UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

ANÁLISIS DE DIVERSIDAD BETA Y ESTRUCTURA DE LA METACOMUNIDAD DE MOSQUITOS (DIPTERA: CULICIDAE), A TRAVÉS DE DISTINTOS TIPOS DE VEGETACIÓN PRESENTES EN EL CEIEGT, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE MÉDICA VETERINARIO ZOOTECNISTA

PRESENTA

PAULA BELEN ZAVALA GUERRERO

Asesor:

Dr. RAFAEL OJEDA FLORES

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2020

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICADORIA

A mi padre y a mi madre

AGRADECIMIENTOS

A mi Facultad y a la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme esta gran experiencia.

Al Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud

A mi asesor, Rafael Ojeda por su apoyo en la realización de esta tesis

Al Dr. Miguel Ángel Alonso Díaz, a la Dra. Elke Von de Fernex y al personal del CEIEGT por el apoyo y facilidades brindadas en el centro.

A la DGAPA y al proyecto PAPIME PE209419 bajo la dirección del Dr. Rafael Ojeda por la beca otorgada durante la realización de esta tesis.

Este trabajo fue financiado por el proyecto CONACYT APN 219 “Determinación molecular de asociaciones virus-mosquito involucradas en la transmisión de enfermedades emergentes” bajo la dirección del Dr. Rafael Ojeda.

Contenido

RESUMEN 1

Introducción..... 2

1. Importancia de estudio de los mosquitos..... 2

1.1. Participación en la transmisión de enfermedades..... 3

1.2. Especies bioindicadoras 7

1.3. Estudio de vectores a través de aproximaciones ecológicas 9

2. Estudio de mosquitos a través de la ecología de comunidades 11

2.1. Composición..... 13

2.2. Preferencias 14

2.2.1. Ambientales..... 14

2.2.2. Alimentación 15

2.2.3. Actividad 16

2.2.4. Hábitat 17

3. Diversidad biológica 20

3.1.1. Métricas de diversidad biológica..... 21

3.1.1.1. Diversidad beta 23

3.1.2. Teoría de metacomunidades 24

4. Antecedentes..... 28

4.1. Relevancia del diseño de muestreo 28

4.2. Vegetación como un determinante en la composición de las comunidades de mosquitos 30

4.3. Relevancia del uso de métricas de diversidad 31

Justificación..... 32

Hipótesis 33

Objetivo 34
Objetivos específicos 34
Material y método 34
Descripción del área de estudio 34
Sitios de estudio 35
Captura de mosquitos 39
Procesamiento e identificación 42
Análisis de datos 44
Estimación de diversidad alfa y gamma 44
Cálculos de diversidad Beta 45
Análisis de la estructura de la Metacomunidad 45
Determinación de las especies de importancia médica y médica veterinaria . 46
Resultados 47
Diversidad alfa y gamma 49
Curvas de Rango- Abundancia 50
Diversidad beta 53
Metacomunidad 57
Especies de importancia médica 59
Discusión 62
Conclusiones 70
Referencias 71

Esquemas

Esquema 1 Representación esquemática de la diversidad alfa, beta y gamma, y una metacomunidad 22
Esquema 2 Elementos de estructura de la metacomunidad y diagrama de flujo para la determinación de la estructura de la metacomunidad. Adaptado de Presley S. et al. (2010) y Leibold et al. (2018) 27

Figuras

Figura 1 Área de estudio 35
Figura 2 Sitios de estudio, área y perímetro por sitios. 37
Figura 3 Curva de rango-abundancia total 51
Figura 4 Curvas de rango-abundancia por sitio 51
Figura 5 Curvas de rango-abundancia por horario 52
Figura 6 Curvas de rango-abundancia por tipo de cebo 52
Figura 7 Curvas de rango-abundancia por tipo de trampa 53
Figura 8 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios, calculado con el índice de Sorensen 54
Figura 9 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por horario, calculado con el índice de Sorensen 55
Figura 10 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de cebo, calculado con el índice de Sorensen 56
Figura 11 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de trampa, calculado con el índice de Sorensen 57
Figura 12 Estructura de la metacomunidad de mosquitos 58

Fotografías

Fotografía 1 Vegetación en el sitio Río 37
Fotografía 2 Vegetación en el sitio Acahual 38

Fotografía 3 Vegetación en el sitio Cratylia..... 38
Fotografía 4 Vegetación en el sitio Humano 39
Fotografía 5 Colocación de trampas 42
Fotografía 6 Recolección y procesamiento de mosquitos..... 43
Fotografía 7 Identificación de mosquitos 44

Tablas

Tabla 1 Tipos de trampas y cebos..... 40
Tabla 2 Especies presentes por sitio, abundancia relativa y escala por frecuencia de distribución. 47
Tabla 3 Riqueza, abundancia relativa y diversidad por tipo de variable de muestreo 50
Tabla 4 Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios, calculado con el índice de Sorensen..... 53
Tabla 5 Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por horario, calculado con el índice de Sorensen..... 54
Tabla 6 Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de cebo, calculado con el índice de Sorensen 55
Tabla 7 Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de trampa, calculado con el índice de Sorensen..... 56
Tabla 8 Elementos estructurales de la metacomunidad general y por tipo de variable 59
Tabla 9 Especies de importancia médica y médica veterinaria 59

RESUMEN

ZAVALA GUERRERO PAULA BELEN. Análisis de diversidad beta y estructura de la metacomunidad de mosquitos (Diptera: Culicidae), a través de distintos tipos de vegetación presentes en el CEIEGT, Veracruz, México. (Bajo la dirección del Dr. Rafael Ojeda Flores)

El análisis del ensamblaje de mosquitos a través de estudios de diversidad beta y teoría de metacomunidades permite estudiar complementariamente factores ecológicos involucrados en la determinación de la composición y distribución espacial de las especies de mosquitos, facilitando el desarrollo de estrategias de control y manejo de enfermedades transmitidas por vector. Con el objetivo de evaluar los cambios en la diversidad de especies entre ensambles y conocer como se estructura la metacomunidad de mosquitos asociados a distintos tipos de vegetación presentes en el Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT), Veracruz. Se calculó la diversidad alfa, beta, gamma y los elementos estructurales de la metacomunidad. Se seleccionaron cuatro sitios de estudio, cada uno con una vegetación característica. Se analizó el cambio en la composición de especies a través de los diferentes sitios, así como de distintas variables de muestreo: tipo de trampa, cebo y horario de captura. Se capturó e identificó un total de 214 individuos. La mayor diversidad se registró en el sitio Acahual, seguido de los sitios Río, Cratylia y Humano. Se detectó un cambio marcado en la composición de los ensambles de especies en función del tipo de vegetación y las variables de muestreo. La metacomunidad presentó una estructura cuasi *Gleasoniana*, sugiriendo la influencia de un gradiente ambiental que afecta de manera independiente la distribución de las especies. Los ensambles de mosquitos están determinados por la variación ambiental y respuestas idiosincráticas de acuerdo con las preferencias por especie. Algunas especies de mosquitos se ven favorecidas por entornos con mayor influencia antrópica, mismas que suelen participar en la transmisión de enfermedades.

Introducción

1. Importancia de estudio de los mosquitos

Actualmente, los mosquitos (Diptera: Culicidae) representan uno de los taxones de insectos más relevantes debido principalmente a su participación como vectores de enfermedades, por ello, las enfermedades transmitidas por los mosquitos han sido declaradas por la Organización Mundial de la Salud (OMS), como emergencia de salud pública mundial (Wilson, 2016). Hoy en día resultan “comunes” los reportes sobre la emergencia y redistribución de enfermedades transmitidas por estos insectos, sin embargo, han tenido participación en la transmisión de enfermedades de relevancia en la salud pública desde siglo XIX (Buchillet, 2012; Gachelin *et al.*, 2018). La carga de enfermedades no solo tiene repercusiones en la salud de los seres humanos, puesto que también afecta a los animales domésticos y la fauna silvestre, lo que genera alteraciones en las poblaciones tanto en los sistemas de producción animal como en vida libre (Pattaradilokrat *et al.*, 2015; Rivero y Gandon, 2018). Además de ser ampliamente reconocido y estudiado como vector, este grupo de insectos desempeña funciones relevantes en distintos ecosistemas debido a su larga historia evolutiva y amplia distribución en la Tierra durante los últimos 100 millones de años. Aunado al papel que desempeñan como polinizadores, se consideran fuente primordial de alimento para distintos vertebrados. Aunque se desconoce la totalidad de los efectos sobre los ecosistemas en caso de la erradicación de este importante taxón, se estima que el impacto ecológico sería catastrófico (Fang, 2010; Peach y Gries, 2016). Por otro lado, la larga historia evolutiva que ha propiciado la diversificación de sus especies, también ha favorecido que los mosquitos toleren y colonicen la gran mayoría de los ecosistemas terrestres (Mosquito Taxonomic Inventory, 2008). Dicha especialización y tolerancia los ha convertido en un grupo de especies clave en el estudio de la dinámica actual de cambio global, pues debido a sus características intrínsecas, es posible observar cambios impulsados por la influencia antrópica, a través de distintas escalas ecológicas y niveles de organización biológica. (Ostfeld *et al*., 2008; Franklinos *et al.*, 2019; Suesdek, 2019) Actualmente, el estudio de los mosquitos ha tomado

distintas vertientes, sin embargo, cada vez son más las publicaciones que analizan a estos individuos y a las enfermedades que transmiten desde una óptica ecológica (Ferguson *et al.*, 2010; Zahouli *et al.*, 2017; Vieira *et al.*, 2020). Esta aproximación permite la generación de información que se complementa con distintas ramas de estudio, aportando información sobre la historia de vida, adaptabilidad, genética y dinámica de estos vectores, lo que contribuye al avance del conocimiento relacionado con la intervención, control y manejo de las enfermedades que transmiten (Schäfer, 2004; Ferguson *et al.*, 2010; Boukraa *et al.*, 2016; Chandrasegaran *et al.*, 2020).

1.1. Participación en la transmisión de enfermedades

En las últimas tres décadas el aumento en la emergencia de Enfermedades Transmitidas por Vectores (ETV) ha creado nuevos retos para la salud pública (Kilpatrick y Randolph, 2012). Actualmente, las ETV representan alrededor de 16% de todas las enfermedades infecciosas (Azari-Hamidian *et al*, 2019). Se estima que más de 80% de la población mundial está en riesgo de contraer una ETV y cada año cerca de 700 000 defunciones humanas son causadas por dichas enfermedades (OMS, 2020). Las ETV son un subconjunto importante de enfermedades zoonóticas que están emergiendo a un ritmo cada vez mayor en relación con las enfermedades infecciosas de transmisión directa (que carecen de un vector intermediario). Se estima que las ETV representan al 22% de todas las enfermedades infecciosas emergentes que afectan a los seres humanos. (Swei *et al.*, 2020). Una enfermedad infecciosa emergente, de acuerdo con los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC, por sus siglas en inglés), es una enfermedad que en las últimas dos décadas ha aumentado su incidencia, ha ampliado recientemente su distribución o ha aumentado su prevalencia. Tal es el caso de infecciones causadas por el virus del Oeste del Nilo (VON), enfermedad que provocó reducciones significativas en las poblaciones de aves en Estados Unidos durante 2000 (Bernard *et al.*, 2001) o por los virus del dengue, Zika y chikungunya, los cuales han generado importantes crisis de salud sobre todo en

América (Espinal *et al.*, 2019). La aparición de estas enfermedades es inevitable y pueden ser impredecibles con el potencial de generar brotes mundiales (Mcarthur, 2019). Por lo que el estudio y monitoreo de los conductores involucrados en la dinámica de estas enfermedades es fundamental para mejorar los programas de vigilancia epidemiológica.

Las ETV afectan, en su mayoría, a las poblaciones más pobres que se distribuyen principalmente en las zonas tropicales y subtropicales del planeta (OMS, 2010). Constituyen una importante causa de muerte, carga de enfermedades, inequidad en salud, un freno en el desarrollo socioeconómico y generan tensión a los servicios de salud. Por ello representan una amenaza para la salud pública y veterinaria, la sostenibilidad económica y la conservación de la vida silvestre (Wiwanitkit, 2018). El progreso continuo en el entendimiento y control de estas enfermedades es, por lo tanto, una contribución a la salud, al desarrollo y a la seguridad global (Campbell-Lendrum *et al.*, 2015).

En un sentido más amplio los vectores son organismos vivos que pueden transmitir enfermedades infecciosas entre hospederos vertebrados (animales incluido el humano). Muchos de estos vectores son artrópodos hematófagos que, al alimentarse de un hospedero vertebrado infectado ingieren microorganismos patógenos (protozoarios, virus, bacterias) que se replican en el vector y este a su vez, los transmite al alimentarse del siguiente hospedero vertebrado (OMS, 2020; Swei *et al.*, 2020). Los vectores de mayor relevancia en la transmisión de ETV son los mosquitos y las garrapatas, aunque también se reconoce que otros organismos como pulgas, triatominos y algunos caracoles de agua dulce tienen participación relevante en la dinámica de las ETV (OMS, 2020).

Las enfermedades transmitidas por mosquitos vectores (ETV-m) son un grupo clave de preocupación, ya que tienen una alta carga de enfermedad como ETV así como enfermedades emergentes (Franklinos *et al.*, 2019). Se estima que de las más de 500 especies y variedades de arbovirus (virus transmitidos por artrópodos) existentes en todo el mundo, más de la mitad son transmitidos por mosquitos

(Marcondes *et al.*, 2017). De igual manera, los mosquitos son capaces de mantener los ciclos de transmisión de nematodos y protozoarios (Suesdek, 2019).

En la historia de la humanidad, las ETV-m han cobrado relevancia desde hace ya un par de siglos. Por ejemplo, los registros históricos de enfermedades como el dengue y la malaria se remontan al siglo XIX (Buchillet, 2012; Gachelin *et al.*, 2018). Actualmente estas dos enfermedades continúan teniendo gran impacto en la salud pública, puesto que más de 3 900 millones de personas, en alrededor de 128 países, corren el riesgo de contraer dengue, mientras que, cada año la malaria provoca alrededor de 400 000 defunciones en todo el mundo, la mayor parte de ellas entre niños menores de cinco años. Dichas enfermedades, además, pertenecen a un grupo denominado enfermedades tropicales desatendidas lo que implica que sean enfermedades que persisten en condiciones de pobreza y se concentran casi exclusivamente en poblaciones empobrecidas de países en vías de desarrollo (OMS, 2010). En México, por ejemplo, el total de casos confirmados por dengue en 2019 fue de 41 505, mientras que al cierre de 2018 se reportaron 13 333 casos (Secretaría de Salud, 2019), cifras que resaltan, por un lado, la magnitud del problema que las ETV-m representan para nuestro país y por otro, la ineficiente respuesta ante un problema creciente.

Además de las afecciones que las ETV-m representan para la salud pública, también afectan a la fauna doméstica y silvestre, uno de ejemplos mayormente reconocido es el VON que afecta a las poblaciones de aves silvestres al mismo tiempo que puede ser letal para los caballos (Bernard *et al.*, 2001). Respecto a la malaria, por ejemplo, se han identificado hasta 150 especies del patógeno responsable, *Plasmodium* spp, hemosporidio especialmente importante en las aves ya que los efectos de la malaria aviar son particularmente devastadores cuando nuevos linajes se introducen accidentalmente en una población hospedera nativa. El ejemplo más conocido es el declive y la extinción de poblaciones nativas de la familia Drepanidinae en Hawái, tras la introducción del linaje *P. relictum* pGRW4 en la isla a principios del siglo XX (Rivero y Gandon, 2018). También en zoológicos se han registrado altas tasas de mortalidad en pingüinos expuestos al patógeno (Grilo

et al., 2016). Mientras que en producciones avícolas ha demostrado tener un papel importante ya que representa una causa común de mala calidad de la carne y disminución en la producción de huevo. Además, la enfermedad a menudo es mortal con una tasa de mortalidad de hasta 80-90%, lo que genera importantes pérdidas económicas para los productores (Pattaradilokrat *et al.*, 2015). El Virus de la encefalitis japonesa es otra ETV-m que causa problemas en producciones pues provoca problemas reproductivos en cerdos y bovinos, y daños neurológicos en cerdos, bovinos y caballos. Sin embargo, el principal papel de estas especies domésticas es el de amplificar la enfermedad aumentando el riesgo de incidencia en humanos. Los cerdos silvestres también se consideran amplificadores y algunas aves como las garzas son reservorios reconocidos. Este virus también se ha encontrado en diferentes especies silvestres como ranas, serpientes, patos y en murciélagos conocidos como zorros voladores, aunque estos se consideran hospederos sin salida ya que rara vez desarrollan viremia suficiente para infectar a los mosquitos que se alimentan después de la infección. (Mansfield *et al.*, 2017). *Dirofilaria repens* y *Dirofilaria immitis* son nematodos zoonóticos que afectan a perros y canidos silvestres, aunque en ambos casos estas ETV-m se consideran subdiagnosticadas (Capelli *et al.*, 2018). El subdiagnóstico de muchas ETV-m es una de las principales causas de la perpetuación de los ciclos enzóoticos y reincidencia de ETV-m, lo que constituye una de las principales limitaciones en la vigilancia, control y erradicación de ETV-m (Weaver *et al*., 2018; Espinal *et al.*, 2019).

Debido a la carga a los sistemas de salud que las ETV-m representan, no solo para la salud humana, sino también para la salud animal, los mosquitos representan un taxón sumamente relevante dentro del estudio integral de las enfermedades infecciosas. Es por ello que las aportaciones en la investigación sobre los roles que desempeñan los mosquitos proveen herramientas fundamentales para mejorar las intervenciones encaminadas a la gestión de vectores como parte del concepto “Una salud” (Azari-Hamidian *et al*., 2019).

1.2. Especies bioindicadoras

Los bioindicadores o especies indicadoras son organismos vivos como plantas, animales y microorganismos, que proporcionan información sobre la calidad del medio ambiente en el que habitan (Bonanno y Orlando-Bonaca, 2018). Estos se seleccionan en función de su sensibilidad a un atributo ambiental particular (contaminación, reforestación, cambio de uso de suelo, fragmentación, etc.) (Siddig *et al.*, 2016). También se busca que cumplan con ciertas propiedades básicas, como la ocurrencia natural, la abundancia, la facilidad de identificación y muestreo, la tolerancia moderada a las perturbaciones y tensiones, y una amplia distribución correspondiente a la gama de exposiciones a un determinado contaminante o factor de estrés (Bonanno y Orlando-Bonaca, 2018).

El monitoreo de bioindicadores es una herramienta importante para detectar factores estresantes sobre los ecosistemas y cambios específicos en el medio ambiente, con el potencial de generar información cuantitativa y cualitativa que permita evaluar la salud de los ecosistemas antes de que su funcionalidad se vea comprometida. Se ha reconocido que la cuantificación de estas respuestas biológicas sobre el impacto de numerosos cambios ambientales hace posible la toma informada de decisiones a nivel gubernamental en pro de la salud ambiental (Bonanno y Orlando-Bonaca, 2018).

Actualmente se ha reconocido la utilidad de distintas especies y grupos taxonómicos como organismos bioindicadores, entre los que destacan los cetáceos (Durante *et al.*, 2020), los murciélagos (Russo y Ancillotto, 2015) y las aves (Tasneem *et al.*, 2020). Sin embargo, de acuerdo con Siddig (2015), los invertebrados son el taxón más estudiado bajo la perspectiva de especies bioindicadoras. Resulta lógico que distintos autores los cataloguen como excelentes bioindicadores de cambios ambientales (Julião *et al.*, 2005; Brito *et al.*, 2014; Řezáč y Heneberg, 2014). Ya que a diferencia de los vertebrados, los invertebrados, particularmente los insectos, destacan por favorecer la obtención de medidas cualitativas en un corto plazo gracias a su alta capacidad reproductiva y a lo reducido de sus tiempos intergeneracionales, lo que garantiza el restablecimiento rápido de las poblaciones

originales (Cabrini *et al.*, 2013). Además, destacan por ser taxonómica y ecológicamente diversos, tener una alta fidelidad ecológica, ser fáciles de encontrar y capturar en campo, tener relaciones específicas con otras especies y recursos, estar bien estudiados y permitir obtener muestras grandes de sus comunidades (Julião *et al.*, 2005).

Dado que los mosquitos reúnen todas estas características, han sido sugeridos como bioindicadores, en especial gracias a su alta sensibilidad a cambios ambientales (Mardihusodo, 2006; Botello *et al.*, 2013; Mayi *et al.*, 2019) y al igual que ellos, otros animales que actúan como vectores de enfermedades infecciosas se han propuesto como especies bioindicadoras (Mariné Oliveira *et al.*, 2016).

Botello *et al.* (2013) mencionan que los mosquitos reúnen los criterios necesarios para ser clasificados como excelentes especies bioindicadoras debido a que:

1. Son ubicuos. Los mosquitos se encuentran distribuidos en todas las regiones templadas y tropicales del mundo, y mucho más allá del círculo polar ártico (Mosquito Taxonomic Inventory, 2008). Además, ocupan una amplia variedad de hábitats (Chandrasegaran *et al.*, 2020) que van desde urbano y semi-urbano (Dávalos-Becerril *et al.*, 2019), selvas (Espinoza-Gómez *et al.*, 2013; Mayi *et al.*, 2019), ríos (Guo *et al.*, 2018), desiertos (vonHedemann *et al.*, 2017), zonas agrícolas (Botello *et al.*, 2013), hasta pantanos, matorrales y manglares (Zhong-Cheng Yan, 2005).
2. Son un grupo destacadamente diverso. La familia Culicidae incluye 3 570 especies clasificadas en dos subfamilias y 113 géneros (Anophelinae con tres géneros y Culicinae con 110) (Mosquito Taxonomic Inventory, 2008). En México se tienen registradas 225 especies pertenecientes a 21 géneros (Espinoza-Gómez *et al.*, 2013), lo que ofrece un amplio rango de respuesta ante el estrés ambiental. La alta diversidad y la variabilidad de nichos ecológicos asociados con este grupo dan lugar a marcadas diferencias en la respuesta entre distintas especies. Además de que su corto tiempo intergeneracional y alta fecundidad permite que los mosquitos respondan rápidamente a los cambios ambientales en general (LeVan *et al.*, 2018).

3. Taxonomía bien desarrollada. Hasta la fecha, de las 3 570 especies de mosquitos se tienen formalmente descritas 3 563 especies (Mosquito Taxonomic Inventory, 2008). También existen métodos moleculares para la identificación de especies a través de PCR (Cienfuegos *et al.*, 2008) o a través de códigos de barras de ADN (Cywinska, Hunter y Hebert, 2006).
4. Métodos de captura y vigilancia estandarizados. Organismos como el CDC y ECDC (European centre for disease prevention and control) han desarrollado distintos protocolos para la captura de mosquitos, donde de acuerdo con distintas variables como objetivo de estudio, financiamiento, recursos disponibles, tamaño del área a muestrear, entre otros, se recomiendan métodos de muestreo, tipo de trampa y la frecuencia de captura (Medlock *et al.*, 2018).
5. Método de muestreo y clasificación simple y económica. Existen diferentes métodos de captura de acuerdo con las especies objetivo, etapa de vida y estado de individuos a muestrear (adultos, hembras alimentadas, larvas, huevos). Por ejemplo, para la captura de mosquitos adultos existen trampas de succión (BG-Sentinel traps), que en conjunto con un cebo (CO_2, ácido láctico, etc.) atraen una mayor cantidad de especies o trampas tipo CDC que combinan el cebo con luz incandescente (Caglar *et al.*, 2003; CDC, 2016a).

Dado que la dinámica de las ETV está estrechamente ligada a la dinámica de sus vectores, y a su vez, vectores como los mosquitos tienen una alta sensibilidad a los gradientes ambientales y perturbaciones medioambientales (Franklinos *et al.*, 2019), los mosquitos representan un taxón bioindicador ideal para evaluar los efectos ecológicos de los fenómenos de cambio global, así como para el manejo y control de ETV-m (LeVan *et al.*, 2018).

1.3. Estudio de vectores a través de aproximaciones ecológicas

Actualmente enfrentamos una ola de cambios globales con distintas vertientes (Ostfeld *et al.,* 2008), que influyen directamente en la distribución de las ETV debido a que estas enfermedades están determinadas por complejos factores demográficos, sociales y medioambientales (OMS, 2020). Por un lado, se ha

destacado la influencia del cambio climático global sobre las ETV-m (Roiz *et al.*, 2011, 2014), ya que las condiciones climáticas cambiantes se asocian con cambios en el rango, fenología y comportamiento de vectores (Swei *et al.*, 2020). Por otro lado, diversos factores antropogénicos participan de manera activa en la introducción de especies invasoras y la destrucción de hábitats, propiciando la redistribución de ETV-m. Se reconoce que la globalización y los aumentos en el volumen y velocidad de los viajes y el comercio nacional e internacional, son responsables en mayor medida de la propagación global de varias ETV-m (e.g. chikungunya y dengue) (Kilpatrick y Randolph, 2012; Marcondes *et al.*, 2017; Swei *et al.*, 2020). Así mismo, el cambio en el uso de suelo, se ha planteado como uno de los impulsores más importantes en la distribución de ETV-m debido a que su fuerza e inmediatez afecta las condiciones de proliferación de vectores y las interacciones entre vectores, patógenos y hospederos vertebrados (V-P-H) (Marcondes *et al.*, 2017; Franklinos *et al.*, 2019). También se reconoce que muchos factores sociales intervienen en la distribución de ETV (Kilpatrick y Randolph, 2012). Entre estos, destacan: el movimiento de poblaciones humanas de zonas rurales hacia las ciudades con la consecuente expansión urbana y aumento poblacional, y la expansión de asentamientos rurales que carecen de viviendas adecuadas, servicio de agua y eliminación de aguas residuales (Marcondes *et al.*, 2017; Swei *et al.*, 2020). Estos factores propician condiciones que favorecen mayor densidad de vectores (riego, mayor incidencia de inundaciones, temperaturas más altas de lo habitual y la formación de nichos ecológicos que permiten la cría masiva de mosquitos) (Boukraa *et al.*, 2016). Se reconoce que la influencia antropogénica mediada por estos factores socioeconómicos ejerce una presión selectiva sobre los patógenos transmitidos por vector (Kilpatrick y Randolph, 2012) modificando el riesgo de infección a través de cambios en las interacciones entre V-P-H (Franklinos *et al.*, 2019). Es por ello que la mayor parte de la emergencia de las ETV es explicada por el aumento de la distribución y redistribución geográfica de los vectores y no por variabilidad de los patógenos en sí (Marcondes *et al.*, 2017).

Los eventos y cambios a nivel mundial que han impulsado acciones y medidas encaminadas hacia el control de mosquitos han tenido repercusiones relevantes en

sus dinámicas ecológicas y evolutivas. Dado que se trata de una familia diversa, las distintas especies de mosquitos presentan un amplio rango de respuestas ante el estrés ambiental (Botello *et al.*, 2013) y, gracias a características fisiológicas como corto periodo intergeneracional, gran número de crías, alta movilidad y variabilidad genética, es posible observar la microevolución de algunas especies en cortos periodos de tiempo, con variaciones observables como cambios en la tolerancia a los insecticidas, la competencia vectorial, el comportamiento reproductivo, las preferencias alimenticias (con tendencia antropofílica), así como la domesticación de algunas especies y la adaptación a la urbanización (Suesdek, 2019). Estos cambios se dan a nivel de poblaciones y, por ende, afectan la configuración de las comunidades de mosquitos.

Es en este contexto de cambio a nivel de comunidades que el estudio de vectores (mosquitos) y de las interacciones V-P-H a través de aproximaciones ecológicas resulta fundamental para comprender la dinámica de las ETV-m (Schäfer, 2004; Ferguson *et al.*, 2010; Boukraa *et al.*, 2016; Chandrasegaran *et al.*, 2020). La ecología se define como la rama de la ciencia que aborda las relaciones entre un organismo de interés y otros organismos con los que interactúa, así como las interacciones entre dicho(s) organismo(s) y su medio ambiente. Estas interacciones ocurren en un tiempo y espacio determinados (Hurst, 2000) y, a diferentes escalas de organización; donde se incluyen los procesos de vida del organismo que explican las adaptaciones y cambios en su distribución y abundancia, y los mecanismos asociados a tales distribuciones, el movimiento de energía a través de las comunidades y el desarrollo de los ecosistemas (Hernandez y Yabsley, 2012).

2. Estudio de mosquitos a través de la ecología de comunidades

En ecología, a los ensamblajes de distintas poblaciones (hospederos, parásitos, vectores) que potencialmente interactúan dentro en un espacio y tiempo determinados se les conoce como comunidades. (Schäfer, 2004, Leibold *et al.*, 2004). Estas comunidades se encuentran presentes dentro de un área o localidad independientemente de la escala geográfica, por ello, la determinación del tamaño

de la comunidad depende de los organismos de estudio y de la pregunta de investigación (Cardo, 2012; Leibold y Chase, 2018).

Las propiedades emergentes de este nivel de organización son resultado de las interacciones entre las poblaciones que la conforman, lo que hace a una comunidad ser más que la suma de sus partes (Leibold *et al.*, 2004). Estas propiedades se denominan atributos y pueden dividirse en dos grandes grupos. Por un lado, los atributos de función que implican procesos, tales como las interacciones entre especies y flujos de materia y energía en el sistema y, por otro lado, los atributos de estructura que hacen referencia a todo lo vinculado con patrones, e incluyen la cantidad (riqueza), identidad (composición) y abundancia relativa (equitatividad) de las especies que componen una comunidad (Cardo, 2012).

Gracias a la comprensión de dichos atributos, esta aproximación nos brinda tres herramientas para el estudio y manejo de enfermedades infecciosas. Primero, permite la identificación de los factores que determinan la estructura y dinámica de las comunidades compuestas por múltiples hospederos, vectores y parásitos; segundo, hace reconocimiento de los conductores de la heterogeneidad ambiental; y tercero, aporta el entendimiento de cómo los procesos y patrones se vinculan a través de múltiples escalas de organización biológica (Johnson, Roode y Fenton, 2015).

Particularmente, el estudio de los ensambles[1] de mosquitos a través de sus atributos estructurales, tanto en áreas naturales como con influencia antrópica, resulta importante debido al papel que desempeñan en la transmisión de patógenos entre seres humanos y fauna, tanto silvestre como doméstica (Stein *et al.*, 2016). Tradicionalmente, el manejo de ETV-m se ha centrado en la eliminación de una

[1] Entre la literatura especializada, el término ensamble es usualmente utilizado como sinónimo de comunidad. En este trabajo, ensamble se emplea para hacer referencia a un grupo filogenéticamente relacionado que explota un recurso similar dentro de una comunidad (Fauth *et al.*, 1996).

especie objetivo, sin embargo, se ha reconocido que la reducción o eliminación de un vector objetivo puede desencadenar una cascada de efectos ecológicos que pueden impedir o mejorar la transmisión de un patógeno por parte de una especie secundaria (Ferguson *et al.*, 2010), propiciando incluso un salto del patógeno a una nueva especie vector, lo que conlleva distintas implicaciones en la transmisión y la dinámica de la enfermedad (Ostfeld *et al.,* 2008).

Un ejemplo de este proceso se documentó estudiando el sistema de transmisión de malaria en áreas del este de África donde ocurrió un reemplazo aparente entre especies de *Anopheles* (*An. funestus* por *An. rivolurum* y *An. parensis)* después de la fumigación de viviendas. Estos cambios se atribuyeron a una reducción en la competencia inter-especie causada por la intervención, acción que permitió que los vectores secundarios se movieran al nicho anteriormente ocupado por *An. funestus* (Ferguson *et al.*, 2010). De esta manera, los vectores originalmente reconocidos como "secundarios" pueden expandirse y actuar como vectores primarios luego de cambios en la dinámica de las especies de vectores primarias (Ferguson *et al.*, 2010).

Para muchas ETV-m, es poco probable que la erradicación completa tenga éxito. Por el contrario, una comprensión más amplia de la estructura y función de las comunidades en las que se integran las interacciones entre V-P-H aporta información adicional sobre la escala a la que se deben controlar las enfermedades infecciosas, lo cual facilita una gestión más eficaz (Johnson *et al*., 2015).

2.1. Composición

La composición dentro de una comunidad se refiere a la identidad de las especies que la conforman y a la contribución de cada una de ellas a la comunidad (Magurran y McGill, 2011). Los mosquitos se reconocen como vectores importantes de ETV, sin embargo, no todas las especies de mosquitos son vectores competentes y, entre los mosquitos que transmiten enfermedades, no todas las especies transmiten el mismo tipo de enfermedades, ni bajo las mismas circunstancias (Mgbemena *et al*., 2015). Las características únicas en la historia de vida y preferencias particulares de cada especie, como preferencias en variables ambientales, horario de actividad,

alimentación y tipo de hábitat tienen un impacto distinto en la dinámica de transmisión de ETV-m. (McBride *et al.*, 2014; Mayi *et al.*, 2019). Por lo que, el reconocimiento de dichas preferencias es un paso más en el entendimiento de la dinámica de distribución, temporal y espacial, de mosquitos y, por lo tanto, mejor manejo y control de las ETV-m.

2.2. Preferencias

2.2.1. Ambientales

Se reconocen a tres factores climáticos como los principales responsables de la ecología de los mosquitos y la dinámica de las enfermedades que transmiten: temperatura, precipitación y humedad (Reiter, 2001). Puesto que los mosquitos son organismos ectotérmicos, la temperatura ambiental influye fuertemente en importantes procesos epidemiológicos incluidos el desarrollo del vector, la tasa de picaduras y el desarrollo de patógenos dentro del vector. Mientras que la precipitación tiene una fuerte influencia ya que los mosquitos requieren de fuentes de agua para el desarrollo en su etapa larvaria. Por otro lado, la humedad afecta la supervivencia y el vuelo de estos artrópodos (Franklinos *et al.*, 2019). Se reconoce que otros factores como el viento y las horas la luz por día también pueden ser significantes. Algunos autores han reportado a la temperatura como uno de los principales factores asociados a la incidencia de mosquitos, lo que resalta la relevancia de la disrupción climática antropogénica como un factor de cambio en la distribución de especies prioritarias involucradas en la transmisión de ETV-m. Sin embargo, se ha destacado que esta relación puede ser diferente en cada entorno (Roiz *et al.*, 2011, 2014). Esto obedece a que el entorno físico puede modificar las variables microclimáticas, independientemente de las condiciones climáticas regionales, lo que resulta en localidades con hasta diez grados de diferencia entre los sitios que cuenten con una vegetación muy densa y otros que sean zonas abiertas (Reiter, 2001). Esto destaca la importancia del tipo de vegetación en la variación entre microhábitats. Si bien es cierto que un aumento en la temperatura puede acelerar el desarrollo larvario, la capacidad vectorial de los adultos resultantes puede verse disminuida, ya que un desarrollo larvario rápido implica

adultos más pequeños, menos longevos y con disminución en la frecuencia de alimentación y fecundidad (Franklinos *et al.*, 2019; Onyango *et al.*, 2020). Por otro lado, Rose *et al*. (2020), demostraron que la precipitación tiene un efecto en el comportamiento de *Aedes aegypti*, una especie relevante en la transmisión de múltiples ETV-m, donde largas temporadas secas ejercen una selección clave que impulsa a esta especie a la búsqueda y especialización en nuevos nichos donde puedan encontrar las condiciones adecuadas para el desarrollo de las larvas. De esta manera, el filtrado ambiental ejercido por temporadas secas se ha asociado con la preferencia hacia zonas urbanas como resultado de la dependencia del agua almacenada en los asentamientos humanos (Rose *et al.*, 2020).

2.2.2. Alimentación

Las preferencias alimenticias de los mosquitos son tan complejas como relevantes, ya que la participación de los hospederos dentro de las dinámicas de transmisión de ETV-m está determinada por los patrones de alimentación y la mayor o menor especificidad exhibida por las distintas especies de mosquitos. Dichos patrones de alimentación y especificidad de hospedero responden a factores intrínsecos y extrínsecos de los mosquitos. Entre los factores intrínsecos se encuentran la genética: generaciones futuras son más propensas a alimentarse de los mismos hospederos que sus predecesores, y el estado nutricional: mosquitos con nutrición pobre son más propensos a alimentarse de hospederos no preferidos (Stephenson *et al.*, 2019). Por otro lado, entre los factores extrínsecos reconocidos están la búsqueda del hospedero a través de la detección señales físicas como calor y químicas como dióxido de carbono y ácido láctico, compuestos derivados de los procesos fisiológicos de respiración, transpiración y eliminación de desechos en mamíferos, aves y reptiles y otras señales emitidas por los hospederos como el sonido (Borkent y Belton, 2006; Hoel *et al.*, 2007; Kawada, Honda y Takagi, 2007; McPhatter y Gerry, 2017). Otro factor extrínseco relevante es el comportamiento defensivo de los hospederos, se ha reportado que ante el aumento de la abundancia de mosquitos, las aves incrementan su comportamiento defensivo obligando a los mosquitos a alimentarse de hospederos menos defensivos como los mamíferos (Thiemann *et al.*, 2011).

También la disponibilidad de hospederos por sí misma puede modificar las preferencias alimenticias e inducir un comportamiento generalista cuando las condiciones ambientes no son favorables y la oportunidad de encontrar un hospedero es baja (Lyimo y Ferguson, 2009). Además de estas amplias variables intrínsecas y extrínsecas, la evidencia sugiere que diferentes especies de mosquitos pueden ajustar sus comportamientos de búsqueda de hospederos en función de experiencias positivas y negativas, en esencia, adaptando las opciones de alimentación de acuerdo con sus circunstancias individuales (Vinauger *et al.*, 2018; Stephenson *et al.*, 2019).

2.2.3. Actividad

Al igual que otros animales, los mosquitos se rigen por un ciclo circadiano, este ciclo determina el ritmo diario de los periodos de actividad que involucran funciones como el vuelo, el apareamiento, la alimentación y la ovoposición. Los mosquitos muestran una amplia gama de patrones de actividad, incluidos diurnos, crepusculares y nocturnos. Estos patrones de actividad pueden sincronizarse con señales externas, como la luz, la temperatura y las fuentes de alimento (Araujo, Guo y Rosbash, 2020). Para los mosquitos que se alimentan de noche, cuando la temperatura ambiental es baja y no hay luz disponible, la orientación hacia el calor se convierte en una señal importante. Esto puede explicar por qué aquellas especies con hábitos nocturnos son atraídos por fuentes de luz uniformes, aunque tenues, que los guían hacia posibles hospederos (Marquardt, 2005).

La relación entre el ciclo circadiano y los diferentes comportamientos de los mosquitos es particularmente importante para determinar su capacidad vectorial. Por ejemplo, *Anopheles gambiae* y *An. funestus*, importantes vectores de malaria en África, y *Culex pipiens*, el principal vector de la filariasis, tienen hábitos de alimentación nocturnos, cuya actividad alcanza su punto máximo entre las 22:00 y las 02:00 horas. Alternativamente, muchos mosquitos pertenecientes a los géneros *Aedes* y *Psorophora* tienen hábitos de alimentación crepuscular y, por lo tanto, buscan hospederos temprano por la mañana y nuevamente al caer la tarde. Incluso entre especies estrechamente relacionadas existen diferencias en cuanto a los

horarios y frecuencia de alimentación, por ejemplo, *Aedes aegypti*, reconocido vector de los virus del dengue, Zika y chikungunya, a diferencia de otros *Aedes*, es un mosquito con actividad diurna (Marquardt, 2005), al igual que otro miembro de su género *Ae. polynesiensis,* igualmente vector de dichas enfermedades (Richard y Cao-Lormeau, 2019).

En consecuencia, no es sorprendente que la transmisión de ciertas enfermedades siga los patrones de actividad de los mosquitos vectores específicos (Araujo, Guo y Rosbash, 2020), tal es el caso de *Wuchereria bancrofti*, nematodo responsable de la filariasis linfática en humanos. Las microfilarias de este nematodo están presentes en cantidades significativas en el sistema circulatorio periférico humano entre las 22:00 y las 02:00 horas, horario que se superpone con el tiempo de máxima actividad de alimentación de su vector, *Cx. pipiens* (Marquardt, 2005).

2.2.4. Hábitat

Los mosquitos también presentan preferencias por el tipo de hábitat de acuerdo con la especie. Las preferencias por tipo de hábitat determinan la distribución espacial, abundancia y composición de las comunidades de mosquitos a través de la disponibilidad de sitios de ovoposición, sitios naturales de descanso y sitios de descanso artificiales, entre otros. Estas preferencias se asocian con una variedad de características (bióticas o abióticas) como patrones de vegetación, propiedades del suelo, elevación, hidrología y la distribución espacial de hospederos vertebrados. (Zhong-Cheng Yan, 2005; Burkett-Cadena, McClure y Estep, 2013).

La vegetación es un determinante clave de la calidad de microhábitats favorables para las diferentes especies de mosquitos (Vezzani *et al.*, 2005) ya que provee refugios diurnos gracias a plantas que brindan una mayor protección contra el viento, la baja humedad, la luz solar directa y el calor excesivo (Stone *et al.*, 2018). Por ello, en algunas zonas, se ha asociado que la introducción de plantas exóticas invasivas proporciona refugios idóneos para muchas especies de mosquitos debido a que dichas plantas presentan una tasa de evapotranspiración 50% mayor que las plantas nativas, favoreciendo una humedad adecuada para los mosquitos. Adicionalmente, la invasividad de las plantas exóticas se asocia con una mayor

productividad (medida a través de la biomasa de las propias plantas o la productividad primaria neta) otorgando mayor refugio contra la luz solar directa y el viento (Stone *et al.*, 2018).

Aun en especies de mosquitos con preferencias especie específicas de alimentación, las hembras incluyen néctar en sus dietas. Algunas especies como *Culex pipiens, Anopheles sergentii* y *Anopheles claviger* experimentan más ciclos gonotróficos cuando la abundancia de plantas aumenta y tienen mayor acceso a una solución de azúcar y, aunque las hembras son capaces de alimentarse solo de sangre, una alimentación combinada, néctar y sangre, les otorga una mayor esperanza de vida (Barredo y DeGennaro, 2020). Por otro lado, la alimentación de los mosquitos macho depende exclusivamente del néctar, frutas y mieladas de las plantas, por ello, tanto su supervivencia, como las tasas de inseminación dependen de la disponibilidad de néctar. Si se les priva de azúcar, los machos generalmente mueren dentro de los cuatro días posteriores a la eclosión (Barredo y DeGennaro, 2020). Se ha reportado que las hembras de *Ae. albopictus* parecen preferir ovopositar en sitios adyacentes a plantas con flores, con lo que se asegura una mayor sobrevivencia de los nuevos individuos (Stone *et al.*, 2018).

La preferencia hacia la vegetación varía entre especies de mosquitos, hábitats geográficos y disponibilidad estacional. Los mosquitos pueden discriminar entre fuentes de azúcar ricas y pobres para elegir plantas que ofrezcan un mayor contenido de glucógeno, lípidos y proteínas. Esta discriminación se asocia con una atracción innata que puede ser mejorada por la experiencia, ya que los mosquitos aprenden a reconocer las recompensas de azúcar disponibles. Por ejemplo, en un estudio realizado por Barredo y DeGennaro (2020), mosquitos *Ae. albopictus* capturados en sitios de descanso cercanos a plantas ricas en néctar como la petunia mexicana, presentaron mayores reservas de glucógeno en comparación con los capturados en plantas menos preferidas, lo que sugiere que los mosquitos discriminan entre las plantas y eligen fuentes de nutrientes gratificantes. Sin embargo, dado que las condiciones ambientales no siempre serán idóneas y, a pesar de mostrar una preferencia innata por las plantas ricas en néctar, los

mosquitos se han adaptado para explotar la vegetación local en diversos contextos ecológicos. En temporadas de escasez de néctar, especies como *An. sergentii* obtienen reservas de sacarosa del tejido vegetal, mientras que *Ae. albopictus* ha demostrado alimentarse de plantas de interior que no florecen (Barredo y DeGennaro, 2020).

El ciclo de vida de los mosquitos se completa en dos ambientes diferentes, uno acuático en las primeras etapas (huevo, larva, pupa) y otro terrestre en la última etapa de vida (adultos) (Foster y Walker, 2019). Es por ello que las preferencias por el tipo de hábitat también están determinadas desde el punto de vista reproductivo y la vegetación es un factor relevante en ello debido a que los mosquitos son altamente responsivos a señales de plantas durante la ovoposición (Cuthbert *et al.*, 2019). Existe un fuerte efecto de atracción de material orgánico por hojarasca sobre las hembras grávidas, principalmente porque los detritos de plantas son una fuente de alimento para las larvas en desarrollo (Vezzani *et al.*, 2005). Esta atracción se atribuye a gases liberados por materia orgánica en descomposición como amonio, metano o dióxido de carbono (Becker *et al.*, 2010). Las necesidades de hábitat para el desarrollo óptimo de las larvas pueden variar dependiendo de la especie de mosquito, por ejemplo, la vegetación se considera crucial para el desarrollo de larvas *de An. Funestus* mientras que larvas de *An. gambiae* se encuentran típicamente en cuerpos de agua desprovistos de plantas (Stone *et al.*, 2018). También se ha reconocido que la aportación de material orgánico a los cuerpos de agua donde se desarrollan las larvas de mosquitos puede influir en las aptitudes de los adultos. Un ejemplo bien conocido es la deposición de polen de maíz en hábitats larvarios. Se ha documentado que las larvas que se desarrollan cerca de campos de maíz tienen mayor probabilidad de convertirse en adultos, además, lo hacen más rápidamente y generan adultos más grandes (Stone *et al.*, 2018).

En ambientes ribereños la preferencia por plantas acuáticas se ha asociado con la protección que las plantas ofrecen frente a los depredadores de las larvas de mosquito (Stone *et al.*, 2018). Por otro lado, se ha documentado la trascendencia de las fitotelmatas provistas por vegetación terrestre al crear microhábitats que son

capaces de sustentar comunidades de artrópodos, entre ellos mosquitos. Las fitotelmatas son aquellos hábitats acuáticos formados naturalmente por la retención de agua en plantas o partes de plantas terrestres, vivas o muertas, separadas o no. Por ejemplo, agujeros de árboles, estanques en bromelias, entrenudos de bambú, frutos abiertos y hojas caídas. La cualidad principal de este tipo de vegetación es la capacidad de almacenamiento de agua, junto con la deposición de materia orgánica en cantidades suficientes para formar las condiciones que aseguren el desarrollo de mosquitos, incluso después de la disminución de la lluvia (Liria, 2007; Marteis *et al.*, 2017). Un caso particular es *Sarracenia purpurea*, una planta carnívora que, por sus características morfológicas almacena grandes cantidades de agua, permitiendo que las larvas de la especie *Wyeomyia smithii* completen su desarrollo dentro de ella (Petersen *et al.*, 2000).

Los mosquitos, al igual que otros organismos, muestran una relación directa con la heterogeneidad ambiental y el tipo de hábitat (Mayi *et al.*, 2019). Por ello, las características del hábitat participan de manera importante como barrera o conductor para la diseminación de distintas especies de mosquitos y las ETV-m asociadas con estas (Ostfeld *et al.,* 2008).

3. Diversidad biológica

La biodiversidad se define como la variedad de la vida, el término comprende, por tanto, diferentes escalas biológicas: desde la variabilidad en el contenido genético de los individuos y las poblaciones, el conjunto de especies que integran grupos funcionales y comunidades completas, hasta el conjunto de comunidades de un paisaje o región (Moreno, 2001; Cardinale *et al.*, 2012). Este término se ha usado como un parámetro útil en el estudio y descripción de las comunidades ecológicas, pues es una medida de la heterogeneidad entre los elementos que componen una comunidad. La diversidad de una comunidad se establece a través de dos elementos fundamentales, el número de especies presentes (riqueza específica), y la abundancia relativa (equitatividad) (Halffter, 1992).

La diversidad de vectores tiene un papel fundamental en la dinámica de las enfermedades infecciosas debido a que la mayoría de patógenos causantes de ETV

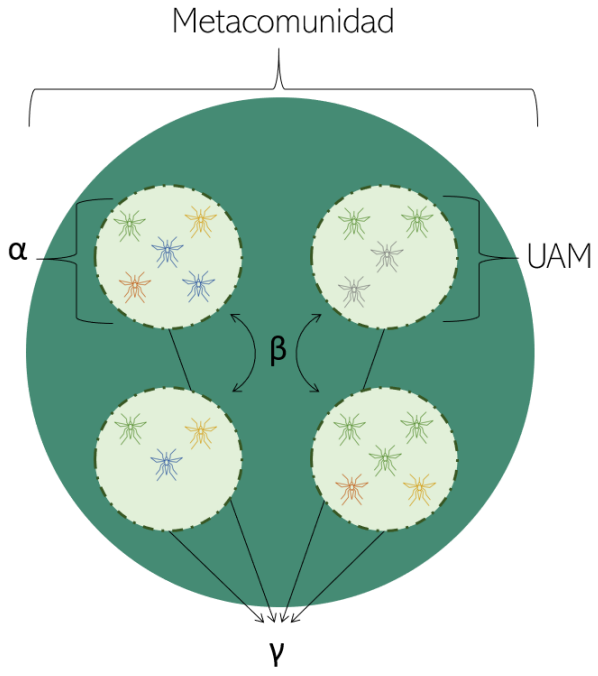
son altamente dependientes de los vectores que los transmiten entre hospederos, de esta manera los vectores moldean los patrones temporales y espaciales en la diseminación de patógenos (Ostfeld *et al.,* 2008).

Ostfeld *et al*., (2008) mencionan que la diversidad de vectores afecta la dinámica de enfermedades a través de dos mecanismos. El primero se da a través del efecto sobre el rango de hospederos del patógeno. Para la mayoría de patógenos transmitidos por vector, el incremento en la diversidad de vectores influye fuertemente el rango de hospederos del patógeno. Tal es el caso del VON, donde inicialmente especies ornitofílicas del género *Culex* mantenían la transmisión entre poblaciones de aves, sin embargo, ciertas especies como *Cx. quinquefasciatus* y especies del género *Aedes* ha fungido como especies puente para el virus entre aves y mamíferos (Chancey *et al.*, 2015). En estos casos el rango de alimentación de los vectores puede determinar el rango de hospederos del patógeno. El segundo mecanismo se da a través del efecto en las tasas de transmisión. Diferencias en la diversidad de vectores pueden resultar en diferencias funcionales en la transmisión de enfermedades, afectando su dinámica. Dado que las especies de vectores varían en el rango de hospederos, historia de vida, eficiencia de transmisión y comportamiento, las tasas de transmisión resultan altamente heterogéneas y asimétricas entre diferentes especies de hospederos (Ostfeld *et al.,* 2008).

3.1.1. Métricas de diversidad biológica

El estudio de la biodiversidad resulta indispensable ante el contexto actual generado por la acelerada transformación de los ecosistemas naturales. El efecto de los cambios en el ambiente sobre la diversidad de especies regularmente es monitoreado a través del cálculo de índices tradicionales de diversidad; alfa, beta y gamma. La diversidad alfa se refiere a la diversidad biológica (riqueza y abundancia relativa) presente en una comunidad, natural o modificada, dentro de una localidad o hábitat, la diversidad gamma se refiere a la diversidad en un conjunto de comunidades dentro de un grupo de hábitats (un paisaje) y, la diversidad beta hace referencia al grado de diferenciación entre dichas comunidades (Whittaker *et al.*, 2001) (Esquema 1). Adicionalmente, se ha propuesto la incorporación de otras

métricas de diversidad biológica, como delta, épsilon y omega que buscan estimar la diversidad a través de escalas más grandes. La diversidad delta, es un análogo de la diversidad beta planteada para estimar la diferenciación a una escala biogeográfica, mientras que la diversidad épsilon es un análogo de la diversidad gamma, orientada hacia la estimación de la diversidad a nivel ecosistémico como terrestre u oceánico, o en una región compuesta por distintos paisajes. Por último, la diversidad omega se ha planteado para caracterizar la diversidad de todos los ecosistemas a nivel biosfera. (Whittaker *et al*., 2001; Petrisor, 2008; Xu *et al*., 2020). Estas últimas métricas permanecen en el terreno teórico, sin embargo cada vez se habla más de su utilidad para el estudio de los sistemas biológicos (Xu *et al*., 2020). En la práctica, debido a que las comunidades y los hábitats son a menudo imposibles de delimitar, los índices de diversidad se miden entre sitios de estudio (localidades) determinados arbitrariamente. En función de la pregunta de investigación, el tamaño de los sitios individuales de estudio puede ser tan pequeño como pocos metros cuadrados y tan grande como cientos de kilómetros cuadrados (Vellend, 2001).



Adaptado de Mihaljevic (2012) y Leibold et al. (2018). Los círculos verde - claro representan cada unidad arbitraria de muestreo (UAM) dentro de un hábitat continuo. La diversidad alfa (α) se refiere a la diversidad en cada localidad. La diversidad beta (β) se refiere al cambio en la composición entre localidades. La diversidad gamma (γ) se refiere a la diversidad total de un paisaje o región. La metacomunidad está integrada por todas las comunidades muestreadas en la región.

Esquema 1 *Representación esquemática de la diversidad alfa, beta y gamma, y una metacomunidad*

3.1.1.1. Diversidad beta

En un amplio sentido, la diversidad beta es el grado de reemplazamiento y/o pérdida (o ganancia) de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales, espaciales y temporales. Es una medida que compara la diversidad a dos escalas diferentes, local y regional a través de la diversidad alfa y gamma, respectivamente. Este índice se considera como una medida de similitud entre sitios (Baselga, 2010), ya que expresa el grado en el que dos comunidades son semejantes por las especies presentes en ellas, y así mismo es una medida de la complementariedad entre comunidades, refiriéndose al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de comunidades, donde la complementariedad va desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Baselga, 2010; Legendre, 2014). Se ha propuesto que la distancia actúa como un factor clave en los patrones de similitud/disimilitud, pues la configuración espacial influye en el movimiento de las especies y se plantea que conforme aumenta la distancia disminuye la similitud entre sitios, separando a especies con distintas características fisiológicas. Este planteamiento también considera la capacidad de dispersión de las especies pues la relación similitud-distancia ocurre aun si el ambiente es totalmente homogéneo (Calderón-Patrón, Moreno y Zuria, 2012). A través de los cálculos de diversidad beta se pueden reflejar dos fenómenos diferentes sobre el cambio en la composición de especies a lo largo de un conjunto de comunidades: anidamiento y recambio espacial. El anidamiento de ensamblajes de especies ocurre cuando la comunidad de una localidad tiene un número menor de especies siendo, por lo tanto, un subconjunto de una comunidad de otra localidad con mayor riqueza, reflejando un proceso no-aleatorio de pérdida o ganancia ordenada de especies (Baselga, 2010). Por el contrario, el recambio espacial implica el reemplazo de unas especies por otras. Este fenómeno mide la tasa o magnitud de cambio en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales o espaciales predefinidos, por lo que cualquier disimilitud entre dos localidades con el mismo número de especies se deberá completamente al recambio espacial. Para este caso se asume que existe algún tipo de estructura en el paisaje que moldea la

variación en la composición de especies entre los sitios como consecuencia de la clasificación ambiental o restricciones espaciales e históricas (Vellend, 2001; Baselga, 2010).

Cuando las comunidades no son idénticas pueden describirse con estos patrones o una combinación de ambos, ya que los procesos para generar todos los patrones posibles son el reemplazamiento de especies y la pérdida (o ganancia) de especies (Baselga, 2010; Calderón-Patrón, Moreno y Zuria, 2012). Por ello, Wojciechowski *et al.*, 2017 mencionan a los componentes de la beta diversidad como una medida de la heterogeneidad biótica, en donde una tendencia positiva indica una mayor heterogeneidad y viceversa, una tendencia negativa se relaciona con una homogenización biótica en un sitio dado. Los índices de diversidad beta permiten cuantificar, valorar y estudiar los patrones de cambio de la diversidad biológica (Calderón-Patrón, Moreno y Zuria, 2012) y para las ETV-m, determinar los cambios en la diversidad de mosquitos nos acerca a un mejor entendimiento sobre la dinámica de estas enfermedades (Ostfeld *et al.,* 2008).

3.1.2. Teoría de metacomunidades

La Teoría de Metacomunidades es una aproximación ecológica que provee una vista complementaria al análisis de la diversidad beta sobre los patrones de diversidad (Wojciechowski et al., 2017). En un paisaje, las comunidades locales están integradas en un sistema regional que se conoce como metacomunidad (Magurran y McGill, 2011; McPeek, 2017). Una metacomunidad es un conjunto de comunidades locales de especies que potencialmente interactúan entre sí y que están conectadas por la dispersión de al menos una de esas especies (Mihaljevic, 2012; Leibold y Chase, 2018). La teoría de metacomunidades hace predicciones respecto a la participación de procesos locales y de la dispersión entre localidades sobre la distribución de la diversidad regional (gamma) dentro de hábitats locales (alfa) y cómo esta diversidad local varía a través del espacio (beta). En otras palabras, esta teoría nos permite conocer la estructura de las comunidades y cómo dicha estructura varía a través del espacio en respuesta a diferentes mecanismos (Mihaljevic, 2012).

La teoría de metacomunidades reconoce a la escala, la dispersión y la heterogeneidad como factores fundamentales que generan, por separado y en conjunto, una amplia gama de mecanismos que influyen en la probabilidad de ocurrencia y coexistencia de especies, que a su vez crean los patrones de composición de especies y la variación de la biodiversidad que observamos en los sistemas naturales (Leibold y Chase, 2018). Para entender dichos factores, estos autores proponen dos aproximaciones, una basada en el mecanismo y otra basada en el patrón de distribución de las especies.

En la aproximación basada en el mecanismo, se definieron originalmente cuatro paradigmas (Leibold *et al*., 2004) que más adelante Leibold *et al*., (2018), redefinieron como arquetipos. Estos describen los procesos que influyen en las interacciones y la coexistencia de especies a diferentes escalas espaciales, cuyo papel difiere dentro de la heterogeneidad local, así como el tiempo y efecto de la dispersión en las dinámicas locales.

Dinámica de parches: se centra en cómo los procesos de colonización-extinción local conducen a un equilibrio dinámico que puede mediar cómo las especies coexisten en una metacomunidad. Aquí la dispersión se da en tasas más lentas que la dinámica local, por lo que la diversidad de especies locales está limitada por la dispersión. Este arquetipo supone que el entorno se distribuye en parches que tienen más o menos las mismas condiciones ambientales (homogéneas) (Mihaljevic, 2012; Leibold y Chase, 2018).

Clasificación de especies: se centra en cómo las diferencias de parche a parche y las condiciones ambientales locales pueden permitir que un número diverso de especies coexistan en una metacomunidad mediante un proceso de ensamblaje de especies en respuesta a gradientes ambientales (Mihaljevic, 2012; Leibold y Chase, 2018)**.**

Teoría neutral: supone que los parches dentro de una metacomunidad y todas las especies dentro de ella no tienen diferencias significativas, de modo que la coexistencia está influenciada solo por la demografía estocástica, la colonización, la extinción y la limitación de dispersión (Mihaljevic, 2012; Leibold y Chase, 2018)**.**

Efecto en masa: asume que los parches son heterogéneos. Aquí los efectos competitivos locales pueden ser compensados por los efectos de dispersión, y por lo tanto es esta dispersión la que afecta la dinámica local, lo que lleva a una discrepancia de especies hacia el tipo de parche preferido (Mihaljevic, 2012; Leibold y Chase, 2018).

Por su parte, la aproximación basada en patrones examina la estructura de las metacomunidades y evalúa la influencia de gradientes ambientales sobre la distribución de las especies. Dichos patrones surgen a partir del análisis de tres elementos de estructura de la metacomunidad: coherencia, recambio y agrupamiento (Leibold y Chase, 2018). De estos tres elementos surgen seis patrones principales de distribución de especies.

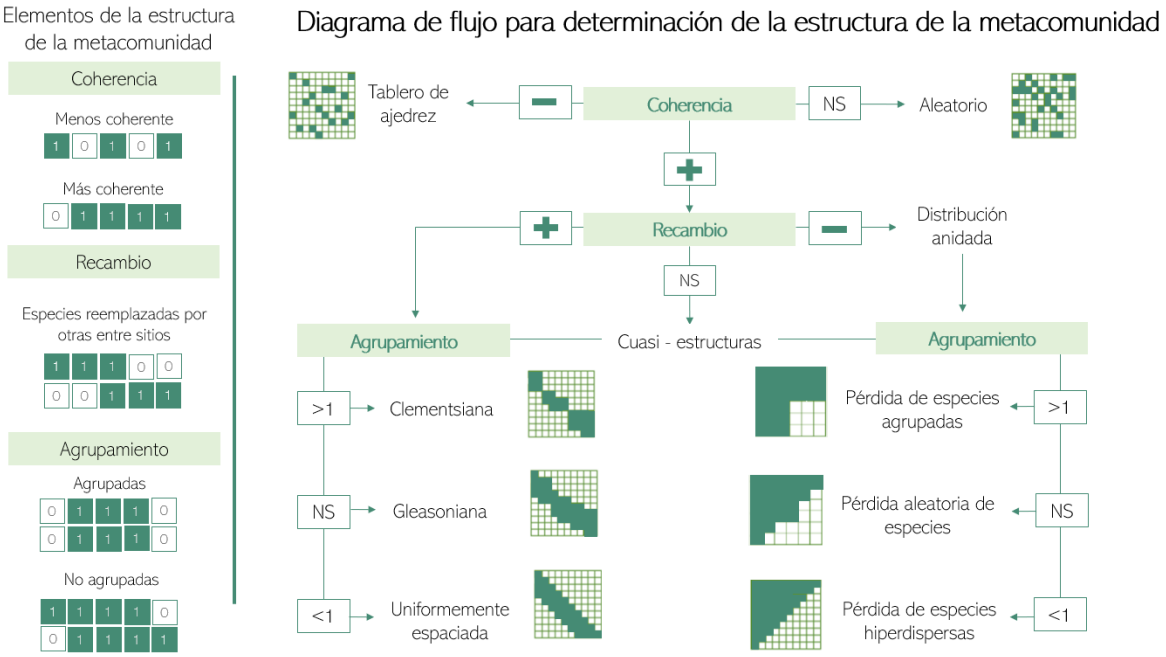
La **coherencia** se refiere al grado en que las especies en una metacomunidad responden al mismo gradiente (espacial o ambiental). Si la coherencia de una metacomunidad no es significativa, se infiere que la metacomunidad no responde a un gradiente y por lo tanto presenta un patrón aleatorio. Si la coherencia es negativa, la estructura de la metacomunidad corresponde a un patrón de tablero de ajedrez, en la cual es poco probable encontrar pares de especies que son mutuamente excluyentes, gracias a procesos de exclusión competitiva o por diferencias en las preferencias de hábitat. Sin embargo, si la coherencia es positiva se puede analizar el siguiente elemento estructural.

El **recambio** se refiere a los cambios en la composición de especies a través de los sitios y es medido por el número de veces que una especie es reemplazada por otra en dos sitios. Si el recambio es significativamente menor de lo esperado, se trata de un patrón anidado en donde los sitios con baja riqueza son subconjuntos de los sitios con mayor riqueza. Si la tasa de recambio es mayor a lo esperado se puede analizar el siguiente elemento estructural.

El **agrupamiento** se refiere al grado de distinción entre grupos en la distribución de especies. Si el agrupamiento no es significativo se trata de un patrón conocido como **Gleasoniano** donde los grupos de especies se distribuyen independientemente a lo largo del gradiente, si el agrupamiento es mayor a uno se trata de un patrón

conocido como **Clementsiano** en donde los grupos de especies se distribuyen a lo largo de gradientes ecológicos como unidades cohesivas, en cambio si el agrupamiento es menor a uno se habla de un patrón uniformemente espaciado, donde los límites son sobredispersos indicando las diferencias máximas de tolerancia (Suzán *et al.*, 2015; Leibold y Chase, 2018). Cada una de estas tres estructuras, así como el patrón anidado tienen *cuasi*-estructuras relacionadas, que muestran los mismos atributos pero un recambio no significativo debido a fuerzas de estructuración más débiles (Wojciechowski *et al.*, 2017)(Esquema 2).

La teoría de metacomunidades aporta un marco teórico que permite entender los patrones y mecanismos que influyen en la distribución de especies, por ende, es una teoría que aporta información sobre la distribución de vectores y los patógenos asociados con ellos, lo que permite, en consecuencia, un mejor entendimiento de la distribución de las ETV-m (Suzán *et al.*, 2015).



Esquema 2 *Elementos de estructura de la metacomunidad y diagrama de flujo para la determinación de la estructura de la metacomunidad. Adaptado de Presley S. et al. (2010) y Leibold et al. (2018).*

4. Antecedentes

4.1. Relevancia del diseño de muestreo

Desde el siglo XIX se ha trabajado intensamente en documentar la diversidad biológica y conocer cuáles son los mecanismos que determinan su distribución espacial y temporal (Magurran y McGill, 2011). La manera de cuantificar dicha diversidad ha variado con los años y diversos métodos se han especializado en ello (Magurran y McGill, 2011). Cuando se trata de cuantificar la diversidad de especies de mosquitos, enfocar el estudio únicamente en aquellas especies ya conocidas o relacionadas con el ser humano genera sesgos en la información que limitan el desarrollo de métodos adecuados de control y manejo de sus poblaciones y comunidades (Ferguson *et al.*, 2010). Se reconoce que los mosquitos son organismos sumamente específicos en sus preferencias, ya sean de alimentación (Kilpatrick *et al.*, 2006; Stephenson *et al.*, 2019), ambientales (Roiz *et al.*, 2014), de horario o de hábitat (Marquardt, 2005). Gracias al reconocimiento de estas preferencias se han diseñado distintas estrategias y métodos de captura que permiten generar información más completa y representativa de la diversidad de las comunidades de mosquitos en un lugar dado. Con respecto a la distribución de sus abundancias, se sabe que la selección evolutiva y la especialización de las especies propias de la naturaleza favorecen que la mayoría de las especies sean raras y, por lo tanto, un incremento en el esfuerzo de muestreo llevará casi siempre a incremento en la riqueza detectada (Magurran y McGill, 2011). Cuando se trata de la captura de una especie objetivo o un vector primario, por ejemplo, *Ae. aegypti* o *Ae. albopictus*, un mayor número de trampas con características atrayentes para dichas especies aumenta la probabilidad de su detección (CDC, 2016a) y, en consecuencia, permite generar información específica para su control. Sin embargo, a pesar de que los vectores primarios contribuyen de manera importante a la transmisión de ETV-m, las especies consideradas vectores secundarios pueden desempeñar un papel esencial en el mantenimiento de la transmisión residual, por lo tanto, los programas de control que no consideren a vectores secundarios pueden tener un menor éxito en el control y manejo de vectores (Cansado-Utrilla *et al.*, 2020). Para un estudio epidemiológico completo, el incremento en el esfuerzo de

muestreo en las comunidades de mosquitos se logra a través de la diversificación de los métodos de captura y no solo extendiendo los tiempos de captura o aumentando el número de trampas *per se*. La variación y especificidad de los mosquitos solo se reflejará a través de la variación y especificidad de los métodos de captura (Hoel *et al.*, 2007; Cansado-Utrilla *et al.*, 2020). Sin embargo, la mayoría de estudios de vigilancia entomológica de mosquitos adultos suele tener diseños de muestreo planos (un tipo de trampa, cebo y horario) (Zhong-Cheng Yan, 2005; Boukraa *et al.*, 2016; Hesson *et al.*, 2019). Algunos consideran mezclas de cebos en una misma trampa (Shahhosseini *et al.*, 2020), aunque si bien la variedad de atrayentes aumenta el rango de especies a capturar, la mezcla de ellos puede generar repulsión de algunas especies generando el efecto contrario. (Hoel *et al.*, 2007). Otros estudios hacen distinción entre mosquitos diurnos y nocturnos (Abella-Medrano *et al.*, 2015). Y algunos otros han hecho uso de más de un tipo de trampa para optimizar el muestreo (Espinoza-Gómez *et al.*, 2013). Aun así, son pocos los estudios que logran tener una comunidad bien representada gracias a la complementariedad de su diseño de muestreo. El muestreo de mosquitos es una práctica elemental de salud pública en todo el mundo, especialmente en los trópicos. Para medir la transmisión de las ETV-m, los métodos de muestreo de mosquitos adultos son esenciales. Sin embargo, la preferencia por cualquier método de muestreo depende tanto de su eficiencia en el campo como de las características de las poblaciones locales de vectores (Mgbemena *et al*., 2015). Es posible generar procedimiento estandarizados de muestreo para poblaciones objetivo, por ejemplo, campañas epidemiológicas enfocadas en la distribución de *Ae. albopictus* (CDC, 2016a), sin embargo, resulta poco factible que un mismo diseño de muestreo se adapte a todos los sitios de estudio, cuando lo que se busca es tener una buena representatividad de la comunidad. Por ello, cuanto más especializado sea el diseño de muestreo en los objetivos del estudio, mejor información se obtendrá y consecuentemente, mejor planeación, control y manejo de los mosquitos responsables de ETV-m.

4.2. Vegetación como un determinante en la composición de las comunidades de mosquitos

La vegetación se ha planteado como uno de los principales determinantes en las preferencias de hábitat en las comunidades de mosquitos (Vezzani *et al.*, 2005) debido a factores asociados que favorecen la presencia de mosquitos en función de sus preferencias, como la cantidad de sombra (Vezzani *et al.*, 2005), humedad relativa (Stone *et al.*, 2018) y, hospederos presentes (Burkett- Cadena, McClure y Estep, 2013). La vegetación además funciona como barrera contra el viento, protección contra la luz solar directa, protección contra altas temperaturas. (Verdonschot y Besse-Lototskaya, 2014; Stone *et al.*, 2018). Se ha documentado que el cambio en la composición de la vegetación, por ejemplo, deforestación o reforestación, influye en la redistribución de especies de mosquitos (Ostfeld *et al.,* 2008). Estudios recientes han demostrado la variación en la composición de especies en las comunidades de mosquitos a partir de cambios en la configuración espacial. Particularmente, se ha medido esta variación en sistemas donde la reconfiguración espacial se da debido a procesos antropogénicos (Abella-medrano *et al.*, 2018; Hendy *et al.*, 2020; Johnson *et al.*, 2020; Zhao *et al*., 2020). Estos estudios recalcan la evidencia del cambio en la diversidad y composición de mosquitos de acuerdo con el tipo de vegetación y uso de suelo, sin embargo, parece no haber un patrón de respuesta universal. El análisis de la distribución de especies basada en características de hábitat similares tiene un valor predictivo ya que puede relacionar la presencia de una especie en un lugar con otras especies con requisitos ambientales similares (Stein *et al.*, 2011). Sin embargo, a pesar de existir herramientas como los sistemas información geográfica para los análisis predictivos en grandes regiones sobre la distribución espacial de los mosquitos, estos han demostrado no ser tan precisos pues la vegetación genera microclimas únicos difíciles de incluir en los sistemas predictivos, por ejemplo, fitotelmatas (Uusitalo *et al.*, 2019). Por lo que, para mejorar el poder predictivo de la distribución de especies, se debe analizar la mayor variedad de hábitats presentes en las áreas estudiadas. Las características ambientales de los hábitats de los mosquitos son datos útiles para entomólogos de campo y son de interés epidemiológico (Stein *et al.*, 2011).

4.3. Relevancia del uso de métricas de diversidad

Los mosquitos se han estudiado desde el siglo XIX (Gachelin *et al.*, 2018) y, distintas aproximaciones han sido utilizadas para su entendimiento, sin embargo, destaca el análisis de este taxón desde la óptica ecológica debido a que esta permite observar y definir los procesos y mecanismos de distribución de especies a distintas escalas (Ostfeld *et al.*, 2008; Ferguson *et al.*, 2010; Xu *et al*., 2020). Por lo que se reconoce que los patrones y procesos que definen la distribución de las especies están inextricablemente integrados en un marco de escala. Así, los patrones y procesos a escalas espaciales más pequeñas se describen mejor mediante procesos a menor escala, por ejemplo, filtros ambientales, deriva estocástica, e interacciones interespecie. Mientras que los patrones a escalas espaciales más amplias se describen mejor mediante procesos a mayor escala, por ejemplo, el conjunto de especies regionales, el clima y la limitación de dispersión. De igual manera, a medida que cambia la escala de observación cambian los patrones y procesos observados (Leibold y Chase, 2018). En el campo entomológico enfocado en mosquitos, la descripción ecológica de estos insectos se ha hecho desde distintas vertientes, con estudios que describen la diversidad a nivel local (α) (Medeiros-Sousa *et al.*, 2015; Hendy *et al.*, 2020; Zhao *et al.*, 2020), así como regional (γ) (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), 2011; Asigau y Parker, 2018; Ortega-Morales *et al.*, 2019). A primera vista, la diversidad parece ser un concepto intuitivamente simple, sin embargo, puede ser bastante complejo y difícil de capturar utilizando una sola métrica. (Xu, Böttcher y Chou, 2020). Por ello, otra métrica como la diversidad beta se ha hecho presente en estudios que buscan describir la dinámica de distribución de especies de mosquitos entre localidades, para entender los procesos que subyacen dicho cambio (Chaves *et al.*, 2011; Bernués-Bañares y Jiménez- Peydró, 2013; Zahouli *et al.*, 2017; Vieira *et al.*, 2020). Por otro lado, la teoría de metacomunidades también se ha aplicado para describir la dinámica de las comunidades de mosquitos a través del tiempo y espacio (Ellis, Lounibos y Holyoak, 2006). El análisis de la diversidad a través de distintas métricas, así como los procesos y mecanismos que ocurren en diferentes escalas de organización (poblaciones, comunidades, metacomunidades),

son útiles no solo para explorar las influencias climáticas, físicas o biológicas sobre la dinámica de las especies, sino también para estudiar los efectos de la presión humana sobre estas (Bernués-Bañares y Jiménez- Peydró, 2013; Leibold y Chase, 2018). Debido a características intrínsecas de los mosquitos, que los convierten en bioindicadores, este grupo taxonómico funciona como un sistema de medición del cambio, tanto en ambientes naturales como perturbados y entre ellos. La información generada a la fecha sobre los mosquitos permite generar modelos de predicción de su distribución anticipando las medidas de control adecuadas (Zhao *et al*., 2020). Además, lo diverso de sus respuestas ante el estrés ambiental, sus cortos tiempos intergeneracionales, así como la obtención de gran cantidad de individuos y por lo tanto de datos, en cortos periodos de tiempos (Julião *et al.*, 2005; Botello *et al.*, 2013; Cabrini *et al.*, 2013; Suesdek, 2019), permite generar información local especializada y actualizada para tomar decisiones sobre el manejo y control epidemiológico, por ejemplo, tras el brote de una ETV-m en un punto específico. Los mosquitos, a diferencia de otros taxones, han demostrado ser un buen sistema de estudio para explorar las aproximaciones ecológicas tradicionales, con estudios que ponen a prueba la teoría como los mencionados previamente. Esta respuesta positiva a diferentes modelos de estudio abre la puerta a utilizarlos como sistema modelo para la exploración de teorías ecológicas las cuales pueden ser puestas a prueba tanto en el campo teórico como práctico. El estudio de un sistema bajo dos aproximaciones, por ejemplo, diversidad beta y teoría de metacomunidades, ha demostrado generar información complementaria sobre la dinámica del sistema de estudio (Wojciechowski *et al.*, 2017) Así, el estudio del mismo sistema bajo distintas vertientes puede generar de manera conjunta información complementaria sobre los procesos y mecanismos que influyen en la dinámica de los mosquitos y por lo tanto de las enfermedades que transmiten.

Justificación

La descripción de la diversidad alfa de especies de relevancia en la transmisión de patógenos como lo son los mosquitos no es suficiente para entender los factores asociados a su distribución espacial. El análisis de los ensambles de mosquitos a

través de estudios de diversidad beta y teoría de metacomunidades otorgan una visión complementaria de los factores determinantes en la composición y distribución espacial de las especies de mosquitos. La información generada por este tipo de aproximaciones favorece una mejor comprensión de los mecanismos involucrados en la dinámica de estas especies y su gran relevancia como vectores de múltiples enfermedades, lo que a su vez permite establecer mejores estrategias de control y manejo de ETV-m. Además, una buena representatividad de la comunidad estudiada a través de un diseño de muestreo diverso y complementario permite generar un panorama más completo sobre la composición y distribución espacial de las especies de mosquitos, indispensable para desarrollar medidas de control adecuadas tanto para especies prioritarias como para especies secundarias, lo que finalmente permite optimizar los programas de control de vectores.

Hipótesis

La variación dada por el tipo de vegetación determina los patrones de diversidad beta entre las comunidades locales de mosquitos. Estos patrones, a su vez, determinan la estructura de la metacomunidad a escala regional.

- H1: la composición de las especies de mosquitos estará influenciada por el tipo de vegetación asociada a la comunidad, se espera un cambio en la composición de especies en respuesta al tipo de vegetación.
- H2: habrá una tendencia espacial de disimilitud, una tendencia positiva será consistente con diferencias en la composición de especies de mosquitos entre sitios. Una tendencia negativa sugiere un escenario de homogenización de la composición.
- H3: Existe una correlación entre las especies de mosquitos y el tipo de vegetación en el que se encuentran por lo que siempre habrá una coherencia positiva.
- H4: un diseño de muestreo diverso y complementario en sus estrategias de captura generará información más completa y complementaria acerca de la situación entomofaunística del área de estudio.

Objetivo

Estudiar los cambios en la diversidad entre ensambles y la estructura de la metacomunidad de mosquitos asociados a distintos tipos de vegetación presentes en el CEIEGT.

Objetivos específicos

- Analizar la diversidad alfa, beta y gamma de mosquitos en distintos tipos de vegetación presentes en el CEIEGT mediante estrategias diversas y complementarias de captura.
- Evaluar los cambios de diversidad entre los ensambles de mosquitos asociados a distintos tipos de vegetación presentes en el CEIEGT.
- Conocer cómo se estructura la metacomunidad de mosquitos del CEIEGT.

Material y método

Descripción del área de estudio

El Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT), se encuentra en el kilómetro 5.5 de la carretera federal Martínez de la Torre-Tlapacoyan, Municipio. de H. Tlapacoyan, Veracruz, México. CP. 9360, a 151 msnm. El clima de esta zona es cálido húmedo con una temperatura promedio de 23.4 °C y precipitación media anual de 1840 mm. Se define en términos agroecológicos dentro de un bosque subtropical semi siempre verde. Se encuentra localizado en una zona de transición climática, entre la zona costera subhúmeda (de menor precipitación) al este y la zona húmeda hacia la Sierra Madre Oriental, al oeste. El CEIEGT se divide en tres predios conocidos como: El Clarín, El Cenzontle y La Soledad.

El muestreo del presente estudio se realizó en el predio El Clarín, el cual abarca aproximadamente 140 hectáreas y, cuya heterogeneidad paisajística se relaciona con la modificación antropogénica que ha caracterizado esta zona durante las últimas décadas, misma que favorece la realización de investigaciones de este tipo. Actualmente, el centro cuenta con módulos de producción de bovinos de doble propósito, producción acuícola, así como oficinas administrativas, laboratorios e

infraestructura de apoyo a la enseñanza e investigación, además de contar con tres albergues para estudiantes con capacidad de albergar hasta 108 alumnos (Figura 1)

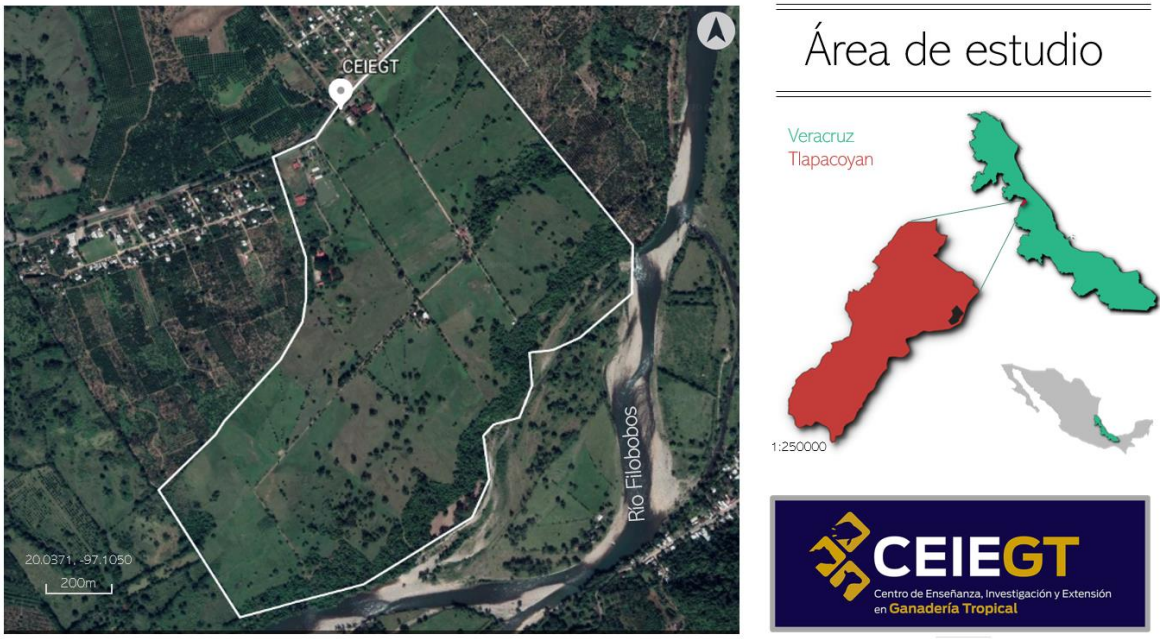


Figura 1 *Área de estudio*

Sitios de estudio

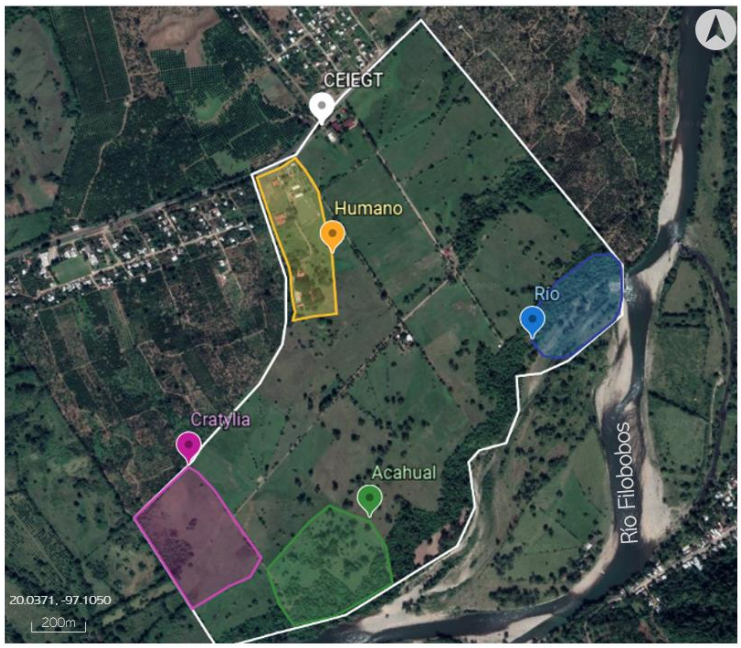
Se designaron 4 sitios de muestreo, cada uno con vegetación característica distinta, lo que genera condiciones marcadamente diferentes entre ellos:

Sitio Río: Se encuentra localizado en las coordenadas 20.032915 latitud norte, -97.097284 longitud oeste. Este sitio cuenta con vegetación riparia y distintos estratos vegetales (Arbustivo, herbáceo y arbóreo), se encuentra delimitado por el Río Filobobos. En este sitio se ha registrado fauna local como anfibios: sapo marino *(Rhinella marina)*, rana de lluvia *(Smilisca baudinii)*. Reptiles: nauyaca real (*Botrhops asper*), culebra de agua (*Thamnophis proximus*). Aves: gavilán *(Accipiter cooperii,* aguililla colarroja *(Buteo jamaicencis)*, halcón fajado (Falco femoralis). Y mamíferos: el ratón tlacuache (*Marmosa mexicana*), tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*), zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*), entre otros (SEDEMA) (Figura 2, fotografía 1).

Sitio Acahual: Se encuentra localizado en las coordenadas 20.024015 latitud norte, -97.105449 longitud oeste. Este sitio cuenta con un tipo de vegetación secundaria, es decir, vegetación en los primeros estados de sucesión que se recupera de forma natural en un sitio después de ser usado para cosecha y/o ganadería. Está compuesto por distintos estratos vegetales (Arbustivo, herbáceo y arbóreo). En este sitio se ha reportado fauna nativa local similar a la del río, aunque también llegan los bovinos del CEIEGT (Figura 2, fotografía 2).

Sitio Cratylia: Se encuentra localizado en las coordenadas 20.025161 latitud norte, -97.109525 longitud oeste. La vegetación dominante es una leguminosa arbustiva *Cratylia argentea*. Esta planta introducida, originaria de Brasil, se utiliza como forraje para el ganado bovino. Debido al sistema de rotación de potreros del CEIEGT a este sitio se lleva a pastorear a los bovinos del centro para consumir dicha arbustiva (Figura 2, fotografía 3).

Sitio Humano: Se encuentra localizado en las coordenadas 20.031893 latitud norte, -97.105614 longitud oeste. En este sitio predominan los pastos introducidos, aquí se encuentran los albergues de estudiantes y las oficinas y auditorios del centro. Cercano al sitio existen praderas donde pastorean los bovinos, cercano a las oficinas y auditorios se encuentra un estanque de la producción acuícola (Figura 2, fotografía 4).



Sitios de estudio

Sitio	Área (m^2)	Perímetro (m)
CEIEGT	5 298.74	1 424 803.28
Río	59.62	940.91
Acahual	92.6	1142.8
Cratylia	88.36	1175.3
Humano	87.63	1292.4

Figura 2 Sitios de estudio, área y perímetro por sitios.

Fotografía 1 Vegetación en el sitio Río

Fotografía 2 Vegetación en el sitio Acahual

Fotografía 3 Vegetación en el sitio Cratylia

Fotografía 4 Vegetación en el sitio Humano

Fotografías tomadas por Estefanía Zuñiga

Captura de mosquitos

Para la captura de mosquitos se utilizaron dos tipos de trampas y dos tipos de cebos. (Tabla 1, fotografía 5). Con estos se realizaron cuatro combinaciones distintas trampa - cebo, cada una con una réplica. Lo que da como resultado un total de ocho trampas. Las trampas se colocaron en un sitio por día y, permanecieron activas en dos horarios cada día, matutino (6:00-11:00 horas) y vespertino (18:00-23:00 horas). Se realizaron tres muestreos entre los meses de septiembre – octubre, 2018. El primero del ocho al 11 de septiembre, el segundo del ocho al 12 de octubre y el tercero del 21 al 25 de octubre. El segundo muestreo se hizo coincidir con la fase de Luna llena, mientras que los muestreos uno y tres correspondieron a la fase de Luna nueva. Se consideró la influencia de la Luna llena sobre la efectividad de las trampas tipo CDC (Muirhead-Thomson, 1991). Cada sitio fue georreferenciado por lo que replicó la posición exacta de las trampas durante los tres muestreos.

En total cada sitio fue muestreado en tres ocasiones, con ocho trampas, durante dos horarios, cada uno de cinco horas. Sumando un total de 240 horas trampa por sitio. Y un esfuerzo de muestreo total de 960 horas trampa por los cuatro sitios.

Tabla 1 Tipos de trampas y cebos

Trampa	Características	Referencia
BGS	Bioagent- Sentinel 1. Los mosquitos objetivo de este tipo de trampa son principalmente hembras alimentadas. Esta trampa emplea señales visuales atractivas, a través del contraste de colores. Además, imita las corrientes de convección creadas por un hospedero vertebrado, a través de columnas de aire generadas artificialmente con un ventilador. Este funciona con una batería portátil de 12 volts. La bolsa de captura se encuentra por encima del ventilador de succión para evitar daños a las muestras causados por pasar a través del ventilador. Puede usarse en combinación con otros cebos o atrayentes. Se coloca a nivel de piso.	(Biogents; CDC, 2016a)
CDC	CDC miniatura (modelo 512 John W. Hock Company). Esta trampa cuenta con un foco de luz incandescente de 4 watts, el cual funge como atrayente para especies nocturnas debido al fototropismo positivo que algunas de ellas presentan. Captura a los insectos gracias a un ventilador, que funciona con una batería portátil de 6 volts y, almacena a los insectos capturados en un bote colector. Cuenta con un plato en la parte superior que lo protege de la lluvia. A demás de la luz incandescente, puede usarse en conjunto con otros atrayentes o cebos. Se coloca a aproximadamente un metro y medio del suelo.	(John W. Hock, 2020)

Cebo	Características	Referencia
CO_2	El dióxido de carbono (CO_2) fue generado a partir de la mezcla de levadura (*Saccharomuces cerevisiae*) (±20 gramos y azúcar ± 400 gramos), disueltos en agua caliente ~35 °C. La solución fue almacenada en termocontenedores para mantener la temperatura estable. Se dejaron libres de líquido los 5 cm superiores del contenedor para permitir la acumulación de CO_2. El gas fue dirigido a la boca de las trampas con mangueras de goma. Esta mezcla busca imitar el CO_2 generado por hospederos vertebrados debido a que este es reconocido como una importante señal quimio-sensorial de largo alcance, utilizada por los mosquitos hembra cuando buscan alimentarse de hospederos vertebrados.	(Erdelyan *et al.*, 2012; Abella-medrano *et al.*, 2018)
Ácido láctico	Se utilizo ácido láctico al 85%. Se colocaron cajas Petri destapadas con algodón cubierto de este ácido volátil. Se colocó en las trampas tipo CDC con ayuda de ligas y en las trampas tipo BGS en el contenedor interno de la misma. Este tipo de cebo busca imitar el ácido láctico emitido por hospederos vertebrados, el cual sirve de guía para las hembras sobre sus posibles hospederos.	(Raji *et al.*, 2019; Das De y Dixit, 2020)

Fotografía 5 Colocación de trampas

Procesamiento e identificación

Los individuos capturados se colocaron en una cámara letal con cloroformo por aproximadamente 20 minutos. Una vez muertos, se colocaron en cajas Petri preparadas con papel encerado y algodón para su conservación. Las muestras se mantuvieron en refrigeración a -18 ºC hasta el momento de la identificación (Fotografía 6).

El montaje e identificación se llevó acabo en el Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM. Para el montaje se utilizaron alfileres entomológicos y triángulos de papel opalina gruesa para la fijación los mosquitos con pegamento blanco, colocándolos sobre su lado derecho y dirigiendo las patas hacia el alfiler. Para la identificación taxonómica se utilizó un microscopio estereoscópico y claves taxonómicas (Fotografía 7). Para la determinación a género se utilizó la clave de Chavarri 2009 y para la identificación a especie se utilizaron claves más detalladas (Dyar, 1928; Lane, 1953; Galindo, Blanton y Peyton, 1954; Carpenter y LaCasse, 1955; Bram, 1964; Belkin, Heinemann y Page, 1970; Pecor *et al.*, 1992; Darsie Jr. y Ward, 2005;

Chaverri, 2009). Tras el montaje e identificación, los mosquitos fueron preservados en cajas entomológicas.

Con la identificación de los individuos se construyó una base de datos para su análisis. Se incluyeron los siguientes datos: ID del individuo, fecha de captura, tipo de trampa, tipo de cebo, horario de captura, sitio de captura, género, especie y sexo. Adicionalmente, se hizo la corroboración de siete especies a través de códigos de barras de ADN.

Fotografía 6 Recolección y procesamiento de mosquitos

Fotografía 7 *Identificación de mosquitos*

Análisis de datos

Todos los análisis fueron realizados el programa libre R v. 3.6.1 (R Development Core Team, 2020), utilizando las paqueterías que a continuación se mencionan.

Estimación de diversidad alfa y gamma

La descripción de la diversidad de especies se realizó calculando el índice de Shannon-Weaver, este índice refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes (riqueza) y su abundancia relativa (Pla, 2006). La estimación se realizó con la ayuda de las paqueterías BiodiversityR v2.11-3 (Kindt, 2016) y Vegan v2.5-5 (Oksanen *et al.*, 2017). Dicha estimación se calculó por sitios de estudio (α) y por área de estudio (γ). Adicionalmente se realizó esta misma estimación para el área de estudio bajo las distintas variables de muestreo (horario, tipo de trampa, tipo de cebo).

Se realizaron curvas de rango-abundancia para detectar los cambios en la estructura espacial del ensamble de mosquitos (Abella-Medrano *et al.*, 2015) a través de la descripción de la riqueza y abundancias relativas de las especies de mosquitos. Las curvas se realizaron para representar la distribución de la totalidad

de especies del área de estudio por sitio y por variable de muestreo (horario, tipo de trampa, tipo de cebo).

Cálculos de diversidad Beta

La diversidad beta entre los ensambles de los cuatro sitios se cuantificó a través de la paquetería Betapart v1.5.1 (Baselga *et al.*, 2018), que permite calcular la disimilitud de Sorensen (βsor), así como los componentes de recambio (βsim) y anidamiento (βnes) (Baselga y Orme, 2012). La diversidad beta también se calculó por sitios con base en las distintas variables de muestreo (horario, tipo de trampa, tipo de cebo).

Análisis de la estructura de la Metacomunidad

Para la determinación de la estructura de la metacomunidad se construyó una matriz de presencia-ausencia. Se utilizó la paquetería Metacom v1.5.2 (Dallas, 2014; Dallas y Pulliam, 2020) a fin de determinar la estructura a través de la interpretación de los cálculos de coherencia, recambio y agrupamiento.

La coherencia se determina contando el número de ausencias incrustadas en la matriz de incidencia, es decir, interrupciones dentro de la distribución de especies o composición de sitios, esto se hace comparando el número de ausencias incrustadas en la matriz de incidencia empírica ordenada con una distribución de ausencias implícitas generadas a partir de 1000 matrices nulas ordenadas. El modelo nulo aplicado intercambia especies en todos los sitios, pero fija la riqueza del sitio, es decir, igual a los valores observados. Si el número observado de ausencias incrustadas no es estadísticamente significativo, las especies no responden a un gradiente ambiental y se trata de un patrón aleatorio. Si la coherencia es significativa y el número de ausencias incrustadas es mayor que las observadas en el modelo nulo, significa que la coherencia es negativa y se trata de un patrón de tablero de ajedrez. Si la coherencia es significativa pero el número observado de ausencias incrustadas es menor que en el modelo nulo, se interpreta como una coherencia positiva a un gradiente ambiental y se analiza el siguiente elemento estructural.

Para el análisis de recambio de especies se contabiliza el número de veces que una especie reemplaza a otra entre dos sitios para cada posible par de especies y lo compara con los valores generados por el modelo nulo (este modelo tiene las mismas características que el modelo nulo anterior). Si el número de sustituciones es diferente al calculado mediante el modelo nulo y menor al promedio, puede interpretarse como recambio negativo, es decir, la metacomunidad muestra un patrón de pérdida de especies a lo largo del gradiente analizado, o un patrón anidado. Si el valor de las sustituciones es significativo y mayor al esperado, puede interpretarse como un recambio positivo, para este caso se producirá un patrón de agrupamiento de especies a lo largo del gradiente ambiental. En ambos escenarios se procede a analizar el siguiente elemento estructural (Presley, *et al*., 2010).

El agrupamiento, se evalúa con base en el índice de Morisita que proporciona información sobre el agrupamiento en los límites de las estructuras. Para este elemento estructural la significancia se determina mediante una prueba de ji cuadrada que compara la distribución empírica de los límites con una distribución uniforme esperada. Para este análisis los valores significativos > 1 indican límites agrupados, mientras que los valores significativos < 1 indican límites hiperdispersos. Las distribuciones de especies que ocurren de forma independiente e idiosincrática entre sí corresponden a un valor de ji cuadrada no significativo (Presley, *et al*., 2010) (Esquema 2).

Determinación de las especies de importancia médica y médica veterinaria

A través de la revisión de literatura científica mediante buscadores especializados se realizó un listado faunístico de las especies capturadas de acuerdo con su importancia médica y médica veterinaria (IM y MV).

Resultados

Se capturó un total de 214 mosquitos (Diptera: Culicidae), pertenecientes a dos subfamilias (Culicinae, Anophelinae) y a nueve géneros (*Aedes, Anopheles, Culex, Haemagogus, Mansonia, Psorophora, Trichoprosopon, Uranotaenia, Wyeomyia*). Se logró identificar 155 individuos hasta el nivel de especie, que correspondieron a 22 especies de mosquitos (Diptera: Culicidae). 52 individuos fueron identificados dentro del género *Culex* pertenecientes al subgénero *Melanoconion*, estos individuos fueron identificados como *Culex (Melanoconion)* sp. A través de las secuencias de códigos de barras de ADN, se determinó que no pertenecían a otra especie de las ya identificadas, sin embargo, solo se logró su identificación hasta subgénero. De los siete individuos restantes, a pesar de no poder ser identificados hasta especie, se logró determinar una diferenciación morfológica que permitió identificarlos como especies distintas, quedando clasificados como sp1, sp2, sp3, respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2 Especies presentes por sitio, abundancia relativa y escala por frecuencia de distribución. Especies de importancia médica y médica veterinaria subrayadas. El color indica en orden descendiente, del más oscuro (cuatro sitios) al más claro (un sitio), la presencia de cada especie por sitio de muestreo.

Especie	Sitio				Total	Abundancia relativa (%)	Escala por frecuencia de ocurrencia
	Acahual	Cratylia	Humano	Río			
Culex (Melanoconion) sp.	22	9	0	21	52	24.3	Dominantes
Aedes albopictus	0	1	25	13	39	18.22	
Culex quinquefasciatus	1	5	16	4	26	12.15	
Haemagogus mesodentatus	13	0	0	2	15	7.01	Abundantes
Wyeomyia abebela	13	0	1	0	14	6.54	
Culex coronator	1	10	0	0	11	5.14	
Aedes scapularis	5	2	0	3	10	4.67	Ocasionales
Culex conspirator	5	0	3	1	9	4.21	
Culex restuans	0	0	0	6	6	2.8	
Uranotaenia lowii	5	0	1	0	6	2.8	
Anopheles pseudopuntipennis	0	0	1	2	3	1.4	

Trichoprosopon digitatum	3	0	0	0	3	1.4	
Uranotaenia geometrica	2	1	0	0	3	1.4	
Aedes angustivittatus	1	0	0	0	1	0.47	
Aedes sp1	0	0	0	1	1	0.47	
Aedes sp2	0	1	0	0	1	0.47	
Aedes sp3	1	0	0	0	1	0.47	
Aedes tormentor	1	0	0	0	1	0.47	
Aedes vargasi	0	0	0	1	1	0.47	
Culex lactator	1	0	0	0	1	0.47	
Culex nigripalpus	0	1	0	0	1	0.47	
Culex sp1	0	1	0	0	1	0.47	Raras
Culex sp2	0	0	0	1	1	0.47	
Culex stenolepis	0	1	0	0	1	0.47	
Mansonia titillans	0	0	0	1	1	0.47	
Psorophora ciliata	1	0	0	0	1	0.47	
Psorophora sp1	1	0	0	0	1	0.47	
Psorophora sp2	1	0	0	0	1	0.47	
Uranotaenia sapphirina	0	0	0	1	1	0.47	
Uranotaenia pulcherrima	0	0	1	0	1	0.47	
Abundancia total	77	32	48	57	214	100	
Abundancia relativa por sitio (%)	35.98	14.95	22.43	26.64	-	100	
Riqueza total	17	10	7	13			
Especies exclusivas por sitio	8	4	1	6			

Clasificamos a las especies por frecuencia de ocurrencia de la siguiente manera (Tabla 2), tres especies fueron dominantes *Culex (Melanoconion)* sp. (Theobald 1903), *Aedes albopictus* (Skuse 1895), *Culex quinquefasciatus* (Say 1823). Tres especies fueron determinadas como abundantes, *Haemagogus mesodentatus* (Komp y Kumm 1938), *Wyeomyia abebela* (Dyar y Knab 1908), *Culex coronator* (Dyar y Knab 1906). Siete especies como ocasionales *Aedes scapularis* (Rondini 1848), *Culex conspirator* (Dyar y Knab 1906), *Culex restuans* (Theobald 1901),

Uranotaenia lowii (Theobald 1901), *Anopheles pseudopuntipennis* (Theobald 1901), *Trichoprosopon digitatum* (Rondani 1848) y *Uranotaenia geométrica* (Theobald 1901). Finalmente, 17 especies fueron clasificadas como raras *Aedes* angustivittatus (Dyar y Knab 1907), *Aedes* sp1, *Aedes* sp2, *Aedes* sp3, *Aedes tormentor* (Dyar y Knab 1906), *Aedes vargasi* (Schick 1970), *Culex lactator* (Dyar y Knab), *Culex nigripalpus (Theobald 1901), Culex sp1, Culex sp2, Culex stenolepis* (Dyar y Knab 1908), *Mansonia titillans* (Walker 1848), *Psorophora ciliata* (Fabricius 1794), *Psorophora sp1, Psorophora sp2, Uranotaenia sapphirina* (Osten Sacken 1869), *Uranotaenia pulcherrima* (Lynch Arribálzaga1891).

De los 214 individuos, 197 fueron hembras y 17 machos, las hembras fueron capturadas bajo todas las combinaciones de las diferentes variables de muestreo mientras que los machos solo se capturaron con las combinaciones trampa-cebo CDC/BGS- Ácido láctico y BGS- CO_2.

Diversidad alfa y gamma

La diversidad gamma medida con el índice de Shannon-Weaver fue de 2.51. La riqueza total fue de 30 especies, la abundancia total fue de 214 individuos. La diversidad en los sitios en orden descendiente fue Acahual> Río >Cratylia > Humano. En acahual se capturaron ocho especies exclusivas, en el sitio Río seis, en el sitio Cratylia cuatro y en el sitio Humano solo una. La diversidad total por horario fue mayor en el horario matutino, en este horario se capturaron ocho especies exclusivas, mientras que en el vespertino se capturaron 12 especies exclusivas. La diversidad por tipo de trampa fue mayor para las trampas tipo CDC, en este tipo de trampas se capturaron 12 especies exclusivas mientras que en las trampas tipo BGS se capturaron ocho. La diversidad por tipo de cebo fue mayor cuando con ácido láctico, con este tipo de cebo se capturaron nueve especies exclusivas mientras que con CO_2 se capturaron 11 (Tabla 3).

Tabla 3 Riqueza, abundancia relativa y diversidad por tipo de variable de muestreo

Variable de muestreo	Abundancia	Riqueza	Especies exclusivas	Diversidad
Total (**γ**)				
	214	30	-	2.51
Sitios (**α**)				
Acahual	77	17	8	2.22
Cratylia	32	10	4	1.83
Humano	48	7	1	1.20
Río	57	13	5	1.94
Horario				
Matutino	105	18	8	2.29
Vespertino	109	22	12	2.20
Cebo				
Ac. láctico	66	19	9	2.53
CO_2	148	21	11	2.11
Trampa				
CDC	152	22	12	2.28
BGS	62	18	8	2.15

Curvas de Rango- Abundancia

La curva de rango-abundancia total muestra que las especies *Culex (Melanoconion)* sp., *Culex quinquefasciatus* y *Aedes albopictus*, están mayormente representadas en el ensamble respecto al resto de las especies (Figura 3). Las curvas de rango-abundancia muestran que el sitio con la mayor riqueza y abundancia relativa de especies fue el sitio Acahual, el sitio que presentó menor riqueza fue el sitio Humano, el sitio con menor abundancia relativa fue el sitio Cratylia (Figura 4). El horario que presentó mayor riqueza fue el Nocturno (Figura 5). El tipo de cebo con el que se obtuvo una mayor riqueza y abundancia relativa fue CO_2 (Figura 6). El tipo de trampa con la que se capturó una mayor riqueza y abundancia relativa fue CDC (Figura 7).

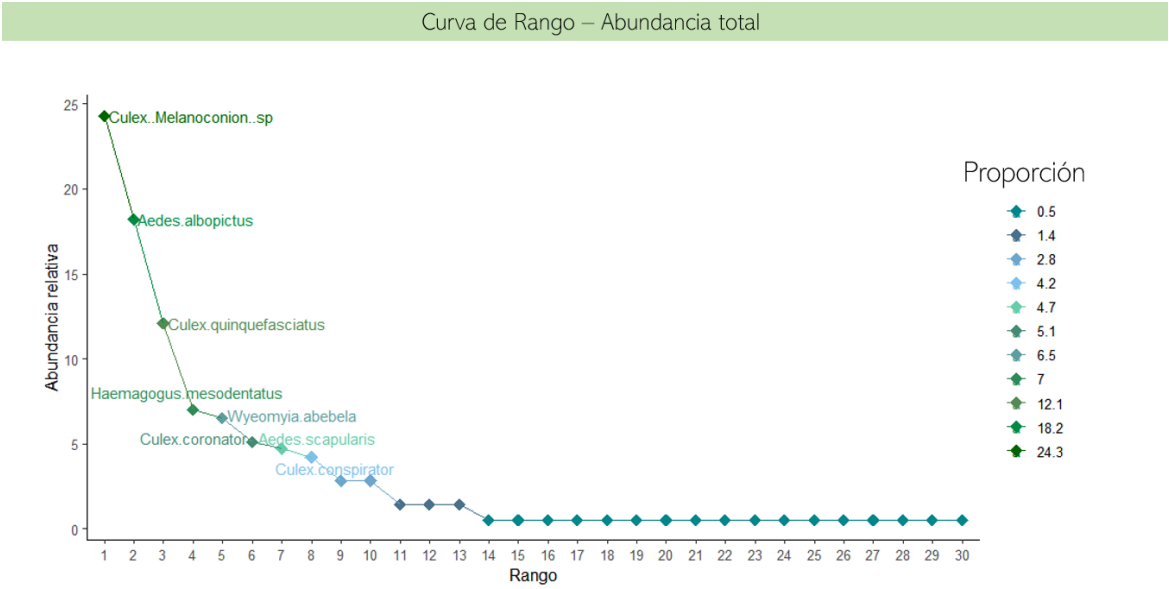


Figura 3 *Curva de rango-abundancia total*

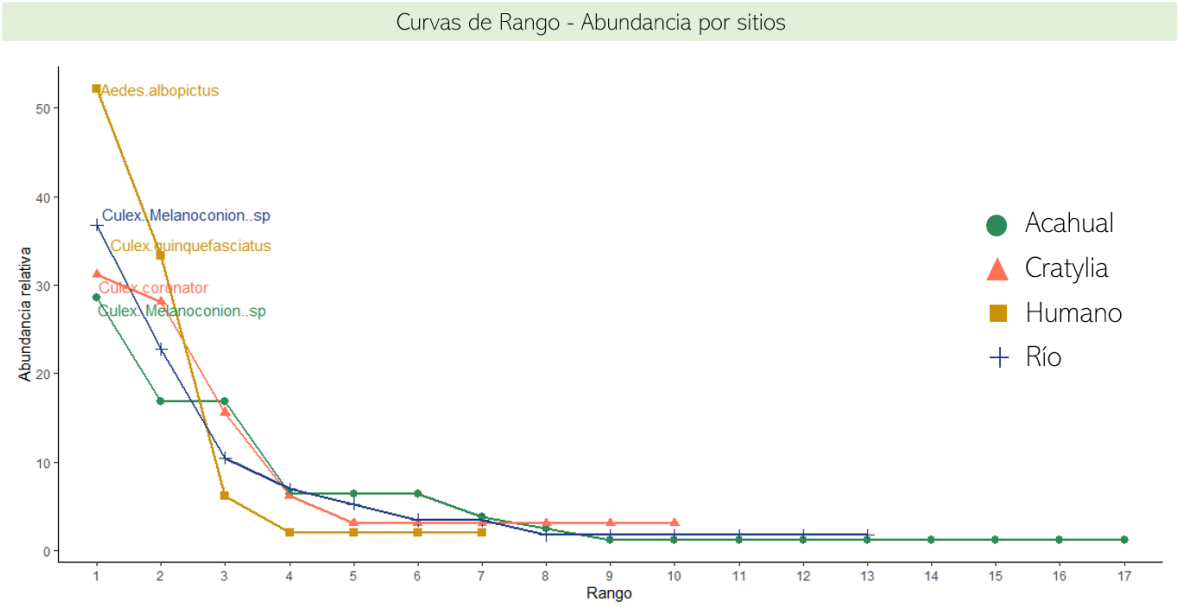


Figura 4 *Curvas de rango-abundancia por sitio*

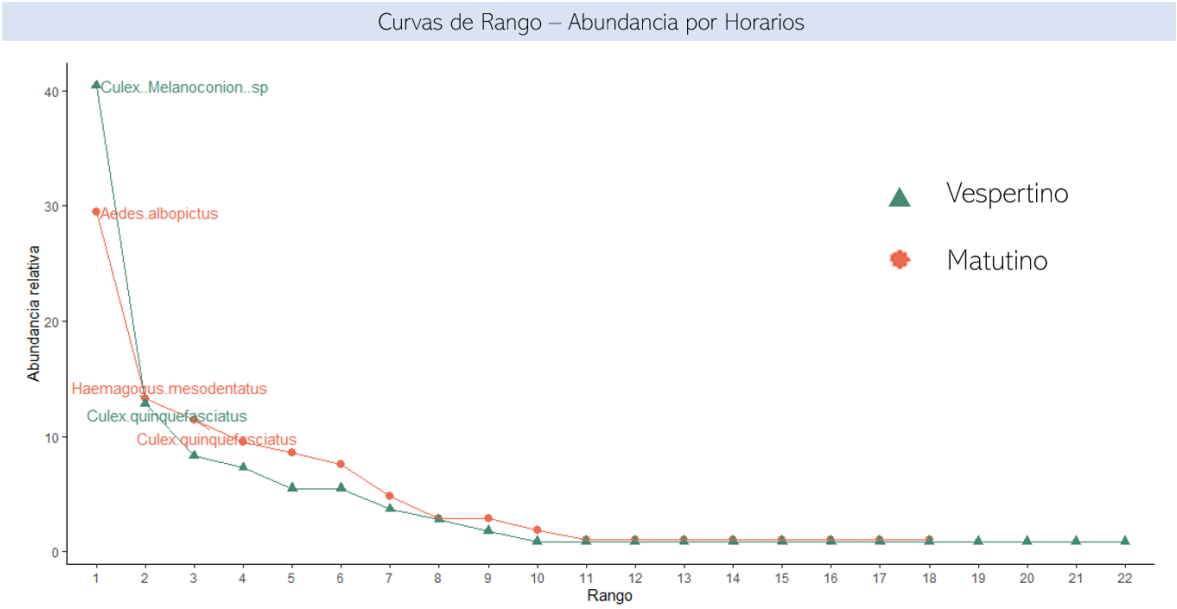


Figura 5 *Curvas de rango-abundancia por horario*

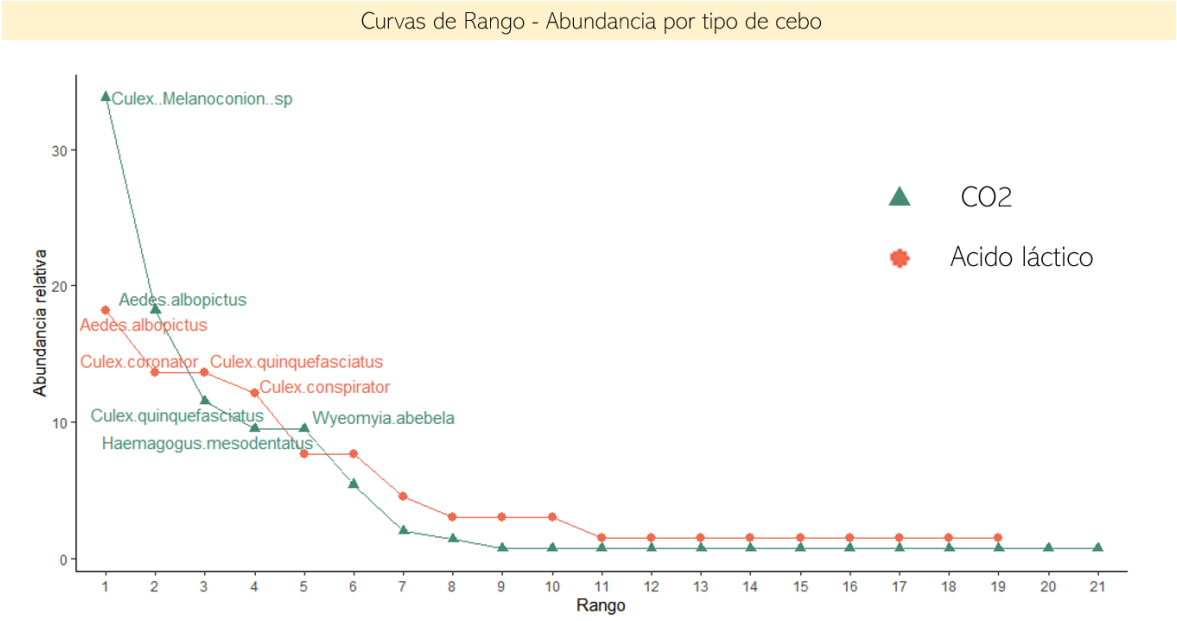


Figura 6 Curvas de rango-abundancia por tipo de cebo

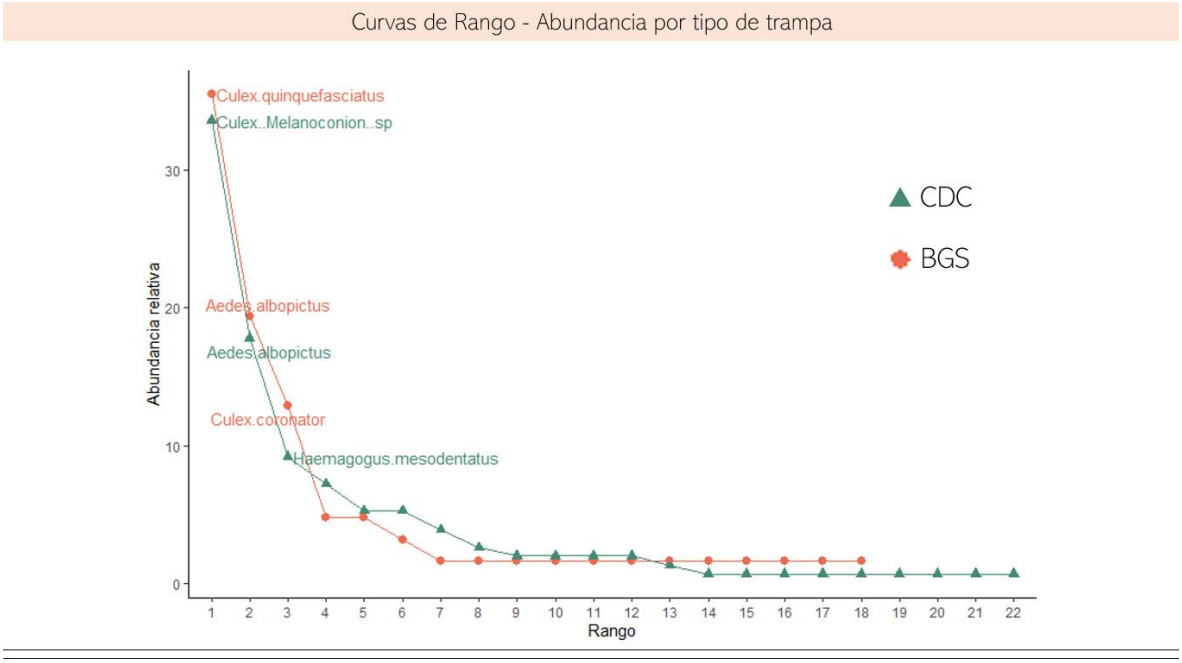


Figura 7 *Curvas de rango-abundancia por tipo de trampa*

Diversidad beta

Existe una disimilitud (βsor) de 73% entre sitios explicada mayormente por recambio (βsim) 64% y en menor medida por anidamiento (βnes) 9%. La disimilitud en la composición entre los ensambles de mosquitos por sitios resultó mayor entre los sitios Humano - Cratylia (0.76), seguido por los sitios Humano - Acahual, y Río - Acahual, ambos pares con una disimilitud de 0.67 (Tabla 4, Figura 8).

Tabla 4 *Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios, calculado con el índice de Sorensen*

β Sor			
	Acahual	Cratylia	Humano
Cratylia	0.63		
Humano	0.67	0.76	
Río	0.67	0.65	0.60

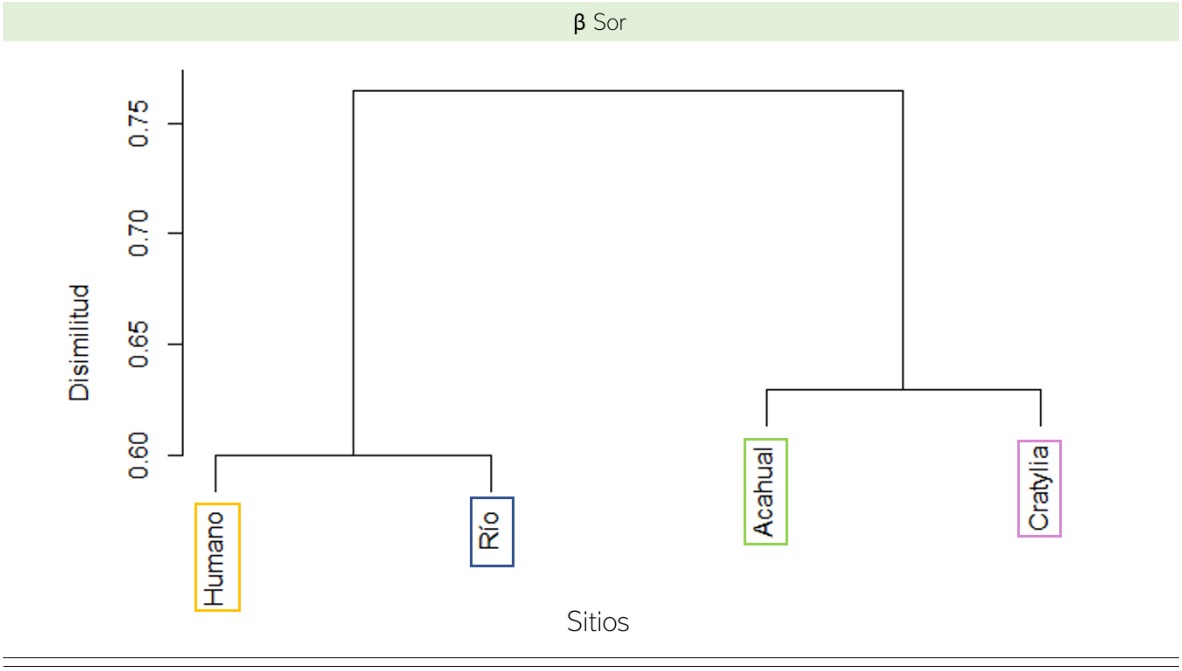


Figura 8 *Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios, calculado con el índice de Sorensen*

La disimilitud en la composición entre los ensambles de mosquitos por sitios durante el horario vespertino resultó mayor entre los sitios Acahual-Río (0.79), seguido por la relación Cratylia-Acahual (0.78). Los sitios más similares entre sí fueron Acahual-Humano. Para el horario matutino la disimilitud fue mayor entre los sitios Humano-Acahual (0.85), seguido de la relación entre los sitios Humano-Cratylia (0.78). Los sitios más similares entre sí fueron Río-Humano. Todos explicados mayormente por recambio (Tabla 5, Figura 9).

Tabla 5 *Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por horario, calculado con el índice de Sorensen*

β Sor

Vespertino				Matutino			
	Acahual	Cratylia	Humano		Acahual	Cratylia	Humano
Cratylia	0.78			Cratylia	0.63		
Humano	0.67	0.71		Humano	0.85	0.78	
Río	0.79	0.73	0.73	Río	0.67	0.71	0.45

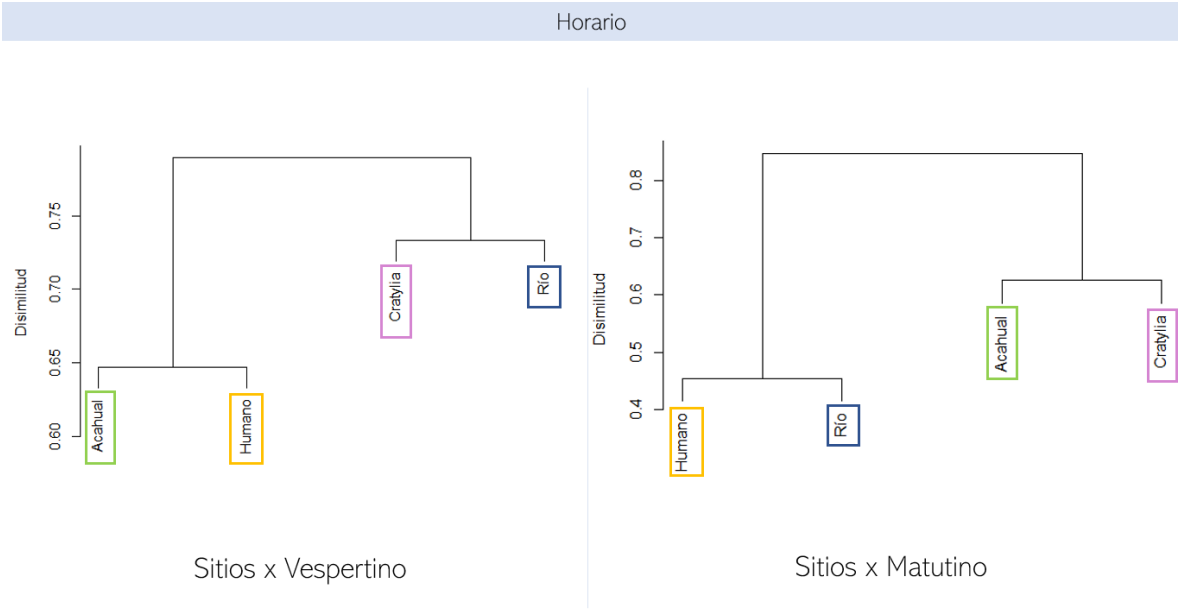


Figura 9 *Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por horario, calculado con el índice de Sorensen*

La disimilitud en la composición entre los ensambles de mosquitos por sitios cuando se utilizó ácido láctico como cebo fue mayor entre los sitios Río-Cratylia (0.86), seguida de la relación entre los sitios Río-Acahual (0.76). La disimilitud de la composición entre los ensambles de mosquitos cuando se utilizó CO_2 como cebo fue mayor entre los sitios Humano-Acahual (0.88), seguido de los sitios Acahual-Cratylia (0.78). Los sitios más similares entre sí fueron Cratylia-Río. Todos explicados mayormente por recambio (Tabla 6, Figura 10).

Tabla 6 *Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de cebo, calculado con el índice de Sorensen*

β Sor

Ácido láctico				CO_2			
	Acahual	Cratylia	Humano		Acahual	Cratylia	Humano
Cratylia	0.60			Cratylia	0.78		
Humano	0.60	0.67		Humano	0.88	0.83	
Río	0.76	0.86	0.57	Río	0.68	0.6	0.69

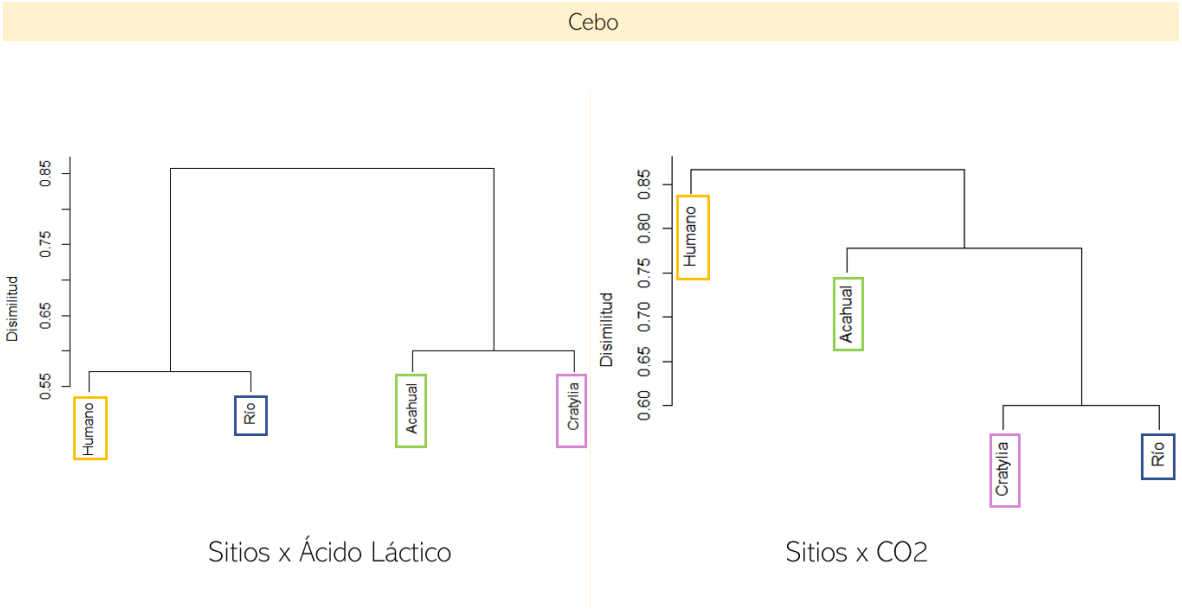


Figura 10 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de cebo, calculado con el índice de Sorensen

La disimilitud en la composición entre los ensambles de mosquitos por sitios cuando se usaron las trampas tipo BGS fue mayor entre los sitios Acahual-Cratylia y Acahual-Río para ambos casos hubo un recambio total de especies, es decir, una disimilitud del 100%. La disimilitud en la composición entre los ensambles de mosquitos cuando se usaron las trampas tipo CDC fue mayor entre los sitios Cratylia-Humano con una disimilitud del 100%, seguido de los sitios Humano-Acahual (0.79), los sitios más similares entre sí fueron Cratylia-Acahual. Todos explicados mayormente por recambio (Tabla 7, Figura 11).

Tabla 7 *Disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de trampa, calculado con el índice de Sorensen*

β Sor

BGS				CDC			
	Acahual	Cratylia	Humano		Acahual	Cratylia	Humano
Cratylia	1.00			Cratylia	0.58		
Humano	0.82	0.67		Humano	0.79	1.00	
Río	1.00	0.83	0.80	Río	0.60	0.75	0.63

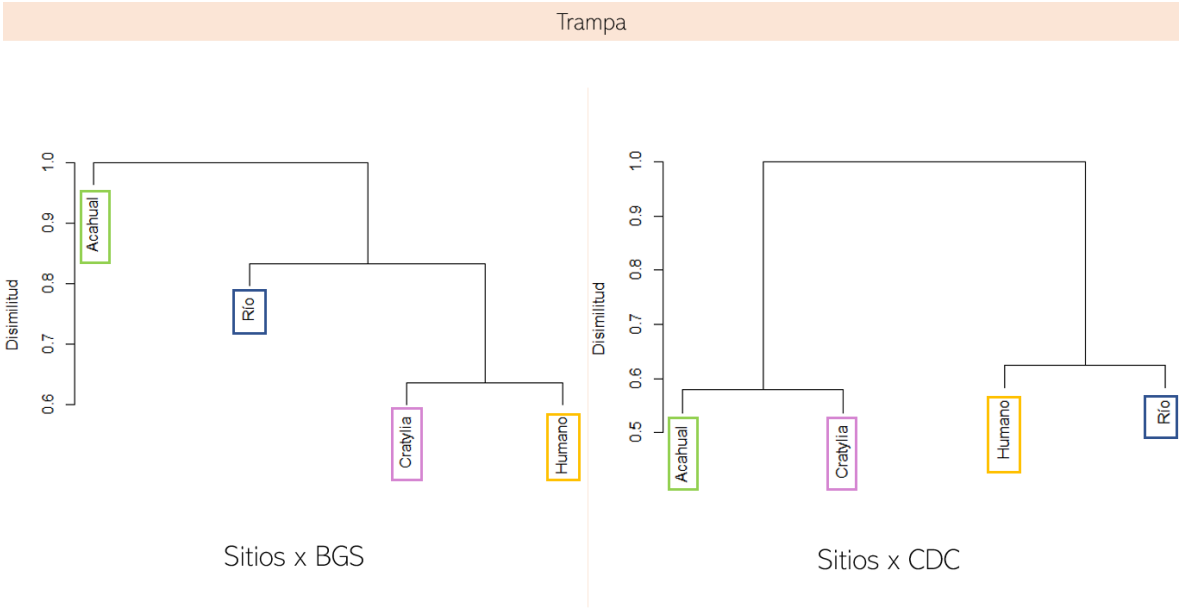


Figura 11 Dendograma de disimilitud de los ensambles de mosquitos entre los diferentes sitios por tipo de trampa, calculado con el índice de Sorensen

Metacomunidad

El análisis de coherencia detectó 1.20 ausencias incrustadas, esto es significativamente menor a lo esperado por el modelo nulo (ausencias incrustadas promedio = 5.86, $p < 0.0001$, $z = -9.5221$) lo que indica que la distribución de especies es coherente. En cuanto al recambio, se detectaron 252 reemplazos, estos son más que los esperados por el modelo nulo, sin embargo, no fueron significativos (240.58, $p = 0.546$, $z = 0.603$), por lo que se obtuvo un recambio positivo no significativo. El análisis de agrupamiento arrojó un valor de 1.083, los valores superiores a 1,00 indican que los límites del rango están más agrupados de lo esperado, sin embargo, este valor no fue significativo ($p = 0.133$) (Tabla 8).(Leibold y Mikkelson, 2002) El patrón resultante es una *cuasi estructura Gleasoniana*. De acuerdo con Presley (2010), el recambio positivo es un elemento fundamental para la distribución *Gleasoniana*, sin embargo, no es necesario que sea estadísticamente significativo. A pesar de ello, el nivel de significancia asociado al recambio puede indicar la fuerza de los elementos estructurales, con cuasi estructuras como resultado de fuerzas estructurales débiles (Presley *et al*., 2010). Los elementos

estructurales también se analizaron para la metacomunidad bajo cada tipo de variable de muestreo, con lo que se obtuvo un total de tres estructuras idealizadas distintas, cuasi *Gleasoniana*, tablero de ajedrez y pérdida cuasi aleatoria de especies (Presley *et al*., 2010)(Tabla 8).

Solo una especie estuvo presente en todos los sitios *(Culex quinquefasciatus),* cuatro especies se capturaron en tres sitios distintos *(Culex* sp.*, Aedes albopictus, Aedes scapularis, Culex conspirator),* seis especies se capturaron en solo dos sitios (*Haemagogus mesodentatus, Wyeomyia abebela, Culex coronator, Uranotaenia lowii, Anopheles pseudopuntipennis* y *Uranotaenia geométrica*). Las 19 especies restantes (*Aedes angustivittatus, Aedes* sp1*, Aedes* sp2*, Aedes* sp3*, Aedes tormentor, Aedes vargasi, Culex lactator, Culex nigripalpus, Culex restuans, Culex* sp1*, Culex* sp2*, Culex stenolepis, Mansonia titillans, Psorophora ciliate, Psorophora* sp1*, Psorophora* sp2*, Trichoprosopon digitatum, Uranotaenia saphirina* y *Uranotaenia pulcherrima)* solo se capturaron en un sitio (Figura 12).

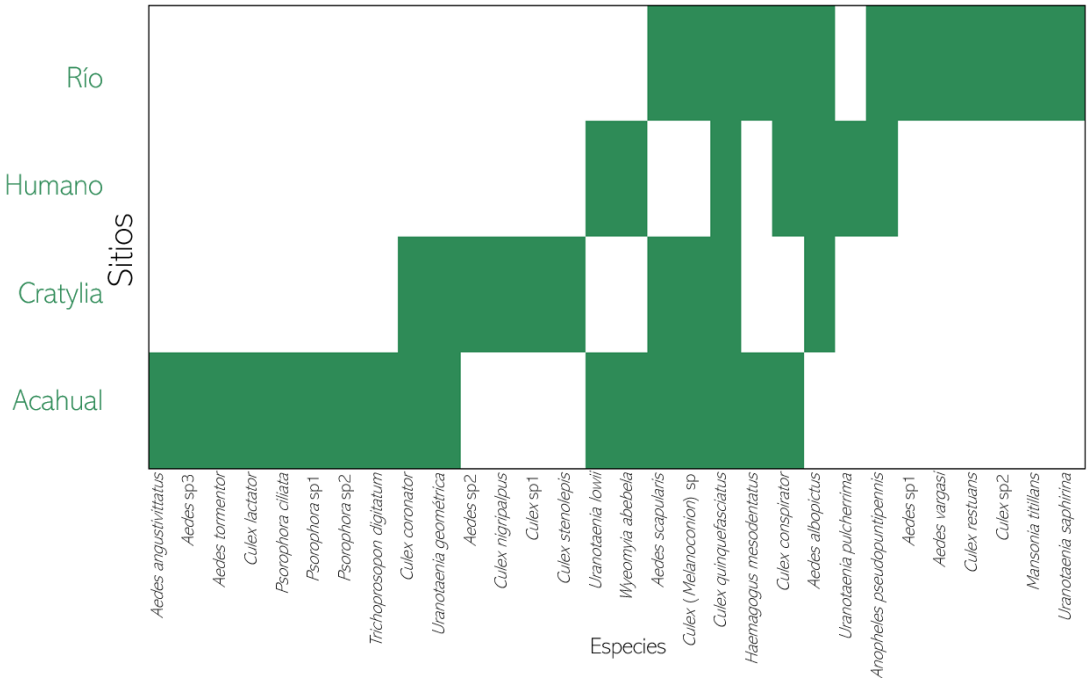


Figura 12 Estructura de la metacomunidad de mosquitos

Tabla 8 Elementos estructurales de la metacomunidad general y por tipo de variable

	Coherencia					Recambio					Agrupamiento			
Variable de muestreo	Ausencias incrustadas	*p*	Simulaciones promedio	z		Reemplazos	*p*	promedio	z		Índice de Morisita	*p*		Estructura idealizada
General														
	1.2	< 0.0001	5.86	-9.5	+	252	0.55	240.58	0.6	NS+	1.083	0.134	NS	Cuasi Gleasoniana
Horario														
Matituno	7	< 0.0001	3.061	-5.1	-	103	0.51	111.58	-0.7	NS-	0.97	0.533	NS	Tablero de ajedrez
Vespertino	1.2	< 0.0001	4.217	-7.4	+	171	0.25	154.66	1.15	NS+	0.94	0.407	NS	Cuasi Gleasoniana
Cebo														
CO2	1.2	< 0.0001	3.92	-6.1	+	148	0.34	135.224	0.95	NS+	0.974	0.594	NS	Cuasi Gleasoniana
Ác. Láctico	8	< 0.0001	3.428	-6.6	-	138	0.53	128.973	0.63	NS+	1.12	0.529	NS	Tablero de ajedrez
Trampa														
BGS	5	< 0.0001	3.373	-6.4	-	133	0.3	122.71	1.04	NS+	1.083	0.133	NS	Tablero de ajedrez
CDC	1.1	< 0.0001	3.78	-5.1	+	157	0.11	195.392	-1.6	NS-	0.983	0.52	NS	Pérdida cuasi aleatoria de especies

Especies de importancia médica

De las 30 especies capturadas, 15 son de IM y MV, (Tabla 9). De acuerdo con la abundancia relativa de cada una de ellas, el 82.2% de los individuos son considerados de IM y/o MV veterinaria (Tabla 2).

Tabla 9 *Especies de importancia médica y médica veterinaria*

Género	*Especie*	Patógeno	Referencia
Aedes	*Ae. albopictus*	CHIKV DENV EEEV JEV MAYV OROV SLEV VEEV WEEV, WNV YF ZIKV *Plasmodium* sp.	(Parker et al., 2019; Systematic Catalog of Culicidae, 2015; Vieira et al., 2020)

	Ae. angustivittatus	ILHV VEE	(Systematic Catalog of Culicidae, 2015)
	Ae. scapularis	ILHV MAYV MUCV OROV ROCV YFV *Wuchereria bancroftii*	(Systematic Catalog of Culicidae, 2015; Vieira *et al.*, 2020)
Anopheles	*An. pseudopunctipennis*	*Plasmodiun vivax*	(Lardeux *et al.*, 2012)
Culex	*Cx. quinquefasciatus*	DENV EEEV MAYV OROV SLEV WEEV WNV ZIKV *Wuchereria bancroftii* *Dirofilaria immitis*	(Systematic Catalog of Culicidae, 2015; Vieira *et al.*, 2020)
	Cx. coronator	ILHV MUCV SLEV VEEV WNV,	(Vieira *et al.*, 2020)

	Cx. restuans	SLEV WNV	(Systematic Catalog of Culicidae, 2015)
	Cx. nigripalpus	EEEV SLEV *Plasmodium hermani*	(Forrester, Nayar y Foster, 1980; Systematic Catalog of Culicidae, 2015)
	Cx. (Melanoconion) sp.	EEEV VEEV WEEV	(Espinoza-Gómez *et al.*, 2013; Vieira *et al.*, 2020)
Haemagogus	*Hae. mesodentatus*	YFV	(Espinoza-Gómez *et al.*, 2013)
Mansonia	*M. titillans*	SLEV VEEV WNV	(Vieira *et al.*, 2020)
Psorophora	*Ps. ciliata*	TENV VEEV WEEV WNV	(Foss y Deyrup, 2007)
Trichoprosopon	*Tr. digitatum*	BSQV ILHV PIXV SLEV WYOV	(CDC, 2016b; Chan-Chable, Bahena-Basave y Vázquez-Marroquí, 2019)
Uranotaenia	*U. lowii*	WNV	(Vieira *et al.*, 2020)
	U. sapphirina	WNV	(Shapiro, Becnel y White, 2004)

BSQV (Virus Bussuquara), CHIKV (Virus de chinkunkuya), DENV (Virus del Dengue) ,EEEV (Virus de la Encefalitis Equina del Este), ILHV(Virus de Ilheus), JEV (Virus de la Encefalitis Japonesa), MAYV (Virus Mayaro), MUCV(Virus Mucambo), OROV (Virus Oropouche), PIXV (Virus Pixuna), ROCV (Virus Rocio), SLEV (Virus de la Encefalitis de San Luis), TENV (Virus Tensaw), VEEV (Virus de la Encefalitis Equina Venezolana), WEEV (Virus de la Encefalitis Equina del Oeste), WNV (Virus del Oeste del Nilo) WYOV (Virus Wyeomyia), YFV(Virus de la fiebre amarilla), ZIKV (Virus del Zika)

Discusión

Este estudio se enfocó en determinar los cambios en la diversidad entre los ensambles de mosquitos asociados a distintos tipos de vegetación. Para ello, se delimitaron cuatro sitios de estudio, cada uno con un tipo de vegetación característica. En general, el análisis de diversidad de especies demostró que los sitios con mayor diversidad también fueron los sitios con una mayor variedad de estratos vegetales. El sitio Acahual, fue el sitio con mayor riqueza, abundancia y, por ende, diversidad, este presenta distintos estratos vegetales (arbóreo, arbustivo y herbáceo). El reconocimiento de los distintos estratos vegetales es importante debido a que la presencia de vegetación influye directamente en el microclima y amortigua su variación, además genera zonas más confortables para los mosquitos a través del aumento de la humedad, disminución en la velocidad del viento y temperaturas templadas (Verdonschot y Besse-Lototskaya, 2014; Hendy *et al.*, 2020). Debido a esto es común encontrar a las hembras volando cerca del suelo o justo por encima de la parte superior de la vegetación (Becker *et al.*, 2010; Sánchez González, 2018). A estas características se les puede atribuir que el Acahual haya sido el sitio con la mayor cantidad de especies exclusivas y la mayor cantidad de especies raras, como *Trichoprosopon digitatum* que tiene preferencia por el sotobosque (Chaverri, 2011) o *Culex lactator* que ha sido reportada en sitios con abundante vegetación emergente (A. I. Ortega-Morales *et al.*, 2019). Marteis *et al*. (2017) reportaron haber capturado mosquitos tanto en estratos arbustivos, de menos de tres metros de altura, como en estratos arbóreos, de aproximadamente 5 metros de altura. Y al igual que ellos, distintos autores reportan capturas de mosquitos en zonas con diferentes estratos vegetales. (Espinoza-Gómez *et al.*, 2013; Abella-Medrano *et al.*, 2015; A. Ortega-Morales *et al.*, 2019) La variación en la vegetación del sitio Acahual otorga diferentes zonas de ovoposición para los mosquitos como huecos de los árboles (Ellis, Lounibos y Holyoak, 2006) o la hojarasca (Vezzani *et al.*, 2005). La mayor complejidad de la vegetación ofrece mucha mayor variedad en los sitios de descanso, anidamiento y protección. Por ello, favorece que una mayor diversidad de especies de mosquitos converja en un mismo punto. La diversidad en el tipo de vegetación no solo provee diferentes

oportunidades para los mosquitos, sitios más diversos en vegetación se asocian con mayor diversidad de hospederos vertebrados (Brown *et al.*, 2020), permitiendo satisfacer tanto las preferencias de hábitat como de alimentación de los mosquitos. En este sitio se encontró la mayor cantidad de individuos del género *Uranotaenia*, un género ampliamente estudiado que se alimenta específicamente de anfibios y aves (Borkent y Belton, 2006). En este caso probablemente la vegetación jugó un papel fundamental para esta especie de mosquito a través de favorecer la presencia de sus hospederos vertebrados. *Culex (Melanoconion)* sp. fue la especie más abundante en el estudio y se distribuyó principalmente en los sitios de Acahual y Río. De acuerdo con la bionomía de las especies de *Culex (Melanoconion)* sp. registradas en Veracruz (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), 2011; Systematic Catalog of Culicidae, 2015), este subgénero suele encontrarte en zonas conservadas y bosques secundarios, cerca de cuerpos de agua permanentes, pantanos y ríos, destacando que este subgénero requiere de sitios conservados para su distribución.

El sitio Río fue el segundo sitio más diverso, con seis especies exclusivas. Al igual que el acahual, ofrece distintos estratos de vegetación que proveen diversas características las cuales favorecen la diversidad del ensamble de mosquitos. Los ríos, particularmente, los que presentar mayor vegetación suelen albergar mayor abundancia de mosquitos, en comparación con aquellos que no tienen vegetación (Ma *et al*., 2016; Zhao *et al.*, 2020). Sin embargo, el sitio Río no fue el sitio con la mayor abundancia relativa. Esta diferencia pudo deberse a la influencia antrópica de la zona, pues es común el paso humano hacia el río. Se reconoce que la influencia antropogénica tiene efecto negativo en la abundancia de algunas especies, tanto de vertebrados como de invertebrados (McKinney, 2002; Abella-Medrano *et al.*, 2015). Sin embargo, esta misma perturbación, a pesar de generar una disminución en la diversidad, puede conducir al aumento en la abundancia de algunas especies particulares (Cardo *et al.*, 2018). Esto puede ayudar a explicar porque fue el segundo sitio con la mayor cantidad de *Aedes albopictus,* una especie que ha demostrado tener preferencias antropofílicas y que por ello es relevante en la transmisión de ETV-m.

El sitio donde se capturó la mayor cantidad de individuos de esta especie, aproximadamente el 65%, fue el sitio denominado como Humano que, a pesar de presentar la diversidad más baja, presentó la mayor abundancia de individuos de dos de las tres especies dominantes. Dichas especies son *Culex quinquefasciatus* y *Aedes albopictus*. Ambas consideradas como especies prioritarias de IM y MV, con gran amplitud en preferencias de hospedero y alta capacidad de colonización (Raharimalala *et al.*, 2012; Medeiros-Sousa *et al.*, 2015; Cardo *et al.*, 2018; Contreras-Perera *et al.*, 2019; Parker, Ramirez y Connelly, 2019). Se reconoce que un alto nivel de antropización no implica una reducción de las poblaciones de mosquitos en el entorno urbano, sino más bien funge como un filtro de selección ecológica que solo es superado por unas pocas especies (Bernués-Bañares y Jiménez- Peydró, 2013). Por ello, aquellas especies con alta plasticidad y capacidad de colonización, como *Cx quinquefasciatus* y *Ae. albopictus,* fueron capaces de permanecer en dichos sitios. La fuerza de selección ecológica en función de la presión antropogénica en este sitio de estudio permitió la dominancia y colonización de dos especies, así como la permanencia de solo siete de un total de 30 especies capturadas en toda el área de estudio. Además, solo una especie fue exclusiva para este sitio, *Uranotaenia pulcherrima*, especie que pudo estar presente en esa zona debido a la cercanía con un estanque donde habitan ranas, estando, por lo tanto, mayormente influenciada por la presencia de su hospedero vertebrado. Este mismo principio puede aplicar para los individuos de la especie *Culex conspirator*, los cuales tienen preferencias antropofílicas y, existen reportes de su captura en sitios cercanos a fuentes de agua frecuentadas por ganado (Dyar y Knab, 1906). La presencia en mayor medida, de estas dos especies dominantes en el sitio humano indica que las preferencias por hospederos actúan como un determinante más fuerte para la distribución de especies, siempre y cuando sean capaces de soportar las condiciones ambientales. Cabe destacar que en el sitio Acahual no se capturaron *Ae. albopictus* y solo se capturó un individuo de la especie *Cx. quinquefasciatus*, indicando un mayor grado de conservación del sitio Acahual. Por último, un comportamiento interesante fue el de *Aedes scapularis*, el cual es considerado ecléctico y oportunista en sus comportamientos de alimentación y se

considera un indicador de ambientes antrópicos (Vieira *et al.*, 2020). Sin embargo, para este estudio, esta especie se capturó en todos los sitios menos en el sitio Humano.

El sitio Cratylia, tuvo una riqueza total de diez especies, de las cuales cinco se comparten con el sitio Acahual, esto se pudo deber a la capacidad de dispersión de las especies de mosquitos (Verdonschot y Besse-Lototskaya, 2014), ya que estos eran los sitios más cercanos entre sí, aun así las diferencias en el resto del ensamble de especies resaltan el papel de la vegetación como un determinante para su distribución. Por ejemplo, en el sitio Cratylia se capturó un individuo de la especie *Cx. stenolepis,* la cual es considerada como una de las especies más raras en México y la literatura reporta que las larvas se desarrollan en fitotelmatas de bromelias (Ortega-Morales *et al.*, 2019), sin embargo, en un estudio en Ecuador se reportó haber encontrado a esta especie en un sitio con arbustos de hoja perenne y árboles pequeños, dosel abierto y vegetación sucesional húmeda (Navarro *et al.*, 2015), similar a la vegetación de este sitio. En el sitio Cratylia también se capturó la especie *Culex nigripalpus*, las hembras de esta especie suelen ovopositar en zanjas recién inundadas y surcos agrícolas, y el apareamiento y búsqueda de hospederos ocurre alrededor de los sitios de ovoposición (Day, 2017), se reconoce que la disponibilidad de los cuerpos de agua en el suelo está determinada por el uso de la tierra (Cardo, 2012). Lo que hace idóneo a este sitio para la presencia de *Cx. nigripalpus* es la capacidad de llenado y vaciado, relativamente rápido, de los cuerpos de agua en el suelo en este sitio debido a su uso agrícola. *Cx. nigripalpus* se reconoce como una especie generalista en sus preferencias de alimentación, sin embargo, se ha visto que se alimenta principalmente de ganado, conejos y aves, aunque también se alimenta de humanos, en ello radica su importancia como vector puente de ETV-m (Forrester, Nayar y Foster, 1980; De Carvalho *et al.*, 2017). En el presente estudio se determinaron diferentes variables de muestreo considerando la variedad en las preferencias de mosquitos. El cambio en la composición de los ensambles a través de las distintas variables de muestreo (Figuras 9, 10 y 11), confirma la complementariedad de las diferentes variables usadas, que se ve reflejada en cambios en la composición, riqueza y abundancia relativa para

básicamente todas las variables de muestro: horario, tipo de cebo, tipo de trampa y sitio de captura. El cambio más notorio fue bajo la variable tipo de trampa, donde para algunos sitios hubo una disimilitud total de las especies con las trampas tipo BGS, mientras que, con las CDC, los mismos sitios presentaban solo un 58% de disimilitud (Tabla 7, figura 11). La diversificación de los métodos de captura nos permitió, además, capturar individuos tanto machos como hembras, aunque la proporción de machos fue baja, apenas el ocho por ciento, su captura resultó especialmente importante para la identificación de algunas especies dado que algunos géneros como *Culex, Anopheles* y *Aedes* son difíciles de identificar a través de características morfológicas habituales, por lo que las características genitales del macho resultan las principales características para distinguir entre una especie y otra. (Blosser y Burkett-Cadena, 2017; Petersen, Virginio y Suesdek, 2017).

Esta complementariedad también se refleja en el número de especies raras capturadas, en total 17 (Tabla 2). Algunas de ellas reportadas por la literatura como especies difíciles de capturar o de abundancia baja, por ejemplo, *Psorophora ciliata,* (Foss y Deyrup, 2007) y *Culex stenolepis* (Ortega-Morales *et al.*, 2019). Las especies raras encontradas en este estudio se capturaron bajo diferentes combinaciones de las variables de muestreo, resaltando que la diversificación en los métodos de captura no duplica resultados, más bien genera una complementariedad entre ellos, facilitando así el correcto estudio de la diversidad presente al contar con un panorama más amplio de la diversidad real. Dada la complementariedad y representatividad de los métodos de captura del presente estudio, se obtuvo un muestreo homogéneo, bien balanceado y sensible a variaciones. Dicha homogeneidad permite distinguir los cambios en la composición de los ensambles a través de los diferentes sitios, destacando la influencia de la vegetación y variables asociadas a ella sobre la composición y distribución de las especies de mosquitos.

En este estudio se evaluó la diversidad beta entre ensambles de mosquitos asociadas a los distintos tipos de vegetación presentes. Los análisis probaron una disimilitud en los ensambles de mosquitos del 73% entre sitios, la cual se explicó en

mayor medida por recambio (64%). Keil *et al.* (2012) propusieron que a mayor distancia entre los sitios de estudio mayor tiende a ser el valor de recambio, así mismo estos valores se ven influenciados por el área en el que se realiza una única observación**.** Con esto observaron que cuanto más pequeña es el área de observación y cuanto mayor es la distancia entre los sitios de estudio, existe una mayor probabilidad de detectar un recambio de las especies. Contrario a sus resultados, obtuvimos un valor alto de recambio (64%) entre sitios de estudio relativamente cercanos. Este valor probablemente responde al área de observación relativamente pequeña influenciada por la distancia entre trampas, es decir, cada trampa colocada estuvo lo suficientemente lejos de la siguiente como para no competir entre sí, pero lo suficientemente cerca para contar con una cuadrícula de observación fina, además de la especialización y sensibilidad propia de los mosquitos a la heterogeneidad ambiental.

Dado que en este estudio la disimilitud responde mayormente a un patrón de recambio, los procesos asociados con este patrón resultan relevantes. Se considera que el recambio espacial responde a la diferenciación selectiva entre especies o al efecto de algún tipo de barrera o estructura en el paisaje que moldea la variación en la composición de especies entre los sitios como consecuencia de la clasificación ambiental o restricciones espaciales e históricas (Vellend, 2001; Baselga, 2010). De esta manera se establece que existe un efecto limitante dadas las condiciones ambientales, donde la presencia de una especie en un sitio determinado depende de los requisitos de su hábitat y del entorno del sitio. Por ello, los sitios con diferentes entornos albergan diferentes conjuntos de especies, y cuanto más diferente sea el entorno, mayor será la diversidad beta (Keil *et al.*, 2012). Por el contrario, un patrón anidado sería atribuible a un proceso no aleatorio de pérdida de especies como consecuencia de cualquier factor que promueva la desagregación ordenada de las comunidades, por ejemplo la limitación de la dispersión (Baselga, 2010).

Los supuestos que corresponden a un patrón de recambio como el observado en este estudio, permiten establecer a la vegetación como un elemento de la estructura

del paisaje que moldea la variación en la composición de especies entre sitios, jugando un papel clave en su distribución.

Por su parte, el análisis de metacomunidades resultó complementario a los análisis de diversidad beta debido a que permitió describir los patrones espaciales del cambio en la distribución de las especies de mosquitos ligados a su dispersión. Una estructura cuasi *Gleasoniana* como la detectada, indica una distribución influenciada por el gradiente ambiental pero que afecta de manera independiente a las especies. Además, el recambio positivo no significativo indica que en nuestro sistema se distribuyen especies con una gran amplitud de nicho (Presley *et al*., 2010). Este patrón es consistente con nuestros hallazgos, pues la composición del ensamble de especies de mosquitos cambió en distintos tipos de vegetación de manera idiosincrática, es decir, de acuerdo con las preferencias (hábitat, alimentación, hospedero) de cada especie. El cambio en la composición de especies a través de los sitios con diferentes tipos de vegetación es muestra de la especialización y sensibilidad a los lugares de apareamiento, ovoposición, alimentación y descanso de los mosquitos. Dicho cambio se demostró incluso a una escala relativamente pequeña como lo es el CEIEGT, un centro especializado en la producción en ganadería tropical y especies acuícolas, pero con remanentes de flora y fauna nativa. Recientemente, se ha reconocido que una misma metacomunidad puede exhibir diferentes estructuras a lo largo de diferentes gradientes espaciales (Presley, 2020). Para este estudio no se evaluaron diferentes escalas espaciales, pero sí diferentes métodos para evaluar la diversidad presente en nuestra área de estudio. Al analizar la estructura idealizada de la metacomunidad a través de diferentes variables de muestreo se develaron tres patrones distintos. Este hallazgo no representa la existencia de los tres patrones ocurriendo al mismo tiempo, más bien pone en evidencia que la realidad reportada de un área de estudio depende de la manera en cómo se evalúa. Por otro lado, la influencia de la vegetación y las variables asociadas con ella, como los tipos de hospederos y variables ambientales, tiene un gran peso en la distribución de especies, especialmente, aquellas de IM y MV. Se reconoce que aquellos sitios con fuerte influencia antrópica promueven la reducción de la diversidad al mismo tiempo que

favorecen la abundancia de especies especializadas en entornos urbanos (Medeiros-Sousa *et al.*, 2015) o de especies generalistas capaces de adaptarse a dichas condiciones. Estas especies generalistas, además de ser reconocidas como reservorios competentes, suelen estar presentes en muchos de los ensambles locales de mosquitos que conforman la metacomunidad junto con otras especies más especializadas que se distribuyen en un menor número de sitios (Suzán *et al.*, 2015). Tal es el caso de *Ae. Albopictus* y *Cx. quinquefasciatus*, cuya adaptabilidad a sitios de descanso y ovoposición artificiales, les permite ser más tolerantes a sitios con influencia antrópica. Además de ser dos de las especies más abundantes, esto resulta de especial importancia ya que estas especies pueden ser las responsables de mantener los ciclos enzoóticos de transmisión de patógenos transmitidos por mosquitos.(Contreras-Perera *et al.*, 2019)

Actualmente, resulta de suma importancia conocer el papel de la dinámica espacial en la composición de mosquitos, pues estos forman parte fundamental de las dinámicas de transmisión de algunas de las enfermedades tropicales más importantes del mundo, como el dengue, malaria y filariasis, las cuales son causantes de cientos de miles de muertes al año en todo el mundo (Secretaría de Salud, 2017; OMS, 2020). En México, el 60% del territorio nacional tiene características ambientales que favorecen la transmisión de ETV-m (CENAPRECE, 2017), sin embargo, otros factores, entre los que destacan los biológicos, sociales, económicos y políticos favorecen de igual forma la dispersión, persistencia y proliferación de los vectores (Secretaría de Salud, 2017). A pesar de los esfuerzos en conjunto de organizaciones internacionales como OMS y OPS (Organización Panamericana de la Salud), ETV-m como el dengue han mantenido una tendencia ascendente de casos durante los últimos años (Organización Panamericana de la Salud (OPS), 2020). Mientras que otras enfermedades consideradas emergentes como la enfermedad causada por el virus del Zika e infecciones por Virus del Oeste del Nilo representan un reto para los sistemas de vigilancia epidemiológica, pues la dinámica de transmisión es distinta en comparación con las ETV-m endémicas (Secretaría de Salud, 2017). Aunque la erradicación mundial de los mosquitos vectores no sea posible, el control sistemático y las operaciones de emergencia sí

pueden reducir de modo considerable las poblaciones de artrópodos vectores que participan en la transmisión de enfermedades. Para un control integrado se requiere evaluar específicamente las enfermedades y vectores particulares involucrados en las dinámicas de transmisión (Espinal *et al.*, 2019). Por ello, entre otras medidas, uno de los objetivos de los programas de control de ETV-m es contar con mapas actualizados de distribución de vectores, información detallada relacionada con la riqueza y abundancia de ensambles regionales, así como información sobre su evolución temporal y espacial. (Organización Panamericana de la Salud (OPS), 2020) que permitan generar escenarios más completos sobre la situación entomológica y con ello poder estimar riesgos, diseñar y ejecutar acciones específicas de control (Secretaría de Salud, 2017).

Conclusiones

El presente trabajo sugiere que las variaciones en el método de muestreo tienen una fuerte influencia sobre la variación en la composición de especies capturadas, lo cual puede ser un determinante importante en los sesgos de información en estudios de vigilancia entomológica, considerando que la gran mayoría de estos estudios basan sus conclusiones en una sola estrategia de captura.

La composición de los ensambles de mosquitos parece responder a la variación en los tipos de vegetación y variables asociadas con ella, como temperatura y humedad. Se detectó mayor diversidad de especies de mosquitos en sitios con menor influencia humana, pero mayor abundancia de las principales especies de IM y MV en sitios con mayor influencia antrópica. El análisis del cambio en la composición de estos ensambles permite observar las diferencias entre la identidad de mosquitos presentes en cada sitio, cualidad determinante en la dinámica de transmisión de ETV-m.

Los ensambles de mosquitos están determinados por un gradiente ambiental y respuestas idiosincráticas en función a las preferencias de cada especie. Estas preferencias pueden jugar un papel importante para determinar las especies que se ven favorecidas por entornos con influencia antrópica propiciando la ocurrencia de

especies de mosquitos vectores tanto primarios como secundarios en este tipo de entornos.

La dinámica espacial de ocurrencia de mosquitos vectores se ve determinada por el tipo de vegetación, sin embargo, este no es el único determinante, hace falta complementar la información de manera paralela empleando un diseño de muestro amplio y que considere la evaluación conjunta de las preferencias de hábitat, ambientales, alimentación y horario de actividad de las especies de mosquitos.

Referencias

Abella-medrano, C. A. *et al.* (2018) 'Parasitology International Blood-meal preferences and avian malaria detection in mosquitoes (Diptera : Culicidae) captured at di ff erent land use types within a neotropical montane cloud forest matrix', *Parasitology International*. Elsevier, 67(3), pp. 313–320. doi: 10.1016/j.parint.2018.01.006.

Abella-Medrano, C. A. *et al.* (2015) 'Spatiotemporal variation of mosquito diversity (Diptera: Culicidae) at places with different land-use types within a neotropical montane cloud forest matrix', *Parasites and Vectors*, 8(1), pp. 1–12. doi: 10.1186/s13071-015-1086-9.

Araujo, M. da S. *et al.* (2020) 'Video Recording Can Conveniently Assay Mosquito Locomotor Activity', *Scientific Reports*. Springer US, 10(1), pp. 1–10. doi: 10.1038/s41598-020-61733-5.

Asigau, S. y Parker, P. G. (2018) 'The influence of ecological factors on mosquito abundance and occurrence in Galápagos', *Journal of Vector Ecology*, 43(1), pp. 125–137. doi: 10.1111/jvec.12292.

Azari-Hamidian *et al*. (2019) 'A detailed review of the mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Iran and their medical and veterinary importance', *Acta Tropica*. Elsevier, 194(December 2018), pp. 106–122. doi: 10.1016/j.actatropica.2019.03.019.

Barredo, E. y DeGennaro, M. (2020) 'Not Just from Blood: Mosquito Nutrient

Acquisition from Nectar Sources', *Trends in Parasitology*. The Authors, 36(5), pp. 473–484. doi: 10.1016/j.pt.2020.02.003.

Baselga, A. (2010) 'Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity', *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), pp. 134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.

Baselga, A. *et al.* (2018) 'betapart'. RDocumentation. Disponible en: https://www.rdocumentation.org/packages/betapart/versions/1.5.1%0D.

Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012) 'Betapart: An R package for the study of beta diversity', *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), pp. 808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x.

Becker, N. *et al.* (2010) *Mosquitoes and their control*. second, *Journal of Chemical Information and Modeling*. second. Berlin. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004.

Belkin, J. N. *et al*. (1970) 'The culicidae of Jamaica', *Bulletin of the Institute of Jamaica*, 6(20), pp. 1–458.

Bernard, K. A. *et al.* (2001) 'West Nile Virus Infection in Birds and Mosquitoes, New York State, 2000', *Emerging Infectious Diseases*, 7(4), pp. 679–685. doi: 10.3201/eid0704.010415.

Bernués-Bañares, A. y Jiménez- Peydró, R. (2013) 'Diversity of mosquitoes (Diptera Culicidae) in protected natural parks from Valencian Autonomous Region (Eastern Spain)', *Biodiversity Journal*, 4(2), pp. 335–342.

Biogents (no date) *The BG-Sentinel: Biogents' mosquito trap for researchers*. Disponible en: https://www.bg-sentinel.com/.

Blosser, E. M. y Burkett-Cadena, N. D. (2017) 'Oviposition Strategies of Florida culex (Melanoconion) mosquitoes', *Journal of Medical Entomology*, 54(4), pp. 812–820. doi: 10.1093/jme/tjx052.

Bonanno, G. y Orlando-Bonaca, M. (2018) 'Perspectives on using marine species as bioindicators of plastic pollution', *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier,

137(September), pp. 209–221. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.10.018.

Borkent, A. y Belton, P. (2006) ‘Attraction of female Uranotaenia lowii (Diptera: Culicidae) to frog calls in Costa Rica’, *Canadian Entomologist*, 138(1), pp. 91–94. doi: 10.4039/N04-113.

Botello, G. *et al.* (2013) ‘Immature mosquitoes in agricultural wetlands of the coastal plain of Georgia, U.S.A.: Effects of landscape and environmental habitat characteristics’, *Ecological Indicators*. Elsevier Ltd, 34, pp. 304–312. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.05.018.

Boukraa, S. *et al.* (2016) ‘Diversity and ecology survey of mosquitoes potential vectors in Belgian equestrian farms: A threat prevention of mosquito-borne equine arboviruses’, *Preventive Veterinary Medicine*. Elsevier B.V., 124, pp. 58–68. doi: 10.1016/j.prevetmed.2015.12.013.

Bram, R. A. (1964) ‘Classification of the culex subgenus culex in the new world (Diptera: Culicidae)’, *Proceedings og the National Museum*, 120(3557), pp. 213–223. doi: 10.4337/9781783470600.00029.

Brito, M. M. *et al.* (2014) ‘Functional composition and phenology of fruit-feeding butterflies in a fragmented landscape: Variation of seasonality between habitat specialists’, *Journal of Insect Conservation*, 18(4), pp. 547–560. doi: 10.1007/s10841-014-9650-8.

Brown, G. S. *et al.* (2020) ‘Responses of terrestrial animals to forest characteristics and climate reveals ecological indicators for sustaining wildlife in managed forests’, *Forest Ecology and Management*. Elsevier, 459(December 2019), p. 117854. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117854.

Buchillet, D. (2012) ‘Dengue and dengue-like outbreaks in the past: The case of the Macau epidemic fever of 1874’, *Infection, Genetics and Evolution*. Elsevier B.V., 12(5), pp. 905–912. doi: 10.1016/j.meegid.2012.03.006.

Burkett- Cadena, *et al*. (2013) ‘Hosts or habitats : What drives the spatial distribution of mosquitoes ?’, *ECOSPHERE*, 4(2), pp. 1–16. doi: http://dx.doi.org/10.1890/ES13-

00009.1.

Cabrini, I. *et al.* (2013) 'Richness and composition of Calliphoridae in an Atlantic Forest fragment: Implication for the use of dipteran species as bioindicators', *Biodiversity and Conservation*, 22(11), pp. 2635–2643. doi: 10.1007/s10531-013-0545-x.

Caglar, S. S. *et al.* (2003) 'Comparison of nocturnal activities of mosquitoes (Diptera : Culicidae) sampled by New Jersey light traps and CO 2 traps in Belek , Turkey Mediterranean Sea', *Journal of Vector Ecology*, pp. 1–11.

Calderón-Patrón, *et al.* (2012) 'La diversidad beta: medio siglo de avances', *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), pp. 879–891. doi: 10.7550/rmb.25510.

Campbell-Lendrum, D. *et al.* (2015) 'Climate change and vector-borne diseases: What are the implications for public health research and policy?', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1665), pp. 1–8. doi: 10.1098/rstb.2013.0552.

Cansado-Utrilla, C. *et al.* (2020) 'An assessment of adult mosquito collection techniques for studying species abundance and diversity in Maferinyah, Guinea', *Parasites and Vectors*, 13(1), pp. 1–17. doi: 10.1186/s13071-020-04023-3.

Capelli, G. *et al.* (2018) 'Recent advances on Dirofilaria repens in dogs and humans in Europe', *Parasites and Vectors*, 11(1), pp. 1–21. doi: 10.1186/s13071-018-3205-x.

Cardinale, B. J. *et al.* (2012) 'Biodiversity loss and its impact on humanity', *Nature*, 486(7401), pp. 59–67. doi: 10.1038/nature11148.

Cardo, M. V. (2012) *Estructura de las comunidades de mosquitos de cuerpos de agua en el suelo en el Bajo Delta del Río Paraná : un enfoque multiescalar considerando la heterogeneidad ambiental y las estrategias de oviposición*. 'Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar'.

Cardo, M. V. *et al.* (2018) 'Heterogeneous distribution of Culex pipiens, Culex

quinquefasciatus and their hybrids along the urbanisation gradient', *Acta Tropica*. Elsevier, 178(September 2017), pp. 229–235. doi: 10.1016/j.actatropica.2017.11.017.

Carpenter, S. J. y LaCasse, W. J. (1955) *Mosquitoes of north america (North of Mexico)*. University of California Press. USA.

De Carvalho, G. C. *et al.* (2017) 'Wing variation in Culex nigripalpus (Diptera: Culicidae) in urban parks', *Parasites and Vectors*, 10(1), pp. 22–26. doi: 10.1186/s13071-017-2348-5.

CDC (2016a) *Aedes albopictus Surveillance and Insecticide Resistance Testing in the United States Table of Contents Part 1 : Guidelines for Conducting Surveillance and for Reporting Presence , Absence , and Relative Abundance of Aedes aegypti and Aedes albopictus*.

CDC (2016b) *Bussuquara*, *Arbovirus Catalog*. Disponible en: https://wwwn.cdc.gov/Arbocat/VirusDetails.aspx?ID=83&SID=7.

CENAPRECE (2017) *Dirección del programa de enfermedades transmitidas por vectores*. Disponible en: https://www.gob.mx/salud/cenaprece/acciones-y-programas/direccion-del-programa-de-enfermedades-transmitidas-por-vectores.

Chan-Chable, R. J., Bahena-Basave, H. and Vázquez-Marroquí, R. (2019) 'Nuevo registro de distribución para Trichoprosopon digitatum (Rondani) (Diptera: Culicidae) en Quintana Roo, México', *Revista Chilena de Entomología*, 45(4), pp. 669–672.

Chancey, C. *et al.* (2015) 'The global ecology and epidemiology of west nile virus', *BioMed Research International*. Hindawi Publishing Corporation, 2015(Figure 2). doi: 10.1155/2015/376230.

Chandrasegaran, K. *et al.* (2020) 'Linking Mosquito Ecology, Traits, Behavior, and Disease Transmission', *Trends in Parasitology*. Elsevier Ltd, 36(4), pp. 393–403. doi: 10.1016/j.pt.2020.02.001.

Chaverri, G. (2011) *Trichoposopon digitatum*, *Biodiversidad de Costa Rica*.

Disponible en: http://www.crbio.cr:8080/neoportal-web/species/Trichoprosopon digitatum.

Chaverri, L. G. (2009) 'Culicidae (Mosquitos, Zancudos)', in *Manual of Central American Diptera Vol !*, pp. 369–387.

Chaves, L. F. *et al.* (2011) 'Climatic variability and landscape heterogeneity impact urban mosquito diversity and vector abundance and infection', *Ecosphere*, 2(6), p. art70. doi: 10.1890/es11-00088.1.

Cienfuegos, A. V *et al.* (2008) 'Design and evaluation of ITS2 PCR-RFLP based methods for molecular identification of mosquitoes Anopheles spp. (Diptera: Culicidae) from the Pacific Coast of Colombia', *Revista Biomédica*, 19(1), pp. 35–44.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) (2011) 'DIversidad de especies: Conocimiento actual', in *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado.* México: Conabio, p. 14.

Contreras-Perera, Y. J. *et al.* (2019) 'New Record of Aedes albopictus In A Suburban Area Of Merida, Yucatan, Mexico', *Journal of the American Mosquito Control Association*, 35(3), pp. 210–213. doi: 10.2987/18-6797.1.

Cuthbert, R. N. *et al.* (2019) 'Science of the Total Environment Leaf inputs from invasive and native plants drive differential mosquito abundances', *Science of the Total Environment*. Elsevier B.V., 689, pp. 652–654. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.470.

Cywinska, A. *et al*. (2006) 'Identifying Canadian mosquito species through DNA barcodes', *Medical and Veterinary Entomology*, 20(4), pp. 413–424. doi: 10.1111/j.1365-2915.2006.00653.x.

Dallas, T. (2014) 'Metacom: An R package for the analysis of metacommunity structure', *Ecography*, 37(4), pp. 402–405. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00695.x.

Dallas, T. y Pulliam, T. (2020) 'Analysis of the "Elements of Metacommunity Structure"', pp. 1–17. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x.

Darsie Jr., R. y Ward, R. A. (2005) *Identification and Geographical Distribution of the Mosquitoes of North America, North of Mexico*. University Press of Florida.

Dávalos-Becerril, E. *et al.* (2019) 'Urban and semi-urban mosquitoes of Mexico City: A risk for endemic mosquito-borne disease transmission', *PLoS ONE*, 14(3), pp. 1–20. doi: 10.1371/journal.pone.0212987.

Day, J. F. (2017) *Featured creatures*, *UF/UFAS*. Disponible en: http://entnemdept.ufl.edu/creatures/aquatic/fl_sle_mosquito.htm.

Das De, T. y Dixit, R. (2020) 'Neuro-Olfactory Regulation and Salivary Actions: A Coordinated Event for Successful Blood- Feeding Behavior of Mosquitoes', in *Dysfunction of Olfactory System*. Intech, p. 13. doi: 10.5772/intechopen.90768.

Durante, C. A. *et al.* (2020) 'Trace elements in trophic webs from South Atlantic: The use of cetaceans as sentinels', *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier, 150(October 2019), p. 110674. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.110674.

Dyar, H. G. (1928) *The Mosquitoes Of The Americas*, *Carnegie Intitution of Washington*. Carnegie Intitution of Washington. Washington, USA.

Dyar, H. y Knab, F. (1906) 'The Larvæ of Culicidæ Classified as Independent Organisms', *Journal of the New York Entomological Society.*, 14, pp. 169–242.

Ellis, A. M., Lounibos, L. P. and Holyoak, M. (2006) 'Evaluating the long-term metacommunity dynamics of tree hole mosquitoes', *Ecology*, 87(10), pp. 2582–2590. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[2582:ETLMDO]2.0.CO;2.

Erdelyan, C. N. G. *et al.* (2012) 'Functional validation of the carbon dioxide receptor genes in Aedes aegypti mosquitoes using RNA interference', *Insect Molecular Biology*, 21(1), pp. 119–127. doi: 10.1111/j.1365-2583.2011.01120.x.

Espinal, M. A. *et al.* (2019) 'Arbovirosis emergentes y reemergentes transmitidas por Aedes en la Región de las Américas: implicaciones en materia de políticas de salud TT - Emerging and reemerging Aedes-transmitted arbovirus infections in the Region of the Americas: implications for', *Pan American Journal of Public Health*, 43, pp. 1–8. doi: https://doi.org/10.2105/AJPH.2018.304849.

Espinoza-Gómez, F. *et al.* (2013) 'Distribución geográfica de mosquitos adultos (Diptera : Culicidae) en áreas selváticas de Colima , México', *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, pp. 685–689. doi: 10.7550/rmb.27184.

Fang, J. (2010) 'A World without Mosquitoes', *Nature News*, 466(7305), pp. 432–434. doi: 10.2307/j.ctv47w5zs.10.

Fauth, J. E. *et al.* (1996) 'Simplifying the Jargon of Community Ecology : A Conceptual Approach Published by : University of Chicago Press for American Society of Naturalists Stable URL : http://www.jstor.org/stable/2463205 Accessed : 01-03-2016', *The American Naturalist*, 147(2), pp. 282–286.

Ferguson, H. M. *et al.* (2010) 'Ecology: A prerequisite for malaria elimination and eradication', *PLoS Medicine*, 7(8), pp. 1–7. doi: 10.1371/journal.pmed.1000303.

Forrester, D. J., Nayar, J. K. and Foster, G. W. (1980) 'Culex nigripalpus: a natural vector of wild turkey malaria (Plasmodium hermani) in Florida.', *Journal of wildlife diseases*, 16(3), pp. 391–394. doi: 10.7589/0090-3558-16.3.391.

Foss, K. A. y Deyrup, L. D. (2007) 'New record of Psorophora ciliata in Maine, United States', *Journal of the American Mosquito Control Association*, 23(4), pp. 476–477. doi: 10.2987/5582.1.

Foster, W. A. y Walker, E. D. (2019) 'Mosquitoes (Culicidae)', in *Medical and Veterinary Entomology*. Elsevier Inc., pp. 261–325. doi: 10.1016/b978-0-12-814043-7.00015-7.

Franklinos, L. H. V *et al.* (2019) 'Review The effect of global change on mosquito-borne disease', *The Lancet Infectious Diseases*. Elsevier Ltd, 3099(19). doi: 10.1016/S1473-3099(19)30161-6.

Gachelin, G. *et al.* (2018) 'Evidence and strategies for malaria prevention and control: A historical analysis', *Malaria Journal*, 17(1), pp. 1–19. doi: 10.1186/s12936-018-2244-2.

Galindo, P., Blanton, F. S. y Peyton, E. L. (1954) 'A Revision of the Uranotaenia of Panama with Notes on Other American Species of the Genus (Diptera, Culicidae)1',

Annals of the Entomological Society of America, 47(1), pp. 107–177. doi: 10.1093/aesa/47.1.107.

Grilo, M. L. *et al.* (2016) 'Malaria in penguins – current perceptions', *Avian Pathology*, 45(4), pp. 393–407. doi: 10.1080/03079457.2016.1149145.

Guo, Y. *et al.* (2018) 'Mosquito population dynamics during the construction of Three Gorges Dam in Yangtze River, China', *Acta Tropica*. Elsevier, 182(December 2017), pp. 251–256. doi: 10.1016/j.actatropica.2018.03.008.

Halffter, G. (1992) *La diversidad biológica de Iberoamérica*. Primera, *Acta Zoológica Mexicana*. Primera. Xalapa, Ver. México. doi: 10.2307/40117169.

Hendy, A. *et al.* (2020) 'Into the woods: Changes in mosquito community composition and presence of key vectors at increasing distances from the urban edge in urban forest parks in Manaus, Brazil', *Acta Tropica*. Elsevier, 206(March), p. 105441. doi: 10.1016/j.actatropica.2020.105441.

Hernandez, S. M. y Yabsley, M. J. (2012) *Wildlife Disease Ecology*, *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine*. Elsevier Inc. doi: 10.1016/b978-1-4377-1986-4.00021-4.

Hesson, J. C. *et al.* (2019) 'Surveillance of mosquito vectors in Southern Sweden for Flaviviruses and Sindbis virus', *Infection Ecology and Epidemiology*, 9(1), pp. 9–12. doi: 10.1080/20008686.2019.1698903.

Hoel, D. F. *et al.* (2007) 'Evaluation of carbon dioxide, 1-octen-3-ol, and lactic acid as baits in mosquito magnet™ Pro traps for Aedes albopictus in north central Florida', *Journal of the American Mosquito Control Association*, 23(1), pp. 11–17. doi: 10.2987/8756-971X(2007)23[11:EOCDOA]2.0.CO;2.

Hurst, C. J. (2000) 'Defining the Ecology of Viruses', in *Studies in Viral Ecology: Microbial and Botanical Host Systems*. Elsevier Inc., pp. 3–40. doi: 10.1002/9781118025666.ch1.

John W. Hock (2020) *CDC Miniature Light Trap*. Disponible en: https://www.johnwhock.com/products/mosquito-sandfly-traps/cdc-miniature-light-trap/.

Johnson, P. *et al.* (2015) 'Why infectious disease needs community ecology', *Science*, 349(6252), p. 11. doi: 10.1126/science.1259504.

Johnson, T. *et al.* (2020) 'Mosquito community composition and abundance at contrasting sites in northern South Africa , 2014 – 2017', *Journal of Vector Ecology*, 45(1), pp. 104–117.

Julião, G. *et al.* (2005) 'Insetos galhadores associados a duas espécies de plantas invasoras de áreas urbanas e peri-urbanas', *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(1), pp. 97–106. doi: 10.1590/S0085-56262005000100010.

Kawada, H., Honda, S. y Takagi, M. (2007) 'Comparative Laboratory Study on the Reaction of Aedes aegypti and Aedes albopictus to Different Attractive Cues in a Mosquito Trap', pp. 427–432.

Keil, P. *et al.* (2012) 'Patterns of beta diversity in Europe: The role of climate, land cover and distance across scales', *Journal of Biogeography*, 39(8), pp. 1473–1486. doi: 10.1111/j.1365-2699.2012.02701.x.

Kilpatrick, A. M. *et al.* (2006) 'Host heterogeneity dominates West Nile virus transmission', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), pp. 2327–2333. doi: 10.1098/rspb.2006.3575.

Kilpatrick, A. M. y Randolph, S. E. (2012) 'Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases', *The Lancet*. Elsevier Ltd, 380(9857), pp. 1946–1955. doi: 10.1016/S0140-6736(12)61151-9.

Kindt, R. (2016) 'The BiodiversityR Package', p. 138. Disponible en: http://www.r-project.org.

Lane, J. (1953) 'Neotropical Culicidae - Volume I - Dixinae, Chaoborinae and Culicinae, tribes Anophelini, Toxorhynchitini and Culicini (Genus Culex only)', *Mosquito News*, 1(1), pp. 1–549.

Lardeux, F. *et al.* (2012) 'Development of Exon-Primed Intron-Crossing (EPIC) PCR primers for the malaria vector Anopheles pseudopunctipennis (Diptera: Culicidae)', *Comptes Rendus - Biologies*, 335(6), pp. 398–405. doi: 10.1016/j.crvi.2012.05.002.

Legendre, P. (2014) ‘Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity’, *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), pp. 1324–1334. doi: 10.1111/geb.12207.

Leibold, M. A. *et al.* (2004) ‘The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology’, *Ecology Letters*, 7(7), pp. 601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x.

Leibold, M. A. y Chase, J. M. (2018) *Metacommunity Ecology*. Princeston University Press.

Leibold, M. A. y Mikkelson, G. M. (2002) ‘Coherence , species turnover , and boundary clumping : elements of meta-community structure’, *Oikos*, 97(2), pp. 237–250.

LeVan, K. *et al.* (2018) ‘TOS protocol and procedure: Ground beetle sampling’, pp. 1–122.

Liria, J. (2007) ‘Fauna fitotelmata en las bromelias Aechmea fendleri André y Hohenbergia stellata Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela’, *Information Resources in Toxicology*, 14(1), pp. 1219–1230. doi: 10.1016/B978-0-12-373593-5.00108-7.

Lyimo, I. N. y Ferguson, H. M. (2009) ‘Ecological and evolutionary determinants of host species choice in mosquito vectors’, *Trends in Parasitology*, 25(4), pp. 189–196. doi: 10.1016/j.pt.2009.01.005.

Ma, M., Huang, M. y Leng, P. (2016) ‘Abundance and distribution of immature mosquitoes in urban rivers proximate to their larval habitats’, *Acta Tropica*. Elsevier B.V., 163, pp. 121–129. doi: 10.1016/j.actatropica.2016.08.010.

Magurran, A. E. y McGill, B. J. (2011) *Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment*. New York.

Mansfield, K. L. *et al.* (2017) ‘Japanese encephalitis virus infection, diagnosis and control in domestic animals’, *Veterinary Microbiology*, 201, pp. 85–92. doi: 10.1016/j.vetmic.2017.01.014.

Marcondes, C. B. *et al.* (2017) ‘Emergent and reemergent arboviruses in South America and the Caribbean: Why so many and why now?’, *Journal of Medical Entomology*, 54(3), pp. 509–532. doi: 10.1093/jme/tjw209.

Mardihusodo, S. J. (2006) ‘Mosquito as a Bioindicator of Enviromental Health and Disease Outbreak’, *Jurnal Manusia dan Lingkungan*, 13(3), pp. 112–118. Disponible en: https://e-resources.perpusnas.go.id:2218/media/publications/138899-ID-none.pdf.

Mariné Oliveira, G. F. *et al.* (2016) ‘Mussels (Perna perna) as bioindicator of environmental contamination by Cryptosporidium species with zoonotic potential’, *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(1), pp. 28–33. doi: 10.1016/j.ijppaw.2016.01.004.

Marquardt, W. (2005) *Biology of disease vectors, 2 ed.* Second. W. C. Marquardt. doi: 10.1002/1521-3773(20010316)40:6<9823::AID-ANIE9823>3.3.CO;2-C.

Marteis, L. S. *et al.* (2017) ‘Mosquitoes of the Caatinga: 2. Species from periodic sampling of bromeliads and tree holes in a dry Brazilian forest’, *Acta Tropica*. Elsevier, 171(December 2016), pp. 114–123. doi: 10.1016/j.actatropica.2017.03.031.

Mayi, M. P. A. *et al.* (2019) ‘Impact of deforestation on the abundance, diversity, and richness of Culex mosquitoes in a southwest Cameroon tropical rainforest’, *Journal of Vector Ecology*, 44(2), pp. 271–281. doi: 10.1111/jvec.12359.

Mcarthur, D. B. (2019) ‘Emerging Infectious Diseases’, *Nursing Clinics of NA*. Elsevier Inc. doi: 10.1016/j.cnur.2019.02.006.

McBride, C. S. *et al.* (2014) ‘Evolution of mosquito preference for humans linked to an odorant receptor’, *Nature*. Nature Publishing Group, 515(7526), pp. 222–227. doi: 10.1038/nature13964.

McKinney, M. L. (2002) ‘Urbanization, Biodiversity and Conservation’, 52(10).

McPeek, M. A. (2017) *Evolutionary Community Ecology*. Princeston University Press.

McPhatter, L. y Gerry, A. C. (2017) ‘Effect of CO2 concentration on mosquito collection rate using odor-baited suction traps’, *Journal of Vector Ecology*, 42(1), pp. 44–50. doi: 10.1111/jvec.12238.

Medeiros-Sousa, A. R. *et al.* (2015) ‘Diversity and abundance of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in an urban park: Larval habitats and temporal variation’, *Acta Tropica*. Elsevier B.V., 150, pp. 200–209. doi: 10.1016/j.actatropica.2015.08.002.

Medlock, J. *et al.* (2018) *Field sampling methods for mosquitoes, sandflies, biting midges and ticks*, *EFSA Supporting Publications*. doi: 10.2903/sp.efsa.2018.en-1435.

Mgbemena, I. C., Adjeroh, L. A. and Ebe, T. (2015) ‘Sampling of Adult Mosquito Using Human Bait Method , Spray-Sheet Method and the CDC Light Trap’, *Global Institute for Research & Education*, 4(2), pp. 142–150.

Mihaljevic, J. R. (2012) ‘Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology’, *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier Ltd, 27(6), pp. 323–329. doi: 10.1016/j.tree.2012.01.011.

Moreno, C. E. (2001) ‘Métodos para medir la biodiversidad’, *M&T–Manuales y Tesis SEA*, 1, p. 84.

Mosquito Taxonomic Inventory (2008) *Culicidae*. Disponible en: http://mosquito-taxonomic-inventory.info/simpletaxonomy/term/6045.

Muirhead-Thomson, R. C. (1991) ‘Light Traps’, in *Trap Responses of Flying Insects*, pp. 1–65. doi: 10.1016/b978-0-12-509755-0.50005-0.

Navarro, J. C. *et al.* (2015) ‘New mosquito species records for Ecuador, from Pululahua volcano (Andes) and Napo province (Amazon)’, *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 3(6), pp. 392–396. Disponible en: http://www.entomoljournal.com/archives/?year=2015&vol=3&issue=6&part=F&articleId=774.

Oksanen, J. *et al.* (2017) ‘Vegan-package: Community Ecology Package’. RDocumentation. Disponible en:

https://www.rdocumentation.org/packages/vegan/versions/2.4-2%0D.

OMS (2010) *Enfermedades tropicales desatendidas*. Disponible en: https://www.who.int/topics/tropical_diseases/qa/faq/es/.

OMS (2020) *Enfermedades Transmitidas por Vectores*. Disponible en: https://www.who.int/es/news-room/fact-sheets/detail/vector-borne-diseases.

Onyango, M. G. *et al.* (2020) 'Increased temperatures reduce the vectorial capacity of Aedes mosquitoes for Zika virus', *Emerging Microbes and Infections*, 9(1), pp. 67–77. doi: 10.1080/22221751.2019.1707125.

Organización Panamericana de la Salud (OPS) (2020) *Actualización Epidemiológica Dengue 23 de Marzo 2020*. Washington, D.C.

Ortega-Morales, A. *et al.* (2019) 'The mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Hidalgo state, Mexico', *Acta Tropica*. Elsevier B.V., 189, pp. 94–103. doi: 10.1016/j.actatropica.2018.07.003.

Ortega-Morales, A. *et al.* (2019) 'The mosquitoes (Diptera: Culicidae) of Tabasco, Mexico', *Journal of Vector Ecology*, 44(1), pp. 57–67. doi: 10.1111/jvec.12329.

Ostfeld, R. S., Keesing, F. and Eviner, V. T. (2008) *Infectious Disease Ecology: Effects of Ecosystems on Disease and of Disease on Ecosystem*.

Parker, C., Ramirez, D. and Connelly, C. R. (2019) 'State-wide survey of Aedes aegypti and Aedes albopictus (Diptera: Culicidae) in Florida', *Journal of Vector Ecology*, 44(2), pp. 210–215. doi: 10.1111/jvec.12351.

Pattaradilokrat, S. *et al.* (2015) 'Molecular detection of the avian malaria parasite Plasmodium gallinaceum in Thailand', *Veterinary Parasitology*. Elsevier B.V., 210(1–2), pp. 1–9. doi: 10.1016/j.vetpar.2015.03.023.

Peach, D. y Gries, G. (2016) 'Nectar thieves or invited pollinators? A case study of tansy flowers and common house mosquitoes', *Arthropod-Plant Interactions*. Springer Netherlands, 10(6), pp. 497–506. doi: 10.1007/s11829-016-9445-9.

Pecor, J. E. *et al.* (1992) *CATALOG AND ILLUSTRATED REVIEW OF THE*

SUBGENUS MELANOCONION OF CULEX (DIPTERA: CULICIDAE), *American Entomological Institute*.

Petersen, R. L. *et al.* (2000) 'Foreign mosquito survivorship in the pitcher plant Sarracenia purpurea - The role of the pitcher-plant midge Metriocnemus knabi', *Hydrobiologia*, 439, pp. 13–19. doi: 10.1023/A:1004141401022.

Petersen, V., Virginio, F. and Suesdek, L. (2017) 'Polymorphism in male genitalia of Aedes (Ochlerotatus) scapularis Rondani, 1848', *Bulletin of Entomological Research*, 1901(May), pp. 1–4. doi: 10.1017/S0007485317000359.

Petrisor, A.-I. (2008) 'Levels of Biological Diversity: a Spatial Approach To Assessment Methods', *Romanian Review of Regional Studies*, IV(1).

Pla, L. (2006) 'Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la Riqueza', *Interciencia*, 31(8), pp. 583–590. Disponible en: http://www.redalyc.org/pdf/339/33911906.pdf.

Presley, S. J. (2020) 'On the detection of metacommunity structure', *Community Ecology*. Springer International Publishing, (0123456789), pp. 1–4. doi: 10.1007/s42974-020-00004-9.

Presley, S. J., Higgins, C. L. and Willig, M. R. (2010) 'A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure', *Oikos*, 119(6), pp. 908–917. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x.

R Development Core Team (2020) *R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing,*. Disponible en: https://www.r-project.org/.

Raharimalala, F. N. *et al.* (2012) 'Biogeography of the two major arbovirus mosquito vectors, Aedes aegypti and Aedes albopictus (Diptera, Culicidae), in Madagascar', *Parasites and Vectors*, 5(56), pp. 1–10.

Raji, J. I. *et al.* (2019) 'Aedes aegypti Mosquitoes Detect Acidic Volatiles Found in Human Odor Using the IR8a Pathway', *Current Biology*. Elsevier Ltd., 29(8), pp. 1253-1262.e7. doi: 10.1016/j.cub.2019.02.045.

Reiter, P. (2001) ‘Climate Change and Mosquito-Borne Disease’, *Environmental Health Perspectives*, 109, pp. 141–161.

Řezáč, M. y Heneberg, P. (2014) ‘Conservation status of the only representative of infraorder Mygalomorphae (Araneae) in cultivated regions of Central Europe’, *Journal of Insect Conservation*, 18(4), pp. 523–537. doi: 10.1007/s10841-014-9668-y.

Richard, V. y Cao-Lormeau, V. M. (2019) ‘Mosquito vectors of arboviruses in French Polynesia’, *New Microbes and New Infections*. Elsevier Ltd, 31, p. 100569. doi: 10.1016/j.nmni.2019.100569.

Rivero, A. y Gandon, S. (2018) ‘Evolutionary Ecology of Avian Malaria: Past to Present’, *Trends in Parasitology*. Elsevier Ltd, 34(8), pp. 712–726. doi: 10.1016/j.pt.2018.06.002.

Roiz, D. *et al.* (2011) ‘Climatic factors driving invasion of the tiger mosquito (Aedes albopictus) into new areas of Trentino, Northern Italy’, *PLoS ONE*, 6(4), pp. 4–11. doi: 10.1371/journal.pone.0014800.

Roiz, D. *et al.* (2014) ‘Climatic effects on mosquito abundance in Mediterranean wetlands’, *Parasites and Vectors*, 7(1), pp. 1–13. doi: 10.1186/1756-3305-7-333.

Rose, N. H. *et al.* (2020) ‘Climate and urbanization drive mosquito preference for humans’, *bioRxiv*, pp. 1–42.

Russo, D. y Ancillotto, L. (2015) ‘Sensitivity of bats to urbanization: A review’, *Mammalian Biology*. Elsevier GmbH, 80(3), pp. 205–212. doi: 10.1016/j.mambio.2014.10.003.

Sánchez González, A. E. (2018) ‘Estimación de la dispersión activa en mosquitos de importancia vectorial: una introducción al método de Marcaje-Liberación-Recaptura’, *Salus*, 22(3), pp. 21–26.

Schäfer, M. (2004) *Mosquitoes as a Part of Wetland Biodiversity*.

Secretaría de Salud (2017) *Manual de procedimiento estandarizados para la*

vigilancia epidemiológica de las Enfermedades Transmitidas por vectores. Cd. de México.

Secretaría de Salud (2019) *Panorama epidemiológico de Dengue, 2019*. Disponible en: https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/524262/Pano_dengue_52_2019.pdf.

SEDEMA. *Río Filobobos*, *Gobierno del Estado de Veracruz*. Disponible en: http://siaversedema.org.mx/areas-naturales-protegidas/rio-filobobos/.

Shahhosseini, N. *et al.* (2020) 'Mosquito Species Composition and Abundance in Quebec, Eastern Canada', *Journal of Medical Entomology*, (X), pp. 1–7. doi: 10.1093/jme/tjaa020.

Shapiro, A. M. *et al.* (2019) 'Development of Exon-Primed Intron-Crossing (EPIC) PCR primers for the malaria vector Anopheles pseudopunctipennis (Diptera: Culicidae)', *Journal of wildlife diseases*, 335(3), pp. 96–103. doi: 10.1016/j.jip.2004.04.005.

Shapiro, A. M., Becnel, J. J. and White, S. E. (2004) 'A nucleopolyhedrovirus from Uranotaenia sapphirina (Diptera: Culicidae)', *Journal of Invertebrate Pathology*, 86(3), pp. 96–103. doi: 10.1016/j.jip.2004.04.005.

Siddig, A. A. H. *et al.* (2016) 'How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators', *Ecological Indicators*. Elsevier Ltd, 60, pp. 223–230. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.06.036.

Stein, M. *et al.* (2011) 'Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina', *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(4), pp. 400–407. doi: 10.1590/S0074-02762011000400004.

Stein, M. *et al.* (2016) 'Culicidae (Diptera) community structure, spatial and temporal distribution in three environments of the province of Chaco, Argentina', *Acta Tropica*.

Elsevier B.V., 156, pp. 57–67. doi: 10.1016/j.actatropica.2015.12.002.

Stephenson, E. B. *et al.* (2019) 'Interpreting mosquito feeding patterns in Australia through an ecological lens: An analysis of blood meal studies', *Parasites and Vectors*. BioMed Central, 12(1), pp. 1–11. doi: 10.1186/s13071-019-3405-z.

Stone, C. M. *et al.* (2018) 'Would the control of invasive alien plants reduce malaria transmission ? A review'. Parasites & Vectors, pp. 1–18. doi: 10.1186/s13071-018-2644-8.

Suesdek, L. (2019) 'Microevolution of medically important mosquitoes – A review', *Acta Tropica*. Elsevier, 191(November 2018), pp. 162–171. doi: 10.1016/j.actatropica.2018.12.013.

Suzán, G. *et al.* (2015) 'Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space', *Ecology and Evolution*, 5(4), pp. 865–873. doi: 10.1002/ece3.1404.

Swei, A. *et al.* (2020) 'Patterns, Drivers, and Challenges of Vector-Borne Disease Emergence', *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 20(3), pp. 159–170. doi: 10.1089/vbz.2018.2432.

Systematic Catalog of Culicidae (2015) *Systematic Catalog of Culicidae*, *The Walter Reed Biosystematics Unit*. Disponible en: http://mosquitocatalog.org/default.aspx.

Tasneem, F. *et al.* (2020) 'Dietary proxies (δ15N, δ13C) as signature of metals and arsenic exposure in birds from aquatic and terrestrial food chains', *Environmental Research*, 183(October 2019). doi: 10.1016/j.envres.2020.109191.

Thiemann, T. C. *et al.* (2011) 'Mosquito host selection varies seasonally with host availability and mosquito density', *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 5(12), pp. 1–9. doi: 10.1371/journal.pntd.0001452.

Uusitalo, R. *et al.* (2019) 'Predictive mapping of mosquito distribution based on environmental and anthropogenic factors in Taita Hills, Kenya', *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*. Elsevier, 76(September 2018), pp. 84–92. doi: 10.1016/j.jag.2018.11.004.

Vellend, M. (2001) ‘Do commonly used indices of β-diversity measure species turnover?’, *Journal of Vegetation Science*, 12(4), pp. 545–552. doi: 10.2307/3237006.

Verdonschot, P. y Besse-Lototskaya, A. A. (2014) ‘Flight distance of mosquitoes (Culicidae): A metadata analysis to support the management of barrier zones around rewetted and newly constructed wetlands’, *Limnologica*. Elsevier GmbH., 45, pp. 69–79. doi: 10.1016/j.limno.2013.11.002.

Vezzani, D. *et al.* (2005) ‘Detailed assessment of microhabitat suitability for Aedes aegypti (Diptera: Culicidae) in Buenos Aires, Argentina’, *Acta Tropica*, 95(2), pp. 123–131. doi: 10.1016/j.actatropica.2005.03.010.

Vieira, C. J. da S. P. *et al.* (2020) ‘Ecological aspects of potential arbovirus vectors (Diptera: Culicidae) in an urban landscape of Southern Amazon, Brazil’, *Acta tropica*. Elsevier, 202(November 2019), p. 105276. doi: 10.1016/j.actatropica.2019.105276.

Vinauger, C. *et al.* (2018) ‘Modulation of Host Learning in Aedes aegypti Mosquitoes’, *Current Biology*, 28(3), pp. 333-344.e8. doi: 10.1016/j.cub.2017.12.015.

vonHedemann, N. *et al.* (2017) ‘Managing mosquito spaces: Citizen self-governance of disease vectors in a desert landscape’, *Health and Place*. Elsevier, 43(November 2016), pp. 41–48. doi: 10.1016/j.healthplace.2016.11.004.

Weaver, Scott C; Charlier, Caroline; Nikos, V. and M. L. (2018) ‘Zika, Chikungunya, and Other Emerging Vector-Borne Viral Diseases’, *Annu Rev Med*, 69, pp. 395–408. doi: 10.1146/annurev-med-050715-105122.Zika.

Whittaker, R. J., Willis, K. J. and Field, R. (2001) ‘Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity’, *Journal of Biogeography*, 28(4), pp. 453–470. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x.

Wilson, C. (2016) ‘Waging war on Zika mosquitoes’, *New Scientist*. Reed Business Information Ltd, England, 229(3059), pp. 8–9. doi: 10.1016/s0262-4079(16)30252-4.

Wiwanitkit, V. (2018) ‘Chinese Medicine in the Management of New and Emerging Infectious Diseases’, *Digital Chinese Medicine*. Elsevier B.V., 1(1), pp. 14–18. doi: 10.1016/S2589-3777(19)30004-7.

Wojciechowski, J. *et al.* (2017) ‘Temporal variation in phytoplankton beta diversity patterns and metacommunity structures across subtropical reservoirs’, *Freshwater Biology*, 62(4), pp. 751–766. doi: 10.1111/fwb.12899.

Xu, S. *et al.* (2020) ‘Diversity in biology: Definitions, quantification and models’, *Physical Biology*, 17(3). doi: 10.1088/1478-3975/ab6754.

Zahouli, J. *et al.* (2017) ‘Effect of land-use changes on the abundance, distribution, and host-seeking behavior of Aedes arbovirus vectors in oil palm-dominated landscapes, southeastern Côte d’Ivoire’, *PLoS ONE*, 12(12), pp. 1–26. doi: 10.1371/journal.pone.0189082.

Zhao *et al.* (2020) ‘Effects of landscape composition on mosquito population in urban green spaces’, *Urban Forestry and Urban Greening*. Elsevier, 49, pp. 1–7. doi: 10.1016/j.ufug.2020.126626.

Zhong-Cheng Yan, H. Z. (2005) ‘Comparison of adult mosquito community structure on various habitats’, *Insect Science*, 12, pp. 193–197. doi: 10.1111/j.1744-7917.2005.00024.x.