–sequía a los que se encuentran sometidos, por lo cual el hábitat para los organismos acuáticos (incluyendo los mosquitos) pasa de un estado de “disponibilidad” a otro de “no disponibilidad” por un tiempo suficientemente largo como para afectar sustancialmente la biota (Schwartz y Jenkins, 2000).

Este tipo de ambientes acuáticos incluye hábitats de diverso tamaño, desde unos pocos centímetros cuadrados hasta varias hectáreas; con agua de diferente origen como ser deshielo, lluvia, desborde de ríos o lagos, inundación por riego, y tienen un régimen hidrológico que puede ser predecible o no y variar en el tiempo entre efímero y estacional. Algunos ejemplos típicos son charcos en planicies de inundación, humedales, charcos llenados por lluvia o deshielo, y huellas de cascos de animales (Williams, 2006).

Si bien esto implica una inmensa heterogeneidad, estos ambientes tienen en común (además de la pérdida completa del agua en algún momento), que están sujetos a fluctuaciones drásticas en las condiciones físicas y químicas (temperatura, pH, concentración de oxígeno disuelto y de iones), generalmente debido a su tamaño pequeño y a las variaciones en la cantidad de agua que contienen (Williams, 1996).

En términos generales los organismos que colonizan estos ambientes acuáticos transitorios, tienen estrategias específicas para adaptarse a la fluctuación en la disponibilidad de agua. Entre los mecanismos conocidos se destacan la tolerancia fisiológica (por ejemplo la dormancia durante alguna etapa del ciclo de vida) y la dispersión (por ejemplo una alta capacidad de vuelo, combinada con mecanismos eficientes para la detección y evaluación de los nuevos hábitats) (Williams, 1996).

Entre los géneros de mosquitos específica-

mente adaptados para colonizar ambientes acuáticos temporarios, se encuentran fundamentalmente distintas especies de los géneros *Aedes* y *Psorophora*. Las hembras de estos “mosquitos de inundación” colocan sus huevos resistentes a la desecación en el suelo húmedo anegable, los cuales permanecen en ese sustrato hasta que se cubre con agua a partir de lluvia, desborde de ríos, deshielos, o como parte de una estrategia de riego del ser humano. Esto les permite aprovechar la etapa acuática desde el inicio, ya que pueden eclosionar y comenzar el desarrollo preimaginal inmediatamente después del llenado del cuerpo de agua (Becker *et al.*, 2010).

Otras especies que también colonizan este tipo de hábitats no poseen huevos de resistencia, y los colocan en grupos o balsas (géneros *Culex* y *Uranotaenia*) o individualmente (género *Anopheles*). Las especies en este grupo dependen, para la puesta de los huevos, de la detección de los ambientes acuáticos una vez formados, y muchas son especies generalistas que aprovechan en forma oportunista los ambientes acuáticos temporarios cuando están disponibles, pero son capaces de aprovechar también ambientes acuáticos de mayor permanencia (Becker *et al.*, 2010).

Sin embargo, es evidente que no todas las especies de mosquitos adaptados a los cuerpos de agua temporarios se encuentran presentes en todos los hábitats disponibles ni en todos los momentos. La presencia de una especie en determinado momento y lugar depende de una serie de factores o filtros ambientales que determinan el conjunto de especies que pueden y que no pueden habitar este tipo de ambientes en un sitio y momento determinado (Lawton, 1999). Estos factores, que actúan en forma simultánea sobre la abundancia de las distintas especies determinando la composición de la comunidad local, son los siguientes:

Factores de gran escala (macroescala): en esta categoría se incluyen por ejemplo el régimen climático y la geografía, determinan el área de distribución de las distintas especies, y por lo tanto, el conjunto de especies que pueden colonizar los ambientes acuáticos temporarios en una región. Tanto la geografía como el régimen climático afectan las características hidrológicas de los ambientes acuáticos de la región. La dinámica de la precipitación es fundamental para determinar el aporte de agua para los ambientes acuáticos temporarios en la mayoría de los casos, por lo cual el régimen de lluvias determinará si la presencia de ambientes acuáticos temporarios a lo largo del año es estacional y predecible o puede ocurrir en cualquier momento en

forma impredecible. Una vez que el agua alcanza el suelo y se forma el charco, la velocidad de drenado determina la tasa de pérdida de agua hacia el subsuelo. La velocidad de drenado depende de las características del sustrato, cuanto más compacto y arcilloso es menor, mientras que si el suelo es arenoso o poroso la tasa de drenado es mayor. Estas características del sustrato pueden variar incluso dentro de una misma región. Otra fuente de pérdida de agua para los charcos es la evaporación, que a su vez depende de factores climáticos como la intensidad del viento, la irradiación solar y la temperatura (Williams, 2006). Además de los factores que afectan la dinámica hidrológica de los ambientes acuáticos, la distribución de las distintas especies puede estar limitada por la temperatura. Distintas especies pueden persistir en distintos rangos térmicos, y en general se observa que las presentes en regiones con climas más frescos tienen una distribución geográfica más amplia y una mayor tolerancia a bajas temperaturas, en tanto que no se observan variaciones importantes entre especies en las tolerancias a temperaturas altas (Addo-Bediako *et al.*, 2000). Esto implica que a lo largo de un gradiente climático se verán favorecidas distintas especies, debido a su tolerancia a las condiciones particulares en alguna de las etapas de su ciclo de vida.

Factores a escala del paisaje (mesoescala): determinados por las características particulares del entorno, así como también el número y la organización espacial de los parches favorables (por ejemplo los ambientes acuáticos temporarios y su entorno inmediato) para cada especie. Entre los factores más importantes que determinan la estructura del paisaje se encuentran la topografía, la vegetación, y el uso de la tierra. La topografía, dada por los desniveles del terreno, determina la circulación del agua en superficie, y la localización y cantidad de áreas en las cuales se pueden producir acumulaciones temporarias de agua. La vegetación tiene una influencia fundamental sobre la permanencia del agua, ya que los suelos con mayor cantidad de raíces suelen tener tasas de drenado más altas, y además las mismas plantas contribuyen a la pérdida de agua mediante la evapotranspiración. Por otro lado, la vegetación arbórea protege a los ambientes acuáticos de la insolación directa y de las altas temperaturas, contribuyendo a una reducción en la pérdida de agua (Williams, 2006). El tipo de uso de la tierra también puede afectar la disponibilidad y calidad de ambientes acuáticos temporarios donde se desarrollan mosquitos. Por ejemplo, el drenado o rellenado de áreas anegables para su urbanización o uso para cultivos, puede implicar una disminución en la disponibilidad

de ambientes acuáticos temporarios. En cambio, la irrigación de algunos cultivos por inundación del terreno, favorece la presencia de hábitats temporarios en los cuales pueden desarrollarse mosquitos.

Factores locales (microescala): entre éstos se incluyen las características propias del ambiente acuático, como por ejemplo: tiempo de permanencia del agua, superficie y profundidad del charco, presencia de vegetación, grado de insolación, etc. Entre estas variables, el tiempo de permanencia del agua es quizás la más relevante, que como ya se mencionó, muchas veces tiene una relación estrecha con el volumen de agua (superficie y profundidad), la tasa de evaporación (influenciada por el viento, la insolación y la presencia de vegetación), el drenado del agua (relacionado con el tipo de sustrato) y el régimen de nuevo aporte de agua (Williams, 2006).

En esta escala también operan las interacciones biológicas como por ejemplo la competencia intra e interespecífica, la predación y el parasitismo. Los modelos teóricos y los estudios de campo sugieren que la frecuencia de los disturbios (en este caso el principal disturbio es la desecación del hábitat, que se relaciona inversamente con la permanencia del agua) es un factor estrechamente relacionado con la importancia relativa de las variables abióticas y de las interacciones biológicas en la estructuración de las comunidades de ambientes acuáticos (Wellborn *et al.*, 1996). Esto se debe a que en los ambientes acuáticos de menor permanencia la composición de la comunidad estaría limitada a aquellas especies adaptadas a una rápida colonización y desarrollo, mientras que en los de mayor permanencia la diversidad de organismos capaces de colonizarlos se incrementa y aumenta la importancia de las interacciones biológicas (Schneider y Frost, 1996). A partir de estudios de campo se llegó a la conclusión de que el efecto de los competidores sobre los mosquitos tiene relevancia cuando no hay muchos predadores en el ambiente, por ejemplo cuando los ciclos de anegamiento son cortos o antes de la llegada de los predadores a los hábitats temporarios. En cambio cuando los ciclos son más largos, se registra mayor abundancia de predadores, por lo cual la predación adquiere mayor relevancia (Chase y Knight, 2003).

Los estudios sobre competencia interespecífica en charcos temporarios que involucran mosquitos inmaduros con organismos del mismo nivel trófico pertenecientes a otros grupos taxonómicos son escasos. Los resultados sugieren, por ejemplo, que el zooplankton o las larvas de anuros pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones por competencia, por explotación de los mismos recur-

sos, o por interferencia. Algunos de los efectos más evidentes de estos competidores sobre las poblaciones de mosquitos son: prolongación de los tiempos de desarrollo (incrementando el riesgo de mortalidad por secado de los hábitats), reducción del tamaño de la pupa (asociado a una menor fecundidad de los adultos), y cambios en la selección de sitios de puesta. El efecto negativo de la competencia por explotación o por interferencia es probable que ocurra con mayor intensidad hacia el final del ciclo hidrológico, cuando las abundancias de los competidores alcanzan niveles elevados, debido por un lado a su crecimiento poblacional y por el otro al apiñamiento como consecuencia de la reducción del volumen de agua. Por otro lado, también se pueden registrar efectos indirectos de los competidores sobre los mosquitos inmaduros. Algunos de estos efectos indirectos pueden ser positivos para los mosquitos inmaduros, por ejemplo el consumo de bacterias patogénicas para las larvas de mosquitos, o su rol como presas alternativas para los predadores (Blaustein y Chase, 2007).

También se ha sugerido que en ambientes acuáticos temporarios habría competencia interespecífica entre mosquitos, aunque hasta el momento no se han realizado estudios experimentales en condiciones naturales, y toda la evidencia disponible se basa en estudios en laboratorio (Juliano, 2009). En cambio la competencia intraespecífica sí fue estudiada para distintas especies de mosquitos que se crían en charcos temporarios. Debido a su desarrollo sincrónico, los mosquitos de inundación se encuentran presentes en altas densidades, por lo cual son los candidatos más probables para estar sometidos al efecto de este tipo de interacción. De hecho, estudios indirectos de efectos competitivos a través de la distribución de los tamaños de los adultos sugieren que la competencia intraespecífica es mayor en especies de ambientes acuáticos naturales efímeros o temporarios que en especies de ambientes naturales de mayor permanencia (Juliano, 2007).

Si bien las interacciones predador-presa en hábitats temporarios se suponen menos importantes que en los permanentes, diferentes especies de los ordenes Coleoptera, Hemiptera y Odonata son predadores frecuentes en cuerpos de agua temporarios (Mogi, 2007). Los predadores ejercen una función importante en la estructuración de las comunidades y en el control de las poblaciones de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios (Chase y Knight, 2003). El efecto de los predadores sobre las poblaciones de mosquitos depende de su capacidad de llegar a los hábitats temporarios al mismo tiempo que sus presas, de la similitud en la preferencia por el

hábitat que tengan ambos, de la preferencia de los predadores por los mosquitos por sobre otras presas presentes en el hábitat, y de las estrategias de los mosquitos para escapar de la predación (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007).

El control biológico por medio de organismos patógenos será tratado en otros capítulos de este libro, sin embargo la interacción de los mosquitos con patógenos y parásitos en condiciones naturales también es importante desde el punto de vista ecológico. Una de las interacciones biológicas que podrían tener cierta relevancia en ambientes acuáticos temporarios es el parasitismo de las larvas (y de los adultos en algunos casos) por parte de nemátodos mermitidos. Se conocen varias especies que en conjunto son capaces de parasitar más de cien especies de mosquitos de al menos trece géneros (Platzer, 1981).

Dinámica temporal: se refieren a las variaciones de la composición o abundancia en el tiempo, que constituyen un aspecto relevante para la ecología de los mosquitos en charcos temporarios o efímeros. Estas se puede abordar en diferentes escalas temporales, por ejemplo las variaciones interanuales en estudios de largo plazo, las dinámicas estacionales en estudios que abarcan al menos un año y las fluctuaciones de corto plazo que abarcan un rango desde unos pocos días hasta varios meses. Para los mosquitos de ambientes acuáticos temporarios, las variaciones temporales interanuales o de corto plazo, muchas veces se relacionan directamente con la dinámica hídrica de los hábitats larvales, en tanto que la dinámica estacional en algunos casos combina esta dinámica hídrica con el régimen térmico a lo largo del año (Williams, 2006).

Estado del conocimiento en Argentina

A continuación se presenta una síntesis de lo que se conoce hasta el momento en Argentina sobre la ecología de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios y efímeros, y los aspectos más relevantes en cada una de las escalas espaciales y temporales mencionadas.

Patrones a macroescala: si bien en Argentina los estudios sobre las especies de mosquitos presentes en las distintas regiones son numerosos, muchos de ellos no identifican las especies que se desarrollan en ambientes acuáticos temporarios, ya sea porque se enfocaron en la composición de mosquitos adultos capturados principalmente mediante trampas de luz, o porque son estudios en diversos ambientes acuáticos, donde no se diferencia entre los temporarios y el resto. Además, existe un gran número de trabajos que se enfocan sobre la biología y ecología de una única especie (generalmente *Aedes albifasciatus*), y no hacen mención de las otras especies de culícidos con las cuales ésta comparte el hábitat.

Se han realizado relativamente pocos estudios sobre la composición de la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios. Estos trabajos fueron realizados en distintas regiones a lo largo del país, abarcando desde Tierra del Fuego en el extremo sur de Argentina hasta la ciudad de Resistencia, Chaco, cerca del límite norte (Fig. 1). La metodología, frecuencia y esfuerzo de muestreo, número, tipo y variedad de ambientes analizados y características de la información publicada difieren mucho entre estudios (Tabla 1).

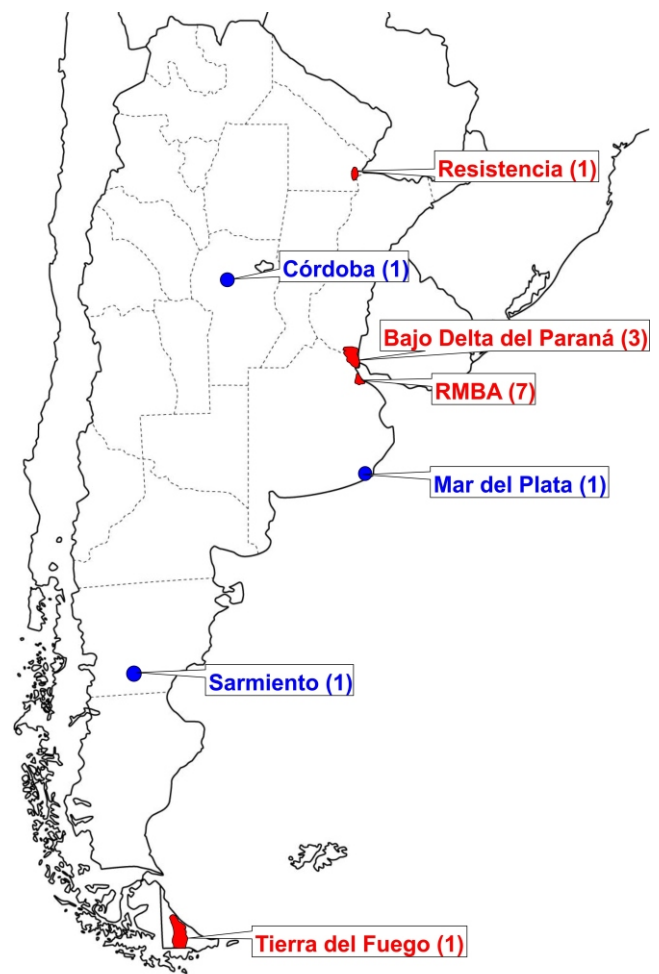


Figura 1. Localización geográfica de los estudios sobre la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios (entre paréntesis se indica el número de estudios con muestreos independientes). Los sitios señalados con azul corresponden a estudios en localidades puntuales, y los sitios señalados en rojo abarcan una mayor extensión en la región correspondiente. RMBA: Región Metropolitana de Buenos Aires.

En base a los trabajos publicados sobre especies de mosquitos que crían en ambientes acuáticos temporarios de Argentina, en este capítulo se realizó el siguiente análisis de síntesis:

Para cada una de las especies mencionadas se calculó un indicador de amplitud de distribución (número de sitios donde fue detectada), tomando como referencia las localidades o regiones que se mencionan en la Fig. 1. Por otra parte, para cada especie se calculó un indicador de dominancia media, utilizando los trabajos señalados con un asterisco en la Tabla 1 (trabajos con datos cuantitativos, y el trabajo de Tierra del Fuego en el cual solamente se registró una especie). Para esto se transformaron las abundancias de las distintas especies mencionadas en cada trabajo a proporciones del total (abundancia relativa), y se calculó el promedio para cada especie en cada sitio. La dominancia media se calculó como el promedio de la abundancia relativa de cada especie en los sitios en que fue registrada.

Teniendo en cuenta la diversidad en los datos reportados, se tomaron los siguientes criterios para la asignación de especies: en primer lugar siguiendo el criterio de otros investigadores (por ejemplo Cardo *et al.*, 2011a) y teniendo en cuenta las dificultades para identificar correctamente los ejemplares de *Culex dolosus* y *Culex eduardoi*, y que

ambas especies posiblemente pertenecen a un complejo de especies (Senise y Sallum, 2008), los inmaduros de estas especies fueron asignados a la especie *Cx. dolosus*. En segundo lugar, teniendo en cuenta que las especies del complejo *Culex pipiens* (*Culex pipiens pipiens* y *Culex pipiens quinquefasciatus*) son difíciles de diferenciar y que se ha demostrado la presencia de híbridos en una parte del país (Almirón *et al.*, 1995), ambas fueron asignadas a la especie *Cx. pipiens*.

En los estudios mencionados (Tabla 1) se reportaron 35 especies de mosquito en charcos temporarios, de las cuales 14 corresponden a mosquitos de inundación (*Aedes* y *Psorophora*), y las restantes a especies que colocan sus huevos sobre el agua (*Culex*, *Anopheles*, *Uranotaenia*, *Aedeomyia*).

Los resultados (Fig. 2) muestran que las especies más relevantes en los charcos temporarios son: *Ae. albifasciatus*, *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, cada una con abundancias relativas superiores al 20 % de los mosquitos inmaduros colectados y presentes en al menos cinco regiones. Les siguen en relevancia *Culex maxi* y *Aedes crinifer*, con abundancias relativas cercanas al 10 % y presentes en al menos 3 regiones. Además se destaca *Aedes hastatus/oligopistus*, que representó el 13 % de los culícidos inmaduros, aunque sólo fue registrada en una localidad (Resistencia).

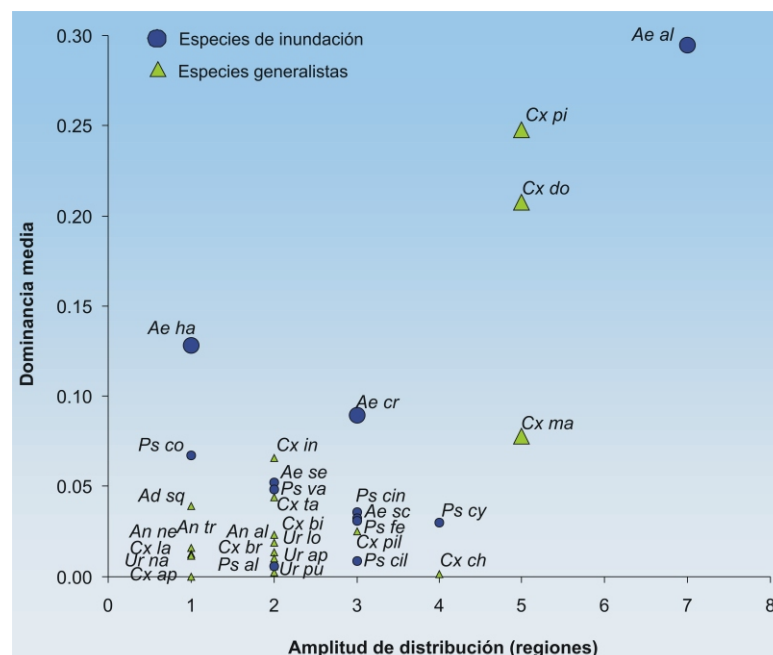


Figura 2. Amplitud de la distribución y dominancia media de las especies de mosquitos que se desarrollan en ambientes acuáticos temporarios en Argentina. Las especies incluidas en la figura son: *Ae. albifasciatus* (*Ae al*), *Ae. crinifer* (*Ae cr*), *Ae. scapularis* (*Ae sc*), *Aedes serratus* (*Ae se*), *Ae. hastatus/oligopistus* (*Ae ha*), *Cx. pipiens* (*Cx pi*), *Cx. dolosus* (*Cx do*), *Cx. maxi* (*Cx ma*), *Cx. chidesteri* (*Cx ch*), *Cx. tatoi* (*Cx ta*), *Cx. bidens* (*Cx bi*), *Cx. brethesi* (*Cx br*), *Cx. lahillei* (*Cx la*), *Cx. apicinus* (*Cx ap*), *Cx. pilosus* (*Cx pil*), *Cx. intricatus* (*Cx in*), *Ps. cyanescens* (*Ps cy*), *Ps. cingulata* (*Ps cin*), *Ps. ferox* (*Ps fe*), *Ps. ciliata* (*Ps cil*), *Ps. varinervis* (*Ps va*), *Ps. varipes/albigenu* (*Ps al*), *Ps. confinnis* (*Ps co*), *Anopheles albitarsis* (*An al*), *Anopheles triannulatus* (*An tr*), *Anopheles neomaculipalpus* (*An ne*), *Uranotaenia lowii* (*Ur lo*), *Uranotaenia apicalis* (*Ur ap*), *Uranotaenia pulcherrima* (*Ur pu*), *Uranotaenia nataliae* (*Ur na*), *Aedeomyia squammipennis* (*Ad sq*). No se incluyen *Cx. mollis*, *Culex bastagarius*, *Ps. discrucians*, *Ps. pallenscens*, las que fueron registradas en una única región, pero no en los estudios cuantitativos considerados en el análisis.

En particular para el caso de *Ae. albifasciatus*, que es la especie con distribución más amplia en el país, se han realizado estudios que sugieren una cierta capacidad de adaptación a condiciones térmicas locales. Por ejemplo, se han registrado diferencias en la respuesta frente a distintas temperaturas entre poblaciones provenientes de regiones con regímenes térmicos contrastantes. Los individuos provenientes de una población de clima frío se desarrollan más rápido y tienen mayor supervivencia a bajas temperaturas que los de una población de clima templado, y a su vez los de clima templado muestran un desarrollo más veloz a temperaturas más altas. Estas diferencias sugieren que esta especie tiene una capacidad de adaptación a las condiciones térmicas locales en cada región (Garzón y Schweigmann, 2015).

Patrones a mesoescala: en Argentina se han realizado pocos estudios evaluando la influencia de variables ambientales a escala del paisaje sobre las comunidades o poblaciones de mosquitos de charcos temporarios.

La región donde este aspecto fue estudiado más intensivamente es el Bajo Delta del Paraná, en el límite norte de la provincia de Buenos Aires. Los estudios realizados en esta área (todos sobre mosquitos inmaduros) abarcan dos escalas espaciales: una de menor extensión geográfica en el extremo sur del Bajo Delta (en los municipios de Tigre, San Fernando y Campana), cubriendo un área de 300 km². En este área coexisten parches de vegetación y uso de la tierra claramente diferenciados y representativos de la variabilidad de la zona: áreas peridomésticas, bosques secundarios, plantaciones de salicáceas y pajonales. Entre estos cuatro tipos de entorno se hallaron diferencias en la composición de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios. Se observó una mayor riqueza de especies en bosques secundarios y plantaciones, intermedia en áreas domésticas y mínima en pajonales (Cardo et al., 2011a). En general, la diversidad mostró un patrón similar con la riqueza de especies. La menor riqueza en entornos domésticos parecería estar asociada a una menor disponibilidad de ambientes acuáticos temporarios, en tanto que en los pajonales podría deberse a temperaturas más bajas del agua en invierno y fluctuaciones térmicas más pronunciadas debido a la falta de dosel vegetal (Cardo et al., 2012a). Las especies más frecuentes en los ambientes acuáticos temporarios de la zona también mostraron una relación con las variables de entorno. *Culex dolosus*, *Ae. crinifer* y *Culex intricatus* estuvieron asociadas a parches de bosque secundario y fueron halladas en muy baja frecuencia en planta-

ciones (Cardo et al., 2011b). La diferencia en las abundancias de estas especies entre ambos tipos de ambiente con dosel vegetal podría deberse a una diferente disponibilidad de hábitats para las larvas, ya que en las plantaciones existen sistemas de drenaje que no tienen los bosques. Además en los bosques la diversidad vegetal favorecería una mayor diversidad de animales que podrían constituir una fuente de sangre para los adultos, y las condiciones de humedad favorecidas por la vegetación prolongarían la supervivencia de los adultos (Cardo et al., 2012b).

A una escala de mayor extensión geográfica se estudió la comunidad de mosquitos a lo largo de una transecta de 75 km con un eje norte-sur (desde Ceibas en el sur de la provincia de Entre Ríos hasta Campana en el norte de la provincia de Buenos Aires). El área de estudio representa un gradiente pronunciado de tipo de vegetación, uso de la tierra y drenaje, y un gradiente moderado de temperatura y lluvias que disminuyen levemente hacia el sur (Cardo et al., 2013). En esta escala también se observó variabilidad en las comunidades de mosquitos, y especies asociadas con distintas características ambientales. En el extremo norte del área de estudio, donde se registra una alta tasa de drenaje, una alta cobertura de plantas herbáceas y bosques ralos, y la principal actividad económica es la ganadería extensiva, las especies de mosquito características fueron *Psorophora ciliata* y *Psorophora cyanescens*. Otras especies también fueron halladas exclusivamente en este sector, pero en baja abundancia: *Psorophora cingulata*, *Psorophora confinnis*, *Psorophora pallens* y *Psorophora varinervis*. En el extremo sur del área de estudio, donde hay menos drenaje y altas tasas de anegamiento, una vegetación dominada por bosques densos, sin ganadería, y donde la principal actividad económica es el turismo y la pesca recreativa, las especies características fueron *Ae. crinifer*, *Culex tatoi* y *Psorophora ferox*. También fue hallada en forma exclusiva en este sector *Psorophora albigena* pero en muy baja abundancia. Algunas especies como *Ae. albifasciatus* o *Culex lahillei* se distribuyen a lo largo de toda el área de estudio y no se asociaron a ninguna de las características ambientales estudiadas.

Con respecto a *Ae. albifasciatus* se han realizado varios estudios que relacionan las características del paisaje con las abundancias de adultos. En Sarmiento (provincia de Chubut), en un valle fértil irrigado inmerso en una zona de estepa árida, también se registraron diferencias en la actividad de las hembras de *Ae. albifasciatus* entre parches con distinto tipo de entorno localizados en un área de 10 km². Se registraron abundancias altas en parches de

humedal y en parches cultivados, y bajas en parches de estepa. Entre las características ambientales de las áreas de estepa (menor humedad relativa, temperaturas máximas más altas, y mayores velocidades del viento), las variables asociadas negativamente con los niveles de actividad de las hembras fueron las temperaturas máximas y la velocidad del viento (Garzón *et al.*, 2014).

Asimismo, en un estudio realizado en la región de la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba), abarcando un área de 64 km² en los alrededores de la localidad Altos del Chipión, se observaron abundancias más altas de hembras en áreas de pradera anegable y en pastizales, y en cambio abundancias bajas en áreas con vegetación leñosa como bosques o arbustales. En campos agrícola-ganaderos también se registraron abundancias bajas, y no se detectó relación entre las abundancias y la densidad de ganado en los mismos (Gleiser *et al.*, 2002). En ambos trabajos los autores concluyeron que la principal variable relacionada con la abundancia de adultos sería la cercanía a los hábitats larvales.

Un trabajo comparativo a lo largo de una transecta de 80 km en el arco sur de la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba) mostró que las abundancias de adultos estaban sincronizadas solamente entre sitios localizados a menos de 25 km de distancia entre sí, indicando que las fluctuaciones en las abundancias en cada sitio responden a factores predominantemente locales como la dinámica de las precipitaciones (Gleiser y Gorla, 1997). Sin embargo, para esta especie se ha sugerido una alta capacidad de dispersión, sustentada por los niveles relativamente altos de homogeneidad genética obtenida para poblaciones distantes hasta 170 km en la provincia de Córdoba. Se sugirió que la dispersión se produciría principalmente por el arrastre de las larvas hacia cursos de agua formados por inundación de grandes extensiones de terreno (De Souza *et al.*, 1999). También se ha inferido la dispersión en distancias considerables por parte de los adultos de esta especie en la región metropolitana de Buenos Aires (RMBA). Durante el monitoreo sostenido de las abundancias de larvas y adultos en la ciudad de Buenos Aires en distintas oportunidades se observaron abundancias de adultos desproporcionadamente altas respecto del número de formas inmaduras presentes en los criaderos locales durante las semanas previas. Un estudio de la circulación atmosférica permitió sustentar la hipótesis del transporte masivo por el viento de *Ae. albifasciatus* adultos recién emergidos desde la región rural ubicada al sud-oeste de la ciudad, correspondiente a la planicie de inundación del río Matanza-Riachuelo (Bejarán *et*

al., 2008).

Finalmente, si bien no hay estudios específicos al respecto, algunos autores mencionan altas abundancias de mosquitos de inundación asociadas específicamente con la disponibilidad de hábitats larvales debidos a la actividad humana. Por ejemplo, en la provincia de Corrientes, el incremento en el riego de los cultivos de arroz y caña de azúcar fue asociado con altas abundancias de adultos de *Psorophora* spp. (Ronderos *et al.*, 1991), mientras que en la localidad de Sarmiento (Chubut), las altas abundancias de *Ae. albifasciatus* en parches cultivados se asocian con una alta disponibilidad de ambientes acuáticos temporarios originados por el riego por inundación de los campos (Garzón *et al.*, 2014).

A partir de los resultados obtenidos en el Bajo Delta, Mar Chiquita y Sarmiento surge la discusión sobre si los patrones observados se deben a que las características del paisaje determinan la favorabilidad ambiental para los adultos, a la cercanía y amplia disponibilidad de hábitats larvales apropiados para garantizar el éxito durante el desarrollo, o a una combinación de ambos factores.

Patrones a microescala: la región en la que disponemos de mayor información respecto de las variables ambientales asociadas con la presencia de mosquitos inmaduros en ambientes acuáticos temporarios es la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, donde se han realizado estudios en distintos espacios verdes. En términos generales se observa que el número y la riqueza de mosquitos inmaduros hallados se incrementan en los ambientes de mayor permanencia (Fischer y Schweigmann, 2008). La comunidad de mosquitos inmaduros también muestra variaciones en charcos de distinta permanencia, observándose algunas especies como *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi*, *Cx. tatoi*, *Culex chidesteri* y *Aedes (Ochlerotatus) scapularis* asociadas a hábitats de mayor permanencia, y otras especies como *Ae. albifasciatus* y *Psorophora varipes* asociadas a ambientes acuáticos más efímeros (Quiroga *et al.*, 2013). En el caso de los mosquitos de inundación, las fluctuaciones en el nivel de anegamiento garantizan la disponibilidad de sitios apropiados para la puesta de los huevos (sustratos anegables), y la posibilidad de que los huevos eclosionen y se inicie el desarrollo de una nueva cohorte luego de la siguiente lluvia. Sin embargo, la corta permanencia del agua también puede constituir un factor de mortalidad importante para estos mosquitos. En el caso de *Ae. albifasciatus*, la desecación total de los charcos impidió completar el desarrollo del 20 % de las cohortes en tres charcos evaluados a lo largo de tres años en la ciudad de La

Plata (Micieli *et al.*, 2012). En un estudio a lo largo de un año en 91 charcos en la ciudad de Buenos Aires, se estimó una mortalidad debida al secado completo del charco de 21 % de las larvas en invierno y del 36 % de las larvas en verano (Fischer *et al.*, 2002). En aquellos hábitats con suficiente permanencia para que se complete el desarrollo inmaduro, la mortalidad diaria de las larvas varía enormemente, y parece estar asociada principalmente con la tasa diaria de secado (Fischer *et al.*, 2014).

La asociación con ambientes acuáticos de mayor tamaño fue observada en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) para las especies más abundantes y frecuentes como *Ae. albifasciatus* (Fischer *et al.*, 2002), o *Cx. dolosus*, *Cx. pipiens* y *Cx. maxi* (Fischer y Schweigmann, 2004), y también para *Cx. dolosus* en la localidad de Sarmiento, provincia de Chubut (Burroni *et al.*, 2007). Otra variable con la que también estuvieron asociadas positivamente distintas especies de mosquito es la vegetación dentro del ambiente acuático. Esto fue observado para *Ae. albifasciatus* en CABA (Fischer *et al.*, 2002) y Tierra del Fuego (Burroni *et al.*, 2013), para *Cx. dolosus*, *Cx. pipiens* y *Cx. maxi* en CABA (Fischer y Schweigmann, 2004), para *Cx. dolosus* en Sarmiento (Burroni *et al.*, 2007), y para *Culex pilosus* en el bosque de Ezeiza (Urcola y Fischer, 2015). Una explicación para esto es que la vegetación en los ambientes acuáticos ofrece refugio del viento a los adultos durante la puesta de huevos, actúa como refugio de los predadores, y provee de alimento a las larvas.

Con respecto a las interacciones competitivas, distintos trabajos reportaron en los ambientes acuáticos temporarios donde se desarrollan mosquitos la presencia de distintos grupos de cladóceros que podrían ser potenciales competidores en CABA (ej. Fischer *et al.*, 2000), o en Tierra del Fuego (Burroni *et al.*, 2011) y en algunos casos alcanzan abundancias que exceden en varios órdenes de magnitud a las de las larvas de mosquitos (Fischer, inéd.). Con respecto a la competencia interespecífica entre especies de mosquito, en base a un estudio en charcos efímeros en el Parque Pereyra Iraola (provincia de Buenos Aires) los autores sugieren una estrecha competencia entre las larvas de *Ae. albifasciatus*, *Ae. crinifer* y *Ae. scapularis*, basados en el registro de altas abundancias sincrónicas de las tres especies especialmente en otoño, y en la similitud de sus hábitos alimentarios (Campos *et al.*, 2004). Sin embargo, si bien hay registro de potenciales competidores en observaciones de campo, hasta el momento no se han llevado a cabo estudios experimentales específicos para evaluar potenciales interacciones competitivas interespecíficas que involucren mosquitos de ambientes acuáticos temporarios

en Argentina.

En cambio sí se realizaron algunos estudios sobre competencia intraespecífica en ambientes acuáticos temporarios, todos ellos referidos a *Ae. albifasciatus*. Estudios realizados en laboratorio demostraron que para esta especie existe un efecto negativo sobre la supervivencia y los tiempos de desarrollo larval a altas densidades. Los resultados de uno de dichos estudios, en el cual se mantuvo un suministro constante de alimento por larva, sugieren que la interferencia entre individuos podría ser un mecanismo importante en la competencia por el espacio entre las larvas (Gleiser *et al.*, 2000a). En otro estudio, donde se mantuvo constante la cantidad de alimento independientemente de la densidad larval, se observaron efectos no letales del incremento en la densidad (incrementos en el tiempo de desarrollo y disminución del tamaño de los adultos, especialmente las hembras) a densidades relativamente bajas. En cambio la mortalidad varió poco a densidades bajas, y mostró un incremento exponencial a densidades altas (superiores a las observadas en los ambientes acuáticos de la ciudad de Buenos Aires) (Fischer *et al.*, 2014). Los estudios en campo apoyan la existencia de efectos no letales de la competencia intraespecífica, pero no de efectos sobre la mortalidad. Dos estudios independientes que analizaron la mortalidad durante el desarrollo preimaginal no pudieron detectar una relación con la densidad larval ni en el Parque Pereyra Iraola (Campos y Sy, 2003) ni en la ciudad de Buenos Aires (Fischer *et al.*, 2014). En ambos casos identificaron otros factores asociados a las altas tasas de mortalidad observadas, y no se analizaron efectos no letales. Por otro lado, en la región de Mar Chiquita (provincia de Córdoba) es posible inferir fuertes efectos no letales de la competencia en base a la distribución de tamaños de *Ae. albifasciatus* adultos a lo largo de la temporada (Gleiser *et al.*, 2000b). En ese caso no se analizó la mortalidad de las larvas. Esos resultados sugieren que la competencia intraespecífica es un mecanismo de regulación poblacional para esta especie, si bien la intensidad del efecto varía temporal y probablemente también espacialmente.

Con respecto a los potenciales predadores sobre mosquitos inmaduros, los estudios realizados corresponden principalmente a la ciudad y la provincia de Buenos Aires. Diversas especies de insectos predadores potenciales colonizan los ambientes temporarios y efímeros de la región, entre ellos principalmente coleópteros (larvas y adultos de Dytiscidae y larvas de Hydrophilidae), heterópteros (mayormente adultos de Belostomatidae, Notonectidae y Pleidae). También se registran larvas de Odonata aunque en abundancias relativamente bajas. En los

hábitats no urbanos es usual la presencia del mosquito predador *Ps. ciliata* en Pereyra Iraola (Campos *et al.*, 2004), y en el bosque de Ezeiza (Urcola y Fischer, 2015), y también la región del bajo delta del Paraná en el sur de la provincia de Entre Ríos (Cardo *et al.*, 2013). Debido a que los coleópteros y heterópteros predadores colonizan los hábitats temporarios mediante dispersión por vuelo luego de su llenado, se registra una variación temporal en el tipo y cantidad de predadores en estos ambientes. En los charcos del parque Pereyra Iraola, se registraron los predadores más asociados con *Ae. albifasciatus* que en orden decreciente fueron: *Liodessus* sp., *Rhantus signatus signatus* (Fabricius), *Desmopachria concolor* Sharp, *Ps. ciliata*, y *Tropisternus* spp. (larvas), y se registró variación estacional en la asociación con estadios tempranos o tardíos del desarrollo del mosquito (Campos *et al.*, 2004). En charcos urbanos de la ciudad de Buenos Aires los predadores más abundantes fueron *Liodessus* sp., cuyos adultos estuvieron asociados principalmente con larvas de *Ae. albifasciatus*, y cuyas larvas estuvieron asociadas con larvas del género *Culex*. Otros predadores abundantes fueron: larvas de *Tropisternus* spp. y de *Belostoma* sp, y larvas y adultos de *Rhantus signatus*. En estos charcos urbanos, la mayor mortalidad de larvas de *Ae. albifasciatus* y *Cx. spp.* estuvo asociada con abundancias más altas de predadores

solamente en los charcos de mayor tamaño y permanencia, donde los predadores son más abundantes (Fischer y Schweigmann, 2008).

La única especie para la cual existe evidencia directa del consumo de larvas de mosquitos en condiciones naturales es *Ps. ciliata*. A diferencia del resto de los predadores mencionados que digieren las presas externamente y sólo ingieren los jugos predigeridos, esta especie consume las presas enteras. Un estudio del contenido estomacal de ejemplares de *Ps. ciliata* colectados en charcos temporarios del Parque Pereyra Iraola mostró que el consumo de larvas de mosquitos (tanto de *Ae. albifasciatus* como de *Cx. spp.*) se produce principalmente por parte del último estadio larval del predador, para el cual se hallaron restos de mosquitos inmaduros en aproximadamente la mitad de los ejemplares analizados (Campos *et al.*, 2004).

Se ha comprobado la capacidad para capturar y consumir larvas de mosquitos para varias especies de insectos predadores en estudios experimentales. En la Fig. 3 se resume el número de larvas consumidas por algunos de los predadores más frecuentes en la región, diferenciando el consumo sobre larvas de *Ae. albifasciatus* (Campos *et al.*, 2004) y de *Culex pipiens* (Pereyra *et al.*, 2007; Fischer, inéd.).

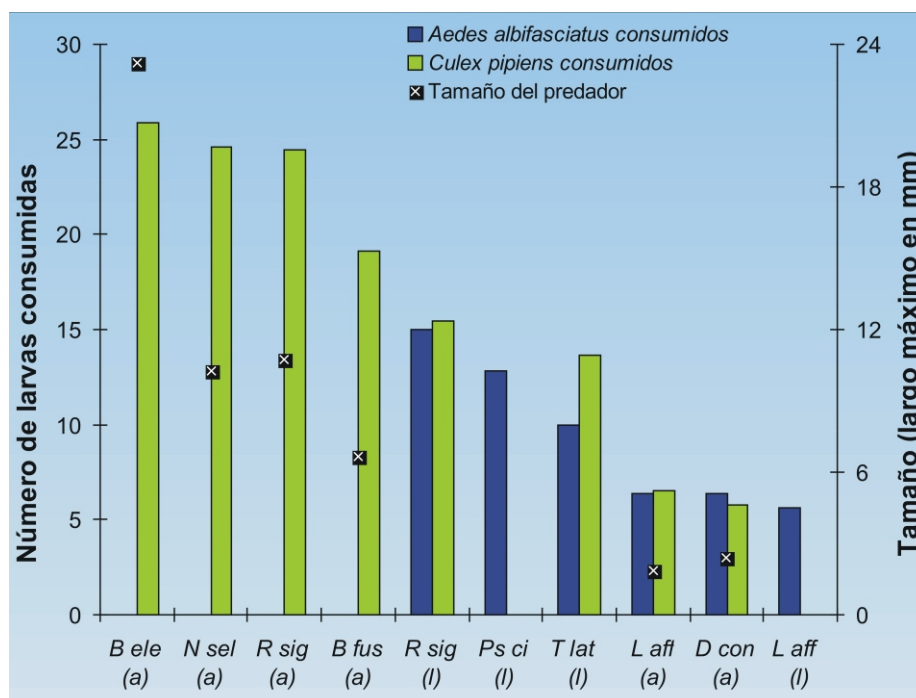


Figura 3. Capacidad de consumo en 24 horas de distintos insectos predadores (a: adultos, l: larvas) sobre larvas de *Ae. albifasciatus* y *Cx. pipiens* en laboratorio. Las especies de predadores incluidas en la figura son: *Belostoma elegans* (*B ele*), *Notonecta sellata* (*N sel*), *Rhantus signatus signatus* (*R sig*), *Buenoa fuscipennis* (*B fus*), *Ps. ciliata* (*Ps ci*), *Tropisternus lateralis limbatus* (*T lat*), *Liodessus affinis* (*L aff*), *D. concolor* (*D con*). Las barras ausentes se deben a que para algunos predadores solamente se dispone de información para una de las especies de presa. No se indican largos totales para las larvas predadoras debido a la gran variación dentro y entre estadios.

Para un mismo predador no se observan grandes diferencias en el consumo de larvas de *Aedes* o de *Culex*. Además la capacidad de consumo de los predadores tiene una relación directa con su tamaño tanto para los adultos (Fig. 3) como para las larvas cuando se diferencian los distintos estadios larvales (Pereyra *et al.*, 2007). La dependencia del consumo respecto del tamaño del predador se registra particularmente para los estadios avanzados de mosquitos (predadores más grandes consumen mayor número de larvas de tercer y cuarto estadio), mientras que no se observan diferencias entre distintos predadores en el consumo de los primeros estadios larvales de mosquitos (Pereyra *et al.*, 2007).

Otra de las interacciones que pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones de mosquitos es el parasitismo. En Argentina fue estudiado con particular énfasis la interacción con el nematodo mermítido *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, principalmente afectando a estados inmaduros de *Ae. albifasciatus* en los alrededores de la ciudad de La Plata. Los estudios a lo largo del tiempo en algunos charcos seleccionados mostraron una gran variabilidad en el grado de parasitismo entre charcos (con una infección entre el 5 % y el 68.6 % de las larvas en promedio a lo largo de tres años), y entre cohortes dentro del mismo charco, con mínimos de 0 % de infección en todos los charcos, y máximos entre 27 % y 100 % dependiendo del charco (Micieli *et al.*, 2012). Si bien en la mayor parte de los casos las larvas de mosquitos infectadas mueren en el cuarto estadio larval durante la emergencia de los nematodos, varios estudios mencionan la supervivencia de algunos individuos de *Ae. albifasciatus* (menos del 2 % del total) parasitados con uno o varios nematodos hasta el estado adulto, generalmente asociado a situaciones de alta prevalencia de infección (por ejemplo Campos y Sy, 2003). No es claro si la supervivencia de individuos infectados hasta el estado adulto se debe a que la infección se produce tardíamente durante el desarrollo larval o si es usual que una pequeña proporción de los individuos infectados puedan albergar nematodos que permanezcan hasta el estado adulto (por ejemplo Micieli *et al.*, 2012). Ejemplares de *Ae. albifasciatus* adultos parasitados no mostraron una diferencia en el peso respecto de los no parasitados (Campos y Sy, 2003), y se observó una supervivencia máxima de varias semanas, similar a la de los individuos no parasitados, y la capacidad de volar y moverse libremente (Di Battista *et al.*, 2015). Estos resultados sugieren que la supervivencia de algunos mosquitos parasitados podría ser parte de una estrategia de dispersión de los nematodos favoreciendo la colonización de nuevos ambientes. Serían necesarios estudios sobre

un número amplio de charcos para evaluar si los resultados descritos en relación a la prevalencia del parasitismo y la presencia ocasional de adultos parasitados son representativos para la región.

Dinámica temporal: la mayor parte de los estudios sobre las variaciones temporales en las comunidades o poblaciones de mosquitos fueron realizados a partir de las capturas de adultos mediante trampas de luz, sin diferenciar la permanencia del hábitat de procedencia de los individuos analizados. Esto permite aprovechar esos estudios solamente para unas pocas especies prácticamente exclusivas de ese tipo de hábitats, pero no para las especies más generalistas. En cambio, son más escasos los estudios que hayan analizado la variación interanual, estacional o de corto plazo de la comunidad de mosquitos inmaduros en charcos temporarios.

Con respecto a las variaciones interanuales, la especie para la que disponemos de información algo más completa es *Ae. albifasciatus*. En un estudio realizado en un charco de grandes dimensiones en los alrededores de La Plata se registró el mismo número de cohortes (seis) en dos años con distintos niveles de precipitación. Durante el primer año, en el cual las precipitaciones fueron inferiores a la media, tres de las cohortes mostraron densidades altas, mientras que durante el segundo año, más lluvioso, solamente fue alta la densidad para una de las cohortes. Estos autores observaron las cohortes con altas densidades durante eventos de anegamiento importantes, luego de que el ambiente acuático permaneció seco durante al menos una semana (García y Micieli, 2000). En otro estudio realizado en más de 50 charcos en la ciudad de Buenos Aires se registraron 16 cohortes de *Ae. albifasciatus* durante un año con precipitaciones normales, y solamente nueve cohortes y una menor infestación en los mismos charcos durante un año muy lluvioso (Fischer, 2003). Los resultados de ambos estudios sugieren que en la RMBA el desarrollo de altas abundancias de *Ae. albifasciatus* no se ve favorecido durante años muy lluviosos. Serían necesarios estudios de largo plazo para entender las relaciones en las abundancias de esta especie con la variabilidad climática interanual. Hasta donde sabemos no se realizó ningún estudio de este tipo para otras especies de mosquitos de charcos temporarios.

Las variaciones estacionales dependen de los cambios en la temperatura y las precipitaciones a lo largo del año, lo cual difiere entre las distintas regiones. A nivel poblacional la mayor parte de los estudios sobre las fluctuaciones estacionales fueron realizados para *Ae. albifasciatus*, tanto en la provin-

cia de Córdoba como en la RMBA, en ambas áreas esta especie es registrada durante todo el año. En Córdoba es posible hallar a esta especie tanto en la temporada cálida (Gleiser y Gorla, 1997) como en invierno (Fava *et al.*, 2001), al igual que en la RMBA (por ejemplo Fontanarrosa *et al.*, 2000). En Córdoba las mayores abundancias de adultos de esta especie se observan de noviembre a marzo en coincidencia con la temporada cálida y lluviosa (Gleiser y Gorla, 1997), pero también se registran estados inmaduros y adultos (Almirón *et al.*, 2000) durante el invierno. En cambio en la RMBA, donde la estacionalidad es principalmente térmica, y las precipitaciones ocurren regularmente a lo largo de todo el año, las abundancias más altas de esta especie fueron registrados en distintas épocas del año dependiendo del régimen de anegamiento de los hábitats larvales (por ejemplo Maciá *et al.*, 1995). Los estados inmaduros fueron registrados mayoritariamente en verano (García y Miceli, 2000), otoño e invierno (Fischer *et al.*, 2002), otoño y primavera (Fontanarrosa *et al.*, 2009), o primavera (Quiroga *et al.*, 2013) dependiendo del período de estudio. La presencia de esta especie durante todo el año en regiones templadas puede explicarse por la tolerancia a las temperaturas invernales demostrada experimentalmente para las distintas etapas del ciclo de vida de esta especie. Para las poblaciones de Sarmiento (Chubut) y RMBA se demostró la capacidad de los huevos de sobrevivir a temperaturas inferiores a 0 °C durante varias horas (Garzón *et al.*, 2013). Además, los huevos almacenados a temperaturas bajas (5 °C) mostraron una alta supervivencia, superior al 40 % luego de un año, y del 11 % al cabo de treinta meses (Campos, 2008). En un experimento en condiciones de campo se observaron eclosiones de huevos a temperaturas medias diarias inferiores a 10 °C en agosto (Campos y Sy, 2006). Tanto las poblaciones de Sarmiento (Chubut) como la de RMBA son capaces de completar el desarrollo preimaginal a 11 °C, y la supervivencia es igual o mayor que a temperaturas altas (Garzón y Schweigmann, 2015). Estudios en condiciones naturales y seminaturales en Córdoba mostraron que las hembras tienen actividad gonadotrófica durante todo el invierno, y que pueden oviponer a partir de los 13 °C. En este mismo estudio la supervivencia de los adultos fue más alta en invierno que en primavera (Fava *et al.*, 2001).

Para *Ae. crinifer* los estadios larvales (Cardo *et al.*, 2011b) y los adultos (Loetti *et al.*, 2007) fueron registrados durante todo el año en el delta del Paraná, mientras que en la RMBA se capturaron larvas (Ronderos *et al.*, 1992) y adultos (Maciá *et al.*, 1995) en primavera, verano y otoño. En la Ciudad de Buenos Aires las capturas de los adultos de esta

especie estuvieron asociadas con temperaturas altas, especialmente a temperaturas medias diarias superiores a 26 °C (Freire y Schweigmann, 2009).

Entre las especies del género *Aedes* registradas con menor abundancia, en RMBA se colectaron larvas de *Ae. scapularis* en primavera y otoño (Quiroga *et al.*, 2013), y adultos en verano y otoño asociados a temperaturas altas (Freire y Schweigmann, 2009). En el delta del Paraná se capturaron adultos de *Aedes serratus* durante la temporada cálida asociados con altas temperaturas (Loetti *et al.*, 2007).

Dentro del género *Culex*, las larvas de *Cx. pipiens* fueron colectadas principalmente asociadas a altas temperaturas y altos niveles de anegamiento en verano (Fischer y Schweigmann, 2004), o en verano y otoño (Quiroga *et al.*, 2013) en RMBA. Los estados inmaduros de *Cx. dolosus* en cambio fueron registrados asociados principalmente con altos niveles de anegamiento persistente (Fischer y Schweigmann, 2004), a lo largo de todo el año tanto en RMBA (Fontanarrosa *et al.*, 2009) como en el delta del Paraná (Cardo *et al.*, 2011b). *Culex maxi* se registra principalmente en otoño (Fischer *et al.*, 2000), o en primavera (Fontanarrosa *et al.*, 2009), y *Cx. tatoi* en otoño (por ejemplo Fontanarrosa *et al.*, 2009) en RMBA.

Las especies de *Psorophora* fueron capturadas fundamentalmente en el estado adulto, y todas estuvieron asociadas a la temporada cálida. Por ejemplo se capturó *Ps. varinervis* en primavera y otoño en Corrientes (Ronderos *et al.*, 1991), *Ps. ferox* en primavera a otoño tanto en la RMBA (Ronderos *et al.*, 1992) como en el delta del Paraná (Loetti *et al.*, 2007), y *Ps. albigena* en verano y otoño en RMBA (Freire y Schweigmann, 2009). Por otro lado, en RMBA tanto *Ps. cyanescens* como *Psorophora discrucians* mostraron un único pico estival (Ronderos *et al.*, 1992).

Las variaciones entre estudios para la misma especie dentro de la misma región geográfica probablemente respondan a diferencias interanuales en el patrón de precipitaciones y anegamiento de los sitios estudiados.

Finalmente, y con independencia de la época del año, desde el llenado de los charcos hasta su desecación se produce una sucesión de especies de mosquitos, determinada fundamentalmente por las estrategias de oviposición de las distintas especies. Las especies que oviponen sobre los sustratos húmedos propensos a anegarse son las que más rápidamente colonizan el hábitat, mientras que aquellas especies que requieren del agua para la oviposición recién llegan a los ambientes acuáticos un poco más tarde. En la RMBA, en los charcos de menor permanencia (equivalente a la duración del

ciclo de desarrollo de los mosquitos) es frecuente que se desarrollen solamente mosquitos de inundación, principalmente *Ae. albifasciatus*. En cambio, en los charcos de permanencia algo mayor, durante los primeros días posteriores al llenado de los ambientes acuáticos, se registra principalmente la presencia de larvas de *Ae. albifasciatus*, mientras que en los días subsiguientes se incrementa la abundancia de *Cx. pipiens*, *Cx. maxi* y *Cx. dolosus* (Fischer y Schweigmann, 2008). Esta secuencia temporal en la colonización determina que en los charcos de menor permanencia tengan una mayor predominancia las especies de inundación, mientras que en los de mayor permanencia sean otras las especies que predominan. Por ejemplo en la ciudad de Buenos Aires, el estudio de los charcos de dos grandes espacios ver-

des mostró que en los charcos de menor permanencia (llenados naturalmente por lluvia), predominó *Ae. albifasciatus*, mientras que en los charcos de mayor permanencia (llenados artificialmente por tuberías dañadas) predominaron especies del género *Culex* como *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi* y *Cx. tatoi* (Quiroga et al., 2013).

En síntesis, a pesar de que se han realizado numerosos estudios en charcos temporarios en Argentina, todavía quedan muchos aspectos pendientes por conocer, entre los cuales se podrían destacar aquellos relacionados con los factores climáticos, meteorológicos, ambientales y biológicos que determinan la dinámica poblacional y el éxito durante el desarrollo de las distintas especies.

Tabla 1. Detalle del período de estudio, frecuencia de muestreo, localización y tipo de información de los estudios sobre la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios.

Bibliografía	Período de muestreo	Nº de ambientes muestreados frecuencia de muestreo	Lugar	Tipo de información sobre mosquitos
Burroni et al., 2011	Enero 2001 y 2002	79 (una sola vez)	Tierra del Fuego	Cualitativo *
Burroni et al., 2007	Enero 2003	109 (una sola vez)	Sarmiento (Chubut)	Cualitativo
Diaz-Nieto et al., 2013	Septiembre 2009 - Abril 2011	No especifica	Mar del Plata	Cualitativo
Campos et al., 2004	Verano y otoño 2001	4 (diario durante desarrollo de <i>Ae. albifasciatus</i>)	Parque Pereyra Iraola	Cualitativo
Micieli et al., 2012	Mayo 2007 - Mayo 2010	3 (semanal)	Punta Lara	Cualitativo
Fischer et al., 2000	Junio 1998 - Mayo 1999	70 (semanal)	Parque Saavedra (CABA)	Cuantitativo (ejemplares) *
Fontanarrosa et al., 2004	Abril 1998 - Diciembre 2000	3436 (una sola vez)	110 plazas CABA	Semicuantitativo (registros)
Fontanarrosa et al., 2009	Octubre 2001 - Octubre 2002	4 (tres veces por semana)	Palermo (CABA)	Cuantitativo (densidad) *
Quiroga et al., 2013	Abril 2007 - Enero 2008	55 (semanal)	PAA y PSI (CABA)	Cuantitativo (ejemplares) *
Urcola com. pers.	Octubre 2013 - Agosto 2014	12 (quincenal)	Bosque de Ezeiza	Cuantitativo (ejemplares) *
Cardo et al., 2011	Noviembre 2008 - Septiembre 2009	493 (una sola vez)	Bajo delta del Paraná	Semicuantitativo (registros)
Cardo et al., 2012b	Diciembre 2009 - Noviembre 2010	322 (una sola vez)	Bajo delta del Paraná	Cuantitativo (ejemplares) *
Cardo et al., 2013	Noviembre 2011 - Abril 2012	No especifica	Bajo delta del Paraná	Semicuantitativo (registros)
Pires y Gleiser, 2010	Enero - Abril 2006	25 (una sola vez)	Ciudad de Córdoba	Cuantitativo (ejemplares) *
Stein et al., 2011	Junio 2001 - Octubre 2003	16 (quincenal)	Resistencia y alrededores	Cuantitativo (ejemplares) *

PSI: Plaza Sicilia, PAA: Parque Pioneros de la Antártida, CABA: Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Se señalan con * los estudios utilizados para calcular la dominancia.

Bibliografía

1. Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc R Soc Lond B*. 267: 739-745.
2. Almirón WA, Humeres SG, Gardenal CN. 1995. Distribution and hybridization between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 90: 469-473.
3. Almirón WA, Ludueña Almeida FF, Brewer M. 2000. Relative abundance and gonotrophic status of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) during the autumn-winter period in Córdoba province, Argentina. *J Med Entomol*. 37: 16-20.
4. Becker N, Petric D, Zgomba M, Boase C, Dahl C, Madon M, Kaiser A. 2010. *Mosquitoes and their control*. Springer. Berlin.
5. Bejarán R, Fischer S, De Garin A, Schweigmann N. 2008. Probable trajectories associated with the transport of *Ochlerotatus albifasciatus* during a strong wind event in Buenos Aires City (Argentina). *Meteorol Appl*. 15: 243-248.
6. Blaustein L, Chase JM. 2007. Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. *Annu Rev Entomol*. 52: 489-507.
7. Burroni N, Loetti V, Freire G, Jensen O, Schweigmann N. 2007. New record and larval habitats of *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) in an irrigated area of Patagonia, Chubut province, Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 102: 237-239.
8. Burroni NE, Marinone MC, Freire MG, Schweigmann N, Loetti MV. 2011. Invertebrate communities from different wetland types of Tierra del Fuego. *Insect Conserv Div*. 4: 39-45.
9. Burroni NE, Loetti MV, Marinone MC, Freire MG, Schweigmann N. 2013. Larval habitat of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in the southern edge of the Americas, Tierra del Fuego Island. *Open J Anim Sci*. 3: 5-10.
10. Campos RE, Sy VE. 2003. Mortality in immatures of the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and effects of parasitism by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 98: 199-208.
11. 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.
12. 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.
13. Campos RE. 2008. Long-term storage and viability of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 103: 115-117.
14. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2011a. Community structure of ground water breeding mosquitoes driven by land use in a temperate wetland of Argentina. *Acta Trop*. 119: 76-83.
15. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2011b. Environmental predictors of the occurrence of ground water mosquito immatures in the Paraná lower delta. *J Med Entomol*. 48: 991-998.
16. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2012a. Immature mosquitoes from groundwater habitats in a temperate wetland of Argentina: environmental associations and seasonal variation of community attributes. *J Am Mosq Control Assoc*. 28: 151-159.
17. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2012b. Oviposition strategies of temporary pool mosquitoes in relation to weather, tidal regime and land use in a temperate wetland. *Bull Entomol Res*. 102: 651-662.
18. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2013. The role of the landscape in structuring immature mosquito assemblages in wetlands. *Wetl Ecol Manag*. 21: 55-70.
19. Chase JM, Knight TM. 2003. Drought-induced mosquito outbreaks in wetlands. *Ecol Lett*. 6: 1017-1024.
20. De Souza GB, Panzetta de Dutari G, Gardenal CN. 1999. Genetic structure of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) populations in central Argentina determined by Random Amplified Polymorphic DNA-Polymerase chain reaction markers. *J Med Entomol*. 36: 400-404.
21. Diaz-Nieto LM, Maciá A, Parisi G, Farina JL, Vidal-Domínguez ME, Perotti MA, Berón CM. 2013. Distribution of mosquitoes in the south east of Argentina and first report on the analysis based on 18S rDNA and COI sequences. *Plos One*. 8: e75516.
22. Di Battista CM, Fischer S, Campos RE. 2015. Parasitism prevalence and survival time of adult *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) parasitized by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae). *J Vector Ecol*. 40: 393-397.
23. Fava FD, Ludueña Almeida FF, Almirón WR, Brewer M. 2001. Winter biology of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) from Córdoba, Argentina. *J Med Entomol*. 38: 253-259.
24. Fischer S, Marinone MC, Fontanarrosa MS, Nieves M, Schweigmann N. 2000. Urban rain pools: seasonal dynamics and entomofauna in a park of Buenos Aires. *Hydrobiologia*. 441: 45-53.
25. Fischer S, Marinone MC, Schweigmann N. 2002. *Ochlerotatus albifasciatus* in rain pools of Buenos Aires: seasonal dynamics and relation to environmental variables. *Mem Inst Oswaldo Cruz*. 97: 767-773.
26. Fischer S. 2003. Dinámica estacional de insectos acuáticos en ambientes efímeros urbanos con énfasis en los culicidos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
27. Fischer S, Schweigmann N. 2004. *Culex* mosquitoes in temporary urban rain pools: Seasonal dynamics and relation to environmental variables. *J Vector Ecol*. 29: 365-373.
28. Fischer S, y Schweigmann N. 2008. Association of immature mosquitoes and predatory insects in urban rain pools. *J Vector Ecol*. 33: 46-55.
29. Fischer S, Sy V, Campos RE, Otero M. 2014. Effects of larval density and habitat drying on developmental success of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in urban rain pools: evidence from field and experimental studies. *J Med Entomol*. 51: 1175-1181.
30. Fontanarrosa MS, Marinone MC, Fischer S, Orellano P, 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.
31. Fontanarrosa MS, Torres PLM, Michat MC. 2004. Comunidades de insectos acuáticos de charcos temporarios y lagunas en la ciudad de Buenos Aires. *Rev Soc Entomol Argent*. 63: 55-65.
32. Fontanarrosa M, Collantes MB, Bachmann AO. 2009. Seasonal patterns of the insect community structure in urban rain pools of temperate Argentina. *J Insect Sci*. 9: 10.
33. Freire MG, Schweigmann NJ. 2009. Effect of temperature on the flight activity of culicids in Buenos Aires City, Argentina. *J Nat Hist*. 43: 2167-2177.
34. García JJ, Micieli MV. 2000. Estacionalidad poblacional de los estados inmaduros de *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev Biol Trop*. 48: 623-628.
35. Garzón MJ, Jensen O, Schweigmann N. 2013. Resistance to freezing temperatures in *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Macquart) eggs (Diptera: Culicidae) from two different climatic regions of Argentina. *J Vector Ecol*. 38: 339-344.
36. Garzón, MJ, Jensen, O, Schweigmann, N. 2014. Environmental factors related to the abundance and activity of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in an agricultural landscape of steppe arid climate. *J Med Entomol*. 51: 733-741.
37. Garzón MJ, Schweigmann N. 2015. Thermal response in pre-imaginal biology of *Ochlerotatus albifasciatus* from two different climatic regions. *Med Vet Entomol*. 29: 380-386.
38. 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.
39. Gleiser RM, Urrutia J, Gorla DE. 2000a. Effects of crowding on populations of *Aedes albifasciatus* larvae under laboratory conditions. *Entomol Exp Appl*. 95: 135-140.
40. Gleiser RM, Urrutia J, Gorla DE. 2000b. Body size variation of the floodwater mosquito *Aedes albifasciatus* in central Argentina. *Med Vet Entomol*. 14: 38-43.
41. Gleiser RM, Schelotto G, Gorla DE. 2002. Spatial pattern of abundance of the mosquito, *Ochlerotatus albifasciatus*, in relation to habitat characteristics. *Med Vet Entomol*. 16: 364-371.
42. Juliano SA. 2007. Population dynamics. *J Am Mosq Control Assoc*. 23: 265-275.
43. Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: Context dependence across habitat gradients. *Annu Rev Entomol*. 54: 37-56.
44. Lawton JH. 1999. Are there general laws in ecology?. *Oikos*. 84: 177-192.
45. 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.
46. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1995. Bionomics of *Aedes albifasciatus* and *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) and its natural enemies in Punta Lara, Buenos Aires. *Neotrópica*. 41: 105-106.
47. Micieli MV, Risso P, Achinelli MF, Villar MdM, Mutti E. 2012. Population dynamics between the mermithid *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) and the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) over time. *Biol Control*. 61: 55-63.
48. Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators. *J Am Mosq Control Assoc*. 23: 93-109.
49. Pereyra D, Fischer S, Michat MC, Torres PLM, Schweigmann N. 2007. Efecto del tamaño y estadio de los predadores sobre el consumo de larvas de distintos estadios de *Culex* (Diptera: Culicidae). *Biol Acuac*. 23: 67.
50. Pires DA, Gleiser RM. 2010. Mosquito fauna inhabiting water bodies in the urban environment of Córdoba city, Argentina, following a St. Louis encephalitis outbreak. *J Vector Ecol* 35: 401-409.
51. Platzer EG. 1981. Biological control of mosquitoes with mermithids. *J Nematol*. 13: 257-262.
52. Quiroga L, Fischer S, Schweigmann N. 2013. Immature mosquitoes associated with urban parklands: implications for water and mosquito management. *J Am Mosq Control Assoc*. 29: 27-32.
53. Quiroz-Martínez H, Rodríguez-Castro A. 2007. Aquatic insects as predators of mosquito larvae. *J Am Mosq Control Assoc*. 23: 110-117.
54. Ronderos RA, Schnack JA, Spinelli GR. 1991. Species composition

and ecology of Culicidae from areas influenced by the Salto Grande Dam lake. *Rev Bras Ent.* 35:17-28.

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

56. Schneider DW, Frost TM. 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. *J N Am Benthol Soc.* 15: 61-86.

57. Schwartz SS, Jenkins DG. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquat Ecol.* 34: 3-8.

58. Senise LV, Sallum MAM. 2008. Redescription of *Culex (Culex) dolosus* (Lynch Arribáizaga) (Diptera: Culicidae), based on specimens from Pico do Itapeva, Cerro da Mantiqueira Sao Paulo, Brazil. *Zootaxa.* 1683: 51-62.

59. Stein M, Ludueña Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011. Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. *Mem*

Inst Oswaldo Cruz 106: 400-407.

60. Urcola JI, Fischer S. 2015. First record and larval habitat description of *Culex (Melanoconion) pilosus* from Buenos Aires province, Argentina. *J Am Mosq Control Assoc.* 31: 271-274.

61. Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annu Rev Ecol Syst.* 27: 337-363.

62. Williams DD. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *J N Am Benthol Soc.* 15: 634-650.

63. Williams DD. 2006. *The biology of temporary waters.* Oxford University Press. Oxford.