



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

**Efecto de la calidad nutricional del hábitat larval sobre el
desempeño de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en el Área
Metropolitana de Buenos Aires.**

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

Pedro Montini

Directora de tesis: Dra. Sylvia Fischer

Consejero de estudios: Dr. Nicolás Schweigmann

Lugar de trabajo: Grupo de Estudio de Mosquitos, Departamento de Ecología, Genética y Evolución e IEGEBA (UBA-CONICET), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA

Buenos Aires, julio de 2023

Efecto de la calidad nutricional del hábitat larval sobre el desempeño de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en el Área Metropolitana de Buenos Aires.

RESUMEN

Las larvas de *Aedes aegypti* dependen como fuente de alimentación principalmente de los detritos que caen al recipiente en que se desarrollan. El objetivo de esta tesis fue estudiar la calidad nutricional de estos recipientes y sus efectos sobre el desempeño de *Ae. aegypti* en condiciones representativas de las que ocurren naturalmente en un ambiente urbano. Para esto se realizaron experimentos de selección de sitios de oviposición y desarrollo inmaduro en distintas situaciones representativas de recipientes dejados a la intemperie. Se observó una selección de las hembras para oviponer en recipientes con tiempos largos de acumulación. El desempeño durante el desarrollo dependió de la cantidad de detritos del recipiente y no del tiempo de acumulación. Las hembras seleccionaron recipientes con menores cantidades de detritos en los que las larvas tuvieron peor desempeño. Para distintos tiempos y tasas de caída de detritos, se observó un efecto negativo de la densidad de larvas. Los resultados sugieren que, en esta región, la población de *Ae. aegypti* puede verse limitada por la competencia intraespecífica de las larvas por alimento y que la selección del sitio de oviposición podría contribuir al hacinamiento, jugando un papel en esta regulación.

Palabras Clave: *Aedes aegypti*, detritos, calidad nutricional, recipientes artificiales, criaderos, oviposición, desarrollo, supervivencia, desempeño, condiciones de campo, alimento natural.

Effect of nutritional quality of the larval habitat on the performance of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in the Buenos Aires Metropolitan Area.

ABSTRACT

Aedes aegypti larvae depend as a food source mainly on detritus that falls into the container in which they develop. The objective of this thesis was to study the nutritional quality of these containers and its effects on the performance of *Ae. aegypti* under conditions representative of those that occur naturally in the urban environment. For this, oviposition site selection and immature development experiments were carried out in different representative situations of containers left outdoors. A selection of females to oviposit in containers with long accumulation times was observed. Performance during development depended on the amount of detritus in the container and not on the accumulation time. Females selected containers with lower amounts of detritus in which the larvae performed worse. For different times and rates of detritus fall, a negative effect of larval density was observed. The results suggest that, in this region, the population of *Ae. aegypti* may be limited by intraspecific competition of larvae for food and that oviposition site selection could contribute to crowding, playing a role in this regulation.

Key words: *Aedes aegypti*, detritus, nutritional quality, artificial containers, breeding sites, oviposition, development, survival, performance, fitness, field conditions, natural food.

AGRADECIMIENTOS

- *A Sylvia, por ser mejor directora de lo que podría pedir*
- *Al hermoso Grupo de Estudio de Mosquitos de la UBA, especialmente a Sol, Maxi y Vero*
- *A toda la gente que generosamente prestó su casa y su tiempo durante semanas para la realización de algunos de los experimentos*
- *A mi familia, porque todo arranca con ellos*
- *A mis amigos, amigas y a Melisa porque sin ellos no se podría*
- *Al mejor país del mundo, por darme la oportunidad de estudiar en una universidad pública, gratuita y de calidad*
- *Y a todas las personas que colaboraron de alguna u otra manera para que este trabajo pueda concretarse*

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE.....	iv
Capítulo I: Introducción general, objetivos y metodología general	1
1.1. Introducción general.....	2
1.2. Objetivos	11
1.3. Metodología general.....	12
Capítulo II: Selección de sitios de oviposición de <i>Aedes aegypti</i> en recipientes con distinto tiempo de acumulación de detritos	14
2.1. Resumen.....	15
2.2. Introducción	16
2.3. Materiales y Métodos.....	18
2.4. Resultados	24
2.5. Discusión.....	27
Capítulo III: Favorabilidad para el desarrollo de <i>Aedes aegypti</i> en recipientes con diferente tiempo de acumulación de detritos	32
3.1. Resumen.....	33
3.2. Introducción	34
3.3. Materiales y Métodos.....	36
3.4. Resultados	44
3.5. Discusión.....	57
Capítulo IV: Selección del sitio de oviposición y desempeño posterior de las larvas de <i>Aedes aegypti</i>	63
4.1. Resumen.....	64
4.2. Introducción	65
4.3. Materiales y Métodos.....	67
4.4. Resultados	72
4.5. Discusión.....	78
Capítulo V: Efecto de la densodependencia en condiciones naturales sobre el desempeño de los individuos inmaduros de <i>Aedes aegypti</i>	85
5.1. Resumen.....	86
5.2. Introducción	87

5.3. Materiales y Métodos.....	90
5.4. Resultados.....	95
5.5. Discusión.....	106
Capítulo VI: Conclusiones	114
6.1. Principales resultados y conclusiones.....	115
6.2. Futuros estudios	118
6.3. Conclusión final.....	122
Referencias bibliográficas.....	123
Anexo	138

Capítulo I: Introducción general, objetivos y metodología general

1.1. Introducción general

1.1.1. Ciclo de vida

El ciclo de vida del mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) presenta cuatro etapas sucesivas: huevo, larva (cuatro estadios), pupa y adulto (Fig. 1.1). Los estados inmaduros (larvas y pupas) se desarrollan en el ambiente acuático, generalmente en recipientes con agua de pequeño volumen (Christophers 1960). La etapa adulta y reproductiva transcurre en el ambiente terrestre y está adaptada al vuelo.

Mientras que las larvas se alimentan de los microorganismos asociados a la descomposición de materia orgánica, los adultos, tanto machos como hembras, se alimentan de sustancias azucaradas como néctar de las plantas, exudados de frutas, melaza o floema (Clements 1992, Schlein y Muller 1995). La etapa de pupa es un periodo de transición en el que se producen importantes modificaciones anatómico-fisiológicas que permiten la emergencia de los adultos. Durante esta etapa, aunque los individuos presentan movilidad, no se alimentan. Las hembras adultas, solo después de ser fecundadas ingieren sangre, preferentemente humana, para la maduración de los huevos (Horsfall 1955, Takken y Verhulst 2013). En las hembras de *Ae. aegypti* las ingestas de azúcares en la naturaleza no son indispensables y, en ocasiones, se ha demostrado que la sangre también se metaboliza a compuestos productores de energía (Harrington et al. 2001, Ziegler y Ibrahim 2001). En cambio, como los mosquitos macho no se alimentan de sangre dependen completamente de los azúcares y de las reservas que hayan adquirido en la etapa de larva (Clements 1992).

Los huevos son colocados individualmente sobre las paredes de los recipientes apenas por encima del nivel del agua. En condiciones naturales se estima que las hembras dispersan la puesta entre varios recipientes y depositan en cada uno de ellos entre 11 y 30 huevos (Apostol et al. 1994, Chadee et al. 2009). Estos huevos eclosionan cuando quedan sumergidos y las condiciones ambientales (principalmente la temperatura) son adecuadas (Christophers 1960).

El ciclo completo desde huevo hasta adulto puede darse aproximadamente en una semana si las condiciones son adecuadas (Maciá 2006).

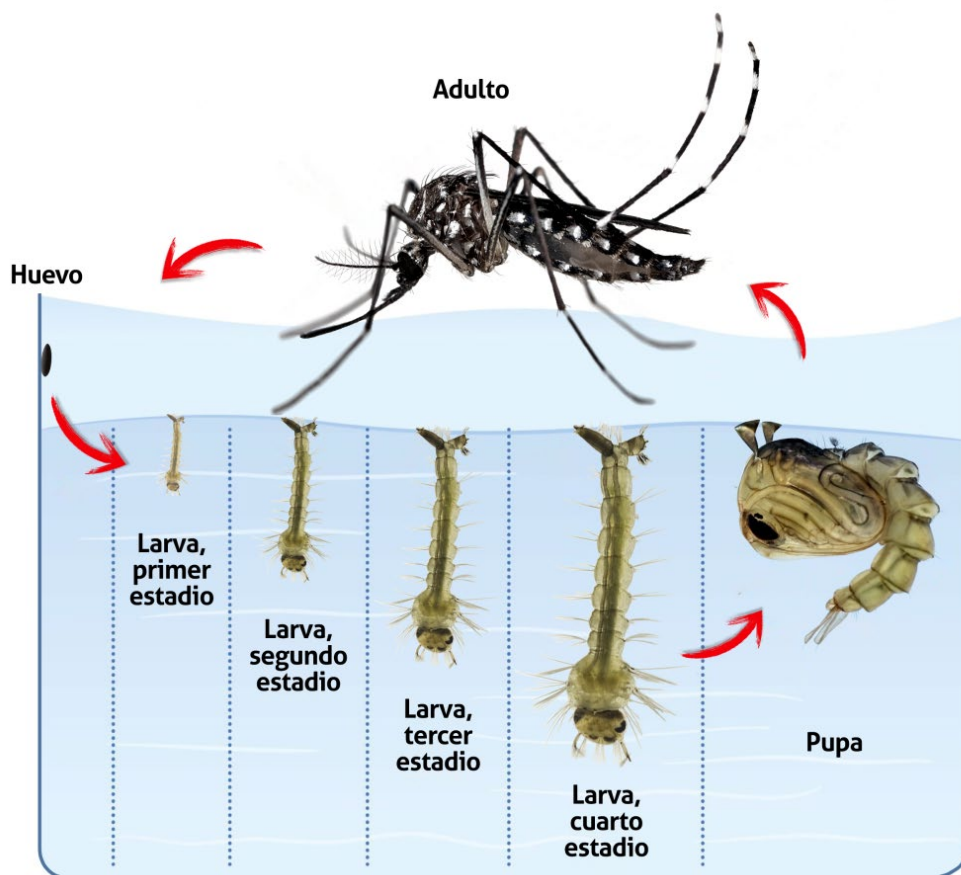


Figura 1.1. Ciclo de vida del mosquito *Aedes aegypti*.

1.1.2. Distribución

El mosquito *Aedes aegypti* es una especie originaria de zonas tropicales del continente africano, pero que actualmente tiene una amplia distribución a nivel mundial, extendiéndose hacia regiones subtropicales e incluso templadas en diversas partes del mundo (Kraemer et al. 2015). Si bien se consideraba que su distribución geográfica se limitaba aproximadamente a latitudes entre los 35° Norte y 35° Sur, con un umbral térmico inferior correspondiente a las isothermas invernales de 10°C (Christophers 1960), existen registros de su presencia por fuera de ese rango. En Argentina, por ejemplo, ha alcanzado registros más australes en la provincia de Buenos Aires (Zanotti et al. 2015),

La Pampa (Diez et al. 2014), Neuquén (Grech et al. 2012) y Río Negro (Rubio et al. 2020), llegando aproximadamente a los 40° Sur.

1.1.3. Importancia epidemiológica

La biología y ecología de este mosquito ha sido muy estudiada debido a que es el principal vector de la fiebre amarilla urbana, del dengue y otras arbovirosis (Gubler 2004). Solo de dengue, se estima que anualmente se producen alrededor de 390 millones de infecciones a nivel mundial, de las cuales aproximadamente 96 millones se manifiestan clínicamente (Bhatt et al. 2013) y que 3,9 mil millones de personas, de 128 países, corren el riesgo de infección (Brady et al. 2012). Esto, sumado al aumento constante en el número de casos (Stanaway et al. 2016), hace del dengue la arbovirosis más importante en todo el mundo en términos de propagación, morbilidad e implicaciones económicas (Murray et al. 2013).

En el continente americano, el número de casos y el rango de distribución del dengue se amplía año tras año (Spiegel et al. 2005). En Argentina, durante 2023 tuvo curso la peor epidemia de dengue del país con 126431 casos registrados (hasta la semana epidemiológica 26/2023), de los cuales 118089 fueron autóctonos, representando un aumento del 125% comparado con el mismo período de la epidemia de dengue de 2020, que había sido la más importante hasta el momento (Ministerio de Salud de Argentina 2023).

En cuanto a la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA), si bien está situada relativamente cerca del límite sur de la distribución mundial de *Aedes aegypti*, el riesgo de transmisión de las enfermedades virales es alto debido al ingreso de personas infectadas (Seijo et al. 2009), a que el vector se encuentra en abundancia y debido a que las condiciones climáticas durante la temporada cálida son apropiadas para la concreción del ciclo extrínseco del virus (Schweigmann et al. 2002). Al igual que en el resto del país, en CABA la epidemia de 2023 registró un récord histórico de casos de dengue, con más de 7 mil casos autóctonos, representando un aumento aproximado del 5% con

respecto al récord anterior en la epidemia de 2020 (Ministerio de Salud de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires 2023)

Recientemente en Argentina, la Administración Nacional de Medicamentos, Alimentos y Tecnología Médica (ANMAT) aprobó el uso de la vacuna contra el dengue TAK-003 para todas las personas mayores de 4 años, hayan tenido o no la enfermedad, cuya aplicación está pendiente y por lo tanto aún se desconoce si será capaz de evitar futuros brotes. Además, *Ae. aegypti* también es vector para los arbovirus que causan la fiebre del zika y la fiebre chikungunya, enfermedades de rápida propagación en los últimos años especialmente en el continente americano y para las cuales aún no se cuenta con una vacuna (Patterson et al. 2016).

Por estas razones, una de las mejores estrategias para reducir la transmisión viral y evitar los brotes es mantener la densidad del vector por debajo de un umbral crítico de transmisión (Focks et al. 2000). En este sentido, sigue siendo fundamental la participación de la comunidad en relación al control y eliminación de criaderos y la promoción de políticas ambientales para control vectorial basados en el manejo ambiental, para lo cual es indispensable conocer la biología de *Ae. aegypti* y cómo afectan las condiciones ambientales de cada ciudad a las distintas etapas de su ciclo de vida (Gubler y Clark 1996, Pérez et al. 2007).

1.1.4. *Aedes aegypti* en Buenos Aires

Si bien la presencia de esta especie ha sido documentada en la Ciudad de Buenos Aires en la primera mitad del siglo XX (Del Ponte y Blaksley 1947), luego del programa de control continental implementado a mediados de siglo por la Organización Panamericana de la Salud (OPS), se lo consideró erradicado de Argentina en la década de 1960 (Soper 1967). Sin embargo, al suspenderse el programa de control a principios de la década de 1970, *Aedes aegypti* en los años posteriores se reintrodujo en todos los países de los que había sido erradicado. Hacia 1986 se confirmó la reinvasión en el norte del país y, para el año 2000, su distribución ya se había extendido al sur de la

Ciudad de Buenos Aires y sus alrededores (Junín et al. 1995, Vezzani y Carbajo 2008). Dado el corto tiempo transcurrido desde la reinvasión, tanto la abundancia como la distribución de esta especie podrían seguir en proceso de expansión, lo que podría tener un impacto directo en el riesgo de transmisión de enfermedades en los próximos años (Gubler 2004).

En cuanto a su dinámica temporal, en la ciudad de Buenos Aires *Ae. aegypti* tiene una marcada estacionalidad asociada con la temperatura (Vezzani et al. 2004, Fischer et al. 2017). Durante la temporada fría el desarrollo de los estados inmaduros y la supervivencia y reproducción de los adultos está limitada principalmente por las bajas temperaturas y no se los suele observar durante el invierno (Vezzani y Carbajo 2008). La población persiste durante el invierno en la etapa de huevo, y el aumento en las abundancias sucede recién con el regreso de la primavera, cuando los huevos eclosionan y las condiciones favorables permiten el desarrollo de las larvas. La actividad de oviposición en Buenos Aires está estrechamente asociada con la temperatura (Vezzani et al. 2004) y es creciente a fines de la primavera y principios del verano (noviembre-enero), tiene un pico a fines del verano (febrero-marzo) y disminuye durante el otoño (abril-mayo) (Fischer et al. 2017).

Debido a esta estacionalidad tan marcada, la mayoría de los estudios sobre las poblaciones de *Ae. aegypti* en zonas templadas, como en la que se encuentra la Ciudad de Buenos Aires y sus alrededores, pueden ser categorizados en dos grandes grupos relacionados con las respuestas de este mosquito en los diferentes momentos de la temporada. En el primer grupo, los estudios abordan el desempeño de *Ae. aegypti* en la temporada desfavorable. Dentro de este grupo los estudios evalúan las respuestas de *Ae. aegypti* frente al frío y las distintas estrategias para superar el invierno o adaptarse a temperaturas desfavorables, por ejemplo, estudiando su tolerancia a bajas temperaturas (Montini et al. 2021) o la inducción de diapausa en los huevos previo al invierno (Fischer et al. 2017, Campos et al. 2022). El segundo grupo, en el que se encuentra el estudio presentado en esta tesis, aborda el desempeño de *Ae. aegypti* durante la temporada cálida y por lo tanto favorable para el desarrollo, estudiando los factores que regulan su crecimiento poblacional,

por ejemplo, evaluando los efectos de la disponibilidad de alimento sobre el desarrollo (Romeo Aznar et al. 2018), la densodependencia (Maciá 2009) o la asociación entre las condiciones ambientales de los criaderos en los que se encuentran las larvas y su productividad (Vezzani y Albicocco 2009).

1.1.5. Características del hábitat larval

Aedes aegypti es un mosquito considerado como "doméstico" o "urbano" ya que generalmente está asociado a las viviendas humanas o sus alrededores (Focks et al. 1993). Las hembras prefieren poner sus huevos en recipientes artificiales en lugar de sitios de oviposición naturales como bromelias o huecos de árboles (Forattini y Brito 2003), lo cual se cree que está asociado con una fuerte preferencia por la sangre humana (McBride et al. 2014). Como consecuencia de esta adaptación a los entornos humanos, las larvas pueden desarrollarse en recipientes como jarrones, neumáticos desechados, frascos, tanques de agua, macetas, baldes y prácticamente cualquier tipo de recipiente capaz de contener agua estancada (Carter 1924).

La elección de los sitios apropiados para la oviposición por parte de las hembras grávidas generalmente involucra señales visuales, táctiles y olfativas asociadas con factores bióticos y abióticos (Bentley y Day 1989). Las hembras pueden ser sensibles a sustancias químicas de diferentes orígenes que actúan como atrayente o repelentes (Bentley y Day 1989). Su cría en grandes cuerpos de agua como charcos, estanques y zanjas es muy poco frecuente, lo cual generalmente es atribuido a la vulnerabilidad de las larvas de *Ae. aegypti* frente a competidores y enemigos naturales (Trpis 1973, Cavalcanti et al. 2007, Murrell y Juliano 2008, Bowatte et al. 2013). Las hembras prefieren colocar sus huevos en recipientes de un volumen limitado, en una situación protegida y en donde puedan depositar sus huevos en alguna superficie sólida cerca de la superficie (Christophers 1960).

Se considera que los factores bióticos y abióticos que existen en los recipientes dónde se crían las etapas inmaduras son un componente principal de la dinámica de la población de *Ae. aegypti*, así como los factores predominantes que determinan la abundancia y las características de los adultos que emergen de ese recipiente. Estos recipientes tienen algunas características particulares que los distinguen. Por un lado, son hábitats con casi ninguna productividad primaria interna, que dependen del aporte externo de materia orgánica y están basados principalmente en la descomposición de la hojarasca y otros detritos que caigan en él (Kitching 2001). Por otro lado, probablemente debido a su pequeño volumen y susceptibilidad a la desecación, el establecimiento de enemigos naturales en este tipo de recipientes es difícil, lo que hace que las larvas que allí se desarrollen estén reguladas por la limitación nutricional y las interacciones competitivas en lugar de la depredación o el parasitismo (Washburn 1995, Juliano 2009).

1.1.6. Alimentación de las larvas

Las piezas bucales de las larvas de mosquito están adaptadas para filtrar partículas de la columna de agua y de las superficies. Todo el aparato, denominado cepillos bucales, se compone principalmente de mandíbulas y maxilares bien desarrollados que tienen la función de crear fuertes corrientes de agua alrededor de la boca, poniendo las partículas de materia orgánica al alcance de las larvas para su ingestión (Clements 1992).

Distintas especies de mosquitos pueden utilizar diferentes comportamientos de alimentación, cuya categorización se ha basado en el rango de tamaño de las partículas que ingieren y la ubicación general del alimento (Merritt et al. 1992). Las larvas de *Ae. aegypti* se alimentan principalmente de partículas finas de materia orgánica mediante alimentación por filtración de la columna de agua y “ramoneo” (“browsing” en inglés) de sedimentos y detritos orgánicos, especialmente aquellos que se depositan en el fondo del recipiente (Merritt et al. 1992, Yee et al. 2004).

El principal alimento de las larvas de *Ae. aegypti* no son los detritos, sino los microorganismos que se desarrollan a partir de la descomposición de los mismos (Merritt et al. 1992). Por esta razón, dependen de la contribución externa de detritos para la obtención de recursos nutricionales, dentro de los cuales, aquellos de origen vegetal representan los más importantes (Kitching 1971, Juliano 1998). Sin embargo, en algunos casos también se ha observado alimentación de larvas de *Ae. aegypti* sobre detritos de origen animal, como carcasas de invertebrados muertos e incluso cadáveres de larvas de su propia especie o especies relacionadas (Khawaled et al. 1988).

Por lo tanto, aunque el detrito no es el principal alimento, sí proporciona un proxy fácilmente medible de la disponibilidad de alimento en los hábitats larvales. En un muestreo realizado en recipientes de cementerios, las cantidades de detrito recolectadas fueron predictores significativos de la cantidad de nutrientes para las larvas (Murrell et al. 2011).

1.1.7. Calidad nutricional y desempeño

En la naturaleza, el desempeño de los individuos (entendido como aptitud o eficacia biológica) muestra una gran variabilidad entre los recipientes y varios estudios se han centrado en determinar qué tipos de recipientes son los más productivos, qué características tienen y cuál es su relación con diferentes factores ambientales. Algunos de estos estudios han encontrado asociaciones entre el desempeño de los individuos y el material del recipiente (Kumar et al. 2016), su volumen (Harrington et al. 2008), el grado de exposición a la luz solar (Vezzani y Albicocco 2009) o la cantidad de detritos que recibe (Garcia-Sanchez et al. 2017).

Esta última variable parece ser de particular importancia. Estudios anteriores han visto que el estado nutricional de las larvas determina su supervivencia y crecimiento, repercutiendo también en algunas características de los adultos, como el tamaño corporal, la fecundidad, las reservas nutricionales de las hembras o la capacidad de vuelo (Arrivillaga y Barrera 2004, Price et al. 2015, Romeo Aznar et al. 2018, Carvajal-Lago et al. 2021). Todas estas características son componentes

del desempeño y, en última instancia, tienen un gran impacto en el crecimiento de la población y en la competencia de los adultos como vectores de enfermedades (Nasci 1986, Freitas 2010, Juliano et al. 2014).

Numerosos trabajos han demostrado la importancia de combinar algunos de estos componentes para calcular un índice integrado de desempeño que estime el crecimiento de la población (Livdahl 1982, Livdahl y Sugihara 1984, Léonard y Juliano 1995, Juliano 1998). El uso de índices es apropiado en experimentos en los que la supervivencia, la tasa de desarrollo y el tamaño de los adultos se ven afectados por los tratamientos, ya que permite evaluar estas variables de manera conjunta, considerando que pueden tener interdependencia en sus respuestas. Por ejemplo, es posible que un retraso en el desarrollo se compense con un mayor tamaño corporal (Bedhomme et al. 2003, Maciá 2009). Al utilizar un índice integrado, se evitan posibles ambigüedades en las respuestas y es por eso que se los considera como la mejor opción para representar cuantitativamente el desempeño de una cohorte (Livdahl 1982).

En la naturaleza existe una gran variabilidad en la cantidad de detritos que reciben los recipientes, dependiendo del tiempo de exposición y de las condiciones locales del lugar donde se encuentran (Tun-Lin et al. 2000, Kling et al. 2007). A pesar de esta variabilidad, un factor que puede influir sobre la calidad nutricional del recipiente es el mantenimiento que se hace del mismo. Un recipiente descuidado, con mayor tiempo de exposición a la intemperie, acumulará más detritos que un recipiente con exposición reciente o con algún tipo de mantenimiento periódico (Subra y Mouchet 1984, Tun-Lin et al. 2000, Barrera et al. 2006).

Además de acumular más detritos, los recipientes con mayor tiempo de exposición pueden acumular detritos más antiguos que tengan un mayor tiempo de descomposición, lo que puede cambiar sus propiedades (Webster y Benfield 1986). La descomposición de los detritos orgánicos ocurre en dos etapas distintas: existe una lixiviación inicial de los componentes lábiles durante un corto período de tiempo y luego una descomposición a largo plazo de los componentes refractarios

(Carpenter 1982). A todo este proceso se lo conoce como “acondicionamiento” y puede durar de semanas a meses dependiendo de las condiciones ambientales y biológicas (Webster y Benfield 1986, Marks 2019).

La mayoría de los estudios que han abordado la relación entre el alimento para las larvas y el desempeño de *Ae. aegypti* han utilizado alimentos artificiales como la levadura (De Majo et al. 2017, Romeo Aznar et al. 2018), el polvo de hígado (Yee et al. 2004) o alimento para peces (Zeller y Koella 2016), entre otros. Los estudios que utilizaron alimentos naturales son limitados, y la mayoría de ellos ha utilizado cantidades preestablecidas de un solo tipo de detrito, que no necesariamente reflejan las cantidades y/o variaciones que ocurren en campo (Carpenter 1983, Walker et al. 1997, Muturi et al. 2012, Reiskind et al. 2012). A excepción del estudio de Maciá (2006) que comparó el desarrollo de larvas criadas en recipientes de distinto tamaño con detritos colectados del campo, se sabe muy poco sobre el desempeño de los individuos inmaduros de *Ae. aegypti* con una fuente de alimento natural en las cantidades y proporciones que existen en la naturaleza en regiones templadas.

1.2. Objetivos

El objetivo general de esta tesis fue estudiar la calidad nutricional del hábitat larval de *Aedes aegypti* en condiciones naturales en el Área Metropolitana de Buenos Aires, y sus efectos sobre la oviposición y el desempeño de los individuos inmaduros. Los objetivos específicos que se abordan en los siguientes capítulos son:

1. Estudiar la selección de sitios de oviposición por parte de las hembras de *Aedes aegypti* entre recipientes con distinto tiempo de acumulación natural de detritos.
2. Evaluar la favorabilidad para el desarrollo de *Aedes aegypti* en recipientes con distinto tiempo de acumulación natural de detritos, comparándolo con el desarrollo en condiciones nutricionales óptimas.

3. Estudiar la relación entre la selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de *Aedes aegypti* y el desempeño posterior de los individuos inmaduros en hábitats con diferentes cantidades y tiempos de descomposición de detritos.

4. Estudiar los efectos de la densidad larval sobre el desempeño de *Aedes aegypti*, en situaciones de distinta tasa de caída y tiempo de acumulación de detritos.

1.3. Metodología general

1.3.1. Área de estudio

Los experimentos se llevaron a cabo en el Área Metropolitana de Buenos Aires (AMBA) (34°36' S; 58°26' O), Argentina. El AMBA incluye la Ciudad de Buenos Aires y las zonas urbanas y suburbanas aledañas, con una población total cercana a los 15 millones de habitantes y una superficie de 3.800 km² (INDEC 2010, Mehrotra et al. 2011). La ciudad de Buenos Aires se encuentra ubicada a orillas del Río de la Plata, por lo que el clima de la región es templado-húmedo, con una precipitación acumulada de 1233 mm distribuida a lo largo del año. Tiene una marcada estacionalidad térmica, con una temperatura media durante el invierno de 11°C y una temperatura media durante el verano de 24°C. En otoño y primavera la temperatura media es de 18°C (Servicio Meteorológico Nacional 2020).

Los edificios van desde casas bajas residenciales hasta edificios de gran altura, y se construye principalmente con ladrillos y hormigón. Según estudios realizados en la Ciudad de Buenos Aires, la proliferación de *Aedes aegypti* es más alta en áreas con niveles intermedios de urbanización y es mínima en áreas densamente construidas, como en los barrios céntricos cercanos al río (Schweigmann et al. 2002, Carbajo et al. 2004, Carbajo et al. 2006).

1.3.2. Categorías de tiempo utilizadas

Desde el momento en que un recipiente con agua es dejado a la intemperie, comenzará a recibir aportes de detritos orgánicos que se acumularán y representarán la principal fuente de

alimentación para las larvas que eventualmente se críen en ese recipiente. Algunas de las variables analizadas en esta tesis fueron el tiempo de acumulación o la tasa de caída de detritos (cuando el ingreso de los detritos al recipiente fue periódico) y el tiempo de descomposición de los detritos (cuando el ingreso de los detritos se realizó en una sola colocación en el recipiente) y su efecto sobre distintos aspectos relacionados con la oviposición y el desempeño de *Aedes aegypti*. Para estudiar estas variables, se utilizaron diferentes periodos de tiempo que se agruparon en tres categorías generales para facilitar su identificación y comparación a través de los diferentes capítulos de la tesis. Estas categorías representan diferentes tiempos que transcurren desde que un recipiente es dejado a la intemperie:

(1) Tiempo corto (hasta 7 días): Representa recipientes recién descartados o que reciben mantenimiento y que se encuentran a la intemperie hace menos tiempo del que tarda generalmente *Aedes aegypti* en completar su desarrollo.

(2) Tiempo intermedio (de 7 días a 1 mes): Representa recipientes descuidados en los que *Aedes aegypti* puede completar su desarrollo.

(3) Tiempo largo (más de 1 mes): Representa recipientes olvidados, sin ningún tipo de mantenimiento.

Capítulo II: Selección de sitios de oviposición de *Aedes aegypti* en recipientes con distinto tiempo de acumulación de detritos

2.1. Resumen

La selección de sitios de oviposición por parte de las hembras de *Aedes aegypti* en base a la disponibilidad de recursos en el recipiente fue abordada en numerosos trabajos. Sin embargo, se han realizado pocos estudios bajo condiciones nutricionales representativas de aquellas que puede tener un criadero en campo. El objetivo fue estudiar el efecto del tiempo de exposición a la intemperie de un recipiente sobre la oviposición, evaluando si las hembras seleccionan activamente los sitios y si esta selección es proporcional a la cantidad de detritos acumulados en cada recipiente. Los tratamientos representaron tres situaciones diferentes de un recipiente artificial dejado a la intemperie: recipientes nuevos sin acumulación previa de detritos (*Nue*), y recipientes expuestos por un tiempo intermedio (*Int*) y largo (*Lar*), con 2 y 8 semanas de acumulación respectivamente. Se colocaron tres ovitrampas contiguas correspondientes a cada uno de los tratamientos en patios de residencias particulares. Luego de una semana de permitir la oviposición de las hembras, se comparó la cantidad de detritos acumulados (*Int* vs. *Lar*), el número de huevos (*Nue* vs. *Int* vs. *Lar*) y el número de huevos por gramo de detrito (*Int* vs. *Lar*). El número de huevos colocados en los recipientes del tratamiento *Lar* fueron mayores a los colocados en los otros dos tratamientos que no difirieron significativamente entre sí. Como los recipientes *Lar* recibieron en promedio aproximadamente el triple de huevos que los recipientes *Int*, pero también colectaron aproximadamente el triple de detritos, el número de huevos por gramo de detrito resultó similar en ambos tratamientos lo que es consistente con la idea de que las hembras seleccionan los sitios de oviposición buscando maximizar la disponibilidad de alimento para las larvas. El mayor número de huevos en recipientes con un tiempo largo de exposición sugiere una preferencia de las hembras por poner huevos en recipientes con detritos más abundantes y/o con mayor tiempo de descomposición.

2.2. Introducción

La oviposición es un aspecto importante de la historia de vida de *Aedes aegypti*. La selección de los sitios de oviposición por parte de las hembras grávidas determinará qué recipientes se convierten en criaderos y cuántos huevos reciben, lo que tiene implicancias importantes para la abundancia, distribución y dinámica del vector (Maciel-de-Freitas et al. 2007, Wong et al. 2011, Zahouli et al. 2016). En esta selección, generalmente están involucradas señales visuales, táctiles y olfativas asociadas con factores bióticos y abióticos (Bentley y Day 1989, Day 2016). Estudios previos han demostrado que las características físicas del recipiente (como su tamaño, forma y color), factores ambientales (como la temperatura del agua y la exposición al sol) o la presencia de conespecíficos, son claves importantes que pueden influir en la elección del recipiente de oviposición (Zahiri y Rau 1998, Chua et al. 2004, Harrington et al. 2008, Williams et al. 2008, Wong et al. 2011, Xia 2021).

Dentro de las señales asociadas a factores bióticos, unas de las más estudiadas son aquellas que indican disponibilidad de recursos. Se ha visto que las señales químicas asociadas con los microorganismos de la materia orgánica en descomposición son parte de las señales que las hembras usan para reconocer posibles sitios de oviposición (Fader y Juliano 2014, Ponnusamy et al. 2015). Los altos niveles de detritos podrían indicar una buena disponibilidad de alimentos para las larvas, por lo que sería esperable que las hembras prefieran poner huevos en sitios con mayor contenido de materia orgánica cuando esté disponible (Ponnusamy et al. 2010a). Esto ha sido verificado en numerosos estudios (Benzon y Apperson 1988, Reiter et al. 1991, Ponnusamy et al. 2008), pero otros, sugieren que las poblaciones domésticas de *Ae. aegypti*, como parte de su adaptación a los ambientes urbanos, no discriminan entre recipientes con y sin materia orgánica (Leahy et al. 1978).

Normalmente, las hembras grávidas de *Ae. aegypti* no ponen todos sus huevos en un solo sitio, sino que los distribuyen en múltiples recipientes, comportamiento conocido en inglés como “skip-

oviposition behaviour” (Fay y Perry 1965). Muchos estudios sobre la selección de sitios de oviposición utilizan este comportamiento como una herramienta para evaluar la preferencia del hábitat al comparar el número de huevos puestos en recipientes con distintas características (Corbet y Chadee 1993). Al evaluar la selección de los recipientes según la calidad nutricional, sería esperable que las hembras repartan sus huevos de acuerdo a la materia orgánica disponible, maximizando el alimento para las larvas (Ponnusamy et al. 2010a).

Se han realizado pocos estudios acerca de la oviposición en campo con condiciones nutricionales representativas de aquellas que puede tener un recipiente en el entorno peridomiciliario, dónde se suelen encontrar los criaderos (Chan et al. 1971, Romero-Vivas y Falconar 2005). En general, las preferencias de oviposición de las hembras grávidas de *Ae. aegypti* se han abordado en estudios de laboratorio (Panigrahi et al. 2014, Xia 2021), o bajo condiciones artificiales como con infusiones de hojas o compuestos sintéticos en el agua, brindando información limitada sobre la relevancia de estos estímulos en la naturaleza (Bentley y Day 1989, Reiter et al. 1991, Allan y Kline 1995). En particular, se conoce muy poco acerca del efecto que tiene el tiempo de exposición de un recipiente dejado a la intemperie en una zona urbana sobre la respuesta de oviposición de *Ae. aegypti*.

Objetivo general

Estudiar el efecto del tiempo de exposición a la intemperie de un recipiente ubicado en una vivienda, sobre el comportamiento de oviposición de las hembras, representando un amplio rango dentro de la variabilidad natural.

Objetivos específicos

(1) Describir de qué manera se relaciona el tiempo de exposición a la intemperie de un recipiente con la cantidad de detritos acumulados y estimar las tasas de caída de detritos en sectores con vegetación de una vivienda.

(2) Evaluar si las hembras seleccionan activamente los sitios de oviposición ante recipientes con tres tiempos distintos de exposición a la intemperie.

(3) Evaluar si los niveles de oviposición son proporcionales a la cantidad de detritos en recipientes con dos tiempos distintos de acumulación natural.

Hipótesis y predicciones

(1) La primera hipótesis es que el tiempo de exposición de un recipiente dejado a la intemperie está directamente relacionado con la cantidad de detritos que colecta. En función de esta hipótesis, se espera que los recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio y largo acumulen una cantidad de detritos proporcionales a su tiempo de exposición.

(2) La segunda hipótesis es que un mayor tiempo de exposición a la intemperie del recipiente favorece la oviposición. En función de esta hipótesis, se espera una mayor cantidad de huevos cuanto mayor sea el tiempo de exposición del recipiente.

(3) La tercera hipótesis es que las hembras grávidas seleccionan recipientes principalmente para maximizar la comida para sus crías. En función de esta hipótesis, se espera que la cantidad de huevos puestos en cada recipiente esté relacionada de manera proporcional a la cantidad de detritos presentes en el recipiente.

2.3. Materiales y Métodos

2.3.1. Diseño Experimental

Se realizó un estudio de selección de sitios de oviposición de *Aedes aegypti* en tratamientos que representaron tres situaciones diferentes de un recipiente artificial dejado a la intemperie: recipiente nuevo sin exposición previa (*Nue*), recipiente expuesto por un tiempo intermedio (*Int*) y recipiente expuesto por un tiempo largo (*Lar*). Los recipientes *Nue* no recibieron detritos previo al inicio de la oviposición (*i. e.* el momento en que se permitió a las hembras visitar los recipientes),

mientras que los recipientes *Int* y *Lar* recibieron detritos durante las 2 y 8 semanas previas al inicio de la oviposición respectivamente (Fig. 2.1).

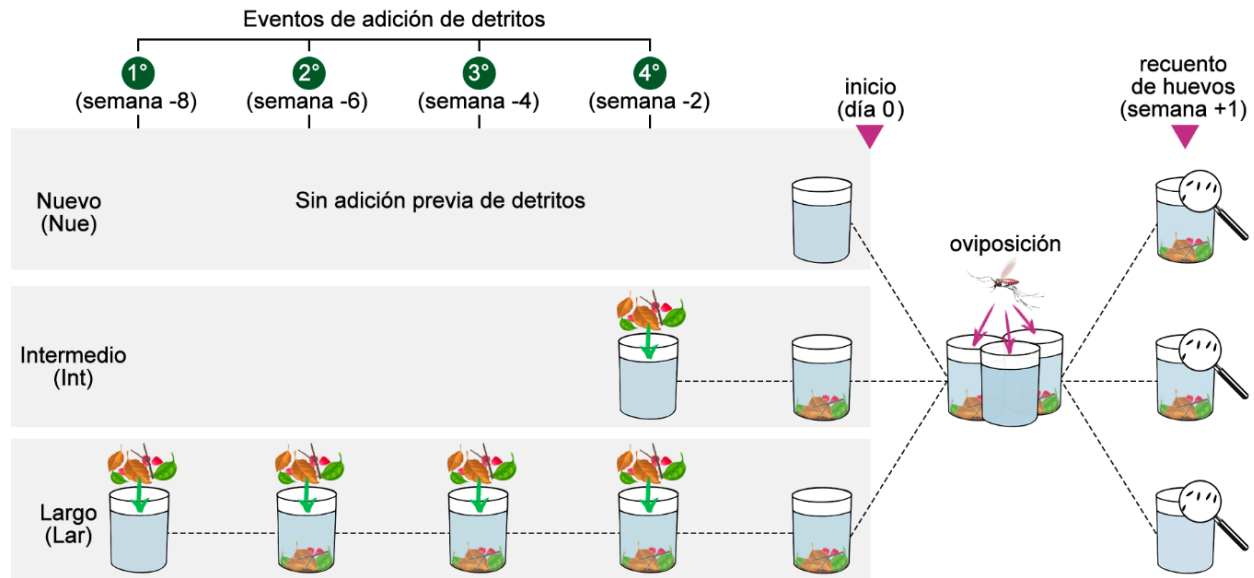


Figura 2.1. Diseño y secuencia temporal del experimento. Los tres tratamientos representaron tres diferentes situaciones de recipientes artificiales: recipientes nuevos (*Nue*), recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo largo (*Lar*).

El estudio se realizó en dos momentos de la temporada, a fines de la primavera (diciembre) y a principios del otoño (abril). Alrededor de dos meses antes del inicio de la oviposición (durante octubre-noviembre y durante febrero-marzo) se recolectaron periódicamente los detritos que cayeran naturalmente en colectores que consistieron en potes de plástico de 11 cm de diámetro, con un orificio en el fondo para evitar la acumulación de agua y revestidos en su interior con una tela permeable (voile de 0,25 mm de poro) (Fig. 2.2).



Figura 2.2. Detalle de un colector de detritos colocado en uno de los sitios de estudio.

Los sitios de colecta fueron viviendas particulares, 8 en primavera y 10 en otoño, ubicadas en barrios de casas bajas, elegidas arbitrariamente dentro de la zona del Área Metropolitana de Buenos Aires (Fig. 2.3). En cada una de ellas se colocaron dos colectores al aire libre, en jardines o patios, bajo la vegetación existente (macetas, árboles, plantas trepadoras, etc.). Cada dos semanas, los detritos acumulados en cada colector eran retirados, pesados y agregados sin mayor manipulación a los recipientes experimentales, colocados en los mismos sitios de estudio que los colectores, de manera que cada uno de ellos recibiera detritos de un colector. De este modo, las primeras semanas solo estuvieron activos los colectores correspondientes a los recipientes del tratamiento *Lar* y luego se sumaron los correspondientes al tratamiento *Int*.

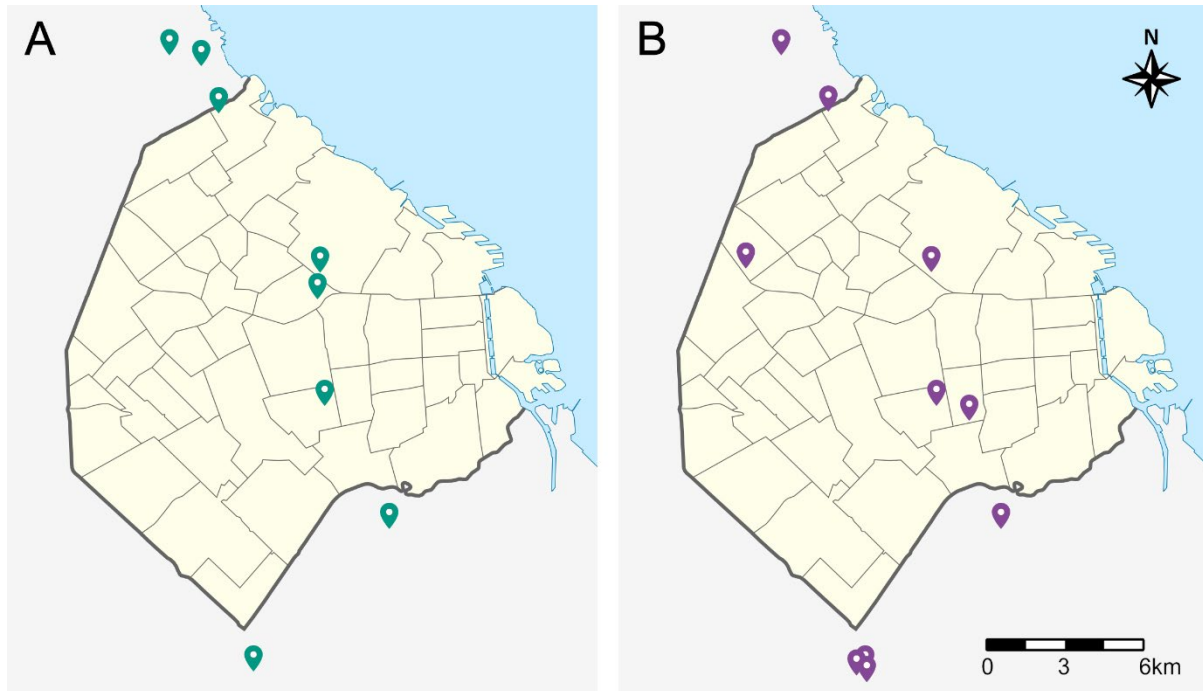


Figura 2.3. Ubicación de las viviendas utilizadas como sitios de estudio en los experimentos de oviposición en A) primavera y B) otoño.

Los recipientes experimentales consistieron en pots plásticos cilíndricos de 1 L con 0,7 L de agua corriente declarada (más la adición de los detritos correspondientes en los tratamientos *Int* y *Lar*), recubiertos internamente con un sustrato de tela (polipropileno no tejido / friselina) como sustrato para que las hembras grávidas puedan poner sus huevos (Fig. 2.4). Hasta el inicio del estudio, salvo al momento de la adición de los detritos, los recipientes estuvieron cubiertos todo el tiempo con una tapa plástica para evitar la oviposición fuera del periodo de estudio y la contaminación por ingreso de otros detritos y/o agua de lluvia.



Figura 2.4: Recipientes experimentales para la oviposición de las hembras, colocados en cada uno de los sitios de estudio representando tres situaciones diferentes de un recipiente expuesto a la intemperie.

Al inicio del periodo de oviposición (día 0 en la figura 2.1) a los recipientes *Int* y *Lar* que ya se encontraban en las viviendas, se les sumó el recipiente correspondiente al tratamiento *Nue*, que solo contenía agua corriente declorada. Luego, se destaparon los recipientes experimentales permitiendo que las hembras grávidas visiten los recipientes y a la semana se revisaron en busca de huevos. Cuando se detectó la presencia de huevos en uno de los recipientes, los tres fueron retirados de la vivienda, y los sustratos de tela fueron trasladados al laboratorio en donde se realizó el recuento de huevos utilizando un microscopio estereoscópico (Leica EZ4 HD). Se asumió que todos los huevos recolectados eran *Ae. aegypti* porque es el único mosquito de la región que pone huevos en este tipo de recipiente (Rubio et al. 2012).

2.3.2. Análisis de datos

2.3.2.1. Detritos

Se calculó la cantidad de detritos acumulados en cada recipiente (réplica) del tratamiento *Lar* sumando el peso de las 4 colectas que recibió (en el caso de los recipientes *Int* fue solo una). Se comparó la cantidad de detritos acumulados entre los tratamientos *Int* y *Lar* mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando la familia gamma y la función de enlace log. El tratamiento se incluyó como efecto fijo (dos niveles: *Int* y *Lar*) y la vivienda y el momento de la temporada se agregaron como efectos aleatorios.

Además, se calculó la tasa semanal promedio de caída de detritos para cada colector dividiendo la suma de los detritos colectados en un colector por la cantidad de semanas de colecta, y se comparó entre los tratamientos *Int* y *Lar* del mismo modo descrito anteriormente.

2.3.2.2. Número de huevos

Para evaluar la selección de sitios de oviposición por parte de las hembras, se comparó el número de huevos entre los tratamientos *Nue*, *Int* y *Lar* teniendo en cuenta ambos momentos de la temporada, mediante una prueba de Friedman con comparaciones múltiples para diseños de bloques aleatorizados, con un nivel de significancia de 0,05. Se utilizó este análisis no paramétrico ya que los datos no cumplían con los supuestos para aplicar modelos lineales generalizados. Además, se calculó la proporción de huevos en cada uno de los 3 recipientes para cada vivienda por separado.

2.3.2.3. Número de huevos por gramo de detrito

Para evaluar si el número de huevos en un recipiente fue proporcional a la cantidad de alimento para las larvas, se comparó el número de huevos por gramo de detrito entre los dos tratamientos que recibieron detritos antes de la oviposición, mediante GLMM, utilizando la distribución normal y

la función de enlace identidad. El tratamiento se incluyó como efecto fijo (dos niveles: *Int* y *Lar*) y la vivienda y el momento de la temporada se agregaron como efectos aleatorios.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.6.1 (R Core Team 2019).

2.4. Resultados

2.4.1. Detritos

La cantidad de detritos totales acumulados fue significativamente mayor en el tratamiento *Lar* que en el tratamiento *Int* (GLM: $F_{1,35} = 58,28$; $P < 0,0001$). Se observó una alta variabilidad en la cantidad de detritos acumulados dentro de un mismo tratamiento, con coeficientes de variación de 93,5 y 80,9 en los recipientes *Int* y *Lar* respectivamente. Los detritos acumulados en los recipientes *Int* presentaron una mediana de 0,44 g (min = 0,03 g y max = 1,06 g), mientras que en los recipientes *Lar* presentaron una mediana de 2,06 g (min = 0,31 g y max = 6,31 g) (Fig. 2.5 A).

Las tasas semanales de caída promedio fueron de 0,29 g/semana y 0,23 g/semana para los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente y no se encontraron diferencias significativas entre ellos ($F_{1,35} = 0,003$; $P = 0,9534$). Las tasas también presentaron alta variabilidad, con incrementos de más de 20 veces entre sitios con tasas bajas y altas en ambos tratamientos. La variabilidad fue mayor dentro del tratamiento *Int*, para el cual se registró un rango más amplio que el tratamiento *Lar* (Fig. 2.5 B).

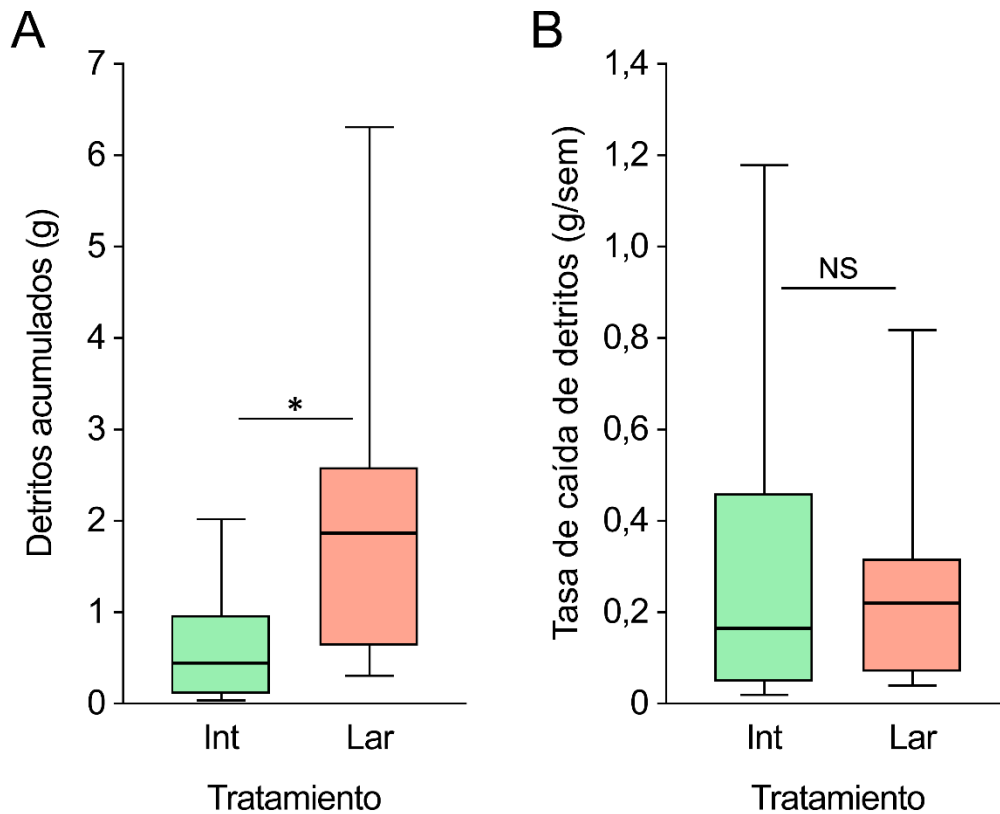


Figura 2.5. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de A) los detritos acumulados y B) la tasa semanal de caída de detritos, en los dos tratamientos con acumulación de detritos: recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*). El asterisco marca diferencias significativas. NS = diferencias no significativas.

2.4.2. Número de huevos

En primavera, se detectó actividad de oviposición en 6 de los 8 sitios estudiados mientras que, en otoño, los 10 sitios evaluados presentaron actividad de oviposición. Los recipientes *Nue* solo presentaron huevos en 5 de los 16 sitios positivos, los recipientes *Int* en 12 de los 16 y los recipientes *Lar* en todos los sitios positivos, siendo además el tratamiento con mayor cantidad de huevos en 15 de los 16 sitios. El número total de huevos en cada vivienda, en promedio, se repartió entre los tratamientos de la siguiente manera: 3%, 15% y 82%; con 10, 44 y 153 huevos promedio en los recipientes *Nue*, *Int* y *Lar* respectivamente (Fig. 2.6 A y B). El número de huevos colocados en

los recipientes del tratamiento *Lar* fueron significativamente mayores a los colocados en los otros dos tratamientos (test de Friedman, $p < 0,05$), mientras que entre los tratamientos *Nue* e *Int* no se registraron diferencias significativas.

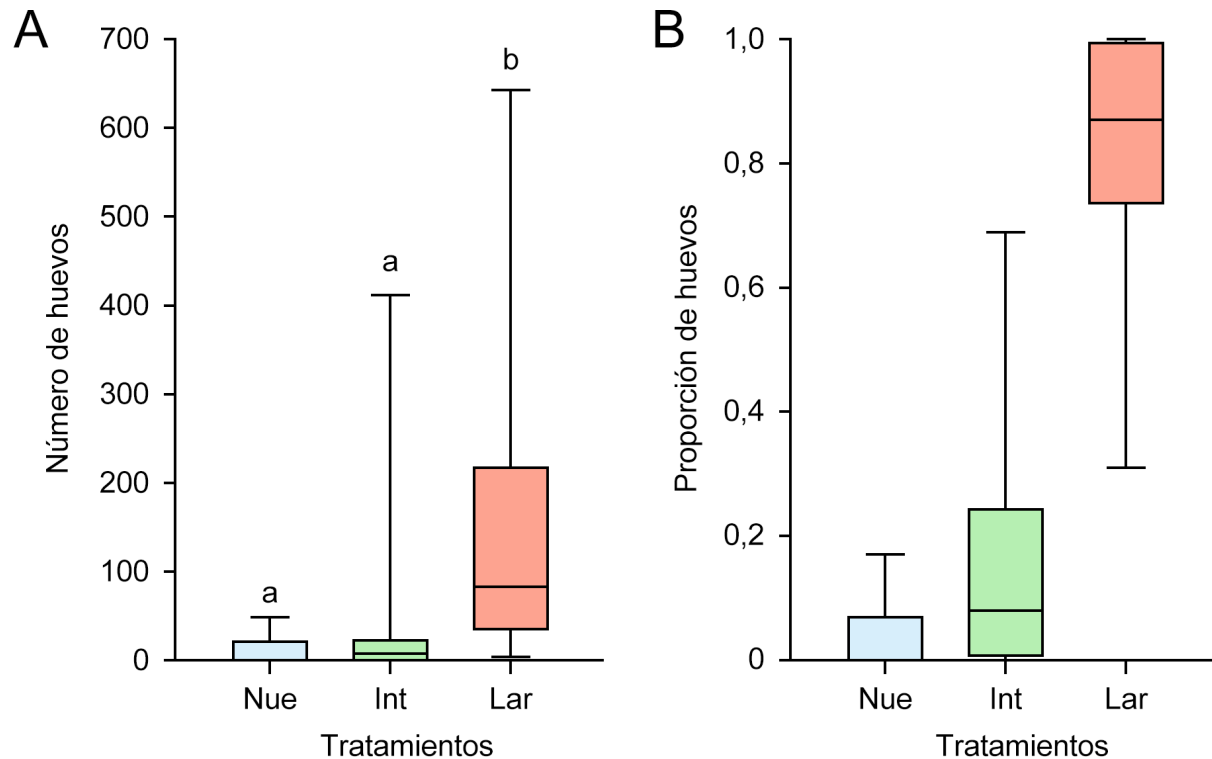


Figura 2.6: Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de A) el número de huevos y B) la proporción de huevos en cada tratamiento representando diferentes situaciones de recipientes artificiales expuestos a la intemperie: recipientes nuevos (*Nue*), recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

2.4.2. Número de huevos por gramo de detrito

Como los recipientes *Lar* recibieron en promedio aproximadamente el triple de huevos que los recipientes *Int*, pero también colectaron aproximadamente el triple de detritos, el número de huevos por gramo de detrito resultó similar en ambos tratamientos, siendo en promedio 110 huevos/g y 122 huevos/g para los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. No se detectaron

diferencias significativas en los huevos por gramos de detrito entre los dos tratamientos (GLMM: $F_{1,15} = 0,90$; $P = 0,3584$) (Fig. 2.7).

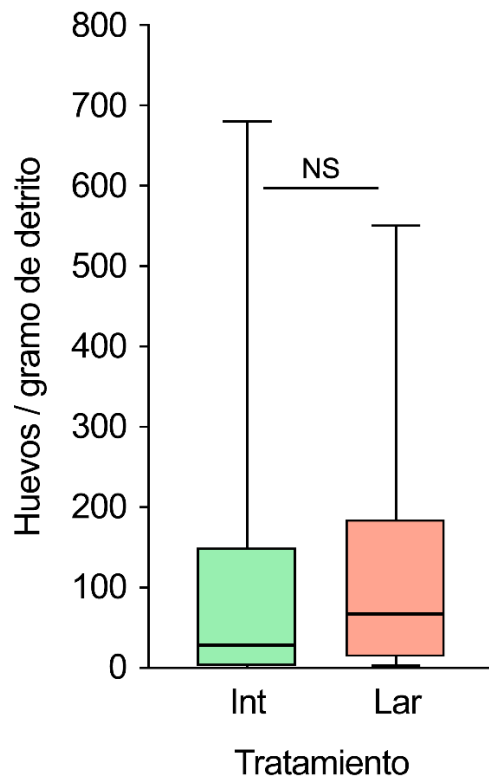


Figura 2.7. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) del número de huevos por gramo de detrito en los dos tratamientos que recibieron detritos previo a la oviposición: recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*). NS = diferencias no significativas.

2.5. Discusión

En este capítulo se pusieron a prueba tres hipótesis. La primera de ellas fue que el tiempo de exposición de un recipiente dejado a la intemperie está directamente relacionado con la cantidad de detritos que colecta. En función de esta hipótesis, se esperaba que recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio y largo, acumulen una cantidad de detritos proporcionales a su tiempo de exposición. Los resultados fueron consistentes con esta predicción. A pesar de la gran

variabilidad registrada en la caída de detritos, que se reflejó tanto en la cantidad acumulada como en las tasas semanales, el hecho de que las tasas promedio sean similares entre tratamientos sugiere que las diferencias observadas en la cantidad de detritos se deben mayormente al tiempo transcurrido. Era esperable obtener esta alta variabilidad principalmente debido a la decisión de realizar la colecta en diferentes viviendas buscando obtener una muestra de la variación natural en un fenómeno poco estudiado. La caída de detritos en este contexto seguramente dependa de múltiples factores relacionados con características particulares del lugar, el tipo de vegetación presente y el impacto de las condiciones climáticas en cada uno de ellos.

La mayor variabilidad registrada en la tasa semanal de caída del tratamiento *Int* puede estar relacionada a que en el tratamiento *Lar* las tasas semanales se obtuvieron promediando 4 colectas en vez de una sola como en el tratamiento *Int*, con lo cual, las variaciones en el tiempo para un mismo colector, pueden haber acercado los valores mínimos y máximos.

Las tasas de caída registradas proveen una estimación de la cantidad de recursos que puede recibir un potencial criadero de *Aedes aegypti* en su hábitat natural dentro de un ambiente urbano. Sin embargo, es necesario hacer algunas consideraciones. En primer lugar, la cantidad de detritos que un recipiente puede coleccionar dependerá principalmente del tamaño de la boca del mismo, junto con otras características como su forma y profundidad. Las tasas de caída obtenidas en este estudio están asociadas a los colectores cilíndricos utilizados de 11 cm de diámetro, que definen los 95cm² de superficie en dónde caerán los detritos. Por ejemplo, se ha visto en estudios anteriores que las botellas, a pesar de ser un recipiente muy frecuente en el campo, son recipientes con una baja productividad de *Ae. aegypti*, lo que podría deberse entre otros factores a que su pico angosto no permite la colecta de una gran cantidad de detritos (Romero-Vivas et al. 2006). En segundo lugar, es necesario tener en cuenta que las tasas de caída de detritos obtenidas corresponden a detritos totales, pero los que generan la proliferación de microorganismos en base a su descomposición es solo la porción orgánica. Para poder realizar una mejor estimación de la cantidad de detritos

aprovechables para las larvas sería necesario excluir los detritos inorgánicos, que no representan un ingreso de recurso alimenticio para las mismas. Por último, hay que tener en cuenta que debido a que los colectores fueron ubicados en lugares con algún tipo de cobertura vegetal, las tasas pueden estar sobreestimadas con respecto a las que puede tener un recipiente promedio en la naturaleza. En un recipiente sin dicha cobertura, y sobre todo en un recipiente ubicado en el interior de una vivienda, es esperable que las tasas sean mucho menores (Barrera et al. 2006, Garcia-Sanchez et al. 2017).

La segunda hipótesis que se puso a prueba fue que un mayor tiempo de exposición a la intemperie del recipiente favorece la oviposición. Según esta hipótesis se esperaba una mayor cantidad de huevos cuanto mayor sea el tiempo de exposición del recipiente. Los resultados también fueron consistentes con esta predicción. Las hembras distinguieron entre recipientes con distinto tiempo de exposición a la intemperie. El mayor número de huevos en recipientes con un tiempo largo de exposición sugiere una preferencia de las hembras por poner huevos en recipientes con más cantidad de detritos y/o con detritos con un mayor tiempo de descomposición. Esto coincide con numerosos estudios previos que registraron una mayor cantidad de huevos en recipientes con cantidades altas de materia orgánica, aguas turbias y/o recipientes sin mantenimiento; y muy pocos en recipientes con agua limpia o con llenado manual (Ritchie y Johnson 1991, Rawlins et al. 1998, Wong et al. 2011, Kroth et al. 2019, David et al. 2023). Los patrones encontrados, además son consistentes con el hecho de que las hembras poseen mecanismos para evaluar la calidad nutricional de los sitios de oviposición respondiendo a señales químicas relacionadas con la presencia de detritos y microorganismos en el recipiente (Bentley et al. 1976). Solo en situaciones particulares se han reportado efectos repelentes de recipientes con un alto contenido de materia orgánica en *Ae. aegypti*. En el estudio de Ponnusamy et al. (2010b) se registró una preferencia por infusiones preparadas con baja biomasa vegetal y un efecto repelente con altas concentraciones de una infusión de hojas con dos, tres o cuatro semanas de antigüedad.

En el presente estudio, las altas concentraciones de biomasa o el mayor tiempo de descomposición resultaron siempre atractivos, incluso en las viviendas con las tasas de caída más altas.

A pesar de que los recipientes *Nue* recibieron una porción muy menor de los huevos, hay que considerar que los niveles de oviposición registrados no son representativos de aquellos que tiene un recipiente con agua limpia en campo. El hecho de estar acompañado por otros dos recipientes con características más atractivas para las hembras puede haber generado que las hembras grávidas lo seleccionen menos de lo que sucedería en el caso de haber estado en solitario. Estudios anteriores observaron que las características particulares de un recipiente pueden alterar el modo en que las hembras distribuyen sus huevos entre múltiples opciones. En el trabajo de Reinbold-Wasson y Reiskind (2021), al presentarse recipientes con infusiones nutritivas generaron una preferencia para la oviposición y el reparto de huevos fue menos equitativo que cuando esos recipientes estuvieron ausentes. En el mismo sentido, en el trabajo de Wong et al. (2012) se observó un aumento en la distribución de huevos cuando se retiraron los recipientes altamente productivos. En el presente trabajo, la presencia de los recipientes con acumulación de detritos también puede haber causado el efecto contrario, facilitando la puesta de huevos en el recipiente *Nue*. El efecto attractante de los detritos acumulados puede haber atraído a las hembras de la zona al grupo de tres ovitrampas y, una vez allí, debido al comportamiento de repartir los huevos (“skip-oviposition behaviour”) las hembras tal vez terminaron colocando huevos en un recipiente que normalmente les costaría encontrar en base a claves olfativas (David et al. 2023).

Si bien los recipientes del tratamiento *Lar* fueron los más seleccionados, esto no necesariamente indica que resultarán los más beneficiosos para las larvas. En los recipientes más seleccionados, podría existir un compromiso para las larvas que allí se desarrollen entre los beneficios de la disponibilidad de alimento y los costos de una fuerte competencia intraespecífica (Wong et al. 2011, Walsh et al. 2012). En este sentido, la tercera hipótesis que se puso a prueba fue que las hembras grávidas seleccionan recipientes principalmente para maximizar la disponibilidad de alimento para

las larvas. En este caso, el número similar de huevos por gramo de detrito en los tratamientos con acumulación previa es consistente con lo esperado. Si la cantidad de huevos es proporcional a la cantidad de detritos, asumiendo que todos los huevos eclosionan, la cantidad de alimento para cada futura larva podría ser similar independientemente del tiempo de acumulación del recipiente. Sin embargo, aunque siempre se señala a la cantidad como la variable más importante, la disponibilidad de nutrientes dependerá también de la antigüedad de los detritos. La descomposición debido a la actividad microbiana (acondicionamiento) puede mejorar la calidad de los detritos aumentando el contenido de nutrientes, suavizando el material detrítico mediante la actividad exoenzimática y aumentando la palatabilidad (Carpenter 1982, Lawson et al. 1984, Norman y Walker 2017). En este experimento, los efectos de la cantidad y el tiempo de descomposición se encuentran mezclados, ya que el tratamiento con mayor tiempo de acumulación registró mayores cantidades de detritos y también obviamente tuvo presencia de detritos más antiguos. Para distinguir estos efectos sería necesario realizar estudios con diseños más controlados que permitan aislarlos.

Otro aspecto a tener en cuenta es que, en este estudio, la selección de sitios se evaluó en el contexto de la primera colonización de los recipientes. En recipientes previamente ocupados podría existir un efecto sobre la selección debido a la presencia de larvas conespecíficas. Estudios previos han observado que las hembras de *Ae. aegypti* responden positivamente a señales químicas derivadas de larvas saludables bien alimentadas, pero pueden ser repelidas por señales químicas de larvas hambreadas (Zahiri et al. 1997, Zahiri y Rau 1998). También se ha observado que existe una tendencia de las hembras de *Ae. aegypti* a evitar la puesta de huevos en recipientes que ya tienen muchos huevos puestos previamente (Chadee et al. 1990, Apostol et al. 1994, Williams et al. 2008). En el presente estudio, este efecto puede haber actuado en sentido opuesto a la atracción generada por los detritos en los recipientes más seleccionados y podría funcionar como mecanismo para reducir la futura competencia intraespecífica de las larvas.

Capítulo III: Favorabilidad para el desarrollo de *Aedes aegypti* en recipientes con diferente tiempo de acumulación de detritos

3.1. Resumen

Si bien en campo las larvas de *Aedes aegypti* dependen del ingreso de detritos a los recipientes como fuente de alimento, no se conoce mucho acerca de las condiciones nutricionales que suelen tener estos recipientes, y cómo varían en función de su tiempo de exposición a la intemperie. Los objetivos de este capítulo fueron clasificar y cuantificar los detritos que recibe un recipiente en campo y evaluar la favorabilidad para el desarrollo de *Ae. aegypti* en diferentes sitios representativos de la variabilidad natural comparándola con el desarrollo en condiciones nutricionales óptimas. Para esto, se realizó una colecta de detritos en diferentes viviendas y se criaron larvas en tratamientos con acumulación de detritos por un tiempo intermedio (2 semanas), por un tiempo largo (8 semanas) y con levadura en concentraciones óptimas. Se clasificaron los detritos en categorías, se evaluó su variabilidad temporal y la cantidad de detritos orgánicos acumulados. Se compararon entre los 3 tratamientos la supervivencia, el tiempo de desarrollo, la longitud de las alas y el desempeño general. Las hojas fueron el tipo de detrito más abundante representando en promedio el 53% del total. Se observó una gran variabilidad en la caída de detritos en el tiempo dentro de cada tratamiento. La supervivencia durante el desarrollo fue relativamente alta en la mayoría de los recipientes, con algunas excepciones especialmente en los recipientes con cantidades muy bajas de detritos. En cuanto al resto de las variables medidas, si bien el tratamiento con levadura tuvo mejores promedios y menor variabilidad, en algunos recipientes con alimentación natural se registraron mejores desempeños, especialmente en aquellos pertenecientes al tratamiento de tiempo intermedio cuando colectaron más de 1 gramo de detritos orgánicos. Los resultados sugieren que un recipiente expuesto a la intemperie en condiciones naturales puede, en pocas semanas, convertirse en un criadero de alta calidad si tiene un ingreso de detritos considerable.

3.2. Introducción

En los recipientes artificiales donde se cría *Aedes aegypti*, las larvas dependen del ingreso de detritos para llevar a cabo su desarrollo (Merritt et al. 1992). Cuando los detritos ingresan a un recipiente con agua comienza un proceso de descomposición debido a la colonización microbiana, al cual se ha hecho referencia en capítulos anteriores como acondicionamiento. Por esta razón, una vez que los detritos han entrado en contacto con el agua, puede ser difícil identificar el tipo de detrito y, más aún, estimar la cantidad de recursos alimenticios disponibles en los hábitats larvales. Para aproximarse a ello, algunos estudios han utilizado diferentes “variables proxy” como, por ejemplo, la resistencia a la inanición de las larvas (Arrivillaga y Barrera 2004) o la abundancia de elementos particulares como nitrógeno, fósforo y carbono (Murrell et al. 2011). Sin embargo, no se conocen estudios previos que hayan clasificado y pesado en forma directa los detritos que caen naturalmente en un posible criadero de *Ae. aegypti*.

Como ya se mencionó anteriormente, la cantidad y la antigüedad de los detritos que recibe un recipiente artificial, estarán determinadas, en gran medida, por el tiempo de exposición a la intemperie que tenga el mismo y por la manera en que se lo gestiona. Un recipiente expuesto a la intemperie que no recibe mantenimiento periódico, además de acumular agua transformándose en un potencial criadero de *Ae. aegypti*, también acumulará una mayor cantidad de detritos, haciéndose más atractivo para las hembras (Capítulo 2 de esta tesis) y probablemente aumentando su calidad nutricional para las larvas que allí se desarrollen (Tun-Lin et al. 2000, Barrera et al. 2006).

La mayoría de los estudios que abordaron la relación entre la calidad nutricional del hábitat larval y el desarrollo de los individuos inmaduros de *Ae. aegypti* han utilizado alimentos artificiales como insumo nutritivo para las larvas. Sin embargo, es difícil saber en qué medida estas condiciones nutricionales son representativas de las que se encuentran frecuentemente las larvas

en la naturaleza. En un estudio en Australia observó que, de los individuos criados en campo, solo una pequeña parte tuvo desempeños comparables con aquellos criados en laboratorio con alimentación artificial, y fueron aquellos que se desarrollaron en recipientes con abundante materia orgánica (Tun-Lin et al. 2000). En el mismo sentido, en un estudio realizado en Venezuela se observó que las larvas y pupas colectadas directamente de recipientes encontrados en campo se correspondían con las de los niveles más bajos de alimentación con polvo de hígado en laboratorio, en términos de masa corporal y resistencia a la inanición (Arrivillaga y Barrera 2004).

La levadura es un alimento artificial comúnmente utilizado en experimentos de cría de *Ae. aegypti* (De Majo et al. 2017, Romeo Aznar et al. 2018, Steinwascher 2020). Estudios previos han evaluado el desempeño en laboratorio con distintas disponibilidades de este alimento, estimando la concentración de levadura que representa condiciones nutricionales óptimas (Romeo Aznar et al. 2018). Debido a que el desempeño además depende de otras variables como la temperatura, no es posible utilizar los resultados obtenidos en este experimento como referencia, pero sí plantear controles con condiciones nutricionales óptimas utilizando la misma concentración de levadura.

Objetivo general

El objetivo general de este capítulo fue evaluar la favorabilidad para el desarrollo de *Aedes aegypti* en diferentes sitios representativos de la variabilidad natural, comparándolo con el desarrollo en condiciones nutricionales óptimas.

Objetivos específicos

(1) Caracterizar los detritos que recibe un recipiente dejado a la intemperie bajo vegetación en una vivienda describiendo su cantidad, composición y variabilidad temporal y espacial.

(2) Evaluar si el desempeño de los individuos y sus componentes, como la supervivencia, el tiempo de desarrollo y el tamaño de los adultos, difieren entre recipientes con una fuente natural de alimentación y recipientes que representan condiciones nutricionales óptimas.

(3) Evaluar el efecto de la cantidad y el tipo de detrito sobre el desempeño de los individuos y sus componentes en recipientes con dos tiempos distintos de acumulación.

Hipótesis y predicciones

(1) En la primera hipótesis se plantea que las condiciones nutricionales naturales del hábitat larval son menos favorables que las condiciones nutricionales óptimas habitualmente utilizadas para la de cría en laboratorio de *Aedes aegypti*. En función de esta hipótesis, la predicción es que las larvas criadas con detritos en las cantidades y variaciones que existen naturalmente en el hábitat larval tendrán un peor desempeño que aquellas criadas con levadura en concentraciones óptimas, y que este peor desempeño se expresará en una menor supervivencia, un mayor tiempo de desarrollo y un menor tamaño corporal.

(2) En la segunda hipótesis se plantea que los recipientes con un tiempo largo de acumulación de detritos tienen condiciones más favorables para el desarrollo de *Aedes aegypti* que los recipientes con un tiempo intermedio. En función de esta hipótesis, la predicción es que los recipientes con 8 semanas de acumulación, al acumular una mayor cantidad de detritos orgánicos y con una mayor antigüedad, representarán mejores condiciones para el desempeño larval que los recipientes con 2 semanas de acumulación, lo que se expresará en una mayor supervivencia, menor tiempo de desarrollo y un mayor tamaño corporal.

3.3. Materiales y Métodos

3.3.1. Diseño experimental

El diseño experimental consistió en la cría de larvas de *Aedes aegypti* en condiciones nutricionales naturales. Se realizó un experimento preliminar durante la primavera para la puesta a punto metodológica, y un segundo experimento con la metodología ajustada en otoño. La

metodología y resultados del experimento preliminar se detallan en el anexo 1. A continuación, se describe la metodología correspondiente al experimento definitivo (otoño).

Se compararon dos tratamientos, que representaron diferentes situaciones de recipientes artificiales al aire libre en el área peridomiliar: recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo largo (*Lar*). Los recipientes recibieron detritos durante 2 y 8 semanas antes del inicio de la cría de larvas en los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. Estos tratamientos de alimentación natural además se compararon con condiciones nutricionales óptimas con levadura (Fig. 3.1).

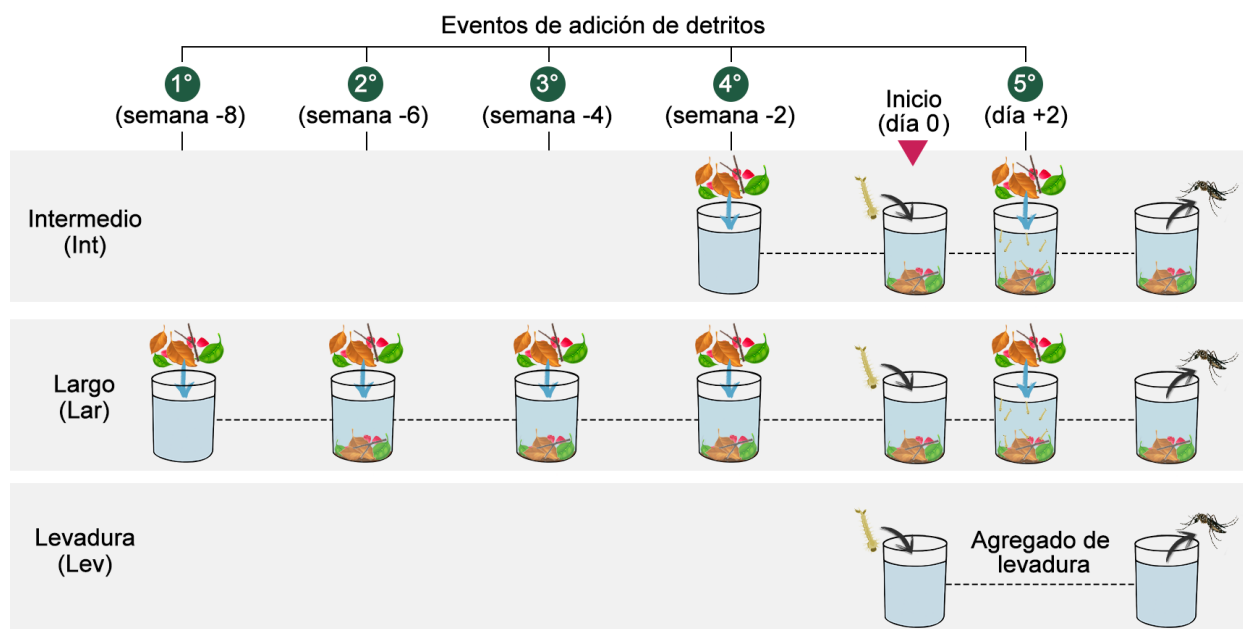


Figura 3.1. Diseño y secuencia temporal del experimento, con los 3 tratamientos representando recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*), por un tiempo largo (*Lar*) y recipientes con levadura (*Lev*).

Para poder evaluar la calidad nutricional de los criaderos se estudió la caída de detritos, mediante la colecta de los mismos en recipientes sin agua, para permitir su clasificación y cuantificación antes de que se produzcan los cambios propios del proceso de acondicionamiento

(ver sección 1.1.7). Para representar la variabilidad natural en la cantidad y calidad de los detritos recolectados, antes del inicio de la cría de larvas (durante los meses de febrero-marzo), se colectaron los detritos que cayeran naturalmente en colectores, siguiendo la misma metodología que se llevó a cabo para el experimento descrito en el capítulo anterior y en los mismos sitios de estudio (ver sección 2.2.1). En este caso, previo a ser agregados a los recipientes experimentales (dónde se llevó a cabo la cría de larvas), los detritos fueron clasificados en categorías y pesados por separado. Las categorías utilizadas fueron: hojas, flores, ramitas (incluidos los fragmentos de cortezas), semillas (incluidos los frutos), detritos animales (invertebrados muertos) y detritos inorgánicos (incluidas la tierra y la arena).

Las larvas fueron criadas en pots plásticos cilíndricos de 1 L llenos con 0,8 L de agua corriente declorada más la adición de detritos según el tratamiento correspondiente y cubiertos con una tapa de plástico para evitar la contaminación por el ingreso no controlado de detritos, la oviposición de hembras ajenas al estudio o el escape de los adultos. El número de réplicas por tratamiento fue de 10 (una réplica *Int* y una réplica *Lar* para cada sitio).

Para el tratamiento con levadura, se prepararon tres recipientes con una solución nutritiva de 0,8 L de agua corriente con 75,00 mg de levadura, que representa las condiciones nutricionales óptimas para el desarrollo larval de *Ae. aegypti* (Romeo Aznar et al. 2018). La solución de levadura se cambió cada 2 días para mantener una disponibilidad de alimento relativamente constante comparable a la de experimentos anteriores (Romeo Aznar et al. 2018). Solo se realizó el primer cambio de solución de levadura al tercer día después del inicio del experimento, para reducir la manipulación excesiva de las larvas de primer estadio. En cada oportunidad, la nueva solución se preparó 24 h antes de su uso para estabilizar las condiciones de temperatura.

La cría de larvas se realizó en un solo sitio para unificar las condiciones térmicas, el cual consistió en el patio delantero de una residencia privada (34°63'S; 58°43'O). Los recipientes estuvieron ubicados al aire libre pero protegidos de la lluvia.

Las larvas se obtuvieron mediante la eclosión de huevos colectados de ovitrampas dentro del AMBA (Área Metropolitana de Buenos Aires) durante los dos meses previos al inicio del experimento. Se asumió que todos los huevos recolectados correspondían a *Ae. aegypti* porque es la única especie aedina en esta región que se reproduce en este tipo de recipientes (Rubio et al. 2012). A mediados del mes de abril, se indujo la eclosión de los huevos por inmersión en agua corriente declorada. Las larvas recién nacidas (menos de 12 h de edad) se separaron en cohortes de 19 individuos y cada cohorte se asignó aleatoriamente a un tratamiento (*Int*, *Lar* o *Lev*). La densidad evaluada en este estudio corresponde a densidades mucho menores que las encontradas en promedio en la naturaleza (Maciá 2006, De Majo 2023).

Durante el desarrollo de los individuos, cada recipiente fue inspeccionado diariamente, se contaron las larvas y las pupas se transfirieron recipientes individuales acondicionados para la emergencia de los adultos, conformados por una pequeña tapa de plástico conteniendo 1 ml de agua, colocada dentro de un recipiente cilíndrico más grande (25 mm de diámetro, 35 mm de altura) cubierto por una malla de nailon para evitar el escape de los adultos (Fig. 3.2).



Figura 3.2. Detalle de los recipientes individuales acondicionados para la emergencia de los adultos.

Una vez emergidos, los adultos fueron sacrificados por congelamiento colocándolos en un freezer durante 2 h. Se registró el sexo y la fecha de emergencia de los adultos. Se retiraron ambas alas de cada individuo y se midió su longitud a una resolución de 0,001 mm usando un microscopio estereoscópico (Leica EZ4 HD) equipado con una cámara digital integrada. La medición se realizó desde la incisión del ala hasta el ápice, excluyendo las escamas marginales (Schneider et al. 2011) utilizando el software Leica Application Suite V 4.0.0. La longitud del ala se utilizó como estimación del tamaño corporal total del adulto (Clements 1992).

3.3.2. Análisis de datos

3.3.2.1. Detritos

Se calculó para cada recipiente de los tratamientos *Int* y *Lar* (i) la cantidad de detritos orgánicos acumulados a lo largo del experimento, sumando el peso de las diferentes colectas de detritos, excluyendo los detritos inorgánicos; y (ii) la tasa semanal de caída de detritos orgánicos dividiendo la cantidad acumulada por el número de semanas en que el recipiente estuvo activo. En ambos análisis, se comparó la cantidad de detritos orgánicos acumulados entre los tratamientos *Int* y *Lar* mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando la familia gamma y la función de enlace log. El tratamiento se incluyó como efecto fijo (dos niveles: *Int* y *Lar*) y la vivienda se incluyó como efecto aleatorio.

3.3.2.2. Supervivencia

Para cada réplica, la supervivencia se estimó como el número de individuos que alcanzaron la etapa adulta dividido por el número inicial de larvas. El número de individuos que alcanzaron la etapa adulta se comparó entre tratamientos mediante GLMM, utilizando la distribución binomial y la función de enlace logit. El tratamiento se incluyó como efecto fijo (tres niveles: *Int*, *Lar* y *Lev*) y la vivienda como efecto aleatorio. Para evaluar las diferencias significativas se realizaron

comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

3.3.2.3. Tiempo de desarrollo

Para cada individuo, el tiempo total de desarrollo se estimó desde el primer estadio larval (12 h después de la inmersión de los huevos) hasta la emergencia del adulto (para individuos que completaron el desarrollo). Se realizaron 2 análisis:

(i) Se comparó el tiempo total de desarrollo entre los tratamientos mediante GLMM, utilizando la familia gamma y la función de enlace log. Se incluyeron como efectos fijos el tratamiento (tres niveles: *Int*, *Lar* y *Lev*), el sexo y su interacción. La identidad del recipiente se incluyó como efecto aleatorio para considerar la falta de independencia entre los individuos del mismo recipiente. Para evaluar las diferencias significativas se realizaron comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

(ii) Se realizó un segundo análisis incluyendo solo los tratamientos con alimentación natural, para evaluar los efectos de la cantidad de detritos sobre el tiempo de desarrollo. El análisis se realizó mediante GLMM, utilizando la familia gamma y la función de enlace log. Los efectos fijos incluidos en este modelo fueron el tratamiento (dos niveles: *Int* y *Lar*), la cantidad total de detritos orgánicos transformada logarítmicamente y la interacción entre las variables. La identidad del recipiente y el sexo de los individuos se incluyeron como efectos aleatorios.

3.3.2.4. Longitud alar

Promediando las mediciones del ala izquierda y derecha de cada individuo adulto, se calculó una longitud alar promedio para cada uno de ellos. Se realizaron 2 análisis:

(i) La longitud alar se comparó entre los tratamientos mediante GLMM, utilizando la distribución normal. Los factores considerados fueron: el tratamiento (tres niveles: *Int*, *Lar* y *Lev*), el sexo y la interacción. La identidad del recipiente se incluyó como efecto aleatorio para considerar la falta de independencia entre los individuos del mismo recipiente. Para evaluar las diferencias significativas se realizaron comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

(ii) De manera similar a la realizada para el tiempo de desarrollo, se realizó un segundo análisis que incluyó solo los tratamientos con alimentación natural, para evaluar los efectos de la cantidad de detritos sobre la longitud alar. El análisis se realizó mediante GLMM, utilizando la distribución normal y la función de enlace identidad. Los efectos fijos incluidos en el modelo fueron el tratamiento (dos niveles: *Int* y *Lar*), la cantidad total de detritos orgánicos transformada logarítmicamente y la interacción entre las variables. La identidad del recipiente y el sexo se incluyeron como efectos aleatorios.

3.3.2.5. Índice de desempeño

Se utilizaron la supervivencia, el tiempo de desarrollo y el tamaño de las hembras adultas para calcular un índice integrado de desempeño para cada recipiente de cría simbolizado como λ' que estima la tasa finita de crecimiento (Livdahl y Sugihara 1984). La fórmula del índice λ' es la siguiente:

$$\lambda' = \exp\left(\frac{\ln[(1/N_0)\sum_x A_x f(w_x)]}{D + [\sum_x x A_x f(w_x) / \sum_x A_x f(w_x)]}\right)$$

Donde N_0 es el número inicial de hembras en una cohorte (asumiendo que son el 50% de la cohorte inicial), A_x es el número de hembras que alcanzan la etapa adulta el día x ; w_x es el tamaño medio de las hembras el día x ; $f(w_x)$ es una función que relaciona el número de huevos producidos por una

hembra con su tamaño; y D es el tiempo (en días) desde la emergencia hasta la oviposición. El valor de D se fijó en 12 días según estudios previos para *Ae. aegypti* (Livdahl y Willey 1991, Juliano 1998).

Se utilizó la siguiente relación fecundidad-tamaño ($f(w_x)$) para calcular λ' (Briegel 1990):

$$f(w_x) = 2.505(w_x^3) - 8.616$$

Donde w_x es la longitud del ala en milímetros, utilizada como una estimación del tamaño corporal promedio de las hembras que emergen el día x, y $f(w_x)$ es una función que relaciona la cantidad de huevos producidos por una hembra con el tamaño de su cuerpo.

Al utilizar la estimación de fecundidad realizada durante el estudio de una población diferente de *Ae. aegypti* a la evaluada en esta tesis, la capacidad de realizar inferencias poblacionales en base a la tasa de crecimiento per cápita estimada es limitada. Sin embargo, la estimación sí puede ser útil para comparar el desempeño de distintas cohortes de la población local de *Ae. aegypti* bajo diferentes condiciones (Juliano 1998).

Se evaluaron los efectos de (i) la alimentación natural y óptima, (ii) la cantidad de los detritos, (iii) la composición de los detritos y (iv) el momento de la adición de los detritos más relevantes sobre el desempeño de los individuos en cada recipiente (λ') en análisis separados, mediante modelos lineales generalizados y mixtos utilizando la distribución normal y la función de enlace identidad.

- El análisis (i) se realizó mediante GLMM, incluyendo al tratamiento como efecto fijo (tres niveles: *Int*, *Lar* y *Lev*) y la vivienda como efecto aleatorio. Para evaluar las diferencias significativas se realizaron comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

- El análisis (ii) se realizó mediante GLMM, incluyendo como efectos fijos al tratamiento (dos niveles: *Int* y *Lar*), la cantidad de detritos orgánicos transformada logarítmicamente y su interacción. La vivienda se incluyó como efecto aleatorio.

- El análisis (iii) se realizó mediante modelos lineales generalizados (GLM) incluyendo como efectos fijos a la cantidad total transformada logarítmicamente de todas las categorías de detrito por separado (hojas, flores, ramitas, semillas, detritos animales y detritos inorgánicos).

- En el análisis (iv) solo se evaluaron las categorías de detrito que resultaron significativas en el análisis (iii). Se realizó mediante GLM, incluyendo como efectos fijos a la cantidad total transformada logarítmicamente de detritos en: la suma de los 3 primeros agregados de detritos (recibidos solo por los recipientes *Lar* entre 4 y 8 semanas antes de la eclosión), el 4° agregado de detritos (recibido por ambos tratamientos 2 semanas antes de la eclosión), y el 5° agregado de detritos (recibido por ambos tratamientos 2 días después de la eclosión). Para evaluar la robustez de los resultados, se repitió el análisis (iv) pero con la suma de todos los detritos orgánicos recolectados durante los intervalos de tiempo descritos anteriormente.

Los valores $\lambda' = 0$, correspondientes a aquellos recipientes en los cuales no sobrevivieron hembras, no fueron tenidos en cuenta para los análisis estadísticos. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.6.1 (R Core Team 2019) y en todos ellos, los términos no significativos se eliminaron secuencialmente de los modelos y solo se mantuvieron los términos significativos.

3.4. Resultados

3.4.1. Detritos

3.4.1.1. Composición

En cuanto a la composición de los detritos, las hojas fueron el tipo de detrito más abundante siendo la categoría mayoritaria en 13 de los 20 recipientes y representando en promedio el 53% de los detritos colectados por un recipiente. La segunda categoría más abundante fue el detrito inorgánico, siendo mayoritario en 5 recipientes y representando en promedio el 27% de los

detritos colectados por un recipiente. El resto de las categorías tuvieron una abundancia relativamente baja. Las flores y las ramitas fueron la categoría mayoritaria en un recipiente cada una y representaron en promedio un 8% y un 7% de los detritos colectados por un recipiente respectivamente. Las semillas representaron solo un 5%, mientras que detritos animales fue la categoría con menor presencia, representando en promedio menos del 1% de los detritos colectados por un recipiente (Fig. 3.3).

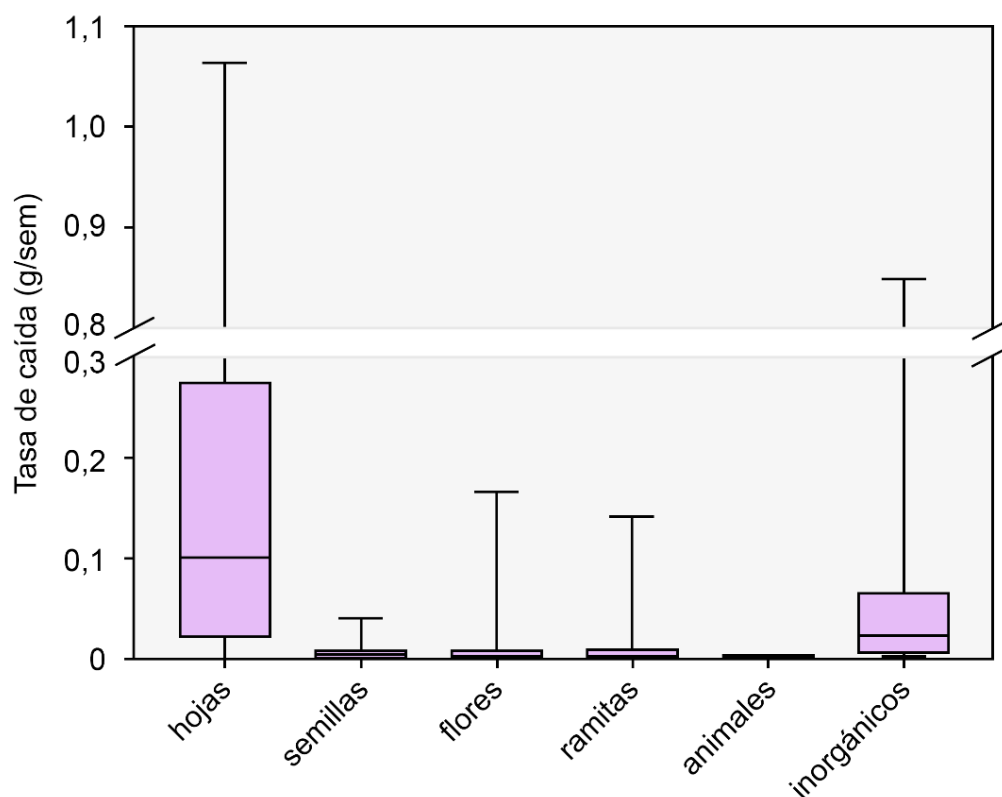


Figura 3.3. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) del peso semanal promedio de cada tipo de detrito colectado por recipiente.

3.4.1.2. Cantidad y tasa de caída

La cantidad de detritos orgánicos acumulados en el tratamiento *Lar* fue superior que en el tratamiento *Int*, con promedios de 0,97 g y 3,06 g respectivamente, registrándose diferencias

significativas entre los tratamientos (GLMM: $F_{1,18} = 9,15$; $P = 0,0073$). En ambos tratamientos se observó una distribución de los datos asimétrica: la mayoría de los recipientes colectaron cantidades relativamente bajas de detritos y algunos pocos recipientes que colectaron cantidades relativamente altas (Fig. 3.4 A).

La tasa de caída de detritos orgánicos no presentó grandes diferencias, con promedios de 0,20 g/sem y 0,25g/sem para los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. El tratamiento *Lar* presentó un rango intercuartílico más acotado, pero valores máximos muy superiores al tratamiento *Int* (Fig. 3.4 B). No se encontraron diferencias significativas entre los dos tratamientos (GLMM: $F_{1,18} = 0,67$; $P = 0,4253$). Considerando también la porción de detritos inorgánicos, las tasas de caída promedio para los detritos totales fue de 0,24 g/sem y 0,37 g/sem.

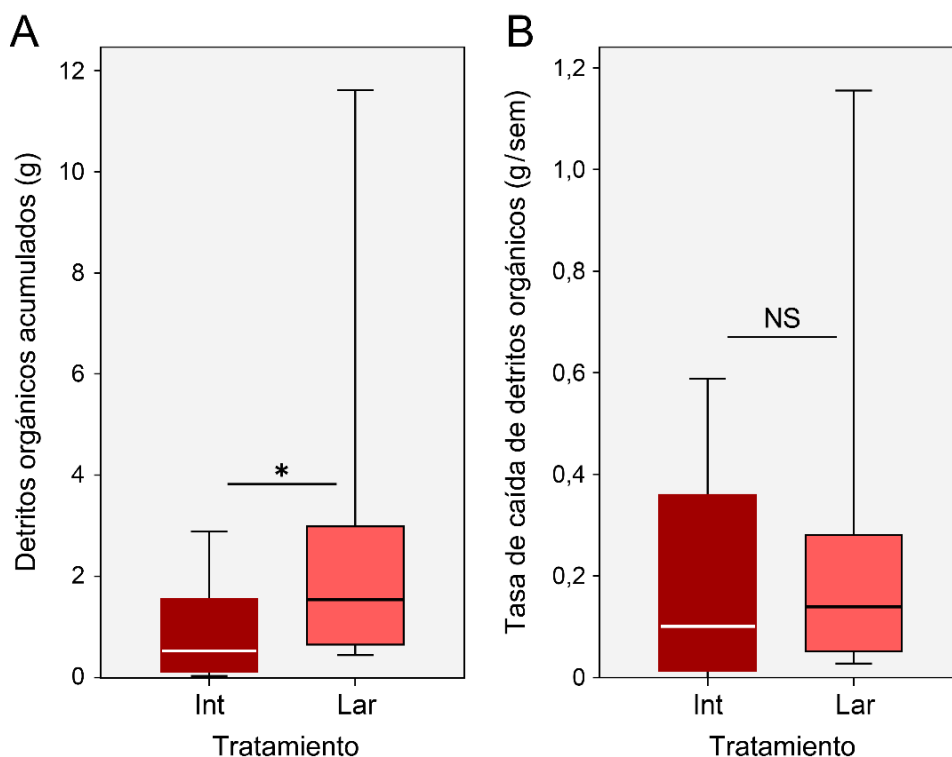


Figura 3.4. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de A) los detritos orgánicos acumulados y B) la tasa de caída de detritos en recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*) en primavera y otoño. El asterisco indica diferencias significativas. NS = no significativo.

3.4.1.3. Variabilidad temporal

Al discriminar los detritos orgánicos por cada periodo de colecta, si bien la mayoría de los valores se encontró entre 0 g y 1 g en todos los periodos, se observó una alta variabilidad en el tiempo. Para el tratamiento *Lar*, las medianas difirieron mucho de un periodo a otro, con valores entre 0,06 y 0,39, una diferencia de casi seis veces. Como la mayoría de los valores fueron relativamente bajos con algunos pocos valores más altos, los promedios fueron más altos que las medianas, con valores entre 0,35 (5° evento de *Int*) y 0,92 (1° evento de *Lar*). En las dos primeras colectas correspondientes a los eventos 1 y 2, se registraron valores máximos relativamente altos, siendo cerca del triple y el doble que en los demás eventos respectivamente. En el 4to evento de adición, la colecta en el tratamiento *Int* fue superior al del tratamiento *Lar*, con una mediana 5,6 veces mayor, aunque los promedios no fueran tan distintos (*Int* = 0,54 g y *Lar* = 0,38 g). En el 5to evento los tratamientos mostraron valores más similares entre sí (Fig. 3.5).

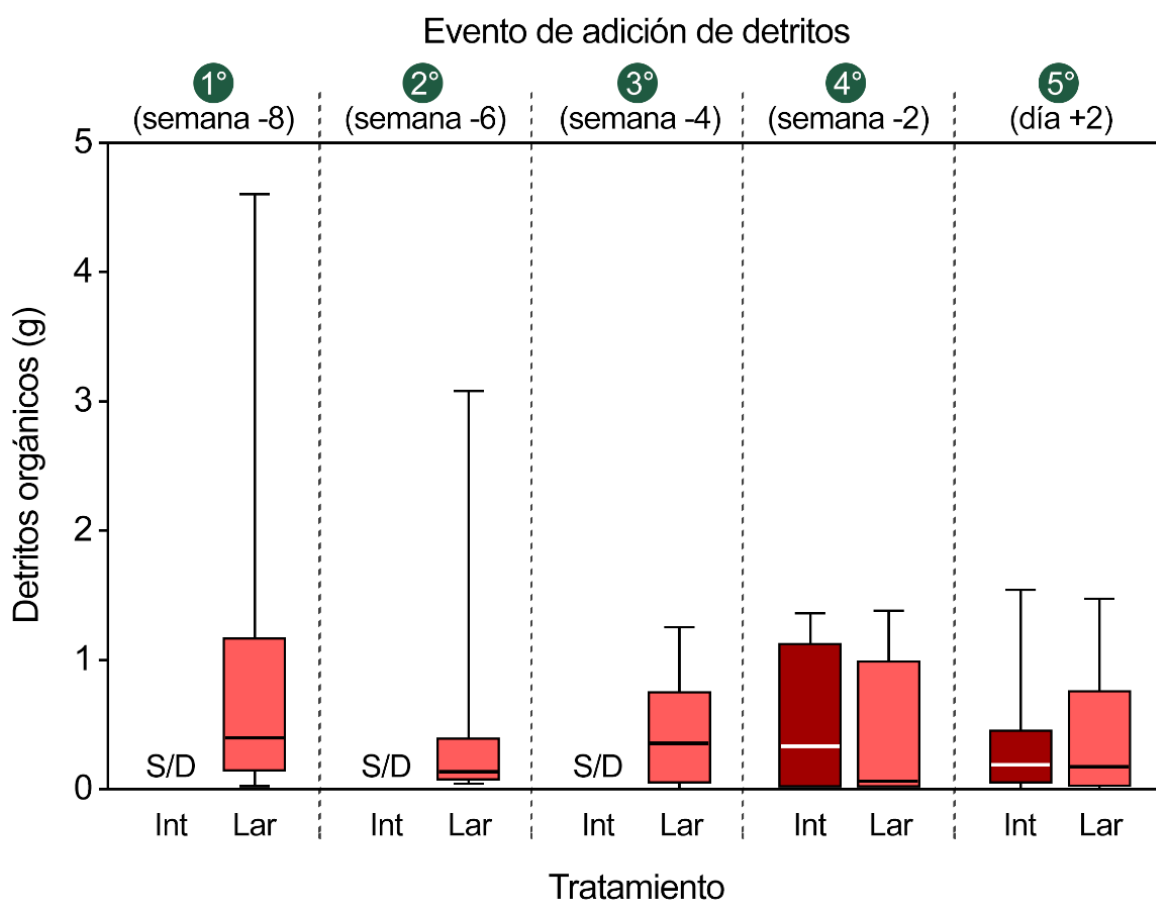


Figura 3.5. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de los detritos orgánicos recolectados naturalmente y agregados a los recipientes experimentales a distintos tiempos, antes y después de la colocación de las larvas. Los datos corresponden al experimento de otoño. Los tratamientos representaron recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*). En los primeros tres eventos de adición de detritos no hay datos para el tratamiento *Int* (S/D) ya que solo estuvieron presentes los colectores del tratamiento *Lar*.

3.4.2. Supervivencia

La supervivencia durante el desarrollo no se vio afectada significativamente por los tratamientos y fue relativamente alta en la mayoría de los recipientes con algunas excepciones en los tratamientos con alimentación natural (Fig. 3.6). La supervivencia en el tratamiento *Int* fue la más variable: en 7 de los 10 recipientes osciló entre el 95% y el 100%; en uno de los recipientes fue intermedia (42%); en otro, baja (16%, con la emergencia únicamente de 3 machos); y en otro nula.

Esta supervivencia intermedia, baja y nula se registró en los tres recipientes con las menores cantidades de detritos orgánicos acumulados, con valores entre 0,03 g y 0,12 g. En el tratamiento *Lar* la supervivencia osciló entre el 95% y el 100% en 8 de los 10 recipientes y fue intermedia en los otros dos. Pero estos últimos dos recipientes no se caracterizaron por una baja cantidad de detritos orgánicos acumulados, e incluso, el de menor supervivencia (32%) estuvo entre los recipientes que más detritos orgánicos colectaron (2,92 g).

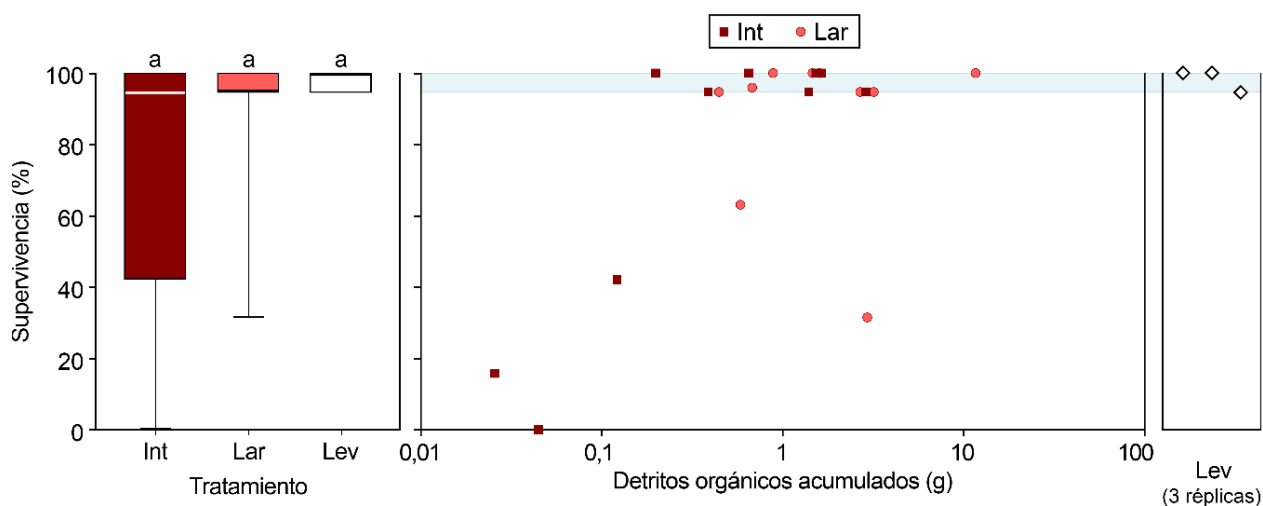


Figura 3.6. Supervivencia de *Aedes aegypti*. Izquierda: como boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) agrupados por tratamientos; los dos tratamientos con alimentación natural representaron recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*), y el tratamiento con levadura (*Lev*) representó condiciones nutricionales óptimas. Los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: supervivencia en cada recipiente, en los tratamientos con alimentación natural en función de la cantidad de detritos orgánicos acumulados. La barra celeste horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual.

3.4.3. Tiempo de desarrollo

Las hembras criadas con levadura presentaron un menor tiempo de desarrollo promedio, con un valor de 10,2 días, siendo 2 días y 3,2 días más largo, en los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. De manera similar, los machos criados con levadura registraron un tiempo de desarrollo promedio

de 9,4 días, y con alimento natural fue 1,6 días y 1,7 días más largo, en los recipientes *Int* y *Lar* respectivamente. Si bien se observó con una tendencia hacia menores tiempos de desarrollo en machos y en el tratamiento con levadura, las comparaciones múltiples del análisis (i) no detectaron diferencias significativas entre tratamientos y sexos (Fig. 3.7).

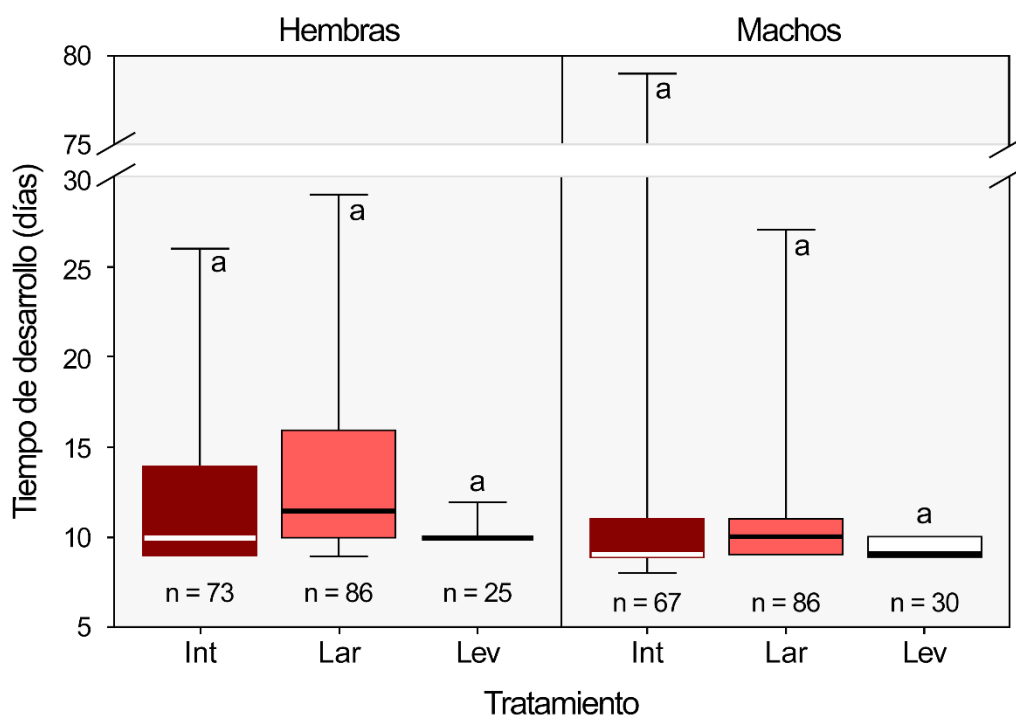


Figura 3.7. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) del tiempo de desarrollo de *Aedes aegypti* para hembras y para machos agrupados por tratamientos. Los dos tratamientos con alimentación natural representaron recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*), y el tratamiento con levadura (*Lev*) representó condiciones nutricionales óptimas. Los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes.

Si bien el tratamiento con levadura tuvo menores promedios y menor variabilidad, tanto en hembras como en machos se observaron recipientes con alimentación natural cuyos individuos presentaron menores tiempos de desarrollo que en el tratamiento con levadura. Estos recipientes fueron mayormente pertenecientes al tratamiento *Int* y en todos los casos se trató de recipientes

que colectaron más de 1 g de detritos orgánicos (Fig. 3.8). Esta tendencia de menores tiempos de desarrollo con mayor cantidad de detritos se vio reflejada en el análisis (ii) solo con los tratamientos de alimentación natural, en el cual el tiempo de desarrollo se vio afectado significativamente solo por la cantidad de detritos transformada logarítmicamente (GLMM: $F_{1,311} = 7,78$; $P = 0,0056$) (Tabla 3.1).

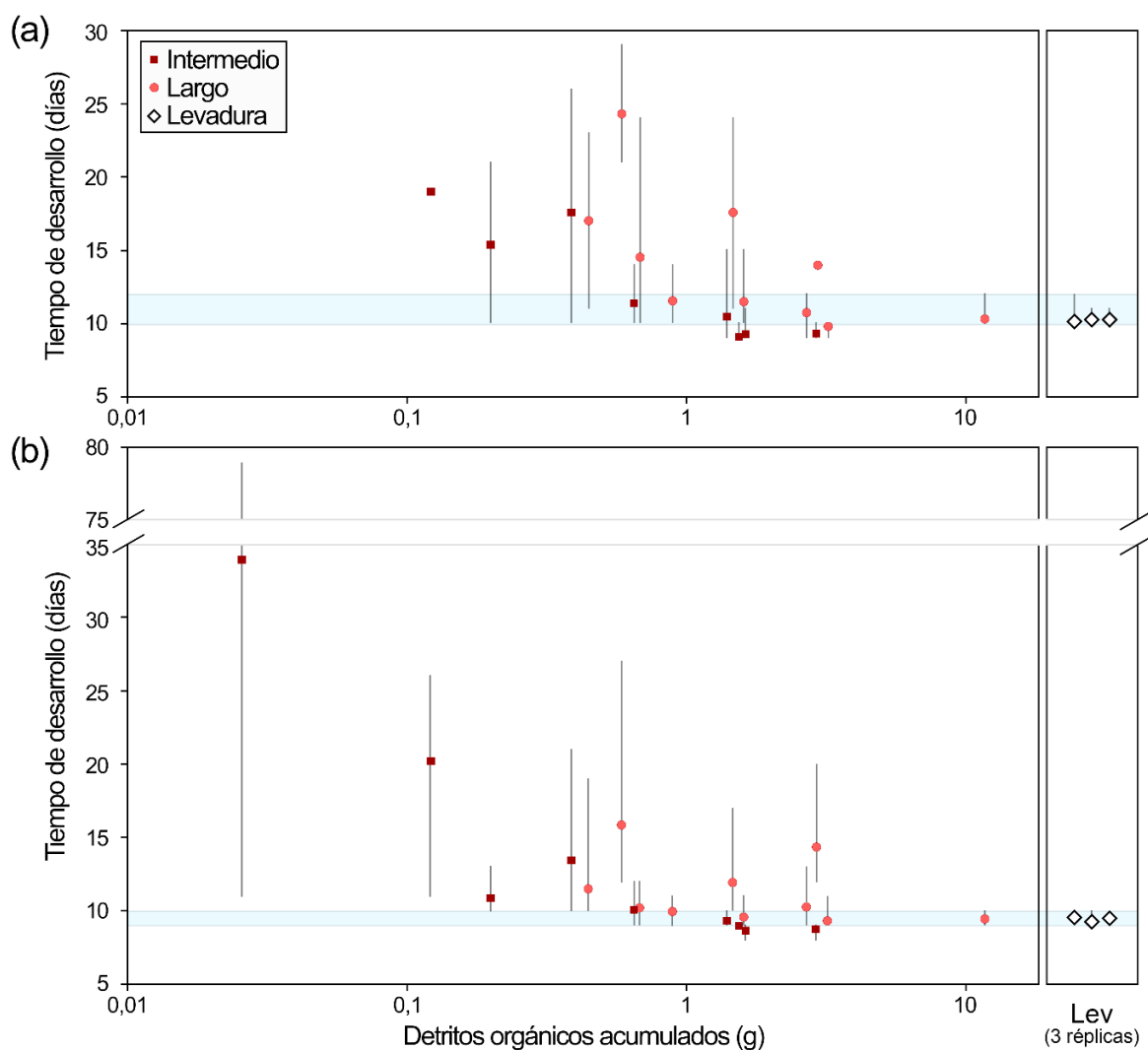


Figura 3.8. Tiempo de desarrollo (media y rango) para (a) hembras y (b) machos de *Aedes aegypti* en cada recipiente, en función de los detritos orgánicos acumulados (en los tratamientos con alimentación natural). La barra celeste horizontal abarca los rangos de los recipientes con levadura para facilitar la comparación visual.

Tabla 3.1. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para el tiempo de desarrollo de *Aedes aegypti* con alimentación natural.

	Estimado	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	3,02	0,21	14,51	<0,0001
Log (detritos org.)	-1,04	0,37	-2,79	0,0053

3.4.4. Longitud alar

Las hembras criadas en los recipientes con levadura presentaron una longitud promedio del ala de 3,108 mm, mientras que con alimentación natural la longitud promedio fue de 2,913 mm y 2,837 mm en los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. Con levadura, los machos presentaron una longitud promedio del ala de 2,341 mm, mientras que con alimentación natural la longitud promedio fue de 2,235 mm y 2,194 mm en los tratamientos *Int* y *Lar* respectivamente. Según el análisis (i), la longitud del ala de las hembras criadas con levadura fue significativamente mayor que en los tratamientos con alimentación natural que no difirieron entre sí. Y, en los machos, la longitud del ala fue significativamente menor que en las hembras y con una tendencia hacia mayores longitudes en el tratamiento con levadura, aunque no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos (Fig. 3.9).

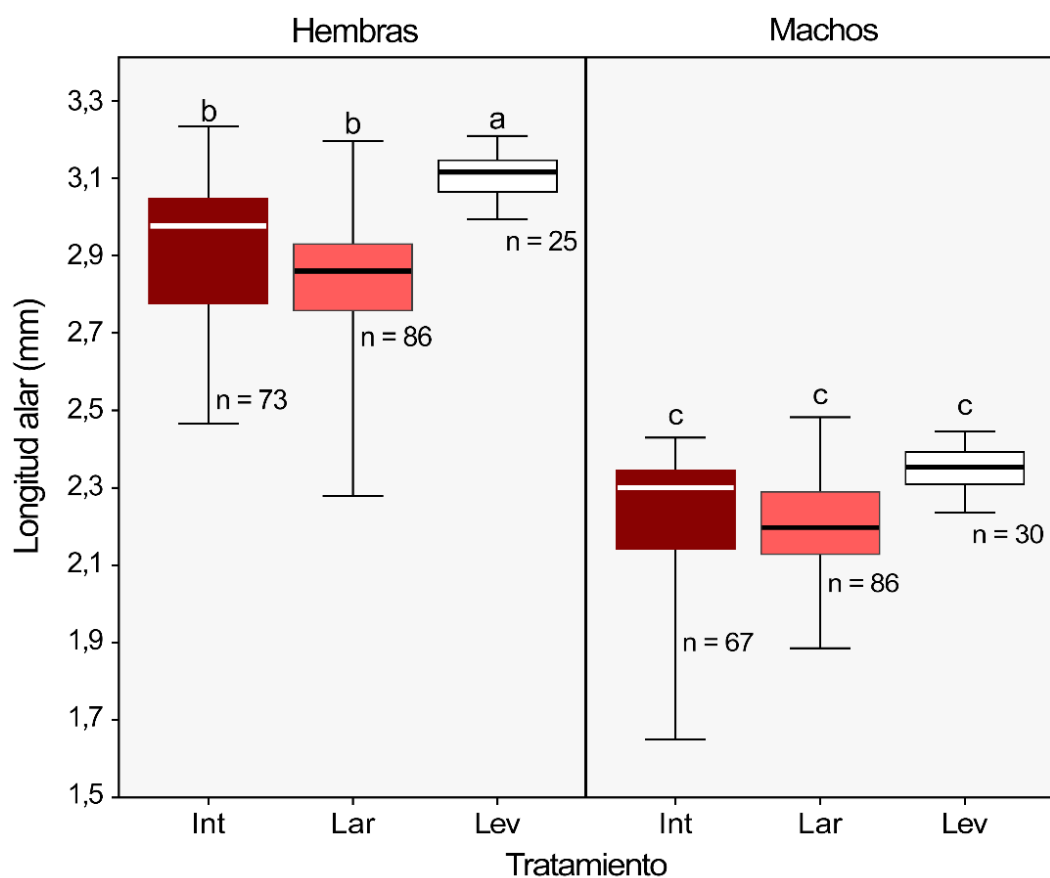


Figura 3.9. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de la longitud del ala de *Aedes aegypti* en hembras y en machos en cada tratamiento. Los dos tratamientos con alimentación natural representaron recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*), y el tratamiento con levadura (*Lev*) representó condiciones nutricionales óptimas. Los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes.

De manera similar a lo que se observó para el tiempo de desarrollo, tanto en machos como en hembras se registraron recipientes del tratamiento *Int* que presentaron adultos de tamaños comparables a aquellos criados con levadura, aunque en este caso, casi ninguno registró tamaños mayores (Fig. 3.10).

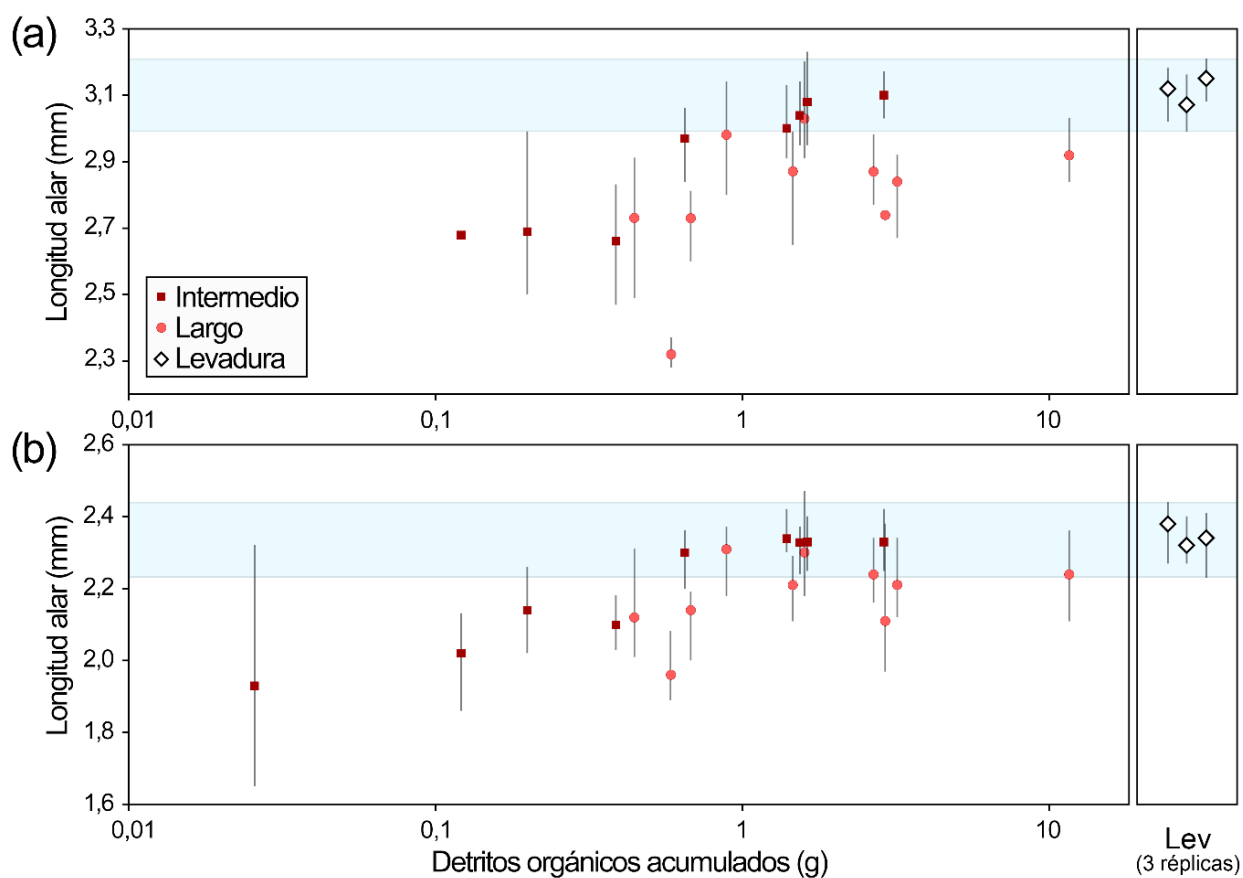


Figura 3.10. Longitud del ala (media y rango) para (a) hembras y (b) machos de *Aedes aegypti* en cada recipiente, en función de los detritos orgánicos acumulados (en los tratamientos con alimentación natural). La barra celeste horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual.

En el análisis (ii) solo con los tratamientos con alimentación natural, la longitud del ala se vio afectada significativamente por la cantidad de detritos transformada logarítmicamente y por su interacción con el tratamiento. A mayor cantidad de detritos orgánicos, mayor fue la longitud del ala, particularmente en los recipientes *Int* en los que esta relación fue más evidente (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para la longitud del ala de *Aedes aegypti* con alimentación natural.

	Estimado	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	2,75	0,33	7,27	<0,0001
Log (detritos org.)	0,26	0,08	3,20	0,0030
Log (detritos org.) $\times$ Tratamiento <i>Int</i>	0,45	0,11	4,15	0,0002

3.4.5. Índice de desempeño

Los recipientes con levadura presentaron en promedio un mejor desempeño que los recipientes con alimentación natural, pero solo mostraron diferencias significativas con respecto al tratamiento *Lar* (GLM: $F_{2,18} = 4.74$, $P=0,0222$). El tratamiento *Int* no se diferenció significativamente de ninguno de los otros dos (análisis i). Sin embargo, los tres recipientes que registraron mejores desempeños fueron del tratamiento *Int*, correspondiendo a los tres recipientes que mayor cantidad de detritos orgánicos colectaron dentro de su tratamiento.

Los valores más altos de λ' se observaron con cantidades medias y altas de detritos orgánicos, aunque dentro del tratamiento *Lar* también se registraron valores bajos de λ' con valores relativamente altos de detritos (Fig. 3.11). Según el análisis (ii), el desempeño en los recipientes se vio significativamente afectado por la cantidad de detritos orgánicos recolectados (GLMM: $F_{1,15} = 8,94$, $P=0,0091$). Hay dos recipientes del tratamiento *Int* en los que no sobrevivió ninguna hembra y por lo tanto tuvieron valores de $\lambda' = 0$. Estos dos datos no se muestran en la figura 3.11, pero correspondieron a los recipientes que menos detritos colectaron (0,03 g y 0,04 g).

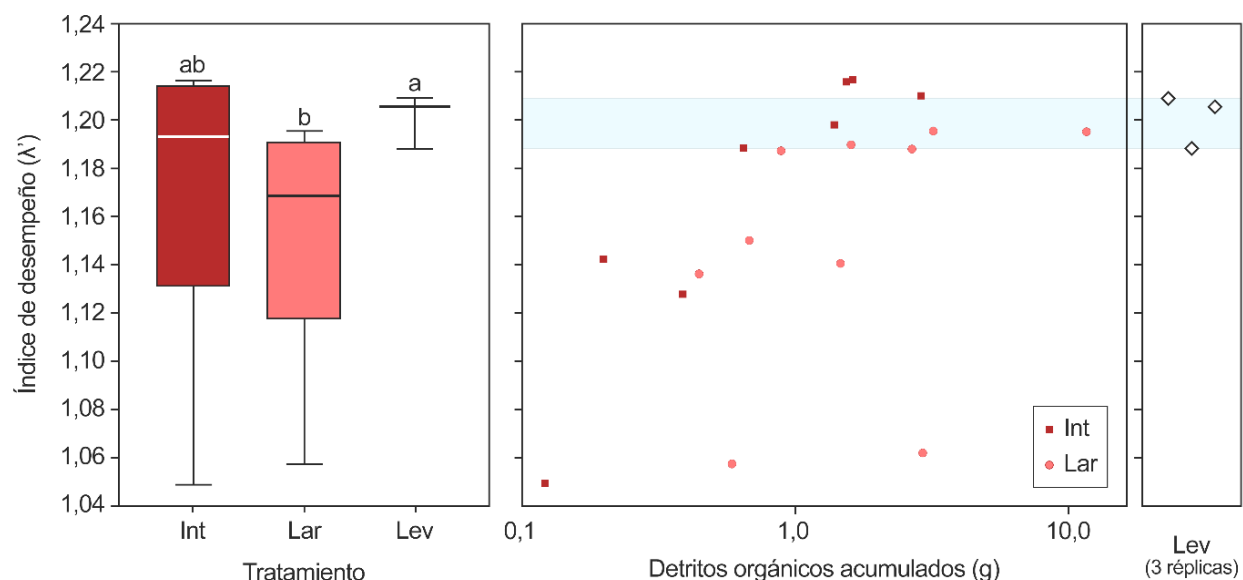


Figura 3.11. Índice de desempeño (λ') de *Aedes aegypti*. Izquierda: como boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) agrupados por tratamientos. Los dos tratamientos con alimentación natural representaron recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*), y el tratamiento con levadura (*Lev*) representó condiciones nutricionales óptimas. Los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: por recipiente, en los tratamientos con alimentación natural en función de la cantidad de detritos orgánicos acumulados. La barra celeste horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual.

Entre las diferentes categorías de detritos analizadas, solo la cantidad de hojas mostró un efecto significativo y positivo sobre el λ' (Tabla 3.3, análisis iii). Con respecto al momento de adición de los detritos, solo las hojas añadidas en el 4° evento, es decir dos semanas antes de la eclosión, se relacionaron positivamente con el λ' , mientras que las añadidas antes o después no mostraron efectos significativos (Tabla 3.3, análisis iv). Lo mismo sucedió al repetir este análisis con la suma de todos los detritos orgánicos: solo los detritos orgánicos agregados dos semanas antes de la eclosión se relacionaron positivamente con el λ' (Tabla 3.3, análisis iv).

Tabla 3.3. Estimación de los parámetros de los efectos fijos del modelo para el desempeño (λ') de *Aedes aegypti*.

Análisis (iii) – Efecto de la composición de los detritos				
	Estimate	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	1,12	0,02	68,02	<0,0001
Log (hojas totales)	0,12	0,04	2,87	0,0110
Análisis (iv)				
<i>Efecto del momento de agregado para el tipo de detrito más relevante</i>				
(Intercept)	1,13	0,01	86,63	<0,0001
Log (hojas del 4° evento)	0,23	0,07	3,60	0,0024
<i>Efecto del momento de agregado para el total de detritos orgánicos</i>				
(Intercept)	1,12	0,01	86,79	<0,0001
Log (detritos org. del 4° evento)	0,24	0,06	4,10	0,0008

3.5. Discusión

En este capítulo, por un lado, se puso a prueba la hipótesis de que las condiciones nutricionales naturales del hábitat larval son menos favorables que las condiciones nutricionales óptimas habitualmente utilizadas para la de cría en laboratorio de *Aedes aegypti*. En función de esta hipótesis la predicción planteada fue que las larvas criadas con detritos tendrían un peor desempeño que aquellas criadas con levadura en concentraciones óptimas. Por otro lado, también se puso a prueba la hipótesis de que los recipientes con un tiempo largo de acumulación de detritos tienen condiciones más favorables para el desarrollo que los recipientes con un tiempo intermedio. En función de esta hipótesis la predicción planteada fue que los recipientes con 8 semanas de exposición, al acumular una mayor cantidad de detritos orgánicos y con una mayor antigüedad, representarían mejores condiciones para el desempeño larval que los recipientes con 2 semanas de exposición. La primera predicción se cumplió solo en un pequeño rango dentro de la variabilidad estudiada. Las larvas criadas con detritos en las cantidades y variaciones que existen naturalmente

en el hábitat larval solo tuvieron un peor desempeño que aquellas criadas con levadura en concentraciones óptimas cuando las cantidades de detritos fueron relativamente bajas. Cuando los recipientes acumularon alrededor de 1 gramo de detrito orgánico o más, en general mostraron desempeños comparables con aquellos obtenidos en los recipientes con levadura, o incluso mejores. Lo llamativo fue que en general, los mejores desempeños se registraron en recipientes con un tiempo intermedio de exposición, contradiciendo lo planteado por la segunda predicción. En los tratamientos con alimentos naturales, el desempeño y sus componentes no se vieron afectados por el tiempo de exposición, pero sí por la cantidad de detritos orgánicos, por lo menos a las densidades larvales bajas y constantes utilizadas en este experimento.

Del mismo modo que se observó para los detritos totales en el capítulo anterior, las tasas semanales similares de acumulación de detritos orgánicos indican que las diferencias en la cantidad acumulada entre tratamientos estuvieron directamente relacionadas con el tiempo de exposición. Sin embargo, se registró una alta variabilidad entre recipientes dentro de cada tratamiento. Algunas réplicas del tratamiento *Int* acumularon más detritos que algunas réplicas del tratamiento *Lar*, lo que demuestra que la caída y acumulación de detritos en los recipientes es un fenómeno con un alto grado de variabilidad, y no se requiere de un largo tiempo para que un recipiente pueda recibir un ingreso importante de materia orgánica.

La composición de los detritos y su efecto sobre el desempeño sugieren que añadir únicamente hojas al agua de los criaderos en lugar de trabajar con todo tipo de detrito puede ser una buena aproximación al realizar estudios sobre el desarrollo de larvas de *Ae. aegypti*, ya que fueron el tipo de detrito orgánico predominante y el único asociado significativamente con el desempeño de los individuos. Trabajar solo con hojas además permitiría simplificar la preparación de los tratamientos, por ejemplo, facilitando la recolección u homogeneización de las porciones añadidas a cada una de las réplicas.

Los resultados de este trabajo muestran que los individuos de *Ae. aegypti* criados con detritos en las cantidades y calidades que se presentan en la naturaleza, por lo menos a la densidad relativamente baja evaluada en este experimento, en general tienen una alta supervivencia, salvo en recipientes con cantidades muy menores de detritos acumulados. Esto parecería consistente con estudios previos donde se observó una alta tolerancia de las larvas de *Ae. aegypti* a la escasez de alimentos y solo se registraron aumentos significativos en la mortalidad con niveles de recursos extremadamente bajos (Romeo Aznar et al. 2015) o densidades 15 veces más que en este estudio (Maciá 2009).

En el experimento preliminar realizado en primavera, fue llamativo que el recipiente con mayor cantidad de detritos acumulados fuera el que registró la supervivencia más baja (ver anexo 1). En principio podría pensarse que en este caso las cantidades de detritos pueden haber resultado excesivas, repercutiendo negativamente en el desarrollo de los individuos, como se ha visto en estudios previos (Arrivillaga y Barrera 2004, Romeo Aznar et al. 2018). Sin embargo, en el experimento definitivo realizado en otoño hubo recipientes que registraron cantidades similares e incluso superiores de detritos que presentaron valores de supervivencia óptimos, por lo que, en el caso del recipiente en el experimento preliminar como en los dos recipientes con valores intermedios del tratamiento *Lar*, no se puede descartar que la baja supervivencia esté relacionada con la calidad de los detritos. Algunos estudios han encontrado asociaciones negativas entre la cantidad de detritos y la abundancia de individuos (David et al. 2000, Kling et al. 2007). En ocasiones, los detritos, o las bacterias que los descomponen, liberan sustancias químicas que pueden ser perjudiciales para las larvas de mosquitos en altas concentraciones, por ejemplo, algunos compuestos secundarios de las plantas como los taninos o toxinas presentes en las especies vegetales como puede ser el citronelol (David et al. 2000, Murrell y Juliano 2008, Waliwitiya et al. 2009). Sin embargo, no se tiene conocimiento de la presencia de plantas que puedan resultar particularmente perjudiciales para el desarrollo de *Ae. aegypti* en los sitios de estudio. El efecto de

la identidad de las especies vegetales sobre la variabilidad en el desempeño de *Ae. aegypti* debería abordarse en estudios posteriores.

El efecto de condiciones nutricionales subóptimas sobre el tiempo de desarrollo se evidenció principalmente en un aumento de la variabilidad entre individuos de un mismo recipiente, especialmente en los recipientes con menores cantidades de detritos. Este aumento en la variabilidad de los tiempos de desarrollo para individuos criados con poca disponibilidad de alimentos ha sido mencionado previamente en relativamente pocos estudios (Couret et al. 2014, Romeo Aznar et al. 2015, Romeo Aznar et al. 2018). Los escasos reportes de este fenómeno podrían deberse a que la mayor parte de los estudios se centraron en los efectos sobre su promedio (Arrivillaga y Barrera 2004, Couret et al. 2014).

En cuanto al tamaño corporal de los adultos, los individuos alimentados con levadura presentaron un mayor tamaño que los alimentados con detritos, y también una menor variabilidad tanto entre como dentro de los recipientes, como era esperable. Estas diferencias se observaron para ambos sexos, pero fueron más claras en las hembras. La menor longitud del ala de las hembras en los tratamientos con alimentos naturales podría tener implicaciones ecológicas y epidemiológicas, ya que, si las hembras en la naturaleza son más pequeñas que las estimadas por estudios de laboratorio, se espera que tengan una menor fecundidad (Briegel 1990). Además, como varios estudios han asociado el tamaño de las hembras de *Ae. aegypti* con su capacidad de transmisión, esto también podría tener relevancia epidemiológica. Sin embargo, esta relación no está del todo clara, ya que algunos estudios han sugerido que las hembras más grandes son mejores vectores (Sumanochitrapon et al. 1998), mientras que otros han demostrado que las más pequeñas se alimentan de sangre con mayor éxito y frecuencia, lo que sugiere lo contrario (De Xue et al. 1995).

En cuanto a la antigüedad de los recipientes, en este estudio el diferente tiempo de "acondicionamiento" en los tratamientos *Int* y *Lar* no se tradujo en diferentes desempeños, lo que puede explicarse por diferentes factores. El hecho de no ver cambios puede tener que ver con el

hecho de que la liberación de los componentes solubles de la hoja suele ocurrir relativamente temprano en el proceso de descomposición, aproximadamente dentro de las 24 horas de haber ingresado al sistema (Webster y Benfield 1986, Gessner y Schwoerbel 1989). La degradación temprana de estos componentes en el tratamiento con un tiempo largo de acumulación puede haber causado que los compuestos lábiles en las hojas se vuelvan escasos, reduciendo así la abundancia microbiana y los recursos disponibles para las larvas. Esto, además, sería consistente con el hecho de que las hojas agregadas 2 semanas antes de la eclosión fueron el único tipo de detritos que tuvo un efecto significativo sobre el desempeño. Sin embargo, parece no coincidir con un estudio previo en el que, para escalas de tiempo similares y cantidades de detritos comparables a las de este, recipientes más antiguos favorecieron un desarrollo más rápido y una mayor longevidad en otra especie aedina (Westby y Juliano 2017). Otra posibilidad, es que ambos tratamientos se hayan producido la mayor parte de los cambios del proceso de acondicionamiento. Tal vez, tanto en los recipientes *Int* como en los recipientes *Lar*, luego de la descomposición inicial, se completó también la conversión de los compuestos más resistentes a formas más disponibles que mejoraron la calidad del hábitat de igual manera en uno y en otro (Webster y Benfield 1986, Westby y Juliano 2017). Esta explicación parece coincidir con un estudio en el cual hojas acondicionadas con 1 mes de descomposición previa posibilitaron mejores desempeños que hojas con solo 3 días de descomposición previa (Norman y Walker 2017), en el que estos procesos aún estarían en desarrollo. Por último, tampoco se puede descartar que los efectos más fuertes de la cantidad, o incluso de la identidad de las especies presentes (Ward y Cummins 1979), podrían estar ocultando el efecto de la antigüedad, al menos en las densidades relativamente bajas utilizadas en este experimento y/o que la alta variabilidad dentro de cada tratamiento haya dificultado la detección de diferencias.

En cuanto a las limitaciones del estudio, al igual que en el experimento de oviposición descrito en el capítulo anterior, se debe considerar que los recipientes colectores de detritos fueron

colocados en lugares con algún tipo de cobertura vegetal, y que, por lo tanto, la cantidad de detritos recolectados por un recipiente en el campo puede haber sido sobreestimada (Garcia-Sanchez et al. 2017). En sitios no cubiertos por vegetación, se esperarían peores desempeños de *Ae. aegypti* que los registrados en este experimento. Otro aspecto a considerar es que las densidades utilizadas fueron relativamente bajas en comparación con las densidades naturales encontradas en recipientes similares (Maciá 2006, De Majo 2023). Con densidades más altas, se esperarían mayores diferencias entre tratamientos y cantidades de detritos (Maciá 2009).

Los resultados de este estudio enfatizan la importancia de realizar experimentos que simulen las condiciones ambientales a las que están expuestos los individuos en la naturaleza. Los experimentos que utilizan levadura como fuente de alimento podrían estar sobreestimando algunos indicadores de desempeño, especialmente el tamaño de las alas de las hembras, lo cual es esperable que sea válido también para otras fuentes de alimentos artificiales. Sin embargo, los resultados de este estudio también sugieren que un recipiente artificial que estuvo expuesto a la intemperie en condiciones naturales puede, en pocas semanas, convertirse en un criadero de alta calidad y representar condiciones para el desarrollo comparables a las condiciones nutricionales óptimas de laboratorio si tiene un ingreso de detritos considerable, lo que puede ser relevante al diseñar programas de control integrados para *Ae. aegypti*.

Capítulo IV: Selección del sitio de oviposición y desempeño posterior de las larvas de *Aedes* *aegypti*

4.1. Resumen

De acuerdo con la “hipótesis de preferencia de oviposición-desempeño de la descendencia” (PPH), las hembras ponen sus huevos en hábitats que maximizan el desempeño futuro de sus crías, el cual se verá afectado, entre otros factores, por la calidad nutricional del recipiente. El objetivo de este estudio fue evaluar la relación entre la selección de sitios de oviposición de *Ae. aegypti* y el posterior desempeño de las larvas en hábitats con dos diferentes cantidades y dos tiempos de descomposición de detritos (corto: 7 días e intermedio: 28 días). Para ello, se realizó un experimento de oviposición y otro de desarrollo, ambos con 4 tratamientos definidos por la combinación de los factores. Para el experimento de oviposición se colocaron 4 ovitrampas contiguas en 60 canteros de la vía pública, comparando luego el número de huevos recibidos por cada tratamiento. Para el experimento de desarrollo se criaron larvas en recipientes con los 4 tratamientos a densidades bajas (20 larvas) y a densidades realistas definidas por la cantidad de huevos promedio puestos en cada uno de los tratamientos. Se comparó la supervivencia y el desempeño general mediante un índice integrado. El número de huevos fue significativamente mayor en los tratamientos con cantidades bajas de detritos. Sin embargo, el desempeño de las larvas en los tratamientos de baja cantidad de detritos fue muy pobre a ambas densidades, con valores de supervivencia por debajo del 25%, mientras que los de alta cantidad registraron valores por encima del 80%. El tiempo de descomposición no tuvo efectos fuertes ni sobre la oviposición ni sobre el desempeño. Los resultados de este trabajo no respaldaron la PPH ya que las hembras pusieron más huevos en los tratamientos donde las larvas tuvieron peor desempeño, lo que sugiere que la estrategia de selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de esta especie podría contribuir al hacinamiento de las larvas y desempeñar un papel en la regulación de la población.

4.2. Introducción

La producción de mosquitos adultos a partir de un recipiente determinado será consecuencia tanto de la selección de ese recipiente por parte de las hembras al momento de poner sus huevos, como de la calidad del mismo para el desarrollo de las formas inmaduras (Yee et al. 2020). La hipótesis de “preferencia de oviposición-desempeño de la descendencia” (conocida como PPH por sus siglas en inglés), predice cómo las hembras que oviponen deberían distribuir su descendencia en un ambiente heterogéneo. Según esta hipótesis, las hembras siempre preferirán poner huevos en hábitats que maximicen el desempeño futuro de su descendencia (Jaenike 1978, Thompson 1988). Como la calidad del hábitat larval está determinada, entre otras cosas, por la disponibilidad de alimentos para las larvas, una posible predicción de esta hipótesis es que las hembras preferirán recipientes de alta calidad nutricional que minimicen la futura experiencia de competencia o el futuro estrés nutricional de sus larvas (Reiskind et al. 2009, Yee et al. 2020). Esta hipótesis ha sido probada en varias especies de mosquitos y se encontró apoyo para ella en algunos casos (Reiskind y Wilson 2004, Reiskind et al. 2009), pero no en otros (Allgood y Yee 2017, Yee et al. 2020).

Como los hábitats larvales de *Aedes aegypti* dependen principalmente del aporte externo de detritos vegetales como fuente de recursos nutricionales, la calidad nutricional del mismo dependerá de las características de estos detritos, específicamente su cantidad, su calidad y su antigüedad (Yee y Juliano 2006, Kling et al. 2007, Norman y Walker 2017, Westby y Juliano 2017). La antigüedad estará asociada a la descomposición de los detritos debido a la colonización microbiana, que puede modificar los recursos disponibles para las larvas (Pelz-Stelinski et al. 2010). Hasta el momento no ha habido estudios acerca de la relación entre el tiempo de descomposición de los detritos y el desempeño de *Ae. aegypti*, pero existen evidencias de que esta variable tiene un impacto positivo sobre el desarrollo en mosquitos (Westby y Juliano 2017, Marks 2019).

La relación entre la selección del sitio de oviposición y el posterior éxito de las larvas en respuesta a las diferencias en la calidad nutricional del hábitat de *Ae. aegypti*, también ha sido muy

poco estudiada, especialmente en condiciones representativas de las que se dan en la naturaleza. Los estudios realizados hasta la fecha con condiciones nutricionales naturales muestran que las hembras ponen huevos preferentemente en recipientes sin mantenimiento, con mayor cantidad y antigüedad de los detritos (como se observó en el capítulo 2), pero que esto no necesariamente maximiza el desempeño de las larvas debido a la alta competencia intraespecífica (Wong et al. 2012).

Objetivo general

El objetivo general en este capítulo fue evaluar la relación entre la selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de *Aedes aegypti* y el desempeño posterior de los individuos inmaduros en hábitats con diferentes cantidades y tiempos de descomposición de detritos.

Objetivos específicos

(1) Evaluar el efecto de la cantidad y el tiempo de descomposición de los detritos sobre la puesta de huevos de *Aedes aegypti*.

(2) Evaluar el efecto de la cantidad y el tiempo de descomposición de los detritos sobre el desempeño de *Aedes aegypti* a densidades larvales bajas y a densidades larvales realistas.

Hipótesis y predicciones

En función de la “hipótesis de preferencia de oviposición-desempeño de la descendencia” (PPH), las predicciones son:

(1) El número de huevos recibidos por cada uno de los recipientes serán proporcionales a la cantidad de detritos presentes en ellos. Además, como es esperable que los recipientes con mayor tiempo de descomposición tengan una mayor disponibilidad de nutrientes para las larvas, a mayor tiempo de descomposición mayor será la cantidad de huevos puestos.

(2) A densidades bajas, el desempeño será mejor en los recipientes con mayor cantidad y mayor tiempo de descomposición de detritos, pero, a densidades realistas más altas, el efecto positivo de

la mayor disponibilidad de nutrientes se compensará con el efecto negativo de una mayor competencia intraespecífica en los recipientes más elegidos.

4.3. Materiales y Métodos

4.3.1. Diseño experimental

Se realizó un experimento para estudiar la oviposición y otro para estudiar el desarrollo de *Aedes aegypti* durante el verano, en los meses de febrero y marzo. En ambos experimentos se prepararon 4 tratamientos definidos por la combinación de dos cantidades de detritos: baja = 0,1 g (B) y alta = 1 g (A) y dos tiempos de descomposición: Corto = 7 días (*Cor*) e intermedio = 28 días (*Int*) (Fig. 4.1).

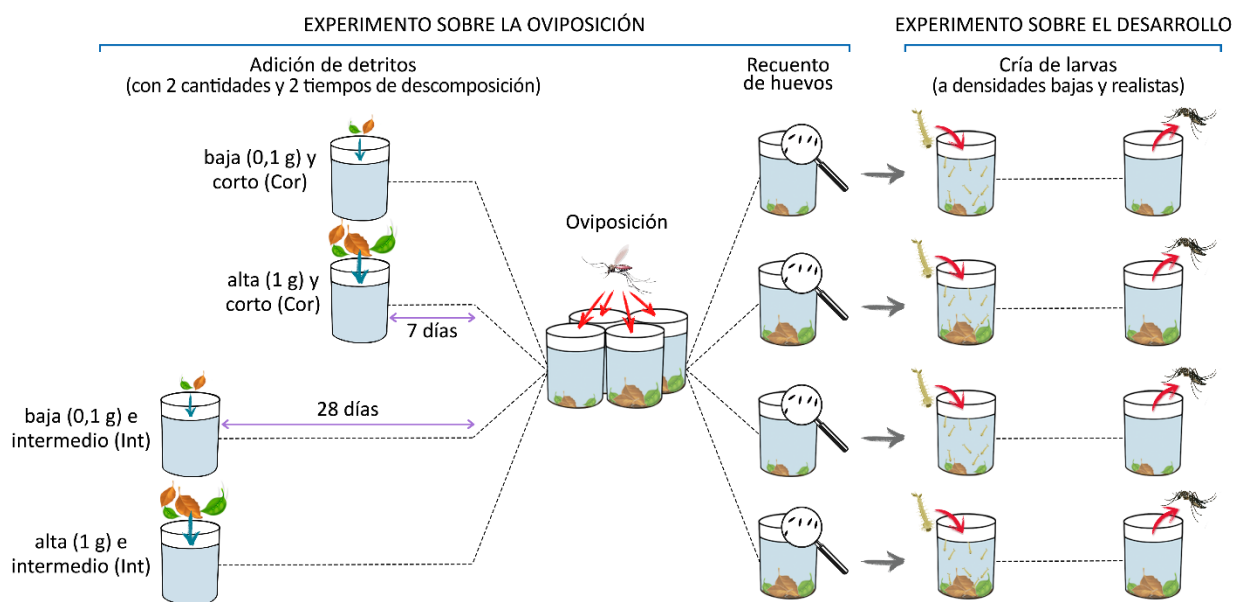


Figura 4.1. Diseño y secuencia temporal de los experimentos. Los tratamientos se definieron por la combinación de recipientes con agregado de una baja o alta cantidad de detritos y con un tiempo corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) de descomposición de los detritos. La cría de larvas se realizó tanto a densidades bajas como realistas, definidas por la cantidad de huevos puestos para cada tratamiento.

Para la obtención de detritos, antes del inicio de los experimentos se colectaron del suelo hojas caídas naturalmente, correspondientes a especies de árboles y plantas frecuentes en Buenos Aires

(ficus, fresno, álamo, enredadera de Virginia). Las hojas colectadas fueron colocadas en estufa a 50° durante 48 horas. Luego de esto se realizó un particulado manual de las mismas, reduciéndolas a pequeños fragmentos que se distribuyeran de manera homogénea, quedando los más grandes con una superficie aproximada de 4 mm². De esta mezcla de fragmentos se tomaron porciones de 0,1 g y 1 g que se almacenaron en cápsulas de plástico hasta el momento de su colocación a los recipientes.

El experimento de oviposición consistió en un diseño de bloques al azar con la colocación de 4 ovitrampas contiguas (unidad experimental = dispositivo con 4 ovitrampas) en 60 canteros de la vía pública en el barrio de Parque Chacabuco de la Ciudad de Buenos Aires. Se eligieron canteros en que las ovitrampas puedan quedar bajo cierta cobertura que provea lugares sombreados adecuados para la presencia de los mosquitos hembra y también para ocultar las ovitrampas de los transeúntes y reducir la pérdida de muestras. No se utilizaron dos canteros dentro de la misma cuadra para evitar que una misma hembra ponga huevos en dos sitios distintos y mantener la independencia entre las unidades experimentales. Cada una de las ovitrampas consistió en un recipiente plástico cilíndrico negro de 6 cm de diámetro y 13 cm de alto, con capacidad para 280 ml, conteniendo 200 ml de agua, los detritos correspondientes y un bajalenguas de madera adherido al borde del recipiente como sustrato para que las hembras grávidas puedan poner sus huevos (Fig. 4.2). Los detritos fueron agregados al agua de las ovitrampas 7 y 28 días antes de su colocación en campo para los tratamientos de tiempo de descomposición corto e intermedio respectivamente. Para que todos los detritos de un recipiente tengan el mismo tiempo de descomposición se realizó un único evento de adición. Luego de 4 días, las ovitrampas fueron retiradas y se trasladaron los sustratos al laboratorio donde se realizó el recuento de huevos utilizando un microscopio estereoscópico (Leica EZ4 HD). Se asumió que todos los huevos recolectados eran *Ae. aegypti* porque es el único mosquito de la región que pone huevos en este tipo de recipiente (Rubio et al. 2012).



Figura 4.2 A) Disposición de las 4 ovitrampas correspondientes a los 4 tratamientos utilizadas para estudiar la selección de sitios de oviposición por parte de las hembras, B) Ovitrapas colocadas en uno de los canteros utilizados como sitios de estudio, C) detalle de un sustrato con huevos de *Aedes aegypti*.

Para el experimento de desarrollo se criaron larvas de *Ae. aegypti* en recipientes plásticos de 250 ml conteniendo 200 ml de agua y la cantidad de detritos correspondientes según el tratamiento agregada 7 y 28 días antes de la eclosión de los huevos, para los tratamientos de tiempo de descomposición corto e intermedio respectivamente (Fig. 4.3). La cría se realizó, por un lado, a una densidad baja de 20 larvas por recipiente, es decir 0,10 larvas/ml, un valor menor al promedio registrado previamente en criaderos naturales del Área Metropolitana de Buenos Aires de 0,19 larvas/ml (Maciá 2006) y 0,24 larvas/ml (De Majo 2023). Por otro lado, la cría también se realizó a densidades realistas, definidas para cada tratamiento por separado en base al número promedio de huevos puestos en cada una de las ovitrampas de ese tratamiento, solo considerando aquellas que resultaron positivas. El número de réplicas fue 7, para cada uno de los 8 tratamientos producto de las dos cantidades de detritos, dos tiempos de descomposición y dos densidades larvales distintas. Las larvas recién nacidas (menos de 12 h de edad), obtenidas mediante la eclosión de los huevos del experimento de oviposición por inmersión en agua corriente declorada, fueron asignadas aleatoriamente a cada uno de los tratamientos y cada recipiente fue inspeccionado diariamente, procediendo del mismo modo que en el experimento descrito en el capítulo 3: las pupas fueron

transferidas a recipientes individuales, los adultos emergidos fueron congelados y posteriormente se registró el sexo y se les midió la longitud de las alas (para más detalle ver sección 3.2.1).

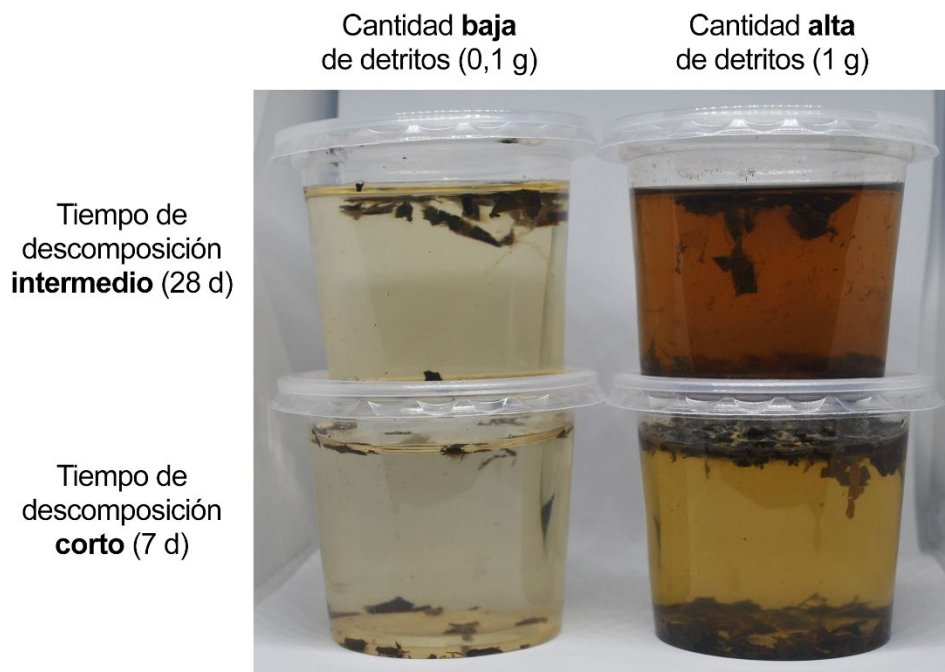


Figura 4.3. Detalle de los recipientes en los que se criaron las larvas, con dos cantidades y dos tiempos de descomposición de detritos. La imagen corresponde al momento previo a la colocación de las larvas en los recipientes.

4.3.2. Análisis de datos

4.3.2.1. Oviposición

Para evaluar la selección de sitios de oviposición por parte de las hembras, se comparó el número de huevos entre tratamientos mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando la distribución normal con la función de enlace identidad, y estabilizando las varianzas entre tratamientos con la función varIdent (Pinheiro y Bates 2006). La cantidad de detritos, el tiempo de descomposición y su interacción fueron incluidos como efectos fijos, mientras que el sitio fue incluido como variable aleatoria. Además, se calculó la proporción de huevos en cada uno de los 4 recipientes para cada sitio por separado.

4.3.2.2. Supervivencia

Para cada réplica, la supervivencia se estimó como el número de individuos que alcanzaron la etapa adulta dividido por el número inicial de larvas. El número de individuos que alcanzó la etapa adulta se analizó mediante modelos lineales generalizados (GLM), utilizando la distribución binomial y la función de enlace logit. La cantidad de detritos, el tiempo de descomposición, la densidad larval y todas las interacciones entre los factores se incluyeron como efectos fijos.

Para evaluar si la supervivencia estuvo sesgada según el sexo de los individuos, se evaluó el efecto de la supervivencia total sobre la proporción de hembras adultas mediante GLM utilizando la distribución binomial y la función de enlace logit. El número de hembras que alcanzó la etapa adulta del total de adultos emergidos por recipiente fue la variable dependiente y la supervivencia total en el recipiente se incluyó como efecto fijo.

4.3.2.3. Desempeño

Se utilizaron la supervivencia, el tiempo de desarrollo y la longitud del ala de las hembras para calcular el índice de desempeño λ' en cada recipiente (ver sección 3.3.2.5). Se evaluó el efecto del tratamiento sobre el λ' mediante GLM utilizando la distribución normal con la función de enlace identidad, y estabilizando las varianzas entre tratamientos con la función varIdent (Pinheiro y Bates 2006). La cantidad de detritos, el tiempo de descomposición, la densidad larval y todas las interacciones entre los factores se incluyeron como efectos fijos. No se consideraron para el análisis estadístico las réplicas con $\lambda' = 0$, es decir aquellos en que no sobrevivieron hembras.

4.3.2.4. General

En los análisis del número de huevos, la supervivencia y el índice de desempeño, para evaluar las diferencias significativas entre los tratamientos se realizaron comparaciones a posteriori mediante

el test LSD de Fisher, con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.6.1 (R Core Team 2019).

4.4. Resultados

4.4.1. Selección de sitios de oviposición

El número promedio de huevos solo considerando las ovitrampas positivas fue de 46, 55, 33 y 36 para los tratamientos *BCor*, *BInt*, *ACor* y *AInt* respectivamente. Entre los dos factores analizados, la cantidad resultó mucho más relevante para la oviposición que el tiempo de descomposición. Los tratamientos con cantidades bajas recibieron una mayor cantidad de huevos (Tabla 4.1). Sumando el número de huevos de las dos cantidades de detritos se observa que en el 72% de los canteros la cantidad de huevos fue mayor en los tratamientos con tiempo intermedio de descomposición. Del mismo modo, sumando el número de huevos en ambos tiempos de descomposición, en el 63% de los canteros la cantidad de huevos fue mayor en los tratamientos con cantidad baja de detritos. Según las comparaciones múltiples, el número de huevos puestos en los tratamientos con cantidades bajas de detritos (*BCor*) y (*BInt*) fue significativamente mayor que en el tratamiento con cantidad alta y tiempo de descomposición corto (*ACor*). El tratamiento con cantidad alta y tiempo de descomposición intermedio (*AInt*) no se diferenció significativamente de ninguno de los otros tres (Fig. 4.4 A).

La proporción de huevos también fue superior en los tratamientos con baja cantidad de detritos, registrando promedios de 0,29 y 0,32, mientras que los tratamientos con alta cantidad de detritos registraron promedios de 0,15 y 0,25 para *Cor* e *Int* respectivamente (Fig. 4.4 B).

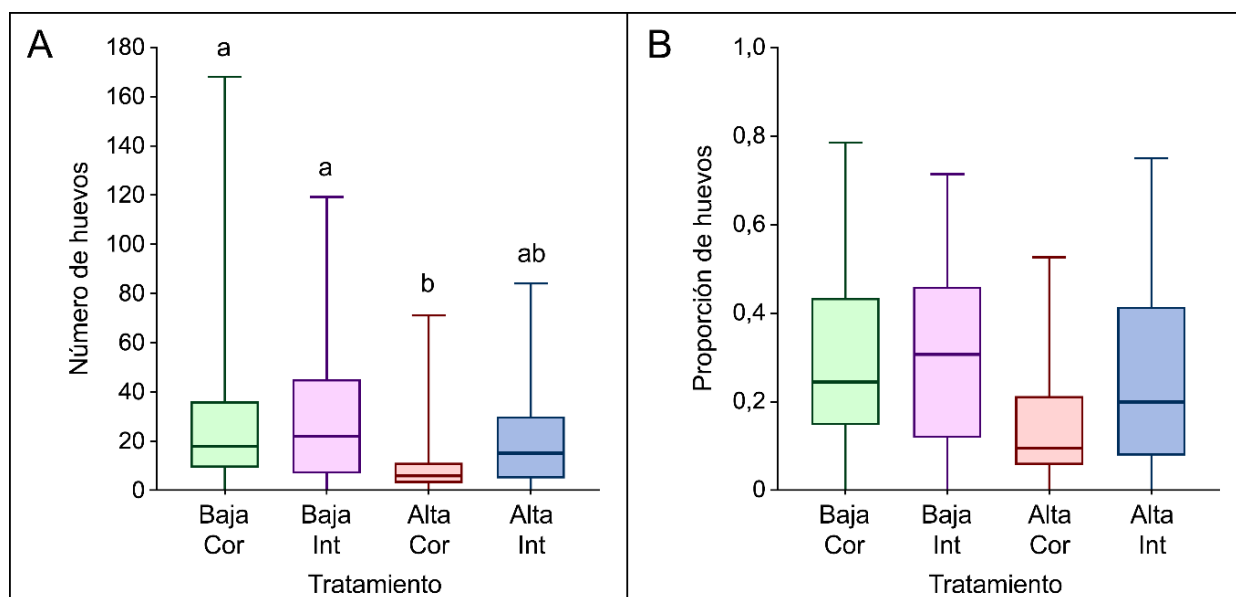


Figura 4.4. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de A) el número de huevos y B) la proporción de huevos en cada tratamiento con agregado de una baja o alta cantidad de detritos y con un tiempo corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) de descomposición. Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 4.1. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para el número de huevos en tratamientos con agregado de una baja o alta cantidad de detritos y con un tiempo corto o intermedio de descomposición.

	Estimate	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	7,19	1,64	4,38	<0,0001
Cantidad baja	4,78	1,81	2,63	0,0095
Tiempo intermedio	3,05	1,81	1,68	0,0956

4.4.2. Desempeño

La supervivencia en los tratamientos de baja cantidad de detritos fue muy baja y significativamente menor que en los tratamientos de alta cantidad de detritos tanto a densidades bajas como a densidades realistas, con valores de supervivencia por debajo del 25%, mientras que los de alta cantidad registraron siempre valores por encima del 80% (Fig. 4.5). Las interacciones

Cantidad × Tiempo y *Cantidad × Densidad* resultaron significativas (Tabla 4.2). Con cantidades altas de detrito no se registraron efectos significativos entre los distintos tiempos y densidades. En cambio, comparando entre sí los tratamientos con baja cantidad de detritos, se observó, por un lado, que aquellos con tiempo intermedio de descomposición registraron menor supervivencia que los de tiempo corto. Y, por otro lado, que los tratamientos con densidades realistas registraron menor supervivencia que los tratamientos con densidades bajas.

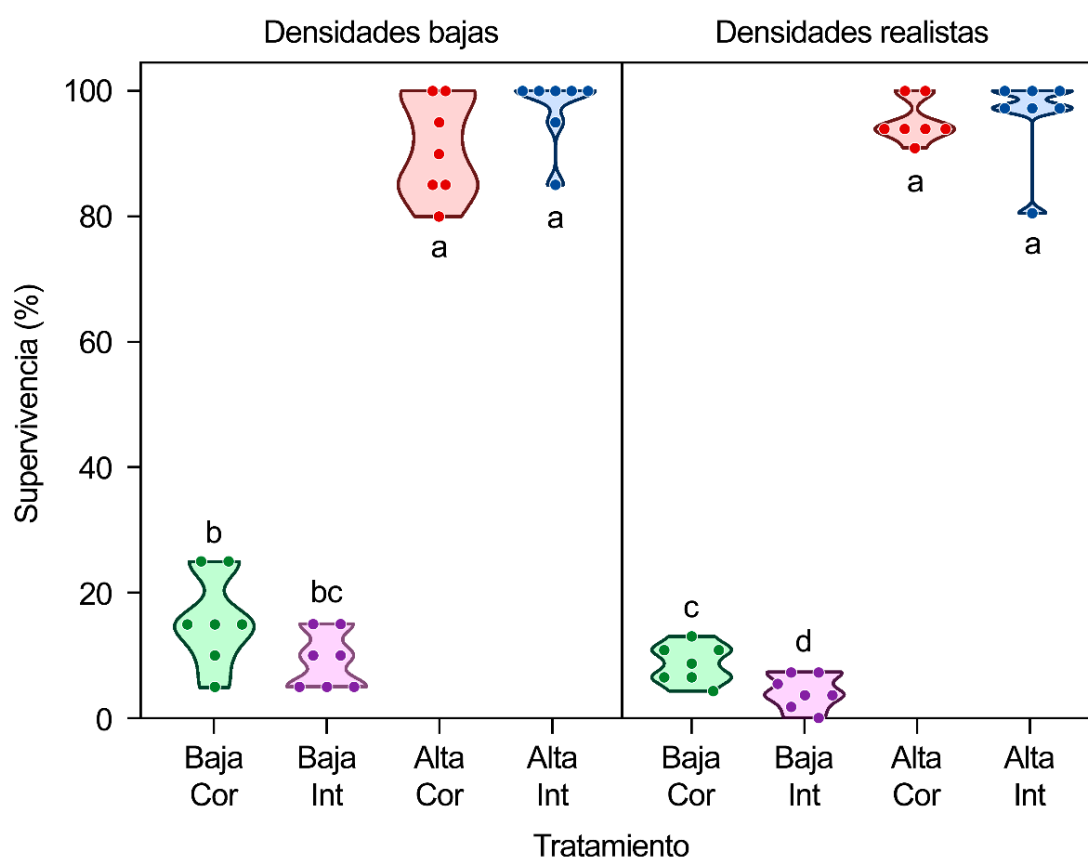


Figura 4.5. Diagrama de violín y valores de supervivencia en cada tratamiento con agregado de una baja o alta cantidad de detritos, con un tiempo corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) de descomposición y a densidades larvales bajas o realistas. Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 4.2. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para la supervivencia en tratamientos con agregado de una baja o alta cantidad de detritos, con un tiempo corto o intermedio de descomposición y a densidades bajas o realistas.

	Estimate	Error Est.	z-valor	p-valor
(Intercept)	2,47	0,28	8,80	<0,0001
Cantidad baja	-4,11	0,35	-11,86	<0,0001
Dens. realista	0,34	0,34	1,01	0,3111
T. intermedio	0,62	0,34	1,79	0,0728
Cantidad baja × T. intermedio	-1,33	0,42	-3,14	0,0017
Cantidad baja × Dens. realista	-1,08	0,41	-2,62	0,0087

Al analizar la relación de sexos de los individuos emergidos, cuando los valores de supervivencia fueron relativamente bajos se observa una baja proporción de hembras (Fig. 4.6). La supervivencia total en el recipiente tuvo un efecto significativo sobre la proporción de hembras emergidas ($F_{1,53} = 23,50$; $P < 0,0001$). De los 805 adultos emergidos en total, el 53,8% fueron machos y el 46,2% fueron hembras. Sin embargo, con valores bajos de supervivencia, asociados a una baja cantidad de detritos, de los 80 adultos emergidos, solo 14 fueron hembras, es decir tan solo el 17,5%. En este caso las proporciones promedio de hembras por tratamiento presentaron valores entre 0,04 y 0,32. Por otro lado, con los valores relativamente altos de supervivencia asociados a los tratamientos con alta cantidad de detritos, la proporción de hembras se mantuvo siempre cerca del 50% normalmente esperado, con valores promedio entre 0,46 y 0,53.

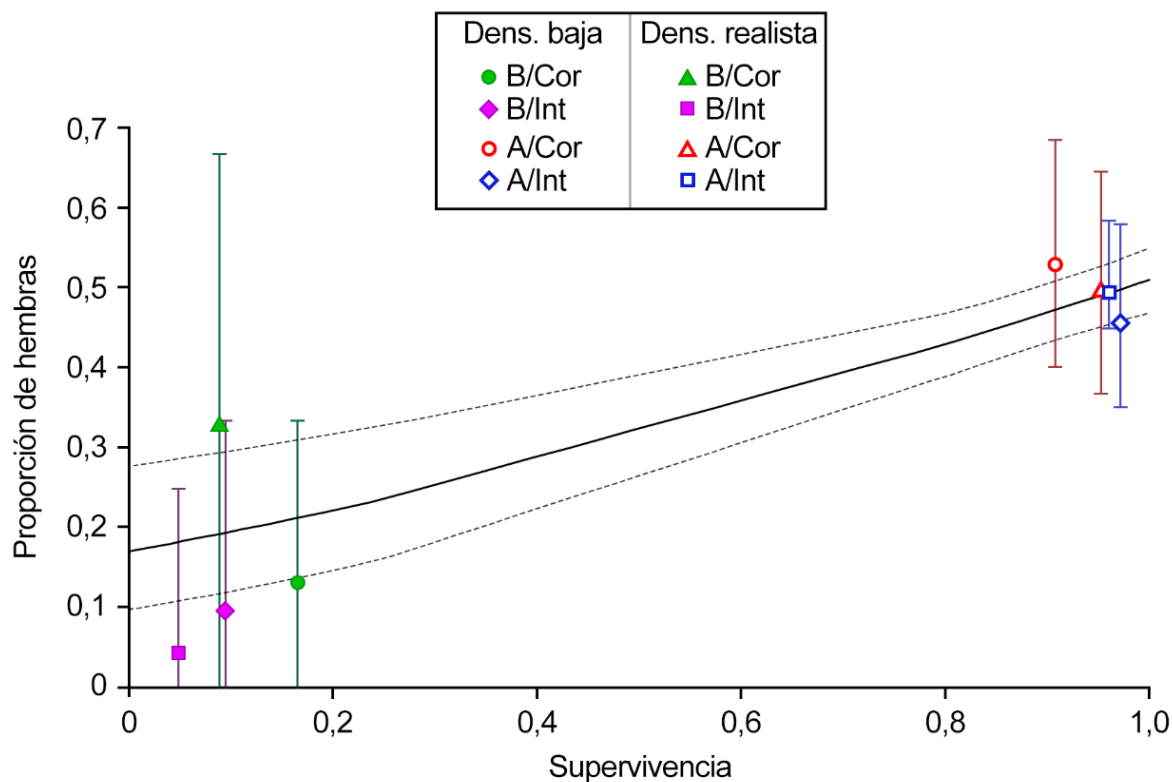


Figura 4.6. Proporción de hembras (promedio y rango) en función de la supervivencia total promedio para cada tratamiento con agregado de una baja cantidad o alta cantidad de detritos, con un tiempo corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) de descomposición y a densidades larvales bajas y realistas. Línea = modelo estimado, con intervalos de confianza del 95%.

Las diferencias en el índice de desempeño λ' que se observan entre los tratamientos, mostraron un patrón similar al registrado para la supervivencia: en los recipientes con alta cantidad de detrito el desempeño de las larvas fue claramente superior al desempeño en los recipientes con baja cantidad de detritos, mostrando diferencias significativas en todos los casos (Fig. 4.7). Como solo se consideraron para el análisis recipientes con valores de λ' positivos, el número de réplicas en cada uno de los tratamientos no es el mismo, ya que en varios recipientes con cantidad baja de detritos no sobrevivieron hembras.

Dentro de los tratamientos con alta cantidad de detritos se observó un efecto de la densidad: los tratamientos con densidades realistas mostraron menores valores de λ' que a densidades bajas. El tiempo de descomposición solo tuvo efectos significativos sobre el λ' en su interacción con las otras dos variables. El tiempo de descomposición intermedio tuvo efectos negativos sobre el desempeño con una cantidad baja de detritos y también con densidades larvales realistas (Tabla 4.3).

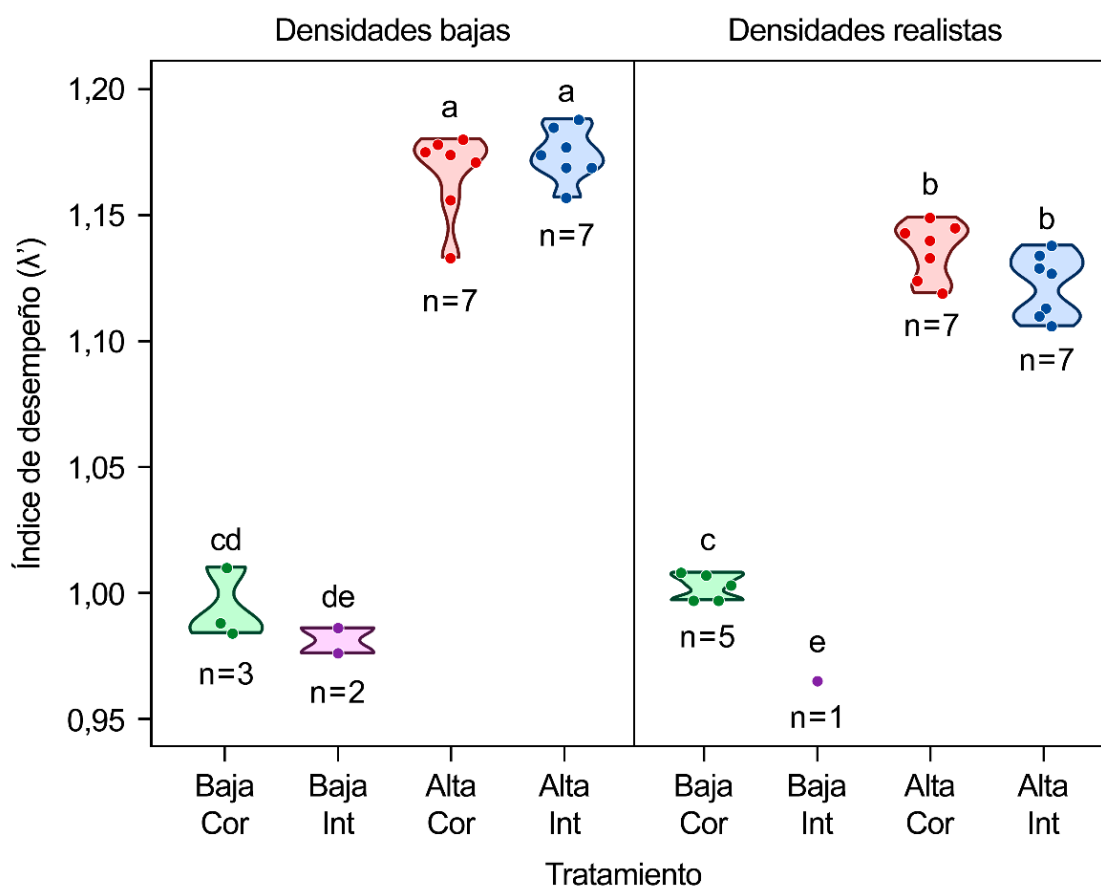


Figura 4.7. Diagramas de violín y valores del índice integrado de desempeño (λ') en cada tratamiento con agregado de una baja cantidad o alta cantidad de detritos, con un tiempo corto (Cor) o intermedio (Int) de descomposición y a densidades larvales bajas o realistas. Letras distintas indican diferencias significativas. Las réplicas con $\lambda'=0$ no fueron tenidas en cuenta en el análisis estadístico.

Tabla 4.3. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para el índice de desempeño λ' en tratamientos con agregado de una baja o alta cantidad de detritos, con un tiempo corto o intermedio de descomposición y a densidades bajas o realistas.

	Estimate	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	1,17	4,6.10 ⁻³	251,41	<0,0001
Cantidad baja	-0,17	0,01	-27,67	<0,0001
Tiempo Int.	0,01	0,01	1,30	0,2022
Dens. realista	-0,03	0,01	-4,83	<0,0001
Cantidad baja × Tiempo int.	-0,02	0,01	-2,82	0,0082
Cantidad baja × Dens. realista	0,04	0,01	5,06	<0,0001
Tiempo int. × Dens. realista	-0,02	0,01	-2,94	0,0060

4.5. Discusión

En este capítulo se estudió la relación entre la selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de *Aedes aegypti* y el desempeño posterior de los individuos inmaduros en hábitats con diferentes cantidades y tiempos de descomposición de detritos. Se trabajó bajo la “hipótesis de preferencia de oviposición-desempeño de la descendencia” (PPH), según la cual las hembras ponen sus huevos en hábitats que maximizan el desempeño futuro de sus crías. En general, los resultados no apoyaron esta hipótesis. Las hembras eligieron en mayor medida recipientes en los que las larvas no mostraron un mejor desempeño ni siquiera a densidades bajas. El tratamiento *BInt*, que fue el más seleccionado para la puesta de huevos, fue el de peor desempeño tanto a densidades bajas como a densidades realistas, mientras que el tratamiento *ACor*, que fue el menos elegido por las hembras fue, junto con el tratamiento *AInt* fueron los dos de mejor desempeño. Por lo tanto, nuestros resultados no respaldaron la hipótesis de “preferencia de oviposición-desempeño de la descendencia”, según la cual, las hembras oviponen principalmente para maximizar el desempeño de sus crías. A densidades larvales representativas del número de huevos promedio puestos en cada uno de los tratamientos, el desempeño en los tratamientos más seleccionados fue aún peor. Estudios previos también han observado la existencia de una selección subóptima de sitios de

oviposición, en los que la preferencia de oviposición de las hembras no parece coincidir con el posterior desempeño de las larvas. Este fenómeno se registró para varias especies de insectos como lepidópteros y moscas (Ichiki y Nakamura 2007, Bowers y Schmitt 2013, Davis y Cipollini 2014), e incluso también para mosquitos (Heard 1994). En particular, los resultados de este estudio parecen coincidir con el trabajo de Wong et al. (2012) en el que los autores observaron que la supervivencia y el desarrollo de las larvas de *Ae. aegypti* fueron más pobres en los recipientes que las hembras seleccionaron con mayor frecuencia para la puesta de huevos.

La primera predicción planteaba que los huevos recibidos por cada uno de los recipientes serían proporcionales a la cantidad de detritos presentes en ellos. Los resultados no fueron consistentes con esta predicción. Las cantidades de huevos recibidos por cada uno de los recipientes no fueron proporcionales a la cantidad de detritos presentes en ellos como se esperaba. Los tratamientos con baja cantidad de detritos fueron más seleccionados que los tratamientos con alta cantidad de detritos. De manera similar, estudios anteriores han destacado que en ocasiones los recipientes con mayor contenido de materia orgánica no son los más elegidos por las hembras. Por ejemplo, en un estudio previo se observó que si bien la presencia de microorganismos en el agua de los recipientes fue un factor attractante para las hembras de *Ae. aegypti*, estas prefirieron infusiones preparadas con baja biomasa foliar por sobre aquellas con alta biomasa, que incluso en determinadas circunstancias hasta resultaron repelentes (Ponnusamy et al. 2010a). Incluso se ha visto que, en condiciones de campo, las poblaciones urbanas de *Ae. aegypti* no son capaces de discriminar entre recipientes con y sin materia orgánica (Leahy et al. 1978). En el mismo sentido, otro estudio registró un comportamiento similar, pero la falta de preferencia de oviposición se dio solamente en ambientes interiores de viviendas, mientras que en el exterior sí se observó una preferencia hacia recipientes con materia orgánica (Kroth et al. 2019). Se ha propuesto que esta elección indiscriminada podría ser una adaptación de esta especie a la vida en las ciudades, en donde este

comportamiento aumentaría la probabilidad de encontrar un sitio de oviposición (Powell y Tabachnick 2013, Juliano y Lounibos 2016).

Como era esperable que los recipientes con mayor tiempo de descomposición tengan una mayor disponibilidad de nutrientes para las larvas, la primera predicción además planteaba que a mayor tiempo de descomposición mayor sería la cantidad de huevos puestos. En este caso, el efecto del tiempo de descomposición no fue del todo claro, pero hubo una tendencia hacia mayores niveles de oviposición en recipientes con un tiempo de descomposición más largo. Esto era lo esperado en base a los resultados obtenidos en el capítulo 2, que sugirieron una preferencia de las hembras por poner huevos en recipientes con mayor tiempo de exposición a la intemperie, conteniendo detritos más antiguos. En el mismo sentido, un estudio anterior observó que las hembras de varias especies del género *Aedes* exhibieron las respuestas de oviposición más altas a las infusiones de materia orgánica con 20 días de antigüedad (Sant'ana et al. 2006).

Un resultado sorprendente fue el bajo número y proporción de huevos que recibió el tratamiento con alta cantidad de detritos y tiempo corto de descomposición. Una posible explicación para esto, es que una parte de los detritos colocados hayan quedado cerca de la superficie el agua obstruyendo la imagen especular de la misma a las hembras (Fig 4.3). Las hembras grávidas utilizan señales de distinto tipo para localizar potenciales sitios para oviponer y algunas de estas señales son del tipo visual (Wilton 1968, Bidlingmayer 1975). A diferencia de otras especies de mosquitos, para *Ae. aegypti* el acceso al agua es indispensable para la oviposición (Day 2016). Se ha visto anteriormente que la reflexión de la superficie del agua funciona como un estímulo visual que induce el comportamiento de oviposición (Kennedy 1942, Harrington et al. 2008). En función de esta hipótesis, sería esperable que en el otro tratamiento con alta cantidad suceda lo mismo, pero sin embargo esto no ocurrió. Aunque no se encontraron diferencias significativas entre los dos, el tratamiento de alta cantidad con tiempo intermedio de descomposición presentó un número y una proporción de huevos mucho más similar a los

tratamientos de baja cantidad que fueron los más seleccionados. Esta diferencia podría deberse a que el mayor tiempo de descomposición permitió que muchos de los detritos se depositen en el fondo del recipiente, permitiendo que el reflejo del agua quede más visible para las hembras. Esta posible explicación debería ser puesta a prueba en futuros estudios.

La aparente similar preferencia de las hembras por los otros tres tratamientos podría deberse al diseño en bloques al azar utilizado. Las hembras grávidas de *Ae. aegypti* tienen una tendencia a repartir sus huevos en varios criaderos en lugar de hacerlo en un solo sitio, comportamiento conocido en inglés como “skip-oviposition behaviour” (Fay y Perry 1965). Es posible que las señales visuales y químicas atrajeran a las hembras al grupo de ovitrampas colocadas en el cantero, pero que, una vez ahí, las hembras simplemente repartan los huevos entre los diferentes recipientes, ocultando la evidencia de atracción diferencial entre algunos de ellos. Aunque esta explicación no parece muy probable teniendo en cuenta la marcada preferencia registrada en el experimento del capítulo 2 de esta tesis.

En la segunda predicción, se planteaba que, a densidades bajas, los recipientes con mayor cantidad y mayor tiempo de descomposición de detritos registrarían los mejores desempeños, pero a densidades realistas más altas, el efecto positivo de la mayor disponibilidad de nutrientes se compensaría con el efecto negativo de competencia intraespecífica más fuerte en los recipientes más elegidos. Esta compensación no existió, por lo que los resultados no fueron consistentes con la predicción. Tanto a densidades bajas como realistas los recipientes con mayor cantidad de detritos fueron claramente los más beneficiosos para el desempeño de los individuos. En estos tratamientos no se observó un efecto negativo de una mayor competencia intraespecífica con densidades realistas, lo que probablemente se deba a que estas no resultaron un gran incremento con respecto a las densidades bajas (en el caso del tratamiento *ACor* el incremento fue de 20 a 33 larvas iniciales y, en el caso de *Alnt*, de 20 a 36 larvas iniciales). Esto coincide con los resultados obtenidos por

Maciá (2006) en los cuales, al alterar artificialmente a la mitad o al doble las densidades larvales encontradas en campo, no se detectaron efectos densodependientes.

El tiempo de descomposición tuvo efectos leves y solo impactó sobre el desempeño en situaciones donde se esperaba una mayor competencia, con cantidades bajas de detritos o mayores densidades. Sin embargo, este efecto no fue el esperado ya que el mayor tiempo de descomposición tuvo efectos negativos tanto sobre la supervivencia como sobre el índice de desempeño. Esto no coincide con los resultados observados en estudios previos para escalas de tiempo comparables, en los cuales un mayor tiempo de descomposición en general llevó a un mejor desempeño de los individuos. Por ejemplo, en el estudio de Westby y Juliano (2017) observaron que los individuos de *Ae. triseriatus* provenientes de hábitats de 8 semanas de antigüedad tuvieron mayor supervivencia, un desarrollo más rápido y una mayor longevidad de adultos que aquellos de hábitats de 4 semanas. Sin embargo, sí parece coincidir con lo observado en el estudio de Norman y Walker (2017) en el que las larvas criadas a densidades similares a las utilizadas en este trabajo crecieron más rápido y alcanzaron un tamaño corporal más grande en el tratamiento de hojas con 3 días de descomposición, comparado con el de 4 semanas. Una posible explicación para esto es que los detritos con pocos días de descomposición todavía se encontraban en las primeras etapas del proceso de acondicionamiento y aún contenían componentes solubles que estimularon la producción de microorganismos en la columna de agua de manera más fuerte que los detritos más antiguos que se encontraban en una etapa más avanzada de acondicionamiento (Pelz-Stelinski et al. 2010). Esta mayor disponibilidad de alimentos podría permitir un desarrollo más rápido y/o una mayor ganancia de tamaño corporal de los individuos.

Otro resultado inesperado fue el sesgo hacia los machos en los adultos emergidos cuando los valores de supervivencia fueron relativamente bajos. Estudios anteriores han reportado sesgos hacia alguno de los dos sexos y han explorado diferentes posibles explicaciones. Una de ellas es la tasa diferencial de eclosión de los huevos. Se ha visto que los huevos que contienen larvas macho

tienden a eclosionar más rápido que los que contienen larvas hembra (Elzinga 1961, Wood 1962). Este fenómeno no explica lo observado en este experimento, por un lado, porque ese predominio de machos se registró previamente solo en los primeros minutos de la inmersión de los huevos y aquí las larvas fueron colocadas en los recipientes 12 horas después de la misma. Y, por otro lado, porque como las larvas fueron repartidas en grupos al azar, el sesgo se debería registrar también en los recipientes con alta supervivencia, cosa que no sucedió, ya que cuando la supervivencia fue relativamente alta se registró una proporción de sexos muy cercana al 50%.

Estudios en especies de mosquitos que se desarrollan en huecos de árboles, han atribuido el sesgo hacia los machos a un desarrollo inmaduro más lento de las hembras, que aumentó su exposición en el campo a factores de mortalidad, particularmente la desecación de algunos huecos de árbol, provocando una mortalidad diferencial en las larvas hembra y por lo tanto un déficit en las hembras emergentes (Yates 1979). En el caso del presente estudio, obviamente la desecación no representó un factor de mortalidad, pero sí el estrés nutricional. Solo los recipientes con baja cantidad de detritos registraron un sesgo hacia los machos, lo que sugiere que los efectos negativos de la escasez de alimento podrían estar actuando con mayor fuerza en las hembras que en los machos. Esto coincide con observaciones realizadas en estudios de laboratorio, en los cuales la proporción machos/hembras fue mayor con las menores concentraciones de alimento para las larvas (Gunathilaka et al. 2018, Romeo Aznar et al. 2018). Y, además, son similares a los resultados obtenidos en condiciones de alta competencia intraespecífica (Bedhomme et al. 2003, Maciá 2009), en las cuales las hembras priorizan el tamaño corporal a expensas de otras características, con el fin de maximizar su eficacia biológica al aumentar su fecundidad. En estas condiciones la mayoría de las hembras mueren después de un largo período como larvas, tratando de acumular más reservas para alcanzar un mayor tamaño corporal. En cambio, los machos priorizan el tiempo de desarrollo lo que se cree que está relacionado con la ventaja que obtienen al emerger temprano y acceder a la cópula con hembras vírgenes. En el mismo sentido, otro estudio analizó el peso crítico que deben

alcanzar las larvas antes de que puedan empezar el proceso de metamorfosis y este peso crítico fue mayor para las larvas hembras que para los machos (Chambers y Klowden 1990).

Hubiera sido interesante contar con valores intermedios de supervivencia para validar el modelo acerca de la proporción de hembras que se muestra en la figura 4.6. Los datos del estudio de Romeo Aznar et al. (2018) parecen apoyarlo, ya que en el mismo se registró una proporción de hembras de 0,3 con una supervivencia total de 0,62, dato que estaría dentro del intervalo de confianza del 95% del modelo propuesto.

Si además de los resultados obtenidos en este trabajo, tenemos en cuenta que en estudios previos se observó que las hembras, en general, se sienten atraídas a recipientes que ya contengan individuos inmaduros (Soman y Reuben 1970, Wong et al. 2011, Gonzalez et al. 2015), la selección del sitio de oviposición podría contribuir aún más al hacinamiento de las larvas, aumentar los efectos de la competencia intraespecífica por alimento y jugar un papel importante en la regulación de la población de *Ae. aegypti*, especialmente afectando el número de hembras emergidas.

**Capítulo V: Efecto de la densodependencia en
condiciones naturales sobre el desempeño de los
individuos inmaduros de *Aedes aegypti***

5.1. Resumen

La competencia intraespecífica de las larvas de *Aedes aegypti* en los recipientes puede tener fuertes efectos sobre el desempeño de los individuos, repercutiendo en las características de los adultos y en la dinámica poblacional. El objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos competitivos densodependientes sobre el desempeño, y sus distintos componentes, a densidades y condiciones nutricionales comparables a las registradas en campo. Para esto se realizó un experimento de cría de larvas a dos densidades iniciales (10 o 50 larvas), agregando detritos naturales como recurso alimenticio para las mismas, con dos tasas de caída (baja y alta) y dos tiempos de acumulación (corto e intermedio). Se comparó la supervivencia, el tiempo de desarrollo, el tamaño de los adultos y el desempeño general entre tratamientos. Las altas tasas de caída y la baja densidad larval se asociaron con una mayor supervivencia mientras que el tiempo de acumulación no tuvo efectos significativos. Tanto para el tiempo de desarrollo, la longitud del ala y el desempeño general, se registraron evidencias de limitación nutricional con una baja tasa de caída, pero no con tiempo de acumulación corto. El desempeño pareció responder a la cantidad de alimento per cápita. En todos los tratamientos se manifestaron efectos densodependientes, pero con mayores magnitudes en los tratamientos con una baja tasa de caída. Los resultados sugieren que la tasa de caída de detritos que tienen los recipientes utilizados frecuentemente como criaderos por *Aedes aegypti* en ambientes urbanos, probablemente esté limitando las tasas de supervivencia, desarrollo y crecimiento de las larvas.

5.2. Introducción

La disponibilidad de alimentos y la densidad larval en los recipientes son determinantes importantes para el desarrollo y las características de los adultos de *Aedes aegypti*, por lo que muchos estudios se han enfocado en estas variables (Legros et al. 2009). Experimentos anteriores que han evaluado los efectos de la competencia intraespecífica de las larvas, han registrado que un aumento en la densidad puede aumentar el tiempo de desarrollo y disminuir la longevidad, el tamaño y el peso de los adultos (Bedhomme et al. 2003, Mitchell-Foster et al. 2012, Steinwascher 2018, Qureshi et al. 2023). Sin embargo, dentro de estos estudios no son muchos los casos en los que se representan condiciones similares a aquellas encontradas en los hábitats larvales naturales.

El tipo de alimento que reciben las larvas puede influir en la manera en que estas asignan energía para la obtención de recursos y la destinan para las diferentes funciones (Arrivillaga y Barrera 2004). Por lo que, para abordar el estudio de la densodependencia con un enfoque realista, podría ser importante la utilización de alimentos naturales teniendo en cuenta las cantidades que reciben las larvas en campo. Además, trabajar con agregados periódicos puede ser una buena manera de representar el proceso de caída de detritos a un recipiente de manera similar a como sucede naturalmente. Estudios previos han utilizado el agregado de detritos en pulsos para simular las raciones que reciben las larvas de *Ae. aegypti* en la naturaleza a lo largo de su desarrollo (Huxley et al. 2022).

Como se ha descrito en capítulos anteriores, un recipiente expuesto a la intemperie tendrá la posibilidad de acumular detritos, lo cual se ha visto que puede ser determinante para el desempeño de las larvas. Dentro del acumulado, se encontrarán detritos en diferentes etapas del proceso de descomposición, lo que, según se ha visto en algunos estudios previos, puede alterar la disponibilidad de los nutrientes para las larvas (Norman y Walker 2017). Sin embargo, en los capítulos anteriores de esta tesis, no se han registrado con claridad efectos positivos de un mayor

tiempo de descomposición de los detritos para el desempeño de las larvas. En el capítulo 3, el tiempo largo de acumulación no favoreció significativamente el desempeño de las larvas y, en el capítulo 4, incluso se observó que un tiempo corto de descomposición puede representar mejores condiciones para el desempeño que un tiempo intermedio en situaciones de alta competencia intraespecífica.

Otro aspecto fundamental a tener en cuenta al momento de realizar experimentos para estudiar la densodependencia son las densidades larvales utilizadas. En particular, es importante saber qué sucede a densidades larvales relativamente bajas, una situación que se encuentra con frecuencia en las poblaciones naturales y que no es comúnmente representada en experimentos manipulativos. En general, los estudios que tienen como objetivo evaluar el efecto de la densidad sobre el desarrollo de las larvas observan una relación negativa del desempeño, sobre todo de la supervivencia, con las densidades iniciales en el recipiente. Sin embargo, la mayoría de estos experimentos se realizaron con densidades muy superiores a las registradas en campo y su utilidad para predecir la dinámica de las poblaciones de campo es limitada (Russell 1986, Bargielowski et al. 2011, Steinwascher 2018, Qureshi et al. 2023).

No son muchos los estudios que hayan estimado las densidades larvales en criaderos naturales dentro del Área Metropolitana de Buenos Aires. En uno de ellos, para recipientes de pequeño volumen (1 L o menos) comparables a los utilizados en este trabajo, se registró una densidad promedio de 0,193 larvas/ml, con un rango entre 0,074 y 0,460 larvas/ml (Maciá 2006). En otro estudio similar, sobre 66 recipientes ubicados dentro de viviendas particulares, se registró una densidad promedio de 0,237 larvas/ml, con un rango entre 0,002 y 2,480 larvas/ml (De Majo 2023). En este último estudio se encontraron muchos recipientes con densidades larvales relativamente bajas, con casi un tercio de los mismos por debajo de 0,05 larvas/ml.

En el estudio llevado a cabo por Maciá (2006), al modificar densidades larvales a la mitad y al doble en recipientes naturales, no se observaron efectos significativos en la producción de biomasa

final, el tiempo de desarrollo de las hembras y la fecundidad. En un estudio de laboratorio realizado por el mismo autor, al poner a prueba varias densidades larvales iniciales cubriendo un amplio rango, la densidad más baja en la que los componentes del desempeño se vieron claramente afectados negativamente fue de 0,37 larvas/ml, una densidad mayor a las registradas generalmente en campo (Maciá 2009). Sin embargo, las cantidades de alimento utilizadas en este experimento fueron más altas que las que se suele encontrar en los criaderos, por lo que podría no ser representativo de lo que sucede en la naturaleza. En el capítulo 3 de esta tesis, se observó que, aun a densidades relativamente bajas, las larvas de *Ae. aegypti* estuvieron limitadas nutricionalmente en recipientes que recibieron naturalmente muy bajas cantidades de detritos.

Objetivo:

Evaluar los efectos de la densidad larval sobre el desempeño de *Aedes aegypti* a densidades y condiciones nutricionales comparables a las registradas en campo.

Hipótesis y predicciones

La hipótesis planteada es que, dentro del rango de la calidad nutricional encontrada en recipientes en campo, el desempeño durante el desarrollo y la magnitud de los efectos competitivos están determinados por la disponibilidad de alimento para las larvas.

Las predicciones son:

(1) Se podrán observar efectos de limitación nutricional en los recipientes con menores tasas de caída o tiempos de acumulación de detritos, incluso a bajas densidades larvales.

(2) La magnitud de los efectos densodependientes será menor en los recipientes que reciban una mayor tasa de caída de detritos y/o con tiempo de acumulación más largos.

5.3. Materiales y Métodos

5.3.1. Diseño experimental

Se realizó un experimento durante el verano de Buenos Aires, entre los meses de enero y marzo, en el cual se estudió el desarrollo de larvas recién eclosionadas hasta la emergencia de los adultos. La unidad experimental consistió en un recipiente plástico de 250 ml conteniendo 200 ml de agua, en el cual fueron criadas larvas de *Aedes aegypti* a dos densidades larvales iniciales y al cual se le agregaron detritos naturales como recurso alimenticio para las mismas, con dos tasas de agregado y dos tiempos de acumulación.

Los detritos fueron colectados en las semanas previas al inicio de la cría de larvas, mediante la colocación de alrededor de 100 recipientes colectores en canteros con vegetación de la vía pública cubriendo un área de 21 ha del barrio de Parque Chacabuco, Ciudad de Buenos Aires (34°63' S; 58°43' O). Estos colectores consistieron en macetas de plástico de 11 cm de diámetro, con pequeñas perforaciones en la base para evitar la acumulación de agua, cuya función fue retener a los detritos que caigan dentro (Fig. 5.1).



Figura 5.1. A) Imagen de uno de los colectores colocados en canteros de la vía pública y B) detalle del colector.

Una vez por semana el contenido de todos los colectores fue retirado y colocado en estufa a 50° durante 48 horas. Luego de esto se realizó un particulado manual de los detritos, reduciéndolos a pequeños fragmentos que se distribuyeran de manera homogénea, quedando los más grandes con una superficie aproximada de 4mm² y descartando los que no puedan reducirse manualmente a ese tamaño (por ejemplo, algunas ramas). El particulado de los detritos se fraccionó en porciones de 0,015 g y 0,15 g que se almacenaron en cápsulas de plástico hasta el momento de su colocación a los recipientes (Fig. 5.2).



Figura 5.2. Detalle de las cápsulas con las porciones correspondientes a una tasa baja (izquierda) y una tasa alta (derecha) de caída de detritos. Las porciones fueron agregadas cada tres días a los recipientes hasta la emergencia de los adultos.

Se definieron 3 factores con 2 niveles cada uno que se combinaron en 8 tratamientos distintos. Los factores y sus respectivos niveles fueron: 1) la tasa de caída de detritos en los recipientes: baja = 0,015 g cada 3 días y alta = 0,15 g cada 3 días (equivalentes a 0,035 g/sem y 0,35 g/sem respectivamente); 2) el tiempo de acumulación de los detritos (es decir, la anticipación con respecto al nacimiento de las larvas con que se empezaban a colocar en los recipientes): corto = 2 días e intermedio = 20 días; y 3) la densidad larval: 10 y 50 larvas iniciales por recipiente (Fig. 5.3).

La elección de los tiempos de acumulación corto e intermedio se realizó en base a los resultados de capítulos anteriores, ya que fueron los dos tiempos que mostraron efectos sobre el desempeño.

Por otro lado, las densidades larvales iniciales se eligieron con el criterio de que sean representativas de aquellas registradas en campo (Maciá 2006, De Majo 2023). Las 50 larvas iniciales equivalen a una densidad de 0,25 larvas/ml que está cerca del promedio registrado en estos estudios y las 10 larvas iniciales equivalen a una densidad de 0,05 larvas/ml, un valor mucho menor al promedio pero que no es atípico en criaderos naturales.

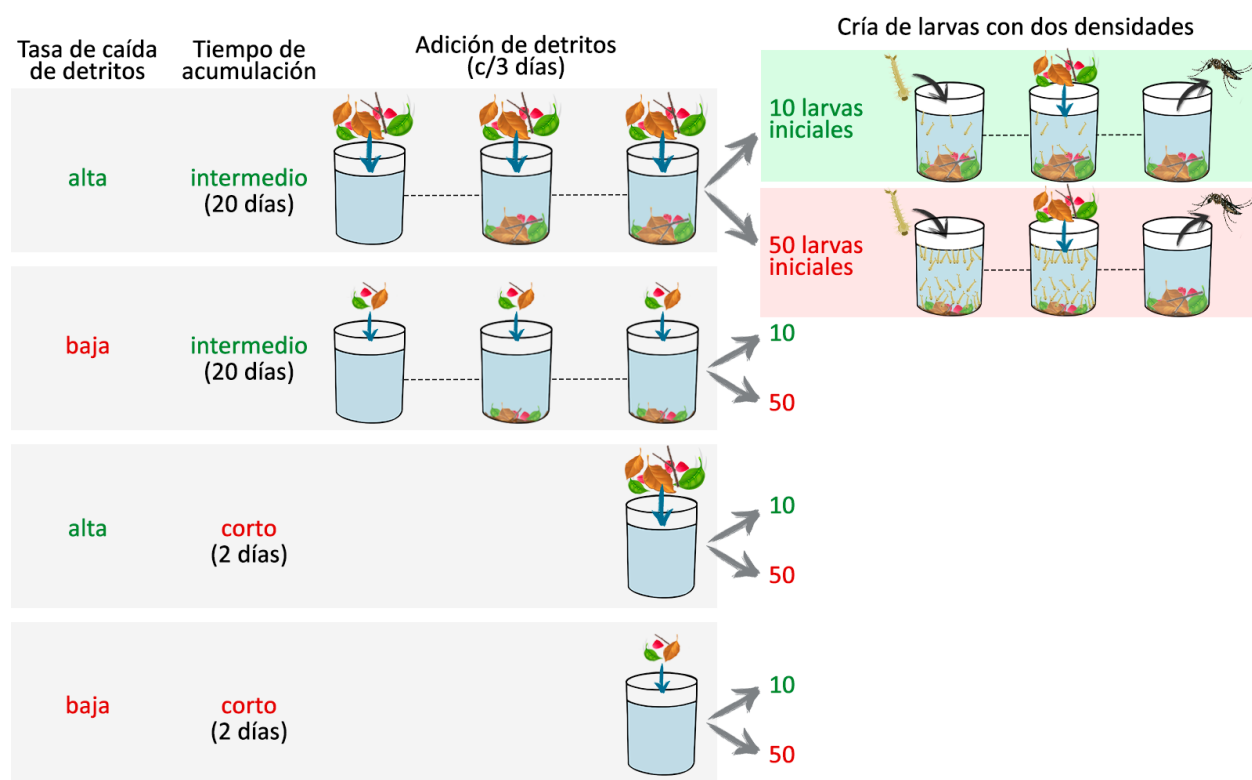


Figura 5.3. Diseño y secuencia temporal del experimento. Los tratamientos representaron 8 diferentes situaciones de recipientes artificiales dejados a la intemperie mediante la combinación de dos tasas de caída de detritos, dos tiempos de acumulación y dos densidades larvales. Los detritos continuaron agregándose hasta la muerte o emergencia de todos los individuos del recipiente.

El agregado de detritos a los recipientes se realizó periódicamente definiendo una tasa de adición. Se eligió trabajar con agregados periódicos para representar el proceso de caída de detritos de una manera más fiel a cómo sucede en la naturaleza. Estas tasas fueron definidas en base a los resultados de los experimentos descriptos en los capítulos 2 y 3, asignándoles valores cercanos a las tasas de caída mínimas y máximas registradas en campo, con el propósito de representar dos situaciones contrastantes de un recipiente dejado a la intemperie bajo vegetación en una vivienda (anexo 2).

Cada 3 días, una fracción de detritos de 0,015 g o 0,15 g se agregó a los recipientes desde 2 o 20 días antes de la colocación de las larvas hasta la muerte o emergencia de todos los individuos del recipiente. El número de réplicas por tratamiento fue 12, las cuales se distribuyeron en el tiempo en 3 tandas de 4 réplicas cada una, separadas entre sí por 6 días, para permitir que el monitoreo de los recipientes y el procesamiento de los individuos pueda ser realizado diariamente.

Se obtuvieron huevos de *Ae. aegypti* mediante ovitrampas colocadas en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires en el marco de un programa de monitoreo realizado por nuestro grupo de investigación. Se indujo la eclosión de los huevos mediante una inmersión con agua corriente declorada. Este procedimiento se repitió 3 veces con un subgrupo de huevos definido al azar para cada una de las tandas. Una vez agregadas las larvas recién nacidas (menos de 12 hs desde la eclosión) cada recipiente fue inspeccionado diariamente, y se procedió del mismo modo que para el experimento del capítulo 3: las pupas fueron transferidas a recipientes individuales, los adultos emergidos fueron congelados y posteriormente se registró el sexo y se les midió la longitud de las alas (para más detalle ver sección 3.2.2).

5.3.2. Análisis de datos

Se comparó la supervivencia de los estados inmaduros, el tiempo de desarrollo, el tamaño de los adultos y el desempeño general entre tratamientos mediante modelos mixtos lineales

generalizados (GLMM). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.6.1 (R Core Team 2019).

5.3.2.1. Supervivencia

Para cada réplica, la supervivencia se estimó como el número de individuos que alcanzaron la etapa adulta dividido por el número inicial de larvas. El número de individuos que alcanzaron la etapa adulta se analizó mediante GLMM, utilizando la distribución binomial y la función de enlace logit. La tasa de caída, el tiempo de acumulación y la densidad larval inicial se incluyeron como efectos fijos junto a las dobles y triple interacción entre ellas. La tanda se incluyó como variable aleatoria. Para evaluar las diferencias significativas entre los tratamientos se realizaron comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

5.3.2.2. Tiempo de desarrollo

Se estimó el tiempo de desarrollo para cada individuo como el tiempo desde el primer estadio larval (12 h después de la inmersión de los huevos) hasta la emergencia del adulto (para individuos que completaron el desarrollo). Se comparó el tiempo total de desarrollo entre los tratamientos mediante GLMM, utilizando la familia gamma y la función de enlace log. Se incluyeron como efectos fijos: la tasa de caída de detritos, el tiempo de acumulación de detritos, la densidad larval inicial, el sexo y todas las interacciones entre las variables. La identidad del recipiente y la tanda se incluyeron como variables aleatorias. Para evaluar las diferencias significativas entre los tratamientos se realizaron comparaciones a posteriori mediante el test LSD de Fisher con la corrección de Benjamini & Hochberg para comparaciones múltiples (Benjamini y Hochberg 1995).

5.3.2.3. Longitud alar

Con la medición del ala izquierda y derecha se calculó la longitud promedio del ala para cada individuo. Esta variable se comparó entre tratamientos mediante los mismos análisis que se utilizaron para comparar el tiempo de desarrollo, aunque en este caso utilizando la distribución normal y la función identidad como función de enlace.

5.3.2.4. Desempeño

Se utilizaron la supervivencia, el tiempo de desarrollo y la longitud del ala de las hembras para calcular el índice integrado de desempeño λ' en cada recipiente (ver sección 3.2.2.5). Se evaluó el efecto del tratamiento sobre el λ' mediante los mismos análisis que se utilizaron para comparar la supervivencia, pero en este caso utilizando la distribución normal y la función de enlace identidad. Además, se relacionó el desempeño con la cantidad de detritos acumulada hasta la emergencia de los primeros adultos, calculada sumando los agregados periódicos para cada recipiente hasta 7 días después de la eclosión.

5.4. Resultados

5.4.1. Supervivencia

La supervivencia presentó mucha sensibilidad a la variación en la densidad larval. Al comparar tratamientos con distinta densidad larval y manteniendo constantes las otras variables, siempre se observaron efectos significativos, con menores valores de supervivencia en las densidades más altas. Los recipientes que tuvieron 10 larvas iniciales presentaron una supervivencia promedio de 94% con valores entre el 70% y 100% en todos los casos, mientras que los recipientes con 50 larvas iniciales presentaron una supervivencia promedio del 66% y mucha más variabilidad, con recipientes en donde no sobrevivió ningún individuo hasta recipientes con supervivencia óptima (Fig. 5.4).

La tasa de caída de detritos sí presentó efectos significativos sobre la supervivencia, que fueron más evidentes con 50 larvas iniciales. En esos casos se observó que cuando la tasa de caída fue alta, la supervivencia aumentó del 56% al 76%. En cambio, el tiempo de acumulación no presentó efectos significativos sobre la supervivencia, ni tampoco lo hicieron las interacciones entre los factores (Tabla 5.1).

En promedio, la menor supervivencia se registró en el tratamiento *Baja/Cor/50* con un 54% de supervivientes, es decir una emergencia promedio de 27 adultos de las 50 larvas iniciales (min = 20 y max = 31). Sin embargo, los recipientes con los menores valores de supervivencia se registraron en los tratamientos con 50 larvas iniciales, pero tiempo intermedio de descomposición. En uno de estos recipientes, correspondiente al tratamiento con baja tasa de caída, murieron todas las larvas, pero representando un caso atípico, ya que la supervivencia en el resto de los recipientes de su mismo tratamiento estuvo entre el 42% y 78%. En cambio, el tratamiento *Alta/Int/50* registró una gran variabilidad, con dos recipientes que presentaron una supervivencia óptima como también tres recipientes con una supervivencia por debajo del 25% y en uno de esos casos con la emergencia solo de un macho, el cual fue excluido de análisis posteriores.

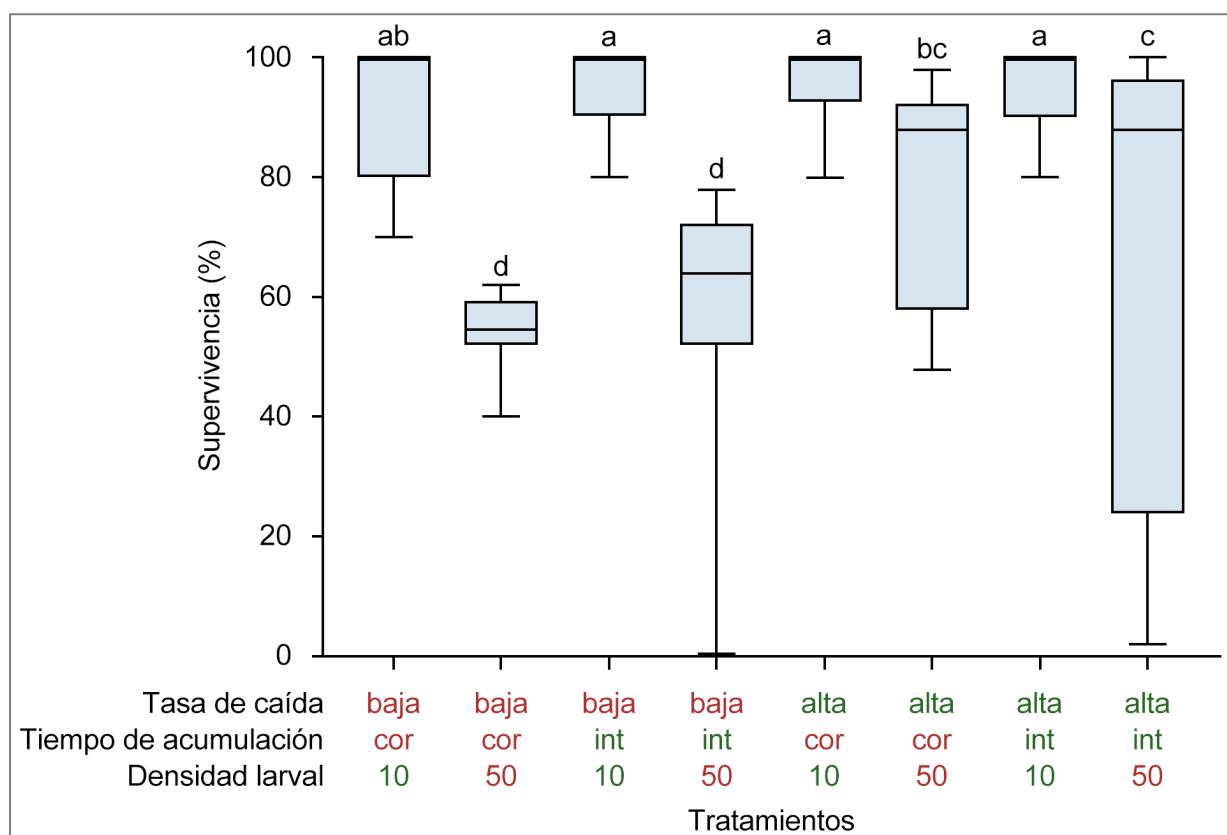


Figura 5.4. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de la supervivencia en tratamientos con diferente tasa de caída de detritos (baja y alta), con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales). Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 5.1. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para la supervivencia de *Aedes aegypti* con una tasa semanal de caída de detritos baja o alta, con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales).

	Estimado	Error Est.	z-valor	p-valor
(Intercept)	1,36	0,33	4,14	<0,0001
tasa baja	-0,98	0,33	-2,95	0,0031
tiempo int	0,07	0,33	0,21	0,8356
densidad larval 10	2,58	0,37	6,91	<0,0001

5.4.2. Tiempo de desarrollo

Se registró un fuerte efecto de la combinación entre la tasa de caída y la densidad larval sobre el tiempo de desarrollo, ya que los tratamientos con baja tasa y 50 larvas iniciales presentaron un alargamiento muy notorio del tiempo de desarrollo. Sin embargo, aunque más débiles, también se registraron efectos del tiempo de acumulación y el sexo. En este caso, la interacción *tasa × tiempo × densidad × sexo* tuvo efectos significativos sobre el tiempo de desarrollo (Tabla 5.2).

La tasa de caída presentó un claro efecto sobre el tiempo de desarrollo. Con una tasa alta de caída de detritos se registraron los menores tiempos de desarrollo, siendo subóptimos en el tratamiento con tiempo corto de acumulación y 50 larvas iniciales, y óptimos en los otros 3, con un promedio de 7 días para los machos y 8 días para las hembras.

En los recipientes con tasa baja de caída se registró un alargamiento muy notorio del tiempo de desarrollo especialmente cuando fueron 50 las larvas iniciales. Por ejemplo, en las hembras, el tiempo de desarrollo promedio por recipiente estuvo entre 24 y 38 días, mientras que en todos los otros tratamientos siempre se mantuvo por debajo de los 21 días (Fig. 5.5).

Los dos tratamientos con tasa baja y 10 larvas iniciales respondieron muy distinto en cuanto al tiempo de desarrollo. Por un lado, el tratamiento con un tiempo corto de acumulación presentó tiempos de desarrollo intermedios, con valores entre 9 y 16 días para los machos y entre 11 y 21 días para las hembras. Mientras que, el tratamiento con un tiempo intermedio de acumulación fue el único que, a pesar de tener una baja tasa de detritos, presentó valores similares a aquellos con alta tasa.

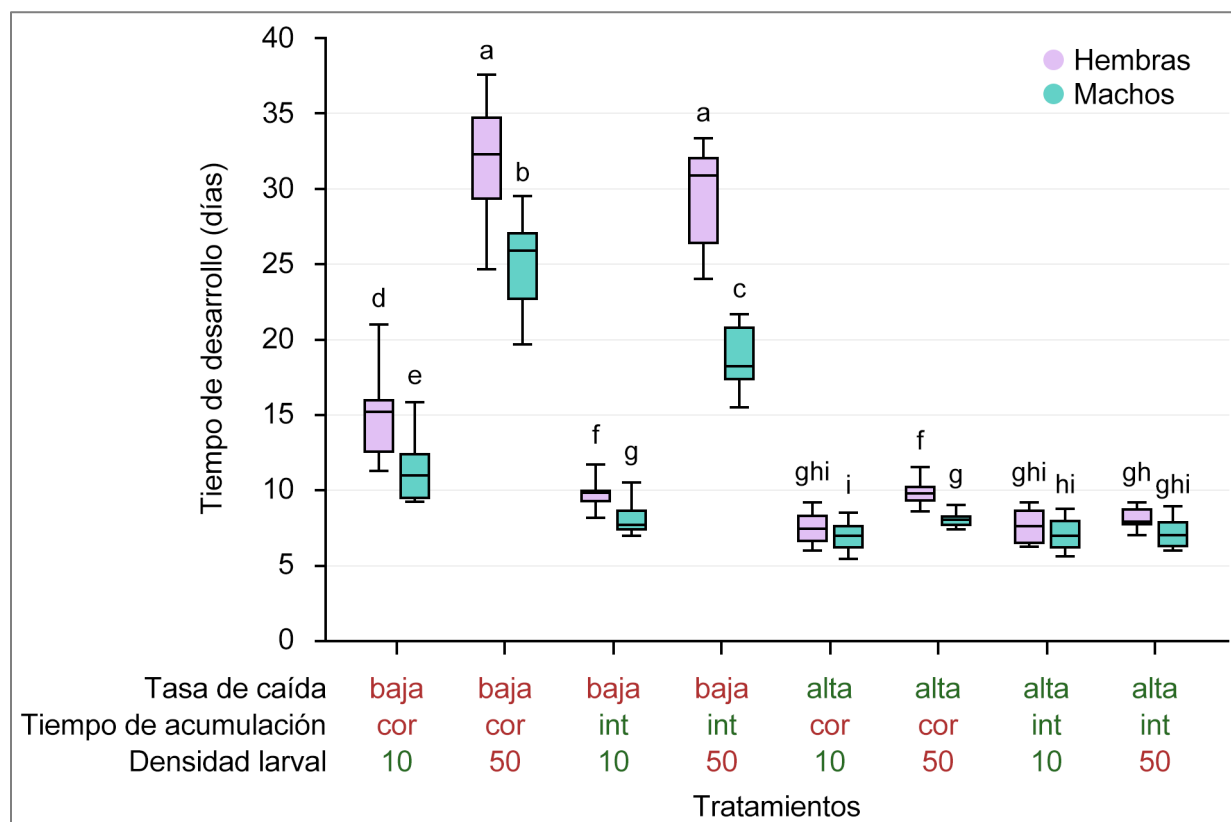


Figura 5.5. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) del tiempo de desarrollo promedio (en días) por recipiente para hembras y machos en tratamientos con diferente tasa de caída de detritos (baja y alta), con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales). Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 5.2. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para el tiempo de desarrollo de *Aedes aegypti* con una tasa semanal de caída de detritos baja o alta, con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales).

	Estimado	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	2,01	0,06	32,70	<0,0001
Tasa baja	0,69	0,06	10,80	<0,0001
Densidad 50	0,27	0,06	4,40	<0,0001
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i>	-0,44	0,09	-4,80	<0,0001
Tasa baja × Densidad 50	0,47	0,09	5,49	<0,0001
Tasa baja × Sexo macho	-0,35	0,03	-10,25	<0,0001
Densidad 50 × Sexo macho	-0,12	0,05	-2,42	0,0153
Tasa alta × Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50	-0,22	0,09	-2,49	0,0127
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50	0,35	0,09	3,99	0,0001
Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50 × Sexo macho	0,09	0,03	2,86	0,0042
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i> × Dens. 10 × Sexo macho	0,22	0,07	3,01	0,0026
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i> × Dens. 50 × Sexo macho	0,31	0,05	6,38	<0,0001

5.4.3. Longitud alar

La longitud de ala respondió según lo esperado en casi todos los casos. En general, se registraron mayores longitudes a tasas altas de caída, tiempos de acumulación intermedio y 10 larvas iniciales (Fig. 5.6). La interacción *tasa × tiempo × densidad × sexo* tuvo efectos significativos sobre la longitud alar (Tabla 5.3). Al comparar los tratamientos con baja tasa de caída y 50 larvas iniciales, se observó que con un tiempo de acumulación intermedio existió una tendencia en los machos hacia una menor longitud de ala que con tiempo de acumulación *corto*, lo cual resultó inesperado ya que sus tiempos de desarrollo habían sido claramente menores.

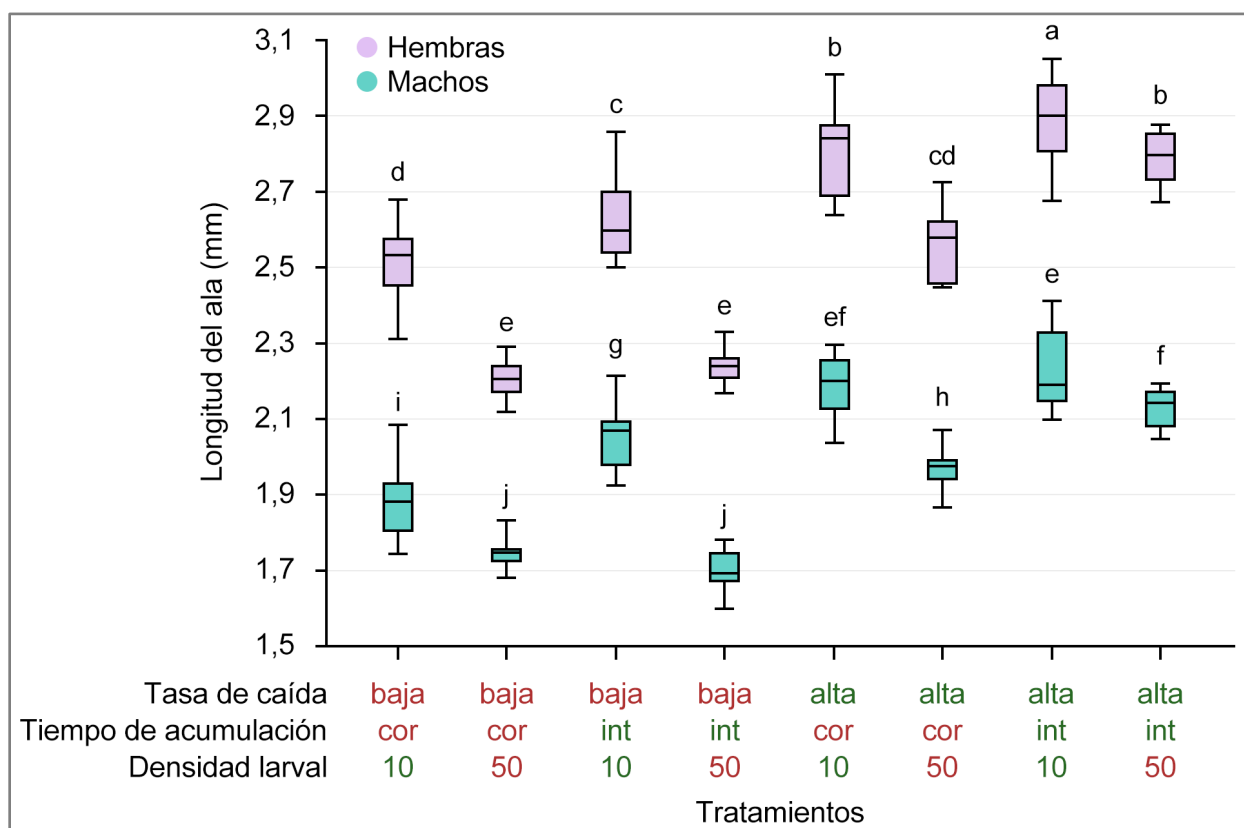


Figura 5.6. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de la longitud del ala promedio por recipiente para machos y para hembras en tratamientos con diferente tasa de caída de detritos (baja y alta), con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales). Letras distintas indican diferencias significativas.

Tabla 5.3. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para la longitud alar de *Aedes aegypti* con una tasa semanal de caída de detritos baja o alta, con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales).

	Estimado	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	2,82	0,03	110,95	<0,0001
Tasa baja	-0,31	0,04	-8,30	<0,0001
Tiempo <i>Int</i>	0,09	0,04	2,37	0,0198
Densidad 50	-0,25	0,03	-7,73	<0,0001
Sexo macho	-0,63	0,03	-23,95	<0,0001
Tasa alta × Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50	0,14	0,05	2,95	0,0041
Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50 × Sexo macho	-0,06	0,02	-2,93	0,0034
Tasa baja × Densidad 50 × Sexo macho	0,16	0,04	3,66	0,0003
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i> × Dens. 10 × Sexo macho	0,14	0,05	2,56	0,0106

5.4.4. Índice de desempeño

Todos los λ' fueron superiores a 1, exceptuando a los dos recipientes en los que no sobrevivieron hembras. Se observaron efectos fuertes de la tasa de caída y de la densidad larval, y efectos más débiles del tiempo de acumulación (Fig. 5.7). La triple interacción *tasa* × *tiempo* × *densidad* tuvo efectos significativos sobre el desempeño (Tabla 5.4).

Los mayores valores de λ' se registraron en el tratamiento *Alta/Int/10*, con un promedio de 1,23, lo cual era esperable ya que contaba con las mejores condiciones para la acumulación de detritos (alta tasa y tiempo largo) y con una baja densidad de larvas para repartirlos. El tratamiento *Alta/Cor/10* presentó valores muy cercanos al óptimo con un λ' promedio de 1,22, y no se encontraron diferencias significativas entre ellos. Los otros dos tratamientos con tasa alta de caída, es decir los que iniciaron con 50 larvas, presentaron valores subóptimos de λ' . En el tratamiento con tiempo de acumulación corto el λ' promedio fue de 1,17, mientras que en el tratamiento con tiempo de acumulación intermedio fue de 1,19. A pesar de la gran variabilidad de este último,

ambos tratamientos se diferenciaron significativamente entre sí, como también de los tratamientos con 10 larvas iniciales.

Dentro de los tratamientos con una baja tasa de caída, el tratamiento con tiempo de acumulación intermedio y 10 larvas iniciales, con un λ' promedio de 1,19, fue el único que presentó desempeños similares a aquellos con alta tasa, tal como se observó para el tiempo de desarrollo. El tratamiento *baja/Cor/10* presentó un desempeño intermedio, con un λ' promedio de 1,14. Por último, los menores valores de λ' (sin tener en cuenta a aquellos recipientes con $\lambda' = 0$) se registraron en los tratamientos con baja tasa y 50 larvas iniciales. Entre estos dos tratamientos tan solo se observó una ligera tendencia hacia mejores desempeños en el tratamiento de tiempo de acumulación intermedio, pero sin detectarse diferencias significativas.

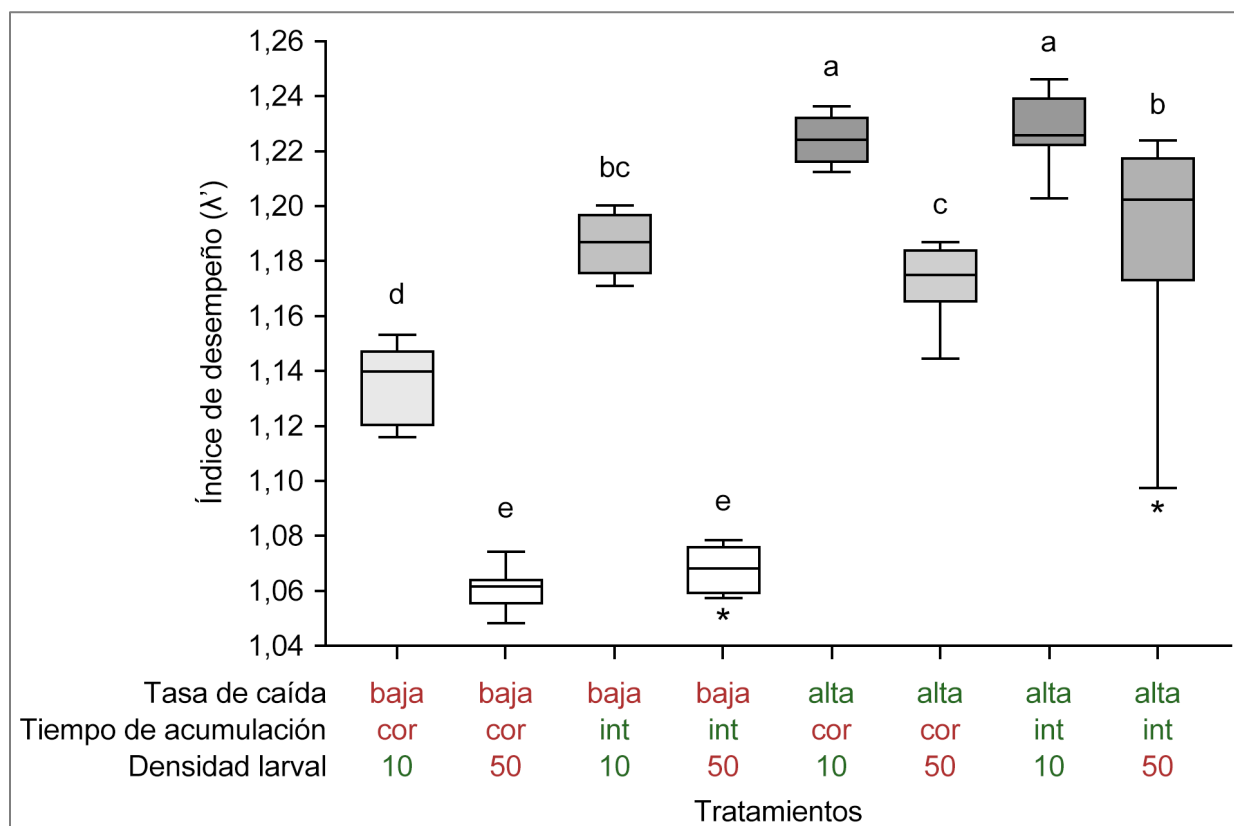


Figura 5.7. (mediana, Q1, Q3 y rango) de los índices de desempeño (λ') en tratamientos con diferente tasa de caída de detritos (baja y alta), con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales). Letras distintas indican diferencias significativas. Los asteriscos indican tratamientos que tuvieron un recipiente con $\lambda' = 0$.

Tabla 5.4. Estimación de parámetros de los efectos fijos del modelo para el índice de desempeño de *Aedes aegypti* con una tasa semanal de caída de detritos baja o alta, con tiempo de acumulación corto (*Cor*) o intermedio (*Int*) y diferentes densidades larvales (10 o 50 larvas iniciales).

	Estimado	Error Est.	t-valor	p-valor
(Intercept)	1,22	0,01	203,41	<0,0001
Tasa baja	-0,09	0,01	-12,38	<0,0001
Densidad 50	-0,05	0,01	-7,26	<0,0001
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i>	0,05	0,01	4,52	<0,0001
Tasa baja × Densidad 50	-0,02	0,01	-2,29	0,0248
Tasa baja × Tiempo <i>Int</i> × Densidad 50	-0,05	0,01	-3,65	0,0005

Considerando los detritos acumulados en el recipiente hasta la emergencia de los primeros adultos, se puede observar que cuando aumentó la cantidad de detritos acumulados por cada larva inicial (de acá en adelante referido como “ración”), también aumentó el desempeño (Fig. 5.8).

Entre los tratamientos con menores raciones y peores desempeños, correspondientes a los tratamientos con baja tasa y 50 larvas iniciales, se observó un decrecimiento muy leve a pesar de que los recipientes con tiempo de acumulación intermedio colectaron 2,5 veces más detritos hasta la emergencia de los primeros adultos que los recipientes con tiempo de acumulación corto. De manera similar, en los tratamientos con alta tasa y 10 larvas iniciales, que presentaron las mayores raciones, también se observó una diferencia muy leve en cuanto a su desempeño a pesar de que los recipientes con tiempo de acumulación intermedio también colectaron 2,5 veces más detritos hasta la emergencia de los primeros adultos que los recipientes con tiempo de acumulación corto.

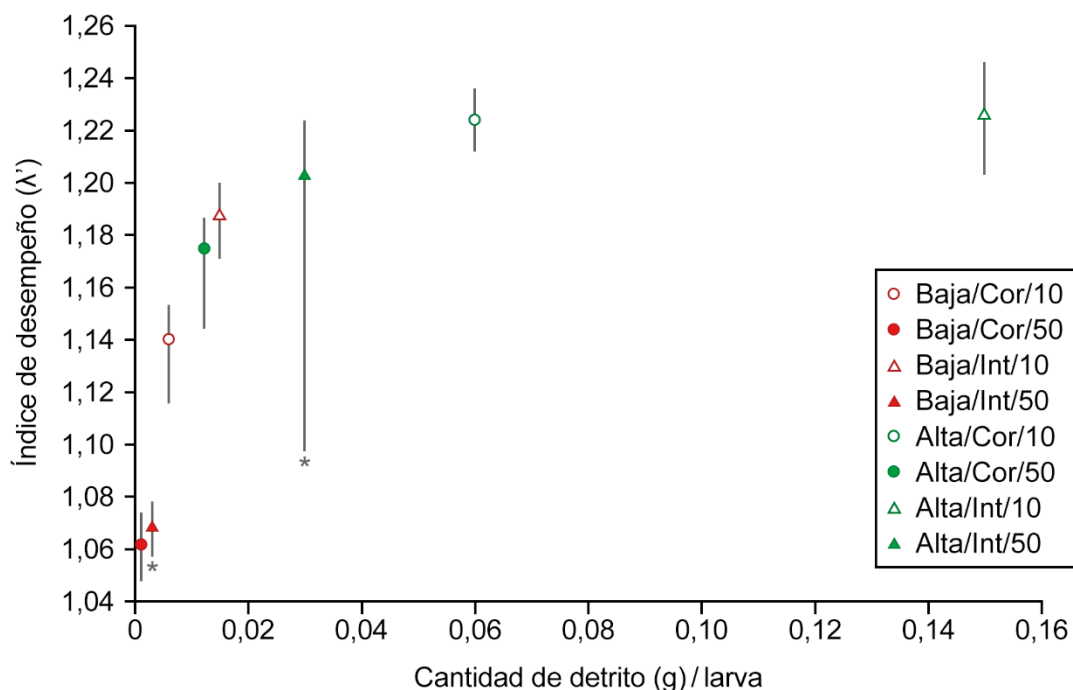


Figura 5.8. Índice de desempeño λ' (mediana y rango) para cada tratamiento en función de los gramos de detrito acumulados (al momento de la emergencia de los primeros adultos) por cada larva inicial. Los asteriscos indican tratamientos que tuvieron un recipiente con $\lambda' = 0$.

Al graficar el índice de desempeño promedio en función del número de larvas iniciales en cada tratamiento se puede observar que, como era esperable, todos presentaron pendientes negativas indicando la existencia de efectos densodependientes, pero particularmente, los tratamientos con una baja tasa de caída de detritos presentaron pendientes más pronunciadas (mayores en módulo) que los tratamientos con una alta tasa de caída (Fig. 5.9).

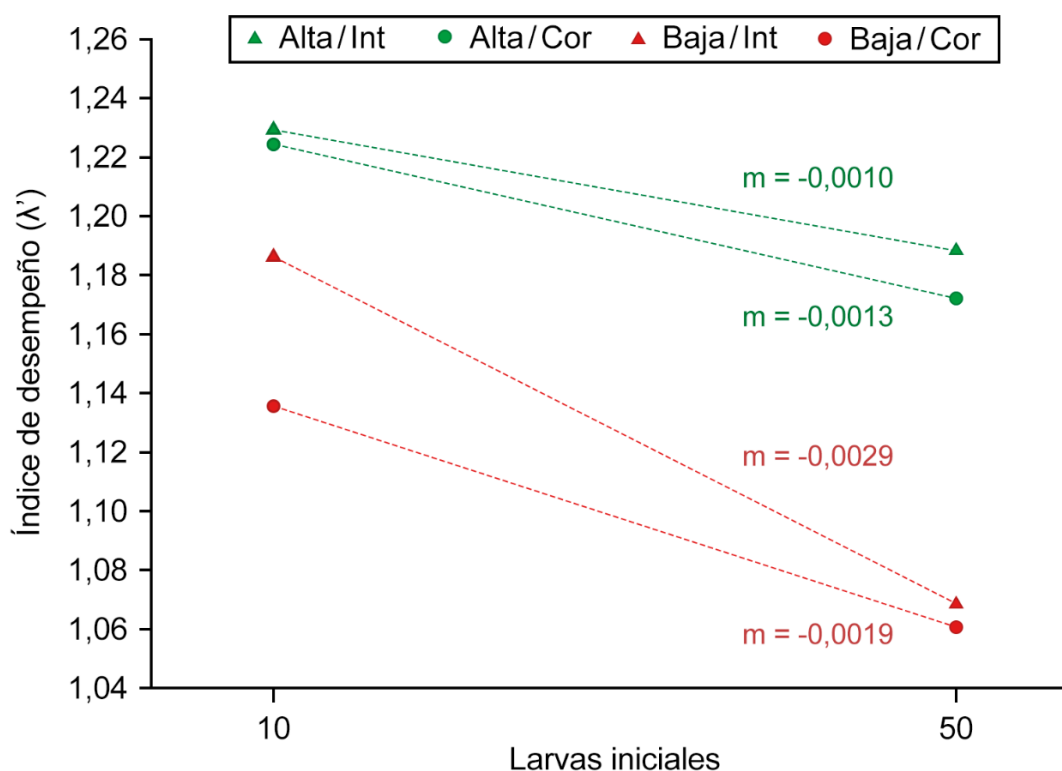


Figura 5.9. Índice de desempeño λ' promedio para cada tratamiento en función del número de larvas iniciales. m = pendiente del ajuste lineal.

5.5. Discusión

En este capítulo se puso a prueba la hipótesis de que, dentro del rango de la calidad nutricional encontrada en recipientes en el campo, el desempeño durante el desarrollo y la magnitud de los efectos competitivos están determinados por la disponibilidad de alimento para las larvas. Como primera predicción se planteó que, con bajas tasas de caída o tiempos de acumulación cortos, iba a

existir una limitación nutricional en los recipientes. Los resultados fueron consistentes solo en parte con esta primera predicción. Se registraron efectos de limitación nutricional claros en recipientes con una baja tasa de caída, pero no tan claros con un tiempo de acumulación corto. En los recipientes con bajas tasas de caída el desempeño disminuyó significativamente, pero solo en algunos casos el corto tiempo de acumulación de detritos influyó negativamente sobre el desempeño. Aunque el desempeño se vio afectado, no se registraron valores de supervivencia promedio por debajo del 50% lo que sugiere que existe una buena tolerancia a las condiciones de baja disponibilidad nutricional en los recipientes de campo.

Como segunda predicción, se planteó que la magnitud de los efectos densodependientes sería menor en los recipientes con mayor disponibilidad de alimento. Nuevamente, los resultados fueron consistentes solo en parte con la segunda predicción. Aun sin utilizar densidades altas dentro del rango de las densidades que se encuentran en la naturaleza, al comparar tratamientos que solo se diferenciaron en su densidad, el desempeño fue siempre menor en aquellos con mayor densidad de larvas. Pero esta diferencia fue menor entre los recipientes con alta tasa caída, mientras que los efectos del tiempo de acumulación no fueron claros.

Así como se observó en otros estudios que utilizaron recipientes representativos de aquellos que se encuentran en campo, la supervivencia fue significativamente menor para densidades iniciales más altas (Juliano 1998, Braks et al. 2004). Si la dependencia de la densidad resulta únicamente de la competencia intraespecífica por el alimento, entonces es esperable que agregar detritos a un recipiente tenga efectos equivalentes a reducir el número de larvas en el mismo. Sin embargo, la supervivencia se vio afectada principalmente por la densidad inicial de larvas y más débilmente por la tasa de caída de detritos, pero no por las interacciones entre ellos, ni por el tiempo de acumulación. Una posible interpretación de esto es que los efectos densodependientes observados sobre la supervivencia no se deben únicamente a una limitación nutricional. A altas densidades, la actividad de alimentación puede verse obstaculizada por la presencia de otros individuos, lo que da

como resultado una reducción en la eficiencia de la explotación de nutrientes (Wada 1965). Trabajos anteriores han documentado que el contacto físico, como las colisiones entre individuos, puede impedir que las larvas recolecten y procesen los alimentos (Dye 1984). Otra posible fuente de estrés en las larvas hacinadas es el deterioro de la calidad del hábitat debido a compuestos químicos liberados por las mismas larvas a la columna de agua (Dye 1982, Bédhomme et al. 2005). Sin embargo, la respuesta de *Aedes aegypti* a distintas densidades registrada en estudios previos, hacen pensar que a las densidades larvales utilizadas en este experimento los efectos de interferencia física o contaminación química sobre el desempeño no deberían ser importantes (Maciá 2009). En algunos trabajos previos también se ha visto que pueden existir efectos perjudiciales para las larvas de mosquitos debido a altas cantidades de detritos que pueden elevar los niveles de toxinas generadas a través de la descomposición o pueden impedir que las larvas accedan a la superficie para respirar (Mercer 1993, Kling et al. 2007). Esto podría explicar, por ejemplo, algunos recipientes del tratamiento *Alta/Int/50* que tuvieron muy baja supervivencia. Estos recipientes recibieron una gran cantidad de detritos dado por la combinación de una tasa alta durante un tiempo largo, por lo que la mortalidad no respondió a una escasez de nutrientes como probablemente haya sucedido, por ejemplo, en el tratamiento *Baja/Cor/50*. Sin embargo, si este fuera el caso, se esperaría que en el tratamiento *Alta/Int/10* que recibió la misma cantidad de detritos, también se encuentren recipientes con valores bajos de supervivencia, pero esto no sucedió. Ya se ha registrado previamente una supervivencia muy variable en experimentos en campo con alimento natural distribuido de manera homogénea entre los recipientes y a densidades comparables a las de este trabajo (Maciá 2006). Las causas de esta variabilidad no son claras, por lo que es un tema que requeriría futuros estudios.

A pesar de que en los recipientes con 50 larvas iniciales, correspondiente a la densidad promedio encontrada en recipientes de campo, se registraron los menores valores de supervivencia, fueron los recipientes más productivos en términos de adultos emergentes aún con baja

disponibilidad de alimento. Estos recipientes produjeron en promedio el triple de adultos que los recipientes con bajas densidades, con lo cual, aunque el desempeño general de los individuos sea peor, su aporte a las abundancias poblacionales podría ser más importante (Barrera et al. 2006, Maciel-de-Freitas et al. 2007). En un estudio realizado en Kenia, el agregado de larvas en recipientes de campo no afectó significativamente la productividad del recipiente, por lo que los autores concluyeron que la población natural estaba muy cerca de la capacidad de carga y que la alimentación era un factor limitante (Subra y Mouchet 1984). Los resultados del presente estudio indicarían que, aun con tasas de caída bajas y tiempos cortos de acumulación, con 10 larvas en el recipiente la capacidad de carga estaría lejos de alcanzarse.

Excepto en algunos pocos recipientes, en general hubo una buena tolerancia a las condiciones naturales, aun en los recipientes con menores cantidades de detritos, teniendo en cuenta que la supervivencia promedio estuvo por encima de 54% en todos los casos. Esto sugiere que la población estudiada está bien adaptada a una amplia gama de disponibilidad de alimentos, lo que ha sido observado en estudios previos (Romeo Aznar et al. 2018). Algunos estudios han reportado que esta buena tolerancia a niveles bajos de alimentos podría ser una cualidad de las larvas del género *Aedes* en comparación con otros géneros como *Culex* (Carrieri et al. 2003). Evidentemente, dentro de las condiciones nutricionales y densidades evaluadas no se alcanzaron situaciones de escasez extrema en las cuales se ha reportado mortalidad independiente de la densidad. En esa situación, por ejemplo, con recursos nutricionales muy diluidos, ningún individuo tiene acceso a los requerimientos mínimos para sobrevivir independientemente de cuántos individuos compartan la cantidad total (Legros et al. 2009). Esta situación podría no ser del todo inusual, teniendo en cuenta que las condiciones nutricionales de un recipiente ubicado en el interior de una vivienda sin un ingreso directo de detritos vegetales deberían ser peores a las analizadas en este trabajo.

En los recipientes con alta tasa de caída de detritos, el tiempo de desarrollo fue cercano al tiempo de desarrollo típico en condiciones favorables de 6-8 d (Christophers 1960), por lo que

hubo tratamientos que no se diferenciaron en esta variable. En la longitud de las alas, en cambio, se observó una mayor sensibilidad en la respuesta en comparación con los otros componentes del desempeño analizados. Por ejemplo, los dos tratamientos con alta tasa de caída y 10 larvas iniciales que no se habían diferenciado en cuanto a la supervivencia y el tiempo de desarrollo, sí se diferenciaron significativamente en la longitud del ala, por lo menos en las hembras. Esta sensibilidad de la longitud del ala a pequeños cambios en las condiciones de competencia ya fue reportada en estudios previos (Agnew et al. 2002) y sugiere que esta variable puede ser un indicador útil de la calidad nutricional de los recipientes en el campo.

El desempeño fue significativamente menor para densidades iniciales más altas. Esto contrasta con lo registrado por el estudio de Maciá (2006) en el cual, modificaciones de las densidades encontradas en campo a la mitad o al doble, no produjeron efectos en diversos componentes del desempeño analizados. Evidentemente en este caso la mayor magnitud de las alteraciones en las densidades sí representó un estímulo suficiente para evidenciar efectos bajo todas las condiciones analizadas.

Al comparar recipientes en los que únicamente varió el tiempo de acumulación de detritos se pudo observar que los desempeños no fueron muy distintos, mientras que sucedió lo contrario al variar la tasa de caída de los detritos, en cuyo caso las variaciones siempre produjeron cambios importantes. Esto sugiere que la cantidad de detritos que caigan en un recipiente periódicamente es un factor más relevante que el tiempo que ese recipiente lleve expuesto a la intemperie para determinar su favorabilidad para el desarrollo. Según los resultados de este capítulo, un recipiente expuesto hace 2 días ubicado en un sitio en el que reciba un ingreso alto de detritos puede producir una mayor cantidad de adultos, en un menor tiempo y con mayor tamaño corporal que un recipiente expuesto en campo hace 20 días pero que está ubicado en un lugar en el que recibe un bajo ingreso de detritos. Sin embargo, hay que considerar también el factor de la oviposición. Cuanto más tiempo transcurra un recipiente a la intemperie, es esperable que aumente la

probabilidad de que alguna hembra grávida lo encuentre y deposite allí sus huevos ya sea por azar o por la atracción que produce la mayor descomposición de los detritos como sugieren los resultados del capítulo 2 de esta tesis y algunos estudios anteriores (Sant'ana et al. 2006).

Entre los tratamientos con baja tasa de caída y 50 larvas no se observaron diferencias significativas en el desempeño, a pesar de que los recipientes con tiempo intermedio acumularon 2,5 veces más detritos hasta la emergencia de los primeros adultos que los recipientes con tiempo corto. En todos los componentes del desempeño analizados, el tratamiento de tiempo intermedio de acumulación presentó solamente una ligera tendencia hacia individuos más saludables, pero solo con diferencias significativas en el tamaño del ala de los machos. Esto refuerza la idea de que la tasa de caída posee una mayor relevancia que el tiempo de acumulación para determinar la favorabilidad para el desarrollo de un recipiente, ya que sugiere que el éxito de las larvas depende en mayor medida de los detritos recibidos durante el desarrollo que de los acumulados, por lo menos en situaciones de poca disponibilidad de nutrientes. Una posible explicación para esto, también mencionada en capítulos anteriores, es que la liberación de los componentes solubles de las hojas puede representar el mayor aporte a la producción de microorganismos en la columna de agua (Pelz-Stelinski et al. 2010), y esto suele ocurrir en un lapso de tiempo relativamente corto que va desde algunas horas a pocos días del momento en que los detritos toman contacto con el agua del recipiente (Webster y Benfield 1986, Gessner y Schwoerbel 1989). Y también sería coherente con estudios que informaron que el desempeño de los individuos está determinado principalmente por el régimen de alimentación de los estadios posteriores, por sobre la cantidad de alimento que reciban los individuos durante los primeros estadios (Zeller y Koella 2016, Romeo Aznar et al. 2018). Por otro lado, lo observado en el capítulo 3 parece contraponerse a esta idea, ya que los detritos con 2 semanas de antigüedad fueron los que mejor predijeron el desempeño de los individuos. Sin embargo, en ese experimento las cantidades de detrito en cada colocación estaban

definidas por la caída natural y por lo tanto no fue la misma en cada periodo, pudiendo haber efectos mezclados del tiempo y la cantidad.

En los dos tratamientos con tasa de caída alta y 10 larvas iniciales se registraron los mejores desempeños y, aunque se encontró una pequeña tendencia hacia mayores valores en el tratamiento con tiempo de acumulación intermedio, no se encontraron diferencias significativas. La situación puede parecer similar a la de los dos tratamientos con peores desempeños, pero, en este caso, las diferencias seguramente son pequeñas debido a que, en ambos tratamientos, los desempeños se encuentran cerca del óptimo, por lo menos para las condiciones térmicas dadas. Para un determinado volumen de agua, a mayores raciones para cada larva es esperable que el desempeño aumente cada vez de manera menos pronunciada, alcance un valor óptimo y luego tenga un descenso debido a los efectos perjudiciales del exceso de alimento (Romeo Aznar et al. 2018).

Como muestra la figura 5.8, dentro del rango de condiciones nutricionales que se encuentran en la mayoría de los recipientes en la naturaleza, el desempeño parece responder claramente a la cantidad de alimento per cápita. Teniendo en cuenta que es improbable que los efectos propios del hacinamiento hayan tenido relevancia a las densidades analizadas en este estudio (Maciá 2009), los resultados sugieren que la densodependencia en esta especie se debe principalmente a la competencia intraespecífica por explotación de los detritos como recurso alimenticio. Esto coincide sobre todo con estudios en poblaciones de especies de mosquitos que se crían en huecos de árboles, para las cuales se ha visto que el nivel de la ración de detritos por larva es consistentemente el factor más importante para el éxito durante el desarrollo (Carpenter 1983, Hard et al. 1989, Walker et al. 1997, Norman y Walker 2017). Sin embargo, mediante el diseño experimental utilizado no es posible confirmar la principal causa de estrés de los individuos inmaduros en los recipientes de campo, tema que podría ser abordado en futuros estudios.

Las pendientes negativas de los ajustes lineales que se muestran en la figura 5.9, representativas de la magnitud del efecto densodependiente en cada uno de los tratamientos, sugieren que incluso

con alta disponibilidad de alimento se manifestaron efectos densodependientes. Sin embargo, estos efectos no se manifestaron con la misma magnitud. Las pendientes más pronunciadas con bajas tasas de caída de detritos sugieren que en esos tratamientos existió un mayor impacto de la competencia intraespecífica sobre el desempeño.

Este estudio es de los pocos en los que se estudió el efecto de la densidad sobre el desarrollo con densidades y condiciones nutricionales comparables a las que se encuentran en criaderos en el campo, y por lo tanto sus resultados pueden ser más representativos de los procesos naturales. Sin embargo, es posible que las densidades que se encuentran en los criaderos sean el resultado de un proceso de competencia que transcurrió en el pasado, por lo que igualmente estudiar la dinámica de los recipientes con altas densidades larvales es relevante para conocer ese proceso. En conclusión, este estudio muestra que la tasa de caída de detritos que tienen los recipientes utilizados frecuentemente como criaderos por *Ae. aegypti* en ambientes urbanos, probablemente esté limitando las tasas de supervivencia, desarrollo y crecimiento de las larvas, teniendo un impacto en la abundancia poblacional y competencia vectorial de las hembras.

Capítulo VI: Conclusiones

6.1. Principales resultados y conclusiones

En esta tesis se estudió la calidad nutricional del hábitat larval del mosquito *Aedes aegypti* y sus efectos sobre la oviposición y el desempeño de los individuos inmaduros, buscando representar la variabilidad natural dentro de un ambiente urbano. A lo largo de la tesis se describieron y discutieron los resultados obtenidos a través de la realización de experimentos de selección de sitios de oviposición y experimentos de cría en distintas situaciones representativas de recipientes dejados a la intemperie en una vivienda. En este capítulo integrador se resumirán los resultados de la tesis resaltando las principales conclusiones y, para finalizar, se mencionarán posibles pasos futuros para profundizar en los temas abordados.

En el capítulo 2 se evaluó el efecto del tiempo de exposición a la intemperie de un recipiente sobre la oviposición, registrando a través de la puesta de huevos si las hembras seleccionan los sitios y si esta selección es proporcional a la cantidad de detritos acumulados en cada recipiente. Lo que se observó fue una mayor cantidad de huevos en los recipientes con tiempos largos de acumulación, que habían recibido detritos durante 8 semanas, sugiriendo una preferencia de las hembras por poner huevos en recipientes con detritos más abundantes y/o con mayor tiempo de descomposición. Además, el número de huevos por gramo de detrito fue similar en los dos tratamientos con distinto tiempo de acumulación previa, lo que es consistente con la idea de que las hembras seleccionan los sitios de oviposición buscando maximizar la disponibilidad de alimento para las larvas.

En el capítulo 3, en primer lugar, se realizó una cuantificación de los detritos que recibe un recipiente dejado a la intemperie bajo vegetación en una vivienda, describiendo su composición, tasa de caída y variabilidad en el tiempo. Luego se evaluó la favorabilidad para el desarrollo representando la variabilidad natural con dos tiempos distintos de acumulación de detritos, y se comparó con el desarrollo en condiciones nutricionales óptimas con levadura. El estudio sobre el desarrollo se realizó con los mismos tiempos de acumulación (intermedio y largo) y con detritos

colectados en los mismos sitios del capítulo 2. Sin embargo, a pesar de la marcada preferencia de las hembras por oviponer en recipientes con un tiempo largo de acumulación, el desempeño no mostró diferencias entre tratamientos, por lo menos a la relativamente baja densidad de larvas utilizada. De hecho, los mejores desempeños se registraron en recipientes del tratamiento con un tiempo intermedio, en ocasiones hasta con valores superiores a los obtenidos con condiciones nutricionales óptimas con levadura. Los resultados obtenidos sugirieron que la cantidad de los detritos fue el factor determinante del desempeño más allá del tiempo de acumulación que tuvieran los recipientes, y por lo tanto que un recipiente expuesto a la intemperie puede, en pocas semanas, convertirse en un criadero de alta calidad y representar condiciones para el desarrollo comparables a las condiciones nutricionales óptimas, si tiene un ingreso de detritos considerable.

En el capítulo 4, se buscó evaluar de manera más directa la relación entre la selección de sitios de oviposición y el posterior desempeño de las larvas, manteniendo las condiciones al evaluar ambos aspectos, y con un diseño que permita discriminar los efectos de la cantidad y el tiempo de descomposición de los detritos. Se utilizó un tiempo corto (7 días) y un tiempo intermedio (28 días). El experimento sobre oviposición mostró que el número de huevos fue mayor en los tratamientos con cantidades bajas de detritos. Sin embargo, el desempeño de las larvas en los tratamientos más seleccionados por las hembras fue muy pobre tanto a densidades bajas como a densidades realistas, con valores de supervivencia por debajo del 25% y con un marcado sesgo hacia los machos en los adultos emergidos. El tiempo de descomposición, en cambio, no tuvo efectos fuertes ni sobre la oviposición ni sobre el desempeño. Los resultados de este capítulo no respaldaron la hipótesis de que las hembras siempre ponen sus huevos en hábitats que maximizan el desempeño futuro de sus crías ya que los recipientes más seleccionados fueron aquellos con los peores desempeños. Esto sugiere que la estrategia de selección del sitio de oviposición por parte de las hembras de esta especie, en ocasiones, podría contribuir al hacinamiento de las larvas y desempeñar un papel en la regulación de la población, particularmente afectando el número de hembras emergidas.

Estas conclusiones parecen contradecir a aquellas obtenidas en base a los resultados del capítulo 2, que sugerían una selección ajustada a la disponibilidad de alimento para las larvas. Algunas causas que podrían explicar las particularidades de los resultados obtenidos en el capítulo 4 se desarrollaron en mayor profundidad en la discusión de ese capítulo. Pero, para abordar de manera más general la comparación entre los resultados de ambos capítulos, se pueden mencionar otros factores que podrían explicar el aparente contraste. En primer lugar, la marcada preferencia de las hembras observada en el capítulo 2 se registró en los recipientes con 8 semanas de acumulación de detritos por sobre recipientes con 2 semanas y recipientes nuevos. En el capítulo 4 no hubo tratamientos que representen un tiempo largo de acumulación, y se pusieron a prueba dos tiempos con una menor diferencia entre sí (1 semana y 4 semanas). En este caso, las señales producto de la descomposición de los detritos durante 4 semanas pueden no haber sido lo suficientemente atractivos para generar una clara preferencia. Además, el tratamiento de tiempo largo en el capítulo 2 contenía detritos de diferentes antigüedades producto de las colocaciones realizadas periódicamente, en contraste con los tratamientos del capítulo 4 que recibieron una sola colocación de detritos. Esta combinación de la presencia en el recipiente de detritos con 8 semanas de descomposición y la presencia de detritos con diferentes antigüedades, puede haber sido, para las hembras, señal de un ambiente estable. Para las especies cuyas larvas se desarrollan en recipientes relativamente pequeños y deben completar su desarrollo antes de que el hábitat se seque, la capacidad de las hembras para evaluar la permanencia del hábitat debería verse favorecida selectivamente. Por lo que es probable que las hembras de *Ae. aegypti* hayan desarrollado mecanismos para detectar señales asociadas a la estabilidad del hábitat, minimizando el riesgo de la desecación del hábitat larval (Bradshaw y Holzapfel 1988, Blaustein y Margalit 1996). En el experimento del capítulo 4, en cambio, es posible que, ante la ausencia de señales fuertes que indiquen estabilidad del hábitat, se vea favorecido el comportamiento de repartir los huevos entre varios recipientes (Fay y Perry 1965). Como la evaluación de la importancia de la desecación de los

recipientes no formaba parte de los objetivos de esta tesis, no se plantearon diseños experimentales que permita evaluar esta variable como fuerza selectiva en la selección del sitio de oviposición. Lo mismo sucede con otros factores que pueden influir en el comportamiento de oviposición de las hembras, y que también difirieron entre los experimentos, como el volumen y la ubicación de los recipientes (Harrington et al. 2008, Kroth et al. 2019). Serían necesarios nuevos estudios para profundizar sobre estas posibles explicaciones y abordar las variables mencionadas. En general, comprender el comportamiento de oviposición de las hembras de *Ae. aegypti* e identificar las señales ambientales y sensoriales asociadas con los criaderos más seleccionados, puede ser importante para establecer una base que permita reconocer los recipientes más productivos y diseñar medidas de control más eficaces (Wong et al. 2011).

En el capítulo 5 se evaluaron los efectos competitivos densodependientes sobre el desempeño a densidades y condiciones nutricionales comparables a las registradas en campo. Coincidiendo con lo obtenido en capítulos previos, se registraron evidencias de limitación nutricional con una baja tasa de caída, pero no con tiempo de acumulación corto. En todos los tratamientos se manifestaron efectos densodependientes, pero con mayores magnitudes en los tratamientos con una baja tasa de caída, sugiriendo que existe una regulación por densodependencia en los recipientes en la naturaleza, con efectos particularmente fuertes en recipientes que reciben un bajo ingreso de detritos.

6.2. Futuros estudios

Las condiciones nutricionales del hábitat larval de *Ae. aegypti* y sus efectos sobre el desempeño es un tema muy poco estudiado. No se conocen antecedentes de estudios que hayan clasificado y cuantificado tasas de caída de detritos en los sitios donde comúnmente se encuentran los criaderos dentro del ambiente urbano, lo que puede ayudar a plantear futuros experimentos de laboratorio utilizando condiciones realistas de cría. Además, varios de los resultados descriptos proporcionan

estimaciones empíricas de los componentes del desempeño de *Ae. aegypti* en un amplio gradiente de condiciones ambientales que pueden ser útiles para modelar la abundancia de la población.

A través de los diferentes capítulos, se han planteado posibles explicaciones para los fenómenos observados y se han propuesto diferentes estudios a realizar en un futuro que permitirían complementar y/o profundizar los temas abordados en esta tesis. A continuación, se los describirá brevemente a modo de síntesis, agrupándolos en tres categorías:

(1) Características de los recipientes y sus efectos sobre la acumulación de detritos y/o la respuesta de las hembras al momento de poner huevos.

- Dimensiones del recipiente:

Variables como la altura, el volumen, la superficie de la boca o la forma del recipiente, podrían modificar algunos de los resultados obtenidos en este trabajo. Por ejemplo, recipientes más grandes, en general, podrían coleccionar mayores cantidades de detritos y contener un hábitat acuático más permanente que los recipientes más pequeños. Pero, por otro lado, podrían contener los nutrientes más diluidos o requerir mayores desplazamientos de las larvas para conseguirlos, lo que requeriría un aumento en las demandas energéticas (Harrington et al. 2008, Parker et al. 2019, Qureshi et al. 2023). Estas variables además podrían influir en el comportamiento de las hembras de repartir los huevos en diferentes recipientes (“skip-oviposition behaviour”) modificando los patrones de preferencia registrados (Corbet y Chadee 1993, Abreu et al. 2015).

- Ubicación del recipiente:

Estudios anteriores han observado que las preferencias de oviposición de las hembras podrían modificarse dependiendo de si los recipientes se encuentran a la intemperie o en ambientes interiores (Kroth et al. 2019). En ese caso, los patrones de preferencia obtenidos en esta tesis podrían depender de la ubicación de los recipientes. Por otro lado, se espera que, en un recipiente

ubicado en un sitio sin vegetación alrededor, el ingreso de detritos sea menor a los obtenidos, influyendo también en los resultados.

(2) Características de los detritos y sus efectos sobre la respuesta de las hembras o el desempeño de los individuos inmaduros.

- Obstrucción de la imagen especular del agua:

En el capítulo 4 se propuso que la obstrucción de la imagen especular del agua debido a los detritos agrupados cerca de la superficie, podría ser responsable de la baja cantidad de huevos puestos en el recipiente. Esta obstrucción, que podría estar relacionada con el tamaño de los fragmentos de los detritos, haría que las hembras cuenten con un estímulo visual menos para ubicar y seleccionar el recipiente (Kennedy 1942, Harrington et al. 2008).

- Identidad de las especies vegetales:

La identidad de la especie vegetal de la cual provienen los detritos puede tener diversos efectos tanto sobre la oviposición como sobre el desempeño (Ponnusamy et al. 2010a, Kim y Muturi 2012). No hay registros del efecto que pueden tener sobre la oviposición o el desempeño las distintas especies vegetales comunes dentro del Área Metropolitana de Buenos Aires.

- Frecuencia del ingreso de detritos al recipiente:

La frecuencia en los ingresos de recursos alimenticios a los recipientes puede influir en la disponibilidad y el aprovechamiento de alimento para las larvas (Agnew et al. 2002, Bevins 2007, Yee y Juliano 2012). Por ejemplo, el agregado de detritos a un recipiente de manera periódica podría tener efectos distintos sobre el desarrollo que el agregado de la misma cantidad de detritos, pero en un único evento. En ese caso, la ración por larva necesaria para lograr un determinado desempeño debería ser distinta para ambas modalidades.

- Exceso de detritos:

Con determinadas cantidades de detritos podrían existir efectos perjudiciales debido al exceso, que podrían estar relacionadas con un impedimento al libre movimiento de las larvas para acceder a la superficie a respirar como también a una contaminación química del agua (Romeo Aznar et al. 2018).

- Relevancia de los detritos animales:

Para lograr cuantificar y clasificar los detritos, la metodología llevada a cabo en esta tesis requería que los mismos sean colectados en recipientes sin agua, para luego ser agregados a los recipientes con agua. Esto puede haber generado que los detritos de origen animal se vean subestimados, ya que algunos invertebrados podrían caer en el recipiente con agua, ahogarse y representar un ingreso de materia orgánica extra aprovechable para las larvas. Estudios previos en especies de mosquito que se desarrollan en huecos de árboles o cavidades de plantas que acumulan agua, indican que el aporte nutricional de los detritos animales podría ser importante para el desarrollo de las larvas (Daugherty et al. 2000, Yee et al. 2007a, Yee et al. 2007b). Su relevancia en los recipientes en que se cría *Ae. aegypti* y sus efectos sobre el desempeño también debería ser abordado en futuros estudios.

(3) Variables relacionadas con la presencia o el desempeño de los individuos.

- Longevidad de los adultos y fecundidad de las hembras:

Medir la longevidad y la fecundidad de los adultos permitiría conocer otros posibles impactos de las distintas condiciones naturales de cría que pueden no expresarse en la supervivencia, el tiempo de desarrollo y el tamaño corporal (Reiskind y Lounibos 2009, Zeller y Koella 2016). Conocer la fecundidad, además, permitiría estimar de manera más precisa la relación entre el tamaño y la

fecundidad, mejorando a su vez las futuras estimaciones del desempeño mediante índices integrados como el λ' .

- Sesgo sexual:

Se debería profundizar en el estudio del sesgo sexual hacia los machos en los adultos emergidos, registrado en los recipientes con baja disponibilidad de alimentos, por ejemplo, evaluando la magnitud del sesgo a distintos valores de supervivencia.

- Presencia de conespecíficos:

La presencia de conespecíficos, ya sea larvas o huevos, puede alterar el comportamiento de oviposición de las hembras (Chadee et al. 1990, Zahiri y Rau 1998). Por otro lado, la presencia de una cohorte previa puede modificar los recursos disponibles para las siguientes, lo que podría tener un impacto en el desempeño (Westby y Juliano 2017).

6.3. Conclusión final

En general, los resultados de los distintos experimentos que abordaron el desempeño de los individuos en esta tesis, fueron consistentes entre sí, y sugieren que la tasa de caída de detritos que tienen los recipientes utilizados frecuentemente como criaderos por *Aedes aegypti* en ambientes urbanos, probablemente esté limitando las tasas de supervivencia, desarrollo y crecimiento de las larvas. En conclusión, los resultados de esta tesis apoyan la idea de que, en los meses térmicamente favorables para el desarrollo dentro de la región templada estudiada, las larvas de *Aedes aegypti* tienen una limitación nutricional, al menos en algunos recipientes, lo que podría tener implicancias sobre la capacidad reproductiva y la efectividad de las hembras en la transmisión del dengue y otros virus de importancia epidemiológica.

Referencias bibliográficas

- Abreu, F. V. S. d., M. M. Morais, S. P. Ribeiro y Á. E. J. M. d. I. O. C. Eiras. 2015.** Influence of breeding site availability on the oviposition behaviour of *Aedes aegypti*. 110: 669-676.
- Agnew, P., M. Hide, C. Sidobre y Y. Michalakakis. 2002.** A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecol. Entomol.* 27: 396-402.
- Allan, S. A. y D. L. Kline. 1995.** Evaluation of organic infusions and synthetic compounds mediating oviposition in *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Chem. Ecol.* 21: 1847-1860.
- Allgood, D. W. y D. A. Yee. 2017.** Oviposition preference and offspring performance in container breeding mosquitoes: evaluating the effects of organic compounds and laboratory colonisation. *Ecol. Entomol.* 42: 506-516.
- Apostol, B. L., W. C. Black, P. Reiter y B. R. Miller. 1994.** Use of randomly amplified polymorphic DNA amplified by polymerase chain reaction markers to estimate the number of *Aedes aegypti* families at oviposition sites in San Juan, Puerto Rico. *The American journal of tropical medicine and hygiene* 51: 89-97.
- Arrivillaga, J. y R. Barrera. 2004.** Food as a limiting factor for *Aedes aegypti* in water-storage containers. *J. Vector Ecol.* 29: 11-20.
- Bargielowski, I., D. Nimmo, L. Alphe y J. C. Koella. 2011.** Comparison of life history characteristics of the genetically modified OX513A line and a wild type strain of *Aedes aegypti*. *PLoS One* 6: e20699.
- Barrera, R., M. Amador y G. G. Clark. 2006.** Ecological factors influencing *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. *J. Med. Entomol.* 43: 484-492.
- Bedhomme, S., P. Agnew, C. Sidobre y Y. Michalakakis. 2003.** Sex-specific reaction norms to intraspecific larval competition in the mosquito *Aedes aegypti*. *J. Evol. Biol.* 16: 721-730.
- Bédhomme, S., P. Agnew, C. Sidobre y Y. Michalakakis. 2005.** Pollution by conspecifics as a component of intraspecific competition among *Aedes aegypti* larvae. *Ecol. Entomol.* 30: 1-7.
- Benjamini, Y. y Y. Hochberg. 1995.** Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57: 289-300.
- Bentley, M. D. y J. F. Day. 1989.** Chemical ecology and behavioral aspects of mosquito oviposition. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 401-421.
- Bentley, M. D., T. N. McDaniel, h. Lee, B. stiehl y M. Yatagai. 1976.** Studies of *Aedes triseriatus* oviposition attractants produced by larvae of *Aedes triseriatus* and *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 13: 112-115.
- Benzon, G. L. y C. S. Apperson. 1988.** Reexamination of chemically mediated oviposition behavior in *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 25: 158-164.
- Bevins, S. N. 2007.** Timing of resource input and larval competition between invasive and native container-inhabiting mosquitoes (Diptera: Culicidae). *J. Vector Ecol.* 32: 252-262.

Bhatt, S., P. W. Gething, O. J. Brady, J. P. Messina, A. W. Farlow, C. L. Moyes, J. M. Drake, J. S. Brownstein, A. G. Hoen, O. Sankoh, M. F. Myers, D. B. George, T. Jaenisch, G. R. Wint, C. P. Simmons, T. W. Scott, J. J. Farrar y S. I. Hay. 2013. The global distribution and burden of dengue. *Nature* 496: 504-507.

Bidlingmayer, W. L. 1975. Mosquito flight paths in relation to the environment. Effect of vertical and horizontal visual barriers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68: 51-57.

Blaustein, L. y J. Margalit. 1996. Priority effects in temporary pools: nature and outcome of mosquito larva-toad tadpole interactions depend on order of entrance. *J. Anim. Ecol.* 65: 77-84.

Bowatte, G., P. Perera, G. Senevirathne, S. Meegaskumbura y M. Meegaskumbura. 2013. Tadpoles as dengue mosquito (*Aedes aegypti*) egg predators. *Biol. Control* 67: 469-474.

Bowers, M. D. y J. Schmitt. 2013. Overcrowding leads to lethal oviposition mistakes in the Baltimore Checkerspot, *Euphydryas phaeton* Drury (Nymphalidae). *The Journal of the Lepidopterists' Society* 67: 227-229.

Bradshaw, W. E. y C. M. Holzapfel. 1988. Drought and the organization of tree-hole mosquito communities. *Oecologia* 74: 507-514.

Brady, O. J., P. W. Gething, S. Bhatt, J. P. Messina, J. S. Brownstein, A. G. Hoen, C. L. Moyes, A. W. Farlow, T. W. Scott y S. I. Hay. 2012. Refining the global spatial limits of dengue virus transmission by evidence-based consensus. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 6: e1760.

Braks, M. A. H., N. A. Honório, L. P. Lounibos, R. Lourenço-De-Oliveira y S. A. Juliano. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae), in Brazil. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 97: 130-139.

Briegel, H. 1990. Metabolic relationship between female body size, reserves, and fecundity of *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 36: 165-172.

Campos, R. E., C. M. Di Battista, M. S. De Majo, P. Montini y S. Fischer. 2022. Photoperiod affects female life history traits in temperate populations of *Aedes aegypti* from South America. *Biological Journal of the Linnean Society*.

Carbajo, A. E., S. I. Curto y N. J. Schweigmann. 2006. Spatial distribution pattern of oviposition in the mosquito *Aedes aegypti* in relation to urbanization in Buenos Aires: southern fringe bionomics of an introduced vector. *Med. Vet. Entomol.* 20: 209-218.

Carbajo, A. E., S. M. Gomez, S. I. Curto y N. J. Schweigmann. 2004. Spatio-temporal variability in the transmission of dengue in Buenos Aires City. *Medicina (B. Aires)* 64: 231-234.

Carpenter, S. R. 1982. Comparisons of Equations for Decay of Leaf Litter in Tree-Hole Ecosystems. *Oikos* 39: 17-22.

Carpenter, S. R. 1983. Resource limitation of larval treehole mosquitoes subsisting on beech detritus. *Ecology* 64: 219-223.

Carrieri, M., M. Bacchi, R. Bellini y S. Maini. 2003. On the competition occurring between *Aedes albopictus* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) in Italy. *Environ. Entomol.* 32: 1313-1321.

- Carter, H. R. 1924.** Preferential and compulsory breeding places of *Aedes* (Stegomyia) *aegypti* and their limits. Ann. Trop. Med. Parasitol. 18: 493-503.
- Carvajal-Lago, L., M. J. Ruiz-López, J. Figuerola y J. Martínez-de la Puente. 2021.** Implications of diet on mosquito life history traits and pathogen transmission. Environ. Res. 195: 110893.
- Cavalcanti, L. P. d. G., R. J. S. Pontes, A. C. F. Regazzi, F. J. d. Paula Júnior, R. L. Frutuoso, E. P. Sousa, F. F. Dantas Filho y J. W. d. O. Lima. 2007.** Efficacy of fish as predators of *Aedes aegypti* larvae, under laboratory conditions. Rev. Saude Publica 41: 638-644.
- Chadee, D. D., P. S. Corbet y J. J. D. Greenwood. 1990.** Egg-laying Yellow Fever Mosquitoes avoid sites containing eggs laid by themselves or by conspecifics. Entomologia Experimentalis et Applicata 57: 295-298.
- Chadee, D. D., S. Huntley, D. A. Focks y A. A. Chen. 2009.** *Aedes aegypti* in Jamaica, West Indies: container productivity profiles to inform control strategies. Trop. Med. Int. Health 14: 220-227.
- Chambers, G. M. y M. J. Klowden. 1990.** Correlation of nutritional reserves with a critical weight for pupation in larval *Aedes aegypti* mosquitoes. J. Am. Mosq. Control Assoc. 6: 394-399.
- Chan, K. L., B. C. Ho y Y. C. Chan. 1971.** *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes albopictus* (Skuse) in Singapore City. 2. Larval habitats. Bull. World Health Organ. 44: 629-633.
- Christophers, S. R. 1960.** *Aedes Aegypti* (L.) The Yellow Fever Mosquito: Its Life History, Bionomics and Structure, Cambridge University Press.
- Chua, K. B., I. L. Chua, I. E. Chua y K. H. Chua. 2004.** Differential preferences of oviposition by *Aedes* mosquitos in man-made containers under field conditions. Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health 35: 599-607.
- Clements, A. N. 1992.** The Biology of Mosquitoes, Volume 1: Development, Nutrition and Reproduction, vol. 1.
- Corbet, P. S. y D. D. Chadee. 1993.** An improved method for detecting substrate preferences shown by mosquitoes that exhibit 'skip oviposition'. Physiological Entomology 18: 114-118.
- Couret, J., E. Dotson y M. Q. Benedict. 2014.** Temperature, larval diet, and density effects on development rate and survival of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). PLoS One 9: e87468.
- Daugherty, M. P., B. W. Alto y S. A. Juliano. 2000.** Invertebrate carcasses as a resource for competing *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J. Med. Entomol. 37: 364-372.
- David, J.-P., D. Rey, M.-P. Pautou y J.-C. Meyran. 2000.** Differential toxicity of leaf litter to dipteran larvae of mosquito developmental sites. J. Invertebr. Pathol. 75: 9-18.
- David, M. R., R. Maciel-de-Freitas, M. T. Petersen, D. Bray, F. M. Hawkes, G. M. Fernández-Grandon, S. Young, G. Gibson y R. J. Hopkins. 2023.** *Aedes aegypti* oviposition-sites choice under semi-field conditions. Med. Vet. Entomol. n/a.

- Davis, S. L. y D. Cipollini. 2014.** Do mothers always know best? Oviposition mistakes and resulting larval failure of *Pieris virginiensis* on *Alliaria petiolata*, a novel, toxic host. *Biol. Invasions* 16: 1941-1950.
- Day, J. F. 2016.** Mosquito oviposition behavior and vector control. *Insects* 7.
- De Majo, M. S. 2023.** Datos no publicados.
- De Majo, M. S., P. Montini y S. Fischer. 2017.** Egg hatching and survival of immature stages of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) under natural temperature conditions during the cold season in Buenos Aires, Argentina. *J. Med. Entomol.* 54: 106-113.
- De Xue, R., J. D. Edman y T. W. Scott. 1995.** Age and body size effects on blood meal size and multiple blood feeding by *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 32: 471-474.
- Del Ponte, E. y J. C. Blaksley. 1947.** Importancia sanitaria de los Culicidae de la ciudad de Buenos Aires. *Prensa Med. Argent.* XXXIV: 821-824.
- Diez, F., V. Breser, E. Quirán y G. Rossi. 2014.** Infestation levels and new records of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in La Pampa province, Argentina. *Rev Chil Entomol* 39: 67-72.
- Dye, C. 1982.** Intraspecific competition amongst larval *Aedes aegypti*: food exploitation or chemical interference? *Ecol. Entomol.* 7: 39-46.
- Dye, C. 1984.** Competition amongst larval *Aedes aegypti*: the role of interference. *Ecol. Entomol.* 9: 355-357.
- Elzinga, R. J. 1961.** A comparison in time of egg hatching between male and female *Aedes aegypti* (L.). *Mosquito News* 21: 307-310.
- Fader, J. E. y S. A. Juliano. 2014.** Oviposition habitat selection by container-dwelling mosquitoes: responses to cues of larval and detritus abundances in the field. *Ecol. Entomol.* 39: 245-252.
- Fay, R. W. y A. S. Perry. 1965.** Laboratory studies of ovipositional preferences of *Aedes aegypti*. *Mosquito News* 25.
- Fischer, S., M. S. De Majo, L. Quiroga, M. Paez y N. Schweigmann. 2017.** Long-term spatio-temporal dynamics of the mosquito *Aedes aegypti* in temperate Argentina. *Bull. Entomol. Res.* 107: 225-233.
- Focks, D. A., D. G. Haile, E. Daniels y G. A. Mount. 1993.** Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (diptera: Culicidae): simulation results and validation. *J. Med. Entomol.* 30: 1018-1028.
- Focks, D. A., R. J. Brenner, J. Hayes y E. Daniels. 2000.** Transmission thresholds for dengue in terms of *Aedes aegypti* pupae per person with discussion of their utility in source reduction efforts.
- Forattini, O. P. y M. D. Brito. 2003.** Reservatórios domiciliares de água e controle do *Aedes aegypti*. *Rev. Saude Publica* 37: 676-677.
- Freitas, R. M. d. 2010.** A review on the ecological determinants of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) vectorial capacity. *Oecologia Australis* 14: 726-736.

- Garcia-Sanchez, D. C., G. A. Pinilla y J. Quintero. 2017.** Ecological characterization of *Aedes aegypti* larval habitats (Diptera: Culicidae) in artificial water containers in Girardot, Colombia. *J. Vector Ecol.* 42: 289-297.
- Gessner, M. O. y J. Schwoerbel. 1989.** Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Archiv für Hydrobiologie* 115: 81-90.
- Gonzalez, P. V., P. A. González Audino y H. M. Masuh. 2015.** Oviposition behavior in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in response to the presence of heterospecific and conspecific larvae. *J. Med. Entomol.* 53: 268-272.
- Grech, M., A. Visintin, M. Laurito, E. Estallo, P. Lorenzo, I. Roccia, M. Korin, F. Goya, F. Ludueña-Almeida y W. Almirón. 2012.** New records of mosquito species (Diptera: Culicidae) from Neuquén and La Rioja provinces, Argentina. *Rev. Saude Publica* 46: 387-389.
- Gubler, D. J. 2004.** The changing epidemiology of yellow fever and dengue, 1900 to 2003: full circle? *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 27: 319-330.
- Gubler, D. J. y G. G. Clark. 1996.** Community involvement in the control of *Aedes aegypti*. *Acta Trop.* 61: 169-179.
- Gunathilaka, P., U. Uduwawala, N. Udayanga, R. Ranathunge, L. D. Amarasinghe y W. Abeyewickreme. 2018.** Determination of the efficiency of diets for larval development in mass rearing *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Bull. Entomol. Res.* 108: 583-592.
- Hard, J. J., W. E. Bradshaw y D. J. Malarkey. 1989.** Resource- and density-dependent development in tree-hole mosquitoes. *Oikos* 54: 137-144.
- Harrington, L. C., J. D. Edman y T. W. Scott. 2001.** Why do female *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) feed preferentially and frequently on human blood? *J. Med. Entomol.* 38: 411-422.
- Harrington, L. C., A. Ponlawat, J. D. Edman, T. W. Scott y F. Vermeylen. 2008.** Influence of container size, location, and time of day on oviposition patterns of the dengue vector, *Aedes aegypti*, in Thailand. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 8: 415-423.
- Heard, S. B. 1994.** Imperfect oviposition decisions by the pitcher plant mosquito (*Wyeomyia smithii*). *Evol. Ecol.* 8: 493-502.
- Horsfall, W. E. 1955.** Mosquitoes. Their bionomics and relation to disease. Mosquitoes. Their Bionomics and Relation to Disease.
- Huxley, P. J., K. A. Murray, S. Pawar y L. J. Cator. 2022.** Competition and resource depletion shape the thermal response of population fitness in *Aedes aegypti*. *Communications Biology* 5: 66.
- Ichiki, R. y S. Nakamura. 2007.** Oviposition and immature development of the parasitoid fly *Compsilura concinnata* (Meigen) (Diptera: Tachinidae). *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* 41: 227-232.
- INDEC (Instituto Nacional de Estadísticas y Censos). 2010.** Instituto Nacional de Estadísticas y Censos de la Republica Argentina. Censo 2010. URL: <https://www.indec.gob.ar/indec/web/Nivel4-Tema-2-41-135>

Jaenike, J. 1978. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. *Theor. Popul. Biol.* 14: 350-356.

Juliano, S. A. 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition? *Ecology* 79: 255-268.

Juliano, S. A. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. *Annu. Rev. Entomol.* 54: 37-56.

Juliano, S. A. y L. P. Lounibos. 2016. Invasions by mosquitoes: the roles of behaviour across the life cycle, pp. 245-265. In D. Sol y J. S. Weis (eds.), *Biological Invasions and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.

Juliano, S. A., G. S. Ribeiro, R. Maciel-de-Freitas, M. G. Castro, C. Codeco, R. Lourenco-de-Oliveira y L. P. Lounibos. 2014. She's a femme fatale: low-density larval development produces good disease vectors. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 109: 1070-1077.

Junín, B., H. Grandinetti, J. M. Marconi y R. U. Carcavallo. 1995. Vigilancia de *Aedes aegypti* (L) en la ciudad de Buenos Aires (Argentina). *Entomología y Vectores* 2: 71-75.

Kennedy, J. S. 1942. On water-finding and oviposition by captive mosquitoes. *Bull. Entomol. Res.* 32: 279-301.

Khawaled, K., Z. e. Barak y A. Zaritsky. 1988. Feeding behavior of *Aedes aegypti* larvae and toxicity of dispersed and of naturally encapsulated *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. *J. Invertebr. Pathol.* 52: 419-426.

Kim, C.-H. y E. J. Muturi. 2012. Relationship between leaf litter identity, expression of cytochrome P450 genes and life history traits of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *Acta Trop.* 122: 94-100.

Kitching, R. L. 1971. An ecological study of water-filled tree-holes and their position in the woodland ecosystem. *J. Anim. Ecol.* 40: 281-302.

Kitching, R. L. 2001. Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "top-down" explanations for community structure. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 729-760.

Kling, L. J., S. A. Juliano y D. A. Yee. 2007. Larval mosquito communities in discarded vehicle tires in a forested and unforested site: detritus type, amount, and water nutrient differences. *J. Vector Ecol.* 32: 207-217.

Kraemer, M. U., M. E. Sinka, K. A. Duda, A. Q. Mylne, F. M. Shearer, C. M. Barker, C. G. Moore, R. G. Carvalho, G. E. Coelho, W. V. Bortel, G. Hendrickx, F. Schaffner, I. R. Elyazar, H.-J. Teng, O. J. Brady, J. P. Messina, D. M. Pigott, T. W. Scott, D. L. Smith, G. W. Wint, N. Golding y S. I. Hay. 2015. The global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *eLife* 4.

Kroth, N., G. D. Cozzer, G. de Carvalho, A. S. Cassol, J. Breaux, J. A. Lutinski, M. A. Busato, W. A. Roman Junior, J. J. dos Santos y D. Albeny-Simões. 2019. Oviposition preferences of the mosquito *Aedes aegypti* Linnaeus, 1762 (Culicidae): an urban environment bioassay. *Bull. Entomol. Res.* 109: 762-770.

- Kumar, G., R. K. Singh, V. Pande y R. C. Dhiman. 2016.** Impact of container material on the development of *Aedes aegypti* larvae at different temperatures. *J. Vector Borne Dis.* 53: 144-148.
- Lawson, D. L., M. J. Klug y R. W. Merritt. 1984.** The influence of the physical, chemical, and microbiological characteristics of decomposing leaves on the growth of the detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). *Can. J. Zool.* 62: 2339-2343.
- Leahy, S. M. G., R. C. VandeHey y K. S. Booth. 1978.** Differential response to oviposition site by feral and domestic populations of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *Bull. Entomol. Res.* 68: 455-463.
- Legros, M., A. L. Lloyd, Y. Huang y F. Gould. 2009.** Density-dependent intraspecific competition in the larval stage of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): revisiting the current paradigm. *J. Med. Entomol.* 46: 409-419.
- Léonard, P. M. y S. A. Juliano. 1995.** Effect of leaf litter and density on fitness and population performance of the hole mosquito *Aedes triseriatus*. *Ecol. Entomol.* 20: 125-136.
- Livdahl, T. y G. Sugihara. 1984.** Non-linear interactions of populations and the importance of estimating per capita rates of change. *The Journal of Animal Ecology* 53.
- Livdahl, T. y M. Willey. 1991.** An efficient, inexpensive and fun-to-use contraption for sampling mosquito larvae. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 7: 496-498.
- Livdahl, T. P. 1982.** Competition within and between hatching cohorts of a treehole mosquito. *Ecology* 63: 1751-1760.
- Maciá, A. 2006.** Differences in performance of *Aedes aegypti* larvae raised at different densities in tires and ovitraps under field conditions in Argentina. *J. Vector Ecol.* 31: 371-377.
- Maciá, A. 2009.** Effects of larval crowding on development time, survival and weight at metamorphosis in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Rev Soc Entomol Argent* 68: 107-114.
- Maciel-de-Freitas, R., W. A. Marques, R. C. Peres, S. P. Cunha y R. L. de Oliveira. 2007.** Variation in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) container productivity in a slum and a suburban district of Rio de Janeiro during dry and wet seasons. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 102: 489-496.
- Marks, J. 2019.** Revisiting the fates of dead leaves that fall into streams. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 50.
- McBride, C. S., F. Baier, A. B. Omondi, S. A. Spitzer, J. Lutomiah, R. Sang, R. Ignell y L. B. Vosshall. 2014.** Evolution of mosquito preference for humans linked to an odorant receptor. *Nature* 515: 222-227.
- Mehrotra, S., C. Rosenzweig, W. D. Solecki, C. E. Natenzon, A. Omojola, R. Folorunsho y J. Gilbride. 2011.** Cities, disasters, and climate risk, pp. 15-42. In C. Rosenzweig, S. Mehrotra, S. A. Hammer y W. D. Solecki (eds.), *Climate Change and Cities: First Assessment Report of the Urban Climate Change Research Network*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mercer, D. R. 1993.** Effect of tannic acid concentration on development of the western treehole mosquito, *Aedes sierrensis* (Diptera: Culicidae). *J. Chem. Ecol.* 19: 1119-1127.

Merritt, R. W., R. H. Dadd y E. D. Walker. 1992. Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 349-376.

Ministerio de Salud de Argentina. 2023. Boletín Epidemiológico N° 660. Semana epidemiológica 21. <https://bancos.salud.gob.ar/recurso/boletin-epidemiologico-nacional-660-se-26>

Ministerio de Salud de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. 2023. Boletín Epidemiológico N° 359. Semana epidemiológica 26. <https://buenosaires.gob.ar/salud/boletines-epidemiologicos-semanales-2023>

Mitchell-Foster, K., B. O. Ma, S. Warsame-Ali, C. Logan, M. E. Rau y C. Lowenberger. 2012. The influence of larval density, food stress, and parasitism on the bionomics of the dengue vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): implications for integrated vector management. *J. Vector Ecol.* 37: 221-229.

Montini, P., M. S. De Majo y S. Fischer. 2021. Delayed mortality effects of cold fronts during the winter season on *Aedes aegypti* in a temperate region. *J. Therm. Biol.* 95: 102808.

Murray, N. E., M. B. Quam y A. Wilder-Smith. 2013. Epidemiology of dengue: past, present and future prospects. *Clin. Epidemiol.* 5: 299-309.

Murrell, E. G. y S. A. Juliano. 2008. Detritus type alters the outcome of interspecific competition between *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 45: 375-383.

Murrell, E. G., K. Damal, L. P. Lounibos y S. A. Juliano. 2011. Distributions of competing container mosquitoes depend on detritus types, nutrient ratios, and food availability. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 104: 688-698.

Muturi, E. J., B. F. Allan y J. Ricci. 2012. Influence of leaf detritus type on production and longevity of container-breeding mosquitoes. *Environ. Entomol.* 41: 1062-1068.

Nasci, R. S. 1986. The size of emerging and host-seeking *Aedes aegypti* and the relation of size to blood-feeding success in the field. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 2: 61-62.

Norman, B. C. y E. D. Walker. 2017. Conditioning of leaf detritus modulates density-dependent growth of *Aedes triseriatus* larvae (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 55: 342-350.

Panigrahi, S. K., T. K. Barik, S. Mohanty y N. K. Tripathy. 2014. Laboratory evaluation of oviposition behavior of field collected *Aedes* Mosquitoes. *Journal of Insects* 2014: 207489.

Parker, A. T., A. M. Gardner, M. Perez, B. F. Allan y E. J. Muturi. 2019. Container size alters the outcome of interspecific competition between *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) and *Aedes albopictus*. *J. Med. Entomol.* 56: 708-715.

Patterson, J., M. Sammon y M. Garg. 2016. Dengue, Zika and chikungunya: emerging arboviruses in the New World. *West. J. Emerg. Med.* 17: 671.

Pelz-Stelinski, K. S., E. D. Walker y M. G. Kaufman. 2010. Senescent leaf exudate increases mosquito survival and microbial activity. *Ecol. Entomol.* 35: 329-340.

- Pérez, D., P. Lefèvre, L. Sánchez, L. M. Sánchez, M. Boelaert, G. Kourí y P. Van der Stuyft. 2007.** Community participation in *Aedes aegypti* control: a sociological perspective on five years of research in the health area “26 de Julio”, Havana, Cuba. Trop. Med. Int. Health 12: 664-672.
- Pinheiro, J. y D. Bates. 2006.** Mixed-effects models in S and S-PLUS, Springer science & business media.
- Ponnusamy, L., D. M. Wesson, C. Arellano, C. Schal y C. S. Apperson. 2010a.** Species composition of bacterial communities influences attraction of mosquitoes to experimental plant infusions. Microb. Ecol. 59: 158-173.
- Ponnusamy, L., C. Schal, D. M. Wesson, C. Arellano y C. S. Apperson. 2015.** Oviposition responses of *Aedes* mosquitoes to bacterial isolates from attractive bamboo infusions. Parasit Vectors 8: 486.
- Ponnusamy, L., N. Xu, G. Stav, D. M. Wesson, C. Schal y C. S. Apperson. 2008.** Diversity of bacterial communities in container habitats of mosquitoes. Microb. Ecol. 56: 593-603.
- Ponnusamy, L., N. Xu, K. Böröczky, D. M. Wesson, L. Abu Ayyash, C. Schal y C. S. Apperson. 2010b.** Oviposition responses of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* to experimental plant infusions in laboratory bioassays. J. Chem. Ecol. 36: 709-719.
- Powell, J. R. y W. J. Tabachnick. 2013.** History of domestication and spread of *Aedes aegypti*-a review. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 108: 11-17.
- Price, D. P., F. D. Schilkey, A. Ulanov y I. A. Hansen. 2015.** Small mosquitoes, large implications: crowding and starvation affects gene expression and nutrient accumulation in *Aedes aegypti*. Parasites & Vectors 8: 252.
- Qureshi, A., E. Keen, G. Brown y L. Cator. 2023.** The size of larval rearing container modulates the effects of diet amount and larval density on larval development in *Aedes aegypti*. PLoS One 18: e0280736.
- R Core Team 2019.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>. computer program, version By R Core Team.
- Rawlins, S. C., R. Martinez, S. Wiltshire y G. Legall. 1998.** A comparison of surveillance systems for the dengue vector *Aedes aegypti* in Port of Spain, Trinidad. J. Am. Mosq. Control Assoc. 14: 131-136.
- Reinbold-Wasson, D. D. y M. H. Reiskind. 2021.** Comparative skip-oviposition behavior among container breeding *Aedes* spp. mosquitoes (Diptera: Culicidae). J. Med. Entomol. 58: 2091-2100.
- Reiskind, M. H. y M. L. Wilson. 2004.** *Culex restuans* (Diptera: Culicidae) oviposition behavior determined by larval habitat quality and quantity in southeastern Michigan. J. Med. Entomol. 41: 179-186.
- Reiskind, M. H. y L. P. Lounibos. 2009.** Effects of intraspecific larval competition on adult longevity in the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. Med. Vet. Entomol. 23: 62-68.

- Reiskind, M. H., K. L. Greene y L. P. Lounibos. 2009.** Leaf species identity and combination affect performance and oviposition choice of two container mosquito species. *Ecol. Entomol.* 34: 447-456.
- Reiskind, M. H., A. A. Zarrabi y L. P. Lounibos. 2012.** Effects of combination of leaf resources on competition in container mosquito larvae. *Bull. Entomol. Res.* 102: 424-434.
- Reiter, P., M. A. Amador y N. Colon. 1991.** Enhancement of the CDC ovitrap with hay infusions for daily monitoring of *Aedes aegypti* populations. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 7: 52-55.
- Ritchie, S. A. y E. S. Johnson. 1991.** *Aedes taeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) oviposition patterns in a Florida mangrove forest. *J. Med. Entomol.* 28: 496-500.
- Romeo Aznar, V., M. S. De Majo, S. Fischer, D. Francisco, M. A. Natiello y H. G. Solari. 2015.** A model for the development of *Aedes (Stegomyia) aegypti* as a function of the available food. *J. Theor. Biol.* 365: 311-324.
- Romeo Aznar, V., I. Alem, M. S. De Majo, B. Byttebier, H. G. Solari y S. Fischer. 2018.** Effects of scarcity and excess of larval food on life history traits of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *J. Vector Ecol.* 43: 117-124.
- Romero-Vivas, C. M. y A. K. Falconar. 2005.** Investigation of relationships between *Aedes aegypti* egg, larvae, pupae, and adult density indices where their main breeding sites were located indoors. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 21: 15-21.
- Romero-Vivas, C. M., P. Arango-Padilla y A. K. Falconar. 2006.** Pupal-productivity surveys to identify the key container habitats of *Aedes aegypti* (L.) in Barranquilla, the principal seaport of Colombia. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 100 Suppl 1: S87-S95.
- Rubio, A., M. I. Bellocq y D. Vezzani. 2012.** Community structure of artificial container-breeding flies (Insecta: Diptera) in relation to the urbanization level. *Landscape and Urban Planning* 105: 288-295.
- Rubio, A., M. V. Cardo, D. Vezzani y A. E. Carbajo. 2020.** *Aedes aegypti* spreading in South America: new coldest and southernmost records. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 115.
- Russell, R. C. 1986.** Larval competition between the introduced vector of dengue fever in Australia, *Aedes aegypti* (L), and a native container-breeding mosquito, *Aedes notoscriptus* (Skuse) (Diptera, Culicidae). *Aust. J. Zool.* 34: 527-534.
- Sant'ana, A. L., R. A. Roque y A. E. Eiras. 2006.** Characteristics of grass infusions as oviposition attractants to *Aedes (Stegomyia)* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 43: 214-220.
- Schlein, Y. y G. Muller. 1995.** Assessment of plant tissue feeding by sand flies (Diptera: Psychodidae) and mosquitoes (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 32: 882-887.
- Schneider, J. R., D. D. Chadee, A. Mori, J. Romero-Severson y D. W. Severson. 2011.** Heritability and adaptive phenotypic plasticity of adult body size in the mosquito *Aedes aegypti* with implications for dengue vector competence. *Infect. Genet. Evol.* 11: 11-16.

Schweigmann, N., P. Orellano, J. Kuruc, M. T. Vera, D. Vezzani y A. Méndez. 2002. Distribución y abundancia de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Buenos Aires. Salomón OD. Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina, Fund. Mundo Sano, Bs. As: 155-160.

Seijo, A., Y. Romer, M. Espinosa, J. Monroig, S. Giamperetti, D. Ameri y L. Antonelli. 2009. Brote de dengue autóctono en el Area Metropolitana Buenos Aires. Experiencia del Hospital de Enfermedades Infecciosas F. J. Muñiz. . Medicina (B. Aires) 69: 593-600.

Servicio Meteorológico Nacional. 2020. Estadísticas Climáticas Normales. URL: <https://www.smn.gob.ar/descarga-de-datos>. Acceso 1/6/2023.

Soman, R. S. y R. Reuben. 1970. Studies on the preference shown by ovipositing females of *Aedes aegypti* for water containing immature stages of the same species. J. Med. Entomol. 7: 485-489.

Soper, F. L. 1967. Dynamics of *Aedes aegypti* distribution and density. Seasonal fluctuations in the Americas. Bulletin of the World Health Organization 36: 536-538.

Spiegel, J., S. Bennett, L. Hattersley, M. H. Hayden, P. Kittayapong, S. Nalim, D. N. C. Wang, E. Zielinski-Gutiérrez y D. Gubler. 2005. Barriers and bridges to prevention and control of dengue: The need for a social-ecological approach. EcoHealth 2: 273-290.

Stanaway, J. D., D. S. Shepard, E. A. Undurraga, Y. A. Halasa, L. E. Coffeng, O. J. Brady, S. I. Hay, N. Bedi, I. M. Bensenor, C. A. Castañeda-Orjuela, T.-W. Chuang, K. B. Gibney, Z. A. Memish, A. Rafay, K. N. Ukwaja, N. Yonemoto y C. J. L. Murray. 2016. The global burden of dengue: an analysis from the Global Burden of Disease Study 2013. Lancet Infect. Dis. 16: 712-723.

Steinwascher, K. 2018. Competition among *Aedes aegypti* larvae. PLoS One 13: e0202455.

Steinwascher, K. 2020. Competition and growth among *Aedes aegypti* larvae: Effects of distributing food inputs over time. PLoS One 15: e0234676.

Subra, R. y J. Mouchet. 1984. The regulation of preimaginal populations of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) on the Kenya coast. II. Food as a main regulatory factor. Ann. Trop. Med. Parasitol. 78: 63-70.

Sumanochitrapon, W., R. Strickman D Fau - Sithiprasasna, P. Sithiprasasna R Fau - Kittayapong, B. L. Kittayapong P Fau - Innis y B. L. Innis. 1998. Effect of size and geographic origin of *Aedes aegypti* on oral infection with dengue-2 virus. Am. J. Trop. Med. Hyg. 58: 283-286.

Takken, W. y N. O. Verhulst. 2013. Host preferences of blood-feeding mosquitoes. Annu. Rev. Entomol. 58: 433-453.

Thompson, J. N. 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. Entomologia Experimentalis et Applicata 47: 3-14.

Trpis, M. 1973. Interaction between the predator *Toxorhynchites brevipalpis* and its prey *Aedes aegypti*. Bull. World Health Organ. 49: 359.

- Tun-Lin, W., T. Burkot y B. H. Kay. 2000.** Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes Aegypti* in North Queensland, Australia. *Med. Vet. Entomol.* 14: 31-37.
- Vezzani, D. y A. E. Carbajo. 2008.** *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, and dengue in Argentina: current knowledge and future directions. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 103: 66-74.
- Vezzani, D. y A. P. Albicocco. 2009.** The effect of shade on the container index and pupal productivity of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* breeding in artificial containers. *Med. Vet. Entomol.* 23: 78-84.
- Vezzani, D., S. M. Velazquez y N. Schweigmann. 2004.** Seasonal pattern of abundance of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Buenos Aires City, Argentina. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 99: 351-356.
- Wada, Y. 1965.** Effect of larval density on the development of *Aedes aegypti* (L.) and the size of adults. *Quaestiones entomologicae* 1.
- Waliwitiya, R., C. J. Kennedy y C. A. Lowenberger. 2009.** Larvicidal and oviposition-altering activity of monoterpenoids, trans-anethole and rosemary oil to the yellow fever mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Pest Management Science* 65: 241-248.
- Walker, E. D., R. W. Merritt, M. G. Kaufman, M. P. Ayres y M. H. Riede. 1997.** Effects of variation in quality of leaf detritus on growth of the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *Can. J. Zool.* 75: 706-718.
- Walsh, R. K., C. Bradley, C. S. Apperson y F. Gould. 2012.** An experimental field study of delayed density dependence in natural populations of *Aedes albopictus*. *PLoS One* 7: e35959.
- Ward, G. M. y K. W. Cummins. 1979.** Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology* 60: 57-64.
- Washburn, J. O. 1995.** Regulatory factors affecting larval mosquito populations in container and pool habitats: implications for biological control. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 11: 279-283.
- Webster, J. R. y E. F. Benfield. 1986.** Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.
- Westby, K. M. y S. A. Juliano. 2017.** The roles of history: age and prior exploitation in aquatic container habitats have immediate and carry-over effects on mosquito life history. *Ecol. Entomol.* 42: 704-711.
- Williams, C. R., J. Katherine, J. Natasha y R. Verónica. 2008.** The Allee effect in site choice behaviour of egg-laying dengue vector mosquitoes. *Trop. Biomed.* 25: 140-144.
- Wilton, D. P. 1968.** Oviposition site selection by the tree-hole mosquito, *Aedes Triseriatus* (Say). *J. Med. Entomol.* 5: 189-194.
- Wong, J., S. T. Stoddard, H. Astete, A. C. Morrison y T. W. Scott. 2011.** Oviposition site selection by the dengue vector *Aedes aegypti* and its implications for dengue control. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 5: e1015.

- Wong, J., A. C. Morrison, S. T. Stoddard, H. Astete, Y. Y. Chu, I. Baseer y T. W. Scott. 2012.** Linking oviposition site choice to offspring fitness in *Aedes aegypti*: consequences for targeted larval control of dengue vectors. PLoS Negl. Trop. Dis. 6: e1632.
- Wood, R. J. 1962.** A preliminary note on sex ratio and hatching-response in eggs of *Aedes aegypti* (Linnaeus). Ann. Trop. Med. Parasitol. 56: 356-358.
- Xia, S. 2021.** Laboratory oviposition choice of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Kenya and Gabon: effects of conspecific larvae, salinity, shading, and microbiome. J. Med. Entomol. 58: 1021-1029.
- Yates, M. G. 1979.** The biology of the tree-hole breeding mosquito *Aedes geniculatus* (Olivier) (Diptera: Culicidae) in southern England. Bull. Entomol. Res. 69: 611-628.
- Yee, D. A. y S. A. Juliano. 2006.** Consequences of detritus type in an aquatic microsystem: effects on water quality, micro-organisms and performance of the dominant consumer. Freshw. Biol. 51: 448-459.
- Yee, D. A. y S. A. Juliano. 2012.** Concurrent effects of resource pulse amount, type, and frequency on community and population properties of consumers in detritus-based systems. Oecologia 169: 511-522.
- Yee, D. A., B. Kesavaraju y S. A. Juliano. 2004.** Interspecific differences in feeding behavior and survival under food-limited conditions for larval *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 97: 720-728.
- Yee, D. A., M. G. Kaufman y S. A. Juliano. 2007a.** The significance of ratios of detritus types and micro-organism productivity to competitive interactions between aquatic insect detritivores. J. Anim. Ecol. 76: 1105-1115.
- Yee, D. A., B. Kesavaraju y S. A. Juliano. 2007b.** Direct and indirect effects of animal detritus on growth, survival, and mass of invasive container mosquito *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J. Med. Entomol. 44: 580-588.
- Yee, D. A., W. C. Glasgow y N. F. Ezeakacha. 2020.** Quantifying species traits related to oviposition behavior and offspring survival in two important disease vectors. PLoS One 15: e0239636.
- Zahiri, N. y M. E. Rau. 1998.** Oviposition attraction and repellency of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) to waters from conspecific larvae subjected to crowding, confinement, starvation, or infection. J. Med. Entomol. 35: 782-787.
- Zahiri, N., M. E. Rau y D. J. Lewis. 1997.** Starved larvae of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) render waters unattractive to ovipositing conspecific females. Environ. Entomol. 26: 1087-1090.
- Zahouli, J. B. Z., J. Utzinger, M. A. Adja, P. Müller, D. Malone, Y. Tano y B. G. Koudou. 2016.** Oviposition ecology and species composition of *Aedes* spp. and *Aedes aegypti* dynamics in variously urbanized settings in arbovirus foci in southeastern Côte d'Ivoire. Parasites & Vectors 9: 523.
- Zanotti, G., M. S. De Majo, I. Alem, N. Schweigmann, R. E. Campos y S. Fischer. 2015.** New records of *Aedes aegypti* at the southern limit of its distribution in Buenos Aires province, Argentina. J. Vector Ecol. 40: 408-411.

Zeller, M. y J. C. Koella. 2016. Effects of food variability on growth and reproduction of *Aedes aegypti*. Ecol. Evol. 6: 552-559.

Ziegler, R. y M. M. Ibrahim. 2001. Formation of lipid reserves in fat body and eggs of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. J. Insect Physiol. 47: 623-627.

Anexos

Anexo 1: Experimento preliminar – capítulo 3.

A1.1. Materiales y Métodos

A1.1.1. Diseño experimental

A continuación, se describen solamente las diferencias en la metodología utilizada con respecto al experimento en otoño:

(1) 5° evento de adición de detritos sucedió 8 días después de la eclosión de las larvas, en vez de 2 días después, y no fue recibido por todos los recipientes ya que en algunos de ellos habían emergido todos los individuos.

(2) A partir de allí se siguió colectando y agregando detritos a los recipientes hasta la emergencia de los adultos.

(3) La colecta y el agregado periódico de detritos a los recipientes sucedió en los meses de octubre y noviembre, y la cría de larvas inició a fines de noviembre.

(4) Los detritos acumulados no se clasificaron en categorías. Para su cuantificación, se pesó el total de los detritos colectados.

(5) El número de réplicas por cada tratamiento fue de 9.

A1.1.2. Análisis de datos

A continuación, se describen solamente las diferencias en el análisis de datos con respecto al experimento en otoño:

A1.1.2.1. Detritos

Al no estar diferenciados los detritos orgánicos, se calculó la cantidad de detritos totales acumulados en cada recipiente (réplica) de los tratamientos *Int* y *Lar*, sumando el peso de las diferentes colectas de detritos (o lo que es lo mismo, de los diferentes eventos de adición). Se

compararon los detritos totales entre tratamientos mediante el mismo análisis descripto para los detritos orgánicos en el cap. 3.

Se calculó la tasa semanal de caída de detritos totales dividiendo la cantidad de detritos totales acumulados por la cantidad de semanas transcurridas para cada tratamiento. Debido a que hubo varias semanas sin datos para alguno de los tratamientos por pérdida de muestras y que los periodos de colecta fueron muy variables debido al agregado hasta la emergencia de los adultos, solo se consideraron para el análisis aquellas colectas en que los colectores de los dos tratamientos estuvieron activos en campo. Se compararon las tasas semanales entre tratamientos mediante el mismo análisis descripto para los detritos orgánicos en el cap. 3.

A1.1.2.2. Índice de desempeño

Al no estar clasificados los detritos en las distintas categorías, solo se realizaron los análisis (i) y (ii). En el análisis (ii) se evaluó el efecto de la cantidad de los detritos totales sobre el desempeño de los individuos en cada recipiente (λ'). los efectos fijos incluidos fueron los tratamientos con alimentación natural (dos niveles: *Int* y *Lar*), la cantidad de detritos totales transformada logarítmicamente y su interacción.

A1.2. Resultados

A1.2.1. Detritos

En primavera, la cantidad de detritos totales acumulados fue significativamente mayor en el tratamiento *Lar* que en el tratamiento *Int* (GLM: $F_{1,16} = 13,69$; $P < 0,0019$). Se observó una alta variabilidad en la cantidad de detritos acumulados dentro de un mismo tratamiento, con incrementos de cuatro y siete veces la cantidad recolectada entre los valores más altos y más bajos en los recipientes *Int* y *Lar* respectivamente. Los detritos acumulados en los recipientes *Int*

presentaron una mediana de 0,95 g, mientras que en los recipientes *Lar* presentaron una mediana de 1,55 g (Fig. A.1 A).

La tasa de caída de detritos totales no presentó grandes diferencias entre tratamientos. Las tasas semanales promedio fueron similares entre tratamientos, con valores de 0,25 g/sem y 0,30 g/sem, y no se encontraron diferencias significativas (Fig. A.1 B).

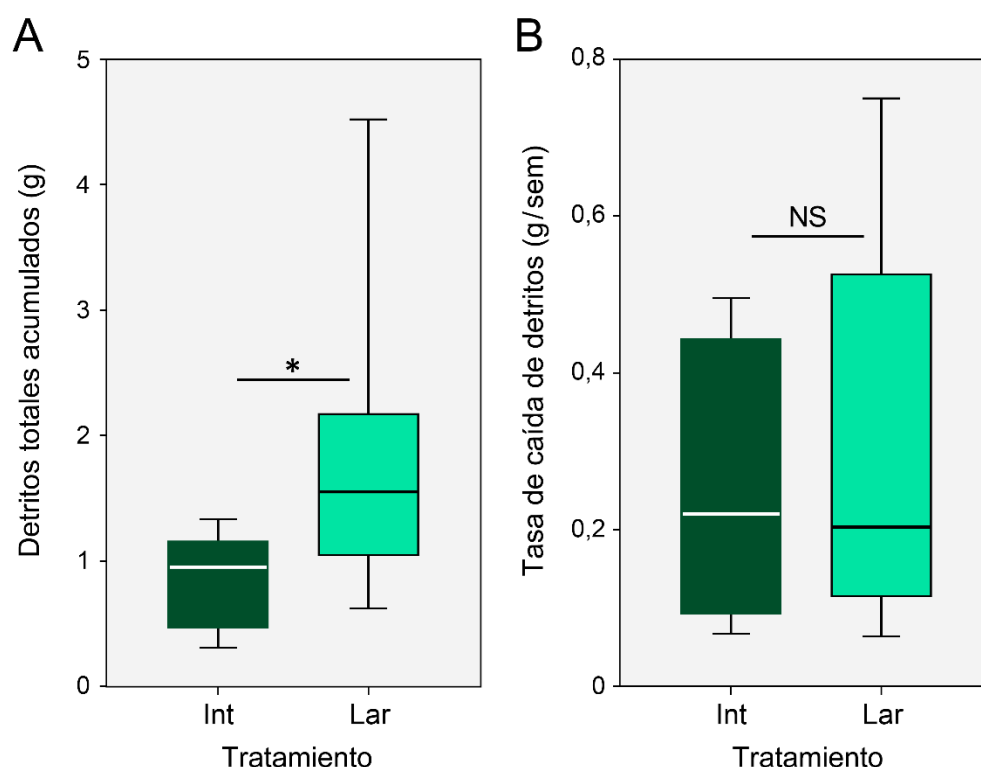


Figura A.1. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de A) los detritos acumulados y B) la tasa de caída de detritos en recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*). El asterisco indica diferencias significativas. NS = no significativo.

A1.2.2. Supervivencia

La supervivencia durante el desarrollo no se vio afectada significativamente por los tratamientos y fue relativamente alta tanto en el control con levadura como en los tratamientos con alimentación natural. La supervivencia en el tratamiento *Int* osciló entre el 79% y el 100%, mientras que en el

tratamiento *Lar* osciló entre el 95% y el 100%, salvo un valor atípico del 5% de supervivencia correspondiente al recipiente que más detritos acumuló en el tratamiento *Lar* (4,52 g) (Fig. A.2). No se detectaron diferencias estadísticas entre tratamientos ni con el control. En el recipiente con supervivencia atípica, se registró la emergencia de un solo macho adulto que se excluyó de análisis posteriores.

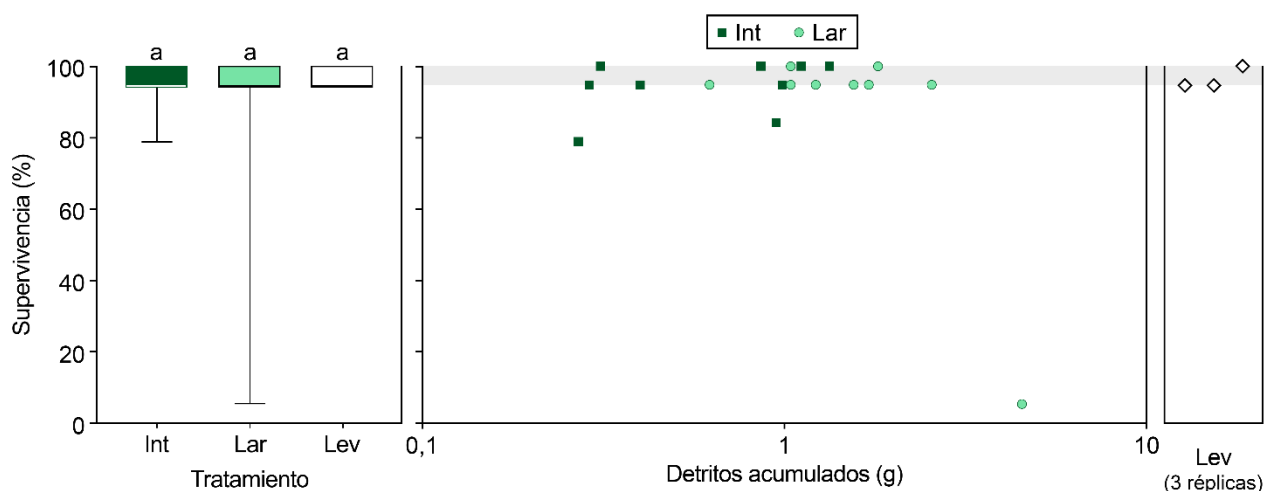


Figura A.2. Supervivencia de *Aedes aegypti* en la cohorte de primavera. Izquierda: como boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) agrupados por tratamientos con alimentación natural representando recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*) y en recipientes control con levadura (*Lev*); los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: en función de la cantidad de detritos orgánicos acumulados en cada recipiente y en recipientes control con levadura. La barra gris horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual de los tratamientos.

A1.2.3. Tiempo de desarrollo

El tiempo de desarrollo en las hembras fue de 8 a 28 días en el tratamiento *Int*, de 9 a 13 días en el tratamiento *Lar* y de 8 a 10 días en el tratamiento control. El tiempo de desarrollo en los machos fue de 8 a 23 días en el tratamiento *Int*, de 8 a 12 días en el tratamiento *Lar* y de 8 a 9 días en el tratamiento control. El tiempo total de desarrollo se vio significativamente afectado por la

interacción tratamiento $\times$ sexo ($F_{2,354} = 5,67$; $P = 0,0038$). Si bien se observaron diferencias entre tratamientos y sexos, con una tendencia hacia menores tiempos de desarrollo en machos y en el tratamiento control, estas diferencias fueron significativas solo entre hembras *Int* y machos *Lev* (Fig. A.3). En el análisis de los tratamientos con alimentación natural, el tiempo de desarrollo se vio afectado significativamente por el sexo y la cantidad total de detritos (logdet). Ni el tratamiento ni las interacciones fueron significativos y, por lo tanto, se eliminaron del modelo final. Los tiempos de desarrollo fueron significativamente más cortos para los machos (GLMM test de Wald: $F_{1,302} = 137,20$, $P < 0,0001$) y mostraron una disminución con el aumento en la cantidad de detritos acumulados (GLMM test de Wald: $F_{1,302} = 5,03$; $P = 0,0256$) (Tabla A.1).

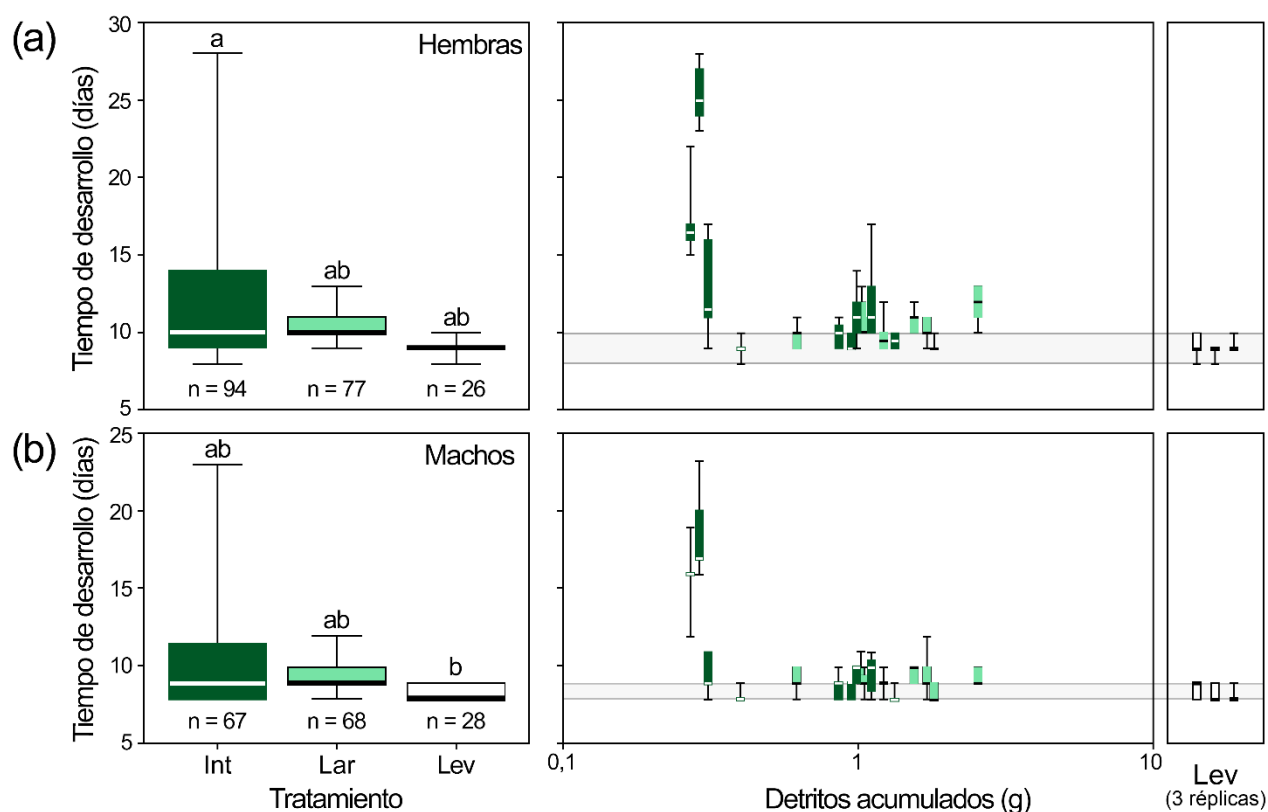


Figura A.3. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) del tiempo de desarrollo de *Aedes aegypti* para hembras (a) y para machos (b) en la cohorte de primavera. Izquierda: agrupados por tratamientos con alimentación natural representando recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*) y en recipientes con levadura (*Lev*); los grupos que

comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: tratamientos con alimentación natural agrupados por recipiente en función de los detritos totales acumulados y en recipientes con levadura. La barra gris horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual de los tratamientos.

A1.2.4. Longitud alar

La longitud del ala en las hembras estuvo entre 2,32 y 3,17 mm en el tratamiento *Int*, entre 2,66 y 3,11 mm en el tratamiento *Lar* y entre 3,00 y 3,28 mm en el tratamiento control. La longitud del ala en los machos estuvo entre 1,81 y 2,46 mm en el tratamiento *Int*, entre 2,12 y 2,47 mm en el tratamiento *Lar* y entre 2,14 y 2,55 mm en el tratamiento control. La longitud media del ala se vio significativamente afectada por la interacción tratamiento $\times$ sexo ($F_{2,336} = 12,72$; $P < 0,0001$). En las hembras, las longitudes de las alas en los recipientes control fueron más largas que en los tratamientos con alimentación natural (*Int* y *Lar*), que no difirieron significativamente entre sí. En los machos, las longitudes de las alas fueron mayores en los recipientes control que en los recipientes *Int*, y mostraron valores intermedios en los recipientes *Lar*, que no difirieron significativamente de ninguno de los otros dos (Fig. A.4). En los tratamientos con alimentos naturales, la longitud del ala se vio afectada significativamente solo por el sexo ($F_{1,287} = 3549,76$; $P < 0,0001$), y no se detectaron efectos de la cantidad de detritos, el tratamiento o las diferentes interacciones (Fig. A.4).

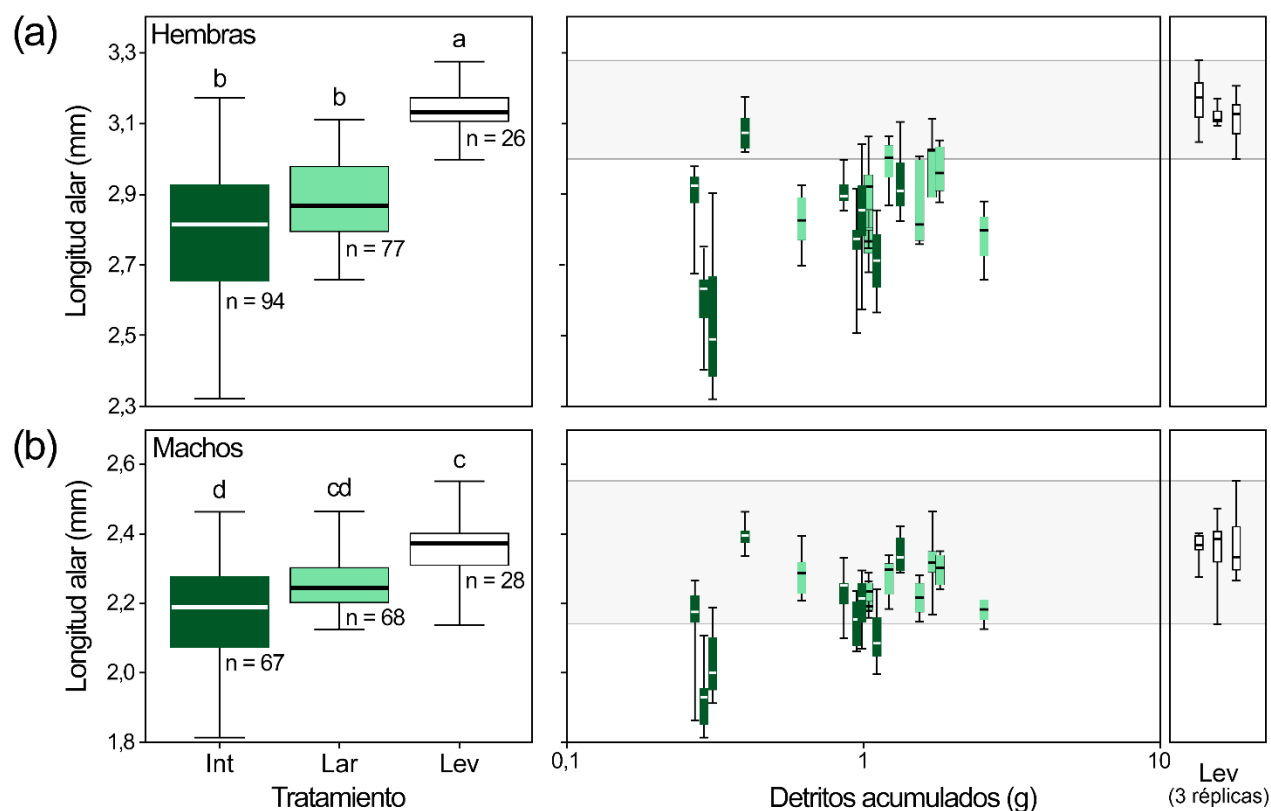


Figura A.4. Boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) de la longitud del ala de *Aedes aegypti* en hembras (a) y en machos (b) en la cohorte de primavera. Izquierda: agrupados por tratamientos con alimentación natural representando recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*) y en recipientes con levadura (*Lev*); los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: tratamientos con alimentación natural agrupados por recipiente en función de los detritos totales acumulados y en recipientes con levadura. La barra gris horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual de los tratamientos.

A1.2.5. Índice de desempeño

Los recipientes con levadura presentaron un mejor desempeño que los recipientes con alimentación natural (GLM: $F_{2,18} = 8,43$, $P=0,0029$). El desempeño en los recipientes se vio significativamente afectado por la cantidad de detritos recolectados solo en el tratamiento Int (GLM: $P=0,0118$).

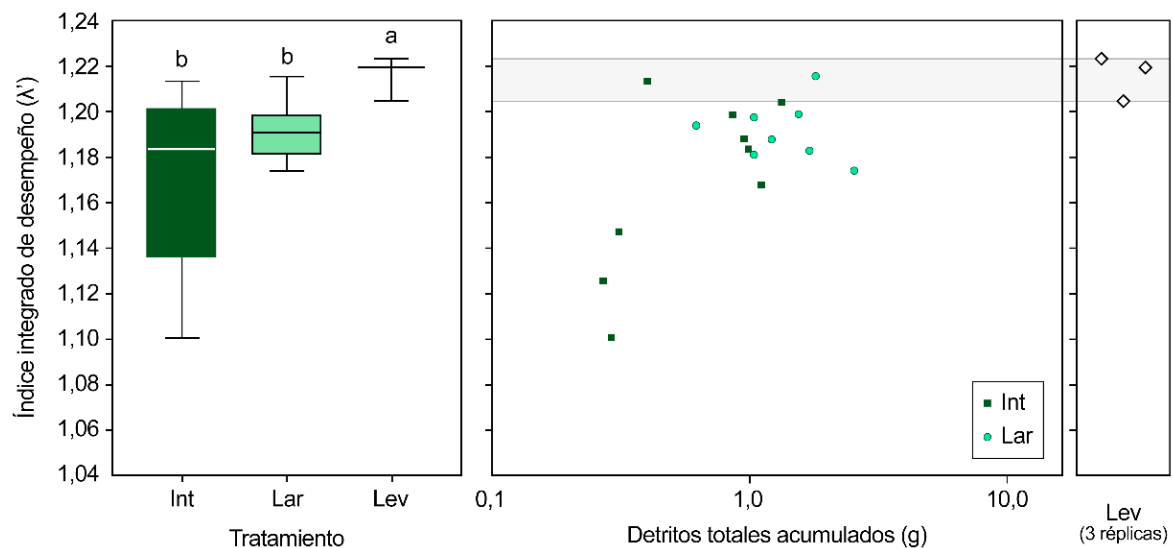


Figura A.5. Índice de desempeño (λ') de *Aedes aegypti* en la cohorte de primavera. Izquierda: como boxplot (mediana, Q1, Q3 y rango) agrupados por tratamientos con alimentación natural representando recipientes expuestos a la intemperie por un tiempo intermedio (*Int*) y por un tiempo largo (*Lar*) y en recipientes con levadura (*Lev*); los grupos que comparten la misma letra no son significativamente diferentes. Derecha: en función de la cantidad de detritos orgánicos acumulados en cada recipiente y en recipientes con levadura. La barra gris horizontal abarca los rangos de recipientes con levadura para facilitar la comparación visual de los tratamientos.

Anexo 2: Tasas de caída de detritos utilizadas en el capítulo 5

Las tasas de agregado de detritos utilizadas en el capítulo 5 fueron definidas en base a los resultados de los experimentos descritos en los capítulos 2 y 3, asignándoles valores cercanos a las tasas de caída promedio mínimas y máximas registradas en campo, aplicando correcciones debido a la utilización de detritos secos en vez de frescos y al distinto tamaño de recipiente (Fig. A.6). La conversión de detritos frescos a secos se realizó mediante un ensayo preliminar en el cual se observó que el peso seco representó en promedio el 65% del peso fresco. En cuanto al tamaño del recipiente, en los experimentos de los capítulos 2 y 3 se utilizaron recipientes de 11 cm de diámetro, mientras que, en el capítulo 5, se utilizaron recipientes de 8,2 cm de diámetro.

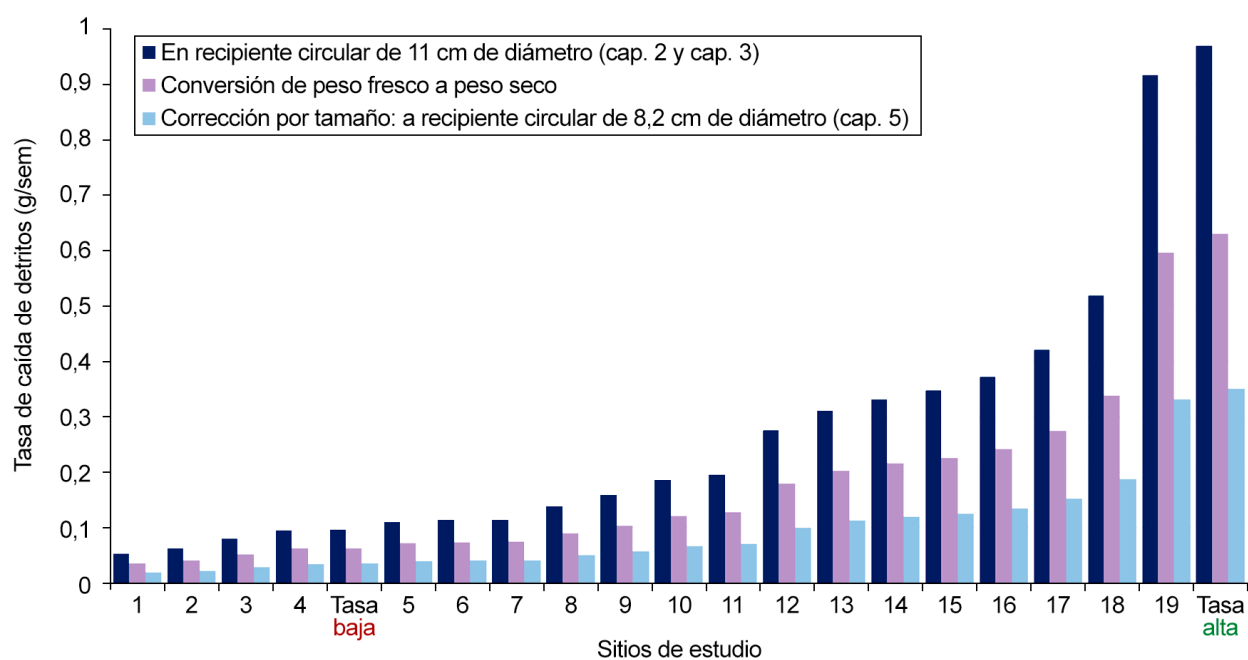


Figura A.6. Tasa de caída semanal de detritos promedio en cada uno de los sitios de estudio de los capítulos 2 y 3, y sus modificaciones debido a la utilización, en el experimento del capítulo 5, de detritos secos en vez de frescos y un distinto tamaño de recipiente. Se indican en el gráfico las dos tasas elegidas (tasa baja de 0,035 g/sem y tasa alta de 0,35 g/sem).