

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA**

**COMPOSIÇÃO, ABUNDÂNCIA E
INTERAÇÕES ECOLÓGICAS DE DIPTERA:
NEMATOCERA DAS MARISMAS DO
ESTUÁRIO DA LAGOA DOS PATOS, RS.**

DAIANE CARRASCO CHAVES

Tese apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Oceanografia
Biológica da Universidade Federal do
Rio Grande, como requisito parcial à
obtenção do título de DOUTOR.

Orientador: Prof. Dr. Fernando D’Incao

**RIO GRANDE
Agosto, 2014**

“Não há vida sem correção, sem retificação.”

(Paulo Freire; 1921 – 1997)

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Fernando D’Incao, meu orientador, por ter aberto as portas do Laboratório de Crustáceos Decápodes para os insetos. Com ele, aprendi que os risos, o tempo do café com os amigos e os churrascos fazem parte da caminhada... Sempre!

Aos meus queridos entomólogos Marcel Gantes, Nicole Guidony, Katiele Dummel, Cristiane Bolicó e Eduardo Oliveira pelos auxílios nas coletas em campo, por todo o aprendizado e pela amizade.

Ao professor Joaber Pereira Júnior, meu professor na graduação, que muito contribuiu para o engrandecimento do meu trabalho e na minha vida profissional.

Ao professor Alexandre Garcia, pelas contribuições nos meus artigos, pela paciência e pelos conselhos nas diferentes etapas do trabalho.

Ao professor Luís Felipe Cestari Dumont, que além de elencar a minha banca, tornou-se meu amigo ao longo dos anos de convivência no laboratório. Obrigada pelos conselhos, contribuições e incentivos.

À professora Maria Luiza Felipe-Bauer, por ter me recebido em seu laboratório na FIOCRUZ, por ter me ensinado a difícil técnica de montagem de lâminas para identificação dos maruins, por todas as sugestões ao longo do meu doutoramento. Muito obrigada!

À Vera, nossa querida secretária, que me conhece há nem sei quanto tempo... Sempre disposta a me ajudar!

Aos amigos do Laboratório de Crustáceos Decápodes, que são muitos, mas em especial: Roberta, Gabriela, Pedrinho, Christopher, meu estagiário Lucas, Rony, Raoni, Ana Luzia, Cristina, Dédi, Vinícius... Se eu esqueci de alguém, desculpem, o time é grande.

Aos colegas da pós-graduação em Oceanografia Biológica da FURG, mas em especial a Ana Cecília, que me visita quase todos os dias.

Às doutoras Sara Siqueira de Oliveira e Rafaela Lopes Falaschi do Museu de Zoologia da USP por confirmarem a identificação dos grupos micófagos.

À agência financiadora CAPES pela bolsa, projeto PELD (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) e à FURG.

Às pessoas mais importantes da minha vida: meu marido Paulo, companheiro de vida e de coletas, e minha filha Olga, inspiração dos meus dias. À minha mãe, pelo carinho e pela presença, às minhas irmãs por fazerem parte do que eu sou hoje. Sem vocês, não teria seguido a jornada.

Meu sincero agradecimento!

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
OBJETIVOS	10
HIPÓTESES.....	11
MATERIAIS E MÉTODOS GERAIS	12
CAPÍTULO 1.....	16
Abundância das espécies de <i>Culicoides</i> (Diptera, Ceratopogonidae) nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil: influência das variáveis climáticas	
CAPÍTULO 2	21
Padrões de diversidade das assembleias de mosquito (Diptera: Culicidae) em marismas ao longo de um gradiente de salinidade em uma lagoa subtropical costeira	
CAPÍTULO 3	26
Efeito da salinidade na riqueza, estrutura trófica e uso do habitat na assembleia de Diptera: Nematocera em um estuário do sul do Brasil	
CONCLUSÕES GERAIS DA TESE	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63
ANEXO I	73
ANEXO II	94

RESUMO

Marismas são áreas intermareais com vegetação dominada por gramíneas, juncos e ciperáceas, onde vários dípteros ocorrem devido à abundância de substratos para o seu desenvolvimento. O objetivo do primeiro capítulo foi testar a hipótese de que os Nematocera respondem com oscilações na abundância aos fenômenos ENOS, através do estudo de caso das espécies de *Culicoides*. As três espécies coletadas no estudo foram *Culicoides insignis* Lutz, *Culicoides venezuelensis* Ortis e Misa e *Culicoides caridei* Brethes. *C. insignis* foi coletada durante todo o período amostral; *C. venezuelensis* esteve associada a períodos de El Niño e *C. caridei* de La Niña. O segundo capítulo descreveu os padrões de riqueza e diversidade da assembleia de Culicidae ao longo de um gradiente longitudinal de salinidade: Boca do estuário, de influência marinha, porção Central do estuário e porção Superior, de influência lacustre, a fim de testar a hipótese de que a riqueza e a diversidade dos mosquitos aumentam progressivamente à medida em que nos distanciamos da Boca do estuário e avançamos rumo ao médio e alto estuário. Foi constatado que a porção Central do estuário tem significativamente menos mosquitos do que os extremos. Também é a região que deteve a menor diversidade e a maior dominância. Assim, a seção de água salobra do estuário é menos diversa do que as seções de água doce e salgada. A proposta do terceiro capítulo foi avaliar o efeito da salinidade na riqueza e na estrutura da assembleia, considerando a função trófica e o uso do habitat dos Nematocera, sob a hipótese de que marismas com maior salinização comportam uma assembleia de Nematocera com um número menor de nichos tróficos e uma menor seleção do habitat, como consequência da riqueza e diversidade reduzida. A Boca do estuário mostrou-se significativamente mais rica do que a porção Central e a porção Superior. A tendência geral observada para a flutuação da riqueza das espécies em relação à salinidade foi a de um hiato entre a salinidade de 12 e 15‰, no qual a riqueza foi nula. O MDS (Multidimensional Scalling) indicou não haver separação entre a estrutura trófica dos componentes de água doce e salobra, bem como não há distinções quanto ao uso do habitat. Apesar da influência da salinidade nos padrões gerais de abundância e riqueza, a estrutura da assembleia mantém-se conservativa ao longo da Boca do estuário, porção Central e porção Superior.

Palavras-chave: abundância, diversidade, ENOS, mosquitos, riqueza, salinidade.

ABSTRACT

Salt marshes are intertidal areas with vegetation dominated by grasses, rushes and sedges, where many Diptera occur due to the abundance of substrates available for their development. The first chapter aimed to test the hypothesis that Nematocera response with fluctuations in abundance to ENSO phenomena, through the case study of *Culicoides* species. The three species sampled in this study were *Culicoides insignis* Lutz, *Culicoides venezuelensis* Ortis and Misa, and *Culicoides caridei* Brethes. *C. insignis* was found throughout the sampling period; *C. venezuelensis* was associated with El Niño periods, and *C. caridei* was associated with La Niña periods. The second chapter described the richness and diversity patterns of Culicidae assemblages along a longitudinal salinity gradient: Mouth Estuary, of marine influence, Central Estuary and Upper Estuary, of lacustrine influence, to test the hypothesis that the richness and the diversity of mosquitoes gradually increases with the distance from the Mouth Estuary and advanced towards Central and Upper Estuary. It was proved that the Central Estuary has significantly less mosquitoes than the extremes. It is also the region that held the lower diversity and higher dominance. Therefore, the brackish water section of the estuary is less diverse than the sections of fresh and salt water. The purposal of the third chapter was to evaluate the salinity effect on the richness and structure of the assemblage, considering the trophic function and habitat use of Nematocera, under the hypothesis that salt marshes with higher salinities comprise an assemblage of Nematocera with fewer trophic niches and lower habitat selection as a consequence of reduced richness and diversity. The Mouth Estuary was significantly richer than the Central Estuary and the Upper Estuary. The general trend observed for the richness species fluctuation related to salinity was a gap between the salinity of 12 and 15 ‰, which the richness was zero. The MDS (Multidimensional Scalling) indicated no separation between trophic structure of fresh and brackish water components, and no distinction as to the use of habitat. Despite the influence of salinity on the general abundance and richness patterns, the structure of the assemblage keeps conservative along the Mouth Estuary, Central and Upper Estuaries.

Keywords: abundance, diversity, ENSO, mosquitoes, richness, salinity.

INTRODUÇÃO GERAL

Marismas são ambientes dominados por vegetação herbácea halófitas na zona entremarés. Estão, portanto, sujeitas ao alagamento periódico e às variações de salinidade (Adam, 1993). Distribuídas mundialmente em regiões tropicais (associadas a manguezais) e temperadas (Costa & Davy, 1992; Isaach et al., 2006), as marismas possuem elevada produção primária e contribuem tanto para o habitat, quanto para a alimentação de muitas espécies de invertebrados e peixes (Adam, 1993; Costa et al., 1997).

No Rio Grande do Sul, 95% das marismas encontram-se no estuário da Lagoa dos Patos (Coimbra & Costa, 2006). As marismas do estuário da Lagoa dos Patos são dominadas por cinco espécies vegetais. Entre elas, *Spartina alterniflora* recobre extensas áreas monoespecíficas de marismas abaixo do nível médio da água do estuário (Costa, 1998). Plantas do gênero *Spartina* possuem uma grande capacidade de trapear os sedimentos em suspensão, promovendo a deposição e prevenindo a erosão costeira (Chung, 1993; Pennings & Bertness, 2001). São importantes na ciclagem de nutrientes das costas estuarinas e promovem habitat para aves, peixes e uma ampla macrofauna (Chapman & Roberts, 2004).

Além dos representantes de *Spartina*, a vegetação arbustiva, presente na parte mais alta das marismas, oferece abrigo para uma rica fauna de insetos (Seeliger et al., 2004). A entomofauna nestes ecossistemas tem sido pouco estudada, sendo considerada, por vezes, insignificante (Cheng, 1976). As marés e as inundações, principalmente de água salgada, influenciam na distribuição de espécies, contribuindo para uma distinta zonation, não apenas

nas comunidades de plantas, mas também nas assembleias de invertebrados (Odum, 1988). Deste modo, devido aos frequentes alagamentos, as marismas se constituem em criadouros de várias espécies de insetos (Daiber, 1974).

Apesar de ser um grupo abundante, a maior parte dos estudos da entomofauna de marismas foi efetuada na América do Norte (Kratzer & Batzer, 2007; Hines et al., 2005; Fegan & Denno, 2004; Rand, 2002) e na Europa (Gröning et al., 2006; Finch & Krummen, 2007; Hemminga & van Soelen, 1988). Estes estudos salientam a importância dos insetos nas cadeias tróficas aquáticas, no controle do crescimento de plantas e reforçam que as marismas abrigam de fato uma grande riqueza de insetos.

Baseando-se na premissa da importância dos insetos para este ecossistema e no total desconhecimento da entomofauna de marismas para o extremo sul do Brasil, a partir de 2010 o Laboratório de Crustáceos Decápodes (IO – FURG) iniciou esta linha de pesquisa. As ordens Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera já foram alvo de estudo, resultando, respectivamente, nas publicações de Dummel et al., 2011; Bolico et al., 2012; Gantes et al., 2013. Entretanto, há uma carência de estudos com representantes da ordem Diptera, escolhida como objeto de estudo para esta tese.

Com grande importância ecológica, os Diptera se constituem em um dos grupos de insetos de maior presença nas marismas, chegando a representar 40% do total da riqueza (Cheng, 1976; Hobach et al., 1999), salientando-se Ceratopogonidae (Linley, 1976; Merritt et al., 2008), Culicidae (Bucher, 2006) e Tipulidae (Cheng, 1976), como as mais abundantes nestes ambientes.

Em relação às flutuações populacionais dos dípteros nas marismas, sabe-se que a abundância dos insetos, de modo geral, está diretamente relacionada com a sazonalidade (Wolda, 1998). A riqueza e abundância são diretamente influenciadas pela temperatura, umidade e precipitação (Gonçalves-Alvin & Fernandes, 2001; Kratzer & Batzer, 2007). Assim, existe uma forte correlação entre a estação chuvosa e sazonalidade de insetos, o que faz com que nos trópicos o período de atividade dos insetos seja, em média, maior do que em áreas temperadas (Silva et al., 2011).

Na América do Norte, por exemplo, Breidenbaugh et al. (2009) detectaram que os mosquitos nas marismas eram mais abundantes durante o outono e a primavera e ausentes no verão e no inverno. Deste modo, alterações no regime de precipitação e temperatura acarretam mudanças no padrão de emergência de alguns dípteros (Veggiani Aybar et al., 2012). Por esta razão, os fenômenos ENOS, já estudados para assembleias de peixes (Garcia & Vieira, 2001), macroinvertebrados bentônicos (Santos & Bemvenuti, 2012) e fitoplâncton (Odebrecht et al., 2010) no estuário da Lagoa dos Patos, podem influenciar as populações de dípteros residentes nas marismas, como já foi evidenciado por outros autores (Polis et al., 1997; Karl et al., 1995).

Devido ao grande número de espécies da subordem Nematocera, o grupo alvo escolhido para o estudo dos efeitos ENOS sob a flutuação populacional nas marismas do estuário foram os maruins (Ceratopogonidae). Maruins do gênero *Culicoides* Latreille, 1809 são encontrados neste tipo de habitat em diversas regiões do mundo (Kettle & Lawson, 1952; Forattini et al., 1958; Becker, 1961; Kline & Axtell, 1976).

Espécies de *Culicoides* podem causar perturbações graves ao homem e animais domésticos, por serem vetores de enfermidades, incluindo vírus, protozoários e nematoides (Spinelli & Wirth, 1993). Atualmente, é sabido que podem transmitir filárias, o vírus da *Bluetongue* (BTV), vírus Oropouche (OV), vírus da Encefalite Equina Africana (AHS) e o vírus da Doença Hemorrágica Epizootica, entre outras, para animais, causando prejuízos ao setor pecuário (Linley et al., 1983; Wirth & Dyce, 1985; Ronderos et al., 2003).

A criação de gado é apontada como uma das principais atividades desenvolvidas no entorno das marismas do estuário da Lagoa dos Patos. Segundo Marangoni e Costa (2010), a pecuária utiliza as marismas como pastagem, quando vegetadas principalmente por macega (*Spartina densiflora* Brongn.) e por junça (*Scirpus olneyi* A. Gray). A presença de maruins pode ser um fator de risco para o desenvolvimento do setor pecuário nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos. Apesar da importância sanitária de *Culicoides* spp., não foram encontradas publicações relevantes sobre a bionomia destes vetores nas marismas brasileiras.

Outra parcela da assembleia de Nematocera que mereceu atenção especial para o estudo de padrões de riqueza e diversidade foram os culicídeos. Culicidae (Diptera: Nematocera) é composta por mosquitos que são popularmente conhecidos como “pernilongos”. O grupo tem atraído o interesse da saúde pública, que devido ao hábito hematófago das fêmeas é vetor de doenças tais como a malária, dengue, febre amarela, arboviroses e filarioses (Forattini, 2002). Muitas espécies de culicídeos possuem adaptações que permitem a postura de ovos em ambientes distintos como coleções líquidas pobres em oxigênio e criadouros artificiais, bem como locais que possuem

água salobra (FUNASA, 2004). Assim, nas marismas, encontram nas poças de maré água com pouco movimento, o que favorece o estabelecimento dos ovos e larvas, e na fase adulta os mosquitos podem encontrar abrigo na vegetação (Consoli & Oliveira, 1994; Forattini, 1965).

Por ser um grupo de grande importância sanitária, há vários estudos sobre culicídeos de marismas, destacando-se Rueda & Gardner (2003), na Carolina do Norte; Mackenzie (2005) em Maine; Dale et al., (2008) em Queensland, Austrália, dentre outros, que analisam a bionomia destes vetores em diversos aspectos: atratividade por armadilhas, características do habitat e comportamento de voo e oviposição. Entretanto, apesar de bem estudados em outras partes do mundo, não há levantamentos de culicídeos em marismas no Brasil, tendo sido escolhidos para análise de composição nas marismas do estuário.

Os dípteros possuem grande capacidade de dispersão, seleção de ambientes e de hospedeiros, além de sua dinâmica populacional ser altamente influenciada pela heterogeneidade dentro de um mesmo habitat (Hobach et al., 1999). Também são importantes pelo seu papel no funcionamento dos ecossistemas, atuando como predadores, parasitas, fitófagos, saprófagos ou polinizadores (Wirth & Stone, 1956; Boer, 1981; Rosenberg et al., 1986). Particularmente, os Nematocera são holometábolos, cujas larvas em sua maioria são aquáticas (Merritt et al., 2008), o que faz desses insetos verdadeiras pontes biológicas entre as cadeias tróficas aquáticas e terrestres (Pupedis, 1997).

Da mesma forma em que contribuem para as cadeias tróficas, tanto terrestres, quanto aquáticas, os dípteros estão sujeitos às variações das condições ambientais vigentes, tanto aquáticas quanto terrestres. As marismas do estuário da Lagoa dos Patos caracterizam-se por um padrão de alagamento micromareal irregular (Costa 1998, Costa *et al.* 2003), fortemente influenciado pelo padrão local dos ventos. Variações de salinidade e dos ventos (direção e velocidade) podem ser importantes tensores sobre a assembléia de dípteros das marismas.

Como consequência, a salinidade é um dos principais fatores abióticos responsáveis pela redução da diversidade e abundância das espécies de insetos (Piscart *et al.* 2006), como visto em mosquitos, para os quais há estimativas de 95% das espécies com restrições a ambientes de água doce. No entanto, grupos que habitam locais de alta salinidade também são encontrados em ambientes dulciaquícolas (Silverbush *et al.*, 2005). Portanto, o modelo mais provável é aquele em que a riqueza diminui gradativamente à medida que a salinidade aumenta. Entretanto, vários autores tem encontrado uma riqueza significativa de insetos em ambientes de alta salinidade, como poças de maré (Silverbush *et al.*, 2005) e marismas (Costa *et al.*, 2001; Giberson *et al.*, 2001; MacKenzie, 2005), de modo que o papel determinante da salinidade na riqueza e estrutura das assembleias de insetos ainda não foi esclarecido.

Além da relação dos mosquitos com a salinidade, as interações ecológicas também não foram estudadas satisfatoriamente nas marismas. As interações entre os organismos ocorrem dentro de um ambiente complexo de processos bióticos e abióticos, mas geralmente são estudados como

fenômenos isolados. Tais interações são regidas por gradientes de estresse abiótico, pressão por predação, tamanhos e densidades de espécies que interagem entre si (Callaway & Walker, 1997).

Vários autores definem a competição como um processo dinâmico denso-dependente, no qual há prejuízo ao estabelecimento de uma das espécies, no caso interespecífico, ou de uma ou mais populações, no caso intraespecífico (Moore & Fischer, 1969; Barrera, 1996; Braks et al., 2004). Para os Nematocera, esta premissa é observada em experimentos laboratoriais, nos quais, sob condições controladas, são verificadas as interações competitivas (Sucharit et al., 1978; Vincent et al., 1996). Entretanto, no ambiente natural, a competição é vista quando os dípteros se utilizam de substratos efêmeros, como carcaças de pequenos animais (Kneidel, 1984), frutos (Feder et al., 1995) e pequenos corpos d'água (Armistead et al., 2008).

Assim, investigar as interações entre mosquitos em um habitat nativo como as marismas pode esclarecer questões relevantes sobre a estrutura do habitat, sendo possível, por exemplo, distinguir se no estuário há uma região mais favorável para o estabelecimento destes organismos e como se estruturam espacial e troficamente.

OBJETIVOS

Os principais objetivos desta tese foram:

- i) efetuar um levantamento das principais espécies de Diptera: Nematocera ocorrentes nas marismas do extremo sul do Brasil;
- ii) investigar a relação entre a flutuação populacional dos mosquitos frente aos fenômenos ENOS, através do estudo de caso dos maruins (*Culicoides*, Ceratopogonidae);
- iii) descrever a composição específica de uma parcela da assembleia, através do estudo de caso dos Culicidae, enfatizando mudanças na composição da fauna ao longo do estuário;
- iv) avaliar o efeito da salinidade nos padrões de riqueza e diversidade dos mosquitos;
- v) determinar o nicho trófico e uso do habitat pela assembleia, investigando as possíveis interações com o gradiente longitudinal de salinidade encontrado no estuário.

HIPÓTESES:

Hipótese 1: As espécies de Diptera: Nematocera respondem com oscilações na abundância aos fenômenos de climáticos de larga escala, como os ENOS. Para testar a hipótese foram escolhidas as espécies de *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae), por serem insetos estudados em várias partes do mundo e por terem importância médica e veterinária. No estuário da Lagoa dos Patos já foi constatada a influência do El Niño sobre diversas assembleias, tais como peixes e organismos bentônicos (Garcia & Vieira, 2001; Santos & Bemvenuti, 2012). Entretanto, não há dados na literatura a respeito destas interações climáticas com insetos no extremo sul do Brasil, sendo plausível que assim como outros organismos estuarinos, os dípteros também respondam aos ENOS.

Hipótese 2: A riqueza e a diversidade dos mosquitos aumentam progressivamente à medida em que nos distanciamos da Boca do estuário, de influência marinha, e avançamos rumo ao médio e alto estuário, de influência lacustre. Como a maioria dos mosquitos tem baixa tolerância à concentração de sais (Clements, 1992), a porção Superior do estuário é um importante centro de diversidade para os Diptera: Nematocera, bem como a salinidade desempenha um efeito deletério na diversidade.

Hipótese 3: Marismas com maior salinização comportam uma assembleia de Nematocera com um número menor de nichos tróficos e uma menor seleção do habitat, como consequência da riqueza e diversidade reduzida.

MATERIAIS E MÉTODOS GERAIS

Área de estudo

As marismas do estuário da Lagoa dos Patos são dominadas por cinco espécies vegetais (Costa & Davy 1992). Dentre elas, *Spartina alterniflora* Loisel recobre extensas áreas monoespecíficas abaixo do nível médio da água do estuário (Costa, 1998).

Segundo Costa (1998), o grau de alagamento das marismas no estuário da Lagoa dos Patos determina diferenças nas plantas que as utilizam. As marismas baixas são aquelas que passam mais de 40% do ano alagadas e são dominadas por *Spartina alterniflora*, *Scirpus maritimus* e *Scirpus olneyi*. As marismas médias estão sujeitas ao alagamento de 10 – 25% do ano e a cobertura de *Spartina densiflora* e *Scirpus olneyi* é característica. As marismas altas permanecem alagadas menos de 10% do ano e são dominadas por *Juncus kraussii* e *Myrsine parvifolia*.

Três áreas de marismas foram escolhidas na região estuarina, município de Rio Grande, RS: **Boca do estuário**, representada pelas marismas da Barra, (32°10'65"S; 052°08'52"W), o qual sofre maior influência da salinidade (Costa et al., 2003); **porção Central do estuário**, representada pela Ilha da Pólvora, (32°02'01"S; 052°10'45"W), que recebe aporte de águas doce e salgada (Costa et al. 2003), e **porção Superior do estuário**, representada pela Ilha da Torotama (31°53'33"S; 052°14'33"W), localizada mais ao norte do município (Costa et al., 2003; Costa & Marangoni, 2010) (Fig. 1).

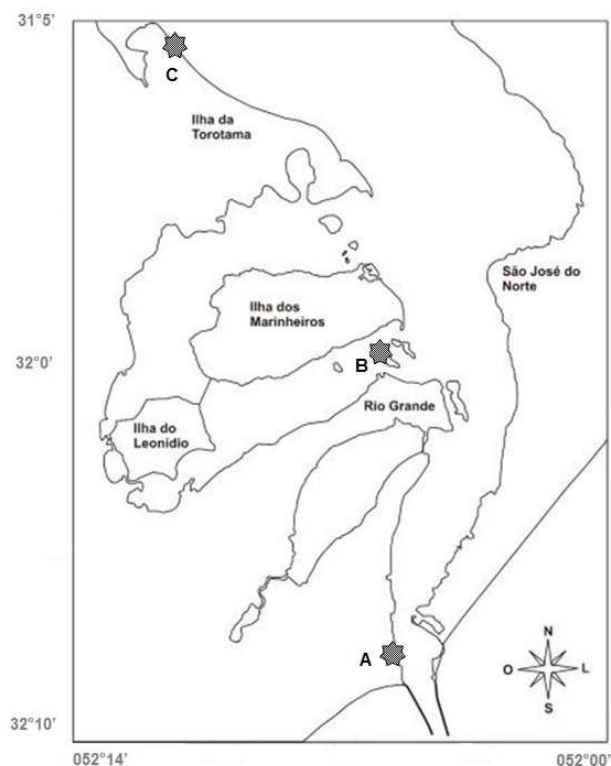


Figura 1. Estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande, RS. Áreas de coleta: A) Boca do estuário; B) porção Central do estuário; C) porção Superior do estuário.

Amostragem

Dois amostradores foram utilizados: armadilha malaise, modelo Townes (1972), empregada de setembro de 2008 a setembro de 2010, e uma armadilha CDC, utilizada de novembro de 2010 a outubro de 2012 (Fig. 2).

A armadilha malaise consiste de uma tenda com a parte inferior de cor escura e a parte superior clara, na forma de uma cobertura inclinada, no qual há um copo coletor (Fig. 2A). O mecanismo de captura é bastante simples: o inseto tem o voo interceptado ao bater na parte escura. O contraste entre as cores faz com que o inseto seja direcionado a subir à procura de luz, caindo no copo coletor.

Duas armadilhas malaise foram instaladas em cada área, uma na marisma alta e outra na marisma baixa. Os insetos caíam em um copo coletor contendo álcool 70%. A cada 15 dias eram efetuadas as retiradas do copo coletor.

As armadilhas CDC seguiram o mesmo desenho amostral (Fig. 2B). A CDC utiliza-se de um atrativo luminoso alimentado por uma bateria. Ao se aproximar da luz, o inseto é aspirado para o interior da armadilha devido ao funcionamento de uma ventoinha. Neste tipo de armadilha, o coletor é uma rede cilíndrica, onde os insetos são mantidos a seco.

A armadilha era ligada às 19 h e desligada na manhã do dia seguinte. As coletas foram mensais, durante três dias consecutivos. Após a coleta, os insetos retidos no copo coletor eram postos no refrigerador para posterior triagem e identificação.

Em ambos os amostradores, os Nematocera eram separados do restante da entomofauna, triados, identificados e quantificados. Os Culicidae, todavia, eram montados em triângulos entomológicos.

O material testemunho encontra-se parte depositada na Coleção Entomológica do Laboratório de Crustáceos Decápodes. Os *Culicoides* serão depositados na Coleção de Ceratopogonidae da FIOCRUZ. As amostragens foram autorizadas pelo IBAMA (Processo 24201-2).

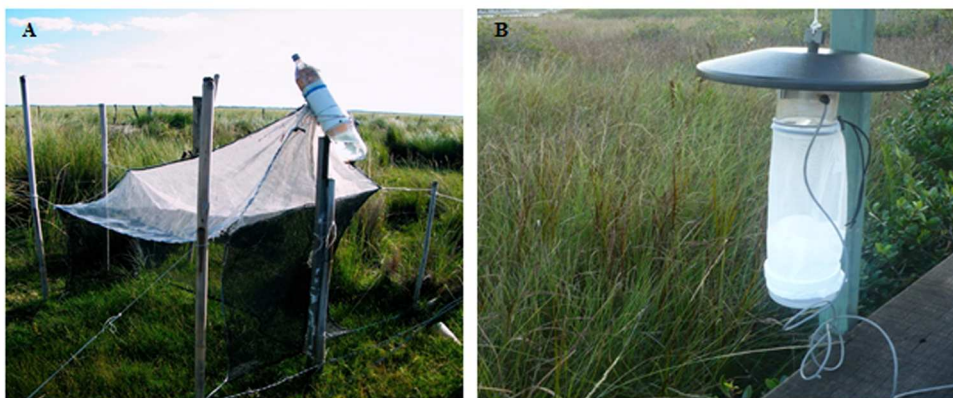


Figura 2. Amostradores utilizados no levantamento de Diptera: Nematocera nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos. A) armadilha malaise; B) armadilha CDC

SÍNTESE DOS RESULTADOS

A síntese dos resultados será apresentada na forma de capítulos. Nos dois primeiros capítulos será apresentada a síntese dos resultados, pois estes estão anexados na íntegra em inglês. O terceiro capítulo apresenta-se na íntegra, em português, no corpo principal da tese.

CAPÍTULO 1

Abundância das espécies de *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil: influência das variáveis climáticas

Carrasco, D.; Felipe-Bauer, M. L.; Dumont, L. F. C.; D'Incao, F. Abundance of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) species in salt marshes of Patos Lagoon estuary, Rio Grande do Sul, Brazil: influence of climatic variables. Aceito para publicação no Pan-American Journal of Aquatic Sciences em 03/5/14 (**Anexo I**).

As três espécies encontradas neste estudo foram *Culicoides caridei* Brèthes, *Culicoides insignis* Lutz e *Culicoides venezuelensis* Ortis & Misa, com 1.129, 906 e 703 espécimes, respectivamente.

Culicoides insignis esteve presente em todas as amostras. Entretanto, as maiores abundâncias foram registradas em janeiro e fevereiro de 2010 com médias de 25 ± 10 e 35 ± 18 espécimes, respectivamente, e as menores, de abril a julho de 2009 e junho a agosto de 2010, com abundâncias médias tendendo a zero. O coeficiente de correlação de Spearman (ρ) mostrou que a influência do ENOS não é significativa para a variabilidade temporal desta espécie, embora houvesse uma tendência às maiores abundâncias durante os períodos de El Niño (Fig. 1.1A).

Culicoides venezuelensis foi mais abundante de agosto a março de 2010 (período afetado pelo El Niño), especialmente em setembro e outubro de 2009 (médias de 33 ± 7 e 45 ± 5 espécimes, respectivamente). As menores abundâncias, tendendo a zero, foram registradas de setembro a fevereiro de 2009 e de abril a agosto de 2010, períodos influenciados pela La Niña. C.

venezuelensis ainda teve baixas abundâncias em junho e julho de 2009, o inverno mais rigoroso do período amostral, que fora influenciado pelo El Niño. O coeficiente de correlação de Spearman para a espécie ($\rho = 0,71$) demonstrou que a variabilidade temporal foi positivamente correlata com o M.E.I. (Multivariate ENSO Index). Em outras palavras, as maiores abundâncias foram relacionadas a períodos de El Niño (Fig. 1.1B).

Culicoides caridei apresentou uma distribuição temporal mais irregular, embora tenha sido a mais abundante das três espécies amostradas. Esta espécie não foi coletada em julho e novembro de 2009 e em janeiro e fevereiro de 2010. As menores abundâncias foram registradas de maio de 2009 a março de 2010, um período de El Niño. As maiores abundâncias ocorreram de setembro de 2008 a fevereiro de 2009, com médias acima dos 50 espécimes para este período, o qual foi influenciado pela La Niña. Um pico menos significativo na abundância foi registrado de julho a setembro de 2010. O coeficiente de correlação de Spearman para a espécie ($\rho = -0,79$) indicou que as maiores abundâncias ocorrem durante os períodos de La Niña (Fig. 1.1C).

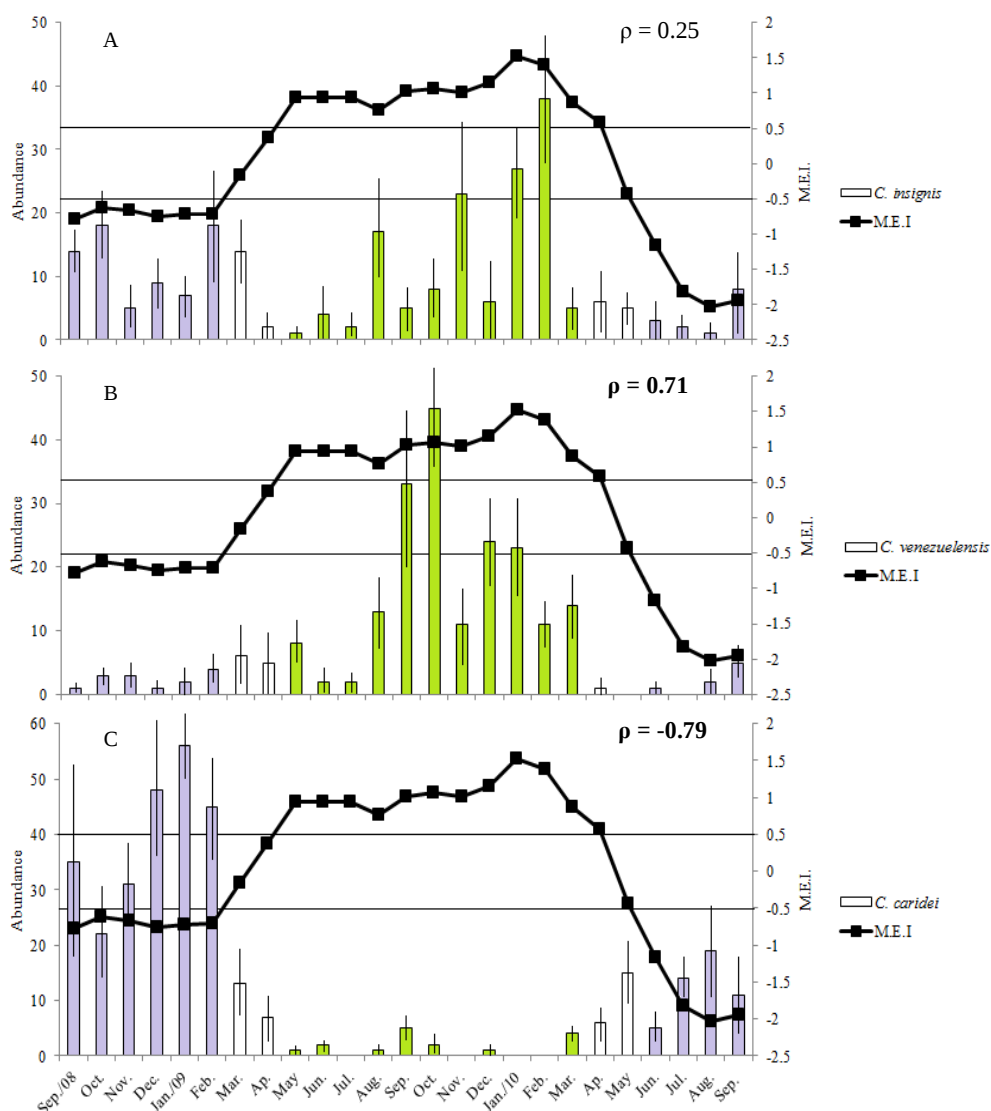


Figura 1.1*. Variabilidade mensal na abundância das espécies *Culicoides insignis* (A). *Culicoides venezuelensis* (B) e *Culicoides caridei* (C) amostradas nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos de setembro de 2008 a setembro de 2010, e o Multivariate ENSO Index – Índice Multivariado do ENOS (M.E.I.). As linhas verticais indicam os valores máximos e mínimos das médias. As linhas horizontais indicam os intervalos neutros do M.E.I. Barras azuis indicam a influência da La Niña, barras verdes, o El Niño, e as barras brancas indicam períodos neutros. O coeficiente de correlação de Spearman está representado por ρ .

* **Abundance** = Abundância

Tabela 1.1*. Resultados da análise de correspondência canônica (CCA) para as espécies de *Culicoides* amostradas nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos de setembro de 2008 a setembro de 2010. A salinidade foi não significativa.

Environmental Descriptors	Axis 1	Axis 2
Temperature	0.1128	0.1565
Precipitation	0.2041	0.5001
Humidity	0.4380	0.2160
Salinity*	-0.3328	-0.0504
Wind	-0.1358	-0.2224
Multivariate El Niño Southern Oscillation Index	0.8627	-0.0583
Explained variation (%)	66.3	24

* **Environmental Descriptors** = Descritores ambientais; **Temperature** = Temperatura; **Precipitation** = Precipitação; **Humidity** = Umidade; **Salinity** = Salinidade; **Wind** = Vento; **Multivariate El Niño Southern Oscillation Index** = Índice Multivariado do El Niño Oscilação Sul; **Explained variation** = Variação explicada; **Axis** = Eixo.

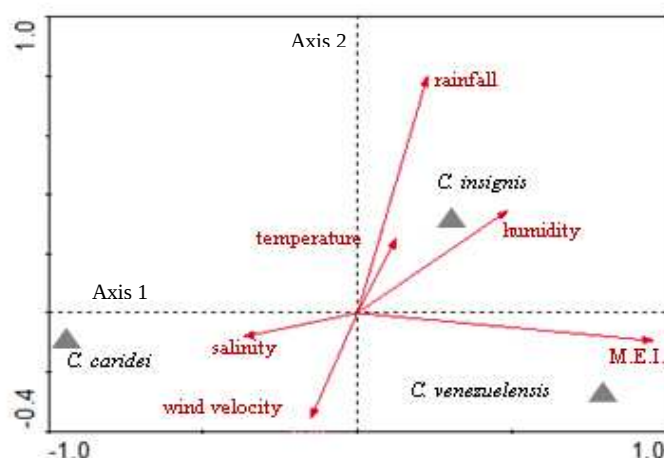


Figura 1.2*. Resultado da análise de correspondência canônica (CCA) entre a abundância das espécies de *Culicoides* e as variáveis ambientais descritivas das marismas do estuário da Lagos dos Patos, de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Axis** = Eixo; **M. E. I. (Multivariate El Niño Southern Oscillation Index)** = Índice Multivariado do El Niño Oscilação Sul; **temperature** = temperatura; **salinity** = salinidade; **wind velocity** = velocidade do vento; **humidity** = umidade; **rainfall** = precipitação.

A análise de correspondência canônica (CCA) indicou que 90,3% da variação na abundância das espécies de *Culicoides* pode ser explicada pelas variáveis testadas. O eixo 1 explicou 66,3% da variação dos dados e esteve positivamente correlacionado com altas temperaturas, precipitação e alta umidade relativa. *C. insignis* foi mais abundante em pontos com estas características. Uma alta correlação com valores positivos do M.E.I. também foi encontrada, indicando uma associação com períodos de El Niño, durante os quais *C. venezuelensis* foi mais abundante. O eixo 2 explicou 24% da variação dos dados e esteve negativamente correlacionado com a salinidade e a velocidade do vento. *C. caridei* esteve posicionada perto deste eixo. Entretanto, a espécie não esteve relacionada a estas variáveis (Tab. 1.1; Fig. 1.2).

CAPÍTULO 2

Padrões de diversidade das assembleias de mosquito (Diptera: Culicidae) em marismas ao longo de um gradiente de salinidade em uma lagoa subtropical costeira

Carrasco, D.; Guidony, N. S.; Guimarães, A. E.; Felipe-Bauer, M. L.; Dumont, L. F. C.; D'Incao, F. Diversity patterns of mosquito assemblages (Diptera: Culicidae) in salt marshes along a salinity gradient of a subtropical costal lagoon. Submetido ao Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom em 08/5/14 (**Anexo II**).

Foram coletados 796 espécimes de mosquitos, alocados em 19 espécies de oito gêneros, com base em características morfológicas. Na Boca do estuário, foram coletados 387 espécimes, seguida pela porção Superior, com 370 e 19 na porção Central. O teste de Kruskal-Wallis encontrou uma diferença significativa na abundância entre as áreas ($p < 0,001$). O teste post hoc de Mann-Whitney não encontrou diferenças significativas entre a Boca e a porção Superior do estuário ($p = 0,7$). Entretanto, a porção Central do estuário teve uma abundância significativamente menor do que a Boca do estuário ($p < 0,001$) e a porção Superior ($p < 0,05$). As três espécies mais abundantes foram *Culex (Microculex) sp.* (30, 58%), *Psorophora holmbergi* (18,48%) e *Ochlerotatus albifasciatus* (16,11%) (Tab. 1).

Entretanto, as espécies mais abundantes em cada área não foram as mesmas. Na Boca do estuário, as três espécies mais abundantes foram *Culex (Microculex) sp.* ($n = 144$); *Ochlerotatus taeniorrhynchus* ($n = 82$) e *Ochlerotatus albifasciatus* ($n = 48$). Na porção Central, *Culex (Microculex) sp.*

(n = 24) foi a espécie dominante. Na porção Superior do estuário, *Psorophora holmbergi* (n = 107), *Ochlerotatus albifasciatus* (n = 78) e *Culex (Microculex)* sp. (n = 73) foram as mais abundantes.

Tabela 2. 1*. Abundância e frequência relativa de Culicidae coletados nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, durante o período de novembro de 2010 a outubro de 2012. HM = high salt marshes; LM = low salt marshes.

Species/Area	Mouth Estuary		Central Estuary		Upper Estuary		total (%)
	HM	LM	HM	LM	HM	LM	
Aedini							
<i>Howardina arborealis</i>	8	8			11	22	6.21
<i>Howardina aureolineatus</i>	8		1		12	5	3.29
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i>	40	8	1		29	49	16.11
<i>Ochlerotatus taeniorhynchus</i>	51	31			1		10.53
<i>Psorophora ciliata</i>	1	1			11	1	1.77
<i>Psorophora holmbergi</i>	21	18		2	48	59	18.48
Aedeomyiini							
<i>Aedeomyia squamipennis</i>	1	2	1			4	0.88
Anophelini							
<i>Anopheles albitarsis</i>					1		0.12
<i>Anopheles darlingi</i>						4	0.5
<i>Anopheles eiseni</i>	4	4	2		1	1	1.52
<i>Anopheles lanei</i>					4		0.5
Culicini							
<i>Culex (Anoedioporpa) sp.</i>	4				3		0.88
<i>Culex (Carrollia) sp.</i>		1					0.12
<i>Culex (Melanoconion) sp.</i>	15	11	7	1	14	14	7.56
<i>Culex (Microculex) sp.</i>	88	56	18	6	33	40	30.58
<i>Culex nigripalpus</i>	2						0.25
<i>Culex (Tinolestes) sp.</i>					1		0.12
<i>Lutzia bigoti</i>		3			1		0.12
Uranotaeniini							
<i>Uranotaenia sp.</i>	1				1		0.25

* **Species/Area** = Espécies/Área; **Mouth Estuary** = Boca do estuário; **Central Estuary** = porção Central do estuário; **Upper Estuary** = porção Superior do estuário; **HM (high salt marshes)** = marismas altas; **LM (low salt marshes)** = marismas baixas.

Considerando-se os estratos vegetais, do total de 19 espécies, 11 foram coletadas em ambos os estratos. Seis espécies foram exclusivas às marismas altas e duas foram exclusivas às marismas baixas (Tab. 1).

As espécies coletadas foram separadas em dois grupos. Um grupo foi composto por espécies cujos criadouros são solos inundados por água doce ou salgada, os chamados “mosquitos de inundação”. Estas espécies são consideradas eurihalinas. O outro grupo foi composto por espécies cujos criadouros característicos são pequenas coleções líquidas, como recipientes artificiais, tanques de bromélias ou áreas alagadas por água doce. Estes mosquitos são considerados estenohalinos porque usualmente não são encontrados em criadouros salobros. Em geral, as espécies que foram coletadas ao longo do gradiente longitudinal de salinidade são eurihalinas (Fig. 2.1).

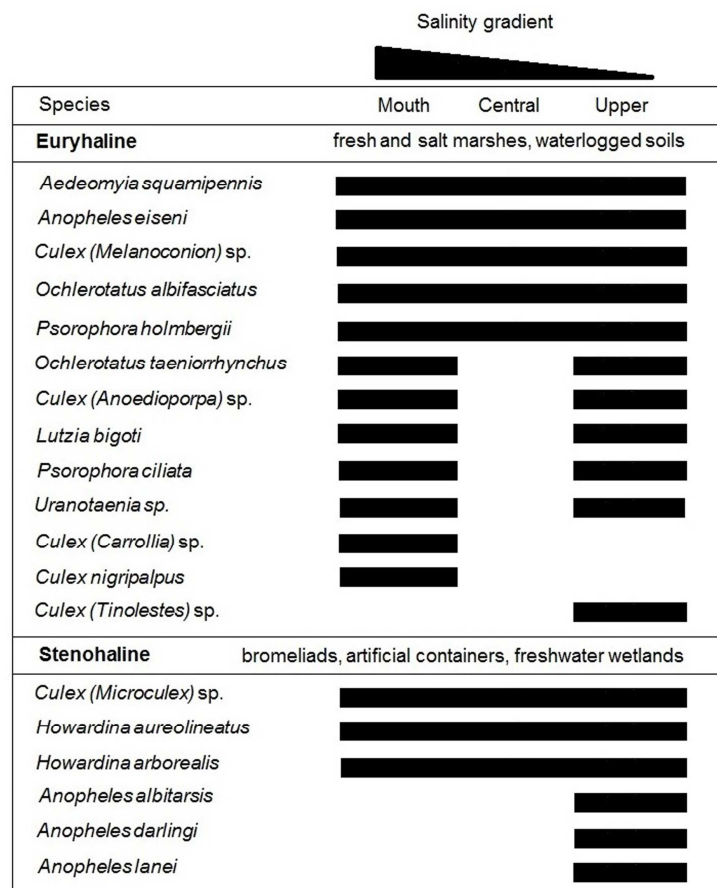


Figura 2.1*. Diagrama de presença/ausência de Culicidae coletados nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos durante o período de novembro de 2010 a outubro de 2012. As categorias “eurihalinas” e “estenohalinas” foram baseadas nos criadouros larvais registrados na literatura. Fontes: Bucher, 2006; Forattini, 2002; Belkin et al., 1968; Stone & Hair, 1968.

* **Salinity gradient** = gradiente de salinidade; **Species** = espécies; **Mouth** = Boca do estuário; **Central** = porção Central do estuário; **Upper** = porção Superior do estuário; **Euryhaline** = eurihalinos; **fresh and salt marshes, waterlogged soils** = pântanos doces e salgados, solos encharcados; **Stenohaline** = estenohalinos; **bromeliads, artificial cointainers, freshwater wetlands** = bromélias, recipientes artificiais, zonas úmidas de água doce.

A porção Central do estuário apresentou a maior dominância ($I = 0,428$) e a menor diversidade ($Ds = 0,572$). A Boca e a porção Superior do estuário registraram valores semelhantes ($I = 0,224$ e $I = 0,212$; $Ds = 0,775$ e $Ds = 0,787$, respectivamente). A equitabilidade foi similar nas três áreas ($J \cong 0,6$). Segundo a análise por estratos, as marismas altas tiveram a menor dominância e a maior diversidade em todas as áreas (Fig. 2.2).

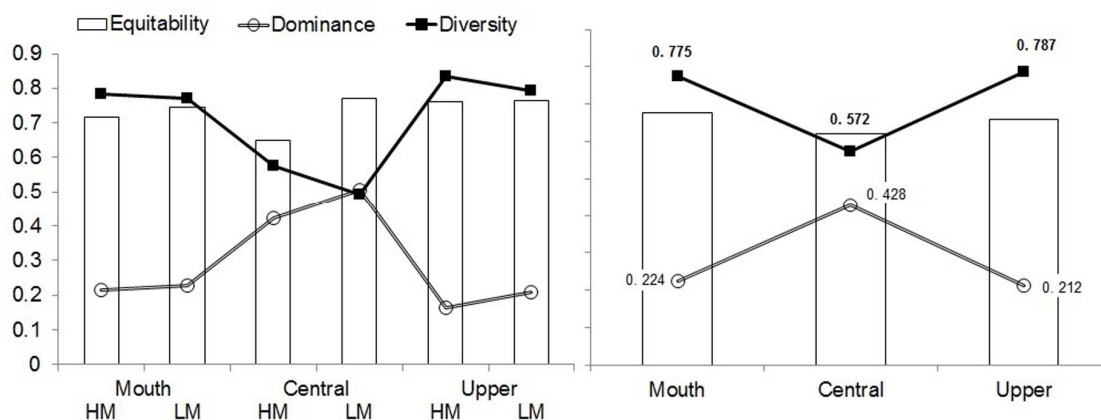


Figura 2.2*. Índices de dominância (I) e diversidade (Ds) de Simpson e equitabilidade de Pielou (J), por estrato e área, dos Culicidae coletados nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, durante o período de novembro de 2010 a outubro de 2012. HM = high salt marshes; LM = low salt marshes.

* **Equitability** = Equitabilidade; **Dominance** = Dominância; **Diversity** = Diversidade; **Mouth** = Boca do estuário; **Central** = porção Central do estuário; **Upper** = porção Superior do estuário; **HM (high salt marshes)** = marismas altas; **LM (low salt marshes)** = marismas baixas.

Os clusters hierárquicos do Diagrama de Ward foram formados com base nas áreas. A Boca e a porção Superior do estuário tiveram uma dissimilaridade de aproximadamente 2,0 enquanto que a porção Central do estuário teve uma dissimilaridade de 5,0 em relação às outras áreas (Fig. 2.3).

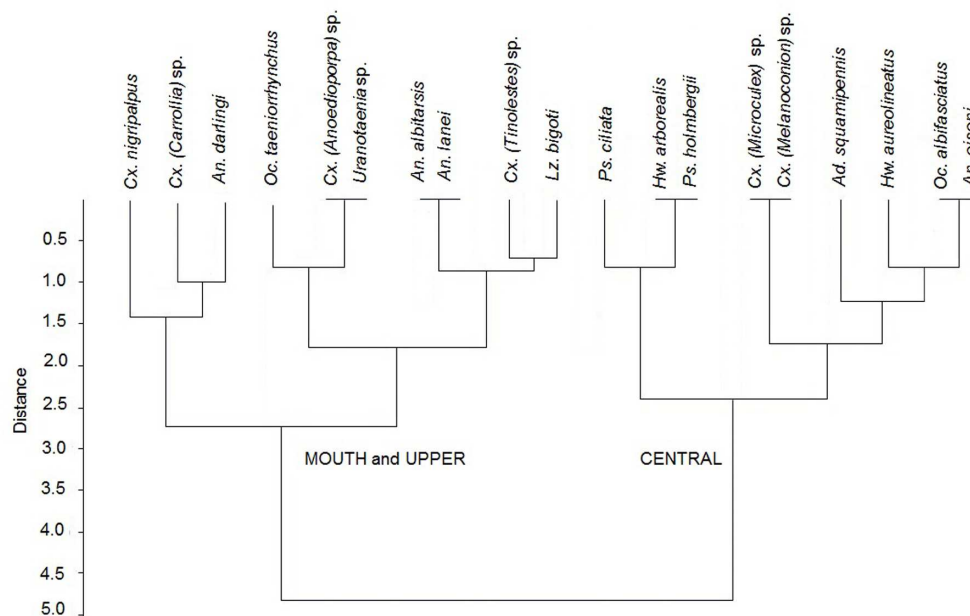


Figura 2.3*. Dendrograma de similaridade de Ward gerado a partir de dados de presença/ausência dos Culicidae coletados nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, durante o período de novembro de 2010 a outubro de 2012.

* **Distance** = Distância; **Mouth and Upper** = Boca e porção Superior do estuário; **Central** = porção Central do estuário.

CAPÍTULO 3

Efeito da salinidade na riqueza, estrutura trófica e uso do habitat na assembleia de Diptera: Nematocera em um estuário do sul do Brasil

RESUMO

A proposta deste capítulo é avaliar o efeito da salinidade na riqueza bem como na estruturada assembleia, em relação à função trófica dos Nematocera e seu uso do habitat. Foram escolhidas três áreas de marismas na região estuarina, Rio Grande, RS: Boca do estuário (32°10' 65"S; 052°08'52"W), o qual sofre maior influência marinha; porção Central do estuário (32°02'01"S; 052°10'45"W), que recebe aporte de águas doce e salgada, e porção Superior do estuário (31°53'33"S; 052°14'33"W), sujeita a maior influência de água doce. O período amostral foi de setembro de 2008 a setembro de 2010, foram instaladas duas armadilhas malaise em cada área. As espécies foram classificadas em nichos tróficos e quanto ao uso do habitat a partir do que a literatura aponta para as larvas dos Nematocera. A Boca do estuário mostrou-se significativamente mais rica do que a porção Central e a porção Superior. A tendência geral observada para a flutuação da riqueza das espécies em relação à salinidade foi a de um hiato entre a salinidade de 12 e 15‰, no qual a riqueza foi nula. O MDS indicou não haver separação entre a estrutura trófica dos componentes de água doce e salobra, bem como não há distinções quanto ao uso do habitat. Apesar da influência da salinidade nos padrões gerais de abundância e riqueza, a estrutura da assembleia mantém-se conservativa ao longo da Boca do estuário, porção Central e porção Superior.

Palavras-chave: marisma, insetos, diversidade, Conceito de Remane

INTRODUÇÃO

Muitos fatores – tanto bióticos quanto abióticos – podem ser importantes para explicar os padrões de abundância e distribuição de determinadas espécies e a estrutura de comunidades (Menge & Sutherland, 1987; Wurstbaugh, 1992; Worthen et al., 1994). A salinidade pode atuar como um filtro fisiológico, eliminando algumas espécies que não apresentam tolerância fisiológica frente a este fator (Mosha & Mutero, 1982; Patrick et al., 2002), bem como pode mediar interações biológicas (Gómez-Mestre & Tejedo, 2002).

Neste contexto, estudos sobre assembleias de insetos muitas vezes indicam que espécies que são abundantes em ambientes altamente salinos podem também ser encontradas, ou são fisiologicamente capazes de tolerar, condições de água doce (Cunha & Moreira, 1995; Pupedis, 1997; Patrick et al., 2002). Em contraste, espécies que são dominantes em ambientes de água doce exibem baixa tolerância à salinidade (Clements, 1992; Grueber & Bradley, 1994). Estima-se que 95% de todas as espécies de mosquitos são restritas a fontes de água doce, com salinidades inferiores a 5 ‰ (Clements, 1992; Grueber & Bradley, 1994).

Portanto, é previsível que a riqueza de insetos aquáticos seria mais elevada em água doce e menor em águas salgadas. Entretanto, vários autores tem encontrado uma riqueza significativa de insetos em ambientes de alta salinidade, como poças de maré (Silverbush et al., 2005) e marismas (Costa et al., 2001; Giberson et al., 2001; MacKenzie, 2005), de modo que o papel determinante da salinidade na riqueza e estrutura das assembleias de insetos ainda não está esclarecido.

Além da relação dos mosquitos com a salinidade, as interações ecológicas também não foram estudadas satisfatoriamente nas marismas. As interações entre os organismos ocorrem dentro de um ambiente complexo de processos bióticos e abióticos, mas geralmente são estudados como fenômenos isolados. Tais interações são regidas por gradientes de estresse abiótico, pressão por predação, tamanhos e densidades de espécies que interagem entre si (Callaway & Walker, 1997).

Vários autores definem a competição como um processo dinâmico denso-dependente, no qual há prejuízo ao estabelecimento de uma das espécies, no caso interespecífico, ou de uma ou mais populações, no caso intraespecífico (Moore & Fischer, 1969; Barrera, 1996; Braks et al., 2004). Para os Nematocera, esta premissa é observada em experimentos laboratoriais, nos quais, sob condições controladas, são verificadas as interações competitivas (Sucharit et al., 1978; Vincent et al., 1996). Entretanto, no ambiente natural, a competição é vista quando os dípteros se utilizam de substratos efêmeros, como carcaças de pequenos animais (Kneidel, 1984), frutos (Feder et al., 1995) e pequenos corpos d'água (Armistead et al., 2008).

Assim, investigar as interações entre mosquitos em um habitat nativo como as marismas pode esclarecer questões relevantes sobre a estrutura do habitat, sendo possível, por exemplo, distinguir se no estuário há uma região mais favorável para o estabelecimento destes organismos e como se estruturam espacial e troficamente.

A proposta deste capítulo é, primeiramente, apresentar um levantamento da assembleia de Nematocera presente nas marismas do extremo sul do Brasil e os parâmetros de riqueza e diversidade. Em segundo, avaliar o efeito da salinidade na riqueza bem como na estruturada assembleia, levando-se em conta a função trófica dos Nematocera e seu uso do habitat.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

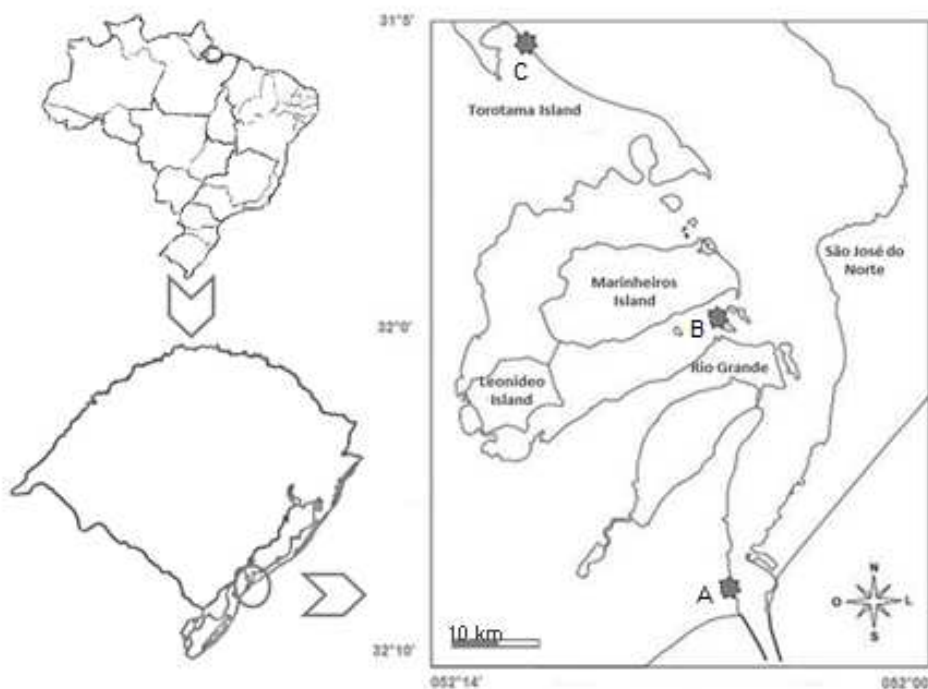


Figura 1. Estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande, RS. Áreas de coleta: A) Boca do estuário; B) porção Central do estuário; C) porção Superior do estuário.

Foram escolhidas três áreas de marismas na região estuarina, município de Rio Grande, RS ao longo de um eixo longitudinal de variação de salinidade: **Boca do estuário** (32°10'65"S; 052°08'52"W), o qual sofre maior influência da salinidade (Costa et al., 2003); **porção Central do estuário** (32°02'01"S; 052°10'45"W), que recebe aporte de águas doce e salgada (Costa et al., 2003); e **porção Superior do estuário** (31°53'33"S; 052°14'33"W), localizada mais ao norte do município, sujeita a maior influência de água doce (Marangoni & Costa 2010) (Fig. 1).

Dados de salinidade

Os dados de salinidade foram obtidos a partir do banco de dados do Laboratório de Crustáceos Decápodes – FURG, que registra diariamente a salinidade de sete pontos dentro do estuário, contemplando as áreas estudadas. As medidas diárias foram convertidas em médias mensais para as análises.

Coleta e identificação

O período amostral foi de setembro de 2008 a setembro de 2010. Foram instaladas duas armadilhas malaise em cada área. A cada 15 dias havia a retirada do copo coletor. Os insetos eram acondicionados em frascos contendo álcool 70%, devidamente etiquetados, as amostras eram triadas e os Nematocera separados do restante da entomofauna. A identificação dos mosquitos até o nível de espécie/morfoespécie foi realizada com auxílio de literatura pertinente (Freeman, 1951; Steffan, 1966; Wirth et al., 1988; Matile, 1990; Spinelli & Wirth, 1993; Amorim, 1994; Quate, 1999; Forattini, 2002; Mohrig, 2003; Oosterbroek, 2005; Cordeiro et al., 2011).

Categorias tróficas e de uso do habitat

As espécies foram classificadas em nichos tróficos a partir do que a literatura aponta como o principal consumo por parte das larvas, uma vez que é durante a fase larval aquática que ocorrem as interações tróficas entre as espécies e o estuário. Foram consultados os seguintes autores: Alexander, 1920; Thomsen, 1937; Wirth & Stone, 1956; James, 1959; Klots, 1966; Steffan, 1966; Linley, 1976; Hutson et al., 1980; Duckhouse, 1982; Arens, 1989; Vaillant, 1989; Arens, 1990; Chan & Linley, 1990; Chan & Linley, 1991; Borkent, 1993; Haenni, 1997.

A categorização trófica seguiu o modelo proposto por Cameron (1972) e Merritt et al. (2008), segundo o qual:

Predadores: são espécies carnívoras, que ingerem pequenas presas, tais como outras larvas de insetos ou anfípodes, cladóceros, nematódeos. Em geral, possuem adaptações na cápsula cefálica, como dentes quitinosos ou ganchos para a captura do alimento.

Generalistas: são insetos que apresentam um espectro alimentar muito amplo sem predomínio de qualquer recurso em particular. Consomem desde algas e matéria orgânica de vegetais superiores a pequenas presas.

Micófagos: são insetos especializados na ingestão de hifas de fungos.

Herbívoros: são espécies que ingerem predominantemente partes de vegetais superiores, como caules e folhas. Foram considerados também os herbívoros de raízes, devido à maior especificidade encontrada em algumas espécies. No entanto, foram considerados em conjunto nas análises.

Detritívoros: são aqueles que obtêm o alimento em depósitos de fundo, ingerindo grandes quantidades de matéria orgânica vegetal.

Filtradores: são insetos que apresentam longas cerdas adaptadas para a captação de partículas em suspensão.

Quanto ao habitat, também foram utilizados dados da literatura para a classificação das espécies quanto ao uso do habitat como criadouros, vital para o estabelecimento desses dípteros nas marismas. A categorização de habitats seguiu Worthen et al., 1994; Costa et al., 2001; Merritt et al., 2008 e Brown et al., 2009.

Plantas em decomposição: caracterizado por ser a liteira, com fragmentos vegetais em diferentes estágios de decomposição.

Ascomycetes/Basidiomycetes/Mixomycetes/Oomycetes: são substratos fúngicos considerados em conjunto nas análises.

Substratos vegetados/ margens vegetadas: habitats com vegetação ripária. Considerados conjuntamente nas análises.

Ambientes lênticos: são regiões com mínima movimentação da água.

Ambientes lóticos: são regiões sujeitas à ação das correntes.

Fitotelmata: são plantas capazes de reter água.

Criadouros sombreados: criadouros aquáticos que não recebem insolação direta.

Sedimentos arenosos: são criadouros aquáticos com pouca matéria orgânica e predominância de sedimentos na fração areia.

Ambientes costeiros: são criadouros aquáticos, com quantidades moderadas de matéria orgânica, sob influência marinha e predominância de sedimentos na fração areia.

Criadouros terrestres: são criadouros com pouca ou mínima quantidade de água e de natureza terrestre.

Foram geradas matrizes com o nicho trófico e suas respectivas abundâncias mensais por área. O mesmo procedimento foi feito em relação ao uso do habitat.

Análise de dados

Após a triagem e identificação, foi gerada uma matriz de abundância mensal por área de todos os taxa. Do mesmo modo, foram confeccionadas matrizes de com a riqueza mensal (número total de espécies) em cada área.

As espécies foram classificadas em relação à frequência: menos de 30% das amostragens ou mais de 30% das amostragens por área, o que discrimina as espécies em sazonais ou anuais (Wolda, 1980), gerando a tabela de presença/ausência.

Com o objetivo de testar possíveis diferenças na riqueza e abundância entre as áreas foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis (H), pois os dados não atenderam à suposição de normalidade dos resíduos exigida pela ANOVA (Sokal & Rohlf, 1995) mesmo depois de transformados. As diferenças nos valores médios da salinidade entre as áreas também foi testada empregando-se Kruskal-Wallis pelo mesmo motivo.

Foram utilizados os índices de diversidade e dominância de Simpson (Ds e D, respectivamente) para comparação destes parâmetros entre as áreas.

A possível relação entre a riqueza de espécies e a salinidade foi investigada através de um diagrama de dispersão, plotando-se a riqueza mensal de cada área com a salinidade média correspondente. Posteriormente foi feita uma regressão linear empregando-se o $\ln(x+1)$ da riqueza.

Foi utilizada uma Multidimensional Scaling (MDS) para gerar uma ordenação bidimensional de associação entre as áreas e os respectivos níveis tróficos e o uso do habitat pelas espécies. A matriz de abundância dos taxa foi transformada em $\ln(x+1)$ para calcular a matriz de associação (dissimilaridade de Bray-Curtis). A matriz de associação de Bray-Curtis foi escolhida por apresentar um stress desejável menor que 0,2 (Clarke & Warwick, 2005). Os resultados da matriz foram submetidos a uma Análise de Similaridade (ANOSIM). A contribuição relativa dos diferentes taxa para as dissimilaridades foi verificada através da Similarity Percentage Analysis (SIMPER) (Clarke, 1993).

RESULTADOS

Efeito da salinidade nos padrões de diversidade e riqueza das espécies

Foram identificadas 109 espécies/ morfoespécies, das quais 67 tem ocorrência sazonal, e 42 espécies são multivoltinas. Os Psychodidae destacam-se como os mais frequentes nas três áreas (Tab. I). Em relação à riqueza, foram registradas 94, 48 e 62 espécies na Boca do estuário, porção Central e porção Superior do estuário, respectivamente. A Boca do estuário também contou com um maior número de espécies exclusivas, 30. A porção

Central registrou nove espécies exclusivas, todas associadas a fungos ou a plantas em decomposição. Já a porção Superior do estuário contou com apenas sete espécies exclusivas.

A Boca do estuário mostrou-se significativamente mais rica do que a porção Central (Kruskal- Wallis $H = 31,2$; $p < 0,001$) e a porção Superior ($p < 0,001$). Entretanto, não houve diferença significativa na riqueza entre a porção Central e a porção Superior do estuário ($p = 0,38$; Fig. 2). Considerando-se a abundância, a porção Central, com 7.970 espécimes, teve uma abundância significativamente menor do que a Boca do estuário, com 34.495 espécimes, e a porção Superior, com 24.081 (Kruskal-Wallis $H = 32,41$; $p < 0,001$). Porém, entre a Boca e a porção Superior do estuário não houve diferenças significativas ($p = 0,06$) na abundância (Fig.3).

Tabela 1*. Relação das espécies, nichos tróficos e uso do habitat larvários de Diptera: Nematocera das marismas do estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande, RS coletadas durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010. Retângulos cinza indicam frequência em menos de 30% das amostras por área; retângulos pretos, frequência maior que 30%.

* **Trophic niche** = nicho trófico; **Habitat use** = uso do habitat; **Mouth** = Boca; **Central** = Central; **Upper** = Superior; **detritive** = detritívoro; **mycophagous** = micófago; **herbivorous** = herbívoro; **root** = raiz; **predaceous** = predador; **filterer** = filtrador; **generalist** = generalista; **rotting plants** = plantas em decomposição; **fungi** = fungos; **vegetated substrates** = substratos vegetados; **vegetated margins** = margens vegetadas; **phytotelmata** = fitotelmatas; **terrestrial** = terrestre; **shaded breeding** = criadouros sombreados; **sandy sediments** = sedimentos arenosos; **coastal environments** = ambientes costeiros; **lotic environments** = ambientes lóticos; **lentic environments** = ambientes lênticos.

Taxa	Trophic niche	Habitat use	Mouth	Central	Upper
MYCETOPHILIDAE					
<i>Mycomya</i> sp.	detritive	rotting plants			
<i>Mycetophila</i> sp1.	mycophagous	Myxomycetes fungi			
<i>Mycetophila</i> sp2.	II	II			
<i>Tetragoneura</i> sp.	II	II			
<i>Sciophila</i> sp.	II	II			
<i>Garrettella</i> sp.	II	II			
<i>Synapha</i> sp.	II	Ascomycetes fungi			
<i>Neoempheria</i> sp.	II	II			
<i>Cluzobra</i> sp.	II	II			
<i>Coelostia</i> sp.	II	II			
<i>Megophthalmidia</i> sp.	II	II			
KEROPLATIDAE					
<i>Macrocera</i> sp.	II	Basidiomycetes fungi			
<i>Pyrtaula</i> sp1.	II	II			
<i>Pyrtaula</i> sp2.	II	II			
<i>Pyrtaula</i> sp3.	II	II			
<i>Pyrtaula</i> sp4.	II	II			
<i>Neoplaturia</i> sp1.	II	II			
<i>Neoplaturia</i> sp2.	II	II			
<i>Micrapemon</i> sp.	II	II			
<i>Platuria</i> sp.	II	II			
SCIARIDAE					
<i>Bradysia spatitergum</i>	herbivorous root	vegetated substrates			
<i>Bradysia</i> sp1.	II	II			
<i>Bradysia</i> sp2.	II	II			
<i>Bradysia</i> sp3.	II	II			
<i>Bradysia</i> sp4.	II	II			
<i>Zygomma</i> sp.	II	II			
<i>Lycoriella</i> sp1.	detritive	rotting plants			
<i>Lycoriella</i> sp2.	II	II			
<i>Lycoriella</i> sp3.	II	II			
<i>Lycoriella</i> sp4.	II	II			
<i>Lycoriella</i> sp5.	II	II			
<i>Lycoriella</i> sp6.	II	II			
<i>Schwenkfeldina</i> sp1.	II	II			
<i>Schwenkfeldina</i> sp2.	II	II			
<i>Schwenkfeldina</i> sp3.	II	II			
<i>Schwenkfeldina</i> sp4.	II	II			
<i>Sciara</i> sp1.	II	II			
<i>Sciara</i> sp2.	II	II			
<i>Sciara</i> sp3.	II	II			
<i>Sciara</i> sp4.	II	II			
<i>Leptosciarella (Leptosciarella)</i> sp.	II	II			
<i>Leptosciarella (Protosciarella)</i> sp.	II	II			

continuation SCIARIDAE					
<i>Phytosciara</i> sp1.	herbivorous root	vegetated substrates			
<i>Phytosciara</i> sp2.					
<i>Phytosciara</i> sp3.					
<i>Phytosciara</i> sp4.					
<i>Rhynchosciara americana</i>	mycophagous	Oomycetes fungi			
BIBIONIDAE					
<i>Plecia</i> sp1.	detritive	rotting plants			
<i>Plecia</i> sp2.					
SCATOPSIDAE					
<i>Rhegmoclemina</i> sp.	detritive	phytotelmata			
<i>Swammerdamella</i> sp.					
CORETHRELLIDAE					
<i>Corethrella</i> sp.	predaceous	lentic environments			
TIPULIDAE					
<i>Symplecta (Trimica)</i> sp.	detritive	vegetated margins			
<i>Symplecta (Symplecta)</i> sp.					
<i>Gonomyia (Leiponeura)</i> sp.	herbivorous	sandy sediments			
<i>Gonomyia (Neolipophleps)</i> sp.					
<i>Polymera rogerstana</i>	predaceous	lotic environments			
<i>Tipula</i> sp.	detritive	coastal environments			
<i>Geranomyia</i> sp.	herbivorous				
PSYCHODIDAE					
<i>Psychoda amazonensis</i>	genelarist	shaded breeding			
<i>Psychoda laticauda</i>					
<i>Psychoda serraarobonensis</i>					
<i>Psychoda zetoscota</i>					
<i>Psychoda divaricata</i>					
<i>Psychoda</i> sp1.					
<i>Psychoda</i> sp2.					
<i>Psychoda</i> sp3.					
<i>Psychoda</i> sp4.					
<i>Psychoda</i> sp5.					
<i>Psychoda</i> sp6.					
<i>Psychoda</i> sp7.					
<i>Clogmia albipunctata</i>		phytotelmata			
<i>Pericoma</i> sp1.		coastal environments			
<i>Pericoma</i> sp2.					
<i>Telmatoscopus</i> sp.	detritive	phytotelmata			
<i>Armillipora selvica</i>		shaded breeding			
<i>Lutzomyia</i> sp1.	herbivorous	terrestrial			
<i>Lutzomyia</i> sp2.					
CULICIDAE					
<i>Howardina arborealis</i>	filterer	phytotelmata			
<i>Howardina aureolineatus</i>					
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i>		coastal environments			
<i>Ochlerotatus taeniorrhynchus</i>					
<i>Aedeodomyia squamipennis</i>					
<i>Anopheles albitarsis</i>		lotic environments			
<i>Anopheles darlingi</i>					
<i>Anopheles lanei</i>					
<i>Anopheles eiseni</i>		coastal environments			
<i>Culex (Anoediopora)</i> sp.					
<i>Culex (Carrollia)</i> sp.					
<i>Culex (Tinolestes)</i> sp.					
<i>Culex (Melanoconion)</i> sp.					
<i>Culex nigripalpus</i>					
<i>Culex (Microculex)</i> sp.		phytotelmata			
<i>Lutzia bigotti</i>		coastal environments			
<i>Uranotaenia</i> sp.		lentic environments			
<i>Psorophora ciliata</i>	predaceous				
<i>Psorophora holimbergi</i>					
CERATOPOGONIDAE					
<i>Culicoides insignis</i>	predaceous	coastal environments			
<i>Culicoides venezuelensis</i>					
<i>Culicoides caridei</i>					
<i>Downeshelea</i> sp.					
<i>Echinohelea</i> sp1.					
<i>Echinohelea</i> sp2.					
<i>Heteromyia fasciata</i>					
<i>Stilobezzia</i> sp.					
<i>Atrichopogon fuscus</i>	herbivorous	vegetated margins			
<i>Dasyhelea</i> spp.	detritive	lentic environments			
<i>Forcipomyia musae</i>		phytotelmata			
<i>Forcipomyia</i> spp.		shaded breeding			

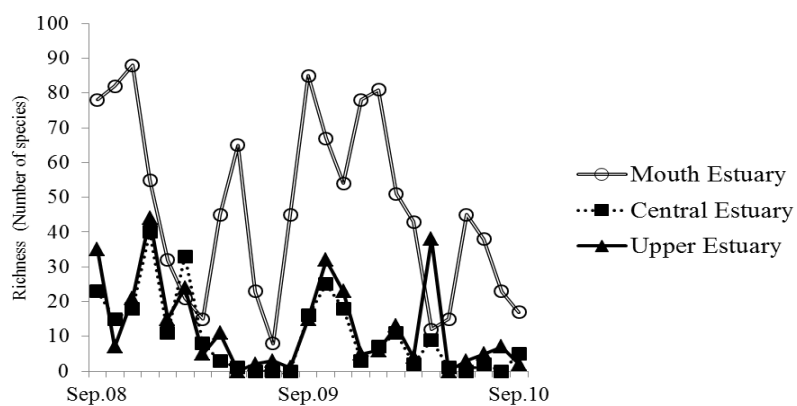


Figura 2*. Riqueza mensal de espécies de Diptera: Nematocera coletadas nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Richness (Number of species)** = Riqueza (Número de espécies); **Sep. (September)** = Setembro; **Mouth Estuary** = Boca do Estuário; **Central Estuary** = porção Central do estuário; **Upper Estuary** = porção Superior do estuário.

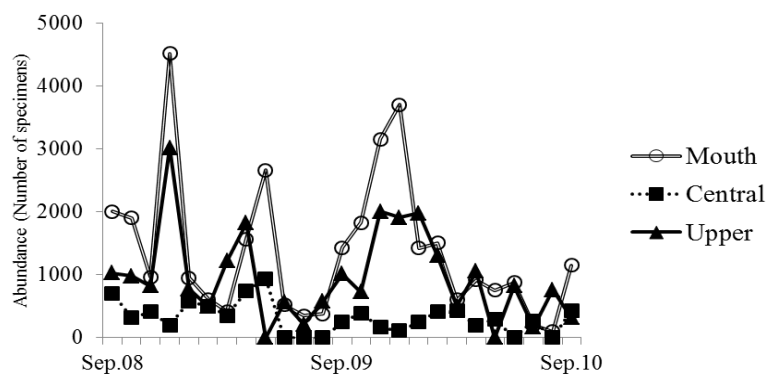


Figura 3*. Abundância mensal de espécimes de Diptera: Nematocera coletados mensalmente nas marismas do estuário da Lagoa dos Patos durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Abundance (Number of specimens)** = Abundância (Número de espécimes); **Sep. (September)** = Setembro; **Mouth Estuary** = Boca do Estuário; **Central Estuary** = porção Central do estuário; **Upper Estuary** = porção Superior do estuário.

Houve um decréscimo na diversidade em direção ao médio estuário, uma vez que a diversidade foi maior na Boca do estuário ($D_s = 0,95$) e apresentou valores semelhantes na porção Central e Superior do estuário ($D_s = 0,91$ e $0,92$, respectivamente). A dominância, por sua vez, foi menor na Boca do estuário ($D = 0,04$) e maior na porção Central ($D = 0,08$) e Superior ($D = 0,07$) do estuário (Fig. 4).

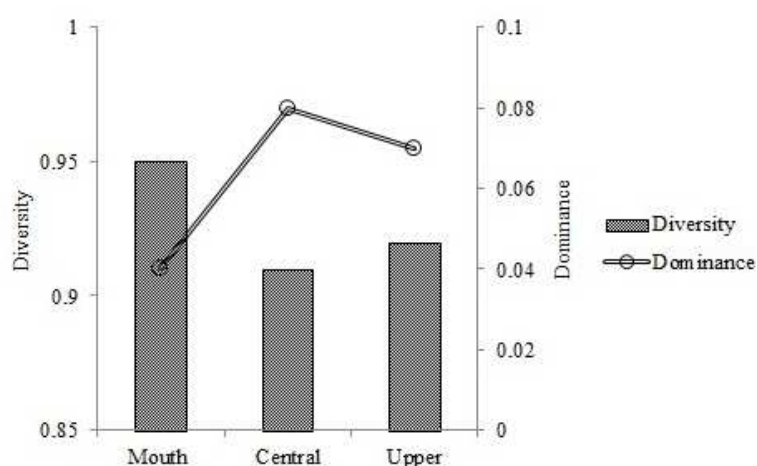


Figura 4*. Diversidade e dominância da assembleia de Diptera: Nematocera de três marismas do estuário da Lagoa dos Patos, durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Diversity** = diversidade; **Dominance** = dominância; **Mouth** = Boca do estuário; **Central** = porção Central do estuário; **Upper** = porção Superior do estuário.

Foram registrados os maiores valores de salinidade entre novembro de 2008 e setembro de 2009. Os meses seguintes registraram valores mais baixos (Fig. 5). A Boca do estuário mostrou-se significativamente mais salgada do que a porção Central e Superior do estuário (Kruskal-Wallis $H = 12,66$; ambos $p < 0,001$), porém não houve diferença significativa entre a porção Central e Superior ($p = 0,11$).

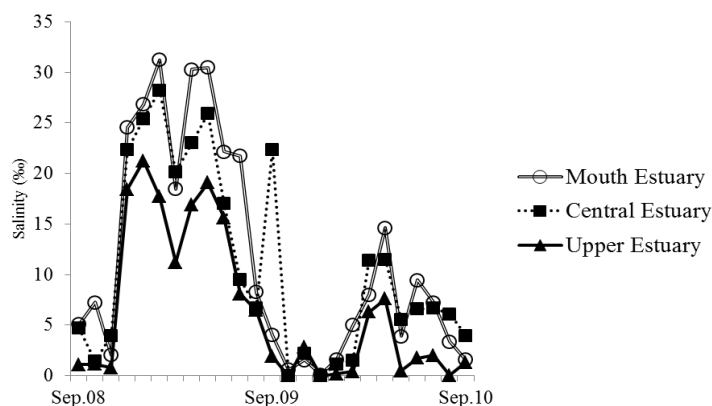


Figura 5*. Flutuação mensal da salinidade das marismas do estuário da Lagoa dos Patos, durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Abundance (Number of specimens)** = Abundância (Número de espécimes); **Sep. (September)** = Setembro; **Mouth Estuary** = Boca do Estuário; **Central Estuary** = porção Central do estuário; **Upper Estuary** = porção Superior do estuário.

A tendência geral observada para a flutuação da riqueza das espécies em relação à salinidade foi a de um hiato entre a salinidade de 12 e 15‰, no qual a riqueza foi nula (Fig.6). No intervalo de 0 a 12‰, foram registradas as maiores riqueza da Boca do estuário e da porção Superior. Houve uma correlação significativa e negativa entre a riqueza e a salinidade neste intervalo ($r = -0,471$; $p < 0,001$; Fig. 7A).

Já no intervalo de 15 a 35‰, a porção Central do estuário apresentou uma riqueza mais expressiva, a porção Superior registra sua menor riqueza e a Boca uma riqueza compatível com as do intervalo anterior. A correlação entre riqueza e salinidade foi positiva e significativa ($r = 0,478$; $p = 0,01$; Fig. 7B).

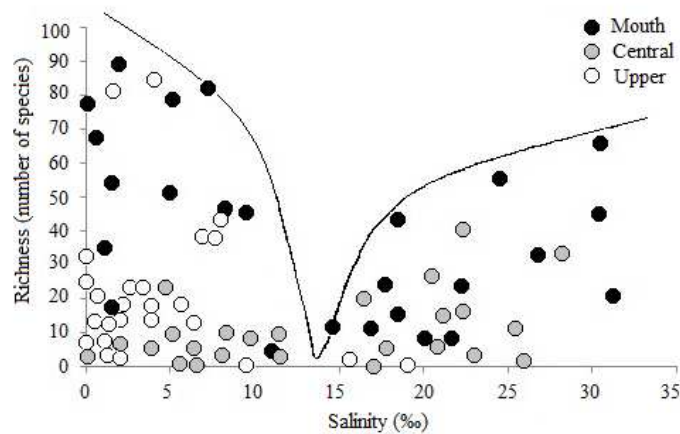


Figura 6*. Diagrama de dispersão entre a riqueza de espécies da assembleia de Diptera: Nematocera e a salinidade das marismas do estuário da Lagoa dos Patos entre o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Richness (Number of species)** = Riqueza (Número de espécies); **Salinity** = Salinidade; **Mouth** = Boca do Estuário; **Central** = porção Central do estuário; **Upper** = porção Superior do estuário.

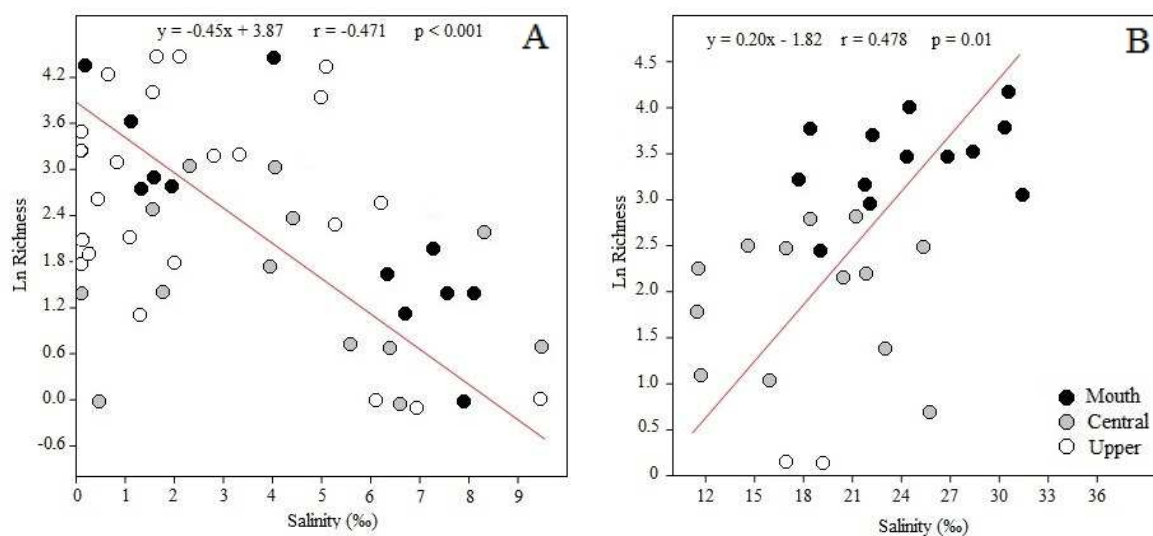


Figura 7*. Regressão linear entre a riqueza de espécies da assembleia de Diptera: Nematocera das marismas do estuário da Lagoa dos Patos e a salinidade. (A) 0 a 11 ‰ e (B) de 12 a 36 ‰ no período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Ln Richness** = Ln Riqueza; **Salinity** = Salinidade.

Comparação entre os componentes faunísticos de água doce e salobra nos nichos tróficos e no uso de habitat

Com base nos resultados da regressão linear, a assembleia de Nematocera foi subdividida em dois componentes: um de água doce, representado pelas espécies coletadas na porção Superior do estuário e um componente de água salobra, representado pelas espécies da porção Central e da Boca do estuário.

O MDS indicou não haver separação entre a estrutura trófica dos componentes de água doce e salobra (Fig. 8). Não foram detectadas diferenças significativas entre os dois componentes (ANOSIM; $R = 0,12$; $p = 0,06$). Os nichos tróficos mais representativos foram os predadores (25,97%), os generalistas (23,02%) e os filtradores (19,69%), seguidos de detritívoros (16,87%), micófagos (8,31%) e herbívoros (6,3%) (SIMPER análise).

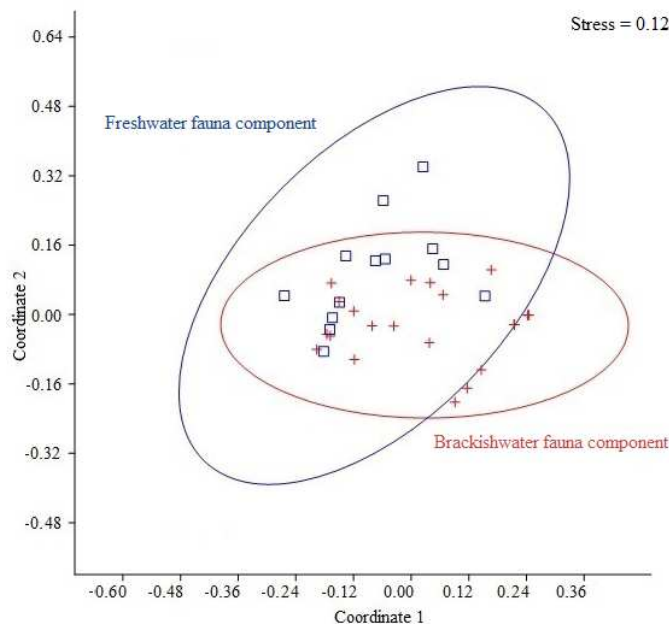


Figura 8*. MDS (Bray-Curtis = 71,4%) da estrutura trófica da assembleia de Diptera: Nematocera das marismas do estuário da Lagoa dos Patos durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Freshwater fauna component** = componente faunístico de água doce; **Brackishwater fauna component** = componente faunístico de água salobra.

Do mesmo modo, o MDS também não separou os componentes faunísticos de água doce e salobra em função do uso do habitat (Fig. 9), bem como não houve diferenças significativas entre eles (ANOSIM; $R = 0,04$; $p = 0,22$). Os habitats mais representativos para a assembleia dos Nematocera das marismas foram os criadouros sombreados (19,62%), os ambientes lênticos (19,15%) e os fitotelmata (16,88%), seguidos de fungos (15,8%), ambientes costeiros (11,58%) e plantas em decomposição (8,17%). Margens vegetadas, ambientes lóticos, sedimentos arenosos e criadouros terrestres contribuem com aproximadamente 9% (SIMPER análise).

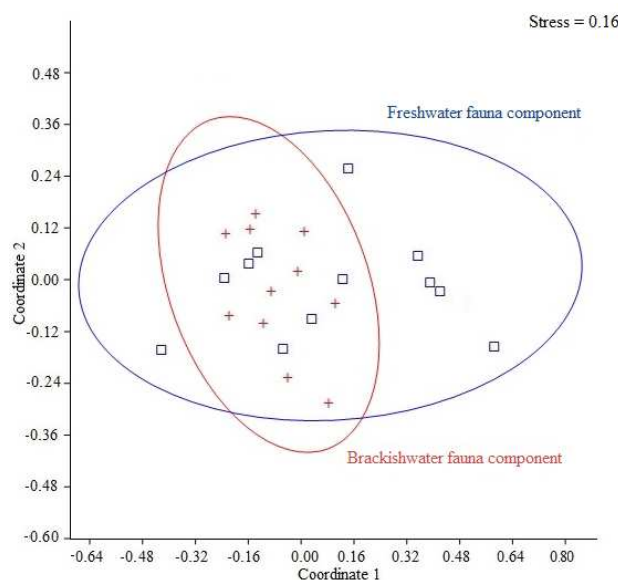


Figura 9*. MDS (Bray-Curtis = 77,27%) do uso do habitat da assembleia de Diptera: Nematocera das marismas do estuário da Lagoa dos Patos durante o período de setembro de 2008 a setembro de 2010.

* **Freshwater fauna component** = componente faunístico de água doce; **Brackishwater fauna component** = componente faunístico de água salobra.

DISCUSSÃO

Efeito da salinidade nos padrões de diversidade e riqueza das espécies

Os valores médios de salinidade mostraram-se significativos apenas entre a Boca do estuário e as demais estações, não sendo significativa a diferença entre a porção Central e a porção Superior do estuário. O trecho compreendido entre a Boca e a porção Central do estuário apresenta nítida influência marinha, porém, a partir da porção Central há mistura com a água mais doce da porção Superior do estuário, o que explicaria as diferenças não significativas (Fairbridge, 1980).

O padrão encontrado neste estudo não corroborou o consenso geral de que a área com maior influência lacustre teria o maior número de espécies,

uma vez que os insetos tem sua origem em ambientes terrestres e dulciaquícolas (Giribet et al., 2004), estando mais adaptados a baixas salinidades. Silverbush et al., (2005) encontraram que a salinidade é um tensor que diminui a riqueza e a diversidade da assembleia de insetos na Bacia do Mar Morto. No entanto, vários autores tem constatado a presença de dípteros em marismas, mesmo em condições hipersalinas, superiores a 40‰ (Teal, 1962; Purer, 1942; Sutcliffe, 1961), o que evidencia que os insetos tem capacidade fisiológica para colonizar ambientes marinhos (Bradley & Phillips, 1975; Colburn, 1988). Assim, é factível que a porção sob maior influência marinha, a Boca do estuário, seja a área com maior riqueza. Além disso, a riqueza de 109 espécies é compatível com o fato de que cerca de 40% da entomofauna de marismas é composta por espécies de Diptera (Cheng, 1976).

O padrão geral de riqueza e diversidade encontrado para a assembleia é de uma região de máxima riqueza e diversidade próxima à Boca do estuário, um ponto de mínima diversidade e riqueza na porção Central e uma região de riqueza intermediária na porção Superior. Do mesmo modo, há um intervalo de riqueza nula entre a salinidade 12 e 15‰, bem como a riqueza apresenta correlação negativa com a salinidade entre 0 e 12‰ e correlação positiva a partir de 15‰, assemelhando-se muito ao “Conceito de Remane”.

No mar Báltico, Remane (1934) encontrou uma zona de *Anteminimum* (área com um número mínimo de taxa) dentro da estreita faixa da salinidade de 5 a 8‰. Dentro desta gama de salinidade, o número de espécies macrozoobentônicas de água salobra atingiu um máximo, enquanto que a riqueza de espécies de organismos de água doce ou de origem marinha estava inclinada em direção a um mínimo. No caso da assembleia de Nematocera, o

Anteminimum foi deslocado para a faixa de 12 a 15‰. Vários autores ao longo das décadas tem debatido esta questão (Boesch et al., 1976; Laprise & Dobson, 1994; Crump et al., 1999; Telesh, 2004), sem chegar a um consenso das razões pelas quais vários organismos aquáticos, tais como peixes (Arndt, 1989), protistas (Gaston, 2000; Furham, 2009), bivalves (Barnes & Gandolfi, 1998), dentre outros apresentam este padrão.

Tem sido argumentado que o Conceito de Remane seja provavelmente uma consequência da competição interespecífica: ecologicamente muitas espécies podem ser restritas aos ambientes de água salobra em muitas áreas, mas nenhuma é realmente restrita fisiologicamente a águas salobras (Day, 1981). Estas espécies também ocorrem em sistemas que tem todas as características ambientais de águas salobras, exceto a salinidade reduzida, ou seja, protegido, raso, rico em detritos e sedimentos moles (Barnes, 1999). A característica fauna de água salobra é um conjunto de espécies de água marinha com diferentes graus de eurihalinidade, que penetram em meios diluídos em graus variáveis, em conjunto com espécies de água doce que podem suportar águas mais salinas (Remane, 1969; Wolff, 1973; Day, 1981; Barnes, 1999), o que faz do ambiente salobro um forte tensor competitivo (Barnes, 1999). Entretanto, esta hipótese não parece se adequar à assembleia de Nematocera, uma vez que a competição entre dípteros imaturos é muito mais observada em condições laboratoriais do que de fato em condições naturais (Gimning, 2002; Von Zuben et al., 2000), pois as larvas tem pequeno tamanho, uma vida relativamente curta no ambiente aquático e raramente apresentam densidades demográficas muito altas.

Sabe-se que a riqueza de espécies em um corpo da água está intimamente relacionada com condições ambientais que são largamente definidas pelo grau de variabilidade nas características físicas e químicas do ambiente (de Jonge, 1974; Michaelis et al., 1992; Attrill, 2002; Dethier et al., 2010), bem como interações biológicas podem desempenhar um papel importante na formação dos padrões dos insetos aquáticos em marismas (Cheng, 1976). Assim, a explicação mais plausível para o *Anteminimum* encontrado para assembleia de Diptera seria uma combinação da variabilidade ambiental com a competição, embora esta última seja mais difícil de comprovar.

O padrão encontrado para os dípteros das marismas parece enquadrar-se melhor na Hipótese da Perturbação Intermediária, que postula que níveis moderados de perturbações podem criar condições que estimulam uma maior diversidade das espécies do que perturbações de níveis baixos e altos (Connell, 1978). Níveis altos de perturbações reduzem a diversidade pela criação de estresses ambientais que excederam as tolerâncias de várias espécies ou sujeitando a comunidade a uma frequência tão alta de perturbações que as espécies de crescimento lento ou colonização lenta sejam excluídas. No outro extremo, perturbações de baixo nível podem reduzir a diversidade permitindo que espécies dominantes excluam espécies menos competitivas. Enquanto isso, níveis de perturbações intermediárias podem estimular maior diversidade de espécies, abrindo habitats para ocupação de espécies menos competitivas.

Neste contexto, a porção Central do estuário seria um ambiente de alta perturbação, onde a salinidade variaria mais bruscamente do que nos dois

extremos. Por exemplo, de Jonge (1974) demonstrou claramente que a diversidade de organismos bentônicos na costa da Holanda foi em grande parte explicada pelo valores extremos (máximo e mínimo) e a variação a longo prazo na salinidade: a diversidade era alta nas bacias de água com um baixo coeficiente de variação das flutuações de salinidade. Para estuários, Attrill (2002) mostrou que o principal fator ambiental que influencia a distribuição dos organismos é a variação da salinidade, em vez de tolerância dos organismos à salinidade. Assim, o *Anteminimum* do intervalo de 12 a 15‰ seria um efeito indireto da variação brusca entre o fluxo marinho e lacustre em torno destes valores que ocorreria na porção Central do estuário.

A Boca do estuário representaria um nível de perturbações intermediárias, que devido à proximidade com o mar está mais sujeita a alterações no nível da maré dinâmica, ao regime dos ventos, entrada de frentes frias, etc., o que seria um habitat propício para o estabelecimento temporário de muitas espécies, explicando ser este o centro de maior riqueza e diversidade. A porção Superior representaria um ambiente de baixa perturbação por estar sob maior influência lacustre e mais protegido de intempéries. Esta graduação explicaria porque em termos de abundância não há diferenças entre os extremos, e porque a dominância é tão similar entre a porção Central e Superior do estuário.

Comparação entre os componentes faunísticos de água doce e salobra nos nichos tróficos e no uso de habitat

Em relação aos nichos tróficos encontrados, os predadores são os mais representativos, indicando a disponibilidade de pequenas presas. Os detritívoros, micófagos e herbívoros estão entre os menos representativos, o que reforça o argumento crítico de alguns autores que sustentam que o uso direto dos detritos de plantas vasculares pelos consumidores estuarinos não tem sido demonstrado satisfatoriamente (Peterson et al., 1985; Onuf, 1987; Claudino et al., 2013). Uma particularidade é que na porção Central do estuário as espécies exclusivas são todas associadas a fungos Ascomycetes ou a plantas em decomposição, o que poderia indicar um papel maior dos detritos nessa área, uma vez que os Ascomycetes estão envolvidos no processo de decomposição da matéria vegetal em marismas (Benner et al., 1984).

Apesar da influência da salinidade nos padrões de riqueza e diversidade, a assembleia de Diptera das marismas mostra-se bastante homogênea, tanto em relação à estrutura trófica, quanto ao uso do habitat. Deste modo, pode-se afirmar que o input marinho registrado na Boca do estuário não é suficiente para alterar a estrutura comum às três porções estuarinas. De uma maneira geral, esta é uma tendência comum em estuários, pois as associações de organismos dentro de cada estuário são bastante homogêneas (Garcia & Vieira, 1997; Vieira et al., 1998).

A sobreposição trófica dos componentes faunísticos de água doce e salobra pode evidenciar que os recursos alimentares requeridos pelas espécies são abundantes, não havendo segregação espacial ao longo do eixo

longitudinal do estuário. Segundo Ross (1986), o alimento é o recurso mais comum na segregação entre espécies, sendo que este pode variar no segmento espaço-temporal e afetar diretamente a composição dos guildas existentes na comunidade. Cameron (1972) constatou que há uma variedade de espécies com estratégias alimentares distintas e que não há evidências de que os insetos de marismas tenham dietas mais generalistas do que os seus equivalentes terrestres ou dulciaquícolas. Isso indica que, ao longo de todo gradiente salino, a especificidade trófica da assembleia tende a ser conservativa, o que poderia indicar que a sobreposição é uma consequência da ocorrência de diversas espécies comuns às três áreas.

Quanto ao habitat, os mais representativos são os criadouros sombreados, devido à grande representatividade dos Psychodidae nas marismas, cujas larvas não sobrevivem se expostas à insolação direta (Quate, 1999). As plantas em decomposição, apesar de muito abundantes, contribuem pouco para a assembleia, apenas 8,17%. A baixa contribuição do detrito vegetal como criadouro deve-se provavelmente ao próprio processo de decomposição em marismas, que resulta em CO₂ e gases de enxofre (Odum, 1988; Barlett & Harriss, 1993), o que torna este habitat inóspito para as larvas (Cheng, 1976).

Assim como nos nichos tróficos, a sobreposição dos dois componentes pode ser entendida como ausência de competição por criadouros. Este padrão foi observado em peixes por diversos autores (Colwell & Futuyma, 1971; Fox, 1987; Ximenes et al., 2011). Estudos sobre o uso do habitat em marismas por dípteros são escassos. Stiling & Stone (1983) detectaram que não há decréscimos óbvios na população de larvas de dípteros que brocam a *Spartina*

devido à competição interespecífica ou alterações críticas na estrutura da assembleia devido à competição por habitat. As características comuns às três marismas estudadas tais como as espécies vegetais dominantes serem as mesmas, o baixo declive, a predominância dos sedimentos finos e anóxicos, fazem das marismas unidades ecossistêmicas muito similares, refletindo num amplo espectro de cada um dos habitats requeridos pela assembleia de Nematocera para completar seu ciclo de vida.

CONCLUSÕES:

A zona de menor diversidade e riqueza da assembleia de Nematocera situa-se na porção Central do estuário.

Os resultados apontam que a salinidade influencia a riqueza de espécies da assembleia de Nematocera no estuário da Lagoa dos Patos, havendo um *Antemininum* no intervalo de 12 a 15 ‰.

Apesar da influência da salinidade nos padrões gerais de abundância e riqueza, a estrutura da assembleia, tanto em termos tróficos como no uso do habitat, mantêm-se conservativa ao longo da Boca do estuário, porção Central e porção Superior.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Alexander, C. P. 1920. The crane flies of New York. Part II. Biology and phylogeny. Memoirs of Cornell University Agricultural Experiment Station 38: 691-1133.
- Amorim, D. S. 1994. A new suprageneric classification of the Scatopsidae (Diptera: Psychodomorpha). Iheringia, Série Zoológica 77: 107-112.
- Arens, W. 1989. Comparative functional morphology of the mouthparts of stream animals feeding on epilithic algae. Archiv für Hydrobiologie – Supplements 83: 253-354.
- Arens, W. 1990. Wear and tear on mouthparts: a critical problem in stream animals feeding on epilithic algae. Canadian Journal of Zoology 68: 1896-1914.
- Armistead, J. S.; Nishimura, N.; Escher, R. L. & Loubinos, L. P. 2008. Larval competition between *Aedes japonicus* and *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae) in simulated rock pools. Journal of Vector Ecology 33: 238-246.
- Arndt, E. A. 1989. Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution, p. 327-338. In: Ryland, J. S. & Tyler, P. A. (eds.). Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms. Olsen & Olsen, Fredensbrog, 469 p.
- Attrill, M. J. 2002. A testable linear model for diversity trends in estuaries. Journal of Animal Ecology 71: 262-269.
- Barlett, K. B. & Harriss, R. C. 1993. Review and assessment of methane emissions from wetlands. Chemosphere 26: 261-320.
- Barnes, R. S. K. 1999. The conservation of brackish-water systems: priorities for the 21st century. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 9: 523-527.
- Barnes, R. S. K. & Gandolfi, S. M. 1998. Is the lagoonal mudsnail *Hydrobia neglecta* rare because of competitively-induced reproductive depression and, if so, what are the implications for its conservation? Aquatic conservation 8: 737-744.
- Barrera, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container- inhabiting *Aedes* mosquitoes. Ecological Entomology 21: 117-127.

- Benner, R.; Newell, S. Y.; Maccubbin, A. E. & Hodson, R. E. 1984. Relative contributions of bacteria and fungi to rates of degradation of lignocellulosic detritus in salt-marsh sediments. *Applied and Environmental Microbiology* 48: 36-40.
- Boesch, D. F.; Diaz, R. J.; Virnstein, R. W. 1976. Effects of Tropical Storm Agnes on soft-bottom macrobenthic communities of the James and York estuaries and the lower Chesapeake Bay. *Chesapeake Science* 17: 246-259.
- Borkent, A. 1993. A world catalogue of fossil and extant Corethrellidae and Chaoboridae (Diptera), with a listing of references to keys, bionomic information and descriptions of each known life stage. *Entomologica Scandinavica* 24: 1-24.
- Bradley, T. J. & Phillips, J. E. 1975. The secretion of hyperosmotic fluid by the rectum of a saline-water mosquito larva, *Aedes taeniorrhynchus*. *Journal of Experimental Biology* 63: 331-342.
- Braks, M. A. H.; Honório, N. A.; Loubinos, L. P.; Lourenço-de-Oliveira, R. & Juliano, S. A. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 130-139.
- Brown, B. V.; Borkent, A.; Cumming, J. M.; Wood, D. M.; Woodley, N. E. & Zumbado, M. A. 2009. *Manual of Central American Diptera*. Vol. 1. NRC Research Press, Ottawa, 714 p.
- Callaway, R. M. & Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Cameron, G. N. 1972. Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities. *Ecology* 53: 58-73.
- Chan, K. L. & Linley, J. R. 1990. Distribution of immature *Atrichopogon wirthi* (Diptera: Ceratopogonidae) on leaves of the water lettuce, *Pistia stratiotes*. *Environmental Entomology* 19: 286-292.
- Chan, K. L. & Linley, J. R. 1991. Distribution of immature *Dasyhelea chani* (Diptera: Ceratopogonidae) on leaves of the water lettuce, *Pistia stratiotes*. *Annals of the Entomological Society of America* 84:61-66.
- Cheng, L. 1976. *Marine Insects*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 581 p.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.

- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 2005. Changes in marine communities – an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd edition. Primer E-Ltd. Plymouth, 144 p.
- Claudino, M. C.; Abreu, P. C. & Garcia, A. M. 2013. Stable isotopes reveal temporal and between-habitat changes in trophic pathways in a southwestern Atlantic estuary. *Marine Ecology Progress Series* 489: 29-42.
- Clements, A. N. 1992. *The Biology of Mosquitoes*. 1st ed. Chapman & Hall. London, 509 p.
- Colburn, E. 1988. Factors influencing species diversity in saline waters of Death Valley, USA. *Developments in Hydrobiology* 44: 215-226.
- Colwell, R. K. & Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- Connel, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1303.
- Costa, C. S. B.; Marangoni, J. C. & Azevedo, A. M. G. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology* 91: 951-965.
- Costa, M. J.; Catarino, F. & Bettencourt, A. 2001. The role of salt marshes in the Myra estuary (Portugal). *Wetlands Ecology and Management* 9: 121 – 134.
- Cordeiro, D.; Bravo, F. & Carvalho, C. J. B. 2011. Taxonomy of Brazilian *Psychoda* Latreille, 1796 (Diptera, Psychodidae) with the description of thirteen new species. *Zootaxa* 3101: 1-37.
- Cunha, M. R. & Moreira, M. H. 1995. Macrobenthos of *Potamogeton* and *Myriophyllum* beds in the upper reaches of Canal de Mira (Ria de Aveiro, NW, Portugal): community structure and environmental factors. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29: 377-390.
- Crump, B. C.; Armbrust, E. V. & Baross, J. A. 1999. Phylogenetic analysis of particle-attached and free-living bacterial communities in the Columbia River, its estuary, and the adjacent coastal ocean. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 3192-3204.
- Day, J. H. 1981. *Estuarine Ecology with particular reference to Southern Africa*. Balkema, Rotterdam, 441 p.
- de Jonge, V. N. 1974. Classification of brackish coastal inland waters. *Hydrobiological Bulletin* 8: 29-39.

- Dethier, M. N.; Ruesink, J.; Berry, H.; Sprenger, A. G. & Reeves, B. 2010. Restricted ranges in physical factors may constitute subtle stressors for estuarine biota. *Marine Environmental Research* 69: 240-247.
- Duckhouse, D. A. 1982. Psychodidae, p. 241-245. In: Hurlbert, S. H.; Figueroa, V. (eds.). *Aquatic Biota of tropical South America Part 1: Arthropoda*. San Diego State University, San Diego, 323 p.
- Fairbridge, R. W. 1980. The Estuary: its definition and geodynamic cycle. In: *Chemistry and Biogeochemistry of Estuaries*. Olausson, E & Cato, I. (eds.), p. 1-35. Interscience Publication, John Wiley and Sons, New York, 452 p.
- Feder, J. L.; Reynolds, K.; Go, W. & Wang, E. C. 1995. Intra e interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae).
- Forattini, O. P. 2002. *Culicidologia médica: identificação, biologia, epidemiologia*. Vol. 2. EDUSP, São Paulo, 549 p.
- Fox, B. J. 1987. Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology* 1: 201-213.
- Freeman, P. 1951. Mycetophilidae. *Diptera of Patagonia and South Chile* 3: 1-188.
- Furham, J. A. 2009. Microbial community structure and its functional implications. *Nature* 459: 193-199.
- Garcia, A. & Vieira, J. P. 1997. Abundância e diversidade da assembleia de peixes dentro e fora de uma pradaria de *Ruppia marítima* L. no estuário da Lagoa dos Patos (RS, Brasil). *Atlântica* 19: 161-181.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Giberson, D. J.; Bilyj, B. & Burgess, N. 2001. Species diversity and emergence patterns of Nematoceros flies (Insecta: Diptera) from three coastal salt marshes in Prince Edward Island, Canada. *Estuaries* 24: 862-874.
- Gimnig, J. E.; Ombok, M.; Otieno, S.; Kaufman, M. G.; Vulule, J. M. & Walker, E. D. 2002. Density-dependent development of *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) larvae in artificial habitats. *Journal of Medical Entomology* 39: 162-172.
- Giribet, G.; Edgecombe, G. D.; Carpenter, J. M.; D'Haese, C. A. & Wheeler, W. C. 2004. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Organisms, Diversity & Evolution* 4: 319-340.

- Gómez-Mestre, I. & Tejedo, 2002. Geographic variation in asymmetric competition: a case study with two larval anuran species. *Ecology* 83: 2102-2111.
- Grueber, W. B. & Bradley, T. J. 1994. The evolution of increased salinity tolerance on larvae of *Aedes* mosquitoes: a phylogenetic analysis. *Physiological Zoology* 67: 566-579.
- Haenni, J. P. 1997. Family Scatopsidae, p. 255-272. In: Papp, L. & Darvas, B. (eds.). *Manual of Palearctic Diptera*, vol. 2. Science Herald, Budapest, 592 p.
- Hutson, A. M.; Ackland, D. M. & Kidd, L. N. 1980. Mycetophilidae (Bolitophilinae, Dityomyiinae, Diadocidiinae, Keroplatinae, Sciophilinae and Manotinae) Diptera, Nematocera. *Handbooks for the identification of British Insects* 9: 1-111.
- James, M. T. 1959. Diptera, p. 1057-1079. In: Edmondson, W. T. (ed.). *Freshwater Biology*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, 1248 p.
- Klots, E. B. 1966. *The new field book of freshwater life*. G. P. Putnam's Sons, New York 398 p.
- Kneidel, K. A. 1984. Competition and disturbance in communities of carrion-breeding Diptera. *Journal of Animal Ecology* 53: 849-865.
- Laprise, R. & Dodson, J. J. 1994. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 107: 67-81.
- Linley, J. R. 1976. Biting midges of mangrove swamps and salt marshes (Diptera: Ceratopogonidae), p. 335-376. In: Cheng, L. (ed.). *Marine Insects*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 581 p.
- MacKenzie, R. 2005. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine salt marsh. *The American Midland Naturalist* 153: 257-269.
- Marangoni, J. C. & Costa, C. S. B. 2010. Caracterização das atividades econômicas tradicionais no entorno das marismas no estuário da Lagoa dos Patos (RS). *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 21: 129-142.
- Matile, L. 1990. Reserches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). *Mémoires du Muséum National d'histoire naturelle, Série A: Zoologie* 148: 1-682.

- Menge, B. A. & Sutherland, J. P. 1987. Community regulation variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130: 730-757.
- Merritt, R. W.; Cummins, K. W. & Berg, M. B. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4th ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, 1158 p.
- Michaelis, H.; Fock, H.; Grotjahn, M. & Post, D. 1992. The status of the intertidal zoobenthic brackish-water species in estuaries of the German Bight. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 201-207.
- Mohrig, W. 2003. Black fungus gnats (Diptera, Sciaridae) of Central America. Part I. *Beiträge zur Entomologie* 53: 1-69.
- Moore, C. G. & Fischer, B. R. 1969. Competition in mosquitoes density and species ratio effects on growth mortality, fecundity and production of a growth retardant. *Annals of the Entomological Society of America* 62: 1325-1331.
- Mosha, F. W. & Mutero, C. M. 1982. The influence of salinity on larval development and population dynamics of *Anopheles merus* Dönitz (Diptera: Culicidae). *Bulletin of Entomological Research* 72: 119-128.
- Patrick, M. L.; Ferreira, R. L.; Gonzales, R. J.; Wood, C. M.; Wilson, R. W.; Bradley, T. J. & Val, A. L. 2002. Ion regulatory patterns of mosquito larvae collected from breeding sites in the Amazon rain forest. *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 215-222.
- Odum, W. E. 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 19: 147-176.
- Onuf, C. P. 1987. The ecology of Mudu Lagoon, California: an estuarine profile. *U. S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 85(7.15). 122 p.
- Oosterbroek, P. 2005. Catalogue of the crane flies of the world. Available at <http://ip30.eti.uva.nl/ccw> (accessed May 2014).
- Peterson, B. J.; Howarth, R. W. & Garritt, R. H. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227: 1361-1363.
- Pupedis, R. J. 1997. Aquatic insects of the west-river and salt marshes of Connecticut. *Yale Forest and Environmental Studies Bulletin* 100: 162-177.
- Quate, L. W. 1999. Taxonomy of Neotropical Psychodidae (Diptera) 3. Psychodines of Barro Colorado Island and San Blas, Panama. *Memoirs Entomology International* 14: 409-441.

- Silverbush, A.; Blaustein, L. & Margalith, Y. 2005. Influence of salinity on aquatic insect structure: a mesocosm experiment in the Dead Sea Basin Region. *Hydrobiologia* 548: 1-10.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. G. 1995. *Biometry*. 3rd ed. Freeman and Company, New York, 887 p.
- Spinelli, G. R. & Wirth, W. W. 1993. Los Ceratopogonidae de la Argentina (Insecta: Diptera). *Fauna de agua dulce de la Republica Argentina*. Vol. 38. Diptera fascículo 3. Ceratopogonidae. PROFADU (CONICET), La Plata, 124 p.
- Steffan, W. A. 1966. A generic revision of the family Sciaridae (Diptera) of America north of Mexico. *University of California Publications in Entomology* 44: 1-77.
- Stiling, P. D. & Strong, D. R. 1983. Weak competition among *Spartina* stem borers, by means of murder. *Ecology* 64: 770-778.
- Sucharit, S.; Tumrasvin, W.; Vutikes, S. & Viraboonchai, S. 1978. Interaction between larvae of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in mixed experimental populations. *The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health* 9: 93-97.
- Sutcliffe, D. W. 1961. Salinity fluctuations and the fauna in a salt marsh with special reference to aquatic insects. *Transactions of the Natural History Society of Northumbria* 14: 37-56.
- Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Zoologischer Anzeiger* 7: 34-74.
- Remane, A. 1969. Wie erkennt man eine genuine brack-wasserart? *Limnologica* 7: 9-21.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 2: 352-358.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43: 614-624.
- Telesh, I. V. 2004. Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasison Neva Estuary: a review of present knowledge and research perspectives. *Marine Pollution Bulletin* 49: 206-219.
- Thomsen, L. 1937. Aquatic Diptera. Part V. Ceratopogonidae. *Memoirs of Cornell University Agricultural Experiment Station* 210: 57-80.
- Vaillant, F. 1989. Les Psychodinae dendrolimnophiles et dendrolimnobiontes paléarctiques et néarctiques (Insecta, Diptera, Nematocera, Psychodidae). *Spixiana* 12: 193-208.

- Vieira, J. P.; Castello, J. P. & Pereira, L. E. 1998. Ictiofauna, p. 60-68. In: Seeliger, U.; Odebrecht, C. & Castello, J. P. (eds.). Os ecossistemas costeiros e marinhos do extremo sul do Brasil. Ecoscientia, Rio Grande, 341 p.
- Vincent, T. L. S.; Scheel, D.; Brown, J. S. & Vincent, T. L. 1996. Trade offs and coexistence in consumer resource models; it all depends on what and where you eat. *The American Naturalist* 148: 1039-1058.
- Von Zuben, C. J.; Stangenhuis, G. & Godoy, W. A. C. 2000. Competição larval em *Chrysomya megacephala* (F.) (Diptera: Calliphoridae): efeitos de diferentes níveis de agregação larval sobre estimativas de peso, fecundidade e investimento reprodutivo. *Revista Brasileira de Biologia* 60: 195-203.
- Wirth, W. W.; Dyce, A. L. & Spinelli, G. R. 1988. An atlas of wing photographs, with a summary of the numerical characters of the Neotropical species of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 25: 1-72.
- Wirth, W. W. & Stone, A. 1956. Aquatic Diptera, p. 372-482. In: Usinger, R. L. (ed.). *Aquatic insects of California*. University of California Press, Berkeley, 508 p.
- Wolda, H. 1980. Seasonality of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 49: 277-290.
- Wolff, W. J. 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zoologische Verhandelingen* 126: 1-242.
- Worthen, W. B.; Mayrose, S. & Wilson, R. G. 1994. Complex interactions between biotic and abiotic factors: effects on mycophagous fly communities. *Oikos* 69: 277-286.
- Wurstbaugh, W. A. 1992. Food-web modification by an invertebrate predator in the Great Salt Lake (USA). *Oecologia* 89: 168-175.
- Ximenes, L. Q. L.; Mateus, L. A. F. & Penha, J. M. F. 2011. Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. *Biota Neotropica* 11: 205-215.

CONCLUSÕES GERAIS DA TESE

Nesta tese, foi feita uma tentativa de abordar questões relevantes a respeito da fauna de Diptera: Nematocera das marismas do estuário da Lagoa dos Patos. Obviamente, restaram muitas lacunas em virtude da abundância e riqueza dos mosquitos, o que torna inviável explanar detalhadamente a biologia de todas as famílias e suas respectivas respostas às variáveis ambientais.

Na primeira questão levantada nesta tese, sobre as espécies de *Culicoides*, foi abordada a influência dos fenômenos ENOS na flutuação populacional destes insetos. Assim, verificou-se que cada uma das espécies apresentou uma resposta distinta: *Culicoides insignis* não foi diretamente influenciada pelo El Niño, porém seus picos de abundância relacionaram-se a períodos quentes e úmidos. *C. venezuelensis* foi mais abundante durante os períodos de El Niño e *C. caridei* teve suas maiores abundâncias registradas na La Niña.

Os resultados sugerem que a correlação positiva de *C. insignis* frente à umidade, temperatura e precipitação relaciona-se a uma maior taxa de emergência nos verões, principalmente nas regiões temperadas, em que há variabilidade na oferta de hospedeiros para o repasto sanguíneo das fêmeas, haja vista que tem a maior distribuição latitudinal das três espécies, do sul dos EUA ao norte da Argentina (Borkent & Spinelli, 2007). *C. venezuelensis*, por sua vez, também tem ampla distribuição, da América Central ao norte da Argentina, porém, a maior parte de seus registros consta de regiões florestadas, tais como a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica, ou de baixas latitudes (Ronderos et al., 2003). A associação a períodos de El Niño reflete

uma adaptabilidade a condições de precipitação e temperatura acima da média para o extremo sul do Brasil, similar ao que é encontrado em regiões equatoriais durante as estações chuvosas. Já *C. caridei* é típica do pampa argentino (Ronderos & Spinelli, 1997). Deste modo, relaciona-se a períodos secos e com ventos mais intensos, característicos da La Niña, condições que reproduzem seu habitat de origem.

O segundo tema abordado enfocou a assembleia de Culicidae e seus padrões de diversidade nas marismas ao longo da variação longitudinal de salinidade: uma estação na Boca do estuário, de influência marinha, uma estação na porção Central do estuário, considerada uma zona de mistura entre águas marinhas e lacustres, e outra na porção Superior do estuário, de influência lacustre (Costa et al., 2003). Além de três estações longitudinais, os dados foram separados conforme o estrato vegetal amostrado: marisma alta ou marisma baixa. Os resultados indicaram uma maior diversidade e menor dominância nas marismas altas, pois a vegetação arbustiva serviria de abrigo para estes mosquitos. Entretanto, o agrupamento hierárquico de Ward agrupou a assembleia pelas áreas amostradas, em vez dos estratos vegetais, demonstrando que os mosquitos superam a heterogeneidade espacial através da amplitude de voo.

Comparativamente, a porção Superior do estuário foi o ponto de maior riqueza e diversidade. A Boca do estuário obteve valores similares aqueles da porção Superior, indicando que os extremos apresentam características semelhantes para a assembleia de Culicidae. A porção Central do estuário, por sua vez, registrou valores discrepantes, sendo o ponto de menor riqueza e diversidade, e por não apresentar nenhuma espécie exclusiva. A espécie

dominante na porção Central, *Culex (Microculex)* sp., é um conhecido habitante de bromélias (Machado-Allison et al., 1986)., não se utilizando da água do estuário para completar o seu ciclo de vida, o que significaria que esta seção não se constituiria num habitat propício ao desenvolvimento de uma ampla fauna de mosquitos.

Em relação à composição, as espécies mais abundantes foram *Cx. (Microculex)* sp., *Psorophora holmbergi* e *Ochletotatus albifasciatus*, indicando um baixo grau de sinantropia da assembleia, o que é um fato relevante, se considerarmos que as marismas do estuário sofrem constantes impactos antrópicos. Além disso, a presença de mosquitos tipicamente continentais na porção Superior do estuário, tais como *Anopheles albitarsis*, *An. darlingi* e *An. lanei* e, por outro lado, de espécies tipicamente costeiras, como *Culex (Carrollia)* sp., *Cx. nigripalpus* e uma maior abundância de *Ochlerotatus taeniorrhynchus* na Boca do estuário, é um forte indicador de que há uma assembleia continental e outra costeira, respectivamente. Por conseguinte, os resultados pressupõem que a salinidade desempenha um importante papel na determinação da distribuição e abundância das espécies de Culicidae e, consequentemente, na estrutura da assembleia, embora esta premissa não tenha sido testada neste capítulo.

Por fim, o terceiro capítulo propôs-se a determinar qual é de fato a influência da salinidade nos Nematocera de marismas, tanto nos padrões de riqueza e diversidade, quanto na estrutura trófica e de uso do habitat. Para tal, o estudo valeu-se de dados da literatura para reconstituir a história de vida dos organismos durante seus estágios larvais, em virtude das armadilhas empregadas capturarem os dípteros adultos. Este estudo constatou,

primeiramente, que as marismas abrigam uma ampla fauna de mosquitos, com 109 espécies identificadas, a maioria delas como morfoespécies, devido à ausência de descrições e levantamentos taxonômicos que viabilizassem a comparação com os espécimes do extremo sul do Brasil.

Os padrões de riqueza e diversidade corroboram o que foi constatado no capítulo anterior para os Culicidae: a porção Central do estuário comporta-se como uma região de mínima riqueza e diversidade em comparação com os extremos.

Investigando como a salinidade pode relacionar-se a este padrão, verificou-se que no intervalo de 0 a 12 ‰ a riqueza tende a diminuir progressivamente, até que entre 12 e 15 ‰ a riqueza é nula. A partir de 15 ‰ a riqueza passa a aumentar novamente. Os resultados apontam que há um *Anteminimum* no intervalo de 12 a 15 ‰, semelhante ao Conceito de Remane (Remane, 1934). Assim, é possível que a porção Central do estuário, por estar sujeita a maior variação entre o fluxo marinho e lacustre oriunda da Boca e da porção Superior do estuário, respectivamente, registre as menores riquezas. Na verdade, o *Anteminimum* seria um efeito indireto da variação brusca na salinidade como evidenciado por outros autores (de Jonge, 1974; Attrill; 2002), que ocorreria com maior frequência no intervalo de 12 a 15 ‰.

Neste capítulo também foi possível constatar que a variação na salinidade ao longo das três porções estuarinas estudadas não altera a composição trófica nem o uso do habitat pela assembleia de Diptera: Nematocera.

Considerando-se os nichos tróficos, os predadores estão entre os mais representativos e detritívoros, micófagos e herbívoros entre os menos representativos, indicando que, de fato, o consumo direto de detritos e das plantas vasculares é pequeno para os dípteros. Entretanto, a cadeia de detritos parece ser mais importante na porção Central do estuário, em virtude de todas as espécies exclusivas serem vinculadas a fungos ou a plantas em decomposição. Contudo, quando analisados em conjunto os componentes faunísticos de água doce e água salobra houve sobreposição, que pode ser resultante da baixa competição interespecífica por recursos alimentares.

Similarmente à demanda trófica, foi observado que o detrito vegetal contribui muito pouco como criadouro para os dípteros, apenas 8,17%, provavelmente pelo próprio processo de degradação em marismas, que resulta em um ambiente inóspito para as larvas (Cheng, 1976; Odum, 1988; Barlett & Harriss, 1993). Do mesmo modo, a disponibilidade de criadouros, bem como a homogeneidade fisiográfica das marismas pode ter resultado na sobreposição de uso de habitat.

Em virtude da necessidade de abordagens futuras para o entendimento do papel dos dípteros nas marismas, recomenda-se:

- i) a realização de levantamentos em marismas com outros métodos de amostragem, tais como armadilhas de emergência, armadilhas de luz ultra-violeta, Shannon, etc. que possibilitariam a captura de um espectro maior de espécies, bem como novas abordagens ecológicas. Para este estudo, também é recomendável ampliar o

número de estações de coleta, efetuando-se uma demarcação biogeográfica mais precisa dos mosquitos;

- ii) o estabelecimento de convênios com instituições de excelência na taxonomia de dípteros no Brasil e na América do Sul, para que as morfoespécies coletadas sejam devidamente identificadas ou descritas, ampliando a área de ocorrência de diversas espécies, bem como o status de conhecimento de várias famílias pouco estudadas, tais como os Sciaroidea;
- iii) focar as abordagens de respostas ambientais em grupos típicos de climas frios, a exemplo dos Tipulomorpha, a fim de que relações entre mudanças climáticas e a riqueza de grupos estenotérmicos possa ser estabelecida;
- iv) efetuar estudos de ecologia trófica de dípteros utilizando-se isótopos estáveis ao longo do estuário, para refinar o conhecimento do papel dos mosquitos na cadeia trófica aquática das marismas;
- v) divulgar em periódicos especializados os achados sobre espécies responsáveis por zoonoses.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Adam, P. 1993. Saltmarsh Ecology. Cambridge University Press, New York, 461p.
- Armistead, J. S.; Nishimura, N.; Escher, R. L. & Loubinos, L. P. 2008. Larval competition between *Aedes japonicus* and *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae) in simulated rock pools. Journal of Vector Ecology 33: 238-246.
- Attrill, M. J. 2002. A testable linear model for diversity trends in estuaries. Journal of Animal Ecology 71: 262-269.
- Barlett, K. B. & Harriss, R. C. 1993. Review and assessment of methane emissions from wetlands. Chemosphere 26: 261-320.
- Barrera, R. 1996. Competition and resistance to starvation in larvae of container- inhabiting *Aedes* mosquitoes. Ecological Entomology 21: 117-127.
- Becker, P. 1961. Observations on the life cycle and immature stages of *Culicoides circumscriptus* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B 67: 363-386.
- Belkin, J. N.; Schick, R. X. & Heinemann, S. J. 1968. Mosquito studies (Diptera, Culicidae). XI. Mosquitoes originally described from Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay, Peru and Uruguay. Contributions of the American Entomological Institute 4, 9-29.
- Boer, P. J. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. Oecologia 50: 39-53.
- Bolico, C. F.; Oliveira, E. A.; Gantes, M. L.; Dumont, L. F. C.; Carrasco, D. S. & D'Incao, F. 2012. Mirmecofauna (Hymenoptera, Formicidae) de duas marismas do estuário da Lagoa dos Patos, RS: Diversidade, flutuação de abundância e similaridade como indicadores de conservação. Entomobrasilis 5: 11-20.
- Borkent, A. & Spinelli, G. R. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Insecta: Diptera), p. 1-196. In: Adis, J.; Arias, J. R.; Rueda-Delgado, G. & Wantzen, K. M. (eds.). Biodiversity in Latin America. Pentsoft Publishers, Moscow, 196 p.

- Braks, M. A. H.; Honório, N. A.; Loubinos, L. P.; Lourenço-de-Oliveira, R. & Juliano, S. A. 2004. Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 130-139.
- Breidenbaugh, M. S.; Clark, J. W.; Brodeur, R. M & Szalay, F. A. 2009. Seasonal and diel patterns of biting midges (Ceratopogonidae) and mosquitoes (Culicidae) on the Parris Island Marine Corps Recruit Depot. *Journal of Vector Ecology* 34: 129-140.
- Bucher, E. H. 2006. Mosquitos de Mar Chiquita, p. 295-299. In: Bucher, E. H. (ed.). Bañados del río Dulce y laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina, 342 p.
- Callaway, R. M. & Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Chapman, M. G. & Roberts, D. E. 2004. Use of seagrass wrack in restoring disturbed Australian saltmarshes. *Ecological Management & Restoration* 5: 183-190.
- Cheng, L. 1976. Marine Insects. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 581 p.
- Chung, C. 1993. Thirty years of ecological engineering with *Spartina* plantations in China. *Ecological Engineering* 2: 261-289.
- Clements, A. N. 1992. The Biology of Mosquitoes. 1st ed. Chapman & Hall. London, 509 p.
- Coimbra, F. L. & Costa, C. S. B. 2006. Mapeamento digital dos microhabitats de dunas e marismas da costa do Rio Grande do Sul através de imagens de satélite e fotografias aéreas. In: Encontro Nacional de Gerenciamento Costeiro – ENCOGERCO 2006, Florianópolis, Agência Brasileira de Gerenciamento Costeiro, Anais, trabalho 9, p. 1-4.
- Consoli, R. A. G. B. & Oliveira, R. L. 1994. Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil. Editora FIOCRUZ, Rio de Janeiro, 225 p.
- Costa, C.S.B. & Davy, A. J. 1992. Coastal salt marsh communities of Latin America, p. 179-199. In: Seeliger, U. (ed.). Coastal plant communities of Latin America. Academic Press, San Diego, 391 p.
- Costa, C. S. B.; Seeliger, U; Oliveira, C. P.L. & Mazo, A. M.M. 1997. Distribuição, funções e valores das marismas e pradarias submersas no estuário da Lagoa dos Patos (RS, Brasil). *Atlântica* 19: 65-83.

- Costa, C. S.B. 1998. Fluxo de energia e habitats no estuário da Lagoa dos Patos: marismas irregularmente alagadas, p. 82-87. In: Seeliger, U.; Odebrecht, C. & Castello, J. P. (eds.). Os Ecossistemas Costeiros e Marinhos do Extremo Sul do Brasil. Ecoscientia, Rio Grande, 341 p.
- Costa, C. S. B.; Marangoni, J. C. & Azevedo, A. M. G. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology* 91: 951-965.
- Costa, M. J.; Catarino, F. & Bettencourt, A. 2001. The role of salt marshes in the Myra esrtuary (Portugal). *Wetlands Ecology and Management* 9: 121 – 134.
- Daiber, F. C. 1974. Salt marsh plants and future coastal salt marshes in relation to animals, p. 475 – 508. In: Reimold, R. J. & Queen, W. H. (eds.). *Ecology of Halophytes*. Academic Press Inc., New York, 605 p.
- Dale, P. E. R.; Knight, J.; Kay, B. H.; Chapman, H.; Ritchie, S. A. & Brown, M. D. 2008. Habitat characteristics and eggshell distribution of the salt marsh mosquito *Aedes vigilax*, in marshes in subtropical eastern Australia. *Journal of Insect Science* 8: 1-8.
- de Jonge, V. N. 1974. Classification of brackish coastal inland waters. *Hydrobiological Bulletin* 8: 29-39.
- Dummel, K.; Oliveira, E. A.; Zardo, C. M. L. & D’Incao, F. 2011. Variação de abundância, diversidade ecológica e similaridade de Coleoptera (Insecta) entre restinga e marisma do estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande, RS. *Entomobrasilis* 4: 39-44.
- Feder, J. L.; Reynolds, K.; Go, W. & Wang, E. C. 1995. Intra e interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae).
- Finch, O. D.; Krummen, H. 2007. Zonation of spiders (Aranae) and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in island salt marshes at the North Sea coast. *Wetlands Ecology and Management* 15: 207-228.
- Forattini, O. P.; Rabello, E. X. & Pattoli, D. 1958. Culicoides da região Neotropical (Diptera: Ceratopogonidae). II – Observações sobre a biologia em condições naturais. *Arquivos da Faculdade de Higiene e Saúde Pública da Universidade de São Paulo* 12: 1-52.
- Forattini, O. P. 1965. *Entomologia Médica*, vol. 2: Culicini – *Culex*, *Aedes*, *Psorophora*. EDUSP, São Paulo, 506 p.
- Forattini, O. P. 2002. *Culicidologia médica: identificação, biologia, epidemiologia*. Vol. 2. EDUSP, São Paulo, 864 p.

- FUNASA. 2004. Manual de Saneamento. 3ª Edição Revisada. Fundação Nacional de Saúde, Brasília, 408 p.
- Gantes, M. L.; Carrasco, D. S. & D’Incao. 2013. First record of Lepidoptera in Southern Brazilian Salt Marshes. *Entomobrasilis* 6: 160-161.
- Garcia, A. M. & Vieira, J. P. 2001. O aumento da diversidade de peixes no estuário da Lagoa dos Patos durante o episódio de El Niño 1997-1998. *Atlântica* 23: 85-96.
- Giberson, D. J.; Bilyj, B. & Burgess, N. 2001. Species diversity and emergence patterns of Nematocorous flies (Insecta: Diptera) from three coastal salt marshes in Prince Edward Island, Canada. *Estuaries* 24: 862-874.
- Gonçalves-Alvim, S. J. & Fernandes, G. W. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four Neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 10: 79-98.
- Gröning, J.; Krause, S. & Hochkirch, A. 2006. Habitat preferences of an endangered insect preferences, Cepro’s ground-hooper (*Tetrix ceperoï*). *Ecology Research* 22: 767-773.
- Hemminga, M. A. & van Soelen, J. 1988. Estuarine gradients and the growth and development of *Agapanthia villosoviridescens* (Coleoptera), a stemborer of the salt marsh halophyte *Aster tripolium*. *Oecologia* 77: 307-312.
- Hines, J.; Lynch, M. E. & Denno, R. F. 2005. Sap-feeding insect communities as indicator of habitat fragmentation and nutrient subsidies. *Journal of Insect Conservation* 9: 261-280.
- Hobach, W. W.; Svatos, T. M.; Spomer, S. M. & Higley, L. G. 1999. Trap colour and placement effects estimates of insects family level and diversity in a Nebraska Salt Marsh. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 393-402.
- Isaach, J. P.; Costa, C. S. B.; Rodriguez-Gallego, L.; Conde, D.; Escapa, M.; Gagliardini, D. A. & Iribarne, O. O. 2006. Distribution of salt marsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradiente on the South-west Atlantic coast. *Journal of biogeography* 33: 888-900.
- Karl, D. M.; Leteller, R.; Hebel, D.; Tupas, L.; Dore, J.; Christian, J. & Winn, C. 1995. Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-92 El Niño. *Nature* 373: 230-234.
- Kneidel, K. A. 1984. Competition and disturbance in communities of carrion-breeding Diptera. *Journal of Animal Ecology* 53: 849-865.

- Kettle, D. S. & Lawson, W. H. 1952. The early stages of British biting midges *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) and allied genera. *Bulletin of Entomological Research* 43: 421-467.
- Kline, D. L. & Axtell, R. C. 1976. Salt marshes *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae): Species, seasonal abundance and comparisons of trapping methods. *Mosquito News* 36: 1-10.
- Kratzer, E. B. & Batzer, D. P. 2007. Spatial and temporal variation in aquatic macroinvertebrates in the Okefenokee swamp, Georgia, USA. *Wetlands* 27: 127-140.
- Linley, J. R. 1976. Biting midges of mangrove swamps and salt-marshes (Diptera: Ceratopogonidae), p. 335-376. In: Cheng, L. *Marine Insects*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 581 p.
- Linley, J. R.; Hoch, A. L. & Pinheiro, F. P. 1983. Biting midges and human health. *Journal of Medical Entomology* 20: 347-364.
- Machado-Alisson, C. E.; Barrera, R.; Delgado, L.; Gómez-Cova, C. & Navarro, J. C. 1986. Mosquitos (Diptera: Culicidae) de los fitotelma de Panaquire, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 12: 1-12.
- MacKenzie, R. 2005. Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine salt marsh. *The American Midland Naturalist* 153: 257-269.
- Marangoni, J. C. & Costa, C.S. B. 2010. Caracterização das atividades econômicas tradicionais no entorno das marismas no estuário da Lagoa dos Patos (RS). *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 21: 129-142.
- Merritt, R. W.; Cummins, K. W. & Berg, M. B. 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 4th ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, 1158 p.
- Moore, C. G. & Fischer, B. R. 1969. Competition in mosquitoes density and species ratio effects on growth mortality, fecundity and production of a growth retardant. *Annals of the Entomological Society of America* 62: 1325-1331.
- Odebrecht, C.; Abreu, P. C.; Bemvenuti, C. E.; Copertino, M.; Muelbert, J. H.; Vieira, J. P. & Seeliger, U. 2010. The Patos Lagoon estuary, Southern Brazil: Biotic responses to natural and anthropogenic impacts in the last decades (1979-2008), p. 433-455. In: Kennish, M. J. & Paerl, H. W. (eds.). *Coastal lagoons: critical habitats of environmental change*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 541 p.
- Odum, W. E. 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 19: 147-176.

- Pennings, S. C. & Bertness, M. D. 2001. Salt marshes communities, p. 289-316. In: Bertness, M. D.; Gaines, D. & Hay, M. (eds.). Marine Community Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, USA, 550 p.
- Piscart, C.; Usseglio-Polatera, P.; Moreteau, J. C. & Beisel, J. N. 2006. The role of salinity in the selection of biological traits of freshwater invertebrates. *Archiv für Hydrobiologie* 166: 185-198.
- Polis, G. A.; Hurd, S. D.; Jackson, C. T. & Pinheiro, F. S. 1997. El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology* 78: 1884 – 1897.
- Pupedis, R. J. 1997. Aquatic insects of the west-river and salt marshes of Connecticut. *Yale Forest and Environmental Studies Bulletin* 100: 162-177.
- Rand, T. A. 2002. Variation in insect herbivory across a salt marsh tidal gradient influences plant survival and distribution. *Oecologia* 132: 549-558.
- Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Zoologischer Anzeiger* 7: 34-74.
- Ronderos, M. M. & Spinelli, G. R. 1997. *Culicoides patagoniensis* n. sp. del sur de Argentina y Chile (Diptera: Ceratopogonidae). *Gayana Zoologica* 61: 33-39.
- Ronderos, M. M.; Greco, N. M. & Spinelli, G. R. 2003. Diversity of biting midges of the genus *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) in the Area of the Yacyretá Dam Lake between Argentina and Paraguay. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 19-24.
- Ronderos, M. M.; Spinelli, G. R.; Larger, I. & Díaz, F. 2003. La importância sanitária de los jejenos del gênero *Culicoides* (Diptera: Nematocera) em la Argentina. *Entomología y Vectores* 10: 601-612.
- Rueda, L. M.; Gardner, R. C. 2003. Composition and adult activity of salt-marsh mosquitoes attracted to 1-octen-3-ol, carbon dioxide, and light in Topsail Island, North Carolina. *Journal of the American Control Association* 19: 166-169.
- Santos, C. L. T. & Bemvenuti, C. E. 2012. Colonização de organismos incrustantes sésseis e perfurantes em substrato artificial na região estuarina da Lagoa dos Patos, sob a influência do fenômeno El Niño. *Tropical Oceanography* 40: 104-108.
- Seeliger, U.; Cordazzo, C. & Barcellos, L. 2004. Areias do Albardão: um guia ecológico ilustrado do litoral no extremo sul do Brasil. *Ecoscientia*, Rio Grande, 96 p.

- Silva, N. A. P.; Frizzas, M. R. & Oliveira, C. M. 2011. Seasonality in insect abundance in "Cerrado" of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 79-87.
- Silverbush, A.; Blaustein, L. & Margalith, Y. 2005. Influence of salinity on aquatic insect structure: a mesocosm experiment in the Dead Sea Basin Region. *Hydrobiologia* 548: 1-10.
- Spinelli, G. R. & Wirth, W. W. 1993. Los Ceratopogonidae de la Argentina (Insecta: Diptera), p. 1-124. In: Castellano, Z. (ed.). *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. Estudio Sigma, Buenos Aires, 124p.
- Stone, A. & Hair, J. A. 1968. A new *Culex* (Melanoconion) from Florida (Diptera, Culicidae). *Mosquito News* 28, 39-41.
- Sucharit, S.; Tumrasvin, W.; Vutikes, S. & Viraboonchai, S. 1978. Interaction between larvae of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in mixed experimental populations. *The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health* 9: 93-97.
- Townes, H. 1972. A lightweight malaise trap. *Entomological News* 83: 239-247.
- Veggiani Aybar, C. A.; Dantur Juri, M. J.; Santana, M.; Lizarralde de Grosso M. S. & Spinelli, G. R. 2012. The spatio-temporal distribution patterns of biting midges of the genus *Culicoides* in Salta province, Argentina. *Journal of Insect Science* 12: 1-10.
- Vincent, T. L. S.; Scheel, D.; Brown, J. S. & Vincent, T. L. 1996. Trade offs and coexistence in consumer resource models; it all depends on what and where you eat. *The American Naturalist* 148: 1039-1058.
- Wirth, W. W. & Dyce, A. L. 1985. The current taxonomic status of the *Culicoides* vectors of bluetongue viruses, p. 1-746. In: Barber, T. L. & Jochim, M. M. (eds.). *Bluetongue and Related Arboviruses*. Alan R. Liss, New York, 746 p.
- Wolda, H. 1998. Insects seasonality, why? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 19: 1-18.

Anexo I

Abundance of *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) species in salt marshes of the Patos Lagoon estuary, Rio Grande do Sul, Brazil: influence of climatic variables

Daiane Carrasco, Maria Luiza Felipe-Bauer, Luís Felipe Cestari Dumont,
Fernando D’Incao

Aceito em 03/5/2014 pelo periódico PANAMJAS

Abundance of *Culicoides* (Diptera, Ceratopogonidae) species in salt marshes of the Patos Lagoon estuary, Rio Grande do Sul, Brazil: influence of climatic variables

Running head: Climate impact on *Culicoides* abundance

D. CARRASCO¹; M. L. FELIPPE-BAUER²; L. F. DUMONT³; F. D'INCAO³

¹Graduate Program in Biological Oceanography – Federal University of Rio Grande [Universidade Federal do Rio Grande] – FURG, Institute of Oceanography. Av. Itália, Km 8, s/n. Bairro Carreiros CEP.: 96203-000, Rio Grande – RS, Brazil. E-mail: daiane_carrasco@hotmail.com

²Diptera Laboratory, Oswaldo Cruz Institute – FIOCRUZ, Rio de Janeiro, Brazil.

³Laboratory of Decapod Crustaceans, Oceanography Institute – FURG, Rio Grande, Brazil

Abstract

Salt marshes are intertidal areas with vegetation dominated by grasses, rushes and sedges, where many Diptera occur due to the abundance of substrates available for their development. *Culicoides* are common in such habitats and are known for being a nuisance to man and domestic animals. This study aimed to investigate the relationships between temporal variability in *Culicoides* species in salt marshes and climate variables. Samples were collected on Torotama Island (31°53'33"S; 052°14'33"W), Pólvora Island (32°02'01"S; 052°10'45"W) and the West Breakwater of the Rio Grande (32°10'65"S; 052°08'52"W) from September 2008 to September 2010. Two malaise traps were set in each area. Interactions between the temporal fluctuations in *Culicoides* species populations and environmental variables were assessed using Spearman correlation and canonical correlation analysis. The three species sampled in this study were *Culicoides insignis* Lutz, *Culicoides venezuelensis* Ortis and Misa, and *Culicoides caridei* Brethes. *C. insignis* was found throughout the sampling period; *C. venezuelensis* was associated with El Niño periods, and *C. caridei* was associated with La Niña periods. The variables humidity, temperature, precipitation and wind speed influenced the species' temporal variations. **Keywords:** biting midges, El Niño, La Niña, precipitation, seasonality, temperature.

Resumo

Marismas são áreas intermareais com vegetação dominada por gramíneas, juncos e ciperáceas, onde vários dípteros ocorrem devido à abundância de substratos para o seu desenvolvimento. *Culicoides* são comuns nesse tipo de habitat e são conhecidos pelo incômodo que causam ao homem e aos animais domésticos. O objetivo do trabalho foi investigar as relações existentes entre a variabilidade temporal das espécies de *Culicoides* nas marismas e as variáveis climáticas. As coletas foram efetuadas na Ilha da Torotama (31°53'33"S; 052°14'33"W), na Ilha da Pólvora (32°02'01"S; 052°10'45"W) e no Molhe Oeste da Barra de Rio Grande (32°10'65"S; 052°08'52"W), de setembro de 2008 a setembro de 2010. Foram utilizadas duas armadilhas malaises instaladas em cada área. As interações entre a flutuação populacional das espécies de *Culicoides* e as variáveis ambientais foram investigadas através da correlação de Spearman e pela análise de correlação canônica. As três espécies coletadas no estudo foram *Culicoides insignis* Lutz, *Culicoides venezuelensis* Ortis e Misa e *Culicoides caridei* Brethes. *C. insignis* foi coletada durante todo o período amostral; *C. venezuelensis* esteve associada a períodos de El Niño e *C. caridei* de La Niña. As variáveis condicionantes na variabilidade temporal das espécies foram umidade e temperatura ambiente, precipitação e velocidade do vento.

Palavras-chave: maruins, El Niño, La Niña, precipitação, sazonalidade, temperatura.

Introduction

Salt marshes are intertidal areas that are usually located in coastal lagoons and estuaries in temperate and subtropical regions, are periodically flooded by salt water and have vegetation dominated by grasses, rushes and sedges (Costa *et al.* 1997). Salt stress exerts a strong selective pressure on the species present. Species of the same genera of grasses and rushes and animals such as crabs are frequently found in widely separated geographical regions (Chapman 1960, Cooper 1974). Likewise, biting midge species of the genus *Culicoides* Latreille are found in this habitat type in many regions of the world (Kettle & Lawson 1952, Forattini *et al.* 1958, Becker 1961, Kline & Axtell 1977).

Some *Culicoides* species are known to be vectors of protozoa and nematodes for birds and mammals and to be vectors of viruses for humans and wild and domestic ruminants. Thus, these species are engaged in disease transmission to humans and animals (Linley *et al.* 1983). The Bluetongue and Oropouche (OROV) viruses are the main midge-transmitted diseases of veterinary and medical significance (Wirth & Dyce 1985, Pinheiro *et al.* 1998, Mellor *et al.* 2000, Ronderos *et al.* 2003a). The presence of these insects may be a risk factor for cattle ranching in this region.

Many authors have investigated the relationships between *Culicoides* species and the environmental variables responsible for the species' seasonal fluctuations. Maia-Herzog *et al.* (1988), in studies conducted in the state of Rio de Janeiro, observed an inverse relationship between *Culicoides* abundance and rainfall. The authors observed no correlation between temperature and humidity in species emergence. Silva *et al.* (2001) report higher *Culicoides* abundance during low precipitation periods preceded by heavy rains. In contrast, Sherlock & Guitton (1965), in Bahia state, and De Barros *et al.* (2007), in Maranhão state, reported higher abundance during the colder and rainier months. Breidenbaugh *et al.* (2009), studying Ceratopogonidae assemblies in salt marshes from South Carolina, USA, observed a higher correlation between the presence of some species and high rainfall, while other species were present during dry periods. These studies demonstrate that *Culicoides* species are sensitive to fluctuations in rate precipitation, generally coordinating the emergency period with high rainfall.

El Niño events are associated with excessive rainfall in southern Brazil, Uruguay and northeastern Argentina (Garcia *et al.* 2003, 2004). The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the clearest signal of interannual climate variability. Its warm (El Niño) and cold phases (La Niña) lead to worldwide climate anomalies (Trenberth 1997). The abundance of terrestrial insect population can double in response to El Niño and reduce drastically in the subsequent dry period (Holmgren *et al.* 2001). According to Peck (1994), El Niño periods favor flying insect activity due to humid conditions and strong winds, which are typical of this event. There is

evidence that climate variability influences the life cycle of many mosquito species, as well as pathogen transmission (Kovats 2000).

Despite the health significance of *Culicoides* species, there are currently no relevant publications on the bionomics of these vectors in Brazilian salt marshes. Considering the above information, this study aimed to evaluate the potential temporal variations in *Culicoides* species abundance in the area that are possibly caused by the ENSO phenomenon, considering the environmental variables of temperature, relative humidity and rainfall, under the hypothesis that higher abundances of *Culicoides* are positively related to El Niño periods.

Materials and methods

Study area

The coastal region of Rio Grande do Sul state has a subtropical maritime climate. Temperatures range from 17 to 32°C (mean of 24.5°C) in summer and from 6 to 17°C (mean of 11.5°C) in winter, and the rainfall is 1,317 mm/year. According to the Köppen classification, the climate in the region is type Cfa, i.e., a temperate climate with well-distributed rainfall throughout the year and harsh summers (Vieira 1983).

In Rio Grande do Sul, 95% of the salt marshes are found in the Patos Lagoon estuary (Costa & Davy 1992). According to Costa (1998), the degree of flooding in the salt marshes of the Patos Lagoon estuary determines the differences among the communities that use the marshes. The low-salt marshes are flooded more than 40% of the time and are dominated by *Spartina alterniflora* Loisel, *Scirpus maritimus* Kük and *Scirpus olneyi* A. Gray. Medium-salt marshes are subject to flooding 10-25% of the time and have characteristic *Spartina densiflora* Brongn and *S. olneyi* coverage. High-salt marshes remain flooded less than 10% of the year and are dominated by a dense *Juncus kraussii* Hochst and *Myrsine parvifolia* A. DC cover.

Sampling was carried out in three salt marshes of the Patos Lagoon estuary, Rio Grande, RS (Fig. 1): Torotama Island (31°53'33"S; 052°14'33"W), Pólvora Island (32°02'01"S; 052°10'45"W) and the West Breakwater of Rio Grande (32°10'65"S; 052°08'52"W).

Sampling

Samples were collected from September 2008 to September 2010 for a total of 25 months. Two malaise traps were set in each area; one in the high-salt marsh stratum and the other on the low-salt marsh stratum. Collector cup removal was carried out every 15 days for a total of 12 samples per month. Specimens were preserved in 70% alcohol, taken to the laboratory, sorted and identified based on the *Culicoides* Atlas of Wirth *et al.* (1988). The biological material was stored in the FIOCRUZ Collection of Ceratopogonidae (Coleção de Ceratopogonidae da FIOCRUZ – CCER), Rio de Janeiro (RJ), Brazil.

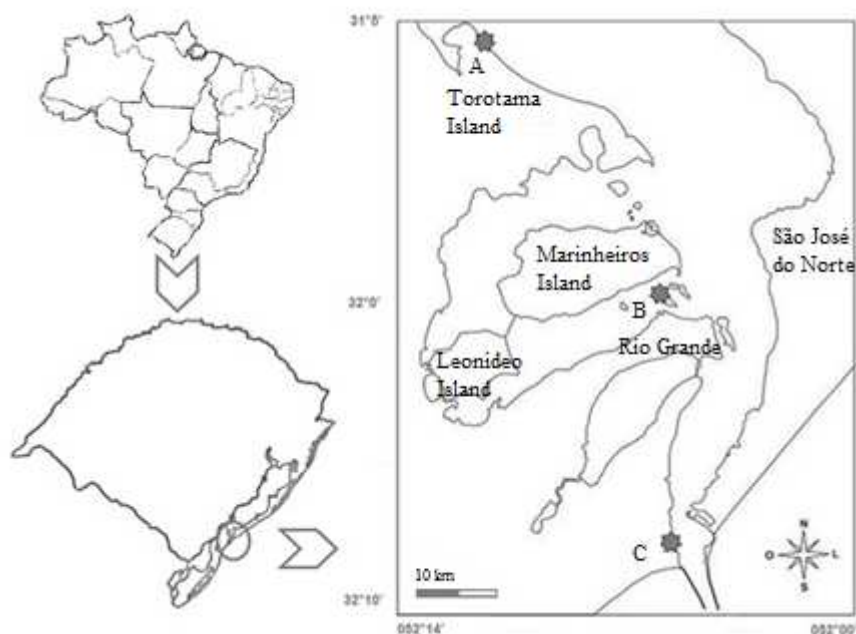


Figure 1. Patos Lagoon estuary, Rio Grande, RS. Sampling sites: A) Torotama Island; B) Pólvora Island; C) West Breakwater. Source: Decapod Crustaceans Laboratory, Institute of Oceanography – FURG.

Environmental data

The environmental variables of temperature, relative humidity, rainfall and wind speed were obtained from the INMET (National Institute of Meteorology – *Instituto Nacional de Meteorologia*) database, station A802 (32°04'43"S; 052°10'03"W) at an average distance of 15 km from the sampled sites. Salinity values of the Patos Lagoon estuary, Rio Grande, RS, were supplied by the Program for Long-Term Ecological Studies (*Programa de Estudos Ecológicos de Longa Duração* – PELD). Daily measurements were transformed into monthly averages, except for precipitation, for which the accumulated value for the month was used.

To test the influence of the El Niño/La Niña Southern Oscillation (ENSO) phenomenon, the Multivariate ENSO Index (M.E.I.) was used. This index is based on the six main variables observed over the tropical Pacific: sea-level pressure; zonal and meridional components of the surface wind; sea surface temperature; surface air temperature; and the total cloudiness fraction of the sky (Wolter 2012). On a scale from -6 to 6, negative indices indicate La Niña influence, and positive values indicate El Niño influence. Values between -0.5 and 0.5 are considered neutral periods.

Data analysis

Spearman correlation analysis was used to measure the strength of the relationship between environmental variables and the abundance of *Culicoides* species due to the lack of a normal distribution in the data. The significance level was set at 5%.

A canonical correspondence analysis (CCA) was performed to assess the influence of the ENSO on the species' temporal variability. The CCA enables a direct gradient analysis, explaining the species' distribution in relation to the environmental variables (Ter Braak 1986, 1987). Two matrices were developed: a matrix for the mean abundance values of each species per month sampled and an environmental matrix including mean temperature, relative humidity, wind speed, salinity and accumulated rainfall for each month. The variables were tested considering a 5% significance level before being included in the analysis. The analysis was performed using the CANOCO software for Windows 4.5 (Ter Braak & Smilauer 2002).

For both the Spearman correlation and CCA, the mean species abundance was square root transformed to stabilize the data variance (Zar 1999). Because the environmental variables had different units, they were standardized by the $Z = [(x-\mu)/\sigma]$ score, where x was the sample mean, μ was the population mean and σ was the standard deviation of the population. This procedure was carried out to avoid distortions due to the range of magnitude of the variables (Ter Braak 1986).

Results

Environmental parameters

September 2008 to February 2009 was a La Niña period as indicated by M.E.I., and the following months (March and April) were neutral. From May 2009 to March 2010, an El Niño period was detected. The subsequent months (April and May 2010) were neutral (Figs. 2A-2E).

The monitoring of monthly data showed a low precipitation period, below 100 mm, from October 2008 to January 2009, during a La Niña period. However, in February 2009 and July 2010, there were rainfall anomalies for La Niña periods, with rainfall rates of 220 and 230 mm, respectively (Fig. 2A). From October 2008 to February 2009, the air humidity values were low for the region (mean below 75%) (Fig. 2B).

A clear seasonal variation was observed for the temperature for both sampled years. The average temperature was between 16 and 20°C in September, October and November and between 22 and 26°C in December, January and February. The average temperature gradually decreased from March (approximately 20°C) to July/August, when the lowest temperatures for the period (approximately 12°C) were detected. However, in the winter of 2009, under an El Niño influence, the lowest temperatures were observed, with minimum values reaching 6°C in July. The El Niño summer was also warmer compared with the previous summer, which was

under the effect of La Niña. January and February 2010 had the highest temperatures (means above 25°C) (Fig. 2C).

During the fall-winter transitions, from April to July 2009 and April to June 2010, a wind intensity decrease occurred, with average values of approximately 2 m/s for El Niño and La Niña periods (Fig. 2D). High estuary salinity occurred from December 2008 until August 2009. From September 2009 to February 2010, the lowest salinity levels reported for the studied period were detected, reaching zero in January 2010. From March to July 2010, during a second La Niña period, the estuary returned to a brackish state, with average salinity values near 10‰ (Fig. 2E). The salinity variability matched the rainfall pattern: low precipitation periods had higher salinity values, and a precipitation increase led to a reduction in the salinity values in the estuary (Figs. 2A and 2E).

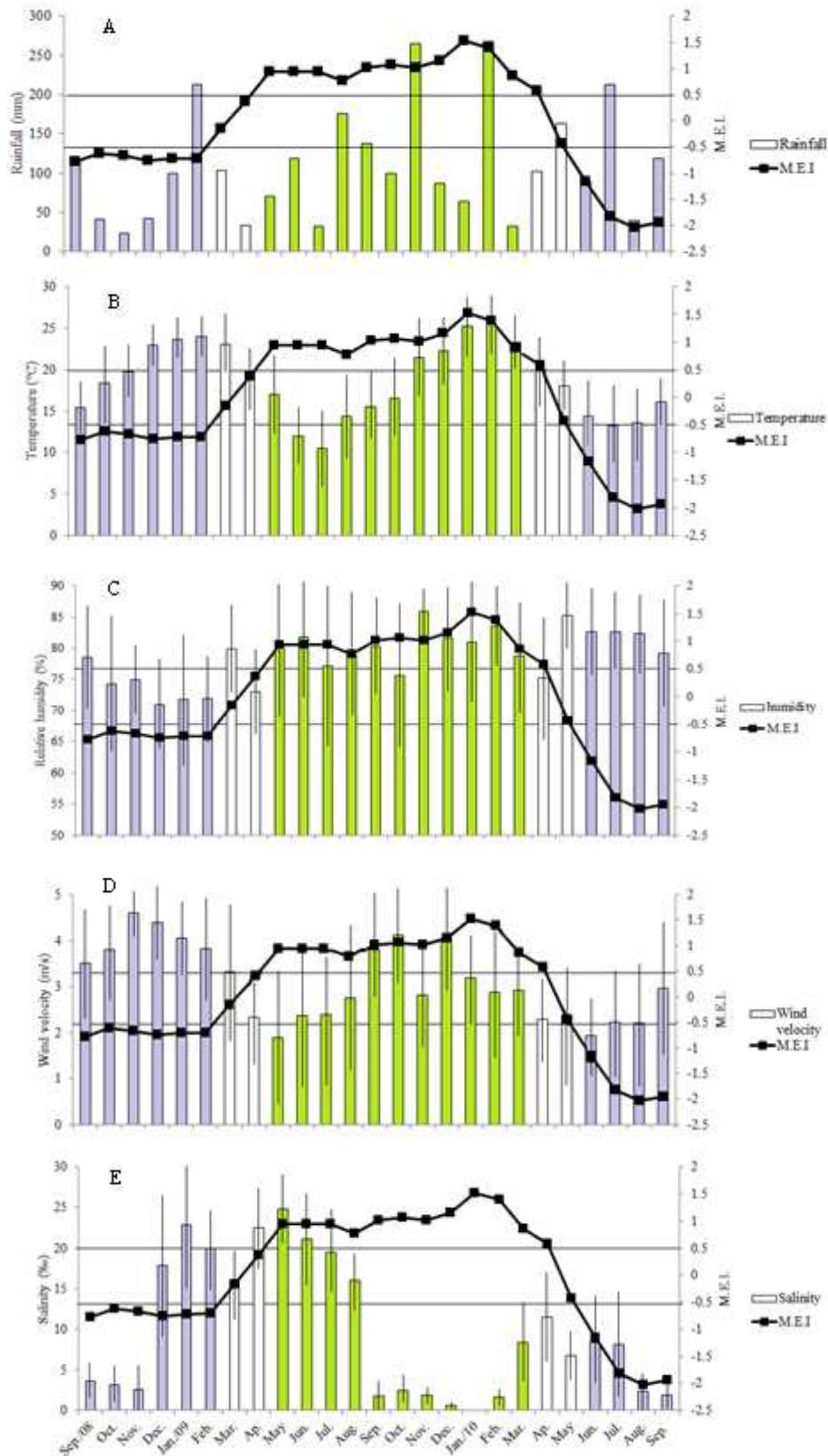


Figure 2. Monthly variation of the environmental variables in the Patos Lagoon estuary from September 2008 to September 2010 and the Multivariate ENSO Index (M.E.I.). A) Accumulated precipitation (mm); B) mean temperature (°C); C) average humidity (%); D) average wind speed (m/s); E) average salinity (‰). The vertical lines indicate the maximum and minimum values of the means. The horizontal lines indicate the neutral M.E.I. intervals. Blue bars indicate La Niña influence, green bars indicate El Niño influence, and white bars indicate neutral periods.

Temporal species variability

The three species sampled in this study were *C. caridei* Brèthes, *Culicoides insignis* Lutz and *C. venezuelensis* Ortis & Misa, with 1,129, 906 and 703 specimens, respectively.

Culicoides insignis was present in all of the samples. However, the highest abundances were recorded in January and February 2010 with means of 25 ± 10 and 35 ± 18 specimens, respectively, and the lowest abundance was recorded from April to July 2009 and June to August 2010, with average abundances near zero. The Spearman correlation coefficient (ρ) showed no significant influence of the ENSO on the temporal variability of this species, although there was a tendency for higher abundance during El Niño periods (Fig. 3A).

Culicoides venezuelensis was more abundant from August 2009 to March 2010 (period affected by El Niño), especially in September and October 2009 (means of 33 ± 7 and 45 ± 5 specimens, respectively). The lowest abundances were near zero and were recorded from September 2008 to February 2009 and from April to August 2010, periods influenced by La Niña. Yet, *C. venezuelensis* also had low abundances in June and July 2009, the most rigorous winter of the sampling period, which was influenced by El Niño. The Spearman correlation coefficient for this species ($\rho = 0.71$) showed that temporal variability was positively correlated with the M.E.I. In other words, the highest abundances were related to El Niño periods (Fig. 3B).

Culicoides caridei had a more irregular temporal distribution, even though it was the most abundant of the three sampled species. This species was not sampled in July and November 2009 nor in January and February 2010. The lowest abundances were recorded from May 2009 to March 2010, an El Niño period. The highest abundances were recorded from September 2008 to February 2009, with means reaching over 50 specimens for this period, which was influenced by La Niña. A less significant peak in abundance was recorded from July to September 2010. The Spearman correlation coefficient for this species ($\rho = -0.79$) indicated the occurrence of higher abundances during La Niña periods (Fig. 3C).

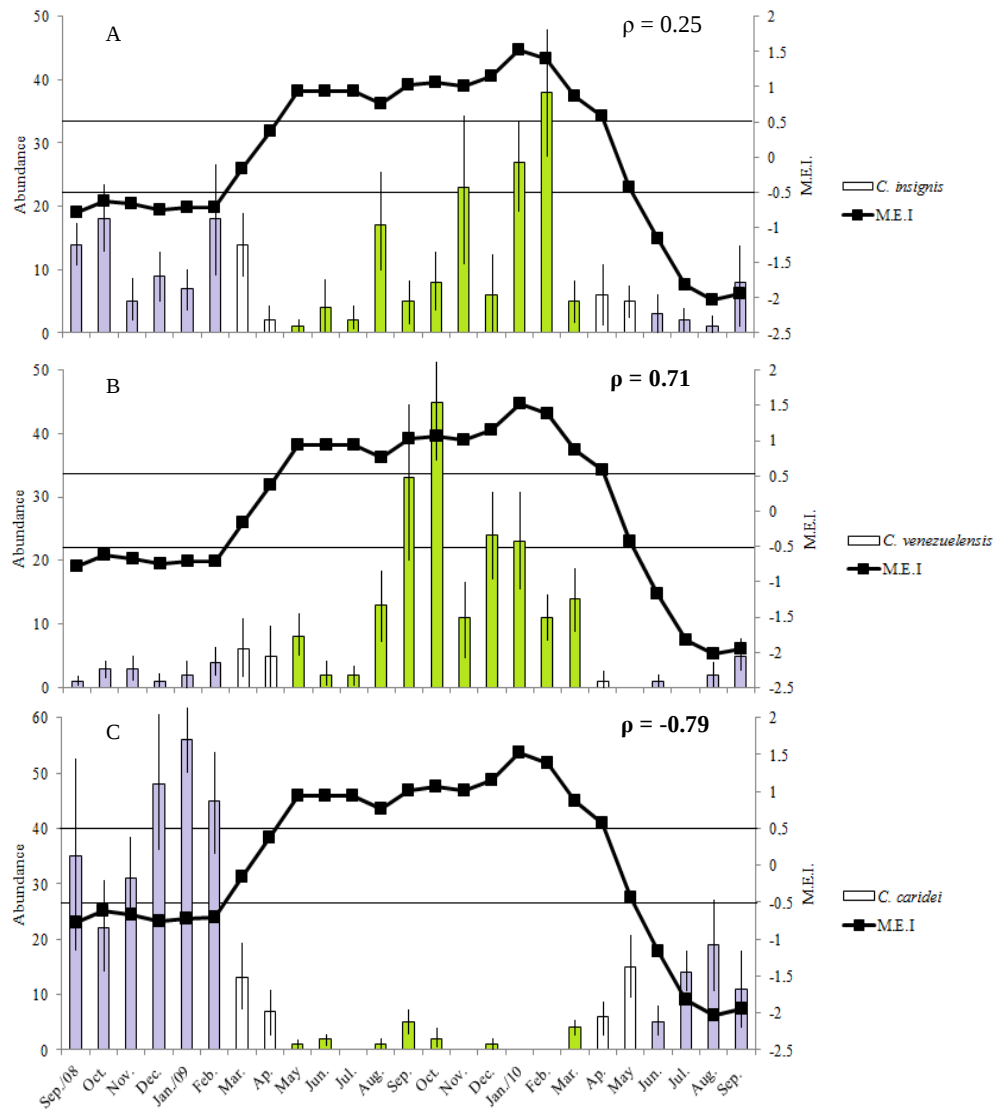


Figure 3. Monthly abundance variability of the species *Culicoides insignis* (A), *Culicoides venezuelensis* (B) and *Culicoides caridei* (C) sampled on the salt marshes of the Patos Lagoon estuary from September 2008 to September 2010, and the Multivariate ENSO Index (M.E.I.). The vertical lines indicate the maximum and minimum values of the means. The horizontal lines indicate the neutral M.E.I. intervals. Blue bars indicate La Niña influence, green bars indicate El Niño influence, and white bars indicate neutral periods. The Spearman correlation coefficient is represented by ρ .

Conditioning variables

Culicoides insignis significantly correlated with the following variables: precipitation ($\rho = 0.40$), temperature ($\rho = 0.67$) and wind speed ($\rho = 0.52$). The species had a wide distribution within the rainfall range of 30 to 250 mm. However, abundance peaks were recorded near 200 mm of rain. The highest abundances were recorded for temperatures ranging from 20 to 25°C. *C. insignis* was most abundant when the wind speed was approximately 3 m/s. Correlations with the relative humidity and salinity were not significant, despite being negative (Figs. 4A-4E).

Culicoides venezuelensis significantly correlated with temperature ($\rho = 0.39$), and had higher abundances in the temperature range of 15 to 20°C. Precipitation and salinity were negatively correlated with species abundance, and relative humidity and wind speed were positively correlated with species abundance. However, in both cases, the correlations were not significant (Figs. 4A-4E).

Culicoides caridei had a significant negative correlation with relative humidity ($\rho = -0.51$); when the humidity was over 80%, the species abundance was close to zero. The correlations with temperature, wind speed and salinity, although positive, were not significant (Figs. 4A-4E).

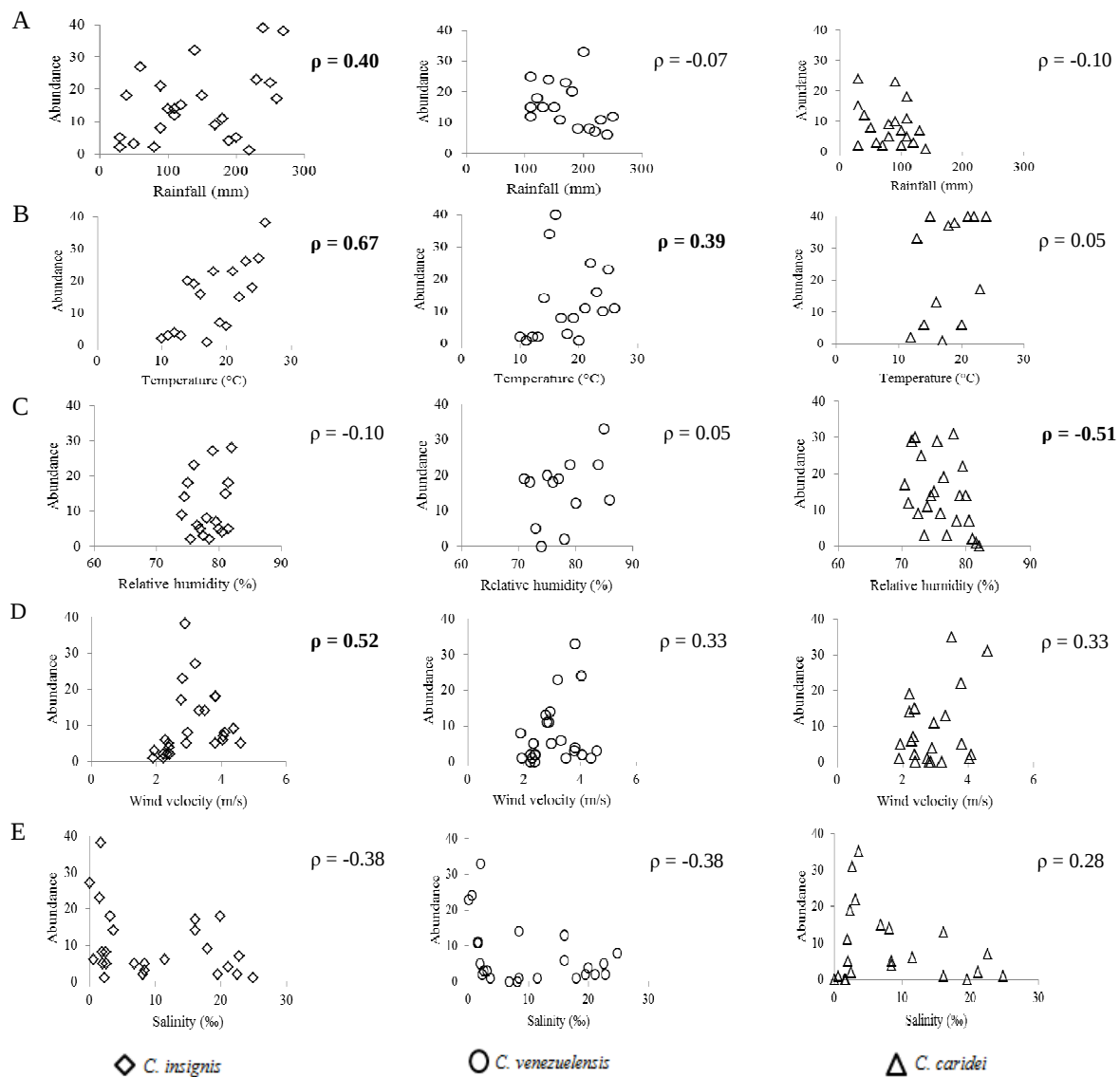


Figure 4. Scatter plot of the environmental variables precipitation (A), temperature (B), relative humidity (C), wind speed (D) and salinity (E), and the abundance of the species *Culicoides insignis*, *Culicoides venezuelensis* and *Culicoides caridei* in salt marshes of the Patos Lagoon estuary from September 2008 to September 2010. The Spearman correlation coefficient is represented by ρ .

The canonical correlation analysis (CCA) indicated that 90.3% of the variation in the abundance of studied *Culicoides* species could be explained by the variables tested. Axis 1 explained 66.3% of the data variation and was positively correlated with high temperatures, precipitation and high relative humidity. *C. insignis* was more abundant in sites with such characteristics. A high correlation with positive M.E.I. values was also found, indicating an association with El Niño periods, during which *C. venezuelensis* was more abundant. Axis 2 explained 24% of the data variation and was negatively correlated with salinity and wind speed. *C. caridei* was near this axis. However, its presence was not related to these variables (Table I; Fig. 5).

Table I. Results of the canonical correspondence analysis (CCA) for *Culicoides* species sampled on the salt marshes of the Patos Lagoon estuary from September 2008 to September 2010.

Environmental Descriptors	Axis 1	Axis 2
Temperature	0.1128	0.1565
Precipitation	0.2041	0.5001
Humidity	0.4380	0.2160
Salinity*	-0.3328	-0.0504
Wind	-0.1358	-0.2224
Multivariate El Niño Southern Oscillation Index	0.8627	-0.0583
Explained variation (%)	66.3	24

* Non-significant variable

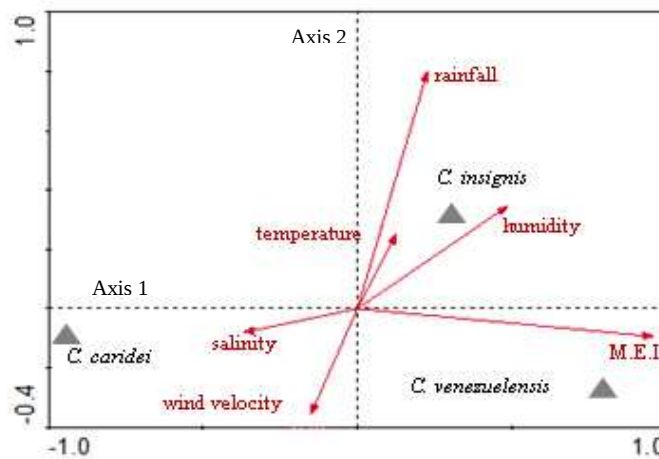


Figure 5. Scatterplot of the canonical correspondence analysis (CCA) between *Culicoides* species abundance and the environmental variables describing the salt marshes of the Patos Lagoon estuary from September 2008 to September 2010.

Discussion

ENSO effect

Compared with 1998, the El Niño period of 2009 was classified as weak (Enfield 2001, Garcia & Vieira 2001, Santos & Bemvenuti 2012) and was characterized by high rainfall in the summer months. The increased water volume due to the rains also affects the growth and biomass of most species of the estuary, thus controlling the species composition and abundance (Odebrecht *et al.* 2010). The interannual variability of the ENSO phenomenon at the Patos Lagoon estuary has been shown to be important for the benthic macrofauna in soft-bottoms

(Colling *et al.* 2007, Bemvenuti & Neto 1998), fouling organisms (Santos & Bemvenuti 2012) and phytoplankton (Odebrecht *et al.* 2010). These phenomena negatively affect the reproductive success of these organisms and result in a change in the composition of the fish assemblage (Garcia & Vieira 2001, Garcia *et al.* 2003, 2004). This is the first study to address the influence of the ENSO on the insect fauna of the region, focusing especially on *Culicoides* species.

Culicoides insignis was not affected by the ENSO, partly because the seasonal variability was well defined for the species. *C. insignis* was more abundant from September 2008 to March 2009 and from August 2009 to February 2010 (spring and summer), although it was sampled throughout the sampling period. Veggiani Aybar *et al.* (2011) also found seasonal patterns for this species in northwestern Argentina; the species was present in the spring and fall samples. However, an intense proliferation of this species was observed after the same El Niño episode in 2009 in the semiarid northeastern region of Brazil. This increasing pattern was inferred by the high prevalence of the Bluetongue virus, which is transmitted by a biting midge (Mota *et al.* 2011).

Culicoides venezuelensis has a thermophile tendency, according to the scatter plot. However, no seasonal trend associated with summers was observed; the highest abundances were recorded from August 2009 to March 2010, which corresponded to the end of winter, spring and summer. In agreement with the present study, Veggiani Aybar *et al.* (2011) did not find seasonal patterns for this species, given that the authors found it in samples from all seasons but winter. The lack of seasonal patterns and the fact that the highest *C. venezuelensis* abundances coincided with El Niño periods supported the positive association between this species and the phenomenon, as evidenced by the CCA results. *C. venezuelensis* as a species is highly associated with tropical and subtropical forests (Ronderos *et al.* 2003b), which partly explains its population growth during periods of rainfall anomalies such as during El Niño periods, given that rainfall is abundant in forested areas (Fisch *et al.* 1998).

Culicoides caridei differed from other species and was more abundant during drier periods, from September 2008 to February 2009. It was associated with negative M.E.I. values, indicating a La Niña influence. Although CCA did not show this tendency, *C. caridei* was graphically located on a quadrant opposite to *C. insignis* and *C. venezuelensis*, showing a different behavior regarding environmental variables and the ENSO. No long-term surveys exist for this species, so this observed pattern cannot be compared to other studies. However, *C. caridei* is known to be typical of the pampa biome, which is characterized by a cold and dry climate (Ronderos & Spinelli 1997, Spinelli & Ronderos 1994), thus corroborating our results.

Effects of the environmental variables

Veggiani Aybar *et al.* (2010) referred to the accumulated precipitation as the climate variable most related to *Culicoides* abundance in Argentina, and also cited relative humidity,

average temperature and wind speed as significant factors. These findings support the results obtained in this study for *C. insignis*, which was positively associated with rainy, hot and humid periods. However, for salt marshes of the Patos Lagoon, it was not feasible to consider the results for the genus as a whole because *C. caridei*, the most abundant species, did not follow this pattern.

According to Veggiani Aybar *et al.* (2011), the average maximum temperature was the variable most strongly correlated with *C. insignis* prevalence in a subtropical forest. The temperature directly influences the species life cycle and/or breeding site shifts (Mellor *et al.* 2000). However, we observed that precipitation and humidity positively affected *C. insignis* populations in salt marshes. Veggiani Aybar *et al.* (2011, 2012) found a negative effect of humidity: the minimum average humidity was the only variable that explained *C. insignis* seasonal pattern in Argentina, where the abundance fell 0.9% with each 1% humidity increase. There have been no studies relating *C. insignis* to wind speed. However, the results of this study suggest a better flight activity with winds of approximately 3 m/s. A compilation of the results of the aforementioned authors fits trends observed for *C. venezuelensis* and *C. caridei* with opposing correlations: *C. venezuelensis* was associated with rainier periods, while *C. caridei* was more abundant in low rainfall periods.

Salinity was not relevant for any of the three species sampled despite its wide variation during the sampling period. This lack of effect may indicate a high tolerance of these species to salinity. However, other species in coastal regions have different responses to salinity variations. *C. variipennis* Coquillett is not found in substrates regularly flooded by seawater in salt marshes of the United States and Canada (Schmidtman *et al.* 2000). In contrast, *Culicoides furens* Poey, *Culicoides mississippiensis* Hoffman and *Culicoides hollensis* Melander & Brues are restricted to coastal areas (Magnon *et al.* 1990). In a laboratory, oviposition by *C. variipennis* is inhibited by a salinity of 9.9% (Linley 1986), and several insects can be segregated by salinity (Paradise & Dunson 1997, Roberts & Irving-Bell 1997). According to Schmidtman *et al.* (2000), soils of the Atlantic coastal plain are poor in many nutrients. Thus, the authors suggested that rainfall leaches the manure of cows that feed on hay, alfalfa and supplements and enriches coastal waters with boron. Boron is a limiting element for the growth of biting midges, thus making *Culicoides* populations sustainable in salt marsh areas of the Atlantic coast. This synergistic effect between salinity, rainfall and proximity to cattle farms would explain the association between *C. insignis*, *C. venezuelensis* and *C. caridei* with cattle herds (Ronderos *et al.* 2003b) and its tolerance of salinity variations.

The climate variables temperature, precipitation, humidity, wind speed, etc., may influence several aspects of the life cycle of arthropod vectors (e.g., *Culicoides* species) such as survival, abundance, pathogen and vector interactions, behavior and vector distribution (Tabachnick 2010). The climate influences arthropod vectors and in the future will continue

influencing the epidemiological cycle of several diseases on local, regional and continental scales (Tabachnick 2003). Thus, medium- and long-term monitoring of the salt marshes of the Patos Lagoon estuary is needed to better understand the interactions between biting midges and large-scale weather phenomena, including the ENSO influence on the life cycle of *Culicoides* autochthonous populations. The results indicate that each species has a distinct response to large-scale climatic phenomena: *C. insignis* is not directly influenced by ENSO, *C. venezuelensis* is more abundant during El Niño periods and *C. caridei* has higher abundances in La Niña. The observed trend is that during the alternation between wetter and drier periods there is a succession between *Culicoides* species more abundant in Southern Brazilian salt marshes, which makes more difficult the generic control of biting midges. These organisms are important vectors of several diseases affecting humans and domestic animals, which could potentially increase pathogen transmission in salt marshes.

References

- Becker, P. 1961. Observations on the life cycle and immature stages of *Culicoides circumscriptus* Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B**, 67: 363-386.
- Bemvenuti, C. E. & Neto, S. A. 1998. Distribution and seasonal patterns of the sublittoral benthic macrofauna of Patos Lagoon (South Brazil). **Revista Brasileira de Biologia**, 58: 211-221.
- Breidenbaugh, M. S., Clark, J. M., Brodeur, R. M. & de Szalay, F. A. 2009. Seasonal and diel patterns of biting midges (Ceratopogonidae) and mosquitoes (Culicidae) on the Parris Island Marine Corps Recruit Depot. **Journal of Vector Ecology**, 34: 129-140.
- Chapman, V. J. 1960. **Salt marshes and salt deserts of the world**. Leonard Hill (Books) Ltd., London, England, 392 p.
- Colling, L. A., Bemvenuti, C. E. & Gandra, M. S. 2007. Seasonal variability on the structure of sublittoral macrozoobenthic association in the Patos Lagoon estuary, southern Brazil. **Iheringia**, 97: 1-6.
- Cooper, A. W. 1974. Salt marshes. Pp. 55-98. In: Odum, H. T., Copeland, B. J. & McMahan, A. (Eds.). **Coastal ecological systems of the United States**, vol. 2. The Conservation Foundation, Washington, D.C., 521 p.
- Costa, C. S. B. 1998. Plantas de marismas e terras alagáveis. Pp. 25-29. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J. P. (Eds.). **Os ecossistemas costeiro e marinho do Sul do Brasil**. Ecoscientia, Rio Grande, Brazil, 326 p.

- Costa, C. S. B. & Davy, A. J. 1992. Coastal salt marsh communities of Latin America. Pp. 179-198. In: Seeliger, U. (Ed.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press, New York, New York, USA, 392 p.
- Costa, C. S. B., Seeliger, U., Oliveira, C. P. L. & Mazo, A. M. M. 1997. Distribuição, funções e valores das marismas e pradarias submersas no estuário da Lagoa dos Patos (RS, Brasil). **Atlântica**, 19: 65-83.
- De Barros, V. L. L., Marinho, R. M. & Rebêlo, J. M. M. 2007. Ocorrência de espécies de *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) na área metropolitana de São Luís, Maranhão, Brasil. **Cadernos de Saúde Pública**, 23: 2790-2798.
- Enfield, D. B. 2001. Evolution and historical perspective of the 1997-1998 El Niño – Southern Oscillation event. **Bulletin of Marine Science**, 69: 7-25.
- Fisch, G., Marengo, J. A. & Nobre, C. A. 1998. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. **Acta Amazonica**, 28: 101-126.
- Forattini, O. P., Rabello, E. X. & Pattoli, D. 1958. *Culicoides* da região Neotropical (Diptera: Ceratopogonidae). II – Observações sobre a biologia em condições naturais. **Arquivos da Faculdade de Higiene e Saúde Pública da Universidade de São Paulo**, 12: 1-52.
- Garcia, A. M. & Vieira, J. P. 2001. O aumento da diversidade de peixes no estuário da Lagoa dos Patos durante o episódio de El Niño 1997-1998. **Atlântica**, 23: 85-96.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P., Winemiller, K. O. & Grimm, A. M. 2003. Effects of 1997-1998 El Niño on the dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brasil). **Estuarine Coastal and Shelf Science**, 57: 489-500.
- Garcia, A. M., Vieira, J. P., Winemiller, K. O. & Grimm, A. M. 2004. Comparison of the 1982-1983 and 1997-1998 El Niño effects on the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brasil). **Estuaries**, 27: 905-914.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R. & Mohren, G.M.J. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, 16: 89-94.
- Kettle, D. S. & Lawson, J. W. H. 1952. The early stages of British biting midges *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) and allied genera. **Bulletin of Entomological Research**, 43: 421-467.
- Kline, D. L. & Axtell, R. C. 1977. Distribution of *Culicoides hollensis*, *C. furens* and *C. bermudensis* in relation to plant cover in a North Carolina salt marsh. **Journal of Medical Entomology**, 13: 545-552.
- Kovats, S. R. 2000. El Niño and health. **Bulletin of World Health Organization**, 78: 1127-1134.

- Linley, J. R. 1986. The effect of salinity on oviposition and egg hatching in *Culicoides variipennis sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae). **Journal of the American Mosquito Control Association**, 2: 79-82.
- Linley, J. R., Hoch, A. L. & Pinheiro, F. P. 1983. Biting midges and human health. **Journal of Medical Entomology**, 20: 347-364.
- Magnon, J. M., Hagan, D. V., Kline, D. L. & Linley, J. R. 1990. Habitat characteristics and phenology of larval *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) from a Coastal Georgia salt marsh. **Environmental Entomology**, 19: 1068-1074.
- Maia-Herzog, M., Felipe-Bauer, M. L., Malaguti, R. & Carvalho Leite, T. C. 1988. A contribution to the study of *Simulium* and *Culicoides* of Rio de Janeiro: Monthly incidence and biting activity. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 83: 95-99.
- Marangoni, J. C. & Costa, C. S. B. 2010. Caracterização das atividades econômicas tradicionais no entorno das marismas no estuário da Lagoa dos Patos (RS). **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, 21: 129-142.
- Mellor, P. S., Boorman, J. & Baylis, M. 2000. *Culicoides* biting midges: Their role as arbovirus vectors. **Annual Review of Entomology**, 45: 307-340.
- Mota, I. O., Castro, R. S., Alencar, S. P., Lobato, Z. I. P., Lima Filho, C. D. F., Araújo Silva, T. L., Dutra, A. C. T. & Nascimento, S. A. 2011. Anticorpos contra vírus da língua azul em caprinos e ovinos do sertão de Pernambuco e inferências sobre sua epidemiologia em regiões semiáridas. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, 63: 1595-1598.
- Odebrecht, C., Abreu, P. C., Bemvenuti, C. E., Copertino, M., Muelbert, J. H., Vieira, J. P. & Seeliger, U. 2010. The Patos Lagoon estuary, southern Brazil: Biotic responses to natural and anthropogenic impacts in the last decades (1979-2008). Pp. 433-455. In: Kennish, M. J. & Paerl, H. W. (Eds.). **Coastal lagoons: Critical habitats of environmental change**. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 541 p.
- Paradise, C. J. & Dunson, W. A. 1997. Effects of water cations on treehole insect communities. **Annals of the Entomological Society of America**, 90: 798-805.
- Peck, S. B. 1994. Aerial dispersal of insects between and to islands in the Galápagos Archipelago, Ecuador. **Annals of the Entomological Society of America**, 87: 218-224.
- Pinheiro, F. P., Travassos Da Rosa, A. P. A. & Vasconcelos, P. F. C. 1998. An overview of Oropouche fever epidemics in Brazil and neighbour countries. Pp. 187-192. In: Travassos Da Rosa, A. P. A., Vasconcelos, P. F. C. & Travassos Da Rosa, J. F. S. (Eds.). **An overview of arbovirology in Brazil and neighbouring countries**. Instituto Evandro Chagas, Belém, Brazil, 247 p.
- Roberts, D. M. & Irving-Bell, R. J. 1997. Salinity and microhabitat preferences in mosquito larvae from Oman. **Journal of Arid Environments**, 37: 497-504.

- Ronderos, M. M. & Spinelli, G. R. 1997. *Culicoides patagoniensis* n. sp. Del sur de Argentina y Chile (Diptera: Ceratopogonidae). **Gayana Zoologica**, 61: 33-39.
- Ronderos, M. M., Spinelli, G. R., Lager, I. & Díaz, F. 2003a. La importância sanitária de lós jejenes del gênero *Culicoides* (Diptera: Nematocera) em la Argentina. **Entomología y Vectores**, 10: 601-612.
- Ronderos, M. M., Greco, N. M. & Spinelli, G. R. 2003b. Diversity of biting midges of the genus *Culicoides* Latreille (Diptera: Ceratopogonidae) in the Area of the Yacyretá Dam Lake between Argentina and Paraguay. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 98: 19-24.
- Santos, C. L. T. & Bemvenuti, C. E. 2012. Colonização de organismos incrustantes sésseis e perfurantes em substrato artificial na região estuarina da Lagoa dos Patos, sob a influência do fenômeno El Niño. **Tropical Oceanography**, 40: 104-118.
- Schmidtman, E. T., Bobian, R. J. & Belden, R. P. 2000. Soil chemistries define aquatic habitats with immature populations of the *Culicoides variipennis* complex (Diptera: Ceratopogonidae). **Journal of Medical Entomology**, 37: 58-64.
- Sherlock, I. A. & Guitton, N. 1965. Dermatozoonosis by *Culicoides* bite (Diptera: Ceratopogonidae) in Salvador, State of Bahia, Brazil. II. The bionomics of the *Culicoides*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 62: 145-159.
- Silva, C. S., Felipe-Bauer, M., Almeida, E. & Figueiredo, L. 2001. *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) do Estado do Rio de Janeiro. I. Região Norte: Município de Campos dos Goytacazes. **Entomología y Vectores**, 8: 349-358.
- Spinelli, G. R. & Ronderos, M. M. 1994. Nuevos registros de *Culicoides* para los bosques subantárticos de la Argentina y Chile (Diptera: Ceratopogonidae). **Neotropica**, 104: 60.
- Tabachnick, W. J. 2003. Reflections on the *Anopheles gambiae* genome sequence, transgenic mosquitoes and the prospect of controlling malaria and other vector-borne disease. **Journal of Medical Entomology**, 40: 597-606.
- Tabachnick, W. J. 2010. Challenges in predicting climate and environmental effects on vector-borne disease episystems in a changing world. **Journal of Experimental Biology**, 213: 946-954.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct analysis. **Ecology**, 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetation**, 69: 60-77.
- Ter Braak, C. J. F. & Smilauer, P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA, 500 p.

- Trenberth, K. E. 1997. The definition of El Niño. **Bulletin of the American Meteorological Society**, 78: 2771-2777.
- Veggiani Aybar, C. A., Dantur Juri, M. J., Lizarralde de Grosso, M. S. & Spinelli, G. R. 2010. Species diversity and seasonal abundance of *Culicoides* biting midges in northwestern Argentina. **Medical and Veterinary Entomology**, 24: 95-98.
- Veggiani Aybar, C. A., Dantur Juri, M. J., Lizarralde de Grosso, M. S. & Spinelli, G. R. 2011. Spatial and temporal distribution of *Culicoides insignis* and *Culicoides paraensis* in the subtropical mountain forest of Tucumán, northwestern Argentina. **Florida Entomologist**, 94: 1018-1025.
- Veggiani Aybar, C. A., Dantur Juri, M. J., Santana, M., Lizarralde de Grosso, M. S. & Spinelli, G. R. 2012. The spatio-temporal distribution patterns of biting midges of the genus *Culicoides* in Salta province, Argentina. **Journal of Insect Science**, 12: 1-10.
- Vieira, E. F. 1983. **Geografia física, humana e econômica**. Editora Sagra, Porto Alegre, Brazil, 158 p.
- Wirth, W. W., Dyce, A. L. & Spinelli, G. R. 1988. An atlas of wing photographs, with a summary of the numerical characters of the neotropical species of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). **Contributions of the American Entomological Institute**, 25: 1-72.
- Wirth, W. W. & Dyce, A. L. 1985. The current taxonomic status of the *Culicoides* vectors of bluetongue viruses. Pp. 1-746. *In*: Barber, T. L. & Jochim, M. M. (Eds.). **Bluetongue and related arboviruses**. Alan R. Liss, New York, New York, USA, 746 p.
- Wolter, K. 2012. M.E.I. ranks from Dec/Jan 1949/50 up to present - World Wide Web electronic publication, accessible at <http://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/rank.html>. (Accessed 10/10/2013).
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4th ed. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA, 663 p.

Anexo II

Diversity patterns of mosquito assemblages (Diptera: Culicidae) in salt marshes along a salinity gradient of a subtropical coastal lagoon

Daiane Carrasco, Nicole Soares Guidony, Anthony Érico Guimarães, Maria

Luiza Felipe-Bauer, Luís Felipe Cestari Dumont, Fernando D'Incao

Submetido ao Journal of the Marine Biological Association of the United
Kingdom em 08/5/2014.

Diversity patterns of mosquito assemblages (Diptera: Culicidae) in salt marshes along a salinity gradient of a subtropical coastal lagoon

Daiane Carrasco*¹, Nicole Soares Guidony², Anthony Érico Guimarães³, Maria Luiza Felipe-Bauer³, Luís Felipe Cestari Dumont², Fernando D’Incao²

1. Graduate Program in Biological Oceanography – Federal University of Rio Grande – FURG, Institute of Oceanography. CEP.: 96203-000, Rio Grande – RS, Brazil.

2. Laboratory of Decapod Crustaceans, Oceanography Institute – FURG, Rio Grande, Brazil

3. Diptera Laboratory, Oswaldo Cruz Institute – FIOCRUZ, Rio de Janeiro, Brazil.

*corresponding author: daiane_carrasco@hotmail.com

ABSTRACT

Salt marshes are coastal intertidal ecosystems flooded by salt water and are optimal breeding grounds for Culicidae. This study investigated the diversity and dominance patterns of Culicidae assemblages that occur in salt marshes of an estuary in southern Brazil. Samples were collected at three sites along a longitudinal axis: near its connection with the sea (Mouth Estuary), at the central (Central Estuary) and upper reaches of the estuary (Upper Estuary). The Central Estuary had a significantly lower abundance than did Mouth ($p < 0.001$) and Upper ($p < 0.05$) Estuaries. The Central Estuary had the highest dominance ($l = 0.428$) and lowest diversity ($Ds = 0.572$), whereas the Mouth and Upper Estuaries had similar values ($l = 0.224$ and $l = 0.212$; $Ds = 0.775$ and $Ds = 0.787$, respectively). Salinity gradient appears to be the structuring factor that determines the diversity of mosquitoes. Therefore, the brackish estuary section is less diverse than the freshwater and saltwater sections, but microhabitats increased the local diversity.

KEYWORDS: abundance, heterogeneity, dominance, mosquitoes.

INTRODUCTION

Salt marshes are coastal intertidal ecosystems that are flooded by salt water and are occupied by herbaceous vegetation and small bushes (Costa *et al.*, 1997). These environments are considered to have great ecological importance due to their faunal and flora diversity and because they occupy protected areas of estuaries, bays and lagoons, in tropical and subtropical regions (Marangoni & Costa, 2009).

Tides and floods, particularly salt water, influence species distribution and thus contribute to a distinct zonation, not only for plants, but also for invertebrates (Chapman, 1960). Insects, in particular, are permanent residents of salt marshes and represent the most diverse and abundant group of organisms (Lalli & Parsons, 1993). The most common orders of insects recorded in salt marshes are: Diptera, Coleoptera and Hymenoptera, comprising over 75% of the total registered species (Cheng, 1976). Puddles formed during the rising tide and accumulated water in the vegetation floor

after a rainfall provide optimal breeding grounds for mosquitoes wide fauna (Adam, 1993).

Few animal assemblages are less well known and understood than are insects in coastal environments (Williams, 1999). In an attempt to expand our understanding of assemblage structure and diversity, Schluter & Ricklefs (1993) identified a number of important areas to research. One of these was testing the predictions of insect assemblage convergence through a comparative analysis by incorporating new types of data into a community analysis. In this case, it is necessary to choose model organisms to study the specific composition and thus understand the structure and function of insect assemblages in coastal ecosystems, particularly salt marshes.

Species of Culicidae (Diptera: Nematocera) are popularly known as “mosquitoes”. Many mosquitoes have adaptations to oviposition and larval development in poor oxygenated water, such as artificial containers and brackish water (FUNASA, 2004). Mosquitoes have attracted public health interest because they are vectors of dangerous diseases, including malaria, filariasis and arboviruses, such as dengue and yellow fever, due to the blood-sucking habits of females (Forattini, 2002). Thus, salt marshes’ tide pools provide favourable conditions for the establishment of eggs and larvae, while adults can seek protection in vegetation (Consoli & Oliveira, 1994; Forattini, 1965).

Several studies about Culicidae populations in salt marshes and the impact on human health have been reported. Rueda & Gardner (2003), in North Carolina; Mackenzie (2005) in Maine; Dale *et al.*, (2008) in Queensland, Australia, among others, analysed the bionomics of mosquitoes in several aspects: attractiveness by traps, habitat characteristics and behaviour of flight and oviposition. However, although they are well studied in several parts of the world, there are no surveys about Culicidae salt marshes that emphasise patterns of diversity and dominance along a salinity gradient. Many aspects remain unknown about the dynamics of mosquitoes in salt marshes. What factors influence the spatial distribution of these mosquitoes? Would these factors be extrinsic to the habitat, such as salinity gradient, or would they be intrinsic, such as plant physiography and human occupation? The study reported here focuses on the Culicidae found in salt marshes of a subtropical coastal lagoon in southern Brazil and presents details of (i) their distribution among sites along a longitudinal gradient of salinity; (ii) their dominance and diversity patterns along this gradient and among different plant physiography; and (iii) their similarity based on salinity gradient and plant physiography.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Salt marshes of Patos Lagoon estuary are dominated by five vegetative species (Costa & Davy, 1992). Among them, *Spartina alterniflora* covers extensive monospecific areas below the average estuary water level (Costa, 1998).

According to Costa (1998), the degree of salt marshes flooding the Patos Lagoon estuary determines differences in communities inhabiting these areas. Over 40% of the time, low salt marshes are flooded and dominated by *Spartina alterniflora*, *Scirpus maritimus* and *Scirpus olneyi*. Medium salt marshes are flooded 10 to 25% of the time and are commonly covered by *Spartina densiflora* and *Scirpus olneyi*. High salt marshes remain flooded less than 10% of the year and are covered mainly by *Juncus kraussii* and *Myrsine parvifolia*.

Three sampling areas were chosen in an estuarine region of the municipality of Rio Grande, RS, positioned along a longitudinal axis. The Mouth Estuary (32°10'65"S;

052°08'52"W), near the sea, has the great influx of salinity and is affected by its close proximity to an urban area (Costa *et al.*, 2003). The Central Estuary (32°02'01"S; 052°10'45"W) receives input of fresh and salt waters (Costa *et al.*, 2003). This site harbours an eco-museum, its saltmarshes are thus well preserved and used for educational and scientific purposes. The Upper Estuary (31°53'33"S; 052°14'33"W) is located further north and is subject to a greater influx of freshwater. This region is also severely impacted by agriculture and grazing animals, which deplete the salt marsh underbrush of cord grass (*Spartina densiflora*) and sedge (*Scirpus maritimus*) (Marangoni & Costa, 2010) (Fig. 1).

Sampling

Samples were collected for 24 months from November 2010 to October 2012. Two CDC traps were set in each area; one in the high salt marsh stratum and the other on the low salt marsh stratum. Traps were turned on at 6 PM and turned off the next day morning at 8 AM. Samples were taken monthly for three consecutive days to avoid occasional environmental events, such as rains or high windstorms. Insects retained in the trap cup were immediately frozen for later sorting and identification. Mosquitoes were then separated from the rest of the insect fauna, mounted on entomological triangles and dried in an oven at 40°C. The identification to the level of species/morphospecies was performed using the pertinent literature (Lane, 1953a, b; Gorham *et al.*, 1967; Consoli & Oliveira, 1994; Forattini, 2002).

Data analysis

Mosquito abundance data were used in matrixes of monthly abundance and composition, and species presence/absence matrixes. Averages of total abundances for each area were calculated per month. Eventual differences in total abundance of mosquitoes were tested using the Kruskal-Wallis test.

Diversity (Ds) and dominance (I) Simpson indexes were used because they consider the number of species (s), total number of individuals (N) and the total proportion of each species. Equitability (J) was calculated by Pielou (Magurran, 2011).

Similarity between areas and plant strata was evaluated using the Ward method. According to Hair *et al.*, (2009), the Ward method consists of a hierarchical cluster, its measure is calculated as the square sum between two groups. This method tends to result in approximately equally sized groups, forming visible assemblage fronts of two different hierarchic variables, such as plant zonation and sampling sites.

RESULTS

Abundance and composition patterns

A total of 796 individuals, morphologically belonging to 19 species and eight genera, were collected and identified (Tab. 1). Individuals of genera *Culex* and *Uranotaenia* are closely resemble and they can only be identified using characteristics of the male genitalia. Therefore, these specimens were identified by morphospecies.

The Mouth Estuary had 387 specimens collected, followed by 370 in the Upper Estuary and 39 from the Central Estuary (Tab. 1). The Kruskal-Wallis test found a significant difference in total abundances between areas ($p < 0.001$). A post hoc Mann-Whitney test found no significant difference between the Mouth and Upper ($p = 0.7$) Estuaries. However, the Central Estuary had a significantly lower abundance than did the Mouth ($p < 0.001$) and Upper ($p < 0.05$) regions. The three most abundant species were *Culex (Microculex) sp.* (30.58%), *Psorophora holmbergi* (18.48%) and *Ochlerotatus albifasciatus* (16.11%) (Tab. 1).

However, the most abundant species in each area were not the same. At the Mouth Estuary, the most abundant species were *Culex (Microculex)* sp. (n = 144); *Ochlerotatus taeniorhynchus* (n = 82) and *Ochlerotatus albifasciatus* (n = 48). At the Central Estuary, *Culex (Microculex)* (n = 24) sp. was the dominant species. At the Upper Estuary, *Psorophora holmbergi* (n = 107), *Ochlerotatus albifasciatus* (n = 78) and *Culex (Microculex)* sp. (n = 73) were the most abundant.

Culex (Carrolia) sp. and *Culex nigripalpus* were exclusive to the Mouth Estuary only, while there was no exclusive species in the Central Estuary region. The Upper Estuary had the highest number of exclusive species, which included *Anopheles albitarsis*, *Anopheles darlingi*, *Anopheles lanei* and *Culex (Tinolestes)* sp.. Considering plant strata, of the 19 total species, 11 were collected in both strata. Six species were exclusive to high salt marshes and two were exclusive to low salt marshes (Tab. 1).

The species collected were separated into two groups. One group was composed of species in which the breeding sites are swampy wet soils flooded by fresh or salt water, called “flooding mosquitoes”. These species are considered euryhaline. The other group was composed of species whose characteristic breeding sites are small aqueous patches, such as the pooling in containers around bromeliads or areas flooded by freshwater. They are considered stenohaline because they are not usually found in brackish breeding areas. In general, the species found along the longitudinal salinity gradient are euryhaline (Fig. 2).

Spatial patterns in diversity and dominance

The Central Estuary had the highest dominance ($l = 0.428$) and lowest diversity ($Ds = 0.572$); The Mouth and Upper Estuaries had similar values ($l = 0.224$ and $l = 0.212$; $Ds = 0.775$ and $Ds = 0.787$, respectively). The equitability was similar in the three areas ($J \cong 0.6$). According to the analysis by strata, high salt marshes had the lowest dominance and highest diversity in all sampling sites (Fig. 3).

Hierarchical clusters of the Ward Diagram were formed based on the analysed areas. The Mouth and Upper Estuaries presented a dissimilarity of approximately 2.0, whereas the Central Estuary had a dissimilarity of 5.0 relative to the other areas (Fig. 4).

DISCUSSION

Abundance and composition patterns

The total number of mosquitoes collected with the CDC trap in salt marshes of Patos Lagoon (n = 796) was comparable to the numbers used in other biome surveys in Brazil using the same trap and similar sampling design (Sá & Salum, 2013; Cardoso *et al.*, 2011; Hutchings *et al.*, 2011). In these surveys, approximately 1,000 specimens were caught. Additional to trap selectivity, there is a trend of low capture in salt marshes (Dale *et al.*, 2008).

The species richness found in the present study (19 species) was also comparable to those of salt marsh surveys (Rueda & Gardner, 2003; Versteirt *et al.*, 2013; MacKenzie, 2005). Comparatively, more complex ecosystems, such as tropical rain forests, harbour a higher richness of mosquitoes than do salt marshes, with values ranging from 25 to approximately 150 species (Bona & Navarro-Silva, 2008; Cardoso *et al.*, 2011; Hutchings *et al.*, 2011). This pattern is due, in part, to salt marshes having an open physiography, where there is little vegetation for shelter, except in the highest parts, where there are small bushes (Costa & Davy, 1992).

The group of euryhaline mosquitoes is composed of inhabitant species that have temporary or permanent breeding and are subject to salinity variations. They are widely distributed, from one extreme to another in an estuary, or they are restricted to the Mouth Estuary, which is the more saline environment, except for the one specimen of *Culex (Tinolestes)* sp. that was caught in the Upper Estuary. This group includes *Ochlerotatus albifasciatus* Oc. *taeniorrhynchus*, *Aedeomyia squamipennis*, *Culex (Melanoconion)* sp. and *Anopheles eiseni*, with the last one recorded only in coastal counties (Fischer *et al.*, 2002; Lopes *et al.*, 2002; Nielsen & Nielsen, 1953; Bucher, 2006; Rêbelo *et al.*, 2007). Species of *Psorophora*, such as *Ps. holmbergi* and *Ps. ciliata*, prefer temporary breeding sites, such as drainage ditches and small pools of flat areas (Lourenço-de-Oliveira *et al.*, 1986), which associated them with the tidal channels and tidal pools that were present in all sites sampled. *Lutzia bigoti* demonstrates the same tendency (Pinto, 1930), but it is also found in disturbed breeding sites under direct sunlight (Alencar *et al.*, 2013), so the presence of the species at both ends of the estuary could be related to the number of exploited open areas.

The biology of the less abundant euryhaline species provides important information about the fauna of salt marshes. Species of *Culex (Tinolestes)* and *Culex (Anoedioporpa)* do not attack humans and are mostly associated with crab holes (Berlin & Belkin, 1980). *Cx. nigripalpus* is found during its larval stage in permanent ponds (Lourenço-de-Oliveira *et al.*, 1986) and the adult has a low degree of synanthropy (Forattini *et al.*, 1995). Species of *Uranotaenia* are associated with salt marshes (Bucher, 2006) and feed on the blood of reptiles and amphibians (Cupp *et al.*, 2004). The habits of these mosquitoes indicates that, although they are subject to human pressures, the Culicidae fauna of salt marshes retains some wild characteristics due to a low degree of synanthropy of these species.

The second group, stenohaline mosquitoes, is composed of inhabitants of bromeliads, tree holes and artificial containers. *Culex (Microculex)* is a known inhabitant of bromeliads during its larval stage (Machado-Allison *et al.*, 1986; Lourenço-de-Oliveira *et al.*, 1986). However, it can also be found in natural breeding grounds of unmodified environments and is commonly found in urban and peri-urban environments, suggesting adaptability to anthropogenic environments (Marques & Forattini, 2008). The ability of these mosquitoes to exploit microhabitats, both native and disturbed environments, explains the high abundance compared with other species as well as its presence in all areas and all plant strata. *Howardina aureolineatus* and *Hw. arborealis*, however, are inhabitants of only *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) (Parker *et al.*, 2012). Thus the wide distribution of *Howardina* species is associated with the presence of *Tillandsia aeranthes*, a native bromeliad of Brazil (Strehl, 2000), which is abundant in the whole estuary. Therefore, the presence and high abundance of stenohaline mosquitoes, particularly *Cx. (Microculex)* sp., over a broad spectrum of salinity values have a close association with the availability of native breeding areas or the capacity to exploit small water containers, which are not related to the larval physiologic tolerance to changes in salinity values.

Among stenohaline mosquitoes, *Anopheles albitarsis*, *An. darlingi* and *An. lanei* use freshwater wetlands for breeding (Tadei & Thatcher, 2000; Aigbodion & Odiachi, 2003). This fact justifies their restriction to the Upper Estuary, a region that is more influenced by fluvial discharge. *Anopheles darlingi* and *An. albitarsis* are vectors of *Plasmodium*, the protist responsible for human malaria (Forattini, 2002).

Spatial patterns in diversity and dominance

The Upper Estuary had the highest richness, highest diversity and lowest dominance compared with Mouth and Central Estuaries. The Mouth Estuary showed similar richness, diversity and dominance to the Upper Estuary, although their values were somewhat lower, suggesting similar characteristics. However, the occurrence of strictly coastal species such as *Ochlerotatus taeniorrhynchus* and *Anopheles eiseni* (Bucher, 2006; Rebêlo *et al.*, 2007) in contrast to typically continental species, such as *An. albitarsis*, *An. lanei* and *An. darlingi* (Senise & Sallum, 2007; Rebêlo *et al.*, 2007), suggests a change in the composition of coastal-continental assemblage.

The Central Estuary had a marked reduction in diversity and increased in dominance. The large majority of brackish fauna members can survive and breed successfully in inferior salinities (and superior) compared with those that have generally been observed in field (Barnes, 1989). This finding illustrates that salinity is not the physiological factor responsible for poor species diversity in the brackish portion of an estuary because the habitat contains little heterogeneity and is largely a monotonous expanse of soft sediment (Barnes, 1984). The Central Estuary sampling site is a small island that is flooded permanently in its lower portion by Patos Lagoon water, which has a substrate composed of fine sediments that are easily resuspended (Costa *et al.*, 2003). These characteristics limit available breeding habitats to mosquitoes.

Mosquitoes have a life cycle with an aquatic larval stage and terrestrial adult. Thus, they serve as important links between aquatic and terrestrial food webs (Merritt *et al.*, 2008). The observed trend of reduced diversity in the intermediate environment, compared with the extremes of saltwater and freshwater, for strictly aquatic species (Thomason & Bennett, 1997; Barnes & Gandolfi, 1998) is also visible in amphibious organisms.

Considering the plant strata, there was a trend toward greater diversity and lower dominance in the high salt marshes, which may be associated to plant heterogeneity of high salt marshes (Costa, 1998). According to Begon *et al.* (1990), spatial heterogeneity increases species richness. Thus, an arboreal formation around the estuary provides a suitable habitat for a large number of species compared with the more homogeneous landscape of low salt marshes. In this way, the vegetation of high marshes increases local richness.

However, despite differences among the strata, the Ward diagram hierarchically separated areas at the expense of plant strata. This distinction may be related to the wide dispersion capability of Culicidae (Haeger, 1960), so a change in vegetation physiography in the same area does not constitute a barrier to flight. Therefore, the Central Estuary was placed apart because it showed the greatest dissimilarity, despite not having any exclusive species, but precisely because of this reduced richness and diversity. The Mouth and Upper Estuaries formed a single cluster because of their similar richness and diversity.

The results of this investigation provided evidence that Culicidae in estuarine salt marshes can be separated into euryhaline and stenohaline categories. Euryhaline and stenohaline mosquitoes associated with bromeliads and artificial containers have a wide distribution. In the Mouth and Upper Estuaries, the diversity is also wide, but the dominance is limited. However, in the Central Estuary these parameters are reversed. The heterogeneity of salt marshes between areas was superior to plant zonation present in each marsh for Culicidae assemblage, proving preferred habitat to vector species.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the Brazilian Government through “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES” (grant number 42004012001P-4).

REFERENCES

- Adam P.** (1993) *Saltmarsh ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Aigbodion F.I. and Odiachi F.C.** (2003) Breeding sites preferences of Anophelinae Mosquitoes in Benin City, Nigeria. *Niger Journal of Entomology* 20, 1–7.
- Alencar J., Morone F., Mello C.F., Gil-Santana H.R and Guimarães A.E.** (2013) Immature mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a eutrophic landfill tank from State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 46, 769–771.
- Begon M., Harper J.L and Townsend C.R.** (1990) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd edition. London: Blackwell Scientific Publications.
- Barnes R.S.K.** (1984) *Estuarine Biology*. 2nd edition. London: Arnold.
- Barnes R.S.K.** (1989) What, if anything, is a brackish-water fauna? *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 80, 235–240.
- Barnes R.S.K. and Gandolfi S.M.** (1998) Is the lagoonal mudsnail *Hydrobia neglecta* rare because of competitively-induced reproductive depression and, if so, what are the implications for its conservation? *Aquatic Conservation* 8, 737–744.
- Berlin O.G.W. and Belkin J.N.** (1980) Mosquito studies (Diptera, Culicidae). XXXVI. Subgenera *Aedinus*, *Tinolestes* and *Anoediopora* of *Culex*. *Contributions of the American Entomological Institute* 17, 1–104.
- Belkin J.N., Schick R.X. and Heinemann S.J.** (1968) Mosquito studies (Diptera, Culicidae). XI. Mosquitoes originally described from Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay, Peru and Uruguay. *Contributions of the American Entomological Institute* 4, 9–29.
- Bucher E.H.** (2006) Mosquitos de Mar Chiquita. In Bucher E.H.(ed) *Bañados del rio Dulce Y laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina)*. Córdoba, Argentina: Academia Nacional de Ciencias, pp. 295–299.
- Bona A.C.D. and Navarro-Silva M.A.** (2008) Diversidade de Culicidae durante os períodos crepusculares em bioma de Floresta Atlântica e paridade de *Anopheles cruzii* (Diptera: Culicidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 25, 40–48.
- Cardoso J.C., Bicudo de Paula M., Fernandes A., Santos E., Almeida M.A.B., Fonseca D.F. and Sallum M.A.M.** (2011) Ecological aspects of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in an Atlantic forest area on the north coast of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Journal of Vector Ecology* 36, 175–186.
- Chapman V.J.** (1960) *Salt marshes and deserts of the world*. Chicago: L. Hill.
- Cheng L.** (1976) *Marine Insects*. Amsterdam: North-Holland.
- Consoli R.A.G.B. and Oliveira R.L.** (1994) *Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil*. Rio de Janeiro: Editora FIOCRUZ.
- Costa C.S.B.** (1998) Fluxo de energia e habitats no estuário da lagoa dos patos: marismas irregularmente alagadas. In Seeliger U., Odebrecht C. and Castello J.P. (eds) *Os Ecossistemas Costeiros e Marinheiros do Extremo Sul do Brasil*. Rio Grande: Ecocientia, pp. 82–87.
- Costa C.S.B. and Davy A.J.** (1992) Coastal salt marsh communities of Latin America. In Seeliger U. (ed) *Coastal plant communities of Latin America*. San Diego: Academic Press, pp. 179–199.

- Costa C.S.B., Marangoni J.C. and Azevedo A.M.G.** (2003) Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology* 91, 951–965.
- Costa C.S.B., Seeliger U., Oliveira C.P.L. and Mazo A.M.M.** (1997) Distribuição, funções e valores das marismas e pradarias submersas no estuário da Lagoa dos Patos (RS, Brasil). *Atlântica* 19, 65–83.
- Cupp E.W., Zhang D., Yue X., Cupp M.S., Guyer C., Sprenger T.R and Unnasch T.R.** (2004) Identification of reptilian and amphibian blood meals from mosquitoes in an eastern equine encephalomyelitis virus focus in Central Alabama. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 71, 272–276.
- Dale P.E.R., Knight J., Kay B.H., Chapman H., Ritchie S.A. and Brown M.D.** (2008) Habitat characteristics and eggshell distribution of the salt marsh mosquito, *Aedes vigilax*, in marshes in subtropical eastern Australia. *Journal of Insect Science* 8, 1–8.
- Fischer S., Marinone M.C. and Schweigmann N.** (2002) *Ochlerotatus albifasciatus* in rain pools of Buenos Aires: seasonal dynamics and relation to environmental variables. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97, 767–773.
- Forattini O.P.** (2002) *Culicidologia médica: identificação, biologia, epidemiologia*. Vol. 2. São Paulo: EDUSP.
- Forattini O.P.** (1965) *Entomologia Médica, vol 2: Culicini – Culex, Aedes, Psorophora*. São Paulo: EDUSP.
- Forattini O.P., Kakitani I., Massad E. and Marucci D.** (1995) Studies on mosquitoes (Diptera: Culicidae) and anthropic environment. 10. Survey of adult behavior of *Culex nigripalpus* and other species of *Culex* (*Culex*) in South-Eastern Brazil. *Revista de Saúde Pública* 29, 271–278.
- FUNASA.** (2004) *Manual de Saneamento. 3a. Edição Revisada*. Brasília: Fundação Nacional de Saúde.
- Gorham J.R., Stojanovich C.J. and Scout H.G.** (1967) *Clave ilustrada para los mosquitos anofelinos de sudamerica oriental*. Atlanta: Bureau of Disease Prevention and Environmental Control, Training Program.
- Haeger J.S.** (1960) Behaviour preceding migration in the salt-marsh mosquito, *Aedes taeniorrhynchus* (Wiedemann). *Mosquito News* 20, 136–147.
- Hair J.F., Black W.C., Babin B.J. and Anderson R.E.** (2009) *Multivariate Data Analysis*. 7th edition. New Jersey: Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Hutchings R.S.G., Sallum M.A.M. and Hutchings R.W.** (2011) Mosquito (Diptera: Culicidae) diversity of a forest-fragment mosaic in the Amazon Rain Forest. *Journal of Medical Entomology* 48, 173–187.
- Lalli C.M. and Parsons R.T.** (1993) *Biological oceanography: an introduction*. London: The Open University.
- Lane J.** (1953a) *Neotropical Culicidae. Vol. 1*. São Paulo: EDUSP.
- Lane J.** (1953b) *Neotropical Culicidae. Vol. 2*. São Paulo: EDUSP.
- Lopes J., Zequi J.A.C., Nunes V., Oliveira O., Neto B.P.O. and Rodrigues W.** (2002) Immature Culicidae (Diptera) collected from the igapo lake located in the urban area of Londrina, Paraná, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45, 465–471.
- Lourenço-de-Oliveira R., Heyden R. and Silva T.F.** (1986) Alguns aspectos da ecologia dos mosquitos (Diptera, Culicidae) de uma área de planície (Granjas Calábria) em Jacarepaguá, Rio de Janeiro. V. Criadouros. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 81, 265–271.

- Machado-Allison C.E., Barrera R., Delgado L., Gómez-Cova C. and Navarro J.C.** (1986) Mosquitos (Diptera: Culicidae) de los fitotelma de Panaquire, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 12, 1–12.
- Mackenzie R.A.** (2005) Spatial and temporal patterns in insect emergence from a Southern Maine Salt Marsh. *The American Midland Naturalist* 153, 257–269.
- Magurran A.** (2011) *Medindo a diversidade biológica*. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná.
- Marangoni J.C. and Costa C.S.B.** (2009) Diagnóstico ambiental das marismas no Estuário da Lagoa dos Patos – RS. *Atlântica* 31, 83–97.
- Marangoni J.C. and Costa C.S.B.** (2010) Caracterização das atividades econômicas tradicionais no entorno das marismas no estuário da Lagoa dos Patos (RS). *Desenvolvimento e Meio Ambiente* 21, 129–142.
- Marques G.R.A.M. and Forattini O.P.** (2008) Culicídeos em bromélias: diversidade de fauna segundo influência antrópica, litoral de São Paulo. *Revista de Saúde Pública* 42, 979–985.
- Merritt R.W., Cummins K.W. and Berg M.B.** (2008) *An introduction to the aquatic insects of North America*. Baltimore: Kendal/Hunt Publishing Company.
- Nielsen E.T. and Nielsen A.T.** (1953) Field observations on the habits of *Aedes taeniorrhynchus*. *Ecology* 34, 141–156.
- Parker D.M., Zayortink T.J., Billo T.J., Valdez U. and Edwards J.S.** (2012) Mosquitoes and other arthropod macro fauna associated with tank bromeliads in a Peruvian cloud forest. *Journal of the American Mosquito Control Association* 28, 45–46.
- Pinto C.** (1930) Mosquitos da região neotropical (Brasil, S. Paulo). I: (Diptera: Culicidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 23, 153–157.
- Rebêlo J.M.M., Moraes J.L.P., Alves G.A., Leonardo F.S., Rocha R.V., Mendes W.A., Costa E., Câmara L.E.M.B., Silva M.J.A., Pereira Y.N.O. and Mendonça J.A.C.** (2007) Distribuição das espécies do gênero *Anopheles* (Diptera: Culicidae) no Estado do Maranhão, Brasil. *Cadernos de Saúde Pública* 23, 2959–2971.
- Rueda L.M. and Gardner R.C.** (2003) Composition and adult activity of salt-marsh mosquitoes attracted to 1-octen-3-ol, carbon dioxide, and light in Topsail Island, North Carolina. *Journal of the American Mosquito Control Association* 19, 166–169.
- Sá I.L.R. and Sallum M.A.M.** (2013) Comparison of automatic traps to capture mosquitoes (Diptera: Culicidae) in rural areas in the tropical Atlantic rainforest. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 108, 1014–1020.
- Schluter D. and Ricklefs R.E.** (1993) Species diversity, an introduction to the problem. In Ricklefs R.E. and Schluter D. (eds) *Species diversity in ecological communities*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 1–10.
- Senise L.V. and Sallum M.A.M.** (2007) Systematics of *Anopheles lanei* Galvão and Amaral, a species of the subgenus *Nyssorhynchus* Blanchard (Diptera: Culicidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102, 959–967.
- Stone A. and Hair J.A.** (1968) A new *Culex* (*Melanoconion*) from Florida (Diptera, Culicidae). *Mosquito News* 28, 39–41.
- Strehl T.** (2000) New taxons of *Tillandsia* subgenus *Anoplophytum* (Bromeliaceae) from Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Botânica* 54, 19–44.
- Tadei W.P. and Thatcher B.D.** (2000) Malaria vectors in the Brazilian Amazon: *Anopheles* of the subgenus *Nyssorhynchus*. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 42, 87–94.

- Thomason J.C. and Bennett A.M.** (1997) Dynamics of a massive freshwater influx in the Clyde Estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 44, 385–393.
- Versteirt V., Boyer S., Damiens D., De Clercq E. M., Dekoninck W., Ducheyne E., Grootaert P., Garros C., Hance T., Hendrickx G., Coosemans M. and Van Bortel W.** (2013) Nationwide inventory of mosquito biodiversity (Diptera: Culicidae) in Belgium, Europe. *Bulletin of Entomological Research* 103, 193–203.
- Williams D.D.** (1999) Why are there so few insects in the sea? *Trends in Entomology* 2, 63–70.

Figures and tables

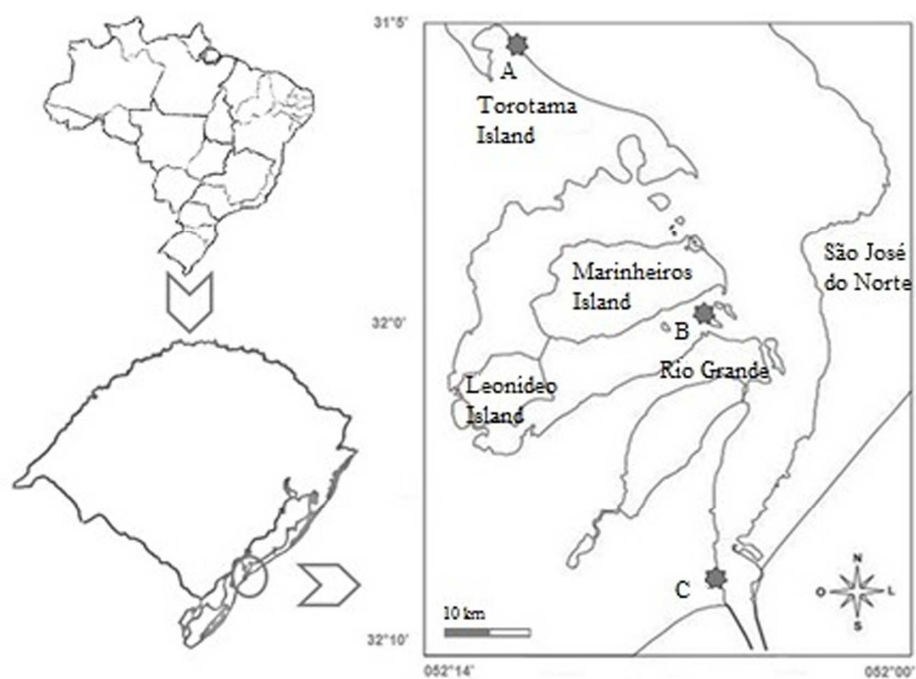


Fig. 1. Patos Lagoon estuary, Rio Grande, Brazil. Sampling sites: (A) Mouth Estuary; (B) Central Estuary; (C) Upper Estuary.

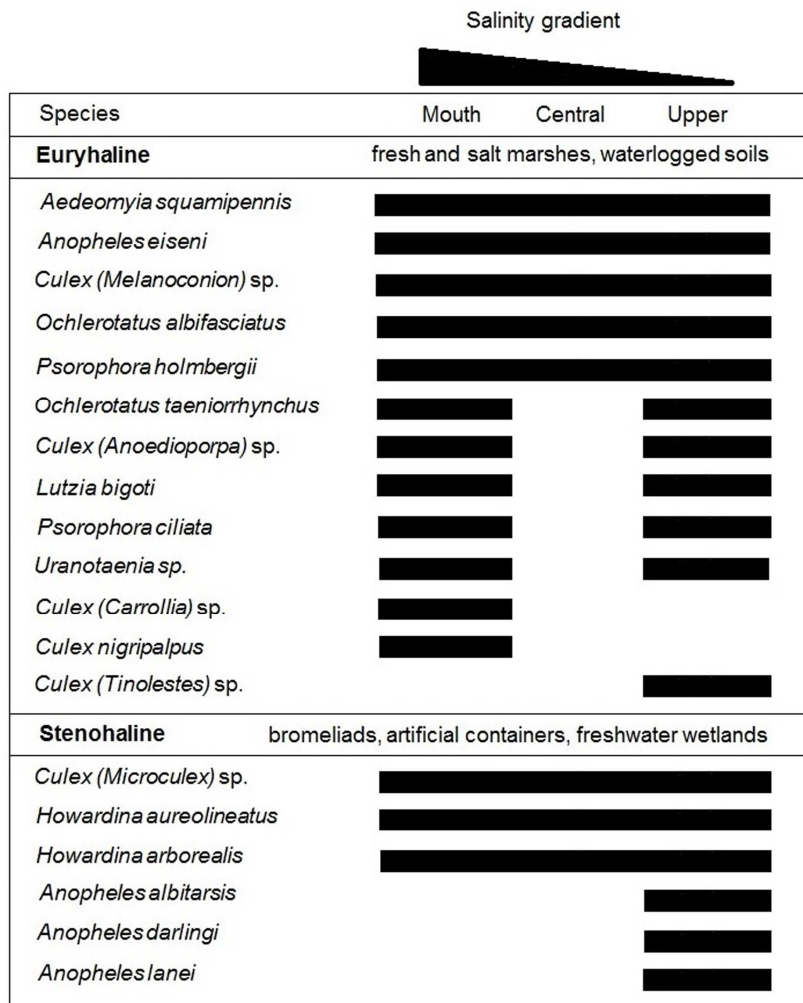


Fig. 2. Presence/absence diagram data of Culicidae collected in salt marshes of Patos Lagoon, during the period of November 2010 to October 2012. Categories “euryhaline” and “stenohaline” were based on larval breeding reported in literature. Sources: Bucher, 2006; Forattini, 2002; Belkin et al., 1968; Stone & Hair, 1968.

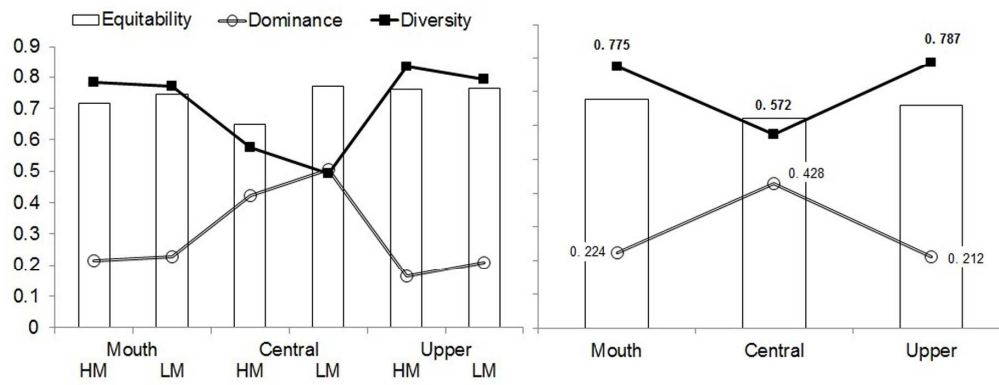


Fig. 3. Indices of Simpson dominance (I) and diversity (D_s) and Pielou equitability (J), by stratum and area, of Culicidae collected in salt marshes of Patos Lagoon, during the period November 2010 to October 2012. HM = high salt marshes; LM = low salt marshes.

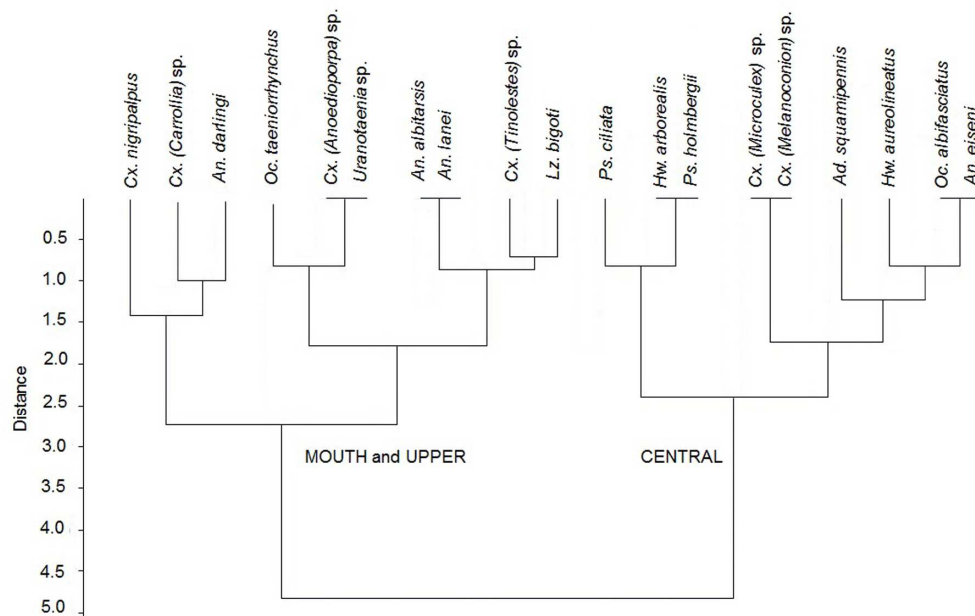


Fig. 4. Ward similarity dendrogram from presence/absence data of Culicidae collected in salt marshes of Patos Lagoon, during the period November 2010 to October 2012.

Table 1. Abundance and relative frequency of Culicidae collected in salt marshes of Patos Lagoon, during the period of November 2010 to October 2012. HM = high salt marshes; LM = low salt marshes.

Species/Area	Mouth Estuary		Central Estuary		Upper Estuary		total (%)
	HM	LM	HM	LM	HM	LM	
Aedini							
<i>Howardina arborealis</i>	8	8			11	22	6.21
<i>Howardina aureolineatus</i>	8		1		12	5	3.29
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i>	40	8	1		29	49	16.11
<i>Ochlerotatus taeniorhynchus</i>	51	31			1		10.53
<i>Psorophora ciliata</i>	1	1			11	1	1.77
<i>Psorophora holmbergi</i>	21	18		2	48	59	18.48
Aedeomyiini							
<i>Aedeomyia squamipennis</i>	1	2	1			4	0.88
Anophelini							
<i>Anopheles albitarsis</i>					1		0.12
<i>Anopheles darlingi</i>						4	0.5
<i>Anopheles eiseni</i>	4	4	2		1	1	1.52
<i>Anopheles lanei</i>					4		0.5
Culicini							
<i>Culex (Anoedioparpa) sp.</i>	4				3		0.88
<i>Culex (Carrollia) sp.</i>		1					0.12
<i>Culex (Melanoconion) sp.</i>	15	11	7	1	14	14	7.56
<i>Culex (Microculex) sp.</i>	88	56	18	6	33	40	30.58
<i>Culex nigripalpus</i>	2						0.25
<i>Culex (Tinolestes) sp.</i>					1		0.12
<i>Lutzia bigoti</i>		3			1		0.12
Uranotaeniini							
<i>Uranotaenia sp.</i>	1				1		0.25