

## Caracterización de la comunidad de mosquitos en actividad diurna en una reserva ecológica urbana

ÁVALOS, Andrea N., MIÑO, Mariela H., ANACORETO, Natalia S. & BURRONI, Nora. E.\*

Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (EGE-IEGEB-UBA-CONICET). Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

\*E-mail: nburroni@yahoo.com

---

Recibido 03 - X - 2022 | Aceptado 01 - IV - 2023 | Publicado 30 - VI - 2023

<https://doi.org/10.25085/rsea.820202>

---

### Characterization of the mosquito community in diurnal activity in an urban ecological reserve

**ABSTRACT.** Knowing the composition of mosquito community, their temporal dynamics and relationship with abiotic factors in urban areas is of interest in public health because many species are vectors of pathogens. This is the first survey of diurnal adult mosquitoes in an urban reserve in Buenos Aires City (Argentina). Fortnightly daytime samples were carried out during a year affected by a drought due to La Niña effect, to describe the adult mosquito community and analyze its association with environmental variables. Ten species belonging to the genera *Culex* L., *Aedes* Meigen, *Psorophora* Robineau-Desvoidy and *Mansonia* Blanchard were captured, some of which are vectors of pathogens (e.g. *Aedes albifasciatus* (Macquart) and the complex *Culex pipiens* L.). Diversity did not vary significantly among seasons, and the composition was moderately similar (ANOVA:  $p = 0.11$ ; Dice-Sorensen: 0.50-0.77). However, classification of species as core, common or rare in the community varied. A canonical correspondence analysis allowed us to identify a group of five species associated with summer and high temperatures. The other species were not grouped, and were associated with rainfall, relative humidity or another season. These associations help to understand the presence and abundance of those species during a prolonged drought.

**KEYWORDS.** Argentina. Costanera Sur Ecological Reserve. Culicidae. Mosquito diversity. Urban mosquitoes.

**RESUMEN.** Conocer la composición de la comunidad de mosquitos, su dinámica temporal y relación con factores abióticos en zonas urbanas es de interés en salud pública porque muchas especies son vectores de patógenos. Este es el primer relevamiento de mosquitos adultos diurnos en una reserva urbana de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Argentina). Se realizaron muestreos quincenales diurnos durante un año afectado por una sequía debida al efecto de La Niña, para describir la comunidad de mosquitos adultos y analizar su asociación con variables ambientales. Se capturaron diez especies de los géneros *Culex* L., *Aedes* Meigen, *Psorophora* Robineau-Desvoidy y *Mansonia* Blanchard, algunas de las cuales son vectores de patógenos (e.g. *Aedes albifasciatus* (Macquart) y el complejo *Culex pipiens* L.). La diversidad no varió significativamente, y la composición fue moderadamente similar entre estaciones (ANOVA:  $p = 0,11$ ; Dice-Sorensen: 0,50-0,77), pero la condición de especie central, común o rara en la comunidad varió. El análisis de correspondencia canónica permitió identificar un grupo de cinco especies asociadas al verano y altas temperaturas. Las otras especies no se agruparon, asociándose a precipitaciones, humedad relativa u otra estación. Estas asociaciones ayudan a comprender la presencia y abundancia de dichas especies durante una sequía prolongada.

**PALABRAS CLAVE.** Argentina. Culicidae. Diversidad de mosquitos. Mosquitos urbanos. Reserva Ecológica Costanera Sur.

## INTRODUCCIÓN

Los mosquitos son insectos del orden Diptera cuyo estado adulto se alimenta de jugos azucarados de las plantas. Las hembras fecundadas, salvo algunas excepciones, requieren además una fuente proteica para desarrollar los huevos, la cual obtienen realizando hematofagia sobre vertebrados (Becker et al., 2010). En esa actividad pueden transmitir patógenos, tanto virus como bacterias, hongos, protozoos o nematodos (Forattini, 2002; Becker et al., 2010). El ser humano es hospedero de algunos de esos patógenos, como los virus que producen dengue, fiebre amarilla, encefalitis de San Luis o encefalitis equina del oeste (Contigiani et al., 2016).

En las ciudades, los mosquitos encuentran hábitats adecuados para reproducirse y desarrollarse, además de refugio y alimento, debido a la gran heterogeneidad de ambientes. A su vez, la elevada densidad humana provee una fuente proteica de fácil acceso tanto para las especies antropofílicas como para las oportunistas. La Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA), en particular, presenta desde el punto de vista paisajístico una matriz constituida por edificaciones y calles pavimentadas, que incluye parches verdes formados por parques, espacios aún no urbanizados y algunas áreas naturales protegidas. El área natural protegida más antigua y amplia de la ciudad es la Reserva Ecológica Costanera Sur (RECS), que presenta varios cuerpos de agua de baja profundidad alimentados fundamentalmente por agua de lluvia y rodeados de vegetación típica del delta del río Paraná (Faggi & Cagnoni, 1987). Además, cuenta con diversas especies de vertebrados que podrían proveer una fuente de sangre para las hembras.

La RECS tiene un valor ecológico fundamental, ya que es un humedal con alta diversidad biológica ubicado dentro de la ciudad más grande de Argentina y a pocos metros del centro político, económico y financiero del país (Wais de Badgen, 2011). Sin embargo, los estudios realizados sobre la comunidad de mosquitos son escasos, y la mayoría se refiere a la de estados inmaduros (Burroni, 2007). Solo un trabajo hace referencia a la comunidad de adultos, pero de actividad crepuscular-nocturna (Freire & Schweigmann, 2009). En 2008/2009 y 2011/2012 se sucedieron dos sequías consecutivas debido a eventos de La Niña (Ravelo et al., 2018). Durante esos eventos las lagunas quedaron reducidas a bañados, y las lluvias ocurridas entre ambos no llegaron a recuperar el nivel de agua, derivando en un cambio en las comunidades vegetales y faunísticas asociadas (RECS, 2020).

Es de especial interés en salud pública el conocimiento de las especies de mosquitos con actividad diurna, principalmente en sitios muy concurridos por personas, ya que podrían favorecerse escenarios epidemiológicos propicios para la transmisión de arbovirus. El presente trabajo describe, a lo largo de un año, la comunidad de mosquitos adultos en actividad hematofágica diurna en la

RECS, al final de una sequía prolongada producida por dos eventos consecutivos de La Niña, en cuanto a riqueza, diversidad y composición específica. Se analiza también la asociación de las distintas especies con variables meteorológicas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

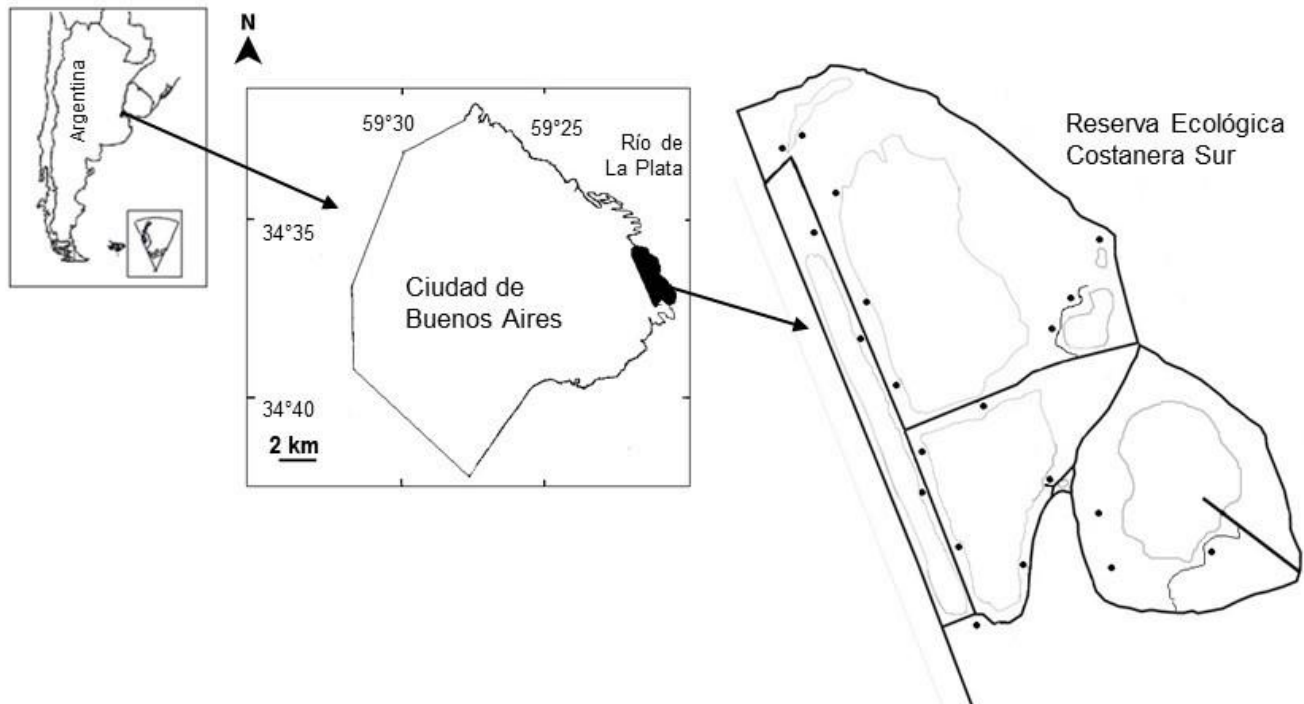
### Área de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en la RECS (34°36' S, 58°27' O), que tiene una superficie de 353 ha y está ubicada sobre la ribera del Río de la Plata en la CABA, Argentina. El clima es templado húmedo, con temperaturas medias anuales de 17 °C, amplitud térmica entre la estación más fría y más cálida de 13 °C, y precipitaciones medias anuales de 1014 mm. La RECS fue declarada Parque Natural y Zona de Reserva Ecológica en 1986, y Sitio RAMSAR en 2005, por ser considerada humedal de importancia internacional (Wais de Badgen, 2011). Actualmente alberga y protege más de 2000 especies de animales y vegetación autóctona, además de constituir un área recreativa y de interpretación y educación ambiental.

Esta reserva natural se formó a partir de la colonización espontánea de vegetación y fauna sobre tierras ganadas al Río de la Plata durante la década de 1970. El proyecto de relleno incluía la construcción de un sistema de terraplenes que, al encerrar zonas bajas sin conexión con el río, fueron formando lagunas de escasa profundidad (1,0-1,5 m) por la acumulación de agua de lluvia. En conjunto, estas lagunas llegaron a ocupar aproximadamente un tercio de la superficie de la reserva. Sin embargo, suelen sufrir sequías prolongadas cuando escasean las precipitaciones, pudiendo reducirse hasta casi secarse (Wais de Badgen, 2011). Esto sucedió en 2008/2009 y 2011/2012 como consecuencia del efecto de La Niña (Ravelo et al., 2018). Al momento de realizarse los muestreos de este trabajo, las lagunas estaban reducidas a bañados colonizados por totoras (*Typha latifolia* L.) y lirios de agua (*Iris pseudacorus* L.).

### Capturas e identificación de mosquitos

En las zonas de la reserva que presentaban características favorables para que los mosquitos reposen o se refugien (sombrios, húmedos, vegetados, reparados del viento) y que estaban cercanas a los senderos habilitados para los visitantes, se identificaron 20 sitios al azar de aproximadamente 20 m<sup>2</sup> cada uno y distanciados por un mínimo de 10 m (Fig. 1). Entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012 se realizaron muestreos quincenales de mosquitos adultos de actividad diurna. Para cada muestreo se escogieron cinco sitios al azar de los 20 identificados previamente, no incluyéndose un mismo sitio en muestreos sucesivos. En cada sitio se colocó una trampa de luz tipo CDC, adicionada con dióxido de carbono, a una altura aproximada de 1,5 m. Las trampas permanecieron activas siete horas en otoño e invierno (de 10 a 17 h) y nueve horas en primavera y verano (de 9 a



**Fig. 1. Área de estudio.** Ubicación de los sitios de muestreo (círculos negros llenos), bañados (líneas grises) y senderos peatonales sobre terraplenes (líneas negras) en la Reserva Ecológica Costanera Sur (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina).

18 h), coincidiendo con el horario en que la RECS se encuentra abierta al público. Dicho horario implicó un alejamiento de los crepúsculos de por lo menos media hora.

Las bolsas colectoras se recogían al finalizar cada jornada, y los mosquitos capturados eran trasladados al laboratorio, donde se mataban por congelamiento conservándose en recipientes de baja estática y humedad.

La identificación taxonómica se realizó hasta el nivel de especie mediante el uso de un microscopio estereoscópico, utilizando claves taxonómicas para hembras (Darsie, 1985; Rossi et al., 2002).

#### **Análisis de datos**

Con los datos de los mosquitos capturados se calculó la diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Magurran, 2004) para cada muestreo. La  $H'$  media estacional fue comparada entre estaciones mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de un factor. Los supuestos de este análisis fueron estudiados mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene (Quinn & Keough, 2002).

Para cada estación del año se calculó la riqueza específica y el índice de similitud de Dice-Sorensen (IDS) (Palacio et al., 2020), y se clasificó a las especies como centrales, comunes o raras en el ensamble teniendo en cuenta su abundancia ( $A$  = número de individuos) y frecuencia ( $F$  = número de muestreos en que estuvo presente) a partir de un gráfico de dispersión entre  $\log(A+1)$  y  $\log(F+1)$ . La clasificación se realizó siguiendo el criterio de cuartiles de Gaston (Magurran, 2004), según

el cual se fijaron líneas de corte para cada eje en los cuartiles Q1 y Q3. Las especies con valores menores a Q1 en ambas variables fueron consideradas raras, las que tuvieron valores de  $\log(A+1)$  o de  $\log(F+1)$  entre Q1 y Q3 fueron consideradas comunes, y aquellas con valores mayores a Q3 en ambas variables fueron consideradas centrales.

Para cada muestreo se registraron las precipitaciones acumuladas, temperatura media y humedad relativa media para la semana del muestreo (pp, T y HR, respectivamente, para el día del muestreo más los seis días previos), para la semana previa al muestreo (pp1, T1 y HR1, respectivamente, entre siete y 13 días antes del muestreo), para la semana anterior a esta última (pp2, T2 y HR2, respectivamente, entre 14 y 20 días antes del muestreo) y para cada estación del año, a partir de datos obtenidos de la Estación Aeroparque del Servicio Meteorológico Nacional. Se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), utilizando el paquete *vegan* del programa R (Oksanen et al., 2018), para analizar la asociación entre la abundancia de las especies en cada muestreo con las estaciones del año y las variables meteorológicas para cada una de las tres semanas mencionadas, omitiendo los muestreos sin capturas. Se aplicó la Prueba de Monte Carlo usando el modelo reducido con 999 permutaciones para determinar la significancia de los ejes canónicos (Ter-Braak & Smilauer, 1998).

En todas las pruebas estadísticas se consideró un nivel de significancia de 0,05 y se utilizó el programa R versión 3.6.2 (R Development Core Team, 2021).

## RESULTADOS

### VARIABLES METEOROLÓGICAS

Las temperaturas registradas en la zona durante el estudio mostraron la fluctuación habitual para la latitud, con máximos en verano (T media: 24,6 °C) y mínimos en invierno (T media: 13,1 °C) (Fig. 2). Las precipitaciones acumuladas semanales fueron variables, con picos superiores a 120 mm a finales de enero (verano), mediados de agosto (invierno) y principios de noviembre y diciembre (primavera) de 2012, y mínimos que llegaron a cero en varias semanas a lo largo del período (Fig. 2). La humedad relativa media semanal mostró también una gran variabilidad, con un rango entre 55 y 95%, con mínimos en ambos veranos y máximos en otoño-invierno (Fig. 2).

### Comunidad de mosquitos

Se realizaron en total 25 muestreos (siete en verano e invierno, cinco en otoño y seis en primavera) en los que estuvieron activas 125 trampas y se capturaron 2422 mosquitos adultos, de los cuales se identificaron 2397 hembras (99%), y el resto fueron machos o hembras dañadas. Se identificaron cuatro géneros: 44,22% *Culex* L., 38,72% *Aedes* Meigen, 16,98% *Psorophora* Robineau-Desvoidy y 0,08% *Mansonia* Blanchard, y dentro de ellos nueve especies (481 *Culex eduardoi* Casal & García, diez *Culex maxi* Dyar, 615 *Aedes albifasciatus* (Macquart), 169 *Aedes scapularis* (Rondani), 144 *Aedes crinifer* (Theobald), 369 *Psorophora ferox* (von Humboldt), 35 *Psorophora albigena* (Peryassú), tres *Psorophora albipes* (Theobald) y dos *Mansonia indubitans* Dyar & Shannon), y el complejo *Culex pipiens* L., con 569 individuos.

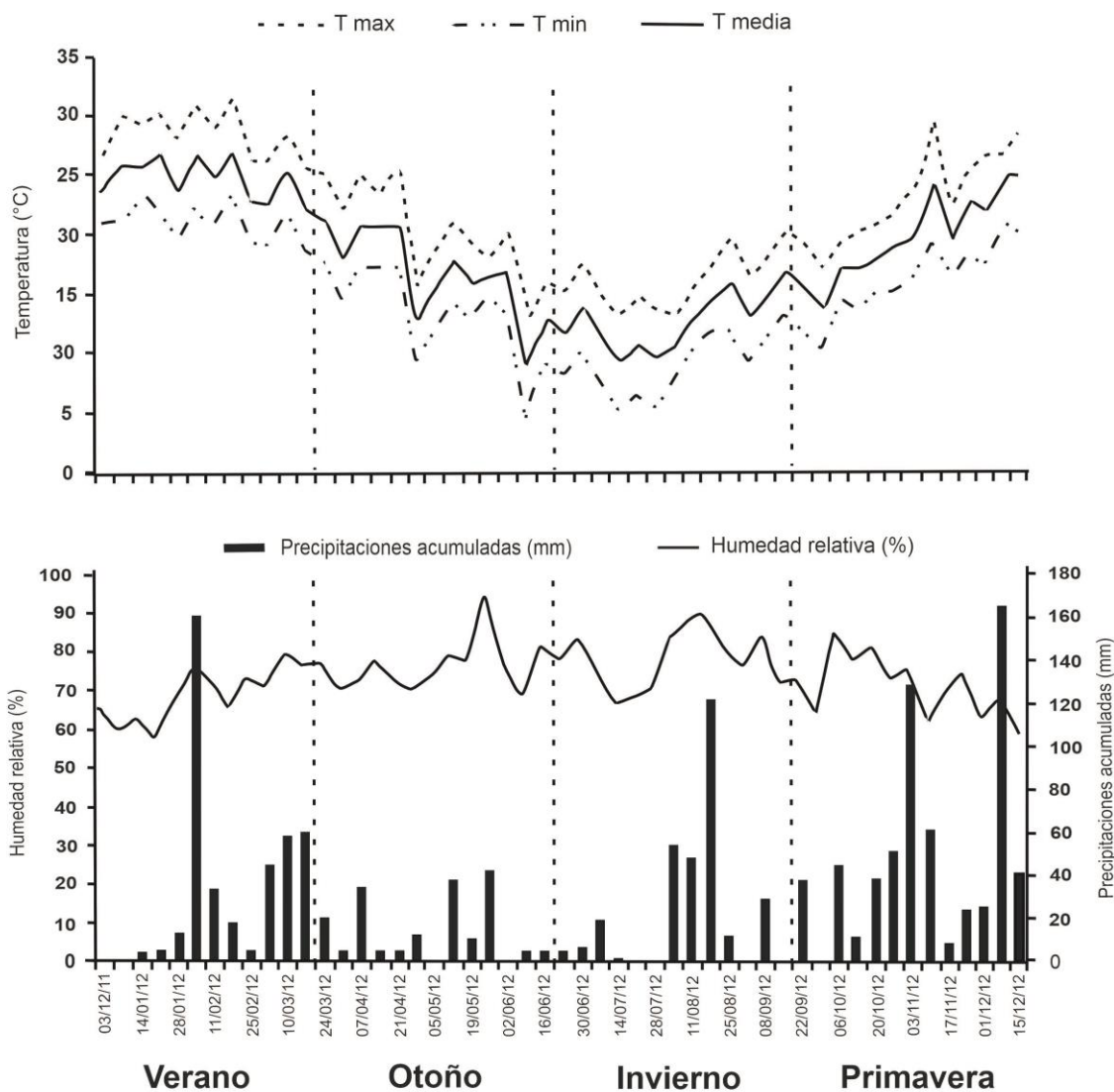


Fig. 2. Variables climáticas durante el período de estudio. (T max) temperatura semanal máxima, (T min) temperatura semanal mínima, (T media) temperatura semanal media.

La riqueza varió entre un mínimo de tres especies en invierno y un máximo de ocho especies en verano y primavera, mientras que la diversidad media no difirió significativamente entre estaciones ( $F = 2,26$ ;  $g_{num} = 3$ ;  $g_{denom} = 21$ ;  $p = 0,11$ ; Tabla I).

La composición específica fue moderadamente similar en las cuatro estaciones (IDS entre 0,50 y 0,77), siendo el ensamble de invierno el más disímil (Tabla II). Este

ensamble compartió tres especies con el de primavera y verano, y dos con el de otoño (Tabla I). Las dos especies compartidas por los ensambles de invierno y otoño, *A. albifasciatus* y *A. scapularis*, fueron las únicas que estuvieron presentes todo el año (Tabla I). La mayor similitud ocurrió entre los ensambles de primavera y otoño (Tabla II), que compartieron cinco especies (Tabla I).

**Tabla I. Abundancia e índices de riqueza específica y diversidad de mosquitos adultos hembra en actividad diurna capturados en la Reserva Ecológica Costanera Sur (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina) entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012.**

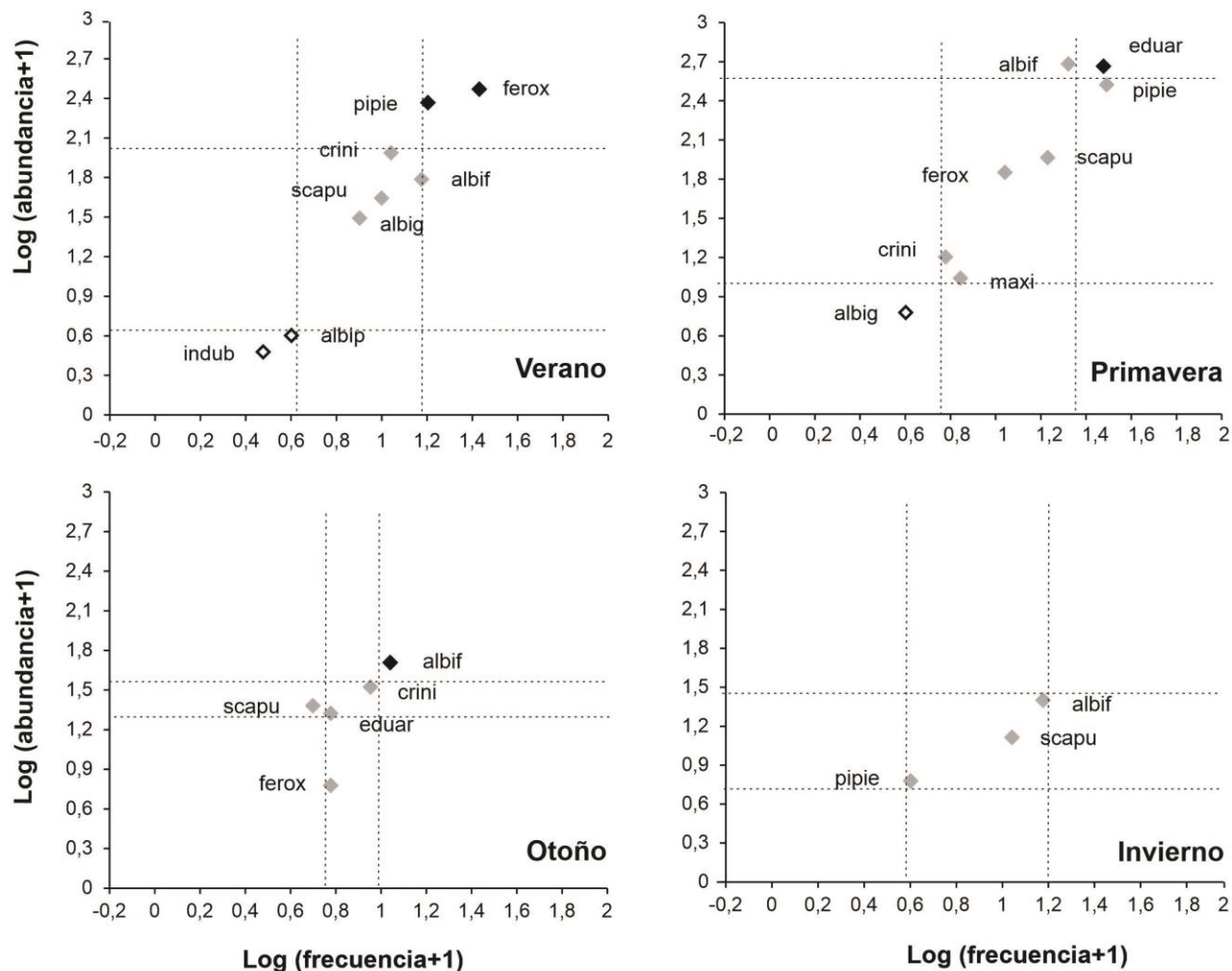
|                               | Verano               | Otoño              | Invierno           | Primavera             |
|-------------------------------|----------------------|--------------------|--------------------|-----------------------|
| <i>Aedes albifasciatus</i>    | 1,71 (0 - 8)<br>60   | 2 (0 - 7)<br>50    | 0,71 (0 - 3)<br>25 | 16 (0 - 92)<br>480    |
| <i>Aedes scapularis</i>       | 1,23 (0 - 7)<br>43   | 0,92 (0 - 7)<br>24 | 0,34 (0 - 2)<br>12 | 3,03 (0 - 20)<br>91   |
| <i>Aedes crinifer</i>         | 2,74 (0 - 33)<br>96  | 1,32 (0 - 8)<br>30 | 0                  | 0,5 (0 - 4)<br>15     |
| Complejo <i>Culex pipiens</i> | 6,63 (0 - 48)<br>232 | 0                  | 0,14 (0 - 3)<br>5  | 11,07 (1 - 41)<br>332 |
| <i>Culex eduardoi</i>         | 0                    | 0,8 (0 - 4)<br>20  | 0                  | 15,37 (0 - 75)<br>461 |
| <i>Culex maxi</i>             | 0                    | 0                  | 0                  | 0,33 (0 - 2)<br>10    |
| <i>Psorophora ferox</i>       | 8,4 (0 - 53)<br>294  | 0,20 (0 - 1)<br>5  | 0                  | 2,33 (0 - 12)<br>75   |
| <i>Psorophora albigena</i>    | 0,86 (0 - 10)<br>30  | 0                  | 0                  | 0,17 (0 - 2)<br>5     |
| <i>Psorophora albipes</i>     | 0,09 (0 - 1)<br>3    | 0                  | 0                  | 0                     |
| <i>Mansonia indubitans</i>    | 0,06 (0 - 1)<br>2    | 0                  | 0                  | 0                     |
| <b>Riqueza total</b>          | 8                    | 5                  | 3                  | 8                     |
| <b>Diversidad</b>             | 0,70 ± 0,20          | 0,44 ± 0,24        | 0,24 ± 0,20        | 1,02 ± 0,21           |
| <b>N° trampas</b>             | 35                   | 25                 | 35                 | 30                    |
| <b>N° muestreos</b>           | 7                    | 5                  | 7                  | 6                     |

Para cada especie, en la línea superior se indica la abundancia, expresada como media (rango), y en la línea inferior se indica la abundancia total. La diversidad fue calculada mediante el índice de Shannon-Wiener, y se expresa como media ± error estándar.

La clasificación de especies como centrales, raras o comunes varió según la estación. Los ensambles de verano y primavera estuvieron conformados por especies de las tres categorías, pero en verano hubo dos centrales (*P. ferox* y el complejo *C. pipiens*), dos raras (*M. indubitans* y *P. albipes*) y cuatro comunes (Fig. 3), mientras que en primavera hubo una especie central (*C. eduardoi*), una rara (*P. albigena*) y seis comunes (Fig. 3). El ensamble de otoño estuvo conformado por una especie central (*A. albifasciatus*) y cuatro comunes, no encontrándose ninguna rara (Fig. 3), y en invierno las tres especies capturadas fueron clasificadas como comunes (Fig. 3).

**Tabla II. Índices de similitud de Dice-Sorensen entre estaciones para todas las especies de mosquitos adultos hembra en actividad diurna capturadas en la Reserva Ecológica Costanera Sur (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina) entre diciembre de 2011 y diciembre de 2012.**

|           | Verano | Otoño | Invierno |
|-----------|--------|-------|----------|
| Otoño     | 0,62   |       |          |
| Invierno  | 0,55   | 0,5   |          |
| Primavera | 0,75   | 0,77  | 0,55     |



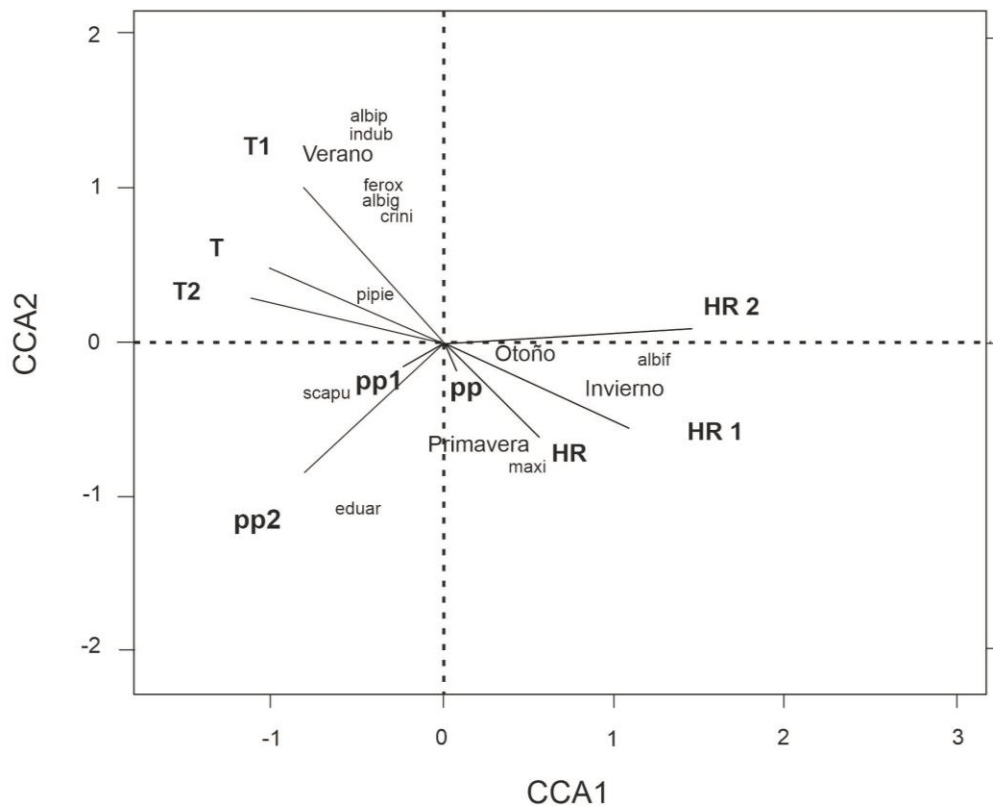
**Fig. 3.** Gráficos de dispersión de especies de mosquitos adultos en actividad diurna según su abundancia (número de individuos) y frecuencia (número de muestreos en que estuvo presente) en cada estación del año. (◆) especies centrales, (◇) especies comunes, (◇) especies raras, (albif) *Aedes albifasciatus*, (scapu) *Aedes scapularis*, (crini) *Aedes crinifer*, (pipie) complejo *Culex pipiens*, (eduar) *Culex eduardoi*, (maxi) *Culex maxi*, (ferox) *Psorophora ferox*, (albig) *Psorophora albigena*, (albp) *Psorophora albipes*, (indub) *Mansonia indubitans*.

El ACC resultó significativo ( $F = 34,343$ ;  $p = 0,001$ ), con las variables meteorológicas y las estaciones explicando el 86% de la variabilidad total de las abundancias de las especies de mosquito. Los dos primeros ejes explicaron una parte similar de la inercia total (30,7% y 27,3%, respectivamente) y se destacaron sobre los demás ejes. Todas las variables resultaron significativas ( $p < 0,005$ ). El eje 1 se asoció con temperaturas elevadas (T2 y T) y el verano hacia el extremo negativo (scores superiores a 0,81), y con la humedad relativa (HR2) y el invierno hacia el extremo positivo (Fig. 4), mientras que el eje 2 se asoció con el verano y T1 hacia el extremo positivo y con pp2 hacia el negativo (Fig. 4). Un grupo de cinco especies (*P. albipes*, *M. indubitans*, *P. ferox*, *P. albigena* y *A. crinifer*) se asoció fuertemente con el verano y T1. *Aedes albifasciatus* resultó asociada con el invierno y la humedad relativa (principalmente HR2), mientras que *C. maxi* también estuvo asociada con la humedad relativa (HR) durante la primavera. Entre las demás especies,

*C. eduardoi* y *A. scapularis* se asociaron con las precipitaciones (pp2 y pp1, respectivamente), el complejo *C. pipiens* con las temperaturas, y ninguna de las tres se asoció con alguna estación del año en particular (Fig. 4).

### DISCUSIÓN

La comunidad de mosquitos hembra con actividad de búsqueda de hospedero diurna en la RECS en el período de estudio estuvo integrada por nueve especies: *A. albifasciatus*, *A. scapularis*, *A. crinifer*, *C. eduardoi*, *C. maxi*, *P. ferox*, *P. albigena*, *P. albipes* y *M. indubitans*, y el complejo *C. pipiens*. Esta cantidad representó el 77% de la riqueza encontrada por Burroni (2007) a partir de estados inmaduros en la misma reserva, pero en un período con mayor permanencia de agua en las lagunas. También representó el 67% de la riqueza descrita en el estudio realizado por Freire & Schweigmann (2009) con el mismo tipo de trampas en horario crepuscular-nocturno en



**Fig. 4. Ordenamiento según el análisis de correspondencia canónica (ACC).** (T) temperatura media entre el día del muestreo y seis días antes, (T1) temperatura media entre los días siete y 13 antes del muestreo, (T2) temperatura media entre los días 14 y 20 antes del muestreo, (pp) precipitaciones acumuladas entre el día del muestreo y seis días antes, (pp1) precipitaciones acumuladas entre los días siete y 13 antes del muestreo, (pp2) precipitaciones acumuladas entre los días 14 y 20 antes del muestreo, (HR) humedad relativa media entre el día del muestreo y seis días antes, (HR1) humedad relativa media entre los días siete y 13 antes del muestreo, (HR2) humedad relativa media entre los días 14 y 20 antes del muestreo, (albig) *Aedes albifasciatus*, (scapu) *Aedes scapularis*, (crini) *Aedes crinifer*, (pipie) complejo *Culex pipiens*, (eduar) *Culex eduardoi*, (maxi) *Culex maxi*, (ferox) *Psorophora ferox*, (albig) *Psorophora albigena*, (albib) *Psorophora albipes*, (indub) *Mansonia indubitans*.

la RECS y en parques de la CABA. La mayor riqueza detectada por Freire & Schweigmann (2009) con respecto a nuestro trabajo podría deberse a que esta variable estuvo representada por las especies halladas en ambos tipos de ambiente, probablemente incluyendo culícidos asociados a características ambientales típicas de hábitats antropizados, como terrenos parquizados que se anegan en sectores (Fischer, 2016) y cuerpos de agua artificiales (Fischer & Schweigmann, 2010). Asimismo, podría haber en la RECS una mayor diversidad de culícidos de actividad crepuscular-nocturna que de actividad diurna. Por ejemplo, Freire & Schweigmann (2009) mencionan nueve especies de *Culex*, siendo los integrantes de este género predominantemente crepusculares (Forattini, 1965; Lourenço De Oliveira et al., 1985), si bien en otra región de Argentina, Visintin et al. (2022) hallaron especies de *Culex* activas de 12 a 18 horas en invierno. Por otra parte, la riqueza que encontramos en nuestro trabajo representó el 57% de la hallada por Loetti et al. (2007) utilizando cebo humano en el Bajo Delta del Río Paraná. Como dicho delta está ubicado en la desembocadura del río Paraná en el Río de

la Plata, pocos kilómetros aguas arriba de la RECS, presenta régimen climático y fisonomía similares a los de esta reserva. La menor riqueza de culícidos en la RECS, en este caso, podría deberse a que los muestreos en el delta incluyeron tanto capturas diurnas como crepusculares.

La mayoría de las especies capturadas en este trabajo pertenecieron a géneros que han sido clasificados como de hábito diurno, ya que diversos autores encontraron ejemplares de *Aedes* y *Psorophora* principalmente en bandas horarias diurnas (e.g. Hack et al., 1978; Loetti et al., 2007; Stein, 2009; Freire et al., 2016). En cambio, los géneros *Culex* y *Mansonia* son predominantemente crepusculares y nocturnos (Forattini, 1965; Hack et al., 1978; Lourenço De Oliveira et al., 1985), Visintin et al. (2022) capturaron *Culex* de 12 a 18 horas durante la estación fría, pero en dicha época ese horario abarca parte del crepúsculo, mientras que en nuestros muestreos nunca los abarcamos. Es probable que nuestras capturas de *Culex* ocurrieran hacia el final del tiempo de funcionamiento de nuestras trampas (17 h en invierno y 18 h en verano).

En relación con el hábito de oviposición, hemos capturado principalmente especies de inundación (*Aedes* y *Psorophora*), llamadas así porque se reproducen y crían en cuerpos de agua temporarios y efímeros que se inundan en forma recurrente (Williams, 2006). Esto probablemente se deba a que, debido a la sequía, las lagunas presentaron un régimen fluctuante, ofreciendo un amplio borde barroso propicio para que las hembras de las especies de inundación depositen sus huevos resistentes a la desecación cuando los cuerpos de agua comienzan a secarse (Fischer, 2016). Sin embargo, en verano resultó también central el complejo *C. pipiens*, que no es de inundación, y en otoño resultaron comunes especies con distinto hábito de oviposición. Esto podría deberse a que, a pesar de la sequía, los bañados siempre conservaron alguna zona con presencia de agua donde las hembras de *Culex* podrían depositar sus huevos (Wilkerson et al., 2021) y, al mismo tiempo, siempre presentaron bordes donde pudieran hacerlo las especies de inundación. Por otra parte, la escasez de agua en las lagunas propició el desarrollo de plantas palustres (e.g. *Typha* sp. e *Iris* sp.) por sobre el de plantas flotantes (e.g. *Eichhornia* sp., *Salvinia* sp. y *Pistia* sp.), que necesitan mayor permanencia de agua para mantener sus poblaciones. Las plantas flotantes suelen ser utilizadas por las larvas y pupas de *Mansonia* sp. para extraer el aire que necesitan para respirar, ya que presentan alveolos aireados y parénquimas fácilmente perforables por sus estructuras respiratorias modificadas (sifón o trompeta) (Forattini, 2002). Así, la baja abundancia de *M. indubitans* en nuestros muestreos podría deberse, además de a su hábito crepuscular, a la escasez de plantas flotantes durante ese año.

De las cuatro estaciones del año, el ensamble de mosquitos de invierno fue el más disímil, porque estuvo formado por solo tres especies (*A. albifasciatus*, *A. scapularis* y el complejo *C. pipiens*) y nunca compartió más de dos con el ensamble de otra estación. A pesar de esto, y de que la riqueza en invierno fue menos de la mitad que en las estaciones cálidas (verano y primavera), no se detectaron diferencias significativas en la diversidad media entre las cuatro estaciones. Es probable que con mayor cantidad de muestreos por estación hubiéramos detectado diferencias, al menos entre las estaciones con diversidad media más disímil: invierno y primavera. Sin embargo, el único trabajo que comparó diversidad de mosquitos entre estaciones en la RECS tampoco halló diferencias entre invierno y primavera, si bien esos muestreos se realizaron sobre estados inmaduros (Burroni, 2007).

El grupo formado por *A. crinifer*, *M. indubitans* y las tres especies del género *Psorophora* (*P. albigena*, *P. albipes*, *P. ferox*) se asociaría con el verano y las altas temperaturas, según surge del análisis de ordenamiento canónico y de la composición de especies en esa estación. Las demás especies se asociarían a otras

variables meteorológicas o a otras estaciones del año, sin llegar a integrar un grupo.

Entre las especies que no se agruparon se encuentran las más abundantes, *A. albifasciatus* y *A. scapularis*, que además fueron las únicas que se capturaron todo el año. Si bien ambas son especies de inundación, *A. albifasciatus* se asoció con la humedad relativa y el invierno, y *A. scapularis* con las precipitaciones. De la misma manera, Stein (2009) observó picos de abundancia de *A. scapularis* coincidiendo con los picos de precipitaciones en primavera y otoño en otra región de Argentina con estaciones bien marcadas, y Fischer (2016) sugirió que los años lluviosos no favorecerían el desarrollo de altas abundancias de *A. albifasciatus*. Por otra parte, la asociación de *A. albifasciatus* con el invierno, en cuyo ensamble resultó común, coincide con las observaciones de Stein et al. (2013), quienes encontraron mayor abundancia de esta especie en invierno, en capturas diurnas realizadas en una zona semi-urbana subtropical de Argentina, que al igual que la RECS presenta cuatro estaciones bien marcadas. Esta asociación de *A. albifasciatus* con el invierno se debería a que sus estados inmaduros se desarrollan más rápidamente a menores temperaturas (Garzón & Schweigmann, 2015). Su asociación con las temperaturas bajas también se evidencia en su presencia en las zonas más australes del continente, como Patagonia (Freire et al., 2016) e Isla Grande de Tierra del Fuego (Burroni et al., 2013). Esta característica y la de aprovechar cuerpos de agua temporarios podrían ser la causa de que sea la especie de mosquito de mayor distribución en Argentina (Stein et al., 2016).

Las especies de *Culex* tampoco quedaron agrupadas. *Culex eduardoi* y *C. maxi* se asociaron con las precipitaciones, la humedad relativa y la primavera, en cuyo ensamble *C. eduardoi* resultó central y *C. maxi* común, pero la única época en que fue capturada. En contraste, otros autores encontraron adultos de *C. maxi* en distintos momentos del año en la CABA, incluyendo la RECS (Freire & Schweigmann, 2009), y criando todo el año en otras zonas y regiones de Argentina (e.g., Almirón & Harbach, 1996; Maciá et al., 1996-1997; Oria et al., 2002). Respecto a *C. eduardoi*, se han observado picos poblacionales de sus estados inmaduros en la provincia de Buenos Aires en primavera, en coincidencia con este trabajo (e.g., Balseiro, 1981; Rubio & Vezzani, 2011), si bien Burroni (2007) la encontró abundante todo el año comparado con las demás especies que capturó en la RECS, lo mismo que Freire & Schweigmann (2009) en estado adulto en la CABA y la RECS. La diferencia entre nuestros hallazgos y los de estos autores podría relacionarse con que el nivel de agua en las lagunas durante sus muestreos (anteriores a la sequía de 2008/2009) fue considerablemente mayor respecto de lo observado en este trabajo, lo que habría permitido que *C. eduardoi* se reprodujera todo el año.



A pesar de haber resultado central en el ensamble de verano, el complejo *C. pipiens* no quedó incluido en el grupo de especies que se asocia con esta estación y las altas temperaturas, probablemente debido a su presencia en invierno y su elevada abundancia en primavera. La presencia de hembras en actividad de picadura en invierno coincide con los hallazgos de Branda et al. (2021) quienes, en otra ciudad templada de Argentina, encontraron hembras de este complejo gonoactivas durante el invierno, indicando que es una especie que no entra en diapausa. También coincide con otros autores que han capturado hembras en invierno y con mayor abundancia en estaciones distintas del verano en la CABA y la RECS (Freire & Schweigmann, 2009), todo lo cual explicaría que este complejo no esté asociado al verano.

De las cinco especies del grupo que se asoció con el verano y las temperaturas elevadas, ninguna estuvo presente en el ensamble de invierno, lo cual explica su inclusión en este grupo. *Psorophora ferox* fue la única del grupo que resultó central en el ensamble de verano, y su asociación con las altas temperaturas concuerda con lo observado por Loetti et al. (2007) en el delta del río Paraná. Asimismo, Freire & Schweigmann (2009) detectaron la mayor actividad de *P. ferox* en la CABA y la RECS los días más cálidos del año, y no capturaron adultos en invierno. Las especies del género *Psorophora* en general han sido capturadas en estado adulto asociadas a la temporada cálida (e.g. Ronderos et al., 1991, 1992; Loetti et al., 2007; Freire & Schweigmann, 2009), coincidiendo con este trabajo en que las tres especies del género quedaron asociadas al verano.

Otra especie asociada al verano y las altas temperaturas fue *A. crinifer*, que, si bien solo estuvo ausente en invierno, habría quedado incluida en este grupo por haber tenido un pico de abundancia en verano. Similarmente, Freire & Schweigmann (2009) encontraron una asociación entre esta especie y las temperaturas elevadas (medias superiores a 26 °C) en la CABA, y otros autores observaron las mayores abundancias de adultos en los meses más cálidos del año, capturando muy pocos o ninguno en invierno en la provincia de Buenos Aires (Maciá et al., 1995; Maciá 1997; Loetti et al., 2007).

La quinta especie del grupo asociado al verano y las altas temperaturas fue *M. indubitans* que, si bien resultó rara en el ensamble de verano, habría quedado incluida porque solo se capturó en dicha estación. La asociación de esta especie en estado adulto con meses de temperaturas elevadas coincide con lo descrito por otros autores (García et al., 1995; Freire & Schweigmann, 2009). Además, Torretta et al. (2006) sugirieron que entraría en diapausa en el cuarto estadio larval durante el otoño e invierno de Buenos Aires, interrumpiendo la metamorfosis hasta la llegada de los meses de calor. En lo referente a su baja abundancia, esto fue observado también por Mulieri et al. (2005) en la RECS, y lo atribuyeron a la selectividad de las larvas por las raíces de una planta acuática (*Pistia stratiotes* L.) que se encuentra,

en el área de estudio, cerca de su extremo sur de distribución (Morrone & Zuloaga, 1996).

Esta es la primera vez que se estudia la comunidad de mosquitos hembra en la CABA y la RECS en el horario de mayor concurrencia humana, tanto de turistas (incluyendo excursiones escolares y familias) como de trabajadores. Hemos encontrado algunas especies que son potenciales transmisoras de enfermedades como *A. albifasciatus*, principal transmisora del virus Encefalitis Equina del Oeste —que también se transmite al hombre— (Contigiani et al., 2016); o el complejo *C. pipiens*, principal vector del virus Encefalitis de Saint Louis (Contigiani et al., 2016), y en el que también se ha detectado, junto con *P. ferox*, el virus del Nilo Occidental (CDC, 2022). Por el contrario, no hemos capturado a *A. aegypti*, principal transmisora del dengue (Contigiani et al., 2016), que ha sido detectada en la CABA en la misma época de nuestros muestreos (Fischer et al., 2017). Este constituye también el primer estudio que relaciona la comunidad de mosquitos en la RECS con variables meteorológicas durante un evento de La Niña, describiendo el ensamble de las hembras al final de una sequía prolongada debida al efecto de La Niña (Heinzenknecht, 2005; Ravelo et al., 2018). Así, el presente estudio podría servir tanto para comprender las especies de mosquitos que pueden estar presentes en años con características similares, posteriores a la ocurrencia de dicho fenómeno, como para comparar con futuros trabajos que se realicen durante el evento contrario, es decir, el fenómeno de El Niño.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las autoridades de la Reserva Ecológica Costanera Sur por permitir la realización de este estudio y a los trabajadores de la misma por su apoyo en distintos momentos. La investigación contó con el apoyo financiero parcial del Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires, y se llevó a cabo en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires.

## REFERENCIAS

- Almirón, W.R., & Harbach, R.E. (1996) Taxonomy and biology of *Culex (Culex) maxi* Dyar (Diptera: Culicidae) in South America. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, **91**, 579-588.
- Balseiro, E. (1981) Análisis de la actividad nocturna de *Culex (C.) eduardoi* García y Casal y *Aedes (O.) crinifer* (Theobald) (Diptera, Culicidae), mediante el empleo de un atractivo lumínico. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **40**, 211-219.
- Becker, N., Petric, D., Zgomba, M., Boase, C., Madon, M., Dahl, C., & Kaiser, A. (2010) *Mosquitoes and their control*. Springer, Hingham, Massachusetts.
- Branda, M.F., Laurito, M., Visintin, A.M., & Almirón, W.R. (2021) Gonoactivity of *Culex (Culex)* (Diptera: Culicidae) mosquitoes during winter in temperate

- Argentina. *Journal of Medical Entomology*, **58**, 1454-1458.
- Burroni, N.E. (2007) *Comunidades de culicidos en hábitat de cría urbanos: dinámica espacial y relaciones con variables macro y micro ambientales (Tesis Doctoral)*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad de Buenos Aires.
- Burroni, N.E., Loetti, M.V., Marinone, M.C., Freire, M.G., & Schweigmann, N. (2013) Larval habitat of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in the southern edge of the Americas, Tierra del Fuego Island. *Open Journal of Animal Sciences*, **4**, 5-10.
- CDC (Centers for Disease Control and Prevention) (2022) Mosquito species in which West Nile virus has been detected, United States, 1999-2016 <https://www.cdc.gov/westnile/resources/pdfs/MosquitoSpecies1999-2016.pdf> (Accedido el 22 de agosto de 2022).
- Contigiani, M.S., Díaz, L.A., Spinsanti, L.I., & Tauro, L.B. (2016) Arbovirus. *Investigaciones sobre mosquitos de Argentina* (ed. Berón, C.M., Campos, R.E., Gleiser, R.M., Díaz-Nieto, L.M., Salomón, O.D., & Schweigmann, N.), pp. 157-178. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Darsie, R.F. (1985) Mosquitoes of Argentina. Part I. Keys for identification of adult females and fourth stages larvae in English and Spanish (Diptera: Culicidae). *Mosquito Systematics*, **17**, 153-253.
- Faggi, A.M. & Cagnoni, M. (1987) Parque Natural Costanera Sur: Las comunidades vegetales. *Parodiiana*, **5**, 135-159.
- Fischer, S. (2016) Mosquitos que crían en cuerpos de agua temporarios. *Investigaciones sobre mosquitos de Argentina* (eds. Berón, C.M., Campos, R.E., Gleiser, R.M., Díaz-Nieto, L.M., Salomón, O.D., & Schweigmann, N.), pp. 105-118. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Fischer, S., & Schweigmann, N.J. (2010) Seasonal occurrence of immature mosquitoes in swimming pools in Buenos Aires, Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association*, **26**, 95-98.
- Fischer, S., De Majo, M.S., Quiroga, L., Páez, M., & Schweigmann, N. (2017) Long-term dynamics of the mosquito *Aedes aegypti* in temperate Argentina. *Bulletin of Entomological Research*, **107**, 225-233.
- Forattini, O.P. (1965) *Entomología médica Volume 2: Culicini: Culex, Aedes and Psorophora*. Editora da Universidade São Paulo, Sao Paulo, Brasil.
- Forattini, O.P. (2002) *Culicidología Médica: identificación, biología e epidemiología*. Editora da Universidade São Paulo, Sao Paulo, Brasil.
- Freire, M.G., & Schweigmann, N. (2009) Effect of temperature on the flight activity of culicids in Buenos Aires City, Argentina. *Journal of Natural History*, **43**, 2167-2177.
- Freire, M.G., Schweigmann, N.J., Svagelj, W.S., Loetti, M.V., Jensen, O., & Burroni, N.E. (2016) Relationship between environmental conditions and hostseeking activity of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in an agroecosystem and in an urban area in Chubut, Central Patagonia, Argentina. *Journal of Natural History*, **50**, 1369-1380.
- García, J.J., Campos, R.E., & Macía, A. (1995) Observaciones ecológicas sobre *Mansonia indubitans* y *Mansonia titillans* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **54**, 43-50.
- Garzón, M.J., & Schweigmann, N. (2015) Thermal response in pre-imaginal biology of *Ochlerotatus albifasciatus* from two different climatic regions. *Medical and Veterinary Entomology*, **29**, 380-386.
- Hack, W.H., Torales, G.J., Bar, M.E., & Oscherov, B. (1978) Observaciones etológicas sobre culicidos de Corrientes. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **37**, 137-151.
- Heinzenknecht, G.M. (2005) Impacto de "El Niño" y "La Niña" sobre las precipitaciones. Informe ENOS 123, Oficina de Riesgo Agropecuario, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Argentina. [http://www.ora.gov.ar/informes/enso\\_precipitaciones.pdf](http://www.ora.gov.ar/informes/enso_precipitaciones.pdf) (Accedido el 22 de agosto 2022).
- Loetti, L., Burroni, N., & Vezzani, D. (2007) Seasonal and daily activity patterns of human-biting mosquitoes in the lower Delta of the Paraná River, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Vector Ecology*, **32**, 358-365.
- Lourenço-de-Oliveira, R., Fernandes da Silva, T., & Heyden, R. (1985) Alguns aspectos da ecologia dos mosquitos (Diptera: Culicidae) de uma área de planície (Granjas Calábria), em Jacarepaguá, Rio de Janeiro: II. Frequência mensal e no ciclo lunar. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **80**, 123-133.
- Macía, A. (1997) Age structure of adult mosquito (Diptera: Culicidae). Populations from Buenos Aires Province, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **92**, 143-149.
- Macía, A., García, J.J., & Campos, R.E. (1995) Bionomía de *Aedes albifasciatus* y *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Buenos Aires. *Neotrópica*, **41**, 43-50.
- Macía, A., García, J.J., & Campos, R.E. (1996-1997) Variación estacional de tres especies de *Culex* (Diptera: Culicidae) y sus parásitos y patógenos en Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, **44-45**, 267-275.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Morrone, O., & Zuloaga, F. (1996) Araceae. *Catálogo de plantas vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae*

- (*Monocotyledoneae*) (eds. Zuloaga, F., & Morrone, O.), pp. 100-104. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Mulieri, P.R., Torretta, J.P., & Schweigmann, N. (2005) Host plant selection of two *Mansonia* Blanchard species (Diptera: Culicidae) in a heterogeneous habitat of Buenos Aires City, Argentina. *Journal of Vector Ecology*, **30**, 201-205.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Gavin, L., et al. (2018) Vegan: community ecology package. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (Accedido el 22 de agosto 2022).
- Oria, G., Stein, M., & Gorodner, J.O. (2002) Mosquitos, sus criaderos y factores socioculturales de la población en el Nordeste Argentino. *Actualizaciones en arropodología sanitaria argentina* (ed. Salomón, O.D.), pp. 167-172. Fundación Mundo Sano, Ciudad de Buenos Aires.
- Palacio, F.X., Apodaca, M.J., & Crisci, J.V. (2020) Estimación del parecido entre unidades de estudio: similitud. *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*, pp. 47-72. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Ciudad de Buenos Aires.
- Quinn, G.P., & Keough, M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- R Development Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (Accedido el 22 de agosto 2022).
- Ravelo, A.C., Zanvetor, R.E., Boletta, P.E.C., & Sánchez, S.S. (2018) Argentina. *Atlas de Sequías de América Latina y el Caribe* (ed. Nuñez, J., & Verbist, K.), pp. 19-28. UNESCO, Paris y CAZALAC, La Serena.
- RECS (2020) Obras: vuelve el agua a las lagunas. <https://www.reservacostanera.com.ar/obras-de-rellenado-de-lagunas> (Accedido el 22 de agosto 2022).
- Ronderos, R.A., Schnack, J.A., & Spinelli, G.R. (1991) Species composition and ecology of Culicidae from areas influenced by the Salto Grande dam lake. *Revista Brasileira de Entomologia*, **35**, 17-28.
- Ronderos, R.A., Schnack, J.A., & Maciá, A. (1992) Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical Pampásico (Insecta, Diptera). *Graellsia*, **48**, 3-8.
- Rossi, G.C., Mariluis, J.C., Schnack, J.A., & Spinelli, G.R. (2002) *Dípteros vectores (Culicidae y Calliphoridae) de la Provincia de Buenos Aires*. COBIOBO N°4. PROBIOTA N°3, La Plata, Argentina.
- Rubio, A., & Vezzani, D. (2011) Cubiertas de auto abandonadas como sitios de cría de *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) en el Parque Provincial Pereyra Iraola, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **70**, 119-122.
- Stein, M. (2009) *Bionomía y taxonomía de Culicidae (Diptera) recolectados en la Provincia del Chaco (Tesis doctoral)*. Instituto de Medicina Regional, Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia.
- Stein, M., Zalazar, L., Willener, J.A., Ludueña-Almeida, F., & Almirón, W.R. (2013) Culicidae (Diptera) selection of humans, chickens and rabbits in three different environments in the province of Chaco, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **108**, 563-571.
- Stein, M., Rossi, G.C., & Almirón, W.R. (2016) Distribución geográfica de Culicidae de Argentina. *Investigaciones sobre mosquitos de Argentina* (ed. Berón, C.M., Campos, R.E., Gleiser, R.M., Díaz-Nieto, L.M., Salomón, O.D., & Schweigmann, N.), pp. 47-56. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Ter-Braak, C.J.F., & Smilauer, P. (1998) *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4)*. Centre for Biometry, Wageningen, Netherlands.
- Torretta, J.P., Mulieri, P.R., Patitucci, L.D., Sander, V.A., Rodríguez, P.L., & Schweigmann, N. (2006) Winter survival of immature instars of *Mansonia indubitans* Dyar & Shannon and *Mansonia titillans* Walker (Diptera: Culicidae), in Buenos Aires, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **10**, 591-596.
- Visintin, A.M., Laurito, M., Grech, M.G., Estallo, E.L., Grillet, M.E., Almeida, F.F.L., & Almirón, W.R. (2022) Ecological characterization of mosquitoes (Diptera: Culicidae) at the Southern Coast of Mar Chiquita Lake, Argentina. *Journal of Medical Entomology*, **59**, 525-536.
- Wais de Badgen, I. (2011) *La Reserva Ecológica Costanera Sur. Patrimonio natural y cultural de la Ciudad de Buenos Aires*. Agencia de Protección Ambiental, Ministerio de Ambiente y Espacio Público, Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Wilkerson, R.C., Linton, Y-M., & Strickman, D. (2021) Egg Development and Oviposition. *Mosquitoes of the World. Volume 1*, pp. 181-196. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Williams, D.D. (2006) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford, UK y New York, USA.