

Mosquitos que crían en microambientes acuáticos naturales

Raúl E. Campos¹
Raquel M. Gleiser²

¹ Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet",
Universidad Nacional de La Plata - CONICET, CCT La
Plata. La Plata, Buenos Aires.

² Centro de Relevamiento y Evaluación de Recursos
Agrícolas y Naturales - IMBIV (CONICET - UNC);
Cátedra de Ecología, Facultad de Ciencias Exactas,
Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
Córdoba, Córdoba.

rcampos@ilpla.edu.ar
raquel.gleiser@unc.edu.ar

Los microambientes acuáticos son hábitats temporarios que congregan comunidades que pueden estar sometidas a extinciones locales. Esos microcosmos tienen importancia por sus características ecológicas, evolutivas y sanitarias. Según el origen de la cubeta, pueden clasificarse en fitotelmata de origen vegetal, gastrotelmata de origen

animal, y huecos en rocas de origen inorgánico. En este capítulo presentamos los mosquitos de la fauna de Argentina que crían en cada tipo de microambientes y exponemos una revisión de los estudios realizados en el país. De los microambientes conocidos, las fitotelmata fueron los más estudiados, y dentro de ellas, los formados en axilas de Bromeliaceae y de Apiaceae, tallos de bambúes y huecos de los árboles, recibieron la mayor atención por ser las más conspicuas. Las gastrotelmata y los huecos en las rocas fueron los menos estudiados, debido quizás, a que se hallan circunscriptos a regiones específicas. De las 242 especies de mosquitos citadas para Argentina, las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites*, *Haemagogus*, *Orthopodomyia*, *Limatus*, *Trichoprosopon*, *Isostomyia*, *Onirion*, *Runchomyia*, *Sabethes* y *Wyeomyia*, son habitantes exclusivos de microambientes acuáticos naturales, utilizando algunas de ellas, secundariamente, contenedores artificiales. Algunas especies de los géneros *Anopheles*, *Aedes*, *Culex* y *Uranotaenia*, también usan estos ambientes como sitios de cría sin ser habitantes exclusivos. Se conoce la planta hospedadora del 50,6 % de las 85 especies de mosquitos de Argentina cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata, proviniendo la mayor cantidad de registros de la selva Paranaense.

Introducción

¿Qué son los microambientes acuáticos naturales?

Los microambientes acuáticos son ambientes temporarios que congregan comunidades que están sometidas a extinciones locales. La supervivencia de los individuos depende de sus tolerancias fisiológicas o de sus habilidades para migrar hacia otro microambiente. Algunos cuerpos de agua, como los huecos de los árboles y los huecos en las rocas, experimentan una fase de sequía recurrente, siendo el elemento determinante la naturaleza cíclica de las sequías regionales. Las especies que habitan en esos ambientes temporales están generalmente adaptadas para hacer frente a la pérdida de agua. De hecho, muchas especies se han extendido más allá de los límites naturales, colonizando microambien-

tes que han sido creados por el hombre, tales como recipientes artificiales. Las características fisicoquímicas de las aguas temporales influyen fuertemente en las biotas, como también los factores biológicos. Muchas especies pioneras exhiben características oportunistas y también mecanismos tales como la diapausa, que les permiten colonizar y permanecer en este tipo de ambientes (Williams, 2006).

Los microambientes acuáticos tienen una importancia biológica considerable, tanto desde los aspectos ecológicos, evolutivos como sanitarios. Blaustein y Schwartz (2001) describen las razones para su estudio: las aguas temporales pueden contribuir a nuestra comprensión general de "efímero", especialmente en lo relacionado con las historias de vida, la dinámica de las poblaciones y la organización

de la comunidad; estos hábitats representan sistemas apropiados para estudiar conceptos ecológicos, debido a que son susceptibles a experimentos de manipulación, ya que su abundancia y tamaño reducido permite la replicación. Además, aquellos hábitats con comunidades simples pueden ser reproducidos en condiciones seminaturales o artificiales. Por otro lado, los microambientes temporales con frecuencia albergan vectores de organismos patógenos, además de contener muchas especies importantes desde el aspecto de la biodiversidad. A esto puede añadirse que, en un contexto biogeográfico, existe evidencia que sugiere que algunos ambientes temporales pueden haber actuado como rutas de dispersión para los taxones que poseen estados latentes capaces de movilizarse de 'isla en isla' (Stemberger, 1995).

Muchos estudios sobre microambientes acuáticos naturales tratan sobre las comunidades de

macroinvertebrados; sin embargo, los mayores aportes al conocimiento de estos microambientes provienen de estudios de poblaciones de Culicidae debido a su rol como vectores de patógenos. El conocimiento de los microambientes acuáticos y de las comunidades de mosquitos que los habitan, nos permiten comprender, en parte, los mecanismos de dispersión de las especies, en particular las transmisoras de enfermedades e invasoras. Por otro lado, debido a la asociación y especificidad de las especies de mosquitos nativas con las plantas hospedadoras, estos microambientes podrían considerarse como indicadores de la pérdida de diversidad biológica en áreas perturbadas por la actividad humana.

En este capítulo presentamos un compendio de los conocimientos de Argentina referidos a los microambientes acuáticos y las especies de mosquitos que los habitan.

Estado del conocimiento sobre mosquitos que habitan en microambientes acuáticos

Los microambientes acuáticos naturales utilizados por los mosquitos como sitio de cría podemos clasificarlos según el origen de la cubeta en fitotelmata de origen vegetal, gastrotelmata de origen animal, y huecos en rocas de origen inorgánico. Los más estudiados fueron las fitotelmata, siendo menos conocidos los otros microambientes.

Fitotelmata

En 1928 se acuñó la palabra fitotelma (gr. *φυτον*= planta, *τελμα*= pantano) para denominar los microambientes acuáticos que se forman en oquedades de plantas vivas (Vargas, 1928). Posteriormente se incluyeron bajo el mismo término a los microambientes formados por el agua de lluvia retenida en superficies cóncavas de hojas, brácteas y frutos caídos, y hongos cuya morfología delimitan pequeñas cavidades. Si bien Vargas introdujo el término fitotelma (plural: fitotelmata), estos microambientes ya eran conocidos por la cultura China. Frank y Lounibos (1983) mencionan que durante la Dinastía acaecida entre 618 y 905 AC, Ch'en Ts'ang-ch'i se refirió a estos microambientes diciendo: "*Beyond the Great Wall there is a wen mu t' sai, in the leaves there are living insects which change into mosquitoes* (Pen T'sao Shih-yi)"¹; ese es el registro más antiguo que se conoce de este tipo de microambiente. Las fitotelmata conforman el grupo más diverso de microambien-

tes acuáticos, con una amplia variedad de formas y características que le son propias.

En occidente, el estudio sobre fitotelmata tomó mayor realce en la década de 1980 con motivo de celebrarse el Simposio: *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities* concebido y organizado por Durland Fish. Durante ese evento, se publicó con el mismo título que el simposio, una de las obras más relevantes sobre fitotelmata, editada por J. H. Frank y L. P. Lounibos (1983). En 2001, seguida de la segunda edición en 2004, R. L. Kitching publicó el libro *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*, en donde realiza un exhaustivo análisis de las redes tróficas que acontecen en las fitotelmata (Kitching 2004). Otras obras relevantes son las revisiones realizadas por Greeney (2001) y Frank y Lounibos (2009). Un libro destacado pero poco conocido en occidente, debido a que fue escrito en japonés, es *Phytotelmata: Small Habitats Support Biodiversity*, publicada por Motoyoshi Mogi (1999), quien impulsó el estudio de las fitotelmata en Oriente.

Las fitotelmata se distribuyen en todos los continentes excepto Antártida, pero la mayor diversidad se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales en donde la diversidad de plantas con capacidad de retener agua es alta. Sin embargo, también se las encuentra en regiones con escaso

¹ Más allá de la Gran Muralla hay *wen mu t' sai* (plantas que producen mosquitos), en las hojas hay insectos vivos que se convierten en mosquitos (Pen T'sao Shih-yi).

régimen de lluvias, y en donde las temperaturas son templadas a frías. Se conocen unas 1.500 especies de plantas donde los insectos acuáticos pueden encontrar hábitats adecuados para su desarrollo. Extensas listas de los tipos de fitotelmata fueron presentadas por Fish (1983) y Machado-Allison *et al.* (1985); sin embargo, la mayoría de los estudios ecológicos se han centrado en un grupo reducido de plantas que incluye a las Bromeliaceae nativas del Nuevo Mundo; Heliconiaceae de Centro y Sud América, e Indonesia; Araceae de distribución cosmopolita y Bambuceae, predominantemente de Asia, aunque no menos se ha estudiado sobre las comunidades que habitan en huecos de árboles de diversas especies. Un tipo especial de fitotelmata, debido a su característica de insectívoras, son las que se forman en las llamadas *Pitcher plants* (plantas-jarra) pertenecientes a las familias Sarraceniaceae y Nepenthaceae. A pesar de tener la capacidad de digerir a los organismos que quedan atrapados en ellas, algunos se han adaptado a vivir en el fluido digestivo sin ser afectados (Beaver, 1983). Son estas fitotelmata las que evidencian procesos coevolutivos más estrechos entre la planta y los organismos que las habitan.

En las fitotelmata se desarrolla una comunidad específica en cuyas redes tróficas están involucrados tanto los organismos acuáticos como especies terrestres que las visitan, ya sea buscando refugio o presas (Frank y Lounibos, 1983). Estos microambientes han sido abordados desde diversos aspectos, principalmente se han llevado a cabo estudios para investigar fenómenos como competencia entre especies (ej. Naeem, 1990), depredación (ej. Lounibos *et al.*, 1987), redes alimentarias (ej. Kitching, 2001), dinámica de poblaciones de especies de insectos en relación con factores ambientales (ej. Bradshaw y Holzapfel, 1977), procesos de colonización (ej. Richardson y Hull, 2000), y competencia y desplazamiento de especies nativas por exóticas (ej. Lounibos *et al.*, 2001, 2003).

En base a la estructura de la planta en donde se forma el cuerpo de agua, las principales fitotelmata se pueden clasificar en siete categorías: (1) axilas de las hojas, (2) hojas modificadas, (3) huecos en los troncos de los árboles, (4) tallos de bambú, (5) flores, (6) frutos y vainas y (7) hongos. En las dos primeras categorías la oquedad se forma en tallos leñosos que algunos autores agruparon bajo el nombre dendrotelmata. (1) En el caso de los huecos en los árboles, se pueden formar por rotura y putrefacción de los troncos (Fig. 1A), o por la bifurcación de ramas durante el crecimiento del árbol (Fig. 1B). En algunas especies de árboles, es frecuente que se formen cavidades en la base como consecuencia del crecimiento de las raíces. (2) En los tallos de bambú se cons-

tituyen las fitotelmata más simples desde el punto de vista de su arquitectura. Cada tallo hueco tiene forma cilíndrica, con paredes lisas y verticales que conforman el recipiente en donde se va a alojar la comunidad acuática. Se pueden distinguir dos tipos de fitotelmata, los que se forman cuando el tallo se quiebra, o es cortado en la parte superior del internudo, dando lugar a un tocón abierto o parcialmente abierto (Fig. 2A), o cuando la caña es perforada por un insecto barrenador, permaneciendo intactos ambos tabiques del internudo (Fig. 2B). Los internudos cerrados acumulan fluidos que son producto del exudado de la caña, convirtiéndose en fitotelmata sólo cuando son perforados, permitiendo el ingreso de los organismos que van a conformar la comunidad acuática. Una característica de los internudos es que además de la fitotelma, queda delimitada por encima de ella un espacio aéreo que es ocupado por macroinvertebrados terrestres, aportando nutrientes al agua, a través de sus excrementos y del transporte de desechos. (3) Muchas plantas herbáceas, con hojas envainadas e imbricadas, tienen la capacidad de retener agua de lluvia dando origen a una fitotelma (Fig. 3). Las más conocidas son las bromelias-tanques que pueden retener varios litros de agua en la cavidad que se forma en el centro de la planta, pudiendo albergar comunidades acuáticas compuestas tanto por invertebrados como por pequeños vertebrados. (4) Las Nepenthaceae (Fig. 4A) y Sarraceniaceae (Fig. 4B) son plantas insectívoras cuyas hojas están modificadas para atrapar insectos. En ellas se desarrolla una comunidad muy específica conformada por insectos que toleran las enzimas digestivas de la planta. (5) Algunas Heliconiaceae tienen sus flores dispuestas de tal modo que pueden acumular agua de lluvia. En ellas se desarrolla una comunidad con organismos cuyos ciclos de vida son lo suficientemente breves permitiendo que los adultos puedan emerger antes que la flor entre en estado senescente. (6) Algunas plantas tropicales tienen frutos con cáscaras gruesas que una vez que se desprenden de las plantas, al caer al suelo, se abren delimitando una cavidad que al llenarse de agua de lluvia da origen a la fitotelma. Otras poseen vainas florales coriáceas que al caer al suelo, en las selvas húmedas, retienen agua por largo tiempo, suministrando un microambiente que es colonizado por insectos acuáticos (Fig. 5). (7) Un grupo raro y poco conocido, son las fitotelmata que se forman en oquedades de algunas especies de hongos (Fig. 6). Las categorías 4 y 5 no están presentes en Argentina. En la categoría 7, si bien está presente, no se han reportados mosquitos que los utilicen como sitio de cría.

Mosquitos de la fauna Argentina que se crían en fitotelmata:

La fauna de mosquitos de Argentina está compuesta por 242 especies (Rossi, 2015), de las cuales las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites*, *Haemagogus*, *Orthopodomyia*, *Limatus*, *Trichoprosopon*, *Isostomyia*, *Onirion*, *Runchomyia*, *Sabethes* y *Wyeomyia*, utilizan como sitio de cría microambientes acuáticos naturales, utilizando algunas de ellas, secundariamente, contenedores artificiales. Los géneros *Anopheles*, *Aedes*, *Culex* y *Uranotaenia* agrupan especies, algunas de las cuales utilizan como sitio de cría cuerpos de agua en el suelo, y otras microambientes acuáticos, aunque algunas especies pertenecientes a subgéneros específicos, se desarrollan exclusivamente en fitotelmata. Por otro lado, hay especies ubicuas que pueden utilizar indistintamente microambientes o cuerpos de agua en el suelo. Ninguna de las especies de los géneros *Aedeomyia*, *Chagasia*, *Psorophora*, *Mansonia* y *Coquillettidia*, utilizan microambientes acuáticos como sitio de cría.

Ocasionalmente pueden encontrarse en fitotelmata terrestres, algunas larvas o pupas pertenecientes a especies que crían en ambientes temporarios o efímeros. Esta situación se presenta cuando las plantas quedan sumergidas temporalmente a causa del anegamiento del suelo, ya sea por lluvias o desborde de ríos o arroyos. Al retirarse el agua, algunas larvas que se desarrollan en los charcos, pueden quedar atrapadas en el agua de la fitotelma y continuar su desarrollo.

Géneros de mosquitos cuyas especies habitan exclusivamente en fitotelmata²:

Los géneros cuyas especies pertenecen a esta categoría son: *Toxorhynchites* (7 especies), *Orthopodomyia* (3), *Haemagogus* (4), *Limatus* (1), *Isostomyia* (2), *Onirion* (2), *Sabethes* (12), *Trichoprosopon* (5) y *Wyeomyia* (22). Los seis últimos géneros pertenecen a la tribu Sabethini y agrupan a 46 especies (Tabla 1).

Toxorhynchites es el único género de la tribu Toxorhynchitini y contiene a los mosquitos de mayor tamaño. Son básicamente mosquitos de zonas forestadas y su principal sitio de cría son los huecos de los árboles, axilas de bromelias e internudos de bambú. Sus larvas son depredadoras alimentándose tanto de macroinvertebrados acuáticos como terrestres. Los terrestres, los captura cuando éstos se posan sobre la superficie del agua o cuando caen y quedan atrapados por la película de agua (Campos y Lounibos, 2000). En Argentina los estados inmaduros de

Toxorhynchites han sido hallados en el agua retenida en las axilas de bromeliáceas, huecos de árboles, e internudos de bambú. Todas las especies se distribuyen exclusivamente en la región subtropical (norte del país), excepto *Tx. theobaldi*, que además ingresa desde el norte a la región templada a través de la selva en galería que se dispone a lo largo de la costa del Río de la Plata (Campos, 1994).

Orthopodomyia es el único género de la tribu Orthopodomyiini, sus estados inmaduros se desarrollan en huecos de árboles, internudos de bambú y axilas de bromeliáceas en regiones tropicales y subtropicales. En Argentina, dos de las especies (Tabla 1) se encuentran en las provincias del norte. *Orthopodomyia peytoni* es la única especie de este género que está presente en el norte de la Patagonia (Leguizamón y Carpintero, 2004). No se conocen datos ecológicos de las especies de *Orthopodomyia* presentes en Argentina.

Haemagogus es un género perteneciente a la tribu Aedini. Las especies de este género viven en la selva, principalmente en la parte alta alimentándose sobre monos, aunque pueden bajar y picar al hombre. Sus estados inmaduros se desarrollan en huecos de árboles y bambú, pudiendo hallárselos también en recipientes artificiales. Los huevos de algunas especies pueden soportar desecación (Service, 1993). De las cuatro especies del género *Haemagogus* presentes en Argentina (Tabla 1), dos han sido reportadas de huecos de árboles, *Hg. leucocelaenus* en Misiones y *Hg. spegazzini* en Salta (Tabla 2).

Sabethini es la tribu que contiene la mayor cantidad de géneros y especies cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata de Argentina. Utilizan todos los tipos de fitotelmata, pero existe una fuerte especificidad entre la especie de mosquito y la planta que selecciona como sitio de cría:

Limatus durhamii es la única especie de este género presente en Argentina, y sus larvas fueron colectadas de brácteas florales de la palmera *Euterpes edulis* Martius, conviviendo con otras especies de culícidos (Tabla 2). Esta especie típica de fitotelmata, recientemente fue hallada criando en conchas de caracoles (ver Gastrotelmata).

Isostomyia, al igual que la mayoría de los Sabethini son de zonas tropicales y subtropicales, sin embargo en Argentina, *Isostomyia paranensis* se extiende hasta el norte de la región templada utilizando como microhábitat las axilas de las ciperáceas (Tabla 2). Sus larvas son depredadoras facultativas, toman a la presa con las maxilas y extraen los tejidos blandos sin ingerir la cutícula.

² Algunas especies son halladas frecuentemente en recipientes artificiales.

Onirion es un género creado recientemente, cuyas especies netamente Neotropicales estaban incluidas en el género *Wyeomyia* (Harbach y Peyton, 2000). En Argentina se encontraron a las larvas de *Onirion brucei* en las axilas de una Araceae (Tabla 2).

Sabethes es un género cuyas larvas se crían principalmente en huecos de árboles y bambú. Estados inmaduros de cinco especies han sido hallados en esos dos tipos de microambientes, pero siguen siendo desconocidos los sitios de cría de la mayoría de las especies presentes en Argentina (Tabla 2).

Trichoprosopon utiliza como sitio de cría una amplia variedad de fitotelmata, como huecos de árboles, tallos de bambúes, Heliconiaceae, Araceae, cáscaras de frutos, etc. En Argentina se han hallado especies de este género en Bromeliaceae, Arecaceae y Bambuceae (Tabla 2). Las larvas son consideradas depredadoras excepto aquellas especies que poseen maxilas pequeñas (Lane, 1953).

Wyeomyia es un género netamente Neotropical, excepto por *Wyeomyia smithi* (Coquillett) restringida a la región Paleártica. Las larvas se desarrollan en el agua retenida en bromeliáceas, Araceae, Heliconiaceae, *Typha*, internudos de bambúes y huecos de árboles (Lane, 1953). En Argentina, de las 22 especies conocidas se reportaron los sitios de cría de nueve, siendo los bambúes y las axilas de las bromeliáceas las que albergan mayor cantidad de especies. Otras plantas identificadas como sitio de cría de las especies de *Wyeomyia*, son las pertenecientes a las familias Araceae, Arecaceae, Cyperaceae, Equisetaceae, Poaceae (Ehrhartoideae), y Typhaceae (Tabla 2).

Subgéneros de mosquitos cuyas especies habitan exclusivamente en fitotelmata:

El Subgénero *Anopheles* (*Kerteszia*) está representado por tres especies (Tabla 1) todas ellas presentes únicamente en la provincia de Misiones. *Anopheles bambusicolus* fue hallada criando en internudos de bambú y *An. cruzzi*, en las axilas de bromeliáceas (Tabla 2). Los reportes datan de principios de la década del 60 (García y Ronderos, 1962) y hasta la actualidad, no se conocen aspectos de su biología.

El género *Culex* es el de mayor riqueza de especies en Argentina y agrupa a tres subgéneros cuyas especies son habitantes estrictos de fitotelmata: *Anoedioporpa*, *Microculex* (Lane, 1953) y *Phytotelmatomyia* (Rossi y Harbach, 2008). Se conocen tres especies de *Anoedioporpa* (Tabla 1) siendo los huecos de los árboles los microhábitat utilizados por ellas (Casal et al., 1968; Rossi y Lestani, 2014). *Culex chaguanco* también se lo encontró en las brácteas florales de la palmera *E. edulis* que yacen

en el suelo de la selva (Campos et al., 2011) (Tabla 2). El subgénero *Microculex* está representado por cuatro especies (Tabla 1). Los estados inmaduros de *Culex davisii*, *Cx. imitator* y *Cx. pleuristriatus* fueron hallados exclusivamente en las axilas de bromeliáceas terrestres y epífitas, y *Cx. neglectus* en internudos de bambú (Tabla 2) tanto en las selvas húmedas del noroeste y del noreste, como en los bosques xerófilos de la provincia biogeográfica del Espinal. Las especies pertenecientes a *Phytotelmatomyia* (Tabla 1) habían sido asociadas exclusivamente a las Apiaceae del género *Eryngium* L. Sin embargo, recientemente se reportaron larvas de *Cx. hepperi* en axilas de *Sagittaria montevidensis* Cham. y Schltld. y en una especie exótica del género *Alocasia* (Schott) G. Don. En esta última planta también se hallaron larvas de *Cx. (Phytotelmatomyia) castroi* (Albicócco et al., 2011) (Tabla 2).

Aedes (*Stegomyia*) es un subgénero exótico, representado en Argentina por dos especies, *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, la primera con una amplia distribución geográfica, presente en 19 provincias, mientras que la segunda está restringida a la provincia de Misiones (Rossi, 2015). Estados inmaduros de *Ae. aegypti* fueron hallados en huecos de árboles (Mangudo et al., 2014, 2015), Araceae (Campos et al., 2011) y Bromeliaceae (Stein et al., 2013a) en la región subtropical (noroeste y noreste de Argentina), no así en la región templada, en donde esta especie se encuentra presente y con poblaciones numéricamente abundantes. *Aedes albopictus* es un habitante frecuente en huecos de árboles, siendo éste uno de los ambientes naturales más utilizado (Hawley, 1988), aunque también se lo halló en bromeliáceas (Natal et al., 1997). En Argentina, *Ae. albopictus* fue reportada exclusivamente de contenedores artificiales en un área restringida de la provincia de Misiones (Rossi et al., 1999; Schweigmann et al., 2004). Los datos provienen de pesquisas realizadas en viviendas, principalmente en recipientes artificiales, existiendo una alta probabilidad que *Ae. albopictus* esté presente en los huecos de los árboles, dado que las localidades inspeccionadas se hallan en una zona subtropical extensamente forestada.

Especies de mosquitos pertenecientes a géneros generalistas que habitan exclusivamente en fitotelmata:

Entre las especies de este grupo, se conocen tres que utilizan fitotelmata como sitio de cría, dos pertenecen al género *Culex*, subgénero *Culex* y una al subgénero *Carrollia*.

Culex (*Cux.*) *spinosus* fue descrita por Lutz (1905) a través de adultos de ambos sexos obtenidos de larvas colectadas de las axilas formadas por las

hojas basales de *Eriocaulon ligulatum* (Vell.) L. B. Smith (Syn.: *Eriocaulon vaginatum* Körn) (Eriocaulaceae) y *Eryngium alvofolium* (Sic.) en Brasil. En Argentina hay un solo registro que data de la década de 1960, de larvas colectadas de axilas de una especie indeterminada de *Eryngium* (Casal y García, 1967b). Si bien es una especie cuyos adultos han sido capturados con trampas de luz y cebos, nada se conoce de la biología de sus larvas.

Culex (*Cux.*) *fernandezii* fue descrita en Argentina, y no se conocen registros de esta especie en otros países. Sus estados inmaduros fueron hallados en las axilas de bromeliáceas epífitas y rupestres, en la localidad de Quebrada de Piquirenda, provincia de Salta. Desde su descripción, no se han reportados nuevos hallazgos de los estados inmaduros, que según los autores de la especie, suelen confundirse con algunos *Sabethini* por la gran pilosidad que tienen en su cuerpo (Casal et al., 1966).

Culex (*Car.*) *soperi* es una especie tropical con distribución en Brasil, extendiéndose hasta el norte de Argentina. Rossi y Lestani (2014) mencionan que larvas de esta especie fueron halladas en el agua acumulada en bambú, en la provincia de Misiones.

Especies ubicuas: Solo 5 especies de *Culex* (*Culex*) (Tabla 1) utilizan como sitio de cría charcos y fitotelmata; sin embargo los registros en éstas últimas son escasos y de pocos individuos.

En Argentina, los estados inmaduros de *Culex eduardoi* y *Culex pipiens* fueron hallados en huecos de árboles (Albicocco et al., 2011), y *Culex quinquefasciatus* en las axilas de bromeliáceas (Torales et al., 1972; Stein et al., 2013a). *Culex dolosus* fue colectado de axilas de una especie no identificada de *Eryngium* en Brasil (Da Silva Mattos et al., 1978); sin embargo no hay registros de esta especie en fitotelmata de Argentina. Lo mismo ocurre con *Culex mollis*, quien fue hallada en huecos de árboles en Panamá (Yanoviak, 2001), y en internudos de bambú utilizados como recipientes durante una pesquisa en Brasil (Lopes, 1997).

Reseña de los estudios ecológicos realizados en Argentina

Los primeros datos sobre mosquitos de Argentina que se desarrollan en fitotelmata provienen de estudios taxonómicos donde se mencionan aspectos de la bionomía de las especies nuevas, y ampliaciones de la distribución geográfica basados en colectas de mosquitos adultos. Los primeros estudios en donde se incluyen los estados inmaduros y se mencionan las plantas hospedadoras, datan de fines de la década de 1950 y de 1960. Como

ejemplo podemos citar los estudios de Martínez et al. (1959), Casal y García (1966, 1967a, b) y García y Casal (1967, 1968). Recién en 1972 se dio a conocer el primer estudio con un perfil ecológico sobre la fauna de Culicidae habitantes en las axilas de una bromeliácea (Torales et al., 1972). Once años después, fue publicado el segundo estudio que trata sobre la selección de área de postura de *Cx. castroi* (Balseiro, 1983), y dieciséis años más tarde, el tercero, en donde se analizó la comunidad de tres especies de *Culex* cuyas larvas se desarrollan en plantas del género *Eryngium* (Campos y Lounibos, 1999). Fue recién a partir de la primera década del nuevo milenio cuando se les prestó más atención a los mosquitos que habitan en fitotelmata y a las comunidades que se conforman en ellas.

Mosquitos que habitan en axilas de Bromeliaceae:

Se conocen dos estudios sobre la ecología de mosquitos cuyas larvas se desarrollan en la bromeliácea *Aechmea distichantha* Lemaire. El primero de ellos fue desarrollado en tres localidades de Corrientes: El Perichón, Laguna Brava y Puente Pexoa, ubicadas en la provincia homónima (Torales et al., 1972). Los autores describieron las características físicas y químicas del agua retenida en las axilas de las plantas, destacando la presencia de los estados inmaduros de cuatro especies de mosquitos, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. imitator*, *Cx. davisii* y *Phonomyia mehlensi* (sic.) (Actualmente *Wyeomyia* (*Pho.*) *muehlensi*), pero mencionan que *Cx. davisii* fue hallada solo en El Perichón. Además, destacan que no hallaron relación entre la abundancia de larvas de mosquitos y la cantidad de agua retenida en las axilas, ni con la localidad. Respecto de los parámetros físico-químicos, hallaron mayor concentración del ion sodio en las muestras de Puente Pexoa, y mayor ion magnesio y dureza en las de El Perichón. En ningún caso detectaron correlación entre los parámetros abióticos y la abundancia de los estados inmaduros de mosquitos. Sin embargo, observaron cierta tendencia de *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi* a desarrollarse en aguas levemente ácidas. Mencionan además, que pareciera no existir relación trófica entre las especies de mosquitos y los componentes de la microfauna.

Stein et al. (2013a) reportaron para la provincia de Tucumán a *Cx. quinquefasciatus* y al invasor *Ae. aegypti* utilizando como sitio de cría a las axilas de *A. distichantha*. Este es el primer reporte de *Ae. aegypti* utilizando esta planta como sitio de cría en Argentina. Los hallazgos fueron realizados en áreas semiurbanas y rurales. Las bromeliáceas epífitas examinadas se hallaron entre los 0,5 y 4 m de altura. En las mismas axilas y en asociación con *Ae. aegypti*,

hallaron larvas de *Cx. fernandezi*, *Cx. imitator* y *Toxorhynchites guadeloupensis*, mientras que *Cx. quinquefasciatus* se lo halló asociado a *Tx. guadeloupensis*. Las larvas de *Ae. aegypti* fueron colectadas tanto de agua clara como turbia con o sin materia orgánica. En cambio, *Cx. quinquefasciatus* se encontró en agua clara pero sin materia orgánica visible. Los autores concluyen que ambos vectores de enfermedades humanas han alcanzado cierto grado de introducción y adaptación para vivir en el bosque primitivo. Campos (2011) reportó la presencia de larvas de *Toxorhynchites haemorrhoidalis separatus* en las axilas de *A. distichantha*, mencionando que era el primer registro para la provincia de Corrientes. En esa ocasión, las larvas de *Tx. haemorrhoidalis* estuvieron asociadas a inmaduros de *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi*.

Durante un estudio sobre la diversidad de fitotelmata y los mosquitos que las habitan llevado a cabo en el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Campos *et al.* (2011) encontraron seis especies de culícidos en las axilas de *A. distichantha* y dos en *Vriesea friburgensis* Mez. (Tabla 2). *Toxorhynchites solstitialis* y *Cx. imitator* fueron halladas en ambas bromeliáceas.

Mosquitos que habitan en axilas de Apiaceae:

Eryngium es un género de la familia Apiaceae de amplia distribución en Argentina ocupando casi todas las regiones del país, pero solo algunas especies retienen agua en sus axilas. Los mosquitos que habitan en ellas pertenecen al género *Culex*, subgénero *Phytotelmatomyia*. No se han hallado otras especies de culícidos habitantes de fitotelmata en las axilas de *Eryngium*.

Balseiro (1983) estudió la selección de áreas de postura de *Cx. castroi* en Los Talas, provincia de Buenos Aires. Entre el 15 y el 30% de las plantas muestreadas, contuvieron huevos de *Cx. castroi*. En cada planta positiva observó varias posturas (= balsas de huevos), de lo cual infirió que las hembras seleccionan plantas ya colonizadas por *Cx. castroi* para depositar sus huevos. Luego de analizar la asociación entre la presencia/ausencia de larvas con la presencia de posturas, concluye que si bien las hembras de *Cx. castroi* muestran cierta preferencia por las plantas con larvas, no existe una marcada asociación que permita afirmar selectividad.

Campos y Lounibos (1999) examinaron la fidelidad planta-hospedador, estacionalidad y dinámica de las poblaciones de tres especies de *Culex* que utilizan como sitio de cría dos especies del género *Eryngium* (*E. pandanifolium* Cham. y Schltldl. y *E. cabreræ* Pontiroli). El estudio lo desarrollaron en dos hábitats, un campo de pastizales y selva, en Punta

Lara, provincia de Buenos Aires. Observaron que *Cx. hepperi* utilizó sólo las axilas de *E. pandanifolium*, y los picos de abundancia de sus larvas y pupas fueron asíncronas en ambos hábitats. Sin embargo, la proporción de plantas positivas para *Cx. hepperi*, así como las densidades de larvas y el éxito del desarrollo, no difirieron entre la selva y el campo. En cambio, *Culex renatoi* se recogió sólo de las axilas de *E. cabreræ* en el campo. Las abundancias mensuales de *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* fueron independientes de la proporción de sus plantas hospedadoras que contuvieron agua. Respecto de las distribuciones específicas por estadios de *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* fueron muy sesgadas hacia los primeros estadios y no difirieron entre las especies, ni entre los hábitats para *Cx. hepperi*. *Culex castroi* fue colectado regularmente de las axilas de las dos especies de *Eryngium*, pero en menor número que *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi*. *Culex castroi* estuvo asociada a las otras dos especies en las dos fitotelmata, aunque *Cx. renatoi* se la encontró preferentemente en plantas pequeñas de *E. cabreræ*, mientras que *Cx. castroi* no discriminó entre los diferentes tamaños de plantas. En base a ese estudio, los autores concluyeron que la especificidad de las especies de mosquitos por la planta hospedadora, se debe a la preferencia de las hembras grávidas a oviponer en una planta específica, y destacan que *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* son más selectivas que *Cx. castroi*.

Campos (2010) llevó a cabo un estudio en Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, sobre las comunidades de macroinvertebrados que habitan en cuatro especies de *Eryngium*. En ese trabajo incluyó una reseña bibliográfica sobre *Eryngium* como fitotelmata, que contiene todos los estudios realizados hasta 2010. En la región serrana, ubicada al sureste, la diversidad de especies de mosquitos que utiliza las axilas de *Eryngium* como sitio de cría es menor a la reportada por Campos y Lounibos (1999) para el noreste de la provincia. En Sierra de la Ventana están presentes *Cx. castroi* y *Cx. renatoi*. La primera fue hallada en las axilas de *E. horridum* Malne, en cambio, la segunda estuvo presente en las cuatro especies de *Eryngium* (Tabla 2). Sin embargo la abundancia de *Cx. renatoi* fue marcadamente mayor en *E. horridum*, siendo 6,5 veces superior que la de *Cx. castroi*. Al igual que lo reportado por Campos y Lounibos (1999), ambos culícidos cohabitan en las mismas axilas.

Albicocco *et al.* (2011) examinaron tres especies de *Eryngium* (*E. eburneum* Decne, *E. pandanifolium* y *E. serra* Cham. y Schltldl.) en el Delta del Paraná, y observaron que *Cx. castroi* es más frecuente en las axilas de *E. eburneum*, mientras que *Cx. hepperi* en las de *E. eburneum* y *E. serra*. La frecuencia de

encuentro y abundancia de *Cx. renatoi* fue baja por lo cual no la pudieron asociar a ninguna de las especies de *Eryngium*. Sin embargo, pudieron determinar que la abundancia de *Cx. renatoi* en *E. serra* y *E. eburneum* fue menor a la abundancia de *Cx. castroi* y *Cx. hepperi*, pero no en *E. pandanifolium*. *Culex castroi* y *Cx. hepperi* estuvieron presentes en las tres especies de *Eryngium*, pero el análisis de asociación interespecífico reveló asociación positiva en dos de ellas, *E. pandanifolium* y *E. serra*, siendo en esta última menos acentuada. Los autores destacan que las axilas de *E. pandanifolium*, que crece principalmente en la orilla del río, frecuentemente contienen barro, sumado a que están expuestas a las fluctuaciones del nivel de agua del río, lo que las hace menos disponible para ser colonizadas por los mosquitos en comparación con las otras especies de *Eryngium*.

En un estudio sobre el ensamble de dípteros que habitan en las axilas de cuatro especies de *Eryngium* (*E. elegans*, *E. horridum*, *E. stenophyllum* Urb., *E. serra*), en el momento de floración y de senescencia de las plantas, en Sierra de la Ventana, Campos (2015a) observó que *Cx. renatoi* estuvo presente en las cuatro especies de *Eryngium*, pero fue abundante solo en *E. horridum*, donde se la observó en asociación con *Cx. castroi*. La abundancia de *Cx. renatoi* fue mayor durante la floración de las plantas (primavera), en contraste con *Cx. castroi*, cuya abundancia fue baja tanto en la época de floración, como en el momento de senescencia de las plantas (otoño). *Culex castroi*, solo fue encontrada en las axilas de *E. horridum*, siendo su abundancia considerablemente menor a la de *Cx. renatoi*.

Mosquitos que habitan en tallos de bambú:

El conocimiento de los mosquitos que utilizan como sitio de cría las fitotelmata que se forman en los tallos de bambú, fueron abordados en estudios integrales de las comunidades de macroinvertebrados que habitan en esos microambientes. El primero trata sobre las comunidades que habitan en internudos de dos especies simpátricas de bambú del género *Guadua* Kunth que cohabitan en la selva subtropical, en la provincia de Misiones (Campos, 2013). En ese estudio se analizó la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, la relación con parámetros abióticos, y se estudió la asociación entre las especies poniendo énfasis en los culícidos. Las dos especies de bambú estudiadas fueron *G. trinitii* (Nees) Ness ex Ruprecht, y *G. chacoensis* (Rojas) Londoño y Peterson. La pared del tallo de *G. trinitii* es más delgada que la de *G. chacoensis*; sin embargo, ambas se hallaron perforadas con orificios de aproximadamente 5 mm, posiblemente realizados por

insectos taladradores. Los internudos de *G. chacoensis* presentaron mayor variación en la cantidad de detrito en comparación con los internudos de *G. trinitii*. Esa mayor cantidad de detrito fue atribuida a que los internudos de *G. chacoensis* poseen orificios levemente mayores que los de *G. trinitii*. Esa diferencia en la cantidad de detrito (utilizado como alimento por las especies detritívoras), podría ser una de las causas de las diferencias entre las abundancias de larvas de mosquitos observadas en ambas comunidades. Culicidae fue el taxón más abundante y diverso en las dos fitotelmata, estando representado en su mayoría por mosquitos de la tribu Sabethini. De las nueve especies de mosquitos citadas para las cañas de bambú de Misiones, siete fueron colectadas durante ese estudio (Tabla 2), excepto *Trichoprosopon pallidiventer* que habían sido halladas en *G. trinitii* y *Merostachys clauseni* Munro, y *Wyeomyia sabethea*, que se la había encontrado criando en ambas *Guadua*, durante un estudio previo (Campos et al., 2011). El autor observó una fuerte asociación, tanto positiva como negativa, entre las especies de mosquitos. Las asociaciones negativas fueron con el depredador *Toxorhynchites* debido a la asincronía en la ocurrencia con las otras especies. Una fuerte asociación se observó entre *Sabethes aurescens* y *Wyeomyia codiocampa*, sugiriendo una posible competencia por el alimento. En contraposición, no se observó asociación entre *Sa. aurescens* y *Sa. identicus*. Respecto de las larvas pertenecientes al género *Toxorhynchites*, tienden a hallarse una sola larva por contenedor cuando éstas están en el estadio IV, posiblemente debido a su comportamiento caníbal.

Un segundo estudio fue realizado en la provincia de Corrientes (Campos, 2015b). Teniendo en cuenta que una misma especie de bambú puede proporcionar dos tipos morfológicos de microhábitats acuáticos (tocones e internudos), y presumiblemente contener diferente calidad y cantidad de detritus, se especuló que la riqueza de especies y la estructura de la comunidad de macroinvertebrados podrían ser diferentes, siendo posible la segregación de las especies por un determinado tipo de microhábitat. Para corroborar esta hipótesis, el autor comparó la estructura, la riqueza de especies y la estacionalidad de macroinvertebrados acuáticos entre los dos tipos de fitotelmata. Por otro lado, presenta y discute en forma comparativa, las redes tróficas de las comunidades que se desarrollan en los tocones y en los internudos. Ese estudio muestra que la variación en la morfología del recipiente formado por bambúes ofrece diferentes microhábitats, lo que conduce a la segregación de especies por tipo de contenedor, y a su vez condiciona a que en

cada uno de ellos se establezcan comunidades acuáticas con diferencias respecto de la diversidad de especies. En los tocones halló larvas de *Aedes terreus*, una especie cuyos huevos requieren un período de sequía antes de que ocurra la eclosión. Esto sugiere que las hembras seleccionan los tocones como sitio de oviposición debido a que la fluctuación del nivel del agua es mayor que en los internudos como consecuencia del gran tamaño de la abertura. Se destaca la importancia de los tocones como microhábitat de *Ae. terreus*, debido a que podrían facilitar la dispersión de la especie, que habitualmente se encuentra viviendo en huecos de árboles. Por el contrario, *Wy. codiocampa* utilizó casi exclusivamente los internudos, lo que fue atribuido a que las hembras de esa especie tienen el hábito de volar de arriba hacia abajo alrededor de los tallos de bambú buscando un orificio por donde ingresar. Respecto de los depredadores, las larvas de *Toxorhynchites* fueron los de mayor tamaño tanto en los internudos como en los tocones. En los tocones e internudos en donde estuvieron presentes larvas de *Toxorhynchites*, la abundancia y diversidad de presas fue baja. Sin embargo, se observó que este depredador estuvo asociado positivamente con las especies de *Wyeomyia* en los internudos, y con *Ae. terreus* en los tocones. En ambos casos hubo una marcada estacionalidad, siendo la asociación con *Wyeomyia* durante todo el año. En los tocones, la asociación entre *Toxorhynchites* y *Ae. terreus* ocurrió sólo en primavera, ya que durante las otras estaciones no estuvieron presentes ninguna de las dos especies. En cuanto a las redes alimentarias establecidas en tocones e internudos, se pueden encontrar diferencias en la composición de especies que desempeñan funciones equivalentes en cada una de las fitotelmata.

Mosquitos que habitan en los huecos de los árboles:

Los huecos de árboles que acumulan agua (dendrotelmata) son uno de los tipos de fitotelmata más frecuentes en bosques tropicales y templados. Kitching (1971) analiza y discute las diferentes clasificaciones que se han adoptado para los huecos de los árboles y emite su propia clasificación basada en la estructura y el proceso de formación. Dividió a los huecos en dos grupos, los que mantienen la corteza revistiendo el interior y los que la pierden. A la primera categoría los denominó *pans* y a la segunda, *rot-holes*. Los *pans* están formados por el crecimiento de las partes del árbol ya sean raíces o ramas, mientras que los *rot-holes* requieren de agentes externos para su formación, como ser rotura de las ramas y posterior putrefacción. Por otro lado, el mismo autor (Kitching, 2000) homologó la terminología propuesta por Röhnert (1950), basada en la especialización de

los organismos a las plantas hospedadoras, para las comunidades de organismos que se desarrollan en los huecos de los árboles. A saber, estas comunidades están compuestas por tres categorías: dendrolimnetoxenos, que incluye organismos que son fácilmente dispersados por medios pasivos, siendo su presencia accidental; dendrolimnetofilos, que incluye las especies que se desarrollan en dendrotelmata y otros hábitats acuáticos; y dendrolimnetobiontes que incluye especies que son habitantes obligados y exclusivos de dendrotelmata.

Entre los integrantes de las comunidades de macroinvertebrados de los huecos de los árboles, los mosquitos son el grupo de insectos mejor representado tanto por su riqueza de especies como por su abundancia. Si bien las comunidades de organismos fueron extensamente estudiadas, las investigaciones en Argentina son escasas y los registros de las especies de mosquitos que los habitan provienen mayoritariamente de estudios taxonómicos.

La fauna de mosquitos reportada en huecos de árboles de Argentina está compuesta por 15 especies (Tabla 1) de las cuales *Ae. aegypti* es la única exótica, aunque presumiblemente, *Ae. albopictus*, hallada en 1998 en la provincia de Misiones, podría también estar presente en estos microhábitats que con frecuencia ha sido hallada en otras regiones de América. Los primeros estudios de Argentina en donde se reportaron inmaduros de mosquitos en huecos de árboles datan de la década de 1990, mientras que los estudios ecológicos recién se iniciaron en el nuevo milenio.

Brewer *et al.* (1991) recolectaron larvas de *Hg. spegazzini* de huecos de árboles en los alrededores de la ciudad de Córdoba (Camino San Carlos km 5,500), y en la localidad de Jesús María, provincia homónima, y adultos en Villa Allende, a 18 km de la capital provincial. Poco tiempo después, Maciá (1995a) capturó dos hembras adultas con trampas tipo CDC en la provincia de Mendoza, siendo ésta la especie de *Haemagogus* con distribución más austral en el país. Sin embargo, no se han reportado los sitios de cría que utiliza esa especie en la provincia.

En Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Campos (1994) encontró larvas de *Tx. theobaldi* en troncos ahuecados de *Ligustrum lucidum* Ait. y *Acer negundo* L. También en la provincia de Buenos Aires, Albicocco *et al.* (2011) encontraron larvas de *Tx. theobaldi* y dos especies de *Culex* en huecos de árboles no identificados. De 278 especímenes recolectados por los autores, la mayor abundancia correspondió a *Cx. eduardoi* (33,5 individuos por hueco; rango 2 a 41), seguido por *Cx. pipiens* (27,5; 16 a 39) y *Tx. theobaldi* (1 espécimen).

En el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Campos *et al.* (2011) hallaron en los huecos de los árboles dos especies de Culicidae, *Hg. leucocelaenus* y *Sa. albiprivus*, mientras que Rossi y Lestani (2014) colectaron larvas de *Or. fascipes*. Estos autores, además hallaron larvas de *Cx. (Anoedioparpa) canaanensis* y *Cx. (Anoedioparpa) originator* en huecos de árboles en el Parque Provincial Saltos del Moconá, ubicado en la misma provincia. La baja riqueza de especies hallada en los huecos de Misiones contrasta con los registros de mosquitos adultos que utilizan este tipo de fitotelmata como sitio de cría, debido a lo poco que han sido explorados estos microhábitats.

En inspecciones quincenales realizadas entre diciembre de 2009 y julio de 2011 en Pampa del Indio, provincia de Chaco, Stein *et al.* (2011, 2012) recolectaron larvas de *Ae. terreus*, *Hg. spegazzini* y *Hg. leucocelaenus*. Las larvas de ambas especies de *Haemagogus*, al igual que las hembras adultas de *Hg. spegazzini* capturadas sobre un operador, estuvieron presentes en primavera, verano y otoño, siendo más abundantes durante el otoño y el verano, coincidiendo con los meses de mayores precipitaciones y de temperaturas más altas, respectivamente. Respecto de los nichos ecológicos, *Hg. spegazzini* presentó valores bajos de superposición con *Hg. leucocelaenus* y *Ae. terreus*, siendo este patrón interpretado por los autores como una posible interacción competitiva entre las especies.

En la localidad de Aguaray, ecorregión de las Yungas, provincia de Salta, Mangudo *et al.* (2011) inspeccionaron 186 árboles entre marzo y abril de 2010. Estos autores observaron que 11 de ellos tenían huecos que almacenaban agua, en la mayoría de los cuales encontraron estados inmaduros de *Ae. aegypti*.

Mangudo *et al.* (2014), realizando estudios en la provincia de Salta durante tres años, inspeccionaron 1.206 árboles hallando agua en el 5 % de ellos. En el 15 % de los huecos con agua hallaron estados inmaduros de *Sa. purpureus* tanto en los árboles ubicados en parches de Yungas como en los de la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán. Los árboles de la ciudad en donde se detectó la presencia del mosquito distan de los parches boscosos entre 1,8 y 3,4 km. La abundancia de larvas observada por hueco fue baja (4,6; \pm EE 1,7), siendo el número medio de larvas por hueco similar entre el ambiente urbano y el selvático, aunque en una ocasión recolectaron 33 larvas de un hueco en la zona urbana. Si bien el número de inmaduros recolectado fue mayor en huecos con mayor volumen de agua, las cavidades de los huecos ocupados por *Sa. purpureus* fueron relativamente pequeñas, con un volumen

medio de 217 mL (DS \pm 148; rango de 10 a 3.450 mL), siendo el volumen de agua del 43 % de los huecos no mayor a los 30 mL. Estos autores observaron además, que la superficie de agua del 86 % de los huecos con *Sa. purpureus* no estuvo expuesta al sol directo debido a que las aberturas eran laterales y estrechas. Este patrón es consistente con la tendencia de los Sabetini de buscar huecos de árboles pequeños y a menudo con entradas crípticas (Mattingly, 1969). El porcentaje de huecos positivos para *Sa. purpureus* fue significativamente superior en el ambiente urbano (35 %) comparado con la selva (15 %), lo que refleja que la especie puede tolerar ambientes antrópicos. En cuanto a asociaciones con otras especies, los estados inmaduros de *Sa. purpureus* fueron frecuentemente (83 % de las muestras) colectados junto con larvas de *Ae. aegypti* y *Toxorhynchites* spp., y sólo en 17 % de las muestras fue única especie.

Por otro lado, en la misma localidad de San Ramón de la Nueva Orán, hallaron que *Ae. aegypti* fue la especie de mosquito más frecuente y abundante en los huecos de los árboles urbanos (Mangudo *et al.*, 2015). De 5.062 mosquitos recolectados en 11 especies de árboles (Tabla 2), el 92 % correspondió a *Ae. aegypti*. El número medio de individuos por hueco fue de 55 ± 13 , con un rango de 1 a 733, un número considerablemente alto de larvas comparado con reportes en huecos de árboles de otras regiones. Dicha abundancia estuvo correlacionada positivamente con el volumen de agua, el cual osciló entre 10 y 2.789 ml. *Aedes aegypti* se encontró como única especie en el 35 % de las muestras, y en las restantes junto a *Hg. spegazzini* (20 %), *Sa. purpureus* (10 %), *Tx. guadalupensis* (3 %) y *Ae. terreus* (4 %), siendo los coeficientes de las asociaciones con *Sa. purpureus* y con *Tx. guadelupensis* negativos.

Mangudo (2015) en San Ramón de la Nueva Orán, recolectaron larvas de *Tx. guadelupensis* de huecos de árboles tanto en parches de Yunga como en la ciudad, incluso en los sectores más alejados de la selva, distante de 3 a 5 km, observándose que la especie se desarrolla en ambientes urbanos y que no se trató de ocurrencias esporádicas de individuos que se dispersaron desde la selva. Frecuentemente, las asociaciones de *Tx. guadelupensis* con otros mosquitos fueron negativas, probablemente debido a su condición de depredador obligado, ya que las otras especies de culicidos son sus presas (Mangudo *et al.*, 2016a).

En los huecos de los árboles cohabitan simultáneamente pocas especies de mosquito. Srivastava (2005) sugirió que esto no se debería a la exclusión competitiva, sino a la alta tasa de disturbios por sequía del sistema. Este patrón se evidencia en las

diversas prospecciones realizadas en Argentina hasta la fecha. Si bien en los relevamientos en Salta (Mangudo 2015; Mangudo et al., 2014; 2015; 2016a) se identificaron seis especies de mosquito en huecos de árboles, se detectaron mayormente una y hasta tres especies coexistiendo en un mismo hueco, probablemente debido a que su reducido tamaño los haría más susceptibles a la desecación. Esta presunción, en parte es corroborada por las observaciones de Mangudo, quien en repetidas visitas a esos huecos, desde el final del otoño hasta fines de primavera, los halló secos (Mangudo, com. pers). En Chaco (Stein et al., 2011, 2012) como en el Bajo Delta del Paraná (Albicocco et al., 2011) también se registraron máximos de tres especies cohabitando en el mismo hueco.

El conocimiento actual nos indica que de 23 provincias, en 14 se han registrado mosquito especialistas que se desarrollan en huecos de árboles. Los relevamientos de estos hábitats hasta el presente se han concentrado mayoritariamente en las regiones boscosas del norte del país. Las provincias de Misiones y Salta presentan la mayor riqueza (12 y 9 especies, respectivamente) posiblemente debido a los ambientes selváticos, y a las frecuentes investigaciones que se realizaron en ellas. Sin embargo otras provincias como Jujuy, Tucumán, Chaco y Formosa, podrían presentar igual riqueza de especies debido a que en ellas también hay grandes territorios selváticos. *Haemagogus spegazzini* es el habitante de huecos más ampliamente distribuido en el país. Se lo registró en su estado adulto, en 13 provincias. Le siguen *Hg. leucocelaenus* y *Ae. terreus*, presentes en siete provincias. No obstante, los hallazgos de estados inmaduros en huecos de árboles, sólo se reportaron para cuatro provincias: en Córdoba *Hg. spegazzini*; en Misiones *Hg. leucocelaenus*; en Corrientes *Ae. terreus* y en Salta *Hg. spegazzini* y *Ae. terreus*. Respecto de las especies pertenecientes a la tribu de los Sabethini, estarían restringidas a las provincias del norte debido a sus hábitos tropicales y subtropicales. En las regiones templadas y frías, la riqueza de especies es menor, siendo más frecuente encontrar en los huecos, mosquitos generalistas del género *Culex*. Como se mencionó, en ambientes urbanos y suburbanos de Salta (Mangudo, 2015), los huecos de los árboles son ocupados asimismo, por el mosquito invasor *Ae. aegypti*. En la provincia de Buenos Aires, este mosquito también fue recolectado de huecos de árboles (Obs. Campos), lo que hace suponer que en zonas urbanas de otras regiones del país, estos hábitats puedan ser colonizados por *Ae. aegypti*, y posiblemente también por *Ae. albopictus*. A medida que se exploren nuevas regiones, podrá confirmarse esta presunción, y además, ampliar el inventa-

rio de especies nativas que utilizan huecos de árboles como sitio de cría.

Mosquitos que habitan en otros tipos de fitotelmata:

Muy poco se conoce sobre la biología de las especies de mosquitos que se desarrollan en fitotelmata diferentes a las mencionadas en los ítems anteriores. Se conoce algunos aspectos de la ecología de *Is. paranensis*, un mosquito cuyas estados inmaduros se desarrollan en las axilas de *Scirpus giganteus* (Kunt), una Cyperaceae que forma matas densas en terrenos inundables. Por otro lado, dos estudios sobre biodiversidad, uno de ellos realizado en la región subtropical (Campos et al., 2011) y otro en la región templada de Argentina (Albicocco et al., 2011), presentaron inventarios de especies de mosquitos asociados a diferentes tipos de fitotelmata.

Isostomyia paranensis fue estudiado en La Reserva Natural de Punta Lara, provincia de Buenos Aires por Marti et al. (2007). Estos autores mencionan como sitio de cría de los estados inmaduros de este mosquito a las axilas de *S. giganteus*. Al comparar la abundancia de larvas con las precipitaciones, observaron que ambas variables se correlacionaron negativamente, destacando que la presencia de agua en las axilas de las plantas no proviene de las lluvias sino de la inundación ocasionada por la fluctuación del nivel del agua del Río de La Plata. Observaron que *Is. paranensis* fue el único mosquito inquilino de *S. giganteus*, aunque ocasionalmente encontraron en sus axilas larvas de *Ae. albifasciatus*, un mosquito que se desarrolla habitualmente en charcos de inundación. Al hacer disecciones de larvas del estadio IV de *Is. paranensis*, hallaron algas como parte del contenido estomacal, y destacan que no encontraron restos de presas. En el laboratorio, estos autores observaron que las larvas de los estadios III y VI atacaron a sus conoespecíficos matándolos sin ingerirlos. Esos ataques se produjeron entre larvas de los últimos dos estadios, sin observarse que lo hicieran con los estadios más tempranos. Campos y Zavortink (2010), muestreando en el mismo sitio, hallaron larvas de *Wyeomyia lecostigma* conviviendo con las larvas de *Is. paranensis*. Estos autores observaron que las larvas de los estadios III y IV de *Is. paranensis* tienen hábitos depredadores, siendo éstos facultativos. Durante la captura, la larva de *Is. paranensis* toma a la presa por la mitad del abdomen, e ingiere los tejidos blandos y descarta la cutícula. Posiblemente ésta haya sido la causa por la cual Marti et al. (2007) no hallaron restos de presas visibles en el tubo digestivo de las larvas examinadas. Maciá (1995b) destaca que la actividad de los adultos de *Is. paranensis* en la región ocurre entre octubre y abril, con una máxima abundancia en

marzo y abril, siendo más activo durante el atardecer. Marti *et al.* (2007) infieren por sus hallazgos que *Is. paranensis* podría hibernar en estado de larva.

Albicócco *et al.* (2011) estudiaron la composición de las comunidades de mosquitos en fitotelmata de la región templada y húmeda de Argentina. Hallaron nueve especies de mosquitos en nueve tipos de fitotelmata (Tabla 2). Algunas especies como *Is. paranensis* fueron halladas en un solo tipo de fitotelmata, en contraposición a otras que fueron más ubicuas, utilizando dos o más tipos de plantas, como por ejemplo las especies de *Culex* (*Phytotelmatomyia*) que se detectaron en las axilas de las especies de *Eryngium* y *Sagittaria montevidensis* y *Wy. leucostigma* hallada en *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa y Poitr Speg) y *Typha latifolia* L. Los autores concluyen que en la región templada, la riqueza de

mosquitos en fitotelmata es más baja que en áreas tropicales, pero manteniendo el patrón de especificidad con las plantas hospedadoras.

Campos *et al.* (2011) elaboraron una lista para el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, en donde citan 14 tipos de fitotelmata que son habitadas por 26 especies de mosquitos (Tabla 2). Destacan que en la región subtropical de Argentina, la mayor diversidad de mosquitos pertenece a la tribu Sabethini en contraposición a la región templada en donde predominan los Culicini. En ese estudio se menciona que el invasor *Ae. aegypti* fue hallado en las axilas de *Philodendron bipinnatifidum* Schott ex Endlicher. Ese hallazgo tiene relevancia epidemiológica, debido a que esa especie es utilizada como planta ornamental.

Gastrotelmata

Gastrotelmata es el término que se acuñó a los microambientes acuáticos que se forman por la acumulación de agua en las conchas de los moluscos muertos (Fig. 7). Este tipo de microambiente es uno de los menos estudiados, y solo se conocen unos pocos componentes de sus comunidades, representados por tres géneros de rotíferos, y dípteros de la familia Culicidae y Psychodidae (Williams, 2006; Mangudo *et al.*, 2016b).

El único reporte de mosquitos criando en gastrotelmata en Argentina, corresponde a un estudio realizado en las Yungas, provincia de Salta. En esa ocasión, se hallaron estados inmaduros de *Li. durhamii* en conchas de caracoles nativos pertenecientes al género *Megalobulimus* Miller, en tres sitios de la selva, siendo ésta la única especie de mosquito. Como fauna acompañante, se hallaron larvas de *Psychodidae* (Mangudo *et al.*, 2016b).

En 2011 se reportó el ingreso del caracol gigante africano *Achatina fulica* (Bowdich) en el noreste de Argentina, y dado su potencial reproductivo y la falta de depredadores, se fue dispersando por la selva Paranaense en las provincias de Misiones y Corrientes (Gutiérrez *et al.*, 2011), aunque su presencia se presume desde 2007 (Gutiérrez *et al.*, 2012). Si bien no se han reportado mosquitos

utilizando sus conchas como sitio de cría, podría esperarse que algunas especies nativas de esa región pudieran colonizarlos, entre ellos *Li. durhamii*, aunque el mayor riesgo ocurriría si lo colonizara el vector *Ae. aegypti*, quien fue reportado en Tanzania utilizando este tipo de microambientes (Trpis, 1972; 1973). Los estudios de Trpis (1973) muestran que *A. fulica* invade tanto biotopos urbanos, suburbanos, como áreas rurales. La densidad de caparazones estimada en la península de Msasani, Tanzania fue de 228 por hectárea y en el 84 % de las conchas se hallaron larvas de *Ae. aegypti*, estimándose una densidad de 1.100 larvas por hectárea. Por otro lado, al final de la estación seca, un 4 % de las conchas contenían huevos viables de *Ae. aegypti*. Este microambiente podría ser un potencial sitio de cría y medio de dispersión de este vector en Argentina, dado que *A. fulica* fue hallado en zonas urbanas de la localidad de Puerto Iguazú, provincia de Misiones (Gutiérrez *et al.*, 2012), en donde la población de *Ae. aegypti* está bien representada, al igual que la de *Ae. albopictus*. Este último mosquito fue hallado criando en conchas de caracoles en Cameroon, África central (Simard *et al.*, 2005), siendo factible que pudiera colonizar tanto el caracol introducido *A. fulica* como especies nativas del género *Megalobulimus*.

Huecos en las rocas

Los huecos en las rocas (Fig. 8) (en inglés *rock holes*) son microambientes que difieren de los charcos en suelos rocosos (*rock pools*), debido a que son cavidades relativamente pequeñas, que se for-

man por erosión o por burbujas de gases retenidos durante el proceso de enfriamiento de las rocas volcánicas. Los huecos pueden hallarse tanto en el suelo como en paredes rocosas. Estos microambien-

tes han sido poco estudiados respecto a los mosquitos que los habitan, y las especies que los aprovechan como sitio de cría son en su mayoría ubicuas, utilizando una gran variedad de microambientes para desarrollarse. Las especies que se hallaron desarrollándose en huecos de roca son *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* y *Aedes simpsoni* (Theobald), todas ellas pertenecientes al subgénero *Stegomyia* (Wiseman *et al.*, 1939 en Trpis *et al.*, 1971) y varias especies del subgénero *Aedes* (*Finlaya*) (Horsfall, 1955) reportadas para África, Asia y Australia. Laird (1988), menciona que los huecos pequeños en rocas podrían ser un estado de transición que permite a las especies que habitan en fitotelmata, pasar a colonizar recipientes artificiales creados por el hombre. Evidencia de ello es que muchas de las especies que se hallaron en los huecos de las rocas, también son habitantes frecuentes de contenedores artificiales.

En Argentina, si bien *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* están presentes, no hay reportes de estas especies criando en huecos de roca. Tampoco se han realizado estudios sobre la ecología de mosquitos nativos que se desarrollan en ese tipo de micro-

ambiente. Sin embargo, se han registrado cuatro especies que los utilizan: *Aedes milleri* y *Aedes crinifer* fueron halladas en la localidad de Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires (Campos, 2011), y *Aedes rhyacophilus* (García y Casal, 1968; Rossi y Lestani, 2014) y *Aedes fluviatilis* (García y Casal, 1968), en formaciones basálticas, en la provincia de Misiones. Campos (2011) menciona la presencia de una especie indeterminada de *Culex* (*Culex*) en los mismos huecos en donde halló las dos especies de *Aedes* citadas anteriormente. Todas las especies halladas en huecos de roca en Argentina, excepto *Ae. rhyacophilus* y *Ae. crinifer*, utilizan habitualmente fitotelmata como sitios de cría. *Aedes rhyacophilus* es la única que fue exclusivamente hallada en huecos de roca, mientras que *Ae. crinifer* es un mosquito típico de charcos de inundación. Si bien se conoce que las larvas de algunas especies del género *Haemagogus* se desarrollan en huecos de roca (Lane, 1953), ninguna de las cuatro especies presentes en Argentina (*Hg. leucoceleanus*, *Hg. janthinomyis*, *Hg. spegazzini*, *Hg. capricornis*), han sido reportadas para ese tipo de microambiente.

Estudios sobre mosquitos adultos que se crían en microambientes acuáticos naturales

El conocimiento de la ecología de los imágos de las especies de mosquitos cuyos estados inmaduros se desarrollan en microambientes acuáticos naturales, proviene mayormente de estudios generales sobre comunidades de mosquitos. Una de las primeras publicaciones conteniendo información bionómica es la de la Misión de Estudios de Patología Regional Argentina (M.E.P.R.A.), un instituto fundado en 1926 por el Dr. Salvador Mazza cuyo fin era diagnosticar y estudiar las enfermedades desconocidas del norte argentino (Manso *et al.*, 1953; Pérgola, 2011). Manso *et al.* (1953), en recorridos por el norte de Argentina y sur de Bolivia, mencionan como llamativa la presencia de *Hg. spegazzini* (Syn. *Hg. uriartei*) en viviendas, en especial en la localidad Profesor Salvador Mazza de Salta. También destacan el hallazgo de machos y hembras sobre flores de *Croton sarcopetalus* Mull. Arg. (Euphorbiaceae). La mayoría de los mosquitos fueron capturados sobre cebo humano, durante el día, siendo más activos entre las 12 y 15 hs. Respecto a *Hg. leucoceleanus* (citada como *Aedes* (*Gualteria*) *leucoceleanus*), destacan que fueron capturados conjuntamente con *Hg. spegazzini* a una altitud de dos mil metros.

Hack *et al.* (1978) mencionan algunas observaciones sobre la etología de los mosquitos en la provincia de Corrientes, durante sesiones de captura sobre humanos y utilizando una trampa Shannon con

luz durante la noche. Destacan que *Wy. muehlensi* (Syn. *Phoniomyia muehlensi*) fue una especie marcadamente antropófila y diurna, presente durante todo el año excepto en julio, siendo más abundante entre septiembre y diciembre. Su mayor actividad de vuelo coincidió con las temperaturas más altas del día y soportando vientos con velocidades que fueron de 0 km/h a 35 km/h, mostrando correlación positiva con el aumento de la velocidad del viento hasta 20 km/h. Por otro lado, observaron que la actividad de *Wy. muehlensi* fue entre los 40 y 95 % de humedad relativa ambiente. Otra especie estudiada fue *Hg. spegazzinii* (Syn. *Hg. uriartei*), que también fue capturada durante las horas de luz natural, pero sin mostrar comportamiento antropofílico. Todas las capturas fueron realizadas con la trampa Shannon y debido al escaso número de individuos no pudieron establecer su patrón estacional, ni correlaciones con los parámetros ambientales.

Ronderos *et al.* (1992), utilizando trampas CDC provistas de CO₂, en la provincia de Buenos Aires capturaron las siguientes especies: *Cx. imitator*, *Hg. leucoceleanus*, *Is. paranensis* (Syn. *Runchomyia paranensis*), *Sa. intermedius* y *Wy. leucostigma*. Basándose en la presencia/ausencia de las especies en los diferentes meses de captura establecieron los patrones estacionales. *Culex imitator* estuvo presente desde octubre hasta mayo; *Hg. leucoceleanus* estuvo

restringida a los meses de abril y mayo; *Is. paranensis* de diciembre a junio; *Sa. intermedius* en marzo, mayo y junio y *Wy. leucostigma* en abril. Destacan además, que en el conjunto de la comunidad de mosquitos, *Hg. leucocelaenus*, *Sa. intermedius* y *Wy. leucostigma* fueron las especies menos abundantes.

Maciá (1995b) estudió el patrón de actividad horaria de *Is. paranensis* en Punta Lara, provincia de Buenos Aires, utilizando trampas CDC provistas de dióxido de carbono como atrayente, notando que el 85 % de las capturas se realizaron durante el día, con una actividad nocturna del 15 %. La curva de periodicidad la caracterizó como bimodal, observando un momento de máxima captura durante la caída del sol y un segundo pico menos pronunciado al amanecer. Advirtió además, que las hembras en busca de comida sanguínea presentaron una actividad que se producía en forma de “olas”, con períodos de apariciones repentinas de muchas hembras, alternados con otros de escasa cantidad de individuos. El mismo autor (Maciá, 1997) estudiando la estructura de edades de mosquitos adultos en la misma localidad, observó que las hembras de *Is. paranensis* capturadas durante dos años de muestreo fueron paras y presentaron sus ovarios en el estado II según la clasificación de Christophers. En base a esto, sugiere que las hembras completan su primera oviposición de forma autógena (sin ingesta de sangre), y destaca que si las hembras fueran autógenas, podrían ser atraídas por un hospedador solamente después de completar el primer ciclo gonotrófico. Esto explicaría,

según el autor, que las trampas CDC hayan atraído solamente hembras paras.

Oscherov et al. (2007) en relevamientos de Culicidae de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, capturaron a *Li. durhamii*, siendo esta la especie más frecuente en las capturas sobre cebo humano, reflejando un comportamiento antropofílico, ya que las capturas con trampas de luz tipo CDC, fueron ocasionales. Esta especie fue detectada solamente en ambiente boscoso, donde habría mayor disponibilidad de sitios de cría del mosquito, en contraposición a los pastizales donde no fue capturada.

En la ciudad de Resistencia, provincia de Chaco, y ambientes suburbanos y naturales cercanos a esa ciudad, Stein et al. (2013b) evaluaron el efecto de diferentes cebos animales como atractivos para las especies de mosquitos. De las especies que crían en microambientes acuáticos naturales, capturaron tres especies de *Wyeomyia* y una de *Haemagogus*. *Wyeomyia diabolica* y *Wy. mulhensi* fueron marcadamente zoofílicas, siendo recolectadas tanto con conejo como con gallina, utilizados como cebos, mientras que *Wy. melanocephala* y *Hg. spegazzini* fueron recolectadas sobre humanos. En cuanto a la actividad diaria de búsqueda de hospedador, todas las especies fueron diurnas, y las capturas de *Wyeomyia* fueron entre las 9 y las 17 hs, y hasta la 15 hs las de *Hg. spegazzini*. En un estudio previo Stein et al. (2011) realizando capturas sobre humano, ya habían observado que las hembras de *Hg. spegazzini* tiene una actividad de picada durante las horas diurnas.

Consideraciones finales

De las 85 especies de mosquitos de Argentina cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata (Tabla 2), se conoce la planta hospedadora de 43 (50,6 %) (Tabla 1). Esos registros provienen de las provincias de Misiones, Formosa, Chaco, Corrientes (región Nordeste), Tucumán, Salta (región Noroeste), Santa Fe y Buenos Aires (región Pampeana). Las otras 15 (65 %) provincias de Argentina no han sido exploradas, ni la diversidad de fitotelmata ni sus mosquitos huéspedes. Sin embargo, se conoce de algunas de esas provincias, a través de registros de mosquitos adultos capturados con trampas durante estudios de biodiversidad y pesquisas sanitarias, la existencia de mosquitos que utilizan microambientes como sitio de cría.

Según los registros de distribución geográfica de las especies de mosquitos de Argentina (Rossi, 2015), se puede inferir que la mayoría las especies de Sabethini se hallan distribuidas en la región sub-

tropical de Argentina (norte), desplazándose dos especies, *Is. paranensis* y *Wy. leucostigma* hasta la región templada (este). Una tercera especie (omitida por Rossi, 2015) es *Sa. intermedius*, citada por Ronderos et al. (1992) para la selva Paranaense en la provincia de Buenos Aires. Similar distribución presentan las especies de *Toxorhynchites*, estando presente en la región templada *Tx. theobaldi*. Dentro de la región subtropical, se destacan dos grandes selvas: en el noreste, la selva Paranaense, y en el noroeste la de las Yungas. La mayor cantidad de registros de mosquitos que crían en fitotelmata provienen de la selva Paranaense, siendo las Yungas hasta el momento, escasamente explorada. Sin embargo, debido a la gran diversidad vegetal y al estado virgen de la selva de las Yungas, el número de especies de mosquitos habitantes de fitotelmata podría ser mucho mayor que el conocido hasta la actualidad.

Un dato a destacar es la presencia de *Cx. imitator* en la provincia de Buenos Aires, citado por Ronderos *et al.* (1992), éste sería el único registro de una especie del subgénero *Microculex* para la región pampeana, estando presente desde octubre a mayo. Esta especie fue omitida para la provincia de Buenos Aires, en la reciente lista de Rossi (2015).

En términos especulativos, y debido a la amplia distribución de las especies de *Eryngium* en todas las regiones del país (Martinez, 2005), cabría esperarse que de las especies que utilizan fitotelmata como sitio de cría, las del subgénero *Culex* (*Phytotelmatomyia*) sean las de mayor distribución geográfica en Argentina.

Tabla 1. Lista de especies de mosquitos de Argentina que utilizan fitotelmata como sitio de cría. Categorías: (E) Especialista: Especie de mosquito que utilizan fitotelmata como único hábitat de cría; (F) Foránea: Especie de mosquito que ocasionalmente quedan atrapadas en fitotelmata; (G) Generalista: Especie de mosquito que utiliza indistintamente fitotelmata u otro tipo de ambiente acuático como sitio de cría.

Especie	Categoría	Especie	Categoría
Anophelinae		<i>Sa. (Sab.) belisarioi</i>	E
<i>An. (Ker.) bambusicolus</i>	E	<i>Sa. (Sab.) cyaneus</i>	E
<i>An. (Ker.) cruzzi</i>	E	<i>Sa. (Sab.) purpureus</i>	E
<i>An. (Ker.) laneanus</i>	E	<i>Sa. (Sbn.) intermedius</i>	E
Culicinae		<i>Sa. (Sbn.) melanonymphe</i>	E
Aedini		<i>Sa. (Sbo.) chloropterus</i>	E
<i>Ae. (Ger.) fluviatilis</i>	E	<i>Sh. fluviatilis</i>	E
<i>Ae. (Och.) albifasciatus</i>	F	<i>Tr. castroi</i>	E
<i>Ae. terreus</i> ^a	E	<i>Tr. compressum</i>	E
<i>Hg. (Con.) leococelaenus</i>	E	<i>Tr. obscurum</i>	E
<i>Hg. (Hag.) spegazzini</i>	E	<i>Tr. pallidiventer</i>	E
<i>Hg. (Hag.) capricornii</i>	E	<i>Tr. simile</i>	E
<i>Hg. (Hag.) janthinomys</i>	E	<i>Wy. (Den.) luteoventralis</i>	E
Culicini		<i>Wy. (Men.) leucostigma</i>	E
<i>Cx. (And.) canaanensis</i>	E	<i>Wy. (Mia.) codiocampa</i>	E
<i>Cx. (And.) chaguanco</i>	E	<i>Wy. (Mia.) limai</i>	E
<i>Cx. (And.) originator</i>	E	<i>Wy. (Mia.) lutzi</i>	E
<i>Cx. (Car.) soperi</i>	E	<i>Wy. (Mia.) oblita</i>	E
<i>Cx. (Cux.) acharistus</i>	G	<i>Wy. (Mia.) sabethea</i>	E
<i>Cx. (Cux.) dolosus</i>	G	<i>Wy. (Mia.) serrata</i>	E
<i>Cx. (Cux.) eduardoi</i>	G	<i>Wy. (Nuz.) lateralis</i>	E
<i>Cx. (Cux.) fernandezi</i>	E	<i>Wy. (Pho.) diabolica</i>	E
<i>Cx. (Cux.) mollis</i>	G	<i>Wy. (Pho.) flabellata</i>	E
<i>Cx. (Cux.) pipiens</i>	G	<i>Wy. (Pho.) fuscipes</i>	E
<i>Cx. (Cux.) quinquefasciatus</i>	G	<i>Wy. (Pho.) muehlensi</i>	E
<i>Cx. (Cux.) spinosus</i>	E	<i>Wy. (Pho.) pilicauda</i>	E
<i>Cx. (Mcx.) davisi</i>	E	<i>Wy. (Pho.) quasilongirostri</i>	E
<i>Cx. (Mcx.) imitator</i>	E	<i>Wy. (Pho.) tripartita</i>	E
<i>Cx. (Mcx.) neglectus</i>	E	<i>Wy. serratoria</i>	E
<i>Cx. (Mcx.) pleuristriatus</i>	E	<i>Wy. (Spi.) mystes</i>	E
<i>Cx. (Phy.) castroi</i>	E	<i>Wy. (Tra.) aporonoma</i>	E
<i>Cx. (Phy.) hepperi</i>	E	<i>Wy. (Wyo.) arthrostigma</i>	E
<i>Cx. (Phy.) renatoi</i>	E	<i>Wy. (Wyo.) medioalbipes</i>	E
Orthopodomyiini		<i>Wy. (Wyo.) melanocephala</i>	E
<i>Or. peytoni</i>	E	Toxorhynchitini	
<i>Or. fascipes</i>	E	<i>Tx. (Ank.) purpureus</i>	E
<i>Or. sampaioi</i>	E	<i>Tx. (Lyn.) bambusicola</i>	E
Sabethini		<i>Tx. (Lyn.) cavalierii</i>	E
<i>Is. espini</i>	E	<i>Tx. (Lyn.) guadeloupensis</i>	E
<i>Is. paranensis</i>	E	<i>Tx. (Lyn.) haemorrhoidalis separatus</i>	E
<i>Li. durhamii</i>	E	<i>Tx. (Lyn.) solstitialis</i>	E
<i>On. brucei</i>	E	<i>Tx. (Lyn.) theobaldi</i>	E
<i>On. personatum</i>	E		
<i>Ru. (Run.) frontosa</i>	E		
<i>Ru. (Run.) reversa</i>	E		
<i>Sa. (Dav.) petrocchiai</i>	E		
<i>Sa. (Pey.) identicus</i>	E		
<i>Sa. (Pey.) soperi</i>	E		
<i>Sa. (Pey.) undosus</i>	E		
<i>Sa. (Pey.) aurescens</i>	E		
<i>Sa. (Sab.) albiprivus</i>	E		

a: subgénero incierto

Tabla 2. Provincias, plantas hospedadoras y referencias bibliográficas, referida a Culicidae de Argentina cuyos estados inmaduros fueron hallados en fitotelmata.

Provincia: BA: Buenos Aires; C: Corrientes; Ch: Chaco; SF: Santa Fe; M: Misiones; S: Salta; T: Tucumán.

Planta hospedadora: A: *Alocasia* sp.; Ad: *Aechmea distichantha* Lemaire; B: Bromeliaceae no identificada; Ba: Bambú no identificado; Bau: *Bauhinia* sp. (Fabaceae); Bp: *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. (Moraceae); Cs: *Citrus sinensis* Osbeck (Rutaceae); Dr: *Delonix regia* (Bojer) Raf. (Fabaceae); E: *Eryngium* sp.; Ec: *Eryngium cabreriae* Pontiroli; Ee: *Eryngium elegans* Cham. y Schltldl.; Eeb: *Eryngium eburneum* Decne; Eed: *Euterpes edulis* Martius; Eh: *Eryngium horridum* Malne; En: *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae); Ep: *Eryngium pandanifolium* Cham. y Schltldl.; Es: *Eryngium serra* Cham. y Schltldl.; Est: *Eryngium stenophyllum* Urb.; Eq: *Equisetum* sp.; F: *Ficus* sp. (Moraceae); G: *Guadua* sp.; Gc: *Guadua chacoensis* (Rojas) Londoño y Peterson; Gt: *Guadua trinitii* (Nees) Ness ex Ruprecht; I: *Inga* sp.; J: *Jacaranda* sp. (Bignoniaceae); Li: *Lagerstroemia indica* (L.) Pers. (Lythraceae); M: *Morus* sp. (Moraceae); Mc: *Merostachys clausenii* Munro; Mi: *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae); My: Mirtaceae; Mp: *Myrcianthes pungens* (Berg.) Legr.; Ni: No identificado; Pb: *Philodendron bipinnatifidum* Schott ex Endlicher; Sg: *Scipus giganteus* (Kunt) (= *Androtricum giganteus*); Sm: *Sagittaria montevidensis* Cham. y Schltldl.; Tl: *Typha latifolia* L.; Tn: *Thevetia nereifolia* Juss. (Apocynaceae); Zb: *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa y Poitr Speg); Vf: *Vriesea friburgensis* Mez.

Culicidae	Provincia	Planta hospedadora	Bibliografía
Alismataceae^a			
<i>Cx. castroi</i>	BA	Sm	1
<i>Cx. hepperi</i>	BA	Sm	1
Apiaceae			
<i>Ae. albifasciatus^b</i>	BA	Ec	13
<i>Cx. castroi</i>	BA-M	Eeb-Ec-Eh-Ep-Es-E	1-2-8-12-15-13-18-19
<i>Cx. hepperi</i>	BA	Eeb-Ep-Es-E	1-13
<i>Cx. renatoi</i>	BA	Eeb-Ec-Ee-Eh-Ep-Es-Est-E	1-8-12-13-18-63-64
<i>Cx. spinosus</i>	BA	E	19
<i>Cx. sp.</i>	BA-M	Ee-Ep-E	1-15
Araceae			
<i>Ae. aegypti</i>	M	Pb	15
<i>Cx. hepperi</i>	BA	A	1
<i>On. brucei^c</i>	M	Pb	15
<i>Wy. sp.</i>	M	Pb	15
Arecaceae			
<i>Cx. chaguanco</i>	M	Eed	15
<i>Li. durhamii</i>	M	Eed	15
<i>Tr. compressum</i>	M	Eed	15
<i>Wy. muehlensis</i>	M	Eed	15
Bromeliaceae			
<i>Ae. aegypti</i>	T	Ad	84
<i>An. cruzi cruzi</i>	M	B	28
<i>Cx. davisii</i>	C	Ad	87
<i>Cx. fernandezi</i>	T	Ad	84
<i>Cx. imitator</i>	C-M-T-(SF-C-Ch)d	Ad-Vf	15-81 ^d -84-87
<i>Cx. pleuristriatus</i>	M	B	75
<i>Cx. quinquefasciatus</i>	C-T	Ad	84-87
<i>Tr. pallidiventer</i>	M	Ad	15
<i>Tx. bambusicola</i>	M	Ad	15
<i>Tx. cavalerii</i>	M	B	26
<i>Tx. haemorrhoidalis</i>	C-(SF-C-Ch)d	Ad	9-81 ^d
<i>Tx. guadalupensis</i>	T	Ad	84
<i>Tx. solstitialis</i>	M	Ad-Vf	15
<i>Tx. sp.</i>	M	Ad	15
<i>Wy. diabolica</i>	M	B	27
<i>Wy. limai</i>	M	Ad	15
<i>Wy. medioalbipes</i>	M	B	75
<i>Wy. muehlensi</i>	C-(SF-C-Ch)d	Ad	81 ^d -87
<i>Wy. quasilongirostri</i>	M	Ad	15
Cyperaceae			
<i>Ae. albifasciatus^b</i>	BA	Sg	59
<i>Is. paranensis</i>	BA	Sg	1-16-59
<i>Wy. leucostigma</i>	BA	Sg	Obs. REC ^e
Equisetaceae			
<i>Wy. arthrostroma</i>	S	Eq	27

Huecos de árboles	Provincia	Planta hospedadora	Bibliografía
<i>Ae. aegypti</i>	S	Bau-Bp-Cs-Dr-En-F-J-M-Mi-Li-Tn	
<i>Ae. terreus</i>	C-S	NI	53-55
<i>Cx. canaanensis</i>	M	NI	55-Obs. REC ^e
<i>Cx. chaguanco</i>	S	NI	75
<i>Cx. originator</i>	M	NI	21
<i>Cx. eduardoi</i>	BA	NI	75
<i>Cx. pipiens</i>	BA	NI	1
<i>Hg. leucocelaenus</i>	M	NI	1
<i>Hg. spegazzini</i>	S	NI	15
<i>Or. falscipes</i>	M	NI	55
<i>Sa. albiprivus</i>	M	NI	75
<i>Sa. petrocchiaie</i>	S	Bau-NI	15
<i>Sa. purpureus</i>	S	Bau-Bp-F-I- J-Li-M-Mp-My	56
<i>Tx. guadalupensis</i>	S	NI	54-55
<i>Tx. theobaldi</i>	BA	NI	55
			1-7
Poaceae (Bambusoidea)			
<i>Ae. terreus</i>	C	G	11
<i>An. bambusicolus</i>	M	Ba	28
<i>Cx. neglectus</i>	M	Gc	75
<i>Cx. soperi</i>	M	Ba	75
<i>Ru. reversa</i>	M	Gc-Gt	15
<i>Sa. aurescens</i>	C-M	G-Gc-Mc	11-15
<i>Sa. identicus</i>	M	Gc	15
<i>Sa. undosus</i>	C	G	11
<i>Tr. pallidiventer</i>	M	Gt-Mc	15
<i>Tx. bambusicola</i>	M	Ba-Gc	15-27
<i>Tx. guadeloupensis</i>	C-M	G-Gc	11-15-75
<i>Tx. theobaldi</i>	M	Mc	15
<i>Tx. sp.</i>	C	G	11
<i>Wy. codiocampa</i>	C-M	Ba-G-Gc-Gt	11-15-27
<i>Wy. limai</i>	M	Mc	15
<i>Wy. sabethea</i>	M	Gc-Gt-Mc	15
<i>Wy. serrata</i>	M	Gc	15
<i>Wy. spp.</i>	C-M	G-Gc-Gt-Mc	11-15
Poaceae (Ehrhartoideae)			
<i>Wy. leucostigma</i>	BA	Zb	1
Typhaceae			
<i>Wy. leucostigma</i>	BA	TI	1
Hojas caídas no identificadas			
<i>Cx. acharistus</i>	M	-	75

a: En negrita, familia de plantas; b: Especie cuyos estados inmaduros se desarrollan en charcos de inundación y ocasionalmente quedan retenidos en las axilas de las fitotelmata terrestres; c: Citada por los autores como *Wyeomyia (Dendromyia) belkini* Casal y García; d: Los autores mencionan las especies de Culicidae sin discriminan por provincia; e: Observación R. E. Campos.



Figura 1. A: Hueco de árbol formado por la ruptura de una rama y posterior putrefacción, B: Hueco de árbol formado por la bifurcación de las ramas (visto desde arriba).

Figura 2. A: Tocón formado por la ruptura del tallo del bambú, B: Internudo de bambú perforado.





Figura 3. Bromeliaceae epífita.



Figura 4. A: Nepenthaceae, B: Sarraceniaceae.



Figura 5. Vaina floral de *Euterpes edulis* Martius (Areaceae).



Figura 6. Oquedades en hongos.



Figura 7. Gastrotelmata (*Megalobulimus* sp.). Foto cedida por Carolina Mangudo.



Figura 8. Hueco en roca.

Bibliografía

1. Albicócco AP, Carbajo AE, Vezzani D. 2011. Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. *J Vect Ecol.* 36: 437-446.
2. Balseiro EG. 1983. Observaciones sobre la selectividad de áreas de postura en una población local de *Culex castroi* Casal y García (Diptera, Culicidae). *Rev Soc Entomol Argent.* 42: 125-130.
3. Beaver RA. 1983. The communities living in *Nepenthes* pitcher plants: fauna and food webs. Pp. 29-54. En: Frank JH, Lounibos LP, eds. *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insects communities.* Plexus Inc. pp. 129-159.
4. Blaustein L, Schwartz SS. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Isr J Zool.* 47: 303-312.
5. Bradshaw WE, Holzapfel CM. 1977. Interaction between photoperiod, temperature, and chilling in dormant larvae of the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus* Coq. *Biol Bull.* 152: 147-158.
6. Brewer M, Almirón W, Bianchini N, Buffa L. 1991. Fauna de Culicidae (Diptera) de Córdoba, República Argentina. *Bol Acad Nac Ciencias Córdoba.* 59: 241-249.
7. Campos RE. 1994. Presencia de *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev Soc Entomol Argent.* 53: 120.
8. Campos RE. 2010. *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macroinvertebrate communities, including a review and bibliography. *Hydrobiologia.* 652: 311-328.
9. Campos RE. 2011. Expanding the distribution of two species of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Argentina and notes on their bionomics. *Rev Soc Entomol Argent.* 70: 379-381.
10. Campos RE. 2013. The aquatic communities inhabiting internodes of two sympatric bamboos in Argentinean subtropical forest. *J Insect Sci.* 13: 1-17.
11. Campos RE. 2015a. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. *J Nat Hist.* DOI:10.1080/00222933.2015.1091096.
12. Campos RE. 2015b. Aquatic Diptera assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. *J Nat Hist.* DOI:10.1080/00222933.2015.1091097.
13. Campos RE, Lounibos LP. 1999. *Eryngium* spp. (Umbelliferae) as phytotelmata and their *Culex (Culex)* inhabitants in temperate Argentina. *J Am Mosq Contr Assoc.* 15: 493-499.
14. Campos RE, Lounibos LP. 2000. Natural prey and digestion times of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in southern Florida. *Ann Entomol Soc Am.* 93: 1280-1287.
15. Campos RE, Spinelli G, Mogi M. 2011. Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones province, subtropical Argentina. *Rev Soc Entomol Argent.* 70: 111-118.
16. Campos RE, Zavortink TJ. 2010. Description of the larva and pupa and redescription of the adults of *Isostomyia paranensis* (Bréthes) (Diptera: Culicidae). *Zootaxa.* 2689: 27-36.
17. Casal OH, García M. 1966. Una nueva especie de *Wyeomyia (Dendromyia)* de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis.* 26: 155-162.
18. Casal OH, García M. 1967a. *Culex (Culex) castroi*, nueva especie de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis.* 26: 451-457.
19. Casal OH, García M. 1967b. *Culex (Culex) hepperi*, nueva especie del Delta Bonaerense del río Paraná (Diptera, Culicidae). *Physis.* 27: 87-94.
20. Casal OH, García M, Cavalieri F. 1966. *Culex (Culex) fernandesi*, una nueva especie bromelícola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis.* 26: 185-192.
21. Casal OH, García M, Fernández HI. 1968. El subgenera *Culex (Aedinus)* Bourroul, 1904, Nuevo para la entomofauna Argentina, con la descripción de una nueva especie (Diptera, Culicidae). *Physis.* 28: 217-218.
22. Da Silva Mattos S, Da Silveira Guedes A, Xavier SH. 1978. Uma espécie nova de *Culex (Culex)* que se cria em Umbelífera (Diptera, Culicidae). *Rev Brasil Biol.* 38: 31-35.
23. Frank JH, Lounibos LP. 1983. *Phytotelmata: terrestrial plants as host of aquatic insects communities.* New Jersey: Plexus Inc.
24. Frank JH, Lounibos LP. 2009. Insects and aliens associated with bromeliads: a review. *Terr Arthropod Rev.* 1: 125-153.
25. Fish D. 1983. *Phytotelmata: flora and fauna.* En: Frank JH, Lounibos LP, eds. *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insects communities.* New Jersey: Plexus Inc. pp. 1-27.
26. García M, Casal OH. 1967. *Toxorhynchites (Lynchiella) cavalierii*, nueva especie bromelícola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). *Physis.* 26: 435-441.
27. García M, Casal OH. 1968. Siete especies de Culicidae (Diptera) nuevas para la entomofauna Argentina. *Physis.* 28: 107-107.
28. García M, Ronderos RR. 1962. Mosquitos de la República Argentina I. Tribu Anophelini (Dipt. Culicidae - Ciilicinae). *An Com Invest Cient Prov Bs As.* 3: 103-212.
29. Greeney HF. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *J Trop Ecol.* 17: 241-260.
30. Gutiérrez Gregoric DE, Nuñez V, Vogler R, Rumi A. 2011. Invasion of the Argentinean Paranense Rainforest by the Giant African Snail *Achatina fulica*. *Am Malacol Bull.* 29: 135-137.
31. Gutiérrez Gregoric DE, Nuñez V, Vogler RE. 2012. Un gigante africano invade la Argentina. *Ciencia Hoy.* 22: 39-43.
32. Hack WH, Torales GJ, Bar ME, Oscherov B. 1978. Observaciones etológicas sobre culicidos de Corrientes. *Rev Soc Entomol Arg.* 37: 137-151.
33. Harbach RE, Peyton EL. 2000. Systematics of *Onirion*, a new genus of Sabethini (Diptera: Culicidae) from the Neotropical Region. *Bull Nat Hist Mus Lond (Ent.)* 69: 115-169.
34. Hawley WA. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. *J Am Mosq Contr Assoc (supl.)* 4: 1-40.
35. Horsfall WR. 1955. Mosquitoes. Their bionomics and relation to disease. Hafner, New York. (Repr. as facsimile, 1972).
36. Kitching RL. 1971. An Ecological Study of Water-Filled Tree-Holes and their Position in the Woodland Ecosystem. *J An Ecol.* 40: 281-302.
37. Kitching RL. 2000. The container fauna: The animals of phytotelmata. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. En: Kitching RL, ed. UK: Cambridge University. pp 43-56.
38. Kitching RL. 2001. Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "top-down" explanations for community structure. *Ann Rev Entomol.* 46: 729-760.
39. Kitching RL. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge: Cambridge University Press.
40. Laird M. 1988. The natural history of larval mosquito habitats. London: Academic Press.
41. Lane J. 1953. Neotropical Culicidae, Vol. 2. Tribe Culicini, *Deinocerites, Uranotaenia, Mansonia, Orthopodomyia, Aedeomyia, Aedes, Psorophora, Haemagogus*, tribe Sabethini, *Trichoprosopon, Wyeomyia, phoniomyia, Limatus* and *Sabethes*. Brazil: University of Sao Paulo.
42. Leguizamón MN, Carpintero DJ. 2004. Description of a new species of *Orthopodomyia* (Diptera: Culicidae) from the Neotropical region. *Stud Dipt.* 11: 203-205.
43. Lopes J. 1997. Ecología de mosquitos (Diptera: Culicidae) em criadouros naturais e artificiais de área rural do Norte do Estado do Paraná, Brasil. V. Coleta de larvas em recipientes artificiais instalados em mata ciliar. *Revta Saúde Públ.* 31: 370-377.
44. Lounibos LP, Frank JH., Machado-Allison CE, Ocanto P, Navarro JC. 1987. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *J Trop Ecol.* 3: 221-242.
45. Lounibos LP, O'Meara GF, Escher RL, Nishimura N, Cutwa M, Nelson T, Campos RE, Juliano SA. 2001. Testing predictions of displacement of native *Aedes* by the invasive Asian Tiger Mosquito *Aedes albopictus* in Florida, USA. *Biol Invasions.* 3: 151-166.
46. Lounibos LP, O'Meara GF, Nishimura N, Escher RL. 2003. Interactions with native mosquito larvae regulate the production of *Aedes albopictus* from bromeliads in Florida. *Ecol Entomol.* 28: 551-558.
47. Lutz A. 1905. Novas especies de mosquitos do Brasil. *Impr Med S. Paulo.* 13: 26-29.
48. Maciá A. 1995a. Ampliación de la distribución geográfica de *Haemagogus spegazzini* (Diptera: Culicidae) a la provincia de Mendoza (Argentina). *Rev Soc Entomol Argent.* 54: 1-4.
49. Maciá A. 1995b. Contribución al conocimiento de la ecología de mosquitos (Diptera: Culicidae) de la zona de La Plata. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 102 pp.
50. Maciá A. 1997. Age structure of adult mosquito (Diptera: Culicidae) populations from Buenos Aires province, Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 92: 143-149.
51. Machado-Allison CE, Barrera RR, Frank JH, Delgado L, Gomez-Covas C. 1985. Mosquito communities in Venezuelan phytotelmata. En: Lounibos LP, Rey JR, Frank JH, eds. *Ecology of Mosquitoes.* Proceeding of a Workshop, Florida Medical Entomology Laboratory, Vero Beach, Florida. pp. 79-93.
52. Mangudo C. 2015. Hábitat larvales naturales de *Aedes aegypti* y de otros mosquitos de contenedores en un gradiente desde ambientes urbanos a selváticos en la localidad de San Ramón de la Nueva Orán. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Salta.
53. Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2011. Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in public areas in Aguaray, Salta province, Argentina. *J Vect Ecol.* 36: 227-230.
54. Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2014. Notes on the occurrence and habitats of *Sabethes purpureus* (Diptera: Culicidae) in Salta Province, Argentina. *J Am Mosq Contr Assoc.* 30: 57-60.
55. Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2015. Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in urban, suburban and forest habitats in a dengue affected area. *Bull Entomol Res.* 105: 679-684.
56. Mangudo C, Aparicio JP, Rossi GC, Gleiser RM. 2016a. The community

- of tree hole mosquitoes in urban and forest habitats in a Yungas rainforest area. Enviado.
57. Mangudo C, Campos RE, Rossi GC, Gleiser RM. 2016b. Snail shells as breeding site of *Limatus durhamii* (Diptera: Culicidae) in the Yungas of Argentina. Acta Tropica: en prensa.
58. Manso Soto AE, Martínez A, Prosen AF. 1953. Distribución geográfica de *Haemagogus* spp. y *Aedes* (*Gualteria*) *leucocaelenus* en Argentina y Bolivia según materiales de M. E. P. R. A. Misión Estudios Patol Reg Arg. 24:83-84.
59. Marti GA, Micieli MV, Maciá A, Lounibos LP, García JJ. 2007. Seasonality and abundance of the mosquito *Isotomyia paranensis* from phytotelmata in temperate Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 23: 252-258.
60. Martínez A, Prosen AF, Carcavallo RU. 1959. Algunos culicidos interesantes de la R. Argentina (Diptera, Culicidae). An Inst Med Reg. 5: 109-120.
61. Martínez S. 2005. Flora Fanerogámica Argentina Fasc. 94. 228. Apiaceae, parte 2. Subfamilia III. Saniculoideae. Programa Proflora, CONICET, Buenos Aires, Argentina.
62. Mattingly PF. 1969. The biology of mosquito-borne disease. The Science and biology series 1. London, Reino Unido: George Allen and Unwin LTD.
63. Micieli MV, García JJ, Becnel JJ. 2000. Life Cycle and Description of *Amblyospora camposi* n. sp. (Microsporidia: Amblyosporidae) in the Mosquito *Culex renatoi* (Diptera, Culicidae) and the Copepod *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda, Cyclopidae). J Eukaryot Microbiol. 47: 575-580.
64. Micieli MV, Marti GA, García JJ, Tranchida MC, Becnel JJ. 2007. Epizootiological studies of *Amblyospora camposi* (Microsporidia: Amblyosporidae) in *Culex renatoi* (Diptera: Culicidae) and *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda: Cyclopidae) in a bromeliad habitat. J Inv Pathol. 94: 31-37.
65. Mogi, M. 1999. Phytotelmata: Small habitats support biodiversity. Tokyo: Kaiyasha Publ.
66. Naeem S. 1990. Patterns of the distribution and abundance of competing species when resources are heterogeneous. Ecology. 71: 1422-1429.
67. Natal D, Urbinatti PR, Taipei-Lagos CB, Certi-Junior W, Diederichsen ATB, Souza RG, Souza RP. 1997. The *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse) breeding in Bromeliaceae on the outskirts of an urban area of Southeastern Brazil. Rev Saúde Publ. 31: 517-518.
68. Oscherov EB, Bar ME, Damborsky MP, Avalos G. 2007. Culicidae (Diptera) de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, Argentina. Bol Mal Salud Amb. 47:221-229.
69. Pérgola F. 2011. De la misión de estudios de patología regional Argentina al Instituto Nacional de Medicina Tropical. Rev. Arg. Salud Pub. 2: 46-47.
70. Richardson BA, Hull GA. 2000. Insect colonization sequences in bracts of *Heliconia caribaea* in Puerto Rico. Ecol Entomol. 25: 460-466.
71. Ronderos RA, Schnack JA, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical Pampásico (Insecta, Diptera). Graellsia. 48: 3-8.
72. Röhnert U. 1950. Wasserfüllte baumhöhlen und ihre besiedlung. Ein beitrag zur fauna dendrolimnetica. Arch Hydrobiol. 44: 472-516.
73. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List 11: 1712 doi: <http://dx.doi.org/10.15560/11.41712>
74. Rossi GC, Harbach RE. 2008. *Phytotelmatomyia*, a new Neotropical subgenus of *Culex* (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 1879: 1-17.
75. Rossi GC, Lestani EA. 2014. New records of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from Misiones Province, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 73: 49-53.
76. Rossi GC, Pascual NT, Kristicevic FJ. 1999. First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 15: 422.
77. Schweigmann N, Vezzani D, Orellano P, Kuruc J, Boffi R. 2004. *Aedes albopictus* in an area of Misiones, Argentina. Rev Saúde Públ. 38: 136-138.
78. Service MW. 1993. Mosquitoes (Culicidae). Cap. 5. En: Lane RP, Crosskey RW, eds. Medical insects and arachnids. Londres: Chapman & Hall. pp. 120-240.
79. Simard F, Nchoutpouen E, Toto JC, Fontenille D. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Cameroon, Central Africa. J Med Entomol. 42: 726-731.
80. Siri A, Campos RE, Donato M. 2014. A new species of *Larsia* Fittkau, 1962 (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae) from phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lemaire, 1853 (Bromeliaceae) in Argentina. Aquat Insects. 36: 125-134.
81. Srivastava DS. 2005. Do local processes scale to global patterns? The role of drought and the species pool in determining treehole insect diversity. Oecologia. 145: 204-214.
82. Stein M, Oria G, Bangher D, Delgado C, Almirón W. 2011. Mosquitos colectados en criaderos naturales en el Parque Provincial Pampa del Indio (Provincia del Chaco). 2º Encuentro Nacional sobre enfermedades olvidadas, XIV Simposio Internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Fundación Mundo Sano. Buenos Aires.
83. Stein M, Oria GI, Bangher D, Delgado C, Almirón WR. 2012. *Haemagogus spegazzini* y *Haemagogus leucocaelenus* (Diptera: Culicidae) colectados en Pampa del Indio, Provincia del Chaco. Universidad Nacional del Nordeste XVIII Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. Edición 2012.
84. Stein M, Dantur Juri MJ, Oria GI, Ramirez PG. 2013a. *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) epiphytes, potential new habitat for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) collected in the province of Tucumán, northwestern Argentina. FI Entomol. 96: 1202-1206.
85. Stein M, Zalazar L, Willener JA, Ludueña Almeida F, Almirón WR. 2013b. Culicidae (Diptera) selection of humans, chickens and rabbits in three different environments in the province of Chaco, Argentina Mem Inst Oswaldo Cruz. 108:563-571.
86. Stemberger RS. 1995. Pleistocene refuge areas and postglacial dispersal of copepods of the northeastern United States. Canad J Fish Aquat Sci. 52: 2197-2210.
87. Torales GJ, Hack WH, Turn B. 1972. Criaderos de culicidos en bromeliaceas del NW de Corrientes. Acta Zool Lilloana. 29: 293-308.
88. Trpis M. 1972. Seasonal changes in the larval populations of *Aedes aegypti* in two biotopes in Dar es Salaam, Tanzania. Bull Wld Hlth Org. 47: 245-255.
89. Trpis M. 1973. Ecological studies on the breeding of *Aedes aegypti* and other mosquitoes in shells of the giant African snail *Achatina fulica*. Bull Wld Hlth Org. 48: 447-453.
90. Trpis M, Hartberg, WK, Teesdale C, McClelland GAH. 1971. *Aedes aegypti* and *Aedes simpsoni* breeding in coral rock holes on the coast of Tanzania. Bull Wld Hlth Org. 45: 529-531.
91. Vargas L. 1928. Ein interessanter biotope der bioconöse von wasser organismen. Biol Zentralblatt. 48: 143-162.
92. Yanoviak SP. 2001. The Macrofauna of water-filled tree holes on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica. 33: 110-120.
93. Williams DD. 2006. The Biology of Temporary Waters. Oxford: Oxford University Press.
94. Wiseman RH, Symes CB, McMahon JC, Teesdale CC. 1939. Report on a malaria survey in Mombasa, Nairobi, The Government of Kenya. pp 60.