

Caracterización de hábitats larvales de Anofelinos en el bajo Río Caura, región malárica del Estado Bolívar, Venezuela

Characterization of Anopheline larval habitats in the lower Caura River basin, malaria area of Bolívar state, Venezuela

Jorge E. Moreno^{1,2*}, Yasmin Rubio-Palis^{1,3}, Mariapia Bevilacqua⁴, Víctor Sánchez¹ & Hernán Guzmán¹

RESUMEN

Entre marzo 2008 y enero 2009 se realizaron muestreos de hábitats de anofelinos en la cuenca del río Caura, conformada por los municipios Sucre y Cedeño del estado Bolívar, Venezuela. Se caracterizaron los hábitats en cinco tipos hidrológicos definidos como arroyo, caño, laguna, charca y bosque inundado. Se recolectaron 3.876 larvas, identificándose 2.378 (61,4%) de ellas, pertenecientes a 12 taxa de anofelinos: *Anopheles triannulatus* Neiva & Pinto sensu lato, *An. oswaldoi* (Peryassú) B, *An. nuneztovari* Gabaldon s.l. (3,4%), *An. darlingi* Root (1,8%) y *An. albitarsis* Lynch-Arribalzaga F, *An. (Nyssorhynchus)* Sección Myzorhynchella (Peyton et al.), *An. mediopunctatus* (Theobald), *An. punctimacula* Dyar & Knab, *An. (Stetomyia) nimbus* (Theobald) y *Chagasia bonnae* Root, 344 larvas de los subgéneros *Nyssorhynchus* Blanchard y *Anopheles* Meigen no fueron identificadas. El análisis de correspondencia canónica permitió describir el ambiente óptimo para la ocurrencia de las especies a nivel de micro y macro hábitat, conformando dos grandes grupos de especies heliofóbicas y heliofílicas, además de un tercer grupo que se encuentra en áreas de transición sombra-sol. Este estudio confirma los resultados obtenidos previamente en la misma zona en cuanto a tipos de hábitats larvarios identificados y composición de especies de anofelinos, y adiciona nuevos elementos importantes en la ecología de los anofelinos en la región del bajo río Caura con malaria, fundamentales para el diseño de estrategias de control de vectores de malaria.

Palabras clave: *Anopheles* spp, hábitats larvarios, malaria, Caura, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La malaria en Venezuela ha venido incrementándose en los últimos años de manera acelerada, siendo Bolívar el principal estado endémico del país.

SUMMARY

Between March 2008 and January 2009, *Anopheline* larval habitats were sampled in the lower Caura river basin formed by the Sucre and Cedeño municipalities of Bolívar State, Venezuela. Habitats were categorized in five hydrological types and defined as creek, spout, lagoon, pond, and flooded forest. In these habitats, of 3,876 larvae collected, taxonomic identification was possible in 2,378 (61.4%) specimens, belonging to 12 *Anopheline* taxa: *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *triannulatus* Neiva and *Pinto sensulato*, *An. (Nys.) oswaldoi* (Peryassú) B, *An. (Nys.) nuneztovari* *Gabaldon s.l.*, *An. (Nys.) darlingi* *Root* and *An. (Nys.) albitarsis* *Lynch-Arribalzaga F*, *An. (Nys.)* *Section Myzorhynchella* (*Peyton, Wilkerson & Harbach*), *An. (Anopheles) mediopunctatus* (*Theobald*), *An. (Ano.) punctimacula* *Dyar & Knab*, *An. (Stetomyia) nimbus* (*Theobald*) and *Chagasia bonnae* *Root*. It was not possible to identify to the species level a total of 344 larvae belonging to the subgenus *Nyssorhynchus* *Blanchard* and *Anopheles* *Meigen*. Analysis of Canonical Correspondence allowed to describe the optimal environment for the occurrence of these species, both at the micro and macro-habitat level, forming two large groups of heliophobic and heliophilic species as well as a third group that is in transitional areas. Results from this study confirms previous findings in the same area, with regards to the composition of *Anopheline* species, and add new important elements in the local ecology of *Anopheline*, which are fundamental aspects for the design of malaria vector control strategies.

Key words: *Anopheles* spp, larval habitats, malaria, Caura, Venezuela.

Para el año 2016 se notificaron en Venezuela 242.970 casos, con un incremento de 78% (136.402) con respecto al año inmediato anterior, correspondiendo al estado Bolívar un total de 178.088 (73%) (DGSA, 2015; 2016). De esta casuística, una proporción

¹ Servicio Autónomo Instituto de Altos Estudios "Dr. Arnoldo Gabaldon" (MPPS), Maracay, Aragua, Venezuela

² Centro de Investigaciones de Campo "Dr. Francesco Vitanza", Tumeremo, Bolívar, Venezuela

³ Facultad de Ciencias de la Salud, sede Aragua, Universidad de Carabobo, Maracay, Aragua, Venezuela

⁴ Asociación Venezolana para la Conservación de Áreas Naturales (ACOANA), Caracas, Venezuela

*Autor de correspondencia: jorermo@gmail.com

importante corresponde a los grupos indígenas del estado, siendo estas etnias las más afectadas debido a que por sus características culturales son uno de los grupos de mayor vulnerabilidad. Además de otros factores administrativos y demográficos, la presencia de minas de oro en territorios indígenas, es la causa preponderante de la situación de malaria en esta población, en los últimos años la minería aurífera se ha venido afianzando como actividad económica, al punto que hay comunidades indígenas enteras dedicadas exclusivamente a esta actividad. Como consecuencia, durante 2017, se notificaron en la población indígena del estado 10.757 casos de malaria (DSAEB, 2017).

La cuenca del río Caura, conformada por los municipios Sucre y Cedeño del estado Bolívar, en gran parte constituye el territorio ancestral de las etnias indígenas Ye'kwana de filiación Caribe, y Sanema, sub-grupo Yanomami, para quienes la malaria representa un problema que perjudica su desarrollo y debilita la custodia de sus territorios tradicionales, ya que genera costos socioeconómicos y compromete la seguridad alimentaria de los hogares (Bevilacqua *et al.*, 2009). Durante el periodo 2008-2009, se registraron 8.010 casos acumulados de malaria en estos dos municipios, mientras que 2017 cerró con 16.900 casos, lo que representa un incremento de 89 % con respecto a 2016, correspondiendo 1.131 (7%) a población indígena, 656 en los Ye'kwana y 92 en los Sanema (DSAEB, 2017). La minería de oro promueve la transmisión de malaria al incrementar el contacto hombre-vector debido a la transformación de los ecosistemas alrededor de las comunidades, y a las alteraciones que provoca en los patrones de movilización de la población, dentro y fuera de su territorio (Bevilacqua *et al.*, 2009). Las modificaciones del paisaje, tales como la deforestación y la alteración del suelo e hidrología superficial, constituyen la base ecológica de la malaria, al propiciar el incremento de la densidad de anofelinos vectores y la aparición de especies oportunistas, tal como ha sido descrito para otros focos de malaria en Venezuela y Suramérica (Barros *et al.*, 2011; Moreno *et al.*, 2015b; Vittor *et al.*, 2009). Los cambios en la exposición a la luz solar y la dinámica hídrica de los hábitats acuáticos promueven cambios en la calidad del agua y presencia de vegetación hidrófila, provocando cambios en la densidad y composición de especies de anofelinos en un área (Hiwat & Bretas, 2011; Moreno *et al.*, 2015b; Sinka *et al.*, 2010).

Por este motivo, en áreas sometidas a presiones ambientales, es necesario mantener el monitoreo constante de la composición de especies, su distribución en el hábitat e interacción con el medio ambiente. Desde el año 2005, se han venido realizando una serie de trabajos de investigación en la cuenca del río Caura, con el fin de describir las variables ambientales, epidemiológicas y entomológicas que caracterizan este foco endémico, los cuales han permitido identificar factores que limitan la capacidad de respuesta de la población al problema, así como generar mapas de riesgo de malaria basados en variables ambientales y socioeconómicas (Bevilacqua *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2011). Asimismo, se ha descrito la composición de especies de anofelinos, así como el riesgo de transmisión asociado a la tasa entomológica de inoculación de malaria (Rubio-Palis *et al.*, 2010; 2012; 2013). En este trabajo se reportan los resultados de las evaluaciones de hábitats acuáticos de mosquito realizadas en el periodo 2008-2009, en la continuación del esfuerzo por describir el área desde el punto de vista entomológico, a fin de generar propuestas de políticas de salud públicas adecuadas a las particularidades del territorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado entre marzo 2008 y enero 2009 en tres comunidades ribereñas en la cuenca baja del río Caura (Fig. 1), cuyas características topográficas, orográficas, de clima y vegetación fueron previamente descritas (Bevilacqua *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2011): Surapire (Kadajiyuña) (06°27.900' N, 64°45.992' W), comunidad indígena tradicional Ye'kwana; El Palmar (06°42,651' N, 64°48,438' W), comunidad indígena Sanemá; y Jabillal (07°03,668' N, 64°58,682' W), comunidad criolla agrícola. Estas localidades fueron seleccionadas de mutuo acuerdo con la Organización Indígena "Kuyujani" y líderes de las comunidades, previa información y consentimiento. En cada localidad se realizaron reuniones con la comunidad, a fin de explicar las actividades a realizar y se incorporaron personas como parte local del equipo de entomología, quienes recibieron entrenamiento en las técnicas de captura e identificación de mosquitos adultos y recolección de estadios inmaduros.

Recolección de estadios inmaduros y caracterización de hábitats de anofelinos

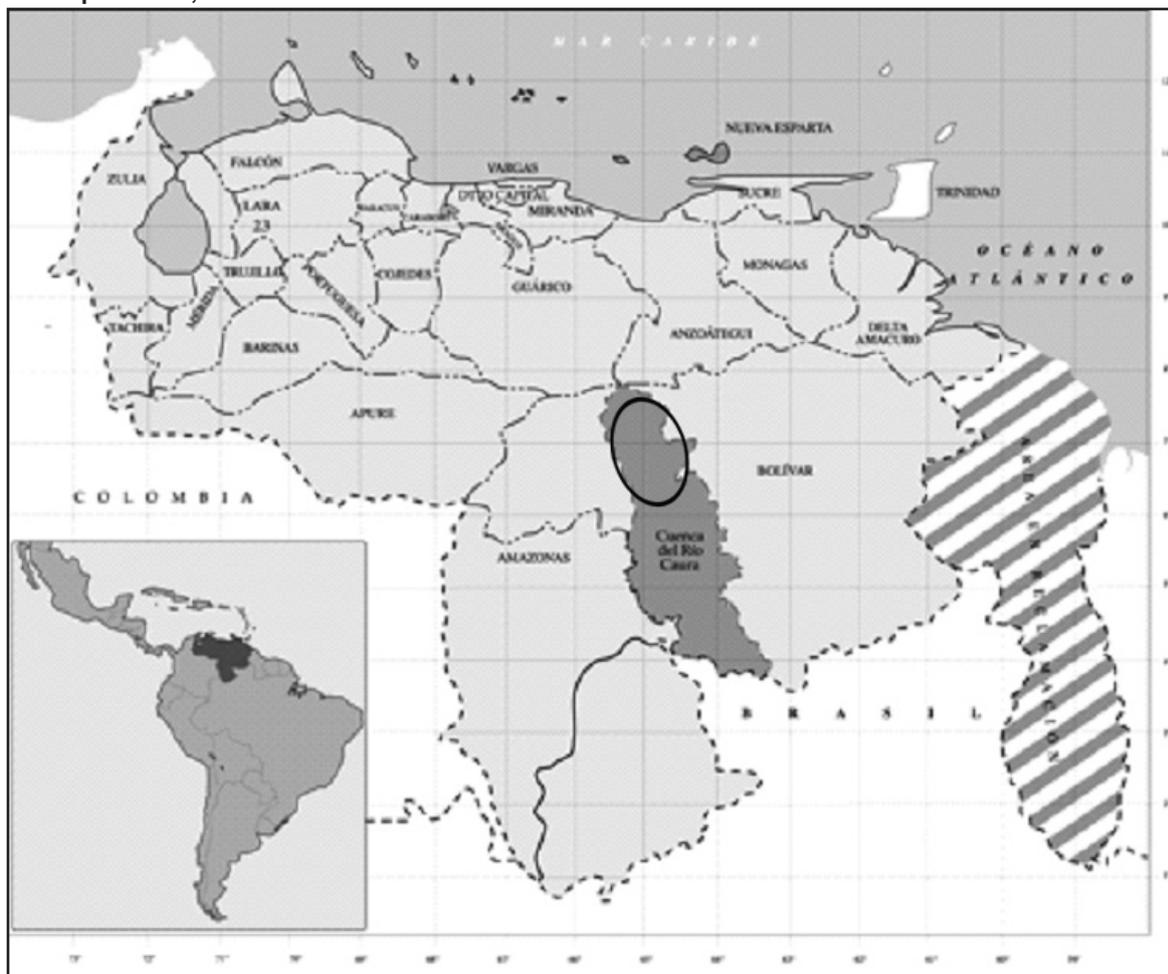
En cada localidad se realizó el reconocimiento del área en un radio de 2 km aproximadamente, a fin de identificar los criaderos potenciales de anofelinos. En los sitios de recolección se procedió a georeferenciar y caracterizar los hábitats considerando, por un lado las variables del paisaje en el cual se encontraba el hábitat, tales como topografía y cobertura vegetal dominante, y por el otro, las características físicas del hábitat larvario (tipo de hábitat, exposición solar, temperatura, profundidad, pH, color aparente, turbidez), las características biológicas (vegetación hidrófila, cobertura y tipo), y la dinámica hídrica (corriente o estancada) e hidroperíodo (permanente, estacional y temporal). La recolección de larvas y pupas se realizó mediante

inmersiones con el cucharón de cono truncado de 230 mL de capacidad, contándose el número de larvas y pupas recolectadas en cada inmersión. Posteriormente se transportaron al laboratorio de campo para su identificación preliminar *in vivo* a nivel de género o especie, según la metodología descrita por Rubio-Palis *et al.* (2010), que permite, en caso de duda, la cría individual para la identificación posterior del adulto y la obtención de la colección asociada del espécimen (larva, pupa y adulto) (Belkin *et al.*, 1965).

Análisis de los datos

Mediante el programa MVSP versión 3.13 (Copyright© 1985-2007 Kovach Computing Services), se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) (ter Braak y Smilauer, 1998) para extraer la máxima variación explicada por las

Fig. 1. Ubicación relativa de la cuenca del río Caura y del área de estudio en el Bajo Caura (ovalo), municipio Sucre, estado Bolívar.



variables ambientales y determinar la ubicación ecológica óptima, que favorece la ocurrencia y abundancia de las especies de anofelinos en los hábitats larvarios. Los datos fueron separados en dos matrices ambientales además de la matriz de especies. Una primera matriz ambiental de paisaje estuvo constituida por 22 variables, cinco de tipo de hábitat y 17 de paisaje, las cuales incluyen variables recogidas directamente en el campo tales como forma del terreno, tipo y características de la vegetación (altura, cobertura, dosel y sotobosque) y dos variables de cobertura del suelo (bosque y vegetación secundaria en sucesión tardía) obtenidas mediante el análisis no supervisado de imágenes satelitales asociadas a las muestras por medio de coordenadas geográficas tomadas con GPS (Magellan™ SportTrak™ Pro GPS receiver, ©2002 Thales Navigation). Una segunda matriz ambiental de hábitat estuvo constituida por 26 variables, cinco de tipo de hábitat y 21 que describen las características físicas, hídricas y biológicas del hábitat acuático, tales como exposición solar, cobertura tipo y especie de vegetación hidrófila, dinámica hídrica e hidropériodo.

RESULTADOS

Tipos de hábitats larvarios

Durante el estudio se tomaron 76 muestras y 4.406 cucharonadas, habiéndose identificado y caracterizado un total de 18 hábitats de anofelinos, siete en Jabillal, cinco en el Palmar y seis en Surapire.

Todos los hábitats muestreados estuvieron localizados en ecosistemas boscosos y fueron agrupados en cinco tipos hidrológicos definidos como arroyo, caño, laguna, charca y bosque inundado, cuyos atributos son presentados en la Tabla I, correspondiéndose su descripción con la realizada previamente para esta área por Rubio-Palis *et al.* (2010) y para el municipio Sifontes del estado Bolívar por Moreno *et al.* (2015a), excepto el tipo bosque inundado. Este último tipo de hábitat estacional, cuya definición se introduce por vez primera para el país en este trabajo, está formado por acumulaciones de agua en depresiones naturales del piso del bosque durante la estación lluviosa, que forman extensas láminas de agua turbia estancada y de profundidad variable sobre un fondo orgánico, con pH promedio de 5,8; completamente a la sombra y por tanto carentes de vegetación hidrófila, pero con abundante detrito formado por cúmulos flotantes de material vegetal proveniente del dosel, que constituyen nichos ecológicos adecuados para la cría de larvas de algunas especies de anofelinos.

Abundancia de los estadios inmaduros por localidad y hábitat

Se recolectaron en todos los hábitats un total de 3.876 larvas pertenecientes a 12 taxa de anofelinos, de las cuales se identificaron 2.378 (61,4%) correspondientes a ocho especies, tres subgéneros y dos géneros (Tabla II). Seis de las especies identificadas pertenecen al subgénero *Nyssorhynchus* Blanchard, siendo las más abundantes

Tabla I. Características dominantes de dinámica hídrica, color aparente del agua, exposición solar, cobertura vegetal y valores promedio de las variables físico-químicas observados en los hábitats acuáticos (DS).

Hábitat	Luz	Dinámica hídrica	Color	Sustrato	Periodo	Vegetación hidrófila	pH	Profundidad m
Arroyo	Sombra, sombra parcial	Lenta	Cristalina, ambar	Arena	Permanente, estacional	no	5,6 (0,7)	0,22 (0,15)
Bosque inundado	Sombra	Estancada	Ambar	Orgánico	Estacional	no	5,8 (0,4)	0,38 (0,17)
Caño	Sombra, sombra parcial	Lenta	Ambar, Cristalina	Arena	Permanente	no	5,4 (0,6)	1,41 (1,42)
Charca	Sombra parcial	Estancada	Ambar	Orgánico	Temporal	no	5,5 (1,4)	0,12 (0,03)
Laguna	Iluminado	Estancada	Ambar	Orgánico	Permanente, estacional	si	5,9 (0,7)	0,81 (1,12)

Anopheles triannulatus Neiva & Pinto sensu lato y *An. oswaldoi* (Peryassú) B, ambas con un poco más de 19% del total identificado, seguidas por *An. nuneztovari* Gabaldon s.l. (3.4%), *An. darlingi* Root (1.8%) y *An. albitarsis* Lynch-Arribalzaga F., especie esta última de la que solo se recolectó una larva en Jabillal. Por diferentes razones, 10.5% de los especímenes del subgénero no pudo ser identificado, además de 18 larvas de la Sección *Myzorhynchella* (Peyton *et al.*). Del subgénero *Anopheles* Meigen se recolectaron dos especies, *An. mediopunctatus* (Theobald) (7.4%) y *An. punctimacula* Dyar & Knab, con solo siete larvas, mientras que 4,0% de las larvas de este grupo no pudo ser identificado. Asimismo se recolectaron 29 larvas de *An. (Stetomyia) nimbus* (Theobald), mientras que 31,5% del material recolectado correspondió a *Chagasia bonnae* Root, siendo este grupo el más numeroso.

En general, no se apreció mucha diferencia en cuanto a la abundancia y número de especies de anofelinos recolectadas entre localidades, la cantidad total de larvas, así como el esfuerzo de muestreo fue similar para las tres localidades, derivándose una densidad de larvas por cucharonadas de 0,70 para Jabillal, 0,94 para El Palmar y 1,0 para Surapire (Tabla II). Sin embargo, al observar la distribución de las especies entre localidades destacan algunas

diferencias en la composición de especies y abundancia. En Jabillal, de 610 larvas identificadas 530 (86,8%) correspondieron a especies del subgénero *Nyssorhynchus*, siendo las más abundantes *An. triannulatus* s.l. y *An. oswaldoi* B, mientras que 92,8% de *An. darlingi* y 93,8% de *An. nuneztovari* s.l. fueron recolectadas en esta localidad. En El Palmar, la proporción para este subgénero fue de 15,9%, correspondiendo 98,3% a *An. oswaldoi* B, mientras que en Surapire el subgénero *Nyssorhynchus* representó 59,8% del total identificado, con *An. triannulatus* s.l. y *An. oswaldoi* B como las especies dominantes. En resumen, *An. triannulatus* s.l. mostró proporciones similares en Jabillal y Surapire pero fue muy escasa en El Palmar, *An. oswaldoi* B estuvo presente en las tres localidades siendo más abundante en Surapire, mientras que la mayor parte de los especímenes de *An. darlingi* y *An. nuneztovari* s.l. fueron capturados en Jabillal. En cuanto a las especies del subgénero *Anopheles*, las dos especies recolectadas estuvieron presentes en las tres localidades, destacándose la abundancia de *An. mediopunctatus* (42,8%) en El Palmar. Asimismo, *An. nimbus* estuvo presente en las tres localidades, con 75,8% del total capturado para Surapire, mientras que las larvas de *Ch. bonnae* fueron más abundantes en El Palmar (57,2%) y Surapire (33,8%).

Tabla II. Número de larvas de anofelinos recolectadas por tipo de criadero y especie en el área de estudio entre marzo 2008 y enero 2009.

Localidad	Hábitat	N	dar	alb	tri	osw	nun	Myz	pun	med	Nys	Ano	nim	bon	NI	Total
Jabillal	Arroyo	870	36	0	36	80	26	0	2	0	49	5	3	67	230	534
	Bosque inun	320	0	0	0	21	1	0	0	2	1	0	0	0	0	25
	Laguna	360	3	1	200	7	49	0	0	1	20	0	0	0	241	522
Subtotal	1.550	39	1	236	108	76	0	2	3	70	5	3	67	471	1.081	
El Palmar	Arroyo	662	0	0	1	6	0	3	1	82	1	15	0	204	270	583
	Caño	545	1	0	0	105	0	12	3	37	46	1	4	224	154	587
	Charca	60	0	0	0	8	0	0	0	0	8	0	0	0	0	16
Subtotal	1.267	1	0	1	119	0	15	4	119	55	16	4	428	424	1.186	
Surapire	Arroyo	270	0	0	0	25	0	0	0	41	8	10	10	15	22	131
	Bosque inun	180	0	0	8	24	0	0	0	12	0	1	5	0	62	112
	Caño	625	1	0	0	62	0	3	0	1	112	62	7	237	248	733
	Charca	85	0	0	0	41	2	0	0	0	4	0	0	0	19	66
	Laguna	429	1	0	222	85	3	0	1	1	1	0	0	1	252	567
Subtotal	1.589	2	0	230	237	5	3	1	55	125	73	22	253	603	1.609	
Total	4.406	42	1	467	464	81	18	7	177	250	94	29	748	1.498	3.876	

N = número de cucharonadas, dar = *An. darlingi*, alb = *An. albitarsis* F, tri = *An. triannulatus* s.l., osw = *An. oswaldoi* B, nun = *An. nuneztovari* s.l., Myz = *An. (Nyssorhynchus)* Sección *Myzorhynchella*, pun = *An. punctimacula*, med = *An. mediopunctatus*, Nys = *An. (Nyssorhynchus)* sp., Ano = *An. (Anopheles)* sp., nim = *An. (Stetomyia) nimbus*, bon = *Chagasia bonnae*, NI = No identificables debido a falta de caracteres taxonómicos

Al examinar el número de especies por tipo de hábitat, suponiendo que los subgéneros *Nyssorhynchus* y *Anopheles* pudieran contener al menos una especie no identificada, se observó que el hábitat con mayor diversidad fue el arroyo con 11 especies, seguido de lagunas y caños con nueve, el bosque inundado con siete y la charca con solo tres especies. En cuanto a la abundancia general, en la Tabla II se puede observar un gradiente en la densidad expresada en larvas por cucharón, encabezado por el hábitat laguna (1,4), seguido de los caños (1,1), arroyos (0,7), charca (0,6) y bosque inundado (0,3). Al examinar la abundancia específica por hábitat, se observa que el grupo más abundante en un tipo de hábitat fue *Ch. bonnae* con 461 (61,6%) larvas recolectadas en los caños y 286 (38,2%) larvas en los arroyos. En segundo lugar destaca la abundancia de *An. triannulatus* s.l. en las lagunas con 422 (90,4%) larvas recolectadas en este tipo de hábitat, mientras que *An. oswaldoi* B, la tercera especie más abundante, estuvo equitativamente distribuida en los cinco hábitats, siendo ligeramente más abundante en los tipo caño (36,0%) y arroyo (23,9%). En el resto de las especies identificadas del subgénero *Nyssorhynchus* destacan *An. nuneztovari* s.l. con 52 (64,2%) larvas en las lagunas y 26 (32,1%) en los arroyos, *An. darlingi* con 36 (85,7%) en los arroyos y la especie de la Sección *Myzorhynchella* con 15 (83,3%) en los caños. En general, las larvas no identificadas del subgénero *Nyssorhynchus* fueron más abundantes en los caños (63,2%) y arroyos (23,2%), de la misma forma que las del subgénero *Anopheles* con 67,0% y 31,9% para ambos tipos de hábitats, siendo que *An. mediopunctatus*, la especie dominante de este subgénero fue más abundante en los arroyos (69,5%) y caños (21,5%) de la misma forma que las del subgénero *Stethomyia* con 44,8% y 37,9 para ambos hábitats respectivamente.

Relación especie-ambiente con variables de paisaje

La magnitud de los autovalores del ACC fueron de 0,72 y 0,38 para el primero y segundo eje, el porcentaje acumulado de la varianza para las especies fue de 19,1 y 29,1% y el de la correlación especie-ambiente de 93,9 y 77,0 respectivamente. Si bien el análisis explica satisfactoriamente solo 29% de la varianza en la matriz de especies, hay que tener en cuenta que un ACC puede ser muy informativo aun con valores bajos, debido a que

usualmente los datos de especies contienen mucho ruido (ter Braak y Smilauer, 1998).

El diagrama de ordenación de la Fig. 2 resume la relación de las especies de anofelinos con las variables ambientales de paisaje e indica la localización de máxima abundancia predicha y condiciones ambientales óptimas para cada especie de anofelino. En el diagrama se observa como las especies forman dos grupos ubicados separadamente a la derecha y la izquierda del eje principal. En el lado derecho, tenemos el grupo formado por las especies *An. albitarsis* F., *An. triannulatus* s.l. y *An. nuneztovari* s.l., ubicadas a lo largo de un gradiente ecológico dominado por hábitats tipo laguna y forma del terreno en cubeta, relacionado con áreas de sotobosque denso en bosques de altura baja, cobertura baja y sucesión tardía, lo cual significa que estas especies de anofelino tienen mayor probabilidad de ocurrencia y son más abundantes en un ambiente con estas características. Un poco más apartada aparece *An. darlingi*, que si bien guarda alguna relación con estos ambientes, su probabilidad de ocurrencia y abundancia parece estar más relacionada con la presencia de dosel interrumpido y deforestación. En el lado opuesto, claramente separada de las anteriores, hay un segundo grupo de especies formado por *An. punctimacula*, *An. mediopunctatus* y la Sección *Myzorhynchella*, junto con *Ch. bonnae*, *An. nimbus* y el subgénero *Nyssorhynchus*, estrechamente asociado a ambientes caracterizados por la presencia de caños y arroyos en surcos de erosión o vertiente, ubicados en bosque de altura y densidad media con sotobosque raro.

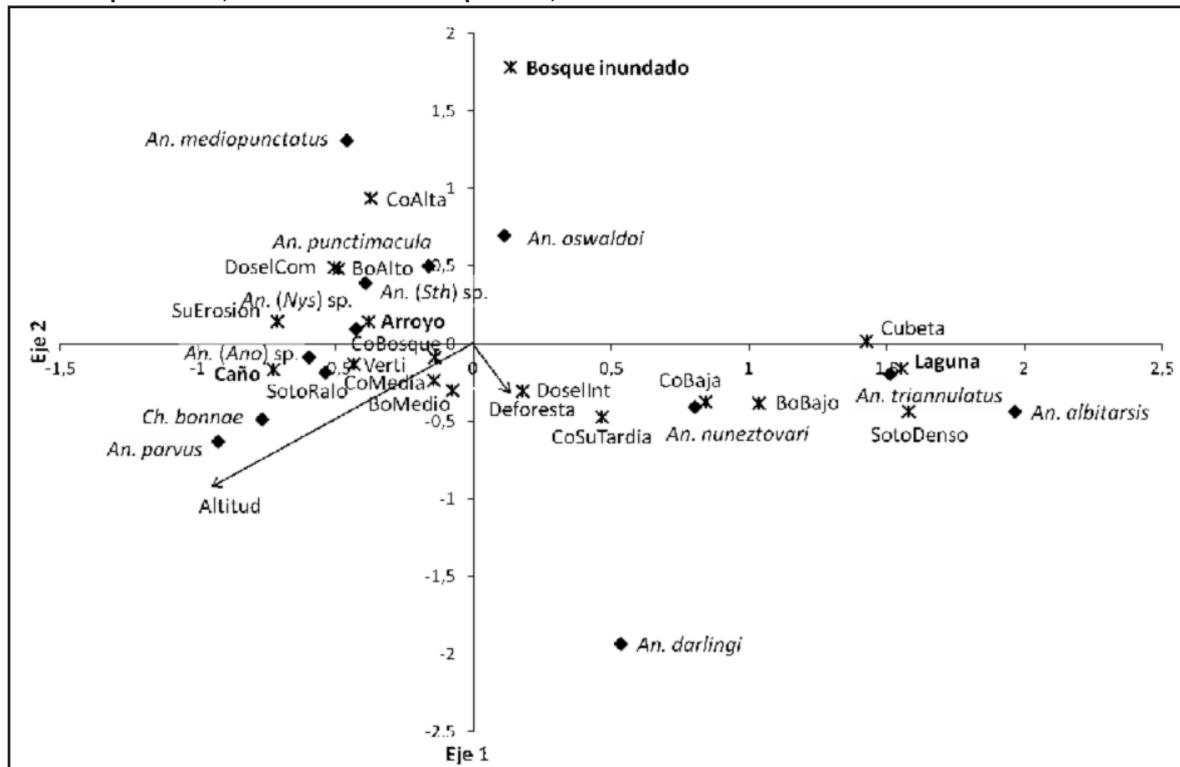
Otro aspecto a destacar en el diagrama, es la relación de algunos predictores ambientales individuales con la ubicación óptima de máxima abundancia de algunas especies. De esta manera, si bien *An. oswaldoi* B ocupa un lugar intermedio en el gradiente, lo que significa que la especie puede ser hallada en los dos ambientes descritos previamente, está estrechamente asociada al hábitat bosque inundado, donde la especie debiera ser más abundante, así como *An. mediopunctatus* es más frecuente y abundante en bosques de cobertura alta y dosel completo, de la misma forma que *An. darlingi* presenta una relación inversa con los bosques de cobertura alta y dosel completo, lo que significa que es poco probable que esta especie se encuentre en este ambiente.

Relación especie-ambiente con variables del hábitat larvario

Al igual que en el caso anterior de las variables de paisaje, la variación de la data de especies con respecto a las variables de criadero también es explicada en solo dos ejes, cuyos autovalores fueron de 75,9 y 42,1 para el primero y el segundo eje, el porcentaje acumulado de la varianza para las especies de 19,9 y 31,1% y el de la correlación especie-ambiente de 95,4 y 82,1 respectivamente. En general los valores obtenidos en este caso, son similares a los valores obtenidos para el ACC realizado con las variables de paisaje, la correlación de las especies con los gradientes ambientales sigue siendo elevada en ambos ejes, lo cual confirma que ambos gradientes miden por igual la relación especie-ambiente, por lo que ninguno de los dos tiene una contribución única a la variación explicada.

El diagrama mostrado en la Fig. 3, indica la relación entre la presencia y la abundancia de las especies de anofelinos con las características del hábitat larvario. Lo primero que destaca es que se mantiene la distribución en dos grandes grupos de especies ubicados separadamente a la derecha y la izquierda del diagrama. La posición individual de las especies es similar al diagrama mostrado en la Fig. 2. El primer gradiente ambiental es muy fuerte y está dominado en el extremo derecho por las variables de cobertura vegetal del hábitat tipo flotante y emergente, que junto con la variable gramínea lo definen y marcan la dirección de máximo cambio en el gradiente. Estas características, junto con la presencia de las hidrófilas *Mayaca* sp. y *Utricularia* sp., así como las condiciones de agua estancada expuesta al sol, configuran un hábitat favorable a la presencia y abundancia de *An. triannulatus* s.l. y *An. darlingi*, y en menor grado, de *An. albitarsis* F

Fig. 2. Diagrama de ordenación de las especies de anofelinos (♦) con respecto a las variables de paisaje del lugar donde se encontraba el hábitat larvario (asteriscos para variables cualitativas y flechas para variables cuantitativas): Cubeta: forma del terreno en cubeta, SuErosión = surco de erosión, Verti= vertiente, CoBosque= cobertura bosque, CoSuTardía= cobertura de sucesión tardía, BoAlto= bosque alto, BoMedio= bosque medio, BoBajo= bosque bajo, CoAlta = cobertura alta, CoMedia= cobertura media, CoBaja= cobertura baja, DoselCom= dosel completo, DoselInt= dosel interrumpido, SotoDenso= sotobosque denso, SotoRalo= sotobosque ralo, Deforesta= deforestación.



DISCUSIÓN

Este estudio confirma en gran medida los resultados obtenidos previamente en la misma zona por Rubio-Palis *et al.* (2010) en cuanto a los hábitats larvarios descritos y especies de anofelinos recolectadas, pero adiciona nuevos elementos importantes en el conocimiento de la ecología de los anofelinos en territorios indígenas con malaria, tales como el incremento en el número de especies recolectadas, la caracterización de los hábitats y de la relación especie-ambiente.

Se describen cinco tipos de hábitats larvarios definidos como arroyo, caño, laguna, charca y bosque inundado, los cuatro primeros ya previamente descritos para la Guayana venezolana por Moreno *et al.* (2015a) y Rubio-Palis *et al.* (2010), y se introduce el bosque inundado como un nuevo tipo de hábitat estacional. Estas acumulaciones estacionales de agua son muy comunes en los bosques ribereños de la Orinoquia, y su fenología puede confundirse con la del humedal tipo pantano descrito para esta región (Moreno *et al.*, 2000; 2015a; Rubio-Palis *et al.*, 2010). Sin embargo, las diferencias fundamentales entre estos dos tipos de hábitat están en que mientras el pantano puede ser de hidroperiodo permanente, el bosque inundado es estrictamente estacional, el pantano puede estar parcial o totalmente expuesto al sol mientras que el bosque inundado está completamente sombreado, y en consecuencia, el pantano puede tener vegetación hidrófila mientras el otro carece totalmente de ella. Durante el periodo de transición lluvia-sequia, con la bajada del agua se forman pequeñas charcas y líneas de drenajes en el piso del bosque que constituyen otro tipo de hábitat transitorio muy rico pero diferente, ya descrito por Rejmánková *et al.* (1999) y Rubio Palis *et al.* (2005) para el Alto Orinoco, estado Amazonas, aun cuando estos autores incluyen ambos hábitats en la misma categoría.

En cuanto al número de especies por hábitat, a pesar de que el arroyo fue el de mayor diversidad con nueve especies presentes, no hubo mucha diferencia con lagunas y caños, excepto la charca, hábitat en que solo se capturaron tres especies, precedido por el bosque inundado con siete. Algo similar ocurre con la abundancia en la cual destaca la baja densidad del bosque inundado, precedido por las charcas, configurándose una tendencia en la cual estos dos tipos de hábitat parecen ser los más pobres

y menos diversos mientras que lagunas, arroyos y caños están entre los hábitats más ricos y diversos, aunque no necesariamente en ese orden. Resultados similares reportaron Moreno *et al.* (2000) para el estado Bolívar así como Rejmánková *et al.* (1999) y Rubio-Palis *et al.* (2005) para el estado Amazonas, en los dos últimos trabajos se discute que esto es debido a que las lagunas, al estar expuestas al sol, constituyen hábitats permanentes de alta complejidad estructural con abundante vegetación hidrófila y un perifiton robusto que suministra refugio y alimento a las larvas, según lo señalado por Merritt *et al.* (1992). No obstante, Rubio-Palis *et al.* (2010) en la región del Caura y Moreno *et al.* (2015a) para el municipio Sifontes del estado Bolívar, incluyen arroyos y caños entre los hábitats más ricos y diversos, dos tipos de hábitats que por lo general no están expuestos al sol y carecen de vegetación hidrófila; más aún, Moreno *et al.* (2015a) separan las lagunas en dos categorías, proponiendo las lagunas de bosque como un hábitat muy rico y diverso intermedio entre el sol y la sombra, en contraste con las lagunas de sabana completamente expuestas a la luz solar.

Lo señalado anteriormente sugiere que la distribución espacial y abundancia de las especies de anofelinos, más que de las características estructurales de un hábitat en particular, dependen de su interacción con factores que propician las condiciones ambientales óptimas de presencia y máxima abundancia. Factores tales como luz solar, vegetación hidrófila, dinámica hídrica y calidad del agua determinan la especificidad y productividad de un hábitat, ya que la mayoría de las especies requieren de condiciones particulares, especialmente en la demanda de luz y sombra, a tal punto que han sido separadas en especies heliofilicas, frecuentes en lugares expuestos al sol, y heliofóbicas, frecuentes en lugares densamente sombreados (Hiwat & Bretas, 2011; Moreno *et al.*, 2015b; Sinka *et al.*, 2010). En este trabajo, los resultados del ACC confirman lo anterior, describiendo un grupo de especies heliofilicas como *An. albitarsis* F, *An. triannulatus* s.l. y *An. nuneztovari* s.l, cuya ubicación está determinada por gradientes dominados por el hábitat tipo laguna con vegetación hidrófila y exposición solar en bosques de altura y cobertura baja, y un grupo de especies heliofóbicas donde destacan *Ch. bonnae*, *An. nimbus*, la Sección *Myzorhynchella* y el subgénero *Anopheles*, en ambientes dominados por la presencia de caños y arroyos, ubicados en bosque

de altura y densidad media a la sombra, resultados similares a los resultados obtenidos por Moreno *et al.* (2015b).

En cuanto a la lista de especies presentes en el área de estudio, se confirma la presencia de *An. triannulatus* s.l., *An. darlingi*, *An. oswaldoi* B, *An. mediopunctatus* y *Ch. bonnae*, previamente señaladas para el área por Rubio-Palis *et al.* (2010; 2016), y se incrementa la lista con el reporte de *An. albitarsis* F., *An. nuneztovari* s.l., *An. punctimacula*, *An. nimbus* y la Sección *Myzorhynchella*. Aquí cabe señalar que la determinación de *An. albitarsis* F y *An. oswaldoi* B, fue realizada previamente mediante análisis de ADN mitocondrial (región código de barras, 658 pb) a una muestra de los mosquitos capturados durante la ejecución de este trabajo, confirmándose su presencia por lo menos en la región del Bajo Caura (Rubio-Palis *et al.*, 2013). Con respecto a *An. triannulatus* s.l., se confirma la dominancia y ubicuidad de esta especie, lo cual parece ser característico a lo largo de su distribución geográfica en Suramérica (Brochero *et al.*, 2006; León *et al.*, 2003; Vittor *et al.*, 2009); su preferencia por lagunas y charcas a pleno sol, con abundante vegetación hidrófila, especialmente *Mayaca* y *Utricularia* en la Orinoquia venezolana, ha sido suficientemente documentada (Moreno *et al.*, 2000; 2015 a,b; Rejmankova *et al.*, 1999; Rubio-Palis *et al.*, 2005; 2010). *Anopheles darlingi*, ha sido la especie prevalente en capturas previas de mosquitos adultos en el área realizadas por Rubio-Palis *et al.* (2010; 2012; 2013), comprobándose su papel de vector primario de malaria en este foco, mientras que sus estadios inmaduros, por el contrario, tienden a ser escasos. En este trabajo se le encontró principalmente en el hábitat tipo arroyo, pero ocupando una posición intermedia en el gradiente relacionada con la presencia de dosel interrumpido y la deforestación, lo cual confirma su condición de especie oportunista que explota áreas de transición o *forestfringes* (bordes del bosque) en ambientes intervenidos (Barros *et al.*, 2011; Hiwatt & Bretas, 2011; Moreno *et al.*, 2015b; Singer & Castro, 2001; Vittor *et al.*, 2009).

Un aspecto a resaltar en este trabajo, es el amplio rango de distribución de *An. oswaldoi* B, la única especie presente en los cinco tipos de hábitats descritos, siendo más abundante en los caños y arroyos, coincidiendo con Rubio-Palis *et al.* (2005; 2010), quienes previamente encontraron *An. oswaldoi* s.l. en esta área en cuatro de seis hábitats positivos a

anofelinos, así como en el estado Amazonas en todos los hábitats muestreados. Se ha reportado que *An. oswaldoi* s.l. prefiere hábitats ubicados en lugares bien sombreados en el interior del bosque tales como charcos y pantanos (Faran & Linthicum, 1981). En Venezuela la especie ha sido recolectada en pozos y pantanos densamente sombreados, en lagunas asociadas a macrofitas sumergidas y detrito, caños, arroyos y bosque inundado (Moreno *et al.*, 2000; Rejmánková *et al.*, 1999; Rubio-Palis *et al.*, 2005; Rubio-Palis *et al.*, 2010). Según Moreno *et al.* (2015b) el hábitat tipo de esta especie está conformado por depósitos de agua estancada o pequeñas corrientes de agua en el interior del bosque o al borde de este, siendo la sombra la condición indispensable para su presencia, sugiriéndose que tan amplio rango de distribución es indicativo de un complejo de especies en el taxón, tal como ha sido evidenciado por Rubio-Palis *et al.* (2013) quienes describen una nueva especie para el país denominada *An. oswaldoi* B, previamente secuenciada por Ruiz *et al.* (2005) en Colombia.

Asimismo, otro aspecto que llama la atención es la poca abundancia de *An. albitarsis* F, especie de la que solo una larva fue recolectada en una laguna durante todo el estudio, coincidiendo con Rubio-Palis *et al.* (2010) quienes tampoco capturaron larvas ni adultos previamente en la zona. Sin embargo, posteriormente esta especie fue la tercera más abundante en capturas de adultos realizados en el área (Rubio-Palis *et al.*, 2012). *Anopheles albitarsis* s.l. es un importante vector de malaria en el estado Bolívar, cuyos estadios inmaduros son frecuentes en hábitats estancados a pleno sol con abundantes macrofitas, tales como lagunas, charcas, herbazales y pantanos en sabanas o áreas boscosas deforestadas (Moreno *et al.*, 2007; Moreno *et al.*, 2015a,b; Rubio-Palis *et al.*, 2013). Llama la atención la ausencia de larvas de la especie en este trabajo, lo cual puede ser debido al bajo número de hábitats con estas características muestreados, o al elevado número de larvas del subgénero *Nyssorhynchus* no identificadas, pero hay que tener en cuenta que *An. albitarsis* s.l. es un complejo de al menos nueve especies, de las cuales solo cinco han sido descritas formalmente (Motoki *et al.*, 2009), por lo que se desconoce mucho la ecología de las especies de este complejo (Ruiz-López *et al.*, 2012).

Anopheles nuneztovari s.l., fue la tercera

especie más abundante del subgénero *Nyssorhynchus*, recolectada principalmente en lagunas y arroyos, aun cuando en trabajos previos en el área no se recolectaron larvas de ésta, aunque sí adultos sobre atrayente humano, siendo la segunda especie más abundante en capturas de adultos con trampas Mosquito Magnet (American Biophysics Corporation, North Kingstown, RI), demostrándose su importancia como vector potencial de malaria en este foco (Rubio-Palis *et al.*, 2010; 2012). Las charcas a pleno sol o en lugares parcialmente sombreados, han sido descritos como el hábitat tipo para esta especie en Venezuela u otros lugares de Suramérica (Brochero *et al.*, 2006; Parra-Henao & Alarcón, 2008; Rojas *et al.*, 1992; Scorza *et al.*, 1977; 1981), en el estado Bolívar, la especie ha sido recolectada en lagunas de bosque (Moreno *et al.*, 2015b), pero probablemente se trata del mismo tipo de hábitat reportado previamente como charcas. *Anopheles nuneztovari* s.l., fue reportada por primera vez en el estado por Moreno *et al.* (2004), recolectada en charcas, aunque no es seguro que se trate de la misma especie ya que su situación taxonómica no está clara en Venezuela, pudiendo haber más de una especie dentro de este taxón (Calado *et al.*, 2008; Peyton, 1993). Sin embargo, cualquiera que sea la especie presente en esta región del país, se trata de una especie heliófila, que requiere de un hábitat de agua estancada y abundantes macrofitas.

En lo concerniente al resto de las especies identificadas, *An. punctimacula*, *An. mediopunctatus*, la Sección *Myzorhynchella*, *An. nimbus* y *Ch. bonnae*, la caracterización de sus hábitats en este trabajo, confirma su estatus de especies heliofóbicas, que requieren de hábitats completamente sombreados, estancados o con corriente, y carentes de vegetación hidrófila, tales como bosque inundado, caños y arroyos, lo cual coincide con los reportes previos para la región.

Anopheles punctimacula fue recolectada principalmente en caños y arroyos, sin embargo su baja abundancia no permite realizar inferencias acerca de su distribución y ecología. Esta especie ha sido recolectada en el estado Bolívar en charcas temporales a la sombra en el bosque (Moreno *et al.*, 2000), y en lagunas parcialmente sombreadas con abundante macrofitas en el estado Amazonas (Rejmánková *et al.*, 1999; Rubio-Palis *et al.*, 2005); no obstante, debido a que se ha reportado *An. calderoni* de material previamente identificado como

An. punctimacula proveniente del estado Barinas, queda pendiente la confirmación de su presencia en Venezuela (Rubio-Palis y Moreno, 2003). Algo similar ocurre con *An. mediopunctatus*, ya que a partir de larvas identificadas previamente como esta especie, se han identificado a *An. forattinii* recolectada en laguna con macrofitas a la sombra en Amazonas, y *An. costai* recolectada en quebrada y bosque inundado en el estado Bolívar (Moreno & Rubio-Palis, 2003; Rubio-Palis & Moreno, 2003).

Con respecto a las larvas de la Sección *Myzorhynchella*, este es un grupo formado hasta ahora por tres especies, de las cuales no hay referencias recientes acerca de su bionomía, ecología o distribución geográfica, su hallazgo en este trabajo constituye un aporte importante aunque no fue posible determinar la especie presente. Asimismo ocurre con *An. nimbus*, especie que hasta ahora había sido identificada en la región solo hasta nivel de subgénero, y cuyas larvas han sido recolectadas con mayor frecuencia asociadas a un microhábitat sombreado, de agua cristalina y sin vegetación junto con *An. squamifemur*, otras especies del subgénero *Anopheles* y *Ch. bonnae*, con las cuales comparten su afinidad por el hábitat tipo caño o arroyo (Moreno *et al.*, 2015b). En cuanto a *Ch. bonnae*, la especie de este género recolectada en la región de la Orinoquia, tradicionalmente había sido identificada como *Ch. bathana* (Dyar) (Moreno *et al.*, 2000), hasta que Berti *et al.* (2011) reportaron la presencia de *Ch. bonnae* y *Ch. ablusa* Harbach, por primera vez en Venezuela, recolectada en el municipio Gran Sabana del estado Bolívar y Moreno *et al.* (2015a,b) reportaron *Ch. bonnae* en el municipio Sifontes de este estado, lo que obliga a revisar todo el material existente en las colecciones confirmándose la presencia de esta dos especies en el país lo cual pone en duda la existencia de *Ch. bathana* en Venezuela (Rubio-Palis *et al.*, 2016).

Si bien por su enfoque, este trabajo no permite emitir conclusiones con respecto al control de vectores, sus resultados describen la complejidad de los hábitats larvales de anofelinos, poniendo en evidencia la inviabilidad del control basado en el tratamiento de criaderos en esta región. No obstante, este estudio constituye la continuación del esfuerzo por identificar la fauna de anofelinos y vectores potenciales de malaria en el Bajo Caura, siendo necesario continuar los estudios longitudinales que

permitan caracterizar con mayor precisión la relación de las especies con su ambiente y las variables climáticas de manera tal que sea posible el diseño y aplicación de medidas de control y prevención de malaria efectivas y sostenibles, adecuadas a territorios indígenas, áreas vulnerables o bajo regímenes de administración especial.

Conflicto de intereses

Los autores declaramos que no se presentó ningún conflicto de intereses durante la realización del presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Salud Ambiental del Estado Bolívar por la colaboración prestada durante la ejecución de este trabajo, a todos los miembros de las comunidades visitadas, al equipo local de entomología integrado por Simón Caura (motorista), Wilmer Caura, Javier Domínguez, Héctor y Jhonny Espinosa. Este estudio fue posible gracias al financiamiento del International Development Research Centre Canadá (Proyecto 103696-006) y el Ministerio del Poder Popular para la Ciencia, Tecnología e Industrias Intermedias (Misión Ciencia, Contrato FONACIT No. 200800777). Especial agradecimiento a la Organización Indígena de la Cuenca del Caura KUYUJANI, al pueblo Ye'kwana y Sanema, su personal de salud y líderes comunitarios, así como al personal de ACOANA por su apoyo en la realización del trabajo.

REFERENCIAS

- Barros F. S. M., Arruda M. E., Gurgel H. C. & Honorio N. A. (2011). Spatial clustering and longitudinal variation of *Anopheles darlingi* (Diptera: Culicidae) larvae in a river of the Amazon: the importance of the forest fringe and of obstructions to flow in frontier malaria. *Bull. Entomol. Res.* **6**: 643-658. doi: 10.1017/S0007485311000265.
- Belkin J. N., Hogue C. L., Galindo P., Aitken T. H. G., Schick R. X. & Powder W. A. (1965). Mosquito studies (Diptera: Culicidae) II. Method for the collection, rearing and preservation of mosquitoes. *Contrib. Am. Ent. Inst.* **1**: 19-78.
- Berti J., Guzmán H., Liria J., González J., Estrada Y. & Pérez E. (2011). Nuevos registros de mosquitos (Diptera: Culicidae) para el estado Bolívar, Venezuela: Dos de ellos nuevos para el país. *Bol. Mal. Salud Amb.* **51**: 59-69.
- Bevilacqua M., Medina D., Cardenas L., Rubio-Palis Y., Moreno J. & Martínez A. (2009). Orientaciones para fortalecer el programa de malaria en zonas remotas con población indígena en el Caura, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **49**: 53-71.
- Bevilacqua M., Rubio-palis Y., Medina D. A. & Cárdenas L. (2015). Malaria Control in Amerindian Communities of Venezuela Strengthening Ecohealth Practice Throughout Conservation Science and Capability Approach. *EcoHealth* **12**: 253-266.
- Brochero H., Pareja P.X., Ortiz G. & Olano V.A. (2006). Sitios de cría y actividad de picadura de especies de *Anopheles* en el municipio de Cimitarra, Santander, Colombia. *Biomédica.* **26**: 269-77.
- Calado D. C., Foster P. G., Bergo E. S., Dos Santos C. L. S., Galardo A. K. R. & Sallum M. A. M. (2008). Resurrection of *Anopheles goeldii* from synonymy with *Anopheles nuneztovari* (Diptera, Culicidae) and a new record for *Anopheles dunhami* in the Brazilian Amazon. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **103**: 791-799.
- Dirección General de Salud Ambiental [DGSA] (2016). *Reporte epidemiológico semanal. Año 22.* (Semana epidemiológica N° 52). Maracay, Venezuela.
- Dirección General de Salud Ambiental [DGSA] (2015). *Reporte epidemiológico semanal. Año 21.* (Semana epidemiológica N° 52). Maracay, Venezuela.
- Dirección General de Salud Ambiental [DSAEB] (2016-2017). Servicio de Vigilancia Epidemiológica del Estado Bolívar (Registros epidemiológicos). Ciudad Bolívar, Venezuela.
- Faran M. E. & Linthicum K. J. (1981). A handbook of the Amazonian species of *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) (Diptera: Culicidae). *Mosq. Syst.* **13**: 1-81.

- Hiwat H. & Bretas B. (2011). Ecology of *Anopheles darlingi* Root with respect to vector importance: a review. *Parasites & Vectors*. **4**:177. doi:10.1186/1756-3305-4-177.
- León C. W., Valle T. J., Naupay O. R., Tineo V. E., Angel A. A. & Palomino S. M. (2003). Comportamiento estacional del *Anopheles (Nyssorhynchus) darlingi* Root 1926 en localidades de Loreto y Madre de Dios, Perú 1999-2000. *Rev. Peru Med. Exp. Salud Pública*. **20**: 22-27.
- Merritt R. W., Dadd R. H. & Walker E. D. (1992). Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. *Ann. Rev. Entomol.* **37**: 349-376.
- Medina, D., Bevilacqua M., Cárdenas L., Morales L. G., Rubio-Palis Y., Martínez A., et al. (2011). Mapa de riesgo de transmisión de malaria en la cuenca del río Caura, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **51**: 129-144.
- Moreno J. & Rubio-Palis Y. (2003). Primer reporte de *Anopheles (Anopheles) costai* y *An. (Ano) forattinii* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Entomotropica*. **18**: 211-213.
- Moreno J., Rubio-Palis Y. & Acevedo P. (2000). Identificación de criaderos de anofelinos en un área endémica del estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Dir. Malariaol. San. Amb.* **40**: 21-30.
- Moreno J., Rubio-Palis Y., Sánchez V. & Mariany D. (2004). Primer registro de *Anopheles (Nyssorhynchus) nuneztovari* Gabaldón, 1940 (Diptera: Culicidae) em el estado Bolívar, Venezuela y sus implicaciones eco-epidemiológicas. *Entomotropica*. **19**: 55-58.
- Moreno J. E., Rubio-Palis Y., Páez E., Pérez E. & Sánchez V. (2007). Abundance, biting behaviour and parous rate of anopheline mosquito species in relation to malaria incidence in gold mining areas of southern Venezuela. *Med. Vet. Entomol.* **21**:339-349.
- Moreno J. E., Rubio-Palis Y., Sánchez V. & Martínez A. (2015a). Fluctuación poblacional y hábitat larval de anofelinos en el municipio Sifontes, estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **55**: 52-68.
- Moreno J. E., Rubio-Palis Y., Sánchez V. & Martínez A. (2015b). Caracterización de hábitats larvales de anofelinos en el municipio Sifontes del estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **55**: 119-127.
- Motoki M. T., Wilkerson R. C. & Sallum M. A. M. (2009). The *Anopheles albitalis* complex with the recognition of *Anopheles oryzalimnetes* Wilkerson and Motoki, n. sp. and *Anopheles janconnae* Wilkerson and Sallum, n. sp. (Diptera: Culicidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **104**: 823-850.
- Parra-Henao G. & Alarcón P. E. P. (2008). Observaciones sobre la bionomía de *Anopheles* spp. (Diptera: Culicidae) en el municipio Valencia, departamento Córdoba, Colombia. *Bol. Mal. Salud Amb.* **48**: 95-98.
- Peyton E. L. (1993). *Anopheles (Nyssorhynchus) dunhami*, resurrected from synonymy with *Anopheles nuneztovari* and validated as senior synonymy of *Anopheles trinkae* (Diptera: Culicidae). *Mosq. Syst.* **25**: 151-156.
- Rejmánková E., Rubio-Palis Y. & Villegas L. (1999). Larval habitats of anopheline mosquitoes in the Upper Orinoco River, Venezuela. *J. Vector Ecol.* **24**: 130-137.
- Rojas E., Brown E., Rosas C. & Scorza J. V. (1992). Populations of larvae of *Anopheles* spp. in natural breeding sites in Western Venezuela, an area of refractory malaria. *Rev. Saúde Pública.* **26**: 336-342.
- Rubio-Palis Y. & Moreno J. (2003). Primer reporte de *Anopheles (Anopheles) calderoni* (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Entomotropica*. **18**: 159-161.
- Rubio-Palis Y., Guzmán H., Pérez E. & Estrada Y. (2016). Revisión de la colección del género Chagasia (Diptera: Culicidae) del Museo Entomológico "Dr. Pablo Cova Garcia", Maracay, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **56**: 63-67.
- Rubio-Palis Y., Menare C., Quinto A., Magris M. & Amarista M. (2005). Caracterización de criaderos de anofelinos (Diptera: Culicidae) vectores de malaria del Alto Orinoco, Amazonas, Venezuela. *Entomotropica*. **20**: 29-38.

- Rubio-Palis Y., Moreno J.E., Bevilacqua M., Medina D., Martínez A. & Cárdenas L. (2010). Caracterización ecológica de los anofelinos y otros culícidos en territorio indígena del Bajo Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **50**: 95-107.
- Rubio-Palis Y., Moreno J. E., Sánchez V., Estrada Y., Anaya W., Bevilacqua M., et al. (2012). Can Mosquito Magnet® substitute for human-landing catches to sample anopheline populations? *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **107**: 546-549.
- Rubio-Palis Y., Ruíz-López F., Guzmán H., Sánchez V., Moreno J. E. & Estrada Y. (2013). Primer registro de *Anopheles (Nyssorhynchus) oswaldoi* B y *Anopheles (Nys.) albitarsis* F en la cuenca del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. *Bol. Mal. Salud Amb.* **53**: 68-72.
- Ruíz F., Quiñones M., Calle D., Erazo H., Alzate J. & Linton Y. (2005). Molecular differentiation of *Anopheles (Nyssorhynchus) benarrochi* and *Anopheles (Nyssorhynchus) oswaldoi* from southern Colombia. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **100**: 155-160.
- Ruíz-López F., Wilkerson R. C., Conn J. E., McKeon S. N., Levin D. M., Quiñones M. L., et al. (2012). DNA barcoding reveals both known and novel taxa in the *Albitarsis* Group (*Anopheles: Nyssorhynchus*) of Neotropical malaria vectors. *Parasites & Vectors.* **5**: 44.
- Scorza J. V., Rodríguez M. & Moreno G. (1977). Ecología de las larvas de *Anopheles nuneztovari* Gabaldon 1940, en El Vigía, Mérida, Venezuela. IV. Variaciones de las densidades larvárias en dos criaderos naturales de *Anopheles nuneztovari* y sus relaciones con el régimen bimodal de precipitación de la región occidental de Venezuela. *Bol. Dir. Malariol. & San. Amb.* **22**: 280-294.
- Scorza J. V., Rodríguez M. & Moreno G. (1981). Ecología poblacional de *Anopheles nuneztovari* Gabaldon 1940, en el occidente de Venezuela. *Bol. Dir. Malariol. & San. Amb.* **21**: 1-27.
- Singer B. H. & Castro M.C. (2001). Agricultural colonization and malaria on the Amazon Frontier. *Ann. NY. Acad. Sci.* **954**: 184-222.
- Sinka M. E., Rubio-Palis Y., Manguin S., Patl A. P., Temperley W. H., Gething P. W., et al. (2010). The dominant *Anopheles* vectors of human malaria in the Americas: occurrence data, distribution maps and bionomic précis. *Parasit Vectors* **3**: 72. doi: 10.1186/1756-3305-3-72.
- TerBraak C. J. F. & Smilauer P. (1998). *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA), 332 pp.
- Vittor A. Y., Pan W., Gilman R. H., Tielsch J., Glass G., Shields T., et al. (2009). Linking deforestation to malaria in the amazon: characterization of the breeding habitat of the principal malaria vector, *Anopheles darlingi*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **81**: 5-12.

Recibido el 07/07/2018
Aceptado el 26/11/2018