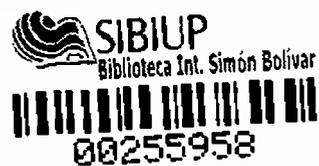


UNIVERSIDAD DE PANAMA

MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA



OBSERVACIONES SOBRE LA BIONOMIA DE
Sabethes chloropterus, *Sa. cyaneus* Y
Sa. tarsopus (DIPTERA: CULICIDAE) EN UN
BOSQUE SEMIDECIDUO TROPICAL DE PANAMA.

NORMA PADILLA

REPUBLICA DE PANAMA

JULIO 1989

Mississippi State Police

AGO 27 1989

T.M.

UNIVERSIDAD DE PANAMA

MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA

OBSERVACIONES SOBRE LA BIONOMIA DE
Sabethes chloropterus, *Sa. cyaneus* Y
Sa. tarsopus (DIPTERA: CULICIDAE) EN UN
BOSQUE SEMIDECIDUO TROPICAL DE PANAMA.

NORMA PADILLA

REPUBLICA DE PANAMA

JULIO 1989

OBSERVACIONES SOBRE LA BIONOMIA DE
SABETHES CHLOROPTERUS, *SA. CYANEUS* Y
SA. TARSOPUS (DIPTERA: CULICIDAE) EN UN
BOSQUE SEMIDECIDUO TROPICAL DE PANAMA.

TESIS

Sometida a consideración del Jurado Calificador para
optar al título de Magister en Ciencias con especialidad
en Entomología Médica

VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTGRADO
DIRECCION DE POSTGRADO

Aprobado:

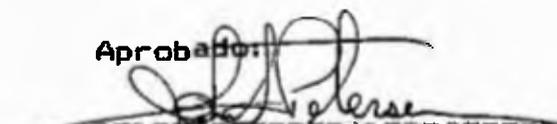
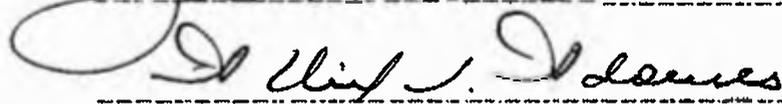
..... ASESOR
..... COMITE
..... COMITE

TABLA DE CONTENIDO

	Páginas
AGRADECIMIENTO	i
RESUMEN	iii
SUMMARY	iv
LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	5
2.1. Taxonomia	5
2.2. Bionomia	7
2.2.1. Distribución y Ecología	7
2.2.2. Adultos	10
2.2.3. Apareamiento	13
2.2.4. Oviposición	14
2.2.5. Huevos	16
2.2.6. Larvas y Pupas	17
2.3. Papel como Vector	19
2.4. Mecanismos de Supervivencia del virus de la Fiebre Amarilla Selvática.	21
3. MATERIALES Y METODOS	27
3.1. Area de Estudio	27
3.2. Métodos de Colecta	32
3.2.1. Cabo Humano y Redecilla	32
3.2.2. Trampas de Bambú	34
3.3. Mantenimiento de <i>Sa. chloropterus</i> en el Laboratorio.	37

3.4.	Condiciones Ambientales del Insectario	39
4.	RESULTADOS	41
4.1.	Condiciones Climatológicas	41
4.2.	Cebo Humano	41
4.3.	Trampas de Bambú	48
4.4.	Sitios de Reposo	55
4.5.	El género <i>Sabethes</i> y su Asociación con otros Géneros en Trampas de Bambú.	57
4.6.	Mantenimiento de <i>Sabethes chloropterus</i> en el Laboratorio.	60
5.	DISCUSION	62
6.	CONCLUSIONES	70
7.	RECOMENDACIONES	72
8.	LITERATURA CITADA	74

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi eterno agradecimiento al Dr. John Petersen por su invaluable asistencia, guía y paciencia durante este estudio, así como por haberme dado la oportunidad de trabajar junto a él.

Al Dr. Jorge Arias por su apoyo y espíritu entusiasta así como por su dedicación en la revisión de este manuscrito.

Por sus comentarios y valiosas correcciones en la elaboración de este manuscrito, estoy muy agradecida con el Dr. Byron Chaniotis, Dra. Betsy Dutary, Dr. Eustorgio Méndez y Lic. Anita de Vázquez. Al Dr. Michael Nelson por su lectura crítica y ayuda en el análisis estadístico.

Un muy especial gracias al personal del Laboratorio Conmemorativo Gorgas y especialmente a Rolando Salgado y Rudolph Hinds ya que sin ellos no hubiera podido realizar el trabajo de campo de este proyecto. A Olguita de Torres por su ayuda en el ingreso de la información en la computadora y asistencia en la clasificación de los especímenes. Por su incondicional disposición y ayuda en el análisis estadístico y sus atinados consejos sobre computación, estoy muy agradecida con Sussy de Lao y Victor Cedeño. Nora Osses y Gloria de Cano, gracias por

su invaluable cooperación que hicieron posible la realización de la revisión de literatura de este trabajo.

También quiero extender mis más sinceras gracias a Lic. Anita de Vázquez, Celina González, Sr. Enrique London, Vielka Simmons y Maritza Brewer por su amistad y cariño que hicieron mi estancia en Gorgas muy especial.

A mis compañeros y amigos Luis Rivera, Marta Best, Teresita Solano y Jorge Rozette por su tiempo y constante estímulo.

También quiero agradecer a mis padres, familia y a Carlos por su apoyo y ayuda incondicional durante todo este tiempo.

Finalmente quiero agradecer a la Organización Panamericana de la Salud por haber financiado mis estudios y estancia en Panamá y al Laboratorio Conmemorativo Gorgas por todo lo que aprendí en el tiempo que estuve allí, así como, por haberme facilitado todo lo necesario para la realización de este proyecto.

OBSERVACIONES SOBRE LA BIONOMIA DE *SABETHES CHLOROPTERUS*
SA. CYANEUS Y *SA. TARSOPUS* (DIPTERA: CULICIDAE) EN UN
BOSQUE SEMIDECIDUO TROPICAL DE PANAMA

RESUMEN

De finales de la estación seca a mediados de la estación lluviosa de 1987, se determinó en Isla Majé, Panamá, la composición de especies y la densidad de la población de adultos e inmaduros de *Sabethes*. Como métodos de colecta se utilizaron: (1) cebo humano (9:00-15:00) a nivel del suelo y en el dosel del bosque y (2) ovitrampas de bambú suspendidas a 10 metros sobre el nivel del suelo. *Sa. chloropterus*, *cyaneus* y *tarsopus* permanecieron activos durante el período de estudio. *Sa. cyaneus* y *tarsopus* mostraron un patrón de fluctuación en la densidad poblacional semejante y sincrónico, siendo más abundante en la estación seca. A diferencia de los resultados obtenidos en estudios anteriores en el bosque húmedo tropical no estacional, a finales de la estación seca *Sa. chloropterus* fue la especie más escasa aumentando en densidad en la estación lluviosa. Estas fluctuaciones aparentemente siguen la distribución de lluvia. Durante todo el tiempo se encontraron larvas y pupas de *Sa. chloropterus* y *cyaneus*, presentando fluctuaciones mensuales en la densidad que también siguieron el patrón de lluvia, a pesar de que en los bambús siempre hubo agua. Esto es indicativo de que estas especies se crían durante todo el tiempo y de la existencia de hembras fertilizadas y de su sobrevivencia por lo menos durante cierto tiempo en la estación seca. Esta continua actividad durante ambas estaciones, confiere a estas especies una particular importancia ya podría contribuir al mantenimiento de algunos arbovirus neotropicales.

OBSERVATIONS ON THE BIONOMICS OF *SABETHES CHLOROPTERUS*
SA. CYANEUS AND *SA. TARSOPUS* (DIPTERA: CULICIDAE) IN A
TROPICAL SEMIDECIDUOUS FOREST OF PANAMA

SUMMARY

The presence and population density of adults and immature stages of *Sabethes*, were studied at Isla Maje, Panama, from March through October 1987. Data were collected from (1) human bait (9:00- 15:00) in the canopy and understory at the forest and from (2) bamboo pots placed 10 m above the ground. *Sa. chloropterus*, *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* were active during the entire study period with monthly density fluctuations. *Sa. cyaneus* and *tarsopus* had a higher density toward the end of the dry season, while *Sa. chloropterus* peaked during the rainy season. These fluctuations followed the seasonal rainfall pattern. Larvae and pupae of *Sa. chloropterus* and *cyaneus* were present at all times during the study, with monthly fluctuations, that also followed the seasonal rainfall pattern, even though bamboo pots were constantly supplied with water. These observations provided evidence that *Sabethes* breed through out the year and that fertilized females survive at least part of the dry season. Activity through both rainy and dry seasons may give these species an important role in the maintenance of some neotropical arboviruses.

LISTA DE TABLAS

	Página
TABLA I. Arbovirus aislados de mosquitos del género <i>Sabethes</i> infectados naturalmente.	22
TABLA II. Tasa de picadura de <i>Sabethes</i> atraídos con cebo humano y capturados por hombre/hora en el interior del bosque de marzo a octubre de 1987.	43
TABLA III. Total de larvas de <i>Sabethes</i> capturados por trampa de bambú de abril a octubre de 1987 en Isla Majá.	54
TABLA IV. Calidad del agua y distribución de larvas de <i>Sabethes</i> en trampas de bambú.	55
TABLA V. Distribución de la población de mosquitos capturados en sitios de reposo a nivel del suelo del bosque.	56
TABLA VI. Frecuencias observadas y número de larvas de <i>Sabethes chloropterus</i> y <i>Sa. cyaneus</i> en trampas de bambú.	59

LISTA DE FIGURAS

		Página
FIGURA 1.	Periodo de actividad diaria de <i>Sabethes</i> en Isla Majé. (Datos de Galindo y Adames procesados por Petersen, 1988).	11
FIGURA 2.	Localización de Isla Majé en Panamá.	27
FIGURA 3.	Distribución de la vegetación en Isla Majé. Tomado del Plan de Manejo y Desarrollo de la Reserva Científica Isla Majé (Dutary et al., 1989)	29
FIGURA 4.	Localización de los sitios de captura en Isla Majé.	31
FIGURA 5.	Torre A utilizado en las capturas realizadas en el dosel del bosque.	32
FIGURA 6.	Vista parcial del puente Alexander Wetmore donde se realizaron las colectas en el dosel del bosque.	33
FIGURA 7.	Jaulas en donde se mantuvieron los adultos de <i>Sa. chloropterus</i> en el laboratorio.	40
FIGURA 8.	Distribución mensual de la temperatura precipitación pluvial y viento en la Isla Majé de marzo a octubre de 1987.	42
FIGURA 9.	Ciclo de actividad de picada de <i>Sabethes chloropterus</i> , <i>Sa. cyaneus</i> y <i>Sa. tarsopus</i> en Isla Maje de Abril-Octubre de 1987.	44
FIGURA 10.	Tasa de picadura de <i>Sabethes chloropterus</i> atraídos con cebo humano, capturados por hombre/hora en el interior del bosque de marzo a octubre de 1987.	46

FIGURA 11.	Tasa de picadura de <i>Sabethes cyaneus</i> atraídos con cebo humano, capturados por hombre/hora en el interior del bosque de marzo a octubre de 1987.	47
FIGURA 12.	Tasa de picadura de <i>Sabethes tarsopus</i> atraídos con cebo humano, capturados por hombre/hora en el interior del bosque de marzo a octubre de 1987.	48
FIGURA 13.	(a) Incidencia de larvas y/o pupas e índice de bambú positivos de <i>Sabethes chloropterus</i> y (b) distribución mensual de la precipitación pluvial en Isla Majé de abril a octubre de 1987.	51
FIGURA 14.	(a) Incidencia de larvas y/o pupas e índice de bambú positivos de <i>Sabethes cyaneus</i> y (b) distribución de la precipitación pluvial en Isla Majé de abril a octubre de 1987.	52

I. INTRODUCCION

Los mosquitos del género *Sabethes* (Robineau-Desvoidy, 1827) son de hábitos diurnos, arbóreos y unos de los más abundantes en el dosel de los bosques neotropicales. Los huevos, larvas y pupas se encuentran preferencialmente en huecos de árboles y en las axilas de bromelias y otras plantas (Lane y Cerqueira, 1942; Heinemann y Belkin, 1978).

En los últimos años el interés médico en este género ha incrementado debido al papel que algunas especies pueden desempeñar en la transmisión y mantenimiento de varios arbovirus enzooticos en América Neotropical.

Dentro de las especies de este género se encuentra *Sa. chloropterus* que como consecuencia de su relativa abundancia durante la época seca y por compartir el hábitat arbóreo con especies de *Haemagogus* ha sido incriminada en la transmisión de la Fiebre Amarilla selvática (YF) en Panamá.

La potencialidad como vector de *Sa. chloropterus* tiene una importancia particular, debido a que este mosquito tiene una larga vida durante su fase adulta y sobrevive durante la estación seca lo que le permitiría actuar como reservorio del virus cuando cesan las lluvias

y los adultos de *Haemagogus* desaparecen de la floresta (Galindo et al., 1950, 1951 y 1956).

Los mecanismos por medio de los cuales *Sa. chloropterus* y otras especies de *Sabethes* sobreviven de una estación lluviosa a otra aún se desconocen. Se ha sugerido que podría utilizar la explotación de criaderos que contengan agua durante todo el año o vivir lo suficiente para persistir como adultos durante todo el verano. Galindo (1956) fue uno de los primeros autores en sugerir que este podría ser el caso de *Sa. chloropterus*, sugerencia que treinta años después carece de sólida base experimental y aún se desconocen los criaderos naturales de ésta y otras especies de *Sabethes*.

A pesar de la importancia médica que pudiera tener el género *Sabethes* existe muy poca información publicada sobre las especies de mesoamérica. El conocimiento sobre la bionomía de la mayoría de miembros del género es escasa y se ha limitado a menciones en estudios de estratificación vertical (Hoch et al., 1980, Peyton et al., 1984 y Guimares et al., 1985) o como parte de las capturas entomológicas realizadas en regiones con brotes endémicos o epidémicos de YF en Sur America (Pinheiro et al., 1981 y Méndez et al., 1984).

Sólamente existe información sobre la biología y comportamiento de una especie, *Sa. chloropterus*, que fue colonizado por primera vez en el laboratorio

Commemorativo Gorgas (LCG), en donde su ciclo de vida ha sido ampliamente estudiado (Galindo, 1957 y 1958), sin embargo, el papel que juega esta especie en el mantenimiento del virus de la YF aun no ha sido dilucidado y nada se sabe sobre su competencia vectorial con otros arbovirus.

El estudio que a continuación se detalla constituye parte de un programa del LCG, que pretende aumentar la información sobre la ecología del género *Sabethes* y su relación con el mantenimiento de algunos arbovirus en Panamá. Dos fueron los objetivos principales: El primero era, determinar la composición de especies y fluctuaciones en la abundancia de la población de *Sabethes* en Isla Majé, para obtener información sobre la actividad de estas especies de finales de la estación seca a mediados de la estación lluviosa.

El conocimiento sobre las fluctuaciones estacionales y anuales en el número de especies vectoras y los factores que regulan estos cambios son de gran importancia en la epidemiología de las enfermedades arbovirales, en donde el mantenimiento del ciclo de transmisión esta determinado, en parte, por el número de adultos presentes y la regularidad de alimentación sanguínea.

El segundo objetivo, incluía capturar mosquitos de *Sa. chloropterus* con la finalidad de establecer una

colonia y llevar a cabo estudios posteriores sobre bionomia y competencia vectorial de la especie.

Los resultados del presente estudio constituyen datos comparables con estudios anteriores realizados en la Isla Majé y en la cuenca del río Bayano, donde la actividad humana ha sido intensa y actualmente el bosque primario se ha visto reducido a pequeños parches.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1. Taxonomía

El género *Sabethes* Robineau-Desvoidy, 1827 es una de las divisiones taxonómicas cuya sistemática y nomenclatura actual es confusa y con frecuencia se han encontrado discrepancias en las identificaciones de museo. Inicialmente esto se debió a la determinación incorrecta de los sexos, ya que las hembras de algunas especies presentan largos flagelómeros, como en la mayoría de los machos de otros Culicidae (Belkin, 1968).

Los adultos del género *Sabethes* son de tamaño mediano y se diferencian del resto de Culicidae por la presencia de lóbulos antepronotales grandes y aproximados dorsalmente así como por la ausencia de las cerdas prealares y la presencia de escobillas en las patas en algunas especies (Clark y Darsie, 1983). El tórax está cubierto con escamas iridicentes de color azul y verde.

Las larvas de *Sabethes* se diferencian marcadamente de las de otros Culicidae por la ausencia de pécten y del cepillo ventral medio del último segmento abdominal. Este está representado por un par de setas localizadas lateralmente, debajo de la placa dorsal de este segmento (Howard et al., 1915). Además, los dientes del peine

están arreglados en una sola fila o a lo más con 3-4 dientes separados.

Las pupas se caracterizan por la presencia de un amplio tufo de setas en el ángulo apical del séptimo y octavo segmento abdominal. Las paletas natatorias son comparativamente más pequeñas y de contorno irregular a diferencia de otros culicidos que las tienen anchas y redondeadas (Howard et al., 1915).

La última vez que se trató taxonómicamente el género *Sabethes* fue en la monografía de Lane y Cerqueira publicada en 1942. A partir de esta fecha se han descrito alrededor de diez especies y el género no ha tenido una nueva revisión.

Con la finalidad de empezar a esclarecer algunas de las confusiones, Munstermann y Marchi (1986) en colaboración con el (LCG) desarrollaron patrones de referencia cromosómicos e isoenzimáticos para *Sa. cyaneus* y *Sa. chloropterus*, esenciales en la caracterización de estas especies. Utilizando larvas de cuarto estadio describieron la secuencia de las bandas de los cromosomas politénicos de las glándulas salivales para ambas especies. La taxonomía puede hacer uso de estos para comparar cambios en los cromosomas que pueden ocurrir durante la especiación y como medida para la clarificación de ambigüedades taxonómicas entre especies relacionadas de sabetinos.

Knigh y Stone (1977) reconocen 29 especies agrupadas en 3 subgéneros: *Sabethes* Robineau-Desvoidy, *Sabethinus* Lutz, y *Sabethoides* Theobald, que se diferencian entre sí, solamente por caracteres del adulto. No se han utilizado hasta el momento caracteres útiles, en éste sentido, en las genitalias masculinas y formas inmaduras (Forattini, 1965).

En Panamá se han reportado 11 especies de *Sabethes* (Knigh y Stone, 1977). Cinco de estas han sido capturadas anteriormente en Isla Majé; *Sa. belizarioi* Neiva, *Sa. cyaneus* (Fabricius), *Sa. tarsopus* (Dyar y Knab), *Sa. undosus* (Coquillett) y *Sa. chloropterus* (von Humbolt) (Dutary et al., 1989).

2.2. Bionomía

2.2.1. Distribución y Ecología

El género *Sabethes* es esencialmente neotropical y se encuentra ampliamente distribuido desde México meridional hasta Argentina, incluyendo las Antillas (Lane, 1943; Forattini, 1965; Knigh y Stone, 1977). En su mayoría, las especies de éste género están restringidas al bosque húmedo, bosque deciduo y semideciduo tropical. Sin embargo, algunas especies (*Sa. cyaneus*, *Sa. tarsopus*, *Sa. undosus*) han sido capturadas en bosques de crecimiento secundario o en regiones con bosque parcial (Heinemann y Bellin, 1978) y *Sa. chloropterus* ha sido capturado dentro

de viviendas, en estudios realizados durante brotes de fiebre amarilla selvática en Bolivia (Roberts et al., 1983).

Los adultos de este género se encuentran preferencialmente en el dosel del bosque (Galindo et al., 1955, 1956; Trapido y Galindo, 1957; Peyton et al., 1984; Hoch et al., 1981; Roberts et al. 1984, y Guimaraes et al., 1985).

En la estación seca, característica del bosque deciduo y semideciduo tropical, la mayoría de los árboles pierden sus hojas de manera que la diferencia entre el microclima del dosel y el suelo del bosque es poco pronunciada y algunas especies de *Sabethes*, tienden a bajar al estrato inferior durante las horas del día de mayor temperatura. En esta época es posible capturarlos picando al hombre a nivel del suelo; e incluso las capturas son más numerosas que las efectuadas en el dosel del bosque (Galindo et al., 1956).

Este mismo fenómeno también puede observarse en las regiones en donde el bosque lluvioso ha sido cortado y se han dejado claros. Al modificar la cubierta vegetal del bosque las condiciones climáticas de éste se alteran y aumentan las probabilidades de que los mosquitos de dosel entren en contacto con el hombre y por consiguiente el riesgo de transmisión de enfermedades aumenta. En los bosques lluviosos no alterados, las condiciones

ecológicas del dosel del bosque son tan diferentes a las del nivel del suelo que es posible que las personas pasen relativamente seguras a través de este sin que ocurra contacto con el mosquito.

La especie de *Sabethes* más abundante y ampliamente distribuida en Mesoamérica es *Sa. chloropterus*. Mucho menos comunes son *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* y muy raras veces se han capturado con cebo humano o trampas de bambú algún otro miembro del género (Galindo et al., 1955 y 1956; Trapido y Galindo, 1957; Forattini, 1965 y Heinemann y Belfin, 1977 y 1978).

En estudios realizados anteriormente en el bosque húmedo tropical de Panamá se ha observado que *Sa. chloropterus*, *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* permanecen activos durante todo el año (Galindo et al., 1955 y 1956 y Trapido y Galindo, 1957). Para sobrevivir la estación seca, se ha sugerido que *Sa. chloropterus* debe de encontrar criaderos adecuados que puedan albergar agua durante todo este periodo o vivir lo suficiente para persistir como adultos de una estación lluviosa a otra. Aparentemente, *Sa. chloropterus* utiliza ambos mecanismos de sobrevivencia en este periodo (Galindo, 1956).

Evidencia que apoya esta hipótesis es la observada en el laboratorio, donde se encontró que *Sa. chloropterus*, solamente oviposita en grandes cantidades en recipientes con la parte superior cerrada y una pequeña abertura

lateral (i.e. internudos de bambú cerrados); por lo menos cuando tiene la oportunidad de escoger entre este tipo de recipiente y uno con la parte superior abierta (Galindo *et al.*, 1955 y Galindo, 1958).

Basandose en esto, Galindo (Galindo *et al.* 1955; Galindo, 1958) sugiere que las hembras de *Sa. chloropterus* debieran de ovipositar preferencialmente en huecos de árbol que tengan una abertura pequeña y una cavidad interna profunda. De esta forma el criadero se encuentra protegido del viento, disminuyendo la evaporación, pudiendo retener agua durante toda la estación seca.

2.2.2. Adultos

Los adultos de *Sabethes* poseen un vuelo característico que los hace fácilmente reconocibles en el campo, levantando el par de patas traseras en una curva abrupta sobre el abdomen hasta que los tarsos casi tocan los márgenes del tórax.

Son de hábitos diurnos y solamente números insignificantes de *Sa. chloropterus* en Panamá y *Sa. quasicyaneus* en Río de Janeiro, han sido capturados al atardecer y en la madrugada respectivamente (Trápido y Galindo, 1957; Guimaraes y Victório, 1986). Presentan un ciclo diurno de picada, semejante al de otros mosquitos neotropicales, con una mayor actividad de las 9:00 a las

14:00 horas, que corresponde con el periodo de descanso de medio día de la mayoría de mamíferos arbóreos (Fig. 1) (Datos de Galindo y Adames, analizados por Petersen, 1989). Las hembras prefieren picar al hombre en la parte superior del cuerpo, teniendo una mayor predilección por la nariz. Gutmares y Arlé (1984) en Rio de Janeiro

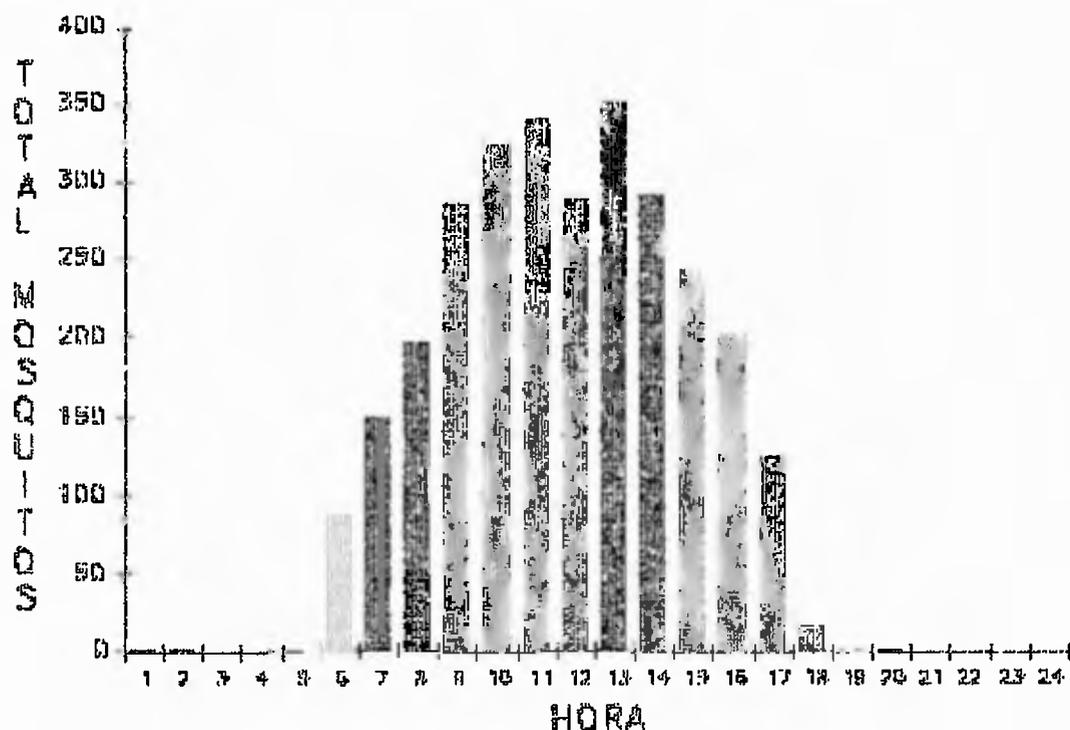


Figura 1. PERIODO DE ACTIVIDAD DIARIA DE SABETHES EN ISLA MAJE (DATOS DE GALINDO Y ADAMES PROCESADOS POR PETERSEN, 1988)

encontraron que el 98% de las hembras de *Sabethes* que llegaron a picar se posaron en la nariz y el 2% restante en otras partes del rostro. Posiblemente este comportamiento se puede relacionar con la atracción ejercida por el gas carbónico (CO₂) liberado con la respiración.

El grupo menos conocido en cuanto a preferencias alimenticias lo constituyen los sabetinos. El papel de algunas especies de *Sabethes* en la transmisión de la fiebre amarilla y la frecuencia con la cual otras son atraídas a cebos humanos hacen pensar que los mamíferos son sus fuentes naturales de alimento. Incluso se ha llegado a sugerir que sus hábitos diurnos representan una adaptación ajustada a períodos de reposo de la abundante fauna de mamíferos de los bosques tropicales (Galindo, 1950; Machado-Allison, 1982).

Recientemente Guimares et al. (1987) observaron que 5 especies de *Sabethes*, *Sa. tarsopus*, *Sa. quasicyaneus*, *Sa. identicus*, *Sa. undosus* y *Sa. chloropterus*, capturadas con tres diferentes cebos (*Gallus gallus*, *Homo sapiens* y *Didelphis marsupialis*), mostraron una mayor preferencia antropofílica. Las excepciones se observaron en un gallo (*Gallus gallus*) colocado en la copa de un árbol en el que se capturaron cuatro *Sa. quasicyaneus*, un *identicus*, dos *undosus* y un *chloropterus*. En ese mismo nivel fueron

capturados dos adultos de *Sa. quasicyaneus* en un *Didelphis marsupialis*.

Las hembras se caracterizan por tener una longevidad mayor a la de la mayoría de los Culicidae. En condiciones de laboratorio, las hembras de *Sa. chloropterus* son capaces de sobrevivir de 38.9 a 140 días después de la primera ingesta sanguínea. El 50% de las hembras viven entre cinco y seis semanas y pueden pasar hasta nueve a diez semanas antes de que el 90% de las hembras muera (Galindo, 1958).

2.2.3. Apareamiento

En los sabetinos aparentemente el acercamiento entre los sexos ocurre por reconocimiento visual y es factible que la coloración metálica de los adultos juegue algún papel en este proceso (Downes, 1969).

Sa. chloropterus y *Sa. cyaneus* son especies estenogámicas, es decir que son capaces de aparearse en un espacio confinado y reducido. La cópula en *Sa. chloropterus* ocurre mientras reposan sobre una superficie y está precedida por una actividad epigámica de parte de los machos. El macho se aproxima a la hembra por un lado y con los tarsos medios suavemente golpea la pata trasera opuesta de la hembra. Seguidamente vuela hacia el otro lado y ejecuta el mismo movimiento. Esto se repite varias veces hasta que el macho repentinamente lleva hacia

adelante los tarsos medios cerca de la hembra, gira el cuerpo de manera que la cabeza queda viendo hacia abajo y se desliza tratando de caer sobre la hembra, sujetandose de la superficie de la pared con las patas anteriores. Si fracasa, el macho lo intenta una segunda vez, empezando los movimientos epigámicos, o vuela hacia otra hembra, o descansa sobre la pared. Si no fracasa inmediatamente flexiona el abdomen hacia arriba y hacia abajo hasta que se pone en contacto con la punta del abdomen de la hembra y la cópula empieza. Durante la cópula la hembra permanece quieta mientras que los tarsos medio del macho vibran rápidamente golpeando suavemente el extremo de las antenas de la hembra (Galindo, 1958).

2.2.4. Oviposición

Desde el punto de vista de las modalidades de oviposición, los sabetinos constituyen un grupo heterogéneo y curioso con características que los asocian tanto con la tribu Toxorhynchitinae como con el resto de los Culicidae (Mattingly, 1969). Galindo (1957 y 1958) observó hembras de *Sa. chloropterus* depositando huevos desde el aire en huecos de árbol o internudos de bambú con orificios pequeños. El reconocimiento del criadero aparentemente es visual. Las hembras al vuelo orientan el abdomen y disparan los huevos hacia la cavidad, desde una distancia de hasta 5 cm, lanzando 1 a 2 huevos a la vez.

El proceso entero toma lugar con rapidez y es completado en fracciones de segundo. Una hembra puede repetir esta actividad hasta 18 veces consecutivas (Galindo, 1958).

El proceso descrito anteriormente puede explicar como ocurre la oviposición en otras especies de *Sabethini* que poseen huevos del mismo tipo y cuyos estados inmaduros se encuentran en internudos de bambu con pequeños agujeros taladrados por insectos o pájaros. Ejemplos de estas especies que ocurren en Panamá son *Sa. undosus*, *Sa. aurescens*, *Sa. intermedius*, *Sa. fabricii*, *Wyeomyia codiocampa* y *Hy. hosautus* (Galindo, 1958).

Se cree que la posición del sol más que la intensidad de la luz es el factor determinante que induce la oviposición. En el laboratorio se encontró que el mayor número de huevos era ovipositado en la tarde, cuando la intensidad de la luz era menor en comparación con la mañana. Este pico de oviposición durante las primeras horas de la tarde, corresponde con el periodo del día en que las hembras buscan una ingesta de sangre (Galindo, 1958).

Las especies son anautogénicas, es decir que necesitan una ingesta sanguínea para que los huevos se desarrollen. La mayoría de las hembras de *Sa. chloropterus* ovipositan después del tercer día de haberse alimentado con sangre. Cada hembra oviposita un promedio de 38.6 huevos por cada ciclo gonotrófico, con un mínimo

de dos y un máximo de 103 huevos. Una hembra puede ovipositar un promedio de 138 huevos durante su vida (Galindo, 1958).

Dentro de los *Sabethes*, *Sa. chloropterus* es el que oviposita con mayor facilidad en el laboratorio. En pocas oportunidades se han obtenido oviposiciones de *Sa. tarsopus* y el número de huevos por oviposición en promedio es muy bajo (2.5). Aproximadamente 1/4 de la población de *Sa. cyaneus* oviposita y el número promedio de huevos/postura es de 29.5 (Galindo et al., 1955).

2.2.5. Huevos

Los huevos de *Sabethes* presentan una forma romboidal, diferenciándose marcadamente de los huevos de otras especies de la tribu Culicini (Mattingly, 1971; Galindo, 1958; Machado Allison, 1981). Son ovipositados en forma aislada y no agrupados o en balsa. Los huevos de *Sa. chloropterus*, *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* son muy similares entre si al igual que con los huevos de algunas especies de *Wyeomyia* y son marcadamente diferentes de los huevos de varias especies del género *Trichoprosopon*.

A diferencia de algunas especies de *Aedes* y *Haemagogus*, los huevos de *Sabethes* no son capaces de entrar en un largo periodo de estivación y no son resistentes a la desecación.

El desarrollo del embrión toma más tiempo que en la mayoría de otros mosquitos, tardando en *Sa. chloropterus* de 3-4 días. Los huevos depositados en el agua pueden flotar o hundirse al fondo del recipiente, sin embargo este hecho parece no influir en la respuesta a la eclosión (Galindo, 1958).

2.2.6. Larvas y Pupas

Las larvas y pupas se encuentran frecuentemente en huecos de árbol e internudos de bambú y muy pocas especies en las axilas de hojas de bromelias y otras plantas (Lane y Cerqueira, 1942; Heinemann y Belkin, 1978).

La mayoría de las larvas de especies de sabetinos son depredadoras facultativas y se alimentan vorazmente de larvas de otros mosquitos si tienen la oportunidad (Howard et al., 1915; Belkin, 1968). En el laboratorio, Galindo (1958) observó que *Sa. chloropterus* se alimentaba de larvas de *Anopheles albimanus*, *Haemagogus equinus*, *Hg. lucifer*, *Culex quinquefasciatus* y *Wyeomyia scotinomus*. Arnett (1949) observó que las larvas de *Sa. cyaneus* y *Sa. undosus* criadas en laboratorio se alimentaron de *Aedes aegypti*. *Sa. bipartipes* y *Sa. cyaneus* han sido observados atacando a larvas de otros mosquitos que habitan en el mismo criadero tales como, *Limatus* spp., *Culex* spp., y otros (Bonne y Bonne-Wepster, 1925). Esta actividad de

depredación pareciera ser de carácter facultativo, ya que estas observaciones no han sido en una forma constante e incluso se ha observado ausencia de éste comportamiento en condiciones en las que podría ser propicio (Comp, 1936).

Las larvas de *Sa. chloropterus* y *Sa. cyaneus* son canibales y se alimentan de larvas más pequeñas de su propia especie. A pesar de este marcado canibalismo, las larvas pueden criarse en el laboratorio exitosamente utilizando levadura como alimento y si se mantienen en una misma bandeja especímenes de igual estadio (Galindo, 1958).

Las larvas de *Sabethes* y en particular las de *Sa. chloropterus*, no ingieren a la presa, sino que la sujetan y perforan la cutícula de la misma con los ganchos de las maxilas. Con ayuda de las mandíbulas, gradualmente van succionando el contenido corporal de la víctima, descartando el resto (Galindo et al., 1951).

Para *Sa. chloropterus* el tiempo promedio de desarrollo desde que la larva eclosiona hasta pupa es de 14.8 días a una temperatura promedio de 26 ± 2 °C con un máximo de 28 días y un mínimo de 9 días (Galindo, 1958). Este periodo de desarrollo depende en gran parte de la temperatura y la alimentación de la larva.

Al igual que en otros sabetinos las pupas se desarrollan muy lentamente en comparación con otros

Culicidae. En el laboratorio se ha encontrado que a una temperatura promedio de 26 °C el periodo pupal promedio de *Sa. chloropterus* era de 150 horas con un mínimo de 123 horas y un máximo de 160 horas (Galindo, 1958). Arnett (1949) encontró que los adultos de *Sa. cyaneus* emergían hasta las 168 horas.

2.3. Papel como Vector

El aislamiento del virus de la fiebre amarilla (YF) por Shannon et al. en 1938 de una muestra que contenía diferentes mosquitos de la tribu Sabethini, incriminó inicialmente a estos mosquitos como vectores potenciales de la YF selvática. Treinta años después se logra aislar por primera vez el virus de la YF de *Sa. chloropterus* y transmitirlo experimentalmente por picada de mono a mono (Galindo et al., 1956; Rodaniche et al., 1959).

Sa. chloropterus es capaz de mantener pequeñas cantidades del virus de la YF y transmitirlo por picada. Sin embargo no es un vector eficiente y se necesita un número relativamente grande de mosquitos (13-14 hembras) para que ocurra transmisión. Existe una considerable variación individual en la capacidad de transmisión entre los miembros de la población de una colonia de *Sa. chloropterus*. La edad de la hembra también es

determinante ya que solamente las hembras viejas se alimentan con facilidad (Galindo, 1958). Para lograr una transmisión exitosa es necesario una cepa adecuada del virus, una alto título de virus circulante en el hospedero (10⁵-3-10⁷.2), un prolongado período de incubación extrínscico (35-43 días) y un hospedero altamente susceptible (Rodaniche et al., 1959).

Además del virus de la YF también se han logrado aislamientos del virus de la encefalitis de San Luis (SLE) en varias especies del género. Este agente se aisló por primera vez en Panamá de una suspensión de *Sa. chloropterus* y de otra suspensión que contenía especímenes de *Sa. cyaneus*, *Sa. tarsopus* (y una especie relacionada), *Sa. undosus* y *Sa. fabricii* (Galindo et al., 1959). En Brasil, Estado de Pará, se encontró a *Sa. belisarioi* infectado naturalmente con SLE (Causey et al., 1964).

El ciclo natural de transmisión del virus de SLE en el trópico es desconocido y se cree que el virus es enzootico y probablemente cause algunos casos humanos esporádicos. Hasta el momento no se ha encontrado un buen vector dentro de los mosquitos encontrados infectados naturalmente con el virus de SLE (*Hg. equinus*, *Deinocerites pseudus* y *Culex pipiens quinquefasciatus*) (Kramer, 1977 y Seymour y Kramer, 1976) y podría pensarse en *Sa. chloropterus* como un mosquito potencialmente

responsable de mantener el ciclo enzootico de SLE en los bosques del este de Panamá (Galindo et al., 1983).

En la tabla I se presenta un resumen de los arbovirus aislados de mosquitos del género *Sabethes* infectados naturalmente.

2.4. Mecanismos de Sobrevivencia del Virus de la Fiebre Amarilla Selvática (YF).

Uno de los vacios más grandes en el conocimiento sobre la ecología de la YF selvática sigue siendo el mecanismo por medio del cual el virus puede mantenerse en la naturaleza durante la estación seca, en las selvas de Panamá, cuando la transmisión horizontal cesa.

En las selvas amazónicas el virus se mantiene en un ciclo enzootico continuo en el dosel del bosque que involucra primates no humanos y mosquitos diurnos y arbóreos del género *Haemagogus*, con epizootias esporádicas avanzando en áreas donde existen monos no inmunes (Soper et al., 1933; Boshell-Manrique et al., 1944; Downs, 1982). El mosquito se infecta de por vida, por lo que constituye un mejor reservorio que el mono, cuya corta viremia juega un papel transitorio de amplificación (Strode, 1951).

Tabla I. ARBOVIRUS AISLAOS DE MOSQUITOS DEL GENERO SABELTHES INFECTAOS NATURALMENTE

VIRUS	ESPECIE	REGION	REFERENCIA
FIEBRE AMARILLA	<i>Sa. chloropterus</i>	GUATEMALA PANAMA	Rodaniche y Galindo (1957) Rodaniche et al. (1957)
	<i>Sabethini spp *</i>	BRASIL Espirito Santo Pará	Shannon et al. (1938)
ENCEFALITIS DE SAN LUIS	<i>Sa. chloropterus</i>	PANAMA	Galindo et al. (1957)
	<i>Sa. cyaneus</i> <i>Sa. tarsopus</i> <i>Sa. undosus</i> <i>Sa. fabricii</i>	PANAMA	Galindo et al. (1957)
	<i>Sabethes spp</i>	PANAMA	Galindo et al. (1959) Galindo et al. (1964)
	<i>Sa. belisarioi</i>	BRASIL Pará	Causey, Strobe y Theiler (1964)
CHAGRES	<i>Sa. chloropterus</i>	PANAMA	Galindo (1978)
ILHEUS	<i>Sa. chiropterus</i>	GUATEMALA	Rodaniche y Galindo (1957).
COMPLEJO NYEMOMIA	<i>Sa. quasicyaoeus</i>	BRASIL Goias	Pinheiro et al. (1981)

*= la suspensión utilizada incluía especies de *Sabethes*

Estos bosques están sometidos a lluvias constantes que permiten la existencia de mosquitos *Haemagogus* en forma continua y las olas epizooticas se mueven sin interrupción durante todo el año a través de las regiones selváticas y tienden a repetirse en los mismos lugares con intervalos de siete u ocho años (Galindo y Srihongse, 1967; Galindo, 1978).

En el bosque húmedo tropical de Panamá la YF selvática no ocurre en forma enzootica sino solamente como epizootias cuyos amplificadores son primates silvestres. En contraste con las selvas suramericanas, los bosques mesoamericanos están sujetos a períodos de sequía de varios meses durante los cuales los *Haemagogus* están en forma de huevo. Al desaparecer los adultos de éste género de mosquitos, la ola se detiene y el virus aparentemente desaparece, para activarse nuevamente con la llegada de las lluvias y los adultos de *Haemagogus* (Galindo, 1956).

En Panamá cuatro ondas de YF selvática han sido detectadas: en 1949 (Galindo, 1979), en 1956 (Rodaniche et al., 1957), en 1965 (Galindo y Srihongse, 1967) y en 1971 (Galindo, 1979). Sólomente en el brote detectado en 1949, el virus cruzó el Canal de Panamá y se extendió por Centro América, hasta la frontera de Guatemala con Mexico. Las demás ondas de YF se desvanecieron antes de cruzar el Canal de Panamá, posiblemente por razones

ecológicas ya sea por una estación seca muy severa o por causa de la deforestación intensa (Galindo y Johnson, 1977).

Las hipótesis propuestas para explicar como algunos arbovirus sobreviven a condiciones adversas cuando los mosquitos adultos permanecen inactivos pueden dividirse en aquellas que sugieren que el virus sobrevive a través de transmisión vertical (transovárica (TTO) o venérea) y aquellas en las que el virus se mantiene en un ciclo continuo variando en intensidad de acuerdo a los cambios estacionales en el número de mosquitos y especies vectoras y hospederos vertebrados.

La TTO del virus de la YF ha sido demostrada experimentalmente en *Aedes aegypti* y *Ae. (Stegomyia) mascarensis* (Aitken et al., 1979), así como en otras especies del subgénero *Stegomyia* del género *Aedes*, (Beaty et al, 1980). En 1977 Cornet et al. aislaron el virus de tres suspensiones de machos de *Ae. furcifer taylori* capturados al final de una epizootia en Senegal (citado en Monath, 1989). Dutary y LeDuc (1981) lograron demostrar la existencia de TTO de YF en *Hg. equinus*, vector selvático de YF en Centro América. Sin embargo las tasas de transmisión resultaron ser muy bajas, al igual que para *Aedes*. No por esto debe descartarse la posibilidad de que ocurra en la naturaleza y este mecanismo pueda contribuir al mantenimiento del virus

durante la estación seca, así como también explicaría la actividad mínima intraepizootica que se ha registrado en Panamá (Rodaniche y Galindo, 1957) y la persistencia de algunos focos endémicos de baja intensidad en la región central de Brasil (Pinheiro et al., 1981).

Sin embargo si la TTO fuera un mecanismo bien establecido la YF selvática debería de reaparecer o detectarse en las selvas de Panamá en diferentes áreas y periodos y no aparecería en ciclos de cada siete u ocho años.

En las regiones tropicales donde los vectores adultos ocurren casi todo el año la transmisión horizontal a través de mosquitos que persisten como adultos durante la estación seca pareciera ser la explicación más factible para la persistencia del virus de YF en mesoamérica.

La potencialidad como vector de *Sa. chloropterus* es entonces de particular importancia ya que durante la época seca la transmisión a través de vectores eficientes cesa y el virus podría ser transmitido en forma marginal por *Sa. chloropterus*, que es un vector natural del virus (Rodaniche et al., 1959), que tiene una larga vida durante su fase adulta (Galindo, 1958) y sobrevive en cantidades considerables durante todo el verano (Galindo et al., 1950). Estas características del mosquito le

permitirían mantener la cadena de transmisión intacta a un nivel de actividad difícil de detectar.

En contra de esta hipótesis pesa el hecho de que durante la estación seca la especie no ha sido encontrada infectada (Rodaniche *et al.*, 1959).

Además de *Sa. chloropterus*, Adames (1985) sugiere que el virus puede mantenerse a través de mosquitos *Haemagogus* adultos. El propone que el mecanismo de diapausa en el estado de huevo de *Haemagogus* constituye una adaptación secundaria, ya que evolutivamente, primero tuvo que sobrevivir como adulto antes de desarrollar este mecanismo. Si esta hipótesis es correcta, entonces un segmento de la población debiera ser capaz de sobrevivir durante la estación seca y esta longevidad pudiera ser el mecanismo utilizado por el virus durante el verano.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. Area de Estudio

El presente estudio se realizó en la estación experimental del Laboratorio Conmemorativo Gorgas (LCG) localizada en Isla Majé, situada a 100 Km al este de la ciudad de Panamá ($9^{\circ} 07' N$ y $78^{\circ} 51' O$) (Fig. 2).

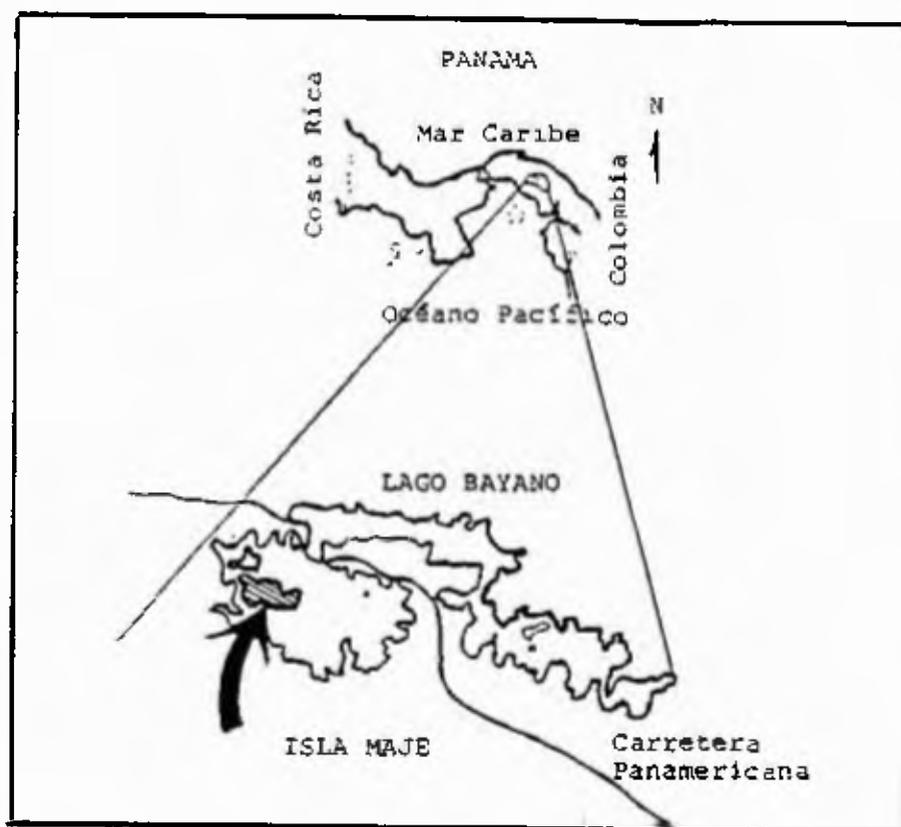


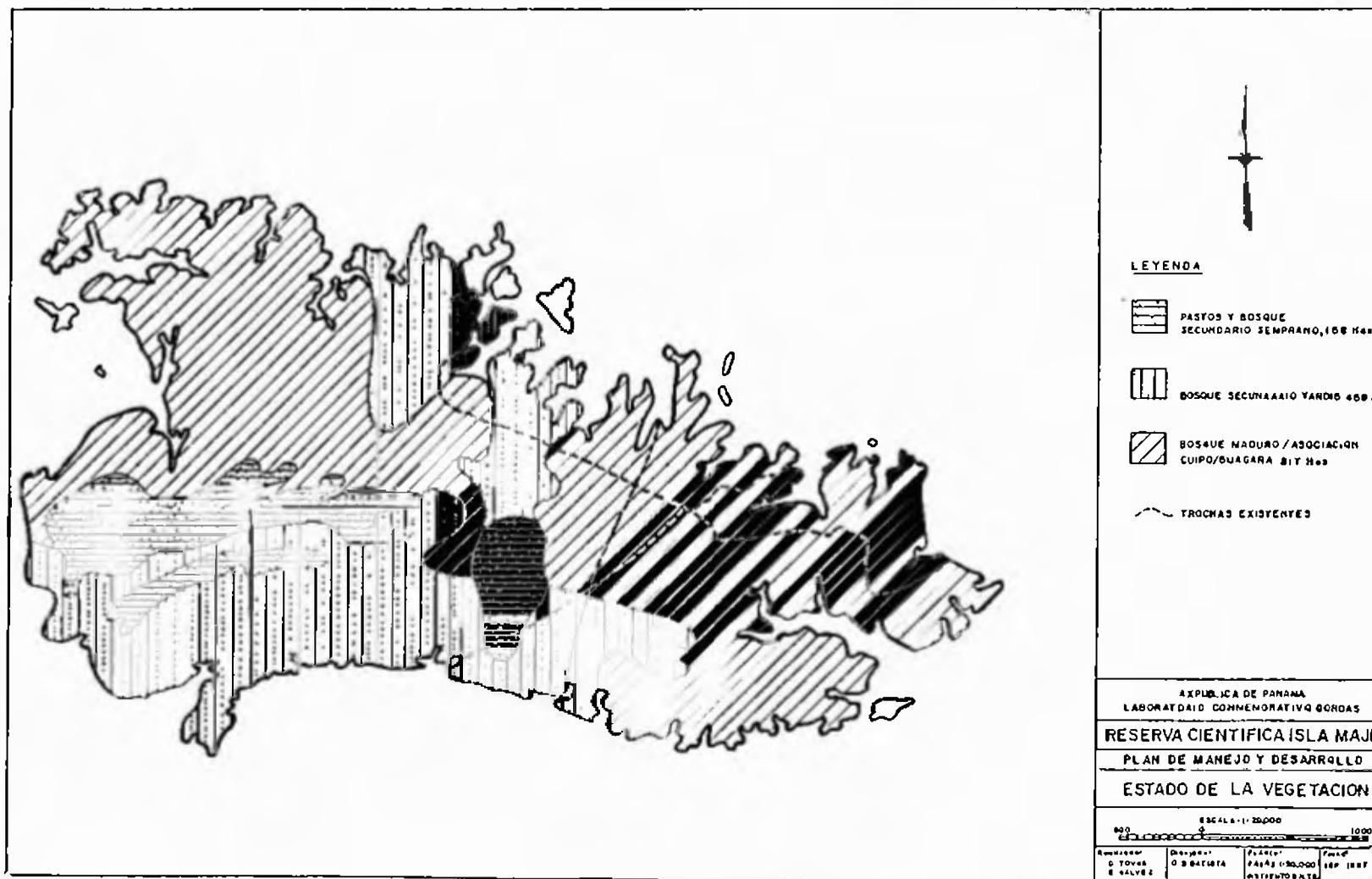
Figura 2. LOCALIZACION DE LA ISLA MAJE EN PANAMA.

Originalmente, esta zona constituía un filo boscoso que fue aislado del resto de tierra firme en 1976, después del embalse efectuado en la cuenca del río Bayano con la construcción de una hidroeléctrica. Cuenta con un área aproximada de 1,400 hectáreas. El 70% de la isla está cubierto por bosque semidecídulo tropical (Fig. 3) que descansa sobre un suelo sedimentario. La vegetación predominante son el cuipo (*Cavanillesia platanifolia*) y la palma guágara (*Sabal allenii*), característicos de la región. Existen además otras especies de maderas duras tales como el cedro espinoso (*Bombacopsis quinata*) (Bombacaceae) y espavé (*Anacardium evelsum*) (Anacardiaceae). El bosque presenta una cobertura densa, con un dosel cerrado durante la mayor parte del año y abundantes lianas lo cual es indicativo de un bosque con más de 200 años (Foster *et al.*, 1982 en Dutary *et al.*, 1989).

Basándose en la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1947), la isla Majé se ubica como un bosque húmedo tropical con transición hacia un bosque seco tropical. El clima es típico en muchas formas al de bosque húmedo tropical.

Los estudios de microclima realizados por Read en la Isla Majé durante el período de 1973-1978, en el interior

Figura 3. DISTRIBUCION DE LA VEGETACION EN ISLA MAJE. TOMADO DEL PLAN DE MANEJO Y DESARROLLO DE LA RESERVA CIENTIFICA ISLA MAJE (DUTARY et al., 1989).



del bosque señalan que durante el día la temperatura promedio anual es de 30 °C y en la noche la temperatura oscila entre 20-22°C. La humedad relativa durante el día generalmente es menor al 85%. La precipitación promedio del área es inferior a 2,000 mm anuales.

En la Fig. 4 se encuentran localizados los sitios en donde se llevaron a cabo las diferentes capturas. El área de capturas se localiza en la región de la isla con bosque maduro y de asociación cuipo/guágara. La numeración de estas estaciones de captura corresponde con la utilizada por el LCG en la isla.

Las capturas a nivel del suelo se realizaron en los sitios 078-079 y 124 que se encuentran ubicados sobre las laderas a lo largo de dos quebradas, que permanecen secas la mayor parte del año. Las capturas del dosel se llevaron a cabo en: (1) la Torre A que alcanza una altura de 25 metros sobre el nivel del suelo y está construida sobre un árbol caducifolio (probablemente de la especie *Coccoloba panamensis*) que durante la estación seca pierde la totalidad de sus hojas. Cuenta con cuatro plataformas a 5, 10, 15 y 25 metros de altura cuya numeración es 021, 022, 023 y 025 respectivamente (Fig. 5) y (2) el Puente Alexander Wetmore (sitios 031, 032, 034 y 037) que fue erigido en la cima de una ladera empinada que permite caminar y muestrear en el dosel del bosque (Fig. 6)

Figura 4. LOCALIZACION DE LOS SITIOS DE COLECTA EN ISLA MAJE (DUTARY et al., 1989)

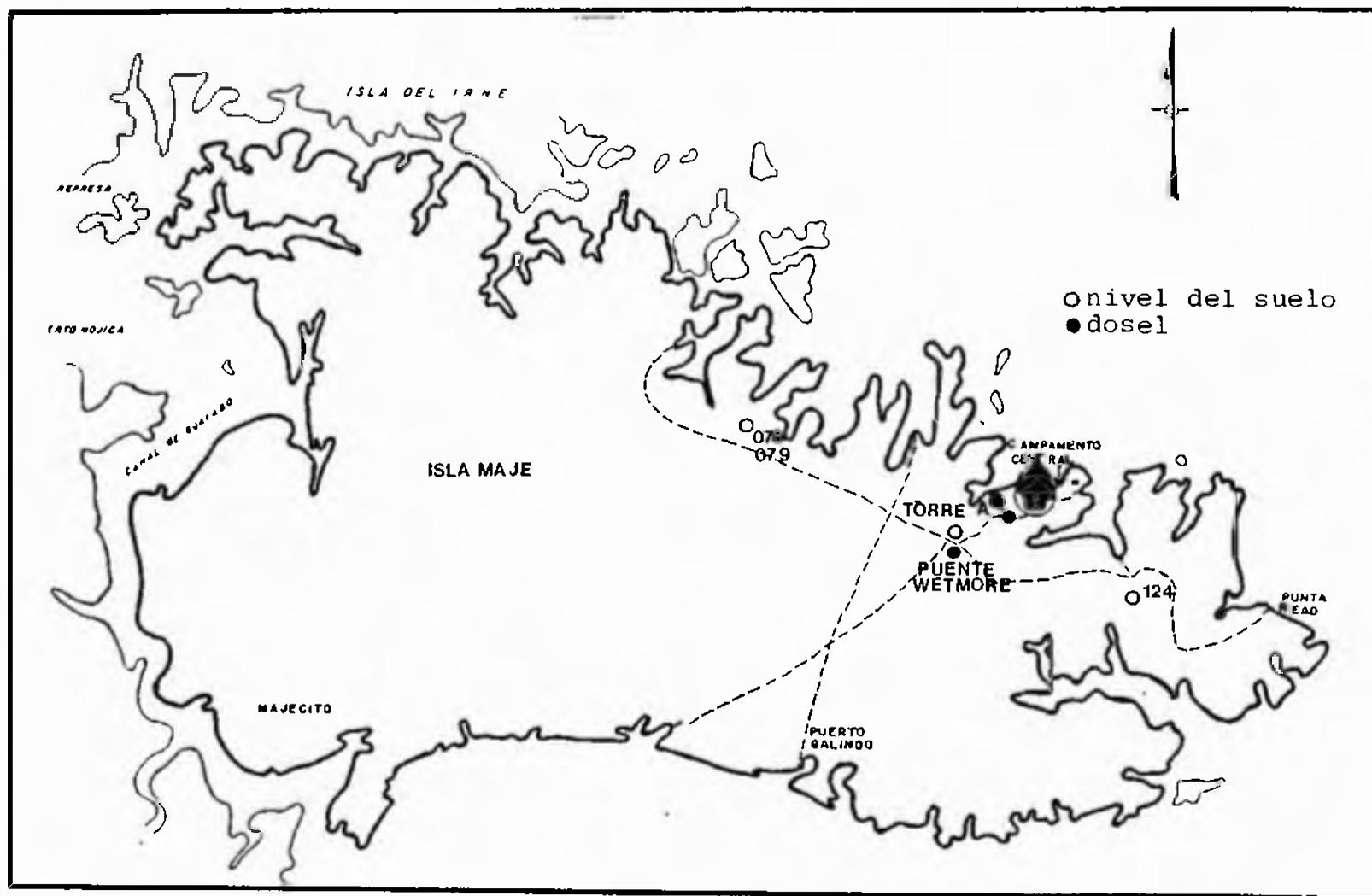




Figura 5. TORRE A, ESTACION DE CAPTURA DE MOSQUITOS EN EL DOSEL DEL BOSQUE.

3.2. Métodos de Captura.

3.2.1. Cebo Humano y Redecilla.

Desde la tercera semana de marzo hasta la tercera semana de octubre de 1987 se midió la actividad de

comportamiento del género *Sapitrus* en términos de densidad de las capturas y en relación hombre/hora. Para esto se utilizó el método de las trampas cebadas con cebo humano en un sistema aleatorio, en un nivel del suelo (Figura 6), (M=059, Torre A Estación 001 y Fuente



Figura 6. VISTA PARCIAL DEL PUENTE ALEXANDER WETMORE DONDE SE REALIZARON LAS CAPTURAS EN EL DORSEL DEL BOSQUE.

Wetmore estación 031) y dos en el dosel del bosque (Fuente Wetmore, estación 033 y Torre A, estación 025) (Figs. 5 y 6). Las capturas se realizaron de las 09:00 hasta las 15:00 horas que corresponde al período de mayor actividad de las especies de mosquitos de este género (Fig. 1).

Durante la época seca, fue posible capturar mosquitos que se encontraban reposando en el estrato inferior del bosque. Para cada captura se anotó, la hora, sexo y condición de las hembras.

3.2.2. Trampas de Bambú.

Los estadios inmaduros de *Sabethes* se muestrearon utilizando como ovitrampas, internudos de bambú de aproximadamente 35 cm de largo por 10 cm de diámetro, con un agujero de más o menos 2.5 cm de diámetro en el tercio superior. Este método ha sido utilizado anteriormente por varios investigadores en estudios de criaderos de mosquitos que ovipositan en huecos de árbol, tanto en especies silvestres como peridomésticos; y ha sido especialmente útil en estudios de estratificación vertical (Galindo et al., 1955; Guimares et al., 1985), así como para estudios de preferencia por tipo de habitat para ovipositar (Galindo, 1958; Amerasinghe y Alagoda, 1984). Este método ha tenido mucho éxito en la captura de

algunas especies de *Sabethes* (Carpenter et al., 1952; Galindo et al., 1951; 1955; Belkin et al., 1971; Heinemann y Belkin, 1977, 1978).

Doce internudos de bambú fueron suspendidos en el dosel en dos regiones de bosque semidecidual tropical en las estaciones 078-079 y 124-125 (Fig. 4). Siete trampas permanecieron en el campo de abril a octubre de 1987 (cuatro trampas en el sitio 078-079 y tres en el 124-125) y otras cinco de julio a octubre del mismo año (dos en 078-079 y tres en 124-125). Los árboles que se escogieron para suspender las trampas tenían ramas que eran accesibles permitiendo lanzar desde el suelo un peso, con hilo de nylon para sujetar la trampa. La altura a la que se colocó cada trampa fue de aproximadamente 10 metros.

Inicialmente se llenó cada trampa con agua proveniente del lago Bayano, aproximadamente dos centímetros abajo del agujero. Las trampas permanecieron en el campo, en el mismo árbol y a la misma altura durante todo el estudio. Estas se revisaron a intervalos de dos semanas y cuando era necesario se añadía agua para mantener aproximadamente el mismo nivel de agua en todas las trampas.

Al inicio de cada captura se vaciaba el contenido del bambú en una bandeja de porcelana. Con un gotero pequeño se removían todas las larvas y pupas y eran colocadas en una bolsa plástica con agua del mismo bambú.

No se capturaron huevos ya que por lo general no era posible diferenciarlos del resto de materia en suspensión de la muestra. El agua y el resto del material se colocaba nuevamente en el bambú.

Todos los especímenes se trasladaron al laboratorio para su crianza hasta adulto y su posterior identificación.

Durante el periodo de captura se registró la temperatura máxima y mínima, viento y precipitación pluvial del área en la estación meteorológica con que cuenta la isla.

3.3. Mantenimiento de *Sa. chloropterus* en el Laboratorio

Para la crianza y mantenimiento de *Sa. chloropterus*, en el laboratorio se siguió básicamente el método descrito por Galindo (1958), que anteriormente colonizó la especie en el Laboratorio Conmemorativo Gorgas..

Inicialmente se obtuvo un gran número de adultos como producto de la oviposición de más de 100 hembras silvestres, capturadas en su mayoría con cebo humano en el Puente Wetmore.

3.3.1. Mantenimiento de los Mosquitos Adultos.

Los mosquitos adultos se colocaron en una jaula de aluminio de 1 m³ (BioQuip Products, Gardena, CA.). Todas las uniones de la jaula se forraron con cinta adhesiva para evitar la entrada de arañas, cucarachas u otro posible depredador. La entrada de hormigas a las jaulas se pudo evitar aislándolas de la superficie del estante al colocarlas sobre frascos y estos a su vez dentro de bandejas de porcelana con agua (Fig. 7).

Para mantener una humedad adecuada, la parte superior de la jaula se cubrió con una capa gruesa de algodón que se mantuvo saturado con agua de lluvia. Con el mismo propósito se colocó dentro de la jaula una bandeja de porcelana con algodón cubierto con gaza que permanecía igualmente saturado con agua. Esto resulta especialmente útil durante la época seca, cuando la humedad ambiental disminuye.

Inicialmente como fuente de carbohidratos, se utilizó una bola de algodón cubierta con una capa de gaza, que se impregnaba con miel de abeja pura (sin diluir para evitar el rápido crecimiento de hongos) y suspendida de la parte superior de la jaula. Posteriormente se utilizó una rodaja de manzana igualmente suspendida de la jaula, que se cambiaba cada tres días.

Tres veces por semana se expuso un cobayo (*Cavia porcellus*) para la ingesta de sangre, aproximadamente de 10:00 a 14:00 horas. Si se observaba que ninguna o muy pocas hembras habían ingerido sangre, la fuente de carbohidratos se retiraba la noche antes de exponer al cobayo, incrementando de esta manera el número de hembras que ingirieron sangre.

Dentro de la jaula se colocó un internudo de bambú con la parte superior cerrada y un agujero lateral que serviría como recipiente para la oviposición.

3.3.2. Huevos.

Dos veces por semana se revisaba el bambú dentro de la jaula, vaciando el contenido del mismo en una bandeja de porcelana. Si se encontraban huevos, se añadía agua filtrada hasta la mitad de la bandeja. Se registró el número de huevos, la fecha y el % de eclosión.

Diariamente se revisaban las bandejas registrando la eclosión. Inmediatamente después de la eclosión de la larva se les suministró levadura activa seca como alimento.

3.3.3. Larvas y Pupas.

Aproximadamente dos días después de la eclosión, con un gotero pequeño, se trasladaban las larvas de la

bandeja de eclosión a otras bandejas de porcelana con agua filtrada. Debido al marcado canibalismo observado anteriormente en las larvas, no se colocaron más de 20 especímenes del mismo estadio por bandeja. Como alimento se utilizó levadura activa seca, que se añadía a medida que se iba terminando.

Todas las bandejas permanecieron dentro de una repisa cubierta con tul fino para evitar que otros mosquitos ovipositaran dentro de las bandejas, ya que el insectario no estaba herméticamente cerrado.

Diariamente se revisaban las bandejas y con un gotero pequeño se trasladaban las pupas a un recipiente con agua filtrada dentro de la jaula. Las exuvias se recogían y se preservaron en etanol al 80% para determinar la proporción de sexos de los adultos emergidos.

3.3.4. Condiciones Ambientales del Insectario.

El insectario, en la isla Majé estaba abierto a las condiciones ambientales y estas no se controlaron. Diariamente se tomaron datos de temperatura máxima y mínima. De enero a abril la temperatura máxima fue de 32°C y la temperatura mínima de 25 °C. Durante los meses de mayo a octubre, que corresponde a parte de la estación

lluviosa la temperatura máxima fue de 34 °C y la mínima de 25 °C.

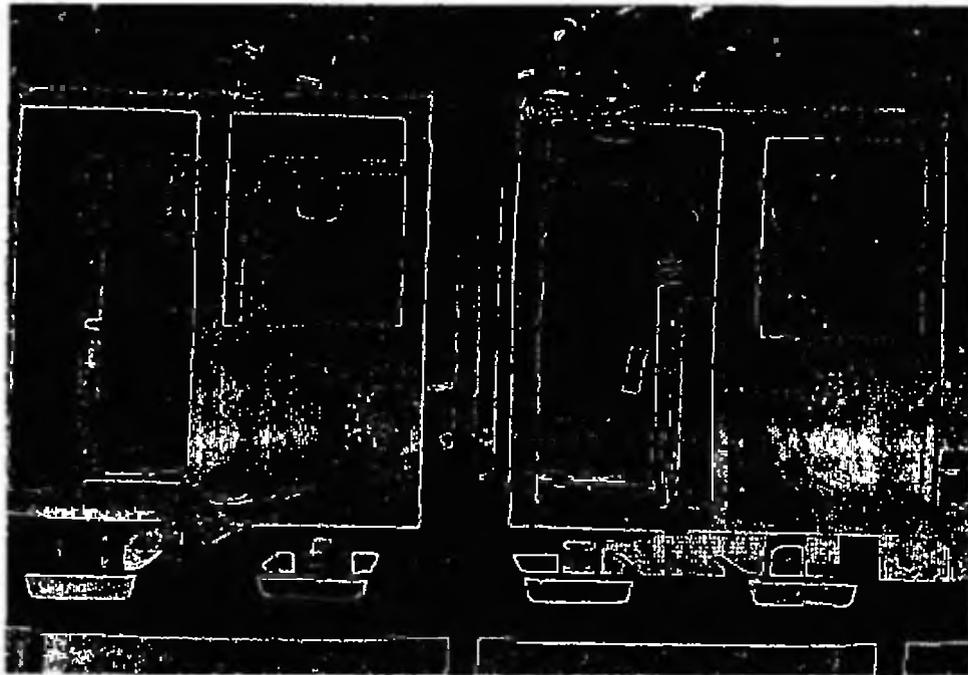


Figura 7. JAULAS EN DONDE SE MANTUVIERON LOS ADULTOS DE *SABETHES CHLOROPTERUS* EN EL LABORATORIO.

4. RESULTADOS

4.1. Condiciones Climatológicas

El patrón de lluvia en Isla Maje durante 1987 se caracterizó por una corta pero severa estación seca de finales de diciembre de 1986 hasta mediados de abril de 1987 y una prolongada estación lluviosa que abarcó de finales de abril hasta principios de diciembre de 1987. Durante la estación seca el dosel del bosque se ve expuestó a vientos estacionales como consecuencia de la pérdida de las hojas en muchos de los árboles.

La temperatura máxima promedio de marzo a octubre fue de 25°C y la temperatura mínima promedio de 33°C. La distribución mensual de la precipitación pluvial, temperatura y viento en Isla Maje se presentan en la figura 8.

4.2. Cebo Humano

Durante 456.5 horas/hombre se capturaron un total de 535 mosquitos del género *Sabethes* de los cuales el 59.25% (317) fueron *Sa. chloropterus*, 28.03% (150) *Sa. cyaneus* y 12.98% (68) *Sa. tarsopus*. El 99.06% lo

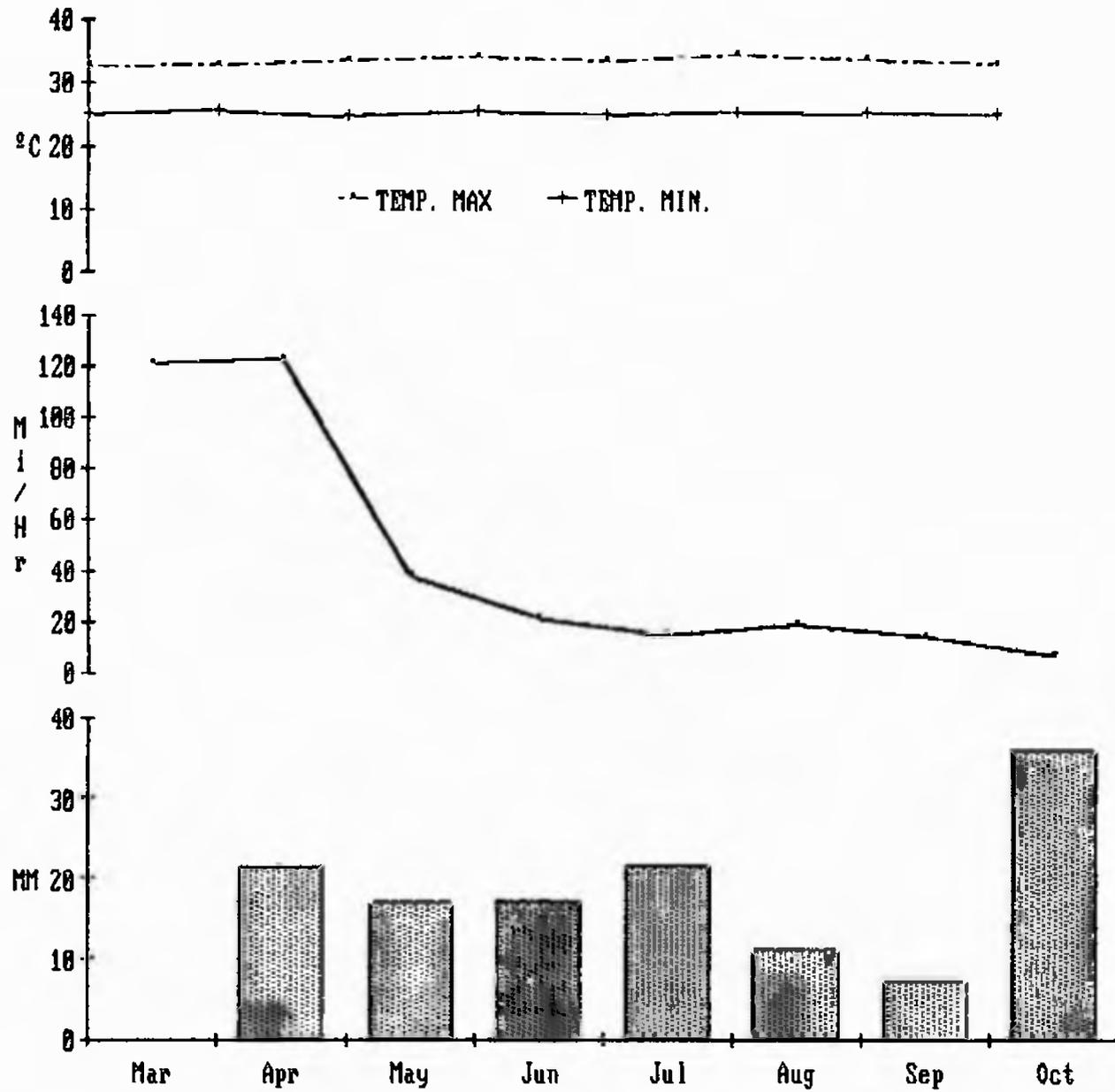


Figura 8. DISTRIBUCION MENSUAL DE LA PRECIPITACION PLUVIAL, TEMPERATURA Y VIENTO EN ISLA MAJE DE MARZO A OCTUBRE DE 1987.

constituyeron hembras no alimentadas y el 0.74% restante fueron hembras con sangre (una hembra de *Sa. cyaneus*, dos de *Sa. chloropterus* y una de *Sa. tarsopus*). También se capturaron 5 machos de *Sa. cyaneus*. No se capturó ninguna otra especie del género a pesar de que anteriormente se han reportado en la isla (Dutary et al, 1989).

La Tabla II muestra la tasa de picadura de las especies de *Sabethes* atraídas con cebo humano capturadas por hora/hombre. Los resultados de las capturas a nivel del suelo por especie y la distribución mensual de la precipitación pluvial expresada como el total de lluvia en milímetros se presentan en las figuras 9,10 y 11.

Tabla II. TASA DE PICADURA DE ESPECIES DE *Sabethes* ATRAIDOS CON CEBO HUMANO CAPTURADAS POR HORA/HOMBRE EN EL INTERIOR DEL BOSQUE DE MARZO A OCTUBRE DE 1987.

ESPECIE	CANTIDAD CAPTURADA POR HORA/HOMBRE	
	DOSEL	SUELO
<i>Sabethes chloropterus</i>	0.87	0.15
<i>Sabethes cyaneus</i>	0.03	0.32
<i>Sabethes tarsopus</i>	0.03	0.14

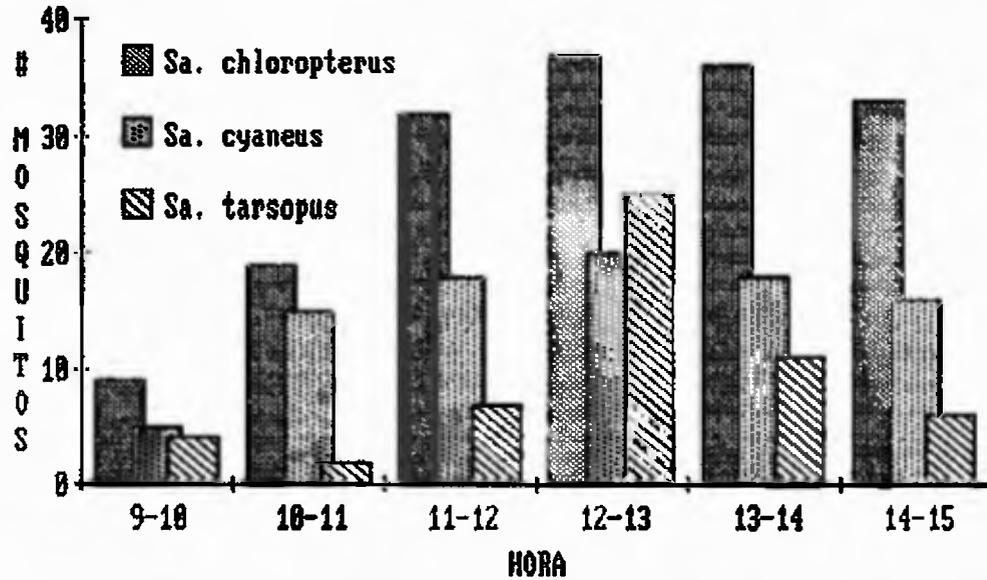


Figura 9. CICLO DE ACTIVIDAD DIARIA DE PICADA DE *SABETHES CHLOROPTERUS*, *SA. CYANEUS* Y *SA. TARSOPUS* EN ISLA NAJE DE ABRIL-OCTUBRE DE 1987.

Sa. tarsopus mostró una mayor actividad de picada de las 12:00-13:00 hrs en las capturas realizadas a nivel del suelo y dosel del bosque. *Sa. chloropterus* y *Sa. cyaneus* presentaron un rango mas amplio, encontrandose mayor actividad de picada de las 11:00-15:00 hrs (Fig. 9).

Las fluctuaciones mensuales de la población de *Sa. chloropterus* se presentan en la figura 9. Durante marzo, abril y mayo, la frecuencia de mosquitos picando al hombre fue baja en comparación con la tasa de picadura de *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* así como con la observada para *Sa. chloropterus* en la época de lluvia. Empezó a incrementar en mayo, hasta alcanzar su máximo valor en julio. Esta tasa de picadura coincide con el aumento en la abundancia de *Sa. chloropterus* en las capturas realizadas en el dosel del bosque, así como con el mayor número de larvas y/o pupas capturadas en trampas de bambú (Fig. 12a). Durante los primeros 15 días de octubre, que fue el mes con más alta precipitación pluvial, la tasa de picadura disminuyó abruptamente y no se capturaron especímenes de *Sa. cyaneus* y *tarsopus*.

En la última semana de marzo de 1987, que corresponde al final de la estación seca, se observaron las tasas de picadura más altas para *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* (Fig. 10 y 11). La tasa de picadura de *Sa. cyaneus* disminuyó en abril con el inicio de las lluvias al igual que la de *Sa. tarsopus*, aunque con un descenso

menos pronunciado. La población de ambas especies permaneció baja, durante la estación lluviosa, de abril a octubre, tanto en las capturas realizadas a nivel del suelo así como las del dosel del bosque. Ambas especies presentaron un patrón de fluctuación similar y sincrónico ($r=0.81$).

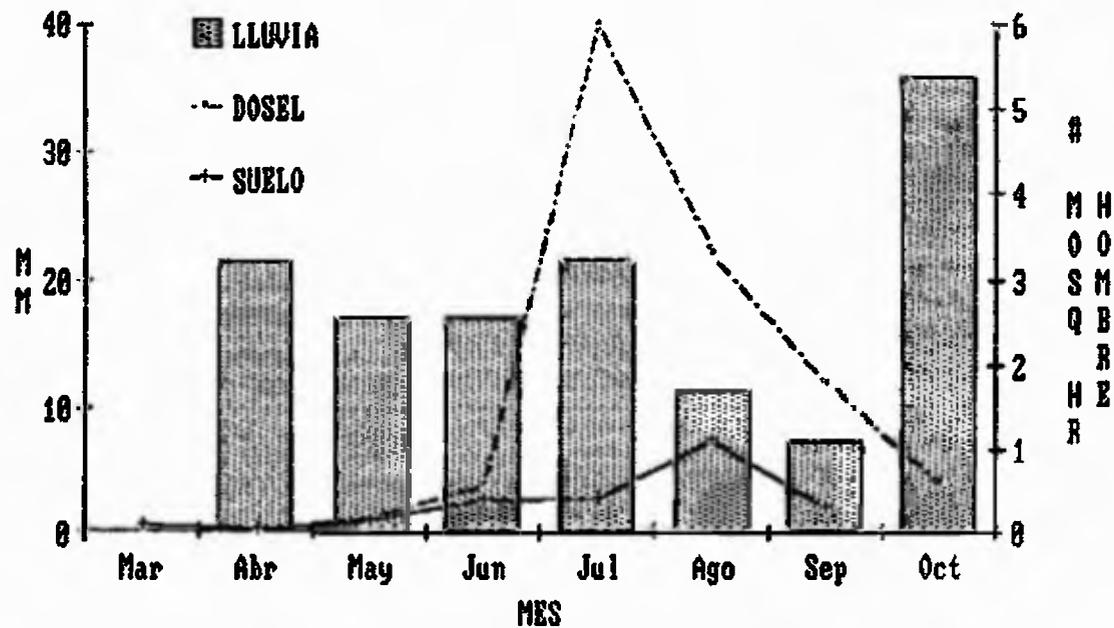


FIGURA 10. TASA DE PICADURA DE *CULEX CHLOROPTERUS* ATRAIDOS CON CEBOS HUMANOS, CAPTURADAS POR HORA/HOMBRE EN EL INTERIOR DEL BOSQUE DE MARZO-OCTUBRE DE 1987 EN ISLA MAJE.

La mayor abundancia de *Sa. cyaneus* y *tarsopus* en el verano y baja densidad en la época de lluvia colocan a estas especies como de estación seca. *Sa. chloropterus* fue la más escasa al final del verano tanto en las capturas de adultos, como en las de larvas.

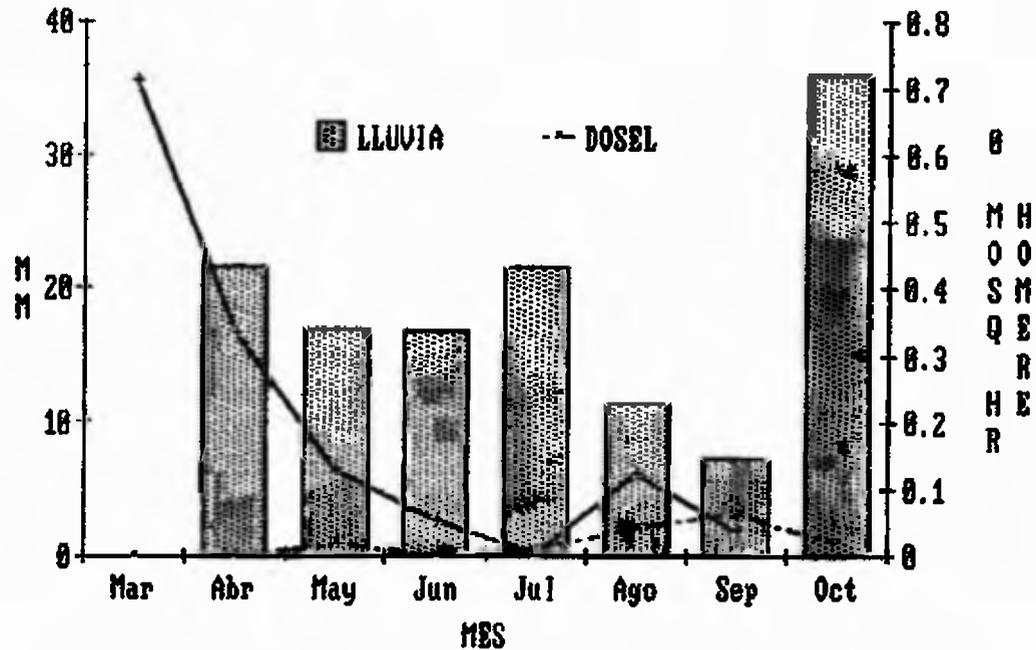


FIGURA 11. TASA DE PICADURA DE *SABETHES CYANEUS* ATRAIDOS CON CEBOS HUMANOS, CAPTURADOS POR HORA/HOMBRE EN EL INTERIOR DEL BOSQUE DE MARZO A OCTUBRE DE 1987 EN ISLA MAJE.

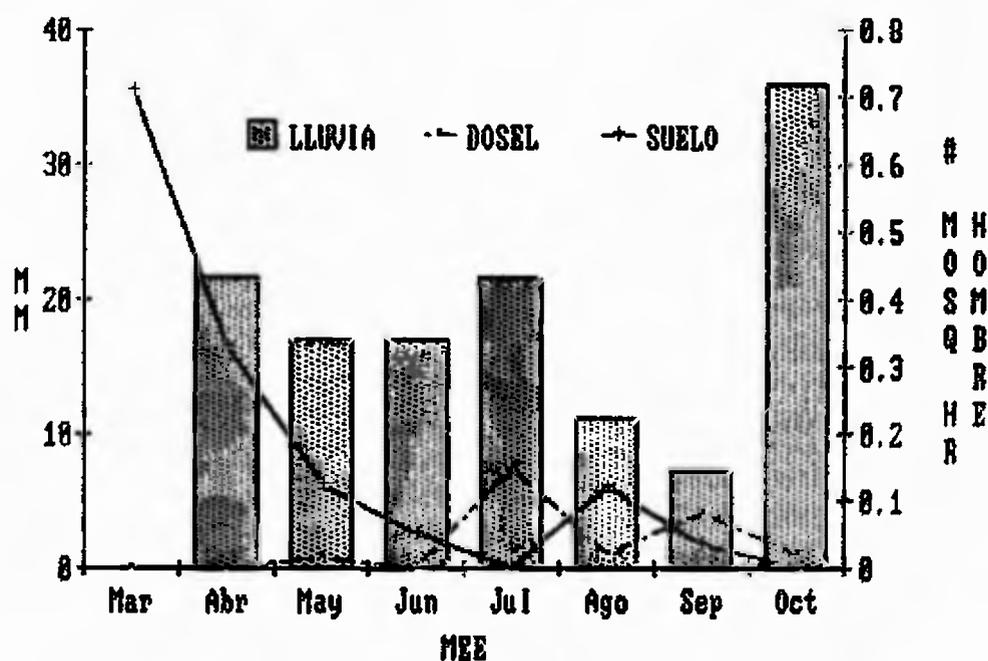


FIGURA 12. TASA DE PICADURA DE *SABETHES TARSOPUS* ATRAIDOS CON CEBO HUMANO, CAPTURADOS POR HORA/HOMBRE EN EL INTERIOR DEL BOSQUE DE MARZO A OCTUBRE DE 1987 EN ISLA MAJE.

4.3. Trampas de Bambú

Los resultados de las capturas con trampas de bambú se basaron en dos índices poblacionales: el número de larvas y/o pupas por trampa, expresado como la media de Williams (M_w) (Williams, 1937 y Bidlingmayer, 1969) y el porcentaje de bambús con larvas y/o pupas ó índice de recipientes positivos.

Los resultados basados en estos índices poblacionales junto con la distribución estacional de lluvia se muestran en las figuras 12 y 13.

La distribución de frecuencias del número de larvas y/o pupas por trampa de bambú no presentó una distribución normal. Las medias poblacionales se veían influenciadas a veces por capturas provenientes de trampas en uno o dos sitios diferentes donde consistentemente y con frecuencia se capturaron más especímenes que en otras.

Las capturas hechas por una trampa se pueden representar con una media aritmética, pero no sería posible hacer comparaciones con otras trampas que muestrearon diferentes tamaños de población, ya que la media se inclinaría hacia la captura mayor. Si se transforma, cada una de estas capturas en logaritmo, las fluctuaciones que ocurran entre las capturas van a recibir el mismo peso.

En base a lo anteriormente expuesto, utilizar una media aritmética o mediana podría conducir a error, por lo que, los resultados de las capturas de bambú se interpretaron utilizando la Media de Williams (M_w) (Williams, 1937 y Bidlingmayer, 1969).

Para obtener la M_w , cada captura se transformó en logaritmo base 10. Un problema asociado con el uso de logaritmos es que el logaritmo de cero no existe. Esto se

evita añadiendo uno a cada una de las capturas y cuando se convierten nuevamente en su antilogaritmo se le resta uno. La media de estos logartimos constituye la Media de Williams (M_w).

La incidencia de larvas de *Sa. chloropterus* fue baja de abril hasta mediados de julio, cuando empezó a incrementar. La incidencia más alta se observó de la mitad de agosto hasta mediados de septiembre que corresponde a los meses de la época lluviosa con menor precipitación pluvial. La M_w de larvas y/o pupas de *Sa. chloropterus* descendió al final de Septiembre y continuó disminuyendo hasta la tercera semana de octubre que coincide con un aumento en la precipitación.

La M_w de larvas y/o pupas para *Sa. cyaneus* no presentó fluctuaciones tan marcadas como para *Sa. chloropterus*. La incidencia más baja se observó en abril, aumentando gradualmente hasta alcanzar su máximo valor a mediados de septiembre. Disminuyendo drásticamente a finales de septiembre y mediados de octubre al igual que para *Sa. chloropterus*.

El índice de recipientes positivos permaneció relativamente constante durante el tiempo de estudio, oscilando entre un 30-50%. Los valores más bajos se observaron durante abril y mayo, que coincide con el inicio del estudio.

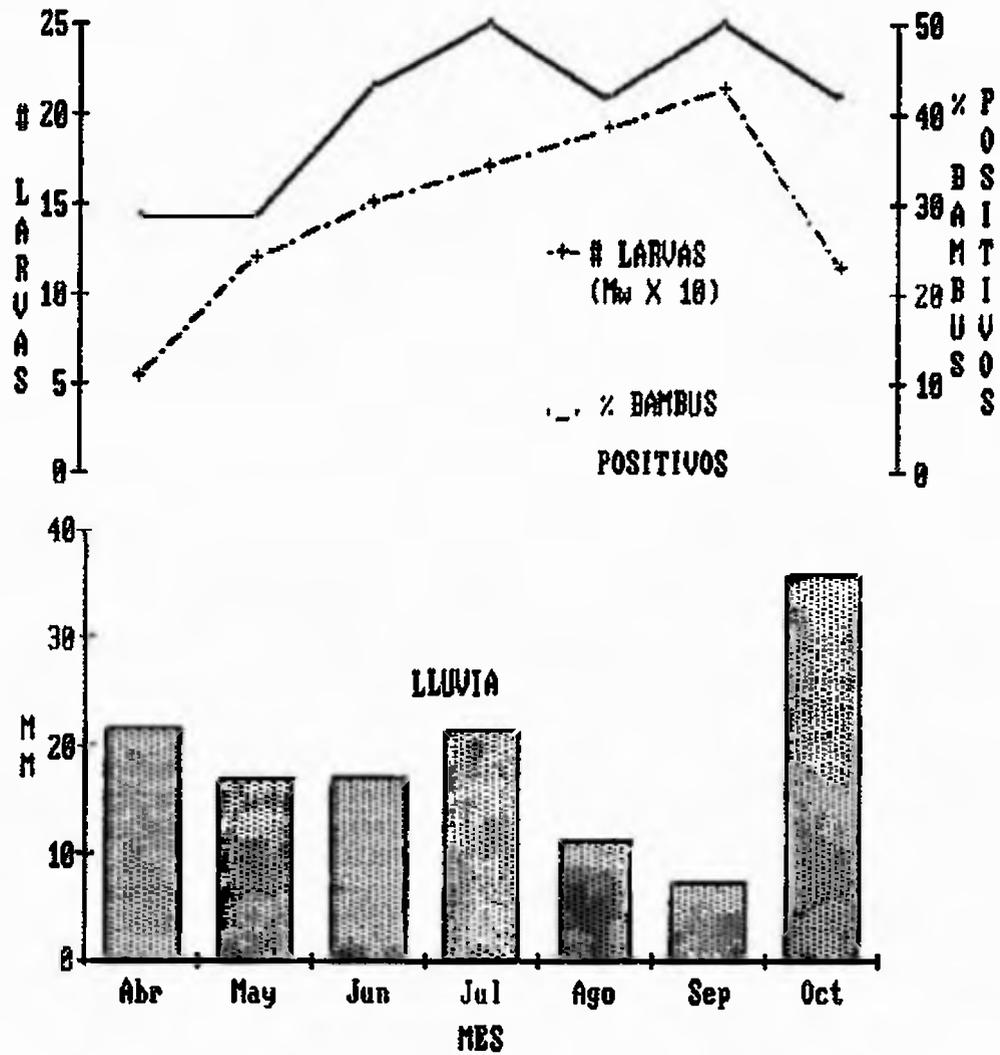


Figura 14. (a) INCIDENCIA DE LARVAS Y/O PUPAS E INDICE DE BAMBUS POSITIVOS DE *SABETHES CYANEUS* Y (b) DISTRIBUCION MENSUAL DE LA PRECIPITACION PLUVIAL EN ISLA MAJE DE ABRIL A OCTUBRE DE 1987.

Sa. tarsopus se detectó como adulto durante todo el tiempo y fue casi tan común como *Sa. cyaneus* en las capturas con cebo humano, pero no apareció ni una sola vez en las capturas con bambú. Posiblemente esto sea indicativo de la utilización de un tipo diferente de criadero.

La tasa de emergencia de adultos de los especímenes capturados en bambú fue de un 86.64% para *Sa. cyaneus* y de 94.13% para *Sa. chloropterus*. Durante todo el tiempo de estudio se encontraron pupas y larvas de diferentes estadios en un mismo bambú.

Durante el periodo de captura se observó que habían trampas de bambú donde consistentemente y frecuentemente se obtenían capturas mayores que en otras (Tabla III) y estas capturas mayores correspondieron a las trampas que tenían agua más oscura (Tabla IV). Esto podría ser indicativo de la existencia de una variación significativa en la distribución espacial de los huevos, es decir que no fue al azar. Para determinar esto se comparó la distribución de frecuencia de positividad de trampas observadas con la distribución de frecuencias esperadas predecidas por una distribución binomial. Las frecuencias observadas y esperadas se compararon utilizando un χ^2 de

bondad de ajuste obteniéndose una diferencia significativa ($p < 0.05$) para ambas especies: *Sa. chloropterus* con $p = 4.486 \times 10^{-7}$ y *Sa. cyaneus* con $p = 0.0246$, indicando que la distribución no fue al azar.

Tabla III. TOTAL DE LARVAS DE *SABETHES* EN TRAMPAS DE BAMBU CAPTURADAS DE AGOSTO A OCTUBRE DE 1987 EN ISLA MAJE.

	BAMBU											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Sa. chloropterus</i>												
Larvas	0	4	80	3	0	20	0	131	38	22	1	54
Posit.	0	1	7	3	0	1	0	7	5	3	1	3
<i>Sa. cyaneus</i>												
Larvas	0	2	10	17	0	15	0	46	15	39	13	39
Posit.	0	1	4	2	0	4	0	6	4	5	2	6

Larvas= número de larvas y/o pupas totales por bambú
 Posit.= número de veces que se encontraron positivos los bambús

Tabla IV. CALIDAD DEL AGUA Y DISTRIBUCION DE LARVAS DE SA. CHLOROPTERUS Y SA. CYANEUS EN TRAMPAS DE BAMBU.

CLARIDAD DEL AGUA (DD)	SA. CHLOROPTERUS		SA. CYANEUS	
	Positivos	Larvas	Positivos	Larvas
Clara	0	0	0	0
Clara-Oscura	10	61	12	60
Oscura	20	265	21	133

4.4. Sitios de Reposo

Durante 52 horas de captura en el mes de abril (último mes de la estación seca e inicio de las lluvias) fue posible capturar mosquitos de *Sa. cyaneus* y *Sa. tarsopus* en sitios de reposo naturales a nivel del suelo en el bosque. En este intervalo de tiempo se identificaron como sitios de reposo eventuales a ramas secas, un *Piper* sp. (Piperacea) arbustiva, y consistentemente en una planta arbustiva que he denominado especie A. No fue posible determinar la especie de las plantas ya que durante el estudio no se obtuvieron frutos y flores indispensables para su clasificación.

Los mosquitos siempre se encontraron en las ramas inferiores de la planta y por lo general se colocaban uno

detrás de otro. La distribución por sexo y estado alimenticio de la población de mosquitos capturados se muestra en la tabla V.

TABLA V. DISTRIBUCION DE LA POBLACION DE MOSQUITOS CAPTURADOS EN SITIOS DE REPOSO A NIVEL DEL SUELO DEL BOSQUE DURANTE ABRIL DE 1987.

ESPECIE	HEMBRAS			MACHOS
	Grávida	Con sangre	Sin sangre	
<i>Sa. cyaneus</i>	1	2	19	13
<i>Sa. tarsopus</i>	0	0	7	2

Los datos de las capturas de adultos en los sitios de reposo son insuficientes para llegar a conclusiones. Sin embargo, debido a que la mayoría de especies de mosquitos reposan en abrigos naturales y no toda la vegetación es igualmente atractiva para los mosquitos (Wharton, 1950; Smith, 1961 y Service 1971) el identificar estos sitios puede tener importancia en estudios ecológicos posteriores. Las capturas en sitios de reposo presentan ciertas ventajas con respecto a otros métodos de captura. Este método permite muestrear no solo a la población de hembras no alimentadas, sino también a las hembras alimentadas y a los machos obteniendo un

estimado de la población más representativo que el basado en muestras de adultos capturados con cebos o trampas (Service, 1976).

4.5. El Género *Sabethes* y su Asociación con otros Géneros en Trampas de Bambú.

Los factores que controlan y determinan el patrón espacial de una especie generalmente afectan no sólo a ésta sino a varias especies y se puede aprender mucho al investigar la forma en que varias especies, están asociadas una con otra (Pielou, 1969). Si dos o más especies que coexisten se ven afectadas por los mismos factores ambientales y si tienen algún efecto ya sea favorable o desfavorable entre ellas, sus patrones no van a ser independientes y las especies van a estar asociadas ya sea positiva o negativamente. La existencia de asociación o la falta de esta es de gran interés ecológico.

La comunidad de mosquitos que comúnmente se encuentran en huecos de árboles han sido poco estudiado en los trópicos. Anteriormente se han capturado en trampas de bambú cerrado mosquitos de los géneros *Haemagogus*, *Sabethes*, *Aedes*, *Culex*, *Wyeomyia*, *Limatus* y *Trichoprosopon*, variando en cantidad y composición dependiendo de la altura en el bosque a la que se coloque

la trampa, la edad del bambú y si la trampa tiene la parte superior cerrada o abierta (Galindo et al, 1955; Galindo 1958; Kurihara, 1983; Amerasinghe y Alagoda, 1984).

Durante este estudio se capturaron larvas de 5 especies de Culicidae: *Sa. chloropterus* y *Sa. cyaneus* que son depredadores facultativos, *Toxorhynchites theobaldi* que es un depredador obligatorio, *Culex (Anoediopora) conservator*, filtrador y *Haemagogus* sp. (browser). Este tipo de segregación trófica de nicho también ha sido observada en capturas de bambús naturales con agujeros pequeños en donde también se encontró un depredador obligatorio (*Tx. theobaldi*), un depredador facultativo (*Sa. undosus*), un filtrador (*Culex bamborum*) un filtrador-browser (*Hy. nigritubus*) y a veces un browser (*Haemagogus lucifer* o *equinus*) (Machado-Allison, 1985).

La frecuencia con que otras especies se capturaron en asociación con *Sabethes* spp en un total de 12 trampas de bambú (149 capturas) fueron *Cx. (An.) conservator* (5X), *Tx. theobaldi* (5X) y *Haemagogus* sp. (1X). La incidencia de mosquitos en trampas de bambú, varió con el tiempo. *Culex*, *Sa. cyaneus* y *chloropterus* estuvieron presente de abril a octubre, mientras que *Tx. theobaldi* se colectó solamente de agosto a octubre. *Sa. cyaneus* fue más abundante que *Sa. chloropterus* durante abril-julio y solamente de agosto a octubre mostraron una mayor

coincidencia temporal. Este hecho sugiere la posibilidad de que exista alguna asociación entre las dos especies y que pudieran utilizar el mismo conjunto de huecos de arboles.

Se realizó un análisis de asociación de 2X2, basado en la presencia o ausencia de cada especie de *Sabethes* (Pielou, 1969; Southwood, 1978; Service, 1976). La aparente asociación observada entre *Sa. cyaneus* y *Sa. chloropterus* no fue significativamente diferente de la asociación debida al azar ($\chi^2=1.886$, $p>0.05$) (Tabla VI). Esto implica que no necesariamente existe una relación interespecifica.

TABLA IV. FRECUENCIAS OBSERVADAS DE OCURRENCIA *SABETHES CYANEUS* Y *SA. CHLOROPTERUS* EN TRAMPAS DE BAMBU.

	<i>Sa. chloropterus</i>		TOTAL
	presente	ausente	
<i>Sa. cyaneus</i>			
presente	15	30	45
ausente	22	82	104
TOTAL	37	112	149

El mayor número de eventos en donde se encontraron ambas especies de *Sabethes* coexistiendo fue en las capturas de agosto a octubre. A pesar de que durante este periodo seleccionaron el mismo sitio de oviposición, tampoco se comprobó una asociación ($\chi^2=0.2729$, $p>0.05$) entre las capturas realizadas en estos tres meses. El aumento en la población de *Sa. chloropterus*, y la posible escasez de criaderos preferenciales pudiera explicar esta explotación simultánea de un mismo ambiente.

4.6. Mantenimiento de *Sabethes chloropterus* en el Laboratorio

De las capturas con cebo humano, de las especies bajo estudio, solamente se logró mantener en condiciones de laboratorio a *Sa. chloropterus*.

Las hembras silvestres se alimentaron y ovipositaron con facilidad en condiciones de laboratorio. Se obtuvieron más de 500 huevos F_1 con un porcentaje de eclosión del 27.6% a los tres días de oviposición 75.6% a los cuatro días y después del quinto día de oviposición el 97.2% de los huevos había eclosionado.

En julio, los primeros huevos se obtuvieron a los 10 días de haber alimentado a las hembras. Para los otros meses no se pudo determinar ya que las hembras se encontraban en una misma jaula e igualmente no se pudo registrar si hubo una segunda oviposición.

El desarrollo de la larva duró de 13 a 18 días hasta completar el cuarto estadio.

La tasa de emergencia de adultos observada fue del 98.03%, valor muy semejante al obtenido para *Sa. chiropterus* en las capturas de bambú.

Las hembras F_1 se alimentaron con sangre con mayor dificultad que las hembras silvestres. Después de dos meses de haber obtenido los primeros huevos F_1 , se obtuvieron los primeros huevos F_2 . De un total de 181 huevos ovipositados del 21 de septiembre al 7 de octubre de 1987, no eclosionó ninguno. Esta no viabilidad puede deberse a que no hubo cópula. Galindo (1958) observó que la inseminación no necesariamente ocurría antes de la primera ingesta de sangre y aparentemente no es esencial para el desarrollo de los ovarios. De un 95% que presentaron un desarrollo ovarial completo, sólo el 45% estaban inseminadas.

Probablemente se necesite un mayor número inicial de adultos para obtener huevos viables debido al alto porcentaje de desarrollo de los ovarios sin que haya ocurrido inseminación.

5. DISCUSION

Dentro de los Culicidae existen diferentes estrategias para sobrevivir a través de períodos desfavorables y la mayoría de las veces se requieren de adaptaciones específicas. Estos períodos están definidos por bajas temperaturas en las zonas templadas y por sequía en las áreas tropicales.

En las zonas templadas existen tres formas de resolver el problema ya sea por diapausa, hibernación o quiescencia y dependiendo de la especie de mosquito puede ocurrir en la fase de huevo, larva o adulto.

La sobrevivencia a través del período de sequía en los trópicos ocurre por estivación ya sea por la presencia de huevos resistentes a la desecación, como en *Aedes*, *Psorophora* y *Haemagogus* o en la fase adulta. Hasta la fecha no existe información sobre este fenómeno en adultos de Culicidae.

En algunos grupos de mosquitos, como los *Sabethes*, es posible que la explotación de criaderos que contengan agua durante todo el año o el vivir lo suficiente para persistir como adultos durante todo el verano, aseguren la sobrevivencia de una estación lluviosa a otra y por consiguiente no existen adaptaciones fisiológicas especiales.

Es evidente de los resultados que, sin tener dentro de su ciclo de vida una fase resistente a la desecación, *Sa. chloropterus*, *cyaneus* y *tarsopus* permanecen activos y se crían durante todo el año, presentando variaciones mensuales y probablemente estacionales.

El encuentro de larvas de diferentes estadios al final del verano, es indicativo de la existencia de hembras fertilizadas y de su sobrevivencia, al menos durante cierto tiempo, en la estación seca.

No se determinó en este estudio la edad de la población, tanto de las hembras capturadas con cebo humano así como de las capturadas en los sitios de reposo, importante no solo para determinar su eficiencia como vector sino para conocer la longevidad de la población de adultos durante el verano y el número de generaciones. El encuentro de nulíparas podría indicar que tanto *Sa. chloropterus*, *cyaneus* como *tarsopus* se están criando constantemente y por consiguiente la existencia de criaderos adecuados.

Ciertos aspectos de la dinámica poblacional de *Sa. chloropterus* se encontraron diferentes de los trabajos previos realizados en el bosque húmedo tropical y en el trópico no estacional de Panamá. En otros trabajos realizados en el bosque húmedo tropical, las oscilaciones numéricas en la población de *chloropterus* son poco marcadas e incluso es la especie más abundante en las

capturas del dosel y a nivel del suelo en el verano (Galindo, 1957; Roberts et al, 1981). Se ha sugerido que estas pequeñas variaciones son independientes de las lluvias ya que ésta especie sobrevive el período de sequía a través de la explotación de criaderos que son capaces de contener agua durante todo el año (Galindo, 1957; Galindo et al., 1952 y 1955).

Sin embargo en las capturas realizadas en el bosque semidecídúo de Isla Majé, los cambios distan de ser poco marcados. En el pasado Galindo et al. (1956) observaron este mismo fenómeno en Cerro La Victoria (bosque semidecídúo). Durante seis años consecutivos encontraron una baja densidad de *chloropterus* en el verano e incluso, en algunos años no se colectó ningún espécimen en esta época.

La menor abundancia observada a finales de la estación seca puede ser reflejo de un cambio relativo en el tamaño de la población, como consecuencia de una sequía más severa en comparación con el bosque húmedo tropical. En el bosque semidecídúo de Isla Majé la estación seca es mucho más severa que el bosque húmedo tropical ya que muchas especies de árboles pierden sus hojas durante el verano y el dosel del bosque se ve expuesto a vientos estacionales. Además en comparación con el bosque húmedo tropical, la diversidad de la vegetación es menor (Stockwell y Aiello, 1982) y

probablemente esto tenga alguna influencia en el número de criaderos adecuados disponibles. Si hay menos criaderos que son capaces de albergar agua durante todo el año, la población que sobrevive el verano va a ser menor.

La relación entre la distribución de lluvia y las fluctuaciones entre la población de *chloropterus* implica a la precipitación pluvial como uno de los factores que regulan la densidad poblacional. Con las lluvias aumenta el número de criaderos potenciales y esto puede constituir un factor clave para la ovipostura.

Pero también puede haber errores en el muestreo ya que los sitios de captura escogidos para este estudio se encuentran localizados en dos "depresiones" de la isla. Estas regiones podrían constituir un "refugio", en donde el viento no es tan fuerte y los adultos de *Sa. chloropterus* (especie más arbórea), que por lo menos *Sa. cyaneus* (Galindo, 1957) permanecieron en el dosel.

La distribución temporal de la población de adultos de *Sa. cyaneus*, *tarsopus* y *chloropterus* en el área es interesante. La densidad de adultos de *Sa. chloropterus* aumenta cuando la población de *cyaneus* y *tarsopus* está declinando y al contrario, reemplazándose exitosamente en cuanto a picada al hombre sin embargo la población de larvas no presentó este mismo patrón.

En la estación lluviosa, la M_w del número de larvas de *Sa. cyaneus* y *chloropterus* tuvo un rápido incremento inicial y drásticamente disminuyó a finales de septiembre y mediados de octubre. No se intentó identificar las causas de ésta repentina baja en la M_w del número de larvas por trampa, pero como el habitat también fue colonizado por *N. theobaldi*, pudiera explicarse a través de la inexistencia de depredadores y parásitos al inicio de las lluvias y su posterior presencia. Los primeros depredadores, *N. theobaldi* aparecieron a finales de agosto. Esto pudiera tener una influencia en la densidad total de la población. De igual modo también puede sugerirse una disminución en la capacidad de carga del criadero y un consecuente agotamiento del alimento al aumentar la competencia intra e interespecífica.

Indudablemente que la depredación contribuye a la mortalidad de los mosquitos, pero por lo general la competencia intraespecífica (*i.e.* alimento) es el factor principal de mortalidad en los mosquitos que se crían en recipientes (Istock *et al.*, 1976; Beaver, 1983; Bradshaw, 1983; Franl., 1983; Machado-Allison *et al.*, 1983).

Los datos mostraron un aumento en el número de larvas de *Sa. cyaneus* encontrados por trampa que coinciden con una disminución en el número de adultos. Esto puede ser indicativo de una regulación de tipo densodependiente durante la estación lluviosa.

Los resultados muestran que la distribución de los huevos en las trampas de bambú fue al azar sino que las hembras de *Sa. chloropterus* y *Sa. cyaneus* mostraron una preferencias por ciertas trampas. Este hecho sugiere que las hembras escogen un ambiente favorable para los huevos antes de la ovipostura.

Los factores que influyen la selección del sitio de ovipostura por la hembra del mosquito son complejos y están determinados a maximizar la sobrevivencia de la progenie. Además de factores como el tipo de habitat, luz, temperatura y humedad también son importantes el tipo de superficie de oviposición y las características del agua (tanto bióticas como abióticas) (Wilton, 1968; Bently et al., 1976; Lounibos, 1978; Machado Allison, 1985; Kurihara, 1983).

En este estudio se utilizó el mismo tipo de superficie de ovipostura. Sin embargo después de que se agregó el agua inicialmente, la calidad de la misma no se controló y debió de haber variado en cada trampa ya que permanecieron continuamente en el campo. Esta variación pudo depender de factores tales como desechos orgánicos, edad del bambú, micro y macrofauna (incluyendo los mosquitos inmaduros), luz, temperatura y otros. De esta forma, las trampas debieron de haber variado en atractividad y probablemente esta sea la respuesta a la

marcada preferencia de *Sa. chloropterus* y *cyaneus* por ciertas trampas.

Si bien es cierto que en este estudio no se midió ningún parámetro en lo que respecta a la calidad del agua si se observó que las trampas con mayor frecuencia de positividad y número de larvas correspondieron a las trampas con el agua más oscura (mayor densidad óptica (DO)). Esto puede ser indicativo de la preferencia de las hembras, en particular las de *Sa. chloropterus*, por la explotación de criaderos con agua permanente. Bradshaw y Holzapfel (1983 y 1985) encontraron que la persistencia de agua en huecos de árbol en zonas templadas se puede predecir no solo por el volumen del agua sino también por el color. En un censo realizado en 35 huecos de árbol encontraron que los huecos con agua más oscura (mayor DO₄₆₀) eran los menos propensos a la desecación.

Una explicación adecuada de estos hechos requeriría de un análisis más detallado sobre la distribución espacial de cada especie. Este análisis debiera incluir información sobre las condiciones microclimáticas y calidad del agua (pH, DO, micro fauna y flora, y otros). También sería necesario determinar si es la trampa y no el sitio (árbol) el atractivo, haciendo una rotación al azar de las trampas.

En ninguna de las capturas con bambú se obtuvieron especímenes de *Sa. tarsopus*, a pesar de que si se colectó

como adulto. Este hecho sugiere la posibilidad de que esta especie utilice otro tipo de criadero, por lo que el internudo de bambú no satisface los requerimientos de esta especie.

Las hembras de las tres especies permanecieron activas durante todo el tiempo de estudio. La regularidad de picada día a día por un largo periodo de tiempo puede ser de mucha importancia en el mantenimiento del ciclo de transmisión de arbovirus. La presencia de hembras activas en busca de alimentación sanguínea corrobora una vez más la posibilidad de que estas especies jueguen algún papel en el mantenimiento de algunos arbovirus enzooticos como la fiebre amarilla selvática, encefalitis de San Luis y otros en mesoamérica.

6. CONCLUSIONES

En Isla Maje *Sa. chloropterus*, *cyaneus* y *tarsopus* permanecieron activos desde el final del verano hasta la mitad de la época de lluvia, que corresponde al periodo de estudio. El encuentro de larvas y pupas de *Sa. chloropterus* y *cyaneus* indican que se crían durante todo el tiempo y de la existencia de hembras fertilizadas y de su sobrevivencia al menos durante cierto tiempo en la estación seca.

Sa. cyaneus y *tarsopus* mostraron un patrón de fluctuación semejante y sincrónico. A finales del verano fueron las especies más abundantes en las capturas realizadas a nivel del suelo, mientras que en el invierno fueron las menos abundantes tanto en las capturas a nivel del suelo como en las del dosel del bosque. Sin embargo la M_w del número de larvas de *Sa. cyaneus* fue considerablemente más alta en comparación con las capturas de adultos lo que podría ser indicativo de la existencia de una regulación densodependiente.

A diferencia de los resultados obtenidos en estudios anteriores realizados en el bosque húmedo tropical y no estacional de Panamá, en Isla Majé, durante el verano, *Sa. chloropterus* fue la especie de *Sabethes* más escasa tanto en las capturas a nivel del suelo como en el dosel

del bosque. En la época de lluvia la densidad poblacional aumento hasta alcanzar su máximo valor en el mes de julio implicando a la precipitación pluvial como uno de los factores que regulan la densidad poblacional.

La distribución espacial de los huevos de *Sa. chloropterus* y *cyaneus* en las trampas de bambu no fue al azar. La marcada preferencia por ciertas trampas sugiere la posibilidad de que las hembras escojen un ambiente favorable para los huevos antes de ponerlos.

Sa. tarsopus no se colectó ni una sola vez en las trampas de bambu, lo que sugiere que está especie pudiera utilizar un tipo de criadero diferente y el bambú no satisface los requerimientos de esta especie.

7. RECOMENDACIONES

1. Determinar la edad fisiológica de las población de mosquitos de las distintas especies de *Sabethes* a través del año para establecer la longevidad de los adultos y el número de generaciones por año.

2. En trabajos futuros se sugiere determinar las preferencias alimenticias de las distintas especies: (a) capturando hembras en sitios de reposo y (b) empleando diferentes cebos tanto a nivel del suelo como en el dosel del bosque. El conocimiento de las modalidades de alimentación es esencial para entender los ciclos de transmisión así como algunos aspectos del crecimiento y regulación poblacional que dependerán de la localización y disponibilidad de una fuente apropiada de sangre.

3. Capturar inmaduros durante ambas estaciones utilizando trampas de bambú. Esto puede contribuir a elucidar el número de generaciones por año. Además un desarrollo densodependiente puede inferirse de la incidencia relativa de larvas y pupas.

4. Un aspecto importante en los estudios de oviposición es la influencia de la atractividad individual de cada trampa en el patrón total de oviposición. En este estudio

las trampas se mantuvieron en una posición fija, si bien esto podría representas una situación "natural" no es útil para entender los patrones generales de ovipostura ya que se desconoce el grado de influencia del sesgo por trampa en los resultados. Debido a esto se recomienda llevar a cabo una rotación de las trampas al azar.

5. Determinar la calidad del agua (T^o,pH, DO, microfauna y flora y otros) para establecer si existe una marcada preferencia por ciertas condiciones para la oviposición de *Sa. chloropterus* y *cyanus*.

6. Muestrear la población de inmaduros de *Sabethes* durante el año utilizando otro tipo de trampa así como coleccionar en huecos de árboles y llenarlos durante el verano.

B. LITERATURA CITADA

- Adames, A. 1985. Ecological studies on yellow fever. Presentado en la tercera reunion de PAHO del Comité Consejero de Dengue, Fiebre Amarilla y *Aedes aegypti*. San Juan, Puerto Rico. 17-18, 1985.
- Aitken, T.H.G., R.B. Tesh, B.J. Beaty y L. Rosen. 1979. Transovarial transmission of yellow fever virus by mosquitoes (*Aedes aegypti*). *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 28: 119-121.
- Aitken, T.H.G. 1988. Yellow Fever: Evolution of ideas concerned with demonstrating the natural occurrence of transovarial transmission of virus in mosquitoes. *Bull. Soc. Vector Ecol.* 13(1): 85-96.
- Amerasinghe, F. y T. Alagoda. 1984. Mosquito oviposition in bamboo traps, with reference to *Aedes albopictus*, *Aedes novalbopictus* y *Armigeres subalbatus*. *Insect. Sci. Applic.* 5 (6): 493-500.
- Arnett, R. 1949. Notes on the distribution, habits and habitats of some Panama culicines (Diptera: Culicidae). *J. New York Entomol. Soc.* 57: 233-251.
- Beaty, B.J., R.B. Tesh y T.H.G. Aitken. 1980. Transovarial transmission of yellow fever virus in *Stegomyia* mosquitoes. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 29: 125-132.
- Belkin, J.N. 1968. Mosquito studies (Diptera: Culicidae) IX. The type specimens of New World mosquitoes in European museums. *Contrib. Amer. Entomol. Inst.* 3(4): 1-69.
- Belkin, J., R. Schick y S. Heinemann. 1971. Mosquito XXV. Mosquitoes originally described from Brazil. *Contribution Am. Entomol. Inst.* 7(5): 1-64.

- Bently, M., I. McDaniel, H. Lee, B. Stiehl y M. Yatahi. 1976. Studies of *Aedes triseriatus* oviposition attractants produced by larvae of *Aedes triseriatus* and *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* 13: 112-115.
- Beaver, R.A. 1983. The community living in *Nepenthes* pitcher plants: Fauna and food webs. *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities*. (Ed. by J.H. Frank & L.P. Lounibos), pp. 129-154. Plexus, Medford, New Jersey. 293 pp.
- Bidlingmayer, W. 1969. The use of logarithms in analyzing trap collections. *Mosq. News* 20(4): 635-639.
- Bradshaw, W. 1983. Interaccion between the mosquito *Wyeomyia smithii*, the midge *Metriocnemus knabi*, and their carnivorous host, *Sarracenta purpurea*. *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities*. (Ed. by J.H. Frank & L.P. Lounibos), pp. 161-189. Plexus, Medford, New Jersey. 293 pp.
- Bradshaw, W. y C. Holzappel. 1985. The distribution and abundance of treehole mosquitoes in Eastern North America: Perspectives from North Florida. En: *Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a Workshop*. (Ed. P. Lounibos, J. Ray y H. Frank). Florida Medical Entomology Laboratory. Florida, USA. 3-23pp.
- Bres, P.J. 1986. A century of progress in combating yellow fever. *Bull. World Health Organization*. 64(6): 775-786.
- Bugher, J.C., J. Boshell-Manrique, M. y E. Osorno. 1944. Epidemiology of jungle yellow fever in Eastern Colombia. *Hyg.* 39:16-51.
- Boshell-Manrique, J. Roca-García y M. Osorno-Mesa. 1944. Observations on the epidemiology of jungle yellow fever in Santander and Boyacá, Colombia. *Am. J. Hyg.* 40: 170-181.

- Causey, O.R. y O. Maroja. 1959. Isolation of yellow fever virus from man and mosquitoes in the Amazon region in Brazil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 8: 368-371.
- Causey, O.R., R. Shope y M. Theiler. 1964. Isolation of St. Louis encephalitis from arthropods in Pará, Brasil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 13: 449.
- Causey, O.R., C.E. Causey, O.M. Maroja y D. Macedo. 1961. The isolations of arthropod-borne viruses, including members of two hitherto undescribed serological groups, in the Amazon region of Brazil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 10: 227-2249.
- Chadee, D., A. Le Maitre y N. Connel. 1981. The collection of *Haemagogus equinus* Theobald in household containers in Tobago. *Mosq. News.* 41(3): 568-569.
- Clark, H. Annual Report of the Gorgas Memorial Laboratory 1937.
- Clark, S. y R. Darsie. 1983. The mosquitoes of Guatemala. *Mosq. Syst.* 15(3): 151-284.
- Carpenter, S., P. Galindo y H. Trapido. 1952. Forest mosquito studies in an endemic yellow fever aerea in Panamá. *Mosq. News.* 12(3): 156-164.
- Downes, J.A. 1969. The swarming and mating flight of Diptera. *Ann. Rev. Entomol.* 14: 271-298.
- Downs, W.G. 1982. The known and the unknown in yellow fever ecology and epidemiology. *Ecol. Dis.* 1: 103.
- Dutary, B. y J. Leduc. 1981. Transovarial transmission of yellow fever virus by a sylvatic vector, *Haemagogus equinus*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* 75(1): 128.

- Dutary, B., P. Peralta y J. Petersen. 1984. Estudios biológicos del virus de la encefalitis de San Luis en Majé, Bayano. *Rev. Med. Panamá.* 9: 200-211.
- Dutary, B., J. Petersen y E. Méndez. 1989. Plan de Manejo y Desarrollo. Reserva Científica de Isla Maje. Laboratorio Conmemorativo Gorgas. Panamá. Panamá. 173 pp.
- Frank, J.H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities* (Ed. by J.H. Frank & L. P. Lounibos), pp. 101-128. Plexus, Medford, New Jersey. 293 pp.
- Forattini, O. 1965. *Entomologia Medica. (Vol. III)*. Editorial Da Universidade de Sae Paulo. Brazil. 416 pp.
- Galindo, P. 1957. A note on the oviposition behavior of *Sabethes (Sabethoides) chloropterus* Humbolt. *Proc Entomol. Soc. Wash.* 59(6): 287-288.
- Galindo, P. 1958. Bionomics of *Sabethes chloropterus* Humbolt: a vector of sylvian yellow fever in Middle America. *Am. J. Trop. Med.* 7(4): 429-440.
- Galindo, P. 1973. *Monkeys and yellow fever. In: Nonhuman Primates and Medical Research.* G.H. Bourne. Academic Press, Inc. New York. 1-15 pp.
- Galindo, P. 1978. Los arbovirusos de Panamá. *Revista Médica de Panamá.* 3(1): 1-41.
- Galindo, P. 1979. El Laboratorio Conmemorativo Gorgas y la fiebre amarilla en Panamá (1949-1979). *Revista Médica de Panamá.* 4(3): 159-179.
- Galindo, P. y E. Rodaniche. 1964. Surveillance for sylvian yellow fever activity in Panamá (1957-1961). *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 13(6): 844-850.

- Galindo, P. y S. Srihonges. 1967. Evidence of recent jungle yellow fever activity in eastern Panamá. *Bull. WHO*. 36: 151-161.
- Galindo, P. y H. Trapido. 1955. Forest canopy mosquitoes associated with the appearance of sylvan yellow fever in Costa Rica, 1951. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 4(3):543-549.
- Galindo, P. y H. Trapido. 1957. Forest mosquitoes associated with sylvan yellow fever in Nicaragua. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 6(1): 145-152.
- Galindo, P., S. Carpenter y H. Trapido. 1951. Ecological observations on forest mosquitoes of an endemic yellow fever area in Panamá. *Amer. J. Trop. Med.* 31: 90-137.
- Galindo, P., S. Carpenter y H. Trapido. 1955. A contribution to the ecology and biology of treehole breeding mosquitoes of Panamá. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 48: 158-164.
- Galindo, P., E. Rodaniche y C. Johnson. 1959. St. Louis Encephalitis in Panama. Isolation of the virus from mosquitoes and human blood. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 8(5): 557-560.
- Galindo, P., E. Rodaniche y H. Trapido. 1956. Experimental transmission of yellow fever by Central American species of *Haemagogus* and *Sabethes chloropterus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 5(6): 1022-1031.
- Galindo, P., H. Trapido y S. Carpenter. 1950. Observations on diurnal forest mosquitoes in relation to sylvan yellow fever in Panamá. *Am. J. Trop. Med.* 30(4): 533-574.
- Galindo, P., P. Peralta, R. Mackenzie y H. Beye. 1964. St. Louis Encephalitis in Panamá: A review and progress report. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 13(3): 455.

- Galindo, P., H. Trapido, S. Carpenter y F. Blanton.** 1956. The abundance cycles of arboreal mosquitoes during six years at sylvan yellow fever locality in Panamá. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 49(6): 543-547.
- Galindo, P., A. Adames, P. Peralta, C. Johnson y R. Read.** 1983. Impacto de la hidroeléctrica de Bayano en la transmisión de arbovirus. *Revista Médica de Panamá.* 8(2): 89-134.
- Gorgas Memorial Laboratory.** 1985. Biennial Report of the Fiscal Years. 1973-1984.
- Guimaraes, A., M. Arle, R.N.M. Machado.** 1985. Mosquitos no Parque Nacional da Serra dos Orgaos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. II. Distribuicao vertical. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 80(2): 171-185.
- Guimaraes, A. y M. Arlé.** 1984. Mosquitos no Parque Nacional da Serra dos Orgaos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. I. Distribuicao estacional. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 79(2): 309-323.
- Guimaraes, A. y V. Victório.** 1986. Mosquitos no Parque Nacional da Serra dos Orgaos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. III. Preferencia horária para hematofagia. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 81(1): 93-103.
- Guimaraes, A., M. Arlé y R. N. Martins.** 1985. Mosquito no Parque Nacional da Serra dos Orgaos, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. II. Distribuicao vertical. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 80(2): 171-185.
- Guimaraes, A., M. Arlé y R. N. Martins.** 1987 Mosquitos no Parque Nacional da Serra dos Orgaos Estado do Rio de Janeiro, Brasil. IV. Preferencia alimentar. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 82(2): 277-285.

- Heinemann, S. y J. Belkin. 1977. Collection Records of the project "Mosquitoes of Middle America" 8. Central America: Belize (BH), Guatemala (GUA), El Salvador (SAL), Honduras (HON), Nicaragua (NI, NIC). *Mosq. Syst.* 9(4): 403-4 .
- Heinemann, S. y J. Belkin. 1978. Collection Records of the project "Mosquitoes of Middle America" 10. Panamá including the Canal Zone. *Mosq. Syst.* 10(2): 187
- Hoch, A.L., N. Peterson, J.W. LeDuc y P. Pinheiro 1981. An outbreak of Mayaro virus disease in Belterra, Brazil: III. Entomological and ecological studies. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 30(3): 689-698.
- Howard, L., H. Dyar y F. Knab. 1915. The mosquitoes of North and Central America and the West Indies. (Vol. 3). Systematic Descriptions (in two parts). Part 1. Carnegie Institution of Washington. Washington, DC. 523 pp.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formation from simple climatic data. *Science*. 105(2727): 367-368.
- Istock, C., K. Vavra y H. Zimmer. 1976. Ecology and Evolution of the pitcher-plant mosquito. 3. Resource tracking by a natural population. *Evolution*. 30: 548-557.
- Kerr, J.A., M. Roca-García y J. Bugher. 1960. Naturally acquired yellow fever. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 9: 18-28.
- Kumm, H. y P. Crawford. 1943. The recent distribution of endemic Yellow Fever in Central America and neighboring countries. *Am. J. Med. Hyg.* 23: 421-431.
- Knight, K. y A. Stone. 1977. *A Catalog of the Mosquitoes of the World* (Diptera: Culicidae). (2a Ed.). The Thomas Say Foundation. Vol. VI. 611 pp.

- Komp. W. 1936. An annotated list of the mosquitoes found in the vicinity of an endemic focus of yellow fever in the republic of Colombia. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 38: 57-70
- Kurihara, Y. 1983. The Succession of Aquatic Dipterous Larvae Inhabiting Bamboo Phytotelmata. En: Phytotelmata: Terrestrial Plants as Host for Aquatic Insect Communities. (Ed. J.H. Frank y L.P. Lounibos). Plexus Publishing, Inc. New Jersey, USA. 55-77 pp.
- Lane, J. 1943. The geographic distribution of Sabethini. (Diptera: Culicidae). *Rev. Ent.* 15: 409-420.
- Lane, J. 1953. *Neotropical Culicidae* (Vol. II). Universidad do Sao Paulo, Brazil. 1056-1098pp.
- Lane, J. y N. Cerqueira. 1942. Os Sabetíneos da América (Diptera: Culicidae). *Arquivos de Zoologia*. III, Art. IX. 473-849.
- Lounibos, L. 1978. Mosquito breeding and oviposition stimulants in fruit husk. *Ecol. Ent.* 3: 299-304.
- Machado-Allison, C. E. 1981. Ecología de los mosquitos (Culicidae) II. Larvas y Pupas. *Acta. Biologica Venezolana*. 11(1): 51-129.
- Machado-Allison, C. 1982. Ecología de los mosquitos (Culicidae). III. Adultos. *Acta. Biol. Venezolana* 11(3): 133-207.
- Machado-Allison, C. E., D. Rodriguez, R. Barrera y C. Gómez Cova. 1983. The insect community associated with inflorescences of *Heliconia caribaea* Lamart in Venezuela. Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities (Ed. por J.H. Frank & L.P. Lounibos), pp. 247-270. Plexus, Medford, New Jersey. 293 pp.

- Machado- Allison, C., R. Barrera, J. Frank, L. Delgado y C. Gomez-Cova. 1985. *Mosquito Communities in Venezuelan Phytotelmata*. En *Ecology of Mosquitoes: Proceedings of a Workshop*. (Ed. L.F. Lounibos, J. Rey y H. Frank). Florida Medical Entomology Laboratory, Florida, USA. 79-93pp.
- Mattingly, P.F. 1969. Mosquito eggs. IV. Tribe Sabethini. *Mosq. Syst. News*. 1: 74-77.
- Mattingly, P. F. 1974. XXVI. Further descriptions of Sabethine eggs. *Mosq. Syst.* 6 (4): 231-238.
- Méndez, M., C. Calisher, H. Kruger, S. Sanchez y J. Lauzik. 1984. A continuing focus of yellow fever in the Apurimac river valley, Ayacucho, Perú and the first isolation of yellow fever in that country *Bull.PAHO*. 18(2): 172-179.
- Monath, T. 1989. Yellow Fever. En: *The Arboviruses: Epidemiology and Ecology*. Vol. V. (Ed. T. Monath). CRC Press, Inc. Florida, USA. 139-231pp.
- Munstermann, L. A. y A. Marchi. 1986. Cytogenetic and isozyme profile of *Sabethes cyaneus* a mosquito of the neotropical canopy. *J. of Heredity*. 77: 241-248
- Peyton, E., D. Roberts, F. Pinheiro, R. Vargas y F. Balderrama. 1984. Mosquito collections from a remote unstudied area of southeastern Bolivia. *Mosq. Syst.* 15(2): 68-69.
- Pinheiro, F., A. Travassos da Rosa y M. Morales. 1981. An epidemic of yellow fever in central Brazil, 1972-1973. II. Ecological Studies. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 30(1): 204-211.
- Pielou, E. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology* Wiley-Interscience. New York. USA. 159-171pp.

- Read, R. 1977. Microclimate as background environment for ecological studies of insects in a tropical forest. *J. of Appl. Meteorol.* 16(12): 1282-1291.
- Roberts, D., A.L. Hoch, N.E Peterson y F. Pinheiro. 1981. Programa multidisciplinario de vigilancia de las enfermedades infecciosas en zonas colindantes con la Carretera Transamazónica en Brasil: IV. Estudio entomológico. *Rev. Sanit. Panam.* 91(5): 379-400.
- Roberts, D., E. Peyton, F. Pinheiro., F. Balderrama y R. Vargas. 1984. Associations of arbovirus vectors with gallery forests and domestic environments in south-eastern Bolivia. *PAHO. Bull.* 18(4): 337-350.
- Robineau-Desvoidy, J. 1827. Essai sur la tribu des Culicides. *Mem. Soc. Hist. Nat. Paris.* 3: 405-412.
- Rodaniche, E. y P. Galindo. 1956. Isolation of Ilhéus virus from *Sabethes chloropterus* captured in Guatemala in 1956. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 6(4): 684-687.
- Rodaniche, E. y P. Galindo. 1957. Isolation of yellow fever virus from *Haemagogus mesodentatus*, *Hg. equinus* and *Sabethes chloropterus* captured in Guatemala in 1956. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 10(3): 390-392.
- Rodaniche, E. y P. Galindo. 1961. St. Louis Encephalitis in Panama. III. Investigations of local mammals and birds as possible reservoir host. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 10(3): 390-392.
- Rodaniche, E., P. Galindo y C. Johnson. 1957. Isolation of yellow fever virus from *Haemagogus lucifer*, *Hg. equinus*, *Hg. spegazzinii talco*, *Sabethes chloropterus* y *Anopheles nerval* captured in Panama in the fall of 1956. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 6(4): 681-685.
- Rodaniche, E., P. Galindo y C. Johnson. 1959. Further studies on the experimental transmission of yellow fever by *Sabethes chloropterus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 8(2): 190-194.

- Shannon, R. C., L. Whitman y M. Franca. 1938. Yellow fever virus in jungle mosquitoes. *Science*. 88: 110-111.
- Service, M. 1971. Studies on sampling larval populations of the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. WHO*. 45: 169-180.
- Service, M.W. 1976. *Mosquito Ecology. Field Sampling Methods*. Applied Science Publishers LTD. London. 583pp.
- Seymour, C. 1976. Sloths as hosts of arboviruses. Gorgas Memorial. Annual Rep. House Document No. 95-39 95th Congress, 1977.
- Seymour, C. y L. Kramer. 1976. Studies on St. Louis Encephalitis. Gorgas Memorial Lab, 1976, Annual Rep., House Document No 95-39, 95th Congress 1977.
- Seymour, C., L. Kramer y P. Peralta. 1983. Experimental St. Louis Encephalitis virus infection of sloths and cormorants. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 32(4): 844-853.
- Siegel, S. 1986. *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. (10 Ed). Editorial Trillas. México. 344 pp.
- Soper F., H. Penna, E. Cardoso, J. Sefarim, M. Frobisher Jr., J. Pinheiro. 1933. Yellow Fever without *Aedes aegypti*: study of rural epidemic in Valle do Channan, Espirito Santo, Brazil, 1932. *Am. J. Hyg.* 18: 55-587.
- Southwood, T.R.E. 1984. *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations* (2a Ed.). Chapman and Hall. New York. 524 pp.
- Strode, G. 1951 *Yellow Fever*. McGraw Hill Book Company New York, USA. 710 pp.

- Trapido, H. y P. Galindo. 1957. Mosquitoes associated with sylvan yellow fever near Almirante, Panama. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 6(1): 114-144.
- Wilton, D. 1968. Oviposition site selection by the tree hole mosquito *Aedes triseriatus* (Say). *J. Med. Entomol.* 5: 189-194.
- Williams, C. 1937. The use of logarithms in the interpretation of certain entomological problems. *Ann. Appl. Biol.* 24: 404-414.
- Wolda, H. y P. Galindo. 1981. Population fluctuations of mosquitoes in the non-seasonal tropics. *Ecol. Entomol.* 6: 99-106.
- World Health Organization. 1974. Jungle yellow fever. *Weekly Epidemiol. Rec.* 49: 181-182.
- WHO. 1986. Present status of yellow fever: Memorandum from a PAHO Meeting. *Bull. World Health Organization.* 64: 511-524.